HAL open science

Ecophysiologie en milieu contraint Cours Master ECOTROP

Victor Vaillant

To cite this version:

Victor Vaillant. Ecophysiologie en milieu contraint Cours Master ECOTROP. Master. France. 2019. hal-03154452

HAL Id: hal-03154452

https://hal.inrae.fr/hal-03154452

Submitted on 1 Mar 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Physiologie & Biochimie
végétales

Ecophysiologie en milieu contraint

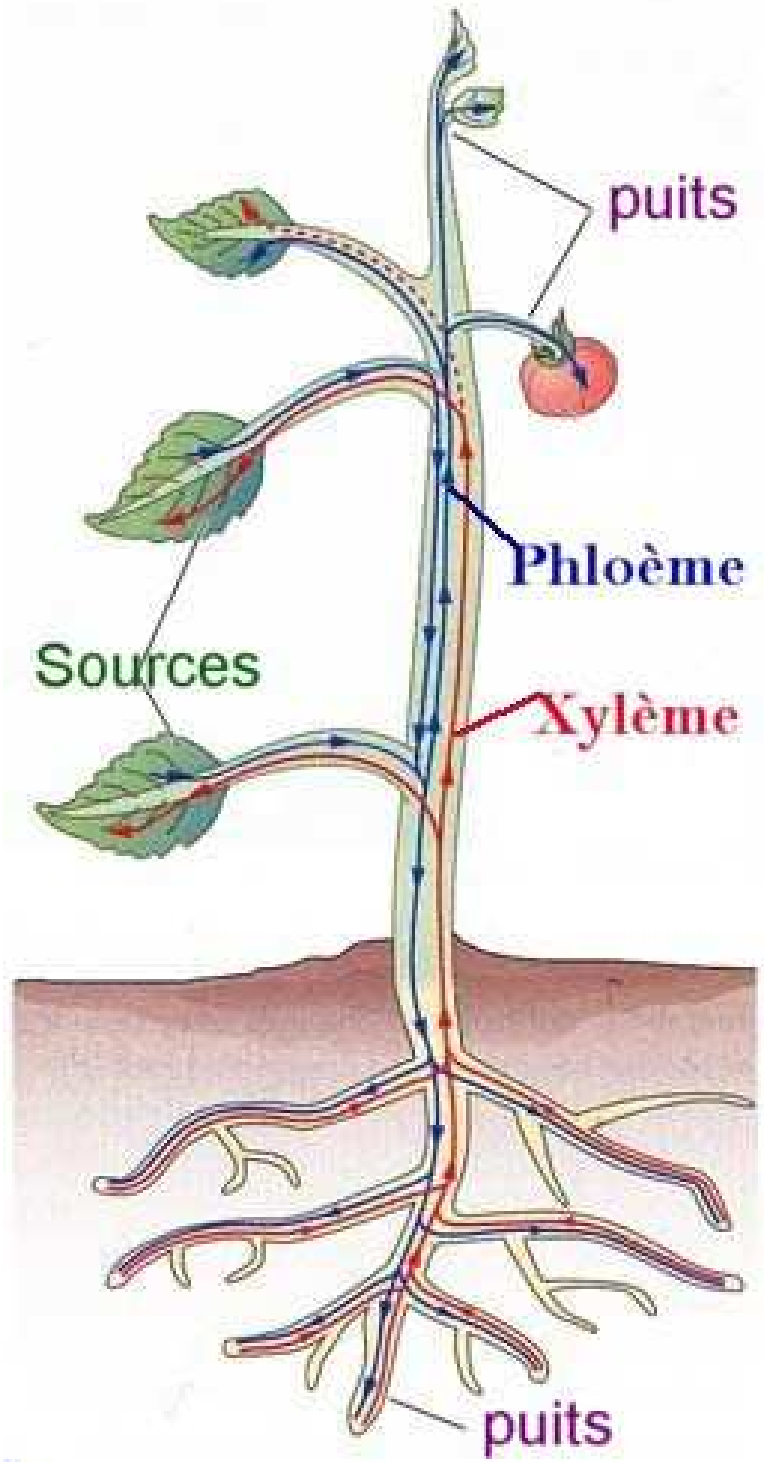
Transport, stockage et remobilisation du carbone

L’**écophysiologie** est une discipline de la biologie, à la frontière entre l'écologie et la physiologie, qui étudie les réponses comportementales et physiologiques des organismes à leur environnement.

Ecophysiologie végétale: étude de la façon dont la physiologie végétale est modulée par l'environnement

- **Introduction**
- **Glucides dans la plante :** forme de réserve, de transport.
- **Assimilation du carbone, transport, stockage**
- **Mécanismes de chargement du phloème**
  - Chargement symplastique
  - Chargement apoplastique
- **Régulation des transporteurs**
  - Symport H+
  - Antiport Pi
- **Régulation du flux de carbone:** stress hydrique
- **Plasticité**
- **Distribution du carbone chez l'igname:** effet du photopériodisme
- **Remobilisation du carbone**

La majorité du carbone utilisé par les plantes vasculaires n'est pas utilisé là où il est fixé mais est transporté vers d'autres zones métaboliquement actives. Ce transport se produit dans le phloème, une partie du système vasculaire qui déplace les glucides des tissus photosynthétiques et de stockage (**sources**) vers les zones de croissance active et de métabolisme (**puits**). Ils y sont soit métabolisés directement, soit mis en réserve afin d’être réutilisés et métabolisés ultérieurement



Double système de circulation

➢**Xylème:** sève brute (eau + minéraux)

------Cellules mortes-------

Transpiration + poussée racinaire

racines → organes aériens

➢**Phloème: sève élaborée** (photo-assimilats)

------Cellules vivantes------

organes sources → organes puits

Organes sources :

producteurs et exportateurs

= feuilles matures

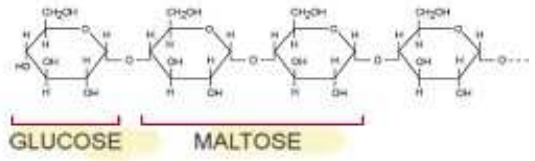
Organes puits (cibles) :

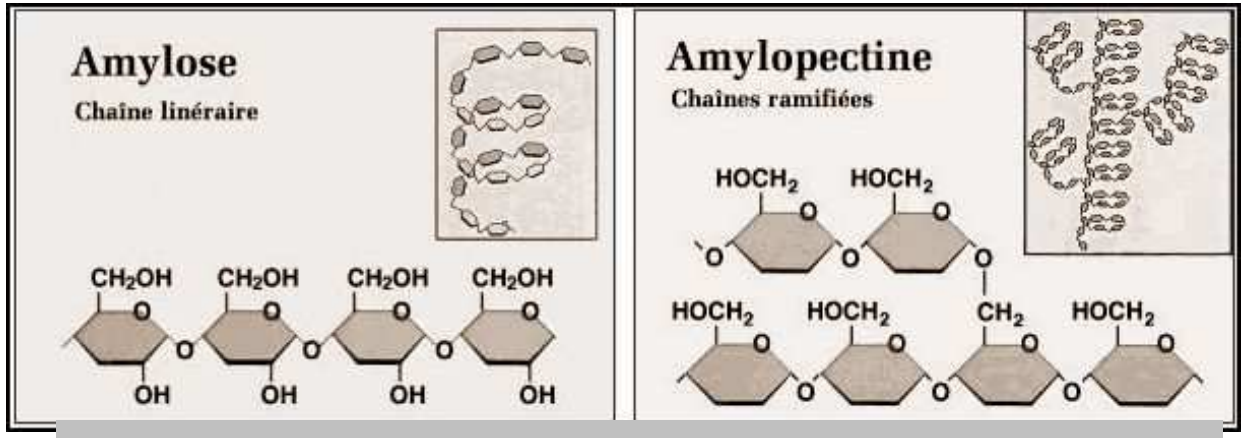
consommateurs et importateurs d'assimilats

= organes jeunes, racines, tubercules, fruits

Glucides de réserve

⇨***Amidon:*** polymère insoluble, il constitue la principale forme de réserve du carbone. Stocké dans les chloroplastes (feuilles) et les amyloplastes (organes de réserve).



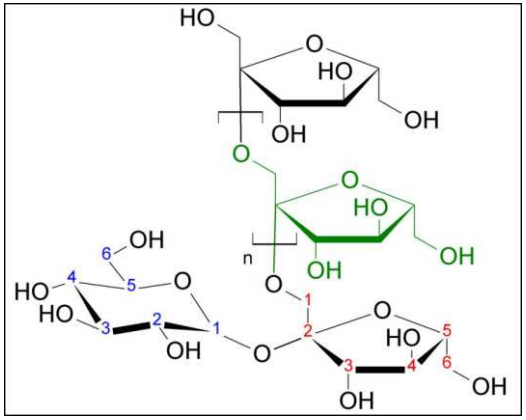


600-1000 molécules // 10000-100000 molécules

Amylose: longue chaîne d'α-D-pyrannose liés en α1→4 enroulée en hélice.
Amylopectine: ramifications en α1→6

⇨***Fructanes:*** polymère de fructose des *Asteraceae, graminées (orge, blé, avoine), herbes tempérées.*

<u>Ex: Inuline (chez Asteraceae)</u>
liaisons β(2→1).

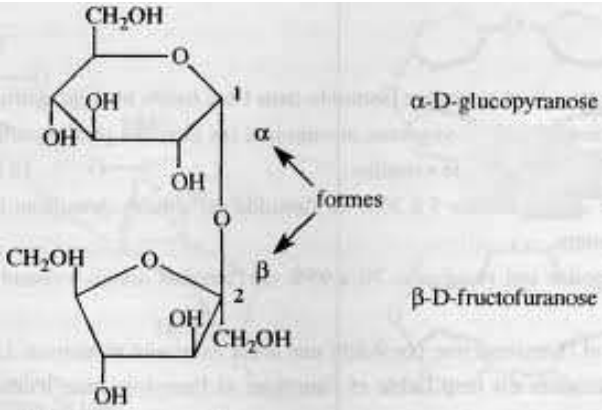


Fructose

Saccharose

Forme de transport

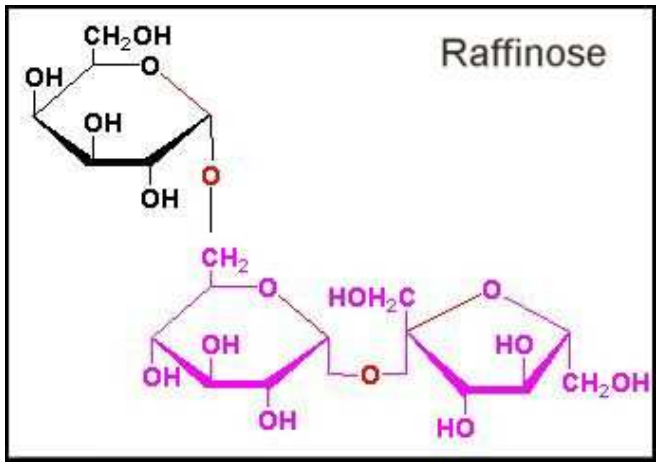
➪ ***Saccharose:*** forme préférentielle de transport du carbone assimilé, de la cellule chlorophyllienne vers les autres cellules hétérotrophes



➪ ***Raffinose:*** forme de transport ex courge

Galactose

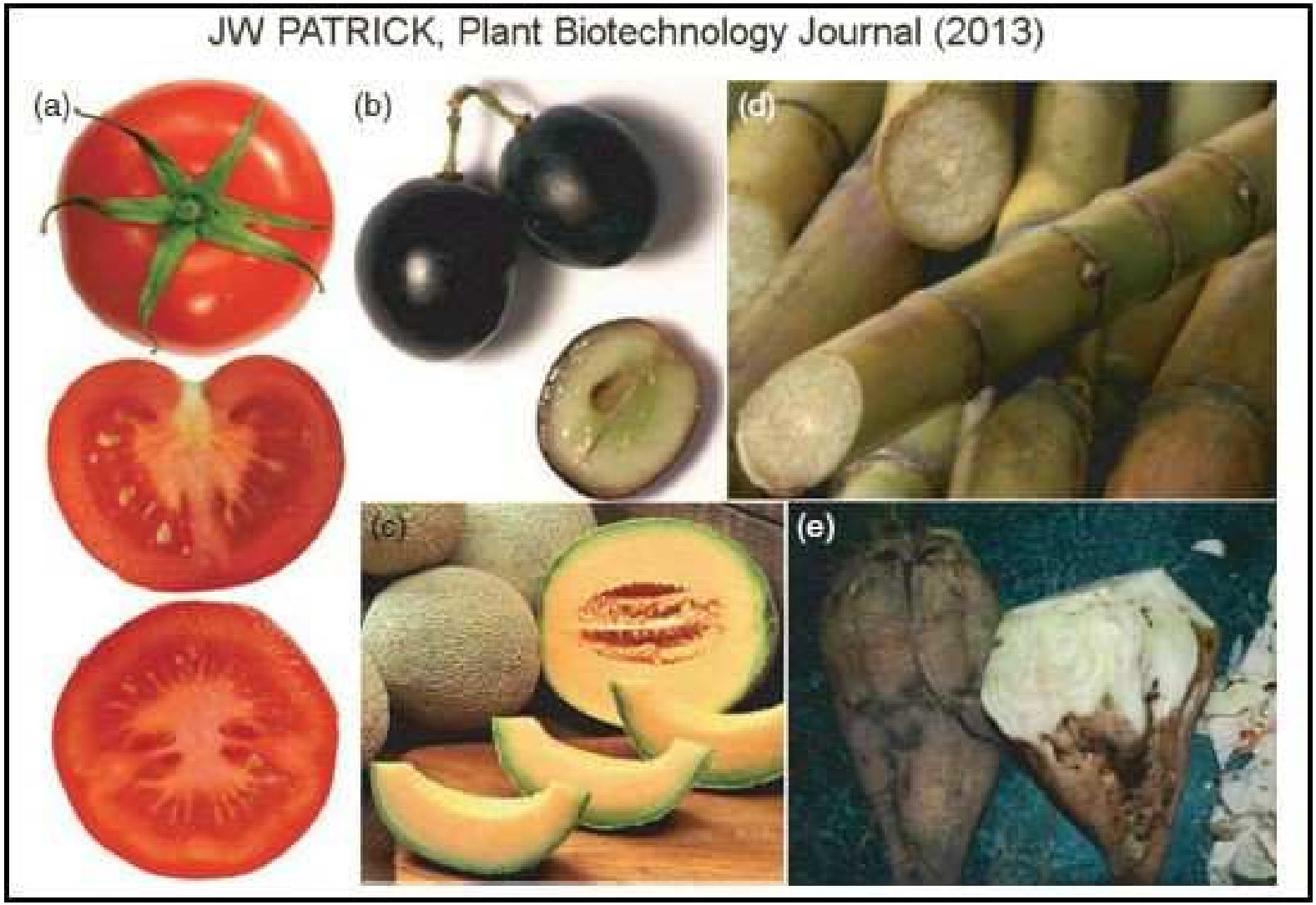
Saccharose



- Puits accumulant des sucres solubles dans les vacuoles
  - Saccharose: betterave, canne à sucre,
  - Hexoses: orange, fraise, concombre, pastèque
- Puits accumulant sucres & amidon
  - Banane, tubercule de Pois patate
- Puits accumulant de l’amidon
  - Céréales, tubercules (Igname, pomme de terre)

Organes de stockage de sucres solubles

(Saccharose, glucose, fructose)



(a) Sac+Glu+Fru (b) Glu+Fru (c, d, e) Sac

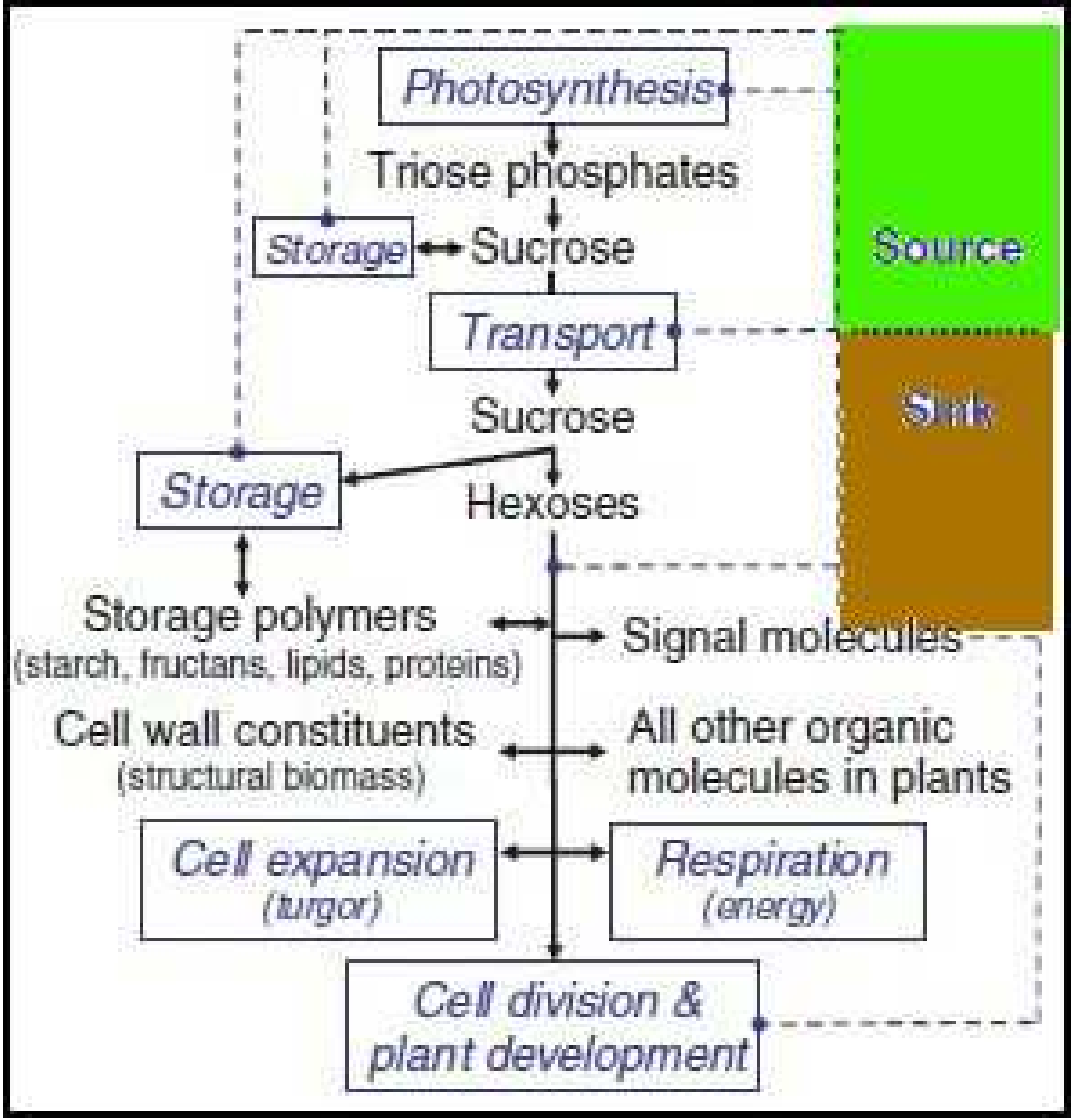
Organes de stockage d'amidon

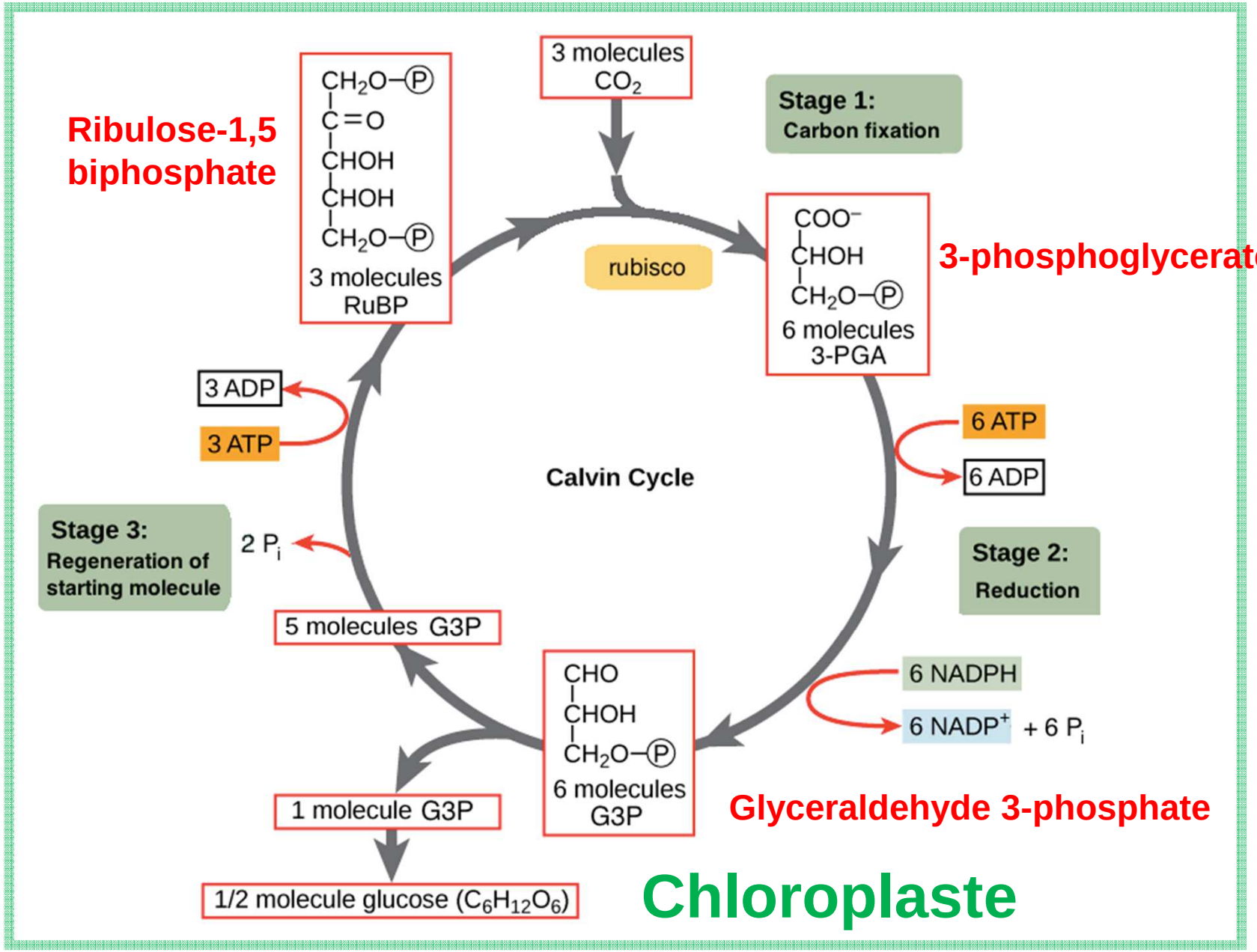
Tubercules

Graines

Fruit

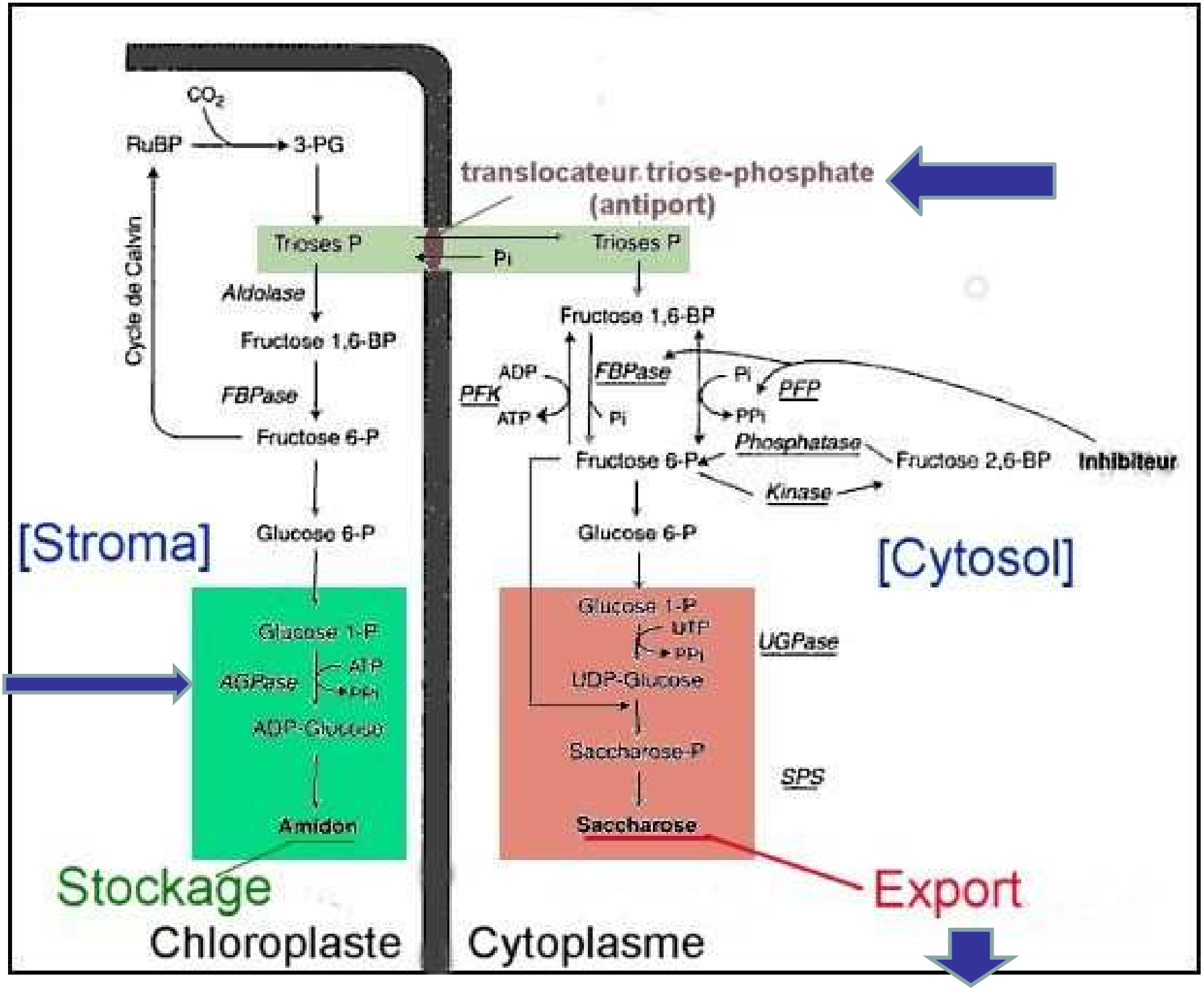
© Cuisinothèque


Photosynthesis
Triose phosphates
Storage
Sucrose
Source
Transport
Sink
Sucrose
Storage
Hexoses
Storage polymers
(starch, fructans, lipids, proteins)
Signal molecules
Cell wall constituents
(structural biomass)
All other organic
molecules in plants
Cell expansion
(turgor)
Respiration
(energy)
Cell division &
plant development



Une molécule G3P contient 3 atomes de carbone fixés. Il faut donc deux G3P pour construire une molécule de glucose à 6 carbones. Il faudrait 6 tours du cycle, ou **6 CO2,18 ATP, et 12 NADPH**, pour produire **1 molécule de glucose.**

AGPase inhibée par Pi et activée par 3-PG



- Chloroplastes (stroma)
  - ADPG pyrophosphorylase

    $$ATP + Glucose\text{-}1\text{-}P \rightarrow ADPGlucose + PP_i \text{ (pyrophosphate)}$$
  - Amidon synthase

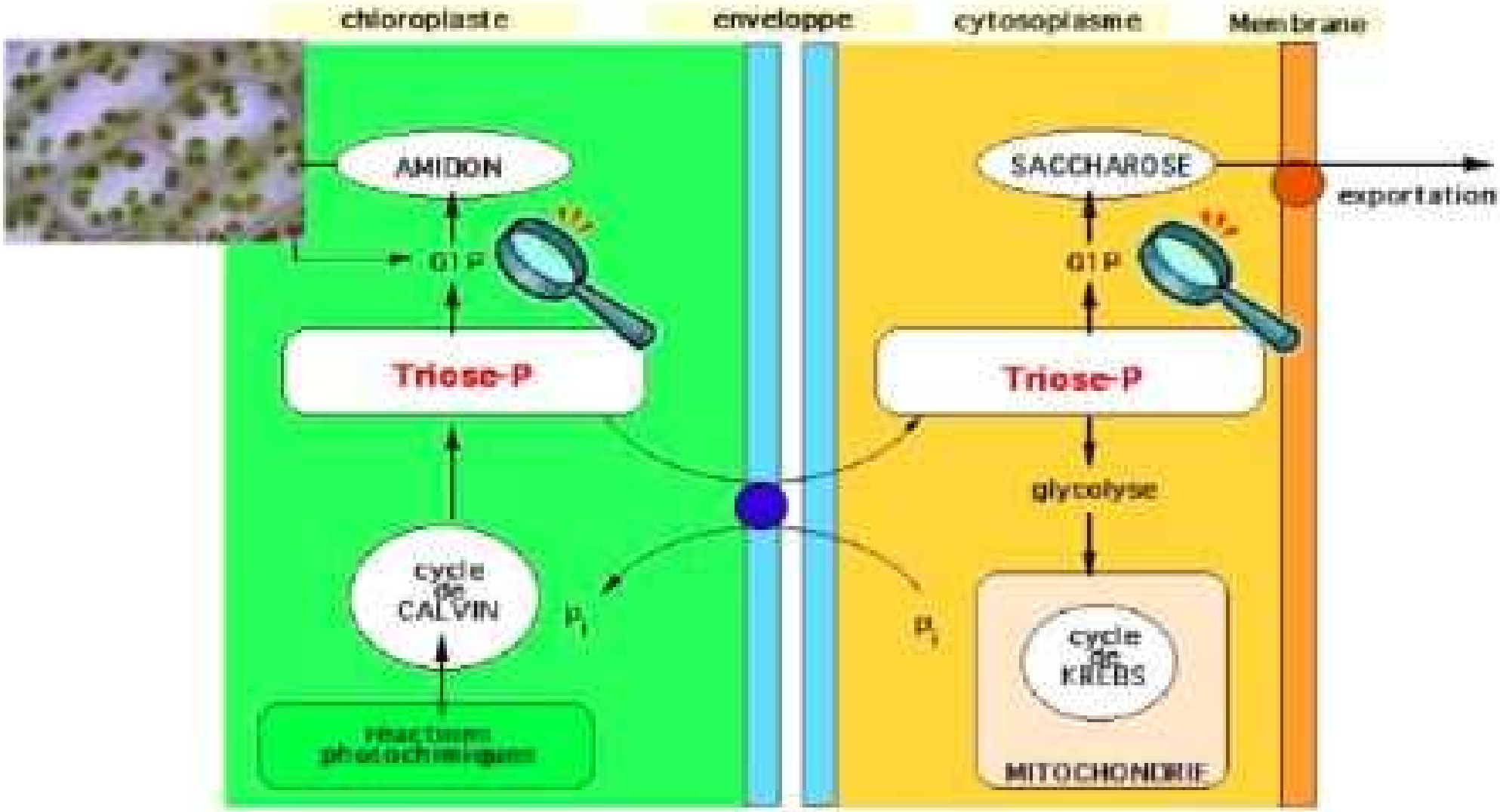
    $$[Glucose]_n + ADPGlucose \rightarrow [Glucose]_{n+1} + ADP$$
  - Enzyme de branchement

- Cytoplasme (cytosol)

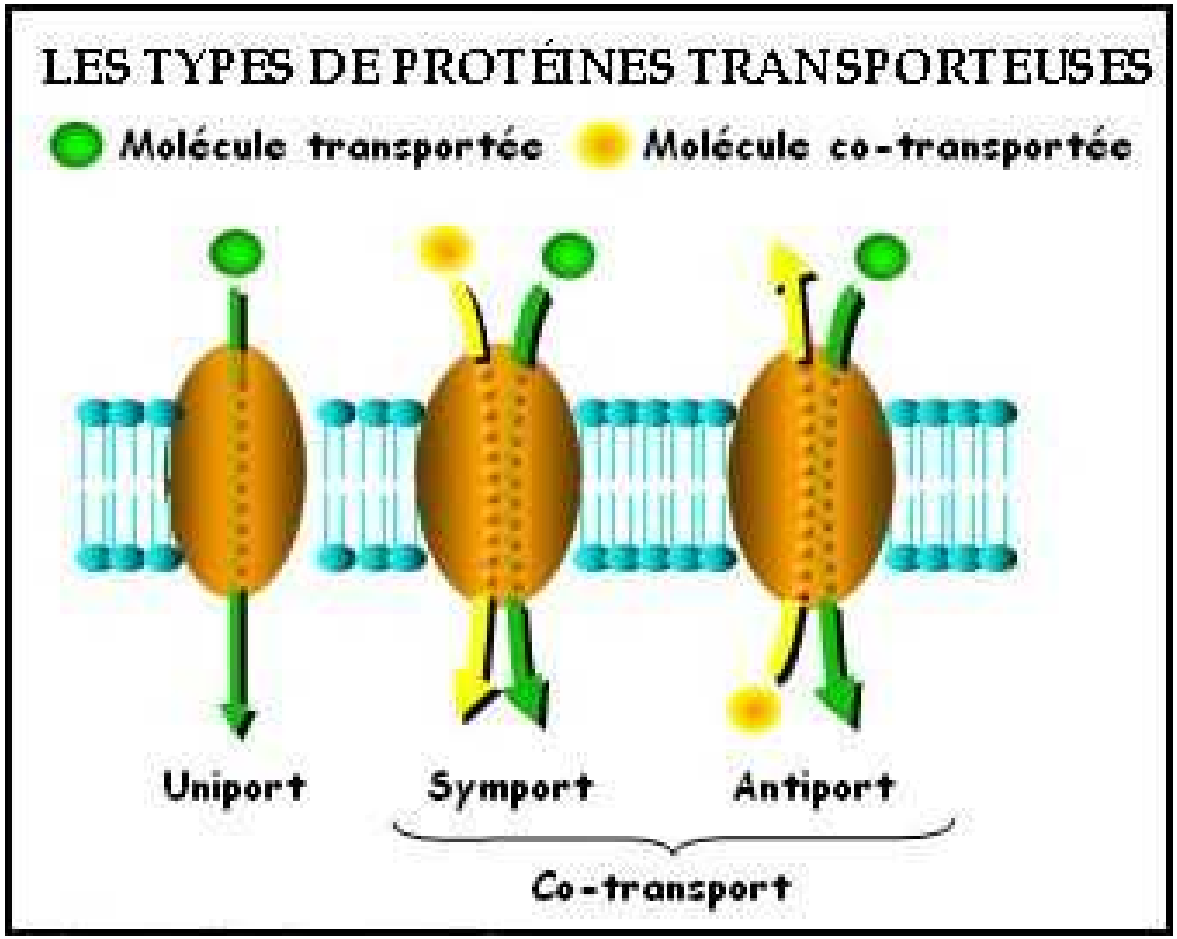
  $$UTP + Glucose\text{-}1\text{-}P \rightarrow UDPGlucose + PP_i$$
  - Saccharose synthase (haricot, pomme de terre …)

    $$UDPGlucose + fructose \rightarrow UDP + saccharose$$
  - Saccharose-phosphate synthase (Blé, Canna…)

    $$UDPGlucose + fructose\text{-}6\text{-}P \rightarrow UDP + saccharose\text{-}6\text{-}P$$
  - Saccharose-phosphate phosphatase


chloroplaste
enveloppe
cytosoplasme
Membrane
AMIDON
G1P
Triose-P
cycle de CALVIN
P_i
SACCHAROSE
exportation
G1P
Triose-P
glycolyse
P_i
cycle de KREBS
MITOCHONDRIE

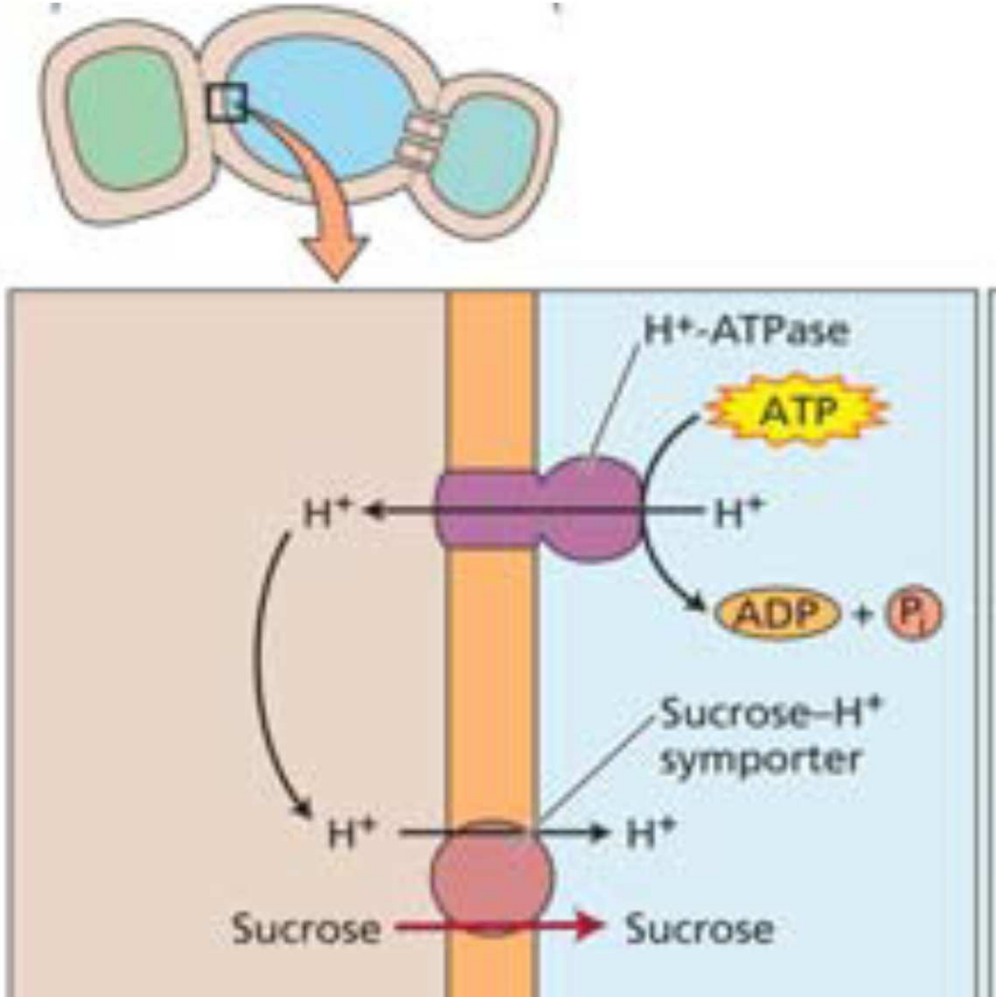
Transporteurs



- Transport de saccharose: symport avec H^+
- Transport trioses-phosphate: antiport avec Pi
- Transport Glucose 6-phosphate: antiport avec Pi

Transport actif

Besoin d'énergie sous la forme un gradient de pH généré par des ATPases.



membrane

Cellule compagne

Symporteur : système assurant le cotransport nécessaire au maintien de l'équilibre acido-basique.

Balance **amidon** (chloroplaste)/saccharose (cytosol)

- Conditions favorables:

  synthèse de trioses-phosphates en quantité importante puis transfert vers le cytoplasme par un transporteur pour synthèse de saccharose.

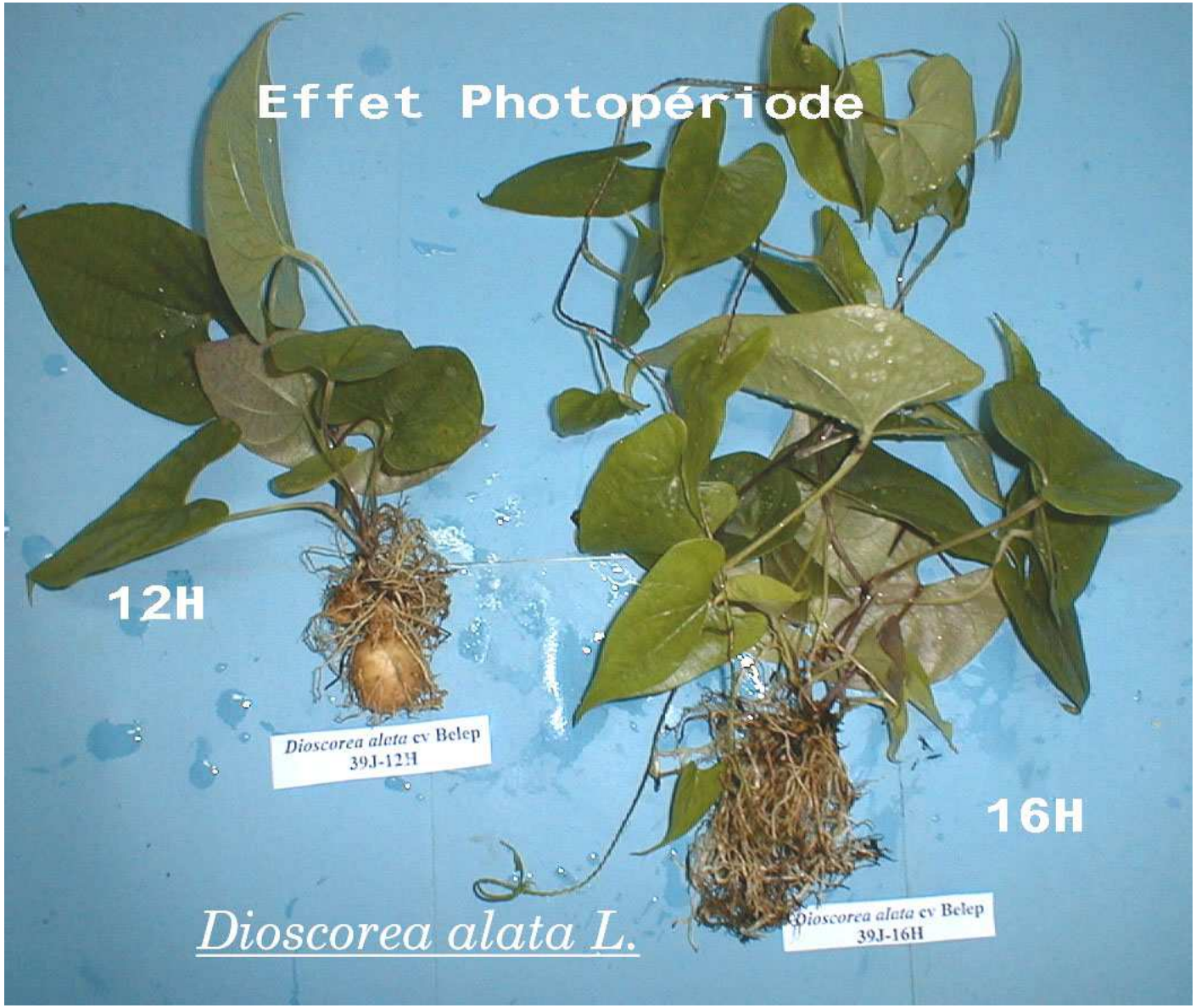
  flux régulier de carbone organique sans stockage intermédiaire sous forme d'amidon

  stroma→cytosol→tissus conducteurs

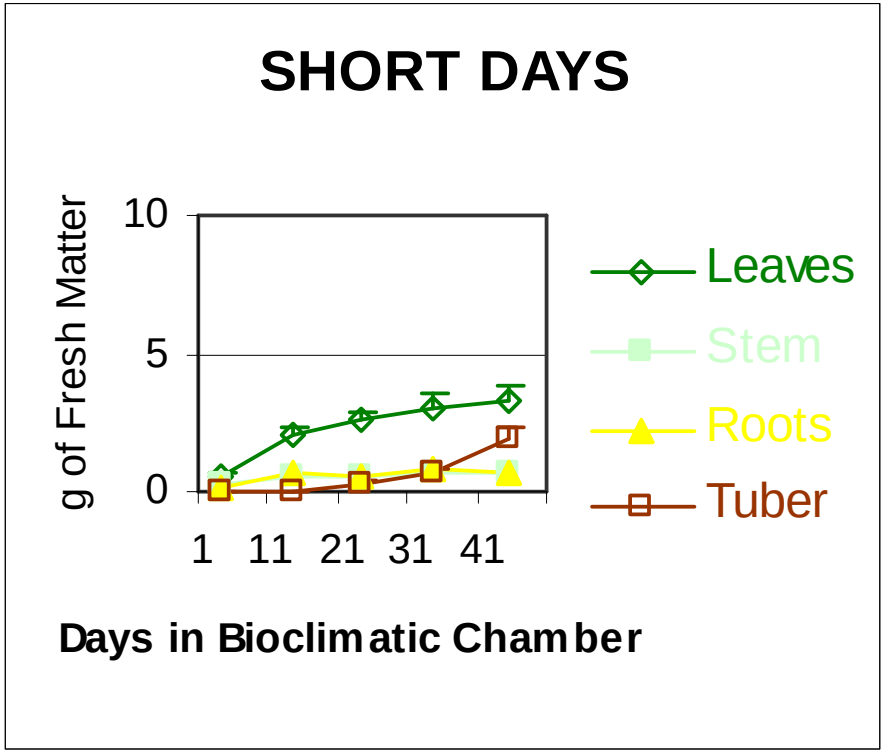
- Photosynthèse > capacité de sortie des glucides hors du chloroplaste

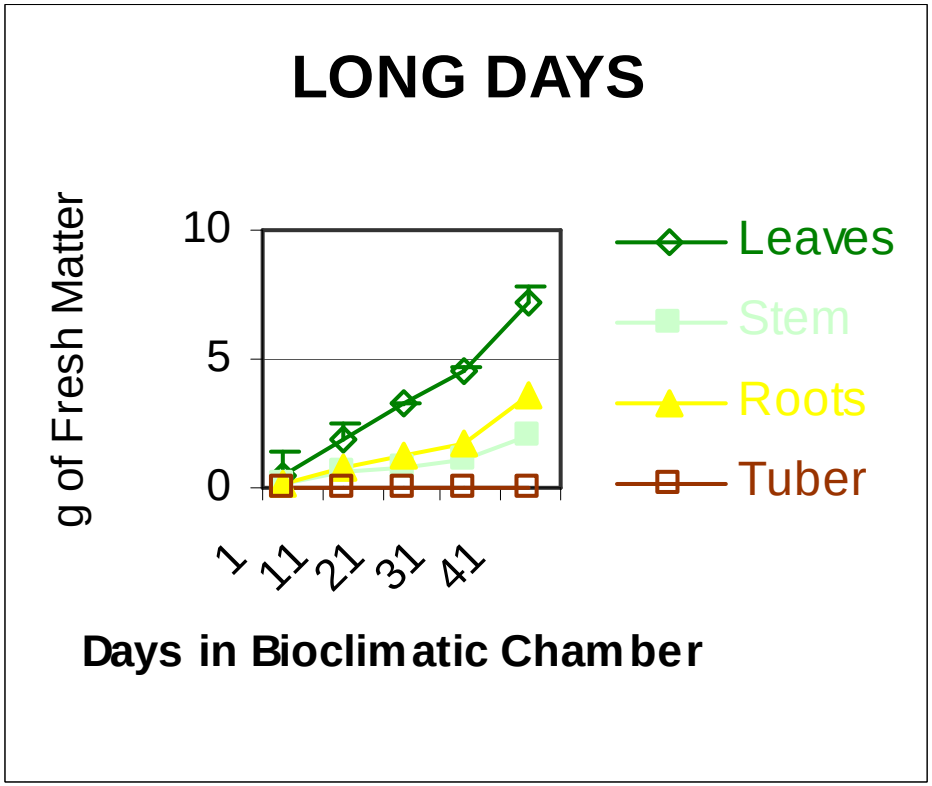
  Stockage temporaire d'amidon pour assurer le métabolisme, le transport de carbone et la croissance pendant les périodes d'obscurité.

Distribution des assimilats chez l'igname



Répartition de la MF entre les différents organes de la plante





Distribution des assimilats

Expérience de charge par le $^{14}CO_2$ (en photosynthèse) suivie de chasse (par le $^{12}CO_2$). Marquage et migration des produits de la carboxylation.

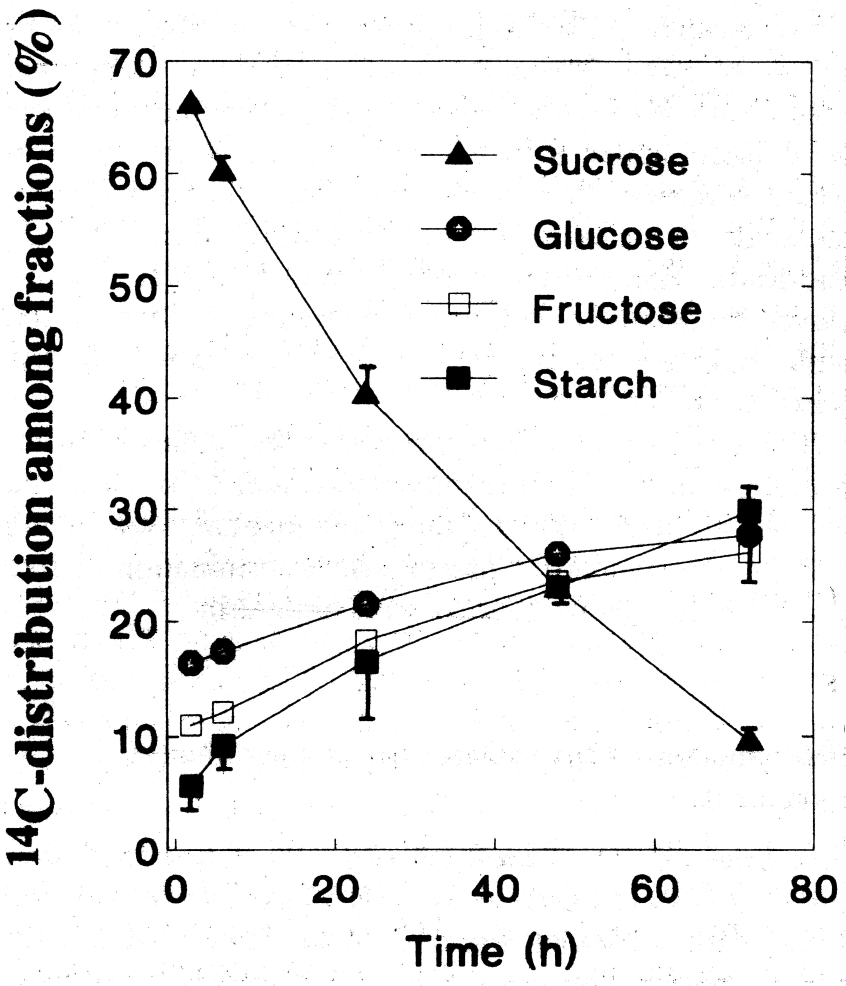


Fig. 3. Time course of ^{14}C-distribution into the major compounds of tubers. The labelling pattern in minor fractions (amino acids, proteins and residue) was analysed but not included in this figure. Error bars represent SE.

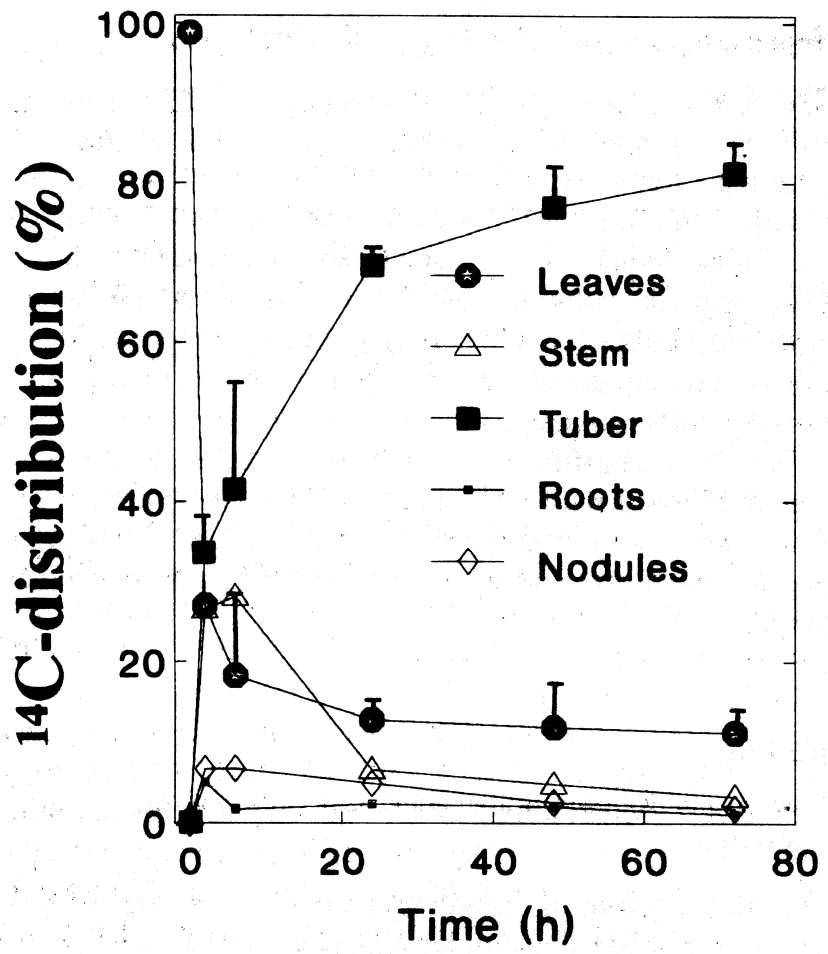


Fig. 2. Kinetics of assimilate partitioning in yam bean plants pulse-labelled with $^{14}CO_2$. Each point represents the average of 3 replicates. Error bars represent SE.

Chez la plupart des espèces, la formation d'organes de stockage est favorisée par de courtes photopériodes

- betterave
- pomme de terre
- topinambour
- taro
- igname
- manioc
- patate douce

Les conditions de température et d'éclairage, en particulier la photopériode, comptent parmi les facteurs environnementaux les plus importants ayant une incidence sur la formation des tubercules (Jackson et al., 1996). La tubérisation est induite par les **basses températures et les jours courts**, bien que l'on puisse trouver à la fois des plants de pomme de terre strictement dépendants du jour (spp. Andigena) et une photopériode neutre (cultivars de pomme de terre modernes utilisés dans le commerce)

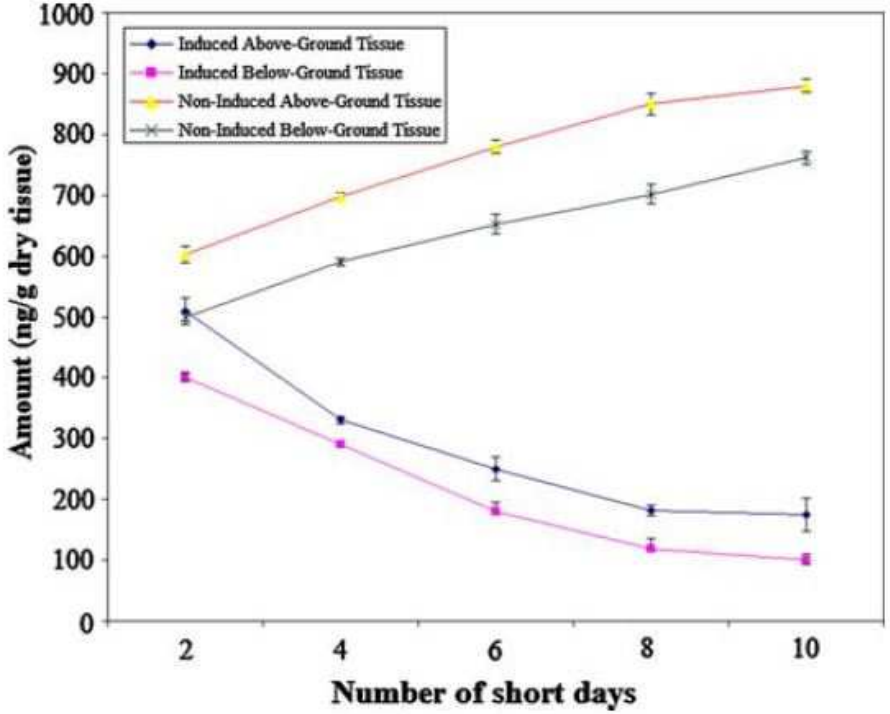
Influence de la température sur la répartition des ^{14}C-assimilats chez divers clones de pomme de terre

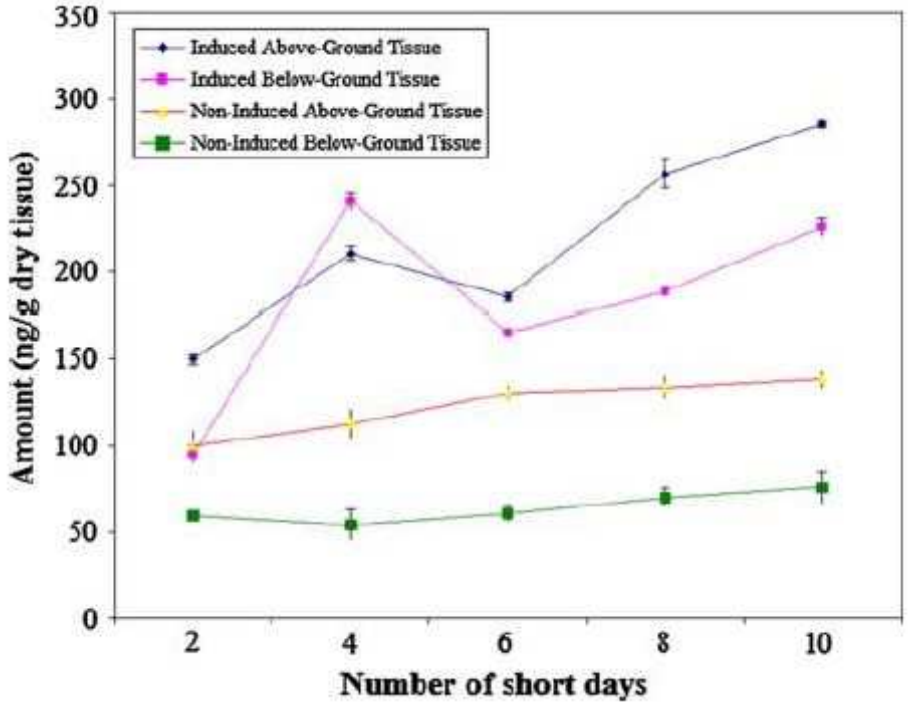
Les plantes sont placées dans des chambres de croissance à une température jour/nuit de **35/25 °C** et une photopériode de 12 h comparées à des plantes cultivées à **25/12 °C**

Une température élevée réduit la production totale de matière sèche et modifie la répartition de la matière sèche en faveur des feuilles aux dépens des tubercules

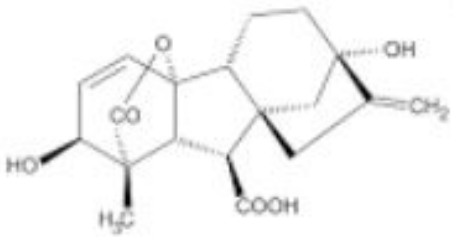
Influence de l'induction de la tubérisation sur le niveau des hormones végétales chez Solanum tuberosum

A. Malkawi. *J Plant Growth Regul.* 2007)

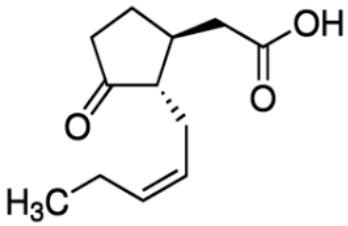




Acide gibbérellique GA_3



Acide jasmonique JA



Phytohormones

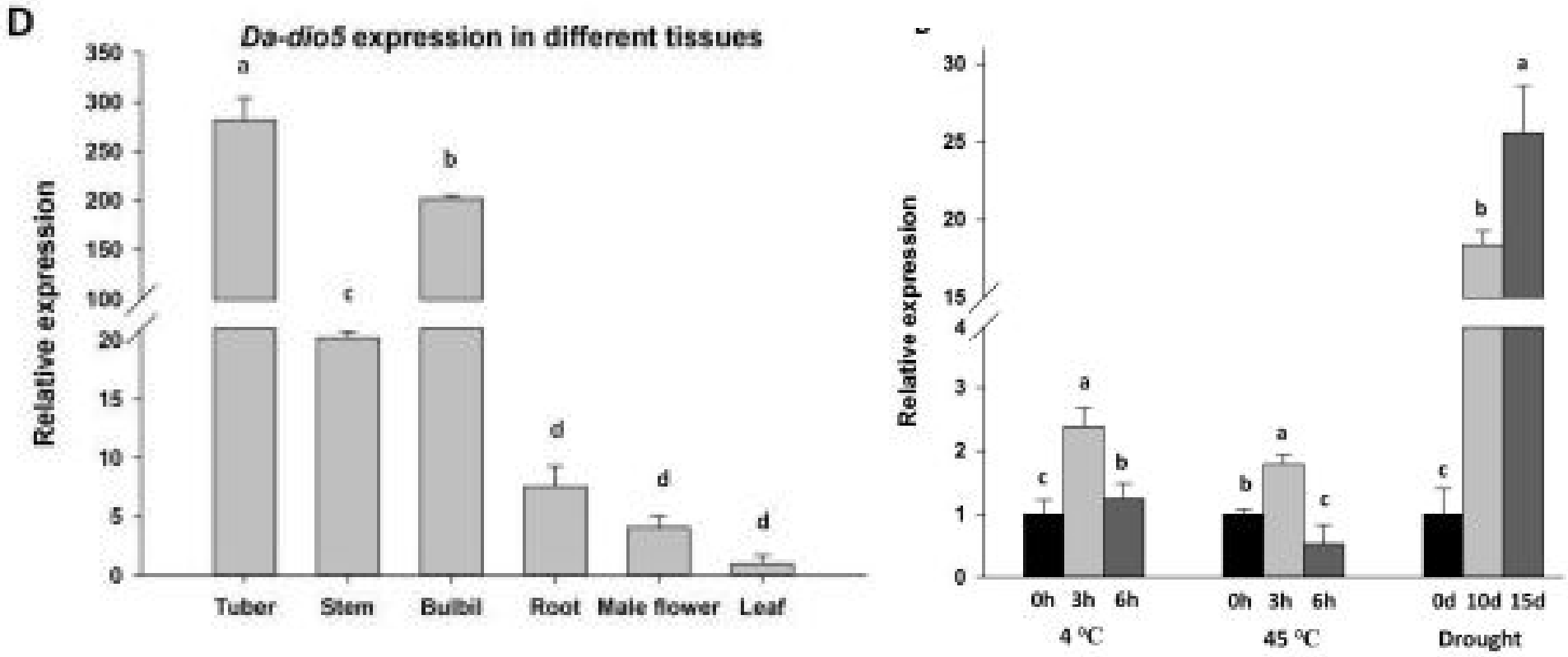
Gibbérellines (GA) favorisent la croissance des tiges et le développement des feuilles
Faible activité en Jours Courts (Tubérisation)
Teneurs élevées en Jours Longs
Igname et Pomme de terre

Acide abscissique (ABA) régule divers aspects physiologiques chez les plantes tels que la maturation, la dormance
Teneurs élevées en Jours courts

Acide jasmonique (JA) favorise la formation de tubercules
Igname et Pomme de terre

R. Bazabakana et al. *Plant Growth Regulation*, 2003.

Effet des contraintes abiotiques sur l'expression de Da-dio5 chez *D. alata*



Dioscorine (dio): protéine de réserve des tubercules d'igname représente 80–85% des protéines solubles

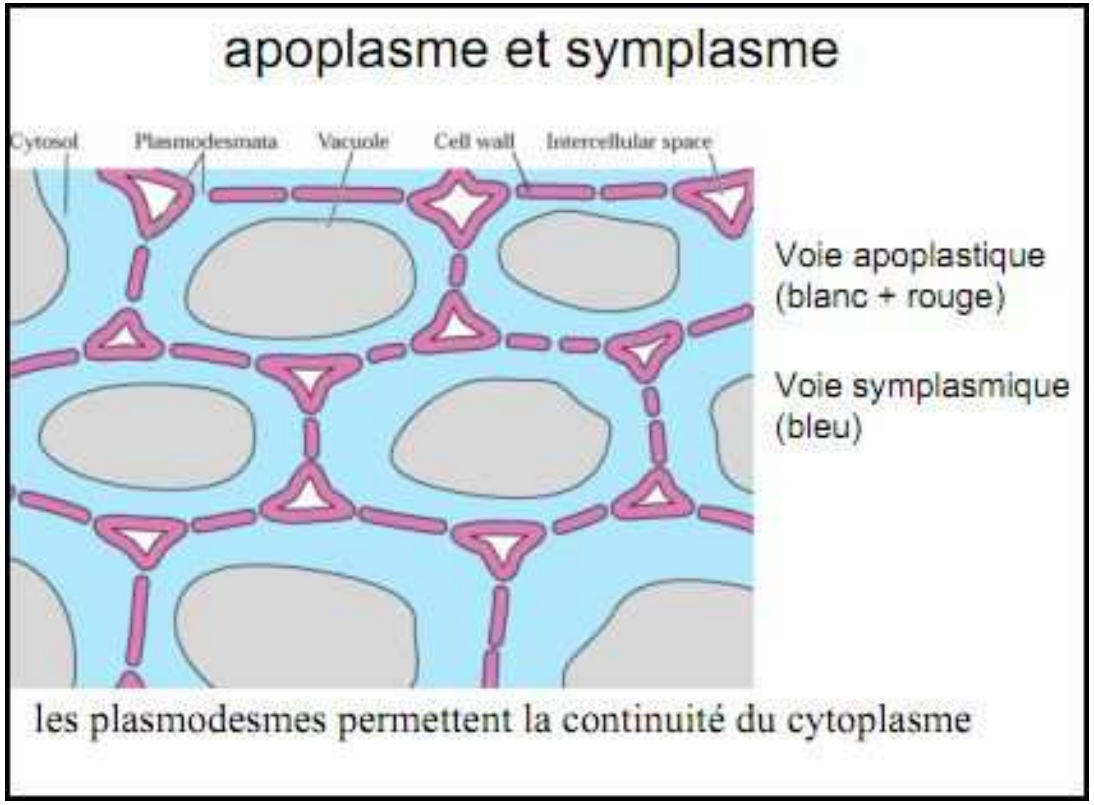
Linya Liu et al. *International Journal of molecular Sciences.* 2017

- **L'expression des gènes de la dioscorine** (*Da-dio5 isoforme la plus importante*) augmente progressivement avec le **développement des tubercules** et diminue chez les tubercules mères au cours de la germination et la repousse de l'igname.
- **Promoteur de Da-dio5**, dans des plantes transgéniques d'*Arabidopsis* (fusion promoteur Da-dio5 - glucuronidase).

Expression régulée par

- ✓ **signaux hormonaux**
- ✓ **contraintes environnementales (*température, stress hydrique*)**

Mécanismes de chargement du phloème



☛ **Symplasme**: ensemble des cytoplasmes qui sont en continuité par les plasmodesmes

☛ **Apoplasme**: ensemble des parois, des lacunes et des méats très accessibles à l'eau et aux ions minéraux

Trois stratégies différentes de chargement de sucres dans le phloème ont été décrites chez les plantes: le chargement apoplastique, le chargement passif et le piégeage de polymères

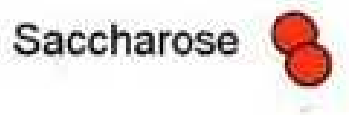
chargement symplastique du Phloème

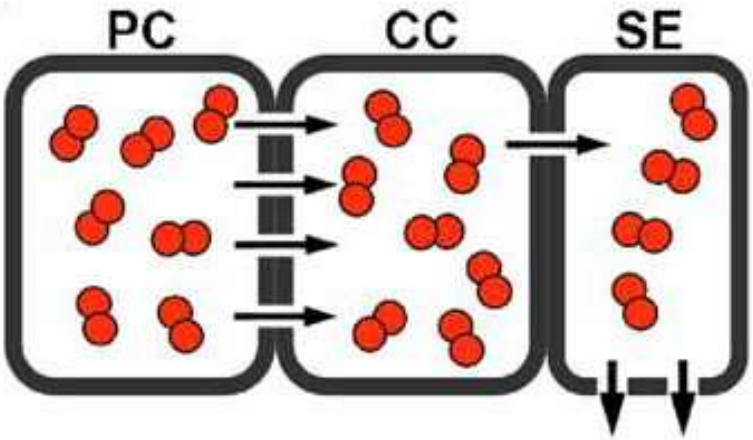
espèces avec de nombreux plasmodesmes autour du complexe conducteur (arbres, rosacées, riz, couge)

PC: cellule photosynthétique,

CC: cellule compagne,

SE: élément de la sève





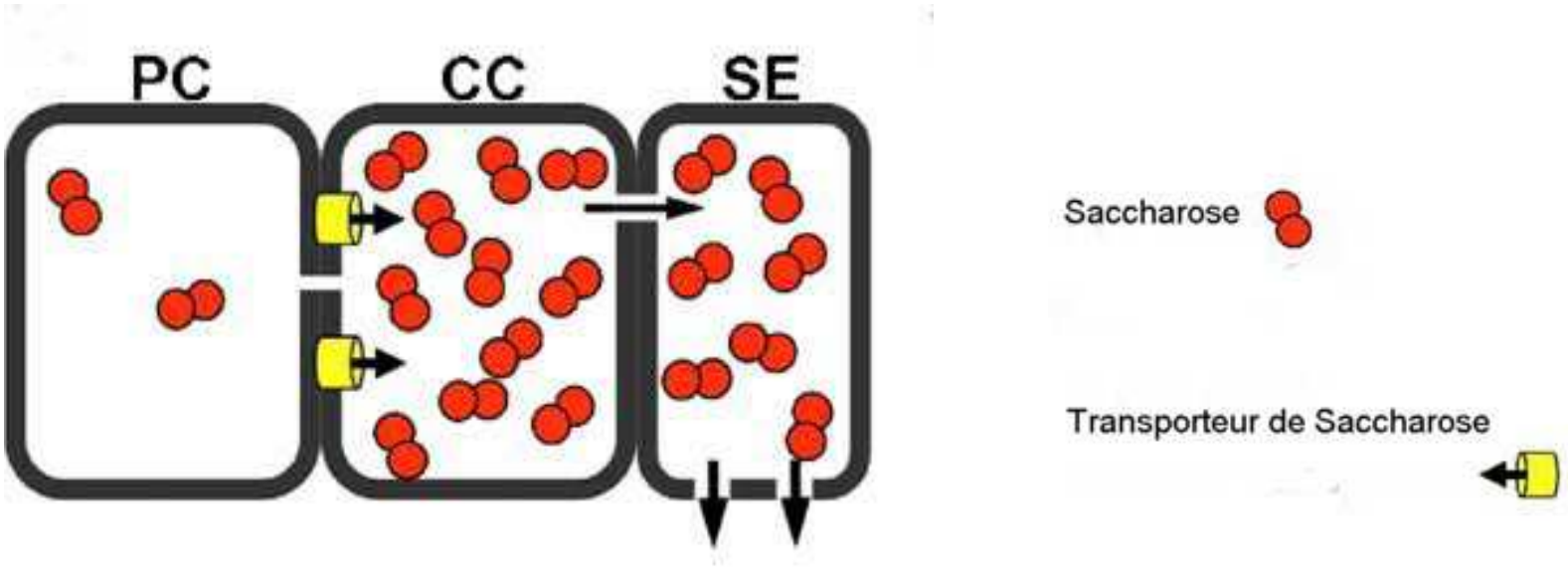
Diffusion passive (suivant un gradient de concentration) entre les cellules du mésophylle et les tissus du phloème à travers les plasmodesmes dirigée par la demande en carbone des organes puits.

ces espèces ont des concentrations élevées de sucres solubles dans leurs feuilles

chargement apoplastique du Phloème

Espèces avec peu de plasmodesmes
autour du complexe conducteur: Blé, orge, maïs, canne à sucre

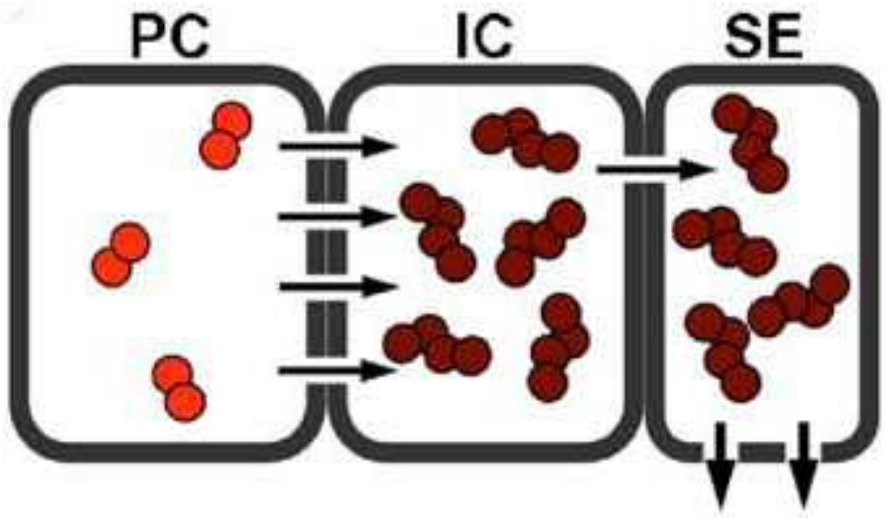
PC: cellule photosynthétique, **CC:** cellule compagne, **SE:** élément de la sève

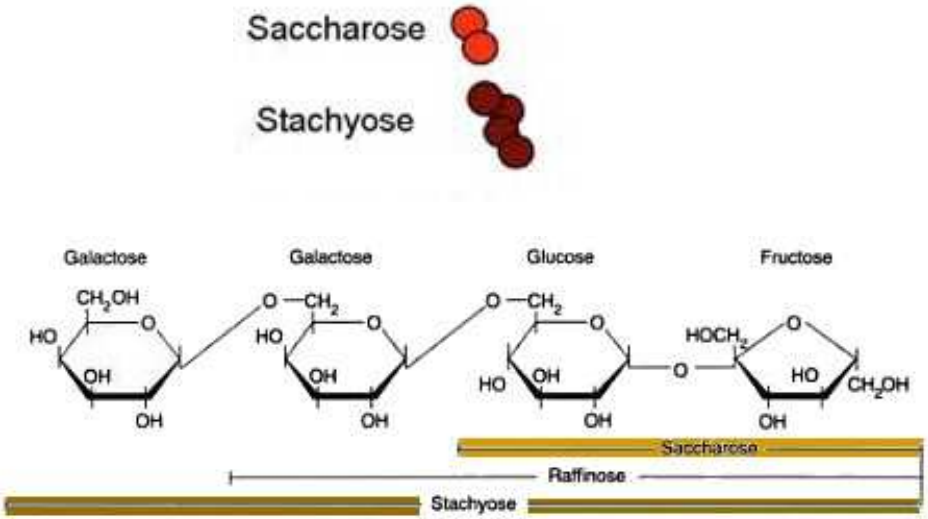


Nécessite des transporteurs pour importer le saccharose contre un gradient de concentration vers les cellules du phloème.

Piégeage par polymérisation

PC: cellule photosynthétique, **IC:** cellule intermédiaire, **SE:** élément de la sève



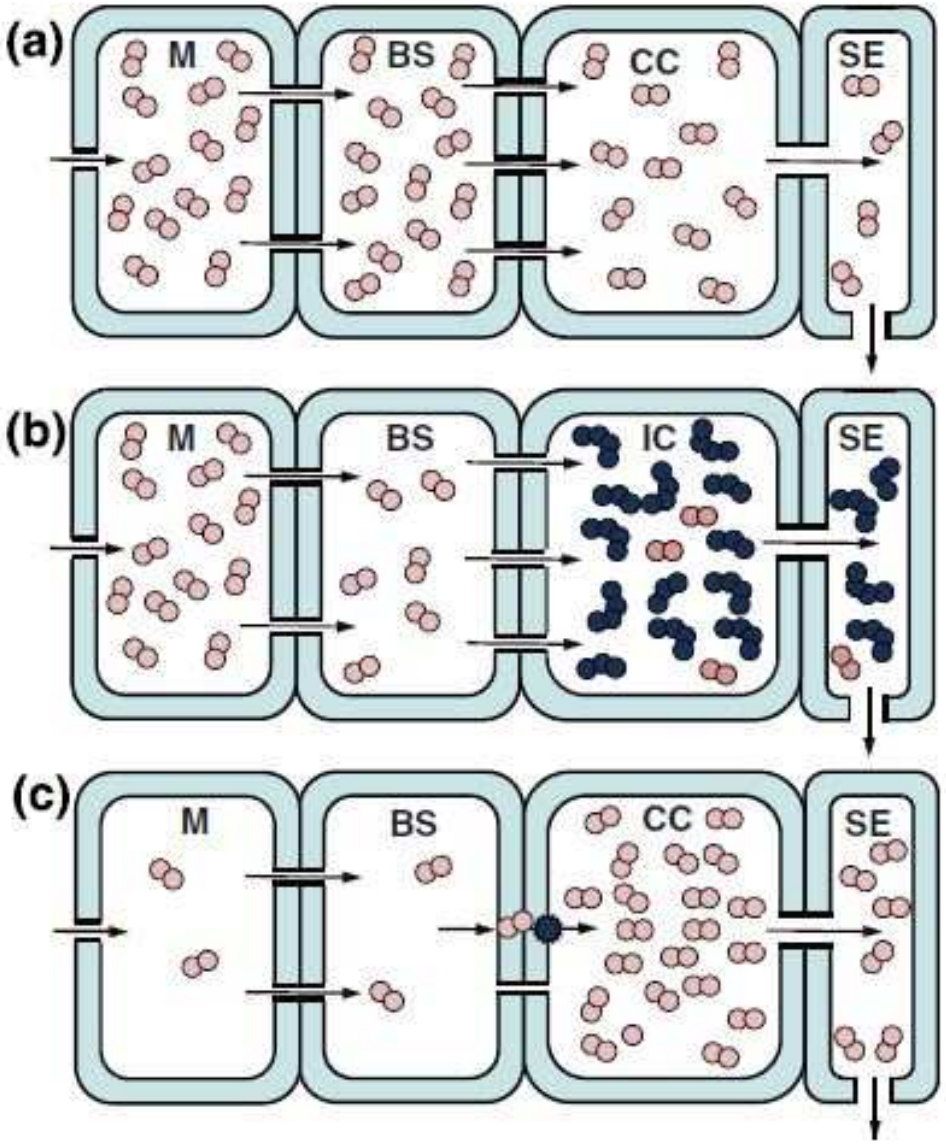


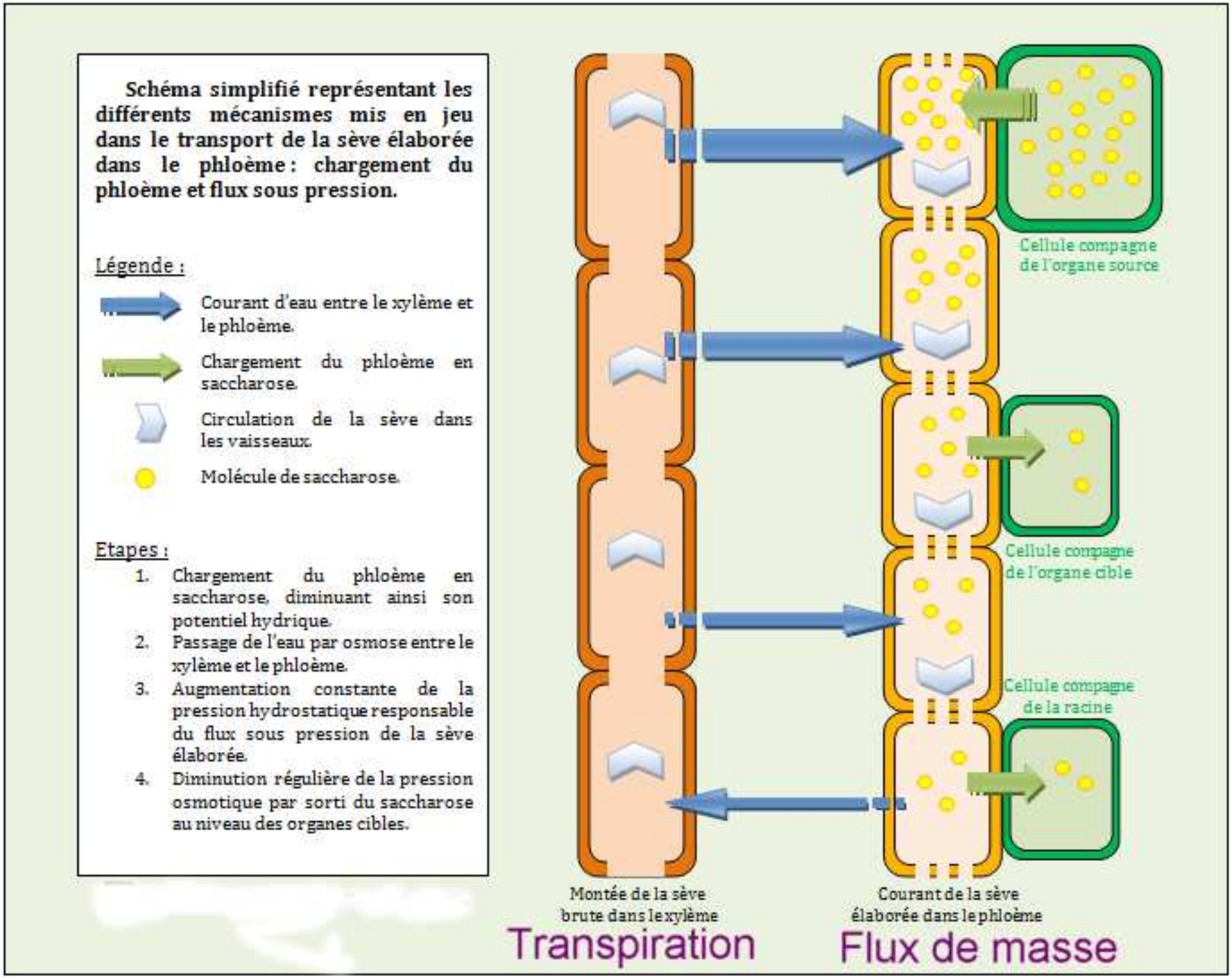
Le saccharose est converti en raffinose ou stachyose dans les cellules intermédiaires. Cela diminue la concentration en saccharose et établit un gradient de saccharose pour conduire le transport (Sac ou Raf) dans le phloème

Mécanismes de chargement du phloème

a) Passif
b) piège en polymère: le saccharose est converti en raffinose (trisaccharide) ou stachyose (tetrasaccharide) dans les cellules intermédiaires (IC).
c) apoplastique

Raffinose et stachyose de plus grande taille ne peuvent pas franchir les plasmodesmes



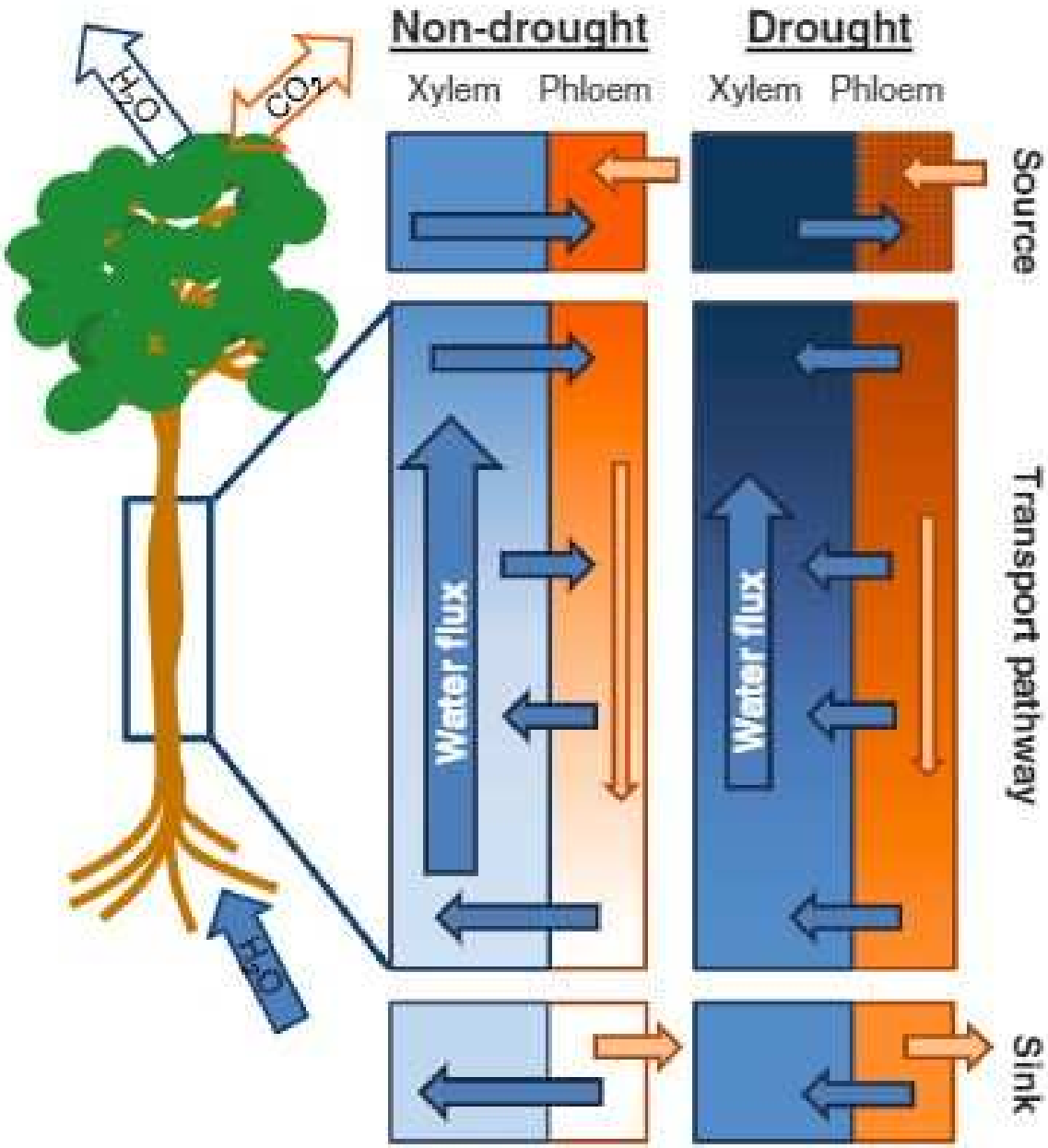


Flux de masse: l'eau et les solutés se déplacent en réponse à un gradient de pression entre les organes source et les organes puits

Le chargement du phloème au niveau des organes sources conduit à un afflux d'eau du xylème pour favoriser le transport des glucides. Aux puits, les glucides sont extraits du flux de transport et l’eau retourne au xylème.

Sécheresse et réponses physiologiques des plantes pour maintenir l'état hydrique

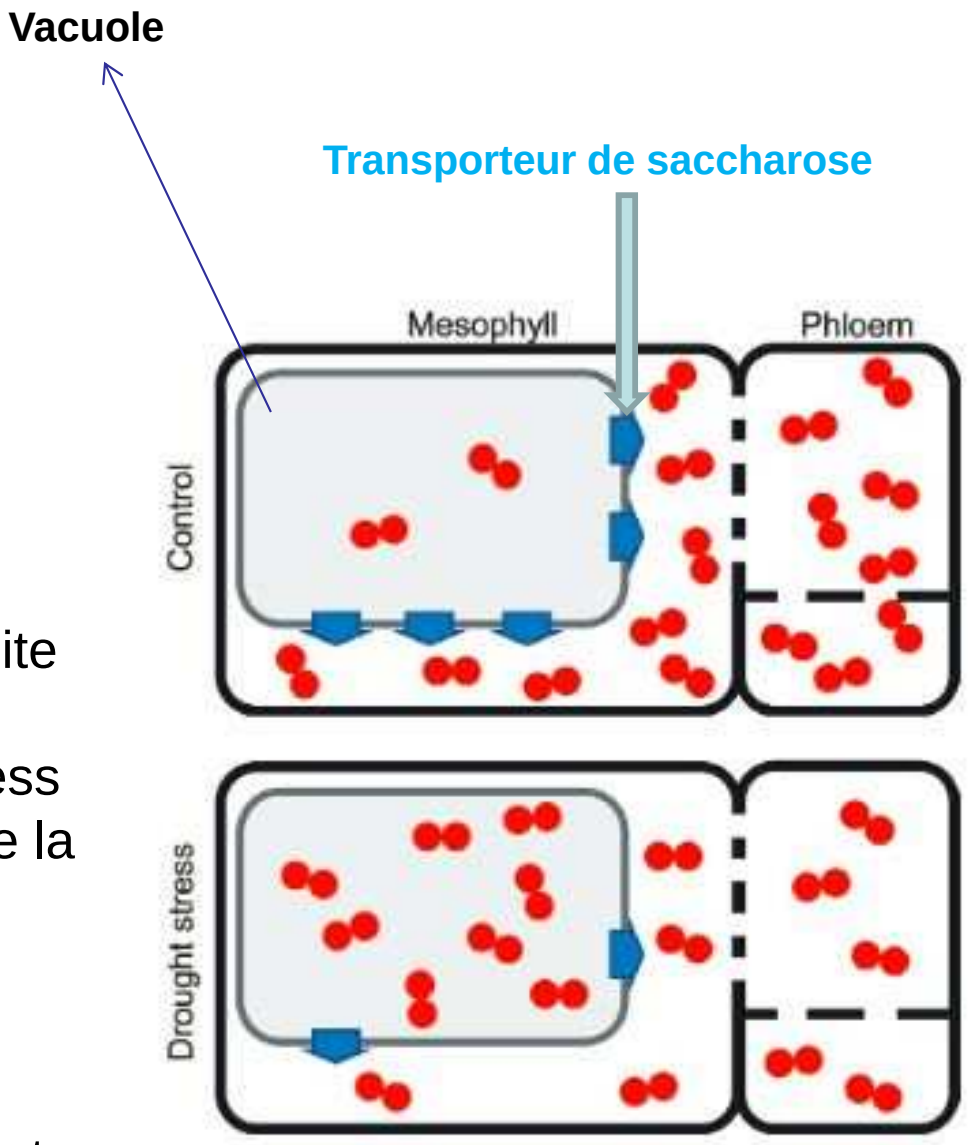
En période de sécheresse, une augmentation des concentrations de solutés dans le phloème est nécessaire pour empêcher la perte excessive d'eau du xylème et permettre de maintenir la turgescence du phloème

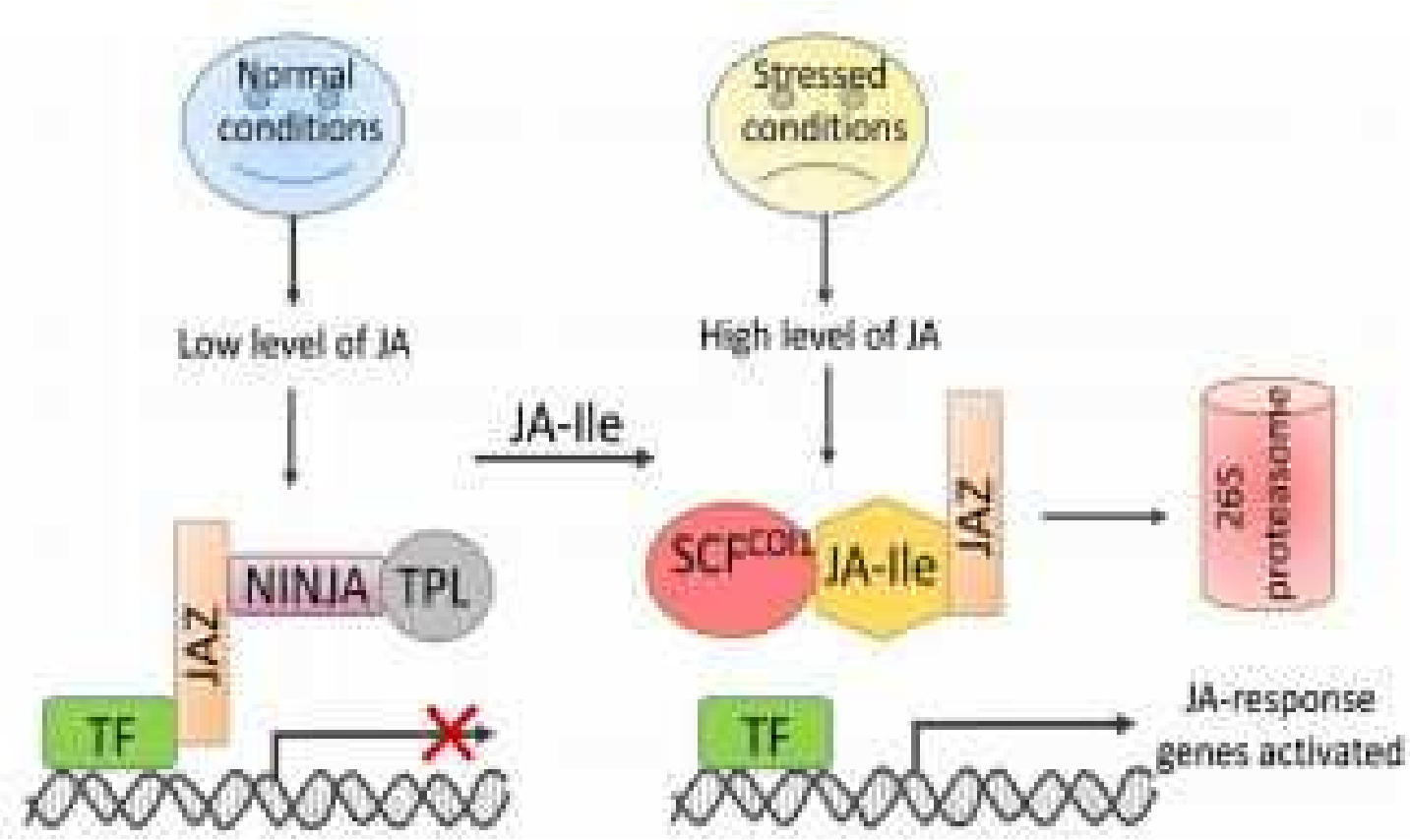


En période de sécheresse, il est nécessaire d'augmenter la concentration de solutés dans le phloème pour éviter une perte excessive d'eau par le xylème et permettre le maintien de la turgescence du phloème

Ce mécanisme permet non seulement que le transport se produise dans plusieurs directions, mais également que des changements dans les tissus source et collecteur, y compris ceux provoqués par l'environnement abiotique tels que la sécheresse puisse modifier le transport du phloème

Dans les conditions standards, les (transporteurs de sucre, flèches bleues) pompent le saccharose (rouge) hors de la vacuole dans les cellules du mésophylle, ce qui entraîne des concentrations plud élevées dans le cytosol, ce qui facilite la diffusion dans le complexe de cellules compagnes. En cas de stress dû à la sécheresse, la diminution de la quantité de transporteurs mène à l'accumulation de sucres dans la vacuole, et à la diminution des concentrations de saccharose cytosolique, qui affecte négativement la charge du phloème





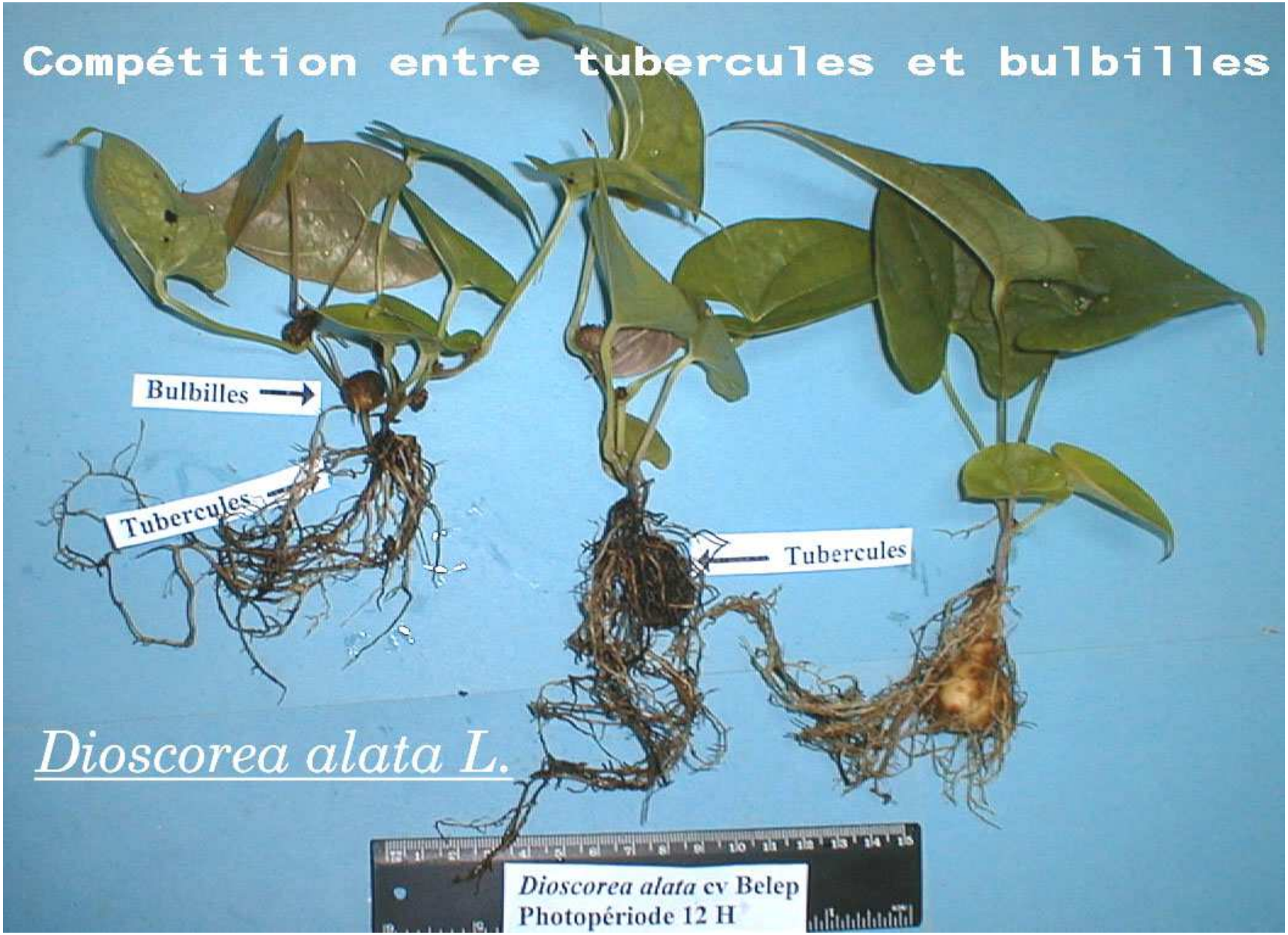
Dans les conditions normales les teneurs en JA sont faibles. Des protéines JAI 3 / JAZ se lient à divers facteurs de transcription et limitent leur activité.
En situation de stress, les teneurs en JA augmentent et dégrade les protéines JAZ, entraînant l'activation des facteurs de transcription qui régulent positivement les gènes impliqués dans les réponses au stress

La tolérance est la stratégie qui permet à la plante d’assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique. Le maintien de la turgescence lors d’un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates (Passioura, 1996), de maintenir le volume chloroplastique et de réduire le flétrissement foliaire (Blum et Ebercon, 1981, Medrano et al., 2003). Cette aptitude confère à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne. Cette tolérance au déficit hydrique interne permet un fonctionnement prolongé de la photosynthèse. Les produits carbonés peuvent alors être utilisés autant pour l’ajustement osmotique que la croissance racinaire.

- Lorsque la croissance est limitée par les puits, l’activité de la source est modulée afin de demeurer en équilibre avec l’utilisation des hydrates de carbone par le puits (capacité du puits à les stocker ou à les utiliser)

rétrocontrôle négatif du taux de photosynthèse nette afin de restaurer l’équilibre entre la source et le puits.

Compétition entre tubercules et bulbilles



Dioscorea alata L.

- Le transport de carbone est influencé par l'activité des sources et des puits

- Compétition entre puits
  - ❑ De stockage: fruits ou tubercules en croissance
  - ❑D’utilisation: apex, jeunes feuilles

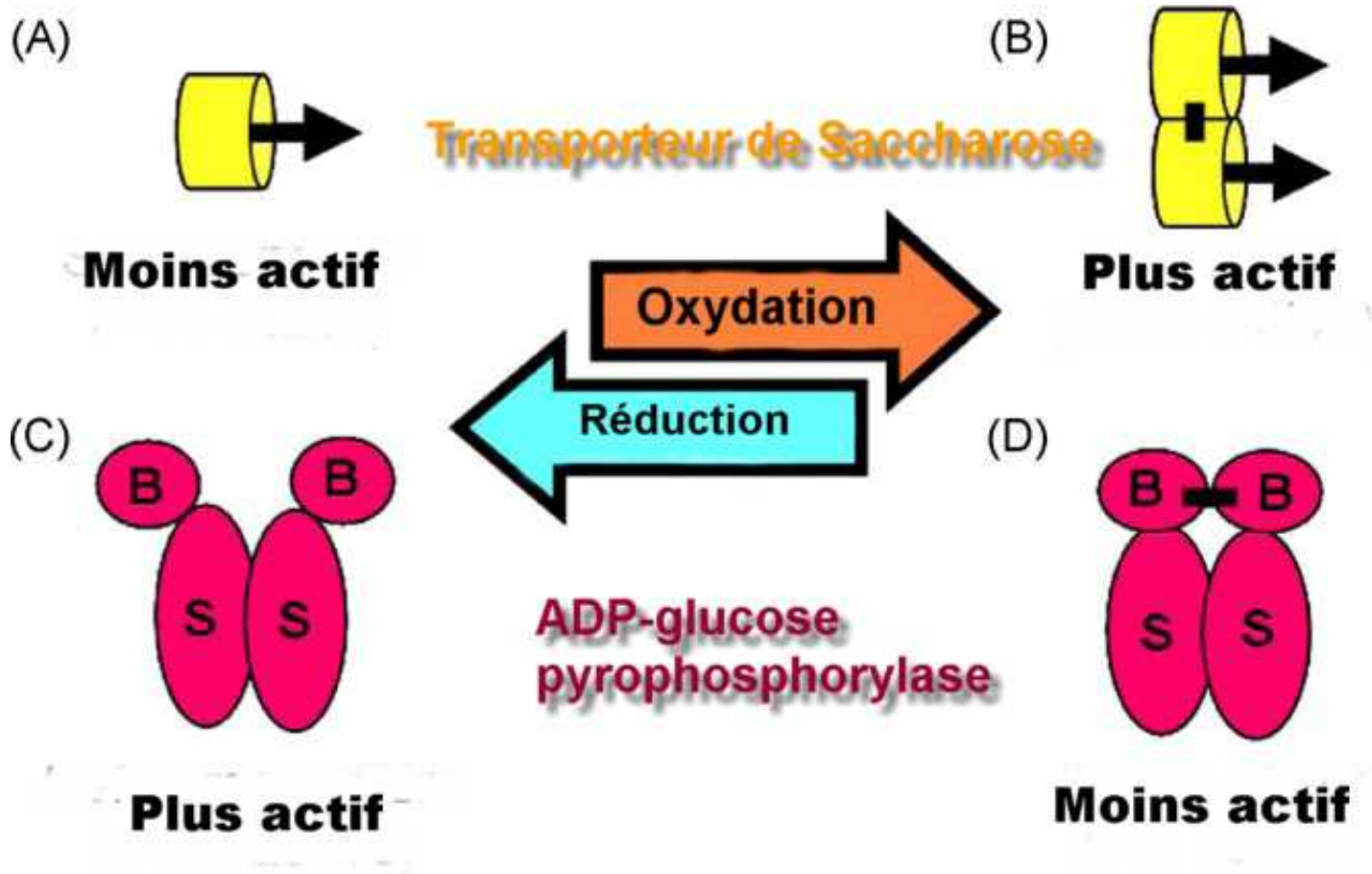
La taille du puits peut être déterminée génétiquement

L'approvisionnement en carbone via la photosynthèse est sensible à de nombreux facteurs tels que la lumière, la température et l'hydratation des tissus. Par conséquent, la disponibilité d'assimilats frais pour divers processus de la plante est souvent interrompue.
Les réserves de carbone, principalement sous la forme de glucides non structurels (sucres et d'amidon), ont longtemps été reconnues comme un outil majeur utilisé par les plantes pour combler les interruptions d'approvisionnement en carbone (**passage de la mauvaise saison** sous une forme de résistance, sous terre, avec des réserves)

Régulation post-transcriptionnelle des transporteurs Sac

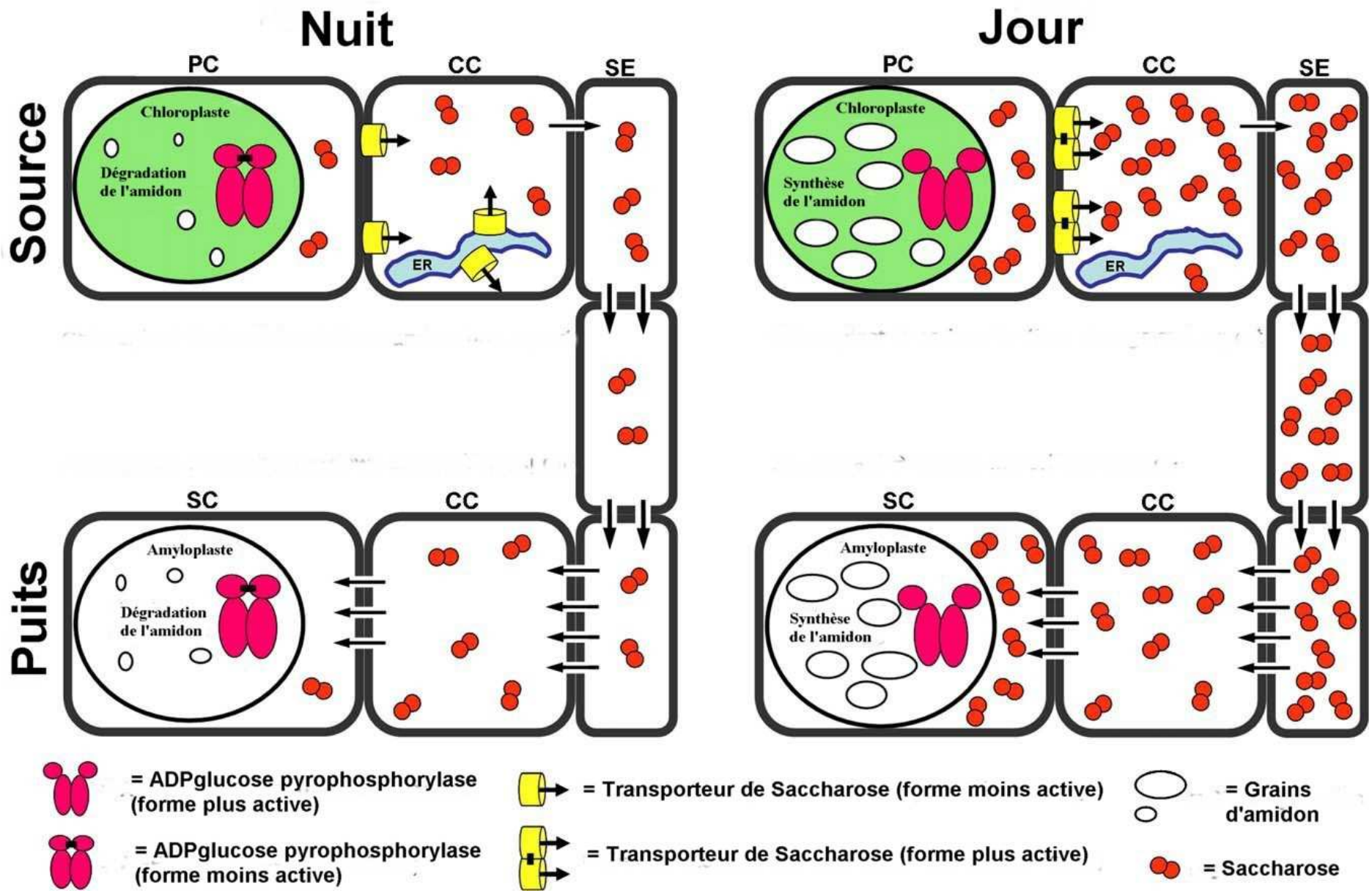
Ex: tomate, pomme de terre, maïs

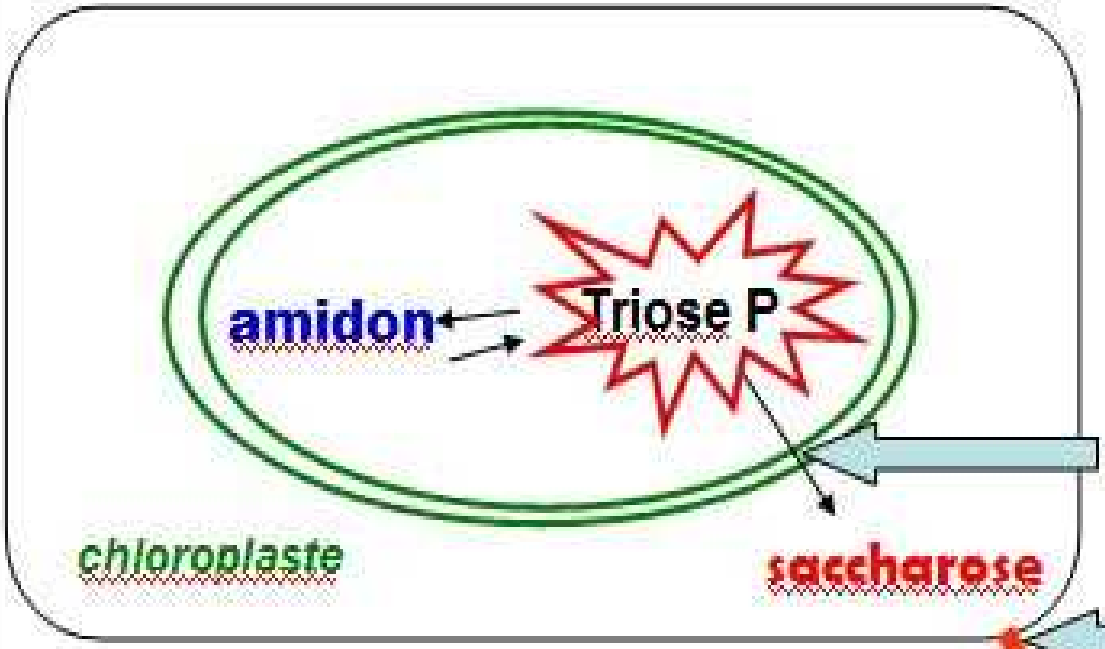
T. L. Slewinski *Plant Science* 2010



Modification rapide du transport grâce à des changements redox (ponts disulfure) de la fonction de transporteur

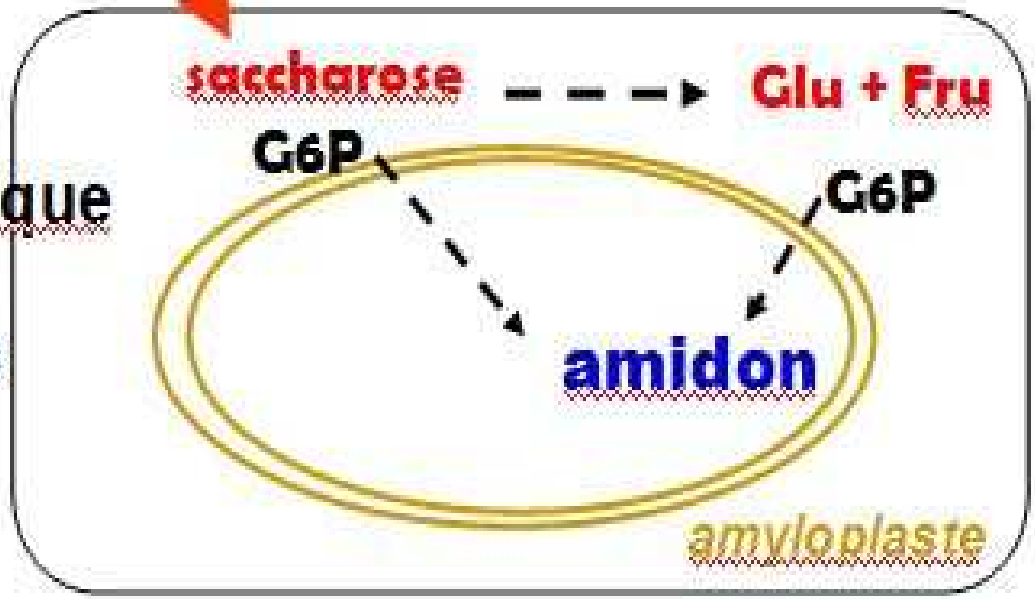
Régulation redox du flux de carbone





Cellule photosynthétique
SOURCE Feuilles
stockage temporaire

Transport dans le phloème

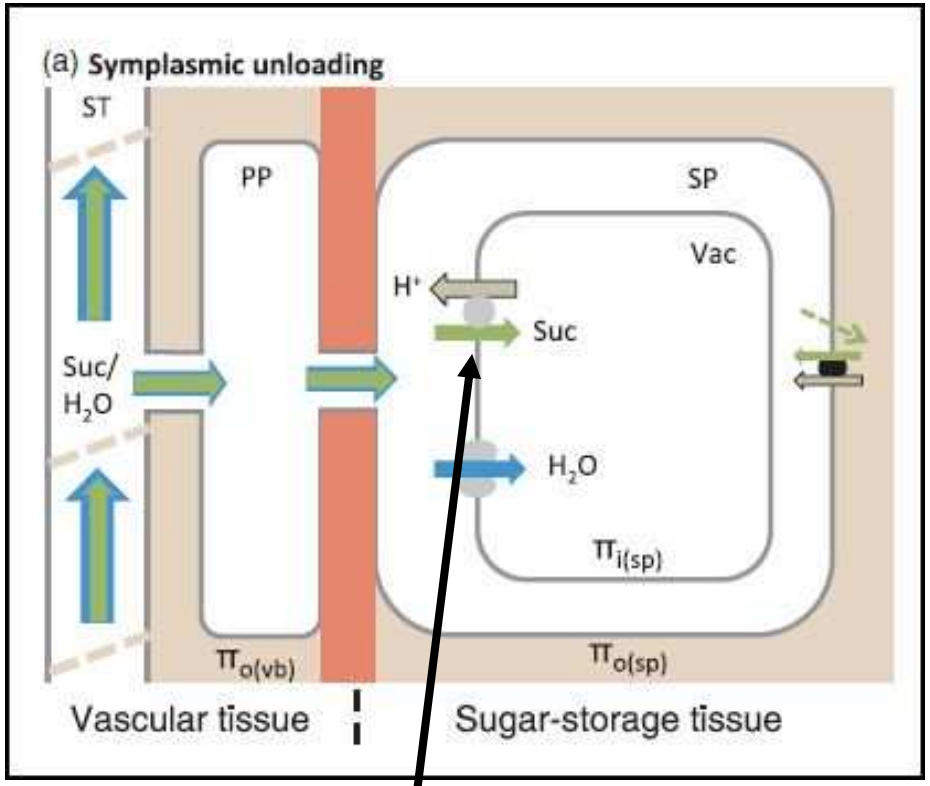


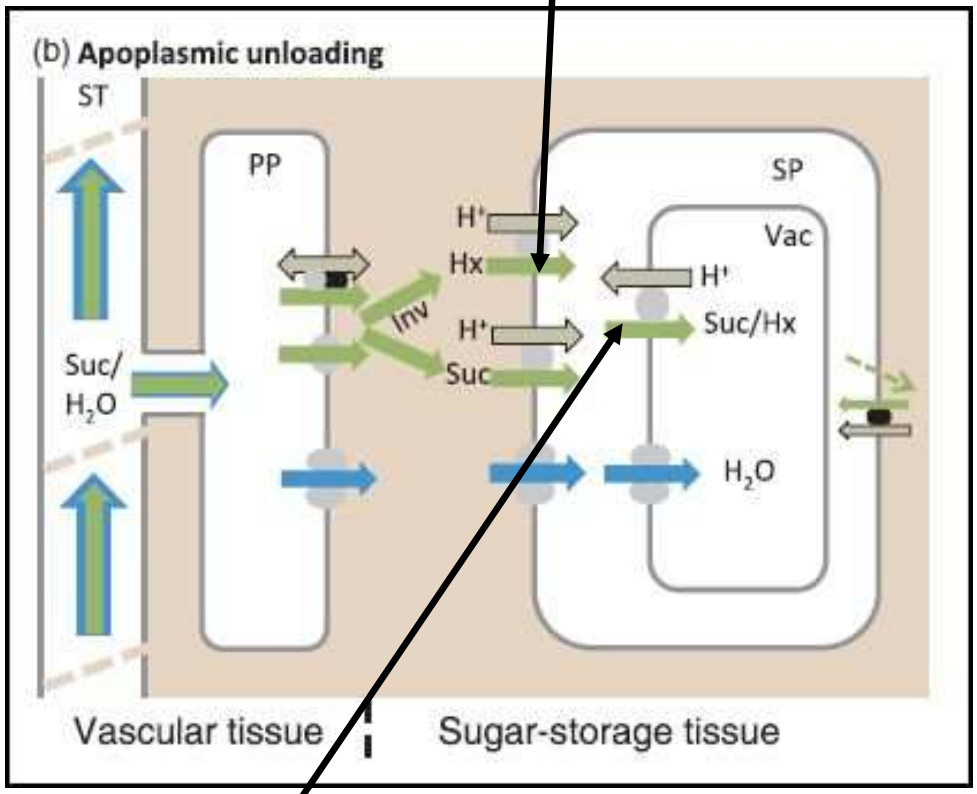
Cellule non-photosynthetique
PUITS
racines, tubercules, graines
stockage à long terme

mécanismes de déchargement du phloème vers les puits qui accumulent des sucres

Transporteur au niveau de la cellule de stockage

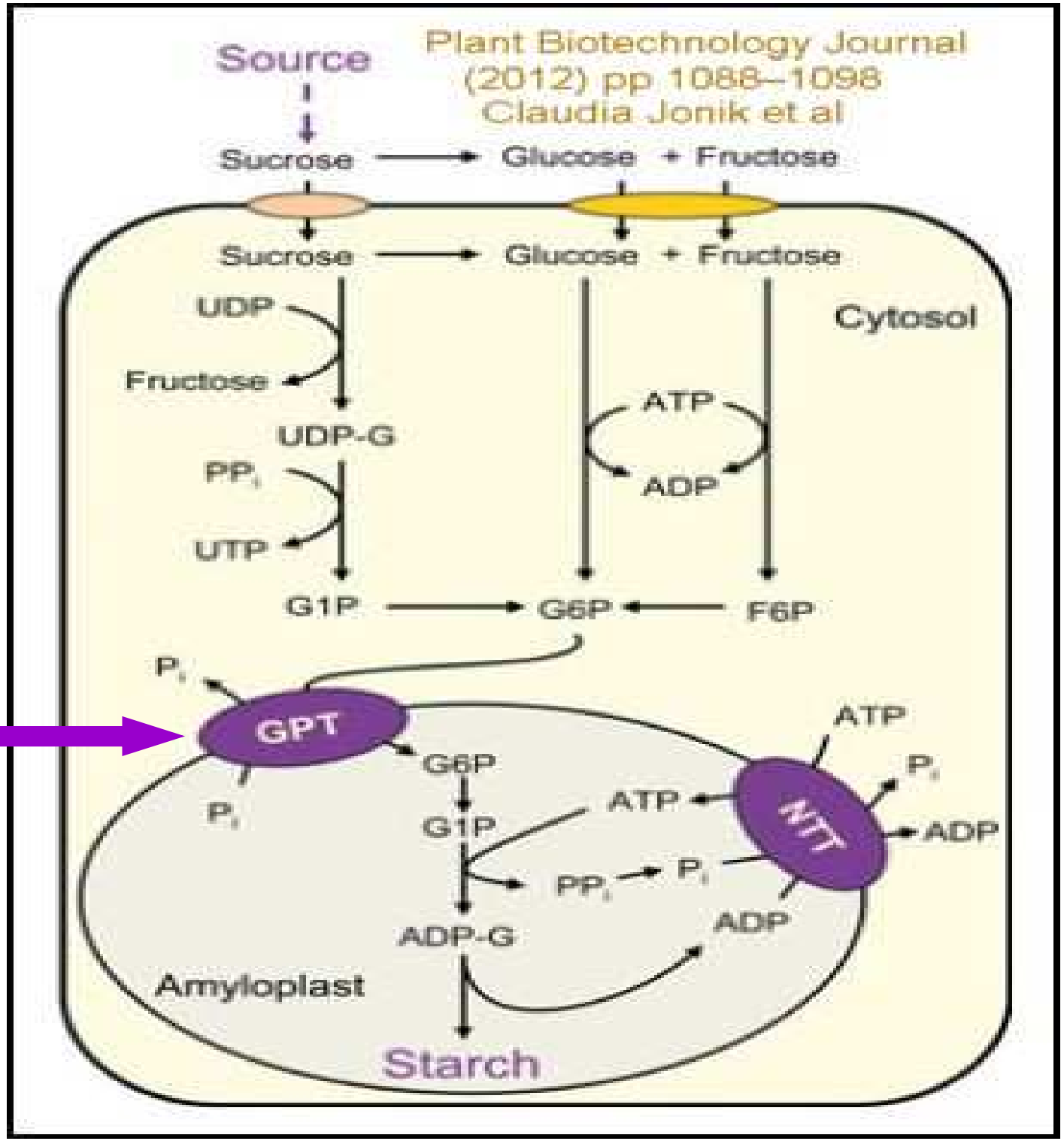
Symport Sac ou Hexose/H+

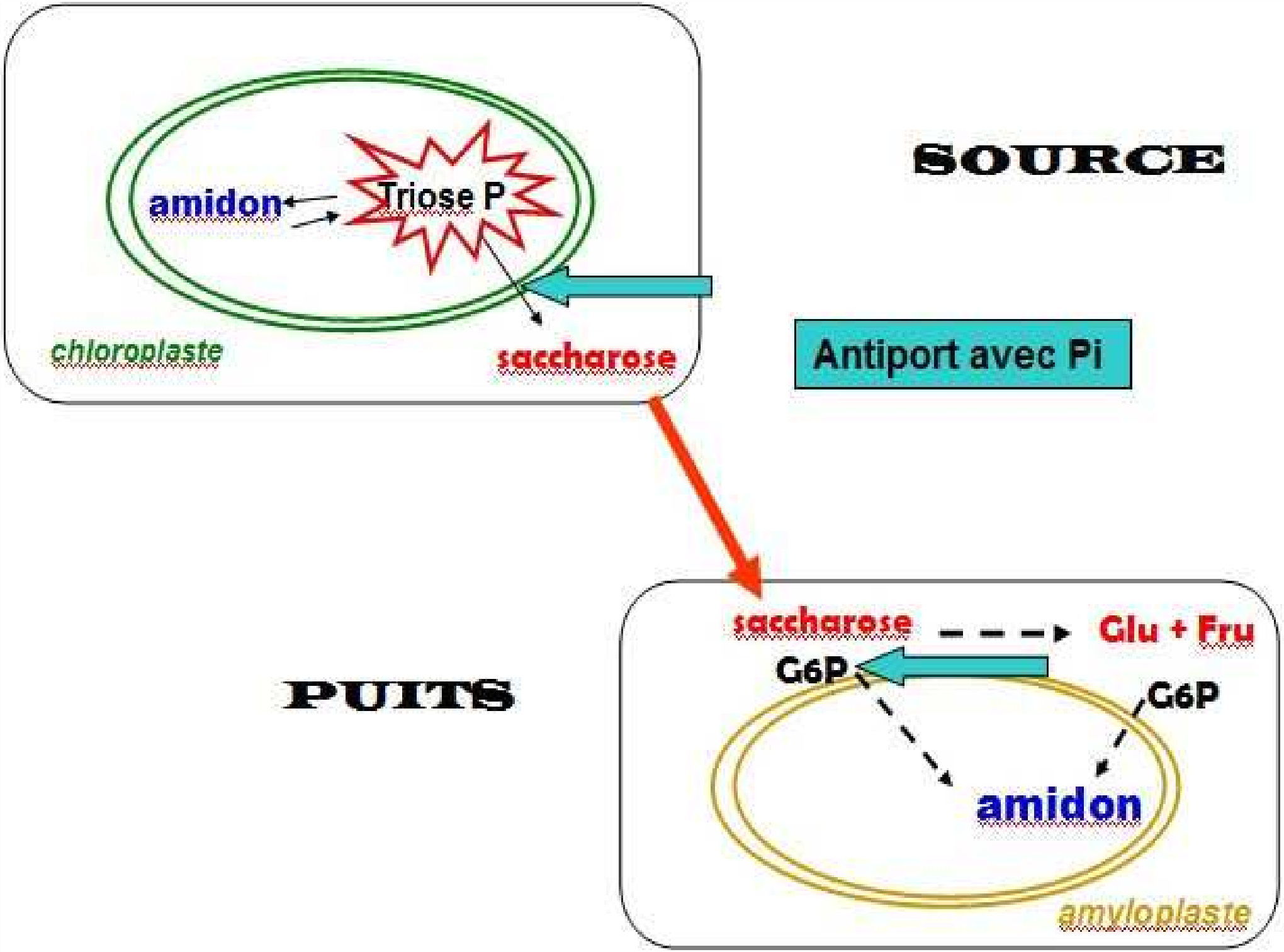


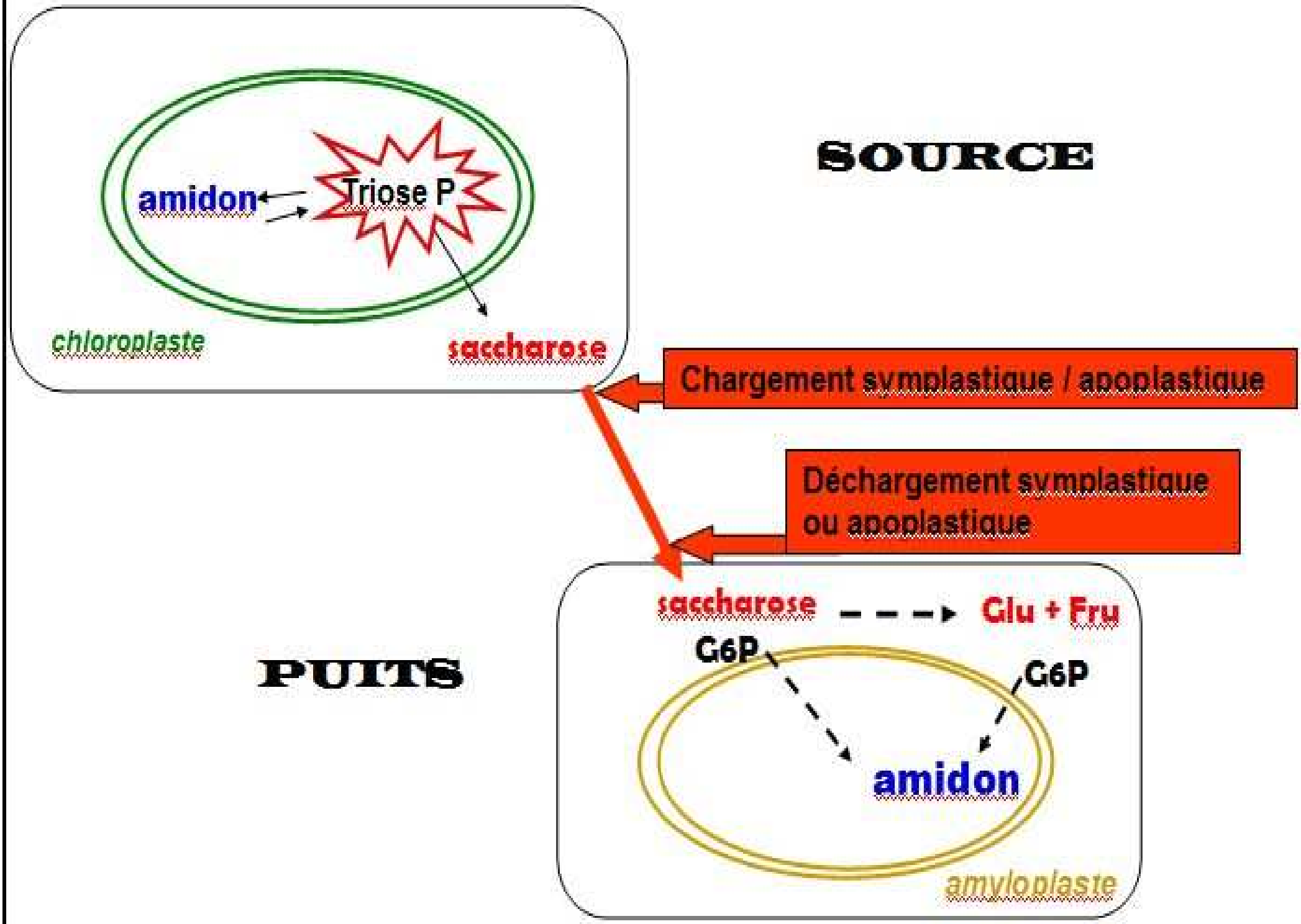


Transporteur de saccharose au niveau du tonoplaste: antiport Sac/H+

Transporteur de
Glucose 6-phosphate




SOURCE
amidon
Triose P
chloroplaste
saccharose
Antiport avec Pi
PUITS
saccharose
Glu + Fru
G6P
G6P
amidon
amyloplaste


SOURCE
amidon
Triose P
chloroplaste
saccharose
Chargement symplastique / apoplastique
Déchargement symplastique ou apoplastique
PUITS
saccharose
Glu + Fru
G6P
G6P
amidon
amyloplaste

Le déchargement de la sève s’effectue dans les organes puits par voie:

- **Apoplastique:** organes de réserve (tubercules par ex)
- **Symplastique**: méristème

Plasticité du chargement

- Espèces symplastiques (Courge)

  Caractéristiques anatomiques fixées durant le développement (s'adaptent difficilement à un changement d'environnement: ex lumière faible →forte).

  le chargement varie essentiellement en fonction de l'**activité de la source** et de la **force des puits**

- Espèces apoplastiques (Pois, épinard)

  Plus grande flexibilité: capacité de chargement est fonction de l'**activité des transporteurs** (modulable rapidement tout au long du développement de la feuille)

Plasticité du chargement

- Espèces symplastiques (Pommier)

  Flexibilité: capacité de transporter plusieurs types de glucides (sorbitol, saccharose) qui évite le limitation par feedback de la photosynthèse (ex teneur élevée en sac)

Mécanismes de chargement

↗ **ou** ↘ Capacité d'ajuster la fixation du CO_2

en fonction des facteurs environnementaux

- **Apoplastique:** ajustement dynamique de la répartition du carbone en fonction de la production et de la demande

régulation de l'activité des transporteurs

tout au long de la vie de la feuille

- **Symplastique:** régulation du flux de carbone limitée aux variations de la force du puits et de la production foliaire de C

Densité des plasmodesmes modifiable

au cours du développement mais fixée après

Utilisation des réserves

Saison1
Remplissage des réserves grâce à l'autotrophie des organes sources (feuilles)

Tubercules, Bulbes, Bulbilles Graines, etc…

Saison2
Utilisation des réserves comme source de carbone pour la formation de nouvelles feuilles

Stockage: semaines, mois voire années

Semence : Sacchalin
Eclairement : 16 heures
Semence : Sacchalin
Eclairement : 12 heures
Semence : Vareglaist
Eclairement : 16 heures
Semence : Vareglaist
Eclairement : 12 heures

Germination de bulbilles

Rôle du phloème dans les interactions avec la rhizosphère

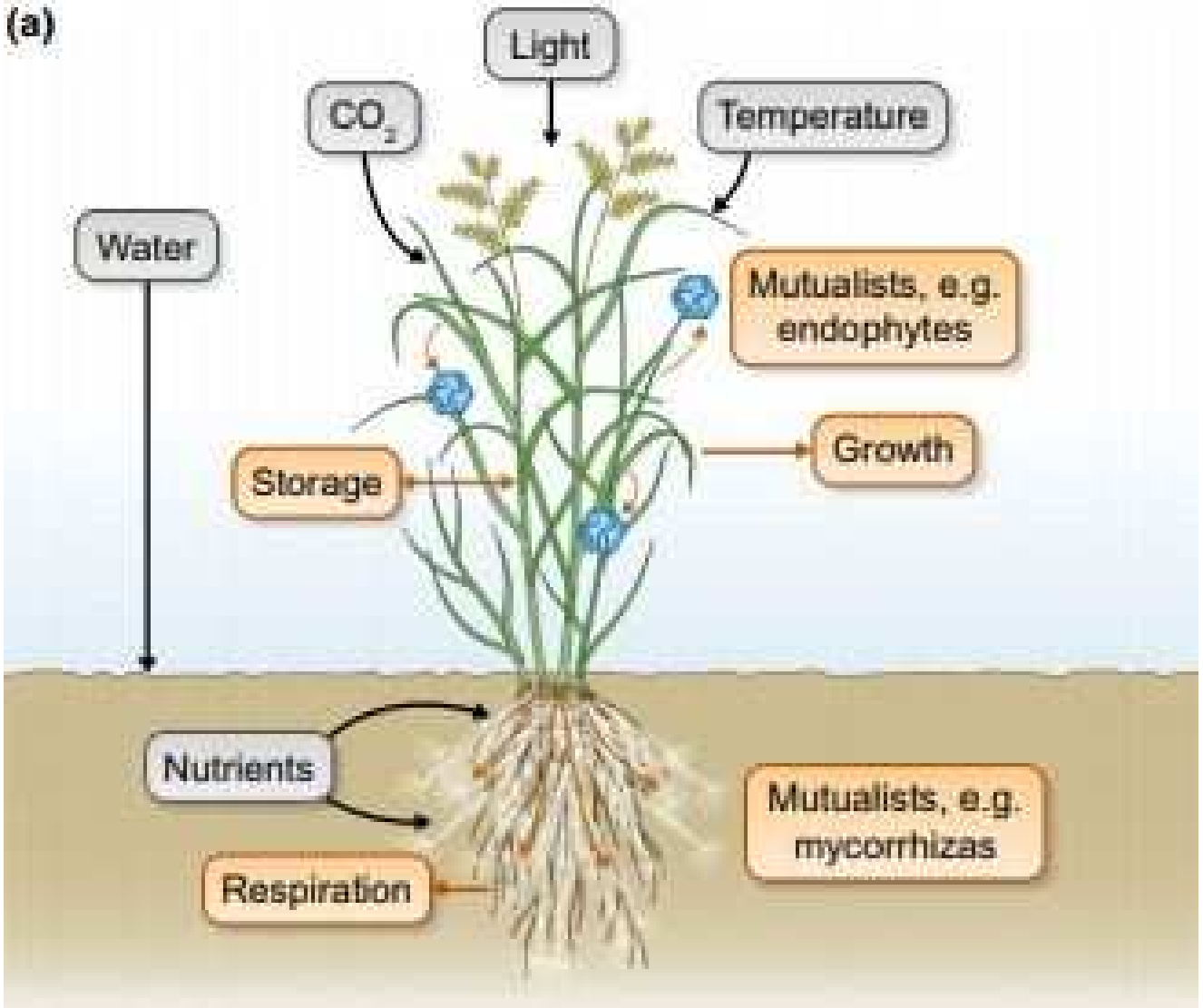
Les processus écologiques souterrains sont essentiels à toutes les étapes de la vie des plantes.
Les interactions des racines avec les sols et le biote du sol, sont contrôlés ou influencés par les produits de la photosynthèse transportés vers les tissus des racines

Les plantes transfèrent le carbone sous terre par deux voies:

- les détritus formés par la litière de feuilles et de racines
- le transport de masse dans le phloème.(flux direct de carbone vers les mutualistes mycorhiziens et bactériens)

les mutualismes sont des puits de carbone importants

E G. Pringle *New Phytologist* 2015



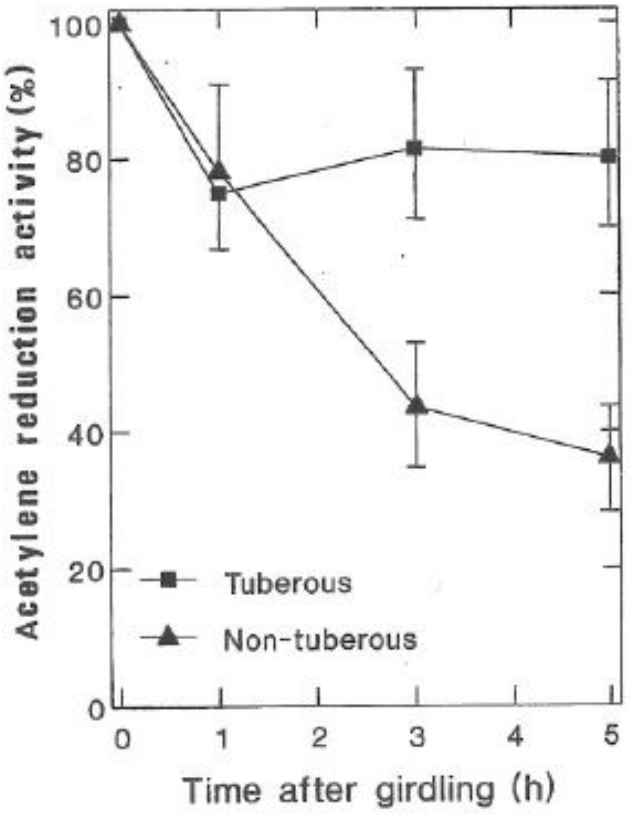
Les plantes transforment l'énergie lumineuse en Énergie chimique et fournissent des glucides aux mutualistes microbiens pour obtenir des nutriments et renforcer leurs défenses.

Avec un budget fixe de carbone
la plante privilégie les mutualistes aux dépens de l'allocation pour la croissance, la reproduction ou le stockage. les coûts relatifs en carbone de ces mutualistes ne sont pas connus

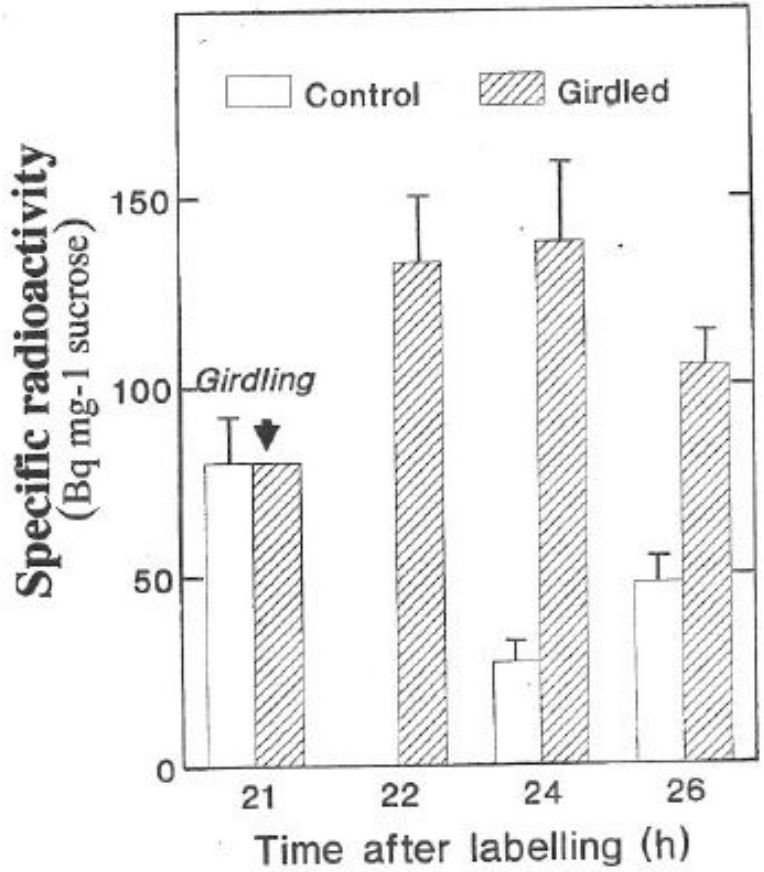
En revanche, le carbone alloué aux mutualistes peut avoir un effet feed-back sur la source en augmentant l'efficacité photosynthétique ou la surface des feuilles, voire en produisant un gain net de carbone pour la plante

Remobilisation des glucides du tubercule pour la fixation symbiotique

Activité de fixation de N après un jet de vapeur d'eau sur la tige



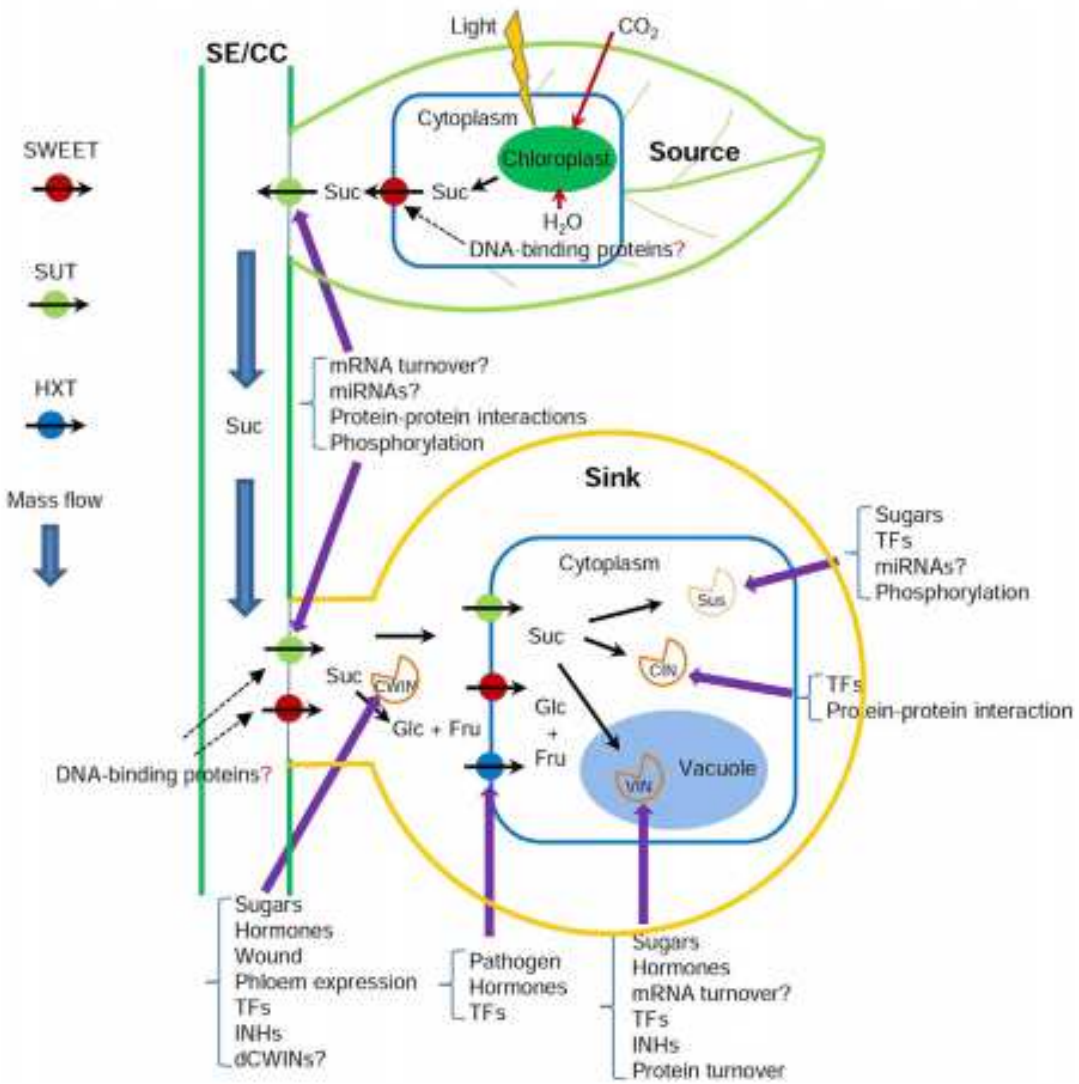
Activité spécifique du saccharose^{14}C dans les nodosités



Vaillant V et al *Plant Physiol. Biochem.*

Contrôle moléculaire de la répartition du carbone

Transporteurs et enzymes contrôlant le chargement, le déchargement apoplasmique dans le phloème du saccharose et son utilisation avec leurs régulateurs moléculaires respectifs



Y.L. Ruan *Journal of Integrative Plant Biology* 2017

Les enzymes du métabolisme des sucres et lesactivités de transport sont sous des régulations moléculaires complexes allant de la transcription à la «post-traduction

Bibliographie

Ainsworth E.A., Bush D.R. (2011) – Carbohydrate export from the leaf: A highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity. Plant Physiol. **155**: 64-69.

Braun D.M., Slewinski T.L. (2009) - Genetic control of carbon partitioning in Grasses: Roles of *Sucrose Transporters* and *Tie-Dyed* Loci in phloem loading. Plant Physiol. **149**: 71-81.

KnoblauchM.&PetersW.S. **(2010) -** Munch, morphology, microfluidics – our structural problem with the phloem. Plant, Cell and Environment 33, 1439–1452.

Savage J.A., Clearwater M.J., Haines D.F., Klein T., Mencuccini M., Sevanto S., Turgeon R. & Zhang C. (2018) - Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: how does phloem physiology affect plant ecology? Plant, Cell & Environment (2016) 39, 709–725

Slewinski T.L., Braun D.M. (2010) – Current perspectives on the regulation of whole-plant carbohydrate partitioning. – Plant Science **178**: 341-349.

Vaillant V., Desfontaines, L. (1995) - Assimilate partitioning in *Pachyrhizus erosus* tubers under short days. Physiol. Plant. **93**: 558-562,.

Vaillant V., Bade P. and Constant C. (2005) - Photoperiod affects the growth and development of yam plantlet obtained by *in vitro* propagation. *Biol. Plant.* **49 (3)**, 355-359.

rôle du phloème dans les interactions de la rhizosphère

- la libération de composés organiques par les racines dans le sol, peut représenter 30 à 90% de l'allocation de carbone des racines
- libération de mucilage, d'exsudats, de sécrétions et de cellules frontières, par la mort cellulaire (sénescence) et par le flux direct de carbone vers les mutualistes mycorhiziens et bactériens
- Les symbiotes s'appuient sur les plantes pour obtenir des glucides et pour les protéger. En échange, ils améliorent l'acquisition des éléments nutritifs des plantes ou, dans le cas des bactéries fixant l'azote (rhizobium), fournissent de l'azote biologiquement disponible à l'hôte.

AZOTE: *protéases, uréases*

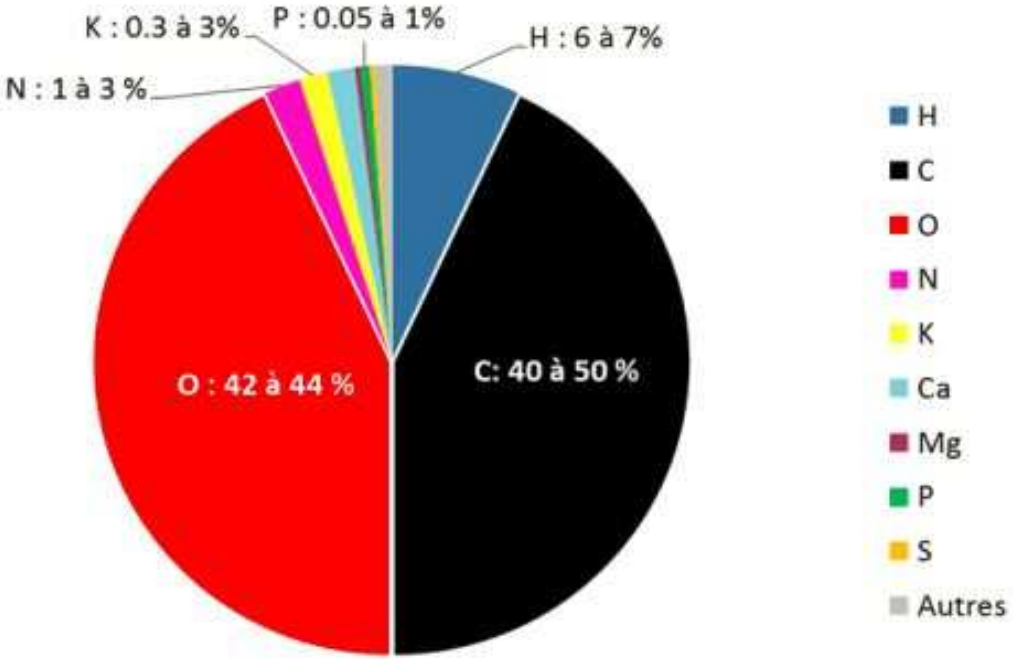
Dans le sol, l'azote se trouve sous forme organique (humus) ou minérale (ammonium NH_4+, nitrate NO_3-). L'azote organique provient des résidus des récoltes précédentes, d'engrais organiques, et doit être transformé par les bactéries présentes dans le sol en nitrates pour être utilisable par les plantes

SOUFRE: *sulfatases*

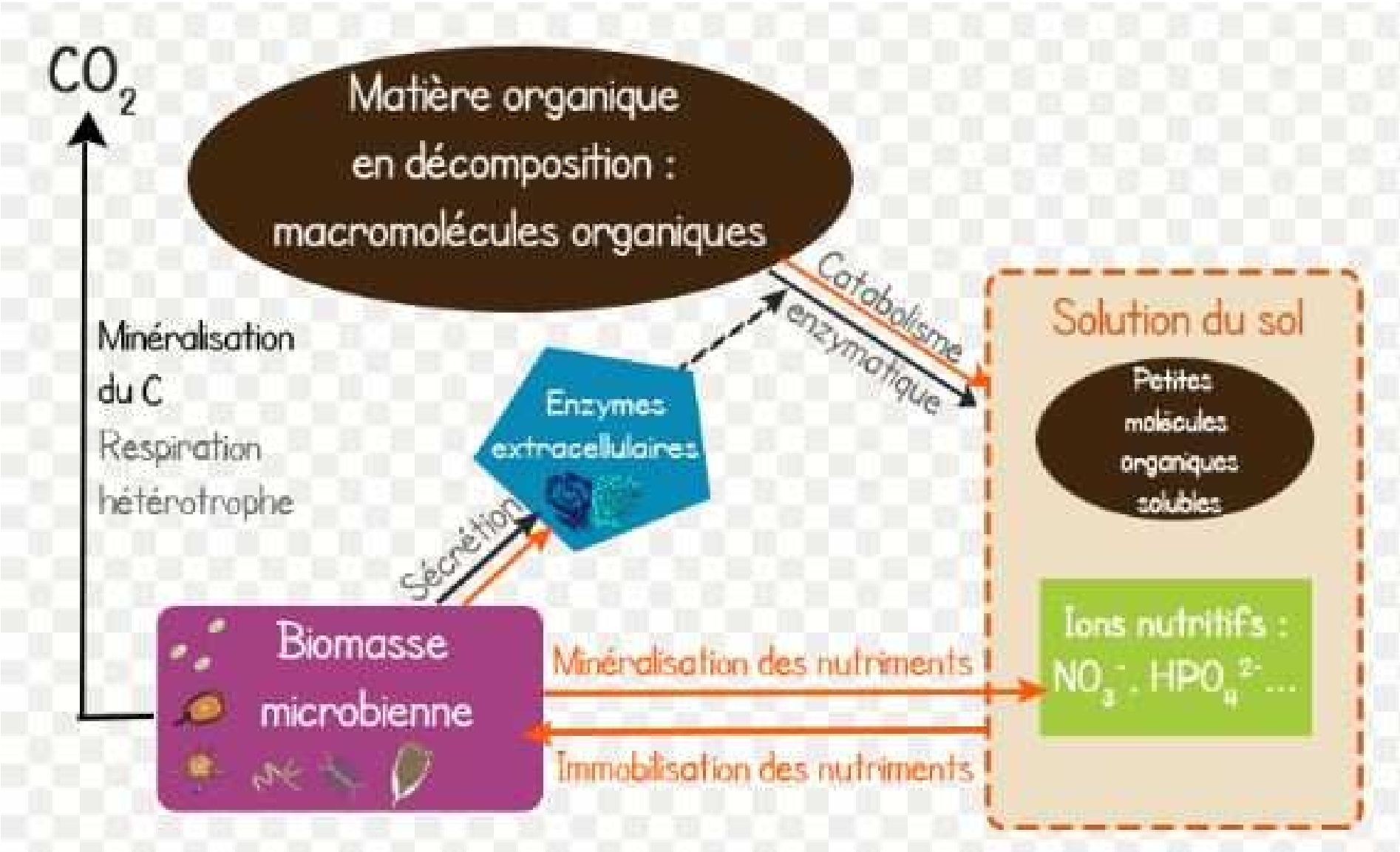
Seule la forme Sulfate est directement assimilable par la plante et soluble dans la solution du sol. Les autres formes devront s'oxyder sous l'action des bactéries du sol pour se rendre biodisponible

PHOSPHORE: *phosphatases*

Les mycorhizes jouent souvent un rôle fondamental dans l'absorption du phosphore par la plante. Ces dernières en sécrétant des enzymes sont capables d'absorber un phosphore fixé par le sol (forme non assimilable par la plante directement) pour le transmettre ensuite à la plante



Composition approximative (en % massiques) d'une matière sèche végétale de feuilles


CO_2
Matière organique en décomposition : macromolécules organiques
Catabolisme enzymatique
Solution du sol
Petites molécules organiques solubles
Minéralisation du C
Respiration hétérotrophe
Enzymes extracellulaires
Sécrétion
Biomasse microbienne
Minéralisation des nutriments
Immobilisation des nutriments
Ions nutritifs : NO_3^-, HPO_4^{2-}...

Les formes disponibles d'éléments minéraux proviennent :

- de la Matière organique, suite à la minéralisation des nutriments qui est le résultat d'interactions entre toute une diversité d'organismes du sol
- de la solubilisation de minéraux du sol, liée aux équilibres chimiques mais aussi à L'action des organismes du sol
- d'engrais de synthèse apportés au sol par les agriculteurs.

MESURES DES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES DES SOLS

Ces mesures permettent, en particulier :

- Suivre la dégradation de la matière organique
- Suivre les cycles biogéochimiques (Carbone, Azote, Phosphore et Soufre)
- Mesurer l'impact des pratiques anthropiques (pratiques culturales, itinéraires techniques)

Activités spécifiques suivies pour chaque cycle

Activité globale : Deshydrogénase, FDA
Cycle du Carbone : b-Glucosidase
Cycle de l'Azote : Uréase, protéase
Cycle du Phosphore : Phosphatase
Cycle du Soufre : Sulfatase

le **sol** peut s'appauvrir en matière organique et en éléments **minéraux** si par exemple on n'apporte pas assez de matière organique (fumier, compost,&) tout en exportant des quantités élevées de végétaux (sans retour au **sol** des résidus de culture)