

Les racines au cœur du fonctionnement de la rhizosphère

Des connaissances pointues issues de la recherche aux applications possibles en AB

Par Philippe Hinsinger (Montpellier SUPAGRO - CIRAD - INRA - IRD¹)

¹ UMR 1222 Eco&Sols - Ecologie Fonctionnelle & Biogéochimie des Sols & Agro-écosystèmes (Montpellier SUPAGRO - CIRAD - INRA - IRD)



P. Hinsinger

Racine ligneuse d'une Myrtacée (eucalyptus, arbre endémique d'Australie) dans l'horizon profond (environ 4 m sous la surface) d'un sol sableux (Jandakot, Australie Occidentale), montrant très distinctement un changement de coloration autour de la racine, lié à une réprécipitation d'oxydes de fer dans la rhizosphère. Il est rare de pouvoir distinguer morphologiquement un effet rhizosphère comme celui-ci sur le terrain. Echelle : diamètre de la racine environ 1 cm.

Les connaissances sur la rhizosphère, volume de sol situé autour des racines vivantes et interagissant avec elles, se précisent : nombre de processus rhizosphériques susceptibles de réguler les cycles biogéochimiques du carbone (C) et des nutriments, la structure des communautés microbiennes dans les sols et, in fine, la nutrition et la santé des plantes, sont désormais identifiés. Les connaissances quant à la variabilité spatiale et plus encore temporelle de ces processus sont cependant encore fragmentaires, de même que la hiérarchie de ces processus dans différents types de sols et pour différentes espèces végétales ou consortia microbiens. Elles ouvrent cependant de multiples pistes pour la gestion des agro-écosystèmes en AB.

Glossaire

- 1. Rhizodéposition** : libération par les racines de composés organiques divers. Ce phénomène recouvre la production de cellules de la coiffe racinaire, la sécrétion de mucilage et la diffusion passive et contrôlée de composés solubles appelés exsudats racinaires (sucres, acides aminés et organiques, etc.).
- 2. Phytosidérophore** : composé organique produit par les végétaux de la famille des Poacées (graminées) et susceptible de chélater le fer en le rendant ainsi plus biodisponible. Ces composés sont des acides aminés de la famille de l'acide muginéique.
- 3. Sidérophore** : composé organique produit par les microorganismes et susceptible de chélater le fer en le rendant ainsi plus biodisponible. Ces composés appartiennent à diverses familles biochimiques, parmi lesquelles figurent les catécholates, hydroxamates, etc.
- 4. Elicitation** : activation d'un processus de défense dans les interactions plante-agresseur, suite à la reconnaissance d'un composé éliciteur lié à l'agresseur (produit par l'agresseur ou résultant de l'agression).

Le concept de rhizosphère a été développé par le microbiologiste visionnaire Hiltner qui perçut dès 1904 que ce volume de sol jouait un rôle singulier dans la régulation de la santé et de la nutrition des plantes, en lien avec la nature des exsudats racinaires. Depuis, nombre de travaux centrés sur l'étude des symbioses, et plus généralement en écologie microbienne des sols, sont venus corroborer cette vision. De multiples avancées ont été accomplies au cours des dernières décennies, notamment grâce au développement des outils moléculaires, mais aussi d'imagerie et d'analyses permettant de mesurer de multiples paramètres à l'échelle microscopique de l'interface entre sol et racines.

La rhizosphère, un milieu enrichi en matières organiques par les racines

Un processus majeur dans la rhizosphère consiste en la rhizodéposition de composés carbonés par les racines. Il est estimé que 40 % du C assimilé par les plantes au cours de la photosynthèse est alloué au compartiment souterrain, avec des variations importantes suivant les espèces végétales et leur environnement. Un tiers de ce C permet l'élaboration de la biomasse racinaire, un second tiers est respiré par les racines, alors qu'un dernier tiers correspond à la rhizodéposition¹ qui constitue une source d'énergie essentielle pour les microorganismes du sol. Les activités et les structures des communautés mi-



P. Hinsinger

Racines d'une Fabacée (féverole, légumineuse à graine) dans l'horizon superficiel d'un sol (essai INRA Toulouse-Auzeville), montrant très distinctement (i) des nodosités colorées en rose, signe du bon fonctionnement de la fixation symbiotique de l'azote, et (ii) des poils racinaires qui jouent un rôle manifeste dans l'agrégation de petites particules de sol. Il n'est pas possible visuellement de distinguer la rhizosphère du reste du sol X Echelle : diamètre des racines principales environ 1 mm.

robiennes de la rhizosphère sont ainsi considérablement affectées par rapport au reste du sol. Le sol est en effet un milieu contraignant par les faibles disponibilité et accessibilité des ressources, notamment en C. Ainsi, les points d'entrée de matières organiques fraîches que sont les racines et leurs rhizodépôts (notamment les exsudats racinaires) jouent un rôle majeur en écologie microbienne des sols, en stimulant les activités microbiennes et l'ensemble des chaînes trophiques qui en découlent. Par ailleurs, ce processus qui a lieu notamment à l'apex des racines, contribue à injecter des composés carbonés sur l'ensemble du profil de sol colonisé par les racines. Ce processus ne concerne pas seulement le cycle biogéochimique de C puisque les rhizodépôts peuvent contenir des nutriments (azote (N)) ou stimuler la minéralisation de matières organiques du sol et des nutriments (N ou phosphore (P)). La rhizodéposition est un processus pour lequel il manque encore de données quantitatives compte tenu de la difficulté de l'estimer au champ. Il existe de multiples facteurs génétiques et environnementaux de régulation de la rhizodéposition, qui compliquent la prédiction des flux mis en jeu effectivement dans les agro-

écosystèmes et leur contribution à la séquestration de C dans les sols.

Rhizosphère et nutrition des plantes

● **L'absorption d'eau et de nutriments par les racines est le moteur des flux de matière dans la rhizosphère.** Il en résulte un abaissement de la concentration des ions nutritifs (nitrate, ammonium, phosphate, potassium (K)...). Ce phénomène contribue à rendre biodisponibles des fractions supposées non ou peu disponibles telles que le K non échangeable. Ce processus qui se produit à l'échelle millimétrique autour des racines explique la contribution majeure que peut représenter la libération de K non échangeable dans le cycle du K dans les agro-écosystèmes, comme l'ont montré de nombreux essais agronomiques de longue durée. L'abaissement de concentration dans la rhizosphère engendre par ailleurs la diffusion des ions vers la surface des racines. Pour les ions les moins diffusibles tels que le phosphate ou la plupart des micronutriments, la portée de ce processus de diffusion est limitée: dans le cas de P, il s'avère que seuls les ions situés à une distance inférieure à environ 1 mm de la surface des racines sont accessibles. Le volume de la zone d'appauvrissement en ions phosphate d'une plante peut ainsi ne représenter qu'une fraction de l'ordre du pourcent de l'horizon cultivé, d'où l'importance pour les plantes d'augmenter leur surface d'absorption, via la croissance et le développement de racines fines, de poils racinaires et la symbiose mycorhizienne. Cependant, outre ce processus d'abaissement de la concentration en ions, la disponibilité des nutriments peut à l'inverse être augmentée dans la rhizosphère par de multiples processus mettant en jeu les activités des racines et/ou les communautés microbiennes du sol.

● **La modification du pH de la rhizosphère est un processus majeur à ce titre, compte tenu de l'implication du pH dans de nombreuses réactions chimiques et fonctions biologiques.** Elle a pour principale cause l'absorption des nutriments par les plantes: lorsqu'une racine

absorbe plus de cations (K, ammonium, calcium, magnésium) que d'anions (nitrate, phosphate, sulfate, chlorure), elle gère l'excédent de charges positives en excréant des protons dans son environnement, entraînant ainsi une acidification de la rhizosphère. Le processus inverse se produit lorsqu'elle absorbe plus d'anions que de cations. Par ailleurs, la respiration racinaire et microbienne conduit à une augmentation de la pression partielle de CO₂ et à une diminution du pH lorsque la dissociation de l'acide carbonique est significative (dans tous les sols excepté les plus acides). Dans la rhizosphère, les variations de pH peuvent atteindre jusqu'à 2 unités pH en quelques jours à peine. De telles variations de pH modifient les réactions chimiques qui régissent la biodisponibilité de nombreux nutriments dans le sol, particulièrement P, fer (Fe), zinc (Zn) et cuivre. A titre d'exemple, l'acidification de la rhizosphère peut permettre une augmentation de la disponibilité de P lorsqu'il est présent sous la forme de phosphates de calcium tels que dans les phosphates naturels (cf. Encadré 1).

● **La production par les racines et les microorganismes associés de molécules organiques visant à augmenter la biodisponibilité de nutriments est un autre trait majeur de la biogéochimie de la rhizosphère.** Parmi ces molécules figurent des enzymes (protéases, phosphatases...) impliquées dans la minéralisation de composés organiques aboutissant in fine à la libération de nutriments tels que N ou P. Une large part de ces enzymes a une origine microbienne, de sorte que la stimulation des activités microbiennes par la rhizodéposition joue un rôle indirect, mais les racines produisent également de telles enzymes. Par ailleurs, des molécules jouant un rôle de complexant ou chélatant de Fe et Zn peuvent être produites dans la rhizosphère, et contribuer ainsi à une augmentation de la biodisponibilité de ces micronutriments. Les Poacées (graminées) ont ainsi la capacité singulière de sécréter des quantités importantes de phytosidérophores²

qui expliquent leur aptitude à l'acquisition de Fe (et Zn) dans les sols où sa disponibilité est faible, ce qui contribue à leur faible sensibilité à la chlorose ferrique en sols calcaires. De nombreux microorganismes produisent des sidérophores qui ont de plus ou moins fortes capacités de chélater Fe et le rendre ainsi plus biodisponible. Ce processus s'est avéré jouer un rôle important dans la régulation des interactions entre microorganismes au sein des communautés microbiennes de la rhizosphère, avec des retombées sur la santé des plantes.

Rhizosphère et santé des plantes

En libérant massivement des rhizodépôts dans le sol, les racines sont susceptibles d'attirer à la fois des microorganismes bénéfiques et pathogènes. Des travaux récents ont montré la complexité des processus régulant ces équilibres au sein des communautés rhizosphériques, qui passent par l'échange de signaux moléculaires. Ainsi, la production

d'antibiotiques par des bactéries rhizosphériques du genre *Pseudomonas* peut être responsable d'un antagonisme efficace pour réduire les populations de champignons pathogènes du genre *Pythium*, avec des applications potentielles évidentes en lutte biologique contre des maladies telluriques. Le rôle des sidérophores dans les antagonismes entre bactéries et champignons pathogènes de la rhizosphère a pu être démontré dans le cas de maladies telles que la fusariose. Outre ces mécanismes de dialogue moléculaire au sein des communautés microbiennes, des travaux récents ont montré des échanges de signaux entre celles-ci et les plantes; par exemple, l'élicitation de réactions de défense de la plante à l'attaque de microorganismes pathogènes peut en résulter. Certains signaux moléculaires sont des substances volatiles qui ont des impacts à longue distance: il a ainsi été montré que certains génotypes de maïs, en réponse à l'attaque de larves d'insectes parasites de leurs racines, pouvaient

Les légumineuses - synergie entre acquisition d'azote et de phosphore

Un double atout :

Dans un contexte de réduction des intrants fertilisants, la place des Fabacées (légumineuses) en agriculture mérite d'être augmentée à plusieurs titres : en raison de (i) leur aptitude à accéder au réservoir inépuisable d'azote que constitue N₂ atmosphérique, via la fixation symbiotique réalisée par les partenaires bactériens (rhizobium), (ii) l'acidification provoquée par la fixation de N₂, qui augmente la biodisponibilité de formes peu disponibles de P, telles que les phosphates de calcium. Il a été montré une large variabilité génotypique quant à l'aptitude à acidifier la rhizosphère en situation de disponibilité limitante de P chez le haricot et diverses autres espèces.

émettre des molécules attirant des nématodes entomophages situés à plusieurs centimètres des racines, résultant en une réduction de la pression parasitaire.

Des pistes pour la sélection des plantes ou la gestion des peuplements végétaux...

En AB, l'enjeu est d'assurer une gestion durable des ressources minérales, organiques et biologiques des sols en tirant parti de la complexité des réseaux d'acteurs et des processus écologiques qui régulent les flux d'éléments et la biodiversité dans la rhizosphère et au-delà. Parmi ces pistes, les racines étant au cœur du fonctionnement de la rhizosphère, il semble utile de jouer davantage sur ce levier d'action considérable qu'est la plante. Les modalités de la sélection variétale des dernières décennies ont sans doute conduit à contre-sélectionner des traits racinaires intéressants dans le contexte de l'AB. Notre connaissance actuelle de la rhizosphère ouvre des perspectives nouvelles pour la sélection de génotypes mieux adaptés à une agriculture à bas intrants. En outre, mieux exploiter la diversité fonctionnelle caractérisant les peuplements végétaux naturels, dans le cadre de cultures associées ou de l'agroforesterie, devrait permettre l'expression d'interactions positives entre les rhizosphères des espèces associées, qualifiées de facilitation, à l'inverse des processus de compétition qui régissent les peuplements monospécifiques mono-variétaux qui dominent l'agriculture « moderne ».

BIBLIOGRAPHIE

- Dessaux Y., Hinsinger P. & Lemanceau P. (2010) Rhizosphere – Achievements and Challenges, Springer 535pp.
- Hinsinger P., Brauman A., Bernard L., Chotte J.L., Drevon J.J., Gérard F., Jaillard B., Le Cadre E., Plassard C. & Villenave C. (2008) Le sol autour des racines, la rhizosphère, interface vivant/minéral. In : Le Sol (P. Stengel, L. Bruckler & J. Balesdent Eds.), Quae, France, pp. 62-67.
- Hinsinger P., Bengough A.G., Vetterlein D., Young I.M. (2009) Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321, 117-152.
- Hinsinger P., Schneider A. & Dufey J.E. (2005) Le sol, ressource en nutriments et biodisponibilité. In : Sols et Environnement (MC Girard, C Walter, JC Rémy, J Berthelin & J.L. Morel Eds.), Dunod, France, pp. 285-305.
- Jaillard B., Brunel B. & Mousain D. (2005) La rhizosphère, interface entre le sol et la plante. In : Sols et Environnement (MC Girard, C Walter, JC Rémy, J Berthelin & J.L. Morel Eds.), Dunod, France, pp. 306-325.
- Lemanceau P., Le Roux X. & Martin F. (2008) L'écologie microbienne du sol. Vers une approche intégrée. In : Le Sol (P. Stengel, L. Bruckler & J. Balesdent Eds.), Quae, France, pp. 68-73.
- Lemanceau P., Steinberg C. & Alabouvette C. (2008) Santé des plantes et microflore du sol. In : Le Sol (P. Stengel, L. Bruckler & J. Balesdent Eds.), Quae, France, pp. 68-73.
- Mure J.P. (2005) La symbiose mycorhizienne : une association bénéfique entre plantes cultivées et champignons du sol. *Alter Agri* 69, 25-28.

