



**HAL**  
open science

# La libération de composés organiques par les racines (rhizodéposition): modélisation et impact sur la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes

Christophe Nguyen

## ► To cite this version:

Christophe Nguyen. La libération de composés organiques par les racines (rhizodéposition): modélisation et impact sur la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes. Sciences du Vivant [q-bio]. 2007. tel-02821427

**HAL Id: tel-02821427**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02821427>**

Submitted on 6 Jun 2020

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/228067421>

# La libération de composés organiques par les racines (rhizodéposition): modélisation et impact sur la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes

Thesis · June 2013

DOI: 10.13140/RG.2.2.24365.84969

CITATIONS

2

READS

253

1 author:



Christophe Nguyen

French National Institute for Agriculture, Food, and Environment (INRAE)

85 PUBLICATIONS 2,649 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Relative contribution of *de novo* Cd uptake vs. remobilization for grain Cd loading in durum wheat [View project](#)



SimTraces : A Numerical simulator for predicting the accumulation of Trace Elements by crops [View project](#)



Ecole Doctorale **Ressources, Produits, Procédés, Environnement**, Nancy

Mémoire de Titres & Travaux et Projet Scientifique en vue de l'obtention du  
Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches

## **La libération de composés organiques par les racines (rhizodéposition): modélisation et impact sur la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes**



**NGUYEN Christophe**

Soutenu publiquement le 15 mai 2007 devant un jury composé de :

**Armand Guckert:** Professeur Emérite, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie & des Industries Alimentaires, Nancy

**Philippe Hinsinger:** Directeur de Recherches, INRA, Montpellier

**Erik Smolders:** Professeur, Division Soil and Water Management, Université Catholique, Leuven

**Bertrand Muller:** Chargé de Recherche INRA, Montpellier

**Jérôme Balesdent:** Directeur de Recherche, INRA, Aix en Provence

**Loïc Pagès:** Directeur de Recherche, INRA, Avignon

**Sylvain Pellerin:** Directeur de Recherche, INRA, Bordeaux

UMR INPL (ENSAIA) INRA Agronomie & Environnement, Vandoeuvre les Nancy

UMR INRA ENITAB, Transfert sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés, Villenave d'Ornon

## Sommaire

Liste des tableaux.....	4
Liste des figures.....	5
Liste des photographies.....	9
Remerciements.....	10
Résumé .....	15
Abstract.....	16
Avant-propos.....	17

## Bilan d'activités..... 19

1	Formation et encadrement de jeunes chercheurs.....	24
1.1	Doctorat.....	24
1.2	Post-doctorat.....	25
1.3	DEA encadrés.....	26
1.4	Autres stages encadrés.....	27
2	Participations à des projets.....	28
3	Participation à des réseaux.....	30
4	Enseignements.....	31
5	Formation Continue suivie.....	31
6	Participation à des conseils/commissions.....	31
7	Expertise scientifique.....	32
7.1	Lecteur arbitre pour des revues scientifiques internationales.....	32
7.2	Evaluation de projets scientifiques.....	32
7.3	Participation aux jurys et comités de pilotage.....	32
8	Responsabilités au sein de l'UMR.....	33
9	Production scientifique.....	33
9.1	Articles scientifiques dans des revues internationales à comité de lecture ...	33
9.2	Chapitres d'ouvrages scientifiques.....	35
9.3	Communications dans des congrès avec actes.....	35
9.4	Communications dans des congrès sans actes.....	36
9.5	Conférences invitées.....	39
9.6	Rapports.....	39
9.7	Documents d'évaluation de la recherche.....	40
9.8	Documents à vocation de transfert.....	40

## Mémoire des Travaux 1996-2006

.....	41	
1	Introduction.....	42
2	Contexte et objectifs.....	43

3	Les constituants de la rhizodéposition .....	46
3.1	Les sécrétions .....	47
3.2	Les cellules de la coiffe .....	50
3.3	Les exsudats .....	51
3.4	Les produits de la lyse cellulaire et de la sénescence .....	53
3.5	Estimation des proportions relatives des rhizodépôts .....	53
4	Quantification de la rhizodéposition .....	54
4.1	Les approches.....	54
4.2	Etude de la respiration rhizosphérique .....	57
5	Construction d'un indicateur de la rhizodéposition .....	68
5.1	Contexte et objectifs.....	68
5.2	Mise au point de la méthode .....	69
6	Modélisation de l'exsudation racinaire .....	73
6.1	Contexte et objectifs.....	73
6.2	Modélisation de l'exsudation d'une racine .....	74
6.3	Première approche de la modélisation de l'exsudation d'un système racinaire 84	
7	Impact des rhizodépôts sur les transformations de l'azote.....	89
7.1	Le modèle de transformation couplé du carbone et de l'azote .....	89
7.2	Détermination des paramètres de biodégradation du mucilage et des exsudats dans le sol.....	90
7.3	Calcul de l'immobilisation de N dans la rhizosphère.....	93
8	Doit-on prendre en compte l'effet des rhizodépôts sur la structure des communautés microbiennes pour comprendre les transformations de N dans la rhizosphère? ..	95
9	Conclusions .....	96
	<b>Projet Scientifique</b> .....	<b>99</b>
1	Contexte du projet.....	100
2	Description du projet d'équipe et positionnement du projet personnel .....	103
2.1	Les éléments et plantes modèles étudiés par l'équipe .....	103
2.2	Modélisation de l'offre du sol en ETM biodisponible.....	104
2.3	Modélisation du transfert sol-plante des ETM .....	108
3	Les grandes lignes du projet .....	109
3.1	Modélisation des interactions entre la rhizodéposition et la biodisponibilité des ETM pour la plante .....	109
3.2	Contribution à l'élaboration d'un modèle intégré du transfert des ETM du sol vers la plante (Figure 34).....	114
4	Positionnement du projet au niveau national et international, collaborations envisagées	118
5	Conclusion .....	120

## Liste des tableaux

Tableau 1: Composés libérés par les racines en solution nutritive. D'après Rovira, (1969), Grayston <i>et al.</i> , (1996), .....	47
Tableau 2: Concentrations typiques dans le cytoplasme des cellules et dans la solution du sol des solutés majoritaires présents dans les exsudats racinaires. D'après Farrar <i>et al.</i> (2003) et Jones, (1998). .....	51
Tableau 3: Estimation de la production des différents rhizodépôts d'après une revue de la littérature (Nguyen, 2003) .....	53
Tableau 4: Qualité de l'ajustement et paramètres d'un modèle d'exsudation nette d'une racine isolée de maïs. Le modèle décrit un efflux brut de carbone (C), variable en fonction de la distance à l'apex $\Phi_E(x)$ et un influx de réabsorption des exsudats proportionnel à la concentration du C en solution. Le modèle a été ajusté à des cinétiques d'exsudation obtenues à partir de plantes exposées à la lumière ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ou à un ombrage ( $40 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écart-types. ....	82
Tableau 5: Composition des exsudats synthétiques .....	91
Tableau 6: Paramètres estimés du modèle de minéralisation du carbone et de l'azote du mucilage et des exsudats artificiels. ....	93
Tableau 7: Composition de l'UMR 1220 au 1er Janvier 2007 .....	102

## Liste des figures

- Figure 1: Organigramme de l'UMR 12/1121 INPL (ENSAIA) INRA Agronomie & Environnement 21
- Figure 2: Bilan des activités. Fig. 2a: Evolution des thématiques. Les différentes couleurs indiquent les changements de thématiques. Les couleurs proches (>1999) correspondent à une évolution plus qu'une réorientation. Fig. 2b: Synthèse des principales activités. Fig. 3b: Evolution de la production d'articles primaires. Les facteurs d'impacts portent sur les publications réalisées à partir de 1999..... 23
- Figures 3: Evolution du nombre de publications relatives à la rhizosphère, à l'exsudation racinaire et à la rhizodéposition depuis 1973 (base de données CAB) et 1992 (base de données Web of science). Pour l'année 2006, la valeur du nombre de publications référencées dans la base de données CAB figure entre parenthèses pour indiquer que la mise à jour de la base n'est pas achevée. .... 42
- Figure 4: Fig. 4a: Cycle de l'azote dans le sol. Les flèches rouges indiquent les processus assurés par la microflore du sol. Fig. 4b: Impact des rhizodépôts sur la minéralisation/organisation de N dans la rhizosphère..... 44
- Figure 5: Schéma récapitulatif de la démarche conduite pour relier la rhizodéposition avec les transformations de N dans le sol..... 45
- Figure 6: Représentation schématique de l'exsudation racinaire de sucres, acides aminés et acides organiques par diffusion passive et dans certains cas réabsorption active..... 52
- Figure 7: Répartition du  $^{14}\text{C}$  fixé par la plante lors d'un marquage ponctuel (MP) ou continu (MC) des photoassimilats. Les valeurs correspondent à la moyenne +/- le coefficient de variation calculée à partir de 237 jeux de données tirés de la littérature (Nguyen, 2003). La majorité des données concerne des plantes herbacées (blé, ray-grass, orge, maïs...) jeunes (âge médian de 86 et 28 jours pour les marquages ponctuels et continus). Les valeurs sont également exprimées en % du C transféré aux compartiments souterrains (=100% - fraction retrouvées dans les parties aériennes). .... 56
- Figure 8: Schéma conceptuel de la circulation du carbone dans différents compartiments de la plante et du sol. Les coefficients  $k_1$  à  $k_7$  correspondent aux vitesses spécifiques de transfert ( $\text{h}^{-1}$ ) du C entre les compartiments selon des cinétiques d'ordre 1. Le coefficient  $Y$  est le rendement de conversion des rhizodépôts en biomasse microbienne ( $\text{g C g}^{-1} \text{C}$ )..... 58
- Figure 9: Evolution de l'activité spécifique de la respiration du compartiment souterrain chez le blé dont les photoassimilats ont été marqués au  $^{14}\text{C}$  pendant la durée indiquée par les deux flèches rouges (d'après Warembourg et Billès, 1979)..... 59
- Figure 10: Dispositif expérimental utilisé pour marquer ponctuellement les photoassimilats au  $^{14}\text{C}$  et pour suivre le dégagement du  $^{14}\text{CO}_2$  et du  $\text{CO}_2$  produit par le compartiment souterrain de la plante. .... 61

Figure 11: Activité spécifique ( $^{14}\text{C}/\text{C}$ ) du $\text{CO}_2$ émanant du sol après un marquage ponctuel des photoassimilats du maïs en conditions contrôlées. Les bandes grisées correspondent aux phases nocturnes (8h). (Todorovic <i>et al.</i> , 2001b).....	63
Figure 12: Effet de la photopériode sur l'évolution de l'activité spécifique ( $^{14}\text{C}/\text{C}$ ) du $\text{CO}_2$ émanant du sol après un marquage ponctuel des photoassimilats du maïs en conditions contrôlées. Les bandes grisées correspondent aux phases nocturnes (Todorovic <i>et al.</i> , 2001b).....	64
Figure 13: Schéma illustrant la synthèse et la remobilisation de l'amidon en fonction de la durée de la photopériode. L'amidon s'accumule en couches superposées. En rouge figure la couche marquée au $^{14}\text{C}$ , l'exposition des plantes au $^{14}\text{CO}_2$ ayant toujours eu lieu 7h après le début de la photopériode. La synthèse étant proportionnelle à la durée de la phase nocturne, il y a moins d'amidon marqué dans le cas de la photopériode de 20h. Les horaires situés à côté des barres correspondent à la phase nocturne. Ils montrent que l'amidon est remobilisé relativement plus tardivement dans la nuit si la photopériode est allongée. ....	65
Figure 14: Suivi de la dynamique de répartition du $^{14}\text{C}$ dans les compartiments végétaux et dans le sol après une exposition ponctuelle des parties aériennes au $^{14}\text{CO}_2$ . a: Positionnement des échantillonnages, b: activité $^{14}\text{C}$ dans les différents compartiments de la plante, dans le sol et dans la biomasse microbienne (BM), c: évolution de la teneur des feuilles en amidon et évolution de l'activité $^{14}\text{C}$ dans la fraction C insoluble des feuilles extraite par l'éthanol bouillant (Todorovic <i>et al.</i> , 2001a).....	66
Figure 15: Protocole du test évaluant l'activité des microorganismes du sol. L'échantillon de sol est divisé en deux sous-échantillons destinés ou non à être fumigés avec des vapeurs de chloroforme. Le $^{14}\text{C}$ -glucose est apporté aux échantillons qui sont incubés à l'obscurité. On détermine le $^{14}\text{CO}_2$ piégé dans la soude et le $^{14}\text{C}$ -soluble contenu dans la biomasse microbienne, ce dernier étant la différence de $^{14}\text{C}$ soluble entre le sous-échantillon fumigé et le sous-échantillon non fumigé.....	70
Figure 16: Vitesse d'absorption du $^{14}\text{C}$ -glucose par les microorganismes du sol en fonction de la quantité ajoutée. La vitesse est mesurée par la disparition du traceur en vérifiant l'absence de sorption sur la matrice minérale. Les ajustements correspondent à des fonctions Michaeliennes. Le graphe inclus correspond à l'ajustement pour les très faibles apports. 70	70
Figure 17: Minéralisation ( $^{14}\text{CO}_2$ ) et incorporation dans le Csoluble microbien ( $^{14}\text{C}_{\text{FE}}$ ) après un apport de $^{14}\text{C}$ -glucose à du sol postérieur à la stimulation de l'activité microbienne par du glucose non marqué.....	71
Figure 18: Utilisation du $^{14}\text{C}$ -glucose par les microorganismes du sol. a: Le $^{14}\text{C}$ -glucose est injecté dans le voisinage des racines et sa minéralisation est suivie dans le temps. b: le $^{14}\text{C}$ -glucose est apporté à du sol rhizosphérique après échantillonnage destructif. La fraction $^{14}\text{C}_{\text{FE}}$ correspond au $^{14}\text{C}$ soluble microbien obtenu après fumigation du sol aux vapeurs de chloroforme (lyse des cellules microbiennes) et extraction au $\text{K}_2\text{SO}_4$ .....	72
Figure 19: Schéma indiquant les zones racinaires sélectionnées pour effectuer le prélèvement de sol rhizosphérique .....	75



- Figure 20: Minéralisation d'un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose par la microflore dans du sol non planté ou dans la rhizosphère de maïs cultivé en pots, défolié ou non à 50% une semaine avant la mesure..... 76
- Figure 21: Relation entre le  $^{14}\text{C}$  retrouvé dans le sol rhizosphérique et le  $^{14}\text{C}$  soluble des racines extrait par de l'éthanol. L'expérience porte sur des plantes de *Lolium multiflorum* cultivées en sol à deux niveaux d'azote en conditions contrôlées. Les cercles pleins correspondent à un apport équivalent à  $150 \text{ kg N ha}^{-1}$ , les cercles blancs correspondent aux témoins sans apport de N (Henry *et al.*, 2004)..... 77
- Figure 22: Relation entre la teneur des racines en C soluble extrait par l'éthanol et l'activité microbienne rhizosphérique évaluée par la minéralisation pendant 6 jours d'un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose. a: Maïs échantillonné à partir de parcelles fertilisées pendant 7 ans avec une fumure minérale ou organique (lisier, fumier de porcs). b: Différentes espèces spontanées cultivées en conditions contrôlées..... 78
- Figure 23: Relation entre la teneur en C soluble dans les racines et la longueur de ces dernières pour des plantes exposées à la lumière ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) ou à l'ombre ( $40 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )..... 78
- Figure 24: Evolution du C organique dans la solution de  $\text{CaCl}_2$  dans laquelle baigne une racine. Les étoiles indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ) entre les plantes ombrées et celles placées en pleine lumière. .... 82
- Figure 25: Efflux brut de C ( $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) en fonction de la distance à l'apex ( $x \text{ cm}$ ) simulé à partir des paramètres obtenus par ajustement d'un modèle  $\Phi_E(x) = \alpha/(1+x)^{\gamma}$  à des cinétiques de libération de C par des racines individuelle de maïs. La barre verticale correspond à la plus petite longueur de racine utilisée expérimentalement ( $x = 1.8 \text{ cm}$ )..... 83
- Figure 26: Caractéristiques du système racinaire simulé pour une plante de maïs. Les effectifs des racines, les longueurs et les surfaces racinaires sont donnés pour les primaires (I), secondaires (II), tertiaires (III) et pour l'ensemble des racines (totales). .... 85
- Figure 27: Simulation des caractéristiques de l'exsudation de C par un système racinaire au cours de son développement pour les racines primaires (I), secondaires (II), tertiaires (III) et pour l'ensemble des racines (totales)..... 86
- Figure 28: Simulation de l'exsudation de C par les racines primaires, secondaires et tertiaires dans une couche de sol d'épaisseur  $0.2 \text{ cm}$  autour de la racine. La variabilité de l'exsudation provient de la variabilité de longueur et de diamètre des racines..... 87
- Figure 29: Simulation de l'exsudation (Fig 28a) et de l'exsudation rapportée à la matière sèche racinaire (Fig 28b) en fonction de la longueur et du diamètre ( $d$ ) de la racine. La masse de matière sèche racinaire est donnée par  $MS = \rho \pi d^2 / 4L$  ou  $\rho = 0.13 \text{ mg MS cm}^{-3}$  racine, déterminé expérimentalement..... 88
- Figure 30: Minéralisation apparente du carbone et de l'azote du mucilage et des exsudats artificiels incubés au laboratoire dans du sol ayant été fertilisé avec de l'ammonitrate ou du fumier de porc composté pendant 7 ans. La minéralisation apparente correspond à la

- différence de production de CO<sub>2</sub> ou d'azote minéral entre le sol témoin sans apport de rhizodépôts et le sol amendé avec le mucilage ou les exsudats..... 92
- Figure 31: Simulation de l'immobilisation nette de N consécutive à la libération d'exsudats ou de mucilage par un système racinaire de maïs au cours de son développement. L'immobilisation de N est donnée pour la totalité des racines (Totale) ainsi que pour les racines primaires (I), secondaires (II) et tertiaires(III)..... 93
- Figure 32: Approche de l'équipe pour modéliser l'offre du sol en ETM. Les initiales des membres de l'équipe sont placées entre étoiles (\*\*) au niveau des thématiques spécifiques: AS=A. Schneider, LD=L. Denaix, VSD=V. Sappin-Didier, CN=C. Nguyen. Les flèches pleines correspondent aux flux de matière, les flèches en pointillés au flux d'informations. Les rectangles illustrent les compartiments, les ovales sont des variables externes..... 106
- Figures 33: Actions possibles des ligands racinaires (L) sur la concentration en métal libre (M) dans la rhizosphère. L'épaisseur des flèches reflète l'importance des flux. M, L et ML se déplacent par la convection (Conv.) et la diffusion (Diff.). Le pouvoir tampon du sol est b. .... 110
- Figure 34: Schéma conceptuel du modèle de transfert sol plante des ETM qui pourrait être développé par l'équipe Eléments Traces de l'UMR TCEM. Les initiales des membres de l'équipe sont placées entre étoiles (\*\*) au niveau des thématiques spécifiques: AS=A. Schneider, LD: L. Denaix, VSD: V. Sappin-Didier, CN: C Nguyen. Les flèches pleines correspondent aux flux de matière, les flèches en pointillés au flux d'informations. Les rectangles illustrent les compartiments, les ovales sont des variables externes ..... 115

## Liste des photographies

- Photographie 1: Mucilage hydraté à l'extrémité des racines nodales d'un pied de maïs prélevé au champ ..... 48
- Photographie 2: Dispositif de culture de plante en hydroponie axénique permettant la percolation de la solution nutritive dans le compartiment racinaire. Photographie d'E. Paterson, The Macaulay Institute, Aberdeen..... 54
- Photographies 3: Marquage ponctuel des photoassimilats de maïs au  $^{14}\text{C}$ . a: Enceinte pour l'exposition des parties aériennes au  $^{14}\text{CO}_2$ . b: Dispositif permettant la séparation étanche des atmosphères aériennes et souterraines pour collecter la respiration du sol. C: échantillonnage des racines et du sol rhizosphérique (sol adhérent aux racines)..... 62
- Photographie 4: Racines de *Lolium multiflorum* cultivées en hydroponie et inoculées avec un *Pseudomonas* bio-capteur rapportant la disponibilité en substrats carbonés (gène *lux*). (a) : photo en lumière naturelle, (b) bioluminescence transcrite en fausses couleurs (Henry, 2004)..... 74
- Photographies 5: Dispositif permettant de mesurer l'exsudation de racines individuelles de maïs. a: vue d'ensemble du rhizotron. b: détail du tuyau de silicone dans lequel est enfilée une racine qui exsude dans une solution de  $\text{CaCl}_2$  (5 mM) injectée et prélevée à l'aide d'une seringue. Les racines étudiées se développent dans un espace saturé en humidité, entre le sol et une plaque transparente..... 81

## Remerciements

De prime abord, ce mémoire me permet d'exprimer la reconnaissance que je porte à plusieurs personnes qui m'ont formé, soutenu, guidé, influencé et motivé.

Mes premiers remerciements vont au Professeur Armand Guckert. Je lui dois un soutien permanent depuis mon DEA. Je lui suis particulièrement reconnaissant de m'avoir accepté en thèse au sein de son laboratoire puis de m'avoir réintégré à mon retour de coopération dans le cadre d'un poste d'ATER. Je le remercie sincèrement de m'avoir proposé le poste de Chargé de Recherche INRA et de m'y avoir préparé. Son soutien et sa confiance m'ont permis de pouvoir exercer aujourd'hui le métier auquel je me destinais. Je le remercie d'avoir bien voulu être le tuteur de la réalisation de ce mémoire. Je lui témoigne toute ma gratitude et mon amitié.

François Le Tacon et Frédéric Lapeyrie ont été mes deux premiers tuteurs lors de mon DEA. Ils ont su transformer la simple affinité que j'avais pour la recherche en une passion durable. Je leur témoigne toute ma reconnaissance et mon amitié pour leur accompagnement et leur soutien durant ma carrière à Nancy.

Sylvain Plantureux a pris la direction de l'UMR à sa création en 2000. Je tiens à lui adresser mes sincères remerciements pour avoir mis à la disposition de l'équipe, tous les moyens nécessaires pour la réalisation de mes travaux dans un souci d'équité et de transparence. Je lui témoigne également ma reconnaissance pour l'écoute, la compréhension et le soutien dont il a fait preuve au cours de mon projet de mobilité.

Merci également à Christophe Robin, mon tuteur écophysiologiste qui m'a, entre autre, formé au traçage des photoassimilats par le  $^{14}\text{C}$ . Je suis reconnaissant à Christophe de m'avoir impliqué sans réserve dans les réseaux et programmes auxquels il participe activement. Merci à lui pour son investissement dans le fonctionnement de l'équipe et pour son amitié constante. Il peut être assuré de la mienne.

Qu'aurait été ma vision de la rhizosphère sans mes collègues microbiologistes de l'équipe: Emile Bénizri, Séverine Piutti, Sophie Deschaume et de Dijon: Laurent Philippot et Fabrice Martin? Certes, il me reste encore des progrès à faire dans le domaine de l'écologie microbienne. Par exemple, l'étude de la redondance fonctionnelle doit-elle mettre en oeuvre une approche polyphasique pour l'étude de la structure génétique des communautés microbiennes fonctionnelles par de la génomique fondée sur la RISA, l'ARDRA ou la DGGE ou doit-on privilégier la transcriptomique en utilisant bien sûr la t-RFLP pour explorer ultérieurement la protéomique voire la métabolomique? J'hésite encore. Toujours est-il que j'ai appris que l'écologie microbienne pourrait bien être dans certains cas déterminante dans le fonctionnement de la rhizosphère. Merci à vous pour cette culture.

Frédéric Bourgaud et furocoumarines restent pour moi indissociables. Frédéric m'a fait découvrir le métabolisme secondaire des végétaux et la phytochimie pour lesquels je conserve un intérêt certain. Merci pour cela.

Mes remerciements vont également à Phuy Chhoy Vong, pour sa responsabilité dans la gestion du laboratoire isotope et pour ma formation à la radioisotopie. Notre collaboration scientifique fut trop tardive, c'est bien dommage!

J'exprime ma gratitude à Christine Todorovic, Frédéric Henry, Fabienne Froux, Emmanuelle Personeni, Angélique Christophe, Anne-Laure Marchand, Stéphane Bazot, Matthieu Valé, Huynh Cong Luyen, Philippe Bof, Jean-Yves Grimal, Dominique Robin, Blandine Caquet, Emmanuel Texier pour leur contribution importante à mon travail et pour ce qu'il m'ont appris sur l'encadrement.

Merci à Dominique Thiery, Amina Gautier, Anne-Marie Claude, Patrice Marchal, Michel Philbert qui ont été mes compagnons d'expérimentations: fabrication de dispositifs, mise au point des protocoles analytiques, aide aux échantillonnages et analyses, retrouver l'introuvable...Merci également à Marie-France Susset et Thamara Olivier pour leur aide dans l'administratif et dans la gestion. Merci de m'avoir aidé à cheminer dans les méandres de la complexité administrative.

Je n'oublie pas:

- Bernard Amiaud, notre botaniste écologue: un peu de rêve autour des stratégies d'espèces à quatre pattes au milieu d'une prairie de Mirecourt ou de l'art de déterminer les graminées au stade végétatif: c'est doux, ça gratte au toucher, c'est brillant, c'est sucré.....
- Alain Hehn: un bélier qui cache bien son jeu! Merci pour son investissement important dans le fonctionnement du labo et pour les améliorations qui en ont résulté!
- Eric Gontier: Arrivés ensemble, nos trajectoires se séparent la même année sans que nous ayons eu ou pris le temps de croiser nos thématiques respectives au sein d'un projet qui aurait pu s'intituler "exsudation de métabolites secondaires chez les plantes à traire"!
- Gérard Catroux pour la confiance qu'il m'a accordée en me poussant à être porteur des PNSE, et pour nos discussions bien sympathiques...
- l'équipe Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers pour leur accueil et leur soutien durant mon projet de mobilité. Merci notamment à Etienne Dambrine, Jacques Ranger, Marie-Pierre Turpault, Bernd Zeller et Séverine Bienaimé pour leur amitié, les discussions et les projets conduits ensemble.

- Jean Luc Dupouey: écologie, botanique, SAS-tistiques et de nombreuses voies d'escalades mémorables, de la Lorraine (si si !!) aux dentelles de Montmirail en passant par les gorges de la Jonte. Etienne et Jean-Luc m'ont appris à rechercher la "jolie histoire" qui se cache toujours derrière la froideur apparente des hypothèses scientifiques.
- Philippe Hinsinger et l'équipe Rhizosphère & Symbiose pour leur accueil, leur écoute et les discussions lors de mon projet de mobilité. J'adresse un remerciement particulier à Philippe pour m'avoir incité à faire une communication orale et un article de synthèse sur la rhizodéposition.
- Eric Paterson & Sue Grayston d'Aberdeen pour m'avoir appris entre autres, qu'il fallait une caméra d'astronome qui sonde l'univers pour filmer les bactéries bioluminescentes de la rhizosphère. Merci pour ces collaborations, de la rhizosphère ...aux vastes étendues des Highlands.
- Erwin Dreyer, André Granier, pour leur sympathie et leurs discussions sur les flux de carbone et la respiration du sol. Merci à Patrick Gross pour son aide irremplaçable lors de la mise en place des dispositifs de marquages, toujours accompagnée d'un sourire.
- Loïc Pagès: Les systèmes racinaires que Kutschera dessinait à l'encre de chine après excavation, Loïc les fait pousser sur ordinateur. Magique! Une collaboration précieuse? Bien sûr, mais avant tout en raison de la sympathie de Loïc!
- Sylvie Recous a joué un rôle central dans mon apprentissage de la modélisation des flux couplés de C et N dans le sol. Merci pour l'accueil toujours chaleureux qu'elle a fait à mes sollicitations répétées et parfois insistantes. Merci également à Bruno Mary pour ses discussions sur le modèle de minéralisation couplée C et N des exsudats et mucilage.
- Thierry Morvan: 250 carottages+tamisages de sol+racines en une journée et demie, avec le sourire et la bonne humeur, ça crée des liens!

Je remercie Laurent Bruckler directeur du Département Environnement & Agronomie de l'INRA et ses adjoints Jérôme Balesdent, Patrick Bertuzzi et May Balabane pour avoir été à l'écoute de mon souhait d'évolution de thématique et pour avoir assuré le bon déroulement de ma mobilité.

Je tiens à adresser mes plus sincères remerciements à tous les membres de l'UMR TCEM sans exception, pour l'accueil très chaleureux qu'ils m'ont fait sans réserve. Je remercie plus particulièrement Sylvain Pellerin qui a bien voulu m'accueillir dans l'UMR qu'il dirige et qui a orchestré mon intégration avec le plus grand soin. Je le remercie pour ses remarques constructives sur mon manuscrit. J'exprime également ma reconnaissance à Laurence Denaix

pour son accueil chaleureux au sein de l'équipe qu'elle anime. Merci à Alain Mollier, qui m'a fait visiter les environs pour trouver un logement et qui m'a accepté par ailleurs avec gentillesse comme co-locataire de bureau.

Je remercie Laurence Denaix, André Schneider, Valérie Sappin-Didier et Alain Mollier pour les nombreuses discussions qui constituent pour moi une voie majeure d'apprentissage des nouvelles compétences que je dois acquérir. Merci pour votre patience, votre disponibilité et votre enthousiasme.

Je remercie enfin les membres du jury pour leur analyse de mon travail et leur contribution à ma réflexion.

*A ma mère,  
A Valérie, Robin et Camille*



## Résumé

La libération de composés organiques variés par les racines (rhizodéposition) détermine en grande partie la spécificité de la rhizosphère. Ce mémoire présente les travaux passés et futurs consacrés à la modélisation de la rhizodéposition en relation avec l'écophysiologie de la plante afin d'évaluer les conséquences de ce phénomène sur la disponibilité des éléments minéraux pour les plantes.

Le premier objectif a été de quantifier la rhizodéposition et de déterminer comment l'écophysiologie de la plante contrôlait la libération de carbone (C) par les racines. Nous avons montré l'étroit couplage entre l'activité microbienne rhizosphérique et la photosynthèse. Environ 19% des photoassimilats sont restitués en moins de 10 h à l'atmosphère après avoir été alloués aux racines, respirés par ces dernières, libérés dans le sol et métabolisés par les microorganismes de la rhizosphère. Durant la phase nocturne, la rhizodéposition est maintenue à partir d'amidon synthétisé durant la photopériode. Nos travaux ont également confirmé la difficulté de quantifier la rhizodéposition pour des plantes cultivées dans du sol non stérile. C'est pourquoi, nous avons mis au point un biotest pour évaluer l'activité microbienne dans la rhizosphère afin d'identifier les déterminants de la rhizodéposition. Nous avons montré que la gestion des assimilats ainsi que la variabilité longitudinale de la rhizodéposition le long d'une racine sont des éléments importants.

Nous avons alors proposé un modèle prédictif de l'exsudation, composante importante de la rhizodéposition, qui correspond à la diffusion passive de solutés organiques racinaires vers la solution du sol. A l'échelle de la racine tout d'abord, le modèle décrit un efflux de C variable en fonction de la distance à l'apex et un flux de réabsorption active des exsudats. Le modèle reproduit correctement les cinétiques expérimentales d'exsudation de racines individuelles. Ce modèle a été ensuite couplé à un modèle de l'architecture du système racinaire du maïs publié dans la littérature, pour simuler l'exsudation d'une plante au cours de son développement. Nous avons estimé qu'au stade de la floraison femelle, l'exsudation cumulée s'élevait à environ 5 g C par plante. Le modèle prédit l'exsudation à l'échelle de la plante en prenant en compte la morphologie du système racinaire (nombre d'apex, diamètre et longueur des racines). Il permet donc de comprendre les effets de l'environnement sur l'exsudation dès lors que ce dernier modifie le système racinaire.

Afin de coupler la rhizodéposition avec les transformations de l'azote dans la rhizosphère, nous avons étudié la biodégradation du mucilage et des exsudats dans le sol. Nous avons déterminé que ces rhizodépôts immobilisaient respectivement 94 et 56 mg N g<sup>-1</sup> de C. A partir du modèle d'exsudation, il a été estimé que la quantité d'azote immobilisé par les 5 g de C exsudés par plante de maïs au stade de la floraison femelle était de 270 mg N (12% de l'azote de la plante). Pour une parcelle de maïs (80 000 plantes ha<sup>-1</sup>), l'exsudation totale serait de 392 kg C ha<sup>-1</sup> et l'immobilisation de l'azote s'élèverait à 22 kg N ha<sup>-1</sup>.

Les recherches futures porteront sur la poursuite de la modélisation de la rhizodéposition en relation avec l'écophysiologie de la plante, notamment en considérant l'architecture du système racinaire. Le contexte d'étude sera le prélèvement des éléments traces métalliques (ETM) par les plantes destinées à l'alimentation, cultivées sur des sols agricoles contaminés. Il s'agira de modéliser la production des composés de la rhizodéposition qui complexent les ETM et qui modifient en conséquence leur prélèvement par les racines (acides organiques, mucilages, acides aminés). Le projet comprend également la participation à l'élaboration par l'équipe d'un modèle de transfert sol-plante des ETM au cours du développement de la culture pour prédire la teneur en ETM des produits récoltés.

## Abstract

The release of organic compounds from roots (rhizodeposition) is a key process in the development of rhizosphere. This manuscript presents the past and future investigations aimed at modelling rhizodeposition in relation to plant functioning, in order to understand the impact of root-released compounds on mineral availability to plants.

Our first objective was to quantify rhizodeposition and to determine how plant functioning controls the release of C from roots. We showed a tight connection between rhizosphere microbial activity and photosynthesis. Within 10 h, around 19% of photoassimilates are translocated to roots, respired by them, released into the soil, metabolised by microorganisms and released back to the atmosphere. During dark periods, rhizodeposition is still maintained, from starch-C accumulated during the photoperiod. Our results confirmed the difficulty to quantify rhizodeposition in non-sterile soils. Therefore, we designed a biotest to evaluate the microbial activity in the rhizosphere in order to understand the key points that control rhizodeposition. We showed that assimilate availability and the longitudinal variability of rhizodeposition along a root axis were important factors to be considered.

Then, we proposed a model to predict root exudation, an important component of rhizodeposition that is the passive diffusion of root solutes to the soil solution. First, at the root scale, we modelled exudation by an efflux of C that decreases with the distance to the root apex and by an influx to simulate the active reuptake of exudates. The model gave good fits to experimental kinetics of exudation from apical root segments. The model was then merged with a model of root architecture from the literature to predict the whole root system exudation along with plant growth. We estimated that the cumulative exudation was 5 g C plant<sup>-1</sup> at the flowering stage for maize. The model enables to estimate exudation by considering the root morphology (length, diameter) and the number of root apices. Hence, the effects of environment on exudation can be assessed, provided that the environment affects the root system.

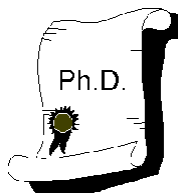
In order to link rhizodeposition with N transformations in the rhizosphere, we studied the biodegradation of mucilage and exudates in soil. We determined these rhizodeposits immobilised 94 and 56 mg N g<sup>-1</sup> C, respectively. From the above model, we calculated that the cumulative 5 g C from exudation would immobilise a total of 270 mg N (around 12% of plant N). For a plant density of 80 000 plants ha<sup>-1</sup>, exudation would be 392 kg C ha<sup>-1</sup> and N immobilisation was estimated at 22 kg N ha<sup>-1</sup>.

In the future, modelling of rhizodeposition will be continued, the objectives being to connect the organic compounds released from roots to trace element bioavailability to roots of crops. The modelling of root production of specific rhizodeposits (organic acids, mucilages, amino acids) in connection to plant functioning will be undertaken. This will part of a soil to plant transfer model for trace elements that will be developed by the group. This model will aim at predicting the content of harvested products in trace elements by considering both bioavailability of the metal in soil and plant development. The future research program also includes a significant contribution to the building of this model.

## Avant-propos

*Mon parcours scientifique n'a pas été linéaire. Au cours de mon DEA, de ma thèse et de mon séjour post-doctoral effectué outre-mer en tant que coopérant scientifique, j'ai abordé plusieurs thématiques que j'évoquerai simplement en avant-propos.*

*Le stage de DEA qui m'a été proposé par François Le Tacon et Frédéric Lapeyrie de l'INRA de Nancy portait sur les capacités d'un champignon ectomycorhizien *Laccaria bicolor* à mobiliser des formes insolubles de phosphore minéral et organique. Ce travail se situait dans le contexte d'amélioration des souches fongiques utilisées comme inoculum pour la mycorhization contrôlée du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en pépinière. L'amélioration de la nutrition phosphatée des arbres est en effet une des qualités majeures attribuée aux mycorhizes. J'ai contribué à développer un biotest *in vitro* pour étudier la variabilité phénotypique de dissolution du P chez une population d'individus haploïdes et chez les descendants diploïdes pour évaluer l'héritabilité du caractère (Nguyen et al., 1992b).*



*Mon travail de thèse a été réalisé au laboratoire Agronomie & Environnement de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires de Nancy (ENSAIA), dans le cadre d'une thématique émergente "Métabolites secondaires" sous la direction du Professeur Armand Guckert et de Frédéric Bourgaud. J'ai étudié la possibilité de produire un métabolite secondaire d'origine végétale, le psoralène, par des cellules indifférenciées issue de plantes du genre *Psoralea* (Leguminosae) (Bourgaud et al., 1995). Le psoralène (furocoumarine) est une matière active utilisée principalement dans le traitement de certaines maladies de la peau (vitiligo, psoriasis). Cette molécule présente également des applications potentielles dans la thérapie des troubles du sommeil et de la dépression. La production industrielle du psoralène par des cellules végétales cultivées en fermenteur était envisagée comme alternative à la synthèse chimique très coûteuse. Cette perspective a motivé les laboratoires pharmaceutiques Bergaderm SA à engager une thèse CIFRE qui m'a été proposée. J'ai étudié s'il était possible de faire synthétiser le psoralène par des cellules végétales indifférenciées cultivées en milieu liquide. Parallèlement à cette approche classique, j'ai examiné si cette molécule pouvait être produite par des racines génétiquement transformées par la bactérie *Agrobacterium rhizogenes*. Ces racines transformées présentent l'intérêt de croître rapidement et indéfiniment sans régulateur de croissance et en absence des parties aériennes, dès lors qu'on leur fournit les éléments nutritifs. Mes travaux ont permis 1) de mettre au point les protocoles pour l'obtention de cellules indifférenciées en milieu solide (cals) ou liquide (suspensions cellulaires) et pour l'obtention de racines transformées par *Agrobacterium rhizogenes* (Nguyen et al., 1992a), 2) de constituer un soucheur de plus de 130 cals obtenus à partir de différentes parties de la plante (cotylédons, tiges, feuilles) 3) d'établir une collection de racines transformées issues de plusieurs espèces de Psoralées, 4) d'améliorer les protocoles d'extraction et de quantification du psoralène (Bourgaud et al., 1994; Nguyen et al., 1997), 5) de montrer que les cellules indifférenciées perdaient leur capacité à synthétiser le psoralène et que les racines transformées ne synthétisaient pas de furocoumarines mais des*

flavonoïdes (Bouque et al., 1998). Ce résultat, certes décevant pour l'application industrielle, a été le point de départ de la thématique fondatrice de l'équipe 'Métabolites Secondaires' de l'actuelle UMR INPL-(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, qui porte sur la compréhension de la régulation de la voie de biosynthèse des furocoumarines.



J'ai effectué mon service national en tant que coopérant scientifique au Vanuatu pour le compte du CIRAD. J'y ai développé trois catégories de travaux dont une ne relève pas de la démarche scientifique: l'accompagnement des planteurs locaux à la conduite de la cacaoculture et de la caféiculture. Parallèlement,, j'ai travaillé sur des essais agronomiques pluriannuels relatifs à la culture du caféier et du cacaoyer (fertilisation, comparaison de génotypes, influence de l'ombrage et des cultures intercalaires). J'ai contribué à la mise en place et la gestion de quelques essais et j'ai réalisé l'analyse statistique des résultats obtenus les années précédentes sur la station. J'ai également participé à un programme de contrôle biologique d'*Adoretus versutus*, un ravageur de nombreuses cultures dont le cacaoyer. Introduit accidentellement, ce coléoptère a proliféré et causé des dégâts importants au Vanuatu. Un programme dédié à l'étude de son cycle biologique a été mis en place pour identifier les actions possibles permettant de contrôler les effectifs de ce ravageur. En liaison avec des chercheurs du CIRAD de Montpellier, j'ai procédé à des échantillonnages réguliers pour recenser les adultes et les larves. A partir d'échantillons que je leur envoyais régulièrement, l'équipe de Montpellier a recherché des pathogènes et bioagresseurs des larves d'*Adoretus versutus*. Ce travail a donné lieu à une publication à laquelle je suis associé (Beaudoin et al., 1995). Les travaux conduits lors de ma coopération scientifique m'ont permis de changer d'échelle en conduisant des expérimentations de terrain, ce qui contrastait fortement avec l'approche que j'avais développée durant mon doctorat.

A mon retour en France en 1994, le Laboratoire Agronomie & Environnement de l'ENSAIA prévoyait de recruter un Maître de conférences en biotechnologies végétales pour l'équipe "Métabolites secondaires" et un Chargé de recherche INRA travaillant sur la rhizodéposition pour l'équipe "Rhizosphère". J'ai eu la chance qu'A. Guckert, directeur du laboratoire, m'accorde sa confiance et me propose un demi-poste d'Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche à l'ENSAIA. Cela m'a permis de faire l'apprentissage de l'enseignement et de préparer les deux concours, notamment en me formant à la thématique de la rhizodéposition qui est devenue mienne depuis mon recrutement sur le poste INRA fin 1996.



# Bilan d'activités



**NGUYEN  
Christophe**

**Etat civil**

Né le 02 Avril 1967, Saint Germain en Laye (78)  
Marié, 2 enfants (nés en 1994 et 1997)  
Nationalité Française

**Coordonnées**

UMR 1220 INRA-ENITAB  
Transfert sol plante et Cycle des Elements Minéraux dans les écosystèmes cultivés (Dir.: S. Pellerin)

Equipe Biogéochimie des Eléments Traces (BIOGET)  
Animatrice: L. Denax

71 avenue E. Bourlaux  
BP 81  
33683 Villenave d'Ornon  
05 56 12 25 07  
Christophe.Nguyen@bordeaux.inra.fr

**Formation**

INPL, Nancy  
Sciences Agronomiques  
1992: Doctorat  
Mention très honorable avec félicitations.

INPL-ENSAIA, Nancy  
Spécialisation: productions végétales  
1989: Ingénieur agronome

INPL-ENSAIA, Nancy  
Sciences Agronomiques  
1989: Diplôme de DEA  
Mention assez bien.

Mathématiques & Biologie,  
Lycée Hoche, Versailles  
1984-1986: Classes préparatoires

Poissy (78)  
Mention très bien.  
1984: Baccalauréat, série D

**Titres**

Chargé de Recherches INRA  
CR1  
Docteur de L'INPL en Sciences Agronomiques  
Ingénieur Agronome ENSAIA

**Expérience**

1996 ->: Chargé de Recherche INRA  
Département Environnement & Agronomie

2006 => UMR 1220 "Transfert sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés" (Dir. S. Pellerin).  
Centre INRA de Bordeaux-Aquitaine  
Thématique: Modélisation de la rhizodéposition et de ses conséquences sur la biodisponibilité des éléments traces métalliques

1996-2005: UMR INPL (ENSAIA)-INRA  
Agronomie & Environnement  
(Dir. Prof.S. Plantureux), Centre INRA de Nancy  
Thématique: Modélisation de la rhizodéposition carbonée et de ses conséquences sur la minéralisation/immobilisation de N dans la rhizosphère

1994-1996: Attaché Temporaire  
d'Enseignement et de Recherche

1/2 poste  
Biotechnologies végétales  
et amélioration des plantes  
ENSAIA, Nancy.

1992-1994: Coopérant du Service National

Agronomie et développement de  
la cacao-culture et de la caféiculture  
Espiritu Santo, (Vanuatu),  
Pour le CIRAD-Cultures Pérennes.

1989-1992: Thèse de doctorat de l'INPL

Contrat CIFRE avec les laboratoires  
pharmaceutiques Bergadern S.A.  
Production de furanocoumarines par la culture  
in vitro de Psoralées (Légumineuses)  
Direction Prof. A. Guckert

1989: Stage de DEA (6 mois)

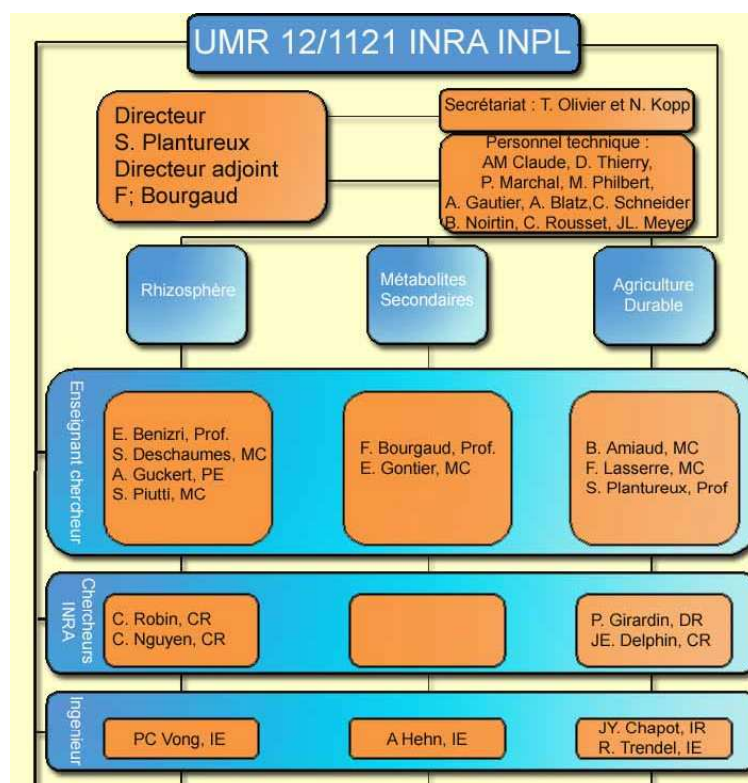
INRA de Champenoux  
Solubilisation de phosphates peu solubles par des  
lignées de Laccaria bicolor, champignon ectomycorhizien  
Direction: F. Lapeyrie et F. le Tacon

1987-1988: Président du bureau de l'Association  
des élèves de l'ENSAIA.

1988: Ouvrier agricole aux Etats-Unis

Exploitation maraîchère  
'Culture Biologique'  
Sacramento (Californie)

En dehors de mon DEA et de mon séjour post-doctoral outre-mer, mon cursus scientifique s'est déroulé au sein du laboratoire Agronomie & Environnement de l'ENSAIA. Ce laboratoire, créé en 1975 par A. Guckert fut reconnu Unité associée par l'INRA en 1987. Depuis 2001, c'est une Unité Mixte de Recherche (UMR) entre l'ENSAIA, l'INPL et l'INRA, dirigée par le Professeur S. Plantureux. Elle se compose de trois équipes de recherche: l'équipe Métabolites secondaires (Direction: F. Bourgaud), l'équipe Agriculture durable (Direction: P. Girardin) et l'équipe Rhizosphère (Direction: C. Robin) au sein de laquelle j'ai effectué mes travaux depuis mon recrutement à l'INRA.



**Figure 1:**  
Organigramme de l'UMR 12/1121  
INPL (ENSAIA) INRA Agronomie  
& Environnement

Les recherches sur la rhizosphère ont été une constante de l'activité du laboratoire depuis sa création. Les thématiques précises ont évolué au cours des années tout en restant globalement centrées sur la compréhension du fonctionnement de la rhizosphère en considérant le rôle majeur joué par la plante, notamment au travers des composés libérés par les racines: exsudats et mucilage. Cette approche a établi la spécificité et la reconnaissance du laboratoire. Les questions agronomiques et environnementales étudiées par l'équipe rhizosphère ont porté sur la fixation de l'azote atmosphérique, sur le risque de contamination des cultures par les métaux lourds contenus dans les effluents, sur les bilans carbonés des plantes et du sol, sur les antagonismes entre les microorganismes du sol bénéfiques et délétères pour la plante, sur la biodiversité des microorganismes telluriques et finalement sur la minéralisation de l'azote et du soufre dans le sol. Cette dernière problématique a constitué le cadre de mes travaux sur la rhizodéposition dans l'UMR Agronomie & Environnement.

L'équipe se caractérise par le fait qu'elle est constituée de chercheurs relevant de plusieurs champs disciplinaires complémentaires dans le cadre de l'étude de la rhizosphère:

écophysiologie végétale (A. Guckert, C. Robin et moi-même), microbiologie (E. Bénizri, S. Piutti, S. Deschaume) et science du sol (A. Guckert, PC Vong). Cette caractéristique a fortement influencé mon approche des questions et ma démarche.

La partie qui suit fournit un inventaire 'analytique' de mon activité. Elle débute par une fiche synoptique. Les personnes ainsi que les projets sont ensuite resitués dans leur contexte tout au long du mémoire des travaux.



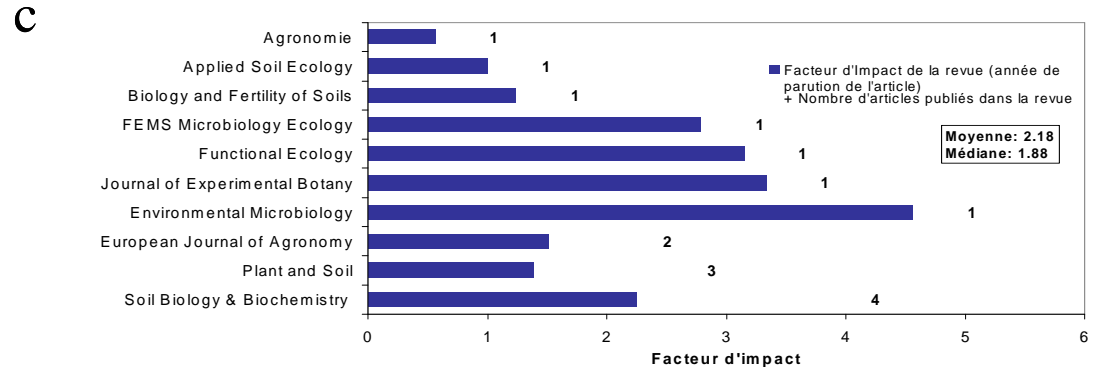
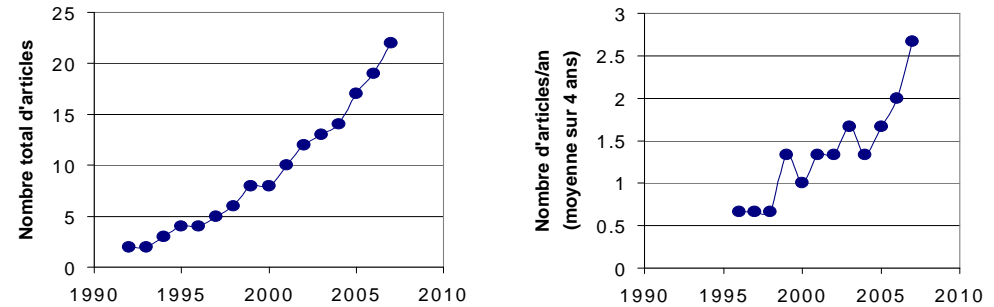
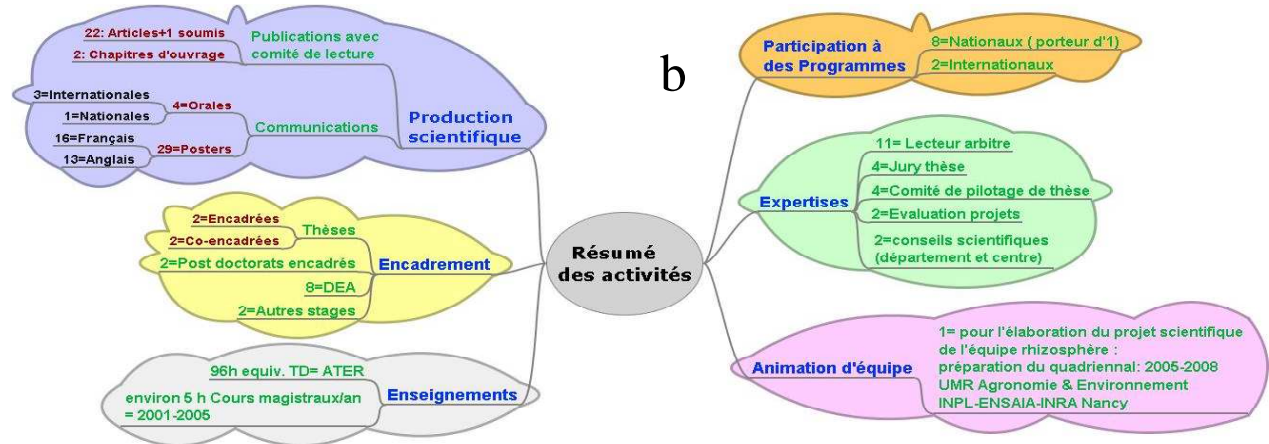
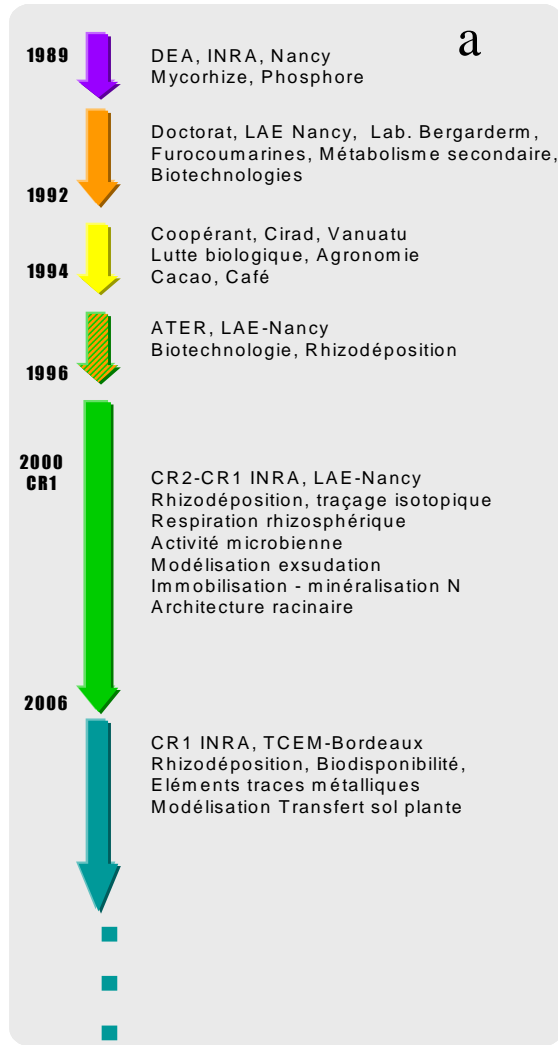


Figure 2: Bilan des activités. Fig. 2a: Evolution des thématiques. Les différentes couleurs indiquent les changements de thématiques. Les couleurs proches (>1999) correspondent à une évolution plus qu'une réorientation. Fig. 2b: Synthèse des principales activités. Fig. 3b: Evolution de la production d'articles primaires. Les facteurs d'impacts portent sur les publications réalisées à partir de 1999.

# 1 Formation et encadrement de jeunes chercheurs

## 1.1 Doctorat

Nom	Titre des travaux	Période	Contribution Personnelle	Collaborations majeures	Financement	Production scientifique	Situation actuelle
TODOROVIC Christine	Etude de la respiration rhizosphérique chez le maïs	11/1996-09/2000	Direction scientifique	C. Robin (INRA Nancy)	Ministère de la Recherche	RICL <sup>1</sup> : 3 Posters: 4	Vacataire
HENRY Frédéric	Interactions entre la rhizodéposition de composés carbonés et la disponibilité en N minéral chez <i>Lolium multiflorum</i> aux stades végétatifs	01/2001-03/2004	Direction scientifique	C. Robin, (INRA Nancy), E. Paterson (Macaulay Institute, Aberdeen)	INRA (50%) Région Lorraine (50%)	RICL: 2 Posters: 6	Post-doctorat Danemark (3 ans)
MARCHAND Anne-Laure	Contribution à l'étude des flux de carbone vers la rhizosphère du maïs ( <i>Zea mays</i> ) : conséquences de variations de l'équilibre source-puits sur la rhizodéposition carbonée	11/1999-10/2003	Co-encadrement (Dir.: C. Robin)	C. Robin, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy	Ministère de la Recherche	Posters: 2	Enseignante (Nancy)
BAZOT Stéphane	Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne ( <i>Lolium perenne</i> L.)	11/2001-06/2005	Co-encadrement (Dir.: C. Robin)	C. Robin, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy	Ministère de la Recherche	RICL: 2 Posters: 2	Post doc (Colmar)

<sup>1</sup> Revue Internationale à Comité de Lecture

## 1.2 Post-doctorat

Nom	Titre des travaux	Période	Contribution personnelle	Collaborations majeures	Financement	Production scientifique	Situation actuelle
FROUX Fabienne	Etude de la dynamique de N (organisation, minéralisation) lors d'apport de mucilage et d'exsudats racinaires à des sols à historique de fertilisation organique (fumier composté de porc, lisier) ou minéral (ammonitrate).	09/2003-09/2004	Direction scientifique	T. Morvan (INRA, Rennes), S. Recous (INRA Laon), C. Robin (INRA Nancy)	GIS Porcherie Verte	RICL: 1 soumise Posters: 3 CO <sup>2</sup> : 1	Maître de conférence, Univ. Franche Comté
PERSONENI Emmanuelle	Modélisation de l'exsudation en relation avec le développement du système racinaire	01/2005-09/2006	Direction scientifique	L. Pagès (INRA Avignon)	INRA Dept Environnement & Agronomie	RICL: 1 acceptée avec révisions mineures	Maître de Conférence, Université de Caen

### 1.3 DEA encadrés

Nom	Titre des travaux	Période	Collaborations majeures
HUYNH Cong Luyen	Activité microbienne et minéralisation de N dans la rhizosphère de différentes espèces prairiales en relation avec la fertilisation azotée	2005	B. Amiaud, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
VALE Matthieu	Recherche de variabilité de la rhizodéposition chez différentes espèces spontanées.	2002	E. Dambrine, JL Dupouey, INRA Nancy
HENRY Frédéric	Mise au point d'une méthode de détermination de la disponibilité en carbone pour la croissance microbienne dans les sols	2000	
CHRISTOPHE Angélique	Mise au point d'un dispositif d'étude de la respiration rhizosphérique	1997	C. Robin, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
TODOROVIC Christine	Etude de la répartition des assimilats récents dans la plante et la rhizosphère du trèfle blanc ( <i>Trifolium repens</i> L.): influence du stade phénologique et de la défoliation	1996	C. Robin, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
BOF Philippe	Micro-propagation et culture de suspensions cellulaires de <i>Psoralea cinerea</i> ( <i>Leguminosae</i> ) en vue de la production de psoralène (furocoumarine).	1992	F. Bourgaud, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
ROBIN Dominique	Optimisation de la production de furocoumarines par des plantes du genre <i>Psoralea</i>	1990	F. Bourgaud, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
GRIMAL Jean Yves	Mise en oeuvre d'un biotest pour le dosage de deux furocoumarines: le psoralène et l'angélicine	1990	F. Bourgaud, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy

## 1.4 Autres stages encadrés

Formation	Nom	Titre des travaux	Période	Collaborations majeures
Maîtrise, Université H. Poincaré, Nancy	CAQUET Blandine	Etude de la dynamique des populations microbiennes dans la rhizosphère du maïs cultivé au champ	2003	S. Piutti, UMR Agronomie & Environnement, ENSAIA, Nancy
IUT Génie Biologique Schiltigheim	TEXIER Emmanuel	Mise au point d'un indicateur permettant d'évaluer l'activité de la biomasse microbienne de la rhizosphère.	2001	

## 2 Participations à des projets

Les trois programmes PNSE-ACI portant sur le concept de 'Rhizosphère Bioréacteur m'ont permis de prendre progressivement des responsabilités: G. Catroux m'a confié la direction scientifique du deuxième programme ce qui m'a conduit à prendre l'initiative d'être porteur d'une ACI qui élargissait le cercle des collaborations engagées dans les précédents programmes PNSE.

Catégorie	Période	Titre	Porteur(s)	Participants
Projet Innovant INRA Département Ecosystèmes Forestiers Prairiaux & Aquatiques	2005-2006	Effet du CO <sub>2</sub> et de la symbiose ectomycorhizienne sur l'altération des minéraux du sol, l'exsudation racinaire et la structuration fonctionnelle des communautés bactériennes	MP Turpault, INRA, Nancy	Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, INRA Nancy Interactions Arbres Microorganismes, INRA Nancy UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
ACI Ecologie quantitative	2003-2005	Ecologie du bioréacteur rhizosphère : un outil pour la gestion de la géochimie des sols ?	C. Nguyen, INRA Nancy	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon UMR INRA-ENSAM, Rhizosphère et Symbiose, Montpellier UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy Unité Plantes et Systèmes de Cultures Horticoles, INRA, Avignon Unité d'Agronomie, INRA Laon-Reims-Mons
GIS "Porcherie Verte"	2002-2004	Action 43b Etude des effets d'apports répétés d'effluents porcins sur le fonctionnement des cycles du carbone et de l'azote, en sol nu et dans la rhizosphère. Conséquences sur les flux d'azote dans le sol et vers l'atmosphère	T. Morvan, INRA Rennes	UMR SAS INRA Rennes Quimper Unité d'Agronomie, INRA Laon-Reims-Mons UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy UMR Microbiologie & Géochimie des Sols, INRA Dijon IGER North Wyke (UK)

Catégorie	Période	Titre	Porteur(s)	Participants
Programme Jeune Equipe Région Lorraine	2002-2003	Etude de la libération de carbone organique dans le sol par les plantes de grandes cultures. Conséquences sur la disponibilité de l'azote et du soufre.	C. Robin, INRA Nancy	UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
INSU-CNRS (PNSE)	2001-2003	La Rhizosphère, Bioréacteur	G. Catroux, INRA, Dijon C. Nguyen, INRA Nancy	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon UMR INRA-ENSAM, Rhizosphère et Symbiose, Montpellier UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
Programme PluriFormation	2000-2004	Gestion du carbone et de l'eau dans les peuplement, la plante et la rhizosphère	C. Robin, INRA Nancy	UMR INRA Univ. de Nancy, Ecologie & Ecophysiologie Forestière, UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
Programme Intégré "Alliance" EGIDE	2000-2002	Interactions C et N dans la rhizosphère	C. Robin, INRA Nancy	The MacCaulay Institute, Aberdeen (Rhizosphere Ecophysiology) UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
INSU-CNRS (PNSE)	1999-2001	"La rhizosphère, un bioréacteur à mieux maîtriser"	G. Catroux, INRA, Dijon	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon UMR INRA-ENSAM, Rhizosphère et Symbiose, Montpellier UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy
Pôle Technologique Régional (Lorraine)	1998-1999	Effet de la rhizodéposition sur la dynamique rhizosphérique du soufre	F. Lasserre, ENSAIA-INRA Nancy	UMR INPL(ENSAIA)-INRA Agronomie & Environnement, Nancy

### 3 Participation à des réseaux

Catégorie	Période	Titre	Porteur(s)	Participants
INRA Départements Environnement & Agronomie	2005-	Sol Virtuel Thème 2 Représentation architecturée, dynamique, des flux d'éléments, pH, pe dans l'ensemble système racinaire-sol.	Claude Doussan (CSE), Frédéric Gérard (R&S), A. Mollier (TCEM)	Un cinquantaine de chercheurs du département EA
INRA Départements Environnement & Agronomie, Santé des Plantes & Environnement	2005-	Réseau Ecodynamique des Micropolluants	P. Benoît, INRA Grignon P. Hinsinger, INRA Montpellier	
Réseau COST 631	2002-2006	UMPIRE Understanding and Modeling of Plant–soil Interactions in the Rhizosphere Environment (Working Group 1: Models, databases and data transformation)	2002-2004: W. Wenzel, BOKU, Autriche 2004-2006: P. Hinsinger, INRA Montpellier	19 pays Européens
INRA Départements Environnement & Agronomie, Santé des Plantes & Environnement	1998-1999	Réseau Rhizosphère	B. Jaillard, INRA Montpellier A. Sarniguet, INRA Rennes	



## 4 Enseignements

- 1994-96: Attaché temporaire d'enseignement et de recherche à l'ENSAIA (demi-poste 96h équivalent TD): 1ère, 2ème et 3ème année. Totaux sur les deux ans : 42h CM<sup>3</sup> (génétique quantitative, sélection et amélioration des plantes, biotechnologies végétales), 53h TD (Projets bibliographiques, traitement statistiques de données expérimentales, fonctionnement agro-économique d'une région), 121h TP (mesure de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les nodosités du trèfle blanc, culture *in vitro*).
- 2001-2005: DEA Sciences Agronomiques INPL: La démarche de modélisation appliquée aux agrosystèmes: (2h CM+6h TD )/an
- 2003-2005: DEA National de Science du Sol: Flux de C dans la rhizosphère et dynamique des communautés microbiennes: 6h CM/an
- 2005-2006: MASTER FAGE (Forêt, Agriculture et Gestion de l'Environnement, Nancy): La démarche de modélisation appliquée aux agrosystèmes: 2h CM

## 5 Formation Continue suivie

- Formation à la culture *in vitro* de matériel végétal: Laboratoire CNRS de Biochimie végétale de l'Université Louis Pasteur, Strasbourg, 18-22 mars 1991
- Formation aux Premiers Secours, INPL (1998 et 1999)
- Training Course 'Modelling Rhizosphere processes', Piacenza, Italie, 26-30 Septembre 2005. COST 631 Understanding and Modelling Processes and Interactions in the Root Environment.
- Ecole chercheurs 'Biodisponibilité des micropolluants: vers un concept générique, son estimation et sa modélisation'. INRA Grignon, 23-25 novembre 2005. Réseau Ecodynamique des Micropolluants. INRA Départements Environnement & Agronomie, Santé des Plantes & Environnement

## 6 Participation à des conseils/commissions

- Conseil Scientifique du Département INRA Environnement & Agronomie 2003-2006: Suppléant élu de M. Mench (participation à un CS sur 2)
- Membre élu au Conseil scientifique du centre INRA de Nancy 1998-2006
- Membre nommé de la commission locale de formation permanente 2000-2004

- Membre de la commission du fonctionnement du laboratoire radioisotopes de l'ENSAIA (1996-2005)

## 7 Expertise scientifique

### 7.1 Lecteur arbitre pour des revues scientifiques internationales

Lecteur arbitre occasionnel pour: Agronomie (1), Australian Journal of Soil Research (1), Soil Biology and Biochemistry (1), Plant and Soil (5), Journal of Experimental Botany (1), FEMS Microbial Ecology (1), Journal of plant Nutrition and Soil Science (1)

### 7.2 Evaluation de projets scientifiques

- Expertise d'un projet dans le cadre de l'appel d'offres national ACI-ECCO
- Expertise d'une demande d'équipement pour la Région Bourgogne

### 7.3 Participation aux jurys et comités de pilotage

- Comités de thèses:

C. Calvaruso (INRA, Nancy, Direction: MP Turpault & P. Frey-Klett): Impact des plantes et des microorganismes du sol sur la vitesse d'altération des minéraux.

S. Bazot (INPL, Nancy, Directeur C. Robin) : Allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne*)

S. Henry (INRA Dijon, Dir. L. Philippot) : Impact des composés carbonés rhizosphériques sur la structure, l'activité et la densité de la communauté dénitrifiante et réductrice de N<sub>2</sub>O

J. Ngao (INRA Nancy Dir. A. Granier): Déterminisme de la respiration du sol d'un écosystème forestier.

- Jury de concours de recrutement des chargés de recherches INRA, Département Environnement & Agronomie (Juin 2000)
- Examineur de jurys de thèse :C. Todorovic (2000), A.L. Marchand (2003, INPL), F. Henry (2004, INPL), S. Bazot (2005, INPL).
- Participation aux jurys de DEA et élèves ingénieurs ENSAIA

## 8 Responsabilités au sein de l'UMR

- Animation de la réflexion pour l'élaboration du projet de l'équipe Rhizosphère dans le cadre du contrat quadriennal 2005-2008. Structuration et rédaction du projet scientifique de l'équipe pour positionner les travaux sur la rhizodéposition par rapport à des objectifs agronomiques (minéralisation/immobilisation de N et S).
- Responsable des séminaires scientifiques hebdomadaires de l'UMR (1998-2002)
- Personne ressource en traitement des données/statistiques et formation interne au logiciel SAS
- Représentation de l'équipe: évaluation quadriennale (2000), journée d'animation du champ thématique 3 du département Environnement & Agronomie ('Fonctionnement des sols, cycles biogéochimiques et écologie fonctionnelle'; 2005), Chantier INRA Rhizosphère.
- Elaboration et maintenance du site internet de l'UMR jusqu'en 2003.
- Mise en place du suivi automatique des paramètres des 16 chambres de culture de l'ENSAIA
- Responsable d'un caisson phytotronique étanche pour le marquage des photoassimilats au  $^{14}\text{C}$  (montage du projet de fabrication sur mesure, mise en oeuvre et maintenance).

## 9 Production scientifique

### 9.1 *Articles scientifiques dans des revues internationales à comité de lecture*

1. **Nguyen C.**, Bourgaud F., Forlot P., Guckert A. 1992 Establishment Of Hairy Root Cultures Of Psoralea Species. *Plant Cell Rep.* 11 : 424-427.
2. **Nguyen C.**, Yan W., Le Tacon F., Lapeyrie F. 1992. Genetic variability of phosphate solubilizing activity by monocaryotic and dicaryotic mycelia of the ectomyccorhizal fungus *Laccaria Bicolor* (Maire) Pd Orton. *Plant Soil*, 143, 193-199.
3. Bourgaud F., Grimal J.Y., **Nguyen C.**, Bitton G., Guckert A. 1994. A selective photobiological assay to detect and quantify psoralen in *Psoralea* plants (*Leguminosae*). *Phytochemical Analysis*, 5, 315-318.
4. Beaudoin L., Morin J.P., **Nguyen C.**, Decazy B., 1995. Study of underground *Adoretus versutus* HAR. (Col. Coléoptères *Scarabaeidae*) population in Vanuatu : detection of cohabitation with other white grubs. *Journal of Applied Entomology*, 119, 391-397.

5. **Nguyen C.**, Bouque V., Bourgaud F., Guckert A., 1997. Quantification of daidzein and furanocoumarin conjugates of *Psoralea cinerea* L. (*Leguminosae*), *Phytochemical Analysis*, 8:27-31.
6. Bouque V., Bourgaud F., **Nguyen C.**, Guckert A., 1998. Production of daidzein by callus cultures of *Psoralea* species and comparison with plants. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 53 : 35-40
7. **Nguyen C.**, Todorovic C., Robin Ch., Christophe A., Guckert A., 1999. Continuous monitoring of rhizosphere respiration after labelling of plant shoots with  $^{14}\text{CO}_2$ , *Plant and Soil*, 212, 191-201
8. Todorovic C., **Nguyen C.**, Robin C., Guckert A., 1999.  $^{14}\text{C}$ -assimilate partitioning within white clover plant-soil system : effects of photoperiod/temperature treatments and defoliation. *European Journal of Agronomy*, 11, 13-21
9. **Nguyen C.**, Guckert A., 2001, Short-term utilisation of  $^{14}\text{C}$ -[U]glucose by soil microorganisms in relation to carbon availability, *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 1, 53-60 .
10. Todorovic C., **Nguyen C.**, Robin C. Guckert A., 2001, Root and microbial involvement in the kinetics of  $^{14}\text{C}$ -partitioning to rhizosphere respiration after a pulse labelling of maize assimilates, *Plant and Soil*, 228, 2, 179-189.
11. Benizri E., Dedourge O., Di Battista-Leboeuf C. **Nguyen C.**, Guckert A. 2002. Effect of maize rhizodeposits on soil microbial community structure. *Applied Soil Ecology*, 21, 261-265.
12. **Nguyen C.**, Henry, F. 2002. A carbon-14-glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples, *Biology and Fertility of Soils*, 35, 270-276.
13. **Nguyen C.** 2003. Rhizodeposition of organic C by plant: mechanisms and control. *Agronomie*, 23, 375-396.
14. Mounier, E., Hallet, S., Chèneby, D., Benizri, E., Gruet, Y., **Nguyen, C.**, Piutti, S., Robin, C., Slezack-Deschaumes, S., Martin-Laurent, F., Germon, Jc, Philippot, L. 2004. Influence of maize mucilage on the diversity and activity of the denitrifying community, *Environmental Microbiology*, 6, 301-312.
15. Bazot, S., Mikola, J., **Nguyen, C.**, Robin, C. 2005. Do defoliation-induced changes in C allocation of field-grown *Lolium perenne* affect C availability, microbes and microbial feeders in soil? *Functional Ecology*, 19, 886-896.
16. Henry, F., **Nguyen, C.**, Paterson, E., Sim, A., Robin, C., 2005. How does N availability alter rhizodeposition in *Lolium multiflorum* Lam. during vegetative growth? *Plant and Soil*, 269. 181-191.
17. Valé, M., **Nguyen, C.**, Dambrine, E., Dupouey, J.L. 2005. Microbial activity and abundance in the rhizosphere of seven herbaceous species cultivated under controlled conditions: relationships with plant growth and root C concentration. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 2329-2333.

18. Dambreville, C., Halleta, S., **Nguyen, C.**, Morvan, T., Germon, J.C., Philippot, L. 2005. Structure and activity of the denitrifying community in a maize-cropped field fertilized with composted pig manure or ammonium nitrate. *FEMS Microbiol Ecology*, 56, 119-131.
19. Bazot, S., Uff, L., Blum, H., **Nguyen, C.**, Robin, C. 2006. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on rhizodéposition of *Lolium perenne* grown on soil exposed to 9 years of CO<sub>2</sub> enrichment. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 729-736.
20. Benizri, E., **Nguyen, C.**, Piutti, S., Slezack-Deschaumes, S., Philippot, L. 2007. Additions of maize root mucilage to soil changed the structure of the bacterial community. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1230-1233.
21. Vong, P. C., **Nguyen, C.**, Guckert, A. 2007. Fertilizer sulphur uptake and transformations in soil as affected by plant species and soil type. *European Journal of Agronomy*, sous presse.
22. Personeni, E., **Nguyen, C.**, Marchal, P., Pagès, L. 2007. Experimental evaluation of an efflux-influx model of C exudation by individual apical root segments. *Journal of Experimental Botany*, sous presse.
23. **Nguyen, C.**, Froux, F., Recous, S., Morvan, T., Robin, C. 2007. N immobilization and mineralization during the biodegradation of mucilage as affected by repeated fertilization with pig manure. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, Soumis,

## 9.2 Chapitres d'ouvrages scientifiques

1. Bourgaud F., **Nguyen C.**, Guckert A. 1995. *Psoralea* species : *in vitro* culture and production of furanocoumarins and other secondary metabolites. In *Biotechnology in Agriculture and Forestry. Medicinal and aromatic plants Vol.VIII* Ed.Y. P. Bajaj. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 388-411.
2. Lasserre F., Vong P.C., Benizri E., **Nguyen C.**, Guckert A. 2000. Importance of rhizosphere knowledge in S plant nutrition. In *Plant research in Europe. Landbauforschung Völkenrode Sonderheft 218* ISBN 3-9331140-4-4, p. 66-68.
3. **Nguyen, C.** 2007. Utilisation of <sup>14</sup>C-glucose by rhizosphere microorganisms in relation to their overall activity. *Handbook of methods used in rhizosphere research. COST 631*. Eds Roger Finlay and Jörg Luster. Sous presse

## 9.3 Communications dans des congrès avec actes

1. Marchand A.L., Robin C., **Nguyen C.**, Grief P. 2001. Does relative sink strength of roots control C rhizodeposition ? The 6th ISRR Symposium "Roots, the dynamic interface

- between plants and the earth", 11-15 Nov., Nagoya, Japon, JSRR & ISSR eds, 254-255, ISBN 4-931358-07-1 (poster)
2. Todorovic C., **Nguyen C.**, Robin C., Guckert A. 2001. Dynamics of belowground C translocation by maize. The 6th ISRR Symposium "Roots, the dynamic interface between plants and the earth", 11-15 Nov., Nagoya, Japon, JSRR & ISSR eds, 384-385, ISBN 4-931358-07-1 (poster)
  3. Henry F., **Nguyen C.**, Paterson E., Robin C., 2002. Interactions Carbone-Azote dans la rhizosphère. Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E, 17 janvier 2002, Nancy (France), 244-250. ISBN2-9518564-0-7. (Poster)
  4. Marchand A.L., Robin C., **Nguyen C.**, 2002. Etude du fonctionnement de la rhizosphère : relation entre la rhizodéposition carbonée et les variables morphologiques du système racinaire. Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E, 17 janvier 2002, Nancy (France), 346-351. ISBN 2-9518564-0-7. (Poster)
  5. Bazot S., Uff L., Blum H., **Nguyen C.**, Robin C., 2003. Effet de l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère sur la libération de carbone dans la rhizosphère d'une graminée prairiale : le ray grass (*Lolium perenne*). Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E, 23 janvier 2003, Nancy (France), (Poster).

#### 9.4 Communications dans des congrès sans actes

1. Bouque V., Bourgaud F., **Nguyen C.**, Guckert A. 1994 Production of secondary metabolites by hairy root cultures of *Psoralea* species. Abstracts of the VIIIth International Congress of Plant Tissue and cell culture. Firenze, Italie, 518-46, 246.
2. Bouque V., Bourgaud F., **Nguyen C.**, Guckert A., 1995, Establishment of hairy root and callus lines of some *Psoralea (Leguminosae)* species for the production of pharmaceutically useful metabolites., European Research Conference on "Plant Cell Biology and Biotechnological Applications", 14-19 february, Dourdan, France. (poster)
3. **Nguyen C.**, Bourgaud F., Bouque V., Guckert A., 1995, Domestication of *Psoralea cinerea (Leguminosae)* for the production of pharmaceutically useful metabolites., European Research Conference on "Plant Cell Biology and Biotechnological Applications", 14-19 february, Dourdan, France. (poster)
4. Todorovic C., **Nguyen Ch.** Robin Ch., Guckert A., 1997, Modifications du rapport source-puits chez le trèfle blanc : conséquences sur la rhizodéposition carbonée. , Actes du Colloque Rhizosphère Aix'97 25-27 novembre 1997, p 50. (poster+résumé de poster).
5. **Nguyen C.**, Guckert A., 2000. Utilisation of 14C-glucose by microbial biomass of unplanted and maize-planted soils, IACR-Rothamsted Millenium Conference, "Interactions in the root environment-An integrated approach. Rothamsted, Royaume-Uni, 10-12 April 2000.

6. Todorovic C., **Nguyen C.**, Robin C., Guckert A., 2000. A novel method for the dynamic measurement of belowground respiration after <sup>14</sup>C pulse-labelling of plant shoots, IACR-Rothamsted Millenium Conference, "Interactions in the root environment - An integrated approach. Rothamsted, Royaume-Uni, 10-12 April 2000.
7. Henry F., **Nguyen C.**, Paterson, E., Robin, C., 2001. Interactions carbone/azote dans la rhizosphère. Ecole thématique CNRS « Le cycle de l'azote dans les écosystèmes terrestres et aquatiques: fonctionnement et perturbations ». 20-23 Novembre, Carry le Rouet (France).
8. **Nguyen C.**, Henry, F., 2001, Evaluation de l'activité métabolique microbienne dans la rhizosphère, 3<sup>ème</sup> Colloque Rhizosphère, 26-28 Novembre 2001, Dijon, France, (Poster).
9. Todorovic C., **Nguyen C.**, Robin C., Guckert A., 2001, Dynamique de la répartition des photoassimilats du maïs dans le système plante-sol, 3<sup>ème</sup> Colloque Rhizosphère, 26-28 Novembre 2001, Dijon, France. (Poster)
10. Benizri E., Dedourge O., Di Battista-Leboeuf C., **Nguyen C.**, Guckert A., 2002, Influence des rhizodépôts sur la structure génétique et phénotypique des communautés bactériennes de la rhizosphère de maïs., Cinquièmes Rencontres Plantes-Bactéries, 13-17 janvier 2002, Aussois (France), (Poster).
11. Bazot S., Ulf L., Blum H., **Nguyen C.**, Robin Ch., 2003. Effet de l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère sur la libération de carbone et d'azote dans la rhizosphère d'une graminée prairiale : le ray-grass (*Lolium perenne*). 5<sup>èmes</sup> Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy, 12-14 mars 2003. (Poster)
12. Gruet I, Piutti S., Slezack-Deschaumes S., **Nguyen C.**, Robin C., Mounier E., Martin-Laurent F., Philippot L., Benizri E. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités des communautés microbiennes telluriques. Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France). (Poster)
13. Gruet I., Piutti S., Slezack-Deschaumes S., **Nguyen C.**, Robin C., Mounier E., Martin-Laurent F., Philippot L., Benizri E. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités des communautés microbiennes telluriques. Ecologie Microbienne, 25-28 mai, Carry le Rouet (France). (Poster)
14. Henry, F., **Nguyen, C.**, Paterson, E., Robin, C. 2003. Recherche, sous deux niveaux de fertilisation azotée, des mécanismes impliqués dans la libération de carbone organique dans le sol par une plante herbacée fourragère (*Lolium multiflorum*). Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France). (Poster)
15. Mounier E, Gruet I., Hallet S., Piutti S., Cheneby D, Martin-Laurent F, Slezack-Deschaumes S, **Nguyen C**, Benizri E, Robin C, Germon Jc, Philippot. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités de communautés nitrifiantes. Ecologie Microbienne, 25-28 mai, Carry le Rouet (France). (Poster)

16. Mounier E., Abadie J., Gruet I., Martin-Laurent F., Souche G., Piutti S., Cheneby D., Quiquampoix H., Slezack-Deschaumes S., **Nguyen C.**, Robin C., Jaillard B., Benizri E., Philippot L. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités de communautés microbiennes fonctionnelles d'intérêt agronomique Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France). (Poster)
17. **Nguyen C.**, Catroux G., Abadie J., Benizri E., Cheneby D., Gruet I., Jaillard B., Martin-Laurent F., Mounier E., Philippot L., Piutti S., Quiquampoix H., Robin C., Slezack-Deschaumes S., Souche G.. 2003. La rhizosphère, bioréacteur. Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France). (Poster)
18. Vale, M., **Nguyen, C.**, Dupouey, J.L., Dambrine, E. 2003. Densités microbiennes dans la rhizosphère de plantes de milieux riches et de milieux pauvres. Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France). (Poster)
19. Froux F., **Nguyen C.**, Recous S., Morvan T., Robin C. Changes in mineral n availability after addition of root mucilage to soil fertilized by annual repeated applications of pig manure or ammonium nitrate. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004. (Poster)
20. Henry, F., **Nguyen, C.**, Paterson, E., Robin, C. Control of Rhizodeposition in Lolium multiflorum in Relation to Inorganic Nitrogen Availability. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004. (Poster)
21. **Nguyen C.**, Christophe A, Tatin-Froux F., Morvan T., Robin C. 2004. Effect of repeated annual applications of pig manure or pig slurry on microbial activity in the rhizosphere of field grown maize. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004. (Poster)
22. **Nguyen, C.**, Henry, F. 2004. A simple assay for the comparison of microbial activity between rhizosphere soil samples. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004. (Poster)
23. Piutti S., Slezack-Deschaumes S., **Nguyen C.** 2004. Evolution of the bacterial soil community (density, activity and structure) in maize rhizosphere during phenology. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004. (Poster)
24. **Nguyen, C.**, Morvan, T., Froux, F., Christophe, A., Recous, S., Robin, C. 2005. Effect of repeated annual applications of pig manure or pig slurry on C and N dynamics in the rhizosphere of maize. International workshop on GREEN PORK PRODUCTION: "Porcherie verte", a research initiative on environment-friendly pig production, May 25-27, 2005 Paris, France. (Poster)



## 9.5 Conférences invitées

1. Lasserre F., Vong P.C., Benizri E., **Nguyen C.**, Guckert A., 1999. Importance of rhizosphere knowledge in S plant Nutrition, Sulphur in Agriculture, COST 829, Napoli, 7-9 Janvier 1999.
2. **Nguyen C.**, 2001, La racine: source de composés organique pour le sol, Exposé introductif de la session Flux et échanges dans la rhizosphère, 3 ème Colloque Rhizosphère, 26-28 Novembre 2001, Dijon, France (+ résumé).
3. **Nguyen, C.**, 2002. Rhizodeposition as a major component of the rhizosphere: which and how much? Understanding and Modelling Plant-Soil Interactions In the Rhizosphere Environment, Workshop Cost 631 - 11-13 octobre, Vienne (Autriche).
4. Balesdent J., **Nguyen C.**, Warembourg F. 2004. Carbon flow and transformation in the rhizosphere : potential of some recent isotopic approaches. International Conference Rhizosphere 2004 - Perspectives and Challenges- A Tribute to Lorenz Hiltner. Munich - September 12-17 2004.
5. **Nguyen, C.** 2005. Can rhizodeposition improve N availability to plant? Biorhiz Workshop III. "Plant responses to biotic interactions". Jülich 22-24 May 2005.
6. **Nguyen, C.**, Morvan, T., Dambreville, C., Philippot, L., Froux, F., Christophe, A., Recous, S., Robin, C. 2005. Repeated annual fertilizations of maize with pig slurry or pig manure enhance plant growth and N transformations in soil one year after the last application. International workshop on GREEN PORK PRODUCTION: "Porcherie verte", a research initiative on environment-friendly pig production, May 25-27, 2005 Paris, France.
7. **Nguyen C.**, 2001 : Carbon fluxes to the rhizosphere. 08/02/2001 Conférence à l'Institut de nutrition des végétaux à l'Université de Stuttgart Hohenheim, Allemagne. Invitation du Prof. V. Römheld.

## 9.6 Rapports

1. **Nguyen C.** 1989. Mobilisation de formes organiques et minérales de phosphore peu solubles par un champignon ectomycorhizien: *Laccaria bicolor*. Etude de la variabilité naturelle et de l'héritabilité. Mémoire de DEA, Sciences Agronomiques, INPL Nancy, 37p.
2. **Nguyen C.** 1992. Contribution à l'étude de la production de psoralène (Furocoumarine) par la culture in vitro de plantes du genre *Psoralea* (Leguminosae). Thèse de Doctorat de l'Institut Polytechnique de Lorraine. 168p.
3. **Nguyen C.** 1994. Projet de lutte biologique contre le Rose Beetle (*Adoretus versutus*). Rapport annuel d'activités. CIRAD-CP, programme cacao. Janvier 1994, 21 pages.
4. **Nguyen C.** 1994. Rapport d'activités de coopérant scientifique (Décembre 1992-Février 1994). Centre Agronomique de Recherche et de Formation du Vanuatu, CIRAD-CP, programme café et cacao. Février 1994, 58 pages.

5. Morvan, T., Recous, S., **Nguyen, C.**, Froux, F., Christophe, A., Robin, C., Dambreville, C., Philippots, L. Etude des effets d'apports répétés d'effluents porcins sur le fonctionnement des cycles du carbone et de l'azote sur les communautés microbiennes du sol et de la rhizosphère. Conséquences sur les flux d'azote dans le sol et vers l'atmosphère. GIS Porcherie Verte, Action 43b. Rapport intermédiaire (2004, 33 pages) et final (2005, 52 pages).
6. Morvan, T., Recous, S., **Nguyen, C.**, Froux, F., Christophe, A., Robin, C., Dambreville, C., Philippots, L. Etude des effets d'apports répétés d'effluents porcins sur le fonctionnement des cycles du carbone et de l'azote sur les communautés microbiennes du sol et de la rhizosphère. Conséquences sur les flux d'azote dans le sol et vers l'atmosphère. GIS Porcherie Verte, Action 43b. Rapport intermédiaire (2004, 33 pages) et final (2005, 52 pages).
7. **Nguyen, C.**, Henry, F., Robin, C., Paterson, E. Flux de carbone dans la rhizosphère et conséquences sur la disponibilité en azote pour la plante. Rapport final du contrat de thèse INRA-Région Lorraine (7 pages).
8. Catroux, G., Charnay, M.P., Chéneby, D., Germon, J.C., Houot, S., Hénault, C., Jaillard, B., Martin, F., **Nguyen C.**, Philippot, L., Piutti, S., Quiquampoix, H., Robin, C., Soulas, G. 2000. La rhizosphère, un bioréacteur à maîtriser. INSU-PNSE. Rapport intermédiaire.
9. Robin C., Grieu P., **Nguyen C.**, Heraut V., Lucero D., Todorovic C. 1997. Croissance des peuplements herbacés pérennes en situations de contraintes de nutrition azotée et d'alimentation hydrique. Rapport AIP "Fonctionnement des couverts végétaux et environnement", 9 pages.

### **9.7 Documents d'évaluation de la recherche**

Projet scientifique de l'équipe rhizosphère. Dossier de demande de renouvellement d'UMR. Quadriennal 2005-2008.

### **9.8 Documents à vocation de transfert**

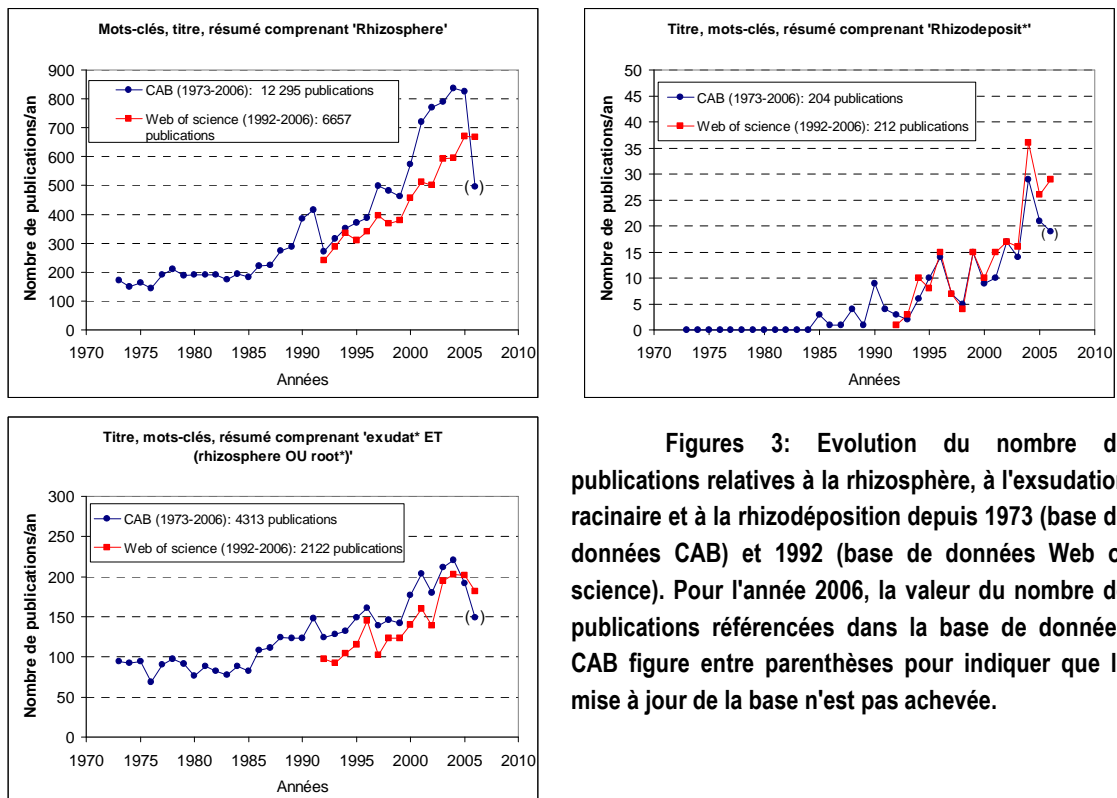
1. Nguyen C. 2004-2005. Flux de C dans la rhizosphère et dynamique des communautés microbiennes. Cours de DEA national en Science du Sol.
2. Nguyen C. 2001-2006. La modélisation: introduction et démarche générale. Cours de DEA en Science Agronomiques, et Master FAGE INPL-ENSAIA, Nancy.
3. Mise en place et responsable du Site Internet de l'équipe rhizosphère puis de l'UMR de 1999 à 2003 (<http://www.ensaia.inpl-nancy.fr/lae/Equipe/Rhizo/accueilrhizo.htm>)

# Mémoire des Travaux 1996-2006

## **La rhizodéposition et la minéralisation-immobilisation de l'azote dans la rhizosphère**

# 1 Introduction

La compréhension des interactions perpétuelles qui s'opèrent entre les plantes et leur environnement constitue une problématique fondamentale pour la gestion des écosystèmes. Une part importante de ces interactions est localisée au niveau de la rhizosphère, la zone du sol directement influencée par les racines (Hiltner, 1904). Dans la rhizosphère, des échanges de matière, d'énergie et d'informations s'opèrent entre les racines, le sol et les organismes selon une géométrie variable dans le temps et l'espace. Comme le montre l'étude bibliométrique des Figures 3, jusqu'à la fin des années 80, la rhizosphère a fait l'objet d'études régulières, en raison notamment de son importance pour la nutrition minérale des plantes. Les relations entre la plante et les microorganismes fixateurs de l'azote atmosphérique libres ou symbiotiques ont été particulièrement étudiées (Guckert et Balandreau, 1981; Balandreau, 1986). Depuis le début des années 1990, le souci de gérer durablement les écosystèmes accentue la nécessité d'attacher encore plus d'importance aux interactions entre les racines, le sol et ses composantes biologiques, ce qui explique probablement que les travaux incluant le terme rhizosphère dans les mots-clés augmentent exponentiellement.



Figures 3: Evolution du nombre de publications relatives à la rhizosphère, à l'exsudation racinaire et à la rhizodéposition depuis 1973 (base de données CAB) et 1992 (base de données Web of science). Pour l'année 2006, la valeur du nombre de publications référencées dans la base de données CAB figure entre parenthèses pour indiquer que la mise à jour de la base n'est pas achevée.

La libération de composés organiques par les racines, dénommée rhizodéposition (Shamoot *et al.*, 1968), est un facteur majeur déterminant la spécificité de la rhizosphère. La

quantité de carbone libéré dans le sol par un système racinaire n'est pas négligeable. Les premières estimations qui débutèrent dans les années 70 évoquaient jusqu'à 40% de l'assimilation photosynthétique nette (voir la synthèse bibliographique de Whipps, 1990). Ces composés racinaires appelés rhizodépôts, sont de nature variée (cf. infra § 3). Ils favorisent la prolifération des microorganismes tout en modifiant les équilibres entre les différentes populations microbiennes (par exemples Bowen et Rovira, 1976; Newman, 1985; Grayston, 2000). Ils peuvent modifier la biogéochimie des éléments minéraux (Mary *et al.*, 1993; Hinsinger *et al.*, 2005), les transferts d'eau vers les racines (Read et Gregory, 1997; Czarnes *et al.*, 2000), la stabilité des agrégats du sol (Morel *et al.*, 1991; Traore *et al.*, 2000) et la colonisation d'autres espèces végétales (Walker *et al.*, 2003). La rhizodéposition joue donc un rôle dans la nutrition minérale des plantes, dans la dynamique des matières organiques des sols avec des conséquences sur la fertilité et le stockage de C, dans la biodiversité des microorganismes telluriques, dans le devenir de xénobiotiques apportés aux sols et dans les interactions entre communautés végétales. Dans le contexte d'une préoccupation croissante portant sur la gestion raisonnée des écosystèmes, il n'est donc pas surprenant que le nombre de publications relatives à la rhizodéposition ou à l'exsudation<sup>4</sup> ait augmenté de manière très importante (Figures 3). Cependant, bien que l'on sache depuis longtemps que les racines libèrent des composés organiques dans leur environnement, les connaissances relatives aux quantités produites et aux processus qui les modulent sont encore associées à d'importantes incertitudes. En effet, la rhizodéposition est en étroite interaction avec les autres composantes de la rhizosphère (le sol, les microorganismes) et sa détermination est difficile. Les dispositifs expérimentaux simplificateurs sont souvent à l'origine de biais avérés. La difficulté d'étudier la rhizodéposition explique probablement le faible nombre de travaux publiés sur ce sujet par rapport aux autres thématiques de la rhizosphère (Figures 3).

## 2 Contexte et objectifs

En dehors de certaines plantes qui sont adaptées à absorber directement l'azote organique et mises à part les espèces qui fixent l'azote atmosphérique grâce aux symbioses, les plantes prélèvent la très grande majorité de l'azote sous la forme d'ions nitrates ou ammonium à partir de la solution du sol. Ces deux ions peuvent être à l'origine de problèmes environnementaux en raison du lessivage des nitrates, de la dénitrification ou de la volatilisation de l'ammoniaque qui contribuent à l'effet de serre. Un enjeu important consiste donc à comprendre les transformations de l'azote dans la rhizosphère afin d'assurer la disponibilité de sa forme minérale nécessaire à la croissance du végétal tout en limitant l'impact de cet élément sur la qualité du milieu.

---

<sup>4</sup> Exsudation est un terme employé par abus de langage par bon nombre d'auteurs comme synonyme de rhizodéposition. *Sensu stricto*, selon la nomenclature proposée par Rovira *et al.* Rovira, A. D., Foster, R. C., Martin, J. K. 1979. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: The soil-root interface. [Harley, J.L.; Scott Russell, R. (Editors)]. (Eds). 1-4., l'exsudation correspond à la diffusion passive de solutés racinaires vers la solution du sol.

Figure 4a

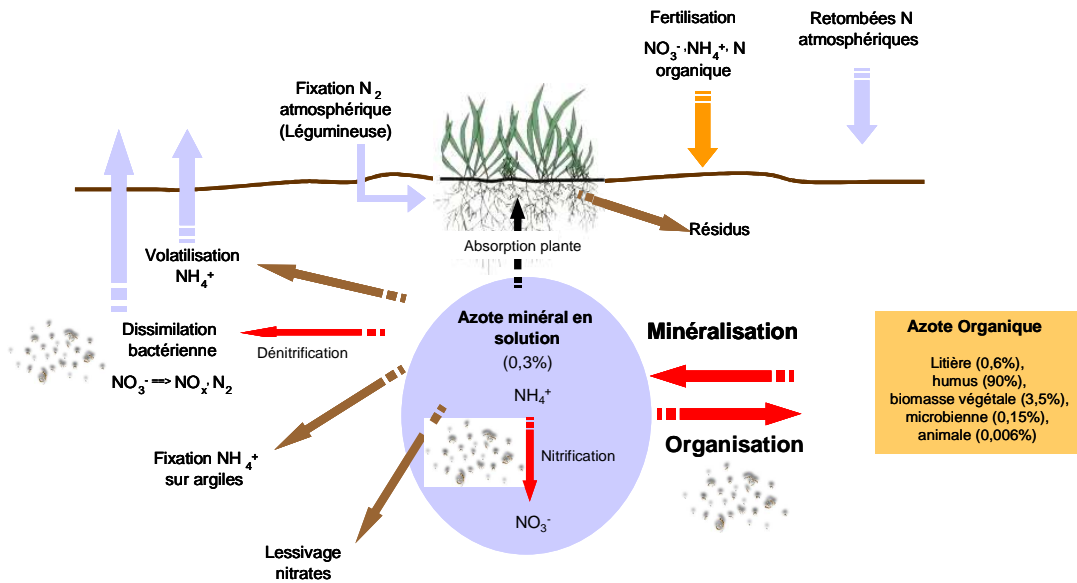
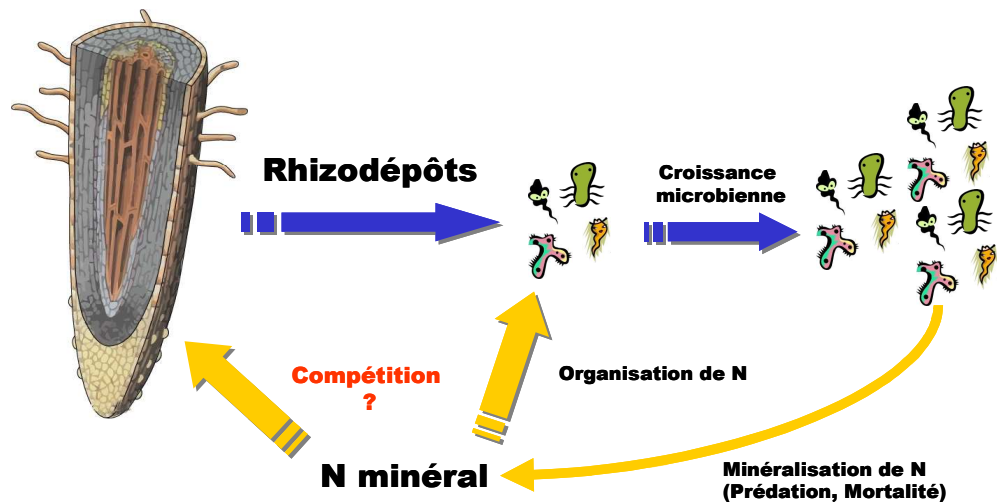


Figure 4b



Figures 4: Fig. 4a: Cycle de l'azote dans le sol. Les flèches rouges indiquent les processus assurés par la microflore du sol. Fig. 4b: Impact des rhizodépôts sur la minéralisation/organisation de N dans la rhizosphère

Dans le sol, l'azote est présent à plus de 90% sous forme organique (Mengel, 1996). La transformation de l'azote organique en azote minéral (minéralisation) et réciproquement (organisation) est assurée par l'activité des microorganismes qui vont donc déterminer en grande partie la disponibilité de la forme minérale assimilable par la plante (Figures 4). Les microorganismes assurent également d'autres transformations de l'azote importantes tant pour la nutrition du couvert végétal que pour l'environnement (nitrification, dénitrification). Dans la rhizosphère, les microorganismes sont largement stimulés par la rhizodéposition et nombreux sont les travaux qui témoignent que les transformations de l'azote sont différentes de celles qui s'opèrent dans le sol global (Kaye et Hart, 1997; Hodge *et al.*, 2000). Les flux d'organisation, de

minéralisation et de dénitrification sont généralement plus importants (Qian *et al.*, 1997) mais la modélisation et donc la prévision de ces flux reste limitée par le peu de connaissances relatives à la quantité des rhizodépôts produits en relation avec l'écophysiologie de la plante.

La question qui était à l'origine du poste de chargé de recherche INRA sur lequel j'ai été recruté était d'évaluer si l'on devait prendre en compte la rhizodéposition dans les modèles de prédiction de l'offre du sol en azote pour les cultures. Mes travaux ont donc eu pour objectif de produire un modèle prédictif de la rhizodéposition en relation avec l'écophysiologie de la plante et d'évaluer les conséquences de la rhizodéposition sur la minéralisation et l'organisation microbienne de l'azote dans la rhizosphère. Cette thématique trouvait naturellement sa place dans l'équipe Rhizosphère du laboratoire Agronomie & Environnement compte-tenu de l'expérience de cette dernière en matière de recherche sur l'interface sol/racines/microorganismes mais également en raison des nombreux travaux conduits sur l'écophysiologie des plantes cultivées, notamment par C. Robin.

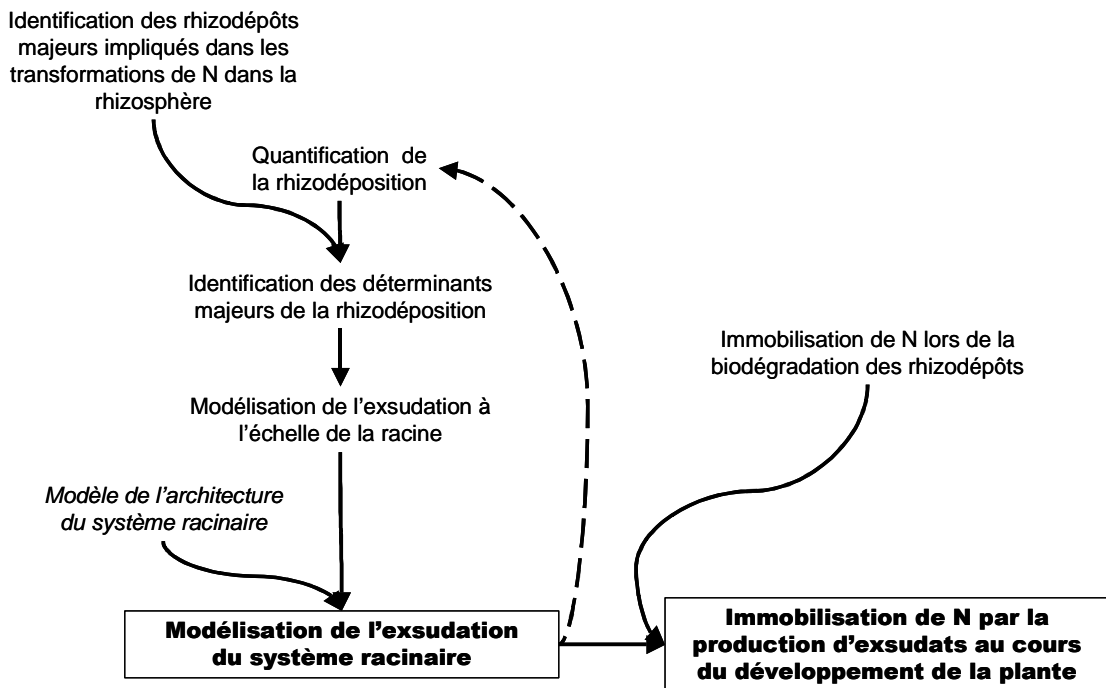


Figure 5: Schéma récapitulatif de la démarche conduite pour relier la rhizodéposition avec les transformations de N dans le sol

Plus précisément, les objectifs de mes travaux ont été:

- modéliser la production des rhizodépôts qui sont associés de manière importante aux transformations de l'azote dans la rhizosphère
- d'évaluer *in fine*, l'importance des flux de N assujettis à la rhizodéposition.

Ces objectifs finaux ont nécessité les objectifs intermédiaires suivants:

- ✓ quantification de la rhizodéposition
- ✓ identification des principaux rhizodépôts associés aux transformations de N dans la rhizosphère
- ✓ identification des déterminants majeurs de la production de ces rhizodépôts
- ✓ développement de la modélisation de la production des rhizodépôts ciblés
- ✓ étude de la biodégradation des rhizodépôts dans le sol, conséquences sur les transformations de N

La grande majorité de mes travaux a été réalisée dans le cadre de trois programmes de recherches consécutifs (INSU-PNSE et ACI Ecologie quantitative) centrés autour du concept considérant la rhizosphère comme un bioréacteur particulier assurant des biotransformations et d'un programme du GIS "Porcherie Verte" dédié à l'impact des effluents d'élevages porcins sur la dynamique du carbone et de l'azote dans les sols. Ces programmes m'ont permis de collaborer avec les personnes compétentes en matière de structure des communautés microbiennes, de dynamique de l'azote dans le sol et d'écophysiologie du système racinaire. La région Lorraine a apporté un soutien financier important au travers du cofinancement de la thèse de F. Henry et des programmes Jeune Equipe, Pôle technologique et pluriformation (cf bilan, §2).

### 3 Les constituants de la rhizodéposition

Le néologisme anglo-saxon "rhizo-deposition" semble avoir été proposé pour la première fois par Shamoot *et al.* (1968) pour décrire la matière organique d'origine racinaire retrouvée dans le sol. Ce terme a été repris ensuite (Whipps et Lynch, 1985; Whipps, 1990) et il est depuis largement utilisé avec des définitions qui peuvent cependant varier selon les auteurs. Par exemple, la rhizodéposition englobe parfois le CO<sub>2</sub> de la respiration racinaire (Whipps, 1990) ou la mort des racines (Qian *et al.*, 1997). Par souci de clarification, le terme rhizodéposition se rapporte ici à l'ensemble des composés **organiques** libérés par les **racines vivantes**. Ces composés sont extrêmement diversifiés (Tableau 1) et ils sont de surcroît libérés par des processus variés. C'est pourquoi Rovira *et al.* (1979) proposa une nomenclature fondée à la fois sur le mode de libération et sur la nature des composés. Une version légèrement modifiée de cette nomenclature sera reprise ici.



**Tableau 1: Composés libérés par les racines en solution nutritive. D'après Rovira, (1969), Grayston *et al.*, (1996; Read *et al.*, 2003), (Read *et al.*, 2003)**

Famille biochimique	Composés
Hydrates de carbone	Arabinose, fructose, galactose, glucose, maltose, raffinose, rhamnose, ribose, saccharose, xylose
Acides aminés	Les 20 essentiels, acide aminobutyrique, homosérine, cystathionine
Acides aliphatiques	Acides acétique, butyrique, citrique, glycolique, malique, malonique, oxalique, propionique, succinique, tartrique, valérique
Acides aromatiques	P-hydroxybenzoïque, caféique, p-coumarique, ferulique, gentistique, protocatéchuique, salicylique, sinapique, syringique, vanillique
Acides gras	Linoléique, linoléique, oléique, palmitique, stéarique, phospholipides
Stérols	Campestrol, cholestérol, sitostérol, sigmastérol
Enzymes	Amylase, désoxyribonucléase, invertase, peroxidase, phosphatase, ribonucléase
Divers	Vitamines, hormones de croissance, auxines, cytokinines, gibbérélines

### 3.1 Les sécrétions

#### 3.1.1 Le mucilage racinaire

Le mucilage racinaire est composé de polysaccharides associés à une fraction protéique qui peut atteindre 6% de la masse totale (Rougier, 1982; Bacic *et al.*, 1987). Les sucres majeurs identifiés sont l'arabinose, le galactose, le fucose, le glucose et le xylose (Bacic *et al.*, 1987; Osborn *et al.*, 1999; Knee *et al.*, 2001). Chez le maïs, le mucilage a un poids moléculaire de  $10^6$  à  $10^8$  Da, une densité de  $1,63 \text{ g cm}^{-3}$ , (Paull *et al.*, 1975; Sealey *et al.*, 1995), une teneur en carbone aux environs de 39% et un rapport C/N voisin de 65 (Mary *et al.*, 1993; Nguyen *et al.*, 2007). Le mucilage racinaire est sécrété par les cellules de la coiffe des racines par exocytose des vésicules de Golgi (Morre *et al.*, 1967; Rougier, 1982). Il s'agit donc d'un transport actif. Le mucilage migre ensuite passivement à travers la paroi si son degré d'hydratation et la pression de turgescence de la cellule sont suffisants. Sinon, il s'accumule entre la paroi et la membrane plasmique (Morre *et al.*, 1967). En présence d'eau libre, le mucilage s'hydrate jusqu'à avoir une teneur en eau de 100 000% de sa masse à sec (McCully et Boyer, 1997). Il forme alors une gouttelette gélatineuse bien visible au niveau des apex racinaires (Photographie 1).



**Photographie 1: Mucilage hydraté à l'extrémité des racines nodales d'un pied de maïs prélevé au champ**

Le mucilage présente des propriétés viscoélastiques et surfactantes qui sont supposées jouer plusieurs rôles importants (Read et Gregory, 1997):

- un rôle d'adhésion des cellules de la coiffe avec les particules de sol, ce qui facilite leur desquamation, protégeant ainsi le méristème racinaire des blessures liées à la progression de la racine à travers les particules de sol (Rougier, 1982).
- Un rôle d'adhésion des particules de sol à la racine permettant d'assurer la continuité du flux d'absorption d'eau et d'éléments minéraux (Czarnes *et al.*, 2000). Cette continuité est facilitée par les phospholipides aux propriétés surfactantes contenus dans le mucilage (Read *et al.*, 2003).

En outre, le mucilage possède de nombreux groupements carboxyliques sur lesquels peuvent se lier les cations. Si ces cations sont également adsorbés sur les particules minérales, le mucilage augmente la stabilité structurale (Guckert *et al.*, 1975; Morel *et al.*, 1991; Czarnes *et al.*, 2000; Traore *et al.*, 2000). Si ces cations sont toxiques ( $Pb^{2+}$ ,  $Cd^{2+}$  par exemple), le mucilage pourrait contribuer en les fixant à limiter les effets délétères de ces éléments sur le méristème apical (Morel *et al.*, 1986; Mench *et al.*, 1987; Miyasaka et Hawes, 2001). Dans le sol, le mucilage est rapidement consommé par la microflore (Mary *et al.*, 1992; Mary *et al.*, 1993; Knee *et al.*, 2001). Certains microorganismes rhizosphériques sont attirés par chimiotactisme vers le mucilage (Mandimba *et al.*, 1986), ce qui pourrait participer à la sélection de la microflore qui colonise les racines.

La production de mucilage par les racines a été peu étudiée. Quelques travaux portant sur des jeunes plantules cultivées *in vitro* indiquent une sécrétion de  $11-47 \mu\text{g MS}^5 \text{ mg}^{-1} \text{ MS}$  de croissance racinaire pour du maïs et du blé (Vancura *et al.*, 1977). Plus récemment, une méthode a été proposée pour évaluer la production de mucilage dans du sol en mesurant la surface de contact du mucilage avec une vitre le long de laquelle pousse la racine (Iijima *et al.*, 2003). La production de mucilage semble corrélée à la vitesse de croissance de la racine. Par exemple, une racine poussant à raison de  $2 \text{ mm h}^{-1}$  produisait  $262 \text{ mg}$  de  $\text{MF}^6$  de mucilage. Ces observations permettent de relier la synthèse du mucilage avec la croissance des racines et elles sont donc une première étape vers la modélisation de la production de ce rhizodépôt par un système racinaire. Cette modélisation requiert de poursuivre les recherches afin d'identifier les

<sup>5</sup> MS: Matière sèche

<sup>6</sup> MF: Matière fraîche

autres déterminants de la libération de mucilage. Par exemple, le diamètre apical de la racine pourrait être une variable importante car il détermine la taille de la coiffe et donc la production potentielle de mucilage. Ce diamètre est augmenté par la contrainte mécanique subie par la racine (Groleau-Renaud *et al.*, 1998a) ce qui pourrait expliquer l'augmentation de production de mucilage chez les plantes dont les racines sont exposées à une forte contrainte mécanique (Groleau-Renaud *et al.*, 1998b).

### 3.1.2 Les autres sécrétions

En dehors du mucilage, de très nombreuses molécules sont sécrétées activement dans le sol par les racines en réponse aux caractéristiques de l'environnement. Ces molécules sont généralement des métabolites secondaires, des enzymes, des polypeptides et des protéines. Elles interviennent dans plusieurs processus:

- l'acquisition d'éléments minéraux: ces molécules permettent de rendre certains éléments minéraux disponibles pour leur absorption par les racines.
  - les phosphatases (phosphatases acides, phytases): ces enzymes peuvent être libérées de manière plus importante pour permettre à la plante d'acquérir du phosphore à partir des formes organiques de P (Tarafdar et Claassen, 1988).
  - les phytosidérophores: les graminées sécrètent dans la rhizosphère des acides aminés particuliers non impliqués dans la synthèse des protéines et qui chélatent le fer ainsi que d'autres microéléments comme le cuivre, le zinc, le cobalt, le manganèse. Les complexes sont ensuite réabsorbés par les racines (Neumann et Römheld, 2000).
  
- les relations entre les plantes (phytoallélopathie): certains composés sécrétés par les racines présentent des propriétés phytotoxiques qui inhibent le développement d'autres espèces végétales. C'est par exemple le cas des catéchines sécrétées par les racines de la centaurée (Walker *et al.*, 2003; Bais *et al.*, 2004).
  
- les relations entre les plantes et les microorganismes du sol: il peut s'agir de composés favorisant les relations bénéfiques (symbioses, microorganismes 'PGPR'<sup>7</sup>), l'exemple le plus connu étant celui des flavonoïdes qui participent à l'établissement de la symbiose avec les bactéries Rhizobiacées. D'autres molécules comme les naphtoquinones possèdent des propriétés antimicrobiennes qui limitent l'activité des microorganismes délétères (Bais *et al.*, 2004).

Les mécanismes par lesquels ces composés sont libérés dans le sol sont encore peu connus. Ils font vraisemblablement intervenir l'exocytose de vésicules de Golgi notamment pour

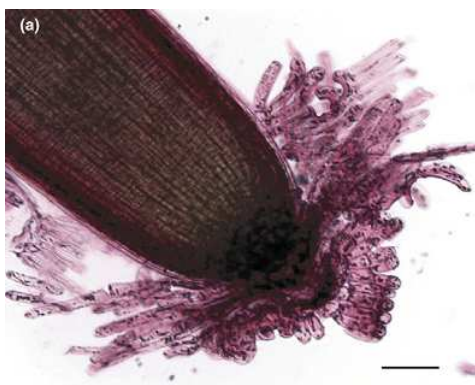
---

<sup>7</sup> PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria: bactérie rhizosphérique augmentant la croissance de la plante

les protéines (Neumann et Römheld, 2000) et probablement pour les métabolites secondaires phytotoxiques, ce qui permettrait à la plante de se protéger (Verpoorte *et al.*, 2000). Il n'est pas exclu que des canaux ioniques participent également à la libération de certains composés comme les phytosidérophores dont le mode de libération fait débat (Neumann et Römheld, 2000).

### 3.2 Les cellules de la coiffe

La coiffe racinaire est une structure constituée de plusieurs couches de cellules qui synthétisent le mucilage et qui s'exfolient à la périphérie lors de la progression de la racine dans le sol. En contrepartie, la coiffe est constamment renouvelée par un méristème interne qui lui est propre (Barlow, 1975). Cette "couche d'usure" naturelle permet de protéger le méristème apical des agressions physiques (abrasion), chimiques (métaux lourds, molécules toxiques) et biologiques (agents pathogènes) présents dans le sol (Hawes *et al.*, 1998) tout en réduisant les forces de frottement subies par la racine en croissance (Bengough et McKenzie, 1997; Bengough et Kirby, 1999). Chez le maïs, la coiffe compte environ entre 3900 à 21000 cellules en fonction du diamètre de l'apex et elle peut être renouvelée en totalité en 1 à 9 jours (Barlow, 1974; Barlow, 1975; Clowes, 1976). La quantité de cellules qui se détachent est très variable selon les espèces; d'aucune chez certaines crucifères à 11000 cellules jour<sup>-1</sup> chez le pin (Hawes *et al.*, 2002). La libération est régulée par des gènes qui interviennent dans l'hydrolyse de la lamelle moyenne des parois cellulaires (Wen *et al.*, 1999). La quantité de cellules exfoliées est influencée par des facteurs endogènes (le nombre de cellules restant dans la coiffe) et environnementaux comme les forces de frottement subies par la coiffe. Par exemple, Iijima *et al.* (2000) ont observé que la coiffe d'une racine de semence de maïs perdait 56 cellules mm<sup>-1</sup> d'allongement dans du sable présentant une résistance à la pénétration de 0,29 Mpa et 750 cellules mm<sup>-1</sup> d'allongement lorsque la résistance était de 5,2 Mpa soit respectivement 1,5 et 2,6 µg C jour<sup>-1</sup>. Dans une autre étude, ces auteurs ont montré qu'une moindre humidité du sol réduisait l'exfoliation, probablement parce que la plus faible hydratation du mucilage augmente la cohésion des cellules entre elles (Iijima *et al.*, 2004).



Photographie 2: Détachement de cellules de la coiffe chez *Brassica napus*. La bar représente 50 µm. (Photographie tirée de Driouich *et al.*, 2007)

Les cellules exfoliées sont en très grande majorité viables et le restent plusieurs jours durant lesquels elles sont supposées jouer un rôle important dans les relations entre les racines et leur environnement. Une fois détachées de la coiffe, les cellules continuent à synthétiser du

mucilage et d'autres métabolites qui ont un pouvoir de chémo-attraction et parfois de répulsion vis à vis de la microflore du sol (Mandimba *et al.*, 1986; Hawes *et al.*, 2002). La modélisation de la production de cellules exfoliées de coiffe à l'échelle de la plante n'a pas été abordée à ma connaissance. Elle pourrait partager un certain nombre de formalismes avec celle de la production de mucilage.

### 3.3 Les exsudats

Le terme exsudats regroupe ici les composés qui diffusent passivement du cytosol vers la solution du sol en raison du gradient de concentration entre ces deux compartiments et de la perméabilité de la membrane plasmique aux composés de faible poids moléculaire (Rovira *et al.*, 1979; Neumann et Römheld, 2000; Farrar *et al.*, 2003). Les exsudats sont constitués majoritairement de sucres, d'acides carboxyliques et d'acides aminés en raison de leur concentration importante dans le cytoplasme des cellules racinaires (Jones, 1998) (Tableau 2). Ces concentrations sont par ailleurs généralement plus fortes au niveau des extrémités des racines (Jones, 1998), ce qui explique probablement que cette partie présente une plus forte exsudation (McDougall et Rovira, 1970; McCully et Canny, 1985; Darwent *et al.*, 2003).

**Tableau 2: Concentrations typiques, dans le cytoplasme des cellules et dans la solution du sol, des solutés majoritaires présents dans les exsudats racinaires. D'après Farrar *et al.* (2003) et Jones, (1998).**

Composés	Concentration dans le Cytosol ( $\mu\text{M}$ )	Concentration dans la solution du sol ( $\mu\text{M}$ )
Sucres	90 000	20
Acides aminés	10 000-20 000	0.1-10
Acides carboxyliques	10 000-20 000	20

La perméabilité de la membrane plasmique est variable dans le temps et l'espace. La perméabilité de la bicouche lipidique est faible pour les composés hydrophiles et chargés électriquement. Pour ces composés, la perméabilité peut être augmentée par des transporteurs ou des canaux qui assurent la diffusion facilitée (Jones, 1998; Neumann et Römheld, 2000; Ryan *et al.*, 2001) (Figure 6). Les changements de la composition relative en lipides et en protéines de la membrane plasmique permettent théoriquement à la plante de moduler la perméabilité des cellules en réponse aux contraintes extérieures. C'est par exemple le cas de la diffusion facilitée d'anions organiques (citrate, malate, oxalate) impliqués dans la mobilisation d'éléments minéraux comme le P, le Fe ou dans la détoxification de l'aluminium (Strom, 1997; Jones, 1998; Ryan *et al.*, 2001; Dakora et Phillips, 2002; Rengel, 2002). La perméabilité membranaire peut être également altérée par différentes agressions biotiques et abiotiques qui affectent l'intégrité de la membrane plasmique.

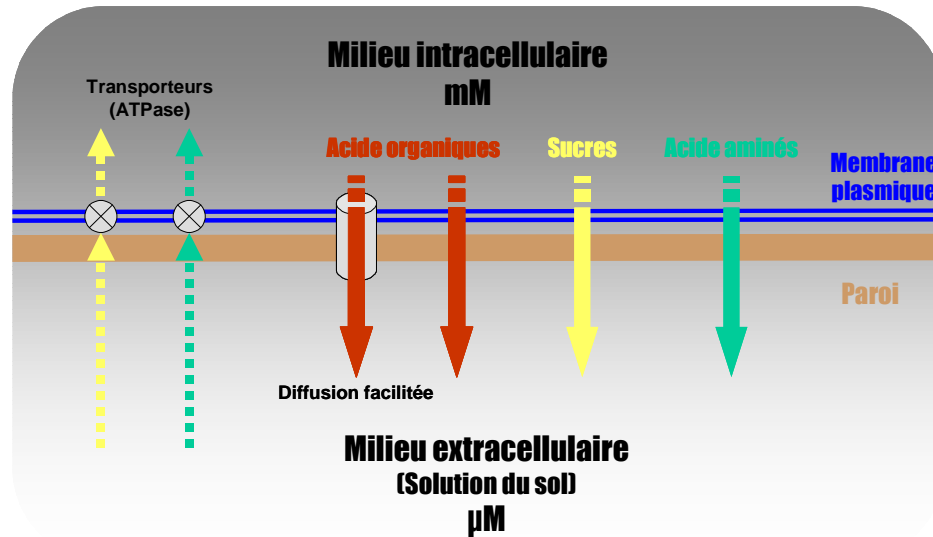


Figure 6: Représentation schématique de l'exsudation racinaire de sucres, acides aminés et acides organiques par diffusion passive et dans certains cas réabsorption active

Les membranes plasmiques comportent également des transporteurs qui assurent le passage actif des sucres et des acides aminés du milieu extracellulaire vers le cytoplasme (Bush *et al.*, 1996) (Figure 6). L'existence de transporteurs n'a pas été démontrée pour les acides organiques (Jones et Darrah, 1994). Ces transporteurs fonctionnent grâce au gradient de protons accumulés à l'extérieur de la cellule par les pompes ATP-ase (Bush, 1993). L'exsudation nette résulte donc de deux flux opposés, une diffusion passive selon un gradient de concentration et une absorption active opposée au gradient. Les calculs réalisés pour le glucose montrent que 80 à 90 % de l'efflux peuvent être potentiellement réabsorbés par les racines (Jones et Darrah, 1993; Farrar *et al.*, 2003). Ce résultat explique les faibles concentrations en carbone dans les solutions nutritives stériles des cultures hydroponiques: de l'ordre de 0,8 à 2 mM (Jones et Darrah, 1993). Dans le sol, la situation est tout autre car les microorganismes consomment continuellement les exsudats racinaires, ce qui limite leur réabsorption. Cette réabsorption pourrait même être faible car l'affinité de la microflore du sol pour le glucose par exemple est plus forte que celle des racines de maïs: la constante Michaelienne d'affinité pour le glucose a été déterminée à 9 µM dans la solution du sol pour la microflore (Nguyen et Guckert, 2001b) et 800 µM pour les racines (Xia et Saglio, 1988).

La plante peut théoriquement contrôler en partie l'exsudation tant sur le plan quantitatif que qualitatif. Elle peut augmenter l'efflux de certains composés grâce à la synthèse de protéines membranaires qui facilitent passivement la diffusion. Elle peut agir également sur l'influx en augmentant le nombre de transporteurs responsables de la réabsorption des exsudats. Les protéines membranaires impliquées dans la régulation de l'influx et de l'efflux sont relativement spécifiques de leurs substrats, ce qui autorise la plante à répondre aux conditions du sol en modulant la composition des exsudats.

### 3.4 Les produits de la lyse cellulaire et de la sénescence

Sous l'action de l'âge, des microorganismes et des conditions physicochimiques du sol, les cellules de l'épiderme racinaire et une partie des cellules corticales peuvent dégénérer alors que la racine demeure vivante et fonctionnelle (McCully, 1999). Les poils absorbants ont une durée de vie particulièrement courte, de l'ordre de quelques jours si l'on en juge par les lyses cytoplasmiques observées dès l'âge de 4 jours chez le maïs (Fusseder, 1987). Chez cette espèce, les racines latérales peuvent rapidement perdre leur apex et une partie importante de leur épiderme (Fusseder, 1987). La dégénérescence des cellules racinaires entraîne une lyse du contenu cellulaire et sa libération dans la rhizosphère. Les quantités de carbone résultant de ces phénomènes sont inconnues.

### 3.5 Estimation des proportions relatives des rhizodépôts

Une analyse de la littérature (Nguyen, 2003) permet d'estimer les proportions relatives des différentes classes de rhizodépôts après avoir exprimé les données dans la même unité (Tableau 3). Bien que ces valeurs soient associées à un fort degré d'incertitude, elles permettent de faire l'hypothèse que les exsudats et secondairement le mucilage constituent d'un point de vue quantitatif la majeure partie des rhizodépôts. Ce sont donc ces composés qui ont été étudiés pour évaluer l'impact de la rhizodéposition sur la minéralisation et l'organisation de l'azote rhizosphérique. Conformément à l'approche développée dans les modèles décrivant les transformations de l'azote dans le sol (Molina et Smith, 1998), les exsudats et le mucilage sont considérés globalement comme un compartiment de matière organique caractérisé par une vitesse de dégradation et un rapport C:N.

**Tableau 3: Estimation de la production des différents rhizodépôts d'après une revue de la littérature (Nguyen, 2003)**

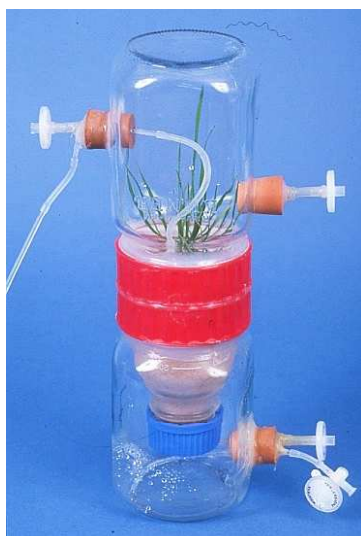
Type de rhizodépôt	Quantités estimées
Cellules détachées de la coiffe	1,5-2,5 $\mu\text{g C j}^{-1} \text{ racine}^{-1}$ 1-3 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ croissance racinaire
Mucilage	2-20 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ de croissance racinaire
Exsudats	150 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ de croissance racinaire 0,2-7% C racinaire jour <sup>-1</sup>
Poils absorbants	50 ng C mm <sup>-1</sup> racine

## 4 Quantification de la rhizodéposition

### 4.1 Les approches

#### 4.1.1 Hydroponie

Dès la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, Dyer (1894 in Krasil'nikov, 1958) observait que des composés organiques acides étaient excrétés par les racines des plantes cultivées en solution nutritive. Ce dispositif de culture est effectivement la méthode la plus simple pour mettre en évidence la rhizodéposition. Cependant, il supprime toutes les interactions entre les racines et le sol et en conséquence, les observations doivent être interprétées en ayant conscience des limites de ce système. Par exemple, il a été montré très tôt que la stérilité de la solution nutritive conduit à sous-estimer l'exsudation racinaire car les microorganismes stimulent l'exsudation en modifiant les caractéristiques du système racinaire (nombre d'apex, vitesse de croissance, perméabilité des membranes) et ils entretiennent le gradient de carbone entre le cytosol et la solution nutritive par la consommation continue des exsudats dont la réabsorption racinaire se trouve limitée. Plus généralement, il a été montré que la quantité et la composition des rhizodépôts produits dépendent de l'environnement racinaire: contrainte mécanique, composition de la solution nutritive, température.



Photographie 3: Dispositif de culture de plante en hydroponie axénique permettant la percolation de la solution nutritive dans le compartiment racinaire. Photographie d'E. Paterson, The Macaulay Institute, Aberdeen.

Jusque dans les années 80, la mesure de la rhizodéposition en hydroponie s'effectuait majoritairement à partir de dispositifs dont la solution nutritive n'était pas renouvelée en continu (Krafczyk *et al.*, 1984). Pourtant, dès le tout début du 20<sup>ème</sup> siècle, il était déjà établi que le changement de la solution conduisait à récolter une quantité plus importante de composés racinaires (Krasil'nikov, 1958). Le renouvellement de la solution peut être assuré par la percolation de solution nouvelle (Hodge *et al.*, 1996) (Photographie 3). Cela permet de limiter la réabsorption active des exsudats par la racine, tout comme le font les microorganismes du sol en consommant continuellement les rhizodépôts. La réabsorption active des exsudats par la racine



peut en effet atteindre jusqu'à 80-90% de la valeur de l'efflux pour des cultures sans renouvellement (Jones et Darrah, 1993). Les expérimentations que j'ai conduites en hydroponie ont donc été réalisées à partir de dispositifs assurant la percolation de la solution nutritive. Lorsque cela ne pouvait être fait, nous avons modélisé les cinétiques d'exsudation afin de prendre en compte la réabsorption.

#### 4.1.2 Traçage du C de la plante vers la rhizosphère

Le caractère artificiel des cultures en solution nutritive a favorisé le développement de méthodes permettant l'évaluation de la rhizodéposition pour des plantes cultivées dans du sol. Ces méthodes utilisent le traçage isotopique du carbone (C) photoassimilé par la plante afin de distinguer les rhizodépôts de la matière organique déjà présente dans le sol.

Une approche consiste à utiliser la différence existant entre les plantes C3 et C4 pour la discrimination du  $^{13}\text{C}$  présent naturellement dans l'atmosphère, lors de la fixation photosynthétique. La signature isotopique naturelle  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) d'une plante C3 est ainsi en moyenne de  $-27\text{‰}$  alors que celle d'une plante en C4 est de  $-13\text{‰}$ . Lorsqu'un sol est cultivé longtemps avec des plantes de type C3, la signature isotopique de la matière organique va évoluer vers une valeur voisine de  $-27\text{‰}$ . Lorsqu'une plante de type C4 comme le maïs est cultivée sur ce sol, le  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique du sol augmente en raison de la rhizodéposition, ce qui permet de quantifier le flux d'entrée de C en provenance de la plante en C4 (Balesdent et Balabane, 1992; Qian *et al.*, 1997).

Il est également possible d'exposer la plante à une atmosphère dont le  $\text{CO}_2$  est enrichi en un isotope stable (le  $^{13}\text{C}$ ) ou radioactif (le  $^{14}\text{C}$  et plus rarement le  $^{11}\text{C}$ ). Cette opération permet de marquer les photoassimilats dont on peut suivre le devenir dans la plante et dans le sol. La durée du marquage détermine la résolution temporelle de la mesure des flux mais également la nature des rhizodépôts qui sont marqués. Un marquage de quelques heures concernera majoritairement les exsudats, le mucilage et les cellules de la coiffe tandis qu'un marquage plus long portera en outre sur la sénescence racinaire. Les marquages courts (quelques heures) sont donc plutôt adaptés à l'étude du changement de répartition des assimilats en réponse à des facteurs environnementaux tandis que les marquages de plus longue durée (quelques semaines, mois) sont employés pour avoir une mesure intégrée de la totalité du C racinaire qui est incorporé dans le sol (Meharg, 1994).

Durant les années 1970-90, de nombreux travaux ont porté sur le suivi des photoassimilats marqués dans la plante et dans le sol en fonction de différents facteurs biotiques et abiotiques. Face à cette abondante littérature, il était important de réaliser une méta-analyse pour avoir une idée des flux de C vers la rhizosphère et de leur variabilité (Nguyen, 2003). Cette analyse montre qu'en moyenne, près de 40% du carbone assimilé (assimilation nette) sont exportés par les parties aériennes vers les racines (Figure 7). La synthèse bibliographique de Kuzyakov et Domanski (2000) indique qu'à l'échelle du cycle de culture, cela correspond chez les céréales à environ  $1.5 \text{ t C ha}^{-1}$ . D'après les valeurs de la Figure 7, 51 % sont incorporés dans les

racines (750 kg C ha<sup>-1</sup>), près de 33% sont retrouvés dans la respiration rhizosphérique (respiration racinaire+respiration microbienne des rhizodépôts: 495 kg C ha<sup>-1</sup>) et 16 % sont retrouvés dans le sol (240 kg C ha<sup>-1</sup>). Ces coefficients de répartition sont moyens et présentent une forte variabilité car ils dépendent étroitement de l'espèce végétale, de son stade de développement et des conditions environnementales dont les plus étudiées sont la présence de microorganismes, la texture du sol, la fertilisation azotée, la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique.

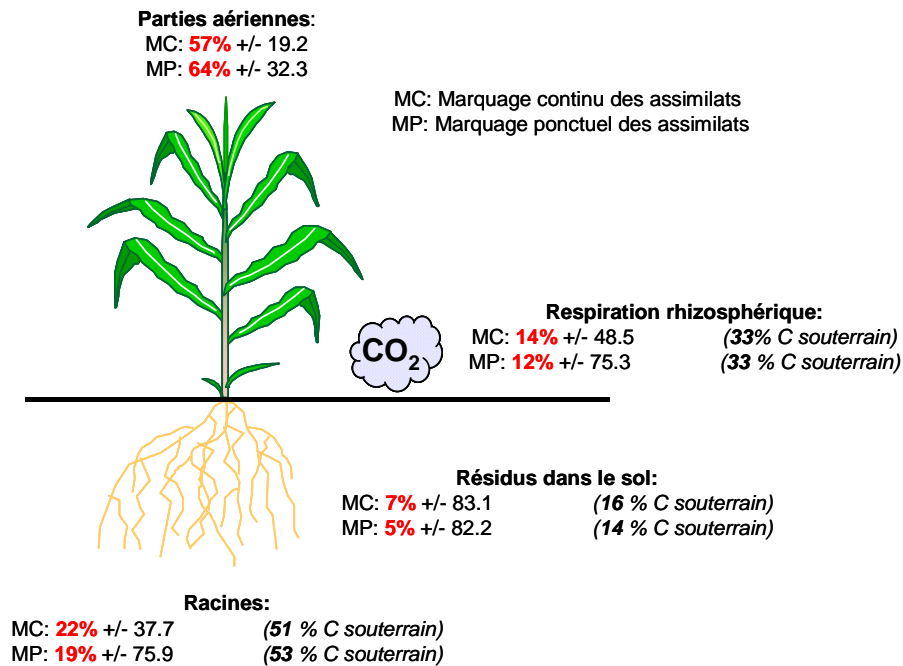


Figure 7: Répartition du <sup>14</sup>C fixé par la plante lors d'un marquage ponctuel (MP) ou continu (MC) des photoassimilats. Les valeurs correspondent à la moyenne +/- le coefficient de variation calculée à partir de 237 jeux de données tirés de la littérature (Nguyen, 2003). La majorité des données concerne des plantes herbacées (blé, ray-grass, orge, maïs...) jeunes (âge médian de 86 et 28 jours pour les marquages ponctuels et continus). Les valeurs sont également exprimées en % du C transféré aux compartiments souterrains (=100% - fraction retrouvées dans les parties aériennes).

Cette méta-analyse permet de dégager deux conclusions majeures qui ont largement orienté mes travaux. En premier lieu, il est important de conduire des recherches détaillées sur la respiration rhizosphérique afin d'estimer les contributions respectives de la respiration racinaire et de la respiration microbienne des rhizodépôts. En effet, la rhizodéposition est théoriquement égale à la somme du C retrouvé dans le sol et du C de la respiration microbienne. La fraction retrouvée dans le sol est globalement faible: environ 6% du C fixé. Donc, soit la rhizodéposition ne représente pas un flux de C important, soit les rhizodépôts sont très rapidement dégradés, d'où l'importance de quantifier la respiration microbienne.

En second lieu, compte-tenu de la forte influence des conditions environnementales sur la rhizodéposition, il est nécessaire de relier cette dernière avec l'écophysiologie de la plante.

## 4.2 Etude de la respiration rhizosphérique

Ce travail a fait l'objet de la thèse de Christine Todorovic (Todorovic, 2000) et du DEA d'Angélique Christophe (Christophe, 1997).

### 4.2.1 Le choix d'une méthode d'étude

Lors du traçage des photoassimilats, les rhizodépôts marqués se retrouvent dans le sol (corps et métabolites microbiens, rhizodépôts non dégradés par les microorganismes) et sous la forme de CO<sub>2</sub> issu de leur minéralisation par les microorganismes (respiration rhizomicrobienne). Ce CO<sub>2</sub> marqué se mélange avec celui produit par la respiration des racines et des symbiotes pour former la respiration rhizosphérique (Figure 8). Parmi le flux de CO<sub>2</sub> marqué issu du sol, seul celui produit par la respiration rhizomicrobienne provient de la rhizodéposition. La quantification de la rhizodéposition nécessite donc de quantifier la respiration rhizomicrobienne. La littérature indique que plusieurs méthodes ont été testées. La plus évidente consiste à utiliser un sol de référence sans microorganismes, obtenu, par exemple, en ajoutant des antibiotiques (Helal et Sauerbeck, 1989). Cette approche est fortement biaisée car la physiologie des racines est affectée par le biocide et par l'absence des microorganismes. Il est également possible de séparer physiquement le sol rhizosphérique des racines et de mesurer individuellement les deux respirations mais là encore, de forts biais sont générés par la séparation des composantes de la rhizosphère (Hanson *et al.*, 2000). Lorsque je me suis intéressé à la respiration rhizosphérique, trois autres méthodes moins radicales avaient été testées.

- la dilution isotopique du C des rhizodépôts: L'addition de glucose non marqué diminue d'autant la minéralisation microbienne des rhizodépôts marqués au <sup>14</sup>C issu de la rhizodéposition d'une plante exposée au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> (Cheng *et al.*, 1993)
- l'étude de la biodégradation de rhizodépôts modèles: l'incubation dans du sol non planté de rhizodépôts modèles marqués (glucose, racines, extraits racinaires solubles) permet de déterminer le rapport entre la fraction minéralisée et la fraction retrouvée sous forme de résidus dans le sol. Ce rapport est ensuite utilisé pour calculer la respiration rhizomicrobienne à partir de la quantité de C marqué retrouvée dans le sol d'une plante exposée au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> (Swinen, 1994).
- l'étude de la cinétique d'évolution de l'activité spécifique de la respiration rhizosphérique après un marquage bref des photoassimilats: il s'agit de modéliser la cinétique d'apparition du traceur dans le CO<sub>2</sub> souterrain en faisant l'hypothèse que le traceur apparaît d'abord dans la respiration racinaire et plus tardivement dans la respiration rhizomicrobienne (Warembourg et Billès, 1979).

La méthode de la dilution isotopique et celle des rhizodépôts modèles présentent l'inconvénient de fournir une estimation de la respiration microbienne qui est dépendante du type de rhizodépôts utilisés (glucose, racines, extraits racinaires), ce qui à mon sens déplaçait le problème dans la mesure où l'on ne connaît pas les proportions des différents composés qui sont

libérés dans la rhizosphère. En outre, pour observer une dilution isotopique, il faut ajouter des quantités importantes de glucose dans la rhizosphère, ce qui influence le gradient de C entre la racine et la solution du sol et donc l'exsudation. L'étude de la cinétique d'apparition du traceur dans la respiration rhizosphérique apparaissait plus convaincante car Warembourg et Billès (1979) avaient observé expérimentalement deux phases de production de  $^{14}\text{CO}_2$  lors d'un marquage ponctuel des assimilats du blé au  $^{14}\text{C}$ .

#### 4.2.2 Le modèle conceptuel

L'objectif était de modéliser la cinétique de répartition des assimilats marqués ponctuellement au  $^{14}\text{C}$  dans les différents compartiments de la plante et du sol. Les assimilats marqués sont répartis dans les compartiments décrits par la Figure 8 selon des cinétiques d'ordre 1. Les assimilats des parties aériennes servent à produire de la biomasse et sont exportés vers les racines. Ils sont alors intégrés dans la croissance racinaire, respirés par les racines ou libérés dans le sol sous la forme de rhizodépôts. Les rhizodépôts marqués sont transformés en biomasse microbienne et en respiration rhizomicrobienne, cette dernière étant également alimentée par la décomposition des microorganismes marqués au  $^{14}\text{C}$ .

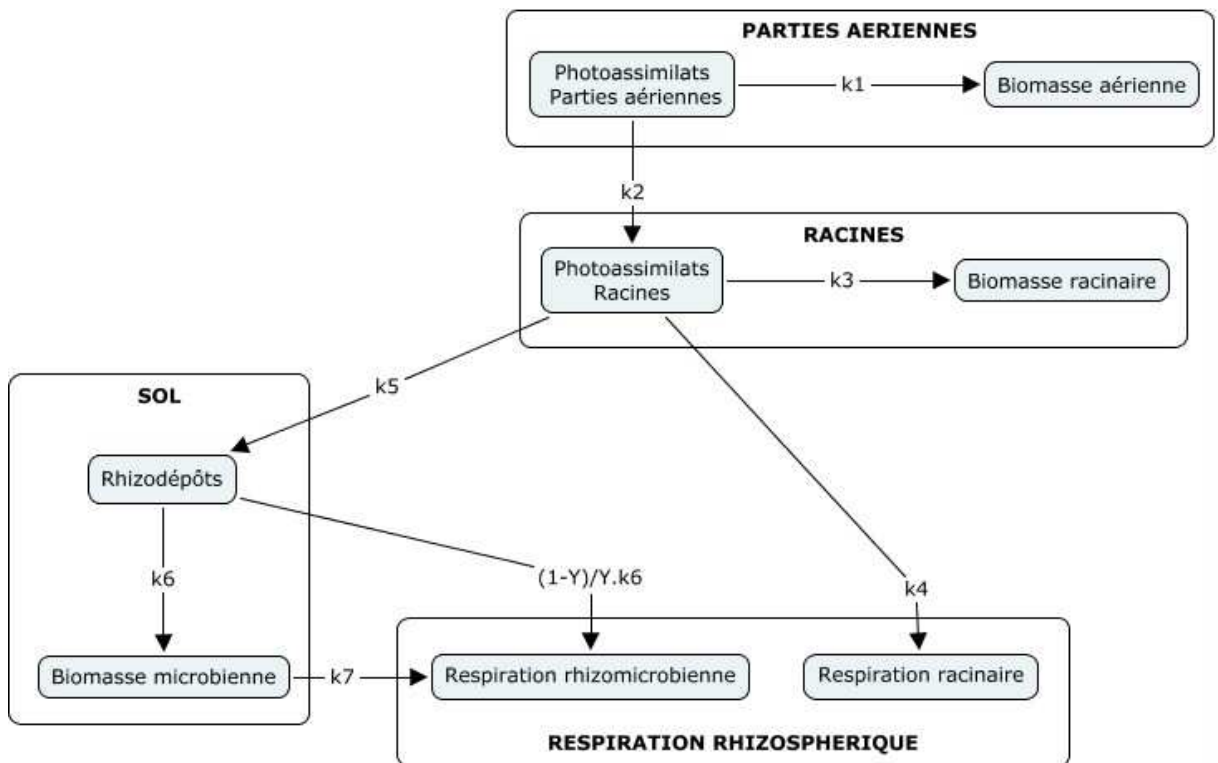


Figure 8: Schéma conceptuel de la circulation du carbone dans différents compartiments de la plante et du sol. Les coefficients  $k_1$  à  $k_7$  correspondent aux vitesses spécifiques de transfert ( $\text{h}^{-1}$ ) du C entre les compartiments selon des cinétiques d'ordre 1. Le coefficient  $Y$  est le rendement de conversion des rhizodépôts en biomasse microbienne ( $\text{g C g}^{-1} \text{C}$ ).

Il est assez simple d'écrire les modèles mathématiques d'allocation du traceur aux différents compartiments. Le coefficient de minéralisation de la biomasse microbienne ( $k_7$ ) peut

être calculé à partir de la vitesse de dégagement du  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique lorsque l'allocation des assimilats est achevée. En effet, la respiration racinaire et la respiration microbienne des rhizodépôts ne sont plus marquées et seule la minéralisation de la biomasse microbienne produit du  $^{14}\text{CO}_2$ . Les paramètres  $k_6$  et  $Y$  peuvent être déterminés en suivant la minéralisation d'un apport de rhizodépôts à du sol. Les autres paramètres sont estimés en ajustant au modèle mathématique, la cinétique d'évolution du  $^{14}\text{C}$  dans les parties aériennes et racinaires, dans le sol (rhizodépôts+biomasse microbienne) et dans la respiration rhizosphérique.

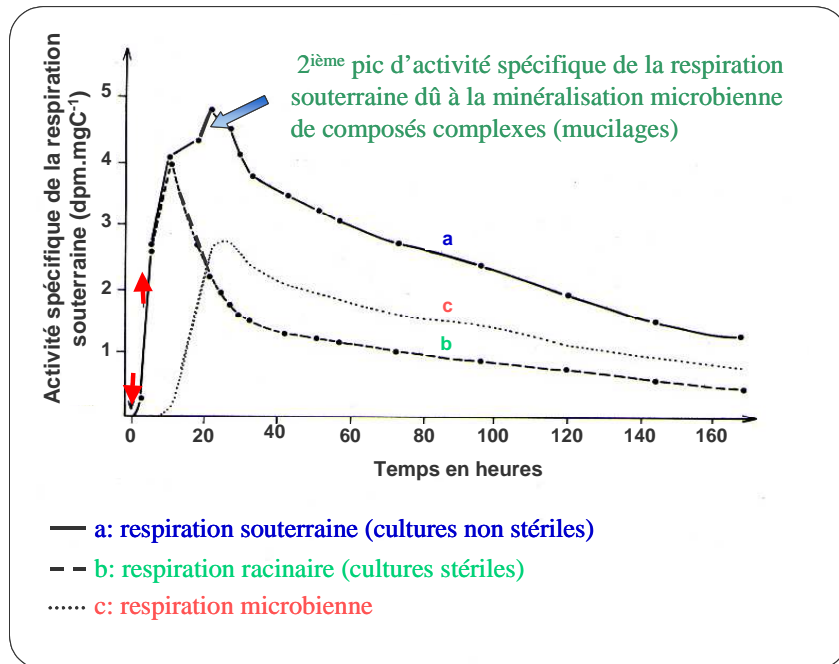


Figure 9: Evolution de l'activité spécifique de la respiration du compartiment souterrain chez le blé dont les photoassimilats ont été marqués au  $^{14}\text{C}$  pendant la durée indiquée par les deux flèches rouges (d'après Warembourg et Billès, 1979)

Si l'évolution du  $^{14}\text{CO}_2$  des respirations rhizomicrobienne et racinaire sont suffisamment décalées dans le temps ( $k_4$  différent de  $k_5$  et/ou  $k_6(1-Y)/Y$ ), la quantification du flux de rhizodéposition devient alors possible. La validité de cette hypothèse de travail très importante était suggérée par les travaux de Warembourg et Billès (1979). Ces auteurs avaient observé deux pics de dégagement de  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique chez des plantes de blé dont les assimilats avaient été marqués brièvement au  $^{14}\text{C}$  (Figure 9). Le deuxième dégagement n'était pas observé lorsque les racines étaient stériles. Le décalage entre les deux respirations était expliqué par le fait que les racines et les microorganismes sont deux compartiments agencés en série par rapport à la circulation du traceur dans la rhizosphère et que certains rhizodépôts complexes (polysaccharides) doivent être hydrolysés en composés simples avant de pouvoir être assimilés par la microflore (Warembourg et Billès, 1979). Il peut également s'expliquer par un retard de minéralisation des rhizodépôts lié à leur interaction avec la phase solide ou par la réactivation des microorganismes du sol qui sont généralement dormants en raison de la faible disponibilité des substrats organiques dans le sol non rhizosphérique. L'hypothèse d'un décalage temporel

entre l'apparition du  $^{14}\text{C}$  dans la respiration racinaire et rhizomicrobienne a donc été testée pour le maïs.

#### **4.2.3 Le dispositif de suivi de l'activité spécifique $^{14}\text{C}$ de la respiration rhizosphérique**

Un investissement méthodologique important a du être réalisé pour mettre au point un dispositif permettant le marquage ponctuel des photoassimilats au  $^{14}\text{C}$  et le suivi du dégagement du traceur par le compartiment souterrain. Ce travail a fait l'objet du DEA d'A. Christophe (Christophe, 1997) et a été soutenu financièrement dans le cadre d'un Pôle Technologique Régional. Il n'a pu être possible que grâce aux compétences et à l'expérience acquise au laboratoire en matière de traçage radioactif des photoassimilats. Les collaborations avec C. Robin et P.C. Vong ont été à ce titre déterminantes.

Le dispositif comprend les éléments suivants (Figure 10):

- une enceinte transparente (Altuglass) permettant l'exposition de la plante au  $^{14}\text{CO}_2$
- un circuit d'air permettant la génération de  $^{14}\text{CO}_2$  et son injection rapide dans l'enceinte
- un circuit d'air pour le piégeage du  $^{14}\text{CO}_2$  à la fin du marquage et pour le renouvellement de l'air de l'enceinte pendant la période de chasse
- des pots de culture du maïs permettant la séparation étanche du compartiment souterrain. Ce dernier est balayé par de l'air sans  $\text{CO}_2$  afin de collecter la respiration rhizosphérique.
- un circuit d'arrosage du compartiment souterrain
- un analyseur de  $\text{CO}_2$  et un compteur de radioactivité  $\beta$  pour la détermination du  $\text{CO}_2$  et de l'activité  $^{14}\text{C}$  de la respiration du compartiment souterrain

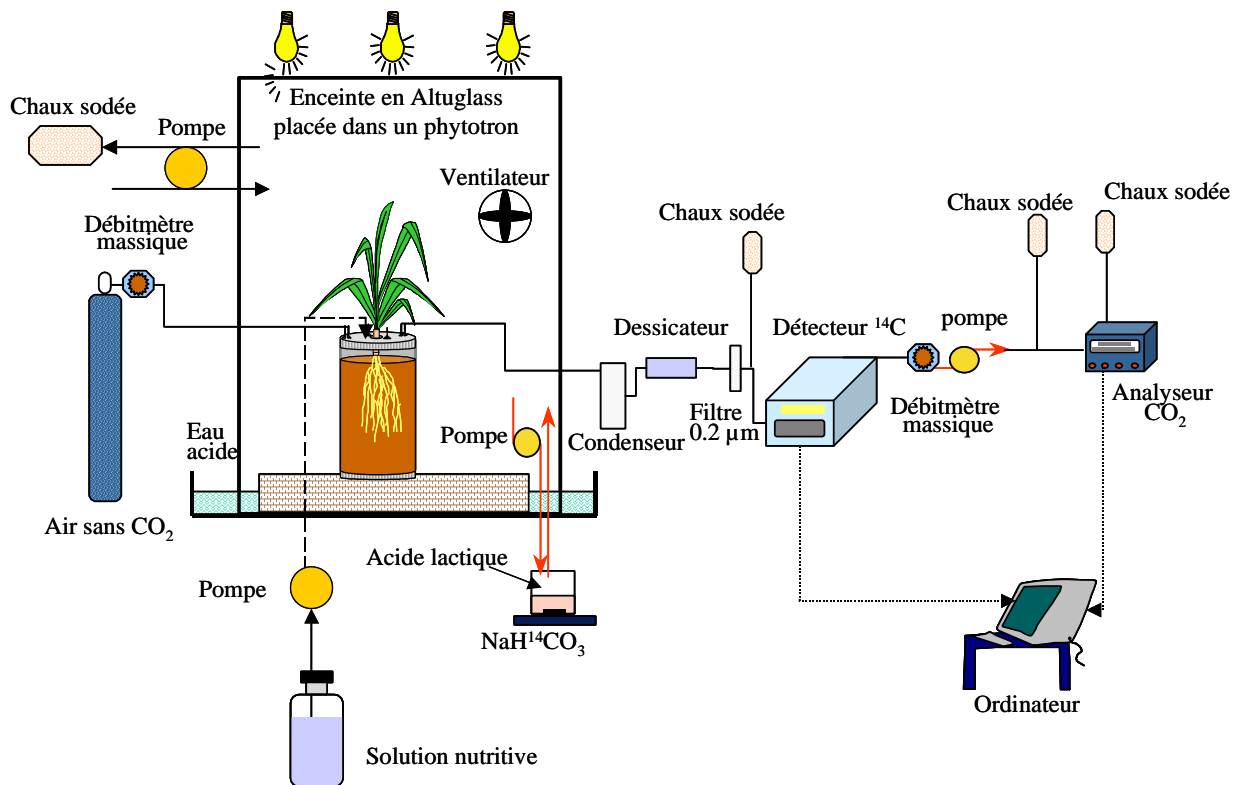


Figure 10: Dispositif expérimental utilisé pour marquer ponctuellement les photoassimilats au <sup>14</sup>C et pour suivre le dégagement du <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub> produit par le compartiment souterrain de la plante.

La méthodologie classique utilisée pour déterminer l'activité spécifique ( $^{14}\text{CO}_2/[^{14}\text{CO}_2+^{12}\text{CO}_2]$ ) de la respiration rhizosphérique consiste à piéger le <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> par bullage dans une solution de bases fortes (soude, potasse) qui est renouvelée régulièrement. L'activité <sup>14</sup>C de cette solution est déterminée par comptage en scintillation liquide et sa concentration en C est obtenue par une titration des OH<sup>-</sup> restants. Cette approche est très lourde et limite le nombre de points de mesure au cours du temps et donc la résolution temporelle. L'utilisation d'un compteur de radioactivité en flux continu couplé à un analyseur de CO<sub>2</sub> permet une mesure automatisée de l'activité <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> et de la concentration du CO<sub>2</sub> dans le flux d'air émanant du compartiment souterrain. Le pas de temps entre deux mesures est de 2 minutes. L'activité <sup>14</sup>C est obtenue grâce à une cellule constituée d'un plastique scintillant qui émet des photons lorsqu'il est exposé aux électrons produits par le <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> qui traverse la cellule. Ces photons sont convertis en impulsions électriques par deux photomultiplicateurs.

Après un travail d'optimisation de la méthode (Nguyen *et al.*, 1999), nous avons déterminé que le bruit de fond de comptage<sup>8</sup> était de 102 coups par minute et le rendement de comptage<sup>9</sup> de 41%. Ces performances sont moins bonnes que celle d'un compteur en

<sup>8</sup> Signal enregistré en absence de radioactivité dans l'échantillon exprimé en coups par minute (cpm). Il correspond à la radioactivité naturelle et au bruit de fond généré par l'électronique

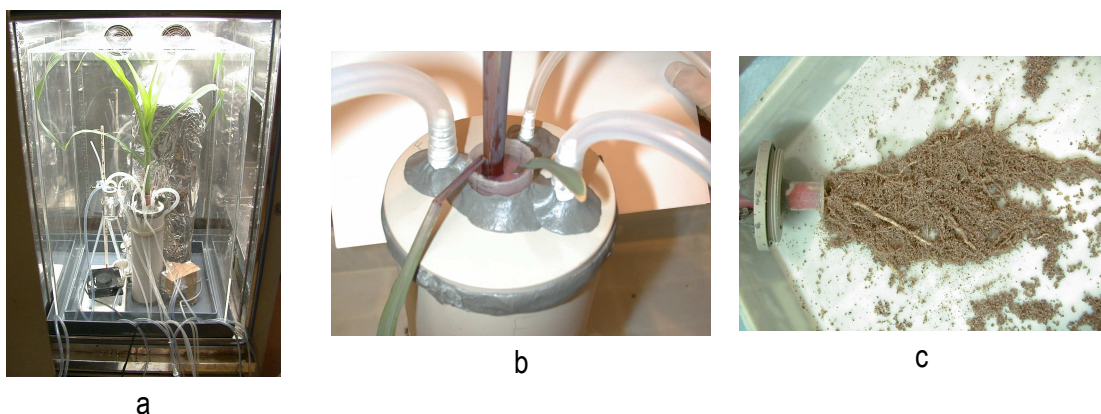
<sup>9</sup> Rapport entre le nombre de coups par minute enregistrés par la cellule et le nombre de désintégrations par minute générées par la radioactivité de l'échantillon x 100

scintillation liquide en raison notamment de l'absence de cocktail scintillant et du faible temps de résidence de l'échantillon dans la cellule. La sensibilité de la détection est de 0,08 Bq ml<sup>-1</sup> d'air. Pour être au-dessus du seuil de détection, l'activité de la respiration rhizosphérique peut être augmentée en diminuant le débit d'air balayant le compartiment souterrain car nous avons vérifié que ce débit n'influe pas sur le comptage. Par ailleurs, le dispositif a permis de montrer que la méthode classique employant le bullage de l'air dans une solution de soude molaire ne piégeait en moyenne que 95% du CO<sub>2</sub> et que cette efficacité variait en fonction du débit. La mise au point de ce dispositif a donc été une avancée méthodologique importante permettant l'obtention automatisée de cinétiques d'évolution de l'activité spécifique de la respiration du compartiment souterrain avec une résolution temporelle élevée (Todorovic *et al.*, 2000).

#### 4.2.4 La remise en cause d'une hypothèse de base du modèle

Le dispositif décrit précédemment a été utilisé pour suivre au cours du temps la production de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> par la rhizosphère de plantes de maïs dont les assimilats ont été marqués ponctuellement au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. Nous avons comparé des maïs cultivés dans un sol agricole non stérile (Photographies 4) pour lesquels nous attendions deux phases de dégagement de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, avec des maïs cultivés sur du sable stérile percolé avec de la solution nutritive également stérile; ces plantes ne devaient produire qu'un seul dégagement de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> souterrain, celui de la respiration racinaire.

L'exposition des parties aériennes au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> pendant une brève période (20 minutes) entraîne bien l'apparition d'un premier dégagement de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> rhizosphérique qui débute 40 à 50 minutes après le début du marquage (Figure 11). Ce laps de temps indique que la migration des photoassimilats vers les racines s'opère à raison de 10-20 cm h<sup>-1</sup>.



Photographies 4: Marquage ponctuel des photoassimilats de maïs au <sup>14</sup>C. a: Enceinte pour l'exposition des parties aériennes au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. b: Dispositif permettant la séparation étanche des atmosphères aériennes et souterraines pour collecter la respiration du sol. c: échantillonnage des racines et du sol rhizosphérique (sol adhérent aux racines).



La stérilité du compartiment souterrain se traduit par une décroissance plus rapide de l'activité spécifique, en cohérence avec l'importation rapide d'assimilats non marqués vers les racines. Dans le cas du sol non stérile, la respiration rhizomicrobienne ajoute de l'inertie à la libération de  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique, notamment en raison des respirations de maintenance et de minéralisation de la biomasse microbienne qui s'effectuent avec des vitesses plus lentes (Figure 11).

Contrairement aux travaux de Warembourg et Billès (1979), le second dégagement de  $^{14}\text{CO}_2$  a été observé dans le cas des cultures dont le système racinaire était stérile. La stérilité ayant été contrôlée, cette observation prouve que dans notre cas, l'origine de ce second dégagement n'est pas microbienne mais racinaire. En outre, la chronologie et l'amplitude du second dégagement dépendent de la photopériode appliquée aux plantes (Figure 12). L'allongement de la photopériode réduit fortement le second dégagement de  $^{14}\text{CO}_2$ , qui survient plus tardivement.

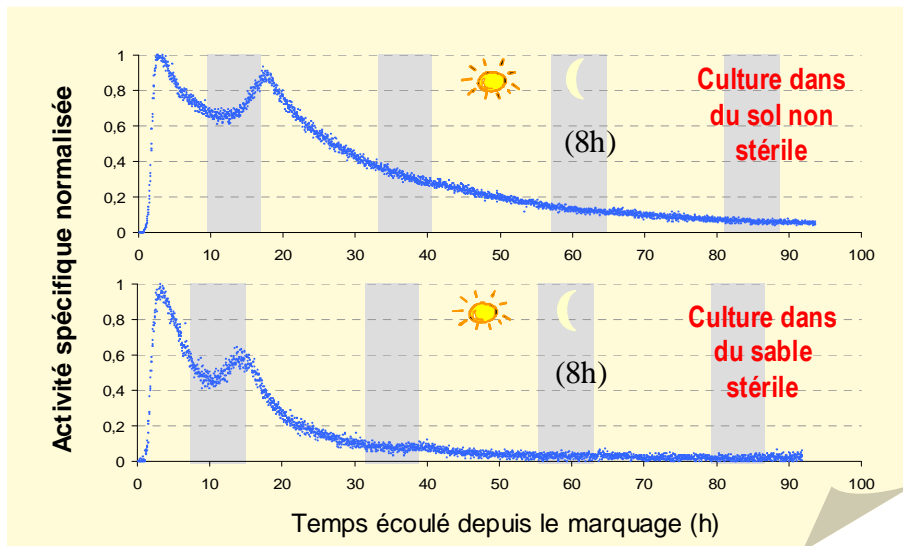
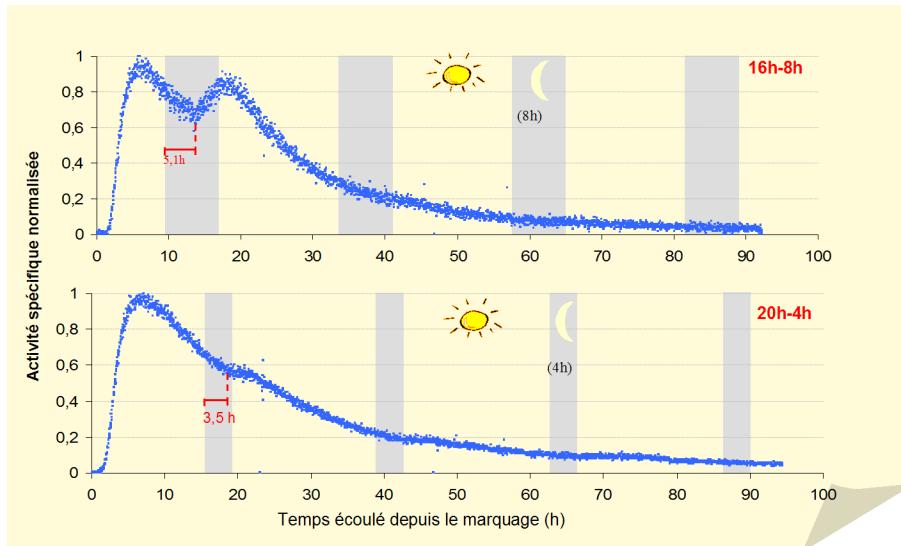


Figure 11: Activité spécifique ( $^{14}\text{C}/\text{C}$ ) du  $\text{CO}_2$  émanant du sol après un marquage ponctuel des photoassimilats du maïs en conditions contrôlées. Les bandes grisées correspondent aux phases nocturnes (8h). (Todorovic *et al.*, 2001b)



**Figure 12: Effet de la photopériode sur l'évolution de l'activité spécifique ( $^{14}\text{C}/\text{C}$ ) du  $\text{CO}_2$  émanant du sol après un marquage ponctuel des photoassimilats du maïs en conditions contrôlées. Les bandes grisées correspondent aux phases nocturnes (Todorovic *et al.*, 2001b).**

Ces observations ont été interprétées par la remobilisation durant la phase nocturne, d'amidon synthétisé pendant la période d'éclairement (Todorovic *et al.*, 2001b, a). Durant la phase nocturne, le transfert de carbone vers les racines se poursuit à une vitesse moindre que durant la photopériode. Le carbone transféré est issu de l'hydrolyse d'amidon synthétisé durant la photopériode précédente (Lush et Evans, 1974; Troughton *et al.*, 1977). La synthèse est globalement proportionnelle à la durée de la phase nocturne pour permettre l'approvisionnement des racines en C en l'absence de photosynthèse (Chatterton et Silvius, 1979). En conséquence, en réduisant la période nocturne, la vitesse de synthèse d'amidon a été probablement réduite; il y a donc eu moins d'amidon marqué synthétisé. Lorsque ce dernier a été remobilisé et utilisé par les racines, il a logiquement produit un moindre dégagement secondaire de  $^{14}\text{CO}_2$  comparé aux plantes exposées à une plus longue période nocturne. Par ailleurs, l'amidon synthétisé se dépose en couches successives dans les granules (Buttrose, 1962). Comme le marquage des photoassimilats avait toujours lieu 6-7 h après le début de la photopériode, en allongeant cette dernière (=en réduisant la phase nocturne), nous avons augmenté la quantité d'amidon non marqué déposée sur la couche d'amidon marqué. La remobilisation de ces couches s'opérant selon une chronologie inverse à celle de leur synthèse, le second dégagement de  $^{14}\text{CO}_2$  apparaît relativement plus tardivement au cours de la phase nocturne en allongeant la photopériode: aux  $\frac{3}{4}$  d'une phase nocturne de 4 h et aux  $\frac{5}{8}$  èmes d'une phase nocturne de 8 h (Figure 13).

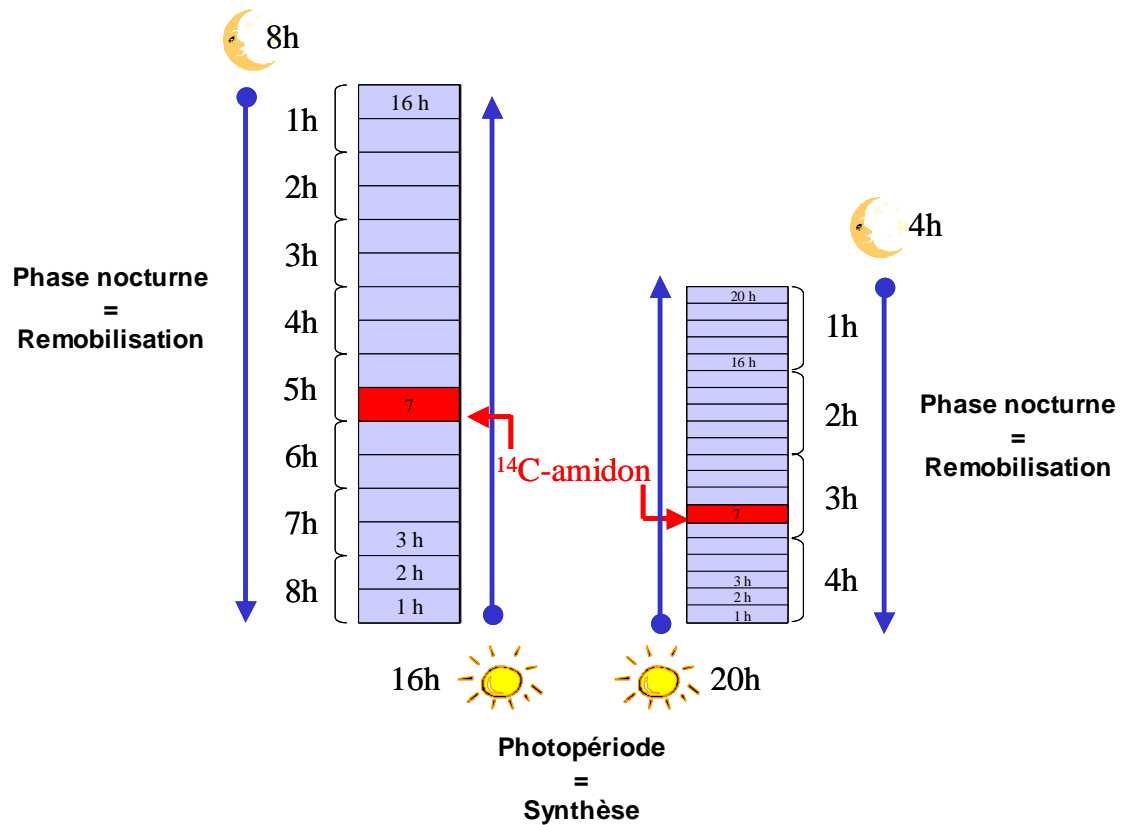


Figure 13: Schéma illustrant la synthèse et la remobilisation de l'amidon en fonction de la durée de la photopériode. L'amidon s'accumule en couches superposées. En rouge figure la couche marquée au  $^{14}\text{C}$ , l'exposition des plantes au  $^{14}\text{CO}_2$  ayant toujours eu lieu 7h après le début de la photopériode. La synthèse étant proportionnelle à la durée de la phase nocturne, il y a moins d'amidon marqué dans le cas de la photopériode de 20h. Les horaires situés à côté des barres correspondent à la phase nocturne. Ils montrent que l'amidon est remobilisé relativement plus tardivement dans la nuit si la photopériode est allongée.

L'hypothèse de la remobilisation d'amidon a été testée en échantillonnant des plantes à 4 temps caractéristiques des deux dégagements de  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique (Figure 14a). Les résultats montrent deux phases d'exportation du  $^{14}\text{C}$  à partir des feuilles correspondant aux deux dégagements de  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique (Figure 14b). La teneur des feuilles en amidon et la fraction  $^{14}\text{C}$  insoluble dans l'éthanol des feuilles présentent la même évolution ce qui indique que cette fraction  $^{14}\text{C}$  insoluble est très probablement constituée en grande partie d'amidon (Figure 14c). Son évolution montre bien chez les feuilles une augmentation durant la photopériode et une diminution durant la phase nocturne, cette dernière étant en phase avec le deuxième dégagement de  $^{14}\text{CO}_2$  rhizosphérique.

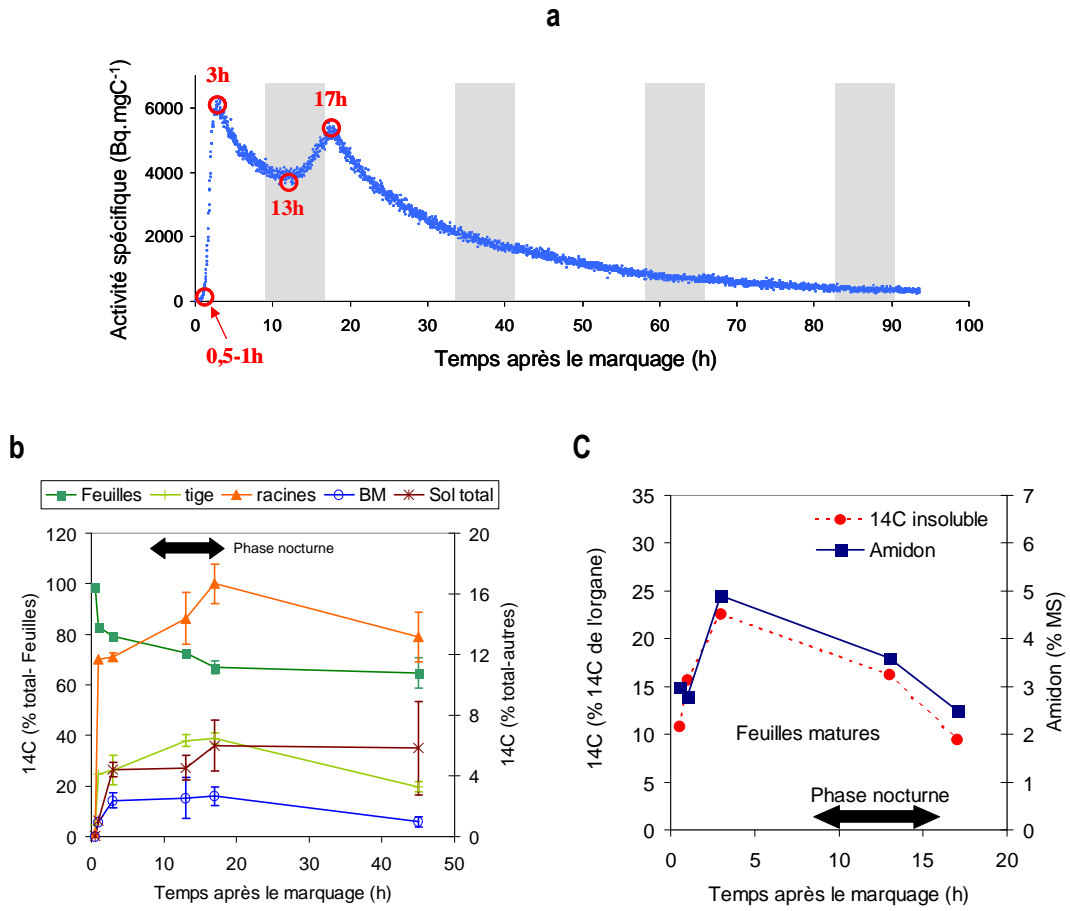


Figure 14: Suivi de la dynamique de répartition du <sup>14</sup>C dans les compartiments végétaux et dans le sol après une exposition ponctuelle des parties aériennes au <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. a: Positionnement des échantillonnages, b: activité <sup>14</sup>C dans les différents compartiments de la plante, dans le sol et dans la biomasse microbienne (BM), c: évolution de la teneur des feuilles en amidon et évolution de l'activité <sup>14</sup>C dans la fraction C insoluble des feuilles extraite par l'éthanol bouillant (Todorovic *et al.*, 2001a).

Le transfert de la radioactivité vers la biomasse microbienne est légèrement plus lent que celui qui s'opère vers les racines (Figure 14b) conformément au cheminement du carbone de la plante vers la rhizosphère. Par contre, le décalage temporel est très faible et ne peut être décelé au niveau de la respiration rhizosphérique. Dès 3h après le marquage, le <sup>14</sup>C dans la biomasse microbienne a atteint son maximum. **La biomasse microbienne rhizosphérique utilise donc des rhizodépôts facilement assimilables et il y a un couplage très étroit entre son activité et l'allocation de C aux racines.** En outre, la radioactivité dans la biomasse microbienne entre 3h et 17h est stable bien que la radioactivité dans les racines augmente. Il est donc fort probable que le taux de renouvellement de la biomasse microbienne soit important et que le <sup>14</sup>C perdu par ce renouvellement ait été compensé durant la nuit par la rhizodéposition de <sup>14</sup>C issu de la re-allocation de <sup>14</sup>C aux racines (Todorovic *et al.*, 2001a).

Les résultats de nos travaux invalident donc les deux hypothèses de travail sur lesquelles reposait la modélisation des flux d'assimilats dans la plante et la rhizosphère:

- la libération des rhizodépôts et leur assimilation microbienne ne se réalisent pas à des vitesses suffisamment différentes de la vitesse d'utilisation des assimilats par les racines pour permettre de distinguer un décalage temporel entre la respiration racinaire et la respiration rhizomicrobienne. Au contraire, l'activité microbienne est très étroitement liée dans le temps à l'allocation de C aux racines.
- les assimilats exportés par les parties aériennes ne sont pas marqués une seule fois dans le temps. La remobilisation de réserves de  $^{14}\text{C}$  durant la phase nocturne génère un second marquage des assimilats exportés vers les racines.

Les deux hypothèses fondatrices du modèle conceptuel n'étant pas valides, il n'est pas recommandable d'utiliser cette modélisation pour quantifier la rhizodéposition. Ignorer la non-validité de ces hypothèses ou ne pas les vérifier (Kuzyakov *et al.*, 1999; Kuzyakov, 2002; Kuzyakov et Domanski, 2002) peut conduire à mal interpréter les cinétiques d'éluion d'un traceur au niveau de la respiration rhizosphérique après un marquage ponctuel des assimilats et donc à estimer la rhizodéposition de manière erronée. Ainsi, une inertie dans l'éluion du traceur au niveau de la respiration rhizosphérique peut être interprétée et modélisée comme résultant de la respiration rhizomicrobienne (Kuzyakov *et al.*, 1999; Kuzyakov, 2002; Kuzyakov et Domanski, 2002) alors qu'il s'agit d'une réallocation du traceur vers les racines et le sol durant la phase nocturne. Cette confusion d'effets est d'ailleurs probablement à l'origine des défauts du modèle à simuler la quantité de traceur dans la biomasse microbienne et dans le carbone organique dissout du sol observé par Kuzyakov et Domanski (2002).

Depuis mes travaux sur la respiration rhizosphérique réalisés entre 1997 et 1999, d'autres méthodes ont été testées pour évaluer la respiration microbienne et /ou la rhizodéposition:

- l'éluion des rhizodépôts (Kuzyakov et Siniakina, 2001): les rhizodépôts marqués sont extraits du compartiment souterrain par la circulation forcée d'un flux d'eau dans le sol pour limiter leur dégradation par les microorganismes. Le flux d'eau collecte ainsi 2,3% du traceur. Cette valeur doit être considérée comme étant une valeur d'exsudation minimale étant donné que la fraction des exsudats absorbés par la microflore durant l'éluion est inconnue. Cette fraction est probablement loin d'être négligeable si l'on se réfère à la cinétique d'absorption du glucose par la microflore du sol qui montre que pour de faibles concentrations, 80% d'un apport de glucose disparaît de la solution du sol en moins de 10 minutes (Nguyen et Guckert, 2001b). Par ailleurs, comme le mentionnent les auteurs de cette méthode, les rhizodépôts qui présentent une forte affinité pour la phase solide (mucilage, acides organiques par exemple) ne sont pas élués par le flux d'eau.

- l'utilisation de l'abondance naturelle du  $^{13}\text{C}$  (Kuzyakov, 2005; Werth *et al.*, 2006): cette approche s'intéresse à l'abondance naturelle du  $^{13}\text{C}$  lorsqu'une plante en  $\text{C}_4$  (le maïs) est cultivée sur un sol précédemment planté de manière répétée avec des plantes en  $\text{C}_3$ . Les  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique du sol, de la biomasse microbienne et du  $\text{CO}_2$  du sol sont déterminés pour équilibrer le bilan massique du  $^{13}\text{C}$ . Cette méthode s'est avérée non fiable en raison de la faible proportion de la biomasse microbienne du sol qui consomme les rhizodépôts.

Malgré des investissements importants, la quantification de la rhizodéposition ou de la respiration rhizomicrobienne dans un sol non stérile ne progressent donc pas véritablement et constituent un véritable verrou. Mes travaux sur la respiration rhizosphérique ont cependant permis de montrer l'étroit couplage entre l'allocation de C aux racines et le fonctionnement des microorganismes rhizosphériques via la rhizodéposition, ce qui indique que la modélisation de la rhizodéposition devrait être couplée avec la gestion du carbone par la plante.

## 5 Construction d'un indicateur de la rhizodéposition

### 5.1 Contexte et objectifs

L'objectif de ces travaux était de mettre au point un indicateur de la libération de C par le système racinaire qui serait ensuite utilisé pour déterminer en conditions de sol non stérile, quelles sont les variables de la plante qui déterminent l'importance de la rhizodéposition. Les qualités de cet indicateur devaient être sa sensibilité aux variations de la rhizodéposition et sa facilité de mesure. Compte-tenu de l'étroit couplage temporel entre l'allocation d'assimilats aux racines et l'incorporation de ces derniers dans la biomasse microbienne rhizosphérique, la croissance microbienne semblait être particulièrement adaptée.

J'ai d'emblée écarté les méthodes qui quantifient la biomasse globale (méthode classique de fumigation/extraction; comptage de microorganismes, principalement les bactéries). En effet, la biomasse microbienne est peu sensible à la rhizodéposition car la totalité de la biomasse n'est pas active. En outre, une forte rhizodéposition ne se traduira pas forcément par un accroissement important de la microflore en raison du réseau de chaînes trophiques du sol qui limite la croissance de ladite microflore. En revanche, la mesure de l'activité des microorganismes (croissance, maintenance) est un bien meilleur indicateur de la disponibilité en substrats et donc de la rhizodéposition. Cette activité peut être mesurée par l'incorporation de leucine ou de thymidine tritiées dans les cellules bactériennes (Soderberg et Baath, 1998) ou d' $^{14}\text{C}$ -acétate dans l'ergostérol fongique (Baath, 2001). Cette approche a été utilisée avec succès pour des échantillons de sol rhizosphérique (Soderberg et Baath, 1998). Je ne l'ai cependant pas retenue car elle nécessite des étapes d'extraction assez lourdes à mettre en oeuvre pour un grand nombre d'échantillons.

La méthode que j'ai développée est fondée sur l'utilisation microbienne de  $^{14}\text{C}$ -glucose. Bremer et Van Kessel (1990) avaient observé que le pourcentage de minéralisation à court terme d'un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose par les microorganismes du sol augmentait avec la quantité de C

apportée. D'après Bremer et Kuikman (1994), en augmentant la quantité de glucose, on stimule l'activité microbienne et la physiologie des microorganismes évolue d'une stratégie de mise en réserve (faible respiration du  $^{14}\text{C}$  et forte incorporation du  $^{14}\text{C}$  dans le C soluble microbien) vers une stratégie de pleine croissance (forte respiration du  $^{14}\text{C}$  et faible incorporation dans le C soluble). Cette approche est très intéressante pour évaluer l'activité microbienne car la respirométrie du  $^{14}\text{C}$ -glucose est simple et rapide. En outre, le glucose est consommé aussi bien par les bactéries que par les champignons, ce qui évite de faire deux mesures d'activité séparées. Je l'ai donc appliquée à l'étude du sol rhizosphérique. Les objectifs de cette mise au point étaient:

- de tester la possibilité d'utiliser une quantité infinitésimale de  $^{14}\text{C}$ -glucose pour ne pas stimuler l'activité microbienne
- de s'assurer que le prélèvement du  $^{14}\text{C}$ -glucose était immédiat
- de vérifier que l'utilisation microbienne du  $^{14}\text{C}$ -glucose ( $^{14}\text{CO}_2$  ou stockage sous la forme de C soluble microbien) était bien reliée à l'activité microbienne
- de montrer que ce test pouvait mettre en évidence une stimulation de l'activité microbienne dans la rhizosphère

## **5.2 Mise au point de la méthode**

Le principe de la méthode consiste à ajouter au sol une quantité minimale de  $^{14}\text{C}$ -glucose. L'échantillon de sol est incubé à  $22^\circ\text{C}$  en vase clos pendant 6 jours durant lesquels le  $^{14}\text{CO}_2$  produit est piégé dans de la soude 1M ce qui permet de déterminer son activité par comptage en scintillation liquide. Au terme de l'incubation, le  $^{14}\text{C}$  soluble microbien est également déterminé par la méthode de fumigation/extraction (Vance *et al.*, 1987) (Figure 15). La minéralisation du glucose peut être mesurée au terme de l'incubation (6 jours) ou bien de manière cinétique si l'on souhaite avoir plus de détails sur les deux composantes de la respiration (croissance, maintenance/renouvellement) qui sont alors modélisées par deux exponentielles  $y=A(1-e^{-bt})+C(1-e^{-dt})$ . Les paramètres A et C renseignent sur l'importance de ces respirations tandis que b et d indiquent leurs vitesses spécifiques.

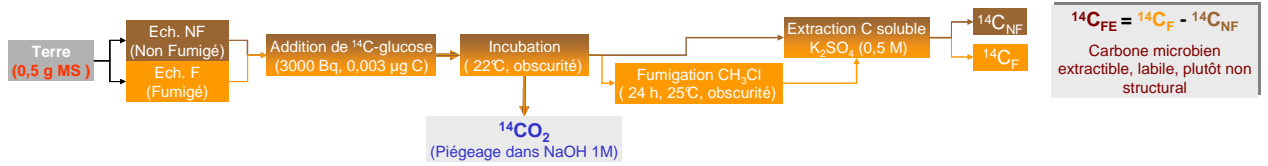


Figure 15: Protocole du test évaluant l'activité des microorganismes du sol. L'échantillon de sol est divisé en deux sous-échantillons destinés ou non à être fumigés avec des vapeurs de chloroforme. Le  $^{14}\text{C}$ -glucose est apporté aux échantillons qui sont incubés à l'obscurité. On détermine le  $^{14}\text{CO}_2$  piégé dans la soude et le  $^{14}\text{C}$ -soluble contenu dans la biomasse microbienne, ce dernier étant la différence de  $^{14}\text{C}$  soluble entre le sous-échantillon fumigé et le sous-échantillon non fumigé.

Pour ajouter une quantité de C-glucose aussi faible que possible tout en parvenant à détecter le  $^{14}\text{C}$ , il faut utiliser une source ayant une très forte activité spécifique. Le glucose marqué au  $^{14}\text{C}$  sur tous ses atomes de carbone permet d'obtenir une activité spécifique aux environs de  $7400 \text{ MBq mmole}^{-1}$  en n'apportant qu'une quantité négligeable de C, de l'ordre de  $7 \text{ ng C g}^{-1} \text{ sol}$ . L'addition de  $3000 \text{ Bq}$  au sol permet de mesurer des activités significatives pour le  $^{14}\text{CO}_2$ : entre  $150$  et  $1800 \text{ Bq}$  suivant la durée d'incubation.

L'absorption du  $^{14}\text{C}$ -glucose est immédiate par rapport à la durée du test puisque  $80\%$  sont absorbés en  $10$  minutes. Cela s'explique par la cinétique Michaelienne qui montre qu'il existe au moins deux types de prélèvements, l'un adapté aux très faibles concentrations ( $K_m 9 \mu\text{M}$ ) et l'autre opérant aux plus fortes concentrations ( $K_m=3.6 \text{ mM}$ ) (Figure 16) (Nguyen et Guckert, 2001a).

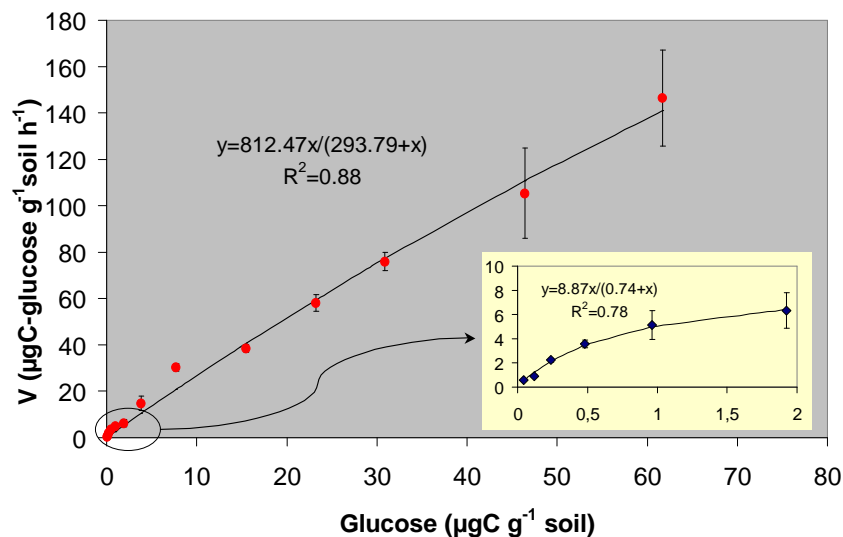


Figure 16: Vitesse d'absorption du  $^{14}\text{C}$ -glucose par les microorganismes du sol en fonction de la quantité ajoutée. La vitesse est mesurée par la disparition du traceur en vérifiant l'absence de sorption sur la matrice minérale. Les ajustements correspondent à des fonctions Michaeliennes. Le graphe inclus correspond à l'ajustement pour les très faibles apports.



L'utilisation microbienne du  $^{14}\text{C}$ -glucose dans des échantillons de sol non planté montre bien une augmentation de la fraction minéralisée lorsque l'activité des microorganismes est préalablement stimulée par des apports de glucose non marqué (Figure 17). A l'inverse, le  $^{14}\text{C}$  retrouvé dans le C soluble microbien ( $^{14}\text{C}_{\text{FE}}$ ) diminue, ce qui suggère que la croissance des microorganismes limite effectivement le stockage du  $^{14}\text{C}$ -glucose au profit de sa conversion en composés structuraux. Il y a donc bien une relation entre l'activité microbienne et la fraction du  $^{14}\text{C}$ -glucose qui est minéralisée. Cette relation n'est pas linéaire car plusieurs phénomènes régissent la minéralisation du  $^{14}\text{C}$ -glucose. Le rendement de conversion du glucose en biomasse microbienne est en moyenne de 60 % (Payne, 1970), ce qui signifie que dans les meilleures conditions, 40% du glucose est minéralisé pour fabriquer les cellules microbiennes (60%). Une minéralisation inférieure à 40% suggère donc que le  $^{14}\text{C}$ -glucose a été partiellement mis en réserve en relation avec une faible activité de croissance. Une minéralisation supérieure à 40% indique probablement un taux de renouvellement plus rapide des microorganismes et des coûts énergétiques de maintenance plus importants (Matin, 1992).

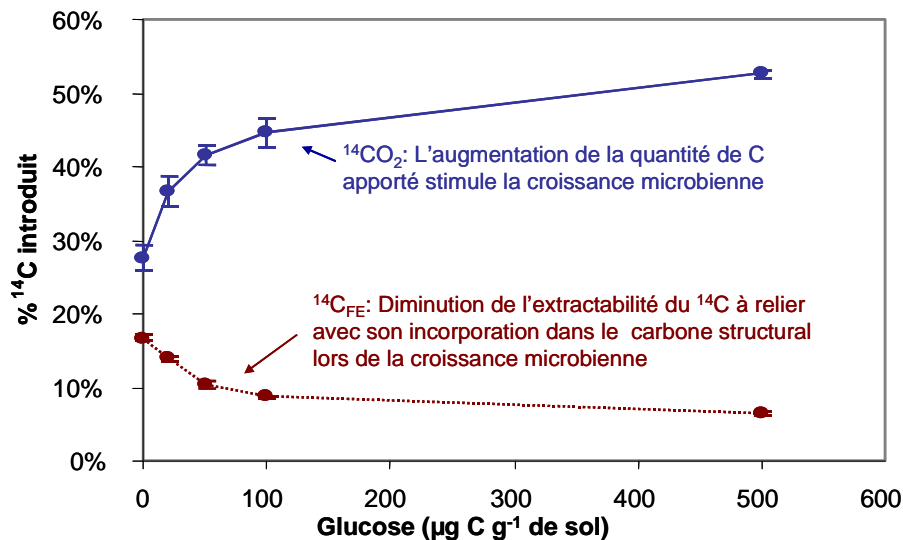
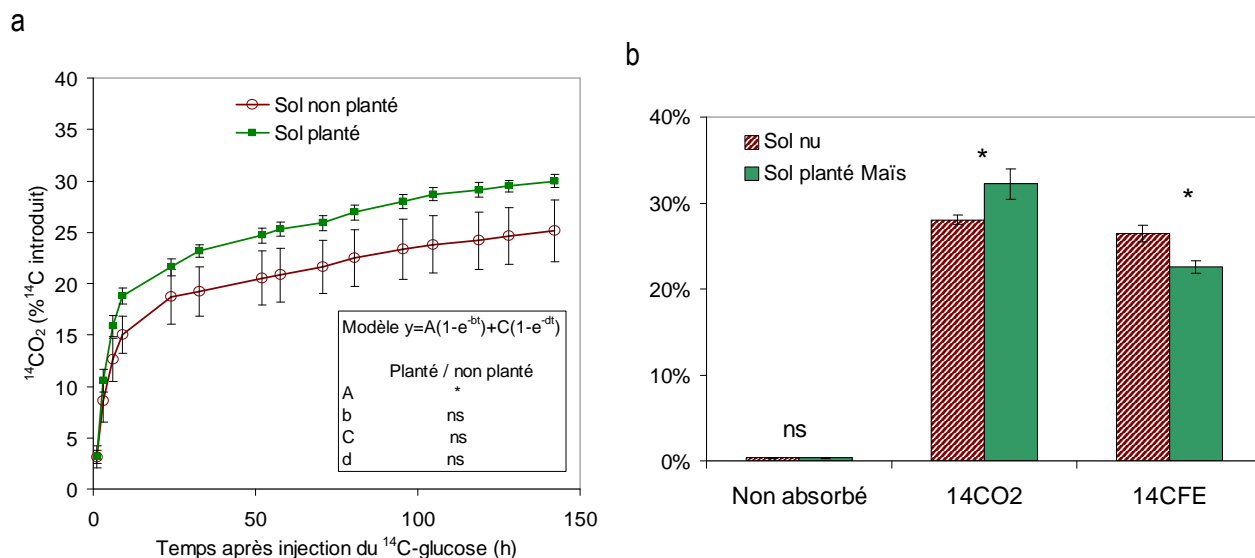


Figure 17: Minéralisation ( $^{14}\text{CO}_2$ ) et incorporation dans le C soluble microbien ( $^{14}\text{C}_{\text{FE}}$ ) après un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose à du sol (en ordonnées) postérieur à la stimulation de l'activité microbienne par du glucose non marqué (en abscisse).

Lors du DEA de Frédéric Henry (Henry, 2000), nous avons évalué le test d'utilisation microbienne du  $^{14}\text{C}$ -glucose pour le sol rhizosphérique en injectant le  $^{14}\text{C}$ -glucose dans la rhizosphère du maïs cultivé en pot, le témoin étant un sol non planté. La cinétique de production de  $^{14}\text{CO}_2$  se décompose en deux phases qui peuvent être modélisées par deux exponentielles présumées rendre compte de la respiration de croissance et de la respiration de maintenance/minéralisation de la biomasse microbienne. Les résultats montrent que la présence de la plante augmente la quantité de  $^{14}\text{CO}_2$  minéralisé durant la phase de croissance (paramètre A). L'augmentation relative est de 21% de la valeur du témoin (Figure 18a) (Nguyen et Henry, 2002; Henry et Nguyen, 2004).



**Figure 18: Utilisation du  $^{14}\text{C}$ -glucose par les microorganismes du sol. a: Le  $^{14}\text{C}$ -glucose est injecté dans le voisinage des racines et sa minéralisation est suivie dans le temps. b: le  $^{14}\text{C}$ -glucose est apporté à du sol rhizosphérique après échantillonnage destructif. La fraction  $^{14}\text{CFE}$  correspond au  $^{14}\text{C}$  soluble microbien obtenu après fumigation du sol aux vapeurs de chloroforme (lyse des cellules microbiennes) et extraction au  $\text{K}_2\text{SO}_4$ .**

L'expérience a été également conduite sur du sol adhérent aux racines après échantillonnage. Dans ce cas, l'augmentation relative de minéralisation du  $^{14}\text{C}$ -glucose par rapport au sol non planté était de +15% (Figure 18 b). Il est donc possible de s'affranchir du dispositif complexe d'injection du  $^{14}\text{C}$ -glucose *in situ* et de travailler sur le sol échantillonné (Nguyen et Guckert, 2001a).

La minéralisation d'une quantité infinitésimale de  $^{14}\text{C}$ -glucose est donc un indicateur de l'activité microbienne facile à mettre en œuvre, adapté à la faible quantité de sol rhizosphérique généralement échantillonnée. Lors de la thèse de S. Bazot, une collaboration avec C. Robin a permis d'utiliser ce test pour évaluer si l'activité microbienne dans la rhizosphère de *Lolium perenne* était affectée par la défoliation (Bazot *et al.*, 2005). En dehors des études sur la rhizosphère, ce test pourrait trouver des applications dans la comparaison de l'activité microbienne de différents sols pour apprécier l'effet de pratiques ou de polluants, par exemple. Dans le contexte de la rhizosphère, si ce test est utilisé pour refléter des variations de rhizodéposition, il faut que la croissance microbienne ne soit pas limitée par des facteurs autres que le carbone. Cela étant intégré, j'ai utilisé ce test pour identifier les facteurs influant la libération de C par les racines et donc pour aider à la conceptualisation d'un modèle prédictif de la rhizodéposition.

## 6 Modélisation de l'exsudation racinaire

Comme nous l'avons montré à travers l'analyse bibliographique (Nguyen, 2003), l'exsudation est quantitativement le processus majeur de la rhizodéposition, ce qui a justifié de la modéliser en premier. Il a d'abord fallu concevoir un modèle conceptuel en identifiant les variables végétales nécessaires pour prédire l'exsudation. Dans un second temps, nous avons évalué le modèle mathématique constitué d'une loi de diffusion passive et d'une réabsorption active.

### 6.1 Contexte et objectifs

La modélisation de l'exsudation a été peu abordée. Jones et Darrah (1993) ont proposé un modèle qui considère deux flux d'exsudation, l'un localisé aux apex racinaires ( $\mu\text{g C apex}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) plus important que celui qui s'opère pour le reste de la racine ( $\mu\text{g C cm}^{-1} \text{ racine h}^{-1}$ ). Les deux exsudations sont indépendantes de la physiologie de la racine et de leur diamètre. La réabsorption se fait sur la totalité de la surface racinaire selon une fonction Michaelienne. Ce modèle avait pour objectif de montrer par simulation l'importance croissante de la réabsorption des exsudats en fonction du développement du système racinaire qui modifiait le nombre d'apex relativement à la surface totale des racines. Il mettait donc en exergue le rôle primordial de l'architecture racinaire sur l'exsudation. Ce modèle n'était pas évalué expérimentalement.

Un modèle plus mécaniste a été proposé par Farrar *et al.* (2003). Dans ce modèle, l'exsudation est formalisée de manière plus mécaniste: elle est décrite par une loi de diffusion des solutés entre le cytosol et la solution de sol. La réabsorption reste formalisée par une fonction Michaelienne. Ce modèle a permis de montrer à nouveau par simulation, qu'à l'échelle de la racine, la très grande majorité de l'efflux est compensée par la réabsorption. Le calcul a été fait pour le glucose pour lequel les paramètres du modèle sont disponibles. Les auteurs soulignent que pour les autres composés de l'exsudation, les paramètres doivent être déterminés. A nouveau, ce modèle n'a pas été évalué expérimentalement.

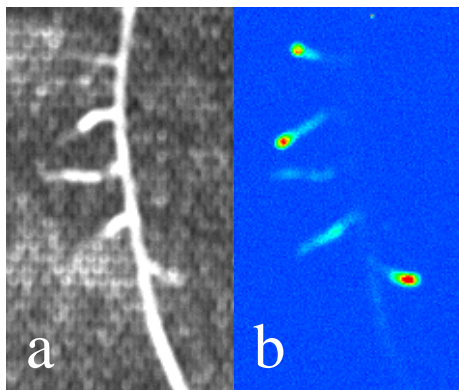
Ces quelques éléments de la littérature nous ont conduits à privilégier un modèle d'exsudation qui prenne en compte l'architecture et la morphologie racinaires, un efflux brut de C relié à la concentration en solutés intraracinaires et un influx de réabsorption dépendant de la concentration en C à l'extérieur de la racine. Nous avons donc eu pour objectifs:

- de développer un modèle prédisant l'exsudation de C à l'échelle d'une racine en intégrant la variabilité longitudinale de l'exsudation et en reliant l'exsudation au diamètre de la racine, à sa longueur et à la disponibilité en C dans ses tissus
- de modéliser l'exsudation d'une plante en couplant le modèle d'exsudation d'une racine à un modèle de développement de l'architecture racinaire.

## 6.2 Modélisation de l'exsudation d'une racine

### 6.2.1 Importance des apex racinaires

Quelques observations expérimentales *in vitro* indiquent que l'exsudation est plus importante dans la partie apicale de la racine (McDougall et Rovira, 1970; Darwent *et al.*, 2003). Nous avons confirmé ces résultats à la fois *in vitro* et pour des racines échantillonnées dans le sol. L'approche *in vitro* a été conduite durant la thèse de F. Henry (Henry, 2004), en collaboration avec E. Paterson (The Macaulay Institute, Aberdeen) dans le cadre d'un programme intégré "Alliance" de l'EGIDE". Cette collaboration nous a permis d'utiliser une bactérie rhizosphérique bio-senseur du genre *Pseudomonas* portant le gène *lux* qui produit une bioluminescence proportionnelle à la disponibilité en carbone. La luminescence permet d'établir des comparaisons de disponibilité en C dans la rhizosphère sans toutefois fournir de valeur absolue de quantité de C exsudé. Les bactéries ont été appliquées sur le système racinaire de plantes de *Lolium multiflorum* cultivées dans du sable stérile percolé par de la solution nutritive. La luminescence, enregistrée par une caméra spéciale de très haute sensibilité est nettement plus forte au niveau des apex racinaires confirmant que ces zones sont des sites de libération accrue de C.



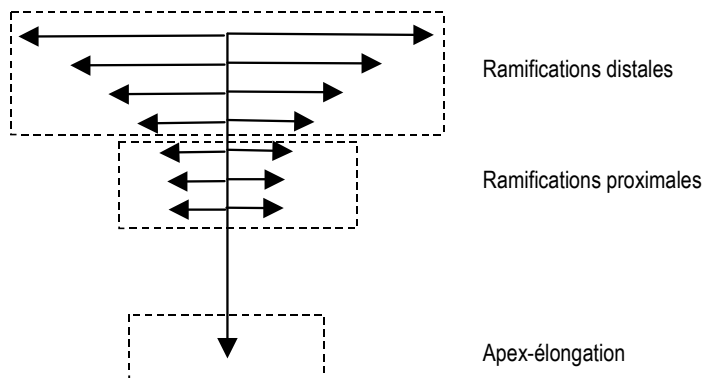
Photographie 5: Racines de *Lolium multiflorum* cultivées en hydroponie et inoculées avec un *Pseudomonas* bio-capteur rapportant la disponibilité en substrats carbonés (gène *lux*). (a) : photo en lumière naturelle, (b) bioluminescence transcrite en fausses couleurs (Henry, 2004)

En modifiant la disponibilité en nitrates pour des plantes de *Lolium multiflorum* cultivées en hydroponie stérile, on constate que l'augmentation du nombre d'apex s'accompagne d'une augmentation de l'exsudation journalière de la plante pour une biomasse de racine donnée (Tableau 4). Cette augmentation de l'exsudation ne semble pas devoir être fortement attribuable à l'augmentation de la surface racinaire qui était modérée. L'augmentation de l'exsudation est très probablement liée à la prolifération des apex dont l'exsudation est plus importante (Henry *et al.*, 2005).

**Tableau 4: Culture de *Lolium multiflorum* sur sable stérile percolé avec de la solution nutritive à deux niveaux d'azote minéral. Caractéristique du système racinaire et exsudation journalière après 5 semaines de culture.**

	4 mM NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,1 mM NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	ANOVA
Surface racinaire (cm <sup>2</sup> )	193,5	124,9	*
Nombre d'apex	953	424	*
Exsudation (% C racinaire jour <sup>-1</sup> )	0,12	0,04	**

Par ailleurs, nous avons utilisé le test de minéralisation du <sup>14</sup>C-glucose pour mesurer l'activité microbienne dans le sol rhizosphérique chez le maïs, pour différentes zones de racines s'étendant de l'apex à la partie basale (Figure 19) (Nguyen et Henry, 2002).



**Figure 19: Schéma indiquant les zones racinaires sélectionnées pour effectuer le prélèvement de sol rhizosphérique**

Les zones apicales, les zones de ramifications proximales et distales correspondent dans cet ordre à un rapport surface d'apex/surface racinaire totale décroissant (Figure 19). La zone apicale présente une activité microbienne supérieure à la zone des ramifications qui montre elle-même une activité supérieure à celle observée dans le sol non planté (Figure 20).

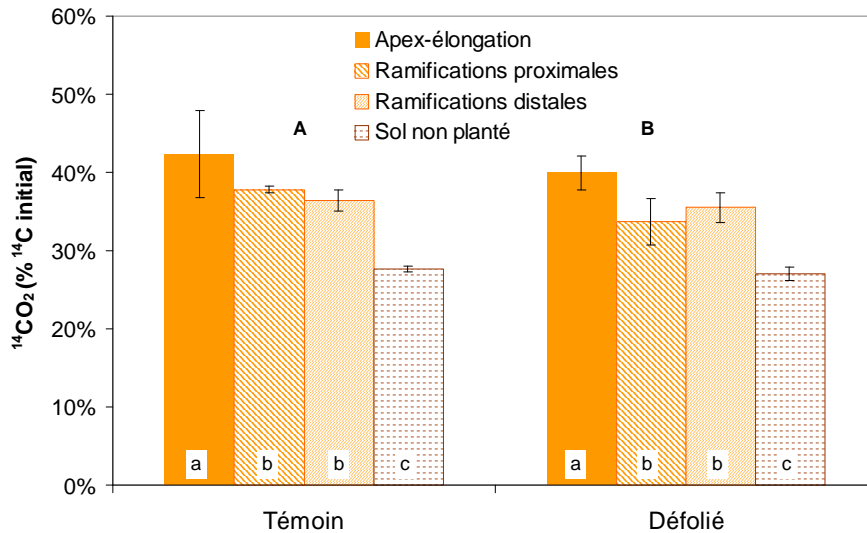


Figure 20: Minéralisation d'un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose par la microflore dans du sol non planté ou dans la rhizosphère de maïs cultivé en pots, défolié ou non à 50% une semaine avant la mesure.

Si l'on fait l'hypothèse que le C était le seul facteur limitant la croissance microbienne (ce qui est probable car les éléments minéraux et l'eau n'étaient pas limitants), ces résultats suggèrent que la disponibilité en substrats carbonés facilement assimilables décroît selon le classement des sols précédent et donc que l'exsudation est plus importante au niveau des extrémités racinaires. Ce phénomène pourrait avoir deux origines possibles: la plus forte concentration en solutés au niveau des apex (Jones, 1998; Freixes *et al.*, 2002) et/ou une plus grande perméabilité des tissus apicaux aux solutés en raison de l'immaturité des structures secondaires de la racine. En outre, l'activité microbienne dans la rhizosphère est légèrement diminuée par la défoliation partielle des plantes. Cela montre qu'il serait nécessaire de coupler l'exsudation avec l'allocation de C aux racines. Cela a été tenté en essayant de relier l'exsudation avec le carbone racinaire potentiellement diffusible.

## 6.2.2 Représentation du C diffusible

L'exsudation étant générée par une diffusion passive à travers le rhizoplan, il est nécessaire de caractériser le développement de la surface racinaire et de rendre compte de la concentration de la racine en C diffusible. La surface racinaire peut être décrite à partir du diamètre et de la longueur des racines. Les solutés organiques diffusibles sont quant à eux en grande majorité des sucres (Krafczyk *et al.*, 1984; Jones et Darrah, 1993) qui sont généralement extraits par de l'éthanol bouillant. C'est pourquoi durant la thèse de F. Henry et le DEA de Matthieu Valé, nous avons étudié si la concentration racinaire en C soluble extrait par l'éthanol était reliée à l'exsudation.

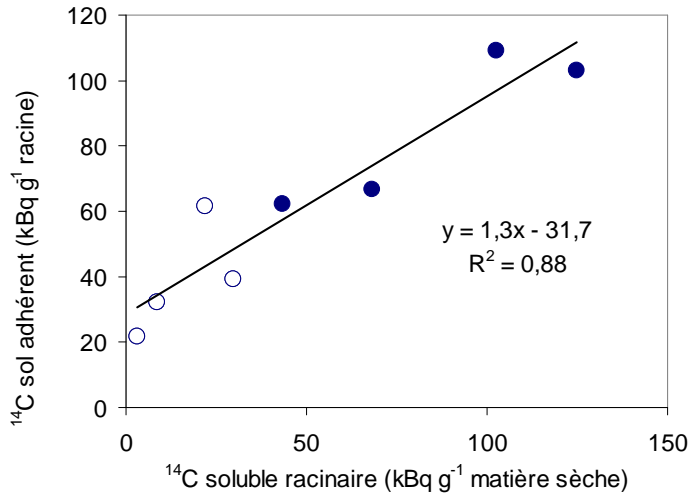


Figure 21: Relation entre le  $^{14}\text{C}$  retrouvé dans le sol rhizosphérique et le  $^{14}\text{C}$  soluble des racines extrait par de l'éthanol. L'expérience porte sur des plantes de *Lolium multiflorum* cultivées en sol à deux niveaux d'azote en conditions contrôlées. Les cercles pleins correspondent à un apport équivalent à  $150 \text{ kg N ha}^{-1}$ , les cercles blancs correspondent aux témoins sans apport de N (Henry *et al.*, 2004).

Chez *Lolium multiflorum* cultivé en microcosmes à deux niveaux de fertilisation azotée, le traçage des assimilats montre une forte corrélation entre la concentration en C soluble racinaire et la quantité de rhizodépôts libérés dans le sol par unité de masse de racines (Figure 21) (Henry *et al.*, 2004; Henry *et al.*, 2005). En utilisant la nature de la fertilisation comme outil de manipulation de la disponibilité en N, nous avons pu obtenir différentes teneurs en C soluble racinaire chez le maïs cultivé au champ au stade 8-9 feuilles. Nous avons alors observé que la relation entre l'activité microbienne rhizosphérique appréciée par la minéralisation du  $^{14}\text{C}$ -glucose et le C soluble racinaire existait également tout en étant moins forte que celle obtenue pour le *Lolium* cultivé en conditions contrôlées (Figure 22a). Lors du DEA de M. Valé, nous avons montré que cette relation était encore significative pour un gradient de C soluble constitué par différentes espèces végétales cultivées en conditions contrôlées pendant 5 semaines (Figure 22b) (Vale *et al.*, 2005).

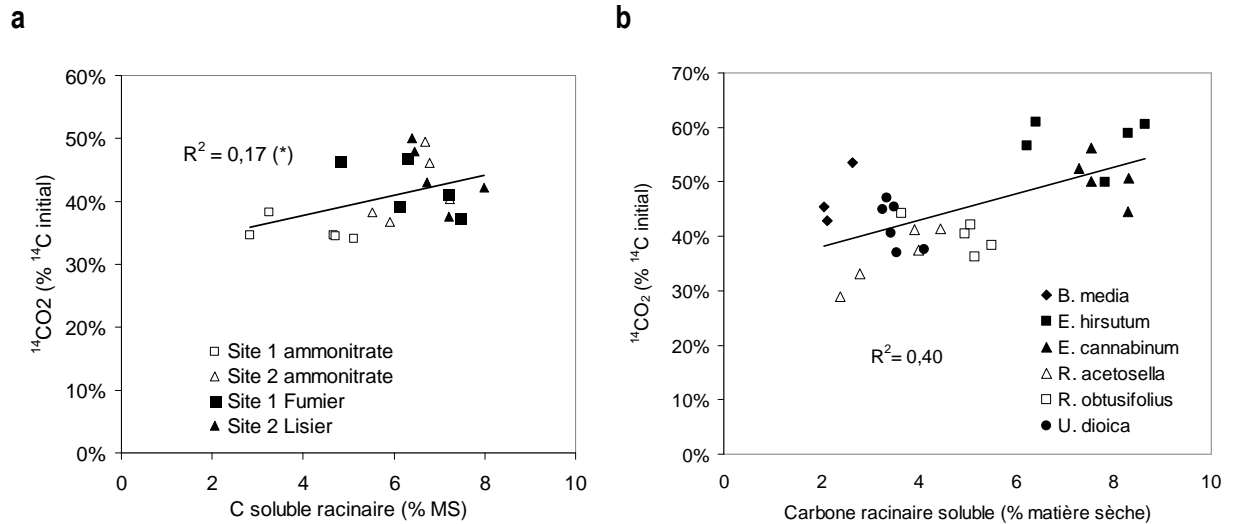


Figure 22: Relation entre la teneur des racines en C soluble extrait par l'éthanol et l'activité microbienne rhizosphérique évaluée par la minéralisation pendant 6 jours d'un apport de  $^{14}\text{C}$ -glucose. a: Maïs échantillonné à partir de parcelles fertilisées pendant 7 ans avec une fumure minérale ou organique (lisier, fumier de porcs). b: Différentes espèces spontanées cultivées en conditions contrôlées.

Toutes ces études portent sur des système racinaires entiers ou sur des échantillons représentatifs. Si l'on examine la teneur en C soluble de racines individuelles, on constate qu'elle est fortement liée à la longueur (Figure 23). La relation illustre que les apex sont plus riches que les parties distales. En outre, la gamme d'éclaircements que nous avons appliqués aux plantes modifie peu cette relation.

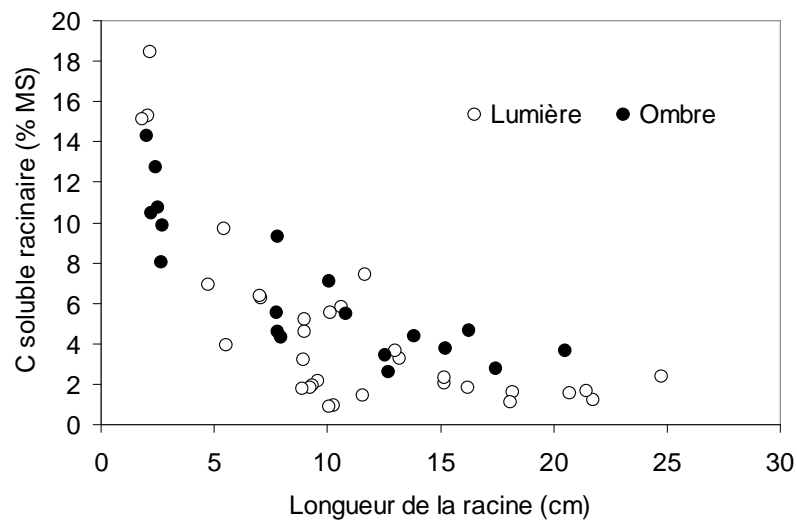


Figure 23: Relation entre la teneur en C soluble dans les racines et la longueur de ces dernières pour des plantes de maïs exposées à la lumière ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ou à l'ombre ( $40 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

Ces résultats suggèrent qu'à l'échelle d'un système racinaire ou d'un échantillon représentatif de ce dernier, la concentration en carbone soluble racinaire est essentiellement



représentative de la quantité relative d'apex par rapport à la longueur totale de racines considérées, soit la longueur racinaire moyenne de l'échantillon. Le carbone soluble des racines individuelles est peu sensible à une variation de l'éclairement, sensée influencer la disponibilité en assimilats. Soit le carbone soluble reflète mal la quantité d'assimilats dans les racines, soit l'ombrage a peu modifié cette quantité. Les teneurs en C soluble des racines individuelles ont porté sur des racines primaires. D'après les travaux de Bidet et *al.*(2000), une baisse de disponibilité en assimilats se répercute en tout premier lieu sur les racines tertiaires puis secondaires et finalement sur les primaires. Il est donc possible que la baisse d'éclairement ait effectivement peu affecté les racines primaires. Nous n'avons donc pas pu montrer de relation entre le carbone soluble racinaire et la disponibilité en assimilats dans les racines.

### 6.2.3 Le modèle conceptuel et le formalisme mathématique de l'exsudation d'une racine

Ce travail a constitué le post-doctorat d'Emmanuelle Personeni réalisé en collaboration avec L. Pagès (INRA, Avignon) et financé par le département Environnement & Agronomie de l'INRA.

Ce modèle décrit l'exsudation nette d'un segment apical de racine de longueur et diamètre variables. L'exsudation nette est la résultante d'un efflux de C ( $E$ :  $\mu\text{g C h}^{-1}$ ) décrit par la loi de Fick et d'un influx ( $I$ :  $\mu\text{g C h}^{-1}$ ) décrit par une cinétique Michaelienne:

$$E = SP(C_i - C_e) \quad (1)$$

$$I = SI_{\max} \frac{C_e}{K_m + C_e} \quad (2)$$

$$\frac{dC_e}{dt} = \frac{E - I}{V} \quad (3)$$

où  $S$  est la surface racinaire ( $\text{cm}^2$ ),  $P$  est le coefficient de perméabilité des racines ( $\text{cm h}^{-1}$ ),  $C_i$  est la concentration du C dans le cytosol ( $\mu\text{g C cm}^{-3}$ ),  $C_e$  est la concentration en C dans la solution extérieure à la racine ( $\mu\text{g C cm}^{-3}$ ),  $I_{\max}$  ( $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) est la vitesse maximale de réabsorption du C,  $K_m$  ( $\mu\text{g C cm}^{-3}$ ) est la constante d'affinité Michaelienne et  $V$  est le volume de la solution ( $\text{cm}^3$ ).

La concentration en C dans la solution d'exsudation est généralement de l'ordre de 4-10  $\text{mg C l}^{-1}$ , soit 0.3-0.8  $\text{mM C}$  (Prikryl et Vancura, 1980; Jones et Darrah, 1993). Elle peut donc être considérée comme négligeable par rapport à la concentration en solutés diffusibles ( $C_e \ll C_i$ ) car la concentration en sucres dans les racines est de l'ordre de 100-1000  $\text{mM}$  de saccharose (1100-11000  $\text{mM C}$ ) dans le phloème (Farrar, 1985; Bidet *et al.*, 2000) et 40  $\text{mM}$  glucose (240  $\text{mM C}$ )

dans les autres cellules (Farrar *et al.*, 2003). Si l'on considère que la concentration en soluté racinaire  $C_i$  est constante au pas de temps considéré, l'équation (1) se résume à:

$$E = SPC_i = S\Phi_E \quad (4)$$

Pour rendre compte d'une exsudation qui varie en fonction de la distance à l'apex  $x$  (cm), nous définissons  $\Phi_E(x)$ , l'efflux local en  $x$ :

$$\Phi_E(x) = \frac{\alpha}{(1+x)^\gamma} \quad (5)$$

Où  $\alpha$  est l'efflux théorique à l'apex.  $\Phi_E(x)$  permet de simuler des formes variables de profils d'exsudation et de rendre compte de la plus forte exsudation apicale.

L'exsudation brute d'un segment apical de racine de longueur  $L$  (cm) et de rayon  $r$  (cm) donnée par l'équation 4 s'écrit:

$$E = \int_0^L 2\pi r \Phi_E(x) dx = \frac{\alpha 2\pi r}{(1-\gamma)} [(L+1)^{1-\gamma} - 1] \quad (6)$$

en approximant la surface  $S=2\pi rL$

Un certain nombre de travaux montrent que les transporteurs de sucres et d'acides aminés des racines ont plusieurs affinités, ce qui permet d'éviter leur saturation pour une large gamme de concentrations (Reinhold et Kaplan, 1984; Xia et Saglio, 1988), si bien que pour la gamme de concentrations en  $C$  dans la solution d'exsudation ( $C_e$ ), l'influx peut être considéré comme une fonction linéaire:

$$I = \beta S C_e = \beta 2\pi r L C_e \quad (7)$$

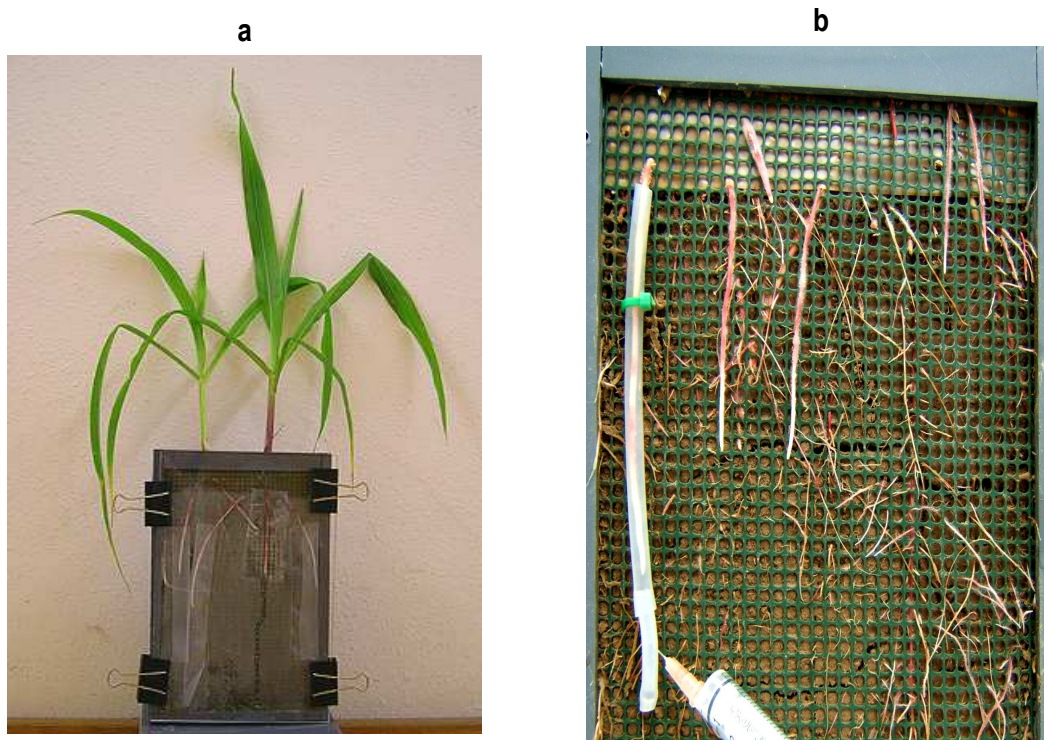
Après intégration, l'équation (3) devient:

$$C_e = \frac{\alpha}{\beta(1-\gamma)L} [(L+1)^{1-\gamma} - 1] (1 - e^{-\frac{\beta 2\pi r L}{V} t}) + \frac{C_0}{V} e^{-\frac{\beta 2\pi r L}{V} t} \quad (8)$$

$C_0$  ( $\mu\text{g C}$ ) correspond au fait qu'à  $t=0$ ,  $C_e \neq 0$ . Nous avons montré que plusieurs rinçages préalables des racines ne parvenaient pas à éliminer la totalité du  $C$  stocké probablement dans l'apoplasme car ce dernier se remplit très rapidement en raison du fort gradient de  $C$  entre ce compartiment et le phloème.

## 6.2.4 Evaluation expérimentale du modèle

Nous avons mis au point un rhizotron qui permet la mesure de l'exsudation d'une racine isolée à partir de plantes de maïs dont le système racinaire se développe dans le sol (Photographies 6).



**Photographies 6: Dispositif permettant de mesurer l'exsudation de racines individuelles de maïs. a: vue d'ensemble du rhizotron. b: détail du tuyau de silicone dans lequel est enfilée une racine qui exsude dans une solution de  $\text{CaCl}_2$  (5 mM) injectée et prélevée à l'aide d'une seringue. Les racines étudiées se développent dans un espace saturé en humidité, entre le sol et une plaque transparente.**

La racine est placée dans un tube en silicone dont l'extrémité est bouchée en laissant un petit volume mort qui permet d'injecter et de prélever la solution d'exsudation, une solution de  $\text{CaCl}_2$  (5mM) dont le calcium permet de conserver l'intégrité des membranes plasmiques (Neumann et Römheld, 2000). Des injections/prélèvements répétés pour une racine donnée permettent de déterminer la cinétique d'accumulation de C organique dans la solution au cours du temps. Plusieurs cinétiques sont obtenues en choisissant des racines de longueur  $L$  et de diamètre  $d$  variables ( $1,8 < L < 25$  cm,  $0,09 < d < 0,24$  cm). Les plantes ont été exposées à la lumière ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ou à un ombrage sévère ( $40 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) pour manipuler la disponibilité en C dans les racines. Ces cinétiques ont servi à évaluer et paramétrer le modèle (Personeni *et al.*, 2007).

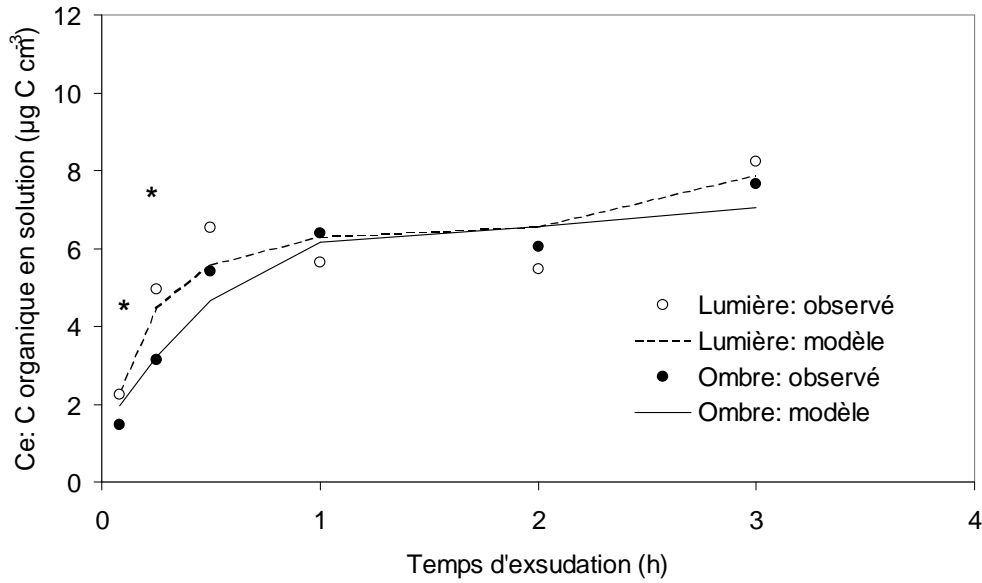


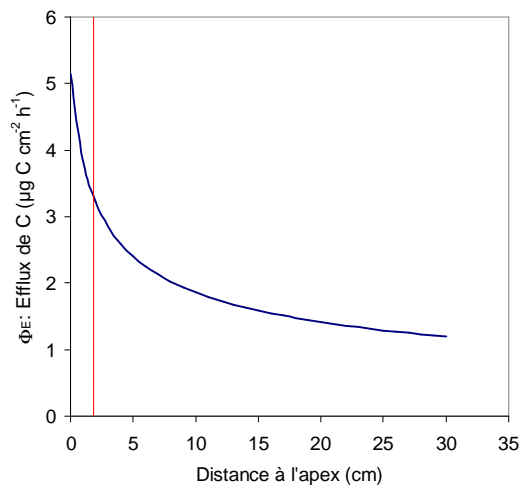
Figure 24: Evolution du C organique dans la solution de CaCl<sub>2</sub> dans laquelle baigne une racine. Les étoiles indiquent une différence significative (p<0,05) entre les plantes ombrées et celles placées en pleine lumière.

Conformément à l'équation 8, l'évolution de la concentration en C soluble dans la solution d'exsudation est bien hyperbolique et le plateau se situe aux environs de 7-8 µg C cm<sup>-3</sup> soit environ 0,6 mM (Figure 24). Si l'exsudation ne résultait que de la diffusion passive, ce plateau devrait correspondre à la concentration intracellulaire en C soluble. Sachant que la concentration en sucres dans les racines est de l'ordre de plusieurs dizaines de millimoles l<sup>-1</sup>, ce résultat montre que la réabsorption des exsudats limite de manière importante la perte de C par les racines.

Tableau 5: Qualité de l'ajustement et paramètres d'un modèle d'exsudation nette d'une racine primaire isolée de maïs. Le modèle décrit un efflux brut de carbone (C), variable en fonction de la distance à l'apex  $\Phi_E(x)$  et un influx de réabsorption des exsudats proportionnel à la concentration du C en solution. Le modèle a été ajusté à des cinétiques d'exsudation obtenues à partir de plantes exposées à la lumière (200 µmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ou à un ombrage (40 µmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

	$\Phi_E(x) = \alpha / (1+L)^\gamma$	
	Lumière n=15	Ombre n=14
R <sup>2</sup>	0,67	0,81
$\alpha$ (µg C cm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )	<b>4,5</b> (1,01)	<b>5,8</b> (1,00)
$\beta$ (cm h <sup>-1</sup> )	<b>0,31</b> (0,077)	<b>0,38</b> (0,058)
$\gamma$	<b>0,44</b> (0,094)	<b>0,41</b> (0,095)
E <sub>0</sub> (µg C)	<b>1,5</b> (0,29)	<b>1,0</b> (0,32)

En moyenne, le modèle explique 74% de la variabilité de l'exsudation (Tableau 5). Le coefficient de détermination chute à 0.66 si l'on ne fait pas varier l'efflux en fonction de la distance à l'apex ( $\Phi_E(x) = \alpha$ ). Pour les temps inférieurs à 1h, le modèle sous-estime légèrement l'exsudation des plantes exposées à la lumière, laquelle est légèrement plus forte que celle des plantes ombrées (Figure 24). L'ombrage a eu peu d'effet sur l'exsudation. Les racines n'ont probablement pas été fortement limitées en C par l'ombrage comme le suggère la teneur en C soluble des racines qui ne diffère pas véritablement entre les deux traitements (Figure 23). Chez l'orge, il a été également observé que l'importation des assimilats par les racines étaient maintenue pendant plus d'une semaine chez les plantes placées à l'obscurité (Farrar *et al.*, 2003). Lorsque la photosynthèse est réduite, les parties aériennes arrivent à maintenir un certain temps l'allocation de C aux racines. Si les assimilats deviennent véritablement limitants au niveau du système racinaire, ce sont d'abord les racines tertiaires puis secondaires qui sont pénalisées (Bidel *et al.*, 2000). Ces racines n'ont pas été étudiées dans notre travail.



**Figure 25: Efflux brut de C ( $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) en fonction de la distance à l'apex ( $x$  cm) simulé à partir des paramètres obtenus par ajustement d'un modèle  $\Phi_E(x) = \alpha/(1+x)^\gamma$  à des cinétiques de libération de C par des racines individuelle de maïs. La barre verticale correspond à la plus petite longueur de racine utilisée expérimentalement ( $x=1.8$  cm)**

Les paramètres  $\alpha$  et  $\gamma$  ont été utilisés pour calculer un profil d'efflux brut ( $\Phi_E(x)$ ) en fonction de la distance à l'apex (Figure 25). L'efflux décroît de moitié au niveau des 5 premiers centimètres: de 5 à 2.5  $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ), ce qui est cohérent avec le profil de C soluble que nous avons observé. Ce profil d'exsudation reflète également bien la distribution des sucres dans la racine décrite par Jones (1998). L'efflux dans la partie distale (5-25 cm) est d'environ 1,8  $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ .

Dans la littérature, il y a une très grande hétérogénéité quant à l'expression des valeurs d'exsudation par un système racinaire (Toal *et al.*, 2000). Dans la majorité des cas, les unités ne permettent pas d'utiliser les valeurs pour la modélisation car elles ne prennent pas en compte la morphologie des racines ni le fait que les apex exsudent plus. L'exsudation est typiquement rapportée à une masse de racine, une croissance racinaire et à la durée de la culture. En outre, ces valeurs correspondent à une exsudation nette, déterminée pour des cultures en solution nutritive non renouvelée si bien que la réabsorption n'est pas prise en compte. Seuls les travaux

de Jones et Darrah (1993) proposent des valeurs pour l'exsudation brute en considérant une plus forte exsudation apicale. Ces auteurs suggèrent que les apex exsudent  $1,2 \mu\text{g C h}^{-1}$  et la partie non apicale  $0,24 \mu\text{g C cm}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Cependant, ils ne donnent pas d'information sur la taille de l'apex, le diamètre de la racine n'est pas pris en compte et ces valeurs n'ont pas été vérifiées expérimentalement. Si l'on considère une racine de 0.1 cm de diamètre et si l'apex mesure 0.5 cm (valeur souvent mentionnée dans la littérature), les valeurs proposées par Jones et Darrah (1993) correspondent à  $7.6 \mu\text{g C cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  pour les apex et  $0,76 \mu\text{g C cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  pour la partie non apicale. Par rapport à nos résultats, l'exsudation est surestimée aux apex et sous-estimée ailleurs.

### **6.3 Première approche de la modélisation de l'exsudation d'un système racinaire**

Dans cette partie, nous avons intégré l'exsudation d'une racine à l'échelle de la plante en utilisant le modèle de développement de l'architecture du système racinaire développé par Pagès et Pellerin (Pages et Pellerin, 1994; Pellerin et Pages, 1994; Pages et Pellerin, 1996; Pellerin et Pages, 1996). Ce modèle a été choisi car il prédit simplement les variables nécessaires à la simulation de l'exsudation, à savoir la chronologie d'apparition et la cinétique de croissance des racines primaires, secondaires et tertiaires du maïs.

Le modèle fonctionne sur un pas de temps de 20 degrés-jour (base  $6^{\circ}\text{C}$ ). Une fonction linéaire du temps thermique détermine le rang du phytomère qui émet simultanément un nombre déterminé de racines primaires. La première racine secondaire apparaît 90 degrés-jours après l'émergence de la racine mère primaire. Ce temps de latence est de 100 degrés-jours pour les racines tertiaires. La distance entre deux racines secondaires augmente avec l'âge de la racine mère. La distance entre deux racines tertiaires est constante. Les racines s'allongent selon une fonction exponentielle monomoléculaire. La longueur maximale de la racine est tirée dans une distribution normale (racines primaires) ou Lognormale (racines secondaires et tertiaires) construites à partir de mesures expérimentales.

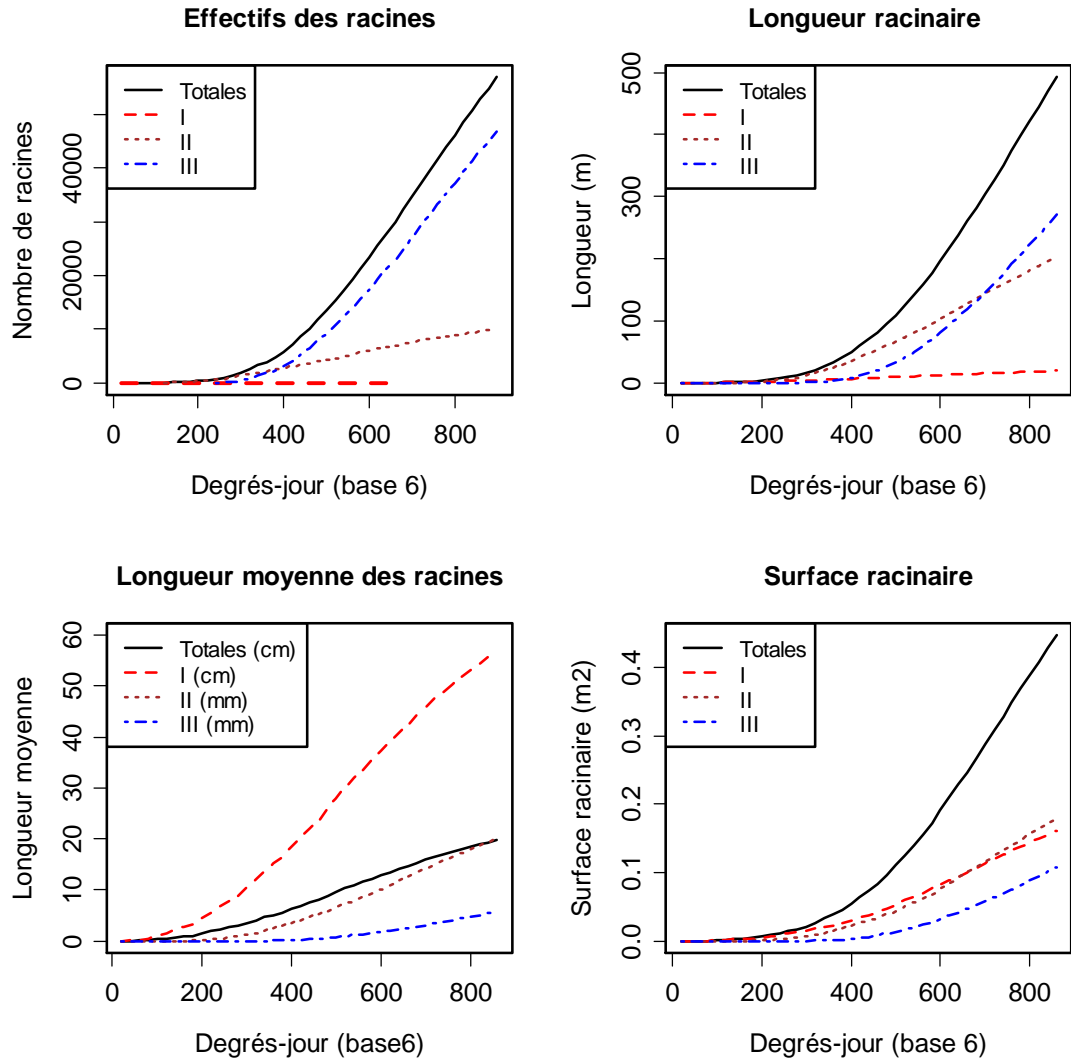


Figure 26: Caractéristiques du système racinaire simulé pour une plante de maïs. Les effectifs des racines, les longueurs et les surfaces racinaires sont donnés pour les primaires (I), secondaires (II), tertiaires (III) et pour l'ensemble des racines (totales).

A chaque pas de temps, le modèle fournit donc le nombre total de racines (primaires+secondaires+tertiaires) et leur longueur individuelle. Grâce aux diamètres fournis par la littérature (Jordan, 1986; Drouet et Pages, 2003) et moyennant une conversion du temps thermique en temps horaire, l'équation 6 du modèle d'exsudation:

$$E = \int_0^L 2\pi r \Phi_E(x) dx = \frac{\alpha 2\pi r}{(1-\gamma)} [(L+1)^{1-\gamma} - 1] \quad (9)$$

permet de calculer l'exsudation brute de C ( $\mu\text{g C h}^{-1}$ ) pour chacune des racines et pour chaque pas de temps en prenant en compte la variabilité longitudinale de l'exsudation. Nous avons fait les hypothèses suivantes:

- l'ordre des racines n'influe pas sur l'efflux de C  $\Phi_E(x)$ . L'ordre modifie donc l'exsudation E uniquement en changeant le diamètre et la longueur de la racine. Les paramètres  $\alpha$  et  $\gamma$

déterminés pour les racines primaires (Tableau 7) sont donc appliqués à l'ensemble des racines. Nous avons pris la moyenne des traitements ombré et pleine lumière.

- L'efflux  $\Phi_E(x)$  paramétré pour des racines de 1,8 à 25 cm a été extrapolé à la totalité de la longueur des racines simulées: de 0 à 130 cm en moyenne.
- Le sol et les microorganismes constituent un puits infini pour les exsudats qui ne sont donc pas réabsorbés par la racine. Cette hypothèse est justifiée par la très forte affinité de la microflore pour le glucose ( $K_m=9\mu\text{M}$ ) (Nguyen et Guckert, 2001b) par rapport à la racine ( $K_m=0.8\text{ mM}$ ) (Xia et Saglio, 1988).

L'équation qui permet de calculer l'exsudation horaire  $E$  ( $\mu\text{g C h}^{-1}$ ) pour chaque racine est donc :

$$E = \int_0^L 2\pi r \Phi_E(x) dx = \frac{10\pi r}{0.6} [(L+1)^{0.6} - 1] \quad (10)$$

Nous avons calculé l'exsudation brute de C émanant d'un système racinaire en développement entre 0 et 860 degrés-jours (floraison femelle).

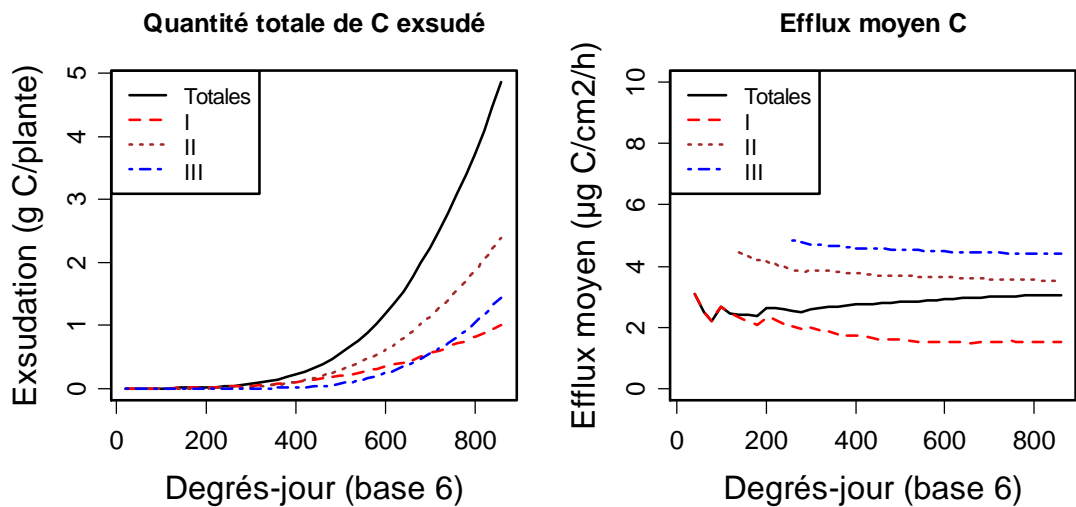


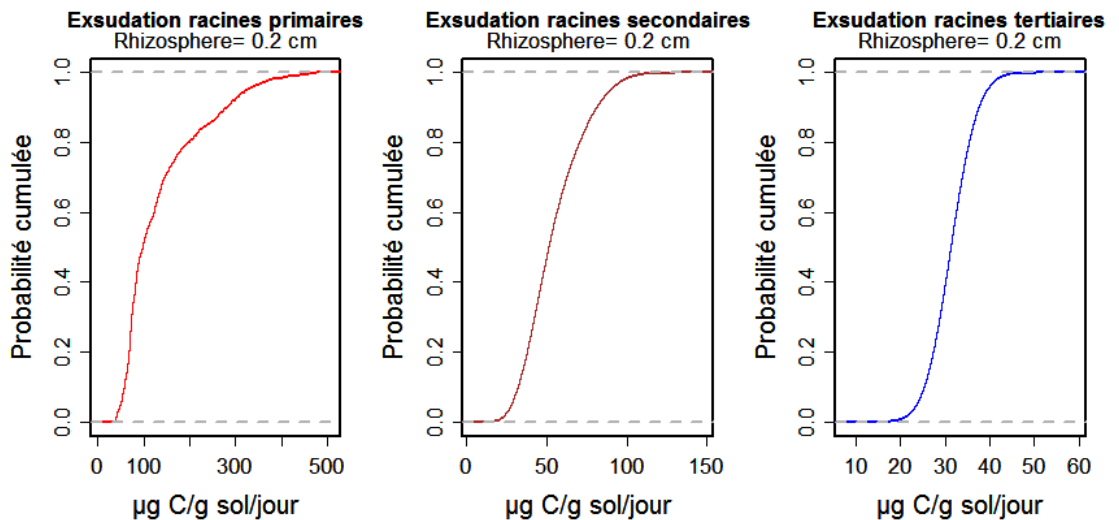
Figure 27: Simulation des caractéristiques de l'exsudation de C par un système racinaire au cours de son développement pour les racines primaires (I), secondaires (II), tertiaires (III) et pour l'ensemble des racines (totales).

Le modèle prédit une **exsudation cumulée de 4.9 g de C par plante** au terme des **860 degrés jours**. Pour une densité de **80000 plantes ha<sup>-1</sup>**, cela correspond à **392 kg C ha<sup>-1</sup>**. Une revue de la littérature (Kuzuyakov et Domanski, 2000) montre que chez les céréales, environ 1500 kg C ha<sup>-1</sup> sont exportés par les parties aériennes vers le compartiment souterrain durant la période végétative. D'après une autre revue bibliographique portant sur la répartition du C dans la plante et le sol (Nguyen, 2003), ce carbone est incorporé en moyenne à 51 % dans les racines (750 kg C ha<sup>-1</sup>), près de 33% sont retrouvés dans la respiration rhizosphérique (respiration



racinaire+respiration microbienne des rhizodépôts:  $495 \text{ kg C ha}^{-1}$ ) et 16 % sont retrouvés dans le sol ( $240 \text{ kg C ha}^{-1}$ ). Si l'on admet que la respiration microbienne constitue 50% de la respiration rhizosphérique (Kuzakov, 2002), la rhizodéposition serait donc de  $240+0,5 \times 495=488 \text{ kg C ha}^{-1}$ . Chez le maïs, Qian *et al.* (1997) estime que la rhizodéposition s'élève à  $210 \text{ kg C ha}^{-1}$  à 518 degrés jours et à  $756 \text{ kg C ha}^{-1}$  à 1036 degrés jour soit une valeur interpolée de  $500 \text{ kg C ha}^{-1}$  à 800 degrés jour. Ces valeurs de rhizodéposition comprennent l'exsudation, la production de mucilage et le renouvellement des racines. L'exsudation de  $392 \text{ kg C ha}^{-1}$  simulée par le modèle représente donc une valeur cohérente avec les données de la littérature.

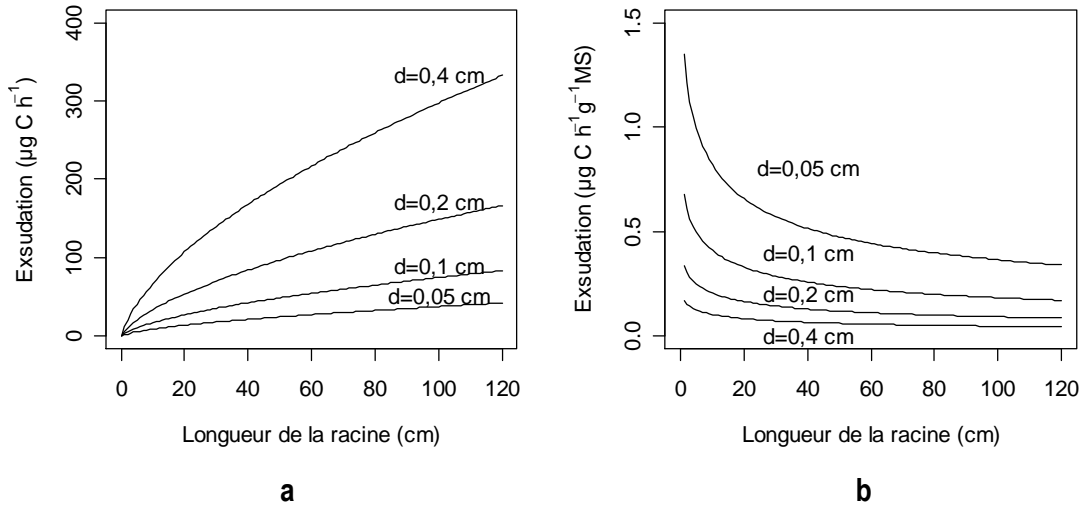
Si l'on considère que les exsudats diffusent jusqu'à 2 mm du rhizoplan (Darrah, 1991b, a), l'exsudation des racines primaires correspond à un apport de  $50\text{-}120 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol jour}^{-1}$  en fonction de leur longueur et de leur diamètre, celles des secondaires à  $25\text{-}100 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol jour}^{-1}$  et celle des tertiaires à  $25\text{-}35 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol jour}^{-1}$  (Figure 28). A titre de comparaison Trofymow *et al.*, (1987) ont mesuré une exsudation de  $102 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol jour}^{-1}$  chez l'orge pour l'ensemble du système racinaire.



**Figure 28: Simulation de l'exsudation de C par les racines primaires, secondaires et tertiaires dans une couche de sol d'épaisseur 0.2 cm autour de la racine. La variabilité de l'exsudation provient de la variabilité de longueur et de diamètre des racines.**

L'exsudation simulée présente une augmentation importante à partir de 400 degrés-jours (Figure 27), liée à l'émergence des nombreuses racines secondaires et tertiaires (Figure 26). Ainsi, à la fin de la simulation, les racines secondaires ont contribué à la moitié du C exsudé, les racines tertiaires et primaires au quart. Les racines tertiaires exsudent en totalité moins que les secondaires bien qu'elles présentent un efflux moyen de C supérieur (Figure 27). Leur très faible longueur individuelle (Figure 26) détermine un efflux moyen élevé car l'exsudation est plus forte près de l'apex. En revanche, la faible longueur limite le développement de la surface racinaire (Figure 26). L'exsudation totale des primaires est également moindre que celle des secondaires (Figure 27) mais pour les raisons opposées: les racines primaires développent la même surface

que les secondaires mais ces racines étant en beaucoup plus longues (Figure 26), l'efflux moyen est presque trois fois moindre que celui des secondaires (Figure 27).



**Figure 29: Simulation de l'exsudation (Fig 28a) et de l'exsudation rapportée à la matière sèche racinaire (Fig 28b) en fonction de la longueur et du diamètre (d) de la racine. La masse de matière sèche racinaire est donnée par  $MS = \rho \pi d^2 / 4L$  ou  $\rho = 0.13 \text{ mg MS cm}^{-3}$  racine, déterminé expérimentalement.**

La longueur moyenne des racines est donc une variable sensible du modèle car elle contribue à augmenter la surface racinaire mais en contre-partie elle diminue l'efflux moyen de C ( $\mu\text{g C cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) puisque la libération de C est plus importante au niveau des apex. Ainsi, la quantité de C exsudé augmente de manière curvilinéaire (Figure 29a) en fonction de la longueur. Le diamètre est également une variable sensible en raison de sa forte influence sur la surface racinaire. Le modèle suggère qu'à nombre de racines égal, le coût de l'exsudation ( $\mu\text{g C h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MS}$ ) est d'autant plus élevé que les racines sont de faible diamètre (Figure 29). Une forte surface spécifique ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1} \text{ MS}$ ), qui est souvent considérée comme une optimisation du prélèvement de l'eau et des éléments minéraux, correspond à un faible diamètre et s'accompagne donc d'un coût d'exsudation important.

Réciproquement, lorsque le C est limitant, ce sont les racines secondaires et tertiaires qui se voient allouées moins d'assimilats (Bidel *et al.*, 2000) et qui peuvent même mourir. Etant données que ces racines sont en moyenne de plus faible diamètre et de plus faible longueur que les racines primaires (Figure 26), cela revient à défavoriser les organes qui présentent un coût d'exsudation important.

En conclusion, ces simulations constituent une approche préliminaire de la modélisation de l'exsudation à l'échelle du système racinaire et de son développement. Ces calculs sont assujettis à des hypothèses de travail (cf début du § 6.3) qu'il faudra en tout premier lieu tester pour vérifier que nos extrapolations sont valides.

## 7 Impact des rhizodépôts sur les transformations de l'azote

### 7.1 Le modèle de transformation couplé du carbone et de l'azote

Une fois libérés par les racines, les rhizodépôts vont être consommés par les microorganismes, induisant ainsi des modifications de la minéralisation et de l'organisation de l'azote rhizosphérique. Pour évaluer l'importance de ce phénomène par rapport à la nutrition azotée de la plante, il peut être envisagé d'utiliser les modèles décrivant les transformations couplées de l'azote et du carbone dans le sol et de les appliquer aux rhizodépôts. Il existe plusieurs de ces modèles (Molina et Smith, 1998). Ils diffèrent généralement en complexité par le nombre de compartiments de matières organiques qui définissent les processus de transformations. Le modèle retenu ici a été choisi pour sa simplicité dans la mesure où les deux rhizodépôts étudiés, le mucilage et les exsudats sont des substrats considérés homogènes et labiles. Il s'agit du modèle de décomposition des résidus de culture décrit par Nicolardot *et al.* (2001). Dans ce modèle, le C du rhizodépôt ( $C_R$ ) se décompose selon une cinétique d'ordre 1 et produit du C microbien ( $C_B$ ) et du  $CO_2$ . Le C microbien produit de l'humus ( $C_H$ ) et du  $CO_2$ . Les équations correspondantes sont :

$$\frac{\partial C_R}{dt} = -kC_R \quad (11)$$

$$\frac{\partial C_B}{dt} = kYC_R - lC_B \quad (12)$$

$$\frac{\partial C_H}{dt} = lhC_B \quad (13)$$

$k$  et  $l$  correspondent respectivement aux taux spécifiques de décomposition du rhizodépôt et de la biomasse microbienne ( $\text{jour}^{-1}$ ),  $Y$  est le coefficient d'assimilation du C du rhizodépôt par les microorganismes et  $h$  est le coefficient d'humification du C microbien.  $C_R$ ,  $C_B$ ,  $C_H$  sont des concentrations de C dans le sol ( $\text{mg C kg}^{-1}$  sol). Les équations 11, 12 et 13 donnent après intégration:

$$C_R = C_{R0}e^{-kt} \quad (14)$$

$$C_B = \frac{kYC_{R0}}{(l-k)}(e^{-kt} - e^{-lt}) \quad (15)$$

$$C_H = C_{R0} \left[ \frac{Yh}{(l-k)}(ke^{-lt} - le^{-kt}) + Yh \right] \quad (16)$$

$C_{R0}$  est la quantité initiale de rhizodépôts introduite dans le sol ( $\text{mg C kg}^{-1}$  sol).

Le bilan de masse pour le C donne

$$CO_2 = C_{R0} - C_R - C_B - C_H \quad (17)$$

Et celui de l'azote:

$$N_{inorg} = N_{R0} - N_R - N_B - N_H \quad (18)$$

$N_{inorg}$  est l'azote minéralisé à partir du rhizodépôt,  $N_R$  est l'azote restant dans le rhizodépôt non encore dégradé,  $N_B$  est l'azote de la biomasse microbienne,  $N_H$ , l'azote de l'humus et  $N_{R0}$  est l'azote initialement contenu dans le rhizodépôt. Ces compartiments sont exprimés en mg N kg<sup>-1</sup> sol. L'équation 18 peut être formulée par:

$$N_{inorg} = \frac{C_{M0}}{R_R} - \frac{C_R}{R_R} - \frac{C_B}{R_B} - \frac{C_H}{R_H} \quad (19)$$

$R_R$ ,  $R_B$  et  $R_H$  étant respectivement les rapports C:N du rhizodépôt, de la biomasse microbienne et de l'humus.

## **7.2 Détermination des paramètres de biodégradation du mucilage et des exsudats dans le sol**

Dans le cadre du GIS "Porcherie verte", nous avons utilisé ce modèle pour calculer les paramètres décrivant la minéralisation du carbone et de l'azote du mucilage et des exsudats ajoutés à du sol en quantité faible, cohérente avec les flux de rhizodéposition (Newman, 1985): 90 mg C kg<sup>-1</sup> sol. Ce travail a constitué le post-doctorat de Fabienne Froux et a été conduit en collaboration avec S. Recous (INRA, Laon), T. Morvan (INRA, Rennes) et C. Robin. Le mucilage a été récolté sur les racines nodales qui se développent au-dessus de la surface du sol au stade de la floraison mâle (Morel *et al.*, 1986). Les plantes de maïs sont prélevées au champ en les sectionnant sous la couronne de racines nodales et une fois au laboratoire, elles sont immergées dans de l'eau à la lumière. Le mucilage s'hydrate et il peut être collecté par aspiration. Il est ensuite purifié par centrifugation et dialyse. Il a alors un rapport poids sec/poids frais de 0.0086, une teneur en C et N de respectivement 37,3 et 0.56 % du poids sec (rapport C:N=67). Les exsudats sont par contre plus difficiles à obtenir en quantité suffisante pour pouvoir réaliser des incubations dans du sol. C'est pourquoi nous avons utilisé des exsudats 'reconstitués' à partir de leur composition décrite dans la littérature (Krafczyk *et al.*, 1984), en sélectionnant les sucres, acides aminés et acides carboxyliques majoritaires (Tableau 6). Le rapport C:N de ces exsudats est de 181.

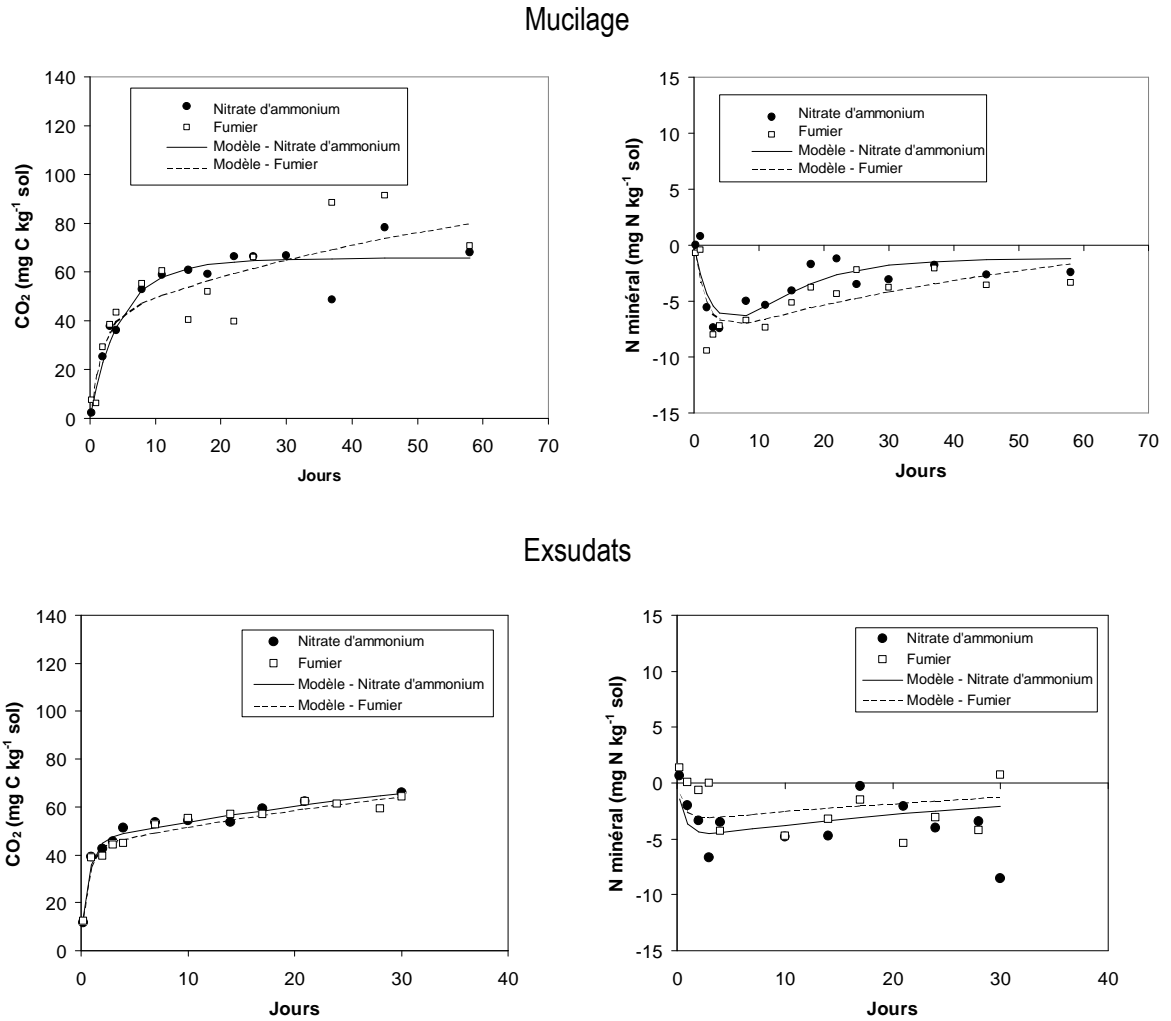
Tableau 6: Composition des exsudats synthétiques

Composés	Contribution pondérale
Glucose	37,8%
Arabinose	14,7%
Fructose	12,5%
Ac. Oxaloacétique	10,7%
Ac. Fumarique	20,0%
Ac. Citrique	2,5%
Ac. Glutamique	0,5%
Ac. Aspartique	0,5%
Alanine	0,4%
Glycine	0,3%

Chacun des rhizodépôts (mucilage, exsudats) est incubé au laboratoire dans un même sol prélevé dans une monoculture de maïs fertilisée pendant 7 ans soit avec du nitrate d'ammonium ou avec du fumier de porc composté. La production de CO<sub>2</sub> et la teneur du sol en N minéral est suivi au cours du temps par échantillonnages destructifs dans les sol amendés avec les rhizodépôts et dans des sols témoins sans apport de C. La minéralisation apparente du carbone et de l'azote des rhizodépôts correspond à la différence de production de CO<sub>2</sub> et de N minéral entre les sols amendés et les sols témoins. Les cinétiques de minéralisation 'apparente' du C et de N du mucilage et des exsudats ont été ajustées aux équations 17 et 19 du modèle (Nguyen *et al.*, 2007) (Figure 30).

Le modèle s'ajuste bien aux données de respiration ( $R^2=0.75$  à  $0.92$ ; Figure 30) ce qui permet de calculer avec une bonne confiance les vitesses spécifiques de dégradation des rhizodépôts (Tableau 7). Pour l'azote minéral, les ajustements sont nettement moins bons ( $R^2=0.4$  à  $<0.01$  pour les exsudats; Figure 30). Par rapports aux résidus de cultures pour lequel le modèle a été défini, les variations de concentration en azote minéral observées dans notre étude sont très faibles en raison du peu de C apporté.

Le type de fertilisation a peu d'impact sur la minéralisation du C et de N des rhizodépôts. Le sol fertilisé avec le fumier présentait une activité microbienne plus importante (respiration et minéralisation nette de N), ce qui s'est traduit par une légère accélération de la vitesse de dégradation des rhizodépôts sans changement significatif de la quantité d'azote immobilisé (Froux *et al.*, 2004; Nguyen *et al.*, 2005b).



**Figure 30:** Minéralisation apparente du carbone et de l'azote du mucilage et des exsudats artificiels incubés au laboratoire dans du sol ayant été fertilisé avec de l'ammonitrate ou du fumier de porc composté pendant 7 ans. La minéralisation apparente correspond à la différence de production de  $\text{CO}_2$  ou d'azote minéral entre le sol témoin sans apport de rhizodépôts et le sol amendé avec le mucilage ou les exsudats.

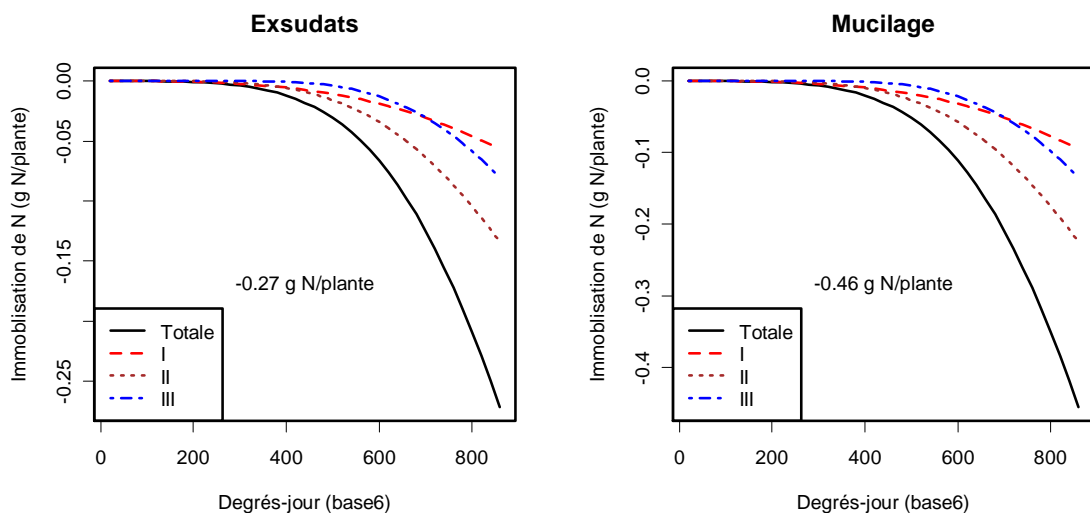
La minéralisation du mucilage et des exsudats est rapide, les demi-vies respectives calculées par le modèle étant respectivement de 1,8 et 0,5 jours. Ces deux rhizodépôts sont donc facilement utilisés par la microflore du sol dont le C:N estimé par le modèle est assez bas (Tableau 7), ce qui laisse penser que ce sont principalement les bactéries qui utilisent ces substrats. L'assimilation microbienne des rhizodépôts entraîne une baisse rapide de l'azote qui est très probablement utilisé pour la croissance des microorganismes car le rapport C:N des rhizodépôts est en effet nettement supérieur à celui que le modèle estime pour la biomasse microbienne. Cette immobilisation de l'azote minéral est d'environ  $94 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$  pour le mucilage et de  $56 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$  pour les exsudats. Ces valeurs sont assez proches de celles trouvées par Mary *et al.* (1993):  $72 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$  pour le mucilage et  $61 \text{ mg C g}^{-1} \text{ C}$  pour le glucose, les deux substrats ayant été apportés par ces auteurs à des taux plus importants: de 100 à  $450 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ sol}$ .

**Tableau 7: Paramètres estimés du modèle de minéralisation du carbone et de l'azote du mucilage et des exsudats artificiels.**

	Mucilage	Exsudats
Vitesse spécifique de décomposition du rhizodépôt: $k$ (jour <sup>-1</sup> ):	0,38 ± 0,061	1,50 ± 0,140
Coefficient d'assimilation microbienne : $Y$ (g g <sup>-1</sup> )	0,47 ± 0,037	0,50 ± 0,013
Vitesse spécifique de décomposition de la biomasse microbienne: $l$ (jour <sup>-1</sup> )	0,03 ± 0,009	0,02 ± 0,002
Coefficient d'humification: $h$ (g g <sup>-1</sup> )	0,20 ± 0,23	Fixé à 0
Rapport C:N de la biomasse microbienne: $R_B$	4,6 ± 0,59	8,3 ± 0,81

### 7.3 Calcul de l'immobilisation de N dans la rhizosphère

Nos résultats ainsi que ceux de la littérature ont été utilisés pour simuler l'immobilisation et la reminéralisation de N durant la biodégradation des exsudats au cours du développement du système racinaire en utilisant le modèle d'exsudation précédemment décrit. A chaque pas de temps, les exsudats produits par chaque racine immobilisent une quantité de 94 (mucilage) ou 56 (exsudats) mg N g<sup>-1</sup> C.



**Figure 31: Simulation de l'immobilisation nette de N consécutive à la libération d'exsudats ou de mucilage par un système racinaire de maïs au cours de son développement. L'immobilisation de N est donnée pour la totalité des racines (Totale) ainsi que pour les racines primaires (I), secondaires (II) et tertiaires(III).**

L'immobilisation de N consécutive à l'exsudation de 4.9 g de C/plante s'élève à 270 mg N plante<sup>-1</sup> (Figure 31), ce qui représente aux environs de 11-13% de l'azote de la plante à ce stade (2-2.5 g de N à la floraison femelle). Pour une densité de 80 000 plantes ha<sup>-1</sup>, l'exsudation représente 392 kg C ha<sup>-1</sup> et l'immobilisation 22 kg de N ha<sup>-1</sup>. Il n'existe pas dans la littérature de données relatives à la production de mucilage par une racine en relation avec ses caractéristiques morphologiques. En outre, les déterminismes de la sécrétion de ce rhizodépôt sont mal connus. Il est donc difficile d'évaluer la production de mucilage par un système racinaire. Certains auteurs indiquent en effet que la quantité de composés insolubles est équivalente à celle des composés solubles (Darrah, 1991b; Toal *et al.*, 2000). Dans ces conditions, l'azote immobilisé par le mucilage s'élèverait à 460 mg N/plante (Figure 31) soit 37 kg N ha<sup>-1</sup>. L'immobilisation globale de N issue des exsudats et du mucilage serait alors de 730 mg N plante<sup>-1</sup> soit 55 kg N ha<sup>-1</sup>. Cette hypothèse est extrême car les calculs effectués d'après une revue de la littérature suggèrent que la quantité de C libéré sous la forme de mucilage serait plutôt 10 à 100 fois moindre que celle produite par l'exsudation (Nguyen, 2003). Si l'on considère un rapport de 1/10 pour la production de mucilage par rapport à l'exsudation, l'immobilisation de N par le mucilage se situe plutôt aux environs de 46 mg N plante<sup>-1</sup> soit 3.7 kg N ha<sup>-1</sup>. Dans ces conditions, **l'immobilisation totale de N produite par les exsudats et le mucilage serait aux environs de 320 mg /plante soit 13-16% de l'azote de la plante ou 26 kg N ha<sup>-1</sup>.**

La quantité d'azote immobilisée qui est restituée au compartiment d'azote minéral disponible pour la plante dépend de deux paramètres: la vitesse de renouvellement de la biomasse microbienne néoformée et la fraction de l'azote immobilisé qui sera effectivement reminéralisée. Les vitesses spécifiques de reminéralisation de l'azote estimées par le modèle sont de l'ordre de 0.025 jour<sup>-1</sup> (Tableau 7). Ces valeurs sont très proches de celles que nous avons recalculées à partir des données de Mary *et al.* (1993): 0.033 pour le mucilage et 0.027 jour<sup>-1</sup> pour le glucose. Elles indiquent que la reminéralisation est lente, de l'ordre de 3% par jour. En ce qui concerne la fraction de N immobilisé 'reminéralisable', nos incubations n'ont pas été assez longues pour pouvoir l'estimer. En revanche, les travaux de Mary *et al.* (1993) montrent que seulement 39 % de l'azote immobilisé lors de l'apport de mucilage sont reminéralisés dans les 6 mois suivants. Pour le glucose, la valeur est de seulement 20% et peut s'expliquer par le fait que ce substrat peut diffuser dans les micropores du sol. Les bactéries qui consomment le glucose et qui immobilisent en conséquence de l'azote minéral sont alors mieux protégées des organismes prédateurs qui n'ont pas accès aux pores de cette taille (Ladd *et al.*, 1996). Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent qu'une faible quantité de l'azote immobilisée par les rhizodépôts serait à nouveau rendue disponible pour la plante durant son cycle de croissance (plante annuelle).



## 8 Doit-on prendre en compte l'effet des rhizodépôts sur la structure des communautés microbiennes pour comprendre les transformations de N dans la rhizosphère?

Depuis quelques années, le développement rapide des outils de la biologie moléculaire a mis l'accent sur l'existence de différences de composition des communautés microbiennes entre la rhizosphère et le sol non rhizosphérique (Par exemples: Grayston *et al.*, 1998; Grayston, 2000). Deux questions se posent alors: quel est le déterminisme de ces modifications et se répercutent-elles sur les fonctions biologiques du sol et notamment sur les transformations de l'azote ? Il a souvent été écrit que les composés libérés par les racines étaient la cause probable des modifications des populations microbiennes (Griffiths *et al.*, 1999). Si tel était le cas, grâce aux rhizodépôts, la plante orienterait le fonctionnement du sol rhizosphérique. L'étude des relations entre la rhizodéposition et la structuration des communautés microbiennes dans la rhizosphère est une thématique saillante de l'UMR Agronomie & Environnement. C'était également un questionnement central des programmes PNSE et Ecologie quantitative "La rhizosphère Bioréacteur", ce qui a permis d'établir des collaborations suivies entre l'UMR Agronomie & Environnement et l'équipe de microbiologie des sol de l'INRA de Dijon (principalement G. Catroux, L. Philippot, F. Martin-Laurent, J. Germon, D. Chénéby).

Nous avons fait l'observation classique que les communautés microbiennes rhizosphériques étaient différentes de celles présentes dans le sol non rhizosphérique (Piutti *et al.*, 2004; Nguyen *et al.*, 2005a). De manière plus originale, nous avons montré que le mucilage et les exsudats solubles apportés à du sol non planté entraînaient une modification de la structure génétique et des aptitudes cataboliques globales des bactéries (Benizri *et al.*, 2002; Benizri *et al.*, 2007). Nous avons également observé que l'apport de mucilage faisait légèrement varier la diversité des gènes de la dénitrification (Mounier *et al.*, 2004). Les rhizodépôts labiles sont donc à même de modifier la structure de la communauté bactérienne dans la rhizosphère. Ces expériences ne prouvent cependant pas que les rhizodépôts sont *in situ* la cause de ces modifications. Il faudrait pour conclure, modifier uniquement la rhizodéposition sans altérer les autres conditions de l'environnement racinaire ce qui est virtuellement impossible.

Par ailleurs, il n'est pas possible d'établir une relation de cause à effet entre les changements de structure génétique de la communauté bactérienne et les modifications de la fonction assurée par cette dernière comme ici la dénitrification. Ces relations entre la structuration génétique et fonctionnelle des communautés microbiennes dans la rhizosphère reste un défi majeur pour l'écologie microbienne. Depuis quelques années, de nouvelles techniques permettent de marquer les photoassimilats de la plante avec un isotope du carbone et de suivre l'incorporation de cet isotope dans l'ADN microbien (Singh *et al.*, 2004). Il est alors possible de déterminer quels sont les genres et espèces bactériennes qui consomment les rhizodépôts, ce qui ouvre la perspective de comprendre les relations entre la rhizodéposition, les communautés microbiennes rhizosphériques et les fonctions qu'elles assurent dans le sol, en particulier celles relatives aux transformations de l'azote. Il peut être attendu que l'immobilisation

et la minéralisation de l'azote soient peu dépendantes de la structure des communautés microbiennes dans la mesure où ces transformations ne sont pas spécifiques de quelques genres bactériens. Par contre la nitrification, la dénitrification et plus particulièrement les étapes qui conduisent à la formation de  $N_2$  à partir de  $N_2O$  sont inféodés à certains genres bactériens et peut-être plus sensibles aux changements de structures des communautés microbiennes dans la rhizosphère.

## 9 Conclusions

Par rapport à la littérature, l'originalité et l'intérêt du modèle d'exsudation que nous avons proposé est de fournir une prédiction qui est reliée à l'architecture et la morphologie racinaire. En tout premier lieu, cela permet de normaliser l'expression des valeurs d'exsudation, ce qui est nécessaire au regard de la diversité des unités trouvées dans la littérature. La standardisation de l'expression de l'exsudation relativement à la morphologie du système racinaire devrait faciliter les comparaisons entre résultats et autoriser par exemple, l'exploration de la variabilité inter et intraspécifique de l'exsudation.

Ensuite, l'intégration de la morphologie du système racinaire dans un modèle d'exsudation permet d'expliquer une partie des effets de l'environnement, à savoir ceux qui modifient la croissance des racines, leur diamètre ou leur nombre. C'est par exemple le cas de l'azote nitrique qui en favorisant la ramification des racines (Baligar *et al.*, 1998) doit donc augmenter l'exsudation, ce que nous avons effectivement constaté chez *Lolium multiflorum* (Tableau 4) (Henry *et al.*, 2005). Le modèle permet également d'expliquer la baisse de production d'exsudats solubles en présence d'une contrainte mécanique appliquée aux racines, cette dernière diminuant fortement leur nombre et leur longueur (Groleau-Renaud *et al.*, 1998b).

Finalement, la prise en compte de variables morphologiques pour calculer l'exsudation conduit à un premier couplage entre l'exsudation et la gestion du C par la plante puisque la disponibilité en photoassimilats modifie l'architecture du système racinaire puisqu'une limitation en C tend à réduire le nombre de ramifications ainsi que le diamètre et la longueur moyenne des racines (Thaler et Pages, 1998; Bidel *et al.*, 2000). Les modifications de l'exsudation à l'échelle de la plante, consécutives aux traitements qui modifient la disponibilité en C (éclaircissement, défoliation) (Hodge *et al.*, 1997; Dilkes *et al.*, 2004) pourraient s'expliquer par des effets sur le nombre de racines et sur leur morphologie. La suite des recherches consisterait à examiner **si la disponibilité du C localement dans les tissus modifie l'exsudation individuelle des racines indépendamment des effets sur la longueur et sur le diamètre, en modifiant la concentration en C diffusible dans les cellules**. Si les transporteurs qui sont présents dans les membranes de toutes les cellules racinaires et qui assurent le retour dans le cytoplasme des solutés diffusant vers l'apoplasme peuvent être plus nombreux ou plus affines pour leurs substrats à mesure que ceux-ci sont plus concentrés (Patrick, 1997), l'exsudation sera peu affectée par la disponibilité en assimilats. Si au contraire, la capacité des cellules racinaires à limiter la diffusion vers l'apoplasme sature rapidement, la disponibilité en assimilats devrait influencer plus fortement sur l'exsudation. L'hypothèse d'une relation possible entre l'exsudation d'une racine et la quantité d'assimilats dans cette même racine est très importante car elle pose la question

d'une relation entre l'exsudation et la croissance racinaire. Nous n'avons pas observé une telle relation mais la variabilité des vitesses de croissance n'était peut être pas suffisante. Notre modèle suppose donc que l'exsudation d'une racine se poursuit après l'arrêt de sa croissance, ce qui sous-entend que l'influence de la disponibilité en assimilats sur l'exsudation est faible. Si au contraire, la disponibilité en assimilats influe fortement sur l'exsudation, cette dernière devrait fortement diminuer à l'arrêt de la croissance de la racine, ce qui a des conséquences importantes pour l'exsudation des racines tertiaires qui s'arrêtent rapidement de croître. Cette question de la relation entre la disponibilité en assimilats et l'exsudation à l'échelle de la racine individuelle devra donc être éclaircie.

D'après nos calculs, la quantité d'azote immobilisé par l'exsudation et la sécrétion de mucilage se situerait aux environs de 320 mg N /plante au stade floraison femelle, soit à peu près 14% de l'azote de la plante ou 26 kg N ha<sup>-1</sup>. Il y a une forte incertitude sur ces valeurs et sur l'ampleur de la reminéralisation. Les expériences d'incubation *ex planta* suggèrent qu'une très faible partie de cette azote serait restituée sous forme minérale disponible pour les racines. Si cela est le cas dans la rhizosphère, cette immobilisation constitue une perte de disponibilité en N pour la plante, particulièrement pour une espèce annuelle à cycle de développement court. Il n'est cependant pas exclu que dans la rhizosphère, la reminéralisation soit accélérée. Si cet azote est effectivement reminéralisé de manière importante, la libération de rhizodépôts labiles pourrait permettre de constituer un pool d'azote organique qui serait alors un compartiment tampon amortissant les fluctuations de disponibilité en N minéral. Dans un contexte d'agriculture intensive, l'impact sur la nutrition azotée de la plante, de l'immobilisation de N consécutive à la production de rhizodépôts labiles ne semble pas majeur dans la mesure où la fertilisation compense largement cette immobilisation. En outre, il ne semble pas évident de pouvoir influencer sur l'exsudation totale ou sur la production de mucilage par les pratiques de culture. La sélection génétique pourrait être envisagée pour le mucilage. Pour ce qui est de l'exsudation globale, il faudrait probablement altérer la répartition des assimilats vers les racines, ce qui n'est pas sans conséquences sur le potentiel de production de la biomasse récoltée.

Les derniers travaux présentés montrent le couplage de la modélisation de l'exsudation avec la modélisation de l'architecture du système racinaire pour estimer, à l'échelle de la plante, l'importance de l'immobilisation de N par le carbone exsudé. Cette démarche est bien en phase avec la tendance actuelle qui consiste à intégrer les processus rhizosphériques très largement étudiés par le passé à une échelle locale, à l'échelle de la plante, afin d'évaluer la signification de leur contribution au fonctionnement du végétal (Dunbabin *et al.*, 2006). Cette évolution des travaux relatifs à la rhizosphère vers le changement d'échelle (upscaling) doit se poursuivre et se renforcer pour décider dans quels contextes les processus rhizosphériques sont significatifs et doivent être considérés. Beaucoup d'articles mentionnent ou sous-entendent que les exsudats jouent un rôle important pour le couvert végétal sans qu'il n'y ait véritablement de preuves expérimentales. La modélisation de la rhizodéposition devra donc contribuer à identifier objectivement les situations dans lesquelles la production de rhizodépôts est réellement significative. Ces contextes sont probablement les situations mettant en jeu des flux d'éléments d'importance modérée car les flux de libération des rhizodépôts sont eux-même assez faibles. Il

s'agirait donc plutôt de relations avec des éléments nutritifs mineurs ou des situations pour lesquelles les majeurs sont très limitants. Un deuxième type de contextes concerne les situations où les rhizodépôts sont des molécules signales qui vont modifier la composition des organismes de l'écosystème et/ou leur physiologie. Il s'agit de composés favorisant ou défavorisant la prolifération de microorganismes ou d'autres espèces végétales. La modélisation de la rhizodéposition devra alors se connecter étroitement avec le métabolisme secondaire des plantes qui produit une grande partie de ces composés.

# Projet Scientifique

**Modélisation du transfert des éléments traces  
métalliques du sol vers les plantes cultivées:  
contribution de la rhizodéposition**

## 1 Contexte du projet

Les éléments traces (ET) sont des constituants naturels des sols, présents en très faible quantité puisqu'au total, ils représentent environ 1% des éléments totaux. Certains sont des métaux (Cu, Zn, Ni, Cd, Pb, etc.) et sont dénommés éléments traces métalliques (ETM). Ceux qui ont une densité supérieure à  $5 \text{ g cm}^{-3}$  sont appelés métaux lourds (Prasad 2004). Naturellement, les éléments traces métalliques proviennent de l'altération de la roche mère et des retombées atmosphériques issues du volcanisme. L'activité humaine favorise quant à elle la contamination diffuse des sols agricoles par les ET notamment en raison de l'utilisation d'effluents, d'engrais et de pesticides mais également par la production de fumées industrielles, de gaz d'échappement automobiles (Miquel, 2001). On estime que pour les sols français, 76% du cuivre provient des fongicides, 70% du zinc des effluents d'élevage, 89% du Cd des engrais et 97% du Pb des retombées atmosphériques (Bourrelier et Berthelin, 1998).

Contrairement aux polluants organiques, les ET ne se dégradent pas. Seule leur forme chimique (spéciation) évolue, favorisant leur accumulation dans les sols ou leur transfert vers les eaux souterraines ou vers les eaux de surface. La contamination des sols peut conduire à des problèmes de phytotoxicité qui se répercutent alors sur la productivité, sur la composition des communautés végétales constituant les couverts naturels et sur le fonctionnement des écosystèmes (Prasad, 2004). Si la présence d'ET dans les sols n'induit pas de phytotoxicité, elle constitue un risque de contamination de la chaîne alimentaire en raison de l'absorption de ces éléments par les plantes. Les mammifères en général et l'homme en particulier accumulent les ET qui sont alors à l'origine de pathologies avérées (Miquel, 2001). La réglementation impose donc des valeurs limites pour la teneur en ET des productions végétales destinées à l'alimentation (Mench et Baize, 2004). La définition de valeurs limites pour les sols est nettement plus problématique car seule une fraction des ET est accessible aux plantes, la fraction biodisponible. Les modèles de prélèvement des ET par les plantes sont alors des outils importants pour évaluer le risque que représente un sol ou des pratiques par rapport à l'exposition humaine (Rengel, 1993).

Dans l'optique de prédire le prélèvement par les plantes, une approche empirique consiste à calculer simplement un facteur de transfert correspondant au rapport entre la teneur de la biomasse végétale en ET et celle du sol. La synthèse bibliographique du rapport Bechel Jacobs Company LLC (1998) répertorie ces études pour différents éléments et affine le modèle en établissant non plus un simple rapport mais une régression linéaire incluant éventuellement en plus le pH du sol. L'intervalle de confiance à 95% de ces régressions couvre des valeurs qui sont différentes d'un facteur 100 au minimum. Cette approche empirique est donc peu précise. Elle ne discrimina que des sols dont les teneurs diffèrent de plusieurs puissances de 10. D'autres modèles empiriques ont été développés sur la base de relations linéaires ou non linéaires entre le teneur des tissus végétaux en ET et la teneur du sol en ET biodisponible, cette dernière valeur dépendant étroitement de la nature de l'extractant utilisé. Le pH participe souvent à améliorer la

relation (Tudoreanu et Phillips, 2004). D'autres modèles s'attachent à prédire la concentration du sol en ET biodisponibles sur la base de régressions mettant en jeu la teneur totale du sol en ET, le pH, la capacité d'échange cationique, la teneur en matière organique et en argile (Baize et Tercé, 2002). Ces modèles permettent d'évaluer le risque de transfert des ET vers le végétal (ou vers les réseaux hydrographiques) d'après les caractéristiques du sol mais ils ne font pas intervenir le fonctionnement de la plante.

Cet examen de l'état de l'art montre qu'il est important de développer des modèles plus mécanistes décrivant un minimum de processus relatifs à la fois à la biodisponibilité des ET et au fonctionnement de la plante. Ces modèles devraient permettre d'affiner les prédictions concernant les teneurs des végétaux en ET. Dans le contexte de la sécurité alimentaire, ils contribueront à mieux évaluer les risques que constituent les combinaisons production végétale \* sol \* conditions climatiques \* pratiques. Ce seront donc des outils de gestion. Ces modèles seront également des outils scientifiques, producteurs de connaissances sur les mécanismes régissant le transfert des ET du sol vers le végétal. Ces connaissances pourront servir à mieux évaluer le domaine de validité des modèles plus empiriques décrits précédemment. Ils pourraient également aider à construire de manière plus raisonnée (et moins statistique) des relations simples permettant de prédire pour un contexte donné, le transfert sol-plante des ET.

Les recherches de l'équipe Biogéochimie des éléments traces métalliques de l'UMR INRA-ENITAB Transfert sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés ont pour objectif de modéliser le transfert des ETM du sol vers la plante pour prédire la teneur de la biomasse récoltée. Cette équipe est l'une des trois équipes de l'UMR (Tableau 8), dont la spécificité est de modéliser le prélèvement des éléments minéraux par la plante en considérant la biogéochimie et l'écophysiologie du végétal.

**Tableau 8: Composition de l'UMR 1220 au 1er Février 2007**

<p><b>UMR 1220 INRA EA-INRA EFPA-ENITA de BORDEAUX « Transfert sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés » (TCM)</b></p> <p>Directeur de l'UMR : Sylvain PELLERIN, DR2 INRA EA, HDR (50%)                  Gestionnaire-Secrétaire d'unité : Corinne SERT, TREX (100%)</p>
<p><b>Equipe de recherche « Transfert sol-plante et Cycle des éléments majeurs dans les écosystèmes agricoles»</b>                  Alain Mollier (CR1 INRA EA, <u>animateur</u>, 100%) - Pascal Denoroy (IR1 INRA EA, 25%) - Lionel Jordan-Meille (MC2 ENITAB, 50%) - Monique Linères (IR2 INRA EA, 50%) - Christian Morel (IR2 INRA EA, HDR, 100%) - Thomas Nesme (MC2 ENITAB, 50%) - Sylvain Pellerin (DR2 INRA EA, HDR, 50%) - André Schneider (IR1 INRA EA, 25%) - J.H. Andriamaniraka (Doctorant) - Edward Gérarddeaux (Doctorant) - Céline Gire (TER ENITAB, 50%) - Sylvie Niollet (AJT INRA EA, 50%) - Loïc Prudhomme (TRN INRA EA, 100%) - Alain Vives (AI INRA EA, 75%)</p> <p><b>Equipe de recherche « Biogéochimie et Transfert sol-plante des éléments traces »</b>                  Laurence Denaix (CR1 INRA EA, HDR <u>animatrice</u>, 100%) - Christophe Nguyen (CR1 INRA EA, 100%) - Valérie Sappin-Didier (CR1 INRA EA, 80%) - André Schneider (IR1 INRA EA, 75%) - Anne Laure Chéry-Thomas (IE contractuel) - Jean-Yves Cornu (Doctorant) - Maxime Dauthieu (Doctorant) - Frédéric Panfili (Post-doc) - Sylvie Bussière (TRN INRA EA, 80%) - Cécile Coriou (AJT INRA EA, 70%)</p> <p><b>Equipe de recherche "Transfert sol-plante et cycle des éléments minéraux dans les écosystèmes forestiers"</b>                  Etienne Saur (PR2 ENITAB, HDR, <u>animateur</u>, 50%) - Laurent Augusto (CR1 INRA EFPA, 100%) - Mark Bakker (IR contractuel ENITAB, 80%) - Maya Gonzalez (MC contractuelle, ENITAB, 50%) - Mathieu Jonard (post-doc) - David Achat (Doctorant)</p>
<p><b>Equipe technique « Appui logistique à l'Expérimentation »</b>                  Christian Barbot (TRN INRA EA, 100%) - Sylvie Niollet (AJT INRA EA, 50%)</p> <p><b>Activités de transfert, d'expertise et de valorisation:</b> P. Denoroy (75%), M. Linères (50%)  <b>Activités d'enseignements:</b> M. Gonzalez (50%), L. Jordan (50%), T. Nesme (50%), M. Bakker (20%), E. Saur (50%), C. Gire (50%)</p> <p><b>Fonctions et Responsabilités d'intérêt collectif</b>                  Informatique, achats, travaux: Eric Martin (AJT INRA EA, 100%)                  Animation scientifique : Pascal Denoroy et Valérie Sappin-Didier                  Assurance qualité et métrologie: Alain Vives (25%) et André Schneider                  Gestion et maintenance de l'installation expérimentale : Christian Barbot                  Hygiène et Sécurité (ACP) : Cécile Coriou (10%); radio-protection: Valérie Sappin-Didier                  Formation permanente : Monique Linères                  Site infoservice-information scientifique : Alain Mollier</p>
<p style="text-align: center;"><b>TOTAL</b></p> <p style="text-align: center;"><b>16 chercheurs – 9 techniciens et Assistant Ingénieurs - 7 doctorants et post-doctorants</b></p>



## 2 Description du projet d'équipe et positionnement du projet personnel

Le projet de recherche de l'équipe se décline en deux grands objectifs: modéliser l'offre du sol en ETM biodisponibles pour la plante et construire un modèle intégratif d'accumulation des ETM dans la biomasse végétale incluant l'offre du sol, le prélèvement par le système racinaire, le développement de la plante et la répartition dans le végétal (racines, tiges, feuilles, organes reproducteurs). Mon projet contribuera aux deux objectifs de l'équipe.

### 2.1 Les modèles expérimentaux

Les éléments traces métalliques retenus sont le cadmium (Cd) et le plomb (Pb), éléments non essentiels pour le végétal et pour les mammifères. Ce sont des contaminants des sols cultivés présentant un risque pour la santé humaine (Miquel, 2001). L'apport d'engrais P contenant du Cd ainsi que l'utilisation d'effluents contribuent à entretenir la pollution diffuse des sols par ces éléments (Mench et Baize, 2004). Du point de vue de la modélisation du transfert de des ETM du sol vers la plante, ces deux éléments ne sont pas équivalents. Le Pb présente une aptitude à former des complexes supérieure à celle du Cd, ce qui en fait un élément moins mobile (Greger, 2004). L'étude de ces deux éléments devrait permettre de statuer par analogie sur le comportement d'autres ETM (Pb et Cu; Cd et Zn par exemple).

Les sols étudiés sont des sols agricoles utilisés pour la production végétale et dont la contamination modérée ne produit pas de symptômes visibles de phytotoxicité. Typiquement, la concentration des ETM dans la solution du sol se situe nettement en dessous de la micromole l<sup>-1</sup>. Ce contexte nous place en dehors de la phytoremédiation et de l'écotoxicologie et nous rattache à la problématique de la sécurité alimentaire. Ce type de sols représente un contexte relativement original par rapport à la littérature qui porte en grande majorité sur des niveaux de contaminations plus élevés. Ce contexte nous permet d'utiliser les modèles agrophysiologiques de croissance du végétal pour débiter l'intégration à l'échelle de la plante du transfert des ETM du sol. Le choix des sols sera raisonné pour couvrir la gamme des propriétés qui modifient la biodisponibilité des éléments trace: pH, teneur en oxydes/hydroxydes, matière organique, argile.

Les plantes étudiées sont des espèces agronomiques. Le choix n'est pas complètement établi mais la réflexion est bien avancée. Le maïs a été retenu comme plante modèle pour plusieurs raisons. L'utilisation très répandue du maïs ensilage ou du maïs grain pour l'alimentation animale justifie d'étudier le prélèvement des ETM par cette espèce. Le maïs nous permet d'optimiser la transposition de certaines parties du modèle de prélèvement du P développées pour cette culture par l'équipe de l'UMR qui traite des éléments majeurs. Le sous-modèle de croissance de la plante est ainsi largement transposable. Le choix d'un modèle végétal commun maximise les possibilités d'échanges entre les deux équipes. Enfin, le maïs ainsi que toutes les espèces produisant une biomasse importante, est une alternative possible à l'utilisation d'espèces hyperaccumulatrices d'ETM pour la phytoremédiation des sols pollués. En effet, les espèces hyperaccumulatrices présentent une croissance généralement assez faible par

rapport à des espèces non hyperaccumulatrices comme par exemple le maïs, le blé, la moutarde, si bien que la quantité totale d'ETM extraite n'est pas forcément en faveur des plantes hyperaccumulatrices (Chiang *et al.*, 2006).

Nous souhaitons également étudier un deuxième modèle végétal en raison des conséquences très probables de la stratégie d'acquisition des micronutriments par la plante sur la biodisponibilité des ETM. Le maïs, en tant que graminée, développe une stratégie notamment basée sur la production racinaire de phytosidérophores. Ces acides aminés chélatent le Fe, le Cu, le Zn et le Mn. Les métaux chélatés sont ensuite réabsorbés (Marschner, 1995). Il a été montré que les sidérophores pouvaient également complexer les éléments traces non indispensables, ce qui pourrait modifier leur biodisponibilité pour la plante (Mench et Fargues, 1994; Shenker *et al.*, 2001; Chaignon *et al.*, 2002; Hill *et al.*, 2002). En complément, il faudrait donc étudier une espèce végétale mettant en œuvre le deuxième type de stratégie d'acquisition des micronutriments: l'acidification de la rhizosphère et la production d'acides organiques racinaires. Ces derniers exsudés sous la forme d'anions complexent les micronutriments cationiques et participent à leur solubilisation (Jones et Darrah, 1994; Dakora et Phillips, 2002; Rengel, 2002). Ce processus peut également s'opérer pour les ETM avec des conséquences probables sur le prélèvement de la plante (Jones, 1998; Ryan *et al.*, 2001). Actuellement, le colza ou le tournesol sont des modèles envisagés. Selon le CETIOM, la teneur des tourteaux en ETM pourrait devenir une question de recherche pertinente.

## **2.2 Modélisation de l'offre du sol en ETM biodisponible**

### **2.2.1 Cadre conceptuel**

La modélisation de l'offre du sol a pour objectif de prédire la concentration de la forme absorbée au niveau du rhizoplan. On considère que dans la plupart des cas, la forme absorbée par la plante est l'ion libre (Cushman, 1982). Le reste de l'ETM se trouve: en solution sous la forme de complexes organiques ou minéraux, lié à la matrice organominérale du sol par des liaisons plus ou moins fortes (liaisons électrostatiques, formations de complexes), incorporé dans la biomasse vivante ou en décomposition ou encore constitutifs de minéraux primaires (roche mère) ou secondaires (Greger, 2004). La fraction biodisponible correspond aux ions libres ainsi qu'à toutes les formes susceptibles de se transformer en ions libres par des réactions biogéochimiques: échange d'ions, précipitation/dissolution, formation ou dissociation de complexes, oxydoréduction, immobilisation/minéralisation microbienne. La biodisponibilité est donc difficilement mesurable de manière globale et doit être modélisée (McLaren, 2003).

Plusieurs modèles ont été développés pour prédire le prélèvement des éléments traces en relation avec l'offre du sol.

Le modèle de Barber-Claassen-Cushman (Claassen N., 1976; Cushman, 1982; Barber, 1995) considère la totalité de l'élément en solution sans détailler la spéciation. La concentration de l'élément en solution ( $C_i$ ) à un instant  $t$  et à une distance  $r$  du centre de la racine dépend de la concentration initiale de la solution du sol ( $C_0$ ), du prélèvement par la racine selon une cinétique

Michaelienne, de la quantité d'éléments déplacés par le flux d'eau résultant de la transpiration et par le flux de diffusion selon le gradient de concentrations généré par la présence de la racine. En outre, les formes liées à la phase solide s'opposent en permanence aux variations de la concentration de la forme en solution. Une baisse de cette dernière favorise la libération des formes liées et réciproquement; il s'agit du pouvoir tampon du sol vis-à-vis de l'élément. Ce modèle s'écrit:

$$\frac{\partial C_l}{\partial t} = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} (r D_e \frac{\partial C_l}{\partial r} + r_0 v C_l) \quad (20)$$

$$J_R = I_{\max} \frac{C_l - C_{\min}}{K_M + C_l - C_{\min}} \quad \text{pour } r=r_0 \quad (21)$$

$$C_l = C_0 \text{ à } t=0 \text{ et à } r=r_{\text{lim}} \quad (22)$$

avec  $C_l$  : concentration en ETM dans la solution du sol ( $\mu\text{moles cm}^{-3}$ ),  $C_0$  concentration en ETM dans la solution du sol non rhizosphérique ( $\mu\text{moles cm}^{-3}$ ),  $C_{\min}$ : concentration en ETM pour laquelle le prélèvement est nul (le prélèvement brut compense l'efflux),  $r$ : distance au centre du cylindre racinaire (cm),  $r_0$ : rayon de la racine (cm),  $r_{\text{lim}}$ : rayon de la rhizosphère,  $D_e$ : coefficient de diffusion effectif de l'ETM dans le sol ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ ),  $v$ : flux d'eau vers la racine ( $\text{cm}^3 \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $b$ : pouvoir tampon du sol,  $J_R$ =flux de prélèvement net des ETM par la racine ( $\mu\text{moles cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $K_M$ : constante Michaelienne d'affinité ( $\mu\text{moles cm}^{-3}$ ).

Ce modèle développé pour les éléments nutritifs majeurs a également été appliqué au prélèvement des ETM, notamment le Cd et le Zn pour lesquels il donne des résultats satisfaisants (Adhikari et Rattan, 2000; Sterckeman *et al.*, 2004; Tudoreanu et Phillips, 2004). Cette modélisation ne considère cependant pas que certains ETM comme le Pb et le Cd ne sont pas nécessaires pour la plante et sont absorbés à la place d'éléments nutritifs tels que le calcium, le zinc et le fer avec qui ils rentrent en compétition.

Le modèle de Barber-Cushman ne représente pas la forte aptitude des ETM à former des complexes solubles, notamment avec des composés organiques. Ces complexes mobiles sont susceptibles de libérer l'ion libre au niveau du rhizoplan, participant au pouvoir tampon de la solution. Dans le modèle de l'activité de l'ion libre (modèle FIAM: free ion activity model), l'accent est mis sur l'hypothèse que seul l'ion libre est prélevé. Le modèle considère donc la spéciation de l'ETM pour pouvoir prédire la concentration en ions libres à partir de la concentration des ligands en solution et sur la phase solide. Le modèle du ligand biotique (modèle BLM: Biotic Ligand Model) considère également la spéciation mais il formalise explicitement le fait que pour être absorbé, l'élément doit d'abord se sorber sur des sites racinaires qui ne lui sont pas spécifiques. L'absorption de l'ETM va donc dépendre de sa spéciation mais également de son affinité pour l'adsorption sur la racine par rapport à d'autres éléments avec qui il rentre en compétition. Ce modèle est d'un point de vue conceptuel plus abouti mais il est pour l'instant le moins fonctionnel.



La concentration de l'ion libre dans la solution du sol non rhizosphérique est une variable d'entrée très sensible du modèle de prélèvement des éléments minéraux par la plante (Barber, 1995; Tudoreanu et Phillips, 2004). La modélisation de cette concentration et de son évolution constitue l'objectif des travaux de V. Sappin-Didier. Le modèle qu'elle construit doit identifier et formaliser les processus physicochimiques et biologiques impliqués: teneurs en oxy-hydroxydes de fer, de manganèse, pH, teneur en calcium, en phosphates, en ligands organiques, par exemple. Ces caractéristiques sont elles-mêmes influencées par les pratiques d'utilisation du sol et par les conditions climatiques. Le modèle doit également permettre de prédire comment évolue à moyen et à long terme la biodisponibilité des ETM dans les sols sous l'influence des pratiques.

Le prélèvement des ETM par la racine s'opère après adsorption de ces derniers sur l'apoplasme puis liaison avec les transporteurs membranaires qui assurent le prélèvement d'éléments nutritifs tels que le Fe, le Ca, le Zn (Clemens *et al.*, 2002). C'est donc le manque de spécificité de ces transporteurs qui expliquerait une grande partie de l'absorption d'ETM non essentiels pour la plante, en plus d'une absorption par diffusion passive. Il y a donc compétition entre les ETM et d'autres cations pour le processus d'adsorption sur l'apoplasme et pour la liaison avec les transporteurs membranaires. L'évaluation de la signification de ces processus de compétitions est un des objectifs des travaux de L. Denaix qui mettra donc à l'épreuve le modèle BLM pour les ETM étudiés.

La présence de la racine modifie la concentration en ions libres dans la rhizosphère en raison du prélèvement mais également en raison du déplacement des ions par le flux d'eau issu de la transpiration (flux de convection). La résultante peut être soit une baisse (déplétion) soit une augmentation (accumulation) de la concentration des ions au niveau du rhizoplan. Il en résulte un flux de diffusion respectivement vers ou hors de la rhizosphère. En parallèle, le pouvoir tampon du sol va s'opposer à ces modifications de concentrations des ions considérés et des formes liées vont respectivement se dissocier ou se constituer. La capacité de la matrice organominérale du sol à former des liaisons réversibles avec l'ion constitue le pouvoir tampon de la phase immobile du sol. Les ligands solubles participent eux au pouvoir tampon de la solution (Barber, 1995). Ils peuvent complexer ou décomplexer l'ion libre lorsque la concentration en ce dernier fluctue. L'importance de ce processus pour le prélèvement racinaire des ETM dépend de la concentration en ligands, notamment organiques, du coefficient de diffusion des ligands et des complexes, de la capacité des ligands à former des complexes solubles (aspect thermodynamique), de leur labilité c'est-à-dire la vitesse de formation et de dissociation permanente de ces complexes (aspect cinétique) (Degryse *et al.*, 2006a; Degryse *et al.*, 2006b).

Le programme d'A. Schneider vise l'élaboration d'un modèle d'offre du sol en éléments traces dans l'environnement de la racine. Compte-tenu de la faculté qu'ont les ETM à former des complexes en solution, l'un des objectifs est la prise en compte, dans un modèle du type Barber-Cushman, des cinétiques de formation et de dissociation de ces complexes. En interactions avec le flux de diffusion et de convection des espèces chimiques de l'ETM vers le rhizoplan, ces complexes déterminent le pouvoir tampon de la solution et donc une partie à quantifier du

prélèvement par la plante. Dans cette approche, l'ensemble des espèces complexées en solution sont assimilées à un complexe unique "moyen".

En complément de ces travaux, le deuxième volet des recherches conduites par L. Denaix a pour objectif d'étudier la spéciation des ETM en solution dans la rhizosphère afin de modéliser la concentration des complexes qui déterminent le pouvoir tampon de la solution. Il faut tout d'abord identifier ces complexes, comprendre leur origine et prédire leur impact sur la concentration en ions libres en fonction de leur constante de stabilité et de leur labilité. Il est fait l'hypothèse que la forme ionique de l'ETM dans la rhizosphère est significativement influencée par les éléments minéraux majeurs, les ligands organiques solubles et par le pH (Wenzel *et al.*, 2004), toutes ces variables étant fortement modifiées dans la rhizosphère (Hinsinger *et al.*, 2005).

Compte-tenu de l'aptitude des ETM à former des complexes solubles plus ou moins labiles, les composés organiques racinaires libérés dans le sol (rhizodépôts) présentent le potentiel de modifier de manière significative la biodisponibilité des ETM pour la plante (Morel *et al.*, 1983; Morel *et al.*, 1986, 1987b; Mench *et al.*, 1988). Un certain nombre d'études indiquent qu'effectivement le compartiment phytodisponible des ETM peut être augmenté par la présence de la plante (Hamon *et al.*, 1997; Gerard *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002; Sterckeman *et al.*, 2005). Parmi les raisons possibles, la littérature évoque fréquemment la production de ligands par les racines (Wenzel *et al.*, 2004). Les études de spéciations des ETM dans la rhizosphère indiquent également l'augmentation des formes liées à la matière organique par rapport au sol non rhizosphérique (Wang *et al.*, 2002; Lin *et al.*, 2003). Certains des rhizodépôts sont d'ailleurs libérés pour influencer la biodisponibilité des éléments minéraux. C'est par exemple le cas des acides organiques qui peuvent solubiliser P, Fe, Zn, Cu et favoriser le prélèvement de ces éléments par la plante. Ils peuvent à l'opposé limiter le prélèvement de l'aluminium en formant des complexes stables non absorbés par les racines (Jones, 1998; Neumann et Römheld, 2000; Ryan *et al.*, 2001; Dakora et Phillips, 2002). Dans le cadre de la modélisation de l'offre du sol, une première partie de mon projet portera donc sur la modélisation des interactions entre la rhizodéposition et la biodisponibilité des ETM pour la plante. La mobilisation des ETM par les acides organiques comportant de très nombreux recoupements avec la mobilisation du P, cette partie de mon projet pourra trouver également des interactions avec l'équipe "Elements majeurs" de l'UMR qui modélise le prélèvement du P par le végétal.

### **2.3 Modélisation du transfert sol-plante des ETM**

Contrairement à la modélisation de l'offre du sol, la modélisation intégrée du transfert des ETM du sol vers la plante n'a pas encore été véritablement développée par l'équipe et il s'agit d'un projet pour le quadriennal 2007-2011. La deuxième partie de mon projet consistera à contribuer fortement au développement de ce modèle. L'équipe traitant du transfert sol-plante de P et K a déjà élaboré un premier modèle prédictif du prélèvement du phosphore. Il s'agit d'un modèle intégrant l'offre du sol et le développement de la plante, régi par le statut de nutrition en P. Ce modèle est semblable à ce que nous souhaitons faire pour les éléments traces. Nous nous

inspirerons donc des formalismes développés pour le modèle 'phosphore' et rechercherons les formalismes spécifiques aux éléments traces.

### 3 Les grandes lignes du projet

#### 3.1 Modélisation des interactions entre la rhizodéposition et la biodisponibilité des ETM pour la plante

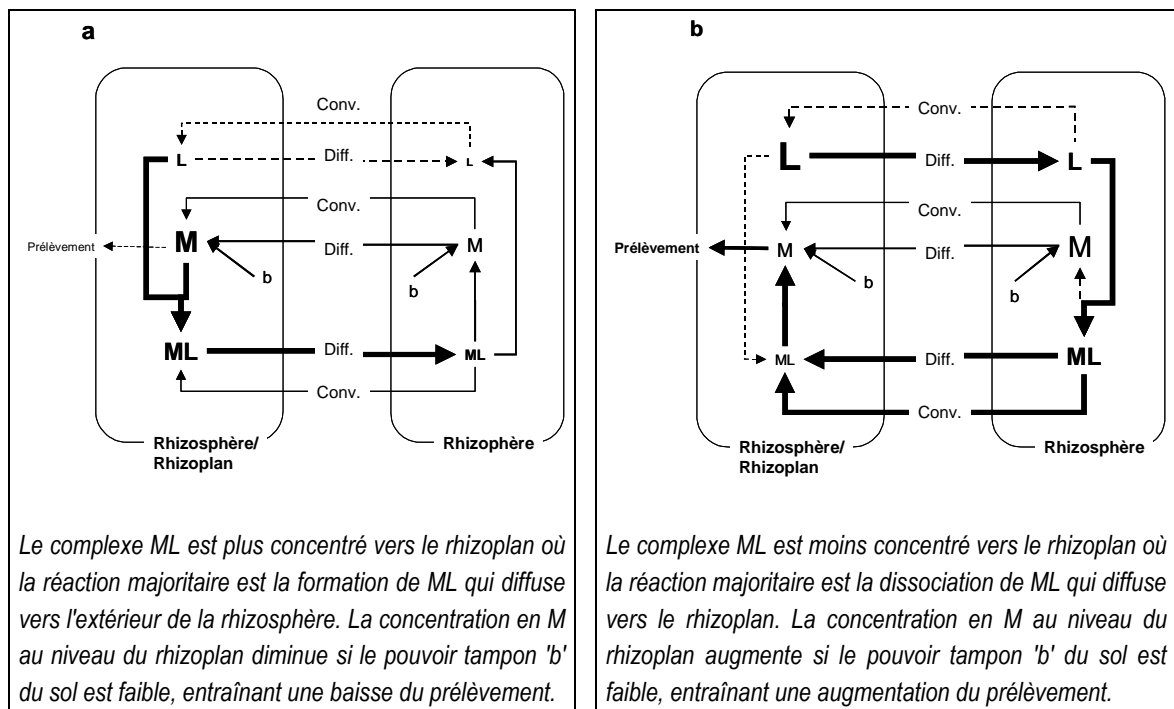
##### 3.1.1 Les processus possibles

Une fois libérés dans le sol, les ligands L d'origine racinaire sont soumis à plusieurs processus: déplacements par diffusion et convection, sorption/désorption sur la phase solide, réactions de complexation/décomplexation avec le métal ( $M+L \leftrightarrow ML$ ) et dégradation par les microorganismes. L'aptitude d'un couple (M, L) à former des complexes dépend de la constante de stabilité (rapport entre la constante de complexation et la constante de dissociation, aspect thermodynamique) et de la labilité (valeur absolue des constantes de complexation et de dissociation, aspect cinétique). Si la labilité et/ou la stabilité du complexe sont très faibles, peu de complexes se formeront et à l'extrême, L n'influera pas sur le prélèvement de M par la racine.

Si l'on ne considère pas dans un premier temps, les réactions de sorption/désorption des ligands racinaires avec la phase solide ni leur dégradation microbienne, on peut proposer le raisonnement suivant. Dès leur libération par la racine, les ligands vont diffuser vers l'extérieur de la rhizosphère tout en formant simultanément des complexes ML avec M. Il va alors se développer un gradient de concentrations pour le complexe ML. Il y a deux possibilités:

- la concentration en ML est plus importante vers le rhizoplan (Figures 33a): cela entraîne une diffusion centrifuge de ML par rapport à la racine. Au niveau du rhizoplan, la réaction  $M+L \rightarrow ML$  domine. La concentration en M diminue d'autant plus que le pouvoir tampon du sol est faible. La baisse de M entraîne une baisse du prélèvement sauf si ce dernier est saturé (accumulation de M au rhizoplan). Cette situation sous-entend une faible diffusion de L, une concentration de M non négligeable par rapport à L à proximité de la racine. Ce type de situation peut permettre à la plante de réduire l'absorption d'éléments toxiques comme l'aluminium (Ryan *et al.*, 2001).

- la concentration en ML augmente avec la distance au rhizoplan (Figures 33b): La formation de ML mobilise M à partir de la phase solide. ML va alors diffuser vers la racine. Le déplacement de ML vers la racine est augmenté par le flux de convection. Au niveau du rhizoplan, la réaction  $ML \rightarrow M+L$  domine. La concentration en M augmente d'autant plus que le pouvoir tampon du sol est faible. L'augmentation de M entraîne une augmentation du prélèvement. Cette situation sous-entend une forte diffusion de L, une faible concentration de M par rapport à L au niveau du rhizoplan. Ce cas de figure est attendu dans les cas de zone de déplétion de M près de la racine. C'est par exemple la situation où des acides organiques sont exsudés pour mobiliser des éléments minéraux limitants pour la plante (Fe, Mn).



**Figures 33: Actions possibles des ligands racinaires (L) sur la concentration en métal libre (M) dans la rhizosphère. L'épaisseur des flèches reflète l'importance des flux. M, L et ML se déplacent par la convection (Conv.) et la diffusion (Diff.). Le pouvoir tampon du sol est b.**

La production de ligands mobiles pourrait donc augmenter la biodisponibilité de M si la concentration de ce dernier est faible au niveau du rhizoplan (déplétion) ou au contraire la diminuer si M s'accumule au niveau de la racine. L'importance de ces effets est probablement inversement proportionnelle au pouvoir tampon du sol. En outre, la baisse ou l'augmentation de M au niveau du rhizoplan dépendra de la proportion des ligands produits qui sont dégradés par les microorganismes ou qui se sorbent sur la phase solide. Ces proportions sont très variables en fonction du type de sol (Jones *et al.*, 2003a).

### 3.1.2 Les rhizodépôts potentiellement impliqués

Les rhizodépôts qui peuvent modifier la biodisponibilité des ETM pour la plante sont les suivants:

- les acides organiques de faible masse moléculaire. Il s'agit d'acides carboxyliques aliphatiques et phénoliques et d'acides aminés. Aux pH intracellulaires, ils sont généralement libérés sous la forme d'anions qui présentent une forte affinité pour certains cations dont les ETM. Cette affinité est d'autant plus importante que l'acide comporte un nombre élevé de groupements carboxyliques. Ces anions organiques sont impliqués dans la mobilisation du P et



des microéléments tels que le Zn, le Mn, le Cu ainsi que le fer hormis chez les graminées. Les carboxylates forment également des complexes stables avec l'aluminium, contribuant ainsi à limiter son prélèvement racinaire (Jones, 1998; Ryan *et al.*, 2001; Dakora et Phillips, 2002).

Expérimentalement, l'apport d'acides carboxyliques à un sol augmente généralement le prélèvement des ETM par la plante (Nigam *et al.*, 2000, 2001; Nigam et Srivastava, 2005; Han *et al.*, 2006). Ces résultats suggèrent que les complexes formés par ces anions avec les ETM sont suffisamment labiles pour libérer rapidement les ETM complexés et contribuer au prélèvement de la plante. Donc, une plante cultivée sur un sol ayant un faible pouvoir tampon pour le Cd par exemple, pourrait prélever plus de cet ETM si elle est carencée en P car elle produirait plus d'anions organiques dans la rhizosphère qu'une plante dont la nutrition P est suffisante (Romer et Keller, 2002).

- Le mucilage: Les nombreux groupement carboxyliques présent dans le mucilage confèrent à ce rhizodépôt une forte affinité pour les cations métalliques (Morel *et al.*, 1986; Mench *et al.*, 1987; Morel *et al.*, 1987a). A la différence des acides organiques, les complexes ETM-mucilage sont supposés être très peu voire pas du tout mobiles. Ils pourraient participer à piéger les ETM au niveau du rhizoplan.

- Les phytosidérophores: Synthétisés par les graminées, ce sont des acides aminés particuliers excrétés par les racines pour mobiliser le Fe, le Zn, le Mn et le Cu par chélation de ces éléments. Les chélats sont ensuite réabsorbés activement par la racine (Neumann et Römheld, 2000). Certaines études montrent que les phytosidérophores peuvent chélater des ETM non essentiels et modifier leur phytodisponibilité (Mench et Fargues, 1994; Romheld et Awad, 2000; Fan *et al.*, 2001; Hill *et al.*, 2002).

En dehors du pouvoir complexant de certains rhizodépôts pour les ETM, la phytodisponibilité de ces derniers peut être également modifiée par la stimulation du développement des microorganismes à partir des substrats carbonés d'origine racinaire. En effet, les microorganismes dégradent les ligands libres ou complexés, ils produisent des ligands, ils absorbent aussi les ETM et leurs parois constituent des surfaces de sorption des éléments traces (Wenzel *et al.*, 2004), ce qui peut modifier le pouvoir tampon du sol.

### 3.1.3 Les questions de recherche

A ma connaissance, le rôle des ligands organiques dans le prélèvement des ETM n'a pas été clairement prouvé. Les mécanismes potentiels sont identifiés (cf supra), les résultats expérimentaux permettent de supposer ce rôle sans pour autant en apporter la preuve. Il est difficile de déterminer l'origine des ligands dans la rhizosphère: ces derniers peuvent effectivement provenir des racines mais ils peuvent aussi avoir été produits par les microorganismes ou provenir d'un flux de convection ou de diffusion qui les déplacent du sol non rhizosphérique vers la rhizosphère (van Hees *et al.*, 2005). Il n'y a pas forcément de lien de cause à effet entre l'augmentation du prélèvement d'ETM par la plante et l'augmentation de la concentration de certains acides organiques dans la rhizosphère. En outre, expérimentalement,

la manipulation de l'exsudation d'acides organiques par les racines se fait de manière indirecte à travers le choix de cultivars ou d'une nutrition P contrastée (Romer *et al.*, 2000; Keller et Romer, 2001; Romer *et al.*, 2002). Il est alors difficile de déterminer la cause exacte de l'augmentation du prélèvement d'ETM par la plante. Enfin, la contribution des microorganismes rhizosphériques n'est pas claire car ils sont à la fois producteurs et consommateurs de ligands.

Compte-tenu de ces éléments bibliographiques, le projet que je compte développer dans le cadre des travaux de l'équipe portant sur la modélisation de l'offre du sol débiterait par les deux questions suivantes:

- **Les ligands organiques libérés par les racines modifient-ils significativement le prélèvement des ETM par la plante?**
- **La stimulation du développement microbien dans la rhizosphère influence-t-elle significativement le prélèvement des ETM par la plante?**

La première question sera abordée de prime abord par le calcul en utilisant la modélisation et la simulation. La littérature fournit des valeurs pour l'exsudation d'acides organiques par les racines individuelles (par exemple: Hoffland, 1992; Hoffland *et al.*, 1992; Ryan *et al.*, 2001; Rengel, 2002; Hoffland *et al.*, 2006). Ces valeurs seront corrigées en fonction de la sorption et de la biodégradation de ces composés dans le sol (Jones et Darrah, 1994; Jones *et al.*, 1996; Strom *et al.*, 2001a; Strom *et al.*, 2001b; Jones *et al.*, 2003a; van Hees *et al.*, 2003; Renella *et al.*, 2004). Nous obtiendrons alors le flux de production des acides organiques qui ont un effet sur la concentration du métal ionique M en solution. A l'échelle de la racine, on utilisera le modèle de Barber-Cushman en y ajoutant un terme source ou puits correspondant à l'augmentation ou à la baisse de la concentration en M liée au flux de production d'acides organiques corrigée par la sorption et la biodégradation. Ces calculs permettront d'estimer les conditions pour lesquelles les acides organiques ont un effet significatif sur le prélèvement de M par la racine. Ces conditions portent sur le pouvoir tampon, sur la concentration en ETM soluble du sol non rhizosphérique, sur le prélèvement, sur les flux de convection et de diffusion pour lesquels nous devrions obtenir des valeurs ou combinaisons de valeurs seuils.

Ces effets des acides organiques sur le prélèvement seront intégrés à l'échelle de la plante, grâce au modèle de développement du système racinaire que nous avons utilisé pour calculer l'exsudation du maïs. Dans cette approche, on fera correspondre au flux de production des acides organiques par une racine, une augmentation ou une baisse du flux du prélèvement de M. L'utilisation du modèle de développement de l'architecture du système racinaire permettra de prendre en compte le développement de la surface des racines ainsi que les effectifs des apex qui semblent être des sites privilégiés d'exsudation d'anions organiques et de prélèvement des ETM (Ryan *et al.*, 2001; Rengel, 2002; Greger, 2004; Wenzel *et al.*, 2004). Cette intégration indiquera la proportion du prélèvement des ETM qui peut être imputable à l'exsudation d'acides organiques. Si nécessaire, des expérimentations seront mises en place pour obtenir des informations sur la production d'acides organiques par les racines et sur leur dégradation dans le sol pour des contextes qui ne seraient pas suffisamment décrits dans la littérature ou si les

données disponibles ne sont pas cohérentes. La même démarche est possible pour le mucilage et pour les sidérophores.

La deuxième question qui porte sur les éventuelles modifications de biodisponibilité des ETM pour la plante en relation avec la prolifération microbienne dans la rhizosphère sera traitée *a priori* expérimentalement car peu de données sont disponibles dans la littérature. J'envisage de quantifier les changements de biodisponibilité des ETM dans un sol après avoir augmenté la biomasse microbienne à l'aide de substrats simulant la rhizodéposition dans des proportions cohérentes avec ce qui est observé dans la rhizosphère. L'évaluation de la biodisponibilité se fera par la mesure de la concentration en ETM dans la solution et du pouvoir tampon du sol. Ces valeurs seront ensuite appliquées au sol rhizosphérique dans le modèle de diffusion/convection pour simuler les modifications de prélèvement des ETM consécutifs à la stimulation de la biomasse microbienne. Cela permettrait d'évaluer l'importance du phénomène et de savoir s'il est nécessaire de le modéliser. Si tel était le cas, il faudrait probablement modéliser le développement microbien dans la rhizosphère en relation avec la fourniture de C au sol par la rhizodéposition. Cela reviendrait à poursuivre en particulier les travaux que j'ai conduits sur la modélisation de l'exsudation.

Les attendus du traitement de ces deux premières questions sont de deux ordres:

- ✓ identifier les situations pour lesquelles les rhizodépôts modifient significativement le prélèvement des ETM par la plante
- ✓ identifier les ligands racinaires qui ont un rôle potentiel significatif dans le prélèvement des ETM par la plante pour cibler ceux dont la production devra être modélisée.

L'étape suivante sera alors de modéliser la production des ligands racinaires pour répondre à la question suivante:

**Quelle est la quantité de ligands produite par le système racinaire au cours de son développement?**

Il s'agira de modéliser la production des rhizodépôts ciblés en relation avec le développement du système racinaire. Il faudra identifier les sites de production s'ils ne sont pas connus. Le mucilage est produit par les apex (synthèse bibliographique dans Nguyen, 2003). La littérature semble montrer que les acides organiques sont également produits en plus grandes quantités au niveau des extrémités racinaires (Ryan *et al.*, 2001). Il faudra évaluer les flux de production ainsi que les conditions qui les font varier. Pour les acides organiques, dans le cas des productions végétales, les effets du statut de nutrition en P sera étudié (Dakora et Phillips, 2002; Rengel, 2002). Le flux de production par une racine individuelle sera intégré à l'échelle de la plante grâce à un modèle de développement du système racinaire, comme nous avons pu le faire pour l'exsudation globale de C. Cela permet entre autre de considérer l'effet de la morphologie et de l'architecture racinaire (nombre d'apex) sur la production totale de ligands. Il faudra envisager de coupler le développement du système racinaire avec fonctionnement des

parties aériennes si la production de ligands est principalement déterminée par la disponibilité des assimilats dans les racines.

La modélisation de la production de ligands racinaires devra éventuellement inclure des rétroactions même si l'équipe ne se place pas dans le contexte de phytotoxicité des ETM. Il n'est en effet pas exclu que les ETM induisent des modifications de la morphologie ou de l'architecture du système racinaire (Baligar *et al.*, 1998) sans qu'il y ait pour autant de symptôme de phytotoxicité au niveau des parties aériennes. La concentration en Cd peut également modifier l'exsudation (Chiang *et al.*, 2006).

Dans l'hypothèse où la rhizodéposition influe significativement sur le prélèvement des ETM, mes travaux devraient permettre de modéliser l'effet de la plante sur le pouvoir tampon du sol et de la solution ainsi que sur la spéciation des ETM dans la rhizosphère. En relation avec les travaux d'A. Schneider et de L. Denaix, il nous faudra alors choisir un formalisme pour rendre compte de cet effet dans le modèle intégré du prélèvement des ETM par le végétal.

### **3.2 Contribution à l'élaboration d'un modèle intégré du transfert des ETM du sol vers la plante (Figure 34)**

Parallèlement aux travaux conduits sur la modélisation de l'offre du sol, l'équipe se doit de développer un modèle prédictif de la teneur du compartiment végétal récolté. La seconde partie de mon projet sera de contribuer de manière importante à cet objectif. L'élaboration de ce modèle s'appuiera sur les acquis du modèle de prélèvement du P en cours de développement par l'équipe "Eléments majeurs" de l'UMR. Un premier schéma conceptuel du modèle de prélèvement des ET pourrait donc comporter les éléments suivants:

#### **3.2.1 Le sous modèle de croissance de la plante**

Le cœur de ce sous modèle reprendrait des formalismes classiques de modèles déjà existants (Hoogenboom, 2003). La phénologie est déterminée par le temps thermique. La biomasse est produite à partir de la quantité d'énergie lumineuse interceptée par la surface foliaire après conversion en carbone réduit. Ce dernier est ensuite réparti entre les différents compartiments de la plante (racines, feuilles, tiges, organes reproducteurs) selon des règles d'allocations préétablies. Les deux équipes "Eléments majeurs" et "Eléments traces" partagent un modèle végétal, le maïs, ce qui facilitera la construction du sous-modèle de production de biomasse. Dans une évolution ultérieure, des limitations de croissance par la disponibilité de l'azote ou de l'eau pourraient être ajoutées car ce sont des processus pertinents dans un contexte agronomique. Ce sous-modèle devra éventuellement prendre en considération les effets des ETM sur l'écophysologie de la plante, notamment sur l'assimilation carbonée (Hagemeyer, 2004).

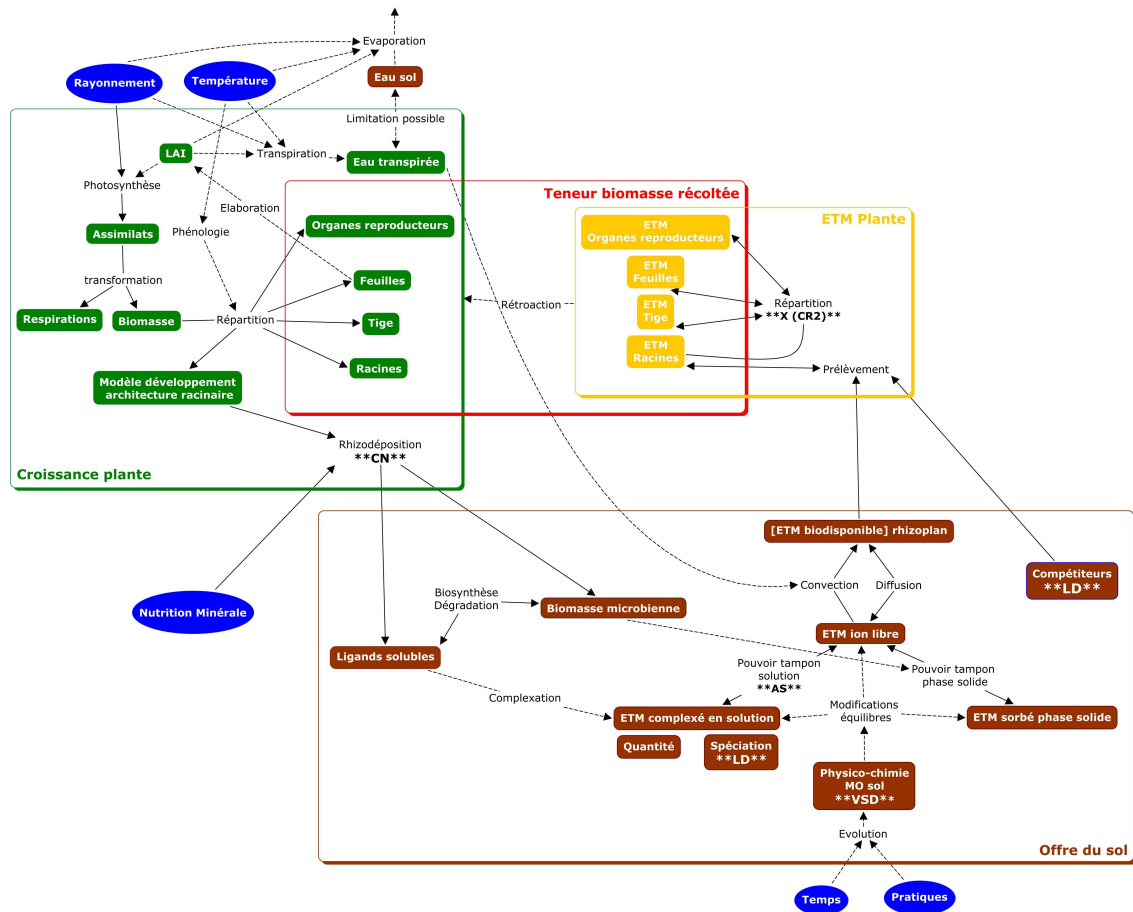


Figure 34: Schéma conceptuel du modèle de transfert sol plante des ETM qui pourrait être développé par l'équipe Eléments Traces de l'UMR TCEM. Les initiales des membres de l'équipe sont placées entre étoiles (\*\*) au niveau des thématiques spécifiques: AS=A. Schneider, LD: L. Denaix, VSD: V. Sappin-Didier, CN: C Nguyen. Les flèches pleines correspondent aux flux de matière, les flèches en pointillés au flux d'informations. Les rectangles illustrent les compartiments, les ovales sont des variables externes

### 3.2.2 Le sous-modèle de développement du système racinaire.

Les modèles de prélèvement des éléments minéraux considèrent généralement une densité de racines par unité de volume de sol (Rengel, 1993). Cette densité s'établit par progression d'un front de croissance des racines en profondeur et latéralement comme dans les modèles DSSAT-CERES (Jones *et al.*, 2003b) ou STICS (Brisson *et al.*, 2003). Le formalisme adopté par l'équipe "Eléments majeurs" pour le modèle du prélèvement de P correspond à la "diffusion" de la biomasse racinaire dans le sol (De Willigen *et al.*, 2002). Beaucoup de formalismes utilisés dans les modèles de prélèvement des éléments minéraux permettent de modéliser le développement de la surface d'interception sans toutefois décrire la morphologie et l'architecture des racines. Dans le cas des éléments traces, il sera probablement nécessaire de compléter ces modèles par une description du nombre d'apex qui sont des sites privilégiés à la fois pour la production de rhizodépôts (acides organiques, mucilage, exsudats en général) et parfois pour le prélèvement des ETM (Greger, 2004). En outre, la vitesse de croissance des racines ainsi que leur rayon sont les deux variables les plus sensibles des modèles de prélèvement après la concentration du sol en ions libres

(Barber, 1995). Il est donc probable que la simple description de la surface racinaire ne suffira pas et qu'il faudra de surcroît la caractériser précisément (nombre de ramifications, diamètres des racines).

La question du couplage explicite de la gestion des assimilats carbonés entre les parties aériennes et le système racinaire méritera d'être examinée. En effet, si les exsudats interviennent de manière significative dans le prélèvement des ETM, il faudra décrire précisément la disponibilité en C dans les racines pour simuler correctement l'exsudation. Par ailleurs, la disponibilité en assimilats au niveau du système racinaire influence largement sa morphologie (diamètre racinaire) et son architecture (nombre de ramifications) et donc le prélèvement potentiel des ETM. Pour ces raisons, les collaborations déjà engagées avec L. Pagès (INRA, PSH, Avignon) devront être maintenues et renforcées.

En terme de rétroactions, il faudra examiner si la présence des ETM modifie les caractéristiques des racines comme le suggèrent certains travaux (Baligar *et al.*, 1998; Barcelo et Poschenrieder, 2004). Cependant, ces observations ont souvent été faites pour des teneurs élevées d'ETM dans le sol et des études devront être conduites pour caractériser l'effet des faibles concentrations en ETM sur le système racinaire.

### 3.2.3 La fonction de prélèvement des ETM par la plante

Pour les éléments majeurs, il est possible d'établir des relations entre la croissance des organes et la teneur de ces derniers en éléments minéraux (Greenwood *et al.*, 1991; Le Bot *et al.*, 1998). Ces relations permettent de définir une demande de la plante pour l'élément minéral considéré en fonction d'un incrément de biomasse (Le Bot *et al.*, 1998). Cette demande est confrontée à l'offre du sol et à l'instant "t", le bilan détermine le prélèvement ainsi que la croissance de la plante (limitation ou non par l'élément minéral) (Mollier *et al.*, 2003) et l'évolution de la concentration de l'élément au niveau de la rhizosphère pour le pas de temps suivant (accumulation ou déplétion). Pour les ETM non essentiels comme le Pb et le Cd, il n'existe pas de demande de la plante dans l'état actuel des connaissances. Le prélèvement serait donc déterminé par la concentration de l'ETM dans la solution du sol et par la compétition avec d'autres ions pour l'absorption. Il est donc particulièrement important de modéliser correctement l'offre du sol qui serait dans ce cas, le déterminant du prélèvement. Il est possible que pour une concentration seuil en ETM dans les tissus racinaires, la capacité d'absorption de la racine soit diminuée.

Une autre approche pourrait consister à relier le prélèvement des ETM à une demande de la plante pour un élément minéral essentiel en considérant qu'il y a compétition pour l'absorption entre cet élément et l'ETM. Le prélèvement résulterait donc du bilan entre la demande de la plante pour l'élément minéral essentiel et l'offre du sol pour cet élément et pour l'ETM. La validité d'une telle approche repose sur l'hypothèse que les ETM empruntent les transporteurs assurant le prélèvement des éléments minéraux essentiels. Pour le Cd, il semble que les transporteurs de Ca de Fe et du Zn soient impliqués (Clemens *et al.*, 2002; Greger, 2004; Tudoreanu et Phillips, 2004; Eapen et D'Souza, 2005; Sappin-Didier *et al.*, 2005). C'est pourquoi,

les travaux conduits par L. Denaix sur la compétition entre les ETM et d'autres cations pour la fixation sur la surface racinaire (modèle BLM) fourniront des informations importantes pour décider de modéliser le prélèvement des ETM par une fonction d'une compétition avec un ou plusieurs autres éléments.

### 3.2.4 Le devenir des ETM dans la plante

Contrairement aux éléments minéraux indispensables, puisqu'il n'y a pas de 'demande' de la plante et donc pas de teneur seuil ou optimale dans les différents organes, les règles d'allocations des ETM dans le végétal ne sont pas évidentes. Compte-tenu de leurs effets délétères sur la physiologie de la plante, les ETM sont généralement maintenus à l'écart des sites vitaux (Greger, 2004). Les plus fortes teneurs sont souvent trouvées dans les racines puis les feuilles et en dernier lieu dans les organes reproducteurs (par exemple Nigam *et al.*, 2001). Au niveau cellulaire, les ETM sont plutôt stockés dans les vacuoles ou l'apoplasme. L'allocation des ETM dans la plante dépend de la nature chimique de l'élément et de sa capacité à se lier aux ligands cellulaires présents dans les tissus. Le Pb par exemple, est moins mobile dans le végétal que le Cd car il se lie de manière plus importante aux parois dans l'apoplasme. En outre, la mobilité des ETM dans le végétal dépend de la mise en œuvre de ligands (acides organiques) et phytochélatines (polypeptides) intracellulaires qui vont régir le stockage dans les vacuoles ou le transport dans le xylème (Clemens, 2001; Clemens *et al.*, 2002). Un profil de chargé de recherche est demandé par l'UMR pour clarifier ces processus et pour en dégager des formalismes pour la modélisation.

### 3.2.5 L'offre du sol

Il s'agit d'une thématique saillante de l'équipe dont l'importance et le détail ont été exposés précédemment. Dans le cadre de la modélisation de l'accumulation des ETM par le végétal, il faudra probablement privilégier la recherche de simplifications plutôt que l'aggrégation des modèles mécanistes développés par les membres de l'équipe pour caractériser l'offre du sol. En d'autres termes, ces modèles ne peuvent pas être simplement couplés aux sous-modèles traitant de la croissance de la plante, de la surface racinaire et du prélèvement. Il en résulterait une augmentation de la complexité du modèle global et des incertitudes qui lui sont associées. Les modèles mécanistes développés par chacun doivent servir à tester des hypothèses pour hiérarchiser des processus et pour aider à établir des formalismes simplifiés à intégrer dans le modèle global.

Une première étape consisterait à identifier les contributions potentielles relatives des flux de diffusion et de convection en fonction des contextes. Par exemple, sous l'hypothèse que le volume de sol qui alimente une plante en eau n'est pas limité, le calcul indique que pour une efficacité d'utilisation de l'eau de 4 g de MS produite kg<sup>-1</sup> d'eau consommée chez le blé (Zhang *et al.*, 1998) et pour une concentration de la solution du sol de 10 nM de Cd<sup>2+</sup>, le flux convectif permet d'expliquer une teneur moyenne de la biomasse végétale totale de 0.3 µg Cd g<sup>-1</sup> MS, sachant que les valeurs réglementaires de teneurs maximales en Cd dans les produits se situent aux environs de 1 µg Cd g<sup>-1</sup> MS. Affiner cette approche pourrait permettre d'identifier des

situations pour lesquelles le flux de diffusion est *a priori* négligeable, ce qui simplifie grandement la modélisation. Dans cette optique, l'examen du nombre de Peclet, qui traduit l'importance relative du flux d'absorption d'eau par rapport aux propriétés de diffusion de l'élément est une approche intéressante. Comparée aux paramètres  $I_{max}$  et au Km de la fonction Michaélienne du prélèvement racinaire, la valeur de ce paramètre de Peclet peut permettre de faire des hypothèses quant aux contributions relatives des flux de convection et de diffusion (Roose *et al.*, 2001; Darrah *et al.*, 2006).

Par ailleurs, les travaux développés par A. Schneider et L. Denais contribueront à identifier les contextes pour lesquels les complexes labiles participent significativement au prélèvement. Dans ce cas précis, une simplification possible pourrait être de considérer que le prélèvement n'est plus uniquement relié à la concentration du métal sous la forme d'ions libres mais à la concentration du métal présent sous la forme d'ions libre et de complexes.

Ma contribution à l'élaboration de ce modèle intégratif consistera à participer à la conceptualisation du système (choix des hypothèses simplificatrices), à l'élaboration du formalisme mathématique, au codage informatique et à la réalisation d'expérimentations dont l'objectif est d'évaluer le comportement du modèle dans sa globalité.

## **4 Positionnement du projet au niveau national et international, collaborations envisagées**

Le projet que je propose illustre à la fois l'inflexion et l'élargissement de ma thématique de recherche. L'inflexion correspond au fait d'étudier les interactions entre la rhizodéposition et la biodisponibilité des ETM tandis que l'élargissement est le résultat de ma volonté de participer activement à la modélisation du transfert de ces éléments à l'échelle de la plante et à terme de la parcelle. Cette évolution va me conduire à m'insérer dans la communauté scientifique nationale et internationale traitant des éléments traces tout en conservant mes liens avec la communauté des 'rhizosphéristes' et en continuant à être associé à la thématique de la rhizodéposition/exsudation racinaire. Dans ce contexte, ma participation au réseau COST 631 et mes collaborations passées avec 'The Macaulay Institute' pourront faciliter d'éventuelles collaborations dédiées aux questions propres à la rhizosphère.

Au niveau national, mon projet devra s'appuyer sur des collaborations avec les équipes traitant des éléments traces de l'UMR Rhizosphère & Symbiose (Montpellier) et de l'UMR Sol & Environnement (Nancy). J'identifie des collaborations nécessaires avec les travaux conduits par l'équipe de P. Hinsinger (R&S, Montpellier) pour cerner le rôle des rhizodépôts sur la biodisponibilité des ETM pour la plante. Cette question est effectivement au cœur de la démarche conduite par cette équipe pour comprendre la biogéochimie des ETM dans la rhizosphère. Un travail commun avec cette équipe devrait également aboutir à formaliser les processus rhizosphériques dans le cadre d'un modèle intégré du prélèvement des ETM.



L'équipe des ETM de l'UMR Sol & Environnement animée par T. Sterckeman projette également de développer un modèle de transfert sol plante dans le contexte de la phytoextraction des ET des sols pollués. Bien que la finalité des travaux de cette équipe soit différente de la nôtre, bon nombre de questions portant sur l'offre du sol, le prélèvement par la plante et la répartition dans le végétal sont communes. Des collaborations suivies avec cette équipe permettraient de mutualiser les acquis pour les processus communs et d'identifier ceux qui diffèrent notablement entre les deux contextes.

Dans le cadre de la modélisation de l'accumulation des ETM dans la plante, certaines questions non abordées par l'équipe devront faire l'objet de collaborations. Il s'agit notamment des interactions entre les ETM et la physiologie de la plante qui entraînent des modifications de la croissance du végétal sans qu'il y ait pour autant de phytotoxicité (assimilation et répartition du carbone, transporteur impliqués dans l'absorption, interaction des ETM avec d'autres éléments minéraux dans la plante). Le rôle des symbioses mycorhizienne sur le prélèvement des ETM est également *a priori* important (Joner *et al.*, 2000; Janouskova *et al.*, 2006) et ne pourra être traité que par le biais de collaborations (LIMOS, C. Leyval, Nancy).

Le projet s'inscrit également dans le cadre de deux réseaux nationaux:

- le réseau INRA 'Sol virtuel'. Ce réseau a pour vocation d'organiser et d'animer les recherches portant sur le sol afin de développer la modélisation de son fonctionnement. Il y aura notamment le développement d'une plateforme de modélisation qui permettra de mutualiser les outils et les compétences en matière de modélisation et d'informatique. Ce réseau se met en place.
- le réseau INRA Ecodynamique des micropolluants. Ce réseau est un outil d'animation scientifique qui permet entre autres de proposer des écoles chercheurs.

Le modèle développé par l'équipe s'inscrit dans le contexte de la gestion des sols agricoles exposés à des sources de contamination diffuses en ETM. Il doit donc être conduit en partenariat avec le secteur professionnel et les organismes à l'interface entre la recherche et la profession comme l'ADEME, ARVALIS et le CETIOM pour assurer le transfert vers l'aval des connaissances que nous acquerrons mais aussi pour veiller à la cohérence de nos questions scientifiques vis-à-vis de la réalité du secteur professionnel. Ces collaborations sont pour certaines largement engagées et je prendrai soin de participer à leur maintien et à leur développement.

Localement, le projet s'inscrit également dans le Pôle Régional Sécurité des Aliments qui regroupe 5 unités INRA, 3 universités d'Aquitaine, deux écoles, des cellules de transferts, des centres de ressources technologiques, des instituts techniques (Arvalis, CETIOM, CTIFL), des laboratoires d'analyses professionnels et des partenaires privés.

Ma contribution à la formation universitaire se fera sous la forme de participation à l'enseignement (Master mention "Systèmes Ecologiques", spécialité "Fonctionnement et

Modélisation des Ecosystèmes Terrestre", Bordeaux I) et par l'encadrement de stagiaires dans le cadre de la formation de futurs chercheurs (stage de master, doctorants et post-doctorants).

## **5 Conclusion**

Ma participation au projet scientifique collectif se situe donc au niveau de la modélisation de l'offre du sol avec des études sur le rôle des rhizodépôts et au niveau de l'élaboration du modèle prédictif de l'accumulation des ETM dans la biomasse récoltée. Dans la mesure du possible, ces deux parties seront conduites parallèlement. Cet objectif de mener en parallèle une thématique propre sur la rhizodéposition et de participer à la modélisation collective est très ambitieux. Cette difficulté se pose d'ailleurs à tous les membres de l'équipe. Cependant, la conceptualisation du modèle global doit aider à concevoir les questions et les approches que chaque membre de l'équipe développe pour conduire la partie spécifique de sa thématique. Le modèle a alors un rôle intégrateur et structurant et il peut aider à assurer la cohérence de l'équipe. Pour cette raison il doit être débuté le plus tôt possible.

## 6 Références bibliographiques

- Adhikari, T., Rattan, R. K. 2000. Modelling zinc uptake by rice crop using a Barber-Cushman approach. *Plant and Soil*, 227, 235-242.
- Antunes, P. M. C., Berkelaar, E. J., Boyle, D., Hale, B. A., Hendershot, W., Voigt, A. 2006. The biotic ligand model for plants and metals: Technical challenges for field application. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 25, 875-882.
- Baath, E. 2001. Estimation of fungal growth rates in soil using C-14-acetate incorporation into ergosterol. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 2011-2018.
- Bacic, A., Moody, S. F., McComb, J. A., Hinch, J. M., Clarke, A. E. 1987. Extracellular polysaccharides from shaken liquid cultures of *Zea mays*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 14, 633-641.
- Bais, H. P., Park, S.-W., Weir, T. L., Callaway, R. M., Vivanco, J. M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*, 9, 26-32.
- Baize, D., Tercé, M. 2002. Les éléments traces métalliques dans les sols: approches fonctionnelles et spatiales. In: (Eds). INRA Editions, 565 p.
- Balandreau, J. 1986. Ecological factors and adaptive processes in N<sub>2</sub>-fixing bacterial populations of the plant environment. *Plant and Soil*, 90, 73-92.
- Balesdent, J., Balabane, M. 1992. Maize Root-Derived Soil Organic-Carbon Estimated by Natural C-13 Abundance. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 97-101.
- Baligar, V. C., Fageria, N. K., Elrashidi, M. A. 1998. Toxicity and nutrient constraints on root growth. *Hortscience*, 33, 960-965.
- Barber, S. A. 1995. Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. In: Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach., (Eds). John Wiley and Sons, New York USA, 414.
- Barcelo, J., Poschenrieder, C. 2004. Structural and ultrastructural changes in heavy metal exposed plants. In: Heavy Metal Stress in Plants. From biomolecules to ecosystems, M. N. V. Prasad (Eds). Springer, 223-248.
- Barlow, P. 1974. Regeneration of the cap of primary roots of *Zea mays*. *New Phytologist*, 73, 937-954.
- Barlow, P. W. 1975. The root cap. In: The development and function of roots (Third Cabot Symposium). (Eds). Academic Press Inc. (London) Ltd., London UK, 21-54.
- Bazot, S., Mikola, J., Nguyen, C., Robin, C. 2005. Defoliation-induced changes in carbon allocation and root soluble carbon concentration in field-grown *Lolium perenne* plants: do they affect carbon availability, microbes and animal trophic groups in soil? *Functional Ecology*, 19, 886-896.
- BECHTEL JACOBS COMPANY LLC. 1998. Empirical Models for the Uptake of Inorganic Chemicals from Soil by Plants. Prepared for the U.S. Department of Energy Office of Environmental Management, 38 p

- Bengough, A. G., Kirby, J. M. 1999. Tribology of the root cap in maize (*Zea mays*) and peas (*Pisum sativum*). *New Phytologist*, 142, 421-425.
- Bengough, A. G., McKenzie, B. M. 1997. Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L) root growth. *Journal of Experimental Botany*, 48, 885-893.
- Benizri, E., Dedourge, O., Dibattista-Leboeuf, C., Piutti, S., Nguyen, C., Guckert, A. 2002. Effect of maize rhizodeposits on soil microbial community structure. *Applied Soil Ecology*, 21, 261-265.
- Benizri, E., Nguyen, C., Piutti, S., Slezack-Deschaumes, S., Philippot, L. 2007. Additions of maize root mucilage to soil changed the structure of the bacterial community. *Soil Biology & Biochemistry*, In press,
- Bidel, L. P. R., Pages, L., Riviere, L. M., Pelloux, G., Lorendeau, J. Y. 2000. MassFlowDyn I: A carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Annals of Botany*, 85, 869-886.
- Bouque, V., Bourgaud, F., Nguyen, C., Guckert, A. 1998. Production of daidzein by callus cultures of *Psoralea* species and comparison with plants. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 53, 35-40.
- Bourgaud, F., Grimal, J. Y., Nguyen, C., Bitton, G., Guckert, A. 1994. A Selective Photobiological Assay to Detect and Quantify Psoralen in *Psoralea* Plants (Leguminosae). *Phytochemical Analysis*, 5, 315-318.
- Bourgaud, F., Nguyen, C., Guckert, A. 1995. *Psoralea* species : in vitro culture and production of furanocoumarins and other secondary metabolites. In: *Biotechnology in Agriculture and Forestry. Medicinal and aromatic plants*, Y. P. Bajaj (Eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 388-411.
- Bourrelier, P. H., Berthelin, J. 1998. Contamination des sols par les éléments en traces : les risques et leur gestion. *Rapport de l'Académie des sciences*,
- Bowen, G. D., Rovira, A. D. 1976. Microbial colonization of plant roots. *Annual Review of Phytopathology*, 14, 121-144.
- Bremer, E., Kessel, C. v. 1990. Extractability of microbial <sup>14</sup>C and <sup>15</sup>N following addition of variable rates of labelled glucose and (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> to soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 22, 707-713.
- Bremer, E., Kuikman, P. 1994. Microbial Utilization of C-14 U Glucose in Soil Is Affected by the Amount and Timing of Glucose Additions. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 511-517.
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussiere, F., Cabidoche, Y. M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillere, J. P., Henault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H. 2003. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy*, 18, 309-332.
- Bush, D. R. 1993. Proton-Coupled Sugar and Amino-Acid Transporters in Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 513-542.
- Bush, D. R., Chiou, T. J., Chen, L. S. 1996. Molecular analysis of plant sugar and amino acid transporters. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1205-1210.
- Buttrose, M. S. 1962. Formation of rice starch granules. *Naturwissenschaften*, 49, 307-308.
- Chaignon, V., Di Malta, D., Hinsinger, P. 2002. Fe-deficiency increases Cu acquisition by wheat cropped in a Cu-contaminated vineyard soil. *New Phytologist*, 154, 121-130.

- Chatterton, N. J., Silvius, J. E. 1979. Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves. 1. Effects of photoperiod versus photosynthetic period duration. *Plant Physiology*, 64, 749-753.
- Cheng, W. X., Coleman, D. C., Carroll, C. R., Hoffman, C. A. 1993. In-Situ Measurement of Root Respiration and Soluble C-Concentrations in the Rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 1189-1196.
- Chiang, P. N., Wang, M. K., Chiu, C. Y., Chou, S. Y. 2006. Effects of cadmium amendments on low-molecular-weight organic acid exudates in rhizosphere soils of tobacco and sunflower. *Environmental Toxicology*, 21, 479-488.
- Christophe, A. 1997. Mise au point d'un dispositif d'étude de la respiration rhizosphérique. Mémoire de DEA Sciences Agronomiques, ENSAIA, 04/09/1997, Nancy, 30 pages
- Claassen N., B. S. A. 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. *Agronomy Journal*, 68, 961-964.
- Clemens, S. 2001. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta*, 212, 475-486.
- Clemens, S., Palmgren, M. G., Krämer, U. 2002. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation. *Trends in Plant Science*, 7, 309-315.
- Clowes, F. A. L. 1976. Cell production by root caps. *New Phytologist*, 77, 399-407.
- Cushman, J. H. 1982. Nutrient transport inside and outside the root rhizosphere : theory. *Soil Science American Journal*, 46, 704-709.
- Czarnes, S., Hallett, P. D., Bengough, A. G., Young, I. M. 2000. Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science*, 51, 435-443.
- Dakora, F. D., Phillips, D. A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, 245, 35-47.
- Darrah, P. R. 1991a. Measuring the diffusion coefficient of rhizosphere exudates in soil. I. The diffusion of non-sorbing compounds. *Journal of Soil Science*, 42, 413-420.
- Darrah, P. R. 1991b. Models of the rhizosphere. I. Microbial population dynamics around a root releasing soluble and insoluble carbon. *Plant and Soil*, 133, 187-199.
- Darrah, P. R., Jones, D. L., Kirk, G. J. D., Roose, T. 2006. Modelling the rhizosphere: a review of methods for 'upscaling' to the whole-plant scale. *European Journal of Soil Science*, 57, 13-25.
- Darwent, M. J., Paterson, E., McDonald, A. J. S., Tomos, A. D. 2003. Biosensor reporting of root exudation from *Hordeum vulgare* in relation to shoot nitrate concentration. *Journal of Experimental Botany*, 54, 325-334.
- De Willigen, P., Heinen, M., Mollier, A., Van Noordwijk, M. 2002. Two-dimensional growth of a root system described as diffusion. I. Analytical solutions. *Plant and Soil*, 240, 225-243.

- Degryse, F., Smolders, E., Merckx, R. 2006a. Labile Cd complexes increase Cd availability to plants. *Environmental Science & Technology*, 40, 830-836.
- Degryse, F., Smolders, E., Parker, D. R. 2006b. Metal complexes increase uptake of Zn and Cu by plants: implications for uptake and deficiency studies in chelator-buffered solutions. *Plant and Soil*, 289, 171-185.
- Dilkes, N. B., Jones, D. L., Farrar, J. 2004. Temporal dynamics of carbon partitioning and rhizodeposition in wheat. *Plant Physiology*, 134, 706-715.
- Driouich, A., Durand, C., Vire-Gibouin, M. 2007. Formation and separation of root border cells. *Trends in Plant Science*, 12, 14-19.
- Drouet, J. L., Pages, L. 2003. GRAAL: a model of Growth, Architecture and carbon Allocation during the vegetative phase of the whole maize plant - Model description and parameterisation. *Ecological Modelling*, 165, 147-173.
- Dunbabin, V. M., McDermott, S., Bengough, A. G. 2006. Upscaling from rhizosphere to whole root system: Modelling the effects of phospholipid surfactants on water and nutrient uptake. *Plant and Soil*, 283, 57-72.
- Epen, S., D'Souza, S. F. 2005. Prospects of genetic engineering of plants for phytoremediation of toxic metals. *Biotechnology Advances*, 23, 97-114.
- Fan, T. W.-M., Lane, A. N., Shenker, M., Bartley, J. P., Crowley, D., Higashi, R. M. 2001. Comprehensive chemical profiling of gramineous plant root exudates using high-resolution NMR and MS. *Phytochemistry*, 57, 209-221.
- Farrar, J., Hawes, M., Jones, D., Lindow, S. 2003. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology*, 84, 827-837.
- Farrar, J. F. 1985. Fluxes of carbon in roots of barley plants. *New Phytologist*, 99, 57-69.
- Freixes, S., Thibaud, M. C., Tardieu, F., Muller, B. 2002. Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Cell and Environment*, 25, 1357-1366.
- Fusseder, A. 1987. The longevity and activity of the primary root of maize. *Plant and Soil*, 101, 257-265.
- Gerard, E., Echevarria, G., Sterckeman, T., Morel, J. L. 2000. Cadmium availability to three plant species varying in cadmium accumulation pattern. *Journal of Environmental Quality*, 29, 1117-1123.
- Grayston, S. J. 2000. Rhizodeposition and its impact on microbial community structure and function in trees. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, 40, 27-36.
- Grayston, S. J., Vaughan, D., Jones, D. 1996. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: The importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*, 5, 29-56.
- Grayston, S. J., Wang, S., Campbell, C. D., Edwards, A. C. 1998. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 369-378.

- Greenwood, D. J., Gastal, F., Lemaire, G., Draycott, A., Millard, P., Neeteson, J. J. 1991. Growth rate and % N of field grown crops: theory and experiments. *Annals of Botany*, 67, 181-190.
- Greger, M. 2004. Metal availability, uptake, transport and accumulation in plants. In: *Heavy Metal Stress in Plants. From biomolecules to ecosystems*, M. N. V. Prasad (Eds). Springer, 1-27.
- Griffiths, B. S., Ritz, K., Ebbelwhite, N., Dobson, G. 1999. Soil microbial community structure: Effects of substrate loading rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 31, 145-153.
- Groleau-Renaud, V., Plantureux, S., Guckert, A. 1998a. Effet de la contrainte mécanique sur le système racinaire nodal et seminal du maïs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 321, 63-71.
- Groleau-Renaud, V., Plantureux, S., Guckert, A. 1998b. Influence of plant morphology on root exudation of maize subjected to mechanical impedance in hydroponic conditions. *Plant and Soil*, 201, 231-239.
- Guckert, A., Balandreau, J. 1981. Translocation of assimilates to the roots and its effect on nitrogen fixation. In: *Agricultural yield potentials in continental climates. Proceedings of the 16th Colloquium of the International Potash Institute*, (Eds). International Potash Institute, Bern Switzerland, 127-136.
- Guckert, A., Breisch, H., Reisinger, O. 1975. Soil/root interface. 1. Electron microscope study of mucigel/clay micro-organism relations. *Soil Biology and Biochemistry*, 7, 241-250.
- Hagemeyer, J. 2004. Ecophysiology of plant growth under heavy metal stress. In: *Heavy Metal Stress in Plants. From biomolecules to ecosystems*, M. N. V. Prasad (Eds). Springer, 201-222.
- Hamon, R., Wundke, J., McLaughlin, M., Naidu, R. 1997. Availability of zinc and cadmium to different plant species. *Australian Journal of Soil Research*, 35, 1267-1277.
- Han, F., Shan, X., Zhang, S., Wen, B., Owens, G. 2006. Enhanced cadmium accumulation in maize roots-the impact of organic acids. *Plant and Soil*, 289, 355-368.
- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T., Andrews, J. A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115-146.
- Hawes, M. C., Bengough, G., Cassab, G., Ponce, G. 2002. Root caps and rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 352-367.
- Hawes, M. C., Brigham, L. A., Wen, F., Woo, H. H., Zhu, Z. 1998. Function of root border cells in plant health: Pioneers in the rhizosphere. *Annual Review of Phytopathology*, 36, 311-327.
- Helal, H. M., Sauerbeck, D. 1989. Carbon turnover in the rhizosphere. *Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 152, 211-216.
- Henry, F. 2000. Mise au point d'une méthode de détermination de la disponibilité en carbone pour la croissance microbienne dans les sols. *Mémoire de DEA Sciences Agronomiques*, 36

- Henry, F. 2004. Interactions entre la rhizodéposition de composés carbonés et la disponibilité en N minéral chez *Lolium multiflorum* aux stades végétatifs. Thèse de doctorat en Sciences Agronomiques, INPL, 17 Mars 2004, Vandoeuvre lès Nancy, 210 pages
- Henry, F., Nguyen, C., Paterson, E., Sim, A., Robin, C. 2005. How does nitrogen availability alter rhizodeposition in *Lolium multiflorum* Lam. during vegetative growth? *Plant and Soil*, 269, 181-191.
- Hill, K. A., Lion, L. W., Ahner, B. A. 2002. Reduced Cd accumulation in *Zea mays*: A protective role for phytosiderophores? *Environmental Science & Technology*, 36, 5363-5368.
- Hiltner, L. 1904. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grundüngung und Brache. *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft*, 98, 59-78.
- Hinsinger, P., Gobran, G. R., Gregory, P. J., Wenzel, W. W. 2005. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist*, 168, 293-303.
- Hodge, A., Grayston, S. J., Ord, B. G. 1996. A novel method for characterisation and quantification of plant root exudates. *Plant and Soil*, 184, 97-104.
- Hodge, A., Paterson, E., Thornton, B., Millard, P., Killham, K. 1997. Effects of photon flux density on carbon partitioning and rhizosphere carbon flow of *Lolium perenne*. *Journal of Experimental Botany*, 48, 1797-1805.
- Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science*, 5, 304-308.
- Hoffland, E. 1992. Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization of rock phosphate by rape. *Plant and Soil*, 140,
- Hoffland, E., van den Boogaard, R., Nelemans, J., Findenegg, G. 1992. Biosynthesis and root exudation of citric and malic acids in phosphate-starved rape plants. *New Phytologist*, 122, 675-680.
- Hoffland, E., Wei, C. Z., Wissuwa, M. 2006. Organic anion exudation by lowland rice (*Oryza sativa* L.) at zinc and phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, 283, 155-162.
- Hoogenboom, G. 2003. Crop growth and development. In: *Handbook of processes and modeling in the soil-plant system*, D. K. Benbi and R. Nieder (Eds). Food Products Press and The Harworth Reference Press, imprints of the Harworth Press, Inc., 655-691.
- Iijima, M., Griffiths, B., Bengough, A. G. 2000. Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand. *New Phytologist*, 145, 477-482.
- Iijima, M., Higuchi, T., Watanabe, A., Bengough, A. G. 2004. Method to quantify root border cells in sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1517-1519.
- Iijima, M., Sako, Y., Rao, T. P. 2003. A new approach for the quantification of root-cap mucilage exudation in the soil. *Plant and Soil*, 255, 399-407.
- Janouskova, M., Pavlikova, D., Vosatka, M. 2006. Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilisation in soil. *Chemosphere*, 65, 1959-1965.



- Joner, E. J., Briones, R., Leyval, C. 2000. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil*, 226, 227-234.
- Jones, D. L. 1998. Organic acids in the rhizosphere - a critical review. *Plant and Soil*, 205, 25-44.
- Jones, D. L., Darrah, P. R. 1993. Re-Sorption of Organic-Compounds by Roots of Zea-Mays L and Its Consequences in the Rhizosphere .2. Experimental and Model Evidence for Simultaneous Exudation and Re-Sorption of Soluble C Compounds. *Plant and Soil*, 153, 47-59.
- Jones, D. L., Darrah, P. R. 1994. Role of Root Derived Organic-Acids in the Mobilization of Nutrients from the Rhizosphere. *Plant and Soil*, 166, 247-257.
- Jones, D. L., Dennis, P. G., Owen, A. G., van Hees, P. A. W. 2003a. Organic acid behavior in soils - misconceptions and knowledge gaps. *Plant and Soil*, 248, 31-41.
- Jones, D. L., Prabowo, A. M., Kochian, L. V. 1996. Kinetics of malate transport and decomposition in acid soils and isolated bacterial populations: The effect of microorganisms on root exudation of malate under Al stress. *Plant and Soil*, 182, 239-247.
- Jones, J. W., Hoogenboom, G., Porter, C. H., Boote, K. J., Batchelor, W. D., Hunt, L. A., Wilkens, P. W., Singh, U., Gijsman, A. J., Ritchie, J. T. 2003b. The DSSAT cropping system model. *European Journal of Agronomy*, 18, 235-265.
- Jordan, M. O. 1986. Mise en place du système racinaire du maïs. Définition et caractérisation au champ et en conditions contrôlées des paramètres descriptifs de la structure racinaire. Construction de l'organigramme d'un modèle cinétique. INRA, Agronomie, Colmar, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 178 pages
- Kaye, J. P., Hart, S. C. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 139-143.
- Keller, H., Romer, W. 2001. Cu, Zn, and Cd acquisition by two spinach cultivars depending on P nutrition and root exudation. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 164, 335-342.
- Knee, E. M., Gong, F. C., Gao, M. S., Teplitski, M., Jones, A. R., Foxworthy, A., Mort, A. J., Bauer, W. D. 2001. Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 14, 775-784.
- Krafczyk, I., Trollenier, G., Beringer, H. 1984. Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biology & Biochemistry*, 16, 315-322.
- Krasil'nikov, N. A. 1958. Soil, microorganisms and higher plants. Published by the Academy of Sciences of the USSR, Moscow 1958. Published for THE NATIONAL SCIENCE FOUNDATION, WASHINGTON, D.C. and THE DEPARTMENT OF AGRICULTURE, USA by THE ISRAEL PROGRAM FOR SCIENTIFIC TRANSLATIONS, 1961. Available online at: <http://www.ibiblio.org/soilandhealth/01aqlibrary/010112Krasil/010112krasil.toc.html>.
- Kuzyakov, Y. 2002. Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: a comparison of four methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1621-1631.

- Kuzyakov, Y. 2005. Theoretical background for partitioning of root and rhizomicrobial respiration by [ $\delta$ ] $^{13}\text{C}$  of microbial biomass. *European Journal of Soil Biology*, 41, 1-9.
- Kuzyakov, Y., Domanski, G. 2000. Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 163, 421-431.
- Kuzyakov, Y., Domanski, G. 2002. Model for rhizodeposition and  $\text{CO}_2$  efflux from planted soil and its validation by  $\text{C-14}$  pulse labelling of ryegrass. *Plant and Soil*, 239, 87-102.
- Kuzyakov, Y., Kretschmar, A., Stahr, K. 1999. Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil. *Plant and Soil*, 213, 127-136.
- Kuzyakov, Y., Siniakina, S. V. 2001. A novel method for separating root-derived organic compounds from root respiration in non-sterilized soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 164, 511-517.
- Ladd, J. N., VanGestel, M., Monrozier, L. J., Amato, M. 1996. Distribution of organic  $\text{C-14}$  and  $\text{N-15}$  in particle-size fractions of soils incubated with  $\text{C-14}$ ,  $\text{N-15}$ -labelled glucose/ $\text{NH}_4$ , and legume and wheat straw residues. *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 893-905.
- Le Bot, J., Adamowicz, S., Robin, P. 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. *Scientia Horticultura*, 74, 47-82.
- Lin, Q., Chen, Y. X., Chen, H. M., Yu, Y. L., Luo, Y. M., Wong, M. H. 2003. Chemical behavior of Cd in rice rhizosphere. *Chemosphere*, 50, 755-761.
- Lush, W. M., Evans, L. T. 1974. Translocation of photosynthetic assimilate from grass leaves, as influenced by environment and species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1, 417-431.
- Mandimba, G., Heulin, T., Bally, R., Guckert, A., Balandreau, J. 1986. Chemotaxis of free-living nitrogen-fixing bacteria towards maize mucilage. *Plant and Soil*, 90, 129-139.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. In: (Eds). Academic Press, San Diego, p.
- Mary, B., Fresneau, C., Morel, J. L., Mariotti, A. 1993. C-Cycling and N-Cycling During Decomposition of Root Mucilage, Roots and Glucose in Soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 1005-1014.
- Mary, B., Mariotti, A., Morel, J. L. 1992. Use of  $\text{C-13}$  Variations at Natural Abundance for Studying the Biodegradation of Root Mucilage, Roots and Glucose in Soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 1065-1072.
- Matin, A. 1992. Physiology, Molecular-Biology and Applications of the Bacterial Starvation Response. *Journal of Applied Bacteriology*, 73, S49-S57.
- McCully, M. E. 1999. Roots in soil: Unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 695-+.
- McCully, M. E., Boyer, J. S. 1997. The expansion of maize root-cap mucilage during hydration .3. Changes in water potential and water content. *Physiologia Plantarum*, 99, 169-177.
- McCully, M. E., Canny, M. J. 1985. Localisation of translocated  $^{14}\text{C}$  in roots and root exudates of field-grown maize. *Physiologia Plantarum*, 65, 380-392.

- McDougall, B. M., Rovira, A. D. 1970. Sites of exudation of  $^{14}\text{C}$ -labelled compounds from wheat roots. *New Phytologist*, 69, 999-1003.
- McLaren, R. G. 2003. Micronutrients and toxic elements. In: *Handbook of Processes and Modeling in the Soil-Plant System*, (Eds). FOOD PRODUCTS PRESS, Binghamton, 589-625.
- Meharg, A. A. 1994. A Critical-Review of Labeling Techniques Used to Quantify Rhizosphere Carbon-Flow. *Plant and Soil*, 166, 55-62.
- Mench, M., Baize, D. 2004. Contamination des sols et de nos aliments d'origine végétale par les éléments en traces: mesures pour réduire l'exposition. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 42, 31-56.
- Mench, M., Morel, J. L., Guckert, A. 1987. Metal binding properties of high molecular weight soluble exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biology and Fertility of Soils*, 3, 165-169.
- Mench, M., Morel, J. L., Guckert, A., Guillet, B. 1988. Metal binding with root exudates of low molecular weight. *Journal of Soil Science*, UK, 39, 521-527.
- Mench, M. J., Fargues, S. 1994. Metal Uptake by Iron-Efficient and Inefficient Oats. *Plant and Soil*, 165, 227-233.
- Mengel, K. 1996. Turnover of organic nitrogen in soils and its availability to crops. *Plant and Soil*, 181, 83-93.
- Miquel, G. 2001. Rapport sur les effets des métaux lourds sur l'environnement et la santé. 366
- Miyasaka, S. C., Hawes, M. C. 2001. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiology*, 125, 1978-1987.
- Molina, J. A. E., Smith, P. 1998. Modeling carbon and nitrogen processes in soils. In: *Advances in Agronomy*, Vol 62, (Eds). ACADEMIC PRESS INC, San Diego, 253-298.
- Morel, J. L., Andreux, F., Habib, L., Guckert, A. 1987a. Comparison of the adsorption of maize root mucilage and polygalacturonic acid on montmorillonite homoionic to divalent lead and cadmium. *Biology and Fertility of Soils*, 5, 13-17.
- Morel, J. L., Guckert, A., Chavanon, M., Mench, M. 1983. Study of interactions between root exudates and heavy metals. 1. Choice of a method for determination of the capacity and energy of metal binding by the exudates. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 4, 363-373.
- Morel, J. L., Habib, L., Plantureux, S., Guckert, A. 1991. Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant and Soil*, 136, 111-119.
- Morel, J. L., Mench, M., Guckert, A. 1986. Measurement of  $\text{Pb}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$  and  $\text{Cd}^{2+}$  binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biology and Fertility of Soils*, 2, 29-34.
- Morel, J. L., Mench, M., Guckert, A. 1987b. Heavy metal dynamics in the rhizosphere: role of root exudates. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 24, 485-492.

- Morre, D. J., Jones, D. D., Mollenhauer, H. H. 1967. Golgi apparatus mediated polysaccharide secretion by outer root cap cells of *Zea mays*. 1. Kinetics and secretory pathway. *Planta*, 74, 286-301.
- Mounier, E., Hallet, S., Cheneby, D., Benizri, E., Gruet, Y., Nguyen, C., Piutti, S., Robin, C., Slezack-Deschaumes, S., Martin-Laurent, F., Germon, J. C., Philippot, L. 2004. Influence of maize mucilage on the diversity and activity of the denitrifying community. *Environmental Microbiology*, 6, 301-312.
- Neumann, G., Römheld, V. 2000. The release of root exudates as affected by the plant's physiological status. In: *The Rhizosphere. Biochemistry and Organic substances at the soil-plant interface.*, R. Pinton, Varini, Z., Nannipieri, P. (Eds). Marcel Dekker, Inc, 41-93.
- Newman, E. I. 1985. The rhizosphere: carbon sources and microbial populations. In: *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*, A. H. Fitter (Eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford UK, 107-121.
- Nguyen, C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, 23, 375-396.
- Nguyen, C., Bouque, V., Bourgaud, F., Guckert, A. 1997. Quantification of daidzein and furanocoumarin conjugates of *Psoralea cinerea* L (Leguminosae). *Phytochemical Analysis*, 8, 27-31.
- Nguyen, C., Bourgaud, F., Forlot, P., Guckert, A. 1992a. Establishment of Hairy Root Cultures of *Psoralea* Species. *Plant Cell Reports*, 11, 424-427.
- Nguyen, C., Froux, F., Recous, S., Morvan, T., Robin, C. 2007. N immobilization and mineralization during the biodegradation of mucilage as affected by repeated fertilization with pig manure. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, Soumis, (07/01/07).
- Nguyen, C., Guckert, A. 2001a. Short-term utilisation of  $^{14}\text{C}$ -[U]glucose by soil microorganisms in relation to carbon availability. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 53-60.
- Nguyen, C., Guckert, A. 2001b. Short-term utilisation of C-14-[U]glucose by soil microorganisms in relation to carbon availability. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 53-60.
- Nguyen, C., Henry, F. 2002. A carbon-14-glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples. *Biology and Fertility of Soils*, 35, 270-276.
- Nguyen, C., Todorovic, C., Robin, C., Christophe, A., Guckert, A. 1999. Continuous monitoring of rhizosphere respiration after labelling of plant shoots with  $^{14}\text{CO}_2$ . *Plant and Soil*, 212, 191-201.
- Nguyen, C., Yan, W., Letacon, F., Lapeyrie, F. 1992b. Genetic-Variability of Phosphate Solubilizing Activity by Monocaryotic and Dicycotic Mycelia of the Ectomycorrhizal Fungus *Laccaria-Bicolor* (Maire) Pd Orton. *Plant and Soil*, 143, 193-199.
- Nicolardot, B., Recous, S., Mary, B. 2001. Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: A simple dynamic model based on the C : N ratio of the residues. *Plant and Soil*, 228, 83-103.
- Nigam, R., Srivastava, M. M. 2005. Effects of carboxylic and amino acids on Cd uptake by *Lycopersicon esculentum*. *Chemical Speciation and Bioavailability*, 17, 19-26.

- Nigam, R., Srivastava, S., Prakash, S., Srivastava, M. M. 2000. Effect of organic acids on the availability of cadmium in wheat. *Chemical Speciation and Bioavailability*, 12, 125-132.
- Nigam, R., Srivastava, S., Prakash, S., Srivastava, M. M. 2001. Cadmium mobilisation and plant availability - the impact of organic acids commonly exuded from roots. *Plant and Soil*, 230, 107-113.
- Osborn, H. M. I., Lochev, F., Mosley, L., Read, D. 1999. Analysis of polysaccharides and monosaccharides in the root mucilage of maize (*Zea mays* L.) by gas chromatography. *Journal of Chromatography, A*, 831, 267-276.
- Pages, L., Pellerin, S. 1994. Evaluation of Parameters Describing the Root-System Architecture of Field-Grown Maize Plants (*Zea-Mays* L) .2. Density, Length, and Branching of First-Order Lateral Roots. *Plant and Soil*, 164, 169-176.
- Pages, L., Pellerin, S. 1996. Study of differences between vertical root maps observed in a maize crop and simulated maps obtained using a model for the three-dimensional architecture of the root system. *Plant and Soil*, 182, 329-337.
- Paquin, P. R., Gorsuch, J. W., Apte, S., Batley, G. E., Bowles, K. C., Campbell, P. G. C., Delos, C. G., Di Toro, D. M., Dwyer, R. L., Galvez, F., Gensemer, R. W., Goss, G. G., Hogstrand, C., Janssen, C. R., McGeer, J. C., Naddy, R. B., Playle, R. C., Santore, R. C., Schneider, U., Stubblefield, W. A., Wood, C. M., Wu, K. B. 2002. The biotic ligand model: a historical overview. *Comparative Biochemistry and Physiology C-Toxicology & Pharmacology*, 133, 3-35.
- Patrick, J. W. 1997. Phloem unloading: Sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 191-222.
- Paull, R. E., Johnson, C. M., Jones, R. L. 1975. Studies on the secretion of maize root cap slime. 1. Some properties of the secreted polymer. *Plant Physiology*, 56, 300-306.
- Payne, W. J. 1970. Energy yields and growth of heterotrophs. *Annual Review of Microbiology*, 24, 17-52.
- Pellerin, S., Pages, L. 1994. Evaluation of Parameters Describing the Root-System Architecture of Field-Grown Maize Plants (*Zea-Mays* L) .1. Elongation of Seminal and Nodal Roots and Extension of Their Branched Zone. *Plant and Soil*, 164, 155-167.
- Pellerin, S., Pages, L. 1996. Evaluation in field conditions of a three-dimensional architectural model of the maize root system: Comparison of simulated and observed horizontal root maps. *Plant and Soil*, 178, 101-112.
- Personeni, E., Nguyen, C., Marchal, P., Pagès, L. 2007. Experimental evaluation of an efflux-influx model of C exudation by individual apical root segments. *Journal of Experimental Botany*, sous presse, -.
- Prasad, M. N. V. 2004. Heavy metal stress in plants. From biomolecules to ecosystems. In: M. N. V. Prasad (Eds). second Edition, Springer, 462 p.
- Prikryl, Z., Vancura, V. 1980. Root exudates of plants. 6. Wheat root exudation as dependent on growth concentration gradient of exudates and the presence of bacteria. *Plant and Soil*, 57, 69-83.

- Qian, J. H., Doran, J. W., Walters, D. T. 1997. Maize plant contributions to root zone available carbon and microbial transformations of nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, 1451-1462.
- Read, D. B., Bengough, A. G., Gregory, P. J., Crawford, J. W., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Young, I. M., Zhang, K., Zhang, X. 2003. Plant roots release phospholipid surfactants that modify the physical and chemical properties of soil. *New Phytologist*, 157, 315-326.
- Read, D. B., Gregory, P. J. 1997. Surface tension and viscosity of axenic maize and lupin root mucilages. *New Phytologist*, 137, 623-628.
- Reinhold, L., Kaplan, A. 1984. Membrane transport of sugars and amino acids. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 45-83.
- Renella, G., Landi, L., Nannipieni, P. 2004. Degradation of low molecular weight organic acids complexed with heavy metals in soil. *Geoderma*, 122, 311-315.
- Rengel, Z. 1993. Mechanistic Simulation-Models of Nutrient-Uptake - a Review. *Plant and Soil*, 152, 161-173.
- Rengel, Z. 2002. Genetic control of root exudation. *Plant and Soil*, 245, 59-70.
- Romer, W., Egle, K., Kang, D. K., Keller, H., Gerke, J. 2002. Cd-uptake of different *Lupinus albus* and *Lupinus angustifolius* cultivars compared with *Lolium multiflorum* at varied P supply. *Agronomie*, 22, 431-442.
- Romer, W., Kang, D. K., Egle, K., Gerke, J., Keller, H. 2000. The acquisition of cadmium by *Lupinus albus* L., *Lupinus angustifolius* L., and *Lolium multiflorum* Lam. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde*, 163, 623-628.
- Romer, W., Keller, H. 2002. Variability of Cu, Zn and Cd content of spinach cultivars depending on P nutrition. *Gartenbauwissenschaft*, 67, 255-264.
- Romheld, V., Awad, F. 2000. Significance of root exudates in acquisition of heavy metals from a contaminated calcareous soil by graminaceous species. *Journal of Plant Nutrition*, 23, 1857-1866.
- Roose, T., Fowler, A. C., Darrah, P. R. 2001. A mathematical model of plant nutrient uptake. *Journal of Mathematical Biology*, 42, 347-360.
- Rougier, M. 1982. Secretory activity of the root cap. In: *Encyclopedia of plant physiology*. New Series. Volume 13B. Plant Carbohydrates II. Extracellular carbohydrates. [Tanner, W.; Loewus, F.A. (Editors)], (Eds). 542-574.
- Rovira, A. D. 1969. Plant root exudates. *The Botanical Review*, 35, 35-59.
- Rovira, A. D., Foster, R. C., Martin, J. K. 1979. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: *The soil-root interface*. [Harley, J.L.; Scott Russell, R. (Editors)]. (Eds). 1-4.
- Ryan, P. R., Delhaize, E., Jones, D. L. 2001. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52, 527-560.

- Sappin-Didier, V., Vansuyts, G., Mench, M., Briat, J. F. 2005. Cadmium availability at different soil pH to transgenic tobacco overexpressing ferritin. *Plant and Soil*, 270, 189-197.
- Sealey, L. J., Mccully, M. E., Canny, M. J. 1995. The Expansion of Maize Root-Cap Mucilage During Hydration .1. Kinetics. *Physiologia Plantarum*, 93, 38-46.
- Shamoot, S., Mc Donald, L., Bartholomew, W. V. 1968. Rhizo-deposition of organic debris in soil. *Soil Science Society of America Proceedings*, 32, 817-820.
- Shenker, M., Fan, T. W. M., Crowley, D. E. 2001. Phytosiderophores influence on cadmium mobilization and uptake by wheat and barley plants. *Journal of Environmental Quality*, 30, 2091-2098.
- Singh, B. K., Millard, P., Whiteley, A. S., Murrell, J. C. 2004. Unravelling rhizosphere-microbial interactions: opportunities and limitations. *Trends in Microbiology*, 12, 386-393.
- Soderberg, K. H., Baath, E. 1998. Bacterial activity along a young barley root measured by the thymidine and leucine incorporation techniques. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 1259-1268.
- Sterckeman, T., Duquene, L., Perriguet, J., Morel, J. L. 2005. Quantifying the effect of rhizosphere processes on the availability of soil cadmium and zinc. *Plant and Soil*, 276, 335-345.
- Sterckeman, T., Perriguet, J., Cael, M., Schwartz, C., Morel, J. L. 2004. Applying a mechanistic model to cadmium uptake by *Zea mays* and *Thlaspi caerulescens*: Consequences for the assessment of the soil quantity and capacity factors. *Plant and Soil*, 262, 289-302.
- Strom, L. 1997. Root exudation of organic acids: importance to nutrient availability and the calcifuge and calcicole behaviour of plants. *Oikos*, 80, 459-466.
- Strom, L., Godbold, D. L., Jones, D. L. 2001a. Procedure for determining the biodegradation of radiolabeled substrates in a calcareous soil. *Soil Science Society of America Journal*, 65, 347-351.
- Strom, L., Owen, A. G., Godbold, D. L., Jones, D. L. 2001b. Organic acid behaviour in a calcareous soil: sorption reactions and biodegradation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 2125-2133.
- Swinnen, J. 1994. Evaluation of the Use of a Model Rhizodeposition Technique to Separate Root and Microbial Respiration in Soil. *Plant and Soil*, 165, 89-101.
- Tarafdar, J. C., Claassen, N. 1988. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms. *Biology and Fertility of Soils*, 5, 308-312.
- Thaler, P., Pages, L. 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil*, 201, 307-320.
- Toal, M. E., Yeomans, C., Killham, K., Meharg, A. A. 2000. A review of rhizosphere carbon flow modelling. *Plant and Soil*, 222, 263-281.
- Todorovic, C. 2000. Dynamique d'utilisation des assimilats carbonés dans la rhizosphère du maïs : étude de la respiration rhizosphérique. Thèse de doctorat en Sciences Agronomiques, INPL, 21/09/2000, Vandoeuvre lès Nancy, 135 pages

- Todorovic, C., Nguyen, C., Robin, C., Guckert, A. 2001b. Root and microbial involvement in the kinetics of C-14-partitioning to rhizosphere respiration after a pulse labelling of maize assimilates. *Plant and Soil*, 228, 179-189.
- Traore, O., Groleau-Renaud, V., Plantureux, S., Tubeileh, A., Boeuf-Tremblay, V. 2000. Effect of root mucilage and modelled root exudates on soil structure. *European Journal of Soil Science*, 51, 575-581.
- Trofymow, J. A., Coleman, D. C., Cambardella, C. 1987. Rates of rhizodeposition and ammonium depletion in the rhizosphere of axenic oat roots. *Plant and Soil*, 97, 333-344.
- Troughton, J. H., Currie, B. G., Chang, F. H. 1977. Relations between light level, sucrose concentration and translocation of carbon 11 in *Zea mays* leaves. *Plant Physiology*, 59, 808-820.
- Tudoreanu, L., Phillips, C. J. C. 2004. Modeling cadmium uptake and accumulation in plants. *Advances in Agronomy*, Vol 84, 84, 121-157.
- Vale, M., Nguyen, C., Dambrine, E., Dupouey, J. L. 2005. Microbial activity in the rhizosphere soil of six herbaceous species cultivated in a greenhouse is correlated with shoot biomass and root C concentrations. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 2329-2333.
- van Hees, P. A. W., Jones, D. L., Nyberg, L., Holmstrom, S. J. M., Godbold, D. L., Lundstrom, U. S. 2005. Modelling low molecular weight organic acid dynamics in forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 517-531.
- van Hees, P. A. W., Vinogradoff, S. I., Edwards, A. C., Godbold, D. L., Jones, D. L. 2003. Low molecular weight organic acid adsorption in forest soils: effects on soil solution concentrations and biodegradation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 1015-1026.
- Vance, E. D., Brookes, P. C., Jenkinson, D. S. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 703-707.
- Vancura, V., Prikryl, Z., Kalachova, L., Wurst, M. 1977. Some quantitative aspects of root exudation. *Ecological Bulletins*, 381-386.
- Verpoorte, R., van der Heijden, R., Memelink, J. 2000. Engineering the plant cell factory for secondary metabolite production. *Transgenic Research*, 9, 323-343.
- Walker, T. S., Bais, H. P., Grotewold, E., Vivanco, J. M. 2003. Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology*, 132, 44-51.
- Wang, Z., Shan, X.-q., Zhang, S. 2002. Comparison between fractionation and bioavailability of trace elements in rhizosphere and bulk soils. *Chemosphere*, 46, 1163-1171.
- Warembourg, F. R., Billès, G. 1979. Estimating carbon transfers in the plant rhizosphere. In: *The soil-root interface*, J. L. Harley and R. Scott Russell (Eds). Academic Press, London, 183-196.
- Wen, F., Zhu, Y., Hawes, M. C. 1999. Effect of pectin methylesterase gene expression on pea root development. *Plant Cell*, 11, 1129-1140.



- Wenzel, W. W., Lombi, E., Adriano, D. 2004. Root and rhizosphere processes in metal hyperaccumulation and phytoremediation technology. In: Heavy Metal Stress in Plants. From biomolecules to ecosystems, M. N. V. Prasad (Eds). Springer, 313-344.
- Werth, M., Subbotina, I., Kuzyakov, Y. 2006. Three-source partitioning of CO<sub>2</sub> efflux from soil planted with maize by <sup>13</sup>C natural abundance fails due to inactive microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 2772-2781.
- Whipps, J. M. 1990. Carbon economy. In: *The rhizosphere.*, (Eds). 59-97.
- Whipps, J. M., Lynch, J. M. 1985. Energy losses by the plant in rhizodeposition. In: *Plant products and the new technology*, (Eds). 59-71.
- Xia, J. H., Saglio, P. H. 1988. Characterization of the hexose transport system in maize root tips. *Plant Physiology*, 88, 1015-1020.
- Zhang, H., Oweis, T. Y., Garabet, S., Pala, M. 1998. Water-use efficiency and transpiration efficiency of wheat under rain-fed conditions and supplemental irrigation in a Mediterranean-type environment. *Plant and Soil*, V201, 295-305.

## Résumé

La libération de composés organiques variés par les racines (rhizodéposition) détermine en grande partie la spécificité de la rhizosphère. Ce mémoire présente les travaux passés et futurs consacrés à la modélisation de la rhizodéposition en relation avec l'écophysiologie de la plante afin d'évaluer les conséquences de ce phénomène sur la disponibilité des éléments minéraux pour les plantes.

Le premier objectif a été de quantifier la rhizodéposition et de déterminer comment l'écophysiologie de la plante contrôlait la libération de carbone (C) par les racines. Nous avons montré l'étroit couplage entre l'activité microbienne rhizosphérique et la photosynthèse. Environ 19% des photoassimilats sont restitués en moins de 10 h à l'atmosphère après avoir été alloués aux racines, respirés par ces dernières, libérés dans le sol et métabolisés par les microorganismes de la rhizosphère. Durant la phase nocturne, la rhizodéposition est maintenue à partir d'amidon synthétisé durant la photopériode. Nos travaux ont également confirmé la difficulté de quantifier la rhizodéposition pour des plantes cultivées dans du sol non stérile. C'est pourquoi, nous avons mis au point un biotest pour évaluer l'activité microbienne dans la rhizosphère afin d'identifier les déterminants de la rhizodéposition. Nous avons montré que la gestion des assimilats ainsi que la variabilité longitudinale de la rhizodéposition le long d'une racine sont des éléments importants.

Nous avons alors proposé un modèle prédictif de l'exsudation, composante importante de la rhizodéposition, qui correspond à la diffusion passive de solutés organiques racinaires vers la solution du sol. A l'échelle de la racine tout d'abord, le modèle décrit un efflux de C variable en fonction de la distance à l'apex et un flux de réabsorption active des exsudats. Le modèle reproduit correctement les cinétiques expérimentales d'exsudation de racines individuelles. Ce modèle a été ensuite couplé à un modèle de l'architecture du système racinaire du maïs publié dans la littérature, pour simuler l'exsudation d'une plante au cours de son développement. Nous avons estimé qu'au stade de la floraison femelle, l'exsudation cumulée s'élevait à environ 5 g C par plante. Le modèle prédit l'exsudation à l'échelle de la plante en prenant en compte la morphologie du système racinaire (nombre d'apex, diamètre et longueur des racines). Il permet donc de comprendre les effets de l'environnement sur l'exsudation dès lors que ce dernier modifie le système racinaire.

Afin de coupler la rhizodéposition avec les transformations de l'azote dans la rhizosphère, nous avons étudié la biodégradation du mucilage et des exsudats dans le sol. Nous avons déterminé que ces rhizodépôts immobilisaient respectivement 94 et 56 mg N g<sup>-1</sup> de C. A partir du modèle d'exsudation, il a été estimé que la quantité d'azote immobilisé par les 5 g de C exsudés par plante de maïs au stade de la floraison femelle était de 270 mg N (12% de l'azote de la plante). Pour une parcelle de maïs (80 000 plantes ha<sup>-1</sup>), l'exsudation totale serait de 392 kg C ha<sup>-1</sup> et l'immobilisation de l'azote s'élèverait à 22 kg N ha<sup>-1</sup>.

Les recherches futures porteront sur la poursuite de la modélisation de la rhizodéposition en relation avec l'écophysiologie de la plante, notamment en considérant l'architecture du système racinaire. Le contexte d'étude sera le prélèvement des éléments traces métalliques (ETM) par les plantes destinées à l'alimentation, cultivées sur des sols agricoles contaminés. Il s'agira de modéliser la production des composés de la rhizodéposition qui complexent les ETM et qui modifient en conséquence leur prélèvement par les racines (acides organiques, mucilages, acides aminés). Le projet comprend également la participation à l'élaboration par l'équipe d'un modèle de transfert sol-plante des ETM au cours du développement de la culture pour prédire la teneur en ETM des produits récoltés.

**Mots-clés:** <sup>14</sup>C, Azote, Carbone, Eléments traces métalliques, Exsudation, Modélisation, Microorganismes, Respiration, Rhizosphère, Rhizodéposition, Système racinaire, Traçage radioisotopique