



## CHAPITRE 38

# Nutrition des plantes et sol

### Aperçu du chapitre

- 38.1 Le sol, substrat dont dépend la plante
- 38.2 Les nutriments des plantes
- 38.3 Stratégies nutritionnelles particulières
- 38.4 Équilibre carbone-azote et changement global
- 38.5 Phytoremédiation

## Introduction

De très importants apports d'énergie sont nécessaires à la croissance d'une plante. La question que nous envisageons dans ce chapitre est celle de savoir quels autres intrants sont nécessaires à la survie de la plante. Les plantes, de même que les animaux, ont besoin de divers nutriments pour rester en bonne santé ; les plantes acquièrent ceux-ci par photosynthèse ou en les puisant dans le sol. La carence en un nutriment important est susceptible de freiner la croissance, de rendre la plante plus sensible à la maladie ou même de provoquer sa mort. C'est principalement par la photosynthèse et dans le sol que les plantes acquièrent leurs nutriments. Outre sa contribution à l'apport de nutriments, le sol abrite des bactéries et des champignons qui aident les plantes à obtenir ces nutriments sous des formes utilisables. L'obtention d'azote pose particulièrement problème car les plantes ne sont pas capables de convertir l'azote atmosphérique en acides aminés. Quelques plantes sont capables de capturer des animaux et de sécréter des enzymes digestives libérant l'azote qu'ils contiennent sous des formes assimilables.

### 38.1 Le sol, substrat dont dépend la plante

#### Objectifs

1. Expliquer comment le sol interagit avec les ions chargés négativement et positivement
2. Expliquer comment les caractéristiques du sol affectent l'absorption de nutriments par les racines
3. Décrire les pratiques culturales permettant de réduire l'érosion des sols

La vie des plantes dépend largement de ce qui se passe dans le sol. Le sol est la couche superficielle, très altérée, de la croûte terrestre.

#### Le sol est composé de minéraux, de matière organique, d'eau, d'air et d'organismes

La fraction minérale des sols varie en fonction de la composition des roches. La croûte terrestre comporte 90 éléments naturels (voir chapitre 2). La plupart des éléments sont à l'état combiné, dans des composés inorganiques appelés minéraux ; la plupart des roches sont constituées de plusieurs minéraux différents.

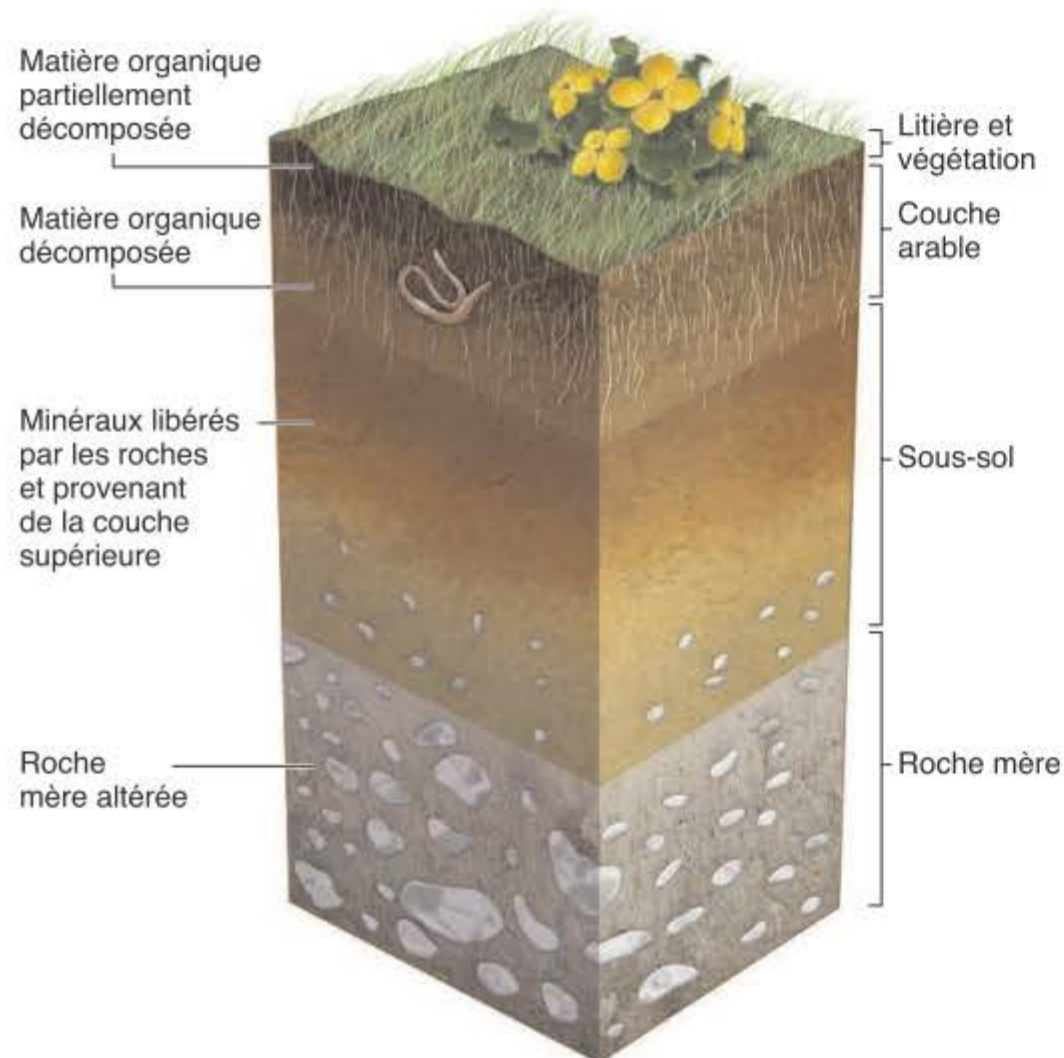
Le sol est également densément peuplé de microorganismes qui décomposent et recyclent les débris organiques. À titre d'exemple, les

organismes présents dans le sol d'un champ de blé d'un hectare en Angleterre sont constitués d'environ 5 tonnes de carbone.

Les racines sont principalement localisées dans la **couche arable** du sol (figure 38.1), constituée d'un mélange de particules minérales de dimensions variables (le plus souvent d'un diamètre inférieur à 2 mm), d'organismes vivants et d'**humus**. On distingue les sols selon leurs teneurs relatives en sable, limon et argile. La composition du sol détermine le degré de rétention de l'eau et des nutriments sur les particules du sol. Le sable fixe très peu les molécules, tandis que l'argile adsorbe (fixe) fortement eau et nutriments.

## La disponibilité en eau et en minéraux est déterminée par les caractéristiques du sol

Seuls les minéraux qui sont dissous dans l'eau des pores situés entre les particules de sol sont accessibles aux racines. Les particules, tant minérales qu'organiques, sont généralement chargées négativement, de sorte qu'elles attirent les molécules et ions chargés positivement. Les anions quant à eux restent en solution, créant un gradient de charge entre la solution du sol et les cellules des racines. Il en résulte que les cations tendent normalement à sortir des cellules. Des pompes à protons transfèrent des ions  $H^+$  hors de la racine, ce qui produit un fort potentiel de membrane. L'important gradient électrochimique provoque alors l'entrée de  $K^+$  et d'autres ions à travers des canaux à ions. Certains ions, principalement des anions, utilisent des co-transporteurs (figure 38.2). Le potentiel de membrane assuré par la racine, ainsi que la différence de



**Figure 38.1** La majorité des racines croissent dans la couche arable du sol. La litière, composée de débris végétaux et animaux, couvre la couche superficielle du sol, dénommée couche arable. Cette dernière contient de la matière organique (racines, petits animaux, humus) et des particules minérales de tailles variées. Le sous-sol est situé entre la couche arable et la roche mère ; il contient des particules minérales de plus grande dimension et relativement peu de matière organique. La roche mère constitue le matériau qui, par altération au cours du temps, donne naissance au sol.

potentiel hydrique entre la racine et le milieu extérieur, affectent le transport dans la racine (le potentiel hydrique est décrit au chapitre 37).

Environ la moitié du volume total du sol est occupée par des pores, qui peuvent être remplis d'air ou d'eau suivant les conditions d'humidité (figure 38.3).

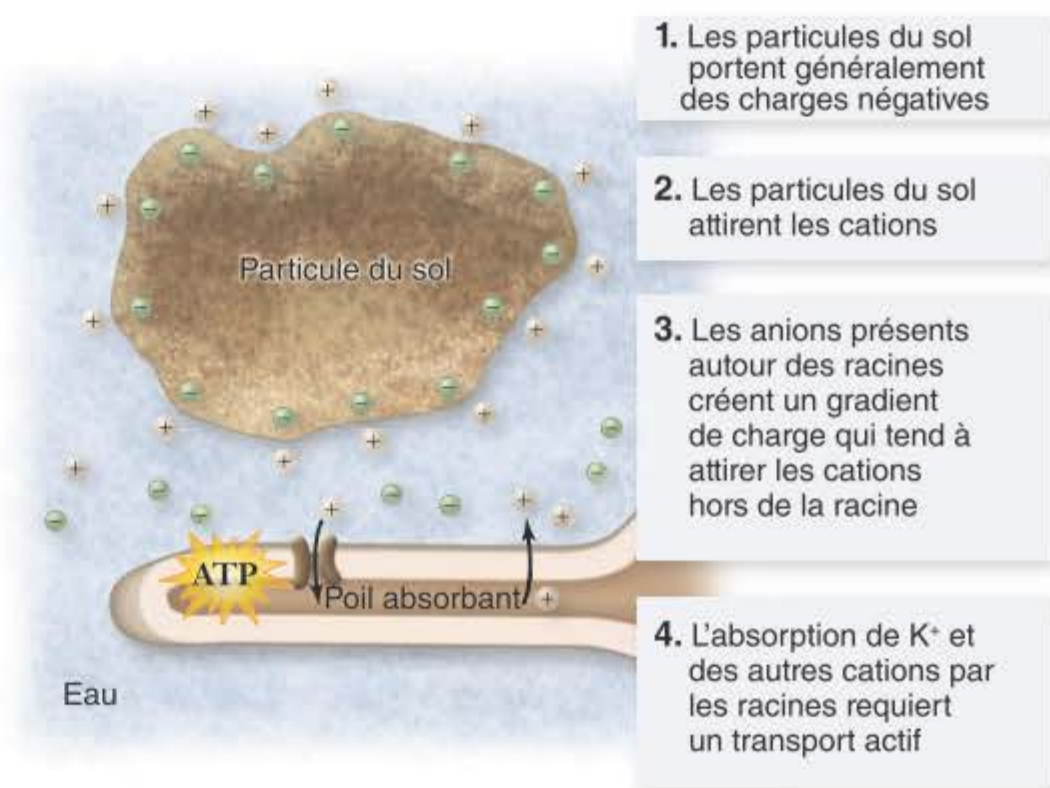
Une fraction de l'eau du sol n'est pas disponible pour les plantes. Dans un sol sableux par exemple, une quantité substantielle de l'eau percole immédiatement à travers celui-ci en raison de la gravité. Une autre fraction est retenue dans les pores du sol, de diamètres généralement inférieurs à 50  $\mu m$ . Cette eau est facilement disponible pour les plantes ; lorsqu'elle est épuisée, par évaporation ou absorption par les racines, la plante fane et finit par mourir à moins qu'un nouvel apport d'eau au sol ne soit assuré. Il faut noter cependant que quand le sol proche de la racine s'appauvrit en eau, son potentiel hydrique diminue ; ceci entraîne une migration d'eau depuis les zones voisines, dont le potentiel hydrique est plus élevé.

Les sols diffèrent considérablement entre eux quant à leur composition, et chacun d'eux est apte à fournir plus ou moins de nutriments aux plantes. La disponibilité des nutriments et de l'eau dépendent de plus de l'acidité et de la salinité du sol.

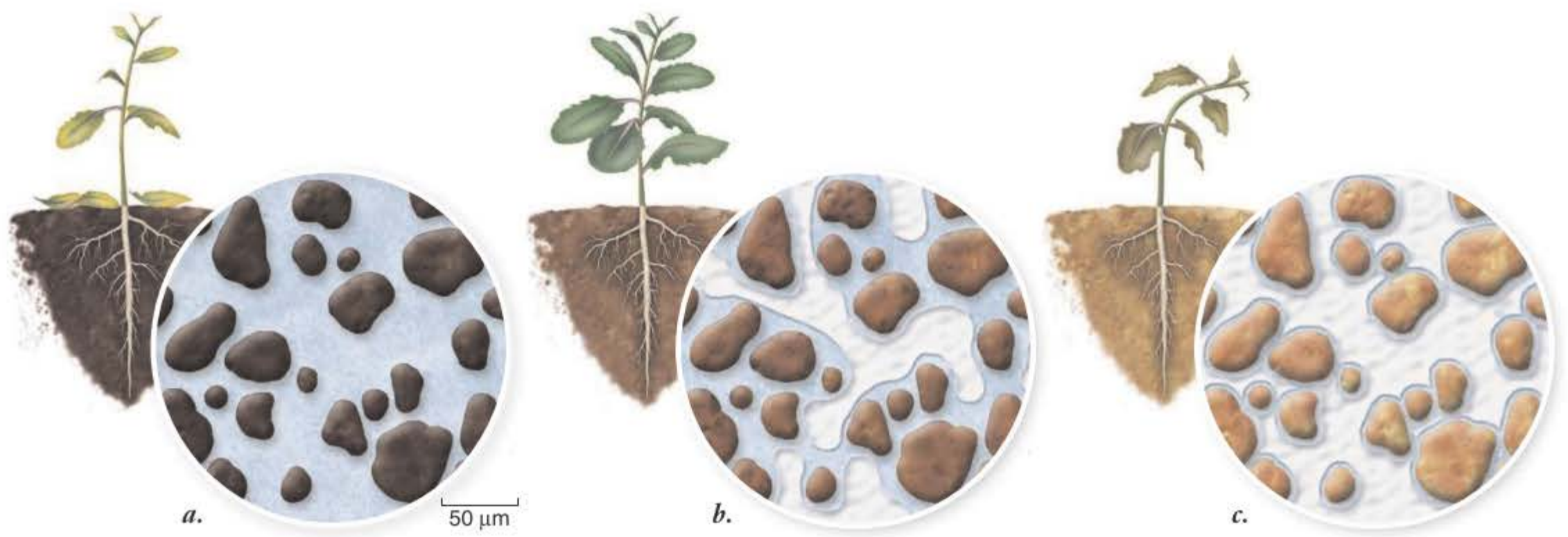
## L'agriculture peut entraîner la perte de sol et son appauvrissement en nutriments

La perte de couche arable, due à l'érosion ou à de mauvais aménagements des terres, affecte négativement la capacité de rétention de l'eau du sol ainsi que les relations du sol avec les nutriments. En une seule année, les terres agricoles des Etats-Unis ont perdu quelque 50 milliards de tonnes de couche arable.

Lorsque la couverture végétale d'un sol est perturbée, par labour ou récolte par exemple, l'érosion due à la pluie et au vent augmente, parfois de façon dramatique comme ce fut le cas dans les grandes plaines du Sud-Ouest des États-Unis durant les années trente. C'est une combinaison de mauvaises pratiques culturales et de plusieurs années de sécheresse qui rendit le sol particulièrement susceptible à l'érosion par le vent dans cette région, qui reçut le nom de « Dust Bowl » (figure 38.4a).



**Figure 38.2** Influence des charges du sol sur le transport. L'entrée, dans le poil absorbant, d'ions chargés positivement requiert un processus de transport actif.



**Figure 38.3** Les pores entre les particules du sol sont remplis d'eau et d'air. *a.* En absence d'espaces permettant la circulation d'air dans le sol, les racines ne peuvent pas respirer. *b.* Un équilibre entre air et eau dans le sol est essentiel pour la racine. *c.* L'insuffisance d'eau dans le sol y diminue le potentiel hydrique et empêche l'entrée d'eau dans la racine et la transpiration.

De nouvelles pratiques culturales tendent à réduire les pertes de sol : cultures associées, pratiques culturales de conservation (incluant le pseudo-labour et le non-labour).

L'utilisation excessive d'engrais, en agriculture, mais aussi dans les pelouses et jardins, peut polluer significativement l'eau, avec des effets négatifs tels que la croissance excessive d'algues dans les plans d'eau (voir chapitre 57). Le maintien du niveau des nutriments dans le sol et la prévention de leur ruissellement dans les eaux de surface (ruisseaux, rivières...) améliore la croissance des plantes de culture et réduit les dommages aux écosystèmes.

Une approche récente, l'agriculture de précision, utilise des applicateurs réglables d'engrais gérés par ordinateur et GPS. Le débit d'application varie en fonction d'informations sur les teneurs locales en nutriments fournies par analyse d'échantillons de sol. Une autre approche, le système intégré de gestion des nutriments, optimise l'utilisation des intrants nutritionnels par emploi d'engrais verts (tels que la luzerne, qu'on enfouit sur place), d'engrais animal (fumier et lisier) et d'engrais inorganiques. Engrais verts et engrais animal présentent l'avantage de libérer les nutriments de manière progressive, en fon-

tion de l'activité de divers organismes décomposeurs, ce qui permet aux nutriments d'être utilisés par les plantes avant d'être lessivés. L'agriculture durable intègre ces approches conservatrices.

### La disponibilité en eau et en nutriments est affectée par le pH et par la salinité

Tout ce qui altère les différences de pression hydrique ou le gradient ionique entre sol et racine peut affecter la capacité d'absorption d'eau et de nutriments de la plante. Les sols acides et les sols salins peuvent poser problème pour la croissance des plantes.

#### Sols acides

Le pH du sol affecte la libération de minéraux par les roches altérées. C'est ainsi qu'à pH faible l'aluminium, toxique pour de nombreuses plantes, est libéré des roches. L'aluminium peut en outre se combiner à d'autres nutriments, les rendant ainsi inaccessibles aux plantes.

La plupart des plantes croissent le mieux à pH neutre, alors que 26 % des sols arables du monde sont acides. Dans les tropiques des



*a.*



*b.*

**Figure 38.4** Dégradation du sol. *a.* Sécheresse et mauvaises pratiques culturales ont provoqué l'érosion par le vent des terres agricoles des grandes plaines du Sud-Ouest des États-Unis dans les années 1930. *b.* Le drainage de marécages en Irak a créé un désert salé.

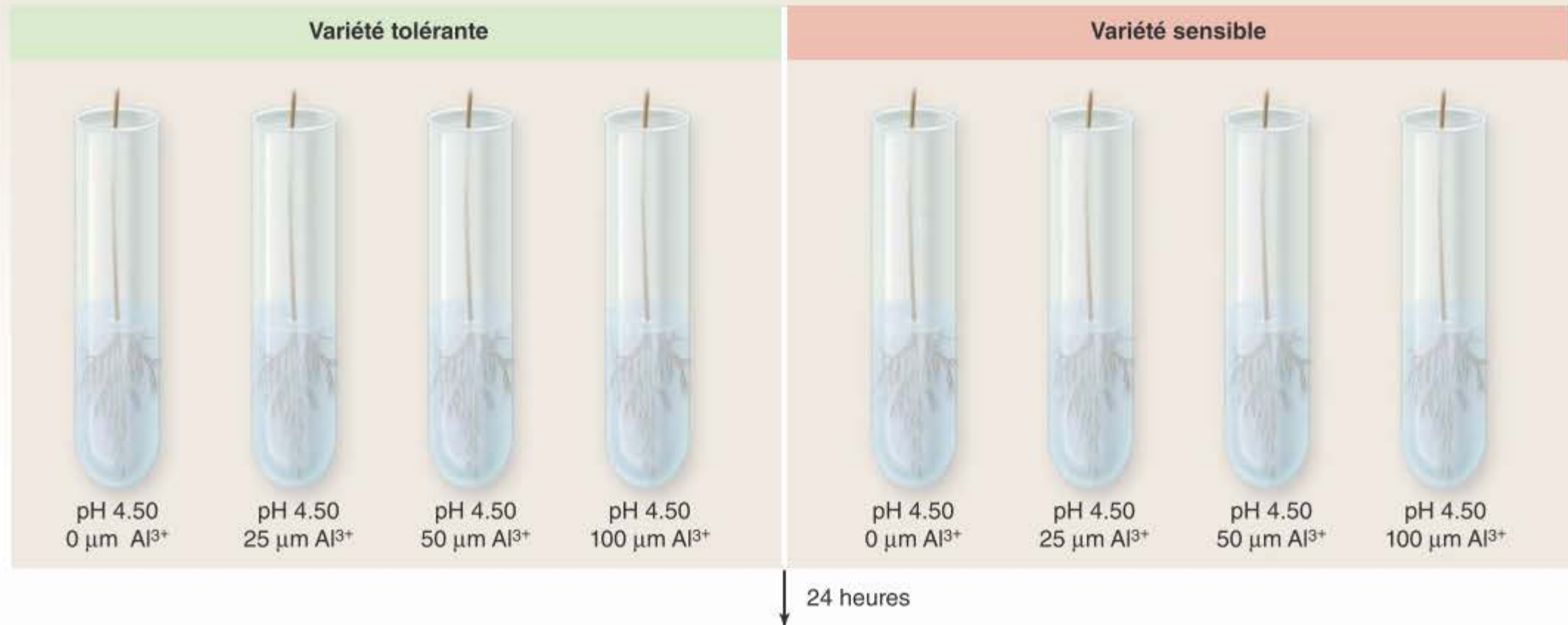
## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

**Information de base :** Dans les sols acides l'aluminium se trouve sous forme d' $Al^{3+}$ , très toxique pour les plantes. L'application de chaux augmente le pH du sol et convertit  $Al^{3+}$  en d'autres formes, moins toxiques, ce qui stimule la croissance des racines.

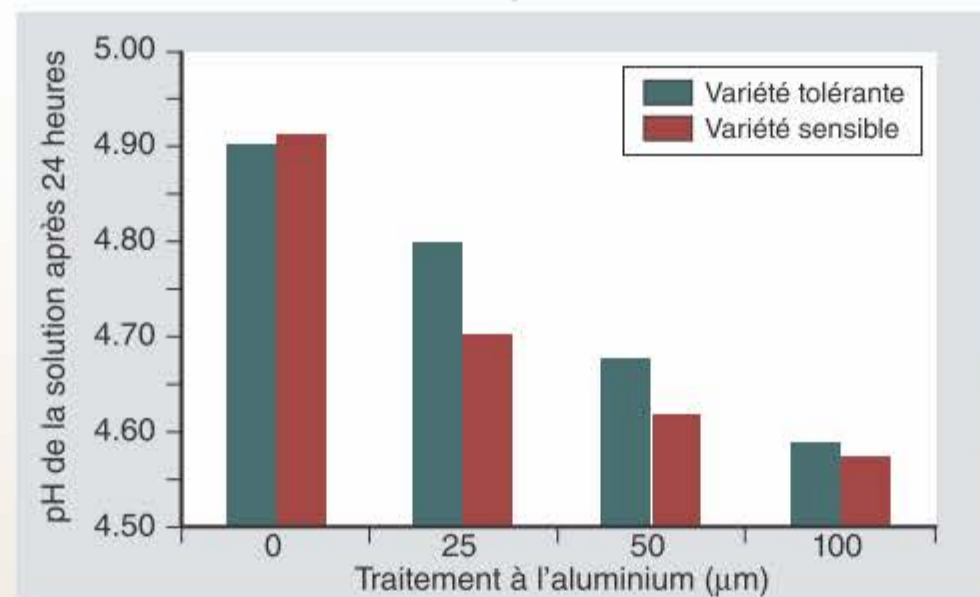
**Hypothèse :** Les blés tolérants à l'aluminium sont capables d'augmenter le pH autour de leurs racines, ce qui stimule leur croissance.

**Prédiction :** Lorsque de l'aluminium est ajouté au milieu de culture de plantules de blé, le pH augmente plus en présence de variétés tolérantes que de variétés sensibles.

**Expérience :** Des graines de blé sensible (S) et tolérant (T) sont semées dans une solution nutritive de pH 4,5. Ajouter 0, 25, 50 et 100  $\mu m$  d' $Al^{3+}$  et remesurer le pH après 24 heures.



**Résultat :**



**Conclusion :** Aussi bien les plantules sensibles que celles qui sont tolérantes accroissent le pH en absence d' $Al^{3+}$  mais les plantes tolérantes augmentent plus le pH que les autres.

**Expériences complémentaires :** Pour démontrer le lien entre le pH et la croissance on peut mesurer la vitesse de croissance du blé dans les solutions de différents pH. Admettant que le pH affecte positivement la vitesse de croissance, représenter un graphique possible du pourcentage d'élongation de la racine en fonction du pH après 24 heures ; utiliser à cet effet les valeurs de pH mentionnées dans l'histogramme ci-dessus.

**Figure 38.5** Les racines peuvent modifier le pH du sol pour diminuer la toxicité de l'aluminium.

Amériques, 68 % des sols sont acides. En Colombie, la toxicité de l'aluminium peut réduire de 75 % le rendement en maïs des sols acides (figure 38.5).

Des efforts de sélection dans ce pays ont produit des plantes tolérantes à l'aluminium dont les rendements ont augmenté de 33 % et même, dans certains cas, de 70 %. La capacité qu'ont certaines plantes d'absorber des métaux lourds toxiques peut également être mise à profit pour nettoyer des sols pollués (voir section 38.5).

### Salinité

L'accumulation d'ions salins dans le sol, le plus souvent  $Na^+$  et  $Cl^-$ , altère le potentiel hydrique, ce qui provoque une perte de turgescence

dans la plante. Environ 23 % de l'ensemble des terres arables présentent des niveaux de salinité limitant la croissance. Les sols salins sont surtout fréquents dans les zones arides, où l'irrigation provoque l'accumulation de sels que les précipitations ne suffisent pas à évacuer.

Un des exemples les plus dramatiques de salinité se situe en Mésopotamie, berceau d'une des grandes civilisations. La région, qui fut désignée Croissant fertile en raison de l'abondance de son agriculture, est aujourd'hui en grande partie désertique. La désertification s'est accélérée dans le sud de l'Irak durant les années 1990, quand la majeure partie des 20 000  $km^2$  de terres marécageuses y fut

drainée, en dirigeant l'eau à l'aide de barrages, avec pour conséquence la transformation des marais en déserts salés (figure 38.4b). Ces barrages furent ensuite détruits, permettant à l'eau de rejoindre les zones antérieurement marécageuses. Le rétablissement de celles-ci n'est pas garanti mais on peut l'espérer dans les zones où l'eau a diminué la salinité.

### Synthèse 38.1

La couche arable est composée de particules minérales, d'organismes vivants et d'humus. Les racines utilisent des pompes à protons pour rejeter des protons ( $H^+$ ) dans le sol. Il en résulte un gradient électrochimique qui provoque l'entrée d'ions minéraux positifs via des canaux ioniques. Les pertes de couche arable dues à l'érosion peuvent être réduites par cultures associées, pratiques culturales de conservation et non-labour des cultures d'automne.

- Sur base de nos connaissances sur le potentiel hydrique, expliquer ce qui se passe lorsque l'eau proche des racines s'épuise.

## 38.2 Les nutriments des plantes

### Objectifs

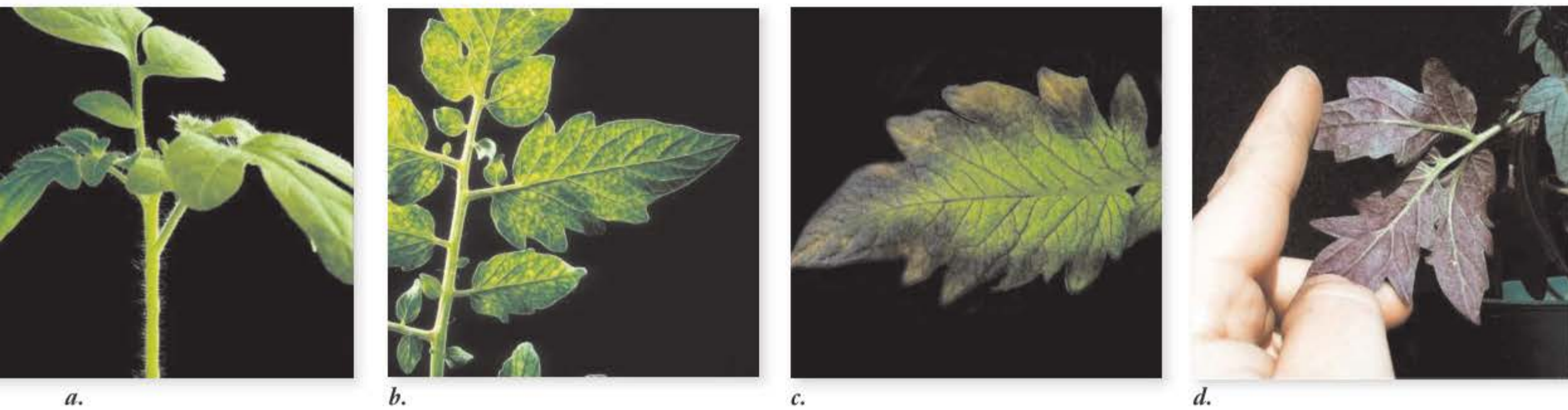
1. Distinguer macro-éléments et micro-éléments
2. Expliquer comment on identifie les besoins nutritionnels des plantes
3. Décrire l'objectif des recherches sur l'enrichissement des aliments

La source principale de nutriments pour les plantes est le dioxyde de carbone ( $CO_2$ ) présent dans l'atmosphère, qui est transformé en sucre par la photosynthèse à l'aide de l'énergie du soleil. Le  $CO_2$  pénètre dans la plante par les stomates.

Le  $CO_2$  et l'énergie solaire ne suffisent pas pour synthétiser toutes les molécules nécessaires à la plante, qui requiert en outre de nombreux nutriments inorganiques. Certains d'entre eux, nécessaires en relativement grande quantité, sont appelés **macro-éléments** ou **éléments majeurs** ;

**TABLEAU 38.1** Les éléments essentiels pour les plantes

Élément	Principale forme d'absorption de l'élément	Pourcentage approximatif de la matière sèche	Exemples de fonctions importantes
<b>MACRONUTRIENTS</b>			
Carbone	$CO_2$	44	Composant majeur des molécules organiques
Oxygène	$O_2, H_2O$	44	Composant majeur des molécules organiques
Hydrogène	$H_2O$	6	Composant majeur des molécules organiques
Azote	$NO_3^-, NH_4^+$	1–4	Composant des acides aminés, protéines, nucléotides, acides nucléiques, chlorophylle, coenzymes, enzymes
Potassium	$K^+$	0,5–6	Synthèse des protéines, fonctionnement des stomates
Calcium	$Ca^{2+}$	0,2–3,5	Composant des parois, maintien de la structure et de la perméabilité des membranes, activation de certaines enzymes
Magnésium	$Mg^{2+}$	0,1–0,8	Composant de la chlorophylle, activation de nombreuses enzymes
Phosphore	$H_2PO_4^-, HPO_4^{2-}$	0,1–0,8	Composant de l'ADP et de l'ATP, des acides nucléiques, des phospholipides et de plusieurs coenzymes
Soufre	$SO_4^{2-}$	0,05–1	Composant de certains acides aminés et protéines et de la coenzyme A
<b>MICRO-ÉLÉMENTS (CONCENTRATIONS en ppm)</b>			
Chlore	$Cl^-$	100–10,000	Osmose et équilibres ioniques
Fer	$Fe^{2+}, Fe^{3+}$	25–300	Synthèse de la chlorophylle, composant des cytochromes et de la nitrogénase
Manganèse	$Mn^{2+}$	15–800	Activation de certaines enzymes
Zinc	$Zn^{2+}$	15–100	Activation de nombreuses enzymes, synthèse de la chlorophylle
Bore	$BO_3^-, B_4O_7^-,$ or $H_2BO_3^-$	5–75	Rôle possible dans le transport des glucides, synthèse des acides nucléiques
Cuivre	$Cu^{2+}$ or $Cu^+$	4–30	Activation ou constituant de certaines enzymes
Molybdène	$MoO_4^-$	0,1–5	Fixation d'azote, réduction des nitrates



**Figure 38.6 Carences minérales des plantes.** *a.* Plant de tomate sain. *b.* Feuille de tomate carencée en manganèse. *c.* Foliolle de tomate carencée en cuivre. *d.* Feuille de tomate carencée en phosphore.

d'autres, qui ne sont requis qu'à l'état de traces, sont dits **micro-éléments** ou **éléments mineurs** (table 38.1).

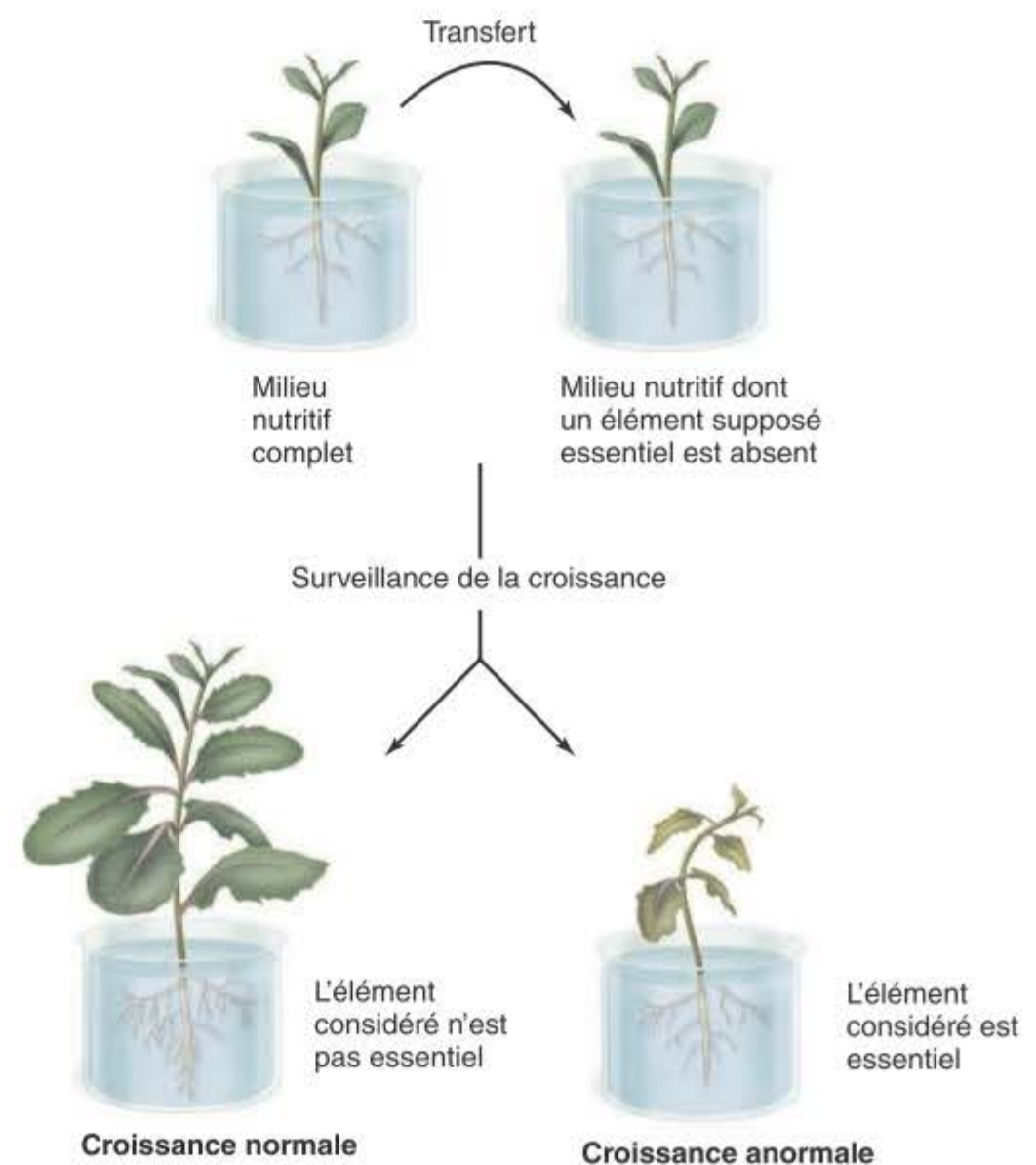
**?** **Question** Identifier les sources de la majeure partie de la masse du tronc d'un grand chêne.

### Les plantes requièrent neuf macro-éléments et sept micro-éléments

Il y a neuf macro-éléments : carbone, oxygène et hydrogène (les trois éléments présents dans presque tous les composés organiques), azote (essentiel entre autres pour les acides aminés), potassium, calcium, magnésium (centre de la molécule de chlorophylle), phosphore et soufre. La concentration en chacun de ces éléments approche ou, dans le cas du carbone excède largement, 1 % de la matière sèche des plantes en bonne santé.

La concentration des sept micro-éléments : chlore, fer, manganèse, zinc, bore, cuivre et molybdène varie entre moins d'une et plusieurs centaines de parts par million dans la plupart des plantes. Une déficience en un seul de ces éléments peut avoir des conséquences sévères sur la croissance de la plante (figure 38.6). La découverte de la plupart des macro-éléments date du XIX<sup>e</sup> siècle mais certains micro-éléments ont été identifiés bien plus récemment, après que les technologies permettant d'analyser et de manipuler de très faibles quantités se soient développées.

Les exigences nutritionnelles sont évaluées en cultures hydroponiques ; les racines sont suspendues dans de l'eau aérée et contenant les nutriments. Ces solutions contiennent tous les éléments requis en proportions appropriées excepté un élément connu comme essentiel ou suspecté l'être. On laisse les plantes croître dans ce milieu et on observe l'apparition éventuelle de symptômes de croissance anormale ou de coloration des feuilles susceptibles d'indiquer un besoin de la plante pour l'élément omis (figure 38.7). Pour donner une idée de la quantité minimale requise en certains micro-éléments, la dose standard de molybdène ajoutée à des sols sérieusement déficients d'Australie est d'environ 34 grammes (une poignée) par hectare, une fois tous les dix ans !



**Figure 38.7 Identification des exigences nutritionnelles des plantes.** Une plantule, initialement cultivée dans une solution nutritive complète, est transférée dans une solution dont un élément supposé essentiel a été omis. La plante est observée au cours de sa croissance en vue de détecter d'éventuels symptômes indicatifs d'une croissance anormale, comme par exemple des colorations ou des formes particulières des feuilles. Si la croissance est anormale, on peut conclure que l'élément est essentiel à la croissance ; si elle ne l'est pas l'élément n'est probablement pas essentiel, bien qu'on ne puisse exclure la présence possible de traces de l'élément à des concentrations indétectables.



**Figure 38.8 Hydroponie.** Le sol assure apport de nutriments et soutien ; ces deux fonctions peuvent être assurées par les systèmes de culture hydroponiques. Ici, des plants de tomate sont suspendus dans l'air tandis que leurs racines sont plongées dans une solution nutritive.

La plupart des plantes croissent de manière satisfaisante en culture hydroponique à condition que les racines soient convenablement aérées. La culture hydroponique de fruits et légumes est en expansion en raison de son efficacité et du contrôle de qualité alimentaire qu'elle permet (figure 38.8).

La valeur nutritive et la productivité des cultures sont des enjeux importants. La **sécurité alimentaire**, évitant la famine, est un objectif global. L'amélioration de la valeur nutritive des espèces cultivées, en particulier dans les pays en développement, serait hautement bénéfique pour la santé de l'humanité.

L'enrichissement des aliments constitue un domaine de recherche actif, centré sur les moyens d'accroître l'absorption et le stockage de minéraux par les plantes cultivées pour consommation par l'homme. Le phosphore peut être mieux absorbé si sa solubilité dans le sol s'accroît. On a modifié génétiquement des plantes pour qu'elles excrètent du citrate, un acide organique qui solubilise les phosphates. Un avantage additionnel est que le citrate fixe l'aluminium, toxique pour les plantes et pour les animaux, et réduit ainsi l'absorption d'aluminium par les plantes.

Pour d'autres nutriments, comme le fer, le manganèse et le zinc, le transport à travers la membrane plasmique est un facteur limitant. Des gènes codant des transporteurs de la membrane plasmique ont été clonés dans certaines espèces et incorporés dans des plantes cultivées. Des céréales peuvent être fortifiées par des nutriments additionnels pendant que le grain est encore en train de se développer en champ plutôt qu'au moment où il est conditionné en usine.

### Synthèse 38.2

Les plantes nécessitent neuf macro-éléments, en relativement grande quantité, et sept micro-éléments, à l'état de traces. L'identification des nutriments requis pour la croissance se fait en cultures hydroponiques. Des recherches tendant à accroître l'absorption et le stockage de nutriments sont menées en vue d'améliorer la valeur nutritive des plantes de culture. Ces recherches sur l'enrichissement des aliments sont susceptibles de contribuer à renforcer la sécurité alimentaire et d'éviter les famines.

- Pourquoi une carence du sol en magnésium limite-t-elle la production alimentaire ?

## 38.3 Stratégies nutritionnelles particulières

### Objectifs

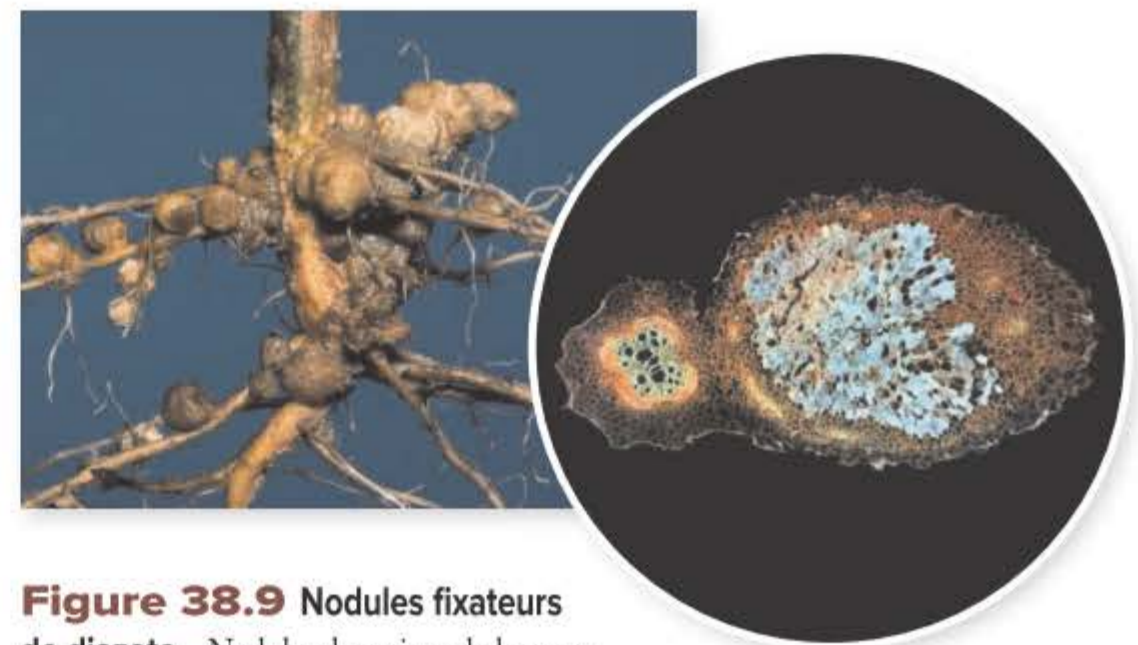
1. Expliquer le rôle des bactéries diazotrophes dans la nutrition des plantes
2. Expliquer comment les champignons mycorhiziens sont bénéfiques pour les plantes
3. Décrire l'avantage tiré de la capture d'insectes par les plantes carnivores

L'évolution a permis à certaines plantes d'acquérir des nutriments peu abondants, grâce à l'établissement d'associations mutualistes avec d'autres organismes, ou par parasitisme, ou encore par prédation. Un exemple porte sur l'approvisionnement en azote.

Les plantes requièrent de l'ammoniac ( $\text{NH}_3$ ) ou des nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) pour synthétiser leurs composés azotés, mais la plus grande part de l'azote présent dans l'atmosphère l'est sous forme de diazote ( $\text{N}_2$ ). Les plantes ne disposent pas de la voie métabolique incluant le complexe enzymatique nitrogénase qui est nécessaire à la conversion du diazote en ammoniac, voie propre à certaines bactéries

### Des bactéries étroitement associées aux racines de certaines plantes leur fournissent de l'azote assimilable

Des relations symbiotiques se sont développées entre certaines plantes et des bactéries capables de transformer le diazote. Certaines de ces bactéries vivent en association étroite avec les racines de plantes. D'autres sont même hébergées dans des tissus de la plante créés spécialement pour elles, appelés **nodules** (figure 38.9). Les légumineuses ainsi que quelques autres plantes sont capables de former des nodules. L'accueil de ces bactéries a un coût énergétique pour la plante, largement justifié lorsque le sol est pauvre en composés azotés. Lorsque la teneur du sol en azote est élevée par



**Figure 38.9 Nodules fixateurs de diazote.** Nodules de racines de luzerne abritant des *Rhizobium*. En médaillon : section transversale passant par une racine (à gauche) et un nodule formé sur celle-ci (à droite). La bactérie transforme le diazote en ammoniac, tandis que la plante fournit des glucides à la bactérie.

contre, les poils absorbants des racines ne répondent pas aux signaux émis par les bactéries, qui ne peuvent dès lors pas pénétrer dans la racine, ce qui permet des économies d'énergie.

La fixation de diazote est la plus consommatrice d'énergie des réactions cellulaires connues. Pourquoi est-il si difficile d'ajouter de l'hydrogène au diazote ? La réponse se trouve dans la force de la triple liaison présente dans la molécule de diazote. Le complexe de la nitrogénase nécessite 16 ATP pour transformer une molécule de  $N_2$  en deux molécules de  $NH_3$ . En absence de nitrogénase, la synthèse de  $NH_3$  exige le confinement du diazote dans un système maintenu à 450 °C sous une pression de 500 atm, tout à fait incompatible avec la survie des cellules.

La bactérie *Rhizobium* a besoin de dioxygène et de glucides pour assurer son métabolisme exigeant en énergie en raison de son activité diazotrophe (fixatrice de diazote). Les glucides lui sont fournis via les tissus conducteurs de la plante et l'apport en dioxygène est assuré par la leghémoglobine, molécule similaire à l'hémoglobine animale, dont une partie est synthétisée par la plante, l'autre par la bactérie. En absence de dioxygène, la bactérie meurt mais par ailleurs le dioxygène inhibe l'activité de la nitrogénase, qui doit donc en être protégée. Le rôle de la leghémoglobine est précisément de fixer le dioxygène et de le distribuer dans le nodule de manière à optimiser et la respiration de la bactérie et l'activité de la nitrogénase.

Comment les légumineuses et les bactéries *Rhizobium* diazotrophes forment-elles exactement cette association (figure 38.10) ? Un système complexe de signalisation entre les deux organismes permet à chacun d'eux non seulement de reconnaître la présence de l'autre, mais également de déterminer si la bactérie est bien de l'espèce appropriée à l'espèce de légumineuse. Ces relations symbiotiques sophistiquées dépendent d'alliances spécifiques précises. Le soja et le pois sont tous deux des légumineuses, mais chacun d'eux possède sa propre espèce de *Rhizobium* symbiotique.

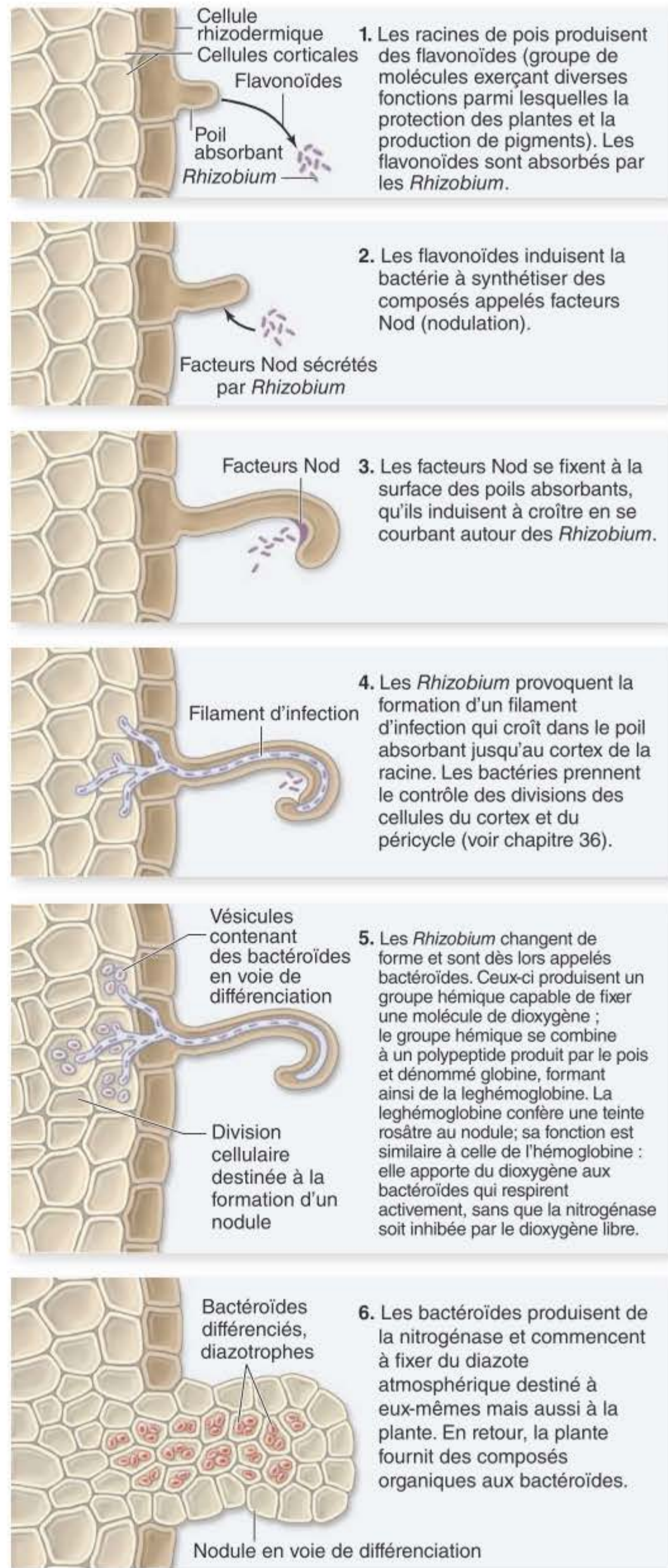
## De très nombreuses plantes sont associées à des champignons mycorhiziens

L'azote n'est pas le seul nutriment que les plantes ont des difficultés à acquérir sans assistance. Alors que les associations symbiotiques avec des bactéries diazotrophes sont principalement limitées à la famille des légumineuses, celles impliquant des champignons, appelées mycorhizes, concernent environ 90 % des plantes vasculaires, comme décrit au chapitre 32. Dans le domaine de la nutrition végétale, ces organismes jouent un rôle important en favorisant le transfert de phosphore à la plante. L'absorption de certains micro-éléments est également stimulée. Sur le plan fonctionnel, les mycorhizes accroissent substantiellement la surface d'absorption des nutriments.

Les champignons ont plus que probablement contribué à la colonisation des terres par des plantes dépourvues de racines. On dispose actuellement d'informations selon lesquelles les voies de signalisation ayant mené à la réalisation de symbioses des plantes avec des champignons auraient aussi été exploitées pour réaliser la symbiose *Rhizobium*-légumineuse.

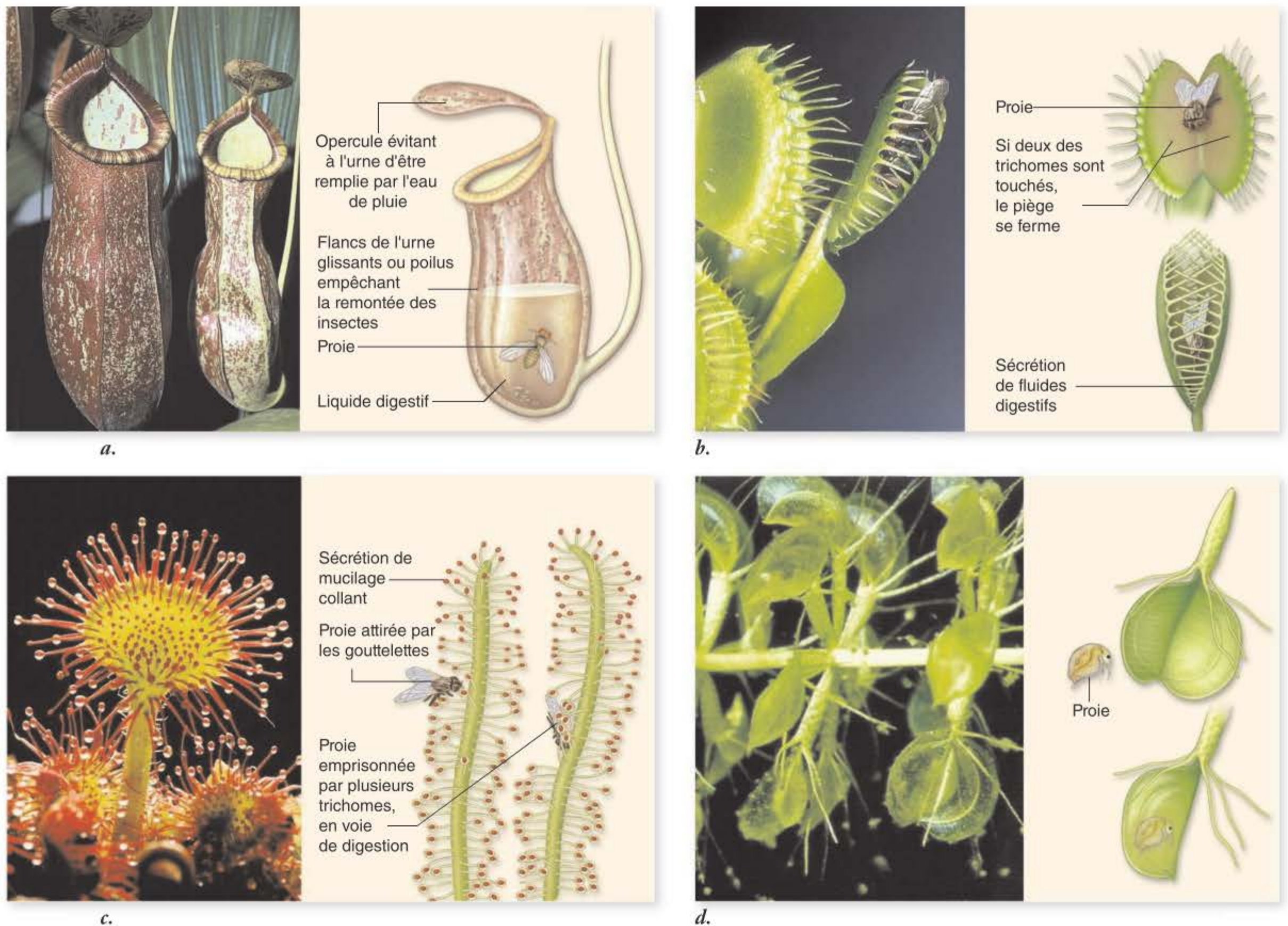
## Les plantes carnivores capturent et digèrent des animaux dont ils extraient des nutriments

Certaines plantes sont capables, comme les animaux, d'acquérir de l'azote à partir d'autres organismes. Ces plantes carnivores colonisent



**Figure 38.10** Formation d'un nodule induite par *Rhizobium*.

souvent des sols acides comme ceux des tourbières, qui sont déficients en azote organique. Elles sont capables de se développer dans ces milieux apparemment défavorables en capturant et digérant de petits animaux, ce qui leur assure un apport adéquat en azote. Les plantes carnivores ont des feuilles modifiées adaptées à attirer et piéger des insectes et d'autres



**Figure 38.11 Adaptations nutritionnelles.** *a. Nepenthes.* Des insectes pénètrent dans la feuille en forme d'urne, y sont piégés et digérés. Une communauté complexe d'invertébrés et de protistes habitent ce milieu. *b. Dionaea.* Si l'insecte touche deux des trichomes présents à la surface adaxiale de la feuille en un intervalle de temps très bref, la trappe se ferme ; la feuille sécrète alors des enzymes digestives qui libèrent les composés azotés de l'insecte ; la feuille absorbe enfin ces composés. *c. Drosera.* La feuille piège les insectes grâce à des sécrétions gluantes ; elle sécrète alors des enzymes digestives qui permettront à la plante d'obtenir des nutriments provenant de la digestion. *d. Aldrovanda.* Ce proche parent de la dionée possède un mécanisme de piégeage par fermeture brusque et digère les petits animaux piégés ; l'ancêtre de cette plante aquatique vivait sur la terre ferme.

petits animaux. Elles digèrent leurs proies à l'aide d'enzymes sécrétées par différents types de glandes.

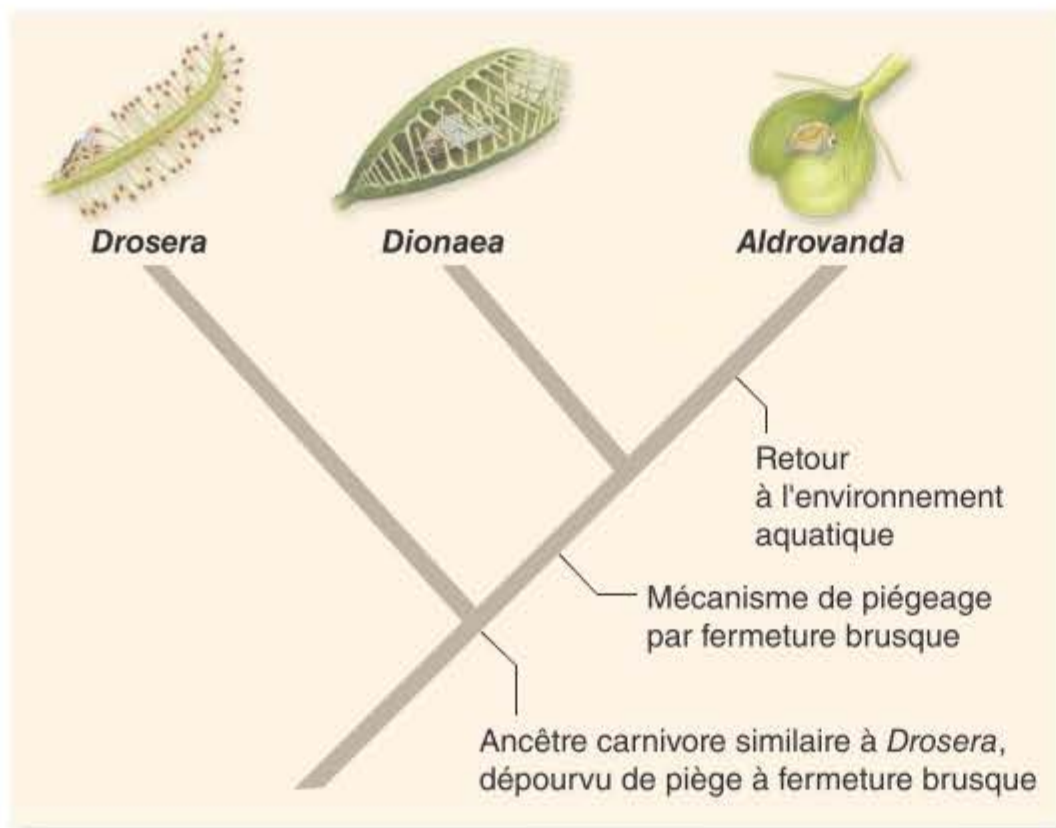
Les népenthès (*Nepenthes* spp.) attirent les insectes par les couleurs vives, semblables à celles de fleurs, de leurs feuilles en forme d'urnes, par des parfums et peut-être aussi par des sécrétions riches en sucres (figure 38.11a). Lorsqu'ils s'engagent dans l'urne, les insectes glissent vers le fond, qui est empli d'eau et d'enzymes digestives. Ce mécanisme de capture passif fournit au népenthès un apport régulier d'azote.

La dionée (*Dionaea muscipula*), qui croît dans les marais côtiers de Caroline du Nord et du Sud, a trois trichomes sensibles sur chacun des deux lobes de la feuille ; lorsque deux d'entre eux sont touchés presque simultanément, ils induisent les lobes à se rabattre brutalement l'un sur l'autre en plus ou moins 100 ms (figure 38.11b). La rapidité de fermeture a intrigué les scientifiques depuis Darwin ; des changements de pression de turgescence rendent compte du mouvement, mais la

vitesse dépend de la géométrie courbe des lobes de la feuille, qui peuvent passer brusquement d'une forme concave à une forme convexe (par rapport au centre du piège). Lorsqu'une dionée a enfermé un insecte entre ses deux lobes, des enzymes sécrétées à la surface de la feuille digèrent la proie. La fermeture des dionées est basée sur un phénomène de croissance et pas seulement de turgescence : les cellules de la face abaxiale de la feuille grandissent chaque fois que la trappe se ferme et une feuille donnée ne peut réaliser ces opérations qu'un nombre limité de fois.

Les rossolis (*Drosera* spp.) possèdent des trichomes glanduleux qui sécrètent un mucilage gluant piégeant des petits animaux, ainsi que des glandes sécrétant des enzymes digestives ; le mouvement des trichomes n'est pas rapide (figure 38.11c). Les dionées et les rossolis ont un ancêtre commun qui ne disposait pas du mécanisme de fermeture rapide caractéristique des dionées (figure 38.12).

*Aldrovanda vesiculosa* est proche de la dionée. Cette plante aquatique dépourvue de racines possède des trichomes sensibles et un



**Figure 38.12 Relations phylogénétiques des plantes carnivores.** Le mécanisme de piégeage par fermeture brusque fut acquis par un ancêtre commun à *Dionaea* et à *Aldrovanda* ; *Nepenthes* n'est pas membre de ce clade.

mécanisme de piégeage par fermeture brusque similaire à celui de la dionée (figure 38.11d). Les études phylogénétiques moléculaires indiquent que les dionées sont des espèces sœurs des rossolis. Il semble que le mécanisme de fermeture brusque ne soit apparu qu'une seule fois dans la descendance d'un ancêtre de rossolis. L'ancêtre d'*Aldrovanda* était semble-t-il une plante terrestre qui est retournée à la vie aquatique.

Les utriculaires (*Utricularia* spp.) sont aquatiques mais ont une origine et un mécanisme de capture de petits animaux différents de ceux d'*Aldrovanda*. Les petits animaux sont aspirés dans leurs feuilles en forme d'outre par l'action rapide d'une trappe à ressort ; les feuilles digèrent ensuite ces animaux.

## Les plantes parasites exploitent les ressources d'autres plantes

On distingue deux catégories de plantes parasites, celles qui réalisent la photosynthèse et celles qui ne le font pas. Au total, on connaît au moins 3 000 espèces de plantes qui prélèvent des ressources nutritives d'autres plantes. Les adaptations comprennent des structures qui s'enfoncent

### Figure 38.13 *Hypopitys uniflora*.

Cette plante est dépourvue de chlorophylle et dépend entièrement du transfert de nutriments provenant d'autres plantes par l'intermédiaire de champignons mycorhiziens.



dans les tissus conducteurs de la plante hôte et permettent de siphonner les nutriments qui y circulent. Les cuscutes (*Cuscuta* spp.), qui ressemblent à une ficelle brune enroulée autour de son hôte, en sont un exemple ; elles ne possèdent pas de chlorophylle et dépendent entièrement de leur hôte pour tous leurs besoins nutritionnels.

Les monotropes (*Hypopitys* spp.) sont également dépourvus de chlorophylle ; ils se fixent à des arbres par l'intermédiaire des champignons mycorhiziens de l'hôte (figure 38.13). Les parties aériennes de la plante sont les hampes florales.

### Synthèse 38.3

Certaines plantes, comme les légumineuses, produisent des nodules racinaires dans lesquels se développent des bactéries diazotrophes ; celles-ci fournissent à leur hôte les composés azotés qu'il requiert. Les champignons mycorhiziens vivent en association avec les racines de plantes dont elles facilitent l'absorption de phosphate. Les plantes carnivores sont adaptées à des sols carencés en azote ; elles acquièrent l'azote dont elles ont besoin en digérant les animaux qu'elles capturent.

- Comparer la manière dont champignons mycorhiziens et *Rhizobium* fournissent des nutriments à leurs plantes partenaires.

## 38.4 Équilibre carbone-azote et changement global

### Objectifs

1. Décrire l'influence prévisible de l'accroissement de la teneur en  $CO_2$  de l'atmosphère sur la photosynthèse des plantes en  $C_3$
2. Expliquer l'effet principal sur les herbivores d'une augmentation du rapport carbone/azote dans les plantes
3. Considérer la raison pour laquelle la respiration augmente avec la température

Le Groupe Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC), mis en place par l'Organisation des Nations Unies a conclu que la concentration en  $CO_2$  de l'atmosphère est probablement à son plus haut niveau depuis au moins 20 millions d'années. Depuis 1750, le  $CO_2$  atmosphérique a augmenté de 46 %, ce qui est corrélé avec l'accroissement de nombreuses activités humaines, entre autres de consommation de combustibles fossiles.

Les effets à long terme de fortes concentrations en  $CO_2$  sont complexes et non entièrement compris, mais ils sont associés à une augmentation de la température. Le GIEC prévoit que d'ici 2100 les températures moyennes globales de surface continueront à augmenter dans une fourchette située entre 1,4 et 5,8 °C par rapport à celles de 1990. Le chapitre 58 explore le lien causal entre teneur élevée en  $CO_2$  et réchauffement global. Nous considérons ici comment l'accroissement de concentration en  $CO_2$  est susceptible d'altérer les équilibres des nutriments dans les plantes, en particulier l'équilibre carbone/azote.

Le rapport carbone/azote d'une plante est important et pour la santé de la plante et pour celle de l'herbivore qui la mange. Des modifications de ce rapport sont susceptibles d'altérer les interactions entre les plantes et leurs prédateurs et d'avoir des effets sur l'alimentation humaine.

## Des teneurs élevées en CO<sub>2</sub> altèrent la photosynthèse et la teneur en carbone des plantes

Nous considérerons d'abord la relation entre photosynthèse et concentration relative en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère. Deux questions qu'il faut se poser ici sont (1) des teneurs élevées en CO<sub>2</sub> accroissent-elles la photosynthèse ? et (2) l'augmentation de teneur en CO<sub>2</sub> modifiera-t-elle le rapport entre glucides et protéines dans les plantes ?

### L'activité photosynthétique

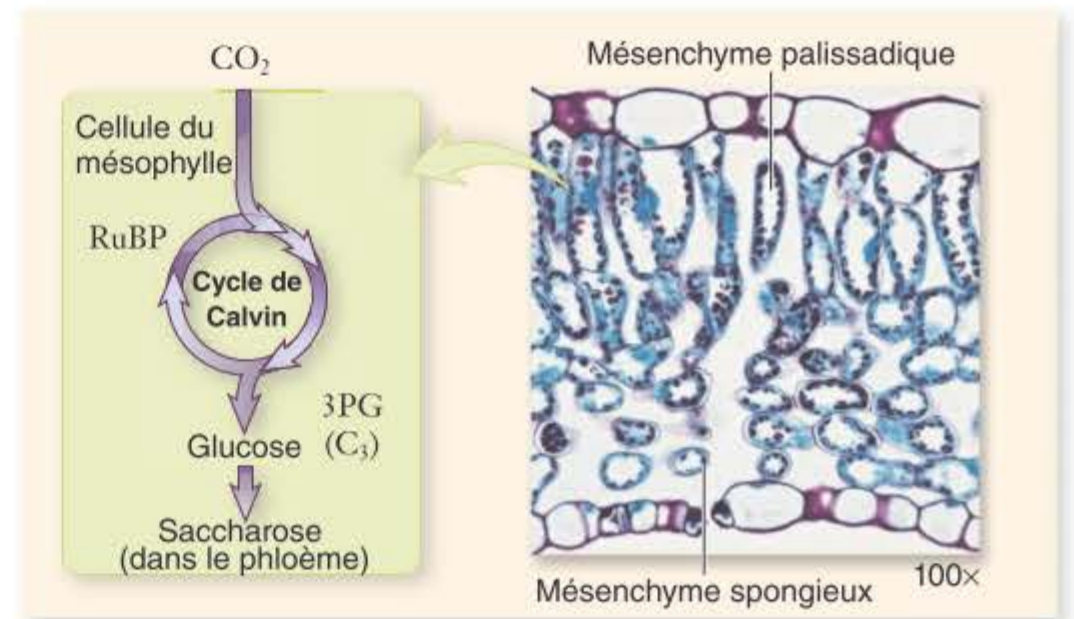
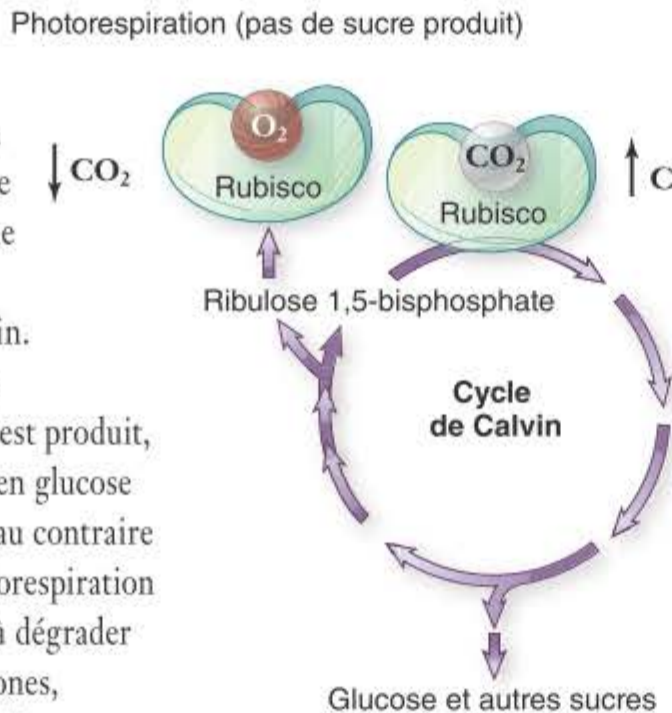
Le cycle de Calvin fixe le CO<sub>2</sub> atmosphérique dans des sucres (voir chapitre 8). La première étape du cycle fait appel à la protéine la plus abondante sur terre, la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (rubisco). Le site actif de cette enzyme peut fixer soit une molécule de CO<sub>2</sub> soit une molécule d'O<sub>2</sub> et catalyser l'addition de l'une ou l'autre de ces molécules sur le ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP), molécule à cinq carbones (figure 38.14). Le CO<sub>2</sub> est utilisé pour produire un sucre à trois carbones qui, à son tour, sert à la synthèse de glucose et de saccharose ; l'O<sub>2</sub>, lui, intervient dans la photorespiration, qui n'aboutit ni à la production de nutriment ni à la récupération d'énergie. La photorespiration est un processus gaspilleur.

On se souviendra que les plantes en C<sub>4</sub> ont développé une anatomie et une stratégie biochimique qui limitent la photorespiration (figure 38.15). Chez ces plantes, le CO<sub>2</sub> n'entre dans le cycle de Calvin qu'après avoir été transporté, par un métabolisme spécifique, jusque dans les cellules entourant les faisceaux, où règne dès lors un rapport CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> élevé favorisant le CO<sub>2</sub> dans la compétition pour le site actif de la rubisco.

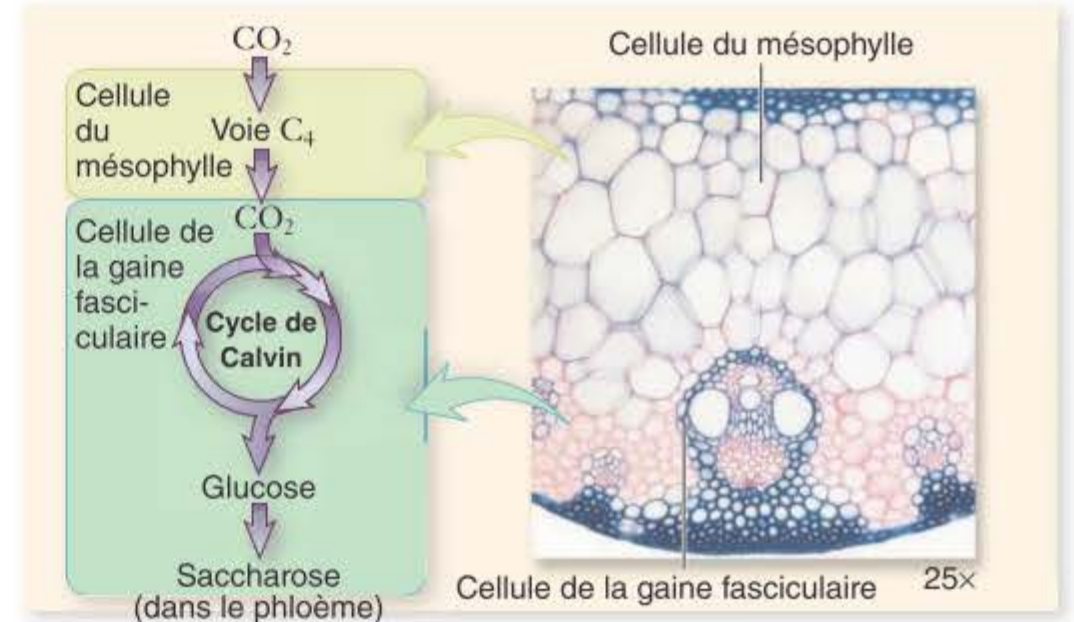
Lorsque la quantité relative de CO<sub>2</sub> augmente, le cycle de Calvin des plantes en C<sub>3</sub> devient plus efficace. Il est dès lors raisonnable de penser que l'augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> pourrait mener à une pho-

**Figure 38.14** Photorespiration (pas de sucre produit)  
**Photorespiration.**

Le CO<sub>2</sub> et l'O<sub>2</sub> entrent en compétition pour le même site de la rubisco, l'enzyme qui catalyse la première réaction du cycle de Calvin. Si c'est le CO<sub>2</sub> qui se fixe, un sucre à trois carbones est produit, qui peut être transformé en glucose et en saccharose ; si c'est au contraire l'O<sub>2</sub> qui se fixe il y a photorespiration et l'énergie est employée à dégrader une molécule à cinq carbones, sans aucune production utile. Lorsque le rapport CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> augmente, le cycle de Calvin produit plus de sucre.



a. Feuille C<sub>3</sub>



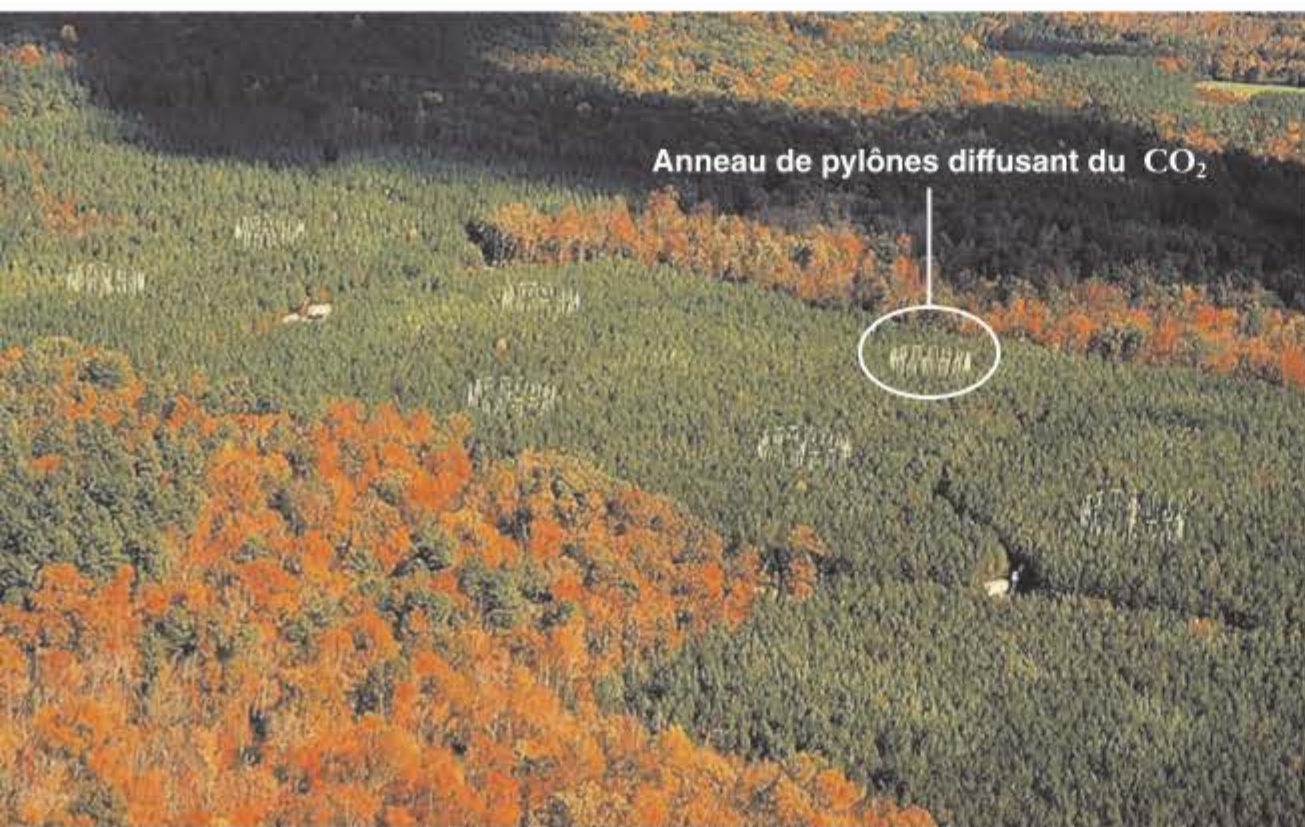
b. Feuille C<sub>4</sub> (anatomie de Kranz)

**Figure 38.15** Les plantes en C<sub>4</sub> limitent la photorespiration en confinant le cycle de Calvin aux cellules entourant les faisceaux, où la concentration en O<sub>2</sub> est faible. a. La photosynthèse en C<sub>3</sub> a lieu dans les cellules du mésophylle. b. La photosynthèse en C<sub>4</sub> fait appel à une voie biochimique particulière qui mène le carbone dans les tissus profonds de la feuille.

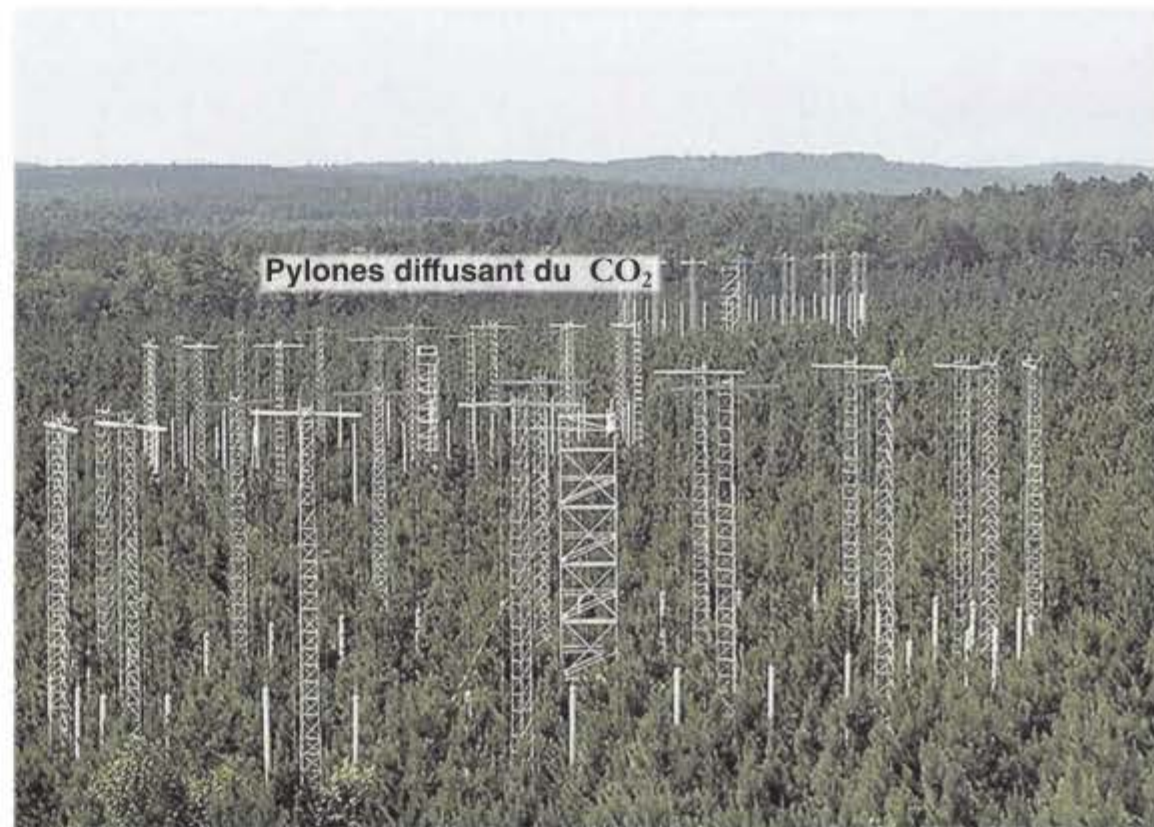
tosynthèse accrue et à une croissance accrue des plantes. Si on admet que la disponibilité du sol en nutriments ne varie pas, des plantes croissant plus vite posséderaient des taux plus faibles de composés azotés, de protéines par exemple, ainsi que de composés minéraux fournis par le sol. Le rapport C/N augmenterait donc. Des études à long terme de plantes soumises à des atmosphères enrichies en CO<sub>2</sub> confirment cette hypothèse.

Le meilleur moyen de déterminer comment la concentration en CO<sub>2</sub> affecte la nutrition des plantes est de cultiver celles-ci dans un environnement dont il est possible de contrôler précisément la teneur en CO<sub>2</sub>. Une approche consiste à cultiver des plantes en pots dans des chambres de culture, mais l'expérimentation en milieu naturel enrichi en CO<sub>2</sub> permet d'obtenir beaucoup plus d'informations. C'est ainsi que la station forestière expérimentale de Duke (États-Unis) dispose de tours disposées en cercles qui projettent du CO<sub>2</sub> vers le centre (figure 38.16). Ces cercles, de 30 mètres de diamètre, permettent la réalisation d'expériences au niveau de l'écosystème. Les effets à long terme de l'altération des conditions atmosphériques sur les écosystèmes peuvent être étudiés dans de telles installations.

Les résultats de telles expériences sont complexes. Des pommes de terre cultivées dans une station de recherche européenne ont présenté une augmentation d'activité photosynthétique de 40 % lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> doublait. Des plantes en pots manifestent souvent une augmentation initiale de la photosynthèse, suivie d'une diminution



a.



b.

**Figure 38.16 Augmentation expérimentale de la concentration en CO<sub>2</sub>.** Des pylônes diffusent du CO<sub>2</sub> vers le centre de cercles de 30 mètres de diamètre ; la concentration en CO<sub>2</sub> y est contrôlée précisément (Duke University, États-Unis).

progressive associée à une diminution de production de rubisco. Diverses espèces de plantes d'une chênaie buissonnante de Floride ont répondu différemment à des taux élevés de CO<sub>2</sub>. À la station forestière expérimentale de Duke par contre, lors d'une expérience qui a duré trois ans, les plantes produisaient plus de biomasse dans les zones enrichies en CO<sub>2</sub> qu'en dehors de celles-ci lorsque le sol contenait suffisamment d'azote assimilable pour soutenir la croissance. Les plantes en C<sub>3</sub> augmentent plus leur biomasse que les plantes en C<sub>4</sub>, et les légumineuses diazotrophes, en particulier le soja, accroissent plus leur biomasse que les espèces dépendant des composés azotés du sol. En règle générale l'augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> s'accompagne d'une certaine augmentation de biomasse mais aussi du rapport C/N.

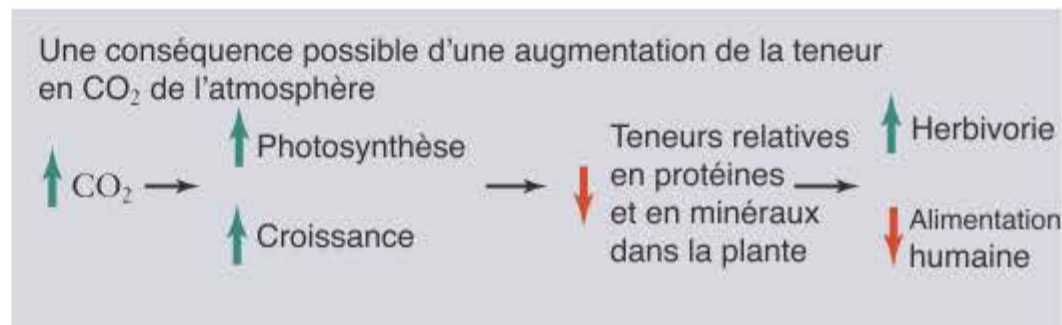
### Rapport protéines/glucides

Comme on l'a vu précédemment (section 38.2), la disponibilité en azote limite souvent la croissance des plantes. Lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> s'élève, on trouve moins d'azote et d'autres éléments majeurs dans les feuilles. Lorsque le rapport C/N augmente, les herbivores doivent ingérer plus de biomasse pour obtenir les nutriments, en particulier les protéines, dont ils ont besoin. Ceci est important pour l'agriculture et pourrait affecter la santé humaine. La prolifération d'insectes pourrait être plus dévastatrice si chaque herbivore était amené à consommer plus de biomasse. La diminution de la teneur en azote des plantes de culture pourrait aussi entraîner des carences en protéines dans l'alimentation humaine.

La diminution de la concentration en azote dans certaines plantes sous l'effet de l'enrichissement en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère est plus importante que prévu. On a attribué cette diminution supplémentaire à une réduction de la photorespiration par les plantes utilisant les nitrates (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) comme source d'azote. Il est possible que la photorespiration, gaspilleuse d'énergie, soit par ailleurs nécessaire à l'incorporation de l'azote dans les protéines de certaines plantes.

Cet exemple illustre l'interdépendance des voies métaboliques qui règlent les équilibres du carbone et de l'azote. Bien que le change-

ment global soit un problème au niveau de l'écosystème, les prévisions concernant les effets à long terme nécessitent une compréhension de la physiologie de la nutrition végétale, un domaine de recherche très dynamique.



### Les températures élevées affectent la respiration et la teneur en carbone des plantes

Jusqu'à 50 % de tous les glucides produits quotidiennement par photosynthèse servent à la respiration de la plante le même jour. La quantité de glucides disponibles pour la respiration est affectée par le CO<sub>2</sub> atmosphérique et la photosynthèse, comme on vient de le voir. L'augmentation de température anticipée au cours de ce siècle est par ailleurs susceptible d'affecter l'activité respiratoire par d'autres mécanismes. Des modifications des taux respiratoires peuvent affecter l'équilibre général des nutriments et la croissance.

**?** **Question** Pourquoi la respiration des plantes est-elle affectée par des changements de température ?

Les biologistes savent depuis longtemps que l'activité respiratoire est sensible à la température chez un grand nombre d'espèces végétales. Pourquoi l'activité respiratoire dépend-elle de la température ? Un facteur important est l'effet de la température sur l'activité enzymatique

(voir chapitre 3). Ceci est particulièrement important aux températures très basses ainsi qu'aux températures très élevées qui dénaturent les protéines.

Plusieurs effets de changements de température sur l'activité respiratoire peuvent être à court terme plutôt qu'à long terme. Il apparaît de plus en plus que l'activité respiratoire s'acclimate progressivement à une augmentation de température, en particulier dans les feuilles et racines produites après le changement de température. Après une longue période à température élevée, une plante pourrait finir par retrouver la même activité respiratoire qu'elle avait lorsqu'elle subissait des températures plus basses.

### Synthèse 38.4

Quand la concentration en  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère augmente, la photosynthèse augmente, de même que le rapport C/N des plantes, si la disponibilité du sol en nutriments reste constante. Une augmentation du rapport C/N obligerait les herbivores à ingérer plus de biomasse pour satisfaire leurs besoins en protéines, ce qui pourrait affecter aussi la santé humaine. Quand la température augmente, l'activité enzymatique augmente, et donc aussi l'activité respiratoire et la consommation de glucides.

- Comment le rapport C/N affecte-t-il les plantes et les herbivores (y compris les humains) ?
- Par quelle stratégie pourrait-on empêcher le rapport C/N d'augmenter ?

## 38.5 Phytoremédiation

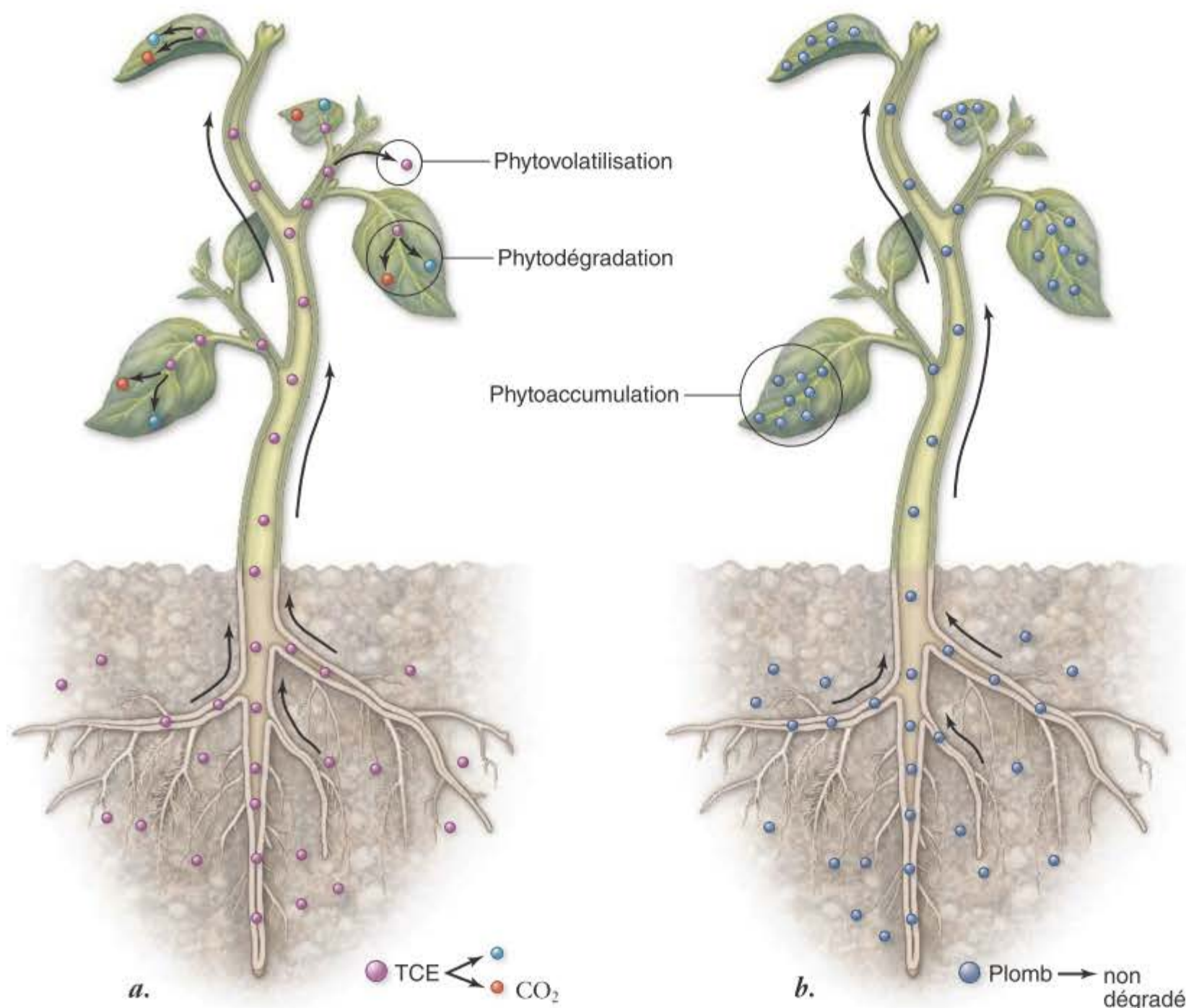
### Objectifs

1. Définir la phytoremédiation
2. Expliquer comment les peupliers ont été utilisés pour la phytoremédiation
3. Décrire un avantage et un inconvénient de la phytoremédiation

Les membranes des cellules des racines comportent des canaux et transporteurs peu spécifiques, capables de transporter des métaux lourds, comme l'aluminium, et d'autres substances toxiques. Bien que dans la plupart des cas l'absorption de toxines soit létale, ou au moins inhibe la croissance, certaines plantes ont acquis la capacité de séquestrer ces composés ou de les libérer dans l'atmosphère. Ces plantes peuvent servir à la **phytoremédiation**, technique qui fait appel à des plantes pour concentrer ou décomposer des polluants (figure 38.17).

La phytoremédiation peut fonctionner de différentes manières et concerner des polluants de l'eau ou du sol. Les racines des plantes peuvent sécréter une substance qui décompose le contaminant.

Plus souvent, le contaminant pénètre dans la racine et est transporté préférentiellement dans le système aérien, où il s'accumule ; le matériel végétal est ultérieurement récolté, séché et exporté vers un site de stockage. C'est ainsi qu'après la catastrophe du réacteur nucléaire de Tchernobyl (Ukraine), des tournesols ont été disposés sur des plaques de



**Figure 38.17**  
**Phytoremédiation.**

Les plantes peuvent utiliser les mêmes mécanismes pour extraire les nutriments et les substances toxiques du sol. *a.* Le TCE peut être absorbé par les plantes et décomposé en  $\text{CO}_2$  et composés chlorés qui sont libérés dans l'atmosphère. Ce processus est appelé *phytodégradation*. Une partie du TCE se déplace si rapidement dans le xylème qu'il est libéré sous forme gazeuse par les stomates sans avoir été dégradé, processus appelé *phytovolatilisation*.

*b.* D'autres substances toxiques, parmi lesquelles des métaux lourds tels que le plomb, peuvent être absorbées, mais non dégradées, par les plantes. Cette *phytoaccumulation* est particulièrement efficace pour extraire des substances toxiques lorsque celles-ci sont stockées dans les organes aériens de la plante, qu'il est facile de récolter.

mousse à la surface de lacs contaminés au césium ; à la fin de leur période de croissance, ils furent récoltés. Compte tenu de ce que l'eau représente quelque 85 % du poids des plantes herbacées, le séchage des plantes utilisées pour assurer la phytoremédiation concentre les toxines comme le césium radioactif.

Une autre stratégie enfin consiste en la décomposition du contaminant en composés non toxiques par la plante.

On présentera ci-dessous quelques exemples de phytoremédiation des sols.

## Extraction du trichloréthylène par les peupliers

Le trichloréthylène (TCE) est un solvant qui a été abondamment utilisé pour éliminer des taches dans l'industrie du nettoyage à sec, pour dégraisser des turbines, comme composant de peintures et de cosmétiques et même comme anesthésique en médecine humaine et vétérinaire. Malheureusement, le TCE est également un carcinogène avéré et l'exposition chronique à cette substance peut endommager le foie.

En 1980, l'Agence pour la Protection de l'Environnement des États-Unis a établi un programme de décontamination des sites pollués du pays. Quarante pour cent de tous les sites concernés comportent une contamination au TCE. Comment nettoyer 1 900 hectares de terrain d'une base aérienne du Corps des Marines en Californie, qui contient du TCE autrefois utilisé pour nettoyer les moteurs des avions de chasse ? Des travaux de remblayage peuvent isoler, mais pas éliminer cette substance volatile. L'élimination par combustion est susceptible de libérer des substances toxiques dans l'atmosphère. Une approche prometteuse est l'utilisation de plantes pour extraire le TCE du sol.

Comme déjà mentionné, des plantes sont capables d'absorber des substances toxiques du sol ; leur récolte suivie de leur concentration permet donc de désintoxiquer le sol. Une stratégie plus efficace est de faire appel à des plantes qui métabolisent la substance toxique, la transformant en produits non toxiques. Les peupliers (*Populus*) par exemple absorbent naturellement le TCE du sol et le métabolisent en CO<sub>2</sub> et composés chlorés non toxiques (figure 38.18).



**Figure 38.18** Phytoremédiation pour le TCE. La Force aérienne des États-Unis teste la technique de phytoremédiation pour se débarrasser du TCE dans une ancienne base aérienne au Texas.

D'autres espèces de plantes sont capables de décomposer le TCE mais les peupliers présentent l'avantage de la taille et d'une transpiration rapide. Un peuplier âgé de cinq ans peut transpirer entre cent et deux cents litres d'eau par jour. Une plante transpirant moins ne serait pas capable d'éliminer autant de TCE par jour.

Bien que l'élimination de TCE par les peupliers semble constituer une solution parfaite, la méthode présente certaines limitations. Tout le TCE n'est pas métabolisé et, compte tenu de la transpiration rapide du peuplier, une fraction de ce composé volatile rejoint l'atmosphère par les feuilles (phytovolatilisation). Une fois dans l'air, le TCE a une demi-vie de neuf heures (ce qui signifie que la moitié du TCE se décompose en molécules plus petites toutes les neuf heures). Il apparaît clairement qu'une évaluation plus approfondie des risques est nécessaire avant que des peupliers ne soient plantés sur chacun des sites concernés par le TCE.

Le TCE qui reste dans la plante est métabolisé rapidement et il est possible que le bois puisse être utilisé dès la fin du programme de remédiation. On a suggéré que le TCE rémanent pourrait être éliminé si le bois était traité en vue de la fabrication de papier. On a montré que des peupliers modifiés génétiquement métabolisaient à peu près quatre fois plus de TCE que des peupliers non modifiés, et il est donc possible qu'on obtienne des métabolismes plus actifs.

Comme pour tout plan de phytoremédiation, il est essentiel d'évaluer la quantité de contaminant qui peut être extraite d'un site par des plantes, mais une telle estimation est difficile. Les risques potentiels, en particulier lorsque des modifications génétiques sont impliquées, doivent être mis en balance avec les dangers que présente le contaminant.

## Le trinitrotoluène (TNT) peut être extrait partiellement

La phytoremédiation est prometteuse non seulement pour des composés volatiles comme le TCE mais aussi pour d'autres contaminants de l'environnement, tels que par exemple l'explosif trinitrotoluène et les métaux lourds. Le TNT est un matériau solide, jaune, qui fut largement utilisé dans les grenades et les bombes jusqu'en 1980. On observe des contaminations aux abords des usines qui produisaient le TNT.

Les sols de certains sites contiennent suffisamment de TNT pour exploser et l'incinération ne constitue dès lors pas une option viable pour l'éliminer de la plupart des sites. Un autre souci vient de ce que cette substance, qui est carcinogène et associée à des maladies du foie, peut s'infiltrer dans les nappes phréatiques.

Le haricot (*Phaseolus vulgaris*), le peuplier et le myriophylle en épis (*Myriophyllum spicatum*) peuvent absorber et dégrader le TNT lorsque sa concentration est faible, mais ils sont intoxiqués lorsque sa concentration est plus élevée.

## L'extraction de métaux lourds est possible à coût réduit

Les métaux lourds comme l'arsenic, le cadmium et le plomb, persistent dans les sols et sont toxiques pour les animaux, même en faible quantité. De nombreuses plantes sont également sensibles, mais certaines espèces croissant à proximité de mines ont développé des stratégies pour isoler certains métaux lourds du reste de la plante. Supprimer « see figure 39.17b »



a.



b.



c.

**Figure 38.19** Le déversement de la mine d'Aznalcóllar. *a.* Quand le mur de rétention des déchets de la mine se rompit, 5 millions de mètres cubes de boues noires contenant des métaux lourds s'épandirent dans un parc national et dans la rivière Guadiamar. *b.* De grandes quantités de boue furent récupérées mécaniquement. *c.* La phytoremédiation paraît être une solution prometteuse pour la récupération des métaux lourds restants.

On a identifié quatre cents espèces de plantes aptes à accumuler de grandes quantités (« hyper-accumuler ») des métaux toxiques du sol. *Brassica juncea* par exemple, une espèce de chou, accumule le plomb dans ses parties aériennes de manière particulièrement efficace ; il s'agit malheureusement d'une plante de petite taille, à croissance lente et qui peut finir par être saturée en plomb.

Comment le plomb ou le cadmium peuvent-ils migrer du sol aux feuilles ? Il existe certains indices de l'existence de transporteurs qui chargent le métal du sol jusqu'au xylème. Le citrate, déjà mentionné (section 38.2), stimule le transport des métaux dans le xylème. Les métaux sont séquestrés dans les vacuoles des feuilles. Des trichomes, cellules épidermiques modifiées, peuvent séquestrer le plomb et le cadmium.

Ces plantes hyper-accumulatrices ne constituent pas une panacée pour les sols contaminés par des métaux, compte tenu du risque que des animaux pénètrent dans les sites concernés et broutent les plantes enrichies en plomb ou en cadmium. La récolte et le stockage du matériel séché posent problème, mais la phytoremédiation reste néanmoins une technique prometteuse.

Les coûts estimés de la phytoremédiation sont de 50 à 80 % inférieurs à ceux liés à l'excavation et à l'entreposage des sols contaminés dans des décharges.

La phytoremédiation peut être une solution à la pollution résultant d'un accident survenu en 1998 à la mine d'Aznalcóllar en Espagne. Un barrage qui contenait les boues produites par l'activité minière se rompit, déversant, sur 4 300 hectares de terres, cinq millions de mètres cubes de boue chargée d'arsenic, de cadmium, de plomb et de zinc (figure 38.19). Une grande partie de la boue fut récoltée et déversée dans une excavation de mine à ciel ouvert. Des méthodes de phytoremédiation sont recherchées pour traiter les sols contaminés restants. Depuis l'accident, on a commencé à cultiver trois espèces de plantes hyper-accumulatrices de certains des métaux. Ces plantes sont relativement grandes et peuvent accumuler des quantités substantielles de métal. Elles offrent l'avantage d'être indigènes, ce qui évite les dangers d'introduction d'espèces exotiques potentiellement envahissantes.

### Synthèse 38.5

La phytoremédiation est l'utilisation de plantes en vue de concentrer ou transformer des polluants. Les peupliers absorbent le trichloréthylène et le décomposent en composés non toxiques. La phytoremédiation est économique en comparaison des méthodes alternatives de décontamination. Un inconvénient de la phytoremédiation est le risque d'intoxication des animaux qui ingèreraient les plantes enrichies en contaminants.

- *Comment pourrait-on empêcher les animaux d'ingérer les plantes utilisées pour la phytoremédiation ?*

### 38.1 Le sol, substrat dont dépend la plante

*Le sol est constitué de minéraux, de matière organique, d'eau, d'air et d'organismes (figure 38.1)*

La couche arable du sol est un mélange de particules minérales, d'organismes vivants et d'humus, matière organique partiellement décomposée. Les microorganismes du sol sont essentiels pour le recyclage des nutriments.

*La disponibilité en eau et en minéraux est déterminée par les caractéristiques du sol*

Les particules minérales et organiques du sol sont globalement chargées négativement et attirent dès lors les cations, au détriment des racines. Un transport actif des cations dans la racine est donc nécessaire ; des protons y sont exportés par des pompes à protons, créant ainsi un gradient électrochimique qui entraîne les cations minéraux du sol dans la racine. Des pores, remplis d'eau ou d'air, représentent environ la moitié du volume des sols. L'eau ajoutée au sol est soit drainée soit retenue dans les pores, où elle est à la disposition des plantes.

*L'agriculture peut provoquer la perte de sol et son appauvrissement en nutriments*

Les déperditions de la couche arable dues à l'érosion réduisent la capacité de rétention d'eau et la disponibilité des nutriments. Des pratiques culturales tendant à réduire l'érosion ont été développées, telles que les cultures associées, le pseudo-labour et le non-labour.

L'abus d'engrais et de pesticides pollue l'eau.

*La disponibilité en eau et en nutriments est affectée par le pH et par la salinité*

Les sols acides libèrent des minéraux comme l'aluminium à des concentrations toxiques pour les plantes.

Les sols salins modifient le potentiel hydrique et provoquent ainsi la perte d'eau et donc la perte de turgescence des plantes ; l'irrigation est responsable de la salinisation de nombreux sols.

### 38.2 Les nutriments des plantes

*Les plantes requièrent neuf éléments majeurs et sept éléments mineurs*

Les neuf éléments majeurs nécessaires pour les plantes sont le carbone, l'oxygène, l'hydrogène, l'azote, le potassium, le calcium, le magnésium, le phosphore et le soufre. Les sept éléments mineurs sont le chlore, le fer, le manganèse, le zinc, le bore, le cuivre et le molybdène.

*La sécurité alimentaire dépend de la productivité et de la teneur en nutriments des plantes de culture*

Des travaux de sélection sont entrepris en vue d'assurer la sécurité alimentaire et la santé des populations par l'augmentation des teneurs en nutriments des plantes de culture.

### 38.3 Stratégies nutritionnelles particulières

*Des bactéries étroitement associées aux racines de certaines plantes fournissent de l'azote assimilable à celles-ci (figure 38.9)*

Certaines plantes, principalement les légumineuses, ont une relation symbiotique avec des bactéries diazotrophes, qui leur fournissent l'azote nécessaire à la synthèse de leurs protéines et d'autres composés azotés ; en échange, la plante fournit les glucides nécessaires aux bactéries.

*De très nombreuses plantes sont associées à des champignons mycorhiziens*

Plus de 90 % des plantes réalisent une association symbiotique avec des champignons, appelée mycorhize. En étendant la surface du système racinaire, ces champignons facilitent l'absorption du phosphore et d'éléments mineurs.

*Les plantes carnivores capturent et digèrent des animaux, dont ils extraient des nutriments (figure 38.11)*

Certaines plantes des milieux acides, pauvres en azote, acquièrent des nutriments en capturant et digérant de petits animaux, en particulier des insectes.

*Les plantes parasites exploitent les ressources d'autres plantes*

Certaines plantes parasites produisent de la chlorophylle, d'autres pas ; elles introduisent des structures dans la plante hôte pour y prélever des nutriments, en particulier des sucres.

### 38.4 Équilibre carbone-azote et changement global

*Des teneurs élevées en CO<sub>2</sub> altèrent la photosynthèse et la teneur en carbone des plantes (figure 38.14)*

Lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> augmente, l'activité photosynthétique augmente ainsi que la biomasse produite et le rapport C/N de celle-ci, c'est-à-dire en fait le rapport glucides/protéines.

Puisque la valeur nutritive des plantes diminue, la consommation de matière végétale par les herbivores nécessaire pour atteindre une quantité donnée de nutriment augmente.

*Les températures élevées affectent la respiration et la teneur en carbone des plantes*

La vitesse des réactions enzymatiques, et donc la respiration, augmente avec la température. Puisque la respiration décompose des glucides, l'augmentation de la température serait susceptible de provoquer des changements supplémentaires dans la composition des plantes.

### 38.5 Phytoremédiation

La phytoremédiation fait appel aux plantes pour extraire des polluants du sol et de l'eau (figure 38.17).

*Les peupliers sont capables d'extraire le trichloréthylène*

Des peupliers ont été utilisés pour extraire le TCE du sol et le convertir en dioxyde de carbone et des composés chlorés.

*Le trinitrotoluène peut être partiellement extrait*

Certaines plantes absorbent des quantités limitées de TNT du sol et le dégradent ; des teneurs élevées en TNT sont cependant toxiques pour ces plantes.

*L'extraction de métaux lourds par des plantes est économiquement intéressante*

Certaines plantes sont capables d'accumuler des quantités importantes de métaux lourds dans leurs organes aériens, qui peuvent ensuite être récoltés. Des herbivores qui ingurgiteraient ces plantes seraient cependant exposés à des concentrations élevées de composants toxiques.

La phytoremédiation est une technique moins onéreuse que l'enlèvement et le stockage des sols contaminés.



## Questions

### COMPRÉHENSION

- Lequel des composants suivants n'est-il PAS présent dans la couche arable ?
  - l'humus
  - la roche primaire
  - les bactéries
  - l'air
- Les particules minérales du sol sont généralement
  - chargées négativement
  - chargées positivement
  - neutres
- Quelle est la proportion du sol occupée par de l'air et de l'eau ?
  - 10 %
  - 25 %
  - 50 %
  - 75 %
  - 90 %
- Lequel des éléments suivants est-il un élément mineur ?
  - l'azote
  - le calcium
  - le phosphore
  - le fer
- Les organismes diazotrophes des nodules racinaires des légumineuses sont
  - des bactéries
  - des champignons
  - des algues
  - des cellules de la plante
- Il y a photorespiration lorsque
  - le glucose interagit avec le dioxyde de carbone
  - la rubisco se lie au dioxygène
  - le RuBP est converti en sucre
  - le soleil fournit l'énergie nécessaire à la décomposition du sucre
- Dans une plante en C<sub>4</sub>, le cycle de Calvin se réalise dans
  - l'épiderme
  - les tissus conducteurs
  - les cellules de la gaine fasciculaire
  - les cellules du mésophylle
- L'utilisation des peupliers pour l'extraction du TCE des sols peut poser problème parce que
  - une fraction du TCE passe dans l'atmosphère via le courant transpiratoire
  - la croissance des peupliers est lente
  - la majeure partie du TCE est lessivée avant d'être absorbée par l'arbre
  - le TCE interfère avec la synthèse de chlorophylle

### APPLICATIONS

- Une expérience destinée à déterminer les exigences nutritionnelles d'une plante nouvellement découverte a montré que la plante meurt en absence de bore dans le milieu de culture, mais se comporte normalement si le bore est présent dans la solution nutritive, même en quantités aussi faibles que 5 ppm. Cette observation suggère que le bore
  - est un macro-élément essentiel
  - est un micro-élément non essentiel
  - est un micro-élément essentiel
  - est un macro-élément non essentiel

- Lors d'une expérience en serre destinée à déterminer l'effet de diverses concentrations en macro-éléments sur la croissance, lequel des macro-éléments est-il le plus difficile à régler ?
  - le carbone
  - l'azote
  - le potassium
  - le phosphore
- Laquelle des situations suivantes diminuerait-elle la disponibilité de l'azote pour une plante de pois ?
  - l'incapacité de la plante à synthétiser des flavonoïdes
  - la formation de facteurs Nod
  - la présence de dioxygène dans le sol
  - la production de leghémoglobine
- Laquelle des opérations suivantes peut-elle accroître l'absorption de nutriments par les plantes de culture ?
  - diminuer la solubilité des nutriments
  - présenter les éléments sous forme de cations
  - labourer fréquemment le sol
  - accroître le nombre de transporteurs dans les membranes plasmiques des cellules des racines par ingénierie génétique
- Quelle quantité des éléments suivants (dont les concentrations habituelles sont indiquées entre parenthèses) contient une tonne de pommes de terre ?
  - cuivre (entre 4 et 30 ppm)
  - zinc (entre 15 et 100 ppm)
  - potassium (entre 0,5 et 6 %)
  - fer (entre 25 et 300 ppm)

### RÉVISION

- La fumigation du sol est une pratique agricole classique destinée à tuer les champignons nuisibles. Les fumigants ne sont cependant pas sélectifs et tuent donc la plupart des microorganismes du sol. Quelles conséquences la fumigation risque-t-elle d'avoir à court et à long termes ?
- Concevoir une expérience destinée à identifier la quantité de bore requise par la tomate pour une croissance normale.
- Une installation de culture hydroponique de laitues comporte une circulation constante d'une solution nutritive. Quels sont les facteurs qu'il est nécessaire de surveiller et réguler régulièrement, dans l'eau et dans l'air ? Pourquoi ?