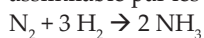


La fixation de l'azote de l'air par les plantes

Une symbiose bactérie/plante

Certaines plantes, comme les protéagineux (pois, féverole, lupin), la luzerne, le soja, les légumes secs (lentille, pois chiche), appartenant à la famille des légumineuses, sont capables de fixer l'azote de l'air pour compléter ou suppléer l'absorption racinaire d'azote minéral.

Les seuls organismes vivants capables de fixer l'azote atmosphérique sont des bactéries du genre *Rhizobium*, présentes naturellement dans le sol. Elles possèdent une enzyme, la nitrogénase, qui convertit le diazote de l'air en ammoniac, forme assimilable par les plantes :



Dans les procédés industriels, cette réaction chimique demande une énergie importante (450°C et 400 bars de pression).

Les bactéries provoquent la formation de nodosités sur les racines en pénétrant par les poils racinaires.

Une association symbiotique

La capacité qu'ont les légumineuses à fixer l'azote atmosphérique est donc le fruit d'une association symbiotique entre la plante et le *Rhizobium*. Dans cette relation gagnant/gagnant, chaque partenaire apporte à l'autre les moyens de se développer. La plante fournit les sucres et l'énergie issus de la photosynthèse au *Rhizobium*.

En contrepartie,

elle bénéficie de l'azote minéral assimilable produit par le *Rhizobium* à partir de l'azote de l'air. Ainsi, les légumineuses sont autonomes en azote et n'ont pas besoin d'engrais minéral pour leur croissance.

Cette activité symbiotique s'opère dans les nodosités. Ces petites boursouflures se forment sur les racines des légumineuses, sous l'action des *Rhizobium*.

L'activité fixatrice dépend de la biomasse des nodosités et se visualise par une couleur rosée des nodules actifs. En pois, après l'apparition des premières nodosités, la quantité de nodosités augmente très rapidement pour atteindre un maximum au début de la floraison. Puis, en général, le nombre de nodosités stagne plus ou moins jusqu'à 3 semaines après fin floraison, avant de chuter fortement en fin de cycle.

Un dialogue plante/bactérie précède la formation des nodosités

La formation des nodules racinaires met en jeu un dialogue moléculaire complexe entre la plante-hôte et les rhizobiacées.

Les racines sécrètent divers composés, comme les flavones, qui attirent les *Rhizobium* du voisinage. En réponse, les

bactéries émettent des « facteurs de nodulation ». Sous leur action, les poils absorbants des racines changent leur direction de croissance et forment une structure en crosse de berger, qui enferme les *Rhizobium*. Les bactéries peuvent alors pénétrer à l'intérieur des racines grâce à un cordon d'infection.

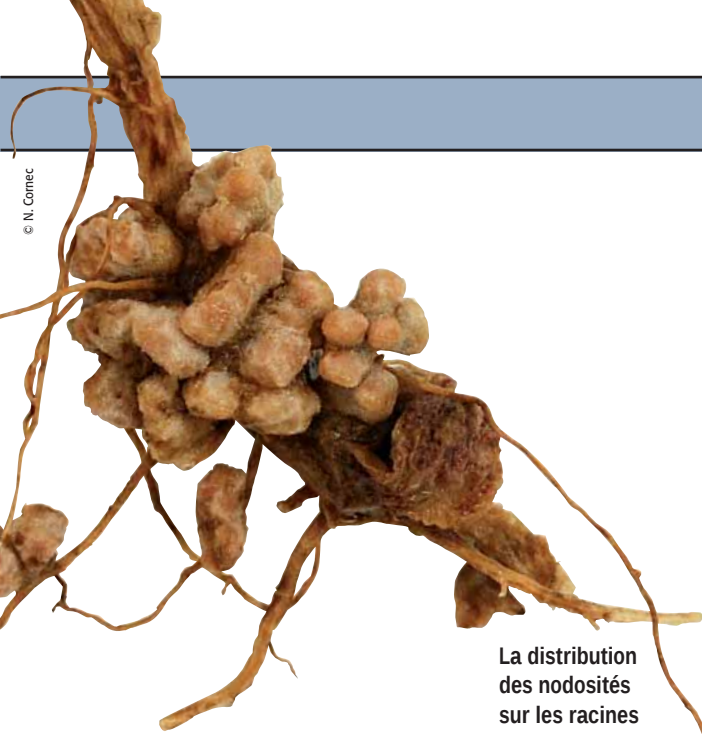
Le *Rhizobium* en symbiose convertit l'azote atmosphérique (N_2) en azote ammoniacal (NH_3), précurseur des acides aminés nécessaires pour constituer les protéines des plantes.

Au même moment, la racine répond à l'infection par une division cellulaire (apparition d'un méristème nodulaire) qui conduit à la fusion entre les vésicules contenant les bactéries et le cortex racinaire : une nodosité apparaît.

La nodosité poursuit sa croissance, un tissu conducteur se développe et la relie au xylème et au phloème : les échanges de matières peuvent commencer entre les deux « associés ».

Un pH trop bas, une carence de soufre, la présence de bactériophages empêchent le développement du *Rhizobium*. Les contraintes biotiques (maladies ou adventices) et abiotiques (basses ou hautes températures, stress hydrique ou excès d'eau) que subit la plante influent aussi sur l'efficacité de la fixation symbiotique.





Deux sources d'azote complémentaires

La nutrition azotée des légumineuses repose à la fois sur l'assimilation de l'azote du sol par les racines et sur la fixation de l'azote de l'air. Lorsque l'azote minéral est disponible, l'assimilation racinaire complète, voire remplace, la fixation symbiotique.

Pour le pois, il a été montré qu'au champ, tant que la disponibilité en azote minéral dans le sol est supérieure à 60 kg N/ha, la fixation symbiotique est inhibée. L'assimilation d'azote minéral du sol est alors la seule voie d'acquisition d'azote par les plantes.

Lorsque les reliquats azotés sont élevés, cette voie est donc privilégiée en début de cycle. Lorsque la quantité d'azote minéral du sol devient inférieure à environ 60 kg N/ha, la fixation symbiotique « se remet à fonctionner ». Au cours du cycle, on peut avoir alternance de phases avec ou sans fixation symbiotique.

En conditions habituelles en Europe, de 50 à 70 % des besoins d'une culture de pois sont fournis par la fixation symbiotique.

Les études les plus récentes ont permis de sélectionner des souches de *Rhizobium* hautement fixatrices d'azote tant sur la luzerne que sur le soja.

La sélection variétale des protéagineux donne actuellement la priorité à d'autres caractères d'intérêt agronomique plus marqué (rendement, tenue de tige, résistance aux maladies et au froid). Cependant, des études sur des variétés de pois hyper-nodulants ont été menées et

La distribution des nodosités sur les racines n'est pas régulière. Elles sont majoritairement situées dans la partie supérieure du système racinaire, près du pivot.

Pour le pois et la féverole, les espèces de *Rhizobium* sont présentes naturellement dans les sols. Pour le soja ou le lupin, il est nécessaire d'apporter l'inoculum lors du premier semis.

La symbiose, une des six interdépendances biologiques

La symbiose désigne la relation durable et réciproquement bénéfique qu'exploitent deux espèces. Elle peut être obligatoire pour la survie et le développement de chacune des espèces, ou non obligatoire. Dans ce dernier cas, on parle de mutualisme : les deux espèces peuvent être autonomes, mais améliorent leurs conditions de vie si elles s'associent. Le lichen est une symbiose obligatoire entre une algue et un champignon.

Il existe d'autres types d'interaction biologique entre espèces (*tableau*). La plus répandue en agriculture est le parasitisme : l'une des espèces vit aux dépens de l'espèce-hôte. Les champignons sont des parasites des cultures.

De leur côté, les adventices ne sont pas vraiment des parasites car elles n'ont pas besoin des cultures pour se développer. Elles entretiennent une relation de type « amensalisme » avec les plantes cultivées : l'espèce qui couvre vite le sol empêche l'autre de se développer faute de lumière.

Dans le règne animal, on peut trouver des relations dans lesquelles une seule espèce profite de l'autre sans lui nuire. On parle de commensalisme. Le poisson rémora profite des restes de nourriture de la raie manta.

On peut rencontrer des relations de compétition, au sens écologique : les deux espèces se concurrencent pour la même nourriture. Enfin, on parle de neutralisme quand deux espèces cohabitent sur le même territoire sans se concurrencer.

Les différentes interactions possibles entre deux espèces interdépendantes

		Espèce X		
		nuisible	neutre	bénéfique
Espèce Y	nuisible	compétition	amensalisme	parasitisme, prédation
	neutre	amensalisme	neutralisme	commensalisme
	bénéfique	parasitisme, prédation	commensalisme	symbiose

➔ Les principales interdépendances biologiques sont le parasitisme (relation - +), le commensalisme (relation 0 +) et la symbiose (relation ++). Dans ces trois cas, l'une des espèces profite de l'autre.

permettent de progresser dans la compréhension des mécanismes et peut-être d'améliorer ce caractère à l'avenir, surtout en situation de stress. ■

Isabelle Chaillet
ARVALIS – Institut du végétal
i.chaillet@arvalisinstitutduvegetal.fr

Nicolas Bousquet



Les nodosités n'ont pas la même taille selon les espèces (féverole à gauche, pois à droite) car les espèces de *Rhizobium* ne sont pas les mêmes d'une culture de légumineuse à l'autre.