

Rôle des éléments minéraux chez les végétaux

P. MARTIN-PREVEL*

ROLE DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX
CHEZ LES VÉGÉTAUX

P. MARTIN-PREVEL

Fruits, juil.-août 1978, vol. 33, n° 7-8, p. 521-529.

RÉSUMÉ. - Mise au point des connaissances modernes sous une forme synthétique et dans un langage accessible au non-spécialiste.

L'auteur situe d'abord la nutrition minérale par rapport aux autres aspects du fonctionnement de "l'usine végétale", puis passe en revue les rôles généraux de chacun des éléments majeurs et mineurs, en indiquant en même temps leurs concentrations usuelles dans la matière vivante et leur comportement au sein du végétal.

FRUITS comme dans sa Documentation, traduit l'importance des actions directes sur la nutrition minérale du système sol-plante dans la pratique des cultures fruitières. L'homme agit encore indirectement sur la nutrition par l'agrotechnie, la phytotechnie, l'irrigation, la lutte phytosanitaire ; le climat et les associations végétales interviennent aussi, en partie, par le biais de la nutrition.

C'est pourquoi nous avons pensé utile de proposer la présente mise au point à l'attention des lecteurs de FRUITS.

Elle reprend la plus grande partie d'une conférence donnée au cours d'un cycle de formation continue en arboriculture fruitière, organisée par P. MORARD à l'Institut National Polytechnique de Toulouse. Les implications chimiques n'y sont pas éludées, mais, dans la mesure du possible, elles ont été explicitées en termes accessibles à tous. Les exemples sont principalement choisis parmi les fruitiers tropicaux et subtropicaux.

Notre objectif réclame une démarche plus synthétique ; nous ne passerons donc en revue que les rôles principaux ou généraux des divers éléments. A cet effet, nous insisterons sur deux notions subjacentes à celle de rôle, dont la seconde en particulier est souvent sous-estimée :

- **l'utilisation** : rôle = servir à quelque chose = être utilisé ; notion elle-même liée à celle de **forme ou état** physicochimique et de ses changements, réversibles (= réutilisation possible) ou non ;

Consacrant une part de notre activité à l'enseignement de la **physiologie végétale en tant que science impliquée dans la production agricole**, nous avons été amené à résumer certaines connaissances modernes de nutrition minérale sous une forme peu représentée dans les publications.

Pour ce qui concerne les rôles des éléments dans les plantes, la bibliographie n'offre guère d'intermédiaire entre l'innombrable éparpillement des effets individuels de tel d'entre eux dans telle réaction biochimique, dont la compilation n'intéresse guère que les spécialistes, et l'aperçu trop superficiel pour le praticien désireux de s'éclairer sérieusement.

La nutrition minérale est l'un des principaux leviers par lesquels l'homme peut intervenir en vue d'une production agricole plus abondante ou de meilleure qualité. La place de la fertilisation, dans les articles originaux de la Revue

Une revue exhaustive des rôles particuliers des éléments minéraux dans les plantes serait aussi réjouissante qu'un annuaire téléphonique : liste interminable, nécessairement en retard d'une mise à jour, donnant des informations exactes mais, de par sa précision même, ne permettant guère l'appréhension d'une physionomie d'ensemble.

* GERDAT-IRFA, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cédex

- le **comportement** des éléments dans la plante : une plante n'est pas un magma uniforme où tout est mélangé comme dans l'éprouvette du biochimiste, les rôles sont assumés en des endroits précis et il faut que les éléments y parviennent.

C'est pourquoi il est nécessaire, avant toute chose, de situer la nutrition minérale dans le contexte de l'ensemble des processus vitaux.

NUTRITION MINÉRALE ET NUTRITION ORGANIQUE

L'usine végétale

On peut comparer la plante à une usine, mais une usine dont la principale activité est de se construire elle-même.

Elle utilise deux **matières premières principales** : le gaz carbonique de l'air, et l'eau. Celles-ci servent à fabriquer la substance de l'usine = la matière organique, grâce à l'**énergie** du soleil (photosynthèse). L'énergie solaire ne peut être captée que par le chloroplaste ; sa libération dans les autres parties de la cellule puis de la plante se fait par des processus de dégradation comme la respiration (= **combustion**), redonnant du gaz carbonique et de l'eau (vapeur) qui sont rejetés dans l'air. Le carbone (C), l'hydrogène (H) et l'oxygène (O), représentent généralement à eux trois plus de 90 p. cent de la matière végétale sèche et 95 à 99 p. cent de la matière fraîche ; on appelle "hydrocarbonés" les corps constitués uniquement de ces trois éléments.

Ces processus fondamentaux nécessitent des **adjuvants** (comme l'ossature du béton, ou le levain dans la pâte) et des **outils** : c'est à ces titres qu'interviennent les éléments minéraux, leurs deux grandes utilisations étant de contribuer à :

- la constitution de la matière vivante = rôles traditionnellement appelés "plastiques" ;

- son fonctionnement = rôles que nous appellerons "métaboliques" (catalyse, transports d'autres corps, transferts d'énergie ou d'électrons...).

Le CO₂ de l'air est gratuit et illimité. Pour l'eau, il n'en va pas toujours de même ; mais, lorsqu'il y a déficit, il se pose essentiellement en termes de transport et de distribution, l'eau étant prélevée telle quelle à courte ou moyenne distance. En revanche, les exportations d'éléments minéraux par les récoltes et leurs autres causes d'appauvrissement ou d'indisponibilisation dans le sol (rétrogradation, lessivage) ne subissent de compensation que si l'homme intervient, à partir de sources qui sont le plus souvent industrielles et sous des formes que nos sens et la chimie n'identifient pas avec celles présentes dans la plante.

Modes d'intervention des éléments minéraux

Malgré leur quantité pondérale vingt à cent fois inférieure à celle des trois éléments C, H, O, les éléments proprement minéraux apportent à la constitution et au fonctionnement de la matière vivante la contribution la plus déterminante ; C, H, O, font essentiellement du "remplissage".

Dans leurs rôles "plastiques" comme dans leurs rôles "métaboliques", quatre aspects - liés entre eux - peuvent être impliqués :

- **aspect énergétique** : le fonctionnement de la machine vivante se résume essentiellement à un bilan d'énergie et repose sur des réactions biochimiques = chimiques = soumises à des lois qui se traduisent en termes d'énergie (thermodynamique) ;

- **aspect oxydo-réducteur** : globalement, les réactions constructives vont dans le sens de la réduction (CO₂ et H₂O → chaînons à base de CH₂ avec libération d'oxygène), tandis que les réactions destructives vont dans le sens de l'oxydation (oxygène + chaînons CH₂ → CO₂ et H₂O). Toutefois, il n'est pas nécessaire que de l'oxygène soit consommé pour qu'il y ait oxydation ; le critère de celle-ci est un gain d'électron ou une perte de proton. L'aspect énergétique intervient dans l'oxydo-réduction : l'oxydation libère de l'énergie (cf. combustion du charbon, de l'essence...), la réduction en emmagasine et donc nécessite la fourniture ;

- **aspect enzymatique** : la plupart des réactions biochimiques sont extrêmement lentes ou même "thermodynamiquement impossibles" dans les conditions de température et de pression prévalant au sein des milieux vivants, si les corps à réagir sont seuls en présence. Elles deviennent "possibles" ou acquièrent une vitesse fonctionnelle grâce à des multitudes de catalyseurs spécifiques, qui sont les enzymes. Une enzyme agit, dans le végétal, d'une manière très comparable au curseur d'une fermeture éclair :

- = elle n'est pas consommée dans la réaction, bien qu'elle "s'use" à la longue ;
- = elle agit réversiblement (dans la plupart des cas) ;
- = elle est efficace parce qu'elle dispose les molécules dans une configuration spatiale qui permet l'assemblage ou le désassemblage des radicaux concernés par ces opérations ;
- = elle rend rapide une réaction lente (essayez de fermer à la main une fermeture éclair dont le curseur a sauté !), économise de l'énergie (même remarque), rend possible une réaction impossible sans apport considérable d'énergie extérieure (essayez d'ouvrir une fermeture éclair par traction latérale sur les deux moitiés quand elles sont dûment emboîtées !)
- = néanmoins ce n'est pas elle qui fournit l'énergie, ni le potentiel réducteur ou oxydant ; elle nécessite l'un et l'autre, sous des formes adaptées à son fonctionnement ;

- **aspect microstructurel** : beaucoup de ces réactions enzymatiques, et d'autres comme le fonctionnement de la chlorophylle, nécessitant en outre - pour les mêmes raisons d'arrangement spatial - l'intégrité des microstructures spécialisées, généralement de nature colloïdale, qui parsèment toute la matière vivante : lamelles des chloroplastes, crêtes des mitochondries, réticulations et microfibrilles recoupant la totalité du cytoplasme, etc.

Enfin, tous ces effets ne peuvent se produire qu'en présence d'eau (véhicule, milieu nécessaire aux réactions, etc.), avec laquelle les éléments minéraux interfèrent et réciproquement, (figure 1).

MÉTALLOÏDES INDISPENSABLES

Six métalloïdes ont une utilité reconnue en physiologie végétale :

- Trois éléments majeurs : N, P, S, pour lesquels les rôles plastiques sont largement dominants.
- Un oligo-élément : B.
- Deux éléments d'importance quantitative extrêmement variable selon les plantes : Cl et Si.

Azote (N)

1 à 5 p. cent de la matière sèche en général.

“Le plus” indispensable, si l'on peut dire, car il est fondamental pour les constituants les plus fondamentaux de la matière vivante :

- les **protéines**, constituant toute la “machinerie” de l'usine végétale. Une protéine est une chaîne d'acides aminés, c'est-à-dire de maillons hydrocarbonés contenant chacun obligatoirement au moins un atome d'azote. Les protéines constituent la trame des **structures** subcellulaires nécessaires à la mise en contact des corps qui doivent réagir entre eux (feuillettes du chloroplaste, crête des mitochondries, fibrilles du cytoplasme...), et la grosse masse des **enzymes** qui assurent la réalisation des réactions biochimiques in vivo (en prenant appui sur ces substructures) ;

- les **acides nucléiques**, moules de fabrication de cette machinerie : ils déterminent le choix, le nombre et l'ordre d'assemblage des acides aminés, qui sont la “carte d'identité” de la protéine ; c'est le fameux code génétique.

Cela explique qu'il y ait le plus souvent, tant que l'azote reste peu ou prou limitant, une relation directe, quasi-mathématique, entre les disponibilités azotées et la croissance ou le rendement (“l'équilibre de tallage” chez le blé, étudié à Toulouse par L. SOUBIÈS, et “l'équilibre d'azote” chez l'ananas : *Fruits*, vol. 14, n° 3, p. 101-122, 1959). (figure 2).

La proportion entre l'affinité nutritionnelle à l'égard de la forme ammoniacale et l'affinité à l'égard de la forme nitrique varie selon :

- les plantes,
- les conditions de milieu (NH_4^+ : toxicité, et pertes, à pH élevé).

La **distribution** de l'azote dans la plante est relativement uniforme, avec en général une diminution graduelle en fonction de l'âge (le “remplissage” prend de plus en plus d'importance par rapport aux constituants fondamentaux de la cellule), et des teneurs plus faibles dans certains tissus spécialisés, donc dans les organes correspondants (organes de conduction) quand on les considère globalement.

Il n'y a presque pas de volant de réserve dans la nutrition azotée, aussi une carence intervenant brutalement se manifesterait en premier lieu, et très vite, sur les organes en voie de croissance ou terminant juste leur croissance. Mais dans la plupart des cas la plante réagira ensuite en détruisant une partie de ses protéines - d'où mort de tissus et d'organes - et uniformisera par cette réutilisation l'état de déficience de ses divers organes. (Donc nécessité de toujours observer l'évolution quand on veut diagnostiquer les symptômes ou autres manifestations de la plante à l'égard de sa nutrition ; ceci étant d'ailleurs valable pour tous les éléments).

Les protéines du chloroplaste sont parmi les premières concernées, d'où le pâlissement foliaire caractérisant classiquement la faim d'azote.

Phosphore (P)

0,1 à 0,5 p. cent de la matière sèche, en général.

1) Avec des glucides et des bases azotées, l'ion phosphorique constitue les nucléotides, qui remplissent trois fonctions capitales dans la plante :

a - **Acides nucléiques** (cf. paragraphe sur l'azote) : chaînes de nucléotides ;

b - Nucléotides solubles transportant de l'énergie sous sa forme directement utilisable, nécessaire à un très grand nombre de réactions biochimiques in vivo (réactions enzymatiques) ; tout particulièrement l'ATP = acide adénosine triphosphorique ;

c - Nucléotides solubles transportant du potentiel oxydo-réducteur, sous une forme obligatoire pour certaines réactions : notamment di- et triphosphopyridine nucléotides DPNH₂ et TPNH₂. Se rattache à cette fonction la présence de P dans diverses vitamines.

2) Une partie reste sous forme d'anions phosphoriques :

a - Libres ; nécessaires à la régénération de l'ATP par la respiration ou la photosynthèse.



b - Combinés, notamment aux sucres, pour lesquels un certain nombre de réactions qui se font in vitro par hydrolyse (clivage d'une molécule d'eau) se font in vivo par phosphoryse (clivage d'une molécule d'acide phosphorique). Exemple : la polymérisation du glucose en amidon et la dépolymérisation de l'amidon en glucose; la première correspond à l'élaboration de réserves carbonées, le double sens correspondrait aux réactions d'ouverture-fermeture des stomates par lesquels la feuille échange oxygène, gaz carbonique et vapeur d'eau avec l'atmosphère (respiration, transpiration, photosynthèse).

3) Constituant de **corps spéciaux** : phospho-protéines, phospholipides, phosphatides, phytines (ces dernières étant la forme à peu près unique de P spécifiquement mis en réserve).

ENERGIE

AIR

PLANTE

SOL ET APPORTS PAR L'HOMME

TENDANCE CHIMIQUE GLOBALE

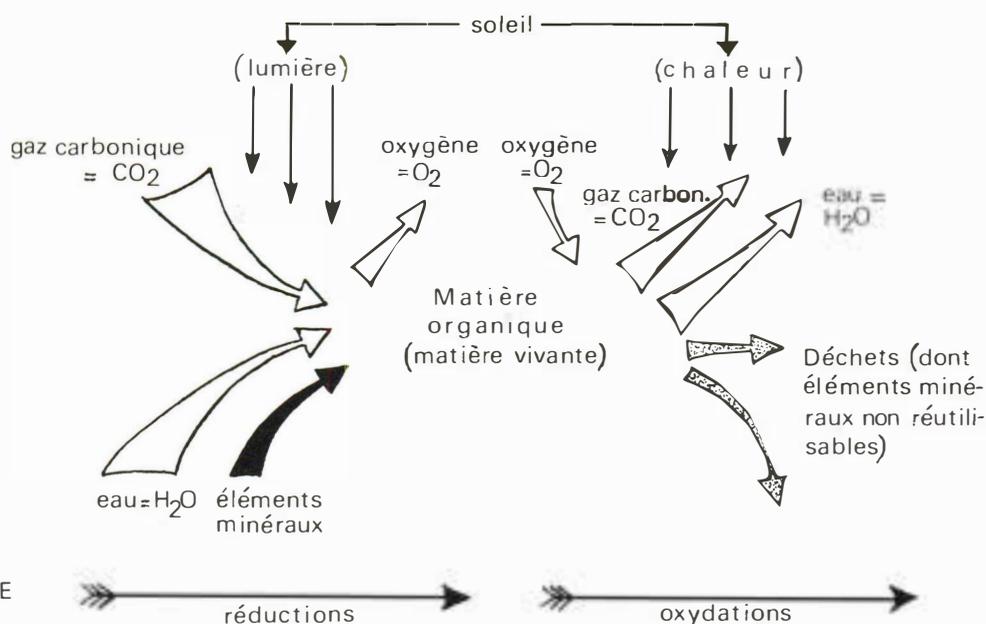


FIG. 1 - SCHÉMA DE FONCTIONNEMENT DE "L'USINE VÉGÉTALE".

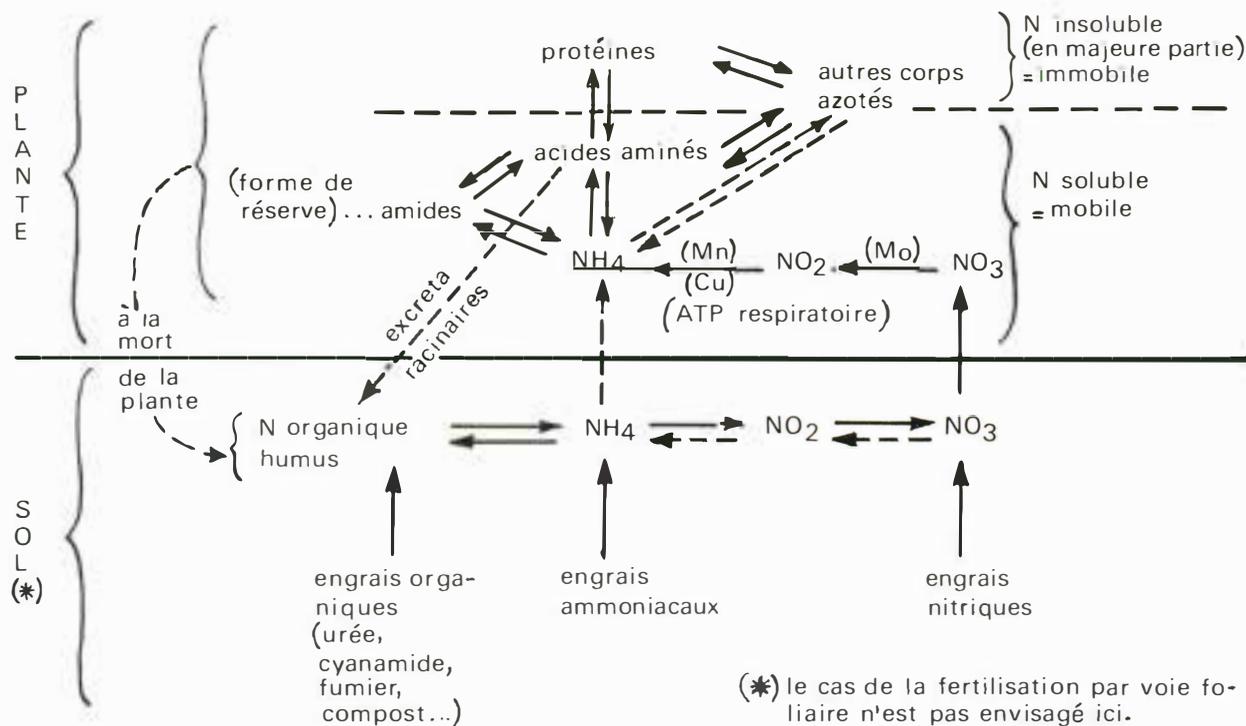


FIG. 2 - SCHÉMA DU CYCLE ET DES PRINCIPALES FORMES DE L'AZOTE DANS LE SOL ET LA PLANTE.

Le phosphore est assez fortement réutilisé dans la plupart des plantes. Il est particulièrement abondant dans les organes jeunes, où les cellules en multiplication intense renferment une plus grande proportion d'acides nucléiques et sont le siège de synthèses particulièrement actives réclamant de l'énergie libérable, du pouvoir réducteur, et des sucres phosphorylés. Ces besoins sont couverts par un mécanisme "d'appel" qui mobilise à partir des autres parties de la plante des composés phosphorés nécessaires aux parties en voie de croissance ; la rapidité de cette mise à disposition aboutit à ce que la carence phosphorique se manifeste généralement en premier lieu sur les organes les plus âgés. Néanmoins, c'est souvent en s'adressant à des tissus jeunes que le diagnostic des besoins phosphorés par analyse foliaire est le mieux assuré.

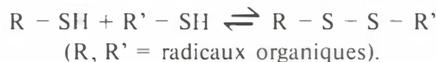
Soufre (S)

Malgré ses taux dans la matière vivante très analogues à ceux du phosphore, le soufre a très longtemps fait figure de parent pauvre à côté du traditionnel trio NPK, pour deux motifs :

- approvisionnement spontané souvent suffisant (S de la matière organique du sol, engrais sulfatés, S atmosphérique) (cf. I^{er} Symposium International sur le Soufre en Agriculture, Versailles, 1970 - *Annales agronomiques*, numéro spécial, 1972 ; voir compte rendu résumé dans *Fruits*, vol. 26, n° 1, p. 67-68, 1971) ;

- rôles moins déterminants dans la constitution et le fonctionnement de l'usine végétale.

S n'entre que dans quelques molécules de la matière vivante, mais certaines sont très importantes, essentiellement en tant que systèmes d'oxydo-réduction nécessaires à diverses réactions. Dans ce cas, il s'agit de la transformation réversible de deux radicaux sulfhydriques (forme réduite) en un pont disulfure (forme oxydée) :



1) Trois acides aminés : cystine (sulfhydryle), cystéine (disulfure : 2 cystine \rightleftharpoons cystéine) et méthionine, plus un tripeptide (= réunion de 3 acides aminés : le glutathion, avec forme à deux -SH et forme -S-S-). Ces acides aminés entrent, comme les autres et chacun à sa place, dans la composition des **protéines** ; notamment dans celles du chloroplaste. C'est pourquoi le symptôme le plus commun de la carence en soufre est un pâlissement des jeunes feuilles, souvent semblable à une "faim d'azote" : le défaut de protéines adéquates retarde la formation de la chlorophylle. La formation des autres pigments (anthocyanes) est également retardée, d'où un aspect jaune soyeux, plus clair que dans la carence en azote.

2) Divers co-facteurs indispensables à la croissance (vitamines) ou au métabolisme (cocarboxylase, acide lipoïque).

Le soufre y joue un rôle oxydo-réducteur, comme dans les acides aminés ci-dessus.

3) Quelques corps très particuliers : lipides, huiles essentielles...

4) Une partie sous forme d'ion sulfate.

Le soufre est peu mobile dans la plante, peu réutilisé ; ses rôles tiennent à la fois du plastique et du métabolique. Quand il manque, l'arrêt de la synthèse protéique conduit à une accumulation de composés solubles qui se condensent en épaissements de parois, d'où gaufrages, excoriations, malformations, etc.

Bore (B)

C'est le seul métalloïde parmi les 6 oligo-éléments indispensables à toutes les plantes, où il se rencontre généralement à des taux de 10 à 100 ppm (10 à 100 mg par kg de matière sèche).

Il intervient essentiellement dans les **mouvements des sucres**, qui semblent ne traverser convenablement les membranes végétales, et notamment les tubes criblés du liber (phloème), que sous forme de complexes boratés. Le bore agit également sur le métabolisme des substances phénoliques. Enfin il facilite l'absorption du **calcium**, la réciproque étant d'ailleurs souvent vraie.

Le seuil de toxicité du bore est généralement très proche de son niveau optimum.

Chlore (Cl)

Il est habituellement présent dans les plantes à des taux de quelques p. cent à quelques p. mille de matière sèche.

Mais il ne leur est indispensable qu'à des taux infinitésimaux, obtenus seulement en culture artificielle après des purifications draconiennes. In vitro, il s'est montré nécessaire à l'une des phases de l'action de la lumière sur la chlorophylle (rôle métabolique). Ce rôle a récemment été contesté in vivo ; le chlore serait indispensable à la multiplication cellulaire, on ne sait comment.

Une fois ce seuil passé (et il suffit pour cela de quelques poussières ambiantes), il se montre, **selon les plantes et selon le niveau atteint** :

- utile : cas assez rare à niveau élevé (palmiers),
- indifférent,
- nuisible : cas assez fréquent chez les arbres fruitiers.

Voir à ce sujet une mise au point très claire parue récemment dans cette revue (P. MORARD et M. GARCIA - La salinité due au chlorure de sodium et les végétaux supérieurs. *Fruits*, vol. 32, n° 4, p. 263-267, 1977).

Silicium (Si)

Indispensable aux graminées pour la rigidité de leurs tiges (rôle éminemment "plastique"), inutile jusqu'à preuve du contraire en dehors de ce cas particulier.

MÉTAUX INDISPENSABLES OU UTILES

- Trois métaux majeurs : K, Mg, Ca, aux rôles essentiellement métaboliques mais avec une part plastique croissante en allant du métal alcalin (K), presque entièrement soluble, au plus lourd des deux alcalino terreux (Ca), presque entièrement insoluble.

- Un alcalin d'utilité variable, comme celle du chlore son comparse : Na.

- Cinq "métaux lourds" oligo-élémentaires : Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, aux rôles exclusivement métaboliques comme ceux de B.

Potassium (K)

Comme Ca est le "maître-cation" du sol, K est le "maître-cation" de la plante. A l'inverse des métalloïdes dont on ne peut pas souvent dire qu'ils restent sous forme anionique au cours de leur utilisation, les métaux ne perdent pas leur caractère : libres, adsorbés, combinés (ex. : sels d'acides organiques ou minéraux), complexés ou chélatés, ils demeurent toujours des cations. Dans la plupart des cas les alcalins et alcalino-terreux restent donc plus ou moins facilement échangeables les uns contre les autres, d'où l'importance des **interactions** - et notamment des antagonismes de compétition -, pas seulement au niveau de l'absorption racinaire mais à celui de tous les organes, entre les éléments de ce groupe : les 3 cations majeurs et éventuellement Na. Mais à l'inverse du sol où ces interactions s'ordonnent pour l'essentiel autour de Ca, dans la plante elles s'ordonnent préférentiellement autour de K, même lorsque celui-ci n'est pas le plus abondant.

Taux les plus fréquents : quelques p. cent de matière sèche, mais 0,2 à 1 p. cent chez certaines plantes, 10 à 20 p. cent dans certains organes d'autres plantes (hanpe du bananier).

L'importance physiologique considérable du potassium est longtemps restée très mystérieuse, mais le voile commence à se lever (P. MORARD. Rôles physiologiques du potassium chez les végétaux. *Revue de la Potasse*, n° 10, 1974).

Il s'agit surtout, en fin de compte, de conséquences presque directes des caractéristiques atomistiques de K. Bien que son rayon ionique soit un peu supérieur à celui du sodium, son **rayon d'hydratation** est plus faible que celui des autres cations ; or, puisque tous les processus vitaux se déroulent en milieux aqueux et au sein de microstructures, c'est ce rayon qui compte. Il confère au potassium une **mobilité fonctionnelle** à l'échelle micro qui complète sa mobilité générale (à l'échelle de la plante entière) due à la diversité et à la grande solubilité de ses composés.

A) Cette macro- et micro-mobilité à l'état de cation hydraté résulte en un rôle d'**activateur général du métabolisme**, qui s'exerce par deux voies principales, nécessitant toutes deux de grandes quantités de potassium :

1) **Neutralisation** des radicaux acides ou à caractère acide produits au cours des réactions métaboliques fondamentales. La mobilité du potassium lui permet de se faufiler beaucoup plus efficacement que les autres cations au sein des organites, où il neutralise ces produits au fur et à mesure de leur synthèse, évitant ainsi des blocages par encombrement ou excès d'acidité. C'est en partie pour cela qu'une nutrition potassique convenable est nécessaire au rendement continu de la photosynthèse (il "va chercher" les produits secondaires au sein des feuillettes chloroplastiques, comme il va également y chercher les glucides photosynthétiques : cf. alinéa 5), stimule la respiration (acides du cycle de Krebs produits dans les replis mitochondriaux), activant donc à la fois l'accumulation et la mise en œuvre de l'énergie. Noter qu'en revanche la déficience potassique aiguë conduit à un gaspillage d'énergie par une respiration exacerbée, détruisant les stocks glucidiques sans produire d'ATP, et ceci par conséquence d'une désorganisation des mitochondries (cf. alinéa ci-dessous).

2) Maintien des microstructures colloïdales dans l'**état d'hydratation** nécessaire à leur activité fonctionnelle, dont nous avons en introduction souligné l'importance déterminante pour les processus vitaux. Le potassium agit en quelque sorte comme leur "agent mouillant" et cela lui confère un rôle d'activateur métabolique encore plus universel que le précédent.

B) D'autres rôles un peu plus **spécifiques** découlent des précédents ou s'y ajoutent :

1) **Économie de l'eau**. Outre sa meilleure rétention par les colloïdes, et l'augmentation de pression osmotique sous l'effet des ions solubles en général, le potassium accélère les mouvements des stomates. En activant leur fermeture, il limite la transpiration dès que celle-ci tend à s'exagérer ; à l'inverse, en activant l'ouverture il favorise la photosynthèse, lorsque le déficit d'eau n'est pas limitant. En outre, il favorise l'absorption d'eau par la racine.

2) **Activation d'enzymes**. La liste des enzymes activées par K s'est ouverte il y a peu d'années et s'allonge sans cesse, mais il n'est pas toujours possible de distinguer s'il s'agit d'un effet direct et spécifique de l'ion K (effets coenzymatiques reconnus dans un certain nombre de cas précis) ou d'un effet indirect par les rôles généraux évoqués en A) ci-dessus : car en dernier ressort K paraît activer peu ou prou presque toutes les enzymes in vivo. Que l'activation soit ou non directe et spécifique, c'est par ces voies enzymatiques que le potassium favorise la **synthèse des composés polymérisés** (protéines, amidon).

3) **Activation du transport des métabolites**. Dans le cas des acides organiques, déjà évoqué en A1, cela s'explique aisément par la solubilité de leurs sels de K. Mais dans le cas des sucres, où cette action est encore plus nette, on est ramené au domaine des hypothèses dans une sphère d'action relevant plutôt de l'alinéa B2, au niveau du fonctionnement des tubes criblés et à celui du désencombrement des feuillettes chloroplastiques par exemple.

4) Enfin le potassium joue un rôle prépondérant et de nature certainement multiple dans les **divisions cellulaires**, qui explique son abondance préférentielle dans les tissus méristématiques et ses teneurs décroissant régulièrement avec l'âge.

Par un mécanisme d'appel et de mobilisation immédiate semblable à celui de P, ce sont ainsi les organes âgés qui manifestent les premiers les signes de la carence en K, signes qui sont d'ailleurs pour l'essentiel ceux de la déshydratation accompagnant immédiatement le départ du potassium.

Calcium (Ca)

Les plantes où K se trouve à plusieurs p. cent de matière sèche contiennent en général 0,2 à 1 p. cent de calcium (ananas, bananier), et réciproquement (agrumes, grenadille).

1) Le calcium joue un rôle assez général d'**antitoxique**, vis-à-vis :

a) des **ions acides** organiques ou minéraux (sulfates, phosphates, carbonates) en excès, qu'à la différence de K il ne peut pas neutraliser immédiatement au sein des organelles, mais dont il est en outre souvent capable de supprimer, par insolubilisation, la toxicité propre de l'anion : cas de l'acide oxalique en particulier, mis hors circuit par précipitation d'oxalate de calcium en cristaux ;

b) du **potassium** : antagonisme intercationique vis-à-vis des hautes teneurs localisées en K, nécessaires à l'accomplissement des fonctions de cet élément, mais s'accompagnant d'effets secondaires toxiques. (N.B. - On a trop tendance à apprécier les taux d'éléments minéraux selon une conception manichéiste : un élément serait "utile" - en totalité - jusqu'à une certaine concentration, et seuls les atomes excédentaires à cette concentration se montreraient nuisibles. En réalité, effets favorables et défavorables coexistent bien avant l'optimum de concentration, qui est seulement la résultante d'un grand nombre d'actions suivant chacune sa loi propre. L'équilibre entre les divers éléments nutritifs dans la plante n'est pas sans analogie avec une certaine conception de l'équilibre des armements dans le monde... !). En outre, le potassium intoxique indirectement la plante en favorisant "trop" la perméabilité cellulaire, le calcium contrebat cette influence **diminuant la perméabilité**.

c) Des excès d'autres **métaux, notamment Al** au contact sol-racine.

En corollaire, l'excès de calcium provoque des déficiences en K et Mg, des carences en oligo-éléments métalliques (Fe, Mn, Zn surtout) et détériore le bilan hydrique.

2) Le calcium joue un rôle plastique d'extrême importance en insolubilisant les acides pectiques pour former les **parois cellulaires pectocellulosiques**. L'ion Ca joue exactement le même rôle dans le béton armé et dans la paroi végétale (dont l'armature interne au "ciment" est constituée de fibrilles cellulosiques) ; le défaut, ou la disparition de ce cal-

cium par suite d'antagonisme de K ou de Mg, a donc pour effet de désagréger les tissus, d'où excoriations, déchirures, etc.

3) Le calcium est également nécessaire à l'**élasticité** des cellules lors de leur allongement. C'est pourquoi les déficiences en calcium - spontanées ou dues à une carence en bore - se manifestent souvent par des raccourcissements d'entre-nœuds, donnant lieu à des sortes de balais de sorcières, chez les espèces arbustives (avocatier) ; par des déchirures transversales ou en boutonnières, chez les espèces herbacées (bananier, ananas) ; par des gaufrages de feuilles dans de nombreux cas.

4) Enfin l'implication du calcium est reconnue dans un nombre croissant d'actions **enzymatiques** précises. C'est sans doute à ce titre qu'il intervient sur la **capacité respiratoire**, en étant nécessaire à la formation correcte des mitochondries. Cette action pourrait être impliquée dans le "bitter-pit" des pommes.

Le calcium ne se déplace (sauf rares exceptions) que dans le sens acropète, c'est-à-dire ascendant ; d'où son accumulation progressive et irréversible au fur et à mesure du vieillissement des organes. Il est extrêmement peu mobile ; c'est pourquoi sa carence se manifeste sur les organes jeunes (troubles de l'allongement, brûlures toxiques, nécroses du méristèmes) : leurs besoins sont faibles mais ne peuvent être couverts que par une fourniture continue de calcium exogène.

Magnésium (Mg)

Taux du même ordre que ceux de P, parfois un peu plus élevés.

1) On pense immédiatement au magnésium qui entre dans la constitution de la molécule de **chlorophylle**, et de fait la carence magnésienne se manifeste par une destruction localisée de ce pigment : en général décoloration en V ou internervaire des vieilles feuilles. Mais il ne s'agit là que de 5 à 15 p. cent du magnésium total de la plante. Ses autres rôles sont essentiellement métaboliques, beaucoup étant d'ailleurs impliqués dans des chaînes qui se répercutent sur la synthèse ou le maintien de la chlorophylle.

2) Il participe en "troisième larron" à l'**équilibre entre cations** et intervient de ce fait dans l'exercice des rôles propres de K et de Ca, entre lesquels il suit généralement un comportement intermédiaire à tous égards : solubilité des sels, etc. Son rayon ionique est assez petit et il contribue par là à une bonne hydratation. Selon le tour que prennent les équilibres entre cations, sa teneur peut aussi bien tendre à augmenter avec l'âge (comme Ca) qu'à diminuer (comme K). Sa carence se manifeste plutôt sur les vieilles feuilles tant qu'elle est peu accusée, grâce à un mécanisme d'appel vers les plus jeunes ; mais elle peut conduire à des troubles graves de la morphogénèse si elle s'intensifie.

3) Le magnésium intervient comme cofacteur indispensable dans un grand nombre de **réactions enzymatiques** spécifiques, notamment celles de la phosphorylation qui occupent des positions-clefs dans l'anabolisme et le catabolisme glucidiques (synthèse et dégradation utilisatrice des sucres et de l'amidon). Par cette voie ou par des combinaisons purement minérales, il stimule la nutrition phosphorée de la plante (absorption et transport). Il paraît enfin favoriser non spécifiquement certaines enzymes par son action, de même ordre que celle de K, sur l'état d'hydratation des colloïdes.

Sodium (Na)

Taux de quelques dizaines ou centaines de parties par million à plus de 1 %, selon les espèces et les conditions de culture.

N'est indispensable que pour quelques halophytes. Ses propriétés atomistiques sont très voisines de celles du potassium, qu'il peut remplacer dans ses rôles généraux chez certaines plantes (betterave...), mais seulement pour une part et, dans de nombreux cas, uniquement si le potassium est insuffisant. Chez beaucoup d'autres plantes, dont la plupart des espèces fruitières, on ne lui connaît aucune utilité et il se montre rapidement toxique. En tout état de cause, lorsque ses teneurs se situent dans le même ordre de grandeur que celles du trio K-Ca-Mg, il agit indirectement car les antagonismes se jouent alors à quatre.

Voir à son sujet l'étude de P. MORARD et M. GARCIA déjà citée pour Cl.

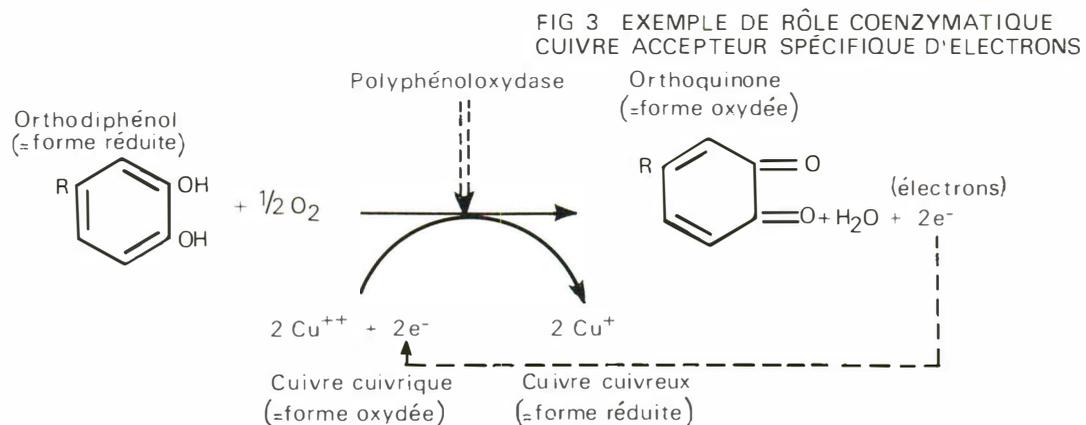
Les cinq oligo-éléments métalliques : fer (Fe), manganèse (Mn), zinc (Zn), cuivre (Cu), molybdène (Mo)

Leurs taux sont généralement de une à plusieurs centaines de parties par million (ppm) pour Fe, centaines ou dizaines de ppm pour Mn, dizaines de ppm ou ppm pour Zn et Cu, ppm ou fractions de ppm pour Mo.

Leurs rôles sont essentiellement enzymatiques, soit qu'ils entrent dans la constitution d'une des parties de l'enzyme (groupement prosthétique), soit que leur présence soit absolument nécessaire (= coenzyme) au fonctionnement de cette dernière. Dans ce cas ils agissent le plus souvent par un changement de valence ; on notera que tous ces métaux sont à valences multiples. Nous rejoignons ici une des remarques liminaires : perte d'une valence cationique = gain d'un électron = réduction, permettant l'oxydation d'un autre corps ; ou vice-versa.

- Oxydation : par exemple le cuivre est nécessaire comme **accepteur d'électrons** pour la phase terminale de la dégradation oxydative des substances phénoliques (cf. travaux de C. TEISSON sur le brunissement interne de l'ananas).

Fig. 3. - Exemple de rôle coenzymatique : cuivre accepteur spécifique d'électrons.



- Réduction : le molybdène agit comme **donneur d'électrons** lors de la réduction des nitrates en nitrites par la nitrate-réductase (cf. schéma du cycle de l'azote), selon une réaction complexe faisant intervenir aussi d'autres systèmes d'oxydo-réduction à base de nucléotides (cf. chapitre sur P).

Les réactions de ces types sont innombrables et les métaux impliqués peuvent parfois, mais assez rarement, s'y substituer les uns aux autres. Dans d'autres cas, l'atome de fer par exemple intervient comme un pont réalisant une **combinaison transitoire** entre l'enzyme et son substrat.

Beaucoup de ces réactions sont nécessaires à la synthèse ou à la persistance de la chlorophylle ; c'est pourquoi les

carences en oligo-éléments métalliques se traduisent généralement par des décolorations foliaires dont le faciès - uniforme ou dégradé, panachures, mouchetures... - est plus ou moins caractéristique de tel ou tel élément selon que son absence commence ou non à se manifester en des emplacements déterminés de la feuille. La teinte des zones décolorées dépend alors de la manière dont les pigments autres que la chlorophylle sont affectés.

Par ailleurs, le **zinc** est nécessaire à la synthèse du tryptophane, acide aminé précurseur de l'acide indole-acétique principale hormone végétale naturelle ; d'où les déformations par insuffisance auxinique dans les cas de carence en Zn.

raccourcissements d'entre-nœuds, feuilles de forme pointue et de dimensions réduites (agrumes, bananier).

La réutilisation des métaux multi-valents est possible ou ne l'est pas, selon des conditions pour lesquelles il n'est pas possible de donner des règles générales. Selon l'équipement enzymatique de l'organe et de la plante considérée, tel métal est susceptible d'intervenir alternativement comme donneur et receveur d'électrons, ou ne l'est pas. Dans le premier cas, il sera plusieurs fois "régénéré" - aux dépens le plus souvent d'un autre métal - sous sa forme primitive ; dans le second cas il sera "consommé" dès sa première utilisation. Le besoin continu de beaucoup de plantes en **fer** s'explique par son intervention fréquente comme dernier maillon métallique dans ces oxydo-réductions en chaîne.

AUTRES ÉLÉMENTS

Parmi les métalloïdes, l'**aluminium** n'exerce aucun rôle

utile connu, mais souvent une toxicité, qui se produit essentiellement au contact sol-racine. Elle ne suppose pas nécessairement la pénétration dans cette dernière, ce qui rend sa détection par dosage dans la plante très aléatoire.

Le **vanadium** n'a été reconnu indispensable à ce jour que pour certains micro-organismes.

Parmi les métaux, le **cobalt** n'est pas reconnu indispensable aux plantes, mais son apport peut être nécessaire aux fourrages pour ne pas carencer les animaux qui les consomment.

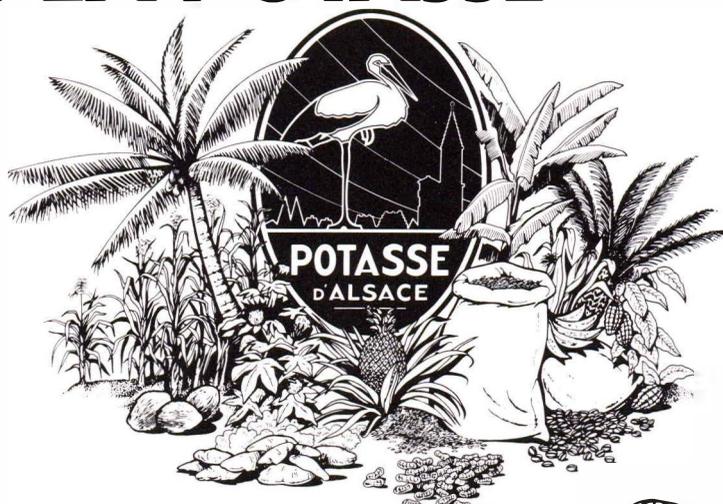
Le **titane** et divers métaux lourds sont souvent présents dans les plantes, sans qu'on leur ait davantage découvert de rôle utile : en revanche des toxicités (**nickel, chrome, plomb...**) peuvent intervenir quand leur absorption est trop élevée.



LES CULTURES TROPICALES AIMENT LA POTASSE

QUALITE
RENDEMENT
PROFIT

engrais
potassiques



GROUPE EMC

SOCIÉTÉ COMMERCIALE DES POTASSES ET DE L'AZOTE

62-68, rue Jeanne d'Arc - 75646 PARIS CEDEX 13

Tél. : 584.12.80 Téléc : P.E.M.C. 20191 F



PUBLICITE P 20/90

S-3 CSB K 824