

NUTRITION DES PLANTES DE CULTURE

ou

Physiologie appliquée aux plantes agricoles

PAR

J. BAEYENS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN (BELGIQUE)
DIRECTEUR DE L'INSTITUT PÉDOLOGIQUE DE L'UNIVERSITÉ
PRÉSIDENT DU SERVICE PÉDOLOGIQUE DE BELGIQUE
PRÉSIDENT D'HONNEUR DE LA SOCIÉTÉ PÉDOLOGIQUE DE BELGIQUE
MÉDAILLE D'OR DE L'ACADÉMIE D'AGRICULTURE DE FRANCE
MEMBRE D'HONNEUR DU CONSEJO DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS DE MADRID
LAURÉAT DU PRIX COLONIAL DU CONGO
LAURÉAT DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE BELGIQUE
PREMIER LAURÉAT DU PRIX AGRICOLE G. MULLIE
DIPLOME D'HONNEUR DE L'UNIVERSITÉ D'ATHENS (GEORGIA) U.S.A.
PROFESSEUR HONORAIRE DE L'UNIVERSITÉ DE SAN LUIS POTOSI (MEXIQUE)
EXPERT SCIENTIFIQUE DE L'U.N.E.S.C.O., (PARIS)

Préface de P. BOISCHOT

DIRECTEUR CENTRAL HONORAIRE DES STATIONS
DE RECHERCHES AGRONOMIQUES DE FRANCE

With English Summaries
Mit deutschen Zusammenfassungen

PUBLIÉ AVEC L'AIDE DE LA FONDATION UNIVERSITAIRE DE BELGIQUE

UNIVERSITÉ DE LOUVAIN — INSTITUT PÉDOLOGIQUE

ÉDITIONS E. NAUWELAERTS
LOUVAIN

BÉATRICE-NAUWELAERTS
PARIS

1967

CHAPITRE XI

GROUPE DU PHOSPHORE P, S, Se, As.

XI.I.- LE PHOSPHORE

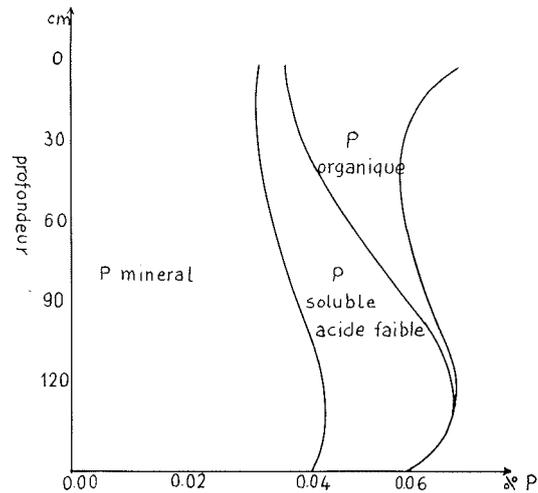
A.- DANS LE SOL

1.- *Teneur, formes et distribution à travers le profil (voir Diagr. XXI)*

a) Dans un sol sans végétation, le P se trouve surtout sous forme minérale: cristalline (apatite-phosphorite), amorphe (vivianite) ou colloïdale; c'est-à-dire provenant de l'apatite par altération climatique et entourant les particules colloïdales du sol. De fait, la teneur en P d'un sol croît avec la finesse de la texture; l'argile en contient relativement plus que le sable.

b) Dans un sol couvert de végétation le phosphore se trouve principalement sous forme organique libéré par décomposition microbienne de cette matière organique et se trouve surtout dans la couche arable, vu la faible diffusibilité de tout P dans le sol. Le P total dans le profil présente un minimum aux environs de l'horizon A.

— En Finlande, dans la couche arable, le P organique représente 17 à 68 % du P total. Les sols argileux sont plus riches que les sables. Il n'y a pas de relation entre le P organique et le C. Le manque de corrélation entre le P et le Carbone est expliquable, étant donné les nombreux facteurs climatiques et microbiologiques qui déterminent la teneur en P organique, tout comme pour l'N (ARMI KAILA, 1963). Dans les sols argileux et humifères la teneur en P organique est en



Diagr. XXI.- Distribution du P à travers le profil

corrélation avec leur teneur en Al soluble dans l'acide oxalique.

c) Il est très difficile de déterminer la forme chimique (tricalcique, bicalcique, aluminique, ferrique, etc.) dans un sol, faute de procédés exacts d'extraction pour chaque forme déterminée. Toutefois, les chimistes de la Tennessee Valley Authority ont mis au point des méthodes hypersensibles et n'ont définis pas moins de 25 composés stables dans le sol. Ce n'est pas la solubilité des engrais phosphatés (superphosphate) qui détermine le P assimilable du sol, mais plutôt sa combinaison avec les phosphates natifs du sol (V. SAUCHELLI, 1965).

De tous les réactifs extracteurs pour déterminer le P labile inorganique dans la plante de tomate, l'eau s'est montrée la plus précise.

La méthode à l'acide acétique + lactate d'ammonium qui vient en second lieu comme exactitude, est mieux utilisable pour la détermination du P labile et d'autres cations échangeables (A. VAN DIEST, 1963).

Seul, le P organique peut être assez facilement séparé de l'inorganique, mais l'identification des formes chimiques organiques reste difficile. En dehors du P microbien (néo-phosphatation) on

pense que le sol contient des acides ribonucléiques, des protéines phosphoriques, des inosites-hexose-phosphates et des polynucléotides. Par incubage une partie de ce P organique, se minéralise (G. ANDERSON, 1961). Il paraît que ce P organique peut être directement assimilé par la racine sans être décomposé par les micro-organismes. Le P s'accumule dans l'horizon B ferrugineux du podzol. Il est là sous forme inerte (FePO_4) (E. SCHLICHTING, 1962).

2.- Pertes du P du sol

a) Par exportation

En agriculture extensive l'exportation annuelle est de 0,5 % du P total du sol (couche arable) alors que l'exportation en N est de 1,4 %. L'appauvrissement en P est donc moins prononcé que celui de l'N. En culture intensive l'exportation est beaucoup plus élevée et doit être compensée par fumure.

b) Lixiviation

Elle est pratiquement inexistante, même en sable (ferrugineux: FePO_4) et avec phosphates solubles. Ce manque de diffusibilité est d'autre part un handicap considérable en agriculture et fait que, de tous les engrais, le coefficient utile de rendement des phosphates est le plus faible. Il faut en outre appliquer les engrais phosphatés le plus près possible des racines et préparer le terrain pour que les excellentes conditions biologiques contribuent à «activer», par les micro-organismes, le capital phosphaté dormant du sol.

c) Erosion

Puisque le phosphore organique est le plus assimilable (parce que labile) et qu'il se trouve surtout dans la couche arable, toute érosion provoque une perte de P aussi bien que d'N, perte qui peut être plus importante que celle qui est due par exportation dans les régions sujettes à érosion. Le P minéral du sous-sol, mis à nu, par érosion par exemple, se transforme très lentement en P assimilable.

3.- Assimilabilité du P dans le sol

En principe le plus assimilable est l'orthophosphate présent dans la solution du sol. Comme les sources premières du P dans le sol ne contiennent pas directement du phosphate soluble (apatite-phosphore organique), se pose le problème du mécanisme de cette solubilisation.

a) Importance de ce problème

En moyenne la solution du sol contient 0,03 p.p.m. ou 0,5-1 mg de P par litre de solution, c'est-à-dire $\pm 0,050$ kg/ha dans la couche arable, ce qui représente $\pm 4\%$ de l'exportation moyenne d'une culture (10 kg/ha) extensive, et en culture intensive 30-60 kg. S'il n'y avait pas livraison continue du sol solide vers la solution, celle-ci serait épuisée en quelques heures. Les racines sécrètent des acides qui augmentent la solubilité mais, d'autre part, la diffusibilité du P étant très minime, les racines doivent pousser vers des régions non explorées, d'où l'importance du système racinaire dans l'assimilation du P du sol. Le système racinaire est le plus développé dans les horizons du sol qui contiennent le P le plus soluble (superphosphate) (O. P. ENGELSTAD, E. C. MORENO, 1965).

b) Le P minéral

Les essais d'échange avec P^{32} entre le P de la solution et le P absorbé ont montré qu'il existe un équilibre établi assez rapidement entre ce P de la solution et le P absorbé, c'est-à-dire qu'il adhère à la surface de la particule du sol environ autant de phosphore qu'il en repasse dans la solution. Ensuite le rapport P soluble/P absorbé à la surface de la particule de sol est très faible : quelque p.p.m., et diffère avec l'espèce du sol et les conditions du milieu, surtout du pH.

Influence du pH. L'assimilabilité est la meilleure aux environs de la neutralité et diminue tant du côté acide que basique (V. SAUCHELLI, 1965). Par conséquent le chaulage modéré d'un sol acide augmente son P assimilable et cela pour deux raisons :

1) Le chaulage augmente les OH^- du sol avec précipitation d' $\text{Fe}(\text{OH})_3$ et $\text{Al}(\text{OH})_3$ empêchant aussi la formation de FePO_4 et AlPO_4 insolubles. Par contre un abaissement du pH libère plus de composés de Fe et Al qui fixent les phosphates à l'état insoluble (W. MADL, 1961).

2) Le chaulage améliore la structure et active la vie microbienne solubilisatrice des phosphates.

Donc l'ancienne opinion qui prétendait que ce sont les sols acides qui livrent le plus de P aux plantes est inexacte. Un chaulage modéré peut, temporairement, immobiliser le P sous forme de $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ cela surtout à partir du P des engrais (super). En sols alcalins (Na), l'application d'engrais acidifiants $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ou soufre, augmente le P assimilable: $\text{Na}_3(\text{PO}_4)$. L'absorption par les plantes des différents phosphates est fonction du pH de la solution nutritive. Pour les phosphates potassiques ce pH optimal est ± 4 , pour l'ammoniac 10 et pour le sodique 5.

Il n'y a aucune relation entre l'absorption et l'hygroscopicité des sels employés.

En établissant un diagramme de solubilité des différentes formes de phosphates, on peut prévoir leur degré de solubilité dans le sol et les conditions de précipitation possibles en rapport avec le pH. (T. JACOBS, 1964).

La solubilité du $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ dépend de la finesse de mouture et aussi de son état colloïdal. Les expériences avec P^{32} ont prouvé qu'on rencontre jusqu'à 85 % de phosphate en une couche moléculaire autour des particules du sol, du calcaire et même de l'apatite. Dans ce P de «surface» on distingue une partie facilement échangeable et une partie qui l'est plus difficilement. Ces expériences plaident pour l'application des engrais phosphatés en «nids» ou lignes près des racines, plutôt que de les épandre uniformément.

Les ouvrages de pédologie discutent le problème de la détermination du P assimilable dans les sols, au moyen de réactifs faibles.

c) Le P organique

L'assimilabilité de ce phosphore dépend en premier lieu de l'activité microbienne du sol, qui minéralise le P organique jusqu'au

stade d'orthophosphate. Cette minéralisation est plus facile (parce que le P organique est labile) que la livraison soluble à partir du P minéral. L'agriculteur a donc tout intérêt à stimuler la vie microbienne du sol grâce à une bonne structure, une aération adéquate, un bon régime hydraulique, un pH convenable et un humus riche en substances chimiques (W. O. ENWEZOR, 1967).

— Minéralisation plus facile ne veut pas dire phénomène moins compliqué que la solubilisation à partir du P minéral. Il semble exister une corrélation entre le P organique des argiles et des sols humeux et leur teneur en Al soluble dans l'acide oxalique, probablement par formation de $AlPO_4$ (ARMI KAILA, 1963).

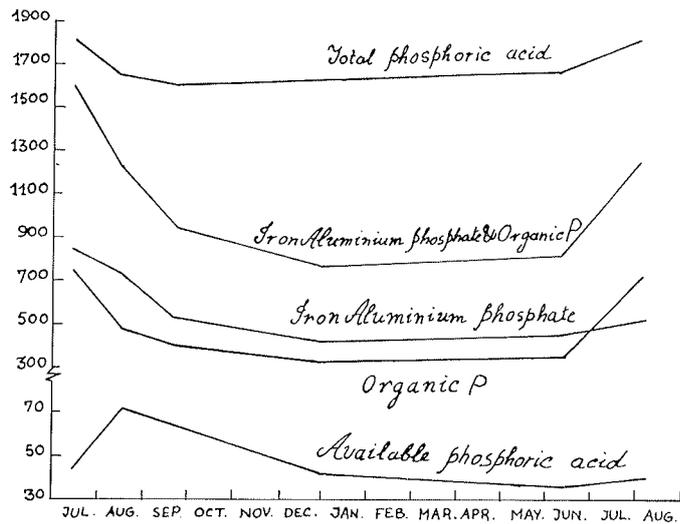
— Le P organique (*mulch*) est surtout important aux tropiques où, à la suite de la latérisation, tout P a une tendance à l'insolubilisation (formation de $FePO_4$).

d) Les $Fe_2(PO_4)_3$ et $Al(PO_4)_2$ sont considérés comme peu solubles et pratiquement inassimilables dans un sol normal, c'est-à-dire suffisamment aéré pour produire des phosphates ferriques et aluminiques. Certains sols submergés, anaérobiques et riches en matières organiques (rizières), peuvent contenir jusqu'à 46 % de phosphates de Fe et Al en même temps que 40 % de P organique. Les courants d'eau dans ces sols renouvellent continuellement le P assimilable, de sorte que même durant la période de végétation, ce P est plus abondant qu'en dehors de cette période (cfr. Diagr. XXII) (M. N. BASAK, R. BHATTACHARYA, 1962, A. DEMOLON, P. BOISCHOT et al., 1952).

L'Al présent dans la vase d'un marais, en Afrique-Occidentale, est capable de se lier au P qui est libéré après trois mois, à la suite de la décomposition de la matière organique de la tourbe. Voilà pourquoi aussi le $FePO_4$ augmente avec la profondeur du profil. De l'absorption d'une grande partie d'Al par le riz résulte une diminution de la croissance des racines et des plantes.

Le *Rhizosphora harrizonii* fixe 10 % de l'Al présent dans la vase (P. R. HESSE, 1963).

e) Comme nous avons dit au N° 3-b, les recherches au moyen de



Diagr. XXII.- *L'assimilation du P dans le sol pendant l'année*
(M. N. BASAK & BHATTACHARYA)

phosphore marqué ont fait découvrir deux formes de P assimilable, une partie facilement et rapidement assimilable et une autre partie qui l'est plus difficilement et plus lentement et qui constitue ainsi le soi-disant arrière-effet des engrais phosphatés. Cette différence d'assimilabilité a pour cause la diffusion, toujours trop faible de tout P dans le sol. Le P facilement assimilable est plus diffusible, surtout en sol organique, tandis que le P à arrière-effet reste dans les quelques centimètres superficiels (C.D. SUTTON, S. LARSEN, 1963). La détermination de ces deux états du P du sol représente probablement la partie réellement assimilable. La corrélation avec la méthode Neubauer est très élevée. (MACHOLD, 1962, O.P. ENGELSTAD et al., 1965).

f) Le cycle du P dans la nature

Les roches phosphatées (apatites) s'altèrent lentement et leur P, dissous dans l'eau des ruisseaux, des rivières et des fleuves, enrichit l'eau de mer et sert de nourriture au plancton. Celui-ci, mangé par

les poissons, passe aux oiseaux marins (pélicans) qui s'en nourrissent et dont les excréments et les cadavres forment, par altération, le guano. Celui-ci produit les phosphorites propres à l'industrie du superphosphate, qui revient au sol comme nourriture des plantes. Le cycle phosphaté transforme donc l'apatite contenant le F en phosphorite qui n'en contient pas (R. SCHREIBER, 1962).

g) Le potentiel de Ca ($\text{pH} - 0,5 \text{ pCa}$) peut servir à calculer l'enthalpie libre ou le travail de réaction des phosphates, en fonction du potentiel Ca. On peut ainsi prévoir le sens des transformations des différentes formes de P dans le sol. Ainsi, en présence de $\text{Fe}(\text{OH})_2$ il se forme des phosphates calciques (de préférence l'hydroxyapatite) mais seulement aux potentiels Ca de plus de 4,5. S'il y a absence de Fe et si le Ca est aux potentiels 3,4-4,5, il se produit les trois sortes de phosphate de Ca avec production du phosphate dicalcique qui se forme presque exclusivement en dessous du potentiel Ca 3,4.

Notons que c'est probablement sous cet état que les plantes absorbent les phosphates, le monocalcique étant trop acide et le tricalcique trop peu soluble (B. ULRICH, 1963).

L'assimilabilité du P dans un sol dépend de son pH, du Fe, de l'Al et du Ca (P. SCHACHTSCHABEL, S. HEINEMANN, 1964).

4.- *Conséquences agronomiques* des conditions d'assimilabilité du P dans le sol

a) Comme nous le disons au début du chapitre des engrais chimiques en général, il faut distinguer entre le P natif et celui des engrais; ce dernier est plus assimilable que le premier, à moins qu'il n'ait eu le temps de subir la rétrogradation. Si ce danger existe, il faut donner le P-engrais juste au moment voulu, sous forme assimilable (super) ou sous forme peu rétrogradable. Sinon il faut appliquer à temps l'engrais P, vu la faible diffusibilité de tout engrais phosphaté. Les recherches au sujet de l'assimilabilité relative du P-sol et P-engrais ont été rendues possibles grâce à l'emploi du P radioactif (M. M. THAUNG, 1960).

b) Les conditions pédologiques ont leur importance. Toutes les conditions qui facilitent l'activité des micro-organismes, surtout ceux de la surface radriculaire, augmentent l'assimilabilité du P, c'est-à-dire une bonne structure, un bon régime hydraulique, un profil morphologiquement homogène. Toutes ces caractéristiques provoquent une activité microbiologique intense qui solubilise les phosphates minéraux et minéralisent le P organique. Les sols lourds, gorgés d'eau, froids, exigent donc une fumure P assimilable plus copieuse. La technique de la fumure phosphatée ressemble ainsi plus ou moins à celle de la fumure azotée.

On peut donc, suivre deux méthodes :

- 1) Répandre le P soluble juste à temps sur chaque culture.
- 2) Laisser une réserve de P dans le sol et mobiliser cette réserve en stimulant la vie microbiologique du sol.

Dans certains sols à capacité d'échange élevée et pauvres en principes nutritifs, les premières applications de P (et de K) sont si fortement fixées au sol qu'elles n'ont aucun effet sur la récolte (A. DEMOLON et P. BOISCHOT, 1953, J. BAUYENS, 1938).

c) Spécificité de la plante vis-à-vis de l'assimilabilité du P du sol

Les différentes plantes agricoles se comportent d'une manière différente vis-à-vis du P assimilable du sol tout comme vis-à-vis de l'N et du K assimilables.

Il faut distinguer entre le besoin en P de la plante et leur facilité d'assimilation du P : ainsi les légumineuses ont un besoin élevé en P mais peuvent soutirer du sol le P même peu assimilable pour d'autres plantes. Il s'ensuit que dans un mélange : légumineuses — herbe (prairies), les premières sont favorisées par la fumure phosphatée et au contraire elles disparaissent plus facilement en sol pauvre en P.

— Explication de cette spécificité

- 1) *Différences dans l'excrétion* du CO_2 par les racines directement, ou par les micro-organismes de la rhizosphère; les légumineuses secrètent beaucoup de CO_2 dans le sol. En outre leur rhizosphère

est 2 à 4 fois plus riche en micro-organismes que celle les autres plantes.

2) *Différences dans l'absorption du Ca*

Le phosphate tricalcique se transforme dans le sol en un acide phosphorique (mono- ou bicalcique) plus soluble et plus assimilable. Cette hypothèse expliquerait l'assimilation facile des légumineuses de formes P peu solubles (apatite), alors que le maïs (et les graminées) absorbent peu de Ca et exigent donc une fumure plus assimilable. Cette absorption plus ou moins grande de Ca serait une conséquence des variations dans la capacité d'échange des différentes espèces de racines; celles à capacité d'échanges élevée (pour Ca) assimileraient plus facilement le phosphate tricalcique.

3) *Différences dans la surface racinaire*

Si elle est élevée (maïs), le pouvoir d'attaque est plus grand que si elle est faible (pommes de terre).

4) *La présence de mycorrhizes*, spécialement pour les arbres forestiers qui peuvent croître en sol pauvre en P assimilable mais à réserve suffisante de phosphore total.

5) *Le balancement nutritif*

Une nourriture en N abondante (légumineuses) rehausse le niveau d'assimilation des autres éléments fertilisants. Cela a été établi expérimentalement, non seulement pour les légumineuses mais aussi pour les autres plantes. Une fumure en N abondante enrichit la récolte en P; fonction «pompe» de l'N. Les racines absorbent aussi le CO₂ du sol et produisent des acides organiques (voir ouvrages de pédologie, CO₂ du sol). Or le P est requis pour la glycolyse et le cycle de KREBS; s'il y a absence de P, la racine perd son pouvoir d'accumuler les acides et donc de fixer le CO₂ du sol.

Conclusion:

Il faut mettre le sol en conditions pédologiques optimales pour

- favoriser la surface racinaire,
- favoriser la microflore qui produit des acides minéralisants.

B.- LE P DANS LA PLANTE

1.- *Présence*

Le P est présent dans les plantes sous forme minérale et organique: l'ortho- et le pyrophosphate, qui, s'accumulent sans doute temporairement dans le cône d'élaboration chlorophyllienne. Le P organique est surtout présent dans les graines, spécialement dans les légumes, la phytine (phosphate d'inositol) qu'on trouve dans les grains d'aleurone. On trouve aussi le P dans les lécithines (glycérophosphates), dans les pentosephosphates, dans les nucléoprotéines et dans l'amidon. Le P fait partie de beaucoup d'enzymes qui catalysent les réactions métaboliques.

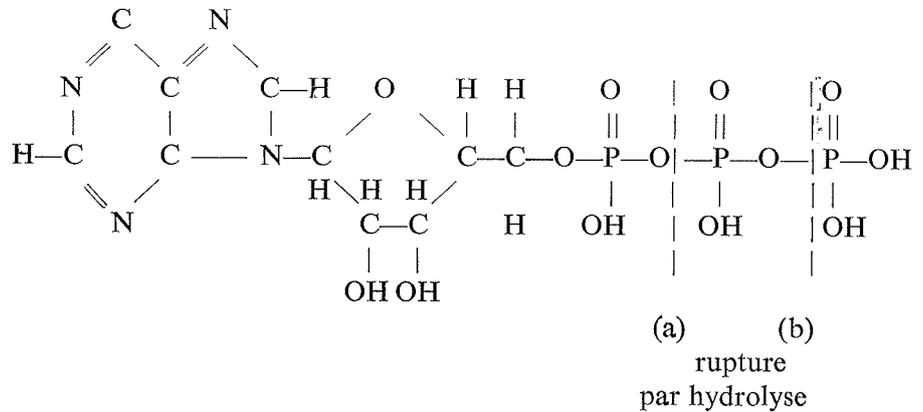
2.- *Rôle physiologique*

2.1. Il consiste probablement en une «phosphorilation» des substances organiques, l'acide phosphorique se combine temporairement à un groupement carbonyle, énolique ou azotique pour former une combinaison riche en énergie: adénosinetriphosphate (ATP) qui, en se décomposant en ADP libère cette énergie nécessaire au processus du métabolisme. La lumière et le CO₂ sont indispensables pour l'organisation du phosphore. Ce mécanisme est certain pour le métabolisme des hydrates de carbone; il en est probablement de même pour les lipides et les protides; par exemple glucose + ATP → glucose-6-phosphate + ADP. Quoi qu'il en soit, on peut dire que le P est un élément indispensable pour l'élaboration des hydrates de carbone (amidon), des graisses (lécithine) et des albumines (nucléoprotéines).

La carence en P dans les feuilles provoque une accumulation des acides aminés libres, par exemple l'arginine, et une diminution des acides aminés liés aux albumines (S. H. RANJAN, 1963).

2.2. — Détails du mécanisme métabolique du phosphore.

a) Rôle de l'adénosinetriphosphate (ATP) dans l'édition des glucides



L'ATP contient beaucoup d'énergie, surtout en (a) et (b) où, par rupture, l'énergie est transférée sans pertes à une molécule de glucose avec formation de glucose-phosphate; l'A.T.P. devient ADP avec moins d'énergie (laquelle a passé dans l'accepteur d'énergie : glucose). Celui-ci devient ainsi plus réactif et peut former par polymérisation, par exemple, de l'amidon (plus enthothémique), tandis que le P devient composé minéral (phosphate). De ce fait, une augmentation de phosphate, donné à des plantes en carence de P, augmente sensiblement la respiration (décomposition de glucides avec libération d'énergie).

La régénération du ADP en ATP avec accumulation d'énergie dans celui-ci, est exécutée par l'oxydation des glucides en H_2O et CO_2 avec libération d'énergie presque totalement captée par le ADP pour former de nouveau l'ATP.

b) Le rôle de l'ATP dans la photosynthèse. Au début, le CO_2 de l'air, plus l'énergie solaire, se combine avec un sucre en C^5 contenant deux groupements phosphatés pour former deux molécules d'un composé à 3 C; acide phospho-glycérique, qui lui, est polymérisé au moyen de l'énergie de ATP.

c) Le rôle du phosphore dans l'édification des protides est moins bien connu. Il sera discuté à propos de l'azote. Puisque les légumineuses assimilent beaucoup d'N, on peut dire qu'elles auront aussi besoin de beaucoup de P.

- le PO_4^{3-} , à l'encontre du NO_3^- et du SO_4^{2-} (voir plus loin) n'est pas réduit par la plante; il entre comme tel dans le ATP.
- le premier produit aminique formé par la plante (avant l'ATP) semble être la phytine avec, comme noyau, l'inositol.

3.- Importance agricole du P

— Le P est surtout nécessaire à la formation des graines, des semences et de l'amidon. En carence de P, la récolte peut diminuer jusqu'à 50 %. Le P se trouve en relation étroite avec la production des vitamines et le cytochrome.

— Le P accélère la maturation en contrecarrant l'effet unilatéral d'un excès d'azote. Il influence la qualité de certains produits agricoles : orge de brasserie. Il stimule indirectement le développement du jeune système racinaire.

— En déficience de P, les glucides servent exclusivement à la formation des fruits aériens, les racines proprement dites en ont trop peu pour leur développement. L'abondance de P explique la résistance plus grande des racines à certaines maladies; nourriture des racines qui se régénèrent avec P.

— Puisque P est nécessaire à la formation des protides, les plantes fumées avec beaucoup de P seront riches en azote protéique et pauvres en N non protéique même avec fortes doses de nitrates, ce qui est important pour la betterave sucrière (N «nuisible») et l'orge de brasserie; la qualité de celle-ci dépend, non de son N protéique, mais de son N non-protéique.

La qualité du blé dépend de la fumure phosphatée qui augmente la teneur en glutine qui, elle, fait «monter» le pain.

- La qualité (vitamines) des aliments pour les humains dépend

du P présent dans tous les enzymes qui produisent des vitamines (voir chapitre XX).

— En abondance de fumure phosphatée sur prairie, la récolte ne varie pas beaucoup pendant 10-30 années. Au contraire avec une fumure maigre, les rendements augmentent avec le temps, augmentation due probablement à l'arrière-effet cumulatif de la fumure (R. C. ROSSITER, 1964).

4.- *Formes de P assimilables*

C'est la forme la plus oxydée : phosphate de K, Ca, Na, NH_4 . Il n'y a qu'une forme naturelle de ce phosphate, c'est le phosphate tricalcique (apatite et phosphorite). Il y a aussi le P organique, contenu dans les matières organiques du sol. Il doit d'abord se minéraliser par putréfaction avant de devenir assimilable.

La grande variation de la teneur en P dans différentes variétés de froment n'est pas due uniquement aux différences de teneur en P du sol mais aussi à la capacité de différentes races d'extraire le P du sol, une mobilité plus grande du P de la paille dans la graine, et enfin l'exigence plus ou moins grande de cette graine pour le P (J. LIPSETT, 1964).

5.- *Carence en phosphore*

Elle présente un stade bénin et un stade aigu. Le stade bénin se manifeste par un ralentissement général de la croissance : la plante est plus élancée, le pétiole s'allonge, les feuilles sont minces et se dressent, les nervures sont peu prononcées et la plante prend le caractère d'une essence d'ombre. Au stade aigu, les feuilles jaunissent et se nécrosent, avec un brunissement roux (non bronzé comme dans la carence potassique). Sur les arbres fruitiers, les feuilles tombent hâtivement, les fruits mûrissent tard et restent acides. Ces signes sont plus ou moins généraux. Chez la pomme de terre la carence en P du tubercule forme des taches brunes au centre de celui-ci. Elle se produit en sol léger, pauvre en chaux et en acide phosphorique mais riche en fer; formation de FePO_4 inassimilable.

XI.2.- L'ARSENIC

Il se rencontre en minime quantité dans beaucoup de plantes. Il ne provient pas du sol lui-même mais est introduit par les engrais (super) et les insecticides; l'acide sulfurique, formé dans les chambres de plomb, contient toujours un peu de Pb et surtout de l'As. En très petite dose, l'As est un stimulant mais pour peu qu'on dépasse cette dose optimale, il devient nocif. On l'a constaté aux environs des usines qui dégagent des vapeurs arsenicales ou en cas d'aspersions abondantes d'insecticides. Ce n'est qu'accidentellement que les plantes manifestent une trop grande quantité d'As, après pulvérisation, car le sol immobilise très bien l'As, surtout en sol alcalin (P. BOISCHOT et al., 1948).

XI.3.- LE SOUFRE

A.- DANS LE SOL

1.- Teneur et formes chimiques

La teneur moyenne oscille entre 0,02 à 0,05 %, mais les sols des régions arides peuvent en avoir jusqu'à 1 %, surtout dans les couches superficielles : aspiration, «croûtes» sulfureuses, sols tourbeux, riches parfois jusqu'à 1,5 % (sulfures).

Le soufre organique non directement assimilable par les végétaux se minéralise progressivement sous l'influence de micro-organismes divers, pour aboutir à du soufre minéral utilisable par la plante.

a) Origine

Il provient des minéraux à soufre (roche mère) mais aussi des précipitations atmosphériques dans les régions industrielles. Il provient également des précipitations normales (60-90 kg/ha/année de SO_4^{-2}). Le soufre arrive dans l'atmosphère par éruptions volcani-

ques. En retombant il enrichit le sol d'une quantité plus élevée que l'exportation par la plante. Il arrive aussi par émissions des centres d'industries chimiques (jusque 260 kg/ha/année). Les plantes de ces régions sont donc plus riches en S.

b) Formes

— *Minérale* : FeS_2 , CuFeS_2 (caldopyrite) et surtout CaSO_4 (gypse) qui, en anaérobiose, peut être réduit en sulfures (FeS), H_2S (tourbes) et S qui par oxydation subséquente donne H_2SO_4 , rendant le sol toxiquement acide : pH 2,9. D'où le danger d'une mise en culture des tourbières sulfureuses; il faut chauler abondamment avant de planter.

— *Organique* : La teneur moyenne du S dans les sols couverts de végétation est dans les

— sols podzoliques : 54-50 %

— prairies : 71-73 %

Ce soufre se présente sous forme de protéines sulfureuses provenant de la décomposition des restes de plantes et d'animaux.

Dans le profil, le soufre organique se trouve dans la couche arable et le S minéral dans le sous-sol, par lixiviation du CaSO_4 . Dans les sols calcaireux il s'y combine avec le carbonate pour former un complexe insoluble. Le S organique représente la majeure partie du soufre du sol cultivé. Il est lié à la matière organique surtout dans la fraction des acides fulvoniques. Il suit le même cycle que celui de l'N (J. R. FRENEY, 1961).

Le soufre organique, non directement assimilable par les végétaux, se minéralise progressivement sous l'influence de micro-organismes divers, pour aboutir au soufre minéral, utilisable par la plante (Société du Superphosphate, 1963).

2.- Assimilabilité

Puisque le soufre minéral du sol apparaît sous forme de SO_4Ca , assez soluble (1-2 %), il sera suffisamment assimilable mais aussi

assez lixiviable. Ceci est en contraste avec le P trop peu mobile. Voilà pourquoi le SO_4^{2-} réside surtout dans le sous-sol. Les sols tropicaux fixent plus énergiquement le SO_4^{2-} , probablement par remplacement des groupes $-\text{OH}$ par le SO_4^{2-} , surtout s'il est concentré et que le pH est bas (M. LIU, G. W. THOMAS, 1961, T. T. CHAO et al., 1962). L'assimilabilité du soufre organique dépend, comme le P, de l'activité microbienne du sol. Disons aussi que le soufre connaît des réductions et des oxydations microbiologiques, mais le lecteur que ces phénomènes intéressent, voudra bien se référer aux manuels de pédologie (L. AYLMOORE, 1967).

L'oxydation du soufre natif aboutissant à l'acide sulfurique, est mis à profit pour acidifier les sols trop alcalins, en régions semi-arides.

L'emploi de S comme acidifiant du sol entraîne une lixiviation des cations K, Ca, Mg, sous forme de sulfates. L'acide phosphorique n'est pas atteint. Une application de S ralentit l'activité microbienne (excepté azotobacter) du sol probablement à cause de son effet acidifiant (G. SIMON-SYLVESTRE, P. BOISCHOT, 1962). Les conditions de cette oxydation varient d'après les facteurs ambiants : humidité, température, teneur en humus, texture, aération et pH, toutes conditions qui influencent l'activité microbienne oxydative. Ces conditions ont été étudiées en détail par les pédologues des régions sulfureuses. Puisque le soufre descend facilement dans le sous-sol, le meilleur moyen d'enrichir la couche arable en cet élément est l'emploi d'engrais organiques. L'usage du superphosphate (contenant le SO_4Ca) n'enrichit pas en soufre la couche superficielle, probablement parce qu'il descend rapidement dans le sous-sol alors que le phosphate reste en surface (J. JENSEN, 1963).

3.- *Le bilan du soufre dans le sol et dans la plante*

Ce bilan est tout aussi difficile à établir que celui de l'N. L'analyse peut déterminer l'exportation du S par la plante; il est quasi impossible de mesurer sa lixiviation et surtout son apport par la pluie et l'atmosphère.

Voici cependant un essai pour la Hollande :

	<i>gains</i>		<i>pertes</i>
pluie	16 kg/ha/année	exportation	15 kg/ha/année
atmosphère	19 kg/ha/année	lixiviation	30 kg/ha/année
engrais	15 kg/ha/année		
	50 ka/ha/année		45 kg/ha/année

D'autres évaluent une importation de ± 80 kg/ha avec une exportation et lixiviation d'un chiffre à peu près égal (Service pédologique de Belgique, 1966).

On voit donc que, contrairement au bilan de l'N, toujours négatif, celui du S est plus ou moins positif. Ceci explique que la pratique agricole considère la fumure du S comme accessoire par rapport à celle du P (M. ROSANOK, 1960). Ces chiffres n'ont qu'une signification locale. En d'autres endroits du globe la carence en S est générale : Australie, Nouvelle-Zélande.

(— Comme pour les autres éléments majeurs on a pu trouver des chiffres limites : 10-12 p.p.m. en dessous desquels une fumure sulfatée s'impose (E. SAALBACH et al., 1962).

4.- *La fleur de soufre*

Peut servir à abaisser l'alcalinité trop forte de certains sols. Dans ce cas il y a formation de SO_4H_2 par oxydation. Elle peut aussi guérir les maladies de carence (Mn) dues à cette alcalinité trop prononcée du sol. Il faut cependant éviter un excès de S qui peut déprimer la minéralisation de l'N organique, et favoriser la lixiviation des bases K, Ca, Mg et des sulfates eux-mêmes. D'autre part, en abaissant le pH, le S favorise la fixation du P sous forme de PO_4Fe et PO_4Al (G. SIMON-SYLVESTRE, P. BOISCHOT, 1962).

B.- DANS LA PLANTE

1.- *Présence*

Actuellement on doit ranger le S parmi les éléments majeurs, au même titre que le P. Son importance a été longtemps sous-estimée du fait que les anciennes analyses négligeaient le soufre volatil. On aura soin de déterminer la teneur en S sur des matières fraîches, parce que, dans certaines essences botaniques, notamment les crucifères, certains composés sulfureux se volatilisent pendant l'incinération. Déterminé dans ces conditions (matière fraîche), le S est quantitativement aussi bien représenté que le P. Les légumineuses en contiennent même davantage.

2.- *Formes de soufre présentes dans la plante*

Le soufre peut se présenter :

- sous forme minérale : SO_4Ca , assez soluble dans l'eau.
- sous forme organique : éthers sulfurés, acide sulfo-cyanique, essences aromatiques, protéines sulfurées (cystine).

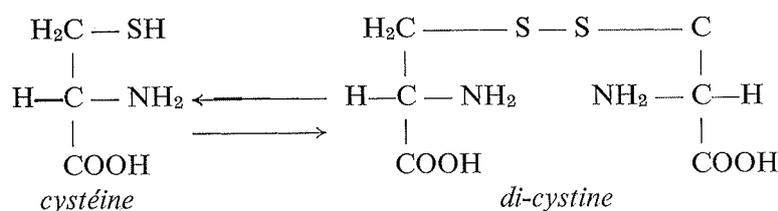
Le soufre est un élément essentiel de la co-enzyme A qui est à la base de la formation des triterpène, ergostérol, lanostérol, zymostérol, etc. Voilà pourquoi beaucoup de plantes oléagineuses (palmier à huile), médicinales et aromatiques (géranium) et les plantes à latex (caoutchouc) préfèrent des engrais sulfatés aux engrais chlorurés. Le soufre favorise la formation de l'huile dans les semences de lin. Le cycle physiologique de l'N est donc lié à celui du S. Celui-ci a un rôle aussi important que l'N et le P pour les plantes oléagineuses, surtout en sol pauvre en Mg (K. C. W. VENEMA, 1963).

Le soufre présent dans l'atmosphère et la pluie suffit à couvrir à 90 % le besoin en S des plantes. Les plantes qui croissent en sols riches en S n'absorbent cependant pas le S de l'atmosphère, mais plutôt par les racines (J. JENSENS, 1963).

Comme le soufre fait partie de beaucoup de protides, le cycle du S aura plusieurs points communs avec celui de l'N (W. DIJKSHOORN et al., 1967).

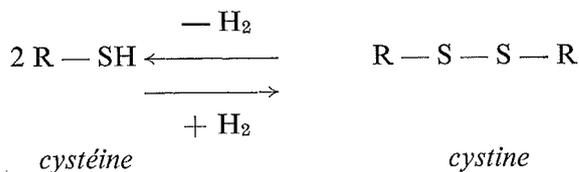
3.- Rôle physiologique du soufre

Le soufre joue un rôle physiologique important, mais incomplètement connu. On suppose qu'il influence le métabolisme parce que, comme le phosphore, on le trouve abondamment dans toutes les parties vitales. La plante réduit le soufre minéral (sulfates) en composés sulfhydrides ($-\text{SH}$) dont le premier semble être la cystéine qui, par condensation, fournit la di-cystéine (acides aminés sulfurés) :



La transformation de cystéine en di-cystéine est réversible et constitue un rédox.

La cystéine fait partie du glutathion (glutamine-cystéine-glycocolle) qui forme aussi un système rédox dans la respiration.



Seul le soufre réduit (sulfhydryde : $-\text{SH}$) est actif dans la plante; le sulfate est une réserve. Par opposition avec l' N qui, une fois réduit par la plante, n'est plus oxydé en NO_3 , le S réduit peut être réoxydé en SO_4^{2-} , qui reste en réserve dans la plante.

Les plantes qui ont une carence en soufre diminuent leur assimilation des nitrates par hydrolyse des albumines déjà formées, ce qui augmente la teneur en amines et amides.

D'ailleurs, il existe une relation entre le soufre organique des plantes et leur azote organique (W. DIJKSHOORN, 1967).

La concentration de S dans les parties aériennes des trèfles est en relation linéaire avec la température. Ceci n'est pas le cas pour les racines où l'on enregistre un minimum d'absorption entre 15-21°C (C. M. MCKELL, A. M. WILSON, 1963).

4.- *Formes utiles*

C'est la forme la plus oxydée : les sulfates. Les sulfures sont des poisons, surtout quand ils se transforment en H₂S (dans les sols tourbeux par exemple). La fleur de soufre, répandue sur un sol trop alcalin, s'oxyde petit à petit en SO₄H₂, ce qui réduit l'alcalinité trop grande du sol.

L'ion SO₄²⁻ est moins mobile dans la plante que le NO₃⁻; il y arrive donc plus tard, au printemps. Cela explique aussi qu'une carence en soufre se fait sentir surtout sur les feuilles jeunes, car le soufre ne remonte pas facilement des feuilles inférieures (vieilles) aux supérieures.

5.- *Carence*

Une carence en soufre affecte la photosynthèse qui se fait anormalement. Symptômes : les feuilles jaunissent, les plantes restent chétives (Société du Superphosphate, 1963).

Comme le S fait partie de plusieurs protides, une carence en S aura des points communs avec celle de l'N.

XI.4.- LE SÉLÉNIUM

A.- DANS LE SOL

Il s'y trouve sous cinq formes différentes : Se élémentaire, pyritique, sélénite, séléniate et Se organique. Aux États-Unis, le Se se rencontre surtout dans les dépôts crétacés, dans le perméen et le triassique.

Si le terrain est sujet à l'érosion, le Se s'accumule dans les fonds. Une application de S à un sol sélénieux diminue l'absorption de Se.

Ces expériences ont été exécutées en laboratoire, il reste à prouver maintenant que le même effet se réalise en plein champ.

B.- DANS LES PLANTES

Il peut s'y accumuler de façon à devenir toxique pour le bétail. Certaines espèces en contiennent plus que d'autres, même si elles sont cultivées dans le même sol. Ce sont des plantes indicatrices de Se : les genres *Stanley*, *Onopisis*, *Xylorrhiza* et *Astragalus*. Ces plantes contiennent parfois plusieurs milliers de p.p.m. tandis que les graminées atteignent au maximum 100 p.p.m.

Dans nos régions, une teneur de 10 à 20 p.p.m. provoque un empoisonnement chronique du bétail. Le froment à 10-12 p.p.m. est toxique pour l'homme.

— En dehors de ces régions sélénifères, les plantes en contiennent seulement 0,1-1,9 p.p.m. (A. BESSON, PARET, 1963). Les plantes peuvent contenir des doses appréciables de Se, sans présenter de symptômes de toxicité pour elles, mais peuvent devenir toxiques pour certains insectes : aphides. A tel point qu'on a appliqué au sol des sélénates de Na pour préserver le coton contre l'attaque de certains insectes. Il va sans dire que ce procédé est délicat puisque ces plantes peuvent intoxiquer les animaux et l'homme.

— Les plantes contiennent le sélénium sous formes minérales (sélénates) et organiques. Il semble donc faire partie de leur vie physiologique, probablement par substitution d'une partie du soufre par le sélénium.

Résumé — Conclusion

Pratiquement le sélénium n'a de l'importance que dans les régions à sol sélénieux. Les plantes de ces régions sont, en effet, toxiques pour le bétail. En dehors de ces régions, les plantes contiennent, exceptionnellement, des quantités de Se non toxiques pour elles-mêmes, mais susceptibles de le devenir pour le bétail (graminées) et pour les hommes (froment).