



## **REPNSES ADAPTATIVES D'HYPARRHENIA DIPLANDRA STAPF A UNE LIMITATION D'AZOTE**

*J. NKANDZA* *Faculté des  
Sciences Université Marien  
NGOUABI BP 69,  
Brazzaville, CONGO*

---

### **RESUME**

*Dans le but d'étudier les effets de la teneur en azote des limbes sur des paramètres d'analyse de croissance, des plantules d'Hyparrhenia diplandra ont été cultivées sous serre en hydroponie dans des conditions contrastées en azote.*

*La limitation d'azote a réduit la croissance et l'élongation relatives des limbes, la surface spécifique, la teneur en azote spécifique et la masse spécifique des limbes. Elle a par contre augmenté la masse surfacique (équivalent de l'épaisseur des limbes) et la masse spécifique des racines. Lorsque ces paramètres ont été rapportés à la teneur en azote des limbes, les tendances se sont inversées.*

*Les variations de la teneur en azote spécifique des limbes ont montré que les plantes déficientes présentent une productivité élevée.*

*Des corrélations influencées par la limitation d'azote apparaissent entre teneurs en azote des limbes et paramètres analysés. Elles suggèrent que ces paramètres sont définis par la teneur en azote des limbes.*

---

**Mots clés :** *Hyparrhenia diplandra (HACK) Stapf ; Croissance foliaire ; Azote ; Limbes.*

---

---

### **ABSTRACT**

*Seedlings of Hyparrhenia diplandra (HACK) Stapf were grown hydroponically in a greenhouse at two contrasted levels of nitrogen, in order to study the effects of lamina nitrogen content on growth analysis parameters.*

*Nitrogen limit restricted the relative growth rate and the relative elongation rate of lamina, the specific lamina area, the specific nitrogen area and the lamina mass ratio. On the other hand, the specific mass area and the root mass ratio were enhanced. When these parameters were related to the lamina nitrogen content, the trends reversed.*

*The variations of the specific nitrogen area showed an increase in productivity to lamina of low versus high nitrogen plants.*

*The lamina nitrogen content was strongly related to studied parameters. These correlations were affected by the nitrogen limit. They suggested that lamina nitrogen content determined these parameters.*

---

**Key words :** *Hyparrhenia diplandra (HACK) Stapf; Plant Growth; Nitrogen; Lamina*

---

## INTRODUCTION

Les recherches visant à caractériser les savanes congolaises ont été pendant longtemps d'ordre phytosociologique et écologique (Makany, 1976 ; Madembo, 1982). Ces études demeurent indispensables pour la connaissance de la végétation et de la productivité de ces écosystèmes. Cependant les caractéristiques de la végétation sont difficilement estimables à partir de la seule connaissance de la nature et de l'abondance des espèces qui s'y trouvent (Cornelisen et al., 2003). Une nouvelle approche récemment élaborée (Choler, 2002 ; Lavorel et Garnier, 2002) consiste à considérer les traits biologiques comme indicateurs de fonctionnement des espèces. L'application d'une telle démarche à une communauté végétale nécessite au préalable une étude approfondie au niveau des espèces (Al Haj Khaled et al., 2005). On appelle trait biologique tout caractère morphologique (hauteur végétative), physiologique (taux de croissance), biochimique (teneur en azote) ou phénologique (floraison) ayant un effet sur la performance de l'individu (Choler, 2002). Ces traits peuvent se rapporter à la structure et à la fonction des feuilles (surface spécifique, teneur en azote), on parle alors des traits foliaires. Les traits relativement faciles et rapides à obtenir sont appelés « soft traits ». A l'inverse les traits moins accessibles comme la concentration en parois de la partie aérienne des plantes sont appelés « hard traits ».

En prélude à l'analyse de la pertinence des traits foliaires comme indicateurs de la disponibilité en ressources dans les savanes à *Hyparrhenia diplandra*, nous avons examiné les variations de certains traits foliaires de la plante dans des conditions soit de déficience soit de non limitation d'azote.

Chez les Poacées les limbes constituent la principale surface d'interception de la radiation lumineuse utilisée dans les chloroplastes pour la synthèse de la matière carbonée. L'interdépendance reconnue entre les métabolismes azoté et carboné, nous a conduit à nous interroger sur les liens entre les variations des teneurs en azote des limbes et quelques traits foliaires. Il s'agit d'améliorer la compréhension du fonctionnement de la plante en relation avec l'un des principaux facteurs

agissant sur sa dynamique, à savoir la disponibilité d'azote du milieu nutritif. Cette compréhension est une nécessité permettant de mettre au point des outils de gestion conciliant exploitation durable et contraintes environnementales.

## MATERIEL ET METHODES

### 1. Matériel

Une centaine de plantules d'*Hyparrhenia diplandra* issues de germination et présentant 5 feuilles ont été prélevées sur le terrain et ramenées au laboratoire. Après un rinçage abondant des racines à l'eau distillée, chaque plantule est repiquée sur un flacon en plastique de 1 litre contenant une solution nutritive et rempli de façon à immerger les racines. La solution nutritive est protégée de la lumière par du papier aluminium entourant la paroi du flacon.

La solution nutritive de base est composée d'un mélange de macroéléments (formule d'Hoagland) et d'oligoéléments (formule d'Arnon).

Deux niveaux de nutrition azotée ont été retenus : 1.5 méq/l (traitement A), 15 méq/l (traitement B). Les milieux apportent l'azote sous forme de Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> et de KNO<sub>3</sub>. Le milieu le plus riche contient : Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> : 5 mM ; KNO<sub>3</sub> : 5 mM ; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> : 1 mM ; MgSO<sub>4</sub> : 1 mM ; H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> : 0,046 mM ; MnCl<sub>2</sub> : 0,009 mM ; ZnCl<sub>2</sub> : 0,7.10<sup>-3</sup> mM ; CuCl<sub>2</sub> : 0,35.10<sup>-3</sup> mM ; FeCl<sub>3</sub> : 0,14 mM. Par rapport à la solution la plus riche, la concentration totale en cations et le rapport méq cations/méq anions sont maintenus constants par apport de CaCl<sub>2</sub> et KCl comme indiqué dans le tableau I.

### 2. Méthodes

#### Définitions

La méthode d'analyse de croissance, largement utilisée dans le but d'étudier les variations de croissance en rapport avec les conditions du milieu nous a servi d'outil pour caractériser l'influence de l'azote sur la croissance de la plante. A partir des données obtenues au niveau de la production de biomasse et d'un certain nombre de mesures

biométriques, nous avons sélectionné les paramètres suivants :

- VRCf = Vitesse relative de croissance foliaire en  $g \cdot g^{-1} \cdot jour^{-1}$  ( $1/ML \times d(ML)/dt$ , ML étant la masse sèche des limbes ;
- VREf = Vitesse relative d'expansion foliaire en  $dm^2 \cdot dm^{-2} \cdot jour^{-1}$  ( $1/S \times d(S)/dt$ , S étant la surface des limbes ;
- SSF = Surface spécifique foliaire en  $dm^2 \cdot g^{-1}$ , c'est la surface du limbe divisée par sa masse sèche (S/ML) ;
- asse surfacique = Masse du limbe divisée par sa surface en  $g \cdot dm^{-2}$  (ML/S) ;
- Teneur en azote spécifique des limbes = Teneur en azote des limbes en pourcentage de matière sèche divisée par la surface spécifique foliaire (% N/SSF) ;

- MLS = Masse des limbes spécifique (ML/MT), soit la fraction des limbes dans la masse totale de la plante ;
- MRS = Masse racinaire spécifique (MR/MT), soit la fraction des racines dans la masse totale de la plante.

### Mesures

Les estimations de surface foliaire selon la méthode préconisée par de Parceveaux (1970), les déterminations de biomasse sèche après passage à l'étuve à 90°C pendant 72 heures et les dosages d'azote selon la méthode de Kjeldahl, ont été effectués sur des échantillons prélevés plus ou moins régulièrement pendant les trois mois du déroulement de l'expérience.

Tableau I : Concentration (mM) en macro-éléments des solutions nutritives avec concentrations en cations constantes :  $Ca^{++} = 5 \text{ méq/l}$  ;  $K^+ = 6 \text{ méq/l}$  ;  $Mg^{++} = 1 \text{ méq/l}$  et concentration en nitrate variable

Macro-éléments	Traitement A = 0 méq	Traitement B = 1,5 méq	Traitement B = 15 méq
	$NO_3^-/l$	$NO_3^-/l$	$NO_3^-/l$
$Ca(NO_3)_2$	0	0,5	5
$KNO_3$	0	0,5	5
$KH_2PO_4$	1	1	1
$MgSO_4$	1	1	1
$CaCl_2$	5	4,5	0
KCl	5	4,5	0

## RESULTATS

### 1. Influence de l'azote sur la croissance relative des limbes et la répartition de biomasse en fonction du temps

Au 30<sup>ème</sup> jour après transplantation, la vitesse relative de croissance foliaire est environ 2 fois plus élevée chez les plantes du traitement B riche en azote que chez les plantes du traitement A pauvre en azote (Figure 1). L'effet de l'azote du milieu se caractérise par une diminution plus ou moins régulière de

cette vitesse chez les plantes convenablement alimentées en azote et par un maintien plus ou moins soutenu de sa valeur initiale chez les plantes du traitement A. Au 79<sup>ème</sup> jour après transplantation, cette baisse atteint environ 80 % et VRCf des plantes du traitement A devient 2 fois plus élevée que VRCf des plantes du traitement B.

La vitesse relative d'expansion des limbes, quoique 1,6 fois plus élevée au niveau du traitement B qu'au niveau du traitement A, diminue dans les deux traitements de façon plus ou moins parallèle jusqu'au 60<sup>ème</sup> jour après transplantation (Figure 2) où elle devient quasi nulle pour les plantes du traitement A. Au-delà elle poursuit sa baisse chez les plantes du milieu riche en azote alors qu'elle demeure nulle chez les plantes du traitement A.

La surface spécifique foliaire diminue tout au long des observations chez les plantes des deux traitements (Fig. 3). Au 30<sup>ème</sup> jour après transplantation elle est de 1,3 fois plus élevée chez les plantes du traitement B que chez celles du traitement A. Cependant la baisse n'est environ que de 22 % de la valeur initiale chez ces dernières, alors qu'elle atteint environ 41 % chez les plantes du traitement B, au point qu'à la fin des observations les plantes des deux traitements présentent une surface spécifique foliaire équivalente.

La masse surfacique qui définit l'épaisseur des limbes demeure plus élevée chez les plantes du traitement A que chez celles du traitement B pendant la période des observations (Figure 4). Du 30<sup>ème</sup> au 60<sup>ème</sup> jour après transplantation elle diminue de près de 26 % chez les plantes du traitement A et d'environ 36 % chez celles du traitement B. Au-delà elle se stabilise plus ou moins chez ces dernières alors qu'elle se redresse chez les plantes du traitement A.

La teneur en azote spécifique foliaire qui exprime la teneur en azote par unité de surface des limbes spécifique, croît légèrement de près de 11 % chez les plantes du traitement B du 30<sup>ème</sup> au 102<sup>ème</sup> jour après transplantation (Figure 5). En revanche, ce paramètre connaît une baisse soutenue en pente douce chez les plantes du traitement A durant toute la période des observations ; cette baisse atteint à la fin

des observations 35 % en moyenne de la valeur initiale en début des observations. Ce paramètre passe de 1,2 à 2 fois plus élevée chez les plantes du traitement B par rapport à celle du traitement A.

La masse des limbes spécifique demeure plus ou moins stable pendant la période des observations chez les plantes du milieu B riche en azote, alors que ce paramètre décroît et connaît une diminution d'environ 50 % du 30<sup>ème</sup> au 79<sup>ème</sup> jour chez les plantes du traitement A (Figure 6). Au 30<sup>ème</sup> jour après transplantation, les plantes du milieu A présentent une masse des limbes spécifique supérieure à celle des plantes du milieu B. Au 60<sup>ème</sup> jour ces données s'inversent et au-delà la masse spécifique des limbes des plantes issues du traitement B demeure supérieure. Du 79<sup>ème</sup> au 102<sup>ème</sup> jour, on remarque une légère remontée au niveau des plantes de A. Cette remontée demeure cependant insuffisante pour contrer la supériorité des plantes de B sur ce paramètre à la fin des observations.

Au 30<sup>ème</sup> jour après transplantation, les masses racinaires spécifiques sont équivalentes chez les plantes des deux traitements (Figure 7). Du 30<sup>ème</sup> jour au 102<sup>ème</sup> jour après transplantation ce paramètre connaît une diminution de près de 33 % chez les plantes du traitement B. Chez celles du traitement A, on observe d'abord une augmentation d'environ 50 % du 30<sup>ème</sup> jour au 41<sup>ème</sup> jour après transplantation, suivie d'une diminution jusqu'à la fin des observations. Cette baisse n'entrave pas la supériorité de ce paramètre chez les plantes du traitement A, au niveau d'azote faible, sur celles du traitement B, au niveau d'azote élevé.

## **2. Influence de l'azote sur la variation de croissance en fonction de la teneur en azote des limbes**

La vitesse relative de croissance des limbes augmente avec leur teneur en azote quel que soit le traitement (Figure 8). Une étroite corrélation dépendante du niveau d'azote du milieu lie ces deux paramètres. La réaction envers la limitation d'azote est caractérisée paradoxalement par des valeurs de VRCf plus élevées.

La masse surfacique est étroitement associée à la teneur en azote des limbes (Figure 9). Cependant son évolution présente des directives nettement différentes. La limitation d'azote (traitement A) impose un coefficient négatif alors que ce dernier est positif en milieu suffisamment pourvu en azote (traitement B). En deçà des teneurs en azote des limbes inférieures à 1,5 % la masse surfacique des plantes du traitement A est supérieure à celle des plantes du traitement B. Au-delà, la tendance s'inverse.

La teneur en azote spécifique foliaire reflète l'activité métabolique de la feuille. Nos observations révèlent une relation étroite et positive entre ce paramètre et la teneur en azote des limbes (Figure 10). Si dans nos conditions expérimentales on note une supériorité de cette activité chez les plantes soumises à une faible nutrition azotée, celle-ci croît deux fois plus vite chez les plantes du traitement B riche en azote. Il y aurait donc dans un premier temps un accroissement d'activité métabolique des limbes des plantes soumises à la limitation d'azote par rapport aux limbes des plantes convenablement alimentées.

Les masses spécifiques des limbes et des racines sont corrélées à la teneur en azote des limbes (Figures 11 et 12). Elles présentent des relations linéaires aux trajectoires différentes imposées par les niveaux d'azote du milieu nutritif. Chez les plantes du traitement A, l'azote des limbes corrèle positivement la masse spécifique des limbes (Figure 11) et négativement la masse spécifique racinaire (Figure 12). Chez les plantes du traitement B, il se produit l'inverse : l'azote des limbes corrèle à peine négativement la masse spécifique des limbes et nettement positivement la masse spécifique racinaire.

## DISCUSSION

### 1. Réponses des paramètres étudiés à la limitation d'azote en fonction du temps

Chez les plants d'*Hyparrhenia diplandra* soumis à une limitation d'azote, on constate une réduction de la croissance des limbes et de leur expansion (Figures 1 et 2),

une réduction de la machinerie enzymatique (Figure 5), une altération de la structure des limbes (Figure 4) et une modification du transfert d'assimilats entre les limbes et les racines (Figures 6 et 7). La vitesse relative de croissance des limbes (VRCf) et la vitesse relative d'expansion des limbes (VREf) décroissent parallèlement en milieu riche en azote. Ce qui n'est pas le cas en milieu pauvre en azote où VRCf est maintenu à une valeur plus ou moins constante alors que VREf décroît (Figures 1 et 2). La limitation d'azote du milieu affecte par conséquent plus la surface que la masse pondérale des limbes.

Dans l'ensemble nos résultats rejoignent ceux rapportés dans la littérature sur d'autres Poacées telles *Dactylis glomerata* L. (Harmens et al., 2000 ; Ryser et Eek, 2000), *Oryza sativa* L. (Makino et al., 1997 ; Osaki et Shinano, 2001), *Zea mays* (Osaki et Shinano, 2001) et aussi sur diverses autres espèces telles *Betula pendula* Roth (Pettersson et al., 1993), *Solanum lycopersicum* L. (Nagel et al., 2001), *Nicotiana tabacum* L. (Andrew et al., 2006).

Foyer et al. (1994) ont montré qu'un apport d'azote stimule la photosynthèse à condition que le rayonnement soit suffisant, ce qui l'est dans nos conditions expérimentales. L'azote favorise également le flux de squelettes carbonés vers les voies de synthèse des acides aminés, au dépens de la synthèse des glucides (Champigny et al. (1991). Par contre une limitation d'azote modifie la distribution du carbone assimilé et provoque une augmentation de la teneur en sucres des tissus, particulièrement des racines (Rufty et al., 1988). Nos observations plaident en faveur d'une intervention quantitative et qualitative de l'azote dans le métabolisme des limbes et d'une réorientation des flux d'assimilats entre limbes et racines. En conditions de nutrition azotée favorable, les appels d'assimilats sont prépondérants au niveau des méristèmes intercalaires de jeunes feuilles en croissance qui voient leur expansion s'accélérer. En milieu déficient, les forces d'appel de ces méristèmes sont réduites et les assimilats sont en majeure partie exportés vers les méristèmes racinaires (Figure 7). Cette réorientation du flux d'assimilats a été abondamment décrite dans la littérature (Lemaire, 1975 ; Gounot et al., 1982 ; Paponov et al., 1999 ; Paterson et Sim, 2000). La déficience d'azote qui rend

particulièrement nécessaires les méristèmes racinaires altère l'utilisation des squelettes carbonés au niveau des limbes, ce qui se traduit par une masse surfacique élevée (épaississement des limbes) chez les plantes du traitement A (Figure 4). Ce phénomène a été signalé par d'autres auteurs qui attribuent cet épaississement à l'accumulation d'amidon (Volk et al., 1992 ; Nakano et al., 1997 ; Geiger et al., 1999 ; Brégard et al., 2000) et éventuellement à d'autres composés carbonés tels les composés phénoliques (Meyer et al., 2006).

Les résultats ci-dessus suggèrent qu'en milieu déficient en azote, il se met en place, entre autres, des ajustements phénotypiques (réduction de la surface et épaississement des limbes) qui permettent à la plante de réduire l'interception de la lumière et d'adapter à terme sa physiologie à l'apport limité d'azote (réduction de l'entrée du carbone, réduction de la transpiration donc de l'appel foliaire, réduction de l'absorption minérale, investissement des squelettes carbonés dans les cellules et les tissus autres que photosynthétiques).

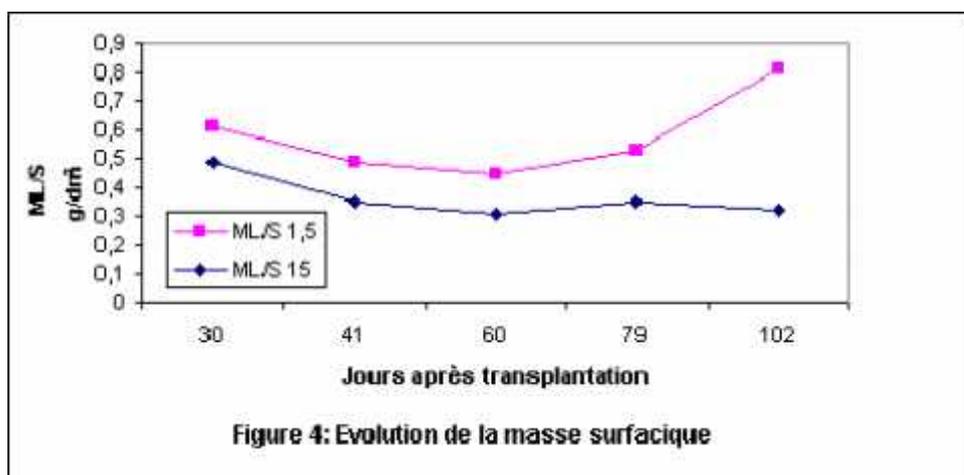
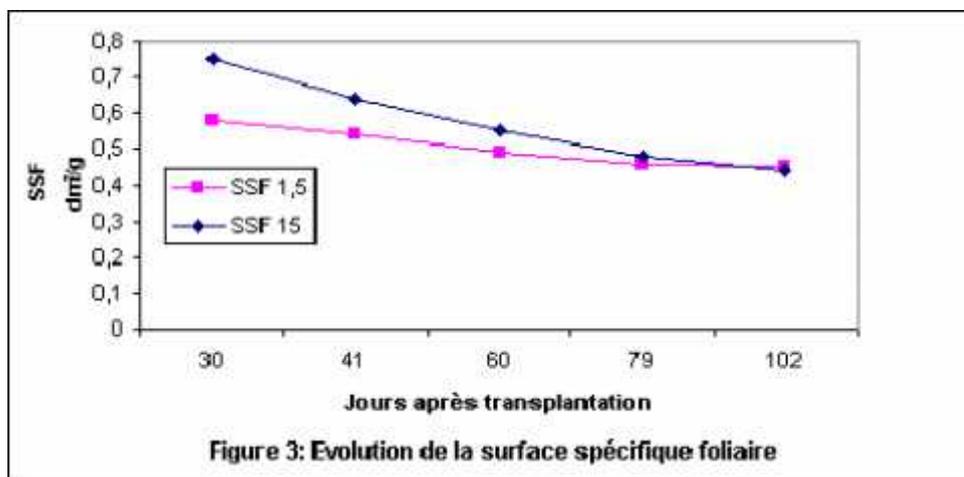
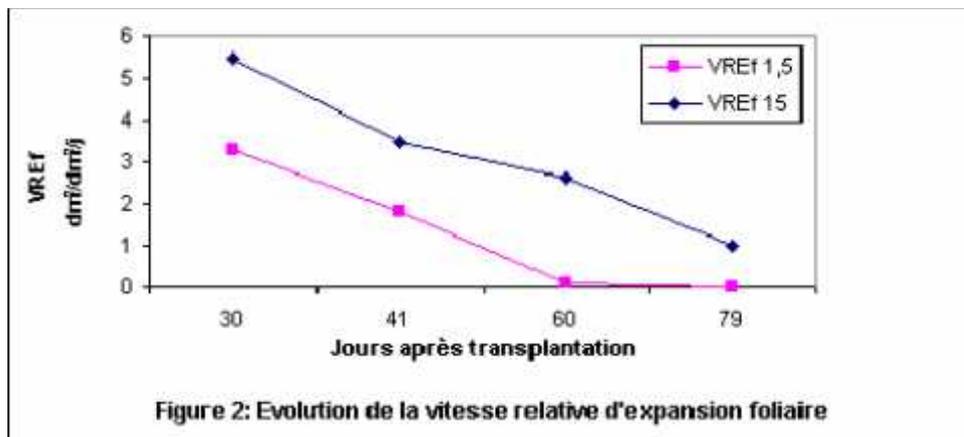
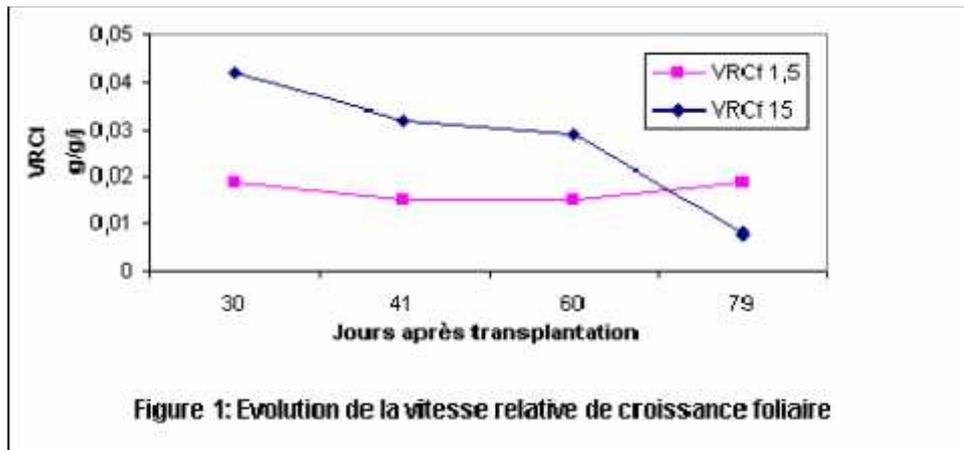
## 2. Réponses des paramètres étudiés en fonction de la teneur en azote des limbes

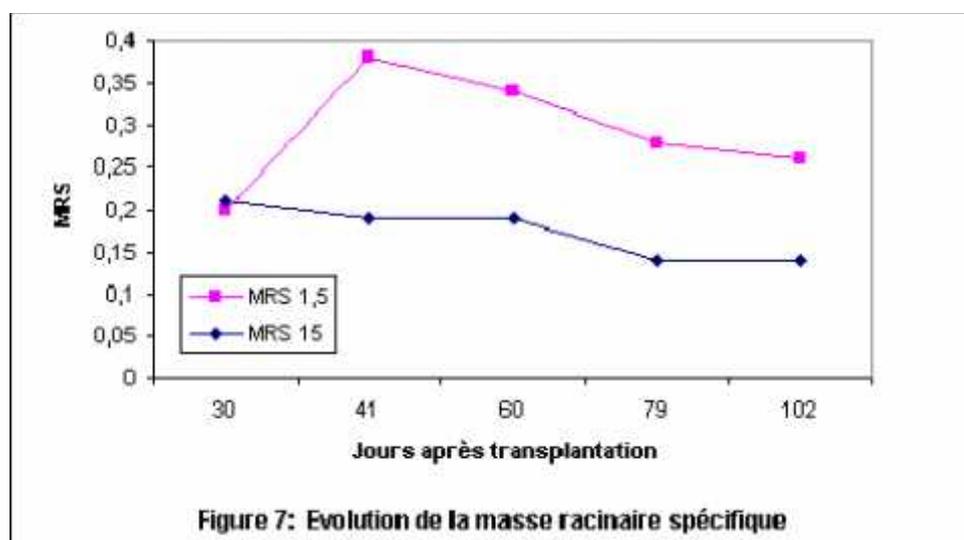
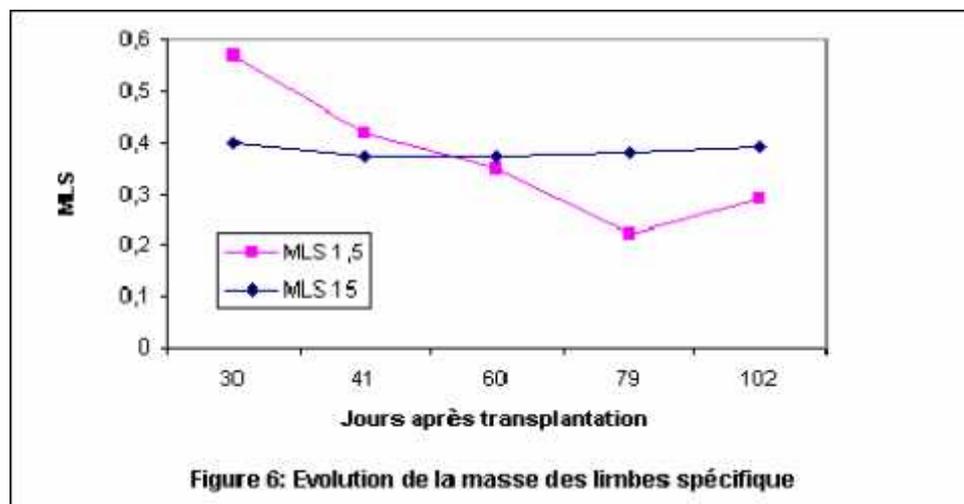
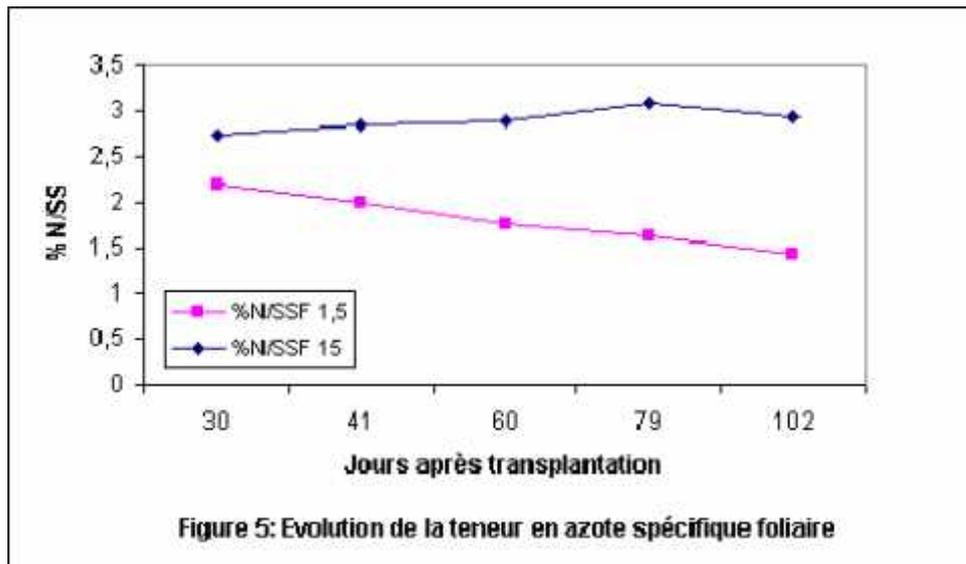
La teneur en azote des limbes renseigne sur la quantité d'azote d'enzyme fixatrice du gaz carbonique (Meziane et Shipley, 2001). En comparant la teneur en azote des limbes avec les paramètres retenus, il apparaît à chaque fois des couples bien corrélés évoluant soit dans le même sens (Figures 8 et 10), soit en sens inverse (Figures 9, 11 et 12).

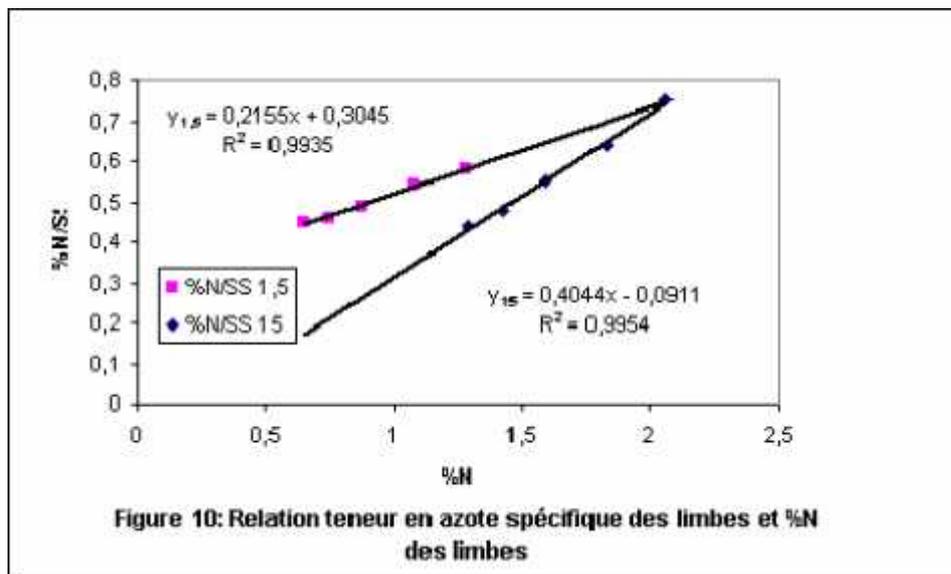
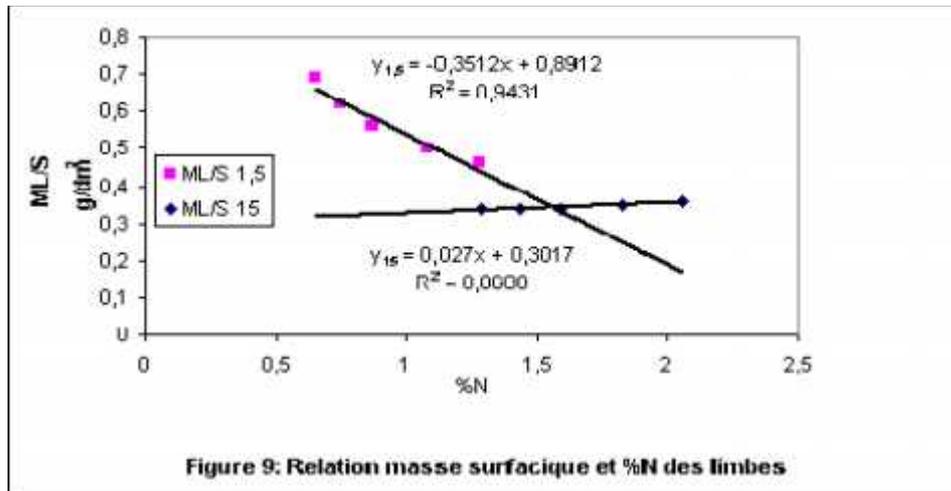
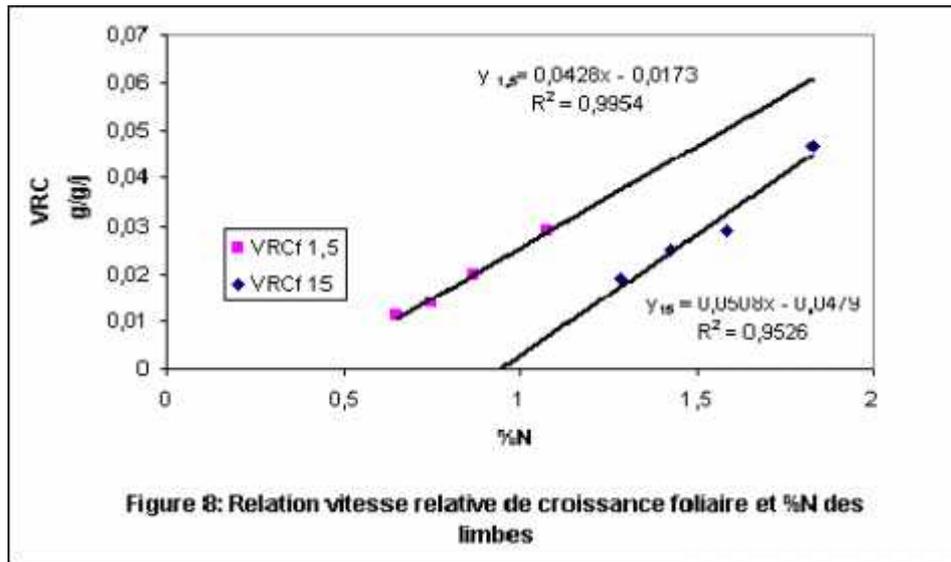
Le résultat sur les variations du couple teneur en azote des limbes – VRCf concorde avec ceux de Osaki et Shinano (2001), qui montrent de corrélations étroites et positives entre la teneur en azote des feuilles de différentes espèces, parmi lesquelles les poacées, et la vitesse relative de croissance de la plante entière. Ce résultat est aussi cohérent avec ceux d'autres travaux qui ont rapporté ce dernier paramètre à la teneur en azote de la plante entière (Pettersen et al., 1993 ; Walker et al., 2001).

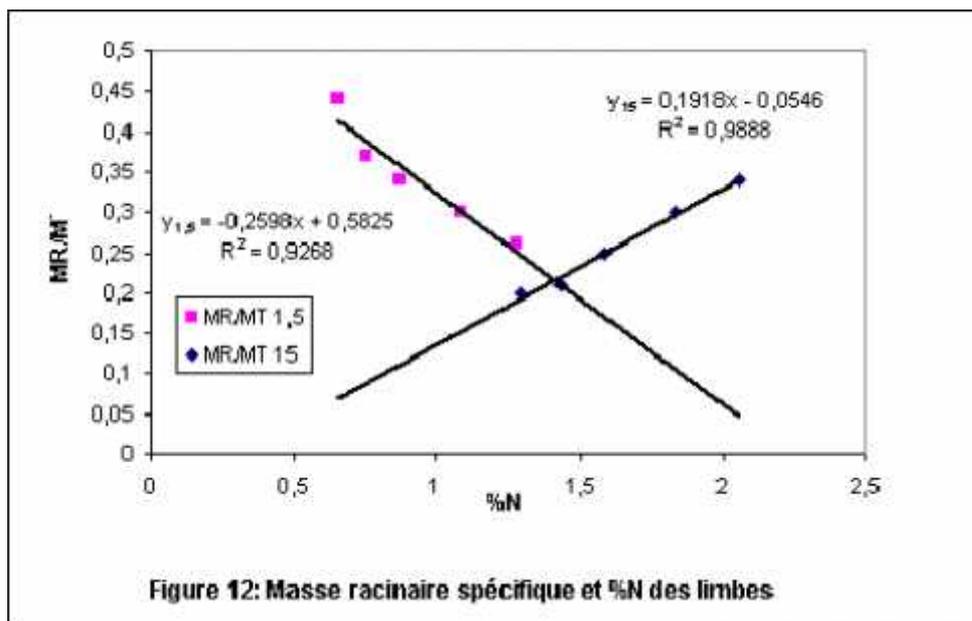
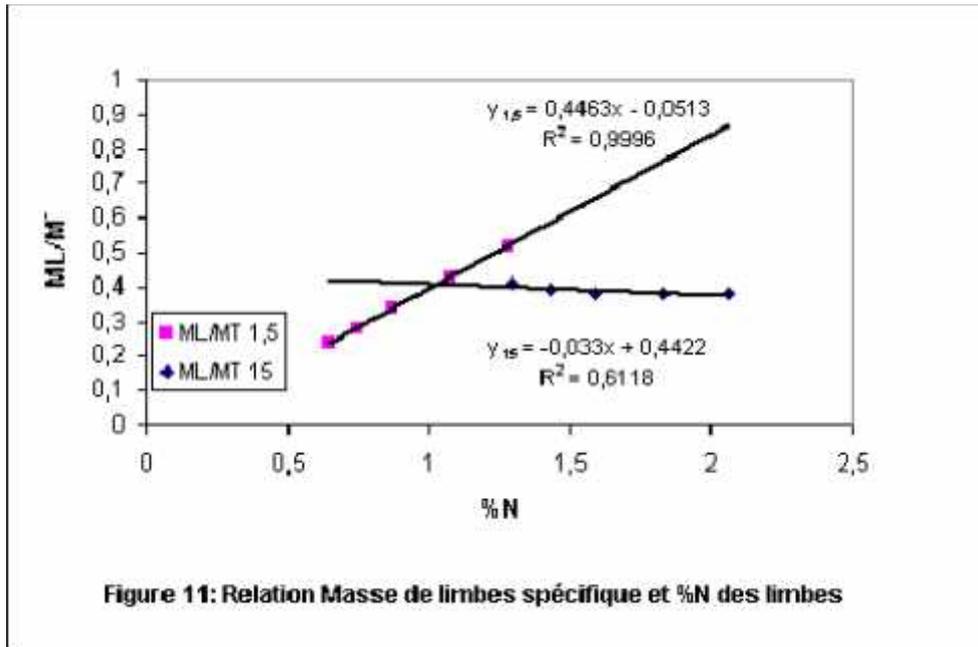
La supériorité du traitement A sur le traitement B au niveau de VRCf rapporté à la teneur en azote des limbes peut s'expliquer par la combinaison du comportement de la masse surfacique qui exprime l'épaisseur du limbe, avec celui de la teneur en azote spécifique des limbes qui reflète leur activité métabolique. Aux faibles teneurs en azote ces deux paramètres sont plus élevés dans le traitement A que dans le traitement B (Figures 9 et 10). D'après les travaux de Alloush (2003) chez le pois chiche, les réponses physiologiques à une faible concentration en phosphore comportent un accroissement d'activité de la carboxylase PEP dans les parties aériennes et dans une plus grande mesure dans les racines, ce qui peut expliquer les fortes concentrations d'acides organiques dans les plantes carencées. Il est donc probable qu'en milieu pauvre en azote, la fourniture réduite de cet élément aux limbes conduise à une orientation de flux de squelettes carbonés vers une mise en réserve accrue au détriment de leur participation dans la synthèse des acides aminés. *Hyparrhenia diplandra* ajuste par conséquent sa physiologie (modification du métabolisme carboné des limbes) pour une plus grande efficacité d'utilisation de l'azote. Cet ajustement physiologique s'accompagne d'un ajustement morphologique (épaississement des limbes et réduction de surface).

Le comportement du couple masse des limbes spécifique - teneur en azote des limbes (Figure 11) suggère une productivité élevée des limbes des plantes du traitement A par rapport à celles du traitement B. Ce comportement s'accorde avec celui du couple VRCf – teneur en azote des limbes (Fig. 8). Cette productivité profite au système racinaire (Figure 12). Les travaux de Delhon et al. (1996) et Lejay et al. (2003) montrent que l'accumulation des glucides observée dans les racines des plantes en condition de stress azoté constitue un signal conduisant à la stimulation de la synthèse des transporteurs. Il se profile alors ici, en tenant compte du comportement du couple masse racinaire spécifique – teneur en azote des limbes, un ajustement morphologique (augmentation de la surface absorbante de l'azote) pouvant être associé à un ajustement physiologique (stimulation de l'absorption).









### CONCLUSION

Confronté à une limitation d'azote, *Hyparrhenia diplandra* a réduit la surface spécifique des limbes. Il s'agit d'un comportement défensif qui permette à la plante de limiter les besoins en carbone et en azote qui pour l'essentiel sont alors orientés vers les tissus non photosynthétiques. Elle adopte

ensuite un comportement offensif par le développement de ses racines pour une meilleure exploration du milieu nutritif. Ces comportements adaptatifs reposent sur des mécanismes biochimiques et physiologiques qui confèrent aux limbes, lieu de synthèse de composés organiques carbonés et azotés un rôle important dans l'allocation différentielle des ressources au sein de la plante.

## BIBLIOGRAPHIE

1. Al Haj Khaled R., Duru M., Theau J. P., Plantureux S., Cruz P., 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *J. Veg. Sci.*; 16: 391-398.
2. Alloush G. A., 2003. Responses of hydroponically-grown chickpea to low phosphorus: pH changes, nutrient uptake rates, and root morphological changes. *Agronomie*; 23: 123-133.
3. Andrews M., Raven J. A., Lea P. J., and Sprent J. I., 2006. A role for shoot protein in shoot-root dry matter allocation in higher plants. *Ann. Bot.*; 97: 3-10.
4. Brégaré A., Bélanger G., Michaud R., 2000. Nitrogen use efficiency and morphological characteristics of timothy populations selected for low and high forage nitrogen concentrations. *Crop Sci.* ; 40: 422-429.
5. Champigny M. L., Van Quy L., Valadier M. H., 1991. Effet immédiat des nitrates sur la photoassimilation du CO<sub>2</sub> et la synthèse du saccharose dans les feuilles de blé. *C. R. Acad. Sci.*; 312: 469-476.
6. Choler P., 2002. La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* (s. l.) en Europe : essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Thèse de doctorat ès Biologie, Université Joseph Fourier, Grenoble, 197p.
7. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., Steege H. T., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G., Porter H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*; 51: 335-380.
8. Delhon P., Gojon A., Tillard P., Passama L., 1996. Diurnal regulation of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> uptake in soybean plants. III. Implication of the Dijkshoorn-Ben Zioni model in relation with the diurnal changes in NO<sub>3</sub><sup>-</sup> assimilation. *J. Exp. Bot.*; 47: 885-892.
9. Foyer C. H., Noctor G., Lelandais M., Lescure J. C., Valadier M. H., Boutin J. P., Horton P., 1994. Short term effects of nitrate, nitrite and ammonium assimilation on chlorophyll *a* fluorescence, thylakoid protein phosphorylation, net CO<sub>2</sub> assimilation and amino acid biosynthesis in maize. *Planta* ; 192 : 211-220.
10. Geiger M., Haake V., Ludewig F., Sonnwald U., Stitt M., 1999. The nitrate and ammonium nitrate supply have a major influence on the response of photosynthesis, carbon metabolism, nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco. *Plant Cell and Environ.* ; 22: 1177-1199.
11. Gounot M., Yu O., Nkandza J., 1982. Insertion de la morphogénèse dans les modèles de productivité primaire. *Oecologia Generalis* ; 3(1) : 53-74.
12. Harmens H., Stirling M., Marshall C., Farrar J. F., 2000. Is partitioning of dry weight and leaf area within *Dactylis glomerata* L. affected by N and CO<sub>2</sub> enrichment. *Ann. Bot.*; 86: 833-839.
13. Lavorel S., Garnier E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* ; 16 : 545-556.
14. Lejay L., Gansel X., Cerezo M., Tillard P., Muller C., Krapp A., Wirén N. von, Daniel-Vedele F., Gojon A., 2003. Regulation of root ion transporters by photosynthesis: functional importance and relation with hexokinase. *Plant Cell* ; 15 : 2218-2232.
15. Lemaire G., 1975. Action compare de l'alimentation azotée sur la croissance du système racinaire et des parties aériennes des végétaux. *Ann. Agron.* ; 26 (1) : 59-74.
16. Madembo C., 1982. Etude de la dynamique de la productivité primaire d'*Hyparrhenia diplandra* (HACK) Stapf. . Publi. Lab. Vet. Sci., Brazzaville : 63p.
17. Makany L., 1976. Végétation des Plateaux Tékés (Congo). Thèse d'Etat. Université de Brazzaville, 301p.
18. Makino A., Harada M., Sato T., Mae T., 1997. Growth and nitrogen allocation in rice plants grown under CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiol.*; 115: 199-203.
19. Meyer S., Cerovic Z. G., Goulas Y., Montpied S., Demotes-Meinard S., Bidet L. P. R. Moya I., Dreyer E., 2006. Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon-nitrogen balance within leaves. *Plant, Cell and Environ.*; 29: 1338-1348.
20. Meziane D., Shipley B., 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Ann Bot* ; 88 : 915-927.
21. Nagel O. W., Konings H., Lambers H., 2001. Growth rate and biomass partitioning of wildtype and low-gibberellin tomato (*Solanum lycopersicum*) plants growing at a high and low nitrogen supply. *Physiol. Plant.*; 111: 33-39.
22. Nakano H., Makino A., Mae T., 1997. The effect of elevated partial pressures of CO<sub>2</sub> on the relationships between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiol.*; 115: 191-198.
23. Osaki M., Shinano T., 2001. Plant growth based on interrelation between carbon and

- nitrogen translocation from leaves. *Photosynthetica* ; 39 (2) : 197-203.
24. Paponov I. A., Lebedinskai S., Koshkin E. I., 1999. Growth analysis of solution culture-grown winter rye, wheat and triticale at different relative rates of nitrogen supply. *Ann. Bot.* ; 84 : 467-473.
  25. Parceveaux S. de, Catsky, 1970. Méthodes et techniques de mesure des surfaces foliaires. *In* Techniques d'études des facteurs physiques de la biosphère. Paris : I.N.R.A., pp. 493-499.
  26. Paterson E., Sim A., 1999. Rhizodeposition and C-partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation. *Plant and Soil*; 216: 155-164.
  27. Petterson R., McDonald A. J. S., Stadenberg I., 1993. Response of small birch plants (*Betula pendula* Roth) to elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen supply. *Plant Cell and Environ.* ; 16: 1115-1121.
  28. Rufty Jr T. W., Hubert S. C., Volk R. J., 1988. Alteration in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress. *Plant Physiol.*; 88: 725-730.
  29. Ryser P., Eek L., 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *Am. J. Bot.*; 87 (3): 402-411.
  30. Schulze W., Stitt M., Schulze E. D., Neuhaus H. E., Fichtner K., 1991. A quantification of the significance of assimilatory starch for growth of *Arabidopsis thaliana* L. (HEYNH). *Plant Physiol.* ; 95 : 890-895.
  31. Volk R. J., Chaillou S., Mariotti A., Morot-Gaudry J. F., 1992. Beneficial effects of concurrent ammonium and nitrate nutrition on the growth of *Phaseolus vulgaris*: a <sup>15</sup>N study. *Plant Physiol. Biochem.* ; 30: 487-493.
  32. Walker R. L., Burns I. G., Moorby J., 2001. Responses of plant growth rate to nitrogen supply: a comparison of relative addition and N interruption treatments. *J. Exp. Bot.*; 52 (355): 309-317.