

CHAPITRE II : Nutrition minérale et relation sol-plante

Introduction

La racine est un organe propre aux végétaux vasculaires que sont les Ptéridophytes (fougère, prêles et lycopodes), les Gymnospermes (conifères, cycadales, gnétacées et éphedracées) et les Angiospermes (toutes les plantes à fleurs) chez lesquelles, elle est opposée à la tige dès le stade embryonnaire. Lors de son développement ultérieur, la racine diffère de la tige par trois caractères fondamentaux : le géotropisme, l'absence de cuticule et le mode de ramification. Le géotropisme de la racine est positif (c'est-à-dire qu'elle croît vers le bas) alors que celui de la tige est négatif (croissance vers le haut).

La cuticule, couche cireuse hydrophobe, recouvre tous les organes aériens des plantes terrestre ; elle empêche l'évaporation directe de l'eau dans une atmosphère desséchante et maintient la turgescence des tissus (on entend par turgescence la pression interne des cellules qui assure leur rigidité par gonflement). Par contre, au niveau des racines, l'absence de cuticule permet l'absorption de l'eau du sol.

Quant à la ramification, elle se fait chez la tige selon une géométrie stricte à partir de bourgeons disposés de façon régulière (phyllotaxie) et issus d'un unique méristème terminal issu de l'embryon (on appelle méristème un petit massif de cellules spécialisées dans la production de nouvelles cellules par division). A l'inverse, chez la racine, des méristèmes peuvent apparaître en fonction des contraintes extérieures, ce qui conduit à une géométrie plus irrégulière et très flexible. L'extrémité d'une racine en élongation est formée d'un petit massif méristématique à partir duquel les nouveaux tissus se construisent, précédé d'une coiffe (fonction de protection lors de la pénétration dans le sol) et suivi sur quelque millimètre par des poils absorbants (Drénou, 2006).

Chez les plantes ligneuses, on peut distinguer trois grandes catégories de fonctions du système racinaire :

- la fixation de l'arbre dans le sol, assurée par les grosses racines ligneuses dont la configuration s'adapte aux contraintes de l'environnement;
- le stockage des réserves (carbone sous forme de sucres solubles, d'amidon ou de lipides et azote sous forme de protéines) nécessaire à la reprise de la végétation au printemps. Ces réserves sont distribuées à la fois dans le parenchyme radial du bois et dans les tissus corticaux des racines fines non lignifiées;

- Enfin, le troisième rôle des racines est d'assurer l'alimentation en eau et la nutrition minérale de l'arbre à partir des ressources du sol ; cette fonction est entièrement dévolue aux racines les plus fines.

Le système racinaire d'un arbre est donc formé de deux types de racines organisées pour assurer un fonctionnement harmonieux de l'ensemble, mais plus ou moins spécialisées dans des rôles précis.

Les racines ligneuses, dont le diamètre peut aller de quelques millimètres à plusieurs décimètres, constituent le squelette pérenne de l'ensemble ; leur croissance annuelle en longueur et en diamètre, ainsi que leur ramification continue, assure l'accroissement permanent du volume de sol exploré et exploité par l'arbre. Elles portent les racines fines absorbantes, conduisent les deux flux croisés de sèves et, comme le tronc et les plus grosses branches de l'arbre, elles stockent des réserves. Cette dernière fonction est particulièrement importante dans le cas des arbres des régions à climat saisonnier contrasté, comme les tropiques secs ou les zones méditerranéennes, tempérées et boréales. Dans ces conditions, en effet, la construction rapide de nouvelles feuilles et le redémarrage de la croissance au début de la saison favorable est nécessaire pour la mobilisation de ressources accumulées l'année précédente. De plus, pendant la saison défavorable (même lors des hivers froids comme dans nos régions tempérées), une partie de ces réserves est utilisée pour assurer la respiration d'entretien des divers tissus. Il s'agit surtout de glucides (amidon et sucre solubles) accumulés dans le parenchyme ligneux de l'aubier des branches, du tronc et des grosses racines, mais aussi de lipides (comme dans le cas des *Ailanthus* sp.) et des protéines dites protéines de réserves localisées dans le phloème qui ont l'avantage de stocker de l'azote en même temps que du carbone. Selon l'espèce d'arbre, ces différents types de réserves ne sont pas également mis à contribution ; par exemple, Barbaroux et Breda (2002) ont montré des distributions et des vitesses de mobilisation très différentes dans les troncs de chêne et de hêtre. Les données sont rares pour ce qui concerne les racines, mais il est probable que différentes stratégies de gestion des réserves y sont aussi représentées (Drénou, 2006).

Les racines fines, quant à elles, ont un diamètre compris entre un dixième et un millimètre. Elles sont très nombreuses mais fragiles (donc difficiles à prélever, à observer et à quantifier) et elles gardent une structure primaire pendant toute leur durée de vie, qui est brève (de l'ordre de la saison de végétation) sauf pour le petit nombre d'entre elles qui donneront naissance à de nouvelles grosses racines, ligneuses et pérennes, et contribueront à

l'accroissement du squelette. Ce caractère éphémère (à l'échelle de la vie de l'arbre) justifie l'analogie que l'on fait souvent entre les racines fines (qui constituent l'interface sol-arbre) et les feuilles (qui constituent l'interface atmosphère-arbre). Dans les deux cas, ce sont de petits organes caducs, développant une grande surface de contact entre la plante et son environnement, spécialisés pour gérer d'importants flux de matière et d'énergie ; par exemple, dans un peuplement de pin sylvestre de 40 ans, les racines fines ne représentent que 5% de la masse totale des racines, mais 90% de la longueur. La subérisation des racines fines (c'est-à-dire la mort et la chute des poils absorbants et le brunissement du cortex du fait de l'accumulation de subérine) est très rapide ; de l'ordre de la semaine en été et du mois en hiver ; il en résulte que la proportion de surface non subérisée (les bouts blancs) est très inférieure à 1% chez un arbre adulte (Kozlowski et Pallary, 1997 in Drénou, 2006).

Cela peut sembler paradoxal, la subérine étant hydrophobe (c'est elle qui confère ses intéressantes propriétés au liège), comment une racine fine subérisée, et qui plus est dépourvue de poils absorbants, peut-elle assurer efficacement sa fonction d'absorption ? Nous verrons plus loin la solution de cette énigme.

Les deux types de racines que nous venons de décrire sont répartis très différemment dans le profil du sol. Les quelques grosses racines ligneuses qui pénètrent les horizons profonds portent peu de racines fines. En revanche, ces dernières sont concentrées dans 20 ou 30 cm les plus proches de la surface, où elles peuvent former un feutrage très dense.

II.1. Les racines des végétaux

Les racines sont des organes d'ancrage de la plante au sol et d'alimentation des parties aériennes du végétal en eau et en minéraux nutritifs (Sanerbeck et Johnen, 1977 in Morel, 1996). On distingue l'extrémité d'une racine par une coiffe qui est entourée d'un mucilage polysaccharidique, et joue donc ensemble le rôle de bouclier et d'un lubrifiant destiné à permettre la pénétration de l'organe dans le sol (Pilet et *al.*, 1983). En arrière de la zone d'élongation se trouve la zone pilifère formée d'allongement de certaines cellules épidermiques qui contiennent des polysaccharides et des gommes polyuroniques qui possèdent des groupes acides carboxyliques à l'origine d'une capacité d'échange cationique, la paroi très fine des poils absorbants et la grande surface qu'ils occupent en font un site d'absorption des éléments nutritifs (Calvet, 2003) (Figure n°01). La colonisation des racines

par les mycorhizes est efficace pour favoriser une plus grande exploitation de volume de sol et une prise nutritive augmentée (Pate, 1995 in Ström, 2001).

De façon générale, la racine comprend:

- La coiffe qui protège la zone méristématique ;
- La zone pilifère qui porte les poils absorbants et qui mesure quelques centimètres de longueur ;
- La zone subéreuse qui est reliée au collet si la structure reste primaire ou aux tissus subéro-phellodermiques lorsqu'il existe une structure secondaire primaire issue du fonctionnement du méristème terminal et la structure secondaire réalisée par le fonctionnement de zones génératrices libéro-ligneuse et subéro-phellodermiques.

Les tissus primaires sont responsables de l'allongement du système racinaire, les tissus secondaires de sa croissance en diamètre, les monocotylédones ont une structure primaire très poussée qui se maintient durant toute la vie de la plante. Les dicotylédones et les gymnospermes possèdent des formations secondaires, leur racine primaire restant toujours peu différenciée.

II.1.1. Systèmes racinaires

Il existe deux types principaux de systèmes racinaires : le système pivotant et le système fasciculé. La plupart des dicotylédones et des gymnospermes possèdent un **système racinaire pivotant**, avec une volumineuse racine principale, ou pivot, dont la fonction est d'aller chercher l'eau profondément. Le pivot se développe directement à partir de la radicule, ou racine embryonnaire, et produit des ramifications appelées **racines latérales** ou **racines secondaires**. Les racines latérales peuvent développer à leur tour leurs propres racines, permettant une augmentation du volume racinaire. Les pivots pénètrent généralement très profondément dans le sol et conviennent bien aux plantes qui deviennent plus volumineuses chaque année, comme les arbres. Cependant, tous les pivots ne sont pas profonds. Certains grands arbres, comme les conifères, ont des pivots peu profonds. Cet aspect est typique en montagne où les sols sont superficiels et reposent sur les rochers. Les plantes herbacées n'ont pas non plus forcément des pivots volumineux. De nombreuses petites plantes possèdent un système racinaire pivotant, particulièrement lorsqu'elles doivent survivre durant de longues périodes de sécheresse. Par exemple, le pissenlit possède un seul pivot qui peut mesurer 30 centimètres de longueur, voire plus. Les plantes vasculaires sans fleurs et la majorité des monocotylédones, comme les graminées, possèdent un **système racinaire fasciculé** (Duhoux, 2004).

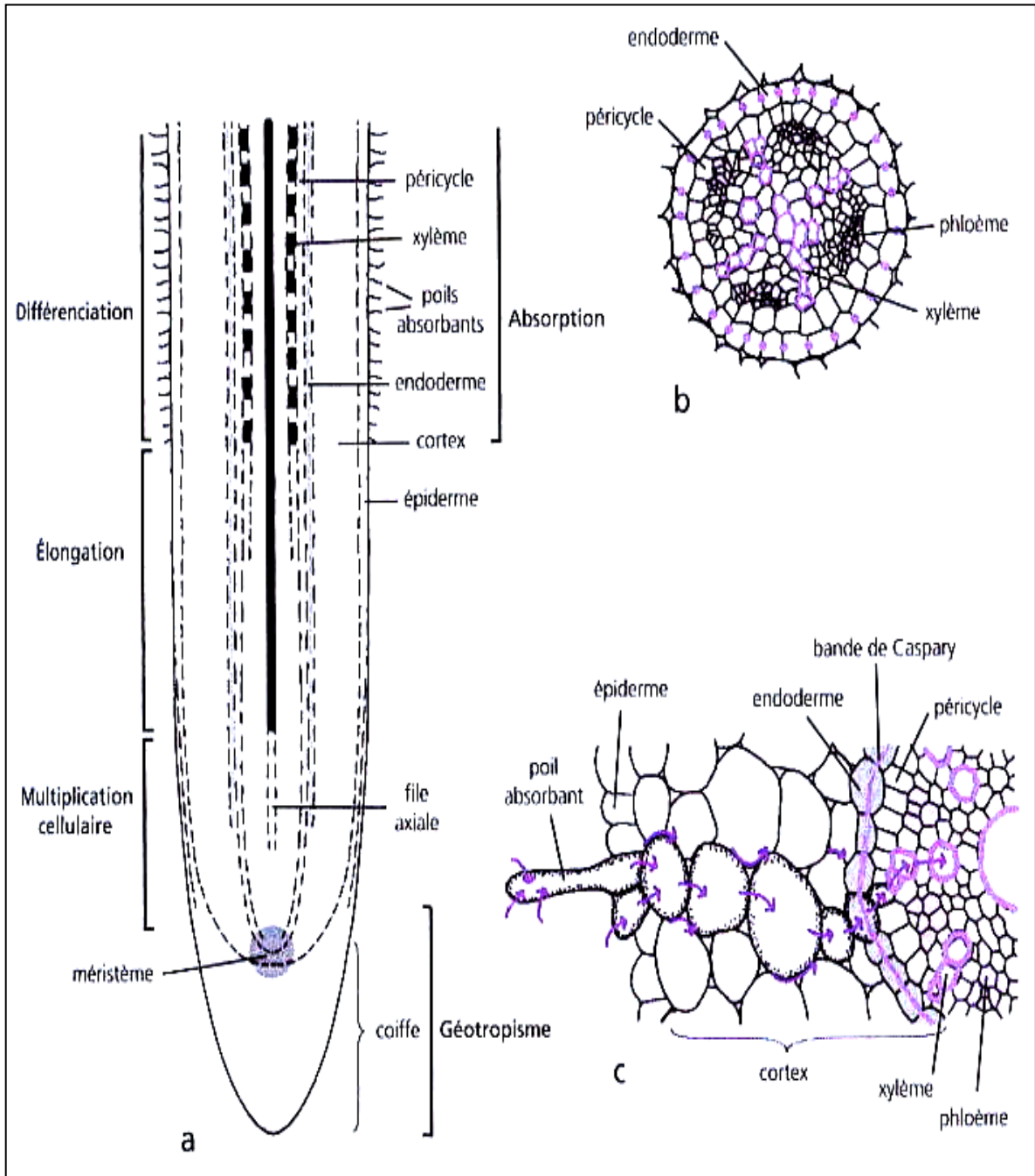


Figure n°01 : Anatomie primaire et fonctionnelle de la racine (Calvet, 2003).

a : Coupe longitudinale axiale d'une pointe racinaire. Organisation de base et localisation des principales zones d'activité. **b** : Anatomie primaire de la racine en coupe transversale ; seule la partie centrale est représentée. L'endoderme est repéré par les épaisissements lignifiés des parois radiales (Bande de Caspary). Alternance de massifs de xylème primaire, à différenciation centripète, et de massifs de phloème. **c** : Coupe transversale au niveau de la zone d'absorption. La circulation symplastique et apoplastique de la solution minérale est symbolisée par les flèches colorées.

À la place d'une seule racine principale développée à partir de la radicule, qui meurt rapidement, de nombreuses racines se développent à la base de la tige. Ces racines sont appelées **racines adventives** car elles ne se mettent pas en place à l'endroit habituel. Elles ne proviennent pas d'autres racines. Dans un système racinaire fasciculé, aucune racine ne se développe plus que les autres. Chaque racine adventive forme des racines latérales, produisant ainsi un système racinaire plus superficiel et plus horizontal que le système pivotant. Cette structure superficielle permet aux racines d'absorber de l'eau avant qu'elle ne s'évapore. Les systèmes fasciculés sont plutôt fréquents dans les régions sèches, où les couches de sol profondes sont peu humides. Ils sont également courants chez les plantes qui ne se développent pas au-delà d'une année, comme le maïs. Les systèmes racinaires pivotant et fasciculé représentent deux stratégies différentes visant à obtenir de l'eau dans des zones où elle est rare. Typiquement, 50 % à 90 % des racines des plantes sont localisées dans les 30 premiers centimètres du sol (Duhoux, 2004).

II.1.2. Croissance racinaire

Qu'une racine soit longue ou courte, sa croissance, comme celle de la tige, commence par des divisions dans le méristème apical, situé à son extrémité. Le méristème est une « fontaine de jeunesse » grâce à un petit groupe de cellules capables de se diviser, appelées *initiales*. Les initiales du méristème apical racinaire sont localisées dans une petite zone sphérique du méristème, d'environ 0,1 millimètre de diamètre, et se divisent très lentement. Cette zone est appelée **centre quiescent** (du mot latin *quiescere*, se reposer). Quand une initiale se divise, une cellule fille reste dans le méristème apical, à l'état d'initiale, tandis que l'autre devient une dérivée qui est prête pour la croissance et la différenciation cellulaires. Si le méristème apical est endommagé ou détruit, quelques initiales et leurs dérivées sont capables d'en reconstruire un autre. Une expérimentation a montré qu'un vingtième du méristème apical racinaire d'un plant de pomme de terre est capable de régénérer l'ensemble du méristème. Chaque cellule du méristème apical racinaire semble avoir une « carte du développement » lui permettant de reconstruire l'ensemble de la structure. De part et d'autre du centre quiescent, on distingue deux zones méristématiques aux devenir totalement différents. Au-dessous du centre quiescent, la **zone d'entretien de la coiffe** est constituée de cellules aplaties, au cycle cellulaire très court, qui sont à l'origine de l'ensemble de la coiffe. Au-dessus du centre quiescent, le **méristème apical** est constitué de cellules se divisant très fréquemment et dont les dérivées sont à l'origine du protoderme, du méristème fondamental et du procambium. Les mitoses qui ont lieu dans ces trois zones produisent des cellules qui se

différencieront en tissus. Le protoderme, qui donne naissance au rhizoderme, se développe à partir des cellules externes du méristème apical. Le méristème fondamental, qui produit les tissus fondamentaux, est localisé au-dessous du protoderme. Le procambium, à l'origine des tissus conducteurs primaires, est interne par rapport au méristème fondamental. Les dérivées de ces zones méristématiques se divisent plus rapidement que les initiales du méristème apical. Certaines études ont montré que les cellules du protoderme, du méristème fondamental et du procambium se divisent toutes les 12 heures alors que les initiales ne se divisent que toutes les 180 heures. Dans une racine, la division, l'élongation et la différenciation cellulaires peuvent être suivies linéairement dans trois zones qui se recouvrent : la *zone de division cellulaire*, la *zone d'élongation* et la *zone de différenciation* (Duhoux, 2004).

II.1.3. Poils absorbants

C'est dans la zone de différenciation, située au-dessus de la zone d'élongation, que la racine produit des cellules du rhizoderme qui sont à l'origine des *poils absorbants*. Spécialisés dans l'absorption de l'eau et des sels minéraux, les poils absorbants se situent dans le dernier ou les deux derniers centimètres de la racine. Au fur et à mesure que la racine s'allonge, les anciens poils absorbants meurent tandis que de nouveaux se mettent en place dans la zone de différenciation. L'essentiel de l'absorption de l'eau et des sels minéraux se fait *via* les poils absorbants, y compris pour les racines les plus volumineuses. Chez les plantes possédant un pivot, les poils absorbants se développent à une grande profondeur. Chez les systèmes racinaires fasciculés, les racines ne sont pas très profondes mais elles sont très étalées ; les poils absorbants ne sont donc pas très près de la base de la tige. C'est pour ces raisons qu'un arrosage court, effectué au niveau où la plante pénètre dans le sol, est généralement inefficace, l'eau n'arrivant pas à pénétrer dans la plante (Duhoux, 2004).

II.1.4. Effet de la racine sur son milieu

II.1.4.1. Absorption de l'eau

L'accès de l'eau pour la racine dépend d'une part des conditions propres du sol, d'autre part de l'ensemble du système racinaire à extraire l'eau du sol (Morel, 1996). L'absorption de l'eau permet de compenser l'évapotranspiration par la partie aérienne et alimente la plante en éléments minéraux, il en résulte un drainage de l'eau ce qui facilite sa présence à la surface racinaire (Gobat et *al.*, 1998).

II.1.4.2. Absorption des ions

Les plantes prélèvent les éléments nutritifs en solution, ce qui entraîne une diminution des concentrations en ions de la solution du sol dans la rhizosphère. L'absorption des ions nécessaires pour la plante (Ca, Mg, K, Na, NH₄, NO₃, HPO₄, Fer, Mn, Zn, ...) se fait dans la règle par la diffusion, la racine absorbe des ions avec efficacité à condition que la concentration cellulaire soit plus grande par rapport à la solution du sol (Lorenz *et al.*, 1994 ; McLaughlin *et al.*, 1998 ; Hinsinger.,1998 et 2000 in Chaignon, 2001).

Certains éléments se trouvent en abondance dans la solution du sol comme le cas du calcium et les carbonates dans les sols calcaires (Calcosols et Rendosols), et le sulfate dans les sols gypseux (Gypsosols), qui sont entraînés par convection dans le flux de masse, prélevés en petites quantités par les racines, et l'augmentation de leurs concentration forment un encroûtement pré-racinaire et isolent donc la racine de son environnement (Callot *et al.*, 1983).

II.1.4.3. Consommation de l'oxygène

La racine est un organe hétérotrophe, elle dépend jour et nuit de la respiration pour se procurer l'énergie nécessaire à ses activités cellulaires. Alors que le drainage de l'eau par les poils absorbants augmente l'aération du sol, la racine consomme par son activité respiratoire une partie de l'oxygène ceci tend à abaisser l'oxygène dans la rhizosphère (Gobat *et al.*, 1998).

L'environnement racinaire est caractérisé par des réactions déterminant et contrôlant le transfert des ions (tel que le P) entre le sol et la solution, des mécanismes inhérents au fonctionnement des racines, des interactions entre les réactions sol-solution et les mécanismes mis en œuvre par les racines, des interactions entre des mécanismes racinaires et des interactions entre les réactions sol-solution.

II.2. Rôles physiologiques et agronomiques des éléments minéraux et exigences des plantes

Un sol fertile doit contenir tous les éléments fertilisants essentiels, en quantités suffisantes et en proportions équilibrées. Les éléments fertilisants doivent également se trouver sous des formes assimilables. Faute de ces deux conditions, les plantes ne pourront atteindre leur plein potentiel de croissance.

Chacun des éléments fertilisants essentiels remplit une ou plusieurs fonctions spécifiques dans la croissance et le développement de la plante. Une carence en l'un d'entre eux aboutit à une croissance réduite ou anormale. Les rôles principaux de chaque élément fertilisant et les effets causés par leur carence sont expliqués dans le présent chapitre.

II.2.1. Les éléments majeurs ou macro-éléments

II.2.1.1. L'azote (N)

- Il est l'un des constituant de l'ADN ;
- Il entre dans la composition des protéines cytoplasmiques, membranaires et des chloroplastes ;
- Il est également un constituant des enzymes ;
- Il est conservé sous forme de matières de réserves protéiques, principalement dans les graines.

L'apport d'azote va donc permettre à la plante :

- la multiplication cellulaire et donc la croissance végétative grâce à la formation d'une auxine (l'acide indole acétique) qui favorise la prolifération des bourgeons et ralentit la formation des pointes de racines. L'azote est défavorable à la floraison et à la fructification ;
- la multiplication des chloroplastes responsables de la photosynthèse ;
- la synthèse de glucides via les chloroplastes transformés par la suite en acides aminés et en protéines ;
- le fonctionnement de la plante grâce à la production de protéines, enzymes et autres cursus responsable des réactions biochimiques de la plante ;
- la constitution des matières de réserves azotées.

II.2.1.2. Le phosphore (P)

Fonctions plastiques :

- C'est un constituant des acides nucléiques entrant dans la jonction entre les nucléotides.
- Constituant des phospholipides des membranes végétales.

Fonction énergétique : L'ATP (adénosine tri-phosphate) est la source principale d'énergie du métabolisme, l'hydrolyse de l'ATP produisant un phosphate inorganique (qui se lie au substrat à phosphoryler) et libérant l'énergie nécessaire à cette phosphorylation.

Fonctions métaboliques :

- La phosphorylation des glucides ainsi que d'autres substrats organiques les rendent plus réactifs aux réactions biochimiques du métabolisme.
- Catalyseur de la synthèse des glucides à partir de CO₂ et de H₂O (Lerot, 2006).

Le phosphore est dans la plante:

- un activateur de la croissance des bourgeons et des racines ;
- participe au transfert d'énergie dans la plante ;
- un activateur de la synthèse des glucides et leur mise en réserve ;
- un facteur de précocité de la mise à fleur et de la fructification;
- un facteur de résistance au froid et aux ravageurs par suite d'une plus forte teneur en glucides.

II.2.1.3. Le Potassium (K)

Le K dissous dans les liquides cellulaires va jouer un rôle important dans :

- la maintenance et la régulation de la pression osmotique ;
- l'équilibre acide-base dans la cellule en évitant son acidification. En fait, il remplace les ions H⁺ des composés (NO₃ et acides organiques) pendant leur transport dans la plante ;
- il a une action directe sur l'ouverture et la fermeture des stomates participant ainsi à la diminution des risques de flétrissement ;
- constituant de certains enzymes entrant dans la catalyse de la synthèse des protéines, de l'ATP et dans la photosynthèse. Il stimule également les enzymes de la phosphorylation et inhibe celles de la respiration ;
- il facilite le transport des glucides dans la plante, leur transformation en lipides et leur mise en réserve ;
- augmente la résistance au froid et aux cryptogames ;
- favorise le développement du système racinaire et la flexibilité des tissus ;
- il favorise l'assimilation du CO₂ par la plante (Lerot, 2006).
-

II.2.2. Les éléments secondaires ou méso-éléments

II.2.2.1. Le Calcium (Ca)

- Augmentation de la transpiration et diminution de l'absorption de l'eau par les racines ;
- Composant de la membrane et des parois, auxquelles il donne de la résistance ;
- Diminution de la perméabilité de la membrane vis-à-vis de l'absorption du K, du Fe et des métaux lourds toxiques ;
- Tout comme le K, le Ca va neutraliser les acides organiques de la vacuole cellulaire avec formation de cristaux tels que l'oxalate, le citrate ou le tartrate de Ca ;

- Il entre dans la composition d'enzymes catalytiques comme les ATPases. Augmentation de la résistance, il permet un développement normal des racines ;
- Améliore la maturation des fruits et des graines.

Des rôles agronomiques indéniables :

- Maintient la structure des sols par la floculation des colloïdes permettant une bonne perméabilité à l'eau et à l'air ainsi que la stabilité du substrat contrairement aux ions monovalents (Na^+ , K^+ et H^+) ;
- Régularisation du pH du substrat grâce à l'apport de bases liés au calcium dans les amendements ;

II.2.2.2. Le magnésium (Mg)

- Atome central de la molécule tétrapyrolique des chlorophylles. Il participe également à la synthèse de la xanthophylle et des carotènes donnant la pigmentation des feuilles ;
- Activateur des ATPases ainsi que catalyseur de nombreuses réactions biochimiques (glycolyse, synthèse des glucides, etc.) dans lequel est engrangé le phénomène de phosphorylation ;
- Tout comme le calcium et le potassium, le magnésium va neutraliser les acides organiques avec la formation de cristaux tels que l'oxalate, le citrate ou le tartrate de magnésium dans la vacuole cellulaire. Il a donc un rôle de régulation du pH cellulaire ;
- Intervient dans le fonctionnement des chloroplastes ;
- Permet la liaison entre les deux sous-unités des ribosomes responsables de la transcription de l'ADN en protéines ;
- Favorise l'assimilation et la migration du phosphore dans la plante et dans les graines pour former la phytine et les lipides ;
- Favorise la formation des fruits et des graines ;
- Elève la teneur en vitamine A et C ;
- Augmente la turgescence par l'hydratation des tissus.

Les rôles agronomiques du magnésium sont semblables à ceux du calcium (Lerot, 2006).

II.2.2.3. Le soufre (S)

- Il entre dans la constitution de trois acides aminés (la cystéine, la cystine et la méthionine) et donc dans de nombreuses protéines ;

- Il compose les molécules organiques volatiles et aromatiques ;
- Il est impliqué dans la synthèse des vitamines ;
- Constituant du coenzyme A jouant un rôle important dans le métabolisme lipidique et glucidique ce qui le rend important dans les essences à graines oléagineuse, les plantes médicinales et aromatiques ;
- Composant de différentes enzymes (Lerot, 2006).

II.2.3. Les oligo-éléments

Les oligo-éléments sont des éléments indispensables au bon fonctionnement du métabolisme de la plante mais dans des proportions relativement faibles. Ils ont des rôles essentiellement catalytiques et métaboliques.

II.2.3.1. Le fer (Fe)

- Source de transporteur d'électrons notamment dans les photosystèmes des chloroplastes et dans la chaîne de transport des électrons des mitochondries en changeant de valence.
- Élément de liaison entre certaines protéines et enzymes.
- Il se situe au centre du noyau tétrapyrrolique appelé hème des enzymes et joue un rôle de capteur d'électrons des réactions.
- Il joue un rôle important dans l'oxydo-réduction des nitrates, des sulfates.
- Participe à la formation de la chlorophylle sans en être un composant.
- Fait partie du fonctionnement des chloroplastes.

II.2.3.2. Le manganèse (Mn)

Le Mn joue un rôle important dans la respiration (synthèse d'ATP), la photosynthèse et la synthèse des protéines :

- Réduction des nitrates en nitrite et en $-NH_2$;
- Stimulation de la formation des hydrates de carbone ;
- En fait, il est nécessaire à la 'cassure' du CO_2 et de H_2O pendant la photosynthèse ;
- Il fait partie de nombreuses enzymes intervenant dans la libération d'énergie (cycle de Krebs). Il participe à la formation de la chlorophylle (Lerot, 2006).

II.2.3.3. Le cuivre (Cu)

- C'est un élément essentiel de certains enzymes et il joue un rôle dans la respiration ;
- Le cuivre s'associe à certaines protéines à caractère de ferments telles que l'urease, l'oxydase de l'acide ascorbique qui oxyde la matière organique ;
- Au niveau de la respiration, le Cu intervient dans le stade où l'hydrogène est libéré dans le cycle de Krebs pour produire de l'eau en final ;
- Oxydant du fer dans la plante rendant le fer inassimilable ;
- Rôle indéniable dans la protection préventive des maladies cryptogamiques ;
- Participe à la synthèse des lignines et à la fixation de l'azote ;
- Rôle important au moment de la floraison notamment sur l'initiation florale.

II.2.3.4. Le zinc (Zn)

- Fait partie de différentes enzymes tel que l'enzyme anhydrase responsable de la catalyse de la dégradation l'acide carbonique ($H_2CO_3 \leftrightarrow CO_2 + H_2O$) mais également dans la triphosphate déshydrogénase intervenant dans la glycolyse (catabolisme du glucose) ;
- Intervient également dans les phénomènes de respiration et de fermentation ;
- Il joue un rôle important dans la synthèse de l'auxine (AIA ou Acide IndolAcétique) ;
- Le Zn est indispensable aux processus d'oxydo-réduction ;
- Il intervient également dans l'élaboration chlorophyllienne ;
- Intervient dans le métabolisme du soufre ;
- Aurait probablement un rôle dans la réduction des nitrates et des phosphates ;
- Diminution des effets causés par un manque en N et de P mais aggrave les effets d'un manque en K, Ca et Mg (Lerot, 2006).

II.2.3.5. Le bore (B)

- Transport et utilisation des hydrates de carbonés par formation de complexe stable avec l'acide borique ;
- Régulation de la photosynthèse ;
- Maintien de l'élasticité des parois cellulaires ainsi que l'intégrité de la membrane cytoplasmique ;
- Elongation et division cellulaire des bourgeons apicaux racinaires ou caulinofoiaires ;
- Action dans la synthèse des acides nucléiques ;

II.2.3.6. Le molybdène (Mo)

- Indispensable aux Fabaceae pour la formation des nodules dans lesquels, est possible la fixation du N₂ par les microorganismes symbiotiques ;
- Intervient dans l'élaboration de l'acide ascorbique ou vitamine C ;
- Interviendrait dans la réduction des nitrites en radical -NH₂ ;
- Transporteur d'électrons (Lerot, 2006).

II.3. Nutrition minérale des plantes

II.3.1. Concept de la rhizosphère

La rhizosphère est l'emplacement micro actif chimiquement, biologiquement et écologiquement, le plus important dans le sol (Toal et al., 2000). La rhizosphère est aussi définie comme le volume du sol sous l'influence des racines vivantes, une zone d'échange particulière riche en micro-organismes et une activité qui conditionne l'importance et la qualité de la production végétale aussi bien que l'évolution caractéristique biologique et physico-chimique du sol (Lucas, 2002). Elle est le passage obligatoire de tous les éléments minéraux depuis le sol vers les plantes, et un lieu d'interaction forte entre les plantes et les microorganismes du sol (Walter et al., 2005) (Figure n°02).

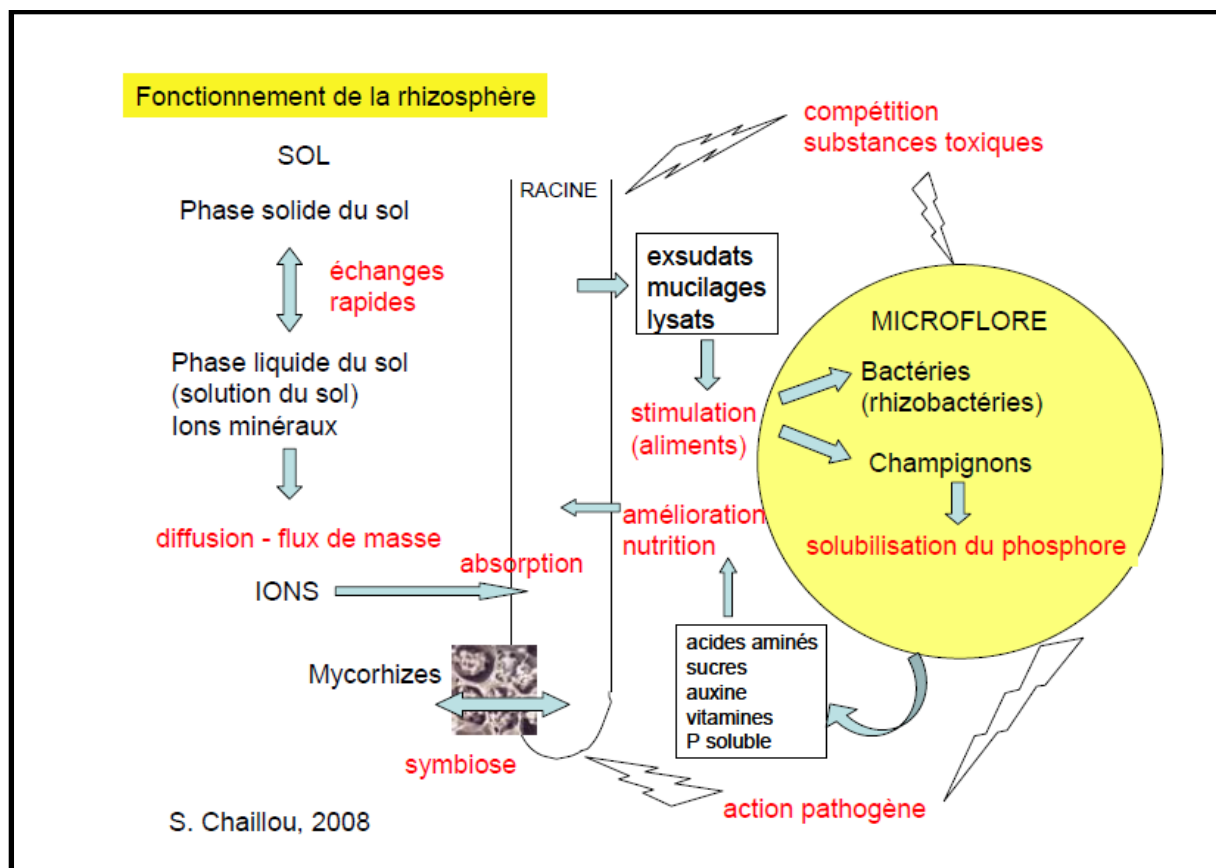


Figure n°02 : Les différentes réactions dans l'environnement racinaire (Chaillou, 2008)

II.3.2. Extension spatiale de la rhizosphère

L'extension spatiale de la rhizosphère détermine le volume du sol qui contribue à la fourniture des différentes ressources pour la plante. Cette extension peut changer considérablement depuis une fraction de millimètre si l'on considère le transfert d'éléments peu mobiles tel que le phosphore et le potassium jusqu'à plusieurs centimètres dans le cas de l'eau et de nitrates (Hinsinger, 2001).

La variation de l'extension de la rhizosphère dépend largement des propriétés physiques du sol, qui influent largement sur le transfert des ions et des composés moléculaires (Hinsinger, 1998). La géométrie de la rhizosphère est liée aussi à l'âge de la plante, de la structure du couvert végétal, des espèces considérées, du cortège microbiens associés aux racines, et des actions racinaires considérées (Girard et *al.*, 2005).

II.3.3. La rhizodéposition

On nomme la rhizodéposition, l'accumulation de substances organiques et minérales émises par la partie active des radicelles (Soltner, 2003). Elle fait objet de nombreux travaux (Dinkelaker et *al.*, 1989, Hoffland et *al.*, 1975 ; Darrah et Jones, 1994), il s'agit donc d'exsudations de polysaccharides, d'excrétions d'anions organiques, de molécules complexantes, d'enzymes ou libération de protons (Jaillard, 2000). Parmi les substances excrétées :

II.3.3.1. Les exsudats : Ce sont des composés à faibles poids moléculaires, hydrosolubles, libérés d'une manière passive par diffusion (Davet, 1996).

II.3.3.2. Les lysats : Ils proviennent de l'autolyse, par dégénérescence des poils absorbants, des parois cellulaires, des cellules épidermiques corticales et des racines entières (Robert et Torcme, 1979).

II.3.3.3. Les mucilages : Ce sont des polysaccharides, des acides aminés et des protéines secrétées par plusieurs zones de la racine en particulier la coiffe (Cobalt, 2003).

II.3.3.4. Les mucigels : Ce sont des composés gélatineux de nature polysaccharidique, ils sont à la fois secrétés par les racines et les populations microbiennes (Stengel et Gelin, 1998).

Ainsi les racines libèrent dans le sol, des protons H^+ , les ions hydroxydes OH^- (Jaillard, 2000). Il est désormais admis que 40 à 60% du carbone assimilé par la plante lors de la photosynthèse est destiné au compartiment souterrain du végétal (Lambers et al, 1996).

II.3.4. Rôle de la rhizosphère dans la nutrition des plantes

La nutrition des plantes résulte pour une large part du fonctionnement de la rhizosphère (Jaillard et al., 2000). Elle est le passage obligatoire de tous les éléments minéraux depuis le sol vers les plantes, elle est aussi un lieu d'interactions fortes entre les plantes et les microorganismes du sol (Walter et al., 2005). De nombreuses études ont montrés que les acides organiques augmentent la nutrition par la formation de complexes organométalliques (Kuzyakov, 2006).

Selon Morel (1996), la sécrétion de substances par les racines, comme l'acide malique qui rend le Fer et le Manganèse sous une forme réduite, et par conséquent seront plus assimilables par les plantes. Les enzymes phosphatases secrétées par les racines et les micro-organismes dans la rhizosphère catalysent le phosphore organique (Hinsinger et Gregory, 1998).

Les micro-organismes, associés aux systèmes racinaires sont profondément influencés par la plante et jouent un rôle fondamental dans l'altération des minéraux, et la fixation de l'azote, en général dans la nutrition de la plante (Dessaux et al., 2002).

II.4. Biodisponibilité des éléments minéraux dans la rhizosphère

L'équilibre entre les différents ions dans le sol rhizosphérique diffère de celui du sol non rhizosphérique. Cette différence est en particulier liée à l'absorption sélective de certains ions et à la libération d'autre par la plante (Stengel et Gelin, 1998). Par ailleurs, de nombreux travaux ont montré l'importance que peuvent avoir certains microorganismes rhizosphériques symbiotiques tel que les champignons mycorhiziens, les bactéries fixatrices d'azote mais aussi d'autres microorganismes non symbiotiques, dans la stimulation de la croissance des plantes à travers leurs effets sur la nutrition minérale, phosphatée et azotée notamment (Hinsinger, 2001).

II.4.1. Biodisponibilité des oligo-éléments

Les oligo-éléments sont indispensables à la vie des plantes et des micro-organismes du sol, certains de ces éléments sont prélevés sous la forme cationique tel que (Fe^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+}). D'autre sous forme anionique (bore et molybdène), bien qu'ils n'interviennent qu'à faible dose, leur rôle physiologique est considérable (Duchaufour, 1995).

La disponibilité des oligo-éléments tels que le Fer, le Zinc et le Manganèse, est largement influencée par les facteurs chimiques et biologiques du sol.

II.4.2. Biodisponibilité des éléments minéraux majeurs

II.4.2.1. L'azote

L'azote est l'élément nutritif prélevé en plus grande quantité par la plante, il peut être sous forme nitrique (NO_2^-), nitrates (NO_3^-) ou sous forme d'ammonium (NH_4^+), il joue donc un rôle majeur sur le bilan de charge de la plante (Chaignon, 2001).

Le nitrate (NO_3^-) est un anion très soluble qui réagit peu avec la phase solide du sol, il est donc très mobile et sa disponibilité dépend directement de sa concentration dans le sol. A l'inverse des nitrates, l'ammonium (NH_4^+) est un cation qui est fortement retenu par le complexe d'échange du sol. Il est peu mobile et sa disponibilité est moindre que celle des nitrates, ce qui explique sa faible concentration dans le sol (Hinsinger, 2001; Calvet 2003 et Girard *et al.*, 2005).

Le milieu rhizosphérique et les symbioses racinaires fournissent aux organismes fixateurs un environnement particulièrement favorable à l'induction de l'activité de fixation d'azote moléculaire (Gobat *et al.*, 1998).

II.4.2.2. Le potassium

Le sol rhizosphérique se caractérise par une faible concentration en potassium que le sol non rhizosphérique, cette différence s'explique par l'absorption rapide de cet élément et de sa faible diffusion dans le sol (Stengel et Gelin, 1998). Il est l'un des éléments peu mobile qui se trouve en faible concentration dans la solution du sol, il est transféré par les processus de flux de masse à des quantités inférieures à la demande des plantes. Le prélèvement de cet élément entraîne une diminution de la concentration dans la solution du sol à l'interface sol/racine, cet épuisement peut générer un gradient de concentration et une diffusion excessive des ions vers la racine (Chaignon, 2001).

Pour Hinsinger (2001), des quantités importantes de potassium peuvent être libérées à partir des phyllosilicates potassiques (micas), sous l'action des racines. Seul ce processus peut expliquer la fourniture de potassium par des sols non fertilisés, malgré le prélèvement important de potassium par les cultures et l'absence de diminution de stock de potassium échangeable.

II.4.2.3. Le phosphore

Le phosphore est un des éléments indispensable à la croissance et au développement de tout être vivant que celui-ci soit microbien, végétal ou animal. C'est dans la phase solide du règne minéral qu'on trouve de loin la plus grande quantité du phosphore (Fardeau et Morel, 2002). Comparativement aux autres éléments nutritifs majeurs, le phosphore est de loin l'élément le moins mobile dans le sol en raison de la forte réactivité de multiples constituants du sol vis-à-vis des ions phosphates (Hinsinger, 2001). Il est présent dans des composés minéraux et organiques, engagé sous des formes ioniques, adsorbé au niveau des argiles, des hydroxydes et de la calcite (Morel, 1996).