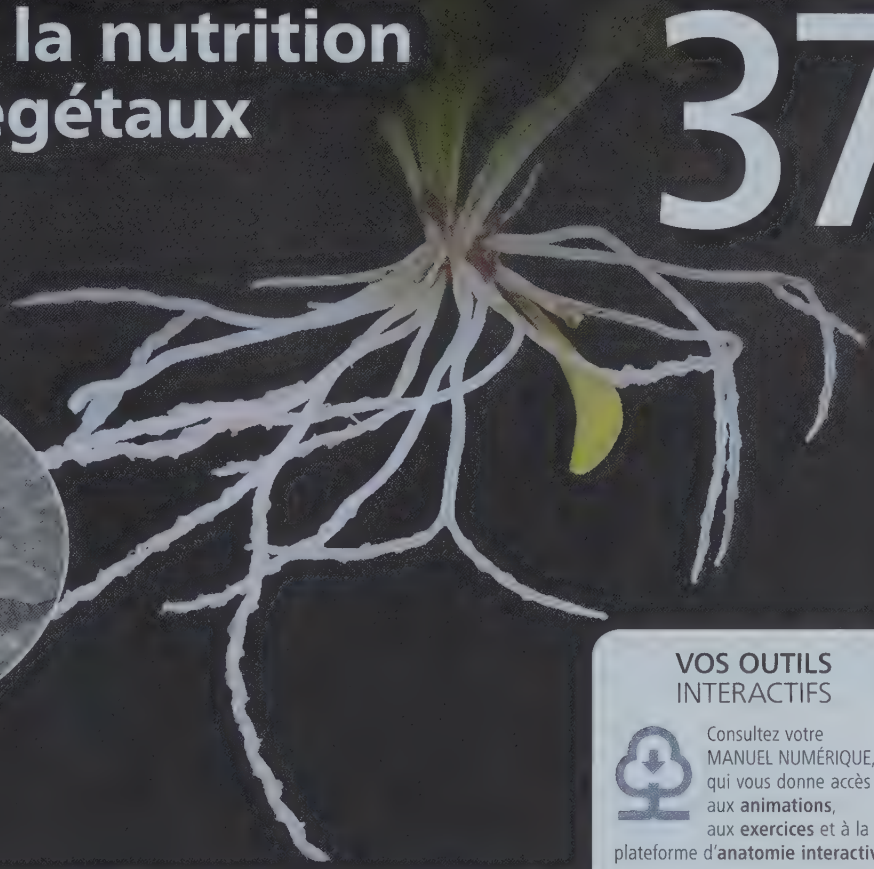
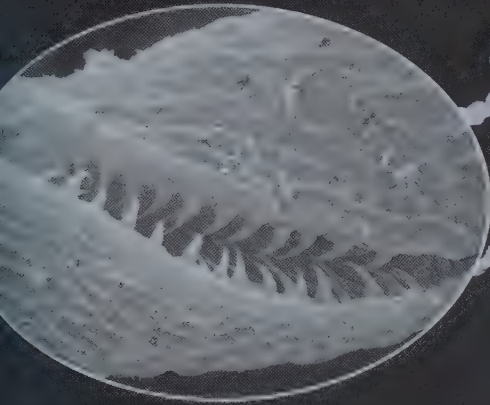


Les sols et la nutrition chez les végétaux

37



VOS OUTILS INTERACTIFS

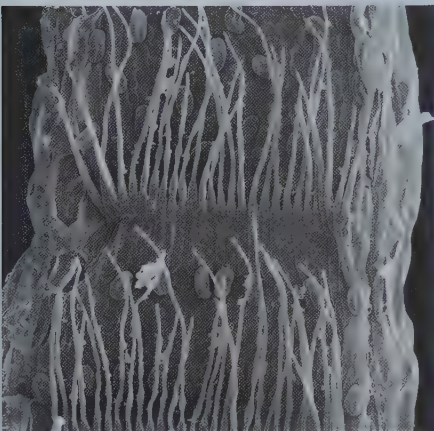


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 37.1** Cette plante a-t-elle des racines ?

CONCEPTS CLÉS

- 37.1** Le sol contient un écosystème vivant et complexe
- 37.2** Les racines des végétaux puisent dans le sol les éléments essentiels
- 37.3** La nutrition des végétaux comporte souvent des associations avec d'autres organismes



La spirale fatale d'une carnivore

Les appendices blanchâtres, semblables à des racines, de *Genlisea*, l'herbe de marécage de la **figure 37.1**, sont en fait des feuilles souterraines hautement modifiées dont les adaptations permettent la capture et la digestion de toutes sortes d'organismes minuscules vivant dans le sol, tels que bactéries, algues, protozoaires, nématodes et copépodes. Mais de quelle façon ces feuilles agissent-elles comme des pièges ? Imaginez que vous roulez une étroite bande de papier pour en faire une paille : c'est à peu près ainsi que les feuilles tubulaires de cette plante sont faites. Sur presque toute leur longueur, ces feuilles sont parcourues par une mince fente spiralée et bordée de cils recourbés. Les microorganismes peuvent s'introduire dans le tube ainsi formé, mais ils sont incapables d'en ressortir. Une fois entrées, les proies ne peuvent plus échapper à leur sort : elles sont inexorablement emportées vers le haut où se trouve une petite cavité parsemée de glandes digestives. Elles ne peuvent rebrousser chemin, car un autre ensemble de cils recourbés ne permet le passage que dans un sens (voir la micrographie à gauche). Le penchant carnivore de *Genlisea* est une étonnante adaptation qui lui permet de se nourrir des minéraux libérés par les proies qu'elle digère, suppléant ainsi aux maigres rations en minéraux que lui fournit le sol pauvre et détrempé des marécages où elle vit.

Comme nous l'avons expliqué au concept 36.1, les végétaux puisent leur nourriture dans l'atmosphère et le sol. En utilisant la lumière du soleil comme source d'énergie, ils produisent des nutriments organiques en réduisant les molécules de dioxyde de carbone (CO_2) en glucides par le biais de la photosynthèse. Par ailleurs, leur système racinaire leur permet d'absorber de l'eau et divers nutriments inorganiques du sol. Le présent chapitre porte sur la nutrition des végétaux, c'est-à-dire

sur les minéraux nécessaires à leur croissance. Après avoir examiné les propriétés physiques fondamentales des sols et les facteurs qui déterminent leur qualité, nous verrons pourquoi certains minéraux sont indispensables aux fonctions des végétaux. Enfin, nous étudierons certaines des adaptations que les plantes ont dû acquérir pour se nourrir, souvent en association avec d'autres organismes.

CONCEPT 37.1

Le sol contient un écosystème vivant et complexe

Les couches supérieures du sol, dans lesquelles les végétaux puisent presque toute l'eau et tous les minéraux dont ils ont besoin, contiennent un vaste éventail d'organismes vivants qui interagissent les uns avec les autres et avec le milieu physique. Cet écosystème complexe peut nécessiter des siècles pour se former, mais l'activité humaine, notamment une mauvaise gestion des sols, peut le détruire en quelques années. Pour comprendre pourquoi il importe de préserver les sols et pourquoi certaines espèces végétales croissent dans un endroit donné, il faut d'abord examiner les propriétés physiques du sol : sa texture et sa composition.

La texture du sol

La texture d'un sol dépend de la taille des particules qui s'y trouvent. On classe ces particules selon une échelle allant du sable grossier (0,02 à 2 mm de diamètre) aux particules microscopiques de l'argile (moins de 0,002 mm), en passant par le limon (0,002 à 0,02 mm). Ces particules de différentes tailles (classes granulométriques) proviennent de l'altération climatique de la roche mère. Cette dernière s'effrite par l'action de l'eau qui, en s'infiltrant, gèle dans les fissures durant l'hiver et cause la fracturation mécanique. Les acides faibles contenus dans le sol jouent également un rôle de décomposeurs chimiques. Les organismes qui réussissent à s'infiltrer dans la roche mère en accélèrent la désagrégation, mécaniquement ou chimiquement. Les racines, par exemple, sécrètent des acides qui dissolvent la roche et entraînent des fracturations mécaniques lorsqu'elles croissent dans les fissures. Les particules minérales libérées par l'altération climatique de la roche se mélangent avec des organismes vivants et l'**humus** (le résidu de la décomposition d'organismes morts et d'autres matières organiques) et forment le **sol de surface** (terre arable). Le sol de surface et les autres couches de sol sont appelés **horizons** d'un sol (**figure 37.2**). La profondeur du sol de surface, ou horizon A, peut varier de quelques millimètres à plusieurs mètres. Nous mettrons surtout l'accent sur les propriétés de la couche de surface parce qu'elle est généralement la plus importante pour la croissance des végétaux.

Les sols de surface les plus fertiles (ceux qui favorisent la croissance la plus importante) sont les **loams** (ou limon argileux-sableux). Ils se composent de sable, de limon et d'argile en quantités à peu près égales. Les loams contiennent suffisamment de particules fines de limon et d'argile pour fournir une grande surface d'adhérence et de rétention des minéraux et de l'eau.

En fait, les végétaux se nourrissent de la solution du sol, c'est-à-dire de l'eau et des minéraux dissous présents dans les pores entre les particules de sol. Après une pluie abondante, l'eau s'écoule à travers les interstices les plus larges entre les particules, mais elle est retenue dans les espaces plus étroits, car les molécules d'eau sont attirées par les charges électriques négatives qui recouvrent la surface des particules d'argile et d'autres matériaux. Les grands interstices entre les particules des sols sablonneux ne retiennent donc généralement pas suffisamment d'eau pour permettre une croissance vigoureuse des végétaux, mais ils permettent une diffusion efficace des molécules d'oxygène (O_2) vers les racines. Par contre, les sols argileux ont tendance à trop retenir l'eau, et lorsque le drainage du sol est insuffisant, l'air est remplacé par de l'eau, de sorte que les racines suffoquent par manque d' O_2 . En général, les sols de surface très fertiles possèdent des pores qui retiennent suffisamment d'eau et d'air, permettant ainsi un bon équilibre entre l'aération, le drainage et la capacité de stockage de l'eau. Les amendements des sols, soit l'incorporation de substances comme la mousse de tourbe, le compost, le fumier ou le sable, permettent d'ajuster leurs propriétés physiques.

La composition du sol de surface

Le sol est constitué de composés chimiques inorganiques (minéraux) et organiques. Les composés organiques comprennent les nombreuses formes de vie qui vivent dans le sol.

Les composés inorganiques

Les charges superficielles des particules du sol déterminent leur capacité à se lier à de nombreux nutriments. La plupart des particules des sols productifs sont chargées négativement et ne se lient donc pas avec des ions chargés négativement (anions) tels que le nitrate (NO_3^-), le phosphate ($H_2PO_4^-$) et le sulfate (SO_4^{2-}),

▼ **Figure 37.2** Les horizons du sol.



L'horizon A constitue le sol de surface. Il est formé d'un mélange de fragments de roches de différentes classes granulométriques, d'organismes vivants et de matières organiques en décomposition.

L'horizon B contient beaucoup moins de matières organiques que l'horizon A et est moins altéré par l'action des agents climatiques.

L'horizon C est composé principalement de roche partiellement altérée physiquement. Une partie de cette roche constitue la matière première des minéraux qui contribuent par la suite à la formation des horizons supérieurs du sol.

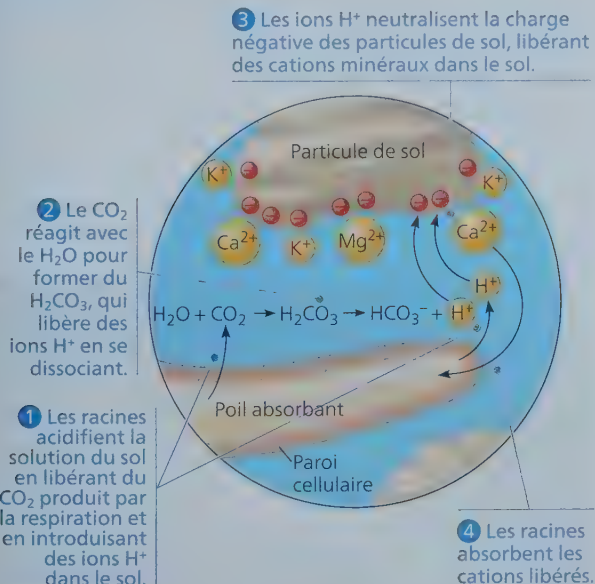
qui sont tous des nutriments pour les végétaux. Par conséquent, ces nutriments sont facilement perdus par *lessivage*, c'est-à-dire par percolation de l'eau à travers le sol. Quant aux ions chargés positivement (cations), comme les ions potassium (K^+), les ions calcium (Ca^{2+}) et les ions magnésium (Mg^{2+}), ils adhèrent aux particules du sol chargées négativement et sont donc difficilement perdus par lessivage.

Il est important de comprendre que les racines n'absorbent pas les cations minéraux directement des particules du sol ; ces derniers proviennent plutôt de la solution du sol. Les cations minéraux entrent dans la solution du sol par **échange de cations**, un processus dans lequel les cations sont remplacés, à la surface des particules du sol, par d'autres cations, notamment les ions hydrogène (H^+) (**figure 37.3**). Par conséquent, la capacité d'un sol à échanger des cations est déterminée par le nombre de sites d'adhérence des cations et par le pH du sol. En général, plus un sol contient d'argile et de matière organique, meilleure est sa capacité d'échanger des cations. Le contenu en argile est important, car le généreux rapport surface/volume de ses petites particules favorise l'échange de cations.

Les composés organiques

L'humus, principal constituant organique du sol de surface, est composé de matière organique que les bactéries et les eumycètes du sol produisent en décomposant les feuilles mortes, les organismes morts, les matières fécales et d'autres déchets organiques. En prévenant le tassement des particules d'argile, l'humus rend le sol à la fois friable et poreux, donc capable de retenir l'eau tout en favorisant l'aération des racines. De plus, il améliore la capacité du sol à échanger des cations et constitue une réserve nutritive d'éléments minéraux, lesquels retournent graduellement dans le sol au fur et à mesure de la décomposition de la matière organique par les microorganismes.

▼ **Figure 37.3** L'échange de cations dans le sol.



HABILETÉS VISUELLES ► Quels ions sont les plus susceptibles d'être lessivés du sol par une diminution du pH : les cations ou les anions ? Expliquez votre réponse.

Le sol de surface abrite une quantité et une diversité étonnantes d'organismes ; une cuillère à café de sol contient environ 5 milliards de bactéries qui partagent cet habitat avec des eumycètes, des algues et d'autres eucaryotes unicellulaires, des insectes, des lombricidés (vers de terre), des nématodes et des racines de végétaux. L'activité de tous ces organismes influe sur les propriétés physiques et chimiques du sol. Ainsi, les vers de terre consomment des matières organiques et obtiennent leurs nutriments des bactéries et des eumycètes qui croissent sur ces matières. Ils excrètent des déchets et déplacent de grandes quantités de matières à la surface du sol. De plus, ils introduisent de la matière organique dans les couches plus profondes du sol et, en mélangeant et en agglutinant des particules de sol, ils améliorent la diffusion gazeuse et la rétention d'eau. Les racines influent également sur la texture et la composition du sol. Elles contribuent en outre à réduire l'érosion en retenant le sol, et à diminuer le pH du sol en libérant des acides organiques.

La conservation du sol et l'agriculture durable

Durant la période néolithique, les agriculteurs constataient sans doute une diminution progressive du rendement des terres qu'ils cultivaient et observaient le même déclin progressif après s'être installés dans de nouvelles régions non cultivées. Avec le temps, ils se sont aperçus que la **fertilisation**, l'ajout de nutriments inorganiques au sol, pouvait faire du sol une ressource renouvelable, qui permettait des récoltes saison après saison, toujours au même endroit. Cette agriculture sédentaire a rendu possible un nouveau mode de vie. Les humains ont commencé à construire des habitations permanentes, qui sont devenues les premiers villages. Ils stockaient également des aliments pour se nourrir entre les récoltes, et les surplus alimentaires permettaient à certains membres de ces premières communautés de se spécialiser dans des activités autres que l'agriculture. En somme, la gestion des sols, par la fertilisation et d'autres pratiques, a contribué à ouvrir la voie aux sociétés modernes.

Malheureusement, la mauvaise gestion des sols est un problème récurrent dans l'histoire de l'humanité. Ainsi, le terme Dust Bowl (de l'anglais « cuvette de poussière ») désigne une région des grandes plaines du Sud-Ouest des États-Unis où s'est produit un désastre écologique et humain dans les années 1930. Des tempêtes de poussière dévastatrices provoquées par une sécheresse prolongée et des décennies de techniques agricoles inappropriées ont dévasté cette région. Avant l'arrivée des agriculteurs, la région des grandes plaines était couverte d'herbes rustiques qui maintenaient le sol en place malgré les périodes récurrentes de sécheresse et de pluies torrentielles. Or, à la fin du 19^e et au début du 20^e siècle, un grand nombre de colons s'y sont installés pour cultiver du blé (*Triticum spp.*) et élever du bétail, et le sol ainsi exploité a été peu à peu exposé à l'érosion des vents. Quelques années de sécheresse ont aggravé la situation. Au cours des années 1930, de très grandes quantités de terre fertile ont été emportées par des « blizzards noirs », rendant incultivables des millions d'hectares de terre agricole (**figure 37.4**). Au cours de l'une des pires tempêtes, des nuages de poussière ont été transportés vers l'est jusqu'à Chicago, où celle-ci retomba comme de la neige ; les nuages ont même atteint la côte atlantique. Des centaines de milliers de gens de la région du Dust Bowl ont dû abandonner leur foyer et leurs terres, une mise en scène qu'a immortalisée l'Américain John Steinbeck dans son roman *Les raisins de la colère* (1939).

▼ **Figure 37.4** Une tempête de poussière massive durant le Dust Bowl américain au cours des années 1930.



? Quel horizon du sol a contribué à former ces nuages de poussière ?

La mauvaise gestion des sols représente encore un problème majeur de nos jours. Plus de 30 % des terres agricoles dans le monde ont une faible productivité, en raison des mauvaises conditions du sol entraînées notamment par la contamination chimique, les carences minérales, l'acidité, la salinité et un drainage insuffisant. Plus la population mondiale croît, plus la demande alimentaire augmente. Comme le rendement des cultures dépend grandement de la qualité du sol, la nécessité d'exploiter avec prudence les ressources du sol n'a jamais été si pressante. À l'heure actuelle, les terres les plus productives sont déjà dévolues à l'agriculture; les fermiers ne peuvent pas acquérir plus de terres. Il est donc devenu impératif de pratiquer l'**agriculture durable** (ou agriculture intégrée), qui consiste à appliquer des méthodes de culture intégrant la conservation des ressources, le respect de l'environnement et la rentabilité. L'agriculture durable repose aussi sur l'utilisation prudente de l'irrigation et de l'amendement des sols, sur la protection du sol de surface contre la salinisation et l'érosion, et sur la restauration des terres dégradées.

L'irrigation

Comme c'est la disponibilité de l'eau qui limite le plus souvent la croissance végétale, il semble qu'aucune technologie n'ait augmenté le rendement des cultures autant que l'irrigation. Toutefois, l'irrigation agit comme un immense drain sur les réserves d'eau douce. À l'échelle mondiale, l'agriculture accapare environ 75 % de l'eau douce. Ainsi, dans les régions arides, on a réduit un grand nombre de rivières à des filets d'eau en les détournant pour l'irrigation des terres agricoles. Cependant, ce ne sont pas les eaux de surface comme les rivières et les lacs qui constituent la principale source d'eau pour l'irrigation, mais les réserves d'eau souterraine appelées *aquifères*. Dans certaines parties du monde, le rythme de prélèvement d'eau dépasse celui du renouvellement naturel de ces réservoirs. Il s'ensuit un *affaissement du sol*, un tassement graduel ou un enfoncement soudain de la surface terrestre (**figure 37.5**). L'affaissement du sol modifie les réseaux hydrographiques, cause des dommages aux structures d'origine humaine, contribue à la perte de sources souterraines et augmente les risques d'inondation.

Par ailleurs, l'irrigation, particulièrement au moyen de l'eau souterraine, peut également causer la *salinisation* du sol, c'est-à-dire l'accumulation de sels dans le sol au point de le rendre infertile. Les sels dissous dans l'eau d'arrosage s'accumulent dans

le sol à mesure que l'eau s'évapore, ce qui rend le potentiel hydrique (Ψ) de la solution du sol plus négatif. Du même coup, l'absorption d'eau diminue par la réduction du gradient de potentiel hydrique, du sol aux racines (voir la figure 36.12).

De nombreuses formes d'irrigation, comme l'inondation des champs, constituent un gaspillage puisque la majeure partie de l'eau se perd par évaporation. Afin d'utiliser l'eau avec efficacité, les agriculteurs doivent connaître la capacité de rétention d'eau de leur sol, les besoins en eau de leurs cultures et la technologie appropriée d'irrigation. L'*irrigation au goutte-à-goutte* est une technique populaire dans laquelle un système de tuyaux en plastique perforés et placés à proximité des racines permet à l'eau de s'égoutter lentement. Comme ce type d'irrigation exige moins d'eau et réduit la salinisation, on l'utilise surtout dans les régions agricoles au climat aride.

La fertilisation

Dans les écosystèmes naturels, les minéraux sont généralement recyclés par l'excrétion des déchets animaux et la décomposition de l'humus. L'agriculture, cependant, n'est pas naturelle. La laitue que nous mangeons, par exemple, contient des minéraux provenant du champ du cultivateur, mais quand nous éliminons nos déchets, ces minéraux se retrouvent loin de leur source originale. Par conséquent, après plusieurs récoltes, le champ du cultivateur finit par s'appauvrir en nutriments. L'épuisement des nutriments est une cause majeure de la dégradation générale des sols. Les cultivateurs doivent remédier à l'épuisement des nutriments par la fertilisation.

De nos jours, la plupart des agriculteurs des pays industrialisés emploient des fertilisants contenant des minéraux qui proviennent soit d'une extraction minière, soit de procédés énergivores. Ces produits fertilisants sont habituellement enrichis en azote (N), en phosphore (P) et en potassium (K), les nutriments le plus souvent manquants dans les sols épuisés. Vous avez peut-être déjà remarqué que les emballages de fertilisants portent un code de trois lettres appelé NPK (N pour azote, P pour phosphore et K potassium), qui permet de connaître les proportions de ces trois composants. Par exemple, les indications « 15-10-5 » signifient que le fertilisant en question contient 15 % de N (sous forme d'ammonium ou de nitrate), 10 % de P (sous forme de phosphate) et 5 % de K (sous forme de sel de potassium).

▼ **Figure 37.5** Un affaissement soudain du sol. Une surutilisation de l'eau souterraine pour l'irrigation a provoqué la formation de ce gouffre en Floride.



Le fumier, la farine de poisson et le compost font partie des fertilisants dits « organiques », parce qu'ils sont d'origine biologique et qu'ils contiennent des matières organiques en décomposition. Cependant, avant que les éléments présents dans le compost puissent être utiles aux végétaux, la matière organique doit être décomposée en nutriments inorganiques assimilables par les racines. Ces minéraux se présentent sous la même forme, qu'ils proviennent d'une source organique ou qu'ils aient été produits industriellement, à la différence que les minéraux provenant des fertilisants organiques sont libérés progressivement, alors que ceux des fertilisants industriels sont immédiatement disponibles. Cette disponibilité immédiate n'est pas toujours avantageuse, car les minéraux ne sont pas retenus indéfiniment par le sol, et ceux qui ne sont pas absorbés rapidement par les racines sont souvent perdus par lessivage sous l'action de la pluie ou de l'irrigation. Dans le pire des cas, ils rejoignent les lacs où ils risquent de provoquer l'explosion de populations d'algues qui peuvent épuiser la teneur en O_2 et décimer les populations de poissons.

L'ajustement du pH des sols

Le pH des sols est un facteur important qui influe sur la forme chimique des minéraux et leur disponibilité, par son effet sur l'échange de cations. Selon le pH du sol, un minéral particulier peut être trop fortement lié à l'argile ou se trouver sous une forme que la plante ne peut absorber. La plupart des végétaux préfèrent un sol légèrement acide, parce que les concentrations élevées de H^+ peuvent déloger les minéraux chargés positivement retenus sur les particules du sol, les rendant plus disponibles pour l'absorption. L'ajustement du pH du sol est une opération délicate, parce qu'une modification de la concentration de protons (ions H^+) peut améliorer la disponibilité d'un élément, mais aussi réduire celle d'un autre. Si le pH du sol est à 8, par exemple, les végétaux peuvent absorber le calcium, mais il leur est presque impossible d'assimiler le fer. Il faut donc ajuster le pH du sol aux besoins particuliers en minéraux des végétaux en culture. Si le sol est trop alcalin, on ajoutera du sulfate pour diminuer le pH; s'il est trop acide, on ajoutera de la chaux, sous forme de carbonate de calcium ou d'hydroxyde de calcium, pour élever le pH.

Si le pH d'un sol diminue jusqu'à 5 ou moins, les ions aluminium toxiques (Al^{3+}) deviennent plus solubles et sont absorbés par les racines, ce qui retarde leur croissance et empêche l'absorption de calcium, un nutriment nécessaire pour les plantes. Certaines plantes peuvent contrer la concentration élevée d'ions Al^{3+} dans le sol en sécrétant des anions organiques qui se lient aux ions Al^{3+} pour les rendre inoffensifs. Cependant, un pH faible et la toxicité des Al^{3+} continuent de poser de sérieux problèmes, notamment dans les régions tropicales, où la pression sur la production d'aliments pour une population croissante est souvent la plus critique.

La régulation de l'érosion

Comme il est arrivé de façon spectaculaire dans les régions du Dust Bowl, l'érosion causée par l'eau et le vent peut arracher une quantité considérable de sol de surface. L'érosion est une cause importante de la dégradation des sols parce que les nutriments sont emportés par le vent et les cours d'eau. Pour réduire l'érosion, les agriculteurs plantent des rangées d'arbres au bord des champs en guise de brise-vent efficaces, aménagent des

terrasses sur le flanc des collines pour éviter le ruissellement et le lessivage du sol pendant des pluies abondantes, ou cultivent les plantes suivant les courbes de niveau (figure 37.6). Certaines cultures comme la luzerne (*Medicago sativa*) et le blé fournissent une bonne couverture au sol et le protègent mieux que le maïs (*Zea mays*) et d'autres cultures normalement semées en rangs.

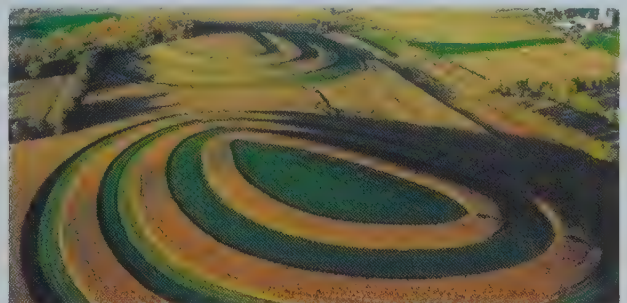
Il est également possible de réduire l'érosion grâce à une technique appelée **agriculture sans labour**. Dans la méthode traditionnelle de labour, le champ entier est labouré, ou retourné, et bien que cette pratique contribue à réduire la croissance des mauvaises herbes, elle détruit le réseau de racines qui maintient le sol en place et aggrave le ruissellement et l'érosion qui s'ensuit. Dans l'agriculture sans labour, en revanche, une charrue spéciale crée des sillons étroits pour les semences et les fertilisants, de sorte qu'on peut ensemer le champ en limitant l'altération du sol et en utilisant moins de fertilisants.

La phytoremédiation

En contaminant le sol ou l'eau souterraine avec des métaux toxiques ou des polluants organiques, certaines activités humaines ont rendu des terres impropres à l'agriculture. Les méthodes d'assainissement traditionnelles, comme la restauration des sols, c'est-à-dire la détoxification des sols contaminés, ont mis l'accent sur des technologies non biologiques, comme l'enlèvement des sols contaminés et leur entreposage dans des sites d'enfouissement, mais ces méthodes sont coûteuses et détruisent le paysage. La **phytoremédiation** est une technique de biotechnologie qui respecte le paysage et fait appel à la capacité qu'ont certaines espèces végétales d'absorber des polluants du sol et de les concentrer dans des parties d'elles-mêmes qui sont faciles à récolter. On peut ainsi récupérer les polluants et les éliminer sans danger. Par exemple, le tabouret bleuâtre (*Noccaea caerulea*) peut accumuler le zinc dans ses pousses à des concentrations 300 fois supérieures à celles de la plupart des autres végétaux. En récoltant les pousses, on enlève donc le zinc à l'origine de la contamination. Ce genre de plantes est prometteur pour l'assainissement des régions contaminées par les fonderies, les mines ou les produits radioactifs. La phytoremédiation est un type de bioremédiation qui compte également sur l'utilisation de procaryotes et d'eucaryotes unicellulaires pour assainir les sites pollués (voir les concepts 27.6 et 55.5).

▼ Figure 37.6 La culture suivant les courbes de niveau.

Ces plantes ont été semées en rangs disposés en cercles, selon les niveaux de la pente, plutôt que de haut en bas de celle-ci. Ce type de culture contribue à ralentir le ruissellement de l'eau et l'érosion du sol de surface après de fortes pluies.



Nous avons examiné l'importance de la conservation des sols pour une agriculture durable. Les minéraux contribuent grandement à la fertilité des sols, mais quels minéraux sont les plus importants, et pourquoi les végétaux en ont-ils besoin ? Nous abordons ces sujets dans la section suivante.

RETOUR SUR LE CONCEPT 37.1

1. Expliquez comment l'expression « trop d'une bonne chose » peut s'appliquer à l'arrosage et à la fertilisation des végétaux.
2. Certaines tondeuses à gazon sont munies de sacs qui recueillent les déchets de coupe. Quel est l'effet négatif de cette pratique sur la nutrition des végétaux ?
3. **ET SI ?** ► Comment l'addition d'argile à un loam peut-elle influencer sur la capacité du sol à échanger des cations et à retenir l'eau ? Expliquez votre réponse.
4. **FAITES DES LIENS** ► Nommez trois propriétés par lesquelles l'eau contribue à la formation des sols. Revoyez le concept 3.2.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 37.2

Les racines des végétaux puisent dans le sol les éléments essentiels

Le sol, l'eau et l'air contribuent tous trois à la croissance d'une plante. Il est possible de mesurer la quantité d'eau contenue dans une plante en comparant la masse initiale de la plante à la masse après déshydratation complète. En général, une plante se compose d'environ 80 à 90 % d'eau, le reste constituant sa masse sèche. Quelque 96 % de cette masse sèche se compose de glucides produits par photosynthèse (comme la cellulose et l'amidon). Ainsi, les éléments constitutifs des glucides, c'est-à-dire le carbone, l'hydrogène et l'oxygène, sont les plus abondants de la matière végétale sèche. L'azote, le soufre et le phosphore, présents dans un grand nombre de macromolécules, y sont aussi relativement abondants. Bien qu'essentielles à la survie des végétaux, les substances inorganiques du sol ne représentent qu'environ 4 % de la cette masse sèche.

Les éléments essentiels

Les substances inorganiques présentes dans les végétaux contiennent plus de 50 éléments. Lorsqu'on étudie la composition chimique des végétaux, on doit bien faire la distinction entre les éléments essentiels et ceux qui ne le sont pas. Un **élément essentiel** est un élément chimique dont une plante a besoin pour accomplir son cycle de développement et pour se reproduire.

Pour savoir quels éléments chimiques sont essentiels, les chercheurs utilisent la **culture hydroponique**, qui consiste à faire pousser des végétaux sans sol, directement dans des solutions minérales (**figure 37.7**). Cette technique a permis de déterminer 17 éléments essentiels à tous les végétaux. La culture hydroponique est également utilisée à petite échelle pour exploiter des cultures en serre.

La culture hydroponique

■ **APPLICATION** ■ La culture hydroponique consiste à faire pousser des végétaux dans des solutions minérales, sans sol. Un des objectifs de ce type de culture est de déterminer les éléments essentiels pour les végétaux.

■ **TECHNIQUE** ■ On plonge les racines de la plante dans une solution aérée d'une composition minérale connue. L'aération de la solution fournit aux racines l'O₂ nécessaire pour la respiration cellulaire. (*Remarque* : Les fioles sont normalement opaques pour empêcher le développement d'algues.) On peut omettre un minéral, comme le fer, pour vérifier s'il est essentiel.



Plante témoin :
milieu nutritif complet
(contenant tous
les minéraux)

Plante expérimentale :
milieu nutritif
ne contenant pas
de fer

■ **RÉSULTATS** ■ Si le minéral omis est essentiel, des symptômes de carence apparaissent, comme un arrêt de la croissance ou une décoloration des feuilles. Par définition, la plante ne pourrait pas terminer son cycle de développement. Les symptômes de carence varient selon le minéral manquant, ce qui aide à diagnostiquer les carences en minéraux dans les sols.

Neuf des éléments essentiels portent le nom d'**éléments majeurs** (ou *macroéléments*) parce que ce sont les éléments dont une plante a besoin en quantités relativement importantes. Six d'entre eux sont les constituants majeurs des substances organiques qui forment la structure d'une plante : le carbone, l'oxygène, l'hydrogène, l'azote, le phosphore et le soufre. Les trois autres éléments majeurs sont le potassium, le calcium et le magnésium. De tous les éléments minéraux nutritifs, l'azote est celui qui contribue le plus à la croissance des végétaux et au rendement des cultures. C'est un élément essentiel des protéines, des acides nucléiques, de la chlorophylle et d'autres molécules organiques importantes pour les végétaux. Le **tableau 37.1** résume les fonctions des éléments essentiels.

Les autres éléments essentiels sont les **éléments mineurs** (ou *microéléments*) parce que ce sont les éléments dont une plante a besoin en très petites quantités. Les huit éléments mineurs sont le chlore, le fer, le manganèse, le bore, le zinc, le cuivre, le nickel et le molybdène. Le sodium est un neuvième élément mineur, mais seulement pour les plantes de type C₄ et

Tableau 37.1 Les éléments essentiels dans la nutrition des végétaux

Élément nutritif (forme principalement absorbée par les végétaux)	% de la masse sèche	Fonction(s) principale(s)	Premier(s) symptôme(s) visible(s) d'une carence minérale
Éléments majeurs			
Carbone (CO ₂)	45,0%	Constituant essentiel des molécules organiques des végétaux	Faible croissance
Oxygène (CO ₂)	45,0%	Constituant essentiel des molécules organiques des végétaux	Faible croissance
Hydrogène (H ₂ O)	6,0%	Constituant essentiel des molécules organiques des végétaux	Flétrissement, faible croissance
Azote (NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺)	1,5%	Constituant des acides nucléiques, des protéines et de la chlorophylle	Chlorose à l'extrémité des vieilles feuilles (fréquent dans les sols intensément cultivés ou pauvres en matières organiques)
Potassium (K ⁺)	1,0%	Cofacteur de nombreuses enzymes; soluté essentiel à l'équilibre hydrique; ouverture et fermeture des stomates	Présence de taches sur les vieilles feuilles et dessèchement du pourtour des feuilles; tiges fragiles; racines peu développées (fréquent dans les sols acides ou sablonneux)
Calcium (Ca ²⁺)	0,5%	Élément important de la lamelle moyenne et des parois cellulaires; maintien des fonctions membranaires; transduction du signal	Plissement des jeunes feuilles; mort des bourgeons terminaux (fréquent dans les sols acides ou sablonneux)
Magnésium (Mg ²⁺)	0,2%	Constituant de la chlorophylle; cofacteur de nombreuses enzymes	Chlorose entre les nervures des vieilles feuilles (fréquent dans les sols acides ou sablonneux)
Phosphore (H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻)	0,2%	Constituant des acides nucléiques, des phospholipides et de l'ATP	Apparence saine, mais développement très lent; tiges minces; nervures violacées; piètre production de fleurs et de fruits (fréquent dans les sols acides, humides ou froids)
Soufre (SO ₄ ²⁻)	0,1%	Constituant des protéines	Chlorose généralisée chez les jeunes feuilles (fréquent dans les sols sablonneux ou très mouilleux)
Éléments mineurs			
Chlore (Cl ⁻)	0,01%	Élément nécessaire lors de la photolyse de l'eau durant la photosynthèse; rôle dans l'équilibre hydrique	Flétrissement; racines courtes; présence de taches sur les vieilles feuilles (peu fréquent)
Fer (Fe ³⁺ , Fe ²⁺)	0,01%	Constituant des cytochromes; cofacteur de certaines enzymes (synthèse de la chlorophylle); nécessaire à la photosynthèse et à la respiration	Chlorose entre les nervures des jeunes feuilles (fréquent dans les sols alcalins riches en humus)
Manganèse (Mn ²⁺)	0,005%	Participation à la synthèse des acides aminés; activation de certaines enzymes; nécessaire à l'étape de la photolyse de l'eau dans la photosynthèse	Chlorose entre les nervures des jeunes feuilles (fréquent dans les sols alcalins)
Bore (H ₂ BO ₃ ⁻)	0,002%	Cofacteur dans la synthèse de la chlorophylle; possible rôle dans le transport des glucides, dans la synthèse des acides nucléiques, dans les fonctions de la paroi cellulaire et dans la croissance du tube pollinique	Mort des méristèmes; feuilles épaisses, tannées et décolorées (survient dans tous les types de sols; carence minérale en éléments mineurs la plus fréquente)
Zinc (Zn ²⁺)	0,002%	Participation à la synthèse de la chlorophylle; cofacteur de certaines enzymes; nécessaire à la transcription de l'ADN	Réduction de la longueur des entrenœuds; feuilles plissées (fréquent dans certaines régions géographiques)
Cuivre (Cu ⁺ , Cu ²⁺)	0,001%	Constituant de nombreuses enzymes d'oxydo-réduction et d'enzymes assurant la synthèse de la lignine	Coloration vert pâle des jeunes feuilles et dessèchement de l'extrémité des feuilles; racines rabougries et excessivement ramifiées (fréquent dans certaines régions géographiques)
Nickel (Ni ²⁺)	0,001%	Cofacteur d'une enzyme participant au métabolisme de l'azote	Chlorose généralisée de toutes les feuilles; mort des extrémités des feuilles (fréquent dans les sols acides ou sablonneux)
Molybdène (MoO ₄ ²⁻)	0,0001%	Élément essentiel à l'association symbiotique avec des bactéries fixatrices d'azote; cofacteur nécessaire à la réduction des nitrates	Mort des apex des racines et des pousses, chlorose des vieilles feuilles (fréquent dans les sols acides de certaines régions géographiques)

FAITES DES LIENS ► Expliquez pourquoi c'est le CO₂ plutôt que le O₂ qui représente la source d'une bonne partie de l'oxygène dans la masse sèche d'une plante. Voir le concept 10.1.

de type CAM (voir le concept 10.4), car les ions sodium sont nécessaires à la régénération du phosphoénolpyruvate (qui est l'accepteur de CO₂ dans ces deux types de fixation du carbone).

Les éléments mineurs agissent principalement à titre de cofacteurs (aides non protéiques) des réactions enzymatiques (voir le concept 8.4). Le fer, par exemple, est le constituant métallique des cytochromes, protéines qui interviennent dans les chaînes de transport d'électrons des chloroplastes et des mitochondries. Comme ils ne jouent que des rôles catalytiques dans les plantes, ces microéléments ne sont nécessaires qu'en très faibles quantités. Ainsi, le besoin en molybdène s'avère tellement minime qu'on ne trouve dans la matière asséchée d'une plante qu'un seul atome de cet élément pour 60 millions d'atomes d'hydrogène. Malgré tout, une carence en molybdène ou en un autre élément mineur peut affaiblir, voire tuer une plante.

Les symptômes d'une carence minérale

Les symptômes d'une carence minérale dépendent en partie de la fonction nutritive de l'élément manquant. Par exemple, une carence en magnésium, le constituant central de la chlorophylle, provoque la *chlorose*, un jaunissement des feuilles. Dans certains cas, la relation entre la carence et ses symptômes est moins directe. Ainsi, bien que la chlorophylle ne contienne pas de fer, une carence en fer peut également causer la chlorose. Cela s'explique par le fait que les ions de fer sont des cofacteurs dans l'une des étapes enzymatiques de la synthèse de la chlorophylle.

Les symptômes d'une carence minérale dépendent non seulement du rôle de l'élément nutritif, mais aussi de sa mobilité dans la plante. Si un élément se déplace presque librement d'une partie à l'autre de la plante, les symptômes causés par la carence apparaîtront d'abord dans les plus vieux organes. En effet, les jeunes tissus en croissance utilisent plus d'éléments peu disponibles que les tissus arrivés à maturité. Par exemple, le magnésium, qui se déplace assez bien dans la plante, s'achemine de préférence vers les jeunes feuilles. Par conséquent, une plante pauvre en magnésium présentera, dans un premier temps, des signes de chlorose sur ses plus vieilles feuilles. Par contre, une carence en un minéral relativement immobile se manifestera en premier lieu dans les nouvelles parties de la plante. Les plus vieux tissus peuvent en effet déjà posséder une quantité suffisante de cet élément, qu'ils ont la capacité de retenir lorsqu'il se fait rare. Par exemple, une carence en fer, un élément qui voyage difficilement dans la plante, provoquera le jaunissement des jeunes feuilles avant que cet effet soit visible sur les vieilles feuilles. Les besoins en minéraux d'une plante varient également selon la période de l'année et l'âge de la plante. Les jeunes semis, par exemple, présentent rarement des symptômes de carence minérale, leurs besoins étant grandement satisfaits par les minéraux libérés des réserves emmagasinées dans la graine elle-même.

Les symptômes d'une carence en minéraux peuvent varier d'une espèce à l'autre, mais selon la plante carencée, ils sont souvent suffisamment distincts pour aider au diagnostic. Les carences en potassium, en phosphore et particulièrement en azote sont les plus fréquentes, comme le montre l'exemple des feuilles de maïs de la **figure 37.8**. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous aurez l'occasion de diagnostiquer une carence en minéraux chez des feuilles d'oranger (*Citrus sinensis*). Les carences en éléments mineurs sont plus rares que celles en éléments majeurs, et elles affectent plus fréquemment les végétaux

▼ **Figure 37.8** Les carences minérales les plus courantes, telles qu'elles se manifestent chez le maïs. Les symptômes de carences minérales peuvent varier selon les espèces. Chez le maïs, la carence en azote cause un jaunissement qui commence à l'extrémité des feuilles, puis gagne le centre (nervure médiane) des feuilles matures. Dans le cas d'une carence en phosphore, les feuilles, surtout les plus jeunes, ont les bords rougeâtres. Dans le cas d'une carence en potassium, les bords et l'extrémité des feuilles matures paraissent brûlés, asséchés.



de certaines régions où la composition du sol est particulière. Une des façons de confirmer un diagnostic de carence est d'analyser le contenu en minéraux de la plante ou du sol où elle pousse. Généralement, il suffit d'apporter une faible quantité d'éléments mineurs pour pallier une carence. Ainsi, on peut corriger une carence en zinc chez des arbres fruitiers en enfonçant tout simplement quelques clous de zinc dans les troncs. Il faut cependant procéder avec modération, car des doses excessives peuvent s'avérer nuisibles ou toxiques. Trop d'azote, par exemple, peut provoquer une croissance excessive du pied des plants de tomates (*Solanum lycopersicum*) aux dépens d'une bonne production de fruits.

L'amélioration de la nutrition des végétaux par modification génétique

Dans notre étude de la nutrition des végétaux, nous avons examiné jusqu'ici comment les agriculteurs utilisent l'irrigation, la fertilisation et les autres moyens pour adapter les conditions du sol à une culture. Une approche contraire consiste à adapter la plante par génie génétique pour qu'elle s'ajuste au sol. Nous présentons ici trois exemples de la façon dont le génie génétique améliore la nutrition des végétaux et l'utilisation des fertilisants.

La résistance à la toxicité de l'aluminium

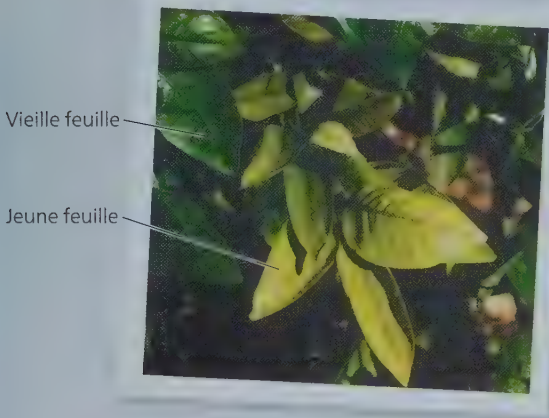
L'aluminium dans les sols acides endommage les racines et réduit grandement le rendement des cultures. Le principal mécanisme de la résistance à l'aluminium est la sécrétion d'acides organiques (comme l'acide malique et l'acide citrique) par les racines. Ces acides se lient aux ions aluminium libres et abaissent les concentrations d'aluminium dans le sol. Des scientifiques ont modifié des plants de tabac (*Nicotiana tabacum*) et de papaye

Faire des observations

■ DE QUELLE CARENCE MINÉRALE CETTE PLANTE

SOUFFRE-T-ELLE ? ■ Souvent, pour diagnostiquer les carences en minéraux de leurs cultures, les cultivateurs observent d'abord les changements foliaires tels que la chlorose (jaunissement), la chute des feuilles, la décoloration, la présence de taches, de brûlures ou diverses modifications de la taille ou de la texture. Dans le présent exercice, vous allez diagnostiquer une carence en examinant les feuilles d'une plante et en utilisant ce que vous avez appris sur les symptômes dans les sections précédentes ainsi que dans le tableau 37.1.

■ DONNÉES ■ Les données de cet exercice viennent de la photographie ci-dessous, où l'on voit les feuilles d'un oranger carencé.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. En quoi l'apparence des jeunes feuilles diffère-t-elle de celle des vieilles feuilles ?
2. Nommez en trois mots le symptôme de carence le plus évident sur la photo. Énumérez les trois nutriments dont la carence peut provoquer ce symptôme. D'après la zone où le symptôme se manifeste, on peut inférer qu'un de ces trois nutriments n'est pas en cause ; lequel et pourquoi ? Que nous indique la zone du symptôme au sujet des deux autres nutriments ?
3. Si des analyses montraient que le sol où pousse l'oranger est pauvre en humus, en quoi cela influencerait-il sur votre hypothèse au sujet de la cause de la carence ?

(*Carica papaya*) en introduisant dans les génomes des plants un gène de la citrate synthase provenant d'une bactérie. La surproduction résultante d'acide citrique a augmenté la résistance à l'aluminium dans ces deux cultures.

La tolérance à l'asphyxie lors d'inondations

Les sols saturés d'eau privent les racines d'O₂, et peuvent également endommager la plante lorsque s'accumulent l'éthanol et d'autres produits toxiques provenant de la fermentation

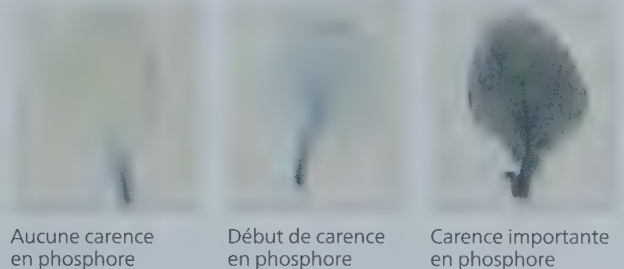
alcoolique de la plante. Dans les pays asiatiques, les inondations durant la saison de la mousson détruisent souvent les cultures de riz (*Oryza sativa*). Bien que la majeure partie des variétés de riz meurent après avoir été submergées pendant des semaines, certains types peuvent survivre à ces épisodes d'inondation. Un gène appelé *Submergence 1A1* (*Sub1A1*) est la principale source de la tolérance à la submersion chez le riz résistant aux inondations. La protéine Sub1A1 assure la régulation de l'expression des gènes qui sont normalement activés dans des conditions anaérobies, comme ceux qui codent pour la synthèse de l'alcool déshydrogénase, une enzyme qui décompose l'éthanol. L'expression accrue de *Sub1A1* chez les variétés de riz tolérantes aux inondations augmente les niveaux de cette enzyme, ce qui confère à ces plantes une meilleure tolérance à la submersion. Augmenter l'expression de *Sub1A1* par génie génétique peut améliorer la tolérance aux inondations chez d'autres espèces de cultures.

Les végétaux « intelligents »

Les chercheurs en agriculture mettent au point des méthodes permettant de réduire l'utilisation de fertilisants industriels sans nuire au rendement des cultures. Une de ces méthodes consiste à concevoir génétiquement des végétaux « intelligents » qui informeront les agriculteurs du risque de carence, mais *avant* que celle-ci fasse des dommages. Un de ces végétaux intelligents tire profit d'un promoteur (une séquence d'ADN qui indique où commence la transcription d'un gène) qui se lie facilement à l'ARN polymérase (l'enzyme intervenant dans la transcription des gènes) lorsque le taux de phosphore des tissus d'une plante commence à diminuer. Ce promoteur est associé à un gène « rapporteur » qui active la production d'un pigment bleu dans les cellules des feuilles (figure 37.9). Lorsque les feuilles de ces végétaux intelligents commencent à bleuir, l'agriculteur sait qu'il est temps d'ajouter un fertilisant à base de phosphore.

Jusqu'ici, nous avons appris que, pour favoriser une croissance végétale vigoureuse, le sol doit contenir assez de minéraux, tout en présentant une aération suffisante, une bonne capacité de rétention d'eau, une faible salinité et un pH près de la neutralité. Le sol doit également être exempt de minéraux et d'autres substances chimiques à des concentrations toxiques. Ces caractéristiques physiques et chimiques du sol, cependant, n'expliquent pas tout : nous devons également examiner les composants vivants du sol.

▼ **Figure 37.9** Les signaux de carence émis par les végétaux « intelligents ». Certains végétaux ont été génétiquement modifiés afin de pouvoir signaler une carence nutritive imminente avant que des dommages irréparables apparaissent. Ainsi, à la suite de manipulations en laboratoire, *Arabidopsis thaliana* produit une coloration bleue lorsqu'une carence en phosphore est imminente.



Aucune carence en phosphore

Début de carence en phosphore

Carence importante en phosphore

1. Y a-t-il des éléments essentiels plus importants que d'autres ? Expliquez votre réponse.
2. **ET SI ?** ► Si un élément augmente la vitesse de croissance d'une plante, est-ce qu'il peut être défini comme un élément essentiel ?
3. **FAITES DES LIENS** ► En vous basant sur la figure 9.17, expliquez pourquoi les plantes de cultures hydroponiques pousseraient beaucoup plus lentement si l'aération de leurs racines était insuffisante.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

La nutrition des végétaux comporte souvent des associations avec d'autres organismes

Jusqu'ici, nous avons décrit la capacité des végétaux à tirer profit des ressources du sol. Mais les végétaux et le sol sont interdépendants. Les végétaux morts fournissent une grande partie de l'énergie nécessaire aux bactéries et aux eumycètes qui vivent dans le sol. Bon nombre de ces microorganismes profitent également des sécrétions riches en glucides produites par les racines. Les végétaux bénéficient eux aussi de leurs associations avec les bactéries et les eumycètes du sol. Comme le montre la **figure 37.10**, les associations mutuellement bénéfiques entre règnes ou domaines ne sont pas rares dans la nature, mais elles sont tout particulièrement importantes chez les végétaux. Dans cette section, nous examinerons quelques exemples de *mutualisme* entre les végétaux et le sol. Nous décrirons aussi certaines formes de nutrition non mutualistes plutôt singulières qui existent chez les végétaux.

Les bactéries et la nutrition des végétaux

Diverses bactéries du sol contribuent de façon importante à la nutrition des végétaux. Certaines participent à des échanges chimiques mutuellement bénéfiques avec les racines des végétaux. D'autres favorisent la décomposition des matières organiques et augmentent la disponibilité des nutriments. Certaines vivent même à l'intérieur des racines et convertissent l'azote de l'air en une forme assimilable par les plantes.

Les rhizobactéries

Les **rhizobactéries** sont des bactéries qui vivent soit en étroite association avec des racines, soit dans la **rhizosphère**, qui désigne la couche de sol qui entoure les racines d'une plante. Beaucoup de rhizobactéries vivent en relation mutuellement bénéfique avec des racines. Elles se nourrissent de nutriments tels que les glucides, les acides aminés et les acides organiques sécrétés par les cellules végétales. On estime que près de 20 % de la production photosynthétique d'une plante sert à nourrir ces communautés bactériennes complexes. En retour, la plante tire plusieurs avantages de cette association mutualiste. Certaines rhizobactéries produisent des substances antibiotiques qui protègent les racines contre la maladie. D'autres absorbent les métaux toxiques ou rendent les nutriments plus facilement

assimilables par les racines. D'autres encore convertissent l'azote gazeux en formes utilisables par la plante ou produisent des substances chimiques qui stimulent sa croissance. L'inoculation de rhizobactéries promotrices de la croissance végétale dans des graines peut augmenter le rendement des cultures et réduire les besoins en fertilisants et en pesticides.

Certaines rhizobactéries vivent librement dans la rhizosphère, tandis que d'autres sont des **endophytes** qui vivent entre les cellules situées à l'intérieur de la plante. Les espaces intercellulaires occupés par les bactéries endophytes ainsi que la rhizosphère associée avec chaque système racinaire de la plante renferment un cocktail unique et complexe de sécrétions racinaires et de substances microbiennes qui diffèrent de celles du sol environnant. Une récente étude métagénomique a révélé plusieurs différences entre les compositions bactériennes de ces deux types de communautés (**figure 37.11**). Une meilleure compréhension des différents types de bactéries vivant à l'intérieur des racines et autour des racines permettra peut-être d'améliorer radicalement l'agriculture moderne.

Le rôle des bactéries dans le cycle de l'azote

Comme l'azote est nécessaire en grandes quantités pour la synthèse des protéines et des acides nucléiques, aucune autre carence minérale n'est plus limitante pour la croissance des plantes. Les ions ammonium (NH_4^+) et les ions nitrate (NO_3^-) sont les formes d'azote que les plantes peuvent utiliser. Une partie de l'azote du sol provient de l'altération climatique de la roche mère, et la foudre produit également de petites quantités de NO_3^- qui peuvent être amenées au sol par la pluie, mais c'est l'activité des bactéries du sol qui constitue la source principale de l'azote (**figure 37.12**). Cette activité fait partie du **cycle de l'azote**, une série de processus naturels par lesquels certaines substances azotées de l'air et du sol deviennent disponibles aux êtres vivants, sont utilisées par eux, puis retournent dans l'air et le sol (voir la figure 55.14).

Les végétaux obtiennent leur azote principalement sous forme de nitrates (NO_3^-). Les ions NO_3^- du sol sont en grande partie formés par un processus en deux étapes appelé *nitrification*, au cours duquel l'ammoniac (NH_3) est oxydé en nitrites (NO_2^-), puis en nitrates (NO_3^-). Différents types de *bactéries nitrifiantes* interviennent à chaque étape, comme le montre le bas de la figure 37.12. Une fois que les ions NO_3^- ont été absorbés par les racines, une enzyme végétale les réduit en NH_4^+ , que d'autres enzymes incorporent dans les acides aminés et dans d'autres substances organiques. La plupart des espèces végétales acheminent l'azote, des racines jusqu'aux pousses, par le xylème, sous forme de NO_3^- ou de composés organiques synthétisés dans les racines. Une partie de cet azote est perdue, notamment dans les sols anaérobies, lorsque les bactéries dénitrifiantes transforment les ions NO_3^- en N_2 qui diffuse dans l'atmosphère.

En plus du NO_3^- , les plantes peuvent obtenir leur azote sous la forme d'ions ammonium (NH_4^+) suivant deux processus, comme on peut le voir dans la partie gauche de la figure 37.12. Dans un des deux processus, des *bactéries fixatrices d'azote* convertissent le diazote gazeux (N_2) en NH_3 , qui s'approprie alors un autre H^+ dans la solution du sol pour former des ions NH_4^+ . Dans le second processus, des *bactéries ammonifiantes*, qui sont généralement des décomposeurs vivant dans un sol riche en humus, libèrent du NH_4^+ en décomposant les protéines et d'autres composés organiques de l'humus.

FAITES DES LIENS

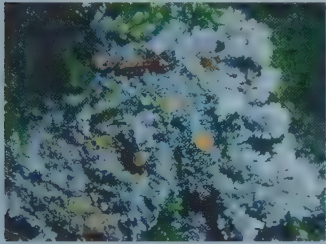
▼ Figure 37.10

Le mutualisme entre règnes ou domaines

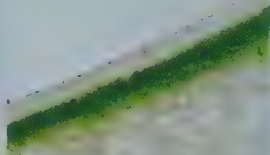
Certaines espèces de poissons toxiques ne fabriquent pas elles-mêmes leur poison. Comment est-ce possible? Certaines espèces de fourmis mastiquent des feuilles mais ne les mangent pas. Pourquoi? Répondre à ces questions, c'est explorer des associations mutualistes fascinantes, c'est-à-dire des relations entre espèces où chaque espèce fournit une substance ou un service qui bénéficie à l'autre (voir le concept 54.1). Une relation mutualiste peut s'établir entre deux espèces d'un même règne, par exemple entre deux espèces animales. Mais beaucoup d'associations mutualistes touchent des espèces appartenant à des règnes ou à des domaines différents, comme le montrent les exemples ci-dessous.

Eumycète-bactérie

Un lichen est le résultat d'un partenariat mutualiste entre un eumycète et un organisme photosynthétique. Ainsi, dans le lichen *Peltigera*, le partenaire photosynthétique est une cyanobactérie. Celle-ci procure les glucides, tandis que l'eumycète fournit le support, la protection, les minéraux et l'eau. (Voir la figure 31.22.)



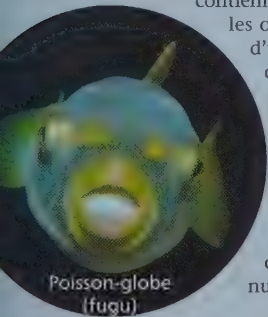
Lichen *Peltigera*.



Coupe longitudinale du lichen *Peltigera*; on voit la bactérie photosynthétique verte entre deux couches de l'eumycète.

Animal-bactérie

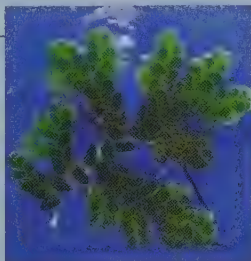
Fugu est le nom japonais du poisson-globe (*Takifugu spp.*) et aussi de la spécialité gastronomique qu'on prépare avec ce poisson, mais qui peut être mortelle. En effet, la plupart des espèces de poissons-globes contiennent dans leurs organes (en particulier le foie, les ovaires et les intestins) une dose mortelle d'une neurotoxine, la tétrodontoxine. Le chef cuisinier spécialement formé qui prépare ce poisson doit donc impérativement retirer adéquatement les viscères empoisonnés. La tétrodontoxine est synthétisée par les bactéries (diverses espèces de *Vibrio*) vivant en association mutualiste avec le fugu. Le poisson dispose ainsi d'une puissante défense chimique, tandis que la bactérie vit dans un milieu où elle trouve beaucoup de nutriments et peu de rivaux.



Poisson-globe (fugu)

Plante-bactérie

Cette fougère flottante du genre *Azolla* fournit des glucides à une cyanobactérie fixatrice d'azote qui vit dans les espaces aériens de ses feuilles. En retour, la cyanobactérie fournit de l'azote à la fougère. (Voir la figure 27.5.)



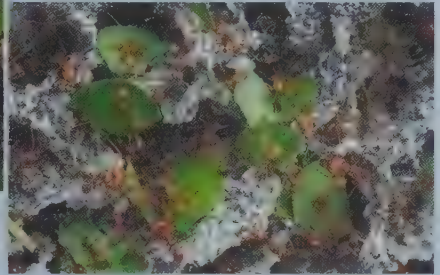
Fougère flottante *Azolla*.

Animal-eumycète

Les fourmis coupe-feuille (aussi appelées fourmis champignonnistes et appartenant aux genres *Atta* et *Acromyrmex*) cueillent des feuilles qu'elles rapportent à leur nid, mais elles ne les mangent pas. Les nutriments des feuilles servent plutôt de nourriture pour des eumycètes que les fourmis cultivent et dont elles se nourrissent ensuite.



Fourmis coupe-feuille rapportant des feuilles à leur nid.



Fourmis cultivant des eumycètes dans leur nid.

Plante-eumycète

La plupart des espèces végétales hébergent des mycorhizes, qui sont des associations mutualistes entre les racines et un eumycète. Les racines fournissent des glucides à l'eumycète et, en retour, ce dernier augmente la surface d'absorption grâce à son mycélium (le dense réseau de filaments appelés hyphes). Ce faisant, les racines peuvent capter plus efficacement l'eau et les minéraux du sol. (Voir la figure 31.4.)



Eumycète poussant sur une racine de sorgho commun (*Sorghum bicolor*, MEB).

Plante-animal

Certaines espèces de végétaux du genre *Acacia* hébergent dans leurs épines creuses une armée de fourmis très combattives qui les protègent des prédateurs et des rivaux. En contrepartie, la plante fournit aux fourmis un nectar riche en glucides et des structures protéinées qui se trouvent à la base de ses feuilles. (Voir la figure 54.8.)



Les fourmis protectrices récoltent les structures protéinées d'un plant d'*Acacia*.

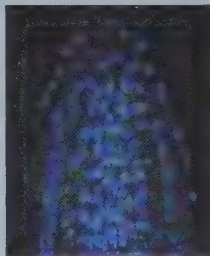
FAITES DES LIENS ► Décrivez trois autres exemples de mutualisme. (Voir les figures 27.19 et 38.4 et le concept 41.4.)

Dans quelle mesure la composition des communautés bactériennes à l'intérieur des racines est-elle différente de celle à l'extérieur des racines ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ On pense que la présence de communautés bactériennes à l'intérieur du système racinaire d'une plante et directement sur l'extérieur de ses racines améliore la croissance des plantes. Pour concevoir des stratégies agricoles susceptibles d'accroître les effets positifs de ces communautés bactériennes, il faut commencer par en évaluer la complexité et déterminer quels facteurs relèvent de leur composition.

Dans cette enquête, les chercheurs ont postulé que les communautés bactériennes endophytes différaient des communautés bactériennes environnantes. Or, une des difficultés inhérentes à l'étude de ces communautés bactériennes est qu'une seule poignée de sol peut contenir jusqu'à 10 000 types de bactéries, soit plus que toutes les espèces bactériennes décrites à ce jour. Et comme on ne peut pas simplement mettre en culture chacune de ces espèces et les identifier au moyen d'une clé taxonomique, il est nécessaire de recourir à une méthode d'analyse moléculaire.

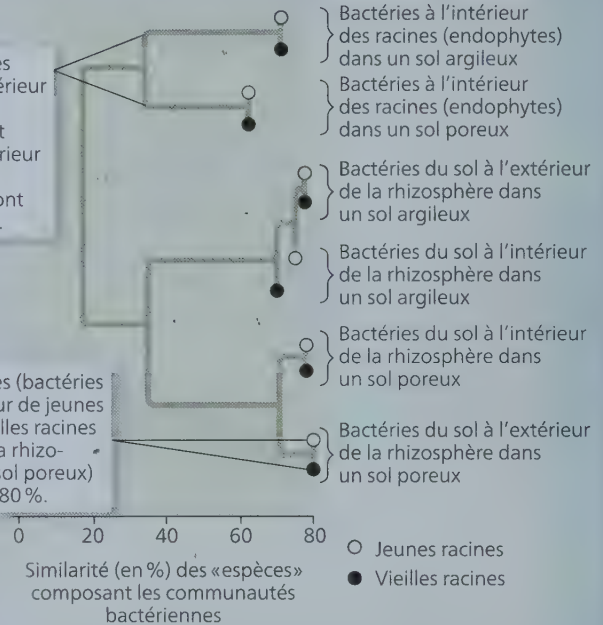
▼ Bactéries (en vert) à la surface d'une racine (MP par fluorescence).



Ces deux groupes (bactéries à l'intérieur des racines dans un sol argileux et bactéries à l'intérieur des racines dans un sol poreux) sont similaires à 34 %.

Ces deux groupes (bactéries du sol à l'intérieur de jeunes racines et de vieilles racines à l'extérieur de la rhizosphère dans un sol poreux) sont similaires à 80 %.

■ **RÉSULTATS** ■ Le diagramme sépare la parenté des communautés bactériennes en ramifications de plus en plus étroites. Les deux encadrés à gauche du diagramme expliquent comment interpréter cette arborescence.



Source des données : D. S. Lundberg et coll., Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome, *Nature* 488 : 86-90 (2012).

■ **CONCLUSION** ■ Les «espèces» composant les communautés bactériennes différaient considérablement selon le type de sol et selon que les échantillons provenaient de l'intérieur ou de l'extérieur des racines.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► (a) Laquelle des trois zones de prélèvement des échantillons présente la (les) plus grande(s) différence(s) par rapport aux autres ? (b) Classez les trois variables (zone de prélèvement, type de sol et stade de développement) selon l'effet qu'elles ont sur la composition des communautés bactériennes.

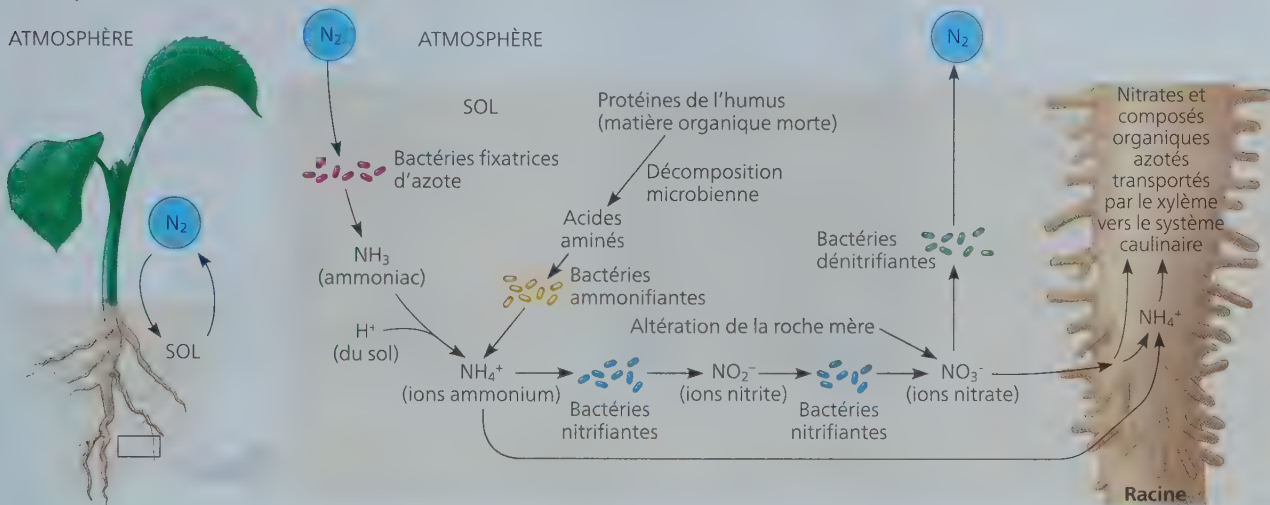
■ **EXPÉRIENCE** ■ Jeffery Dangl et ses collègues ont pu estimer le nombre d'«espèces» bactériennes de divers échantillons en utilisant une technique dite *métagénomique* (voir le concept 21.1). Les échantillons de communautés bactériennes étudiées différaient par trois variables : la zone de prélèvement de l'échantillon (endophyte, rhizosphère ou extérieur de la rhizosphère), le type de sol (argileux ou poreux) et le stade de développement du système racinaire avec lequel les bactéries étaient associées (vieux ou jeune). Les chercheurs ont purifié l'ADN de chaque échantillon, puis ils ont utilisé la réaction en chaîne par polymérase (PCR) pour amplifier l'ADN qui code pour les sous-unités d'ARN ribosomiques 16S. Ils ont alors mis en évidence plusieurs milliers de variations de séquences d'ADN dans chaque échantillon, puis regroupé en «unités taxonomiques» ou «espèces» les séquences qui étaient identiques à 97 %. (Le mot *espèces* est ici entre guillemets, car aucune définition de ce qu'est une espèce ne s'appuie sur le critère «deux organismes dont un gène est identique à 97 %».) Après avoir établi les types d'«espèces» de chaque communauté bactérienne, les chercheurs ont construit un diagramme en arborescence qui montre le pourcentage d'«espèces» bactériennes présentes dans chacune des communautés, classées selon les trois variables évoquées.

Les bactéries fixatrices d'azote : une étude détaillée

Bien que l'atmosphère terrestre soit composée de 79 % d'azote, les végétaux ne peuvent pas utiliser le diazote (N₂) gazeux libre parce que cette molécule est presque inerte en raison de la liaison

triple qui réunit les deux atomes d'azote. Pour que le N₂ atmosphérique soit assimilable par les végétaux, il doit être réduit en NH₃ par un procédé appelé **fixation de l'azote**. Tous les organismes fixateurs d'azote sont des bactéries. Certaines vivent

▼ **Figure 37.12 Le rôle des bactéries du sol dans la nutrition azotée des végétaux.** Deux types de bactéries du sol fournissent de l'ammonium aux végétaux : celles qui fixent le N_2 atmosphérique (bactéries fixatrices d'azote) et celles qui décomposent la matière organique (bactéries ammonifiantes). Bien qu'ils absorbent une certaine quantité d'ammonium, les végétaux absorbent principalement des nitrates, produits par les bactéries nitrifiantes à partir de l'ammonium. Ces végétaux réduisent ensuite les nitrates en ammonium avant d'incorporer l'azote dans les composés organiques.



HABILITÉS VISUELLES ► Si un animal meurt près d'une racine, la plante aura-t-elle davantage accès à l'ammonium, à l'azote, ou aux deux ?

librement dans le sol (voir la figure 37.12), tandis que d'autres vivent dans la rhizosphère, où des membres du genre *Rhizobium* (du grec *rhiza*, « racine », et *bios*, « vie ») établissent alors des associations étroites et efficaces entre ces bactéries et les racines des légumineuses (fabacées) comme le pois (*Pisum sativum*), la luzerne et l'arachide (*Arachis hypogea*), dont la structure racinaire est modifiée en retour, comme nous le verrons un peu plus loin.

La transformation du N_2 en NH_3 comprend plusieurs étapes qu'on peut résumer comme suit :



Le complexe enzymatique qu'est la *nitrogénase* catalyse la réaction. Étant donné que le processus de la fixation de l'azote exige 16 molécules d'ATP pour synthétiser chaque groupe de 2 NH_3 , les bactéries fixatrices d'azote ont besoin d'un apport riche en glucides provenant de la décomposition de la matière, des sécrétions des racines ou (dans le cas des bactéries du genre *Rhizobium*) du tissu conducteur des racines.

Le mutualisme entre les bactéries du genre *Rhizobium* et les racines des légumineuses est marqué par des changements spectaculaires dans la structure des racines. Les racines de ces végétaux portent en effet des renflements appelés **nodules** (ou nodosités), qui sont formés de cellules végétales renfermant des bactéries du genre *Rhizobium* (figure 37.13). Dans chaque nodule, les *Rhizobium* se présentent sous la forme de **bactéroïdes** contenus dans des vésicules qui se créent à l'intérieur des cellules racinaires. Pour une légumineuse, la symbiose avec *Rhizobium* produit plus d'azote assimilable que n'importe quel fertilisant industriel utilisé de nos jours, sans compter que ce mutualisme fournit les bonnes quantités aux bons moments sans aucun coût pour l'agriculteur.

La fixation de l'azote par les bactéries du genre *Rhizobium* nécessite des conditions anaérobies, et le fait que les bactéroïdes se trouvent dans les cellules vivantes non photosynthétiques du cortex racinaire favorise ces conditions. Les couches externes

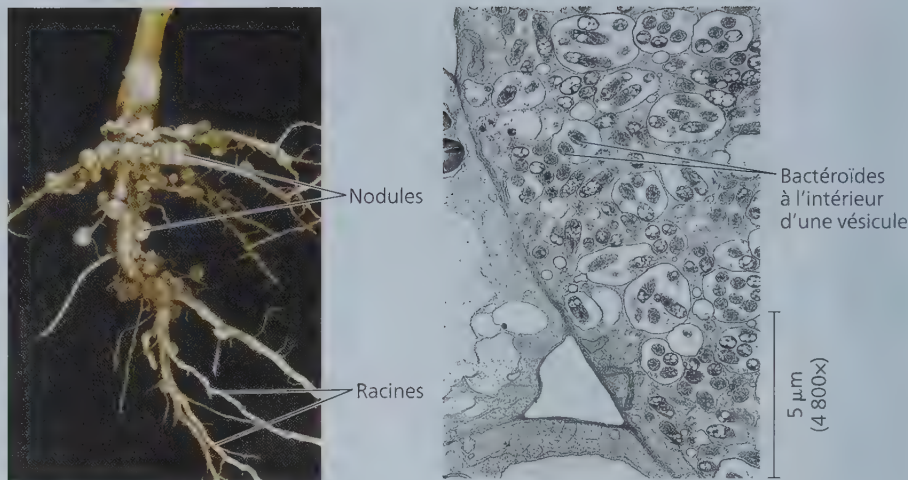
lignifiées des nodules des racines limitent également les échanges gazeux. Certains nodules des racines présentent une couleur rouge qu'ils doivent à une molécule appelée leghémoglobine (*leg-* pour légumineuse). La leghémoglobine est une protéine renfermant du fer qui, comme l'hémoglobine des érythrocytes humains, se lie avec l' O_2 de façon réversible. Elle agit comme un « tampon » à l'égard de l'oxygène qui réduit la concentration d' O_2 libre, fournissant ainsi un milieu anaérobie pour la fixation de l'azote, tout en régulant l'apport d' O_2 pour alimenter l'intense processus de respiration cellulaire qui est requis pour produire toute l'ATP nécessaire à la fixation de l'azote.

Chaque espèce de légumineuse s'associe avec une souche particulière de bactéries du genre *Rhizobium*. La figure 37.14 décrit les étapes du développement des nodules une fois que les bactéries sont introduites dans un poil absorbant par l'intermédiaire d'un filament d'infection. La relation symbiotique existant entre les espèces de légumineuses et les bactéries fixatrices d'azote est une association mutualiste. Les bactéries fournissent l'azote fixé aux légumineuses, tandis que celles-ci procurent aux bactéries les glucides et les autres substances organiques. Les nodules utilisent la majeure partie de l'ammonium produit pour synthétiser des acides aminés, qui passent ensuite dans le xylème pour se rendre dans le système caulinaire.

Comment une espèce de légumineuses reconnaît-elle une certaine souche de *Rhizobium* parmi les nombreuses souches de bactéries qui vivent dans le sol autour de ses racines ? Et comment la rencontre entre cette légumineuse et cette souche particulière de *Rhizobium* conduit-elle à la formation de nodules ? Chaque partenaire répond aux stimulus chimiques émis par l'autre en exprimant certains gènes dont les produits contribuent à la formation d'un nodule. En comprenant la biologie moléculaire qui régit la formation de nodules sur les racines, les chercheurs espèrent apprendre comment induire l'entrée de *Rhizobium* et la formation de nodules dans les plantes cultivées qui ne forment normalement pas de telles associations mutualistes de fixation de l'azote.

► **Figure 37.13** Des nodules sur les racines d'une légumineuse.

? En quoi l'association entre les légumineuses et les bactéries du genre *Rhizobium* est-elle mutualiste?

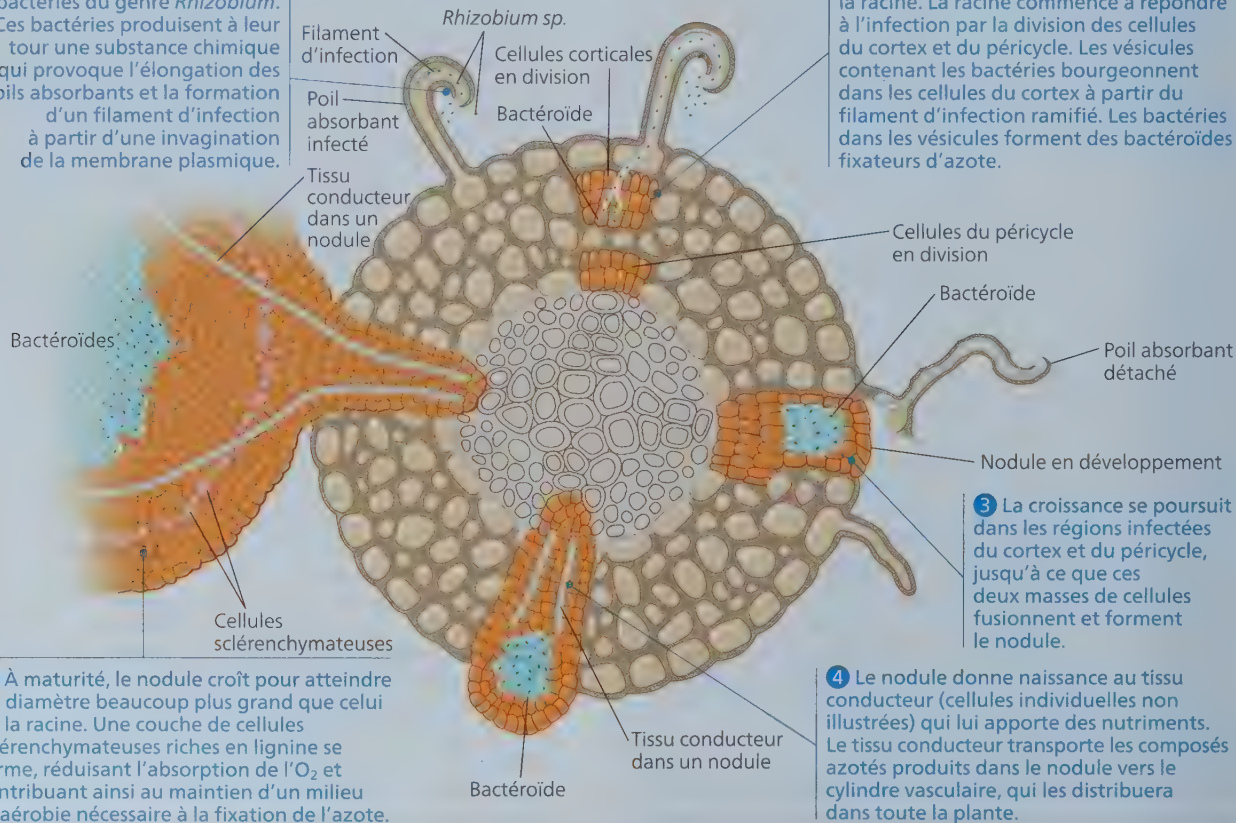


(a) Les structures sphériques qu'on voit sur ces racines de soja (*Glycine max*) sont des nodules qui contiennent des bactéries du genre *Rhizobium*. Ces bactéries fixent l'azote et se nourrissent des molécules organiques que fabrique la plante pendant la photosynthèse.

(b) Bactéroïdes d'un nodule de racine de soja. Dans cette micrographie, on peut observer de nombreux bactéroïdes dans une cellule d'un nodule racinaire du soja (MET). Les cellules de gauche ne sont pas infectées.

▼ **Figure 37.14** La formation d'un nodule dans une racine de soja (*Glycine max*).

1 Les racines sécrètent des substances chimiques qui attirent les bactéries du genre *Rhizobium*. Ces bactéries produisent à leur tour une substance chimique qui provoque l'élongation des poils absorbants et la formation d'un filament d'infection à partir d'une invagination de la membrane plasmique.



HABILETÉS VISUELLES ► Quels systèmes tissulaires végétaux sont modifiés par la formation d'un nodule dans une racine ?

La fixation de l'azote et l'agriculture

La plupart des types de **rotation des cultures** (ou assolement) sont basés sur les avantages de la fixation de l'azote. Selon cette méthode, si une année on sème une espèce qui ne fait pas partie des légumineuses, comme le maïs, on sèmera l'année suivante de la luzerne ou d'autres légumineuses, afin d'augmenter la concentration d'azote fixé dans le sol. Pour s'assurer que la légumineuse entre en contact avec la souche de *Rhizobium* qui lui est propre, on expose les graines aux bactéries avant de les semer (bactérisation). Au lieu de récolter les légumineuses, on peut les enfouir durant le labour afin que leur décomposition produise de l'« engrais vert » ; on a ainsi moins besoin d'utiliser des fertilisants industriels.

De nombreuses familles de végétaux autres que les légumineuses comptent des espèces qui tirent un bénéfice de la fixation mutualiste de l'azote. Ainsi, les aulnes rouges (*Alnus rubra*) sont les hôtes d'actinobactéries (autrefois appelées actinomycètes), un groupe de bactéries fixatrices d'azote (voir les bactéries à Gram positif à la figure 27.16). Quant au riz, dont l'importance commerciale s'avère primordiale, il tire un avantage indirect de la fixation mutualiste de l'azote par suite de l'interaction qu'il entretient dans les rizières avec une fougère aquatique et flottante du genre *Azolla*. Plus précisément, cette fougère établit une relation mutualiste avec certaines cyanobactéries qui fixent l'azote et augmentent la productivité de la rizière. En grandissant, le plant de riz fait de l'ombre à l'*Azolla*, qui en meurt. La décomposition de la matière organique riche en azote laissée par la fougère augmente la fertilité de la rizière. Les canards se nourrissent d'*Azolla*, ce qui fournit à la rizière une autre source de fumier tout en étant une importante source de viande pour les fermiers.

Les eumycètes et la nutrition des végétaux

Certaines espèces d'eumycètes du sol forment également des associations mutualistes avec les racines des végétaux et jouent un rôle majeur dans leur nutrition. Quelques-unes de ces espèces sont des endophytes, mais la plupart sont des **mycorhizes** (du grec *mukês*, « champignon », et *rhiza*, « racine »). Les mycorhizes sont des associations mutualistes étroites entre les racines et le mycélium des eumycètes (voir la figure 31.14). L'eumycète bénéficie d'une réserve constante de glucides fournis par la plante hôte. En retour, il augmente la surface d'absorption des racines pour l'eau. De plus, il absorbe de manière sélective le phosphore et d'autres minéraux du sol, qu'il transfère à la plante. Le mycélium des mycorhizes sécrète des facteurs de croissance qui stimulent le développement et la ramification des racines. Il produit également des antibiotiques qui protègent la plante hôte des agents pathogènes présents dans le sol.

Les mycorhizes et l'évolution des végétaux

ÉVOLUTION Les mycorhizes ne sont pas des curiosités. On en trouve chez presque toutes les espèces végétales. En fait, il est probable que ce mutualisme entre les plantes et les eumycètes soit une des adaptations évolutives qui ont permis aux végétaux de coloniser la terre ferme (voir le concept 29.1). Il y a entre 500 et 400 millions d'années, lorsque les premiers végétaux, descendants des algues vertes, ont commencé à envahir les milieux terrestres, ils ont probablement vécu dans un environnement

peu favorable. Le sol contenait des minéraux, certes, mais pas de matières organiques, de sorte que la pluie lessivait probablement rapidement une bonne partie des minéraux solubles pouvant servir de nutriments. Ces terres hostiles comportaient cependant des avantages : la lumière et le CO₂ y étaient abondants, et la compétition et l'herbivorisme, peu présents.

Ni les premiers végétaux terrestres ni les premiers eumycètes terrestres n'avaient guère de moyens pour exploiter les écosystèmes terrestres. Ces végétaux ne pouvaient extraire du sol les nutriments essentiels, et les eumycètes étaient incapables de fabriquer des glucides. Plutôt que de parasiter les rhizoïdes des végétaux en train d'évoluer (les racines et les poils absorbants n'étaient pas encore apparus), les eumycètes ont établi des associations mycorhiziennes avec les plantes, c'est-à-dire une symbiose mutualiste qui permettait aux deux organismes d'exploiter l'environnement terrestre. Les archives fossiles appuient l'hypothèse selon laquelle des associations mycorhiziennes existaient chez les premiers végétaux terrestres. Le petit nombre d'angiospermes existant de nos jours qui sont non mycorhiziens ont probablement perdu les gènes codant pour la capacité d'établir de telles associations.

Les types de mycorhizes

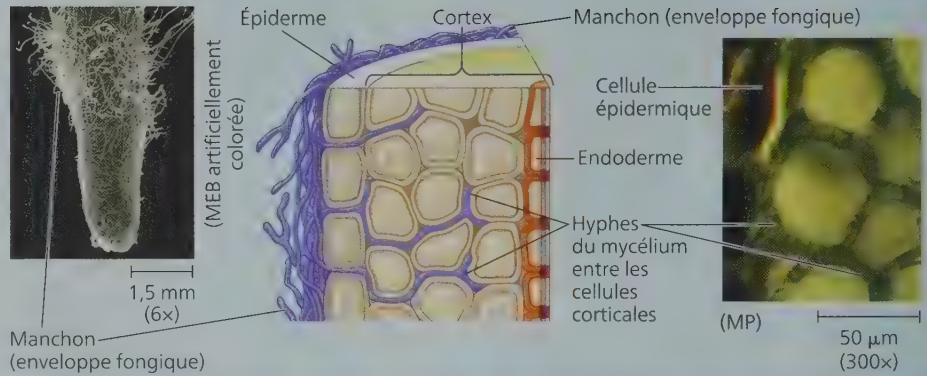
Il existe deux types de mycorhizes : les ectomycorhizes et les endomycorhizes (parfois appelées mycorhizes à arbuscules). Les **ectomycorhizes** ont un mycélium (hyphes en réseau de filaments ramifiés ; voir la figure 31.2) qui forme une enveloppe, ou manchon dense, à la surface de la racine (**figure 37.15a**). De là, les hyphes fongiques s'étendent dans le sol, augmentant grandement la surface d'absorption pour l'eau et les minéraux. Elles croissent également dans le cortex de la racine. Elles ne pénètrent pas dans les cellules de la racine, mais forment un réseau dans l'apoplasme (ou ensemble des interstices entre les cellules) pour faciliter les échanges de nutriments entre l'eumycète et la plante. Les ectomycorhizes sont généralement plus épaisses, plus courtes et plus ramifiées que les racines « non infectées ». Elles ne produisent habituellement pas de poils absorbants, ce qui serait superflu étant donné l'importance de la surface d'absorption fournie par le mycélium. Seulement 10% environ des familles de végétaux comprennent des espèces qui forment des ectomycorhizes. La grande majorité de ces espèces sont ligneuses, comme les pins (*Pinus spp.*), les chênes (*Quercus spp.*), les bouleaux (*Betula spp.*) et les eucalyptus (*Eucalyptus spp.*).

Contrairement aux ectomycorhizes, les **endomycorhizes** ne forment pas de manchon autour de la racine et sont plutôt enchâssées dans celle-ci (**figure 37.15b**). Les associations mycorhiziennes se forment lorsque les hyphes du mycélium qui partent du sol réagissent à la présence d'une racine en s'étendant vers elle, en établissant le contact et en croissant le long de sa surface. Les hyphes pénètrent entre les cellules épidermiques, puis entrent dans le cortex de la racine où elles digèrent de petits morceaux de parois cellulaires, mais sans transpercer la membrane plasmique. Au lieu d'entrer dans le cytoplasme, elles croissent dans un tube formé par une invagination de cette membrane, un peu comme quand on enfonce un doigt dans un ballon sans le crever. Une fois cette pénétration de la paroi cellulaire réalisée, certaines des hyphes se ramifient fortement pour donner des structures qu'on appelle *arbuscules* (petits arbres). Les arbuscules sont d'importants sites de transfert de nutriments

▼ **Figure 37.15** Les mycorhizes.

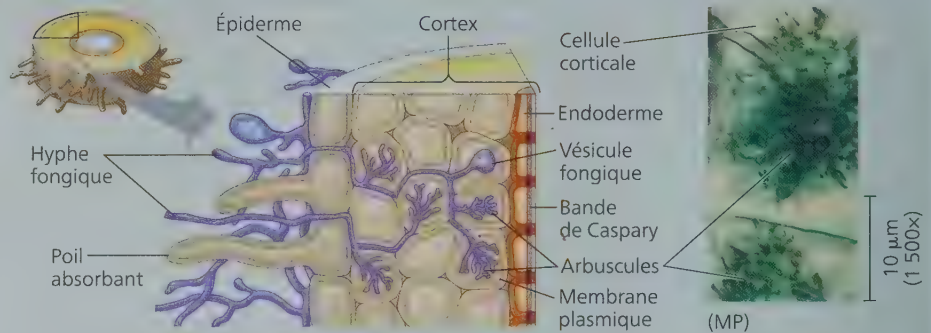
(a) Ectomycorhizes.

Le mycélium de l'eumycète forme un manchon qui enveloppe la racine. Les hyphes s'étendent du manchon dans le sol pour en absorber l'eau et les minéraux, surtout le phosphore. Elles pénètrent également dans les interstices du cortex de la racine, offrant ainsi une grande surface pour l'échange de nutriments entre l'eumycète et la plante hôte.



(b) Endomycorhizes (mycorhizes à arbuscules).

Aucun manchon n'enveloppe la racine, bien que les hyphes microscopiques de l'eumycète s'étendent à l'intérieur de cette dernière. Dans le cortex de la racine, l'eumycète produit une grande surface de contact avec la plante, grâce aux ramifications de ses hyphes qui forment des arbuscules. Les arbuscules fournissent une très grande surface de contact pour l'échange de nutriments. Les hyphes traversent les parois cellulaires, mais pas les membranes plasmiques des cellules du cortex.



entre l'eumycète et la plante hôte. Dans les hyphes elles-mêmes, des vésicules ovales peuvent se former ; elles emmagasinent probablement de la nourriture pour l'eumycète. Les endomycorhizes sont beaucoup plus courantes que les ectomycorhizes : on en observe chez plus de 85 % des espèces végétales, y compris chez la plupart des espèces cultivées. Environ 5 % des espèces de plantes ne forment pas d'associations mycorhiziennes.

L'importance des mycorhizes en agriculture et en écologie

Souvent, les bonnes récoltes dépendent de la formation de mycorhizes. Les racines peuvent former des symbioses mycorhiziennes seulement si elles sont en présence de l'espèce d'eumycètes appropriée. Dans la plupart des écosystèmes, ces eumycètes sont présents dans le sol, et l'association s'effectue dès l'apparition des jeunes plants. Mais quand on sème des graines provenant d'un certain environnement dans des sols étrangers, on peut remarquer des signes de malnutrition chez les végétaux (particulièrement des signes de carence en phosphore), en raison de l'absence de partenaire fongique. Le traitement des graines avec des spores d'eumycètes mycorhiziens contribue parfois à la formation de mycorhizes sur les jeunes plants. Grâce à cette approche, les écosystèmes naturels endommagés récupèrent plus rapidement (voir le concept 55.5) ; il est également possible d'améliorer le rendement des cultures.

Les associations mycorhiziennes permettent également de mieux comprendre les relations écologiques. Les endomycorhizes ont peu de spécificité à l'égard de leurs hôtes ; un seul eumycète peut former un réseau de mycorhizes commun à plusieurs végétaux, et ce, même s'ils appartiennent à des espèces différentes. Il arrive aussi qu'au sein d'une communauté végétale, les réseaux mycorhiziens apportent davantage à une espèce qu'à une autre espèce. D'autres exemples des effets des mycorhizes sur les structures des communautés végétales nous viennent d'études portant sur les espèces végétales envahissantes. Par exemple, l'alliaire officinale (*Alliaria petiolata*), une plante européenne exotique qui a envahi les régions boisées dans tout l'Est des États-Unis et du Canada, ne forme pas de mycorhizes, mais ralentit la croissance d'autres espèces de plantes en empêchant la croissance d'eumycètes mycorhiziens à arbuscules.

Les épiphytes, les plantes parasites et les plantes carnivores

Presque toutes les espèces végétales forment des associations mutualistes avec des eumycètes ou des bactéries du sol, ou les deux. Certaines espèces, dont les épiphytes, les plantes parasites et les plantes carnivores, ont des adaptations insolites qui les aident à exploiter d'autres organismes (**figure 37.16**).

Les adaptations nutritives insolites chez les végétaux

Les épiphytes

Un **épiphyte** (du grec *epi*, «sur», et *phyton*, «plante») est une plante qui croît sur une autre plante. Les épiphytes produisent et recueillent leurs propres nutriments ; ils ne siphonnent pas leur hôte pour leur subsistance. Habituellement ancrés sur les branches ou le tronc d'un arbre vivant, les épiphytes absorbent l'eau et les minéraux contenus dans la pluie, davantage par les feuilles que par les racines. Une espèce de fougère, la corne d'élan (*Platycterium bifurcatum*), les broméliacées et de nombreuses espèces d'orchidées, dont le vanillier (*Vanilla planifolia*), sont des exemples d'épiphytes.



► **Corne d'élan**, une fougère épiphyte.

Les plantes parasites

Contrairement aux épiphytes, les plantes parasites absorbent l'eau, des minéraux et parfois des produits de la photosynthèse de leurs plantes hôtes. Beaucoup d'espèces ont des racines qui servent de suçoirs (ou haustoriums) ; ces digitations pénètrent dans l'hôte pour extraire des nutriments. Certaines espèces parasites, comme la cuscute (*Cuscuta spp.*) formée de filaments de couleur orange, n'ont aucune chlorophylle, alors que d'autres, comme le gui de chêne (*Phoradendron flavescens*, d'Amérique, et *Viscum album*, d'Europe), sont photosynthétiques. D'autres encore, comme le monotrope uniflore (*Monotropa uniflora*), absorbent les matières nutritives par l'intermédiaire des hyphes fongiques de mycorhizes associées à d'autres plantes.



◀ **Gui de chêne**, plante parasite photosynthétique.



▲ **Cuscute**, plante parasite non photosynthétique (orange).



▲ **Monotrope uniflore**, plante non photosynthétique parasite.

Les plantes carnivores

Les plantes carnivores sont photosynthétiques, mais elles complètent leur régime en minéraux en capturant des insectes et d'autres petits animaux. Elles vivent dans les tourbières acides et d'autres habitats où le sol est pauvre en azote et en d'autres minéraux. Les sarracéniacées comme les genres *Nepenthes* et *Sarracenia* ont des feuilles en forme d'urne remplies d'eau dans lesquelles les proies glissent et se noient. Ces pièges sont habituellement munis de glandes qui sécrètent des enzymes digestives. Les droséras (ou rossolis, du genre *Drosera*) exsudent un liquide collant par leurs glandes en forme de tentacules, situées sur des feuilles très modifiées. Les glandes pédonculées sécrètent une gomme sucrée qui attire et prend au piège les insectes, et libèrent également des enzymes digestives. D'autres glandes absorbent alors la «soupe» nutritive. Les feuilles très modifiées de la dionée attrape-mouches (*Dionaea muscipula*) se referment rapidement mais partiellement lorsqu'une proie frappe deux poils déclencheurs en succession assez rapide. Les plus petits insectes peuvent s'échapper, mais les plus gros sont emprisonnés par les dents à la bordure des lobes. L'excitation causée par la proie fait rétrécir le piège davantage et libérer des enzymes digestives.



◀ **Sarracénie** (*Sarracenia sp.*).



▲ **Droséra** (*Drosera sp.*).



▼ **Dionée attrape-mouches** (*Dionaea sp.*).

Les résultats d'une étude récente laissent présumer que l'exploitation d'autres organismes est peut-être la norme. Chalyarat Paungfoo-Lonhienne et ses collègues de la University of Queensland, en Australie, ont obtenu des résultats qui montrent qu'*Arabidopsis* et la tomate peuvent absorber des bactéries et des levures dans leurs racines et les digérer. En raison de la petite taille des pores de la paroi cellulaire (moins de 10 nm) comparativement à celle des cellules bactériennes (environ 1 000 nm), l'absorption de microorganismes peut dépendre de la digestion de la paroi cellulaire. Une étude sur le blé donne à penser que les microorganismes ne répondent qu'à une petite fraction des besoins de la plante en azote, mais il n'en est peut-être pas ainsi pour tous les végétaux. Ces données indiquent que nombre d'espèces végétales pourraient mettre en œuvre certains comportements carnivores.

1. Pourquoi l'étude de la rhizosphère est-elle essentielle à la compréhension de la nutrition des végétaux ?
2. Comment les bactéries du sol et les mycorhizes contribuent-elles à la nutrition des végétaux ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Quel terme général désigne la stratégie de nutrition qui consiste à utiliser la photosynthèse et l'hétérotrophie (voir le concept 28.1) ? Quelle classe d'eucaryotes unicellulaires bien connue a recours à cette stratégie ?
4. **ET SI ?** ► Un cultivateur d'arachides trouve que les vieilles feuilles de ses plantes jaunissent après une longue période de temps humide. Proposez une explication à ce phénomène.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 37



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 37.1

Le sol contient un écosystème vivant et complexe (p. 880 à 884)

- On trouve dans le sol des particules de roches de diverses tailles (classes granulométriques). La taille des particules dans le sol influe sur la disponibilité de l'eau, de l'O₂ et des minéraux.
- La composition d'un sol se caractérise par ses constituants inorganiques et organiques. Le **sol de surface** est un écosystème complexe qui renferme d'innombrables êtres vivants (bactéries, eumycètes, eucaryotes unicellulaires et animaux) ainsi que des racines de végétaux.
- Certaines pratiques agricoles appauvrissent le sol, compromettent les réserves d'eau et accentuent l'érosion. L'objectif de la conservation du sol est de réduire ces dommages le plus possible.

? En quoi le sol est-il un écosystème complexe ?

CONCEPT 37.2

Les racines des végétaux puisent dans le sol les éléments essentiels (p. 884 à 888)

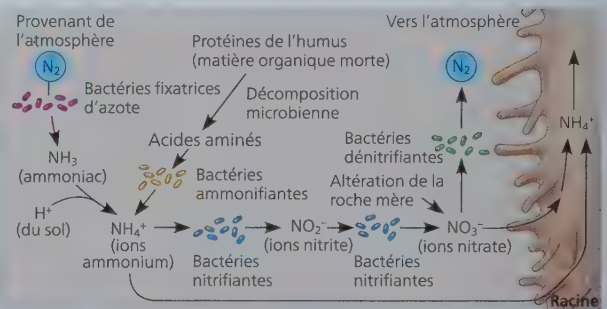
- Les **éléments majeurs**, ceux dont la plante a besoin en grandes quantités, sont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et d'autres constituants importants des composés organiques. Les **éléments mineurs**, soit ceux dont la plante a besoin en petites quantités, ont une fonction catalytique en tant que cofacteurs d'enzymes.
- Une carence en un élément minéral mobile dans une plante touche habituellement plus les vieux organes que les jeunes. C'est l'inverse pour les minéraux peu mobiles. Les carences en éléments majeurs sont les plus courantes, particulièrement les carences en azote, en phosphore et en potassium.
- Plutôt que d'adapter le sol aux plantes, les spécialistes du génie génétique adaptent les plantes au sol.

? Les plantes ont-elles besoin de sol pour croître ? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 37.3

La nutrition des végétaux comporte souvent des associations avec d'autres organismes (p. 888 à 896)

- Les **rhizobactéries** puisent leur énergie dans la **rhizosphère**, un écosystème riche en microorganismes très étroitement associés aux racines. Les sécrétions des végétaux satisfont aux besoins en énergie de la rhizosphère. Certaines bactéries produisent des antibiotiques, alors que d'autres rendent les nutriments plus disponibles pour les végétaux. La plupart d'entre elles sont à l'état libre, mais certaines vivent à l'intérieur des végétaux. Les végétaux satisfont à leurs grands besoins en azote par la décomposition bactérienne de l'**humus** et la fixation de l'azote gazeux.



- Les bactéries fixatrices d'azote transforment le N₂ atmosphérique en minéraux azotés, source d'azote pour la synthèse de matière organique, que les végétaux peuvent absorber. Le mutualisme le plus efficace entre les plantes et les bactéries fixatrices d'azote s'établit dans les **nodules** formés par les bactéries du genre *Rhizobium* qui croissent dans les racines des légumineuses. Ces bactéries obtiennent les glucides d'une plante, à laquelle elles fournissent l'azote fixé. En agriculture, la rotation des cultures de légumineuses avec d'autres cultures est pratiquée pour renouveler l'azote dans le sol.
- Les **mycorhizes** sont des associations mutualistes d'eumycètes et de racines de végétaux. Les hyphes fongiques des mycorhizes absorbent l'eau et les minéraux, et les transfèrent à leur plante hôte.

- Les **épiphytes** croissent à la surface d'autres plantes, mais tirent leur eau et leurs minéraux de la pluie. Les plantes parasites absorbent des nutriments des plantes hôtes. Les plantes carnivores complètent leur nutrition minérale en digérant des animaux.

? Tous les végétaux tirent-ils leur énergie directement de la photosynthèse ? Expliquez votre réponse.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Le nutriment inorganique le plus souvent manquant chez les plantes cultivées est :
 - a) le carbone.
 - b) l'azote.
 - c) le phosphore.
 - d) le potassium.
2. Les éléments mineurs ne sont nécessaires qu'en très petites quantités, parce que :
 - a) la plupart d'entre eux sont mobiles dans la plante.
 - b) la plupart d'entre eux servent de cofacteurs enzymatiques.
 - c) la plupart d'entre eux existent en quantités suffisamment importantes dans les graines.
 - d) ils jouent un rôle mineur dans la croissance et la santé des végétaux.
3. Les mycorhizes améliorent la nutrition des végétaux principalement en :
 - a) absorbant l'eau et les minéraux par les hyphes fongiques.
 - b) fournissant les glucides aux cellules des racines, qui ne possèdent pas de chloroplastes.
 - c) convertissant l'azote atmosphérique en ammoniac.
 - d) permettant aux racines de parasiter des plantes voisines.
4. Les épiphytes sont :
 - a) des eumycètes qui attaquent les végétaux.
 - b) des eumycètes qui forment des associations mutualistes avec les racines.
 - c) des plantes parasites non photosynthétiques.
 - d) des plantes qui croissent sur d'autres plantes.
5. Certains des problèmes associés à une irrigation intensive incluent tous les exemples suivants sauf :
 - a) la salinisation du sol.
 - b) la fertilisation excessive.
 - c) l'affaissement d'un sol.
 - d) l'épuisement d'un aquifère.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Une carence en un minéral donné touche plus les vieilles feuilles que les jeunes feuilles si :
 - a) le minéral est un élément mineur.
 - b) le minéral est très mobile dans la plante.
 - c) le minéral est nécessaire à la synthèse de la chlorophylle.
 - d) le minéral est un élément majeur.
7. Nous observerions la plus grande différence de l'aspect général entre deux groupes de plantes de la même espèce, l'un caractérisé par la présence de mycorhizes et l'autre par leur absence, dans un milieu :
 - a) où les bactéries fixatrices d'azote sont abondantes.
 - b) dont le sol est mal drainé.
 - c) où les étés sont chauds et les hivers froids.
 - d) dont le sol est relativement pauvre en minéraux.
8. On fait pousser deux groupes de plants de tomates en laboratoire, l'un dans un sol enrichi d'humus, l'autre, le groupe témoin, dans un sol sans humus. Les feuilles des plants qui poussent sans humus sont plus jaunes (moins vertes) que celles des plants qui poussent dans l'humus. La meilleure explication de cette disparité est la suivante :
 - a) Les plants sains utilisent la nourriture présente dans les feuilles en décomposition de l'humus pour obtenir l'énergie nécessaire à la synthèse de la chlorophylle.
 - b) L'humus rend le sol moins compact, alors l'eau se rend plus facilement aux racines.
 - c) L'humus contient des minéraux comme le magnésium et le fer qui sont nécessaires à la synthèse de la chlorophylle.
 - d) La chaleur dégagée par la décomposition des feuilles dans l'humus permet une croissance rapide et une synthèse rapide de la chlorophylle.
9. De quel facteur dépend probablement la relation particulière entre une légumineuse et la souche de bactéries du genre *Rhizobium* de l'association mutualiste ?
 - a) Du dialogue chimique qui s'établit entre chaque légumineuse et un eumycète.
 - b) De la forme de nitrogénase produite par chaque souche de *Rhizobium* qui ne fonctionne que dans la légumineuse hôte appropriée.
 - c) De la présence dans le sol du seul *Rhizobium* qui est propre à chaque légumineuse.
 - d) De la reconnaissance spécifique entre les signaux chimiques et les récepteurs de signaux des espèces de *Rhizobium* et de légumineuses.
10. **FAITES UN DESSIN** ► Dessinez un schéma simple d'un échange de cations, en montrant des poils absorbants, une particule de sol avec des anions et un ion hydrogène qui déplace un cation minéral.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

