

FERILISATION ET NUTRITION MINERALES DES PLANTES

CHAPITRE I.- Introduction

On ne peut obtenir une bonne croissance des cultures que si les éléments nutritifs sont apportés en quantités suffisantes, sous des formes adéquates et à des moments appropriés. Tous les éléments nutritifs que la plante utilise proviennent du sol ou de l'air ou de l'eau. Le sol peut mettre à la disposition des cultures plusieurs éléments nutritifs mais il est souvent nécessaire de faire des apports supplémentaires sous forme d'engrais minéraux, de fumiers et d'autres sources organiques pour satisfaire leurs besoins.

Les mauvaises pratiques de gestion des éléments nutritifs et du sol peuvent réduire la capacité des sols à produire et s'avérer coûteuse pour l'environnement. L'application de l'azote à des doses supérieures à ce que la culture peut assimiler accroît le risque d'un lessivage d'azote nitrrique du sol, pouvant se traduire par la pollution des ressources en eau souterraine. L'érosion des terres cultivées peut polluer les eaux de surface avec les sédiments et les éléments nutritifs fixés aux particules de sol.

En adoptant des pratiques de gestion optimales, on peut contribuer à réduire les risques liés à l'environnement. L'objet de ce cours est de permettre une utilisation judicieuse des éléments nutritifs tout en protégeant l'environnement. Il aidera à mieux comprendre les éléments suivants :

- Importance des éléments nutritifs pour les cultures;
- Dynamique des éléments nutritifs dans le sol;
- Propriétés des sols affectant la disponibilité des éléments nutritifs pour les cultures ;
- Sources d'apport d'éléments nutritifs additionnels dans le sol;
- Facteurs influençant l'approvisionnement de vos cultures en éléments nutritifs assimilables;
- Effets d'une mauvaise gestion des éléments nutritifs.

Chapitre II.- ELEMENTS NUTRITIFS ESSENTIELS POUR LES PLANTES

I. Définition et Classification

Un élément nutritif est essentiel à la croissance et au développement de la plante si :

- il est impliqué dans des fonctions métaboliques de la plante.
- la plante ne peut pas compléter son cycle de vie (croissance et reproduction) sans cet élément.
- aucun autre élément ne peut se substituer à toutes ces fonctions métaboliques.

Classification	Eléments	Concentration	Forme d'absorption par la plante
Macro-éléments En % du PS	N	2 à 3	NO_3^- ; NH_4^+
	P	0,2	H_2PO_4^- ; HPO_4^{2-}
	K	1 à 3	K^+
	Ca	1,5 à 2,5	Ca^{2+}
	Mg	0,5	Mg^{2+}
	S	<0,1	SO_4^{2-}
Oligo-éléments en ppm	Fe	40-250	Fe^{2+}
	Mn	15-400	Mn^{2+}
	Zn	5-200	Zn^{2+}
	Cu	5 à 30	Cu^{2+}
	B	10-500	H_3BO_3
	Cl	5 à 20	Cl^-
	Mo	< 1	MoO_4^{2-}
Eléments "bénéfiques"	Al, Na, Si, Co		

On distingue 16 éléments minéraux essentiels à la plante (C, O, H, N, K, Ca, Mg, P, S, Fe, B, Mn, Zn, Cu, Cl et Mo) subdivisés en trois groupes.

* **3 éléments organiques C, H et O** : 90 à 95 % du PS

C : 44 %, O : 44 % et H 6 %.

* **6 éléments minéraux majeurs ou macroéléments** : N, Ca, Mg, P, K et S.

* **7 éléments minéraux mineurs** : Fe, B, Mn, Zn, Cu, Cl et Mo.

II. Éléments bénéfiques

Rôles bénéfiques, mais pas essentiels,

Peuvent se substituer à certains éléments nutritifs essentiels pour certaines fonctions métaboliques,

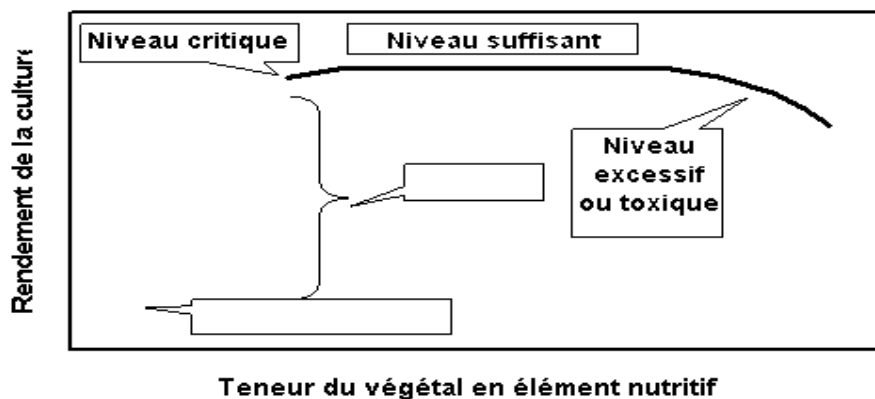
III. Éléments non essentiels : Aluminium (Al), Plomb (Pb), Cadmium (Cd) et Mercure (Hg)

Absorbés par les plantes, mais ne sont ni essentiels ni bénéfiques.

La phytoremédiation cherche à utiliser les plantes qui sont hyper accumulatrices des métaux pour nettoyer les sols et les eaux contaminés.

IV. Relation entre teneur du végétal en élément nutritif et le rendement

La figure suivante représente la relation générale qui existe entre la teneur du tissu végétal en élément nutritif et le rendement de la culture.



Cette figure est générale pour tous les éléments nutritifs et seule la forme de la courbe changera avec l'élément en question on distingue 3 parties :

- **Zone de Carence** : La concentration de l'élément nutritif dans la plante est suffisamment faible pour limiter sévèrement le rendement. Les symptômes visuels de carence sont souvent présents, bien qu'avec une carence modérée ou légère ces symptômes peuvent ne pas apparaître mais les rendements sont affectés.

- **Niveau critique** : C'est la concentration de l'élément nutritif pour laquelle le rendement est très proche du maximum. Cet intervalle représente la transition entre la carence et la suffisance de l'élément nutritif. C'est en quelque sorte la concentration de l'élément nutritif qui au-dessous de laquelle une réponse du rendement à l'augmentation de la concentration est possible et au-dessus de laquelle la réponse du rendement à l'augmentation de la concentration n'est pas vraisemblable.

- **Niveau suffisant ou consommation de luxe** : La concentration de l'élément nutritif est suffisamment élevée que l'addition de l'élément nutritif n'augmentera pas le rendement bien qu'elle peut augmenter la concentration de l'élément nutritif dans la plante (portion plate de la courbe) : on parle de consommation de luxe.

Il est possible que la qualité soit améliorée par l'augmentation de la concentration (Exemple : couleur plus verte pour les légumes).

- **Excessif ou toxique** : La concentration de l'élément nutritif est suffisamment élevée qu'elle peut limiter soit le rendement soit la qualité et/ou causer un déséquilibre des autres éléments nutritifs essentiels dans la plante.

Exemples :

Toxique : spécialement pour les oligoéléments (B et Zn, Fe, Mn, Cu) pour lesquels la limite entre la teneur adéquate et celle excessive est étroite.

Excessif : N élevé indésirable car : croissance succulente excessive (verse) des cultures maraîchères ou des céréales, ombrager et coût de taille des arbres. Peut diminuer la qualité de certaines cultures ("Coeur creux" du brocoli).

Chapitre III. L'AZOTE

I- Introduction

L'azote joue un rôle primordial dans le métabolisme des plantes :

- élément essentiel de la biomasse végétale, des composés organiques fondamentaux (protéines, vitamines, chlorophylle ...) et des réserves de la graine.

Il joue également un rôle dans la plupart des réactions biochimiques, catalysées par des enzymes qui sont souvent des protéines.

La maîtrise de l'alimentation azotée du peuplement végétal revêt une importance considérable. En effet la quantité d'azote disponible au cours du cycle de la culture constitue un élément déterminant du rendement. En plus, la teneur en azote des parties récoltées joue un rôle crucial dans la qualité des produits végétaux:

- * la qualité des blés panifiables est liée à la teneur en protéines du grain,
- * l'extraction du sucre de betterave est influencée par la concentration en acides aminés du jus extrait de la racine ;
- * la qualité des laitues dépend de la teneur en nitrate des feuilles.

L'azote est l'élément nutritif le plus déficient dans les systèmes de production agricoles. La plupart des cultures non légumineuses exigent l'apport d'azote, particulièrement les variétés à haut rendement. Les sources d'azote pour les cultures peuvent être :

- La matière organique du sol après minéralisation.
- L'amendement organique : fumiers, compost et autres déchets ; sous-produits agroalimentaires,
- L'azote des légumineuses (luzerne, fève) et autres espèces fixatrices de l'azote.
- Engrais verts, spécialement des légumineuses.
- Engrais minéraux.

La compréhension du comportement de l'azote dans le sol est cruciale pour améliorer la gestion des engrais azotés et la protection des eaux souterraines et de surface. En effet, la maîtrise de la teneur en nitrate des eaux d'infiltration est une préoccupation environnementale majeure de même que la limitation du rejet dans l'atmosphère des oxydes nitreux qui résultent de la dénitrification.

II- FORMES DE L'AZOTE ABSORBÉES PAR LES PLANTES

L'atmosphère contient environ 80% de gaz N₂. À l'exception des légumineuses (luzerne, trèfle, pois...) les plantes ne peuvent pas absorber l'azote sous sa forme gazeuse.

Dans le sol, l'azote se trouve sous forme organique (humus) ou minérale (NH₄⁺, nitrate NO₃⁻).

L'essentiel des réserves azotées du sol correspond à la forme organique. L'azote organique provient des résidus des récoltes précédentes et d'engrais organiques. Il doit être transformé par les bactéries présentes dans le sol en nitrates pour être utilisable par les plantes, c'est ce qu'on appelle la minéralisation.

Les plantes absorbent l'azote sous forme d'ions solubles dans l'eau (NO₃⁻, NH₄⁺ et Urée en faible quantité) à partir de la solution du sol et des films d'eau à la surface des feuilles (cas d'une pulvérisation foliaire). L'intensité de l'absorption dépend du stade de développement et, pour un stade donné, des autres phénomènes biochimiques (respiration, photosynthèse et protéosynthèse) dans la plante.

Dans les sols humides, chauds et bien aérés (forte activité des bactéries nitrifiantes) la concentration des nitrates est, généralement, plus élevée que celle de l'ammonium. Les nitrates sont alors absorbés en plus grandes quantités.

Dans les sols à pH acide et/ou de faible aération (faible activité des bactéries nitrifiantes), l'azote reste en grande partie sous forme d'ammonium et il est absorbé sous cette forme.

Paradoxe : chez la plupart des végétaux, l'absorption de NO_3^- est supérieure à celle de NH_4^+ , Mais une fois absorbé une grande partie de NO_3^- est réduite en NH_4^+ , avant son assimilation dans des acides aminés. La réduction du nitrate exige un pouvoir réducteur qui consomme de l'énergie (ATP). En revanche, l'absorption de l'ammonium et son assimilation exigeraient moins d'énergie.

Les plantes absorbent plus de NO_3^- pour peut être assuré un équilibre de charges avec la grande quantité de macroéléments cationiques (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) absorbés. En effet, l'absorption des nitrates s'accompagne toujours par l'absorption d'un cation (K^+ ou Ca^{2+} ou Mg^{2+} ou H^+) et/ou l'expulsion d'un anion (HCO_3^- ou OH^-). Par contre, l'absorption de l'ammonium (NH_4^+) s'effectue en échange avec un H^+ qui est excrété par les racines entraînant ainsi une faible diminution du pH du sol autour d'elles.

L'apport combiné de nitrate et d'ammonium donne une croissance optimale pour la plupart des plantes.

Sur des essais au champ le plus souvent le coût, la manipulation et la vitesse de réponse recherchée déterminent si on doit apporter de l'ammonium ou du nitrate :

- Lors des apports d'azote sous forme nitrique la réponse de la plante est plus rapide. Cependant, les nitrates sont faiblement retenus par le sol et donc plus sujet au lessivage. L'azote sous forme d'ions nitrate doit donc être apporté, autant que possible, juste avant son absorption par la plante afin d'éviter son lessivage vers la nappe phréatique.
- L'ammonium est mieux retenu par le sol mais la réponse de la culture à son apport est plus lente. De plus, les plantes tolèrent peu les apports excessifs d'ammonium qui peuvent restreindre l'absorption de K ou être toxiques.

III- ROLE DE L'AZOTE, SYMPTOMES DE CARENCE ET TOXICITE

III-1. Rôle :

L'azote joue un rôle primordial dans le métabolisme des plantes :

Constituant principal des composés organiques fondamentaux de la matière végétale (protéines, vitamines, chlorophylle etc).

C'est un facteur de croissance, mais aussi de qualité (teneur en protéines des céréales par exemple).

Un apport adéquat de N génère une activité photosynthétique élevée, une croissance végétative vigoureuse et une coloration verte foncée des feuilles.

III-2. Symptômes visuels de carence

La teneur normale en azote est de 2 à 6 % de N/PS des feuilles.

Quand cette teneur est < 3 % du PS des jeunes feuilles et < 2 % de celui des vieilles feuilles, des symptômes de carence apparaissent :

- La plante est chétive, rabougrie, naine et retardée.
- Les feuilles sont d'abord vertes pâles, jaunâtres, puis elles deviennent jaunes. Pour la plupart des plantes, le jaunissement débute à la pointe de la feuille et se développe le long des bordures.
- Le jaunissement (chlorose), apparaît d'abord sur les feuilles âgées : L'azote étant mobile dans la plante il est en cas de déficience transloqué des feuilles âgées vers les feuilles jeunes
- La fructification est précoce, le rendement est diminué et la teneur en protéines est réduite.
- Les différents organes de la plante sont petits et la densité des peuplements (tallage) est faible. Il y a des perturbations dans la croissance des organes végétatifs de la plante (la pomme de la laitue se fait mal ou ne se produit pas).



Carence azotée d'une céréale (cliché: W. Bienz, SIL Zollikofen)



Carence azotée du maïs (cliché: Centre d'Etude de l'Azote, Zurich)



Carence azotée du concombre



Carence azotée du soja

Symptôme:	La plante est petite, les feuilles d'abord vert jaunâtres à jaunes deviennent plus ou moins orangées et tombent.
Sols carencés:	Sols insuffisamment fertilisés; sols souvent sableux, filtrants, acides ou pauvres en humus.
Remèdes:	<ul style="list-style-type: none"> - Apport d'azote au sol ou en fertilisation foliaire. - Drainage des sols trop humides (réduction de la dénitrification). - Amélioration de la structure du sol. - Apport supplémentaire d'azote en cas d'enfouissement des pailles (rapport C/N < 20). - Emploi d'engrais verts évitant le lessivage de N en hiver (lorsque les conditions météorologiques de l'automne le permettent).

III-3. Toxicité :

L'excès de N, bien que rarement toxique, peut :

- Retarder la maturité de la culture à l'exception des cultures dépendantes de la croissance végétative (Ex. laitue).

- Causer une croissance végétative excessive (du feuillage) qui aura pour conséquences :

* Chez les Arbres fruitiers une augmentation des coûts de la taille. En plus l'ombrage des fruits réduit leur teneur en sucre.

* Chez les Cultures annuelles la croissance excessive peut entraîner des problèmes de verse chez les **céréales**, diminution de la teneur en sucre chez la **betterave à sucre** et chez la **pomme de terre** une chute de la teneur en amidon et en matière sèche des tubercules et donc de leur qualité.

Azote	
carence en azote	excédant en azote
<ul style="list-style-type: none"> ■ diminution du poids du fruit ■ manque de saveur ■ pulpe plus consistante ■ maturité avancée et coloration précoce ■ sensibilité accrue au brunissement (pommes) 	<ul style="list-style-type: none"> ■ coloration moins intense, pulpe plus acide et compacte ■ diminution du goût ■ retard de maturité ■ mauvaise conservation par le froid

III-3. Interaction avec d'autres ions

Une nutrition adéquate en phosphore et en potassium peut augmenter la réponse de la culture à l'azote :

- Un niveau adéquat de K peut améliorer l'absorption de N et la teneur des grains en N, probablement due à un rôle de K dans la translocation dans le phloème des éléments nutritifs de feuilles vers les fruits.

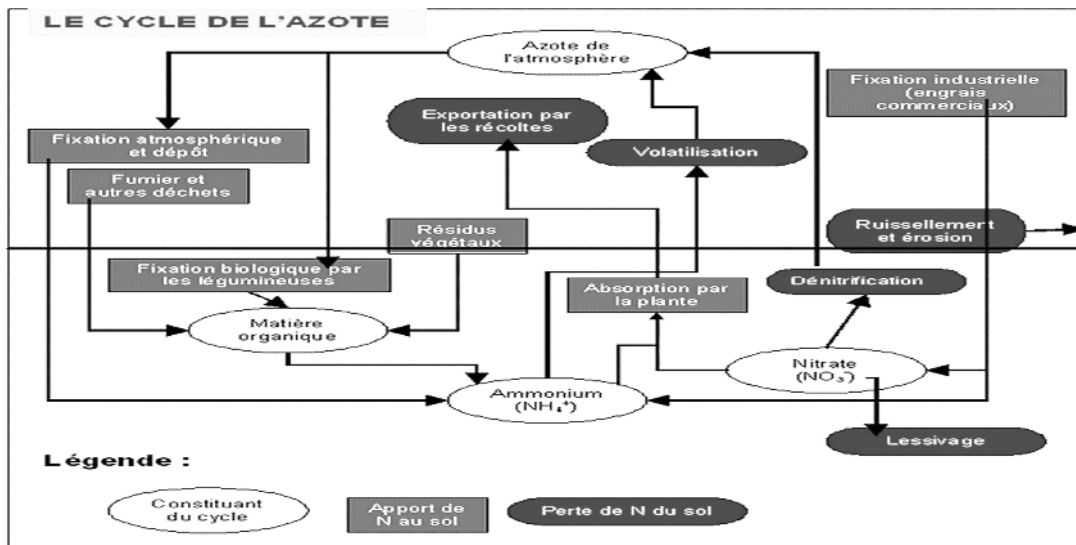
- Un niveau adéquat de P peut améliorer le développement racinaire et la vigueur de la plantule qui à son tour augmente la réponse de la croissance à l'apport de N.

IV. L'AZOTE DANS LE SOL

Dans l'agriculture conventionnelle, la plus grande partie de N minéral vient des engrais dissous avec une contribution de minéralisation de l'azote organique dans sol.

Un bilan plus complet de l'azote est présenté ci-après :

Apports d'azote	Pertes d'azote	Transformations d'azote
Atmosphérique Fixation biologique de l'azote Fumiers Résidus de cultures Engrais Eau d'irrigation	Lessivage Volatilisation de l'ammoniac (NH ₃) Dénitrification Fixation de l'ammonium (NH ₄ ⁺) par les argiles Exportation par la culture	Immobilisation Minéralisation Nitrification



- Rq :**
- Presque pas d'apport d'azote par les minéraux du sol.
 - Plusieurs apports et prélèvements d'azote sont d'origine microbienne.
 - La libération de l'azote à partir de la matière organique est importante

IV.1. Les apports d'azote

Les apports d'azote au sol peuvent avoir plusieurs origines.

IV.1.1. L'atmosphère

Une partie de N retourne à la terre quand de l'azote sous forme de gaz (NO_2 ou NH_3) réagit avec les eaux de pluies.

IV.1.2. Fixation biologique

A l'échelle mondiale, la fixation bio annuelle de N = 2 engrais ($80 \cdot 10^6$ tonnes).

> très importante pour fournir l'azote disponible pour les plantes dans les systèmes naturels et dans les régions agricoles où l'engrais synthétique est trop cher ou non disponible.

L'azote fixé peut être :

- Utilisé par la plante hôte.
- Excrété vers le sol à partir des nodules des racines.
- Libéré dans le sol quand les nodules meurent ou quand les résidus des légumineuses se décomposent dans le sol après la récolte.

Les bactéries des nodules fixent entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{3}{4}$ de l'azote total de la plante :

- Jusqu'à 100 à 200 kg N/ha/an pour les cultures pérennes (luzerne), soit presque $\frac{2}{3}$ de l'azote absorbé par cette culture pendant la 1^{ère} année.
- Aux environs de 40 kg N/ha/an pour les légumineuses à cycle court (fèves, petit pois).

La fixation N_2 varie avec les plantes et les facteurs du sol. Elle peut être limitée par :

- pH acide du sol : il est nocif pour les bactéries.
- Teneur élevé d'azote (surtout nitrate) dans le sol : la plante a tendance à utiliser cet azote disponible dans le sol au lieu de fixer l'azote de l'air.
- Autres éléments nutritifs dans le sol : cas d'une carence en molybdène indispensable dans les processus de fixation de l'azote.
- Efficacité de l'inoculation des semences
- Faible vigueur de la plante due à un stress hydrique, nutritif ou autre.

La quantité d'azote laissée dans le sol par une légumineuse dépend de l'espèce de légumineuse et de la quantité de la biomasse de la légumineuse retournée au sol.

> La dose d'engrais azoté exigée par la culture suivante est d'habitude moins élevée. Par la suite, le besoin en engrais azoté de la culture suivante augmente puisque la minéralisation des résidus de la légumineuse s'achève progressivement.

IV.1.3. Fixation industrielle de N

Réactions du processus Haber-Bosch : $H_2 + N_2 \longrightarrow NH_3$ (gaz ammoniac).

Le gaz ammoniac peut être utilisé soit directement (ammoniac anhydre) soit pour la fabrication des autres engrais azotés, ex. NH_4NO_3 , KNO_3 , etc.

C'est de loin la source d'N la plus importante pour la plante.

La production agricole et la sécurité alimentaire mondiale seraient en danger sans engrais (fixation industrielle de l'azote atmosphérique).

IV.1.4. Minéralisation de la matière organique du sol

C'est la transformation, sous l'action de l'activité microbienne, de N lié à la matière organique en N minéral (NO_3^- et NH_4^+) = **minéralisation**. La minéralisation se déroule naturellement près de la surface du sol où les conditions sont favorables à l'activité microbienne.

Dans la couche supérieure du sol, 92 à 97 % de l'azote se trouve sous forme organique dont 3 à 20 % sont inclus dans la biomasse microbienne. Seules de faibles quantités de N sont donc directement disponibles (NO_3^- et NH_4^+ échangeables).

La minéralisation et l'assimilation assurent l'équilibre entre les formes minérales et les formes organiques de l'azote, en fonction des paramètres physiques, chimiques et biologiques du sol.

La minéralisation augmente avec la température, l'humidité et la porosité du sol jusqu'à un niveau optimum : entre 21 et 31°C et entre 50 et 70% de l'espace poreux occupé par l'eau. La saturation du sol par l'eau ne favorise pas la minéralisation mais plutôt la **dénitrification**.

L'ammonium (NH_4^+), produit de minéralisation est soit :

- Converti en nitrate (nitrification). Ceci concerne la plus grande part d'ammonium.
- Absorbé par les racines des plantes.
- Utilisés par des microorganismes qui minéralisent les composés organiques restants.
- Fixés dans les couches d'argiles (illite et vermiculite).
- Volatilisé sous forme d'ammoniac (NH_3) surtout dans les sols alcalins mais dans ces sols la minéralisation libère de petites quantités d'ammonium.

Le travail intensif du sol diminue le taux de matière organique du sol suite à l'augmentation très rapide de la vitesse de minéralisation, surtout dans des climats chauds et arides, cas du Maroc (la plupart des sols Marocains ont une teneur entre 1 et 3% de matière organique).

La mise en culture à long terme sans apports de matière organique diminue la teneur de la matière organique dans le sol avec le temps. Les deux phénomènes diminuent la capacité du sol à fournir de l'azote par minéralisation.

La culture continue (travail conventionnel du sol) minéralise environ 4% de la matière organique du sol par année. Ceci fournit de l'azote à la plante mais représente aussi une perte substantielle de l'azote du sol, à moins qu'il y ait des apports de matière organique ou une réduction des pertes d'azote par travail minimum du sol.

La quantité d'azote libérée par le sol dépend de sa teneur en matière organique et des conditions climatiques qui déterminent l'activité biologique du sol.

Exemple : Si un sol contient 1% de matière organique (MO), calculer la quantité d'azote qui peut être libérée par minéralisation chaque année en travail conventionnel du sol ? On suppose que l'analyse du sol a porté sur les 20 cm de surface et que le sol a une densité apparente de $1,3 \text{ g/cm}^3$.

- Calculer la quantité totale de matière organique dans le sol :

$$1\% \text{ de matière organique dans le sol} = 0,01 \times (2,6 \times 10^6 \text{ kg de sol/ha sur 20 cm}) = 2,6 \times 10^4 \text{ kg de MO.}$$

- Calculer la quantité de matière organique minéralisée chaque année :
 4% minéralisé chaque année (taux moyen) = $0,04 \times 2,6 \times 10^4 = 1040$ kg de MO/ha minéralisés.

- Sachant que la teneur moyenne de l'azote dans la matière organique du sol = 5%, calculer la quantité d'azote libérée chaque année:
 = $0,05 \times 1040$ kg = 52 kg N/ha fournis à la culture.

IV.1.5. Minéralisation de l'azote des résidus

Les résidus végétaux diffèrent dans leur composition et dans leur vitesse de décomposition. La vitesse de décomposition varie avec l'espèce (C:N), l'âge et la partie de la plante (racines et brindilles du bois sont plus lentement que les feuilles et les fruits).

Exemple : On apporte 10 t de fumier/ha ayant une teneur en de 2%, si 50% du fumier est minéralisé pendant la première année, alors la quantité d'azote qui sera libéré pendant cette année est :

$$0,02 \times 10 \text{ t de fumier/ha} \times 0,50 = 100 \text{ kg N/ha}$$

Le rapport C/N de la MO détermine la vitesse de libération et s'il y aura minéralisation ou immobilisation de l'azote :



- $C/N \leq 20$, cas du fumier, résidus de légumineuses : Se décomposent rapidement et fournissent plus d'azote. Mais ont moins d'effet sur l'amélioration de la structure du sol => Pour l'achat de compost on doit chercher un produit à $C/N < 20$.

- $C/N \geq 20$, cas de la paille de céréales, produits végétaux non compostés : Se décomposent lentement sauf si un supplément d'azote est apporté. L'avantage fondamental est l'amélioration de la structure du sol. Ils peuvent entraîner une réduction temporaire de la teneur du sol en nitrate (immobilisation).

IV.1.6. Apport de N par l'eau de l'irrigation

Dans les régions où l'agriculture est intensive, la teneur en nitrate de l'eau des puits peu profond peut être relativement importante. Ces nitrates proviennent du lessivage des excès d'engrais azotés apportés aux cultures.

Exemple : calcul de l'apport de N par l'irrigation:

Un sol irrigué à raison de 20 L/m^2 avec l'eau d'un puits artésien à teneur en nitrates de 50 mg/L reçoit l'équivalent de 10 kg/ha de nitrates (calcul : $20 \text{ L/m}^2 \times 50 \text{ mg/L} \times 10\,000 \text{ m}^2/\text{ha} \times 1 \text{ kg}/1\,000\,000 \text{ mg}$). S'il y a 10 arrosages par saison, l'apport est de 100 kg/ha de nitrates dont 22,6 % (ou dans le cas présent 22,6 kg) est de l'azote, une quantité qui mérite d'être comptabilisée dans le bilan de l'azote.

IV.2. Pertes de N du sol

Il y a beau coup de perte d'azote du sol au point que l'efficacité d'utilisation des engrais azotés par les cultures est d'environ 30 à 70%.

IV.2.1. Lessivage des nitrates

Le NO_3^- est très mobile car non fixé par les colloïdes du sol. Il se déplace avec l'eau d'irrigation vers le bas du profil du sol. Les pertes du nitrate peuvent être très importantes dans les sols des climats humides ou des zones irriguées, spécialement si le sol a une texture grossière (sols sableux).

Ce déplacement en profondeur des nitrates menace les sources souterraines en eau potable et peut aussi entraîner des problèmes environnementaux tel que l'eutrophication des eaux de surface (lacs.....).

=> Les nitrates doivent être utilisés et gérés avec soin, sinon l'agriculture devient une source de pollution en nitrate).

L'intensité du lessivage des nitrates est déterminée par plusieurs facteurs:

- Texture du sol : Texture grossière et CEC faible des sols augmentent le potentiel de lessivage.
- Type d'irrigation : Lessivage plus élevé sous irrigation gravitaire que sous irrigation goutte à goutte ou micro jets.
- Quantité d'irrigation : des apports excessifs d'eau d'irrigation entraînent une infiltration plus profonde d'eau dans le sol et donc plus de lessivage des nitrates.
- Intensité d'exploitation du sol et exportation de l'azote par la culture : des rotations de culture intensives à cycles courts, essentiellement maraîchères (pomme de terre, oignon, ...) favorisent le lessivage.
- Un rendement faible (du aux maladies, aux ravageurs, au climat, ...) peut laisser plus de N résiduel non utilisé par la culture et donc disponible au lessivage.
- Forme, dose et moment d'apport de l'azote : l'utilisation d'engrais azotés nitriques et l'apport d'engrais azoté en avance ou en retard par rapport aux moments des besoins de la culture favorisent le lessivage.

Tableau 6 - Relation entre la texture du sol, la capacité au champ et le risque de lessivage de nitrate

Texture du sol	Capacité au champ (mm d'eau par m de profondeur du sol)	Risque de lessivage du nitrate
Sable	135	Élevé
Sable limoneux	210	↓
Limon sablonneux	245	
Limon	360	
Limon limoneux	330	
Argile	400	Faible

IV.2.2. Fixation de l'ammonium par les argiles

L'ammonium peut être emprisonné entre les feuillets d'argile, devenant inaccessible aux cultures et hors de portée des microbes capables de le transformer en nitrates. Cet ammonium peut devenir disponible plus tard au cours de la saison de croissance. Le processus est de type chimique et non microbien. Ce problème se pose surtout dans les sols riches en argiles.

L'apport de potassium avant l'apport de l'engrais ammoniacal, est une pratique qui permet d'éviter la fixation de l'ammonium dans ces sols (il remplit les sites de fixation de NH_4^+). Mais cette pratique diminue l'efficacité d'utilisation de l'engrais potassique car le potassium devient moins disponible.

IV.2.3. Pertes gazeuses de N

i) Dénitrification

C'est un processus d'origine microbienne qui fait retourner l'azote du sol sous forme de NO_3^- à l'atmosphère sous forme de NO_2 gaz = *La dénitrification*.

La dénitrification est réalisée par des bactéries anaérobiques. Elle est favorisée essentiellement par l'engorgement du sol en eau créant des conditions d'anaérobie.

La quantité d'azote perdue par dénitrification représente 10 à 30% de la dose d'azote apportée. Ces pertes sont plus élevées pendant les périodes pluvieuses ou si l'irrigation est mal conduite. Les sols à texture fine sont plus sujets à la dénitrification que ceux à texture grossière.

ii) Volatilisation de l'ammonium

La forme soluble (NH_4^+) est perdue dans l'atmosphère sous forme d'ammoniac (NH_3). Ce processus est chimique. Les pertes par volatilisation sont plus élevées quand l'engrais ammoniacal ou le fumier sont apportés sous les conditions suivantes :

- $\text{pH} > 7,5 \Rightarrow$ Peu de pertes pour sols acides et neutres donc éviter les engrais ammoniacaux lorsque le pH du sol est supérieur à 7,0
- Apport sous forme d'urée, sulfate d'ammoniaque, phosphates d'ammonium et fumier.
- Sol calcaire.
- Apport d'engrais azoté ammoniacal ou urée sous des conditions chaudes et humides (proche de l'humidité à la capacité au champ) et non assez incorporé dans le sol.

Exemple : Coûts de la volatilisation

L'urée CON_2H_4 (46-0-0) est une source d'azote communément utilisée. Le coût de l'urée (46-0-0), par kg d'engrais, est comparable à celui du nitrate d'ammonium (34-0-0), soit environ 0,43 \$.

- Si on réalise un épandage de 100 kg/ha d'urée en bandes latérales par temps chaud, sec et venteux, les pertes de N par volatilisation pourraient atteindre 40 %.

Le coût de l'épandage serait de 43 \$/ha (100 kg x 0,43 \$). Toutefois, la culture ure ne recevrait que 28 kg N/ha (perte = 46 kg/ha x 40% = 18,6 kg %) plutôt que 46,6 kg de N.

Le coût des pertes directes d'azote par volatilisation dans l'atmosphère pour l'agriculteur seraient de 17,20 \$/ha (0,43 \$ x 100 kg x 40 %).

Avec le nitrate d'ammonium, une substance plus résistante à la volatilisation, il faudrait une dose d'engrais de 135 kg/ha pour apporter 46 kg N/ha, ce qui correspond à un coût de 58 \$/ha (135 kg/ha x 0,43 \$).

Par ailleurs, pour apporter seulement 28 kg N/ha avec un engrais à base de nitrate d'ammonium, il en coûterait 35,4 \$/ha (28 kg x 100 / 34 x 0,43 \$).

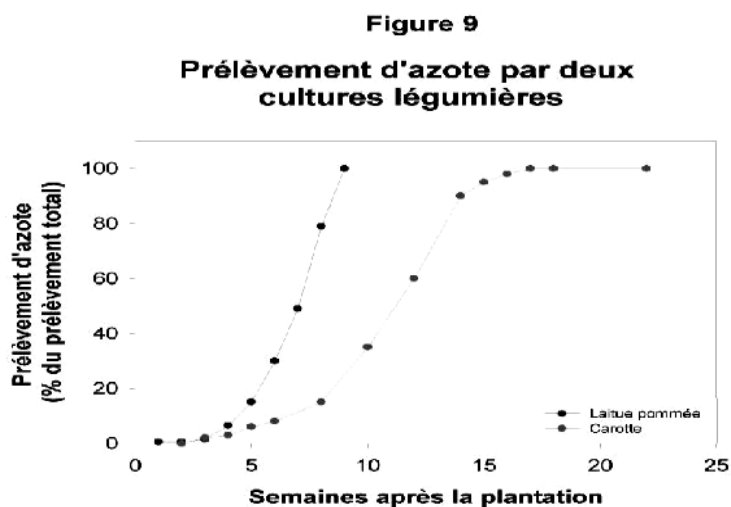
V. Fertilisation azotée de différentes cultures

Les cultures ont besoin d'une très grande quantité d'azote. Or, la quantité d'N disponible provenant de sources naturelles (processus pédologiques, matière organique, irrigation etc.) ne suffit souvent pas à répondre aux besoins.

> Il faut des apports d'engrais pour combler les besoins.

Plusieurs facteurs influent sur la quantité et le taux d'absorption de l'azote par les cultures :

- Climat : l'absorption de N augmente par temps ensoleillé et chaud (vitesse de la photosynthèse plus élevée).
- Types de cultures : Certaines cultures, et même certains cultivars, ont une croissance plus rapide ou atteignent une plus grande taille que d'autres et par conséquent, assimilent l'azote du sol plus rapidement ou en plus grandes quantités.
- stade de croissance : Même si les besoins en azote de la plante au début de croissance sont faibles, l'apport d'azote à cette période est capital car un retard de croissance attribuable à une carence en azote peut entraîner une diminution irréversible du rendement. Certaines cultures peuvent s'en remettre, mais vont prendre plus de temps à atteindre la maturité, cette situation peut être problématique lorsque la période de la récolte est cruciale.



Prélèvement d'azote par deux cultures légumières

Tableau 4 - Consommation approximative d'azote par tonne de rendement t.
pour les cultures de légumes courants et consommation d'azote
d'une culture à rendement moyen (Scharpf, 1991)

Culture	Consommation approximative d'azote par tonne de rendement (kg N/ha)	Rendement moyen (t/ha)	Consommation d'azote pour un rendement moyen (kg N/ha)
Betterave	5	50	250
Brocoli	13	20	260
Carotte	2.5	60	160
Céleri	4	50	200
Chou blanc (hâtif)	4	40	160
Chou blanc (tardif)	3.5	80	280
Chou chinois	3.5	70	250
Chou de Bruxelles	16	25	400
Chou-fleur	7.5	35	260
Chou frisé	5	30	150
Chou-rave	4.5	40	180
Endive	3	40	120
Épinard	5	25	120
Haricot, buisson	8	12	100
Laitue, Boston	2.5	40	100
Mâche	4	15	60
Oignon	2.5	60	150
Poireau	3.5	40	140
Pois	30	4	120
Radis	3.2	25	80

Les besoins quantitatifs en azote des cultures sont de deux ordres :

- 1) la quantité que la plante absorbera réellement et intégrera dans sa biomasse,
- 2) La quantité d'azote additionnelle désignée par l'expression « marge de sécurité » pour que la croissance soit optimale, même si la plante peut ne jamais l'assimiler.

Le rôle de la **marge de sécurité** est de :

- Empêcher toute carence en azote : en effet, si le sol ne contient que la quantité d'azote nécessaire, des précipitations excessives pourraient lessiver une certaine quantité de cet azote et provoquer une carence.
- Permettre à la plante de prélever dans le sol la totalité de l'azote nécessaire. En effet, l'efficacité d'une plante à prélever l'azote du sol est réduite si la teneur du sol en azote est inférieure à une teneur critique, représentée par la marge de sécurité.

Exemple :

- Les cultures à racines petites, superficielles et dotées de peu de poils absorbants (poireaux et oignons) ont des difficultés à prélever l'azote du sol de sorte qu'il faut leur assurer une marge de sécurité relativement importante.
- À l'inverse, les plantes à systèmes racinaires longs, profonds et étendus et à longue durée de végétation n'ont besoin que d'une marge de sécurité restreinte.

Tableau 5 - Minimum sécuritaire d'azote requis pour quelques cultures de légumes (Adapté de Scharpf, 1991). Minimum sécuritaire en azote minéral requis au niveau des racines jusqu'à la récolte

< 30 kg N/ha	30 to 60 kg N/ha	60-90 kg N/ha
Carotte, tardive	Betterave	Brocoli, hâtif
Chou de Bruxelles	Brocoli, tardif	Chou-fleur
Chou, tardif	Carotte, hâtive	Épinard
	Céleri	Oignon
	Chou chinois	Poireau
	Chou frisé	
	Chou, hâtif	
	Chou-rave	
	Endive	
	Haricot	
	Laitue, iceberg	
	Laitue, pommée	
	Radicchio	
	Radis	

> Pour déterminer les besoins pour atteindre un rendement maximal il faut additionner ces deux valeurs : besoins généraux en azote + marge de sécurité.

Rq : La marge de sécurité doit être la plus basse possible pour assurer une croissance maximale.

Exemple : Le chou-fleur réagit positivement à des apports de N jusqu'à 370 kg N/ha. Au-delà de cette dose le rendement n'a pas augmenté.

On en déduit que :

- La somme de N présent dans le sol et de N épandu répondait non seulement aux besoins en azote assimilable, mais assurait également la marge de sécurité.
- Tout autre épandage d'engrais n'aurait servi qu'à faire augmenter dans le sol le N résiduel susceptible d'être lessivé.
- Tout autre apport d'engrais destiné à accroître la marge de sécurité n'aurait été ni efficace, ni rationnel, ni respectueux de l'environnement.

V.1- Détermination de la dose d'azote à apporter

Le bilan de l'azote (La différence entre les sorties et les entrées naturelles décrites en haut) correspond à la dose d'engrais qu'il convient d'épandre.

Parcelle culturale ou groupe de parcelles homogènes	
Caractéristiques de la parcelle	N° d'îlot
	Nature de culture
	Surface totale (ha)
	Précédent
	Type de sol
Besoins de la culture	(1) Objectif de rendement
	(2) Azote absorbé par q ou t
	(3) Marge de sécurité
	BESOINS (kg/ha) B = (1) x (2) + (3)
Fournitures du sol	(4) Reliquat d'azote en sortie d'hiver
	(5) Fournitures par la MO du sol (minéralisation)
	(6) Effet des cultures précédentes
	(7) apport eau d'irrigation
	(8) Effet cultures associées
	TOTAL FOURNITURES (kg/ha) F = (4)+(5)+(6)+(7)+(8)
	DOSE D'AZOTE MINERAL À APPORTER (kg/ha) = B - F

V.1.1- Le bilan d'import-export des éléments nutritifs

En agriculture, un bilan nutritif est la différence entre la quantité d'éléments nutritifs fournie par la matière organique (après minéralisation) et les engrais et la quantité d'éléments nutritifs enlevée par la culture ou perdue (par l'érosion ou le drainage).

Un calcul très précis du bilan est difficile à établir, d'autant plus qu'il doit tenir compte d'un objectif de rendement qui ne sera pas forcément respecté, mais un calcul approximatif peut suffire pour indiquer si la quantité d'engrais appliquée est trop faible ou trop élevée.

En pratique, le bilan global consiste à estimer, le plus précisément possible, le montant nécessaire pour assurer le niveau de récolte souhaité et le montant théoriquement disponible. La balance de ces deux valeurs indique le niveau de fertilisation à apporter. En résumé, l'agriculteur cherche à apporter ni trop, ni pas assez.

V.1.1.1- Le bilan d'exportation

Le bilan d'exportation consiste à estimer, le plus précisément possible, la quantité d'un élément utilisé par une culture, et non restituée au sol.

C'est une technique qui peut être utilisée dans les différents types d'agriculture durable (telle que l'agriculture raisonnée ou l'agriculture biologique) comme dans l'agriculture classique.

Par exemple : - pour une récolte de blé, on estime la quantité d'azote contenu dans chaque quintal de grain,

- pour une récolte d'ensilage de maïs, il s'agit d'estimer la quantité contenue dans une tonne de matière sèche de plante récoltée.

Ainsi, on peut, par exemple, estimer que le blé nécessite environ 3 kg d'azote par quintal de grains produit. Pour un champ de blé donnant un rendement de 80 quintaux par hectare, on évalue donc la quantité totale d'azote nécessaire par hectare à $3 \times 80 = 240$ kg d'azote.

Le besoin d'azote par unité de production est différent pour chaque culture, en fonction de l'espèce, de la variété et de l'objectif du rendement accessible.

Pour le blé par exemple, cette valeur peut varier de 2,5 à 3,5 selon les variétés, ce qui peut se traduire par une grosse différence en terme d'apport.

On ajoute aux exportations, le montant des pertes (drainage, pertes gazeuses..).

V.1.1.2- Le bilan des importations

Il consiste à estimer en début de chaque campagne, le montant qui est ou sera disponible. Il s'agit essentiellement :

- Du reliquat restant de la campagne précédente,
- Des apports issus de la minéralisation (transformation de la matière organique, des apports de fumier, des pailles issues de la précédente culture....).
- Des apports par l'eau d'irrigation.

- Bilan de l'azote:

1. N exporté par la plante	(kg N/unité de rendement) x rendement objectif
2. Efficacité d'utilisation de l'azote par la culture (en moyenne, 50 à 70%) c'est à dire qu'on double la quantité de N perdues	Multiplier la quantité au dessus par 1,4 à 2
Sous total 1 (Besoins)	
Quantités de N apporté par d'autres sources :	
- N minéralisé de la matière organique du sol (humus)	
- N minéralisé d'autres sources organiques (fumier, compost,...)	
- N apporté par l'eau d'irrigation (si eau de puit)	
Sous total 1 (Apports)	
Total (à apporter)	Soustraire sous total 2 du sous total 1
4. Adapter les dose à apporter en fonction des techniques culturales, le climat de l'année et de l'état de la végétation.	

4.2. Moment et fréquence d'apport de l'azote

Ceci dépend de la culture, du système d'irrigation et du type de sol

- Type de sol : sur sol à texture grossière, apporter des doses d'azote faibles mais plus fréquemment.

- Système d'irrigation et méthodes d'apport des engrais :

- *Application d'engrais solides sur la surface du sol* : pas beaucoup de fractionnement et assez en avance par rapport à la période de besoin de la culture
- *Fertigation en goutte à goutte* : applications plus fréquentes en petites doses et en fonction du besoin de la culture.
- *Pulvérisation foliaire* : apport de petites quantités car utilisée en urgences surtout pour corriger des carences.

les caractéristiques des engrais azotés :



[engrais.pdf](#)

Chapitre IV. Le phosphore

I- Introduction

Le **P** n'est pas aussi abondant dans les sols que N ou K. Le **P** total du sol n'est pas totalement disponible pour les plantes : seule une petite partie peut être utilisée = **P** disponible.

P est facilement fixé par les minéraux du sol qui le font précipiter sous forme de produits à faible solubilité.

La question clé est de comment garder plus de **P** dans solution du sol :

- L'efficacité d'utilisation des engrais phosphatés est assez faible (30-40%) dans certains sols.
- Le **P** libéré, graduellement et en petites quantités, par minéralisation de la matière organique du sol est généralement moins sujet à la précipitation que **P** apporté sous forme d'engrais.
- Un pH du sol adéquat (proche de 6,5) augmente nettement la disponibilité de **P**.

II- Formes et fonctions du phosphore dans la plante

II-1. Formes de **P** absorbées par la plante

La teneur en **P** des tissus végétaux varie entre 0,1 et 0,5% (1/10 des teneurs en N et en K). Il est absorbé sous deux formes : H_2PO_4^- et HPO_4^{2-} à des proportions presque égales sur les sols à pH neutre.

II-2. Fonctions du phosphore dans la plante

P entre dans la composition de plusieurs composés végétaux et joue un rôle important dans la respiration et l'apport d'énergie, la croissance et le développement des plantes :

- Constituant de l'ATP => **P** indispensable pour toutes réactions de synthèse (protéines, hydrates de carbone, acides nucléiques) et autres réactions exigeant de l'énergie (absorption active des éléments nutritifs, ..),

D'où la forme chétive des plantes carencées en **P** suite à une réduction générale de la croissance.

- Composant structurel des lipides membranaires => **P** est nécessaire pour la synthèse de toutes les membranes cellulaires des plantes.

- Composant structurel des acides nucléiques => **P** est nécessaire pour la réplication et la transcription de l'ADN.

- Composant structurel des phosphates de sucres impliqués dans la photosynthèse (RUBP: Ribulose biphosphate) & la respiration (Glucose-6-P).

- **P** a un effet positif sur le rendement et la maturation des fruits :

Chez les céréales, **P** a un effet positif sur le nombre de grains par épi et sur le poids du grain. De même des teneurs élevées en phosphore réduit le temps de maturité et donne une paille plus solide.

- **P** stimule la croissance des racines : Un apport localisé de **P** (et nitrate) entraîne une prolifération des racines dans cette zone. Par contre, on a constaté moins de réponse de la racine à des apports localisés de potassium ou d'ammonium.

- **P** améliore la réponse de plusieurs cultures à la fertilisation azotée, surtout les céréales : **P** fournit l'ATP nécessaire pour que les plantes utilisent le supplément d'azote (pour la synthèse des protéines, chlorophylle etc).

II-3. Symptômes visuels de carence

L'excès de phosphore n'est pas directement nuisible à la plante, mais risque de provoquer une carence en zinc, en cuivre ou en fer.

Les plantes carencées en **P** ont une croissance ralentie surtout celle des racines. Elles sont chétives et ont un aspect rigide («port raid»).

Les feuilles âgées sont d'abord vertes foncé, puis rouge violet.

La tige peut également prendre une couleur rougeâtre. Certaines plantes prennent une teinte violacée, d'abord à la base de la tige, puis sur la face inférieure des nervures principales des feuilles. A un stade avancé les feuilles âgées meurent.

Les grains et les fruits ne se développent pas, ou très peu

Sols carencés en **P**:

- Sols très acides (pH inférieur à 5,0).
- Sols alcalins (pH supérieur à 7,5).
- Sols insuffisamment approvisionnés en **P**.

Remèdes:

- Fertilisation phosphatée adaptée au pH :
 - . Scories et phosphates naturels pour les sols acides à neutres
 - . Superphosphate pour les sols neutres à alcalins.
- Ramener le pH du sol dans la zone neutre à légèrement acide



Carence en P du maïs



Carence en P du colza



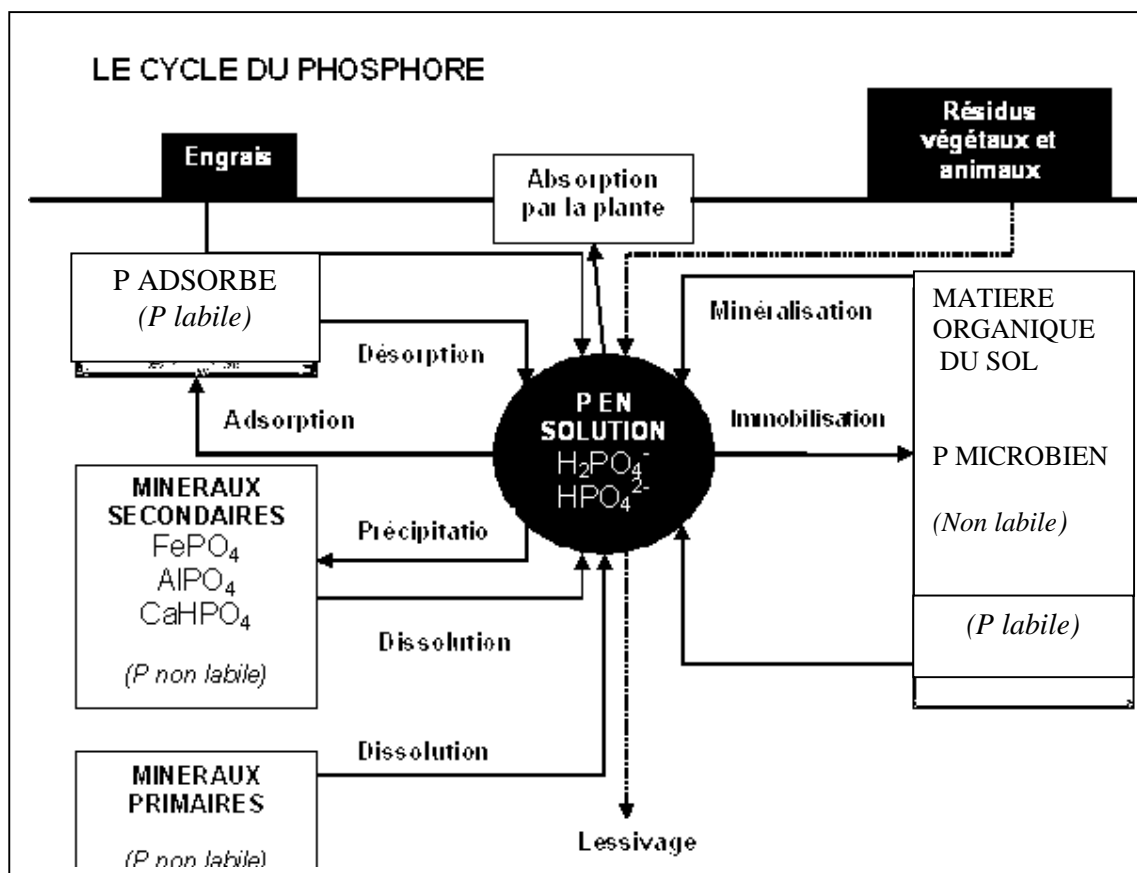
Carence en P de la tomate



Carence en P de la vigne

III- Le phosphore dans le sol

III.1. Le Cycle du phosphore



III.1.1. remplacement du phosphore absorbé par la plante

Le phosphore absorbé par les plantes à partir de la solution du sol peut être remplacé par :

- Apports d'engrais.
- Libération de phosphore par minéralisation de la matière organique du sol.
- Dissolution du phosphore contenu dans les minéraux du sol ; processus lent et dépendant du pH.
- Désorption du phosphore adsorbé sur la matière organique du sol, l'argile et autres minéraux du sol.

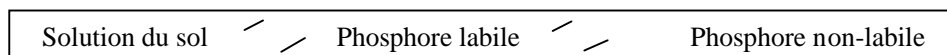
III.1.2. Devenir des engrais phosphatés

L'efficacité d'utilisation phosphore issu des engrais phosphatés est faible, <50%.

- Absorbé par les plantes.
- Adsorption sur les argiles et la matière organique (sur les sites d'échange anionique) et sur d'autres minéraux du sol tel que les carbonates du calcium
- Précipité sous forme de phosphates de calcium (sols neutre et alcalins) ou sous forme de phosphates de fer ou d'aluminium dans les sols acides.
- Immobilisé par les microorganismes du sol, surtout quand le C/P du sol est élevé.

Le maintien d'un niveau adéquat de **P** dans la solution du sol dépend de la quantité de **P** labile qui remplace le **P** de la solution du sol prélevé par la plante.

Il existe un échange dynamique entre les états du **P** dans le sol :



Rq : le **P** labile et non-labile existent dans les deux pools inorganiques et organiques.

III.1.3. Phosphore organique du sol

Environ 50% de **P** total du sols est sous forme organique, mais il peut varier de 15 à 80% en fonction de l'incorporation de matière organique dans le sol.

Environ 50% du **P** organique du sol est de l'acide phytique (phytine = un **P** de sucre libéré par la décomposition des résidus végétaux par les microorganismes. Les acides nucléiques et les phospholipides sont aussi libérés par la décomposition de la matière organique mais ils sont rapidement dégradés.

Comme c'est le cas pour l'azote, la minéralisation et l'immobilisation du **P** se produisent simultanément. Lequel domine, dépend de la proportion C/P du sol (ou plutôt du rapport C:N:P)

L'immobilisation du **P** peut se produire pendant les premiers stades de décomposition en fonction du rapport C/P de l'amendement :

- Rapport C/P < 200 : minéralisation nette,
- Rapport C/P = 200 à 300 : Ni gain ni perte de **P** inorganique
- Rapport C/P > 300 : immobilisation nette.

III.1. 4. Phosphore inorganique du sol

Les phénomènes de fixation (précipitation et adsorption) de **P** réduisent l'efficacité d'utilisation des engrais phosphatés.

Le pH du sol est le facteur le plus influent pour la précipitation, la solubilité de **P** est plus importante à pH entre 6.0 et 6.5.

Dans les sols neutres à alcalins, cas de la quasi-totalité des sols marocains, le **P** apporté par les engrais est plus sujet à la fixation que le **P** libéré par les sources organiques (progressivement et en petites quantités).

Chapitre V. Potassium

I- Introduction

La teneur en **K**_{total} du sol peut être très élevée, mais la concentration de **K** dans la solution du sol peut être inférieure à 2% du **K**_{total}.

Les teneurs en **K**_{total} sont plus faibles dans les sols à texture grossière formés sur des roches pauvres en minéraux potassiques (grès ou quartzite) que dans des sols à texture plus fine formés sur des roches riches en minéraux potassiques.

Au Maroc, les sols sableux côtiers présentent plus de carence en potassium que des sols plus fins à l'intérieur du pays.

La disponibilité du **K** est :

- Moins affecté par le pH du sol que les autres éléments nutritifs (**P** et oligoéléments).
- Plus affecté par la CEC => la disponibilité est en générale plus faible dans les sols à texture grossière (à faible CEC) et élevée dans les sols à texture fine (CEC élevée).
- Le type d'argile est aussi un facteur important: Ainsi, des sols riches en argiles de type illite vont fixer plus de potassium que d'autres sols.

II. Formes et fonctions de **K** dans les plantes

Le **K** est absorbé en plus grandes quantités que tous les autres éléments nutritifs, à l'exception de l'azote.

Le tissu de la plante contient 1 à 6% **K**, similaire à **N**.

La plante absorbe **K** sous la forme d'ion (**K**⁺), forme sous laquelle il joue ses rôles dans la plante.

Il n'entre dans la composition d'aucun composé organique mais il peut s'associer à :

- Des acides organiques (exple malate) dans le cytoplasme,
- Charges négatives sur les parois cellulaires > les plantes bien alimentées en **K** ont des parois cellulaires plus épaisses > leur résistance à la verse, aux attaques de champignons et d'insectes et au gel augmente.

II-1. Les fonctions du potassium

Les fonctions du potassium dans la plante sont :

Activation d'enzymes : plus de 80 enzymes exigent **K** pour une activité maximale. Spécialement important dans les régions méristématiques (jeunes pousses et pointes des racines) où il y a formation de nouvelles cellules et tissus.

Bilan hydrique : - le flux de K vers et hors des cellules contrôle l'ouverture et la fermeture des stomates
 > possibilité de réduire les pertes d'eau pendant la période chaude de la journée
 - L'accumulation des solutés de K dans la plante augmente la capacité osmotique qui permet de tirer l'eau vers les racines. Les plantes carencées en potassium sont moins capables de tolérer un stress hydrique car incapable d'utiliser pleinement l'eau disponible dans le sol.

Translocation d'assimilats : K nécessaire pour la translocation des sucres (produits par la photosynthèse) à travers le phloème vers les points de croissance, les racines ou les fruits en expansion.

Relations énergétiques : K nécessaire pour l'activation de l'enzyme synthétisant l'ATP et des enzymes impliquées dans l'assimilation des sucres (exige l'ATP).

> une carence en K entraîne une réduction de l'assimilation du carbone et donc de la photosynthèse.

Absorption de l'azote et synthèse des protéines : - L'absorption de l'azote exige l'ATP dont la synthèse exige le potassium pour l'activation de l'enzyme responsable de cette synthèse.

- K est souvent simultanément absorbé avec le nitrate (anion) pour assurer l'équilibre de la charge des cellules.

II-2. Les Symptômes Visuels de carences en K

La carence en K Provoque :

- Réduction de production de matière sèche (hydrates de carbone, protéines).
- Diminution de la résistance à la verse, au gel et à la sécheresse.
- La transpiration et la respiration sont plus importantes.
- Les plantes manquent de turgescence et flétrissent (port flasque). Les feuilles se recourbent ou s'enroulent.
- Les feuilles sont d'abord vert brunâtre, puis peuvent prendre une coloration rouge brunâtre.
- Une chlorose apparaît et se développe à partir du bord des feuilles âgées, qui rapidement finissent par dépérir.
- Les fruits et légumes se conservent moins bien et leur goût est moins agréable.



Carence en K d'une céréale



Carence en K du maïs

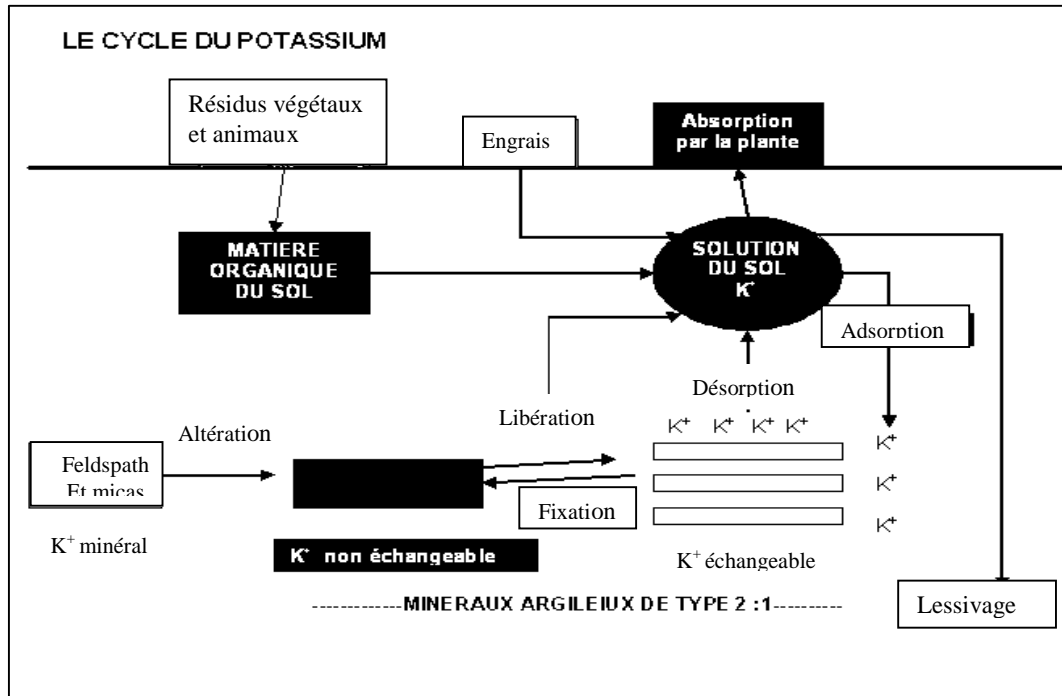


Carence en K de la pomme de terre

III. Le potassium dans le sol

Les états du K dans le sol sont :

- Potassium minéral : K contenu dans les minéraux du sol.
- Potassium non échangeable : K principalement fixé dans les feuillets d'argiles
- Potassium échangeable : K adsorbé sur les sites cationiques d'échange.
- Potassium en solution : K se trouvant dans la solution du sol.



Le K disponible renferme principalement le K disponible et une partie du K lentement disponible : le K disponible représente moins de 2% du potassium total du sol et inclut K de la solution du sol et la plupart du K échangeable (adsorbé sur les sites d'échange).

Le K échangeable contribue beaucoup au potassium disponible pour la plante en réapprovisionnant la solution du sol en K. Les analyses de sol donnent des valeurs comprises généralement entre 100 ppm et >300 ppm.

- K lentement disponible : il représente 1 à 10% du potassium total du sol et inclut surtout le K fixé ou non échangeable. Il est lentement mis à la disposition de la plante.
- Le potassium contenu dans les minéraux du sol, par exemple micas et feldspaths, et qui représente près de 90 à 98% du potassium dans le sol n'est presque pas disponible pour la plante.

Lors d'apport d'engrais potassique > augmentation K solution du sol et K échangeable jusqu'à saturation de ces deux pools. Ensuite une quantité du K va se fixer entre les feuillets des argiles (en fonction des types d'argile dans le sol) = K lentement disponible

Quand la plante absorbe le K, ce dernier suit un trajet inverse au précédent :

Absorption de K
Plante < solution du sol Jusqu'à épuisement < réapprovisionnement K échangeable
en premier lieu et par K fixé après.

III-1. Potassium de la solution du sol

Il s'agit le K sous forme de K⁺ en solution dans l'eau du sol. C'est de là que la plante prélève le K dont elle a besoin.

III.2. Potassium échangeable

La valeur de K échangeable rapportée dans les bulletins d'analyse de sol, extrait par l'acétate d'ammonium, contient aussi bien le K échangeable que le K de la solution du sol.

Le K échangeable dépend beaucoup de la CEC du sol. En général, il présente des valeurs élevées dans les sols à texture fine et plus basses dans les sols sableux et pauvres en matière organique.

III.3. Potassium non échangeable

C'est le K fixé entre les feuillets des argiles (phénomène prédominant dans les sols à teneur élevée en argiles de type 2:1, spécialement l'illite).

Cette fixation n'est pas un facteur qui limite la réponse des cultures au K, mais si un sol est fortement appauvri en K, il y aura un temps de latence entre l'apport de K et la réponse des cultures.

> il faut saturer les sites de fixation des argiles par K^+ avant que la plante puisse en consommer.

> La fixation du K par les argiles de type 2:1 (exemple de l'illite) réduit l'efficacité des engrais potassiques.

> La conduite de la fertilisation potassique est plus difficile sur les sols fixateurs de potassium. La solution consiste à diminuer le contact de l'engrais avec le sol par :

- Des apports de K localisés au lieu des épandages généralisés
- Injection dans les systèmes de goutte à goutte.

III.4. Interaction entre K et Mg dans le sol

La teneur élevée en magnésium (>30% de saturation de la CEC) peut entraîner une réduction de l'absorption du potassium.

III.5. Lessivage de K

K est peu mobile dans le sol. Cependant, certains facteurs favorisent son lessivage :

- La texture du sol : Le lessivage du K peut être considérable dans les sols sableux. Dans ce cas, le fractionnement de l'apport de K est recommandé.
- La source de potassium : Le sulfate potasse (K_2SO_4) et phosphate de potasse (KH_2PO_4) sont moins sujets au lessivage que KCl et KNO_3 qui ont des ions accompagnateurs (Cl^- et NO_3^-) plus mobiles que SO_4^{2-} et $H_2PO_4^-$.

IV. Facteurs qui influencent la disponibilité de K dans les sols

Plusieurs facteurs influencent la disponibilité du K du sol pour les plantes :

- Les minéraux argileux : Plus le sol est argileux, plus le K disponible pour la plante est important. Aussi, les argiles de type 2:1 ont un plus grand pouvoir de fourniture de K pour les plantes.
- CEC du sol : Les sols à texture fine ont une CEC élevée et plus de K échangeable, mais la relation est plus complexe. Les sols argileux ne maintiennent pas autant de K en solution que les sols sableux mais ils sont capables de mieux réapprovisionner la solution du sol. Les sols argileux maintiennent une faible concentration de la solution du sol mais plus stable en K.
- Capacité du sol à fixer K : Les argiles de type Illite fixent de grandes quantités de potassium.
- Humidité et température du sol : Le maintien d'une bonne humidité du sol favorise la diffusion de K. Les sols froids ralentissent la diffusion de K vers la rhizosphère et l'absorption par la racine est aussi ralentie.
- Aération et pH du sol : La respiration de la racine, nécessaire pour une bonne croissance de la racine et une absorption active des éléments nutritifs, exige l'oxygène.
- Le pH influence les proportions relatives des cations disponibles dans les sols, bien que le pH n'a pas d'influence directe sur la disponibilité de K dans sol.

V. Fertilisation potassique

Les cultures à grand besoin en potassium incluent la betterave à sucre, la tomate, la pomme de terre, le bananier, la luzerne, ...

Exemples :

- Pour la tomate l'exportation est d'environ 200 kg K/ha.
 - > apporter des doses > 100 kg K/ha, spécialement dans les sols fixateurs de K.

- Pour le pêcher apporter une dose proche de 130 kg K/ha sous forme de K₂SO₄.
 - > La qualité du fruit a été améliorée : plus grand, plus ferme, mieux coloré, plus longue durée à l'étalage.

Chap 3 : Variations de l'absorption minérale chez les végétaux

L'absorption minérale est une fonction essentielle à la croissance, au développement et à la reproduction des végétaux. Les principaux éléments absorbés sont l'azote (N), le potassium (K), le phosphore (P), le calcium (Ca), le magnésium (Mg) et le soufre (S). D'un point de vue chimique, certains éléments sont directement absorbés sous leurs formes minérales (K^+ , Mg^{2+} et Ca^{2+}), d'autres, tel que l'azote, sont absorbés le plus souvent sous une forme moléculaire ionisée (nitrate : NO_3^- et ammonium : NH_4^+). On parle alors souvent d'absorption minérale et azotée.

Par souci de simplification, on parlera de façon générale de l'absorption minérale et des éléments minéraux sans distinction particulière.

L'absorption minérale s'effectue principalement par le système racinaire qui possède trois fonctions principales : ancrage, absorption hydrominérale et stockage.

La fonction d'absorption est assurée par des transporteurs membranaires et dépend à la fois des caractéristiques édaphiques du milieu (disponibilité en eau, éléments minéraux, température, pH, ...), de la force de puits des parties aériennes (photosynthèse, croissance, ...) et enfin du statut minéral du système racinaire lui-même (stockage et remobilisation de réserves).

I. La fonction d'absorption minérale racinaire chez les végétaux

Elle peut être définie comme étant le transfert des éléments minéraux depuis le milieu édaphique vers le cytoplasme cellulaire *via* l'apoplasme. La paroi cellulaire de nature pectocellulosique est constituée de nombreux pores dont le diamètre (3,5 à 5,0 nm) ne constitue pas de barrière au passage des solutés. A l'inverse, la membrane plasmique, de par sa nature lipidique, est hydrophobe et imperméable aux ions. Le transfert des éléments minéraux depuis l'apoplasme vers le cytoplasme s'effectue alors par des transporteurs membranaires spécifiques.

Pour la plupart des ions (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Cl^- , NH_4^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} ou $H_2PO_4^-$), l'absorption minérale correspond au bilan entre le flux entrant (influx) et le flux sortant (efflux) du cytoplasme. Ces deux processus opposés, indépendants et simultanés nécessitent des systèmes de transporteurs membranaires spécialisés (Marschner 1995). L'influx est un mécanisme actif, très généralement dépendant d'une source d'énergie, et réalisé par des systèmes de transporteurs spécifiques. L'efflux est un mécanisme encore mal connu supposé passif et inductible. Il est non négligeable puisqu'il peut représenter suivant les ions de 5 à 90% de l'influx (Le Bot *et al.* 1998).

L'efflux correspond à une fuite passive des ions qui est souvent compensée par une réabsorption active. On estime ainsi que l'efflux peut conduire à un surcoût énergétique de 25 à 100% par rapport à une absorption théorique sans efflux (Bouma & De Visser 1993).

Figure 2.1 : Schéma des différents transports passifs et actifs au travers d'une membrane plasmique d'une cellule végétale.

I.1. Les transports membranaires

I.1.1. Transports passifs

Il s'agit d'un :

- Transport par simple diffusion (Figure 2.1) au travers de simples pores formés par des protéines canal transmembranaires ou au travers de transporteurs spécifiques transmembranaires (transport facilité). Pour chaque espèce chimique chargée, le transport se fait en file indienne dans le sens du gradient électrochimique (Marschner 1995). La vitesse de diffusion varie de 10^6 à 10^7 molécule.s⁻¹.canal⁻¹ pour les protéines canal et de 10^2 à 10^4 molécule.s⁻¹ pour les transporteurs transmembranaires. L'ouverture/fermeture des protéines canal est régulée *in situ* par phosphorylation et déphosphorylation grâce à des protéines kinases (Chrispeels *et al.* 1999).

- Entraînement des ions par le flux hydrique (par flux de masse = massflow) *via* les canaux hydriques (aquaporines) qui constitue également un transport passif dont le moteur est le potentiel hydrique. Toutefois, ce mode de transport a peu d'ampleur du fait de l'imperméabilité de la membrane aux ions et surtout le faible diamètre des pores des aquaporines (environ 0,3 nm). Il ne prend véritablement de l'importance que dans le cas de plantes à très forte transpiration (Marschner 1995).

- Interception des éléments minéraux par les racines (la surface des racines est assimilée à la surface du sol; c'est une prolongation de sa forme; l'absorption se fait par contact direct).

Le transport passif est insuffisant pour assurer les besoins en P (qui sont 20 à 30 fois plus élevés que ce qui est permis par le transport passif puisque P migre peu dans la solution du sol) et en K (4 à 10 fois ; K étant plus mobile en solution de sol que P mais son mouvement vers les racines est insuffisant pour satisfaire aux besoins de la plante) alors qu'il est largement suffisant pour Ca (une quantité 10 à 20 fois supérieure au besoin de la plante migre vers les racines) et Mg (une quantité 2 à 3 fois supérieure au besoin de la plante migre vers les racines). Tous les mécanismes de l'absorption passive peuvent alors être indispensables à la satisfaction des besoins (absorption par diffusion, interception et flux de masse).

I.1.2. Transports actifs

Il s'agit du transport d'un composé contre son gradient électrochimique (Figure 2.1). Il nécessite une quantité d'énergie au minimum égale à la différence de potentiel électrochimique entre les deux compartiments. On en distingue deux grands types (Chrispeels *et al.* 1999) :

- **Le transport actif couplé à une réaction métabolique** : qui est le plus souvent liée à l'hydrolyse de l'ATP en harmonie avec le fonctionnement d'une pompe ATPasique transmembranaire. Le fonctionnement de cette pompe conduit à une acidification de l'apoplasme par libération de protons et une alcalinisation du cytosol par libération d'ions hydroxydes.

- **Le transport actif par cotransport de deux substances** : Les protéines sont soit en symports (ions de signes opposés dans le même sens) soit en antiports (ions de même signe dans le sens opposé). Ce type de transport permet le transfert d'un ion contre son gradient de concentration, généralement sans utilisation directe d'ATP, mais grâce au transport passif d'un autre ion. Chez les végétaux, il s'agit le plus souvent d'un proton ou d'un ion hydroxyle.

Ce type d'absorption est à l'origine d'un changement de pH du tissu végétal; la plante rétablit la neutralité de son pH cellulaire (pour un bon fonctionnement de son système enzymatique) grâce à l'expulsion active d'un OH⁻ (ou l'absorption passive d'un proton H⁺) en cas d'absorption d'un anion (NO₃⁻ par exemple) ou à l'expulsion d'un proton H⁺ (ou l'absorption d'un OH⁻) en cas d'absorption d'un cation (K⁺, par exemple).

La nutrition azotée, selon ses deux formes, ammoniacale ou nitrique, est un bon exemple de cet échange de protons H⁺ entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule. La nutrition ammoniacale seule n'est pas intéressante pour la plante malgré l'économie d'énergie qu'elle procure; la croissance reste chétive et la production de biomasse est faible. Le NH₄⁺ s'accumule sous cette forme dans la vacuole (souvent il y a toxicité ammoniacale) sans qu'il y ait de transformation en acides organiques comme pour le cas d'une nutrition nitrique (les voies métaboliques sont différentes). Avec une nutrition purement ammoniacale, la cellule ne peut être turgescente que lorsqu'il y a un détournement des acides organiques de leur lieu d'utilisation pour la synthèse de macromolécules biologiques vers la vacuole. Ce détournement fait perdre à la plante l'opportunité de biosynthèse et de production de biomasse.

I.1.3. Systèmes HATS et LATS

La plante doit pouvoir absorber dans le sol l'ensemble des éléments minéraux qui lui sont nécessaires mais leurs concentrations, souvent faibles en milieu naturel, peuvent varier fortement en fonction des saisons, du type de sol et du climat. En conditions de culture hors sol, ces variations sont exacerbées par la fréquence de fertilisation des plantes. L'absorption se fait alors souvent contre un gradient électrochimique. Les végétaux, comme la plupart des organismes eucaryotes, ont alors développé deux grands mécanismes de transports actifs racinaires (Epstein 1966) :

- Un premier agit pour des concentrations inférieures à 0,2 mM : systèmes de transporteurs à haute affinité (HATS : High Affinity Transporter System),

- Un deuxième pour des concentrations supérieures : systèmes de transporteurs à faible affinité (LATS : Low Affinity Transporter System).

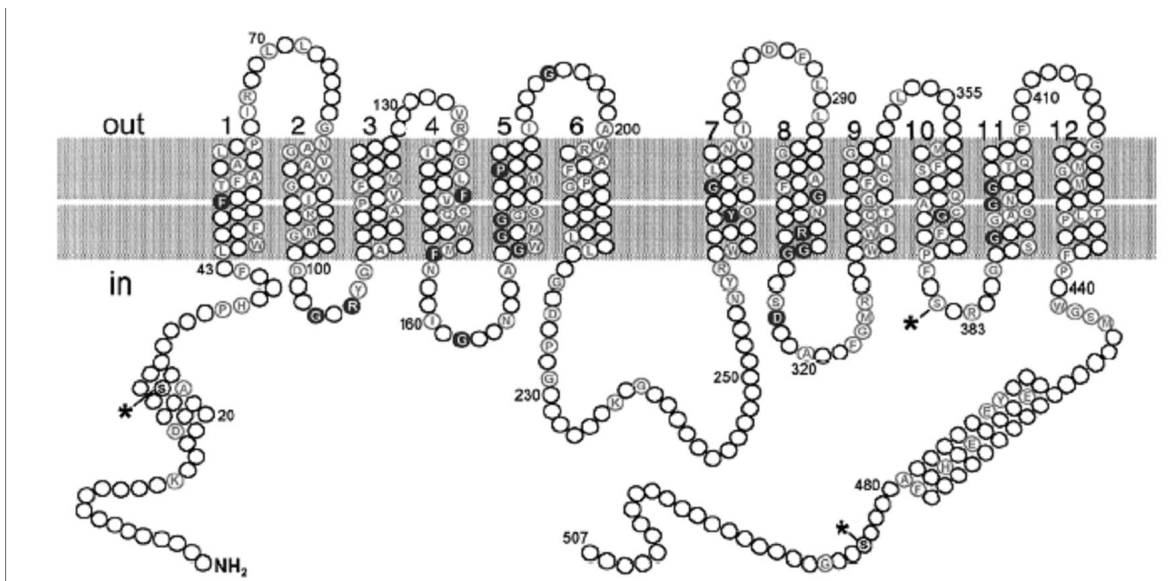


Figure 2.3 : Exemple de structure d'un transporteur de type HATS. Cas du transporteur codé par le gène HvNRT2.1 chez l'orge (*Hordeum vulgare*) (D'après Forde, 2000). Les astérisques indiquent des zones susceptibles de subir une phosphorylation.

Ces deux types de transporteurs ont été identifiés et étudiés pour le nitrate (Forde 2000), le phosphate et le sulfate (Smith *et al.* 2000), l'ammonium (Howitt & Udvardi 2000) et le potassium (Schachtman 2000). Différents transporteurs ont ainsi été trouvés mais leur spécificité cellulaire ou tissulaire n'a pas encore été examinée de façon exhaustive.

D'un point de vue général, l'activité des HATS et LATS (Figure 2.2) augmente avec une concentration croissante en ion pour atteindre un plateau (phase de saturation). Leur activité, assimilable à celle d'une enzyme, se caractérise par les paramètres cinétiques de Michaelis-Menten : la vitesse maximale de transport (V_{max}) et l'affinité du transporteur pour l'ion (K_m) qui correspond à la concentration pour laquelle la vitesse de transport est égale à la moitié de V_{max} . Par définition, le K_m d'un système HATS est plus faible que celui d'un LATS.

I-1.4- Cas de l'ion nitrate (NO_3^-)

I-1.4.1. Absorption du nitrate

L'absorption du nitrate est toujours un mécanisme actif même lorsque la concentration externe en nitrate est forte (Glass & Siddiqi 1995). Comme la plupart des ions, le nitrate est absorbé grâce à des systèmes HATS et des systèmes LATS. Les systèmes HATS peuvent être soit induits par la présence du nitrate (iHATS : système HATS inductible) soit toujours exprimés même en absence de nitrate (cHATS : système HATS constitutif). Les systèmes LATS sont toujours constitutifs (cLATS).

L'essor de la biologie moléculaire a permis depuis quelques années d'étudier plus finement, la structure, la fonction et la régulation de ces transporteurs et de nombreux articles de synthèse ont été publiés (Crawford & Glass 1998 ; Daniel-Vedele *et al.* 1998 ; Forde 2000 ; Glass *et al.* 2002 ; Orsel *et al.* 2002 ; Williams & Miller 2001). Seuls 11 transporteurs transmembranaires impliqués dans l'absorption du nitrate (4 LATS et 7 HATS) ont pu être identifiés jusqu'à présent chez *Arabidopsis thaliana*.

I-1.4.1.1. Les systèmes HATS pour l'absorption du nitrate

Les systèmes HATS pour l'absorption du nitrate appartiennent à la famille des protéines NNP (Nitrate Nitrite Porter) qui correspond à l'une des 17 familles de la MFS (Major Facilitator Superfamily). Chez les Algues et les plantes supérieures, le nom donné aux gènes codant pour ces protéines est NRT2. Les initiales de genre et d'espèce de l'individu où a été découvert le gène sont placées en préfixe. Un numéro est placé en suffixe et correspond à l'ordre chronologique de découverte des gènes NRT2 pour l'espèce considérée. Ainsi le premier gène NRT2 découvert chez *A. thaliana* se nomme : AtNRT2.1. Les gènes NRT2 sont exprimés plus fortement dans les racines que dans les parties aériennes au moins chez *Nicotonia plumbaginifolia* et *A. thaliana*. Toutefois l'expression du gène AtNRT2.1 semble dépendre également du stade de développement de la plante. Les protéines de cette super famille sont

constituées de 500 à 600 acides aminés organisés en deux domaines à 6 hélices transmembranaires connectés par une boucle cytosolique (Figure 2.3).

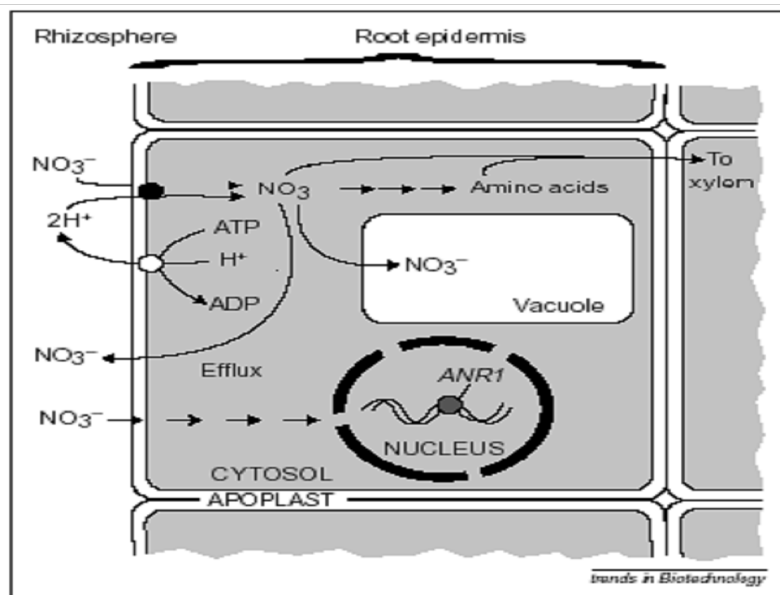


Figure 2.4 : Absorption et devenir du nitrate dans une cellule végétale. a – Efflux ; b – Stockage vacuolaire ; c – Réduction et assimilation sous forme d’acides aminés ; d – Translocation et déversement dans les vaisseaux du xylème (Adapté de Hirsch et Sussman 1999).

Toutes ces protéines présentent une zone très conservée entre les hélices transmembranaires 2, 3 et 5 qui semble être le motif signature de la famille NNP. Chez les végétaux supérieurs, les protéines NNP permettent souvent le cotransport Nitrate/H⁺ (Forde, 2000). Les systèmes HATS peuvent être soit inducibles (iHATS) soit constitutifs (cHATS). Les systèmes iHATS ont moins d’affinité pour le nitrate (Km de 13 à 79 μM) que les systèmes cHATS (Km de 6 à 20 μM) mais leurs vitesses maximales d’activité sont beaucoup plus élevées. Les systèmes iHATS sont induits et actifs, en quelques heures (*A. thaliana* ; Zhuo *et al.* 1999) ou quelques jours (*Picea glauca* ; Kronzucker *et al.* 1995) selon les espèces. La seule présence de nitrate ou nitrite dans le milieu extérieur, même pour des concentrations très faibles (de 10 à 50 μM), en induit la synthèse.

I-1.4- 1.2. Les systèmes LATS pour l’absorption du nitrate

Les systèmes LATS pour l’absorption du nitrate appartiennent à la famille des protéines PTR (Peptide Transporter) présente chez les Procaryotes et Eucaryotes et correspondrait à la 18ème famille MFS. Les gènes codant les systèmes LATS chez les Algues et les plantes supérieures sont appelés NRT1. La nomenclature est la même que celle adoptée pour les gènes NRT2. Ces gènes semblent s’exprimer très majoritairement au niveau racinaire. La structure des protéines est assez conservée et analogue à celle de la famille NNP (2 domaines transmembranaires à 6 hélices hydrophobes et une boucle centrale cytosolique). La signature commune aux protéines de la famille PTR est une succession d’acides aminés présente au niveau de l’hélice transmembranaire 5. Outre une fonction Nitrate/H⁺ cotransport, plusieurs protéines de cette famille ont une fonction Oligopeptide/H⁺ et Nitrate/Chlorate cotransporteur dans la membrane plasmique.

Les systèmes LATS pour l’absorption du nitrate sont toujours constitutifs et leur coefficient d’affinité est généralement supérieur à 1 mM. Toutefois, chez *A. thaliana*, il existe un système LATS codé par le gène AtNRT1.1 (ou CHL1) qui présente une double affinité pour le nitrate. Il joue à la fois le rôle de transporteur constitutif à faible (Km = 4 mM) et forte (Km = 50 μM) affinité.

I-3. Absorption en fonction de la concentration du milieu en éléments nutritifs: La relation entre le rythme d’absorption et la concentration de l’ion dans le milieu nutritif est traduite par la fonction hyperbolique classique de Michaëlis- Menten:

$$V = (V_m \cdot S)/(K_m + S)$$

- V = vitesse du processus d'absorption (rythme d'absorption)
- Vm = vitesse maximale de transport de l'ion dans le milieu (c'est la capacité maximale du mécanisme d'absorption).
- S = Concentration de l'ion considéré (ou du soluté)
- Km = coefficient d'affinité (ou de Michaëlis); c'est la concentration pour laquelle la vitesse de la réaction (d'absorption) est égale à la moitié de la vitesse maximale (Vm). Km traduit aussi la sensibilité du mécanisme d'absorption à la concentration externe en ions minéraux.

Ces deux paramètres (Vm et Km) peuvent être graphiquement déterminés à partir de l'équation suivante:

$$1/V = 1/S \cdot (K_m / V_m) + 1/V_m$$

Il y a une nette ressemblance entre les mécanismes d'absorption et les réactions enzymatiques. (Epstein, 1954) a fait l'analogie entre l'absorption et l'activité enzymatique: il a supposé que le cytoplasme étant limité par le plasma-lemme qui est une membrane imperméable à l'égard des ions, ceux-ci ne peuvent pénétrer à l'intérieur de la cellule que par l'intermédiaire de transporteurs (corps protéiques de même nature que les enzymes).

II. Régulations de l'absorption minérale

La régulation de l'absorption minérale peut être envisagée à différentes échelles spatiales (cellules, organes, plante entière) et temporelles (à court ou à long terme). Trois facteurs majeurs sont susceptibles d'orchestrer des variations de l'absorption minérale: les caractéristiques du milieu édaphique (température et disponibilité en éléments minéraux), l'activité des parties aériennes (croissance et photosynthèse) et le statut minéral du système racinaire lui-même. Le cas particulier de la régulation de l'absorption azotée sera présenté de façon distincte.

II.1. Régulation par le milieu édaphique

Seuls les mécanismes de régulation d'origine abiotique sont ici présentés. Les mécanismes biotiques tels que les associations mycorhiziennes et plus généralement, l'activité biologique de la rhizosphère seront abordés ultérieurement

II.1.1. Disponibilité en éléments minéraux

La disponibilité en minéraux oscille fortement dans le milieu édaphique notamment en condition de culture hors sol. Toutefois, l'existence de systèmes d'absorption à haute et faible affinité assure aux plantes une capacité d'absorption dans une large gamme de concentrations. En milieu naturel, la disponibilité en éléments minéraux est souvent faible, notamment pour l'azote dont la concentration est souvent le facteur limitant (Glass & Siddiqi 1995). Des mécanismes d'adaptation à ces contraintes peuvent se mettre en place afin d'assurer un approvisionnement en minéraux nécessaire à la croissance. BassiriRad *et al.* (2001) en distinguent deux :

- Modifications morphologiques du système racinaire : A long terme, une faible disponibilité en éléments minéraux conduit généralement à une augmentation de la biomasse racinaire (surtout les racines fines) par une allocation plus marquée des produits carbonés issus de la photosynthèse au système racinaire. Elle induit dans ces conditions une diminution du rapport du contenu en carbone entre les systèmes aérien et racinaire (Glass 2002). Elle contribue ainsi à accroître la surface absorbante, ce qui augmente alors la probabilité de rencontre de l'élément minéral avec les sites d'absorption racinaires. On parle alors de modifications morphologiques. En condition de culture hors sol, cette augmentation de la biomasse racinaire reste toutefois limitée par le volume du pot.

- Le deuxième mécanisme concerne les modifications physiologiques qui conduisent à une augmentation de la capacité d'absorption par unité de biomasse racinaire. Les travaux conduits par Rothstein *et al.* (2000) montrent ainsi une augmentation significative de la vitesse maximale d'absorption de l'ammonium par unité de masse racinaire pour des peupliers cultivés pendant 2 ans en situation de faible disponibilité en azote (Figure 2.6). Cette réponse physiologique (régulation de la biosynthèse et de l'activité des transporteurs) mesurée ici à long terme pourrait se mettre en place très rapidement contrairement aux modifications morphologiques (BassiriRad *et al.* 2001).

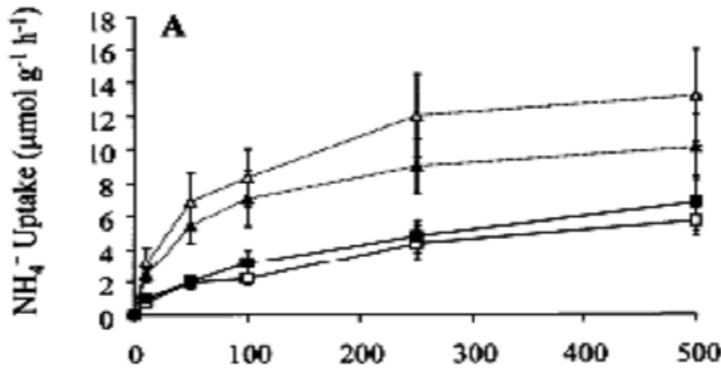


Figure 2.6 : Evolution de la vitesse d'absorption de l'ammonium en fonction de sa concentration (en µmoles) dans le milieu par des racines fines excisées de *Populus tremuloides* cultivés pendant 2 ans avec une forte (○, □) ou une faible disponibilité en azote (◻, ◻). La vitesse V_{max} est la plus forte pour les plantes fertilisées avec une faible disponibilité en azote (Adapté de Rothstein *et al.* 2000).

II.1.2. La température

Les racines de certains arbres peuvent s'enfoncer dans le sol à plusieurs mètres de profondeur (10m ou plus) mais la très grande majorité des racines (de 80 à 99%) se situent dans les 30 premiers centimètres du sol (Perry 1989). Ces racines situées en surface peuvent subir de fortes variations thermiques journalières et saisonnières. En conditions de culture hors sol, l'amplitude thermique journalière peut atteindre près de 40°C (Nicolas *et al.* 1988). Il existe une température optimale de croissance et d'activité du système racinaire qui varie suivant les espèces et dépend du stade de développement de la plante (McMichael & Burke 2002). Pour des températures trop chaudes ou trop froides, la croissance et l'activité du système racinaire sont fortement réduites. La température agit directement sur la fluidité membranaire et donc sur sa perméabilité aux ions mais également sur l'activité métabolique cellulaire notamment pour la respiration et la production d'énergie nécessaire à l'absorption. On estime ainsi qu'une augmentation de 10°C de la température conduit à un doublement de l'activité enzymatique (loi du Q10).

II.2. Régulation par l'activité des parties aériennes

La croissance et l'activité photosynthétique (absorption carbonée) du système aérien régulent très fortement l'absorption minérale racinaire. Cette régulation est encore plus marquée pour l'azote dont le métabolisme est intimement lié à celui du carbone (Coruzzi & Bush 2001). Elle a surtout été étudiée chez les plantes herbacées.

II.2.1. Régulation par la croissance des parties aériennes

L'absorption minérale et azotée est fortement régulée par la croissance des parties aériennes qui constitue des puits importants pour les minéraux et l'azote et dont la force oscille au cours des saisons (Clarks on 1985). Chez les herbacées, la régulation de l'absorption minérale et azotée par cette force de puits est très marquée (Saravitz *et al.* 1998) alors que chez les plantes ligneuses, cette régulation stricte source/puits reste controversée et finalement peu étudiée. Par exemple, chez le rosier cultivé (*Rosa hybrida*), la récolte et le développement de nouvelles fleurs au cours d'un cycle de production annuelle conduisent à de fortes variations de l'absorption du potassium et du nitrate (Silberbush & Lieth 2004). A l'inverse, chez le chêne pédonculé (*Quercus Robur*, L.) cultivé hors sol, l'absorption du nitrate et du potassium reste linéaire au cours de la période végétative alors que la croissance de la partie aérienne de cet arbre est totalement rythmique (Beaujard 1996).

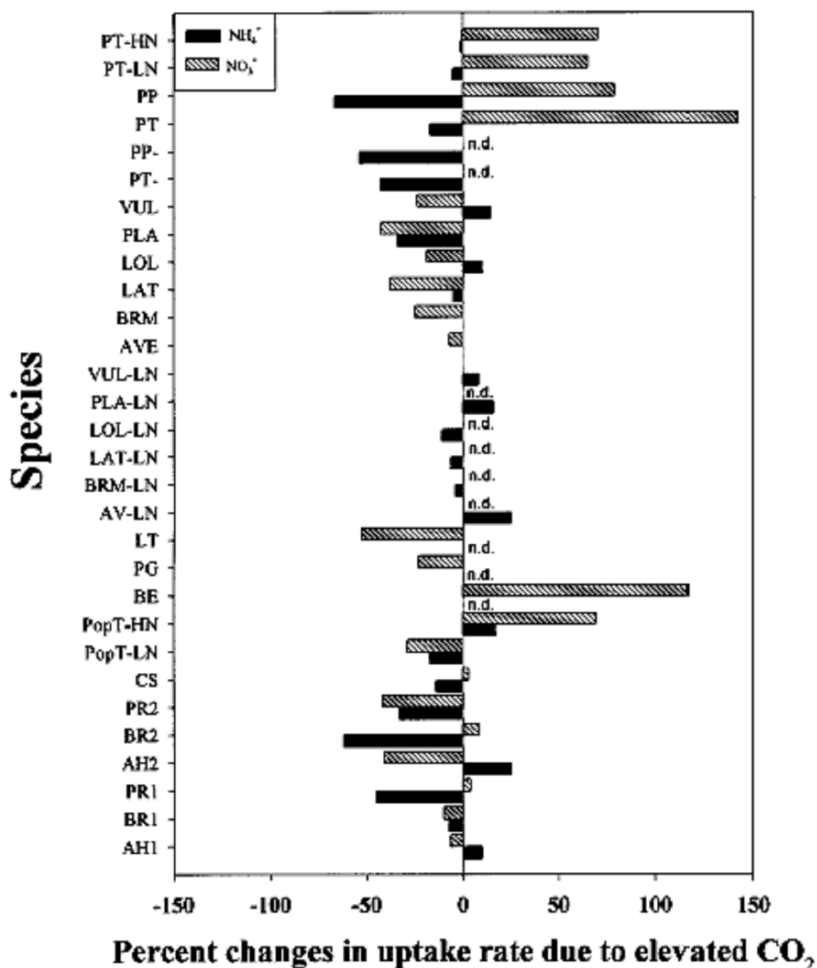


Figure 2.7 : Changement en pourcentage des vitesses d’absorption de l’ammonium et du nitrate (en abscisses) en réponse à une surcharge en CO₂ atmosphérique et en conditions d’azote limitant (LN) ou non limitant dans le milieu (HN) chez différentes espèces herbacées et ligneuses (en ordonnées). Les données ont été compilées à partir de la littérature scientifique (d’après Bassirrad *et al.* 2001).

Liste des espèces : PT : *Pinus taeda* ; PP : *Pinus ponderosa* ; VUL : *Vulpia microrstachys* ; PLA : *Plantago erecta* ; LOL : *Lolium multiflorum* ; LAT : *Lasthenia californica* ; BRM : *Bromus hordeaceus* ; AVE et AV : *Avena fatua* ; LT : *Larrea tridentata* ; PG : *Prosopis glandulosa* ; BE : *Bouteloua eriopoda* ; PopT : *Populus tremuloides* ; CS : *Cerantonia siliqua* ; PR : *Pleuraphis rigida* ; BR : *Bromus madritensis* et AH : *Achnatherum hymenoides* (les chiffres 1 et 2 indiquent 2 dates de prélèvements).

II.2.2. Régulation par l’activité photosynthétique (absorption carbonée)

L’étude de la régulation de l’absorption minérale par l’activité photosynthétique (absorption carbonée) des parties aériennes est souvent abordée dans la littérature scientifique récente dans le cadre de l’effet d’une forte concentration en CO₂ atmosphérique sur le court (quelques jours) et le long terme (quelques semaines ou mois).

II.2.2.1. Régulation à long terme

Beaucoup de travaux montrent que pour une disponibilité en minéraux donnée, l’absorption racinaire est fortement corrélée à l’absorption et l’accumulation de carbone pour des périodes allant de la semaine à l’année (Ingestad & Agren 1992). Cette corrélation à long terme correspond le plus souvent à une augmentation de la capacité d’absorption par augmentation de la biomasse racinaire et plus particulièrement des racines fines en réponse à une augmentation de l’absorption carbonée (BassiriRad *et al.* 1996 ; King *et al.* 1996 ; Norby *et al.* 1987 ; Saxe *et al.* 1998 ; Tschaplinski *et al.* 1993). D’un point de vue physiologique, une augmentation de l’absorption carbonée peut également conduire à une modification des paramètres cinétiques de l’absorption minérale (Figure 2.7) dont le mécanisme reste à préciser (BassiriRad *et al.* 2001 ; Yoder *et al.* 2000).

II.2.2.2. Régulation à court terme

Chez les herbacées, une augmentation de l'absorption carbonée conduit très rapidement à une augmentation de l'absorption minérale racinaire (Gastal & Saugier 1989 ; Rufty *et al.* 1981). Chez les plantes ligneuses, l'étude de cette corrélation à court terme est très peu documentée. Seule une étude récente menée sur de jeunes noyers cultivés hors sol en conditions non limitantes (Figure 2.8) montre qu'une augmentation de l'absorption carbonée conduit en quelques jours (pas de temps de 3 jours) à une augmentation significative de l'absorption minérale (Delaire *et al.* 2005). D'un point de vue physiologique, cette corrélation à court terme correspond généralement à une augmentation de l'allocation de glucides vers les parties racinaires constituant alors une augmentation de la source d'énergie nécessaire à l'activité des transporteurs spécifiques transmembranaires (BassiriRad *et al.* 2001). Chez le pêcher, il existe ainsi une corrélation entre l'absorption de l'azote par les racines et la quantité de photoassimilats exportés vers les racines (Jordan *et al.* 1998). Outre l'aspect énergétique, l'apport de carbone au système racinaire peut également conduire à une augmentation de la synthèse des transporteurs transmembranaires (Lejay *et al.* 2003).

II.2.2.3. Cas de la régulation de l'absorption azotée par le système aérien

D'un point de vue énergétique, les glucides produits par le système foliaire et alloués au système racinaire représentent une source d'énergie nécessaire à l'absorption de l'azote. D'un point de vue biochimique, les métabolismes azotés et carbonés sont intimement liés. Les acides organiques et les glucides produits par le métabolisme carboné constituent des squelettes carbonés utilisables pour l'incorporation de l'azote inorganique lors de la synthèse des acides aminés. Ils agissent alors en tant qu'activateurs de l'absorption de l'azote. Certains acides organiques tels que le malate sont d'abord décarboxylés avant d'être aminés. Les ions carboxyliques ainsi libérés interviennent également dans un cotransport antiport avec le nitrate et facilite ainsi son absorption (Ben Zioni *et al.* 1970 ; Touraine *et al.* 1988).

A l'inverse, une forte concentration racinaire en acides aminés et notamment en glutamine et asparagine rétro-inhibe l'absorption de l'azote (Forde 2000). L'absorption azotée est donc fortement dépendante du pool relatif des composés carbonés et d'acides aminés dans les cellules racinaires.

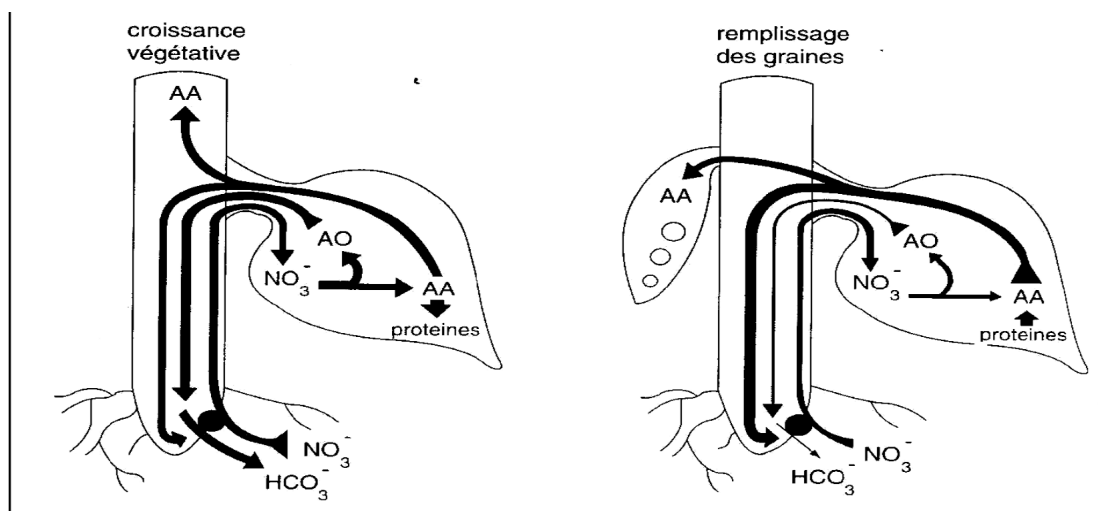


Figure 2.9 : Modèle de régulation de l'absorption du nitrate par le système aérien chez une plante herbacée pendant la période de croissance végétative (à gauche) et à la chute des feuilles et au remplissage des graines (à droite). OA : acides organiques ; AA : acides aminés. (D'après Imsande & Touraine 1994 in Touraine & Gojon 1997).

Selon le modèle proposé par Imsande & Touraine (1994), chez une plante herbacée, la synthèse d'acides organiques et aminés est essentiellement foliaire et l'absorption du nitrate est alors régulée par l'allocation différentielle de ces éléments organiques vers le système racinaire *via* les vaisseaux du phloème (Figure 2.9). Pendant la période végétative, l'allocation racinaire d'acides organiques est majoritaire et favorise ainsi l'absorption du nitrate. A l'inverse, à la chute des feuilles, les protéines foliaires sont dégradées en acides aminés et leur allocation vers les racines devient alors majoritaire et conduit ainsi à l'inhibition de l'absorption du nitrate. Ce schéma simple de régulation de l'absorption azotée par le système aérien

peut pas s'appliquer pleinement aux plantes ligneuses pour lesquelles la réduction et l'assimilation de l'azote inorganique en conditions non pléthoriques sont essentiellement racinaires (Andrews 1986 ; Gojon *et al.* 1994). De plus les très faibles concentrations en acides organiques dans la sève phloémienne des ligneux (Bussi 1991 ; Ziegler 1975) rendent peu probable leur intervention dans des processus de régulation fine de l'absorption du nitrate.

Chez une plante ligneuse, la régulation de l'absorption azotée racinaire par le système aérien pourrait alors se résumer à un effet activateur direct grâce aux glucides véhiculés jusqu'aux racines et un effet indirect grâce à sa force de puits pour le pool d'acides aminés synthétisés dans les racines et rétroinhibiteurs de l'absorption azotée. Toutefois, la production et l'allocation depuis les feuilles d'acides aminés inhibiteurs de l'absorption de l'azote est également envisageable en automne lors de la dégradation des protéines foliaires en acides aminés ou dans le cas particulier de l'absorption et de l'assimilation massive d'ammoniac faites directement par les feuilles comme cela a été montré chez le hêtre (Gessler *et al.* 1998). Un modèle de régulation de l'absorption du nitrate par les arbres a été proposé récemment par Gessler *et al.* (2004). Les auteurs mettent en avant le rôle important de certaines cytokinines, produites par le système aérien, en tant que messenger rapide de la demande en azote des parties aériennes. Les cytokinines allouées aux racines joueraient alors un rôle activateur directement sur les transporteurs membranaires impliqués dans l'absorption du nitrate.

II.3. Régulation par le statut azoté du système racinaire lui-même

L'absorption de l'azote inorganique est régulée à court terme par les concentrations en acides aminés (métabolisme azoté) et en carbone (glucides et acides organiques issus du métabolisme carboné) des cellules racinaires, et cela indépendamment de la disponibilité en azote du sol. Dans le cas particulier du nitrate, son absorption par les systèmes HATS et LATS est également fortement régulée par sa concentration intracellulaire (Forde 2000). Un modèle développé sur de jeunes plants de tomate âgés d'une vingtaine de jours permet même de prédire la vitesse d'absorption du nitrate uniquement à partir de sa concentration dans le milieu édaphique et de sa teneur dans la plante (Cardenas-Navarro *et al.* 1999). Toutefois, il paraît difficile d'appliquer ce modèle à une plante ligneuse plus âgée dont le système racinaire différencié en grosses, moyennes et racines fines est le lieu privilégié pour la réduction et l'assimilation rapides du nitrate.

Une des caractéristiques majeures d'une plante ligneuse à feuilles caduques est sa capacité à stocker dès l'été mais surtout en automne une grande quantité d'azote au niveau des organes pérennes et notamment les grosses racines (Millard 1996). Au printemps, ces réserves azotées sont remobilisées et permettent les premiers développements aériens sans qu'il y ait une absorption massive d'azote par les racines. Chez l'érable sycomore, l'absorption d'azote au printemps au moment du débourrement est ainsi d'autant plus réduite que le stock d'azote formé l'année précédente est important (Millard & Proe 1991). Ces réserves azotées associées aux réserves carbonées utilisables à plus long terme constituent également une voie pour la régulation de l'absorption d'azote inorganique.

VI- Relation alimentation hydrique et minérale de la plante / ses racines:

Les racines jouent le rôle d'interface entre la plante et le sol par le contact qu'elles assurent avec le milieu.

Le mode et l'importance de la colonisation du sol par les racines règlent le rythme d'absorption de l'eau et des éléments minéraux.

Le rapport surface développée du sol sur celle des racines est de l'ordre de 10^{-6} à 10^{-4} .

Les poils absorbants occupent toute la porosité compatible avec leur diamètre: dans un mètre carré du sol, il y a 10.000 à 1 Million de m^2 de surface racinaire.

Donc pour assurer l'absorption de 200 kg de K^+ uniquement par contact (interception), il faudrait que le sol en contienne 2.10^6 kg, soit 45 % de la couche arable du sol !

Donc, la surface de contact sol-racines est toujours insuffisante pour assurer la couverture des besoins alimentaires de la plante.

Il y a donc nécessité absolue de déplacement des éléments nutritifs pour assurer l'alimentation des plantes : nécessité de mouvement d'eau dans le sol;

Une bonne alimentation hydrique favorise la croissance de la plante et augmente ses besoins en éléments minéraux.

La sécheresse défavorise l'absorption, surtout de P, K, Ca et Mg.

En cultures irriguées : fertilisation doit être raisonnée plus en fonction des besoins de la plante que de la richesse du milieu en éléments nutritifs puisque l'eau est disponible, la diffusion et le flux de masse sont favorisés
Les doses d'engrais à apporter doivent satisfaire au besoin de la culture qui dépendra du niveau de rendement escompté. Plus les besoins sont importants (cultures maraîchères sous serre) plus la fertilisation doit contribuer à les satisfaire

En cultures non arrosées : problèmes de fertilisation plus complexes.

- Toute technique favorable à l'enracinement en profondeur (présence de l'eau) est susceptible de faciliter l'alimentation minérale en milieu pauvre.
- avec un régime climatique irrégulier, les caractéristiques physico-chimiques et surtout la structure du sol deviennent alors déterminantes pour un bon fonctionnement du système racinaire.

II.4. Conclusions

Développement de la biologie moléculaire ---- identifier et préciser le fonctionnement des différents transporteurs membranaires impliqués dans l'absorption minérale racinaire ---- aide précieuse pour la compréhension de la régulation de l'absorption minérale à court ou long terme

Chez les plantes herbacées : Cette régulation est actuellement bien documentée (échelle moléculaire et macroscopique).

Chez les végétaux ligneux : les mécanismes de régulation encore mal connus.

D'un point de vue moléculaire, on peut admettre que les régulations évoquées pour les plantes herbacées s'appliquent pleinement aux ligneux.

Mais du point de vue macroscopique, l'extrapolation est rendue plus délicate à cause des spécificités des plantes ligneuses qui résident en deux points majeurs :

- L'absorption, la réduction et l'assimilation de l'azote sont essentiellement racinaires chez une plante ligneuse. Toutefois, pour une forte concentration dans le milieu édaphique, la réduction et l'assimilation du nitrate peut être foliaire.
- Le système racinaire est capable de stocker l'azote et le carbone en grande quantité. Il présente alors une certaine autonomie énergétique par rapport au système aérien et également, au moins à court terme, pour l'absorption minérale et plus particulièrement de l'azote.

Cette caractéristique suppose une régulation de l'absorption minérale à l'échelle de la plante entière (variations de l'absorption minérale à court et long terme sans incidence *a priori* sur le développement aérien des végétaux) différente de celle évoquée pour les plantes herbacées

1. Effets des engrais sur la qualité des produits

<http://www.fertilisants.org/fiches/4qualite.htm>

2. Effets des nitrates sur la santé de l'homme

<http://www.fertilisants.org/fiches/5nitrates.htm>

3. Impacts des engrais sur l'environnement

<http://www.fertilisants.org/fiches/6environnement.htm>