

1989 INPT 003 A
Rouge

N° d'ordre: 293

THESE

présentée
pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

SPECIALITE: Traitements des matières premières végétales

par

Mlle Anne BERNADAC



CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA SELECTIVITE DE
L'ABSORPTION DES MACROELEMENTS PAR LE
SORGHO (*SORGHUM DOCHNA F.*)

Soutenue le 8 décembre 1989 devant le jury composé de:

M. MORARD P. Président
MM. ANDRE L.
 BERTONI G.
 MAERTENS C. Membres
 MENGEL K.
 VALLES V.

A mes parents

REMERCIEMENTS

Je dois ma formation en nutrition minérale à Mr le Professeur MORARD. Je lui suis reconnaissante de la façon dont il a dirigé ce travail, ayant toujours témoigné à mon égard confiance et disponibilité. Qu'il trouve ici l'assurance de ma profonde gratitude.

Je remercie vivement Mr ANDRE, Professeur de Pédologie à l'ENSAT, Mr MAERTENS, Directeur de Recherches à l'INRA et Mr MENGEL, Professeur de nutrition minérale de l'Université de GIESSEN d'avoir bien voulu être les rapporteurs de ce travail et de participer au jury de thèse.

Que Mr VALLES, Maître de Conférences à l'ENSAT trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour avoir suivi mon travail de thèse et pour sa présence au jury.

Je remercie vivement Mr BERTONI, Maître de Conférences à l'ENSAT, pour son aide au moment de la rédaction et pour ses remarques qui ont contribué à enrichir ce manuscrit. Je le remercie également pour avoir bien voulu faire parti du jury.

Je remercie Mlle BERRIER et Mr DELMAS de l'INRA de Versailles qui ont effectué les observations au microscope électronique et à la microsonde.

J'associe à mes remerciements le personnel du laboratoire, Mr ANNE, Mr COUVRAND et Mme PINNA, ainsi que les étudiants, en particulier mes amis Laurence ESPAGNACQ, Maritchü GUIRESSE et Jean-Marc LLORENS pour leur soutien.

Enfin, que ceux qui ont pu m'aider au cours de ces années de thèse, Raymond, Jean-Charles, Claire et Laury reçoivent le témoignage de mon affection.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS.....	2
SOMMAIRE.....	3
INTRODUCTION.....	4
CHAPITRE 1.....	5
CHAPITRE 2.....	24
CHAPITRE 3.....	48
CHAPITRE 4.....	68
CHAPITRE 5.....	100
CHAPITRE 6.....	110
CONCLUSIONS GENERALES.....	128
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	133
TABLE DES MATIERES.....	145
LISTE DES FIGURES.....	150
LISTE DES TABLEAUX.....	153
LISTE DES ILLUSTRATIONS	155
LISTE DES ANNEXES	156
ANNEXES	157

INTRODUCTION

La physiologie de la nutrition minérale s'applique à décrire et à expliquer la relation sol-plante ou encore racine-milieu nutritif.

Dans ce but, les études entreprises sur ce sujet ont conduit à simplifier le système. C'est ainsi que les cultures hors-sol sont un outil précieux car elles permettent d'éliminer les facteurs propres au sol. L'utilisation des solutions nutritives donne des milieux nutritifs dont on choisit la composition et que l'on peut contrôler facilement.

Dans ce travail, dans le but de mieux caractériser les facteurs qui interviennent dans la relation plante-milieu nutritif, nous avons intégré des notions de thermodynamique des solutions. Ces notions ont été appliquées aux solutions nutritives pour mieux connaître l'état chimique des éléments nutritifs dans ces solutions.

Cette approche nous permettra de voir en quoi la prise en compte de nouveaux paramètres, tels l'activité des ions en solution modifie la vision que l'on a des relations plante-milieu nutritif et plus particulièrement, de la sélectivité de l'absorption racinaire.

CHAPITRE 1

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Nous énoncerons dans un premier temps les principales propriétés chimiques des solutions aqueuses. Nous exposerons ensuite les connaissances actuelles sur les relations plante-milieu nutritif en montrant comment la chimie des solutions peut intervenir.

I - DONNEES THERMODYNAMIQUES

Nous présentons ici les principales relations de la thermodynamique des solutions et plus particulièrement les notions de potentiels chimiques et d'interactions ioniques dans un milieu aqueux.

Les principes fondamentaux de la thermodynamique ne seront pas rappelés. On pourra trouver ces données dans les ouvrages de STUMM et MORGAN (1981), GUGGENHEIM (1985) et PYTCKOWICZ (1979). Ceux-ci, ainsi que les thèses de FRITZ (1975) et PERRET (1982) ont servis de base à cet exposé.

A - POTENTIEL CHIMIQUE ET ACTIVITE.

Dans des conditions de température et de pression constantes, la fonction d'état caractérisant un système est l'enthalpie libre G (ou énergie libre de GIBBS). L'enthalpie libre d'un système, à température et pression constantes, a tendance à diminuer et l'état d'équilibre du système correspond alors au minimum de G.

Il est utile de connaître la variation de G lorsque varie le nombre de moles n_i du constituant i dans le système. On est amené à considérer l'enthalpie libre molaire partielle:

$$\mu_i = \left(\frac{\partial G}{\partial n_i} \right)_{T, P, n_j}$$

où n_j désigne les nombres de moles des autres composés, T et P représentant la température et la pression, constantes.

μ_i est l'énergie libre molaire partielle du constituant i ou potentiel chimique de i. Il caractérise l'état d'un composé donné i dans une phase donnée et dans des conditions déterminées.

L'équation de GIBBS-DUHEM exprime la condition d'équilibre du système (G minimum) pour les potentiels chimiques. A température et à pression constantes :

$$dG = \sum_i \mu_i dn_i = 0$$

Cette équation n'est valable que lorsque seul, le potentiel chimique intervient. S'il existe un autre potentiel (dû par exemple, à l'existence d'un champ électrique), la variation de l'enthalpie libre est alors la somme des différents potentiels.

Le potentiel chimique d'un constituant i et son activité a_i dans une solution sont reliés par l'expression suivante :

$$\mu_i = \mu_0 + RT \ln a_i$$

μ_0 = potentiel chimique standard

R = constante des gaz parfaits

T = température

L'activité mesure l'énergie d'un constituant, et c'est cette grandeur intensive qui détermine les échanges ou changements d'état du composé : réactions chimiques, changement de phase,....

Cette relation a été établie par analogie avec celle concernant les gaz. Nous ferons donc un rappel sur le cas des gaz parfaits. Pour les gaz parfaits, la variation d'enthalpie libre (ΔG), à température constante et pour un système fermé, ne dépend que de la pression.

$$\Delta G = \int_{P_0}^{P_1} V \cdot dP = nRT \ln \frac{P_1}{P_0}$$

et la variation de potentiel chimique pour un gaz parfait est:

$$\mu_i - \mu_0 = RT \ln \frac{P_1}{P_0}$$

Dans le cas d'un gaz parfait, la variation de potentiel chimique est donc directement proportionnel au logarithme de la pression. Dans la pratique, tous les gaz ne suivent pas cette loi, surtout aux fortes pressions. On introduit alors la fugacité comme pression idéale, c'est-à-dire la pression qu'aurait le gaz réel s'il était parfait (fig. 1).

$$f_1 = \lambda P_1$$

P_1 = pression du gaz (atmosphère)

f_1 = fugacité du gaz (atmosphère)

λ = coefficient de fugacité du gaz

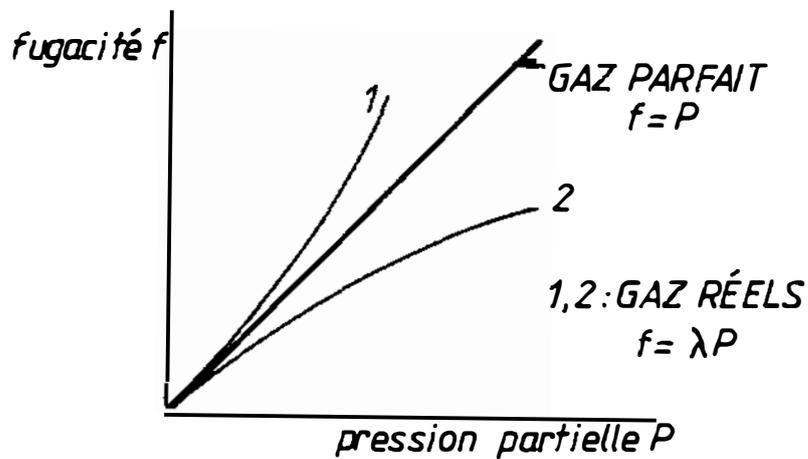


Figure 1 : Fugacité des gaz parfaits et des gaz réels. (FRITZ, 1975)

On peut alors généraliser la relation entre le potentiel chimique et la pression pour tous les gaz.

$$\mu_1 - \mu_0 = RT \ln \frac{f_1}{f_0}$$

μ_0 est le potentiel chimique du composé à l'état standard (fugacité f_0 de une atmosphère) et :

$$\mu = \mu_0 + RT \ln f$$

$$f = \frac{f_1}{f_0} \text{ est sans dimension.}$$

Cette relation a été généralisée pour tous les composés. Si, par définition, l'activité $a = \frac{f_1}{f_0}$, on peut écrire :

$$\mu = \mu_0 + RT \ln a$$

L'activité est reliée à la molalité (concentration exprimée en mole/kg d'eau) par la relation :

$$a = \gamma m$$

a = activité
 γ = coefficient d'activité
 m = molalité

Par analogie avec les gaz parfaits et réels, on peut parler de solution idéale et non idéale. Le comportement non idéal d'une solution est dû aux interactions au sein de celle-ci, interactions ioniques d'une part et également interactions ion-solvant. Par contre, plus une solution est diluée, c'est-à-dire moins elle subit d'interactions, plus son comportement se rapproche de l'idéalité. Le coefficient représente l'écart à l'idéalité de la solution et tend vers 1 lorsque la solution est diluée.

L'activité d'un constituant est la concentration théorique que devrait avoir ce constituant si l'on voulait décrire les propriétés thermodynamiques dans un système idéal. Il faut noter que : à l'état standard $a = 1$

l'activité est un nombre sans dimension.

Dans la pratique, l'activité est la grandeur employée dans les études des mécanismes physico-chimiques régissant le comportement des systèmes naturels.

B - INTERACTIONS AU SEIN D'UNE SOLUTION AQUEUSE.

Plusieurs types d'interactions peuvent être décrits. En principe, le coefficient d'activité devrait les prendre en considération. On peut distinguer :

- les Interactions Coulombiennes, de type électrostatique (attraction entre ions de charge opposée et répulsion entre ions de même charge) qui sont des interactions à longue distance. Dans les solutions diluées, ce sont celles qui jouent majoritairement. Elles sont prises en compte dans la loi de DEBYE-HUCKEL pour le calcul des coefficients d'activité.

- des interactions à courte distance de type forces de Van der Waals. Elles peuvent être négligées pour les solutions de faibles concentrations.

- enfin, il faut prendre en compte les interactions dues à l'hydratation des ions en solution. Les ions créent dans leur voisinage une densité de charge d'autant plus importante que l'ion est petit et chargé. Il en résulte une réorganisation des molécules d'eau au contact des ions. De façon à simplifier, on peut distinguer deux niveaux d'interactions dues au solvant. D'une part, au voisinage proche de l'ion, existe une coquille hydratée, constituée de molécules d'eau liées à l'ion et qui se déplacent avec lui. Ceci est caractérisé par le nombre d'hydratation primaire (BOCKRIS et REDDY, 1972). Ce phénomène est pris en compte de manière indirecte par le terme a° de la relation de DEBYE-HUCKEL permettant le calcul des coefficients d'activité. Il faut noter que cet état d'hydratation est à prendre en compte même pour les solutions diluées. D'autre part, dans le cas de solutions plus concentrées, l'influence des ions sur le solvant devient plus importante et va au-delà de la coquille hydratée. Les propriétés du solvant sont alors modifiées, sa constante diélectrique, par exemple, peut être modifiée. Ce dernier phénomène est difficile à mettre en évidence aussi bien du point de vue théorique que du point de vue expérimental (CONWAY, 1979). Ce dernier type d'interaction n'est pas pris en compte dans le modèle de calcul des activités.

II - RELATIONS ENTRE UN VEGETAL ET SON MILIEU NUTRITIF.

Les relations entre une plante et son milieu nutritif peuvent être considérées à plusieurs niveaux. Leur approche peut être fondamentale et de nombreuses théories sur les mécanismes d'absorption ont été élaborées: dans ce cas, seuls les problèmes liés à la physiologie végétale sont pris en considération.

On peut avoir une approche plus globale et plus agronomique en étudiant la composition du végétal par rapport à son milieu nutritif (sol ou milieu artificiel). Il s'agit là de nutrition minérale dans un sens plus global, dont l'application est généralement une amélioration de la fertilisation.

La distinction entre ces deux types d'étude correspond plus à des différences de méthodes d'études et d'échelle à laquelle elles sont effectuées qu'à une différence au niveau du végétal. En effet, les premières sont faites le plus souvent sur des algues unicellulaires ou des organes excisés, et éliminent tout facteur autre que celui étudié, alors que les secondes s'appliquent à des plantes entières et englobent tous les paramètres de la nutrition sans forcément les différencier. Cependant, de manière simplifiée, on peut dire que la composition totale d'une plante est la conséquence de divers mécanismes d'absorption et de translocation qui sont intervenus en différents secteurs de la plante et à différentes périodes. Dans ce travail, nous privilégierons le second type d'approche.

Dans ce chapitre, je ferai un rappel sur les données actuelles dans ces domaines, en reprenant la distinction entre mécanismes d'absorption au niveau de la racine ou de la cellule et études au niveau plus global de la plante entière, et ceci uniquement pour des raisons de clarté d'exposé. Je m'efforcerai dans chacun des cas de montrer l'intérêt de considérations thermodynamiques et plus particulièrement de la prise en compte des activités ioniques en solution. On donnera ensuite une définition de la sélectivité de l'absorption après avoir fait une synthèse des données bibliographiques sur ce sujet.

A - MECANISMES D'ABSORPTION RACINAIRE.

Depuis longtemps, on a remarqué que deux des principales caractéristiques de l'absorption sont la sélectivité et l'accumulation. Ceci se traduit par le fait que, généralement, les éléments indispensables sont plus concentrés à l'intérieur du végétal qu'à l'extérieur et cette accumulation est plus ou moins importante suivant l'élément. L'absorption racinaire s'effectue à partir d'une solution aqueuse contenant les éléments nutritifs, qu'elle soit solution du sol ou solution nutritive : donc, les phénomènes impliqués font intervenir des ions. On est donc amené à considérer les phénomènes intervenant entre le végétal et les ions en solution.

1) ADSORPTION DE LA PAROI OU DE LA MEMBRANE.

Le passage de la paroi pectocellulosique des cellules racinaires est la première étape dans l'absorption d'un élément, qui atteint ensuite la membrane plasmique. Cette paroi a toujours été considérée comme perméable aux ions qui peuvent donc la traverser facilement et de façon spontanée. Cependant, la paroi pectocellulosique et la surface du plasmalemme présentent des charges négatives susceptibles d'attirer et de fixer des cations, de les adsorber donc, et d'intervenir ensuite dans leur absorption. Ces phénomènes de fixation et d'échanges cationiques peuvent être appréhendés par des considérations thermodynamiques.

La loi de DONNAN est en général la base de travail sur ce sujet. Elle donne une égalité entre les rapports d'activité des éléments considérés de part et d'autre de la membrane. Par exemple :

$$\left(\frac{aK^+_{int}}{aK^+_{ext}} \right) = \left(\frac{aCa^{++}_{int}^{1/2}}{aCa^{++}_{ext}} \right) = \left(\frac{aNO_3^-_{ext}}{aNO_3^-_{int}} \right) = \left(\frac{aSO_4^-_{ext}^{1/2}}{aSO_4^-_{int}} \right)$$

Dans bien des cas, les activités sont assimilées aux concentrations, mais, AYADI et al. (1980) font remarquer qu'au niveau de la paroi, on ne peut pas raisonner en terme de concentration et qu'il faut utiliser les activités ioniques. En effet, à ce niveau, du fait de la présence de polyélectrolytes, les activités des ions peuvent être faibles bien que leurs concentrations externes soient importantes. Dans la même optique, DEMARTY et al. (1978) ont introduit un coefficient de déviation à la loi de DONNAN intégrant toutes les interactions dues à la paroi ainsi que la différence d'activité de l'eau aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur.

D'autres auteurs (BUSH et McCOLL, 1987) ont préféré traiter les problèmes d'échanges en terme de loi d'action de masse, intégrant donc automatiquement des paramètres thermodynamiques tels que l'activité. Dans cette même optique, CRAMER et LAUCHLI (1986) montrent que le déplacement du calcium par le sodium au niveau de la

surface du plasmalemme est relié aux rapports des activités Ca/Na dans la solution externe.

L'importance des phénomènes d'adsorption dans la totalité de l'absorption d'un élément est encore discuté. Si certains auteurs y voient un facteur de sélectivité non négligeable (WACQUANT et PASSAMA, 1971), d'autres ont mis en évidence que la répartition des éléments de part et d'autre du plasmalemme ne peut être simplement expliquée par l'adsorption. En effet, il faut, de toutes façons, considérer comme majeure l'intervention de processus dépendants du métabolisme, tel la différence de potentiel électrochimique de part et d'autre de la membrane.

2) LE POTENTIEL TRANSMEMBRANAIRE.

Dans le processus de l'absorption, l'étape reconnue comme la plus importante et la plus difficile à expliquer est le passage de la membrane plasmique, sa nature lipophile la rendant imperméable aux ions nutritifs.

Ainsi, le moyen par lequel les ions traversent cette membrane est encore hypothétique. On pense à l'intervention de transporteurs ou d'ionophores ou, plus généralement, d'un système de transport permettant le passage, mais de telles entités n'ont pu être matériellement mises en évidence dans la membrane.

Par contre, les travaux actuels mettent de plus en plus en évidence l'importance de l'existence d'une différence de potentiel transmembranaire, "moteur" de l'absorption. Ce potentiel transmembranaire, assimilé à un potentiel électrochimique est la cause principale de l'absorption cationique (MENGEL, 1984) et selon certaines études (ULLRICH-EBERIUS et al., 1981; LIN, 1981), serait également celle de l'absorption des anions. Cette différence de potentiel électrochimique de part et d'autre de la membrane plasmique a été, dans un premier temps, assimilée à une différence de potentiel de diffusion (DAINTY, 1962), mais actuellement on l'attribue pour une part majeure au résultat de l'hydrolyse de l'ATP par des ATPases membranaires (HIGINBOTHAM, 1973; LEONARD et HOTCHKISS, 1976). Cette réaction produit des protons qui sont sécrétés vers le milieu extérieur et il en résulte un gradient de concentration en H^+ et un gradient électrique (le cytoplasme

étant basique et négatif par rapport au milieu extérieur) de part et d'autre de la membrane. Le potentiel électrochimique résultant est considéré comme la "force motrice" de l'absorption des cations et indirectement des anions.

De façon générale, un potentiel électrochimique a pour expression :

$$\mu = \mu_0 + RT \ln a + zF\psi$$

μ = potentiel électrochimique	a = activité de l'ion
μ_0 = " " standard	z = charge de l'ion
R = constante des gaz parfaits	F = constante de Faraday
T = Température (°K)	ψ = potentiel électrique

La connaissance du potentiel électrochimique nécessite donc la connaissance des activités et du potentiel électrique. Il en est de même pour les expressions qui sont largement employées dans les études de l'absorption : équations de Nernst, de Goldman et d'Ussing-Teorell (GUTKNECHT, 1966; HIGINBOTHAM, 1971; DAVIS et HIGINBOTHAM, 1976; NEWMAN et al., 1987). Les mesures de différence de potentiel transmembranaire s'effectuent à l'aide de microélectrodes; ce sont des mesures délicates. DAINTY (1962) insiste sur les difficultés de ce type de mesure. Les valeurs d'activités peuvent également être obtenues au moyen d'électrodes (BOWLING, 1972).

Les études actuelles sur les mécanismes d'absorption font donc appel à des notions thermodynamiques telles que, par exemple, le potentiel électrochimique et la loi d'action de masse pour l'adsorption. Le terme d'activité apparaît dans ces théories et doit donc être pris en compte. Beaucoup d'auteurs prennent pour hypothèse que l'activité diffère peu de la concentration du fait de l'utilisation de solutions diluées. Or, il s'agit là d'une approximation qui est mauvaise dans bien des cas (DAINTY, 1962). Car, même si les interactions sont moindres à faible concentration, elles sont différentes suivant l'élément et si l'hypothèse est acceptable pour certains ions et dans certains cas, elle ne l'est plus pour d'autres (CRAMER et al., 1986; EVANGELOU et WAGNER, 1987, MORARD et al., 1987). Bien que la tendance soit de considérer avec plus de rigueur ces paramètres, la prise en compte de l'activité ne se fait pas unanimement. Ceci, peut-être, car elle fait appel à

des concepts théoriques et à des méthodes expérimentales peu simples à manipuler.

Dans les études concernant la disponibilité des éléments dans un sol pour la plante, la notion d'activité est plus courante.

B - RELATION PLANTE-MILIEU NUTRITIF.

Chronologiquement, l'activité ionique des éléments a d'abord été employée, dans les années 60, pour décrire les processus chimiques et physico-chimiques entre solution et minéraux dans le sol (précipitations, dissolution des minéraux etc...). En effet, on s'est aperçu que les propriétés des solutions d'électrolytes ne s'exprimaient pas de manière simple et générale en fonction des concentrations mais en fonction de cette autre grandeur qu'est l'activité. Elle a ensuite été adoptée, toujours pour les mêmes raisons, dans les études d'échanges entre les solutions du sol et les minéraux tels les argiles. Puis, du fait de l'intervention de la capacité d'échange des sols dans la nutrition de la plante, les chercheurs travaillant sur les relations sol-plante ont mis en évidence l'importance de l'activité ionique par rapport à la plante elle-même.

Ainsi, dans les études comparant les caractéristiques du végétal (composition minérale, poids de matière sèche, croissance d'un organe) à celles du milieu sur lequel il se développe, la question principale qui s'est posée et se pose encore est : quelle représentation de l'ion dans le sol doit-on prendre en compte pour obtenir une relation ayant une signification et un domaine d'application le plus large possible?

FASSBENDER et LAROCHE (1968) rappellent que dans un premier temps, les chercheurs ont utilisé les quantités totales en éléments nutritifs d'un sol pour estimer la disponibilité des éléments. Ensuite, on a jugé préférable de la relier aux "fractions assimilables", c'est-à-dire aux quantités d'éléments déterminées par différentes méthodes d'analyse chimique des sols. Actuellement, les paramètres considérés comme significatifs sont les activités des ions (facteur intensité), la réserve en éléments (facteur capacité) et le pouvoir-tampon d'un sol ou facteur de réapprovisionnement.

Il semble peu probable, surtout dans le cas où le sol intervient, que l'on puisse relier l'absorption des ions à un seul paramètre, même s'il s'agit de l'activité qui tient compte des interactions en solution et donc élimine certains facteurs indépendants de l'absorption proprement dite. Il reste que ce paramètre semble plus représentatif de l'état de disponibilité des ions pour une réaction donnée (absorption ou échange), que ce soit dans une solution du sol ou une solution nutritive et donc préférable.

En effet, dans l'utilisation des activités ioniques qui est faite deux avantages par rapport aux concentrations sont mises en évidence :

- l'activité tient compte des caractéristiques du milieu
- en conséquence, on obtient des relations entre plante et milieu qui s'appliquent à des milieux différents.

Ainsi, dans le cas de l'aluminium, présent sous différentes formes dans le sol suivant le type de sol (CLARENS et LACROIX, 1932), il a été montré (PAVAN et BINGHAM, 1982), qu'à concentrations égales dans les solutions nutritives, cet élément peut être plus ou moins toxique pour le caféier suivant la concentration totale du milieu ou des phénomènes de complexation qui s'y produisent. Ainsi, ils obtiennent une relation entre le poids des racines de caféier et l'activité de l'aluminium alors qu'aucun lien n'apparaît avec les concentrations (Fig.2).

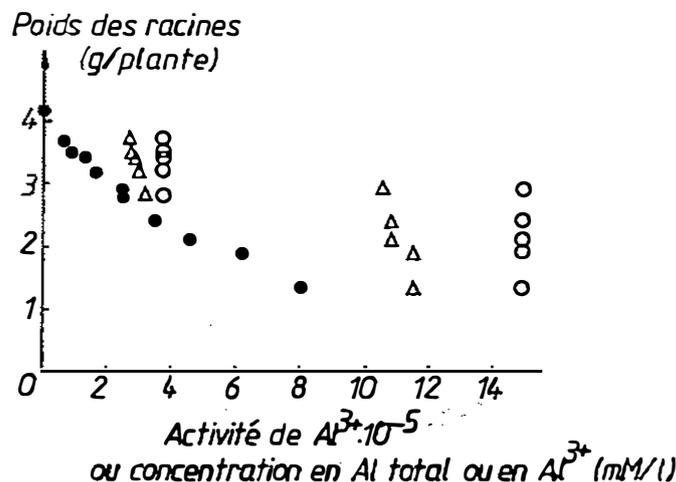


Figure 2 : Poids des racines de caféier en fonction de l'activité de Al^{3+} (●) et des concentrations de Al total (○) et de Al^{3+} (Δ) dans les solutions nutritives. (PAVAN et BINGHAM, 1982).

Toujours dans le cas de la toxicité de l'aluminium, ADAMS et LUND (1966) mettent en évidence une relation entre longueur des racines et activité de l'aluminium applicable à des solutions du sol provenant de sols différents et à des solutions nutritives (Fig.3). Bien que les points soient relativement dispersés de part et d'autre de la courbe, ils montrent que l'activité de l'aluminium est le seul paramètre permettant de définir le niveau toxique de cet élément dans les sols.

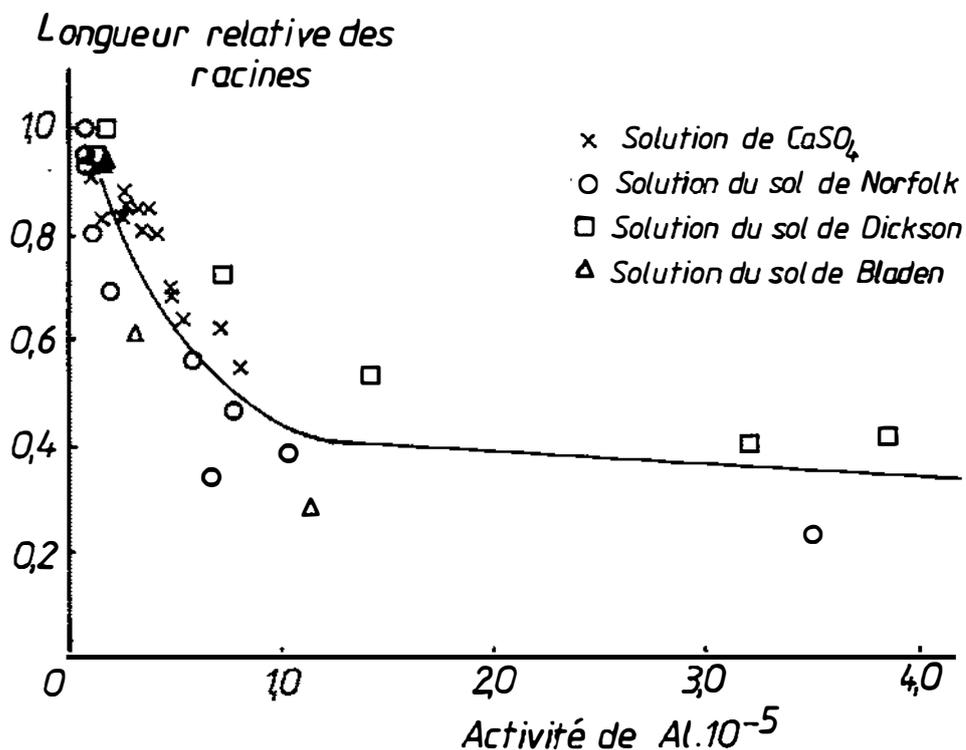


Figure 3 : Effet de l'activité de Al dans des solutions du sol in situ et dans des solutions nutritives sur la croissance des racines de coton.
(ADAMS et LUND, 1966).

Dans des études concernant l'absorption des éléments dans un milieu nutritif, il semble que les rapports d'activité des différents ions donnent de meilleurs résultats que l'activité d'un ion considéré seul. Ainsi, FASSBENDER et LAROCHE (1968) ont défini des "potentiels de nutrition" des sols, correspondant aux rapports des activités des ions dans

les solutions du sol et ont pu les corrélérer aux rapports des cations absorbés par la tomate (Tableau I). Cette conception de "potentiel nutritif" a également été utilisée par BECKETT (1971) pour le potassium.

Tableau I : Equations de régression entre les logarithmes des rapports cationiques dans les plantes et le potentiel nutritif correspondant avant et après la culture. (FASSBENDER et LAROCHE, 1968).

x(sol)	y(plante)	Equations de régression		r
		1. avant la culture	2. après la culture	
pMg - pCa	log Mg/Ca	1. $y = 0,593x_1 - 0,095$	0,98	
		2. $y = 0,746x_2 - 0,086$	0,70	
pK - 0,5pCa	log K/Ca	1. $y = 1,709 - 0,939x_1$	-0,96	
		2. $y = 0,603 - 0,250x_2$	-0,94	
pK - 0,5pMg	log K/Mg	1. $y = 1,122 - 0,451x_1$	-0,65	
		2. $y = 0,840 - 0,215x_2$	-0,48	
pK - 0,5p(Ca+Mg)	log K/(Ca+Mg)	1. $y = 3,000 - 0,875x_1$	-0,93	
		2. $y = 1,294 - 0,228x_2$	-0,53	

$$\text{avec } pMg - pCa = -\log \frac{aMg}{\sqrt{aCa}}$$

$$pK - 0,5pCa = -\log \frac{aK}{\sqrt{aCa}}$$

$$pK - 0,5pMg = -\log \frac{aK}{\sqrt{aMg}}$$

$$pK - 0,5p(Ca+Mg) = -\log \frac{aK}{\sqrt{aCa+aMg}}$$

NIELSEN et HANSEN (1984) émettent, eux, un point de vue plus nuancé sur ce type de relation : ils trouvent une corrélation linéaire et hautement significative entre absorption et activités des ions dans la mesure où la capacité d'absorption n'est pas saturée (Fig.4). Ainsi, au-delà d'un rapport d'activité supérieur à 0,01, la composition minérale de la plante est indépendante de la concentration ou de l'activité des ions.

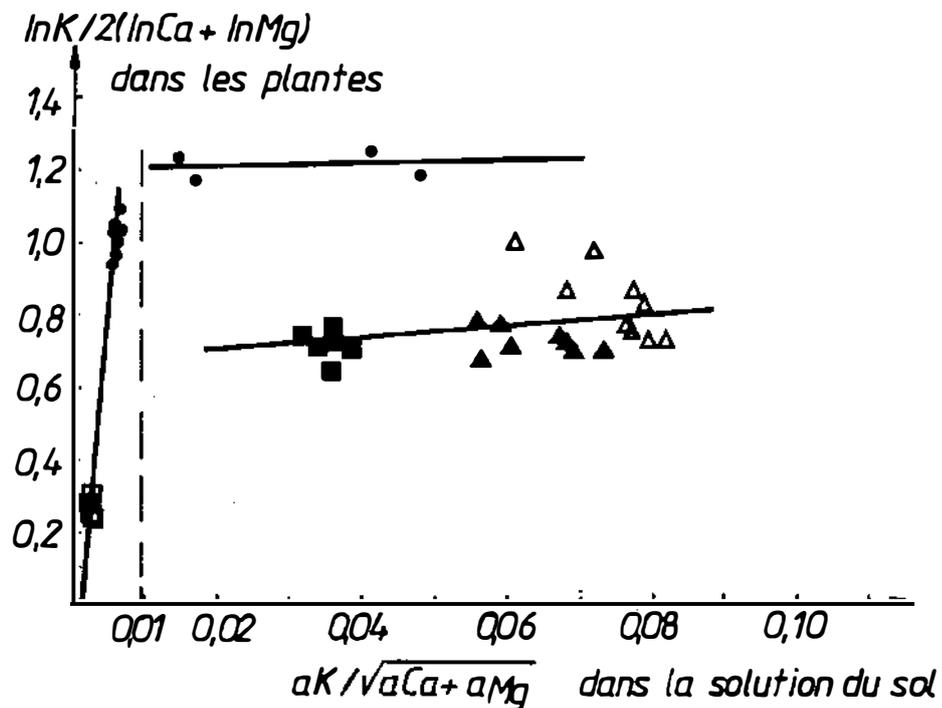


Figure 4 : Rapport des flux moyens ($\ln K/2(\ln Ca + \ln Mg)$) des ions K, Ca et Mg dans la moutarde pour différents rapports d'activité ($aK/\sqrt{aCa+aMg}$) dans la solution du sol. Limon sableux (●) et limon argilo-sableux avec (□) et sans (■) application de K, sol sableux (▲) et sphaigne mélangé avec du sable (△).

(NIELSEN et HANSEN, 1984).

Dans ces différents travaux sur l'intérêt de la prise en compte de l'activité ionique dans les relations sol-plante, deux idées principales peuvent être retenues :

- dans le cas de milieux nutritifs très différents (différence de concentration totale, différence de composition), l'activité ionique est un paramètre plus indiqué que la

concentration pour définir la disponibilité d'un élément.

- l'absorption d'un élément dans un milieu par le végétal est non seulement conditionnée par l'activité de cet élément mais également par l'activité des autres éléments, d'où l'intérêt des rapports d'activités.

Pour ces raisons, l'activité ionique est un paramètre intéressant dans les études entre plante et milieu nutritif.

C - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION MINERALE.

La sélectivité de l'absorption racinaire correspond à l'absorption préférentielle de certains ions par rapport à d'autres (EPSTEIN, 1972; HELLER, 1974; CALLOT et al., 1982). Ce terme assez général recouvre différents processus et l'approche qui en est faite varie suivant les auteurs.

Pour beaucoup, la sélectivité est un phénomène qui caractérise les mécanismes d'absorption liés au métabolisme. Ainsi, EPSTEIN et HAGEN (1952), SUTCLIFFE (1956), BANGE (1975) relient cette propriété à l'existence de transporteurs au niveau des membranes végétales. Mais, deux tendances s'opposent:

- il existe différents transporteurs spécifiques d'un élément ou d'un groupe d'éléments et la sélectivité dépend alors du nombre de ces différents transporteurs et de leur rapidité à fonctionner (EPSTEIN, 1972; BANGE, 1975).

- il n'existe qu'un seul type de transporteur (SUTCLIFFE, 1956) ou un pour les cations et un pour les anions (HODGES, 1973), mais montrant des préférences. Cette spécificité des transporteurs pourrait être expliquée par l'action du champ de force des sites fixateurs. Ainsi, HODGES (1973) a repris la théorie d'EISENMANN (1961) et de DIAMOND et WRIGHT (1969) développée en physiologie animale et selon laquelle la sélectivité par rapport aux 5 cations alcalins se résume à 11 séquences observables et qui sont dépendantes du champ de force électrique imposé par les sites fixateurs. Suivant les conditions du milieu (le pH par exemple), ce champ de force peut être modifié et il s'en suit un changement de sélectivité suivant les séquences définies.

Un autre courant d'idée est que la sélectivité ou plutôt la régulation de l'absorption s'effectue par des transporteurs allostériques dont le fonctionnement est régulé par la concentration interne des ions (GLASS, 1976; LEE, 1982; GLASS, 1983; SIDDIQUI et al., 1986).

Quel que soit le nombre ou la nature des transporteurs supposés, le problème principal des théories les faisant intervenir, c'est qu'il n'a pas été possible d'isoler des molécules pouvant remplir cette fonction.

On a vu l'importance attribuée à la présence et à l'action des ATPases pour l'absorption des ions. Certains auteurs ont essayé d'expliquer la sélectivité par l'intervention de ces enzymes. Ainsi, SZE et HODGES (1977), énumèrent plusieurs possibilités d'action pour les cations alcalins :

- l'ATPase Intervient directement en tant que transporteur, possibilité également évoquée par BANGE (1975).
- l'ATPase Intervient en tant que créatrice d'un gradient de pH et de concentration (force motrice) de part et d'autre de la membrane et d'autres molécules jouent le rôle de transporteurs.

D'autres auteurs parlent en terme plus général de "pompes". Ainsi, pour la sélectivité du K par rapport au Na, il a été mis en évidence une pompe d'influx en K et une pompe d'efflux en Na au niveau du plasmalemme, sachant que l'efflux du Na est lié et stimulé par l'influx en K (JESCHKE, 1973; JESCHKE et NASSERY, 1981; WOLF et JESCHKE, 1986). L'activité des ATPases est plus ou moins impliquée dans le fonctionnement de ces pompes d'influx ou d'efflux (LAUCHLI, 1979).

A côté de ces travaux faisant principalement intervenir les transporteurs ou l'ATPase ou encore les deux à la fois pour donner une explication de la sélectivité, certains auteurs mettent en évidence l'intervention de mécanismes de type physico-chimiques pouvant participer à la sélectivité (MARSCHNER, 1976; WAISEL et al., 1970). Il peut s'agir de phénomènes de sélectivité au niveau de la diffusion (SUTCLIFFE, 1956), dû à la présence sur la membrane ou sur la paroi végétale de sites d'adsorption possédant une sélectivité (WACQUANT et PASSAMA, 1971; BIGOT et BINET, 1985; SZE et HODGES, 1977) ou encore dû à des propriétés de la membrane plasmique laissant diffuser certains ions

et pas d'autres (WAISEL et al., 1970).

Il découle de cet aperçu des connaissances actuelles sur la sélectivité que, au même titre que les mécanismes d'absorption racinaire, il existe peu de certitudes dans ce domaine. Cependant, deux points me semblent importants :

- Dans le phénomène de la sélectivité, la composante la plus influente est sûrement le passage des membranes. A ce niveau, il y a sans doute une entité, transporteur, ionophore ou simplement un pore avec lequel l'ion va réagir pour être absorbé. Au cours de cette opération, les caractéristiques physico-chimiques de l'ion et également de l'entité, caractéristiques qui peuvent changer suivant le milieu, déterminent la sélectivité.

- Pour des observations à long terme, le problème de la sélectivité rejoint alors le problème de la régulation de l'absorption racinaire. Le statut nutritionnel de la plante joue alors un rôle primordial et constitue le "pilote" de la sélectivité.

III - PRESENTATION DU TRAVAIL.

Dans ce travail, nous appellerons sélectivité, le fait que les éléments ne se retrouvent pas dans les mêmes proportions dans la plante par rapport au milieu sur lequel elle se développe, et ceci sans préjuger du ou des mécanismes en cause.

A partir de milieux nutritifs parfaitement connus (solutions nutritives), on établira un bilan de consommation entre quantité présente et quantité assimilée. Les éléments seront considérés proportionnellement et non en quantité absolue, formalisme déjà adopté pour ce type d'étude, par exemple par COLLANDER (1941) et HOMES (1961).

Le but recherché n'est pas forcément de mieux corrélérer les données du végétal et celles du milieu nutritif, mais plutôt de voir quelles sont les différences quand on considère les ions en solution en activités et non plus en concentrations. En effet, les valeurs d'activité semblent plus représentatives de la disponibilité d'un élément par rapport à la plante (MORARD et al., 1987) dans la mesure où elles donnent le niveau d'énergie de cet élément, en tenant compte des interactions ion-ion. On examinera donc,

sous ce nouvel angle, les relations plante-solution nutritive, et en particulier, la sélectivité de l'absorption.

Pour cela, des cultures de sorgho ont été menées sur des milieux nutritifs très variés, en modifiant d'abord les proportions relatives des six éléments majeurs et en augmentant ensuite la concentration totale de la solution nutritive.

A la suite de ce chapitre d'Introduction, les compositions des solutions nutritives et le modèle développé pour le calcul des activités ioniques sont décrits dans le second chapitre.

Dans le troisième chapitre, j'examinerai les valeurs d'activités dans les solutions nutritives et la façon dont les phénomènes de complexation et de baisse d'énergie jouent différemment pour chaque élément. Il est ainsi possible de mieux caractériser le milieu au point de vue chimique et d'en tirer des conclusions sur les risques de précipitations.

Dans le quatrième chapitre, je tenterai de caractériser la sélectivité de l'absorption, les compositions des plantes seront comparées à leurs milieux nutritifs. L'étude des compositions des différentes fractions de la plante nous permettra de mettre en évidence les phénomènes de translocation à l'intérieur de la plante.

L'influence de la concentration totale des solutions nutritives sur la sélectivité de l'absorption sera examinée dans un cinquième chapitre.

Enfin, dans le dernier chapitre, j'introduirai les activités ioniques dans l'étude de la sélectivité.

CHAPITRE 2

MATERIEL ET METHODES

La mise au point des milieux de culture (hors-sol strict) et la conduite des expérimentations sont décrits dans la première partie de ce chapitre.

Dans la seconde partie, les bases théoriques et la structure du programme de calcul des activités sont données.

I - MATERIEL EXPERIMENTAL ET TECHNIQUES ANALYTIQUES.

Notre objectif est de caractériser la sélectivité de l'absorption des macro-éléments. Pour cela, nous avons mis au point des milieux nutritifs dans lesquels les teneurs en macro-éléments varient, de manière à étudier la réponse de la plante à ces variations.

A - MATERIEL VEGETAL.

Dans le cadre de cette étude, le sorgho-grain (*Sorghum dochna* F., variété NK121) nous a paru être un bon végétal d'expérimentation et ceci pour plusieurs raisons :

- le sorgho a fait l'objet de nombreux travaux au laboratoire de Physiologie Végétale appliquée de l'ENSAT. Sa nutrition est donc bien connue et ces études ont servi de base pour déterminer la composition des milieux de culture en fonction du but poursuivi.
- de plus, cette plante est sensible à la composition minérale du milieu (GULLO, 1970; MORARD, 1973) et adaptée donc à ce travail dans lequel on compare la réponse de la plante à la variation des éléments dans le milieu nutritif.
- enfin, l'emploi d'une variété hybride donne une bonne homogénéité du matériel végétal, ce qui améliore la signification des résultats d'analyse.

Les semences proviennent de la société NORTHRUP KING Semences et leur analyse donne :

K	Ca	Mg	N	P	(%MS)
0,47	0,10	0,22	2,54	0,31	

B - COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES.

Dans un premier temps, dans le but d'obtenir une forte variation des teneurs en macro-éléments dans les plantes cultivées dans des conditions comparables, nous avons composé des solutions dans lesquelles la concentration d'un élément varie entre une valeur maximale qui est celle d'une solution témoin "richement" pourvue en éléments nutritifs et une valeur minimale permettant à la plante d'atteindre le stade de récolte sans symptômes de carences.

Ensuite, pour observer l'effet de la concentration du milieu nutritif sur la sélectivité, nous avons effectué une série de cultures sur des solutions nutritives de concentrations totales croissantes.

1) SOLUTIONS NUTRITIVES A 40 MEQ/L.

a) Composition des solutions nutritives en macro-éléments.

La méthode retenue pour le calcul de la composition des solutions nutritives est inspirée de celle mise au point par HOMES (1961) et VAN SCHOOR (1966) dite des variantes systématiques et pour laquelle, au sein d'une somme ionique constante, seules les proportions de deux éléments varient.

Nous avons utilisé un protocole expérimental analogue à celui de MORARD (1973) pour l'étude de la nutrition potassique : nous remplaçons progressivement l'élément indispensable étudié par un élément non indispensable, le sodium s'il s'agit d'un cation, le chlore s'il s'agit d'un anion. Cette méthode a l'avantage de conserver les mêmes équilibres anions-cations dans les solutions nutritives, la somme ionique restant constante (40 meq/l); elle permet en outre de ne faire varier qu'un élément indispensable à la fois.

Tableau II : Composition (*) de la solution nutritive témoin (meq/l).

	NO_3^-	H_2PO_4^-	SO_4^{--}	Somme des cations
K^+	5	2		7
Ca^{++}	10			10
Mg^{++}			3	3
Somme des anions	15	2	3	20

(*) : Solution de HOAGLAND et SNYDER (1933) modifiée (MORARD, 1973) par rééquilibrage entre les sulfates et les phosphates.

Deux améliorations méthodologiques ont été apportées ici :

- chaque série comprend une solution témoin de composition fixe (Tableau II) et sept solutions ou huit solutions pour lesquelles l'élément étudié est progressivement substitué par un élément non indispensable. La concentration de l'élément substitué varie entre la valeur de la solution témoin (valeur maximale) et une valeur minimale qui permet à la plante d'atteindre le stade sept feuilles sans présenter de symptômes de carence.

Ces concentrations minimales (Tableau III) ont été déterminées pour chaque élément au cours d'expériences antérieures et par BERTHOULY (1978), dans le cas d'une solution non circulante et non renouvelée pour un rapport de 32 plantes sur 48 litres de solution.

Tableau III : Valeurs minimales des macro-éléments nécessaires au sorgho pour atteindre le stade 7 feuilles (meq/l).

K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	SO_4^{--}	NO_3^-	$H_2PO_4^-$
0,1	1,0	0,3	0,02	0,4	0,02

- Ensuite, entre ces deux valeurs, l'élément est progressivement substitué dans les mêmes proportions d'une série à l'autre. Pour plus de clarté, on donne ici le détail des solutions nutritives des deux premières séries concernant le potassium et le calcium. Les valeurs extrêmes de la gamme de concentration sont :

pour le potassium 7 meq/l et 0,1 meq/l

pour le calcium 10 meq/l et 1,0 meq/l

Ensuite, dans les autres solutions, le cation indispensable est remplacé par du sodium dans les proportions (basées sur la substitution K-Na) suivantes :

		14,3%	28,6%	42,8%	57,1%	71,4%	85,7%	
Série 1	soit	6	5	4	3	2	1	meq/l K^+
	et	1	2	3	4	5	6	meq/l Na^+
Série 2		8,6	7,1	5,7	4,3	2,9	1,4	meq/l Ca^{++}
	et	1,4	2,9	4,3	5,7	7,1	8,6	meq/l Na^+

Les teneurs des éléments autres que l'élément étudié (dans l'ordre K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^{--} , NO_3^- et $H_2PO_4^-$) sont constantes et égales à celles de la solution témoin.

On effectue le même calcul pour les autres éléments, ce qui donne pour toutes les séries les gammes de concentration présentées dans le tableau suivant (Tableau IV) :

Tableau IV : Substitution progressive de chaque macro-élément (meq/l). Les teneurs des autres éléments restent constantes et égales à celles de la solution témoin.

Traitements Séries	T (Teneur maximum)	1	2	3	4	5	6	7 (Teneur minimum)
N°1 (K^+)	7	6	5	4	3	2	1	0,1
N°2 (Ca^{++})	10	8,6	7,1	5,7	4,3	2,9	1,4	1,0
N°3 (Mg^{++})	3	2,6	2,1	1,7	1,3	0,9	0,4	0,3
N°4 (SO_4^{--})	3	2,6	2,1	1,7	1,3	0,9	0,4	0,02
N°5 (NO_3^-)	15	12,8	10,7	8,6	6,4	4,3	2,1	0,4
N°6 ($H_2PO_4^-$)	2	1,7	1,4	1,1	0,9	0,6	0,3	0,02

De plus, pour les séries concernant les cations (1,2 et 3), nous avons effectué un traitement supplémentaire en cherchant à se rapprocher d'un zéro en élément. Pour ces traitements l'élément substitué est à une concentration égale à la moitié de sa valeur minimale, soit 0,05 meq/l pour le potassium, 0,5 meq/l pour le calcium et 0,15 meq/l pour le magnésium. Les trois premières séries comportent donc 9 traitements et les trois suivantes 8.

Les valeurs données ici sont les valeurs théoriques, celles obtenues expérimentalement en diffère parfois légèrement. Les valeurs vraies sont données en annexe.

b) Oligo-éléments.

Dans toutes les solutions nutritives, le fer est amené sous forme chélaté. Dans les trois premières séries, il s'agit d'un chélate à base d'EDTA fabriqué au laboratoire suivant la méthode de STEINER et VAN WINDEN (1970). En plus du fer et de l'EDTA, ce chélate amène des sulfates et du potassium ou du sodium. C'est pourquoi, dans les séries concernant les anions, l'apport de sulfates étant gênant, nous avons employé un EDTA de fer des laboratoires MERCK de formule $C_{10}H_{12}FeN_2NaO_8 \cdot 3H_2O$.

Dans tous les cas, la dose de fer était de 0,269 mM/l, soit 15 mg/l.

Les autres oligo-éléments sont présents dans toutes les solutions aux doses données dans le Tableau V.

Tableau V : concentrations en oligo-éléments des solutions nutritives

Elément	B	Mn	Zn	Cu	Mo
mg/l	0,26	0,49	0,11	0,06	0,01
$\mu M/l$	24,27	8,88	1,74	1,00	0,10

c) Apport de carbonates.

De façon à réduire l'imprécision sur le calcul de l'alcalinité des solutions, nous avons décidé de rajouter des carbonates à raison de 0,5 meq/l dans toutes les solutions. Ce point particulier sera détaillé dans le II de ce chapitre.

Les carbonates sont amenés sous forme de Na_2CO_3 dans les solutions 3 à 7 de la première série et sous forme de KHCO_3 dans toutes les autres solutions.

De ce fait, les solutions présentent un pH aux alentours de 6, légèrement supérieur (environ 1/2 unité pH) à celui de solutions dépourvues de carbonates utilisées habituellement.

2) SOLUTIONS NUTRITIVES CONCENTREES.

A la suite des expérimentations sur des solutions nutritives dans lesquelles les rapports mutuels en macro-éléments varient tout en conservant une concentration totale constante, une autre série de culture (série 7) a été mise en place sur des milieux nutritifs dont la concentration totale augmente mais où les rapports en cations sont conservés.

Il aurait été logique d'augmenter progressivement la concentration de tous les éléments. Cependant, des problèmes de précipitations se seraient très rapidement posés. Nous avons donc choisi de n'augmenter que les concentrations en cations majeurs accompagnés des nitrates. Les concentrations des solutions ont été choisies de façon à ce que le log de la force ionique ($I = 0,5 \cdot \sum m_i \cdot z_i^2$) des solutions croisse régulièrement. Le choix de la force ionique comme échelle de concentration est motivé, dans le cas présent, par le fait que ce paramètre intervient directement dans le calcul des coefficients d'activité (cf. Chap.2,II). Les compositions des huit solutions de cette série sont données dans le tableau VI.

On remarque que l'augmentation de la force ionique (valeur calculée) n'est pas très régulière : en effet, ce paramètre est estimé avant la fabrication des solutions et cette estimation est peu précise.

Les oligo-éléments sont amenés dans les mêmes quantités que dans les séries précédentes. De même, la culture et la récolte suivent le même protocole.

Tableau VI : Composition en macro-éléments des solutions nutritives de la série 7 (meq/l).

Bacs	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻⁻	NO ₃ ⁻⁻⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	Total (meq/l)	I (M/l)	log(I)
T	7,7	9,2	2,5	3,9	13,8	1,9	39,1	0,025	-1,60
1	10,7	13,0	3,5	3,9	22,0	1,9	55,0	0,035	-1,46
2	15,7	20,4	5,7	3,7	37,5	1,8	84,8	0,054	-1,27
3	21,6	27,5	8,0	3,8	56,5	2,0	119,4	0,074	-1,13
4	25,8	28,9	10,0	3,8	68,4	1,9	135,9	0,083	-1,08
5	32,2	42,9	12,7	4,0	83,9	1,8	177,6	0,115	-0,94
6	40,9	55,9	16,0	4,5	120,6	1,9	239,7	0,148	-0,83
7	50,1	66,9	19,4	3,3	146,5	1,9	288,1	0,178	-0,75

Les conditions externes et les techniques de culture correspondent à celles habituellement utilisées au laboratoire, elles sont décrites en Annexe 1.

1) CONDUITE DE LA CULTURE.

Les cultures ont été menées en bacs de 48 litres, chaque bac peut accueillir 32 plantes, ce qui donne un volume de solution de 1,5 litre pour chaque plante. Ce volume est suffisant pour qu'on puisse considérer que la composition des solutions varie de façon négligeable au cours de la culture. En effet, à l'exception des traitements où les éléments sont aux concentrations minimales et pour lesquels on observe pour le potassium, le phosphore et les nitrates un épuisement de la solution (Tableau VII), les analyses des solutions nutritives confirment la faible variation des concentrations (< 20%) le temps de la culture.

Tableau VII : Concentrations (meq/l) des solutions en l'élément substitué, pour le traitement minimal, avant et après la culture.

	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻⁻	NO ₃ ⁻⁻⁻	H ₂ PO ₄ ⁻⁻⁻
début de culture	0,07	0,56	0,12	0,06	0,39	0,01
fin de culture	0,01	0,32	0,10	0,05	0,00	0,00

Les cultures sont menées jusqu'au stade 7 feuilles, ce qui correspond à une durée de culture de 15 à 25 jours suivant la série. Le pH et la conductivité des solutions ont été mesurés à intervalle d'une semaine du début à la fin de la culture. En même temps, des prélèvements ont été effectués. Chaque culture est donc représentée par 3 ou 4 séries de mesures au cours du temps.

2) CHOIX DU STADE DE RECOLTE.

Le stade 7 feuilles est un stade relativement précoce, donc rapidement atteint. Les plantes subissent peu de variations des facteurs externes et il en résulte une bonne homogénéité. Ceci est indispensable pour que le mode de récolte choisi (plantes d'un même bac récoltées ensemble) donne des échantillons homogènes.

A ce stade de développement, l'analyse du sorgho donne une bonne image de son état nutritionnel. Les teneurs du sorgho sont nettement influencées par la composition des milieux de culture.

3) RECOLTE ET FRACTIONNEMENT DU VEGETAL.

Les 32 plantes d'un même bac sont récoltées ensemble. Sur ce lot, on a procédé à des fractionnements en se basant sur les résultats de MORARD (1973).

- pour la première série, on a séparé les racines des parties aériennes.
- pour les autres séries, on a fractionné en 5 parties, les feuilles étant regroupées en fonction de leur état de senescence :

- * les racines
- * les gaines
- * les feuilles âgées, soient les feuilles 1 et numérotées à partir de la base (Fig.5)
- * les feuilles adultes, soient les feuilles 3, 4 et 5
- * les feuilles jeunes, soient les feuilles 6 et 7

Chaque fraction végétale est mise à sécher, broyée puis analysée séparément.

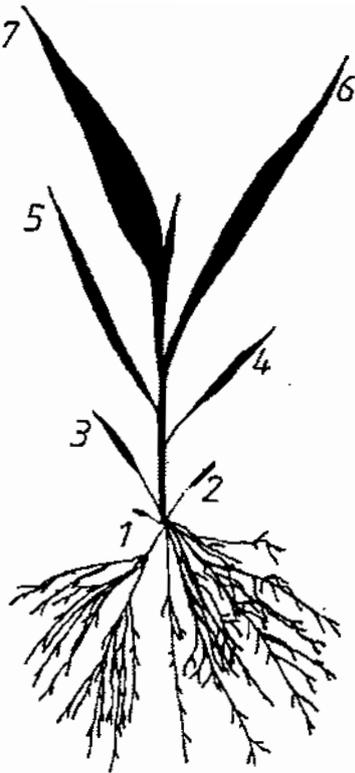


Figure 5 : Plant de sorgho au stade 7 feuilles.

D - ANALYSES.

Dans les solutions nutritives, les concentrations totales des éléments suivants ont été dosés : K, Na, Ca, Mg, P, N, S, Cl. Ces mêmes éléments sont dosés dans toutes les fractions végétales.

Les techniques analytiques et les résultats de ces différentes analyses sont portés en annexe 2 et 3.

E - CROISSANCE DU VEGETAL.

L'examen des poids secs des plantes (poids secs de 32 plantes) obtenues dans les 6 premières séries appellent les commentaires suivants (Fig.6) :

- Les différences de poids entre séries sont attribuables à l'époque de la culture. Les séries 1, 2, 4 et 5 sont des séries cultivées pendant les mois d'hiver, alors que les séries 3 et 6 sont des séries "de printemps".
- Dans les séries elles-mêmes, la variation est plus ou moins notable. Mais, elle n'est pas liée à l'évolution des concentrations en solution. Le tableau VIII donne les coefficients de variation de chaque série.

Tableau VIII : Coefficients (%) de variation des poids secs des séries 1 à 6.

série 1	série 2	série 3	série 4	série 5	série 6
26,3	7,1	13,2	9,5	12,6	18,1

Les séries 1 et 6 montrent des coefficients de variation assez importants, les coefficients des autres séries étant plus faibles. Les variations sont dues essentiellement à la variation des facteurs externes (lumière) d'un bac de culture à l'autre, fonction de l'emplacement du bac dans notre serre.

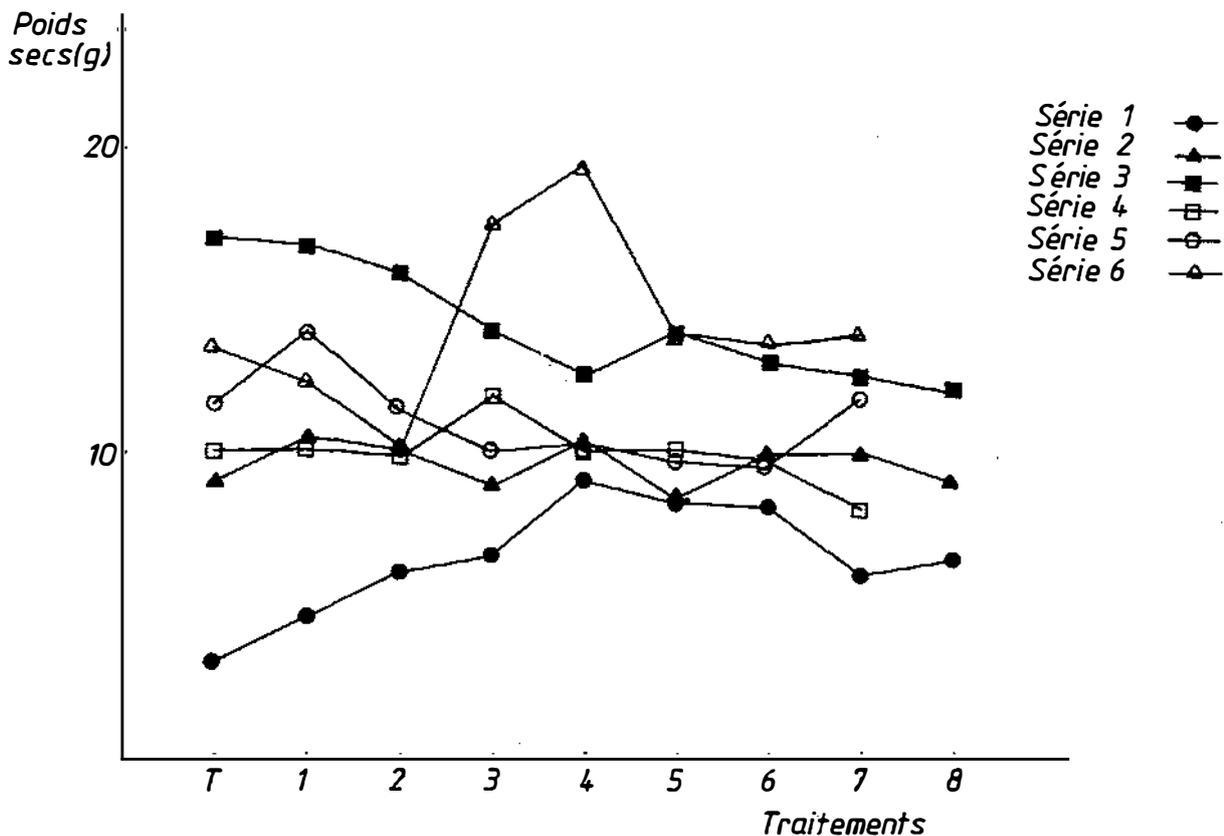


Figure 6 : Evolution des poids secs (g) en fonction des traitements.

- Le traitement pour lequel l'élément est le plus substitué a été défini, à l'origine, comme le seuil de carence. Je n'ai observé aucune carence, même dans le cas des séries pour lesquelles on est allé en-deça du seuil de carence (séries 1, 2 et 3). Cette notion de seuil est en effet difficile à définir de façon précise : pour une même concentration dans la solution, suivant l'époque et les facteurs externes à la culture, on peut obtenir ou ne pas obtenir de carence.

Pour ce traitement (7 ou 8 suivant la série), les poids secs ne diffèrent pas de façon notable des poids secs des autres traitements.

Nous n'avons donc pas observé de relation entre la croissance et la variation des concentrations en éléments dans les solutions nutritives. Les variations de composition de la plante pourront donc être attribuées aux variations de la composition des solutions nutritives.

II - ESTIMATION DES ACTIVITES IONIQUES EN SOLUTION.

Deux approches sont actuellement pratiquées pour la détermination des activités ioniques en solution :

- des mesures sur les solutions
- des modèles de calcul faisant appel à la fois à des fondements théoriques et à des mesures expérimentales.

Nous nous limiterons ici à la description des modèles et plus particulièrement du modèle d'association ionique que nous avons utilisé ici.

Pour plus de détails sur les autres méthodes, qui sont essentiellement la mesure de l'activité d'un sel en solution et la mesure des activités ioniques au moyen d'électrodes spécifiques, on pourra consulter l'ouvrage de PYTKOWICZ (1979). Une comparaison de ces différentes méthodes est également faite dans les articles de AMACHER (1984) et SPOSITO (1984).

A - CHOIX DU TYPE DE MODELE.

Parmi les modèles permettant le calcul des activités d'une solution, deux tendances, correspondant à deux méthodes de calcul se distinguent actuellement. Il s'agit d'une part des modèles dits d'interaction ionique et ceux dits d'association ionique.

Le premier groupe de modèles, "d'interaction ionique" développé notamment par PITZER (1973), est fondé sur une méthode d'optimisation. Elle consiste à rechercher des coefficients d'interactions pour minimiser l'enthalpie libre de GIBBS d'un système donné. Le calcul est rapide et donne une bonne cohérence entre le calcul de l'activité de l'eau et celui des autres espèces aqueuses. Cette méthode a l'avantage de s'appliquer à des solutions de force ionique élevée car elle tient compte des interactions à courte distance. Elle a recours à un grand nombre de paramètres car il s'agit d'un ajustement

statistique de degré élevé. Pour chaque nouveau système, tous les paramètres doivent être revus. En outre, le recours à des degrés élevés rend critiquable toute tentative d'extrapolation. Or, pour des solutions complexes telles les solutions nutritives, les paramètres ne sont pas tous connus, même pour les seuls éléments majeurs.

Le deuxième groupe, les modèles "d'association ionique" prennent en compte le fait que, dans une solution, les espèces ne sont pas totalement dissociées et qu'il existe, en plus des espèces libres (Ca^{++} , par exemple), des espèces que nous qualifierons de "complexes" (CaSO_4° , par exemple), chacune des espèces étant considérée comme une entité thermodynamique. Le calcul des activités passe par le calcul des coefficients d'activité par la loi de DEBYE-HUCKEL, valable pour des solutions diluées car elle ne tient compte que des Interactions à longue distance. Dans ces modèles, on peut dire que la concentration thermodynamique d'un ion libre (c'est-à-dire son activité) diffère de la concentration que donne l'analyse pour deux raisons : (1) sa concentration est abaissée par la présence de paires d'ions et de complexes, (2) il subit des interactions Coulombiennes (estimées par le coefficient d'activité). Le calcul se fait par itérations successives du fait de la prise en compte des espèces complexes.

Dans le cas qui nous intéresse, concernant les solutions nutritives, nous avons choisi d'utiliser un modèle d'association ionique. En effet, ce modèle est valable pour des solutions dont la force ionique (I) varie entre 0 et 1 M/l, et est donc applicable aux solutions nutritives (pour une solution témoin $I = 0,025$ M/l). De plus, ce modèle permet de bien mettre en évidence les phénomènes de complexation, phénomène qui sera important ici du fait de l'introduction dans les solutions nutritives de molécules fortement complexantes (EDTA par exemple). Enfin, nous n'aurions pas pu appliquer le modèle de PITZER car tous les coefficients nécessaires ne sont pas connus.

Dans ce travail, le terme d'espèces complexes est attribué non seulement aux ions complexes, mais également aux molécules non dissociées ou recombinaées. Il correspond au terme anglais "ion-pair". De même, le terme de complexation qualifie la tendance des ions libres à former entre eux des espèces ioniques ou neutres "complexes". Ce phénomène est régi par les équations d'équilibres entre espèces et caractérisé par les constantes de dissociation.

B - BASES THEORIQUES.

Les premiers programmes de calcul de la distribution ionique des éléments dans les solutions aqueuses du type association ionique peuvent être attribués à HELGESON (1969) pour les Etats-Unis et en France à FRITZ (1975). On peut également citer les programmes de SPOSITO et MATTIGOD (GEOCHEM, 1980), de WOLERY (EQ 3/6, 1979). Ils s'appliquent essentiellement à des eaux naturelles et à des problèmes géochimiques d'interactions solution-minéraux.

Le programme de calcul utilisé dans ce travail a été modifié pour l'application aux solutions nutritives. Les différentes espèces coexistantes dans la solution sont liés par des équilibres réversibles, et on se doit donc de considérer les relations thermodynamiques qui les caractérisent : loi d'action de masse, conservation de masse et relation entre les activités et les molalités des composants.

1) LOI D'ACTION DE MASSE.

Tout équilibre réversible est soumis à la loi d'action de masse, soit un équilibre :



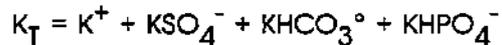
Les espèces seront liées par la relation de la loi d'action de masse :

$$K = \frac{(C)^c \cdot (D)^d}{(A)^a \cdot (B)^b} \quad () \text{ désigne les activités}$$

K est une constante thermodynamique, dite constante de dissociation, spécifique de la température et de la pression considérée.

2) - LOI DE CONSERVATION DE MASSE.

D'après la loi de conservation de masse, la molalité totale d'une espèce est égale à la somme des molalités de l'espèce simple et des espèces complexes. Par exemple :



espèce espèces complexes
simple
ou libre

Nous verrons plus loin la façon dont cette loi est utilisée pour le calcul.

3) COEFFICIENT D'ACTIVITE DES ESPECES.

On a vu (Chap.I) que le coefficient d'activité traduit l'écart entre l'activité et la molalité d'une espèce.

$$a = \gamma m$$

Celui-ci permet de tenir compte des interactions moléculaires des espèces en solution. Les interactions ne sont pas les mêmes suivant qu'il s'agit d'espèces chargées ou d'espèces neutres. Plusieurs méthodes existent pour le calcul des coefficients, on ne détaillera que celles qui sont retenues pour ce travail.

a) Calcul du coefficient d'activité des espèces chargées.

- loi de DEBYE-HUCKEL

Elle suppose que l'écart à l'idéalité d'une solution donnée est dû entièrement aux forces électrostatiques produites entre les ions de charges opposées et elle considère donc que les autres forces intermoléculaires ont négligeables.

Le coefficient d'activité est obtenu par l'équation suivante :

$$\log \gamma_i = - \frac{A \cdot z_i^2 \cdot \sqrt{I}}{1 + a_i^{\circ} \cdot B \cdot \sqrt{I}}$$

z_i : charge de l'ion I : force ionique de la solution

$$I = 0,5 \sum z_i^2 \cdot m_i$$

a_i° : paramètre tenant compte du diamètre de l'ion, appelé distance de plus petite approche A et B : constantes universelles dépendantes de la température et de la constante diélectrique de l'eau.

Cette équation ne s'applique que dans le cas de solutions diluées (STUMM et MORGAN, 1970), de force ionique inférieure à 0,01 M/l pour lesquelles on peut effectivement négliger les interactions autres qu'électrostatiques.

- loi de DEBYE-HUCKEL étendue

HELGESON et al. (1968) ont proposé une nouvelle expression permettant d'étendre le domaine d'utilisation de la loi de DEBYE-HUCKEL à des solutions plus concentrées, soient de force ionique comprises entre 0 et 1 M/l dans le cas d'un modèle d'association ionique. Cette équation fait intervenir un coefficient de correction C :

$$\log \gamma_i = - \frac{A \cdot z_i^2 \cdot \sqrt{I}}{1 + a_i^{\circ} \cdot B \cdot \sqrt{I}} + C \cdot I$$

C représente l'écart à la loi de DEBYE-HUCKEL et dépend de la température.

C'est cette formule qui a été retenue ici pour le calcul des coefficients d'activité.

b) Calcul du coefficient d'activité des espèces non chargées.

Les molécules non chargées ne subissent pas, comme les ions, d'interactions électrostatiques quand la force ionique augmente. Cependant, pour une molalité

donnée, leur activité varie avec la composition du milieu et surtout avec la concentration en sels dissous (FRITZ, 1975). Le coefficient d'activité d'une espèce neutre sera donc fonction de la force ionique. En pratique, on estime que les coefficients d'activité des espèces neutres sont égaux à celui du CO_2 dissous. Le calcul emploie la relation suivante :

$$\gamma_i = \alpha i^\beta + 1$$

α et β sont fonctions de la température.

4) ACTIVITE DE L'EAU.

L'activité de l'eau est calculée en utilisant le coefficient osmotique Φ (NaCl) d'une solution de chlorure de sodium en considérant que l'activité de l'eau dans une solution complexe est la même que dans une solution de ce sel, de même force ionique.

$$\text{Ln}(\text{H}_2\text{O}) = -0,03603 \cdot I \cdot \Phi(\text{NaCl})$$

$$\text{avec } \Phi(\text{NaCl}) = 1 - \frac{2,303A}{b_1^3 \cdot I} \cdot \left(U - 2\text{Ln}U - \frac{1}{U} \right) + \frac{b_2}{2} \cdot I^2 + 2 \cdot \frac{b_3 \cdot I^3}{3} + 3 \cdot \frac{b_4 \cdot I^4}{4}$$

$$\text{et } U = 1 - b_1 \cdot I$$

I : force ionique A : coefficient de DEBYE-HUCKEL

b_1, b_2, b_3 et b_4 : coefficients dépendants de la température

Ce calcul est donc une approximation puisqu'on est en présence d'une solution complexe, mais pour des forces ioniques inférieures à 1 M/l, elle est applicable (FRITZ, 1975).

5) ALCALINITE, pH ET pCO₂

L'alcalinité d'une solution peut être définie comme la somme algébrique des équivalents de cations conjugués de bases faibles et d'anions conjugués d'acides faibles (BOURRIE, 1976), ou de façon plus pratique, comme l'ensemble des espèces réactives au point de vue acido-basique (STUMM et MORGAN, 1970; BOURRIE, 1976).

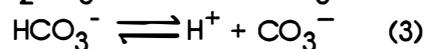
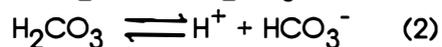
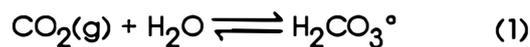
Dans le cas d'une solution nutritive, l'alcalinité est représentée par les espèces carbonatées, phosphatées, hydroxydes, celles comprenant l'EDTA et éventuellement des acides organiques sécrétés par les plantes. Nous ne tiendrons pas compte de ces derniers ici, l'importance de ces espèces pouvant être négligée du fait du faible développement des plantes.

$$\begin{aligned} \text{Alc}_T = & (\text{HCO}_3^-) + 2(\text{CO}_3^{2-}) + (\text{H}_2\text{PO}_4^-) + 2(\text{HPO}_4^{2-}) + 3(\text{PO}_4^{3-}) \\ & + (\text{H}_3\text{L}) + 2(\text{H}_2\text{L}^-) + 3(\text{HL}^-) + 4(\text{L}^{4-}) + (\text{OH}^-) \\ & - (\text{H}^+) \end{aligned}$$

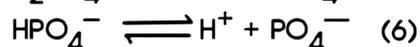
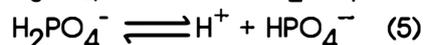
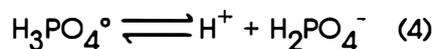
() désigne les molalités

L désigne la molécule d'EDTA

On remarque que les équilibres entre espèces constituant l'alcalinité, carbonates et phosphates par exemple, dépendent du pH :



et



D'autre part, les équilibres carbonatés (1) sont étroitement liés à la présence de CO₂ caractérisée par la pression partielle en CO₂ (pCO₂).

Donc, il existe, pour chaque solution, une relation liant l'alcalinité au pH et à la $p\text{CO}_2$ (BOURRIE, 1976; AL-DROUBI, 1976). Ainsi, à alcalinité constante, une variation de pH induit une variation donnée de la $p\text{CO}_2$ et dans le cas d'une $p\text{CO}_2$ constante, une variation de l'alcalinité conduit à une variation de pH. D'où, la connaissance de deux de ces trois paramètres permet de calculer le troisième.

Dans notre cas, les valeurs de pH et d'alcalinité nous permettront d'estimer la valeur de la $p\text{CO}_2$.

C - LE PROGRAMME VEGACT2.

Il s'agit d'une version modifiée du modèle "GYPSOL" établi par VALLES (1985) pour des eaux naturelles. Les modifications effectuées ont été l'introduction des espèces phosphatées dans un premier temps : VEGACT1 (MORARD et al., 1987). Dans ce travail, nous avons été amené à prendre en compte l'EDTA et les oligo-éléments (Fe, Cu, Mn, Zn, B et Mo) et développer le programme VEGACT2.

Le programme VEGACT2 permet d'estimer les molalités et les activités des espèces prises en compte dans la solution ainsi que les valeurs des pressions partielles en CO_2 et O_2 , de la force ionique et ceci à partir des concentrations en éléments totaux données par l'analyse et du pH.

1) DONNEES NECESSAIRES AU CALCUL.

Les espèces prises en compte (au nombre de 108 dont 22 organo-minérales), leurs équations et constantes de dissociation sont données en annexe 4, ainsi que les valeurs des paramètres de la loi de DEBYE-HUCKEL.

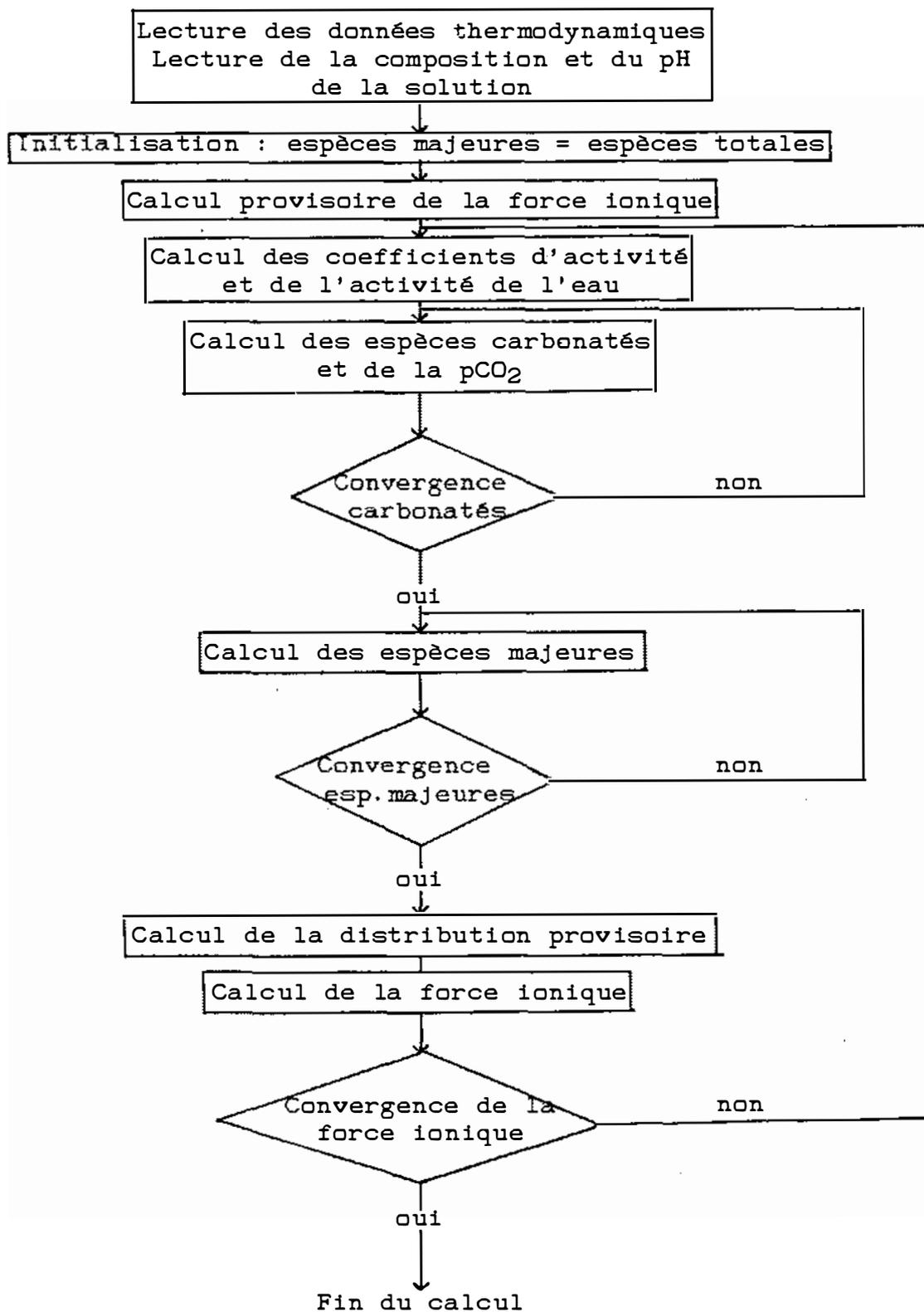


Figure 7 : Organigramme simplifié du calcul des activités des ions en solution.
(d'après VALLES, 1988).

2) STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DU PROGRAMME.

La structure du programme est donnée dans l'organigramme (Fig.7). On reviendra cependant sur certains points.

a) Calcul des espèces carbonatées et de la $p\text{CO}_2$.

Ce calcul est basé sur la valeur de l'alcalinité. En combinant l'expression de l'alcalinité donnée précédemment avec l'équation de la neutralité électrique de la solution (somme des équivalents des ions de charge + = somme des équivalents des ions de charge -), on montre (BOURRIE, 1976) que l'alcalinité peut s'exprimer de la façon suivante :

$$\text{Alc.} = \sum (z_i \cdot C_i T)$$

où z_i est la valence de l'élément libre (espèce de référence) et $C_i T$, la concentration totale de cet élément, la sommation portant sur les espèces autres que celles susceptibles de jouer le rôle d'accepteurs de protons. Dans le cas d'une solution nutritive, on a :

$$\begin{aligned} \text{Alc.} = & (\text{K})T + (\text{Na})T + 2(\text{Ca})T + 2(\text{Mg})T + 2(\text{Fe})T + 2(\text{Mn})T \\ & + 2(\text{Zn})T + 2(\text{Cu})T - (\text{Cl})T - (\text{NO}_3)T - 2(\text{SO}_4)T \end{aligned}$$

() désigne les molalités.

Cette formule permet donc de calculer l'alcalinité à partir des données d'analyse sur les espèces totales. On peut ensuite obtenir la molalité en HCO_3^- à partir de l'expression de l'alcalinité :

$$\text{HCO}_3^- = \text{Alc.} - (\text{espèces rentrant dans l'alcalinité autres que } \text{HCO}_3^-)$$

La valeur de HCO_3^- permet alors le calcul des autres espèces carbonatées et de la $p\text{CO}_2$.

Ce mode de calcul a l'inconvénient de donner une valeur de l'alcalinité imprécise, l'imprécision sur les valeurs des espèces totales s'additionnant. Il en résulte une estimation approchée sur les valeurs d' HCO_3^- et de la pCO_2 . Ceci est d'autant plus marqué que, contrairement aux eaux naturelles, dans les solutions nutritives, les espèces carbonatées ne sont pas prédominantes. On se doit cependant de les prendre en compte, car, du fait de la respiration de la plante qui rejette du CO_2 dans le milieu, les carbonates sont présents et ont un pouvoir complexant non négligeable par rapport aux autres éléments.

De façon à pallier l'imprécision sur les valeurs de molalités des espèces carbonatées et de la pCO_2 , nous avons ajouté des carbonates à la solution nutritive. Ceci nous permet de réduire l'erreur relative et donne des valeurs de pCO_2 plus satisfaisantes (entre 10^{-2} et $10^{-3,8}$ atm.).

b) Calcul des molalités des espèces libres.

La loi de conservation de masse permet, avec les valeurs des constantes de dissociation et des coefficients d'activité d'obtenir la molalité des espèces libres. On donne un exemple :



La loi d'action de masse donne :

$$\frac{(K^+).(SO_4^{2-})}{(KSO_4^-)} = K_1$$

$$\frac{(K^+).(L^{4-})}{(KL^{3-})} = K_3$$

$$\frac{(K^+).(H^+).(PO_4^{3-})}{(KHPO_4^-)} = K_2$$

$$\frac{(K^+).(HL^{3-})}{(KHL^{2-})} = K_4$$

et $(KSO_4^-) = \gamma_{KSO_4^-} \cdot (KSO_4^-)$ () molalités

() activités

γ coefficient d'activité

$$\begin{aligned} \text{donc } (KSO_4^-) &= \frac{(K^+) \cdot (SO_4^{2-})}{K_1 \cdot KSO_4^-} \\ &= \frac{(K^+) \cdot \gamma_{K^+} \cdot (SO_4^{2-})}{K_1 \cdot KSO_4^-} \end{aligned}$$

D'où :

$$K_T = (K^+) + \frac{(SO_4^{2-}) \cdot \gamma_{K^+} \cdot (K^+)}{\gamma_{KSO_4^-} \cdot K_1} + \frac{(PO_4^{3-}) \cdot (H^+) \cdot \gamma_{K^+} \cdot (K^+)}{\gamma_{KHPO_4} \cdot K_2}$$

$$+ \frac{(L^{4-}) \cdot \gamma_{K^+}}{\gamma_{KL^-} \cdot K_3} + \frac{(HL^{3-}) \cdot \gamma_{K^+}}{\gamma_{KHL^-} \cdot K_4}$$

$$\text{et : } (K^+) = K_T / \left(1 + \left(\gamma_{K^+} \cdot \left(\frac{(SO_4^{2-})}{\gamma_{KSO_4^-} \cdot K_1} + \frac{(PO_4^{3-}) \cdot (H^+)}{\gamma_{KHPO_4} \cdot K_2} + \frac{(L^{4-})}{\gamma_{KL^-} \cdot K_3} + \frac{(HL^{3-})}{\gamma_{KHL^-} \cdot K_4} \right) \right) \right)$$

Les autres espèces libres soient, Na^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , SO_4^- , NO_3^- , $H_2PO_4^-$, Fe^{++} , Zn^{++} , Mn^{++} , Cu^{++} , $B(OH)_3^-$ et MoO_4^- sont calculées ainsi.

Les molalités des espèces complexes sont déduites de ces valeurs et des valeurs des constantes de dissociation. La force ionique est alors recalculée à partir de ces valeurs et le calcul est répété jusqu'à convergence sur ce paramètre.

c) Calcul de la pO_2

Dans sa forme actuelle, VEGACT2 permet également d'estimer la pO_2 des solutions à partir de la mesure du potentiel d'oxydo-réduction et du pH. Ce point particulier ne faisant pas partie de mon travail et n'étant pas utilisé dans la suite de cette étude, je renvoie les lecteurs intéressés par plus de détails au DEA de LABORDE-DEBAT (1986).

3) LIMITES DU MODELE.

Les valeurs d'activités sont donc obtenues par un modèle et comme tout modèle, il ne s'agit que d'une représentation schématique de la réalité. La qualité des résultats dépend des données de départ. Il faut donc revenir sur les possibilités d'erreur les plus importantes.

Une première serait d'oublier une espèce aqueuse qui ne serait pas négligeable. Dans le cas de VEGACT2, la liste des espèces a été dressée à partir d'une étude prospective à l'aide du modèle EQ3/6 de WOLERY et de l'étude de recueils thermodynamiques (SILLEN et MARTELL, 1971; NAUMOV et al., 1971). Ce programme intègre un grand nombre d'espèces et nous a permis de sélectionner les espèces non négligeables dans le cas des solutions nutritives. Ceci réduit le risque d'omission d'une espèce importante.

Ensuite, la qualité des valeurs d'activité est également dépendantes de la validité des constantes de dissociation. Celles-ci sont issues de la bibliographie dans laquelle elles ont été choisies en fonction de la méthode et de leur cohérence entre elles. Si les constantes concernant des espèces très étudiées ne peuvent plus être mises en doute, d'autres comme celles des molécules organiques tels l'EDTA sont moins sûres. Il faudra donc tenir compte de ces remarques dans l'utilisation de ces modèles.

Les modèles d'association ionique sont des modèles très employées en géochimie des eaux naturelles. Dans ce cas, ils ont été testés de nombreuses fois. Par exemple, pour l'eau de mer, le tableau IX donne des valeurs de coefficients d'activité calculé à partir de modèles d'association ionique différents et comparés à des valeurs expérimentales. On voit que l'estimation est plutôt bonne.

Tableau IX : Coefficients d'activités d'ions simples calculés à partir de modèles d'association ionique pour l'eau de mer à 25°C et 1 Atmosphère (I = 0,7M). (SPOSITO, 1971).

Ion	calculé					expérimental (±0,01 à 0,02)
	a	b	c	d	e	
Na ⁺	0,753	0,703	0,675	0,695	0,697	0,68 (f), 0,70 (g)
K ⁺	0,634	0,624	0,617	0,618	0,614	0,614 (h), 0,60 (a)
Mg ²⁺	0,313	0,252	0,280	0,254	0,245	0,26 (i, j)
Ca ²⁺	0,255	0,237	0,225	0,225	0,218	0,203 (k), 0,21 (l)
Cl ⁻	0,640	0,630	0,625	0,625	0,626	0,65 (f), 0,68-0,73 (f)
SO ₄ ²⁻	0,065	0,068	0,068	0,084	0,091	0,11 (n)
HCO ₃ ⁻	0,471	0,504	0,527	0,501	0,404	0,45 (o), 0,55 (k) 0,501 (p)
CO ₃ ²⁻	0,018	0,021	0,020	0,030	0,024	0,021 (k), 0,030 (p)

(a) : GARRELS et THOMPSON (1962), (b) : BERNER (1971), (c) : LAFON (1969), (d) : PYTKOWICZ et al. (1975), (f) : PLATFORD (1965), (g) : GARRELS (1967), (h) : MANGELSDORF et WILSON (1971), (i) : THOMPSON (1966), (j) : PYTKOWICZ et GATES (1968), (k) : BERNER (1965), (l) : THOMPSON et ROSS (1966), (m) : PLATFORD (1965), (n) : PLATFORD et DAFOE (1965), (o) : BERNER et WILDE (1972), (p) : PYTKOWICZ (1975).

Ensuite, un test de la validité de ces modèles peut être la prévision des solubilités minérales et donc des précipitations qui peuvent se produire dans les solutions étudiées. c'est ce que nous avons fait et ceci sera exposé dans le prochain chapitre.

Si l'on reste dans les limites du modèle, en respectant surtout les zones de force ionique dans lesquels ils s'appliquent, on peut juger valables les valeurs calculées par ce moyen.

CHAPITRE 3

CARACTERISATION CHIMIQUE DES ELEMENTS MINERAUX DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

Le programme VEGACT2 fournit les valeurs de molalités et d'activités de chacune des espèces prises en compte et ceci à partir des données d'analyse. Dans ce chapitre, on examine ces diverses valeurs, plus spécialement pour les espèces qui sont absorbées par la plante.

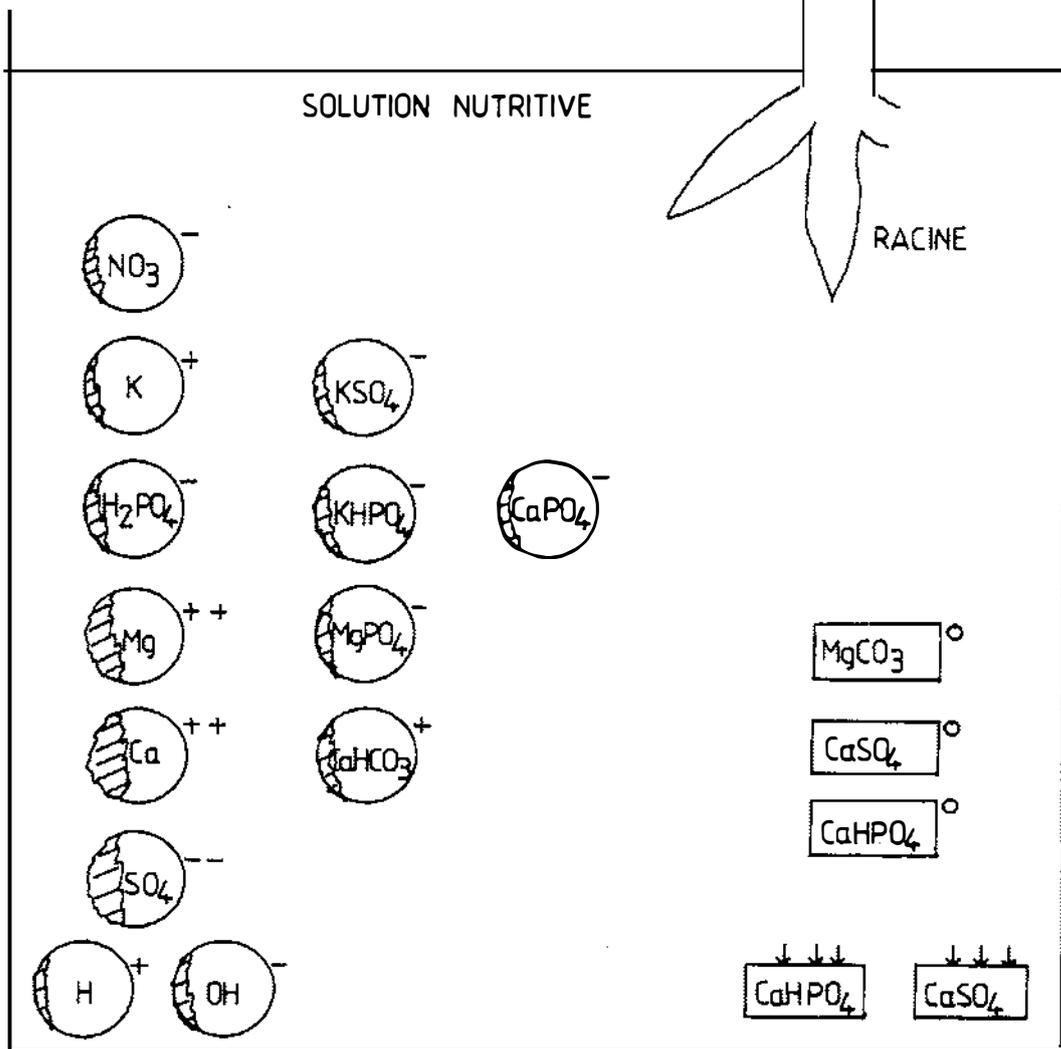
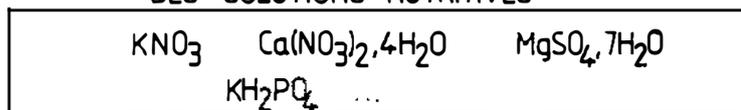
On pourra en déduire les risques de précipitations dans les solutions nutritives.

On considère successivement une solution nutritive moyennement concentrée (40 meq/l) et des solutions plus concentrées (jusqu'à 288 meq/l).

I - COMPLEXATIONS ET INTERACTIONS EN SOLUTION NUTRITIVE.

La plupart des solutions nutritives employées au laboratoire de physiologie végétale sont issues et dérivées de celle d'HOAGLAND et SNYDER (1933). C'est

SELS POUR LA FABRICATION
DES SOLUTIONS NUTRITIVES



Espèces ioniques
simples ou libres

Espèces ioniques
complexes

 baisse du niveau
énergétique de l'ion

 espèces neutres

 minéraux précipités

Figure 8 : Complexation et interactions dans une solution nutritive.

(MORARD et BERNADAC, 1985).

maintenant le cas de beaucoup de formulations et BENTON-JONES (1982) fait remarquer que l'expression "solution nutritive de HOAGLAND modifiée" est une des plus courantes dans la littérature concernant la culture hors-sol.

Ces solutions ont été la plupart du temps composées par essais successifs, en ayant comme objectifs un pH (compris entre 5 et 6) et une pression osmotique convenables.

Il semble que si les conditions précédentes sont respectées, la composition d'une solution peut varier de façon importante sans qu'on note de différence sur la croissance et le rendement d'une culture. En effet, la plante peut, dans une gamme de concentrations assez large, prélever les éléments nutritifs dans des quantités, relativement constantes, favorables à sa croissance (STEINER, 1980). Elle peut donc s'accomoder de solutions nutritives de formulations très différentes.

Dans la pratique, on dispose actuellement de solutions nutritives dont la composition est satisfaisante pour un objectif de production. La tendance est maintenant d'étudier des facteurs tels que le volume de solution disponible et l'oxygénation du milieu (MAERTENS et al., 1988) qui sont aussi importants pour la réussite de la culture.

Cependant, si les solutions nutritives actuellement utilisées ont des compositions convenables pour les cultures, il paraît essentiel de bien les caractériser quand on s'intéresse à l'absorption des éléments minéraux dans le milieu nutritif. Ainsi, on se doit de comparer le contenu de la plante à la quantité d'éléments qu'elle pourra effectivement absorber. La quantité d'éléments dans les solutions est généralement déterminée par des méthodes d'analyse qui donnent la concentration totale des éléments. Or, dans une solution, il se produit des phénomènes qui abaissent la facilité d'absorption des éléments pour la plante (MORARD et al., 1987). Ces phénomènes étant, d'après le formalisme retenu (association ionique) la complexation et les interactions ioniques. La figure 8 représente schématiquement ceci.

Lors de la fabrication des solutions nutritives, les éléments sont apportés sous forme de sels (Annexe 5). Ces sels se dissolvent, se dissocient, la plupart complètement et les éléments se retrouvent en grande partie sous forme d'ions simples tels K^+ , Ca^{++} ...Cependant, ces espèces dites "libres" sont susceptibles de se recombinaison pour former

des espèces "complexes" chargées (CaPO_4^- par exemple) ou neutres (CaHPO_4^0).

De plus, certaines de ces espèces peuvent précipiter sous forme d'espèces minérales solides. Cette fraction est alors vraisemblablement inaccessible à la plante. Ce point particulier sera traité dans le paragraphe II de ce chapitre.

L'apparition d'espèces "complexes" est donc une première raison pour que l'élément soit moins facilement absorbable par la plante. On reconnaît actuellement que la plante absorbe les éléments sous forme d'ions simples. C'est donc cette fraction qu'il faudra considérer dans le processus de l'absorption.

De plus, l'ion libre peut être encore affecté par son entourage ionique et subir des interactions électrostatiques qui diminuent son potentiel chimique. Ces interactions sont traduites pour chaque espèce aqueuse par son coefficient d'activité. L'activité (= molalité.coefficient d'activité), qui est une concentration corrigée, représente le potentiel énergétique de l'ion dans la solution. Pour la plante, il pourra traduire l'énergie qui est nécessaire pour absorber cet ion au niveau de la solution nutritive.

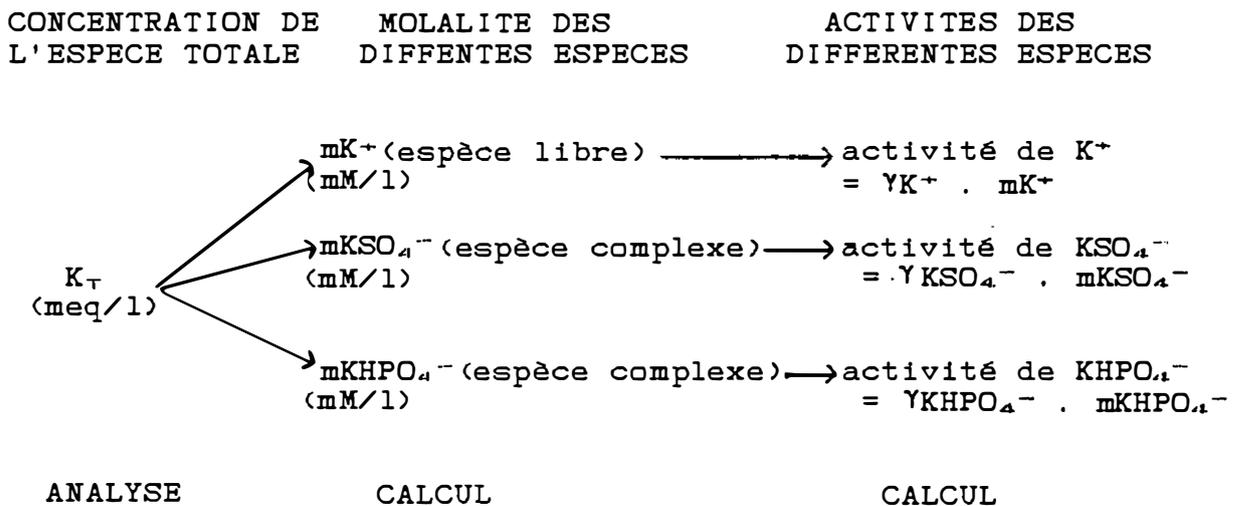


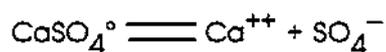
Figure 9 : Molalités totales, molalités des espèces "libres" et "complexes" et activités ioniques.

Ainsi, si l'on prend pour exemple le potassium (Fig.9) : l'analyse des solutions nous fournit les concentrations totales en élément (K_T). Par le calcul, nous pouvons estimer la distribution des différentes espèces, c'est-à-dire les molalités des espèces "libres" et "complexes" présentes en solution. Pour le potassium, trois espèces sont susceptibles d'être présentes : K^+ qui est l'espèce libre et les espèces "complexes" KSO_4^- et $KHPO_4^-$. On détermine ensuite, par le calcul, l'activité de chacune de ces espèces en multipliant leurs molalités par leurs coefficients d'activité respectifs.

Dans le but de caractériser la disponibilité d'un élément pour l'absorption, ce sont les valeurs de molalité de l'espèce libre et son activité ionique (par exemple mK^+ et aK^+) qui nous intéressent particulièrement. Ce sont ces valeurs, ainsi que les concentrations totales que l'on examine maintenant pour les macro-éléments, dans le cas d'une solution nutritive témoin dans un premier temps et puis dans le cas d'une solution plus concentrée.

A - COMPLEXATION.

L'existence d'espèces "complexes" en solution dépend des équilibres thermodynamiques existant entre espèces. Par exemple:



Ces équilibres sont régis par la loi d'action de masse :

$$\frac{(Ca^{++}) \cdot (SO_4^{-})}{(CaSO_4^{\circ})} = K = 10^{-2,31}$$

K est la constante de dissociation
de l'espèce à 25°C

Le phénomène de complexation entre espèces est plus ou moins important suivant l'élément et suivant le milieu. Nous examinerons donc les molalités des différentes espèces, pour une solution témoin d'abord puis pour des solutions de concentration totale croissante.

1) COMPLEXATION DANS UNE SOLUTION NUTRITIVE TEMOIN.

Nous avons pris pour exemple une solution nutritive témoin (celle de la série 6), donc exempte de chlore et de sodium. Pour connaître les phénomènes de complexation dans le cas de ces deux derniers éléments, nous présentons également leurs valeurs de molalités issues de deux autres solutions (n°4 de la série 1 pour le sodium et n°6 de la série 4 pour le chlore).

Tableau X : Comparaison des molalités totales aux molalités de l'espèce libre.

Eléments	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻	NO ₃ ⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	Na ⁺	Cl ⁻
Valeurs théoriques (mM/l)	7,50	5,00	1,50	1,50	15,00	2,00	4,00	2,60
Molalités totales (mM/l) (1)	7,27	5,05	1,51	1,49	13,98	2,01	4,08	2,72
Molalités de l'espèce libre (mM/l) (2)	7,24	4,55	1,32	1,08	13,98	1,48	4,04	2,72
Taux de complexation(%) (((1)-(2))/(1)).100	0,4	9,9	12,6	27,5	<10 ⁻⁶	26,4	1,0	<10 ⁻⁶

Le tableau X donne pour chacun des macro-éléments : en première ligne, un rappel des valeurs théoriques des différents éléments, en seconde ligne les données de l'analyse correspondante. On remarque qu'il y a des différences entre les deux séries de

valeurs, causées par des erreurs expérimentales au cours de la fabrication et de l'analyse des solutions nutritives. En troisième ligne figurent les molalités de l'espèce libre correspondante fournies par le calcul et en dernière ligne, le taux de complexation qui exprime le pourcentage d'ion complexé par rapport aux molalités totales.

Si l'on compare les molalités totales des éléments aux molalités de l'espèce libre, on note que les écarts n'ont pas la même importance suivant l'élément. Ainsi, si l'on examine le taux de complexation des différentes espèces, on remarque que celui-ci est très faible voire négligeable pour le potassium et les nitrates. Il en est de même pour le chlore et le sodium. Par contre, ce taux de complexation est relativement important (autour de 10%) pour le calcium et le magnésium et encore plus pour les sulfates et les phosphates (près de 30%).

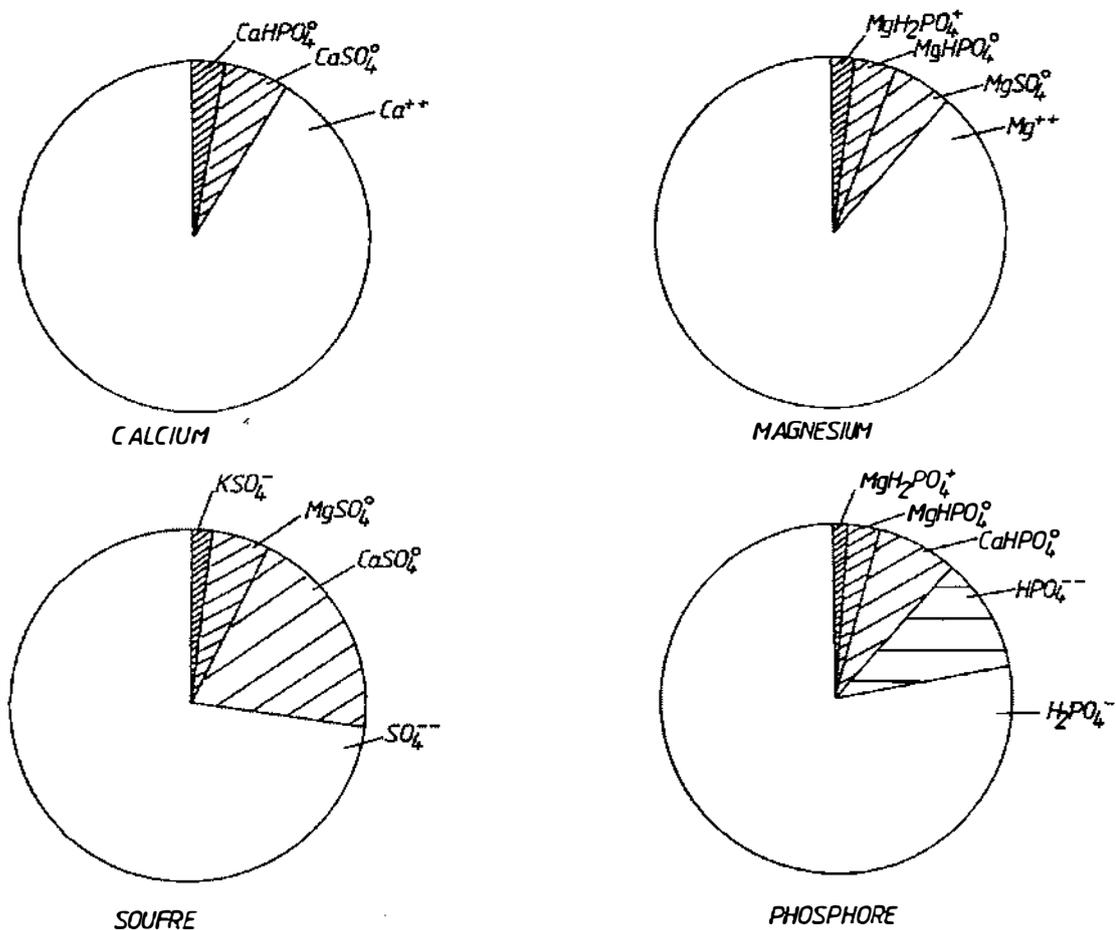


Figure 10 : Nature et proportions des différentes espèces aqueuses du calcium, magnésium, soufre et phosphore.

Taux de complexation (%)

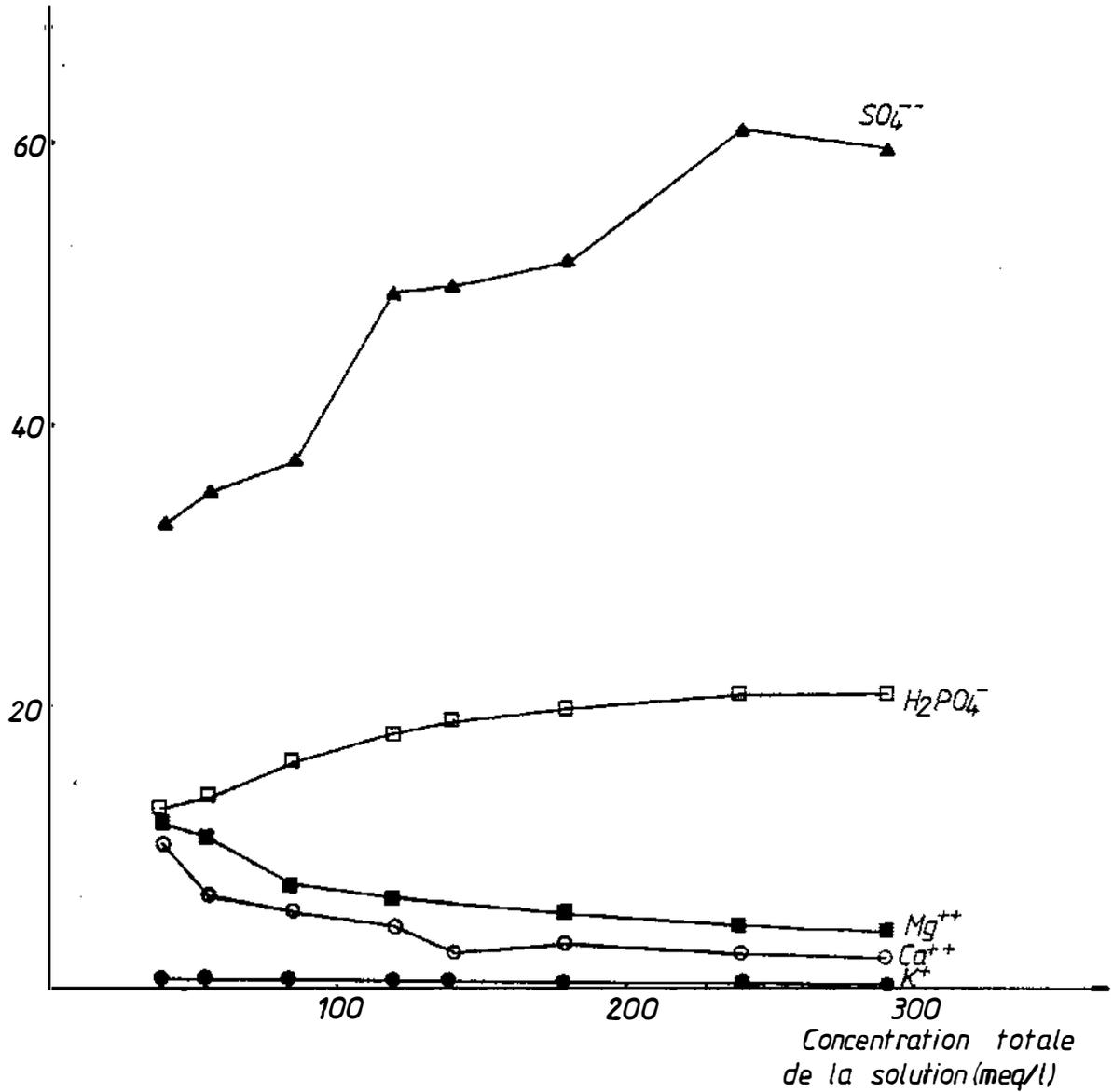


Figure 11 : Evolution des taux de complexation en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.

La figure 10 montre que dans une solution témoin, le calcium est présent à environ 90% sous forme d'ion Ca^{++} , le reste se trouve sous forme complexée non disponible : CaSO_4° , CaHPO_4° et CaHCO_3^+ essentiellement. Le magnésium est à 90% sous forme d'ion Mg^{++} et les espèces complexées sont : MgSO_4° , MgHPO_4° et $\text{MgH}_2\text{PO}_4^+$. Pour les sulfates, la répartition des espèces est : SO_4^- (70%), KSO_4^- , CaSO_4° et MgSO_4° . Pour les phosphates : H_2PO_4^- (75%), HPO_4^- , $\text{MgH}_2\text{PO}_4^+$, MgHPO_4° et CaHPO_4° .

2) COMPLEXATION DANS DES SOLUTIONS PLUS CONCENTREES.

Il s'agit des solutions de la série 7 pour laquelle on a augmenté les teneurs en cations sans faire varier leurs rapports mutuels. Les anions, à l'exception des nitrates restent aux teneurs de la solution témoin, soit 3 meq/l de SO_4 et 2 meq/l de H_2PO_4 . On a ainsi des solutions dont la force ionique ($0,5\sum m_i z_i^2$) varie de 0,025 à 0,178 M/l, soient des solutions de concentration totale allant de 40 meq/l à 290 meq/l.

Si l'on examine (Fig.11) l'évolution des taux de complexation (molalité des espèces complexées/molalité de l'espèce totale .100) en fonction de l'augmentation de la concentration de la solution, on constate que :

- les taux de complexation des sulfates et phosphates augmentent. Ceci s'explique par l'augmentation importante des concentrations en cations, donc de leurs activités qui provoquent une augmentation des espèces "complexes" telles CaSO_4° , CaHPO_4° ou MgHPO_4° . Les phosphates et les sulfates sont donc de plus en plus complexés : le taux de complexation des sulfates passe ainsi de 30% à 60% de la concentration totale.
- à l'inverse, les taux de complexation des cations ont tendance à diminuer. Ceci est très léger pour le potassium, plus notable pour le calcium et le magnésium. En effet, bien que les espèces "complexes" aient tendance à devenir plus importantes (Fig.12), la molalité des espèces "complexes" n'augmentent pas autant que les molalités totales des cations, d'où la baisse de leur rapport qui est le taux de

complexation. Ceci vient du fait que les cations sont très majoritaires par rapport aux anions susceptibles de les complexer. Quand les concentrations en cations augmentent dans la solution, les phosphates et les sulfates n'augmentent pas, les cations sont alors relativement moins complexés.

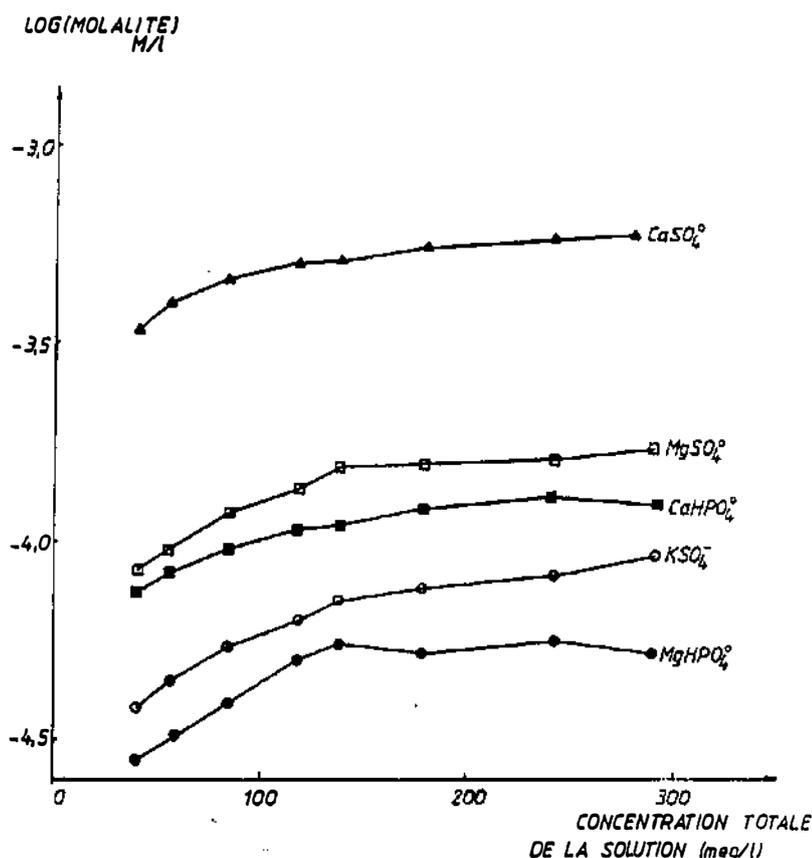


Figure 12 : Evolution des molalités des espèces "complexes" en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.

L'examen de ces données nous permet de tirer les conclusions suivantes :

- le phénomène de complexation n'a qu'une très faible influence sur des éléments tel le potassium, le sodium, le chlore et les nitrates. Par contre, ce phénomène n'est pas négligeable pour le calcium, le magnésium, les sulfates et les phosphates.
- l'importance des espèces complexées varie non seulement suivant l'élément considéré mais également suivant le type de solution, sa concentration, sa composition.

Dans l'approche de la disponibilité des éléments pour la plante, il s'ajoute des interactions ioniques en solution. Celles-ci peuvent être appréhendées grâce aux activités chimiques. On examine donc maintenant ces valeurs d'activité.

B - ACTIVITES CHIMIQUES.

Si l'on veut considérer le potentiel énergétique des espèces en solution, il convient d'introduire leurs activités chimiques. Dans notre cas, nous nous intéressons plus particulièrement aux ions libres et donc à leurs activités ioniques. L'activité d'un ion diffère de sa molalité par son coefficient d'activité :

$$a = \gamma \cdot m$$

Le coefficient d'activité des espèces ioniques peut être estimé à l'aide de la loi de DEBYE-HUCKEL :

$$\log \gamma_i = - \frac{A \cdot z_i^2 \cdot \sqrt{I}}{1 + a_i^\circ \cdot \sqrt{I}} + C \cdot I$$

A, B et C sont des constantes dépendantes de la température. A 25°C, A = 0,5095, B = 0,3284.10⁻⁸ et C = 0,0408

z_i est la charge de l'ion

I est la force ionique

a_i° est la distance de plus petite approche de l'ion, c'est un paramètre d'ajustement.

Le coefficient d'activité d'une espèce ionique dépend donc de paramètres caractérisant le milieu tel la force ionique. Il dépend aussi de paramètres propres à l'espèce tel la charge. Pour une espèce ionique sa valeur est toujours inférieure à 1.

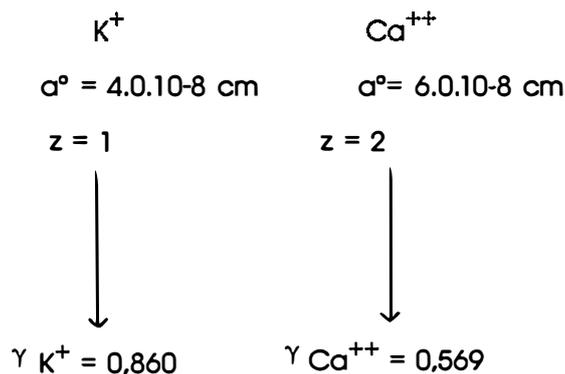
Tout autre facteur étant constant, on voit que :

- plus grande sera la force ionique, plus faible sera le coefficient d'activité, d'où plus grande sera la différence entre molalité de l'ion et activité de l'ion.

- de même, plus grande sera la charge et plus faible sera le coefficient d'activité.

Si on prend l'exemple de l'ion K^+ et de l'ion Ca^{++} dans une solution de même concentration qu'une solution témoin (40 meq/l de cations et d'anions) et donc de force ionique $I=0,025$ M/l. On peut calculer, connaissant les paramètres A, B, C et a° , les valeurs des coefficients d'activité de ces deux ions par la loi de DEBYE-HUCKEL.

si $I = 0,025$ M/l , à $25^\circ C$ $A = 0,5095$, $B = 0,3284 \cdot 10^{-8}$
et $C = 0,0408$



On obtient donc, pour une même force ionique, $K^+(0,8) > Ca^{++}(0,6)$ et donc la différence entre l'activité et la molalité du potassium est moindre que celle du calcium. Du fait de sa charge, le calcium est plus influencé par son entourage ionique que le potassium.

Après cet exemple, nous allons examiner le cas de tous les ions majeurs ainsi que du chlore et du sodium pour une solution nutritive témoin et pour des solutions plus concentrées.

1) ACTIVITES DANS LES SOLUTIONS TEMOINS.

Nous reprenons ici l'exemple de la solution témoin de la série 6 et des deux autres solutions contenant le sodium et le chlore. Nous présentons de nouveau (Tableau XI) les molalités totales, la molalité de l'espèce libre et les taux de complexation calculé à

Tableau XI : Comparaison des molalités et des activités dans une solution témoin.

Eléments	K ⁺	NO ₃ ⁻	Na ⁺	Cl ⁻	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻	H ₂ PO ₄ ⁻
molalités totales (mM/l) (1)	7,27	13,98	4,08	2,72	5,05	1,51	1,49	2,01
molalité de l'espèce libre (mM/l) (2)	7,24	13,98	4,04	2,72	4,55	1,32	1,08	1,48
taux de complexation (%) (1)-(2)/(1).100	0,4	<10 ⁻⁶	1,0	<10 ⁻⁶	9,9	12,6	27,5	26,4
activité (.10 ³) (4)	6,16	11,98	3,47	2,31	2,56	0,78	0,56	1,26
Différence esp.libre activité (%) (2)-(4)/(2).100	14,9	14,3	14,1	15,1	43,7	40,9	48,2	14,9
Différence esp.totale activité (%) (1)-(4)/(1).100	15,3	14,3	15,0	15,1	49,3	48,3	62,4	37,3

partir de ces deux valeurs. Les valeurs d'activité vont nous permettre de mettre en évidence l'importance des interactions en solution suivant l'élément.

Je rappelle que l'activité n'a pas d'unité mais elle est comparable à une molalité : en effet, dans le cas de solutions très diluées, le coefficient d'activité tend vers 1 et l'activité d'un ion est alors égale à sa molalité. Je lui ai donc implicitement donné cette dimension ici pour faciliter la comparaison. Je peux ainsi calculer la différence entre espèce libre et activité d'une part et entre espèce totale et activité d'autre part. La première de ces valeurs (ligne 5) donne une estimation de l'importance des interactions en solution suivant l'élément. La différence entre espèce totale et activité représente, elle, l'influence à la fois des phénomènes de complexation et d'interaction.

On remarque que :

- certaines espèces comme le potassium, les nitrates et les phosphates subissent relativement peu l'influence des autres ions en solution, les valeurs d'activité ne diffèrent des valeurs de molalités que de 15% environ, ce qui est cependant déjà notable. Le sodium et le chlore sont également dans ce cas.
- par contre, le calcium, le magnésium et les sulfates voient leur niveau d'énergie diminuer sensiblement. La différence entre molalité et activité ionique se situe entre 40 et 50% .

Au total, quand on cumule les phénomènes de complexation et d'interaction, on remarque de façon nette que deux classes d'éléments peuvent être distinguées :

- d'une part, les ions peu complexés et dont le coefficient d'activité est proche de 1. Il s'agit du potassium, des nitrates, du chlore et du sodium.
- d'autre part, les ions plus sujets à la complexation et dont le coefficient d'activité est plus faible. Il s'agit du calcium, du magnésium et des sulfates. Les phosphates se rattachent à ce dernier groupe car même si leur coefficient d'activité est relativement important, leur taux de complexation est élevé.

Tableau XII : Valeurs des molalités totales, des molalités de l'espèce libre et des activités ioniques dans les solutions de la série 7.

	K ⁺			Ca ⁺⁺			Mg ⁺⁺		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
T	7,72	7,68	6,56	4,59	4,17	2,37	1,27	1,13	0,67
1	10,69	10,64	8,87	6,49	6,01	3,17	1,76	1,59	0,87
2	15,65	15,59	12,56	10,18	9,62	4,58	2,86	2,65	1,35
3	21,59	21,52	16,85	13,77	13,15	5,78	4,02	3,75	1,80
4	25,83	25,75	19,94	14,47	14,11	5,99	5,02	4,72	2,20
5	32,74	32,66	24,51	21,46	20,80	8,11	6,34	6,02	2,64
6	40,92	40,83	29,87	27,94	27,23	9,91	7,98	7,63	3,16
7	50,13	50,03	35,88	33,43	37,73	11,30	9,71	9,33	3,71

	SO ₄ ⁻⁻			NO ₃ ⁻			H ₂ PO ₄ ⁻		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
T	1,99	1,32	0,71	13,87	13,87	11,92	1,88	1,64	1,41
1	1,94	1,24	0,62	21,58	21,58	18,15	1,91	1,65	1,38
2	1,85	1,15	0,50	36,24	36,24	29,56	1,81	1,52	1,24
3	2,15	1,09	0,43	51,52	51,52	41,02	1,95	1,60	1,27
4	2,14	1,07	0,40	59,26	59,26	46,72	1,86	1,51	1,19
5	2,08	1,00	0,34	82,82	82,82	63,60	1,82	1,46	1,12
6	2,48	0,96	0,29	107,20	107,20	80,60	1,92	1,52	1,13
7	2,36	0,93	0,26	130,80	130,80	96,75	1,92	1,52	1,13

2) ACTIVITES DANS LES SOLUTIONS CONCENTREES.

Dans la mesure où les Interactions augmentent quand la force ionique d'une solution augmente, il est Intéressant d'examiner les valeurs d'activité dans des solutions de concentration totale croissante. Le tableau XII donne les valeurs de molalités et d'activités pour la série 7.

On note que :

- lorsque les concentrations en cations et en nitrates augmentent, les activités de ces ions augmentent mais pas autant que leurs concentrations.
- pour les phosphates et les sulfates dont les concentrations totales restent constantes, les valeurs d'activité des formes libres diminuent.

Ceci est illustré par la figure 13 donnant la différence entre molalité totale et activité exprimée en % de la molalité totale. Cette différence s'accroît pour tous les éléments lorsque la concentration totale de la solution augmente. Elle est plus importante pour les sulfates, du fait de leur complexation Intense.

En conclusion, si l'on veut prendre en compte le niveau d'énergie des éléments pour exprimer leur disponibilité par rapport à la plante, il faut considérer les phénomènes de complexation et d'Interaction. Mes résultats montrent que :

- les complexations sont importantes pour certains éléments, en particulier pour les sulfates dont 30% environ se trouvent sous forme "complexe", pour le calcium et le magnésium (10%) et pour les phosphates (20%). La complexation est négligeable pour le potassium, les nitrates, le sodium et le chlore (respectivement 0,4%, $10^{-6}\%$, 1,0% et $10^{-6}\%$).
- nous avons montré que ces taux de complexation varient avec la composition du milieu et notamment avec la concentration en calcium : dans ce cas , les taux de complexation des sulfates et dans une moindre mesure des phosphates sont très forts (respectivement 60% et 20%).
- l'effet des interactions ioniques est également plus ou moins notable suivant l'élément. Il est faible pour le potassium et les nitrates (15%), plus fort pour les

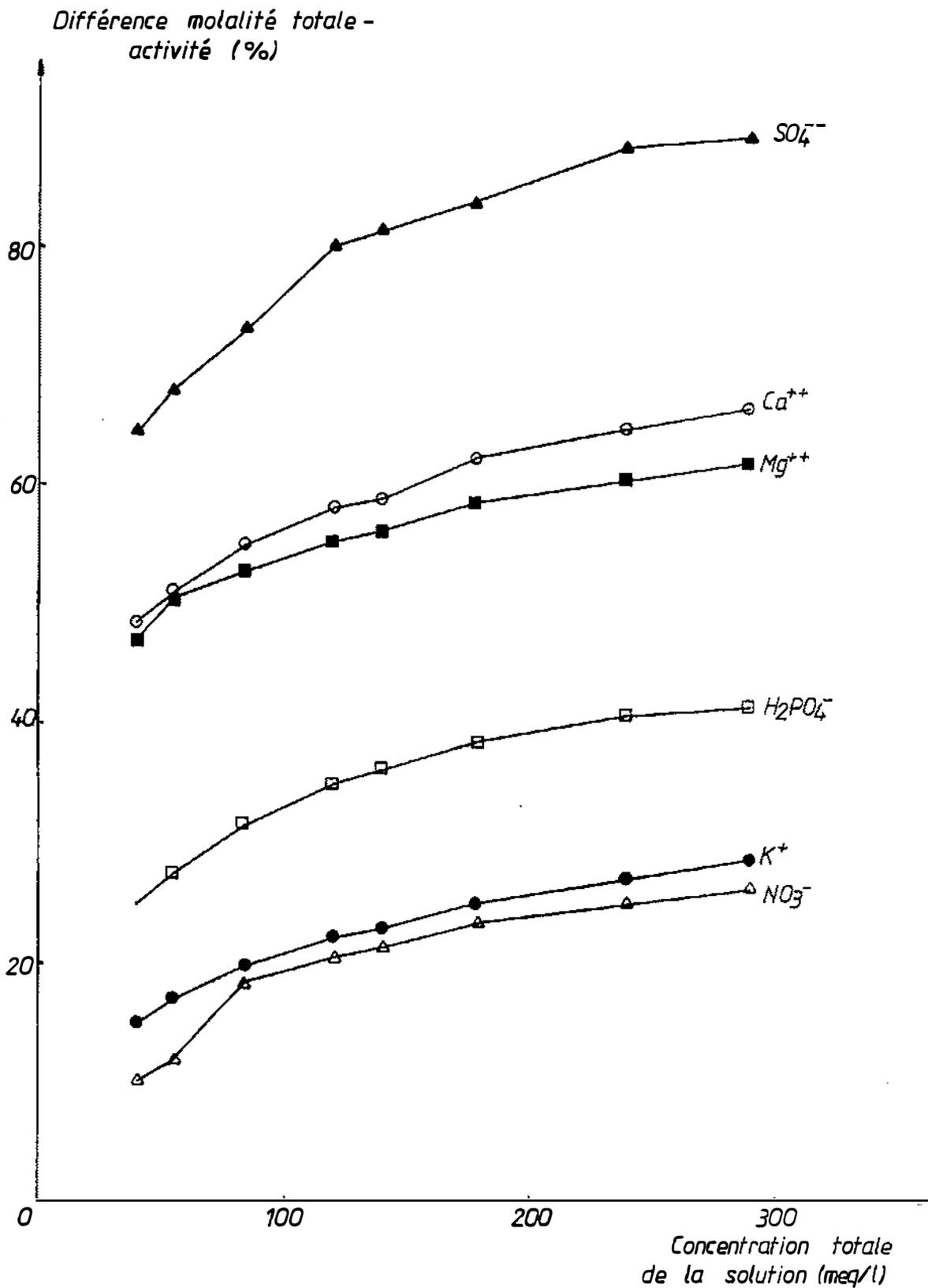


Figure 13 : Différence entre molalité de l'espèce totale et activité de l'espèce libre en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.

autres ions (jusqu'à 60%). Cet effet est d'autant plus important que les solutions sont concentrées (jusqu'à 90%).

Le modèle VEGACT2 nous a permis de bien expliquer les propriétés des éléments introduits dans les milieux nutritifs. Une application intéressante de cette approche est la possibilité de prévoir les précipités de formes minérales solides dans la solution. C'est l'objet du prochain paragraphe.

II - PREVISION DE LA PRECIPITATION DE MINERAUX DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES.

La connaissance des activités des différentes espèces en solution nous permet de calculer les produits de solubilités de minéraux et d'en déduire leur tendance à précipiter ou non. Ceci est d'autant plus intéressant que, la plupart du temps, on observe de légers précipités au fond des bacs de culture. Nous avons donc, dans un premier temps, estimé l'état de saturation de certains minéraux par rapport à une solution nutritive à l'aide des données du programme VEGACT2. Dans un second temps, nous avons vérifié cette estimation par l'observation des précipités au microscope électronique et par leur analyse à la microsonde.

A - EQUILIBRES ENTRE MINERAUX ET SOLUTION.

Pour un minéral, sa dissolution dans l'eau peut être représentée par une réaction entre le minéral et diverses espèces aqueuses. Par exemple, pour la calcite :



Lorsque la solution est en équilibre avec le minéral considéré, on a :

$$\frac{(Ca^{2+}) \cdot (CO_3^{2-})}{(CaCO_3)} = K \quad () : \text{activité}$$

K est la constante d'équilibre thermodynamique associée à la réaction précédente. Par convention, l'activité d'un minéral pur est égale à 1, donc l'activité du $CaCO_3$ est de 1. Tant que l'équilibre n'est pas atteint, on considère le produit de solubilité Q du minéral :

$$(Ca^{2+}) \cdot (CO_3^{2-}) = Q$$

Le produit de solubilité permet de mesurer l'état de saturation de la solution par rapport au minéral. On peut distinguer trois cas :

$Q < K$ la solution est sous-saturée par rapport au minéral, elle a tendance à le dissoudre.

$Q > K$ la solution est sur-saturée par rapport au minéral, le minéral a tendance à précipiter.

$Q = K$ la solution et le minéral sont en équilibre.

En principe, l'état de sursaturation est un état instable et doit évoluer spontanément vers l'équilibre. Cependant, il peut se maintenir du fait d'un retard de précipitation attribué à des problèmes de germination du minéral dus par exemple à la cinétique de précipitation.

B - PREVISION DES PRECIPITATIONS DANS UNE SOLUTION NUTRITIVE.

Par expérience, et à l'analyse faite au laboratoire de physiologie végétale, on sait que parmi les éléments présents dans une solution nutritive, ce sont le calcium, les phosphates et le fer qui sont le plus susceptibles de donner lieu à des précipités. Dans des travaux précédents (VALLES et al., 1990), nous avons développé un modèle permettant la prévisions des précipités concernant aussi bien les macroéléments que les

oligoéléments et tenant compte de la présence d'EDTA. Nous nous limiterons ici aux macro-éléments et nous avons donc envisagé la précipitation de phosphates de calcium et de magnésium et de carbonates de calcium. Les réactions de dissolution et les constantes d'équilibre de ces minéraux sont données dans le tableau XIII.

Tableau XIII : Constantes de dissociation et équations de dissolution des espèces prises en compte.

Minéral	Equation de dissolution		logK	Refs
Hydroxyapatite $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{OH}_2$	$\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{OH}_2$	$10\text{Ca}^{2+} + 6\text{PO}_4^{3-} + 2\text{OH}^-$	-83,56	(1)
Whitlockite $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 + \text{H}_2\text{O}$	$3\text{Ca}^{2+} + 2\text{HPO}_4^{2-}$	-9,90	(2)
Brushite $\text{CaHPO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{CaHPO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{Ca}^{2+} + \text{HPO}_4^{2-} + 2\text{H}_2\text{O}$	-6,56	(2)
MgHPO_4	$\text{MgHPO}_4 + \text{H}^+$	$\text{Mg}^{2+} + \text{H}_2\text{PO}_4^-$	+1,39	(3)
Calcite CaCO_3	CaCO_3	$\text{Ca}^{2+} + \text{CO}_3^{2-}$	-8,40	(4)
Gypse $\text{CaSO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{CaSO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{Ca}^{2+} + \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}_2\text{O}$	-4,85	(5)

(1): VIEILLARD (1978), (2): WOLERY (1979), (3): VIEILLARD et TARDY (1984), (4): LANGMUIR (1968), (5): ROBIE et WALDBAUM (1968).

Tableau XIV : Composition de la solution nutritive testée.

Eléments	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	NO_3^-	SO_4^{--}	H_2PO_4^-
meq/l	7,5	10	3	15	3,70	2
mM/l	7,5	5	1,5	15	1,85	2

L'état de saturation de ces minéraux sera calculé dans une solution "théorique", c'est-à-dire ayant exactement la composition d'une solution témoin avec ajout de carbonates

(Tableau XIV). En effet, on observe des précipités dès la fabrication de la solution nutritive et l'analyse effectuée à ce moment-là donne la composition après précipitation. On a donc choisi de se placer dans une situation avant précipitations pour estimer celles-ci.

Cette composition est donnée en entrée du programme VEGACT2 et on obtient les valeurs d'activités données dans le tableau XV.

Tableau XV : Log des activités des espèces entrant dans le calcul des produits de solubilités.

Ca^{2+}	Mg^{2+}	H_2PO_4^-	HPO_4^{2-}	PO_4^{3-}	H^+	OH^-	CO_3^{2-}	SO_4^{2-}
-2,606	-3,122	-2,796	-3,906	-10,146	-6,1	-7,9	-7,605	-3,143

Ces valeurs d'activités vont nous permettre de calculer le produit de solubilité Q . Pour chaque minéral, on peut estimer l'Indice de saturation $I_s = \log Q - \log K$. On considère alors les trois cas suivants :

$I_s > 0$ il y a sursaturation

$I_s < 0$ il y a sous-saturation

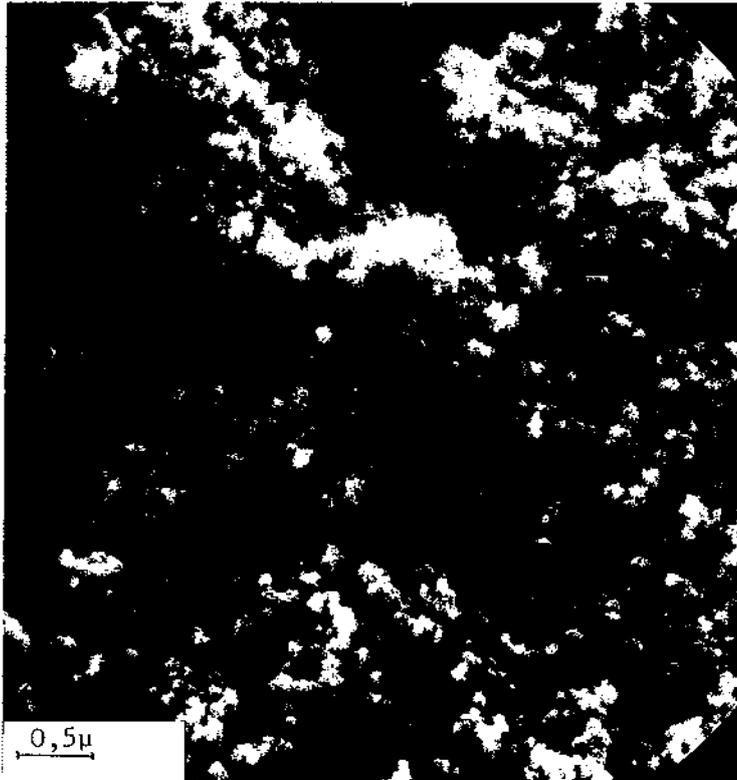
$I_s = 0$ on est à l'équilibre.

Tableau XVI : Indice de saturation des minéraux.

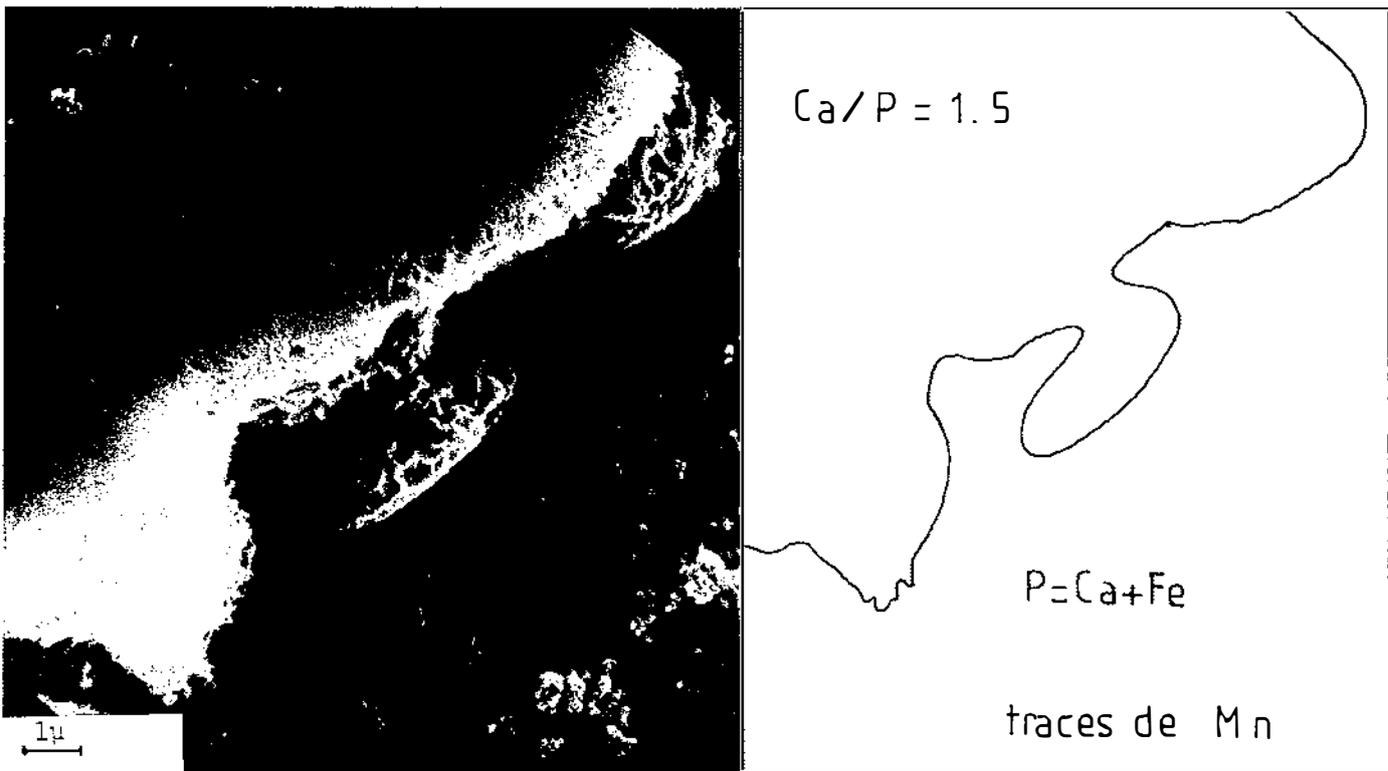
Minéral	$\log Q$	$\log K$	I_s
Hydroxyapatite	-102,736	-83,56	-19,176
Whitlockite	-34,340	-9,90	+6,470
Brushite	-6,512	-6,56	+0,049
Calcite	-10,211	-8,40	-1,811
Gypse	-5,749	-4,85	-0,899
MgHPO_4	0,201	1,39	-1,189

PLANCHE I

Précipités déposés au fond des bacs de culture



1 - Précipité amorphe de phosphate de calcium. Taille des cristaux inférieure à 0,06 micron.



2- Juxtaposition de phosphate tricalcique pur et de mélange amorphe de phosphate de calcium et de fer.

Les indices de saturation portés dans le tableau XVI montrent que la solution est sous-saturée par rapport au gypse, à la calcite, au phosphate de magnésium et à l'hydroxyapatite. Par contre, elle montre une nette sursaturation vis à vis de la whitlockite et une très légère sursaturation par rapport à la brushite.

Le calcul nous indique donc que cette solution nutritive a tendance à précipiter des phosphates de calcium, brushite et whitlockite. L'observation des précipités au microscope électronique et leur analyse à la micro-sonde va nous permettre de vérifier ces prévisions.

C - OBSERVATION DES PRECIPITES.

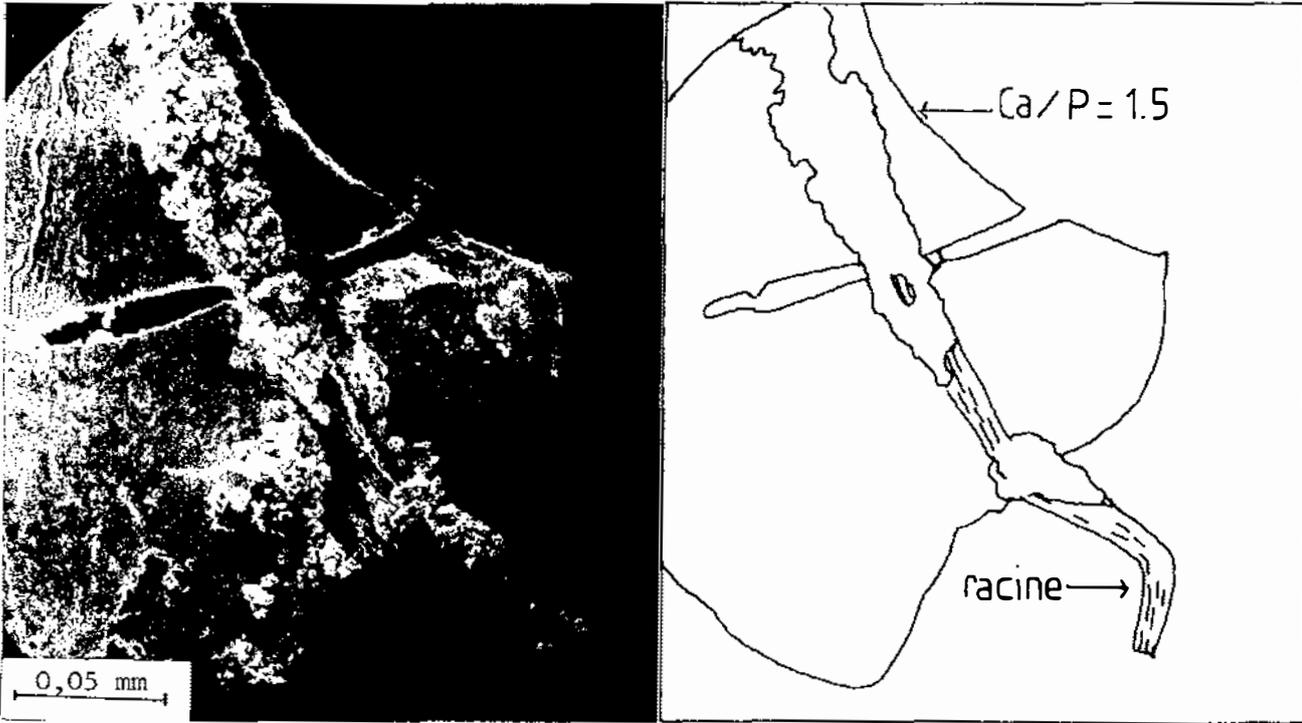
Les différents précipités observés au fond des bacs en fin de culture se répartissent en zones de couleur blanchâtre ou rouille. Ils présentent une granulométrie fine.

Les précipités ont été observés au microscope électronique à balayage à l'INRA de Versailles. On distingue :

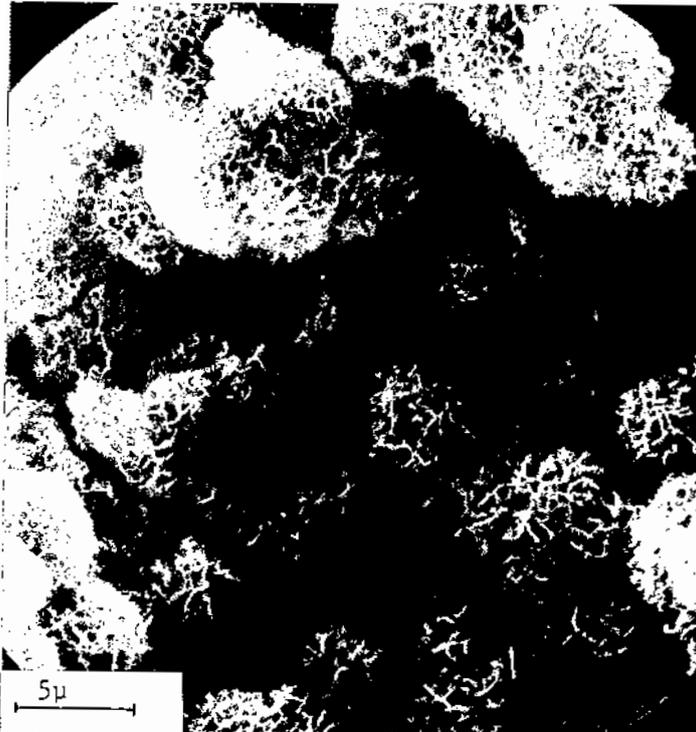
- d'une part, des précipités ne présentant pas de formes cristallines même à fort grossissement (photo I,1). Le précipité est un mélange de phosphate de calcium et de manganèse, les particules observées ont une taille inférieure à 0,06 micron. Il s'agit donc d'un précipité amorphe. Le cliché I,2 présente deux zones de précipités également amorphes. L'analyse indique, dans une de ces zones, la présence de phosphore, de calcium et de fer telle que $P = Ca + Fe$. On serait donc en présence d'un mélange de phosphate de fer et de phosphate de calcium du type $CaHPO_4 \cdot 2H_2O$. dans l'autre zone (photo I,2) l'analyse donne un rapport $Ca/P = 1,5$. Il s'agit donc d'un phosphate tricalcique ($Ca_3(PO_4)_2$). On retrouve une zone identique sur la photo II,1.
- d'autre part, au contact d'une racine (photo II,1), le précipité présente une cristallisation (photo II,2). Celle-ci est identique à celle observée par DJABRI (1985) attribuée à un phosphate dicalcique, $CaHPO_4 \cdot 2H_2O$, de même composition que la

PLANCHE II

Précipités déposés sur les racines



1 - Racine entourée de calcium bien cristallisé et précipité amorphe de phosphate tricalcique au second plan.



2 - Phosphate de calcium cristallisé. $\text{P} = \text{Ca}$. Agrandissement de la photo 1.

brushite. La micro-sonde confirme cette composition ($\text{Ca/P} = 1$).

Au vu de ces résultats, on peut envisager deux phases de précipitation: une première, rapide qui se fait dès la fabrication de la solution nutritive et qui donne des minéraux amorphes, des phosphates de calcium (whitlockite et brushite); Ensuite, dans un second temps, la précipitation plus lente de la brushite au contact des racines au cours de la culture.

Les résultats analytiques ont donc confirmés les prévisions du modèle VEGACT2. Il s'agit ici avant tout d'un exemple destiné à montrer l'intérêt de ce type de calcul. En effet, l'apparition de précipités dans les solutions nutritives n'a pas ici, de conséquences graves. Elle peut, par contre, devenir gênante dans d'autres systèmes de culture hors-sol dans lesquels les précipitations peuvent conduire à des obstructions des systèmes d'irrigation fertilisante. Il faut noter ensuite, que la tendance à précipiter des minéraux est susceptible d'évoluer non seulement suivant la composition de la solution, mais aussi en fonction du pH et des conditions d'aération ($p\text{O}_2$ et $p\text{CO}_2$) du milieu. Le meilleur moyen de contrôler ce type de phénomène est l'utilisation d'un programme de calcul et de prévision comme VEGACT2.

III - INTERET DU CALCUL DE LA REPARTITION DES ESPECES ET DES ACTIVITES EN SOLUTION.

Le calcul des activités des espèces dans les solutions nutritives a plusieurs intérêts et applications possibles :

- en premier lieu, ce modèle nous a permis de décrire les caractéristiques chimiques des éléments présents dans la solution nutritive : leur tendance à se complexer, leur disponibilité pour une réaction. Ceci est déjà un acquis supplémentaire pour les solutions nutritives. On peut aussi remarquer, à posteriori, que le calcium, bien qu'étant en concentration importante dans les solutions nutritives (10 meq/l dans notre cas),

supérieure donc au potassium (7 meq/l), a une valeur d'activité bien inférieure ($2.5 \cdot 10^{-3}$) à ce dernier. Ce type de répartition se rapproche plus de la composition du végétal, ce qui était l'objectif initial des compositions de solutions nutritives.

- dans le même ordre d'idée, on a pu, par le calcul, prévoir la précipitation d'espèces minérales que l'on a effectivement observées. Ce type de prévision peut s'avérer très utile, non seulement parce que les éléments minéraux ne sont plus du tout disponibles pour la plante mais surtout parce que leur apparition pose de nombreux problèmes dans la pratique des cultures hors-sol.

- ensuite, dans la mesure où l'absorption racinaire concerne essentiellement les formes ioniques des éléments nutritifs, et qu'elle s'effectue en partie par des mécanismes physico-chimiques (adsorption et intervention du potentiel électrochimique), on peut penser que l'activité d'un ion est la valeur qui donne la meilleure estimation de la disponibilité d'un élément pour la plante. C'est sur cette idée que nous allons développer la suite de ce travail.

Il faut cependant parler des limites que peut comporter l'utilisation du modèle de calcul. C'est d'abord, dans la pratique, une méthode un peu lourde puisqu'elle nécessite l'analyse complète de la solution nutritive et la mesure du pH suivi du calcul lui-même. Cependant, ceci peut très bien être intégré dans le cadre d'un système d'automatisation de l'irrigation fertilisante.

Ensuite, comme pour les valeurs des constantes de dissociation des espèces, il faut être prudent quant à l'utilisation des constantes de solubilité des minéraux. Les valeurs trouvées dans la littérature sont, pour certains minéraux (l'hydroxyapatite par exemple) très variables. Les résultats des calculs sont donc à utiliser avec une certaine prudence suivant le cas.

Enfin, il n'est pas rare d'obtenir des indices de sursaturation très fort pour un minéral dont on n'observe pas la précipitation. Ceci peut être dû à une valeur de constante de dissolution peu fiable ou, le plus souvent, à un retard dans la précipitation dû à un problème de cinétique.

On renouvelle donc ici, la mise en garde concernant l'utilisation des résultats du modèle qui doit rester dans ses limites.

CHAPITRE 4

SELECTIVITE DE L'ABSORPTION RACINAIRE ET TRANSLOCATION A L'INTERIEUR DU VEGETAL

Si l'on veut résumer les différents mouvements des éléments minéraux dans le système milieu nutritif-végétal, on peut distinguer :

- l'entrée d'éléments nutritifs (influx) du milieu nutritif vers la plante,
- à l'inverse, la sortie (efflux) d'éléments de la plante vers le milieu,
- des migrations d'éléments à l'intérieur de la plante (translocation).

Chacun de ces mouvements possède en soi une certaine sélectivité. Mais, ici nous avons choisi de nous intéresser plus globalement au phénomène de sélectivité que nous considérerons comme le résultat de l'absorption racinaire (influx + efflux) : la composition de la plante entière nous donne le résultat de la sélectivité de cette absorption racinaire.

Dans la première partie de ce chapitre, nous comparerons donc les compositions des plantes entières à celles des solutions nutritives sur lesquelles elles ont été cultivées, et ceci pour les 6 premières séries de culture.

Ensuite, dans la deuxième partie, nous nous intéresserons aux mouvements de translocation à l'intérieur des plantes, en comparant entre elles la composition des différentes fractions analysées.

I - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION RACINAIRE.

A - MODE DE REPRESENTATION CHOISI.

Il fallait ici un mode de représentation qui permette d'intégrer toutes les données et qui donne une image claire de la sélectivité de la plante par rapport à son milieu. Nous avons choisi une représentation en "diagramme carré" déjà utilisée, pour les plantes, par ANGLARD (1984).

1) ORIGINE DU DIAGRAMME CARRE.

La représentation graphique adoptée ici est inspirée de celle utilisée pour les études d'échanges cationiques entre les solutions du sol et les argiles.

Dans ce type de diagramme, dits isothermes d'échange et que nous appellerons ici diagramme carré, l'unité employée est la fraction équivalente, définie ainsi (GARRELS et CHRIST, 1965; RICO-CAMBOA, 1984) :

$$X_1 = \frac{z_1 \cdot n_1}{z_1 \cdot n_1 + z_2 \cdot n_2 + \dots + z_i \cdot n_i} = \frac{z_1 \cdot n_1}{\sum z_i \cdot n_i}$$

n_i = nombre de moles de i

z_i = charge de l'espèce i

La fraction équivalente d'un élément correspond donc au nombre d'équivalents de cet élément rapporté à la somme des équivalents des autres éléments. Un isotherme

d'échange présente, en ordonnée, la fraction équivalente d'un ion dans la phase échangeuse (argile par exemple) par rapport à sa fraction équivalente dans la solution en contact (en abscisse).

La disposition des points dans le diagramme carré permet de décrire la nature des processus d'échange. Pour cela, les isothermes d'échange peuvent être classés selon leur allure pour les basses valeurs en abscisse et en ordonnée (SPOSITO, 1981). Les quatre sortes d'isothermes rencontrés le plus fréquemment sont présentés dans la figure 14.

La courbe A indique le cas d'un ion dont l'affinité relative pour l'échangeur est faible. La courbe B indique que l'ion a une assez forte affinité relative pour l'échangeur, la courbe C représentant un cas extrême de la B. Enfin, la courbe D qui est linéaire, représente le cas où, si deux ions sont en présence, ils présentent une affinité égale pour l'échangeur.

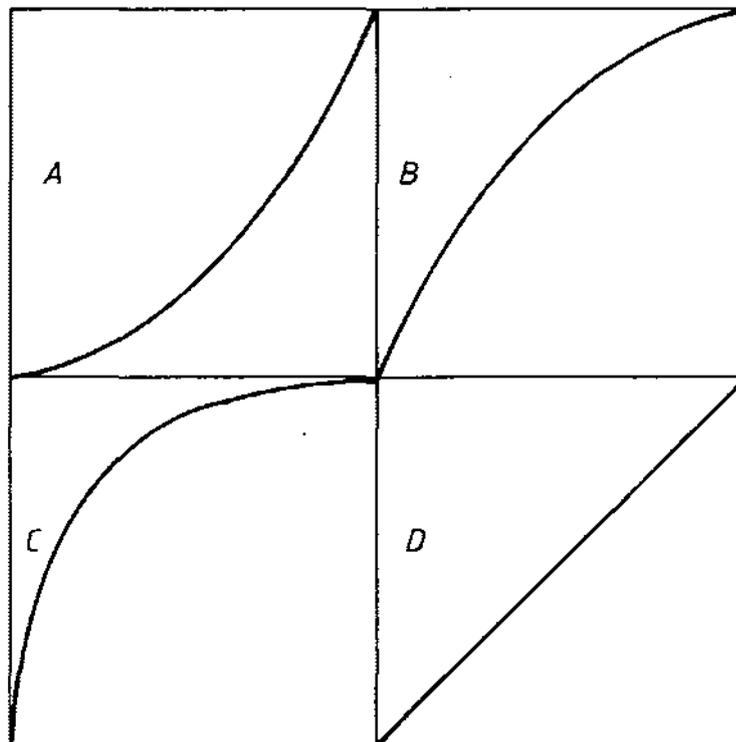


Figure 14 : 4 types d'isothermes d'échange. (SPOSITO, 1981).

abscisse= fractions équivalentes dans la solution,

ordonnée= fractions équivalentes dans la phase échangeuse.

Dans le cas d'échanges entre argiles et solution, on parle donc d'affinité d'un ion pour la phase échangeuse mais les mêmes schémas peuvent représenter l'affinité ou encore, la sélectivité de la phase échangeuse pour un ion en solution. C'est dans ce sens-là que nous interpréterons les diagrammes carrés concernant les plantes. Nous présenterons donc, en abscisse, les proportions d'éléments dans la solution nutritive et en ordonnée, les proportions dans la plante pour décrire l'affinité relative ou la sélectivité de la plante pour les éléments nutritifs.

2) APPLICATION AUX DONNEES SUR LES PLANTES.

Nous avons donc appliqué la représentation en diagramme carré à l'étude de la sélectivité de la plante par rapport à son milieu nutritif. Les éléments sont donc exprimés de la manière suivante :

* dans la solution nutritive

$$\text{Cation\%} = \frac{\text{Cation (meq/l)}}{\Sigma \text{ Cations (meq/l)}} \cdot 100$$

$$\text{et Anion\%} = \frac{\text{Anion (meq/l)}}{\Sigma \text{ Anions (meq/l)}} \cdot 100$$

* dans le végétal

$$\text{Cation\%} = \frac{\text{Cation (meq/100gMS)}}{\Sigma \text{ Cations (meq/100gMS)}} \cdot 100$$

$$\text{et Anion\%} = \frac{\text{Anion (meq/100gMS)}}{\Sigma \text{ Anions (meq/100gMS)}} \cdot 100$$

Il s'agit donc des teneurs rapportées à la somme cationique ou anionique. Ces valeurs sont exprimées, dans la solution comme dans la plante en équivalents ioniques. Il est clair pour nous que, dans la plante, les éléments ne sont pas présents uniquement sous forme d'ions. En effet, on reconnaît classiquement que les éléments nutritifs sont présents sous diverses formes : une fraction de la totalité de l'élément est sous forme "libre", c'est-à-dire sous forme ionique et l'autre fraction est sous forme "liée", c'est-à-dire soit complexée, soit intégrée dans une molécule organique (MORARD,1984). Ces deux fractions sont d'importance variable suivant l'élément considéré : ainsi, si le potassium est essentiellement présent dans la plante sous forme ionique, l'azote est, lui, majoritairement présent sous forme organique .

Nous avons pris le parti, dans ce travail, de considérer les éléments dans la forme sous laquelle ils sont absorbés, puisque nous nous sommes intéressés avant tout à l'absorption des éléments. Ceci nous permet, de plus, d'utiliser la même unité dans le végétal et dans la solution. Les éléments sont donc exprimés dans les formes ioniques suivantes : K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , NO_3^- et $H_2PO_4^-$. Par exemple, les fractions équivalentes de l'azote sont exprimées de la manière suivante :

$$\text{dans la solution} \frac{NO_3^- \text{ (meq/l)}}{(NO_3^- + SO_4^{2-} + H_2PO_4^- \text{ (meq/l)})} \cdot 100$$

$$\text{Dans la plante} \frac{NO_3^- \text{ (meq/100gMS)}}{(NO_3^- + SO_4^{2-} + H_2PO_4^- \text{ (meq/100gMS)})} \cdot 100$$

Le fait de prendre en compte les cations entre eux et les anions entre eux correspond avant tout à un problème de représentation. En effet, si les éléments étaient

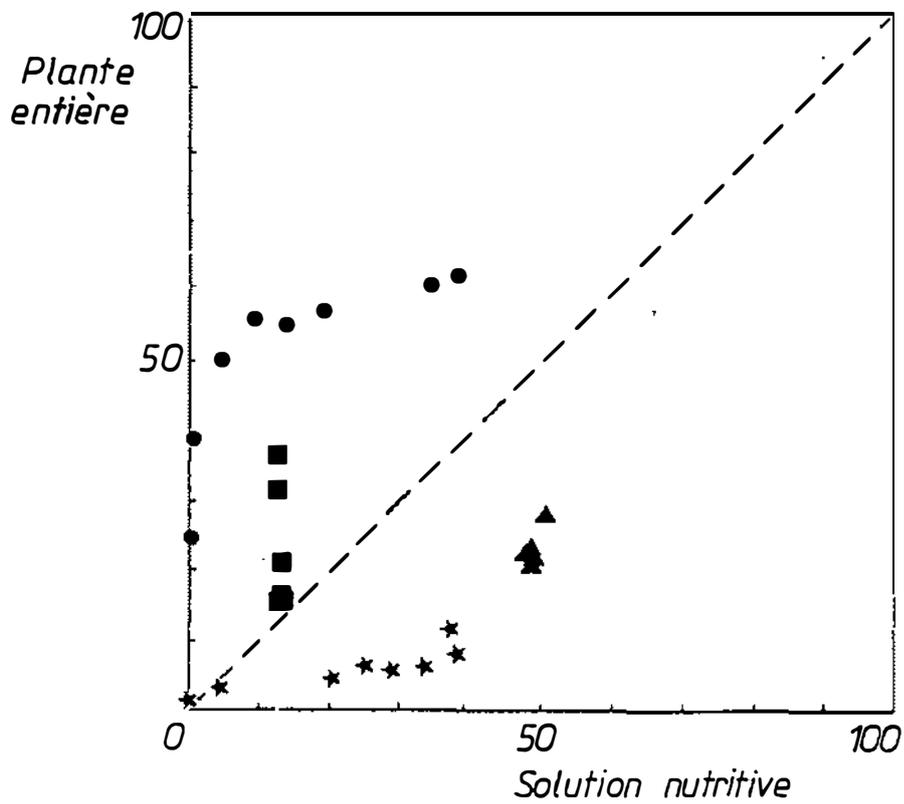
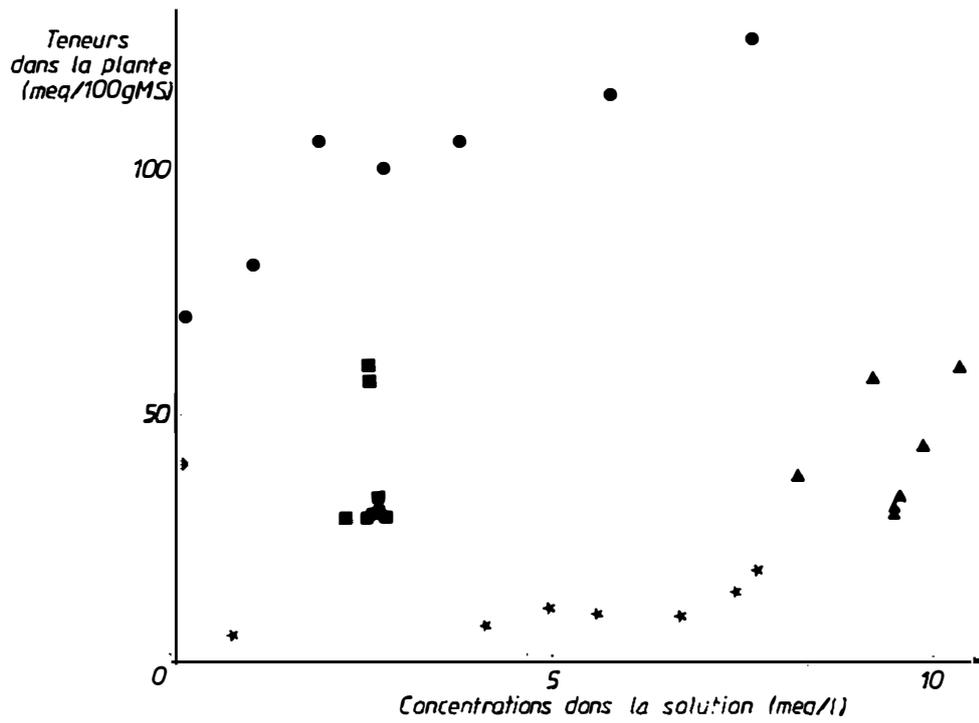


Figure 15 : Comparaison de la représentation en diagramme carré à une représentation en teneurs pour la série 1. K⁺ (●), Ca⁺⁺ (▲), Mg⁺⁺ (■), Na⁺ (*).

pris par rapport à la somme des anions et des cations, on obtiendrait alors des chiffres très faibles pour certains éléments.

3) INTERET DU DIAGRAMME CARRE.

Le choix de ce type de représentation pour l'étude de la sélectivité de l'absorption racinaire a été motivé par plusieurs raisons :

- le fait de considérer les éléments proportionnellement aux autres correspond à la définition que nous avons prise pour la sélectivité, c'est-à-dire : le fait que les éléments ne sont pas en proportions identiques à l'intérieur de la plante comparativement au milieu nutritif.
- les fractions équivalentes (ou proportions en éléments) sont des nombres sans dimension. Ils permettent une comparaison tout à fait cohérente entre la solution nutritive et la plante.
- cette représentation pourra nous permettre de caractériser la sélectivité de la plante pour les différents éléments en nous inspirant de la classification des courbes d'isothermes d'échange.
- enfin, elle nous donne une lecture plus facile des phénomènes qui nous intéressent. Si on compare, par exemple, la représentation en diagramme carré de la première série de culture à une représentation plus classique comme l'évolution des teneurs dans la plante en fonction des teneurs en solution (Fig.15). La représentation en teneurs nous indique qu'il y a par exemple plus de potassium dans la plante que de calcium. On retrouve ceci sur le diagramme carré, mais on dispose en plus d'une référence qu'est la diagonale, droite pour laquelle un élément est en proportions identiques dans la solution et dans la plante.

Cependant, pour une bonne utilisation des diagrammes carrés, il faut revenir sur la signification de la fraction équivalente. Il s'agit d'un rapport de teneurs et de ce fait, on ne tient plus compte du poids de matière sèche. Ce rapport de teneurs est équivalent au rapport des quantités d'éléments à l'intérieur de la plante. De la façon dont il est exprimé, la fraction équivalente d'un élément dans la plante représente la

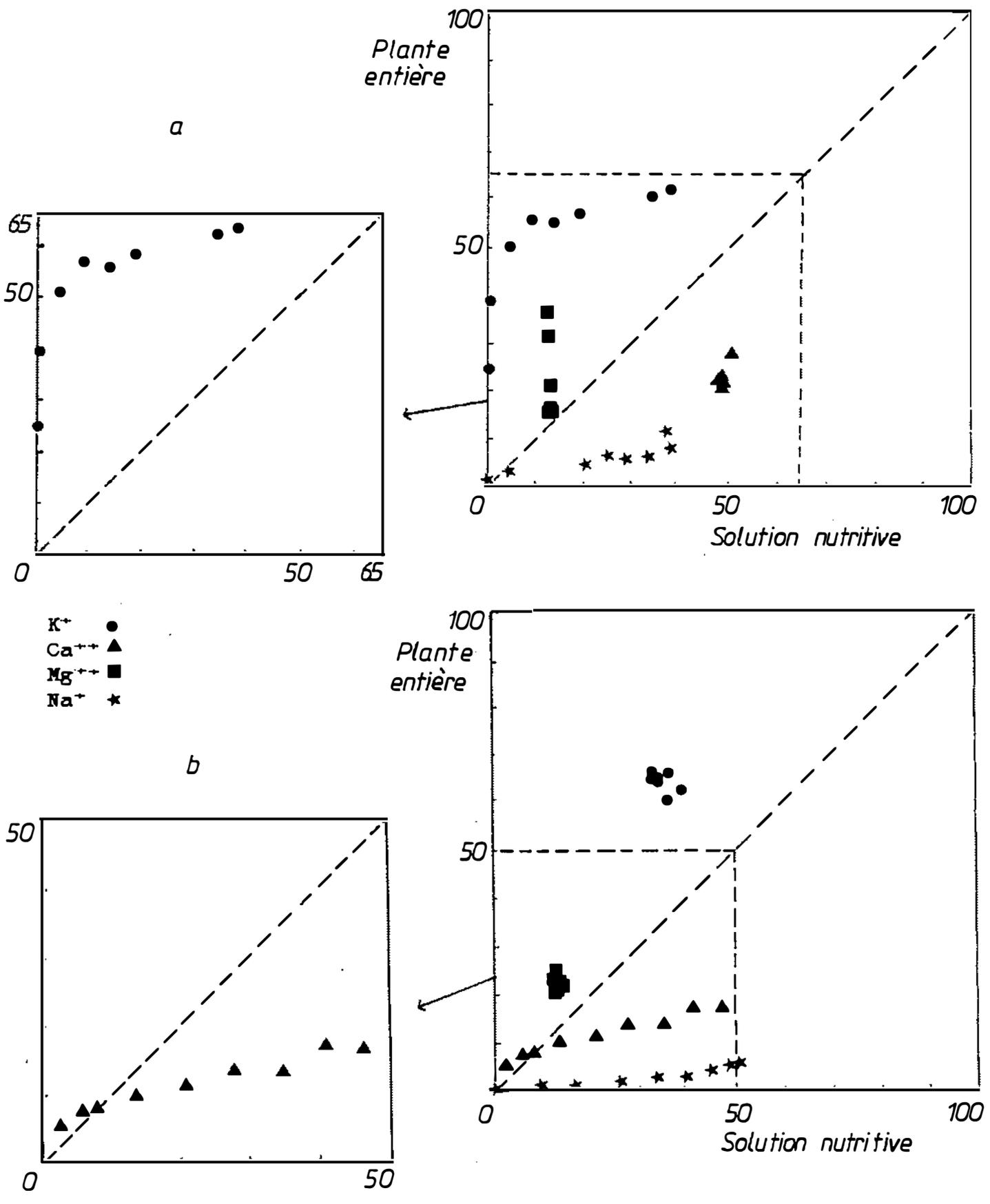
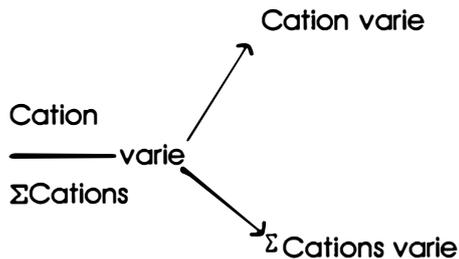


Figure 16 : Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 1 (a) et de la série 2 (b).

proportion d'élément absorbé par celle-ci.

Enfin, il faut noter également que lorsque la fraction équivalente d'un élément varie ceci peut être dû à deux choses:



Donc, soit la teneur ou la concentration de l'élément varie, soit c'est la somme cationique qui varie (du fait de la variation d'un autre élément) et la teneur ou la concentration de l'élément n'a pas variée. Dans les solutions nutritives, le doute est levé puisque, les sommes anioniques et cationiques sont constantes : à une variation de proportion correspond bien une variation de concentration. Par contre, dans la plante, les sommes peuvent varier. On étudiera donc leurs éventuelles variations.

B - COMPARAISON DES COMPOSITIONS DE LA PLANTE ENTIÈRE A CELLES DES SOLUTIONS.

Dans cette partie, nous examinerons successivement les résultats des six premières séries en commentant le comportement de la plante par rapport à l'élément substitué. Ensuite, une caractérisation de la sélectivité, commune à tous les macro-éléments sera proposée. Enfin, nous parlerons des relations entre éléments au sein des sommes cationiques et anioniques en mettant en évidence des interactions.

1) AFFINITE RELATIVE DE LA PLANTE POUR LES ELEMENTS MINERAUX.

En suivant l'exemple de la classification donnée par SPOSITO (1981), nous caractériserons l'affinité relative de la plante pour les éléments nutritifs en examinant la disposition des points pour les faibles valeurs en abscisse et en ordonnée. Ensuite, la répartition de points de part et d'autre de la diagonale nous permettra de comparer les proportions dans le végétal à celles de la solution.

a) Le potassium.

Dans la gamme de concentrations étudiée, les proportions en potassium dans la plante sont toujours supérieures à celles de cet élément dans la solution nutritive (Fig.16a). La plante montre une affinité relative très marquée pour le potassium et ceci est très net pour les faibles proportions en potassium dans les solutions nutritives.

b) Le calcium.

Pour les faibles valeurs en abscisse, le calcium est également plus représenté dans la plante que dans la solution (Fig.16b). Cette affinité relative est cependant beaucoup moins marquée que pour le potassium. De plus, quand les proportions en calcium augmentent dans la solution nutritive, on se trouve dans une situation où le calcium est relativement moins représenté dans la plante que dans la solution.

c) Le magnésium.

La composition des solutions nutritives de la série 3 ne suit pas exactement le protocole décrit du fait d'une erreur expérimentale. Dans ces solutions, le sodium est à des concentrations deux fois plus importantes que celles souhaitées. Cependant, ces concentrations en sodium ne dépassent pas celles de la série 2, et de plus, les poids secs et les résultats analytiques de cette série ne diffèrent pas significativement des autres. C'est pourquoi nous avons choisi de présenter les résultats de cette série.

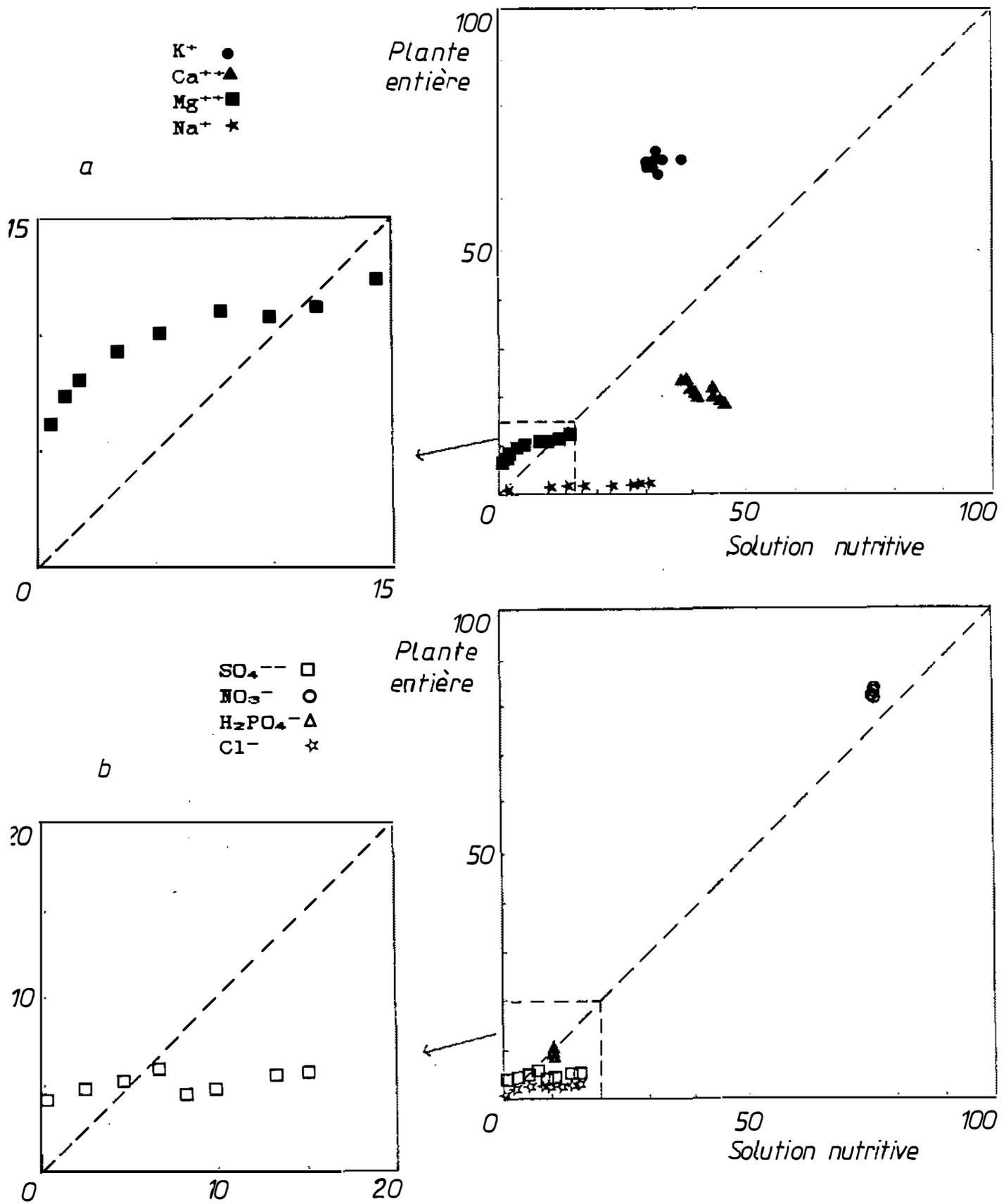
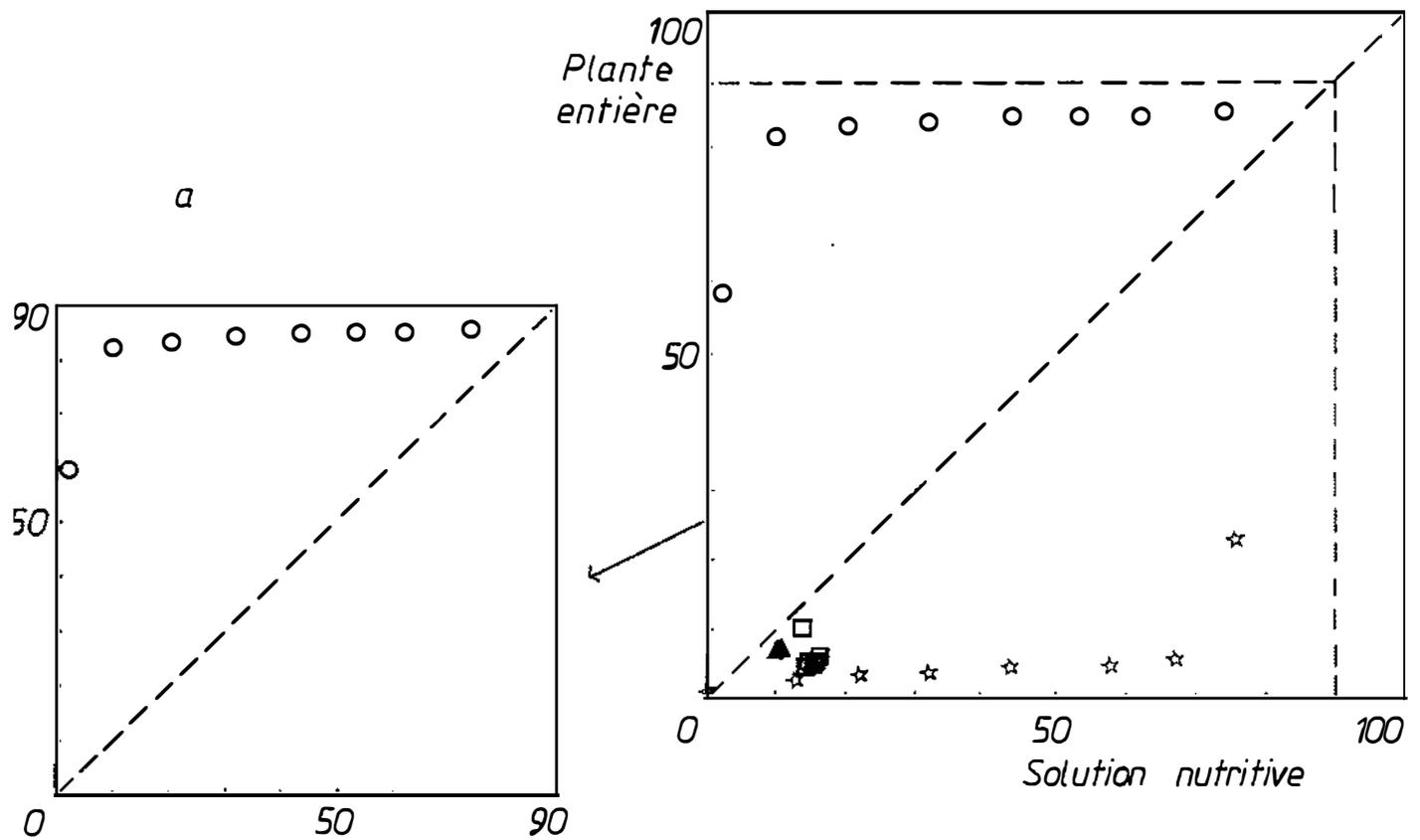


Figure 17 : Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 3 (a) et de la série 4 (b).



SO_4^{--} □
 NO_3^- ○
 H_2PO_4^- △
 Cl^- ☆

b

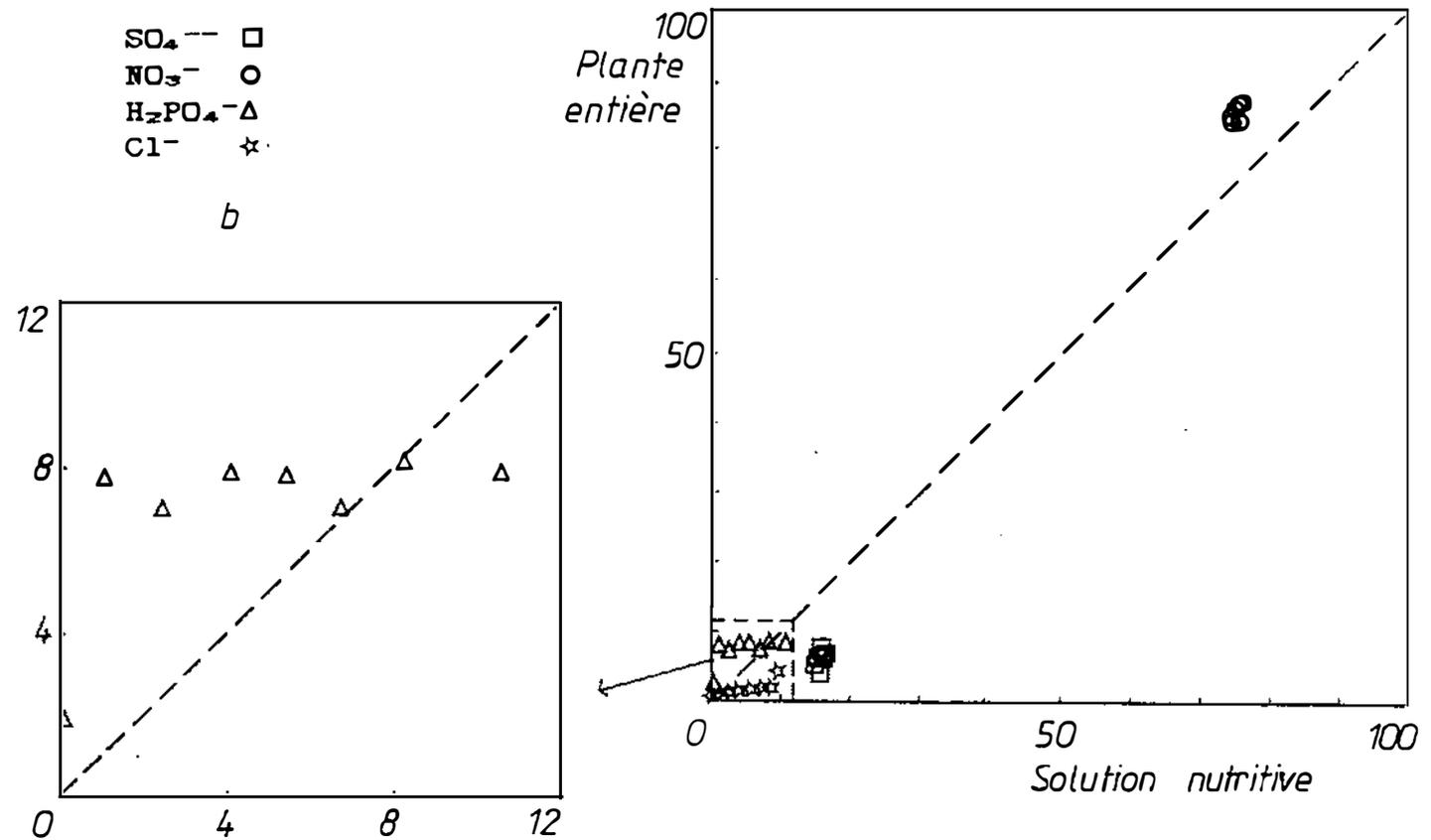


Figure 18 : Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 5 (a) et de la série 6 (b).

Le diagramme carré obtenu (Fig.17a) montre que la plante a une affinité relative marquée pour le magnésium, les points représentatifs se trouvent au-dessus de la diagonale pour les faibles proportions dans la solution nutritive. Au-delà de 10% en abscisse, le magnésium est relativement moins représenté dans la plante que dans la solution.

d) Le soufre.

L'affinité relative de la plante pour le soufre n'apparaît pas nettement ici (Fig.17b). En effet, on n'observe que peu de variations dans la plante même pour les plus faibles concentrations en solution. Dans cette zone cependant, les points représentatifs du soufre se situent au-dessus de la diagonale, dans des proportions qui sont donc supérieures à celles de la solution.

e) L'azote.

La plante présente une affinité relative très marquée pour l'azote nitrique et le diagramme carré (Fig.18a) relatif à la série 5 ressemble à celui concernant le potassium. L'azote se trouve toujours (dans la gamme de teneurs étudiées) dans des proportions supérieures dans la plante que dans la solution.

f) Le phosphore.

Une faible augmentation de la proportion en phosphore dans la solution provoque une très forte augmentation dans la plante (Fig.18b). Celle-ci a donc une affinité marquée pour cet élément.

g) Le sodium.

Contrairement à tous les éléments vus précédemment, il apparaît très nettement que la plante a une affinité relative pour le sodium qui est très faible (Fig.16 et 17a). A une augmentation de proportion de cet élément dans la solution, correspond une augmentation de proportion dans la plante bien moindre. Le sodium est toujours en plus faible proportion dans la plante que dans la solution.

h) Le chlore .

Les résultats concernant le chlore sont similaires à ceux concernant le sodium. La plante n'a pas d'affinité pour cet élément (Fig 17b et 18). La proportion en chlore est très faible dans la plante, à l'exception du traitement pour lequel l'azote est à sa concentration minimale dans la solution. Cependant, même dans ce cas, il y a proportionnellement moins de chlore dans la plante que dans la solution.

2) VARIATION DES PROPORTIONS DANS LA PLANTE EN FONCTION DES VARIATIONS DES PROPORTIONS DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES.

Les figures précédentes concernant les macro-éléments permettent de mettre en évidence un "schéma" commun . En effet, on remarque que dans tous les cas (à l'exception peut-être du soufre pour lequel ceci n'est pas net), la variation des proportions dans la plante par rapport à la variation des proportions dans la solution est une courbe dans laquelle on peut distinguer deux phases :

- une première (pour les faibles valeurs en abscisse) pour laquelle une augmentation de proportion dans la solution correspond à une augmentation de proportion supérieure dans la plante.
- une seconde (pour les valeurs en abscisse plus fortes) pour laquelle l'augmentation de la proportion d'un élément dans la solution provoque une augmentation de proportion inférieure voire nulle dans la plante.

Tout se passe comme si la plante absorbait de manière accumulative les éléments dont elle a besoin par rapport aux éléments non indispensables de manière à arriver à un niveau qui lui est nécessaire. Une fois atteint ce niveau, même si les concentrations en éléments augmentent dans la solution, les proportions dans la plante n'augmentent pas ou peu.

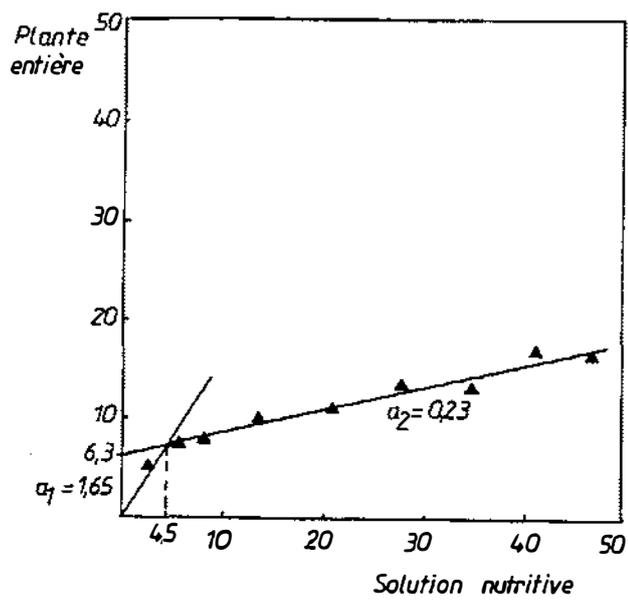
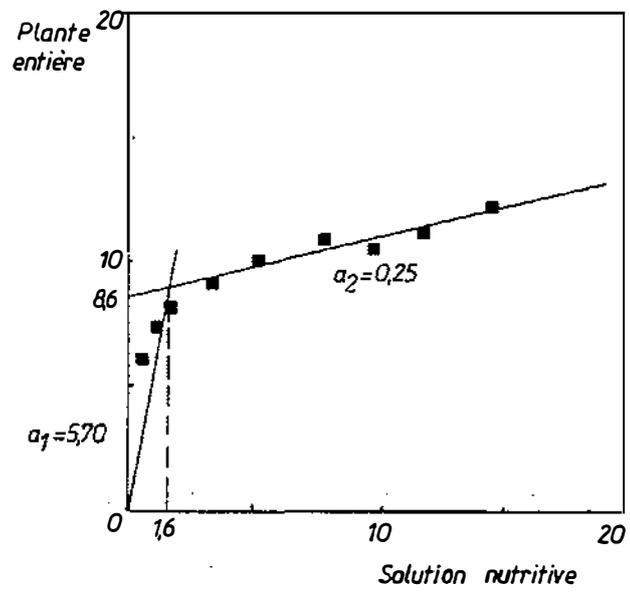
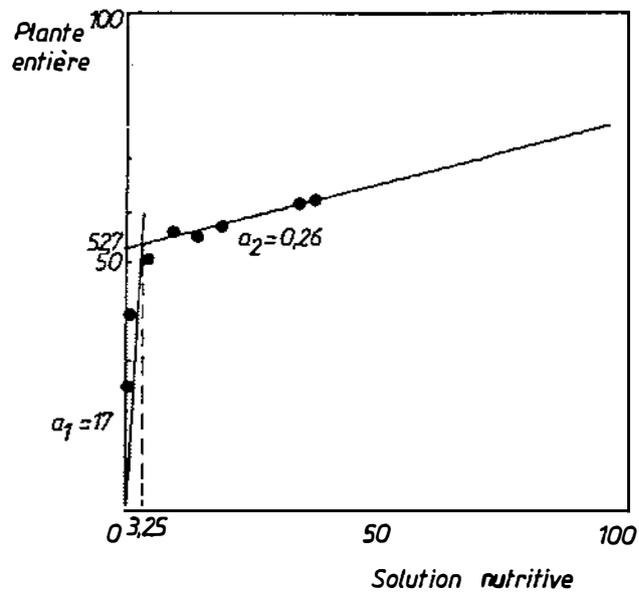


Figure 19 : Sélectivité pour les cations K^+ (●), Ca^{++} (▲) et Mg^{++} (■).

Dans cette optique, on peut caractériser chaque éléments par plusieurs paramètres :

- la pente de la courbe dans sa première phase, a_1 , exprime l'intensité de l'accumulation préférentielle de l'élément.
- la pente de la courbe dans la deuxième phase exprime la tendance à la constance des proportions.
- l'ordonnée à l'origine de cette droite est le niveau en élément à partir duquel l'absorption n'augmente pas ou peu avec l'augmentation des concentrations en solution.
- l'abscisse du point d'Inflexion de la courbe correspond à la proportion d'élément en solution pour lequel la plante change de comportement.

Les figures 19 et 20 montrent l'allure des différentes pentes. La pente a_1 a été tracée de façon à se trouver la plus près possible des premiers points et à passer par le zéro. La corrélation est plus ou moins bonne car, à ce niveau-là, on ne dispose que de peu de points. De plus, il est très probable que, si l'on avait d'autres points, on pourrait mettre en évidence d'autres phases. Les valeurs des pentes a_1 doivent donc être prises comme des valeurs indicatives. Il en est de même pour les valeurs en abscisse qui en découlent. Pour le soufre, la droite tracée est encore plus hypothétique puisqu'il n'y a pas de point significativement plus bas que les autres. On peut, pour cet élément, envisager la possibilité d'une alimentation extérieure par l'atmosphère, ce qui expliquerait que même pour une très faible concentration en solution, cet élément se maintienne au même niveau.

Les valeurs des pentes a_2 ont, elles, plus de signification puisqu'elles sont tracées à partir de plus de points. Le tableau XVII regroupe les différents paramètres des éléments.

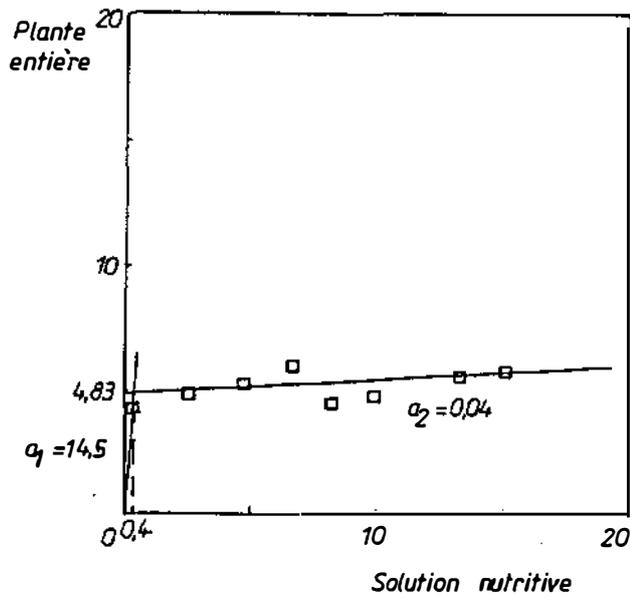
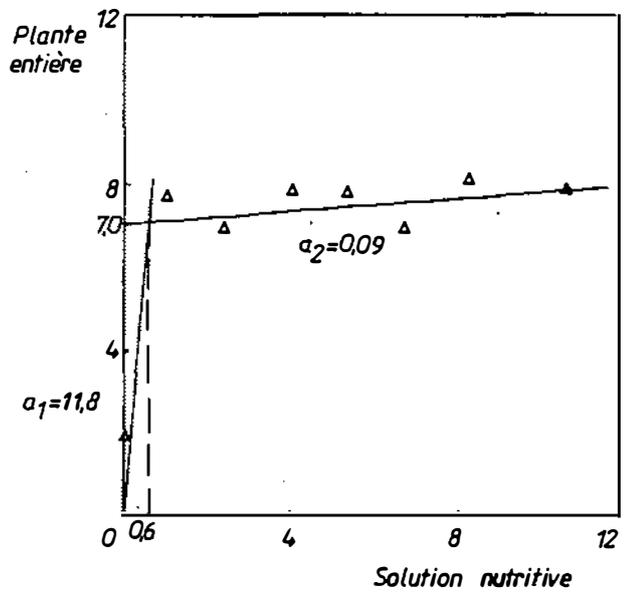
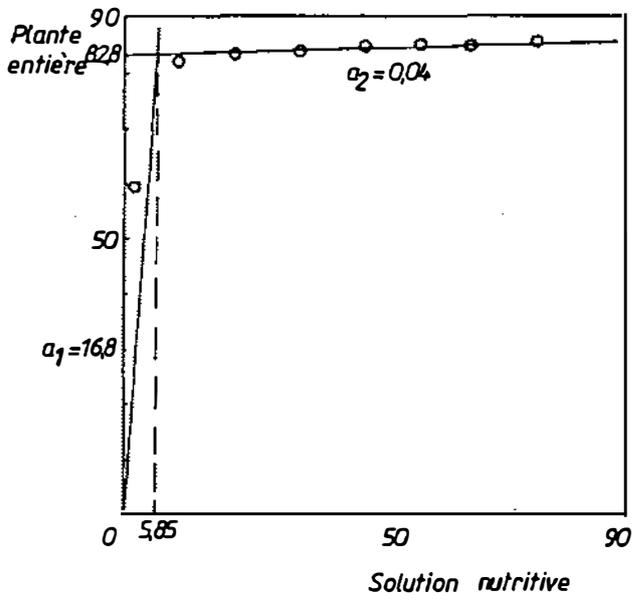


Figure 20 : Sélectivité pour les anions NO_3^- (○), H_2PO_4^- (△) et SO_4^- (□).

Tableau XVII : Paramètres caractéristiques de la sélectivité des macro-éléments.

	K	Ca	Mg	SO ₄	NO ₃	H ₂ PO ₄
a1	17	1,65	5,7	(14,5)	16,8	11,8
a2	0,26	0,23	0,25	0,04	0,04	0,09
X	3,25%	4,5%	1,6%	0,4%	5,9%	0,6%
Y	52,7%	6,3%	8,6%	4,8%	82,8%	7,0%

La valeur du a1 concernant le potassium est bien supérieure à celles des autres cations indispensables. L'affinité de la plante pour cet élément est très forte. Viennent ensuite dans l'ordre décroissant le magnésium et le calcium. Pour les anions, ce sont les nitrates qui ont le a1 le plus fort suivi des sulfates et des phosphates.

En ce qui concerne les valeurs du paramètre a2, on note une nette différence entre les anions et les cations. Alors que les proportions en anions restent pratiquement identiques (pente peu différente de zéro) pour une forte variation dans les solutions nutritives, les cations présentent, eux, une légère mais notable augmentation. De plus, on remarque la quasi-égalité des pentes pour les cations d'une part (voisines de 0,25) et pour les anions d'autre part (pratiquement zéro). Pour les anions, on peut dire que la plante est indifférente à l'augmentation de ces éléments en solution. Pour les cations, une fois atteintes certaines proportions, la plante réagit de même manière à l'augmentation des trois cations.

Les valeurs de proportions en éléments dans la solution pour lesquelles la plante change de comportement, X, est sans doute la proportion en éléments pour laquelle la plante peut satisfaire ses besoins en éléments nutritifs. Dans l'ordre décroissant, on a Ca, K et Mg. Ces valeurs dépendent à la fois de l'importance du niveau nécessaire et de l'efficacité de l'absorption reflétée par le a1. Ainsi, il faut relativement plus de calcium que de potassium car l'affinité relative pour le calcium est plus faible que celle pour le

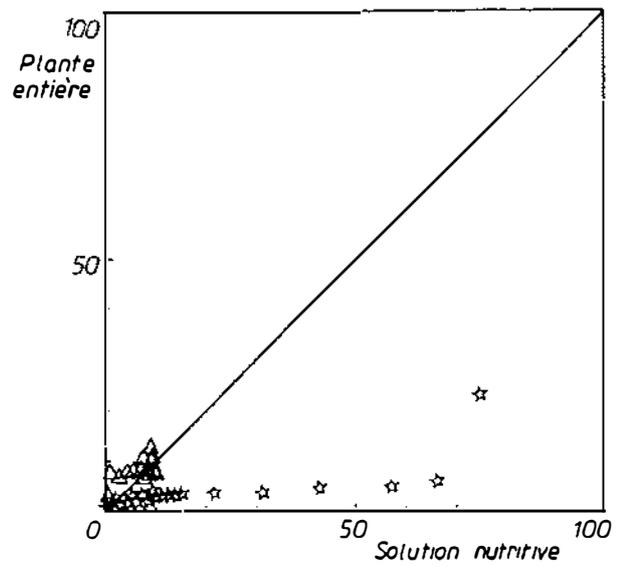
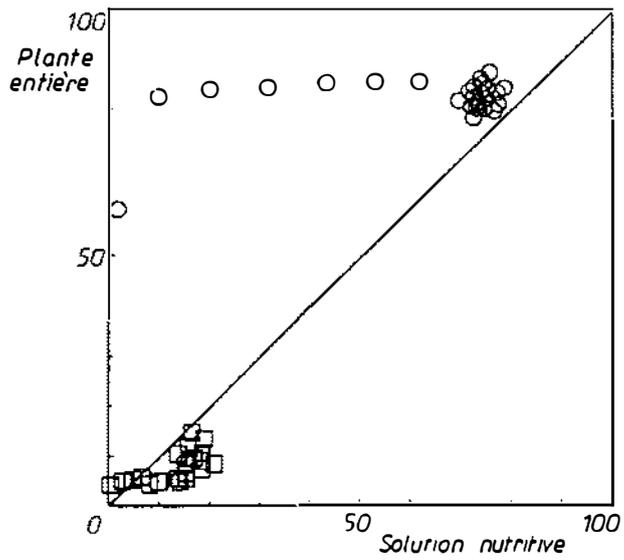
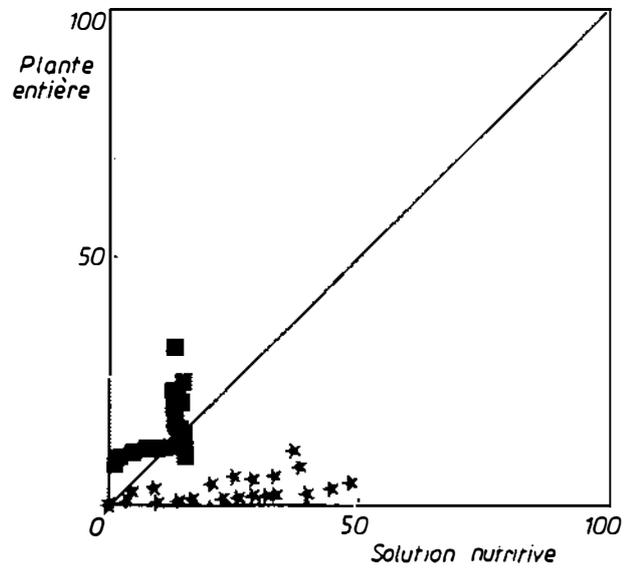
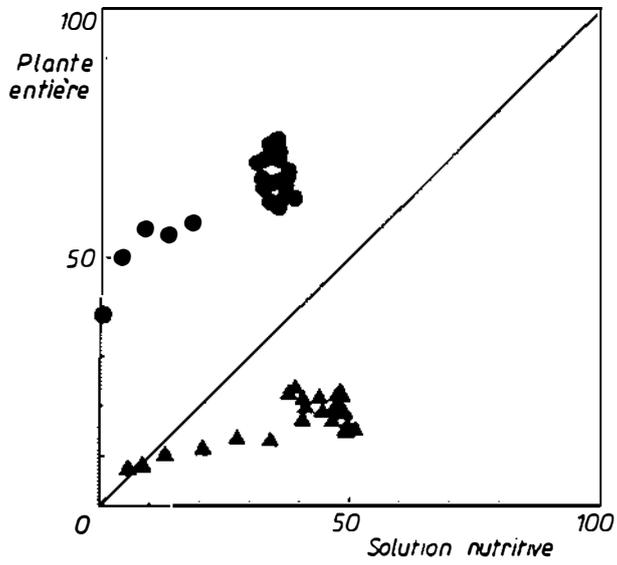
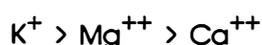


Figure 21 : Proportions en éléments dans la plante pour les séries 1 à 6. K^+ (●), Ca^{++} (▲), Mg^{++} (■), Na^+ (☆), NO_3^- (○), SO_4^- (□), $H_2PO_4^-$ (△) et Cl^- (☆).

potassium. Il faut relativement plus de potassium que de magnésium car le niveau en potassium est fort. Pour les anions, les nitrates présentent le X le plus fort suivis des phosphates et des sulfates reflétant ici le niveau atteint.

Y représente le niveau à partir duquel la quantité d'éléments absorbés a tendance à devenir constante. On peut penser qu'il reflète le besoin interne de la plante en ces éléments. Pour les cations, on voit qu'il y a un besoin interne bien supérieur en potassium qu'en magnésium et calcium. Pour les anions, ce sont les nitrates qui ont le niveau le plus haut suivis des phosphates et des sulfates.

Donc, la plante tend à sélectionner les éléments indispensables par rapport aux éléments non indispensables avec plus ou moins d'efficacité suivant l'élément. On a :



Cette sélectivité la conduit, quand le milieu nutritif le permet, à atteindre pour chacun des éléments, un niveau qui tend à rester constant (pour les anions) ou varie peu (pour les cations). Ces niveaux de proportions atteintes sont :



Ce comportement commun à tous les éléments étudiés comporte cependant quelques exceptions, ce sont les interactions entre éléments.

3) RELATIONS ENTRE LES ELEMENTS. SOMMES CATIONIQUES ET ANIONIQUES.

Le paragraphe précédent nous a amené à la conclusion que, si le milieu nutritif est suffisamment pourvu en éléments nutritifs, la plante tend à absorber les éléments en proportions quasi-constantes même si les proportions dans le milieu nutritif varient beaucoup. Si on examine de plus près la variation de ces proportions, on s'aperçoit qu'il y a des exceptions à cette règle. Pour cela, on a représenté, pour chaque élément, les proportions obtenues pour toutes les séries (Fig.21). On constate que si certains éléments varient peu (Ca^{++} , NO_3^- , $H_2PO_4^-$), les autres varient de façon plus notable.

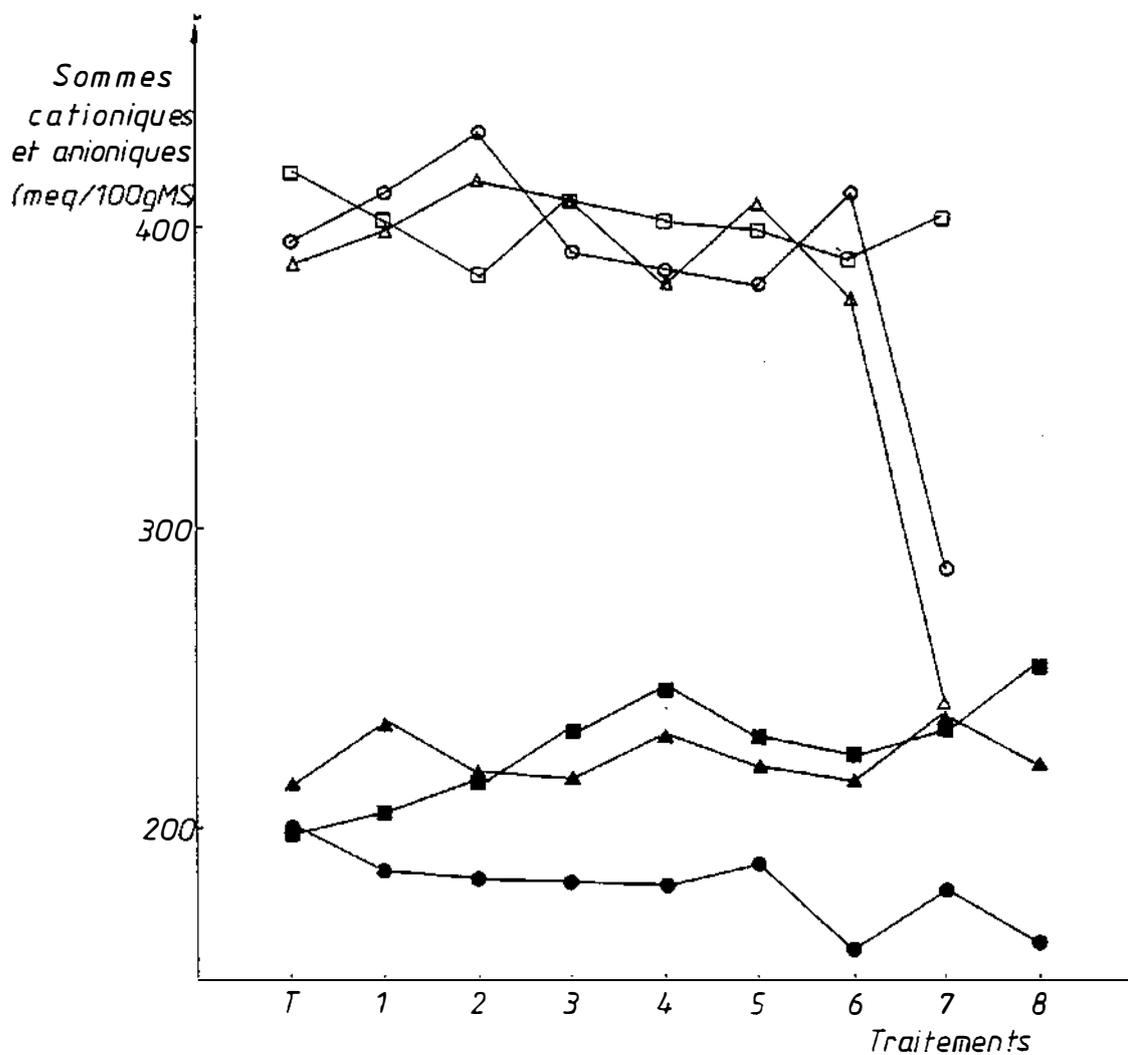


Figure 22 : Evolution des sommes cationiques et anioniques en fonction des traitements.

Sommes cationiques : série 1 (●), série 2 (▲), série 3 (■).

Sommes anioniques : série 4 (◻), série 5 (○), série 6 (△).

La variation des teneurs d'un élément peut être éventuellement causée par la variation d'un autre élément. Un nouvel examen des données série par série ainsi que des sommes anioniques et cationiques va nous permettre de mettre en évidence les relations entre éléments. On étudiera également le remplacement dans la plante de l'élément substitué par l'élément non indispensable qui le remplace dans la solution.

a) Sommes cationiques et anioniques.

Il est intéressant, maintenant, d'examiner les sommes cationiques et anioniques des différentes séries et ceci pour deux raisons :

- les proportions d'éléments sont des teneurs rapportées aux sommes cationiques ou anioniques. L'examen de celles-ci nous permettra de voir si les variations de proportions dans la plante correspondent effectivement à une variation de la quantité ou de la teneur en élément ou si elles en diffèrent.

- il a été montré que pour des milieux nutritifs très différents, on pouvait observer une tendance à la constance des sommes cationiques (BEAR et PRINCE, 1945). Cette tendance a été mise en évidence pour le sorgho (MORARD et al., 1974). Dans ce travail, on a fait varier systématiquement tous les éléments majeurs dans la solution nutritive, il est donc intéressant de voir si ce phénomène se reproduit ici.

Nous présenterons ici (Fig.22), les sommes cationiques des séries pour lesquelles on a fait varier un cation (séries 1, 2 et 3) et les sommes anioniques des séries dans lesquelles c'est un anion qui varie (séries 4, 5 et 6).

En ce qui concerne les sommes anioniques, il n'y a pas d'évolution notable en fonction des traitements à l'exception des traitements 7 (valeur minimale) des séries 5 et 6. Pour celles-ci, on observe une brusque diminution de la somme anionique qui correspond à la diminution des teneurs de l'élément substitué.

Pour les sommes cationiques, on note une légère mais significative diminution pour la série 1 quand la concentration en potassium baisse. Inversement, dans la série 3, les sommes cationiques augmentent lorsque les concentrations en magnésium diminuent. Les sommes cationiques de la série 2 concernant le calcium ne présentent pas, elles, de variations notables en fonction des traitements.

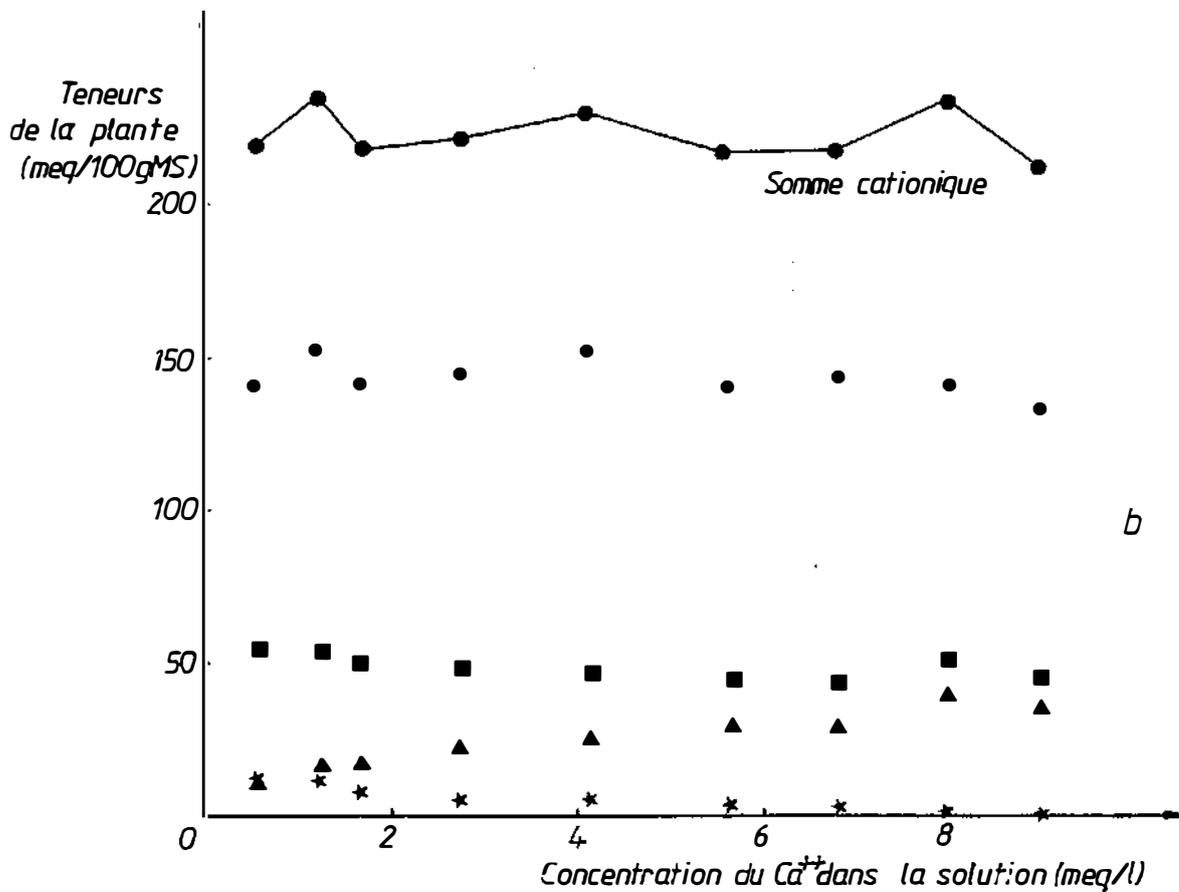
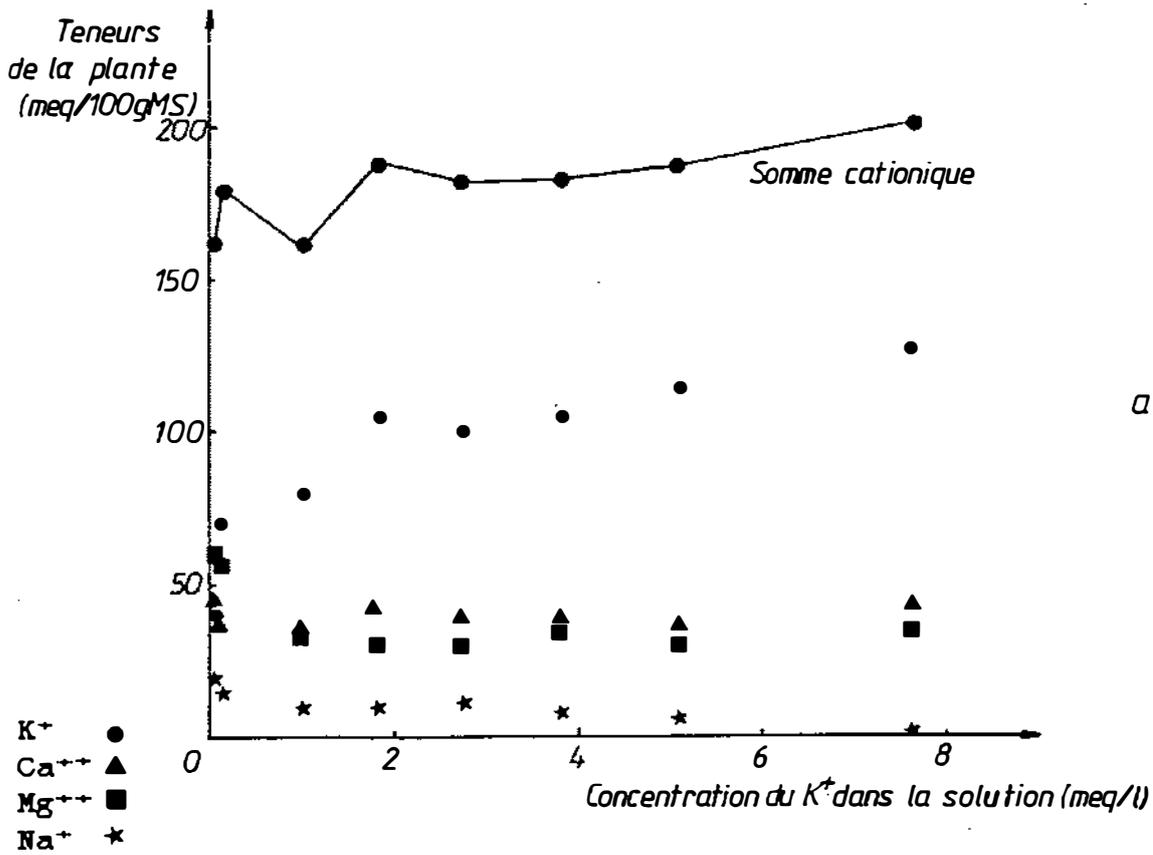


Figure 23 : Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique pour les séries 1 (a) et 2 (b).

Cependant, il faut remarquer que quand la somme cationique de la série 1 augmente de 26%, la teneur en potassium dans la plante a augmenté, elle, de 216%. De même, quand la somme cationique de la série 3 varie de 27%, la teneur en magnésium varie de 63%. Les variations des sommes sont faibles comparées aux variations des teneurs en éléments substitués. Donc, la variation des sommes cationiques n'a qu'une faible influence sur la variation des proportions en magnésium et en potassium dans la plante. On verra que les données en teneurs ne diffèrent que peu de données en proportions.

De plus, les variations des sommes cationiques apparaissent être très faibles quand on les compare aux variations de concentrations en éléments dans la solution nutritive. Ainsi, elles varient autour d'une valeur moyenne de $210,44 \pm 12,2$. Donc, bien qu'imparfaite, on note une tendance à la constance des sommes cationiques. On verra, dans les relations entre éléments qu'il y a une tendance à la compensation pour maintenir ces sommes.

Pour les anions, à l'exception du traitement pour lequel l'élément est en très faible concentration dans la solution nutritive, les sommes sont constantes. Leur valeur moyenne est de $397,12 \pm 5,98$. Dans ce cas, cette constance est la conséquence directe de la stabilité des teneurs en anions dans les plantes.

Donc, on peut conclure ici à une constance des sommes anioniques, en dehors des cas limites où le milieu n'est plus très favorable à la nutrition.

On a pu déjà entrevoir le fait que les phénomènes n'étaient pas du même type pour les cations et pour les anions. Ceci va être confirmé par un examen plus fin des relations entre éléments.

b) Série 1.

La figure 21 montre que le magnésium varie de façon notable, certains points se situant bien au-dessous du groupe que forment les autres. Ces points sont issus de la série 1. La figure 23a montre que, quand les teneurs en potassium baissent dans la plante (du fait de la baisse des concentrations en solution), les teneurs en magnésium augmentent de façon marquée. Ceci se produit lorsque la baisse du potassium devient

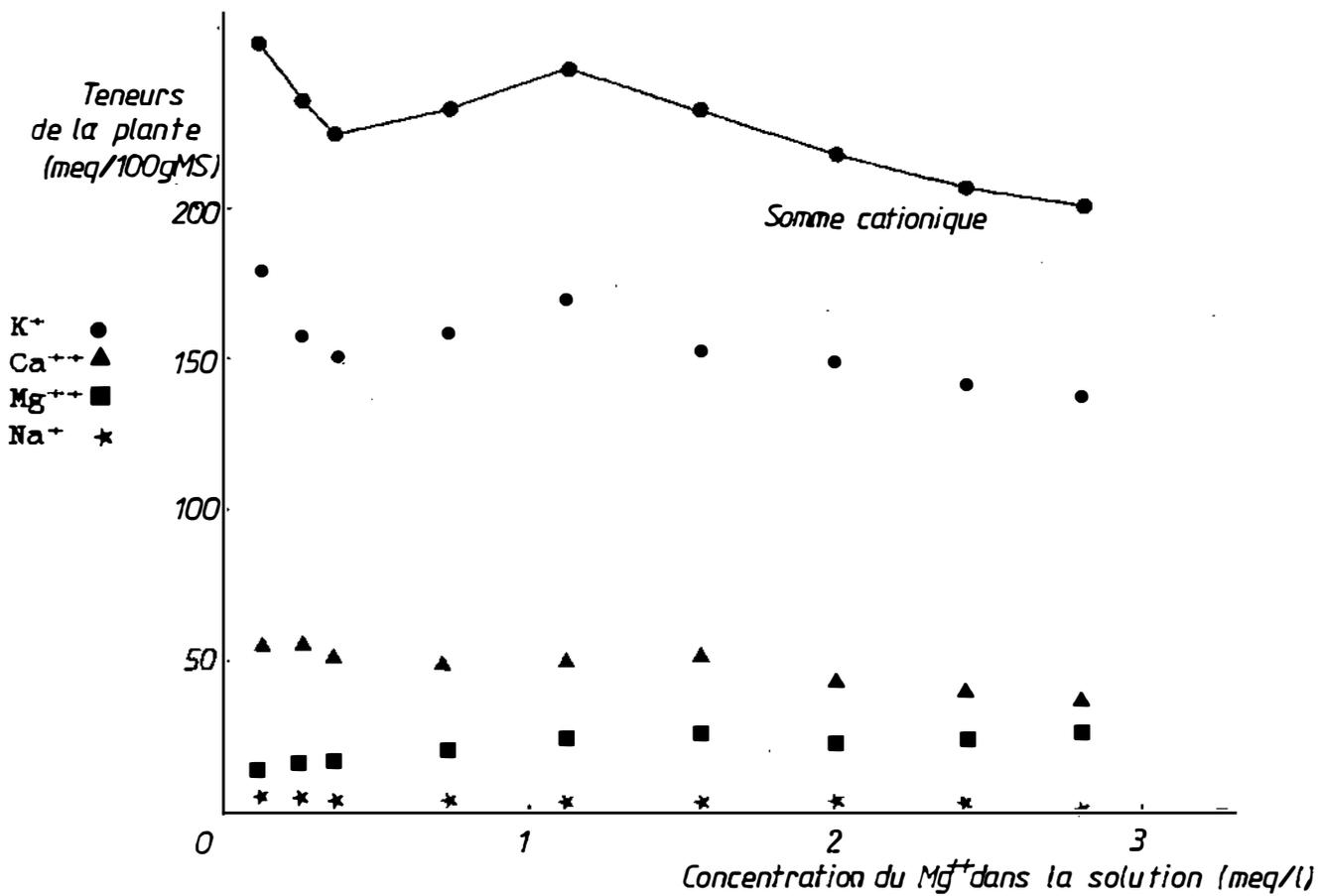


Figure 24 : Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique pour la série 3.

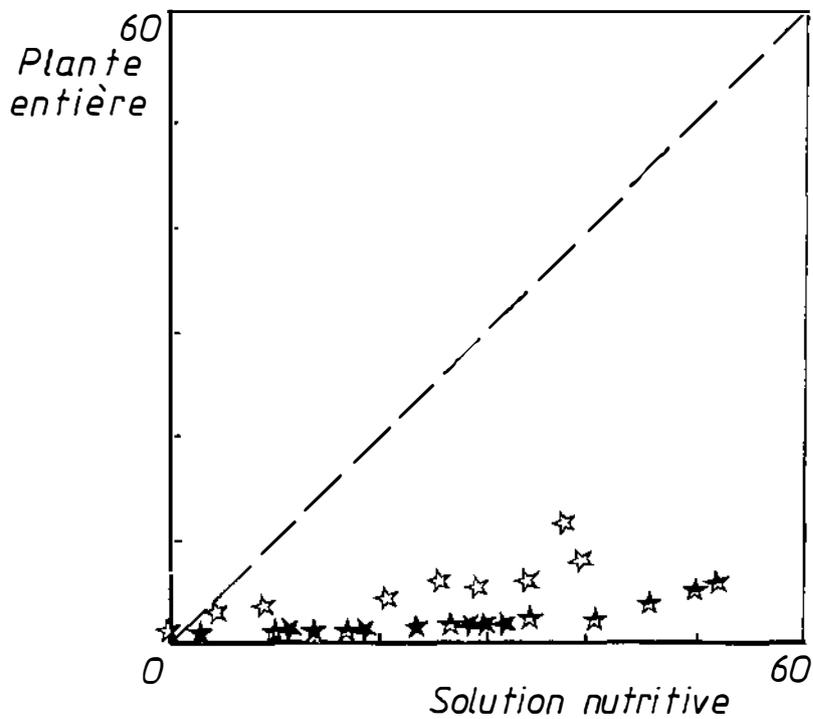


Figure 25 : Remplacement des cations indispensables par le sodium : série 1 (⊕), série 2 (☆) et série 3 (★).

importante, c'est-à-dire pour $K = 0,96 \text{ meq/l}$ dans la solution. Le calcium augmente aussi, mais plus faiblement et pour le traitement où le potassium est à sa teneur minimale. Le sodium augmente, et on a vu que cette augmentation est proportionnellement plus faible que son augmentation en solution.

Il y a donc interaction entre le potassium et le magnésium et une baisse des teneurs en potassium permet aux teneurs en magnésium d'augmenter.

La somme cationique a tendance à diminuer avec la baisse des teneurs en potassium. Bien que la tendance soit à la compensation, l'augmentation du magnésium et du sodium n'a donc pas compensé entièrement la baisse du potassium.

c) Série 2.

La baisse des teneurs en calcium dans la plante (Fig.23b) est accompagnée d'une augmentation des teneurs en magnésium. Les teneurs en potassium restent quasi-constantes. L'augmentation du sodium est très faible.

Ces données mettent en évidence un antagonisme Ca-Mg, ce dernier augmentant quand les teneurs en calcium baissent.

Dans le cas de cette série, la somme cationique n'évolue pas de façon significative en fonction des traitements. On peut donc considérer que l'augmentation du magnésium et du sodium est suffisante pour compenser la baisse du calcium.

d) Série 3.

Les données de cette série vont nous permettre de retrouver les deux antagonismes décrits précédemment. En effet, la baisse des teneurs en magnésium dans la plante est accompagnée d'une augmentation des teneurs en potassium et en calcium (Fig.24) d'autant plus marquée que les teneurs en magnésium sont basses. On retrouve donc bien les antagonismes K-Mg et Ca-Mg.

Ces augmentations en potassium et en calcium ont pour effet de faire augmenter la somme cationique. La baisse du magnésium a donc causé une augmentation des autres cations plus importante que la perte en magnésium.

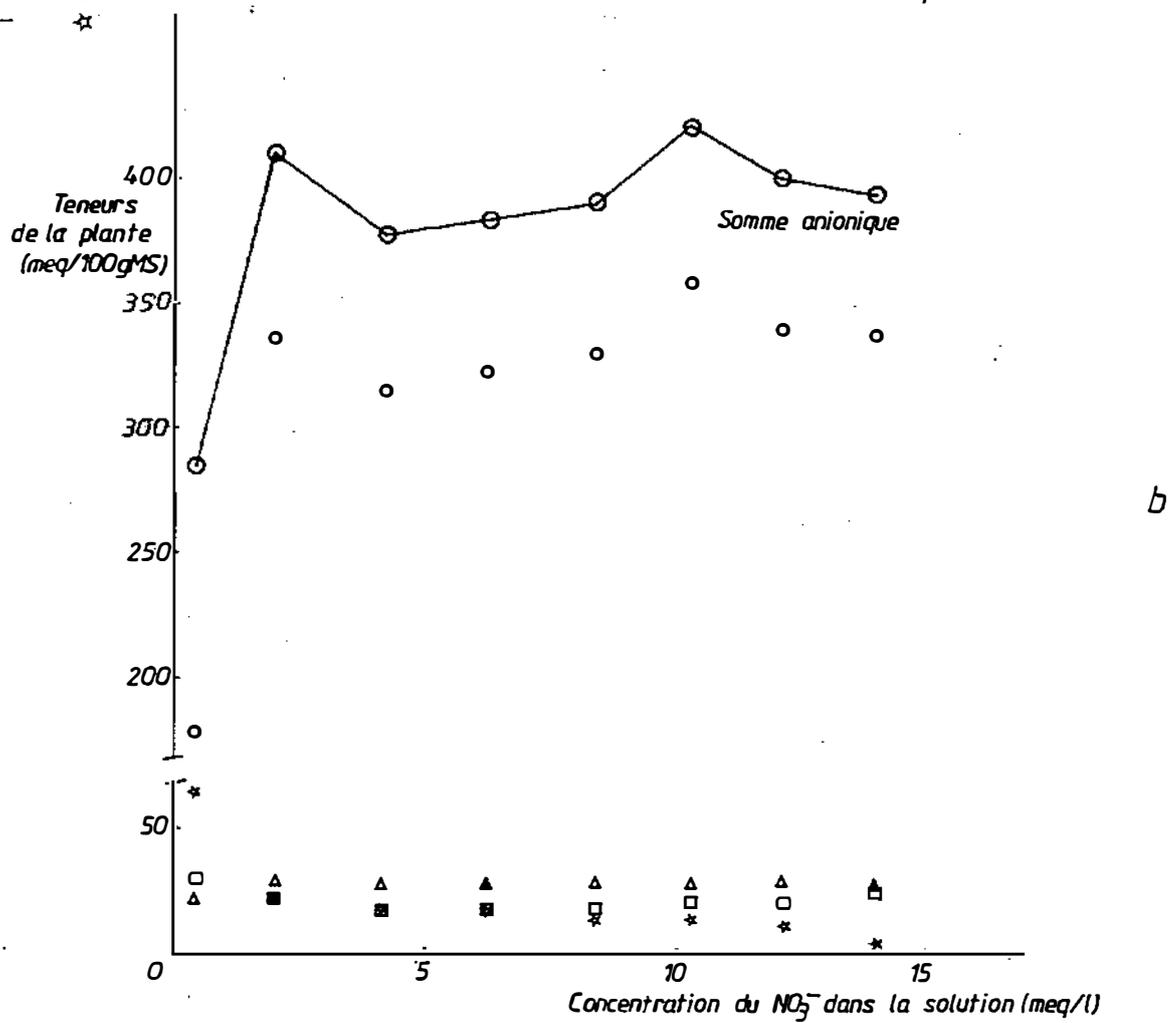
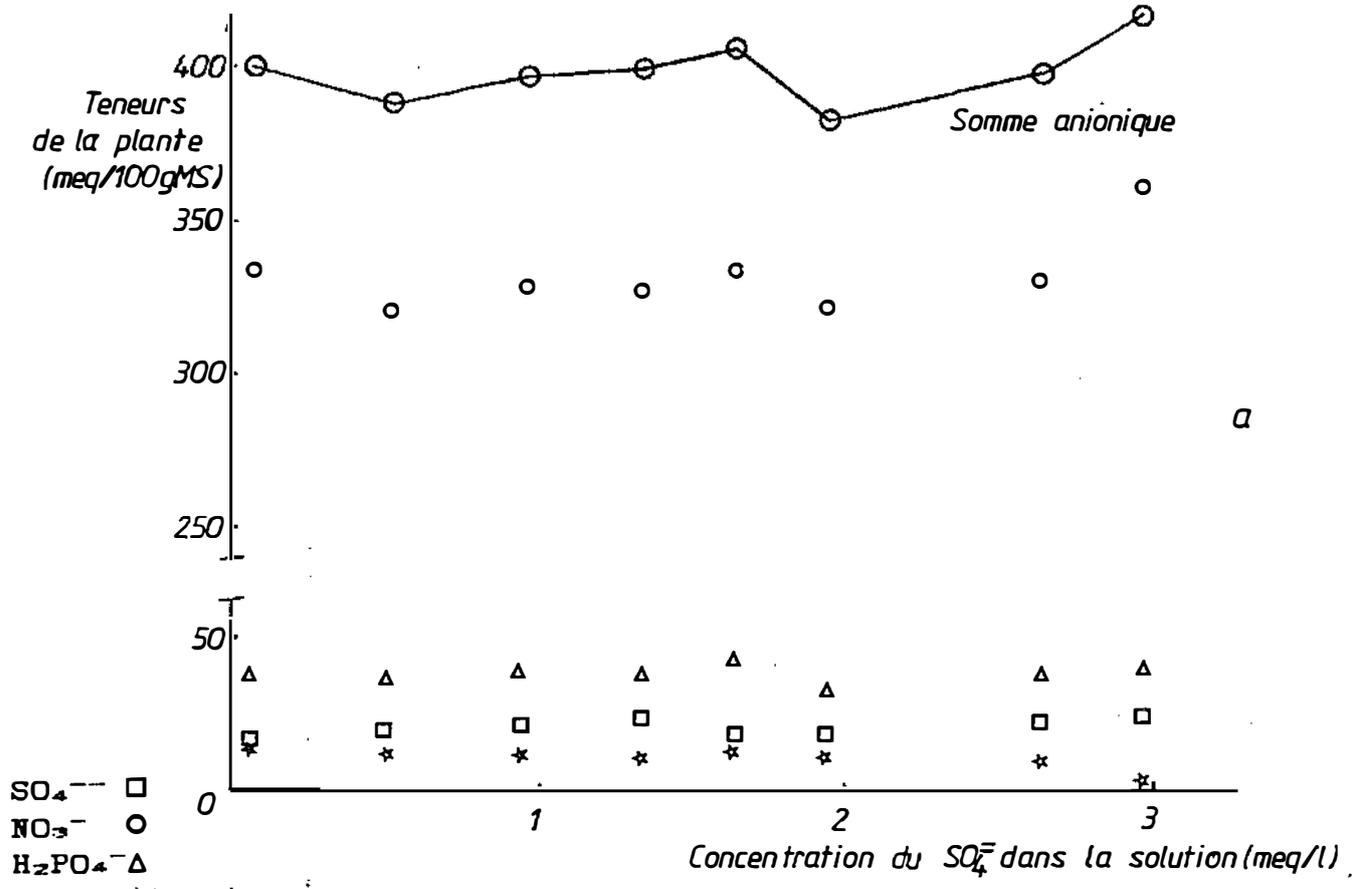


Figure 26 : Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique pour les séries 4 (a) et 5 (b).

e) Remplacement des cations par le sodium.

Dans tous les cas, le sodium est très peu absorbé par la plante et ne remplace jamais totalement l'élément auquel il est substitué dans la solution.

De plus, suivant le cation concerné, il est plus ou moins présent dans la plante. La figure 25 reprend la comparaison des proportions du sodium dans la solution aux proportions du sodium dans la plante. On constate que le sodium est proportionnellement plus absorbé dans le cas où il remplace le potassium dans la solution par rapport aux deux autres cations.

Parmi les cations absorbés par la plante, c'est donc surtout la présence du potassium qui empêche ou diminue l'absorption du sodium. On peut donc là-aussi parler d'antagonisme entre le potassium et le sodium.

Parmi les cations, et dans le cas du sorgho, les antagonismes les plus nets sont donc les antagonismes K-Mg, Ca-Mg et K-Na. L'antagonisme K-Ca, observé dans d'autres cas (MORARD et al., 1974), n'apparaît pas ici.

De plus, pour l'antagonisme entre le magnésium et le potassium, on peut le qualifier de non-symétrique, dans la mesure où l'augmentation du potassium due à la baisse du magnésium est plus importante que l'augmentation du magnésium due à la baisse du potassium.

f) Les anions.

Les figures 26 et 27 ne montrent pas de variations notables des anions indispensables dues à la variation des teneurs d'un autre élément dans la plante. Il n'y aurait donc pas d'interactions entre anions dans notre cas.

Les sommes anioniques n'évoluent pas de façon significative en fonction des différents traitements. Cependant, dans le cas des séries 5 et 6, elles baissent pour le dernier traitement, du fait de la baisse marquée de l'élément substitué (NO_3^- ou H_2PO_4^-). De plus, dans le cas de la série 6, la baisse du H_2PO_4^- est accompagnée d'une baisse marquée des nitrates.

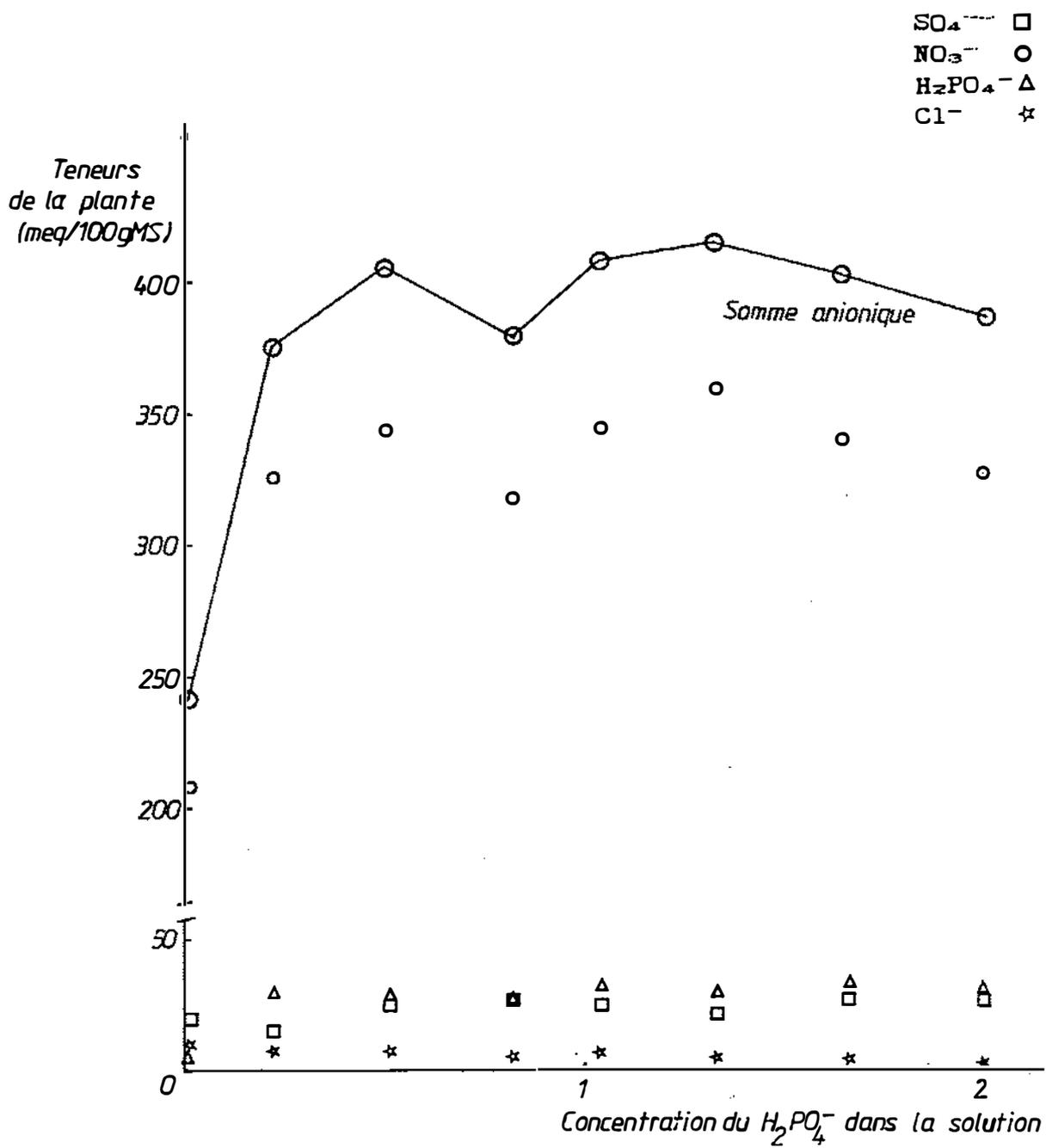


Figure 27 : Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique pour la série 7.

La baisse de ces éléments n'est donc pas entièrement compensée par le chlore, bien que, dans ce cas, cet élément augmente de façon notable. Dans le cas du soufre, le chlore compense la baisse de l'élément qui est alors faible.

La forte augmentation du chlore pour le dernier traitement de la série 5 (NO_3^- à sa teneur minimale) indique un antagonisme entre le chlore et les nitrates. Il ne semble pas y avoir d'antagonismes entre le chlore et les autres anions.

g) Discussion

Dans cette étude des équilibres ioniques dans la plante, on a pu noter une différence de comportement des cations d'une part et des anions d'autre part.

Ainsi, la variation des teneurs en un cation, du fait de sa variation dans le milieu nutritif, est toujours accompagnée par la variation d'un autre cation. Ces variations se font toujours dans le sens de la compensation et il en résulte des sommes cationiques relativement constantes.

Pour les anions, on observe également une bonne constance des sommes anioniques. Mais, ceci est dû au fait que, pour une très large gamme de concentrations en solution, les teneurs en anions dans la plante restent constantes. Il n'y a pas de compensation entre anions indispensables et de ce fait, quand les teneurs en nitrate et en phosphates baissent fortement pour les traitements 7 des séries 5 et 6, la somme anionique baisse également.

Ce premier exposé des résultats obtenus avec les séries de culture 1 à 6 nous a permis de mettre en évidence la sélectivité de l'absorption. En effet, dans aucun des cas, les proportions dans la plante ne sont identiques à celles de la solution : on n'observe jamais les 4 cations ou les 4 anions en même temps sur la diagonale. Nous avons pu ensuite mettre en évidence les caractéristiques suivantes :

- la plante présente une affinité pour les éléments indispensables qu'elle n'a pas pour le sodium et le chlore. Ceci n'a rien de très nouveau en soi, mais le mode de représentation adopté ici en donne une image claire.

- aux faibles concentrations dans la solution nutritive, l'affinité de la plante pour les éléments indispensables se traduit par une augmentation de proportions supérieure dans la plante à l'augmentation de proportions dans les solutions nutritives. Ce phénomène est plus ou moins marqué suivant l'élément.

- au-dessus de ces basses concentrations en solution, les proportions dans la plante sont constantes pour les anions : environ 83% pour NO_3^- , 7% pour H_2PO_4^- et 5% pour SO_4^- . Elles varient peu pour les cations : à partir de 53% pour le K^+ , 9% pour le Mg^{++} et 6% pour le Ca^{++} .

- ces trois premiers points nous permettent de caractériser la sélectivité de la plante :

* préférence des cations indispensables aux non indispensables.

* entre éléments indispensables, les deux phases de la sélectivité nous amène au classement suivant :

$\text{K}^+ > \text{Mg}^{++} > \text{Ca}^{++}$ pour les cations

$\text{NO}_3^- > \text{H}_2\text{PO}_4^- > \text{SO}_4^-$ pour les anions

- il y a cependant des cas où la sélectivité change : ceci est dû aux interactions entre éléments au niveau de l'absorption et concerne essentiellement les cations.

Nous allons maintenant nous intéresser à la répartition des éléments dans les différentes parties de la plante et étudier les phénomènes de translocation interne.

II - TRANSLOCATIONS A L'INTERIEUR DU VEGETAL

Dans cette partie, nous allons comparer les compositions des différentes fractions de la plante que nous avons analysé, c'est-à-dire les racines, les gaines et trois différents étages foliaires. Nous reprenons ici la représentation en diagramme carré. En effet, dans ce cas, la diagonale nous servira de référence car elle représente la situation où deux organes présentent des proportions identiques en éléments. Si les points représentatifs d'un élément sont au-dessus de la diagonale, c'est qu'il y a accumulation relative dans

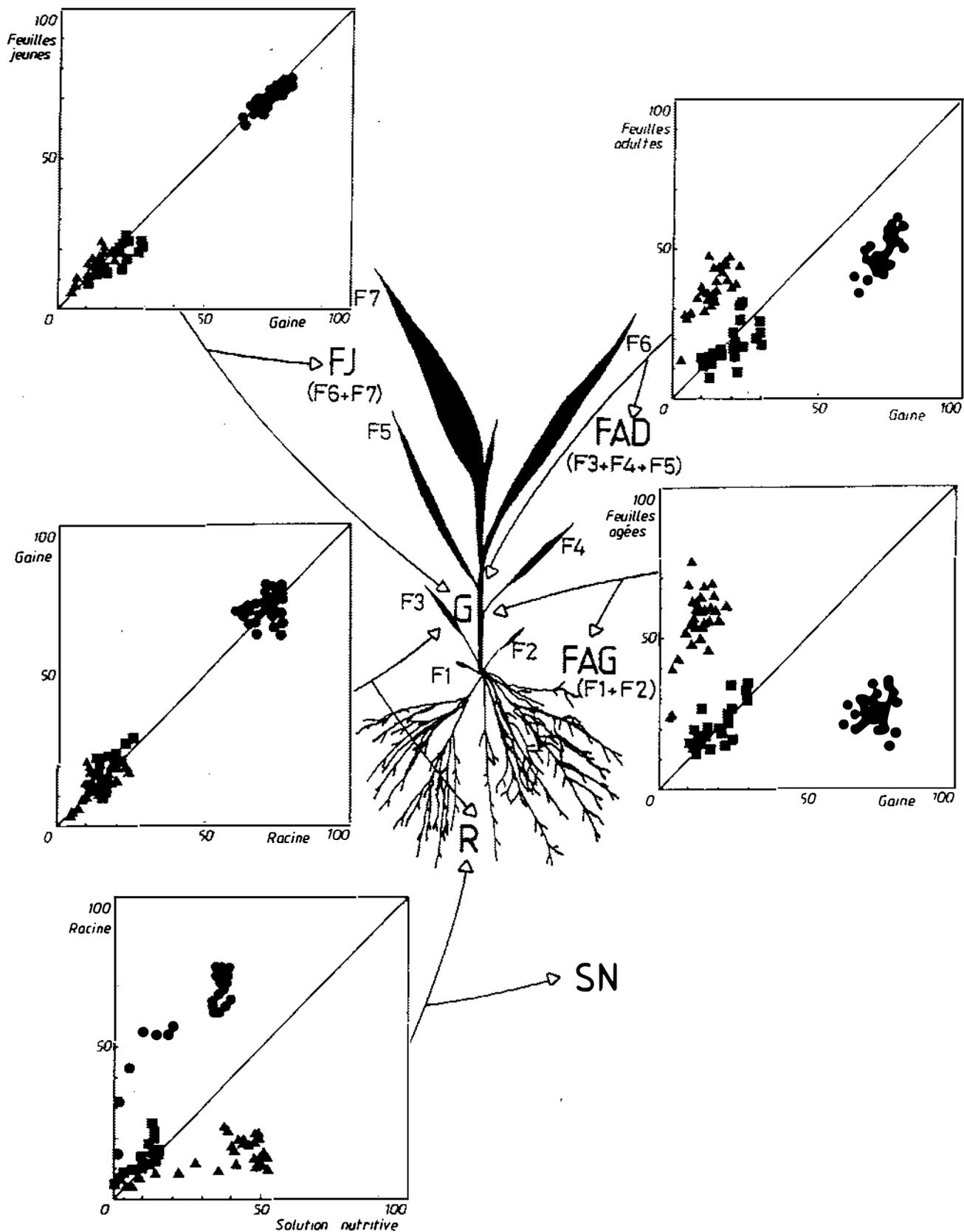


Figure 28 : Comparaison des proportions en cations dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive. (K⁺ = ●, Ca⁺⁺ = ▲, Mg⁺⁺ = ■)
 SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées, FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

un organe par rapport à un autre et inversement si les points sont en dessous, c'est qu'il y a appauvrissement relatif d'un organe par rapport à un autre (MORARD et al.).

Nous étudierons les différences entre les cinq fractions considérées puis nous relierons la répartition des éléments dans la plante à leur mobilité.

A - COMPARAISON DES COMPOSITIONS DES DIFFERENTES FRACTIONS.

Les données présentées ici réunissent les résultats des six premières séries de culture. Nous avons comparé d'abord la composition de la racine à celle de la solution nutritive, puis nous avons essayé de comparer chaque fraction à la fraction avec laquelle elle est en relation directe. Ainsi, nous comparerons la racine à la gaine puis, la gaine avec les trois étages foliaires. La gaine n'est pas une tige, elle est en fait constituée d'une partie des feuilles. Mais nous avons choisi cet organe parce que c'est lui qui fait le lien entre les différentes feuilles.

On examine maintenant successivement les proportions des différents éléments dans ces cinq fractions.

1) LE POTASSIUM (Fig.28).

La comparaison des proportions en potassium dans la racine aux proportions dans la solution nutritive montre un schéma qui est similaire à celui présenté pour la plante entière. Ensuite, les diagrammes racine-gaine et gaine-feuilles jeunes montrent que les proportions sont identiques dans ces fractions : les points sont alignés le long de la diagonale. Par contre, les proportions en potassium dans les feuilles adultes et âgées sont inférieures à celles du reste de la plante.

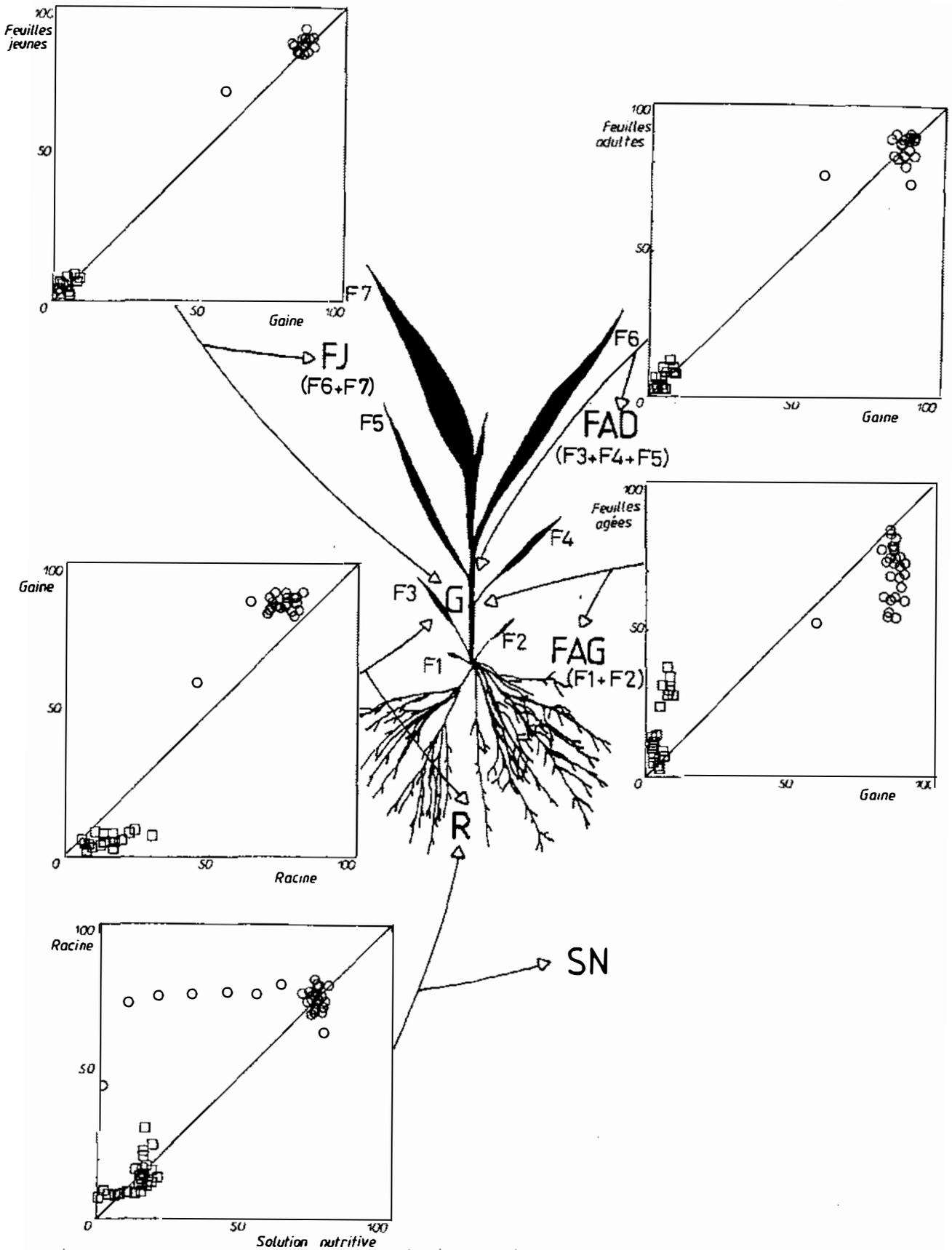


Figure 29 : Comparaison des proportions en azote (○) et en soufre (□) dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.

SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,

FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

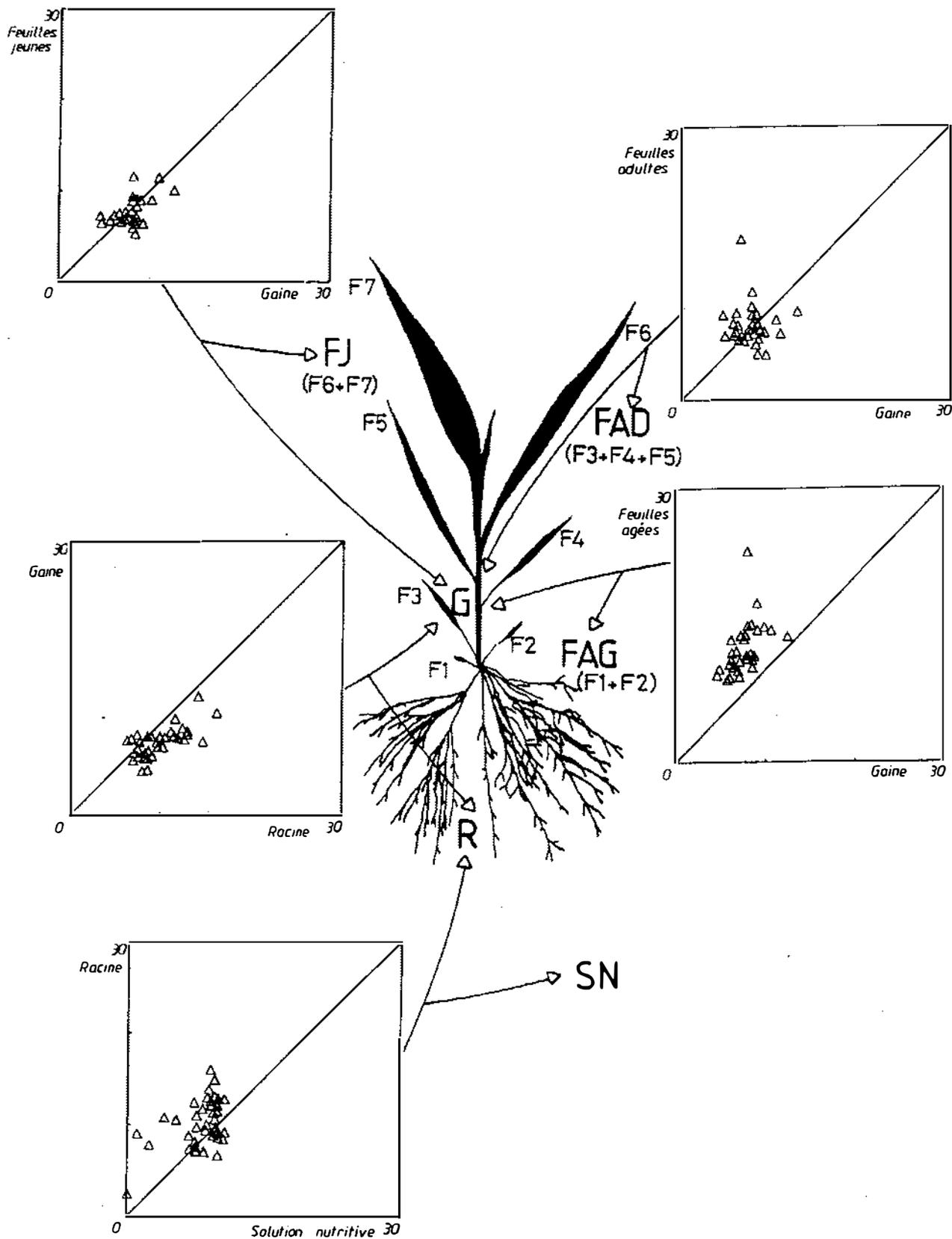


Figure 30 : Comparaison des proportions en phosphore dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.

SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,

FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

2) LE CALCIUM (Fig.28).

On retrouve pour le calcium la similarité du diagramme racine-solution avec le diagramme plante entière-solution. De même, la racine, la gaine et les feuilles jeunes comportent les mêmes proportions en calcium. Mais, contrairement au potassium, le calcium a tendance à s'accumuler dans les feuilles vieillissantes et d'autant plus qu'elles sont âgées.

3) LE MAGNESIUM (Fig.28).

Dans les cinq fractions considérées, les proportions en magnésium sont quasi-identiques. Les points représentatifs sont alignés le long de la diagonale. On note cependant une variation un peu plus importante pour les feuilles adultes et âgées. On note encore la ressemblance entre le diagramme racine-solution et celui concernant la plante entière.

4) L'AZOTE (Fig.29).

Dans le cas de l'azote, on note une légère différence entre la racine et la gaine, avec des proportions supérieures dans la gaine que dans la racine. Les proportions de la gaine se retrouvent dans les feuilles jeunes et également dans les feuilles adultes. Le diagramme gaine-feuilles âgées montre un appauvrissement de cette fraction végétale. Un point se singularise des autres, c'est celui qui correspond au traitement où NO_3^- est à sa valeur minimale. Dans toutes les fractions, il est donc en discontinuité des autres.

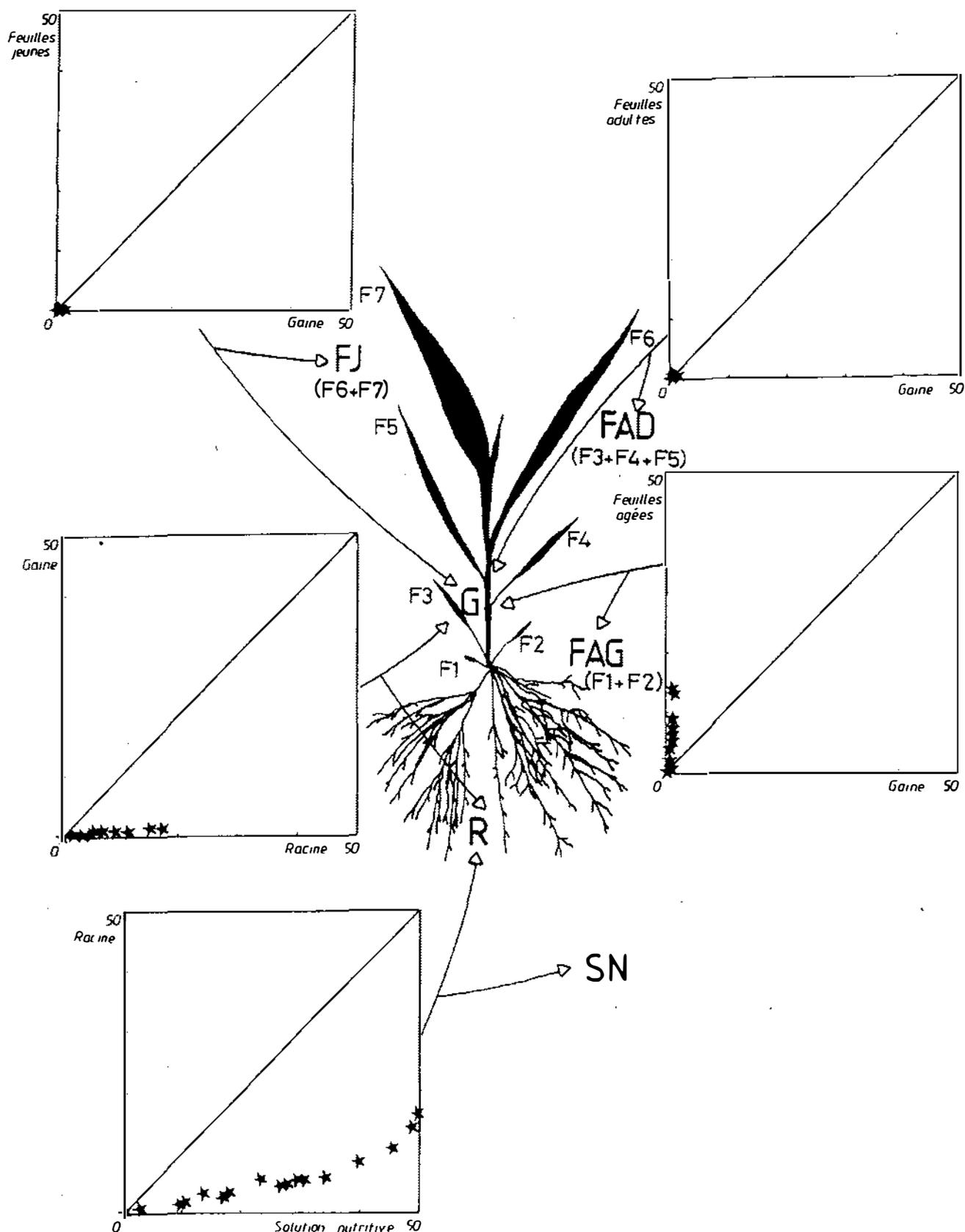


Figure 31 : Comparaison des proportions en sodium dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.

SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,
 FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

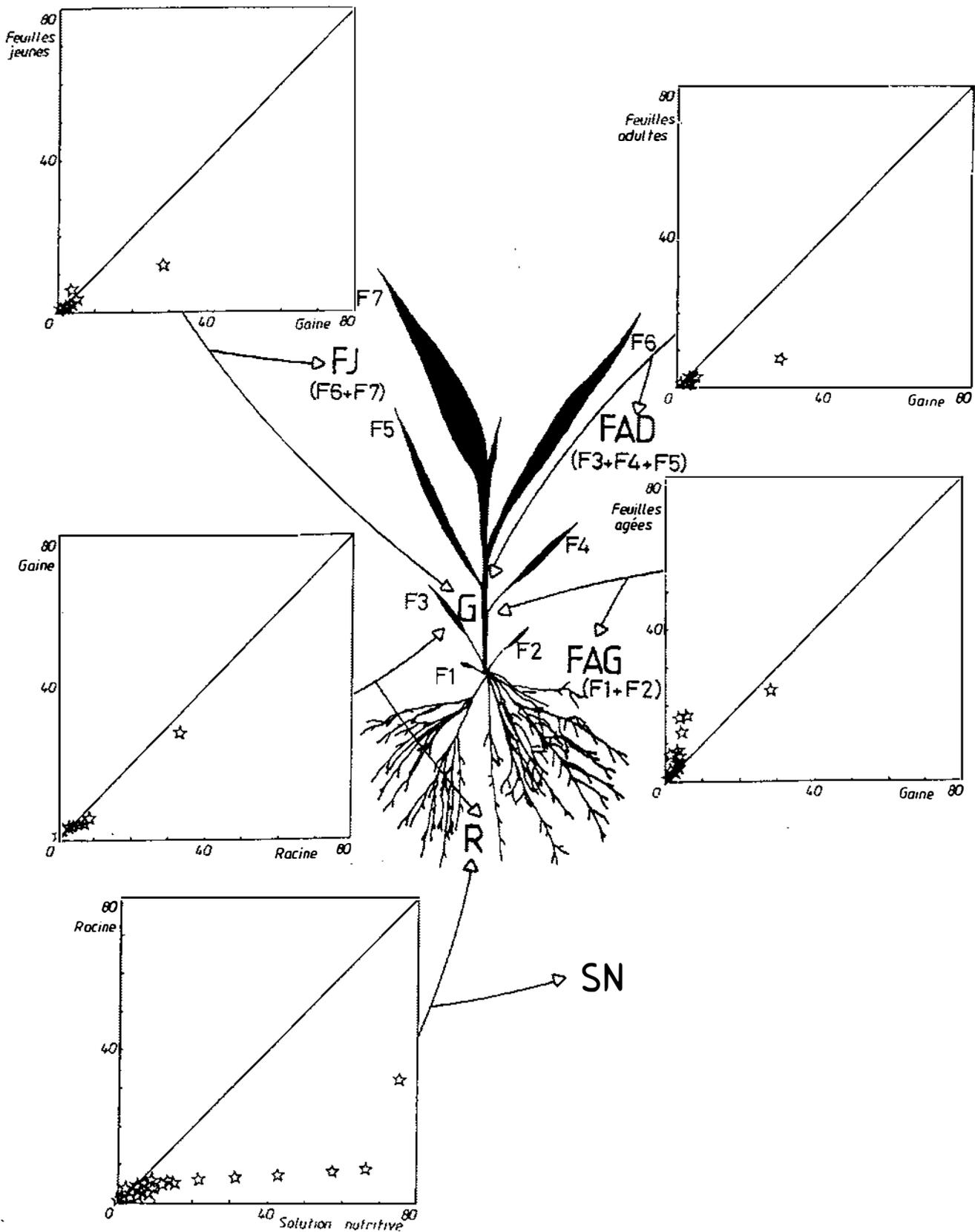


Figure 32 : Comparaison des proportions en chlore dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.

SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,

FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

5) LE SOUFRE (Fig.29).

On a là-aussi un diagramme solution-racine qui ressemble à celui déjà vu pour la plante entière. Ensuite, les parties aériennes contiennent moins de soufre que les racines, ce qui apparait dans le diagramme racine-gaine. Dans les parties aériennes, on retrouve l'identité des proportions entre gaine, feuilles jeunes et feuilles adultes. Les feuilles âgées ont une légère tendance à accumuler cet élément.

6) LE PHOSPHORE (Fig.30).

Le phosphore présente lui-aussi des proportions légèrement supérieures dans la racine par rapport aux parties aériennes. Puis, il est réparti également dans les autres fractions à l'exception des feuilles âgées qui présentent des proportions un peu plus importantes.

7) LE SODIUM ET LE CHLORE (Fig. 31 et 32).

Les diagrammes de ces deux éléments peuvent être commentés ensemble car ils sont sensiblement identiques et se distinguent, tous les deux, du reste des éléments.

Ainsi, dans la racine, les éléments sont en moindre proportions que dans la solution nutritive. De plus, entre la racine et la gaine, il existe une autre exclusion qui a ensuite pour conséquence de très faibles proportions dans les feuilles jeunes et adultes. Au niveau des parties aériennes, le sodium et le chlore ne sont guère représentés en quantité notable que dans les feuilles âgées. Il faut remarquer cependant, que le phénomène d'exclusion est moins marqué pour le chlore que pour le sodium.

8) DISCUSSION.

Après l'examen de ces diagrammes carrés, plusieurs points doivent être discutés :

- la première remarque à faire concerne la similarité des diagrammes solution-racine et solution-plante entière qui sont qualitativement identiques pour tous les éléments. On a vu également que, à quelques différences près, les racines, gaines et feuilles jeunes présentent des proportions identiques. Or, à ce stade de développement du sorgho, ces trois fractions représentent, à elles seules, 85% environ du poids sec de la plante entière. Il est donc normal que celle-ci ait une composition très voisine de ces trois fractions et c'est pourquoi on retrouve des dessins identiques avec solution-racine et solution-plante entière.

- un autre fait remarquable est la singularité des deux éléments non indispensables par rapport aux 6 macro-éléments indispensables. En effet, ces deux éléments ne sont présents en quantité notable que dans les racines et les feuilles âgées.

- ensuite, les cations présentent un schéma de répartition qui leur est commun. En effet, les proportions des racines, gaines et feuilles jeunes sont identiques pour le potassium, le calcium et le magnésium. Ces éléments ne se singularisent qu'au niveau des feuilles adultes et âgées. Ces dernières conservent les mêmes proportions en magnésium, mais sont plus riches en calcium et plus pauvres en potassium.

- pour les anions, on retrouve l'identité de proportions entre gaine, feuilles jeunes et feuilles adultes. Mais contrairement aux cations, il existe des différences de proportions entre la racine et la gaine. Le soufre et le phosphore sont dans des proportions plus importantes dans la racine et inversement l'azote est en proportions plus importante dans la gaine. Ensuite, on retrouve des différences au niveau des feuilles âgées qui sont plus riches en phosphore et en soufre et plus pauvres en azote.

On peut essayer d'expliquer ces observations par les possibilités de mouvements des éléments à l'intérieur de la plante.

B - RELATION ENTRE LA REPARTITION DES ELEMENTS ET LEUR MOBILITE.

On qualifie ici de mobilité, la propriété qu'ont certains éléments d'être redistribués des organes âgés vers les organes plus jeunes. Cette redistribution s'effectue par le phloème et on parle donc de mobilité ou d'immobilité d'un élément dans le phloème.

1) ELEMENTS INDISPENSABLES.

a) Parties aériennes.

On a pu observer que les feuilles âgées et adultes ont des compositions différentes du reste de la plante, plus abondantes en certains éléments, plus pauvres pour d'autres. Cette différence entre organes jeunes et organes âgés peut s'expliquer par le fait que les organes jeunes n'ont pas encore de photosynthèse active et se comportent encore comme receveurs d'éléments. Les organes les plus assimilateurs sont, à ce stade les feuilles adultes et âgées qui évoluent donc dans leur composition en fonction de leur âge.

La différence de proportion en élément peut, elle, s'expliquer par la mobilité des éléments considérés. Ainsi, le potassium et les nitrates sont proportionnellement moins représentés au fur et à mesure que la feuille vieillit. Ces éléments sont mobiles et peuvent donc être redistribués des organes âgés vers les organes les plus jeunes (MILTHORPE et MOORBY, 1969; GREENWAY et PITMAN, 1965). C'est donc ce que nous observons ici.

Le magnésium est également réparti dans tous les organes de la plante. Le caractère de mobilité de cet élément a été démontré, par exemple par STEUCEK et KOONTZ (1970). La redistribution du magnésium est cependant moins intense que celle des deux éléments précédents.

Ensuite, le phosphore dont le caractère de mobilité est reconnu, semble suivre ici un autre schéma. En effet, les proportions dans les feuilles âgées sont supérieures à celles du reste de la plante. Cet élément présente donc, ici, une répartition comparable

à celle d'un élément peu mobile. Il se peut que comme pour le sarrasin (MORARD, 1970), le phosphore transloqué dans un premier temps vers les feuilles jeunes soit en partie retransloqué vers les feuilles âgées. Dans le cas d'une bonne alimentation, le phosphore peut donc être stocké dans les feuilles âgées d'où il peut être remobilisé le cas échéant.

Les données sur le calcium montrent qu'il s'accumule dans les organes vieillissant. On peut attribuer ce phénomène à l'immobilité du calcium dans le phloème (AL-ANI et OUDA, 1972; MARSCHNER, 1976; BITTNER et BUSCHMANN, 1983). Cet élément est transloqué vers les feuilles dans le sens ascendant et y reste. Il est donc accumulé au cours du temps et plus abondant dans les organes âgés.

C'est sans doute le cas du soufre qui s'accumule dans les feuilles âgées.

b) Racine-Partie aériennes.

Alors que pour les cations, il existe une continuité de composition entre les racines et les gaines, on a pu noter des différences pour les anions.

Ainsi, l'azote serait plus représenté dans les parties aériennes. Les données de la littérature donnent plus souvent une répartition de l'azote identique dans toute la plante (MENGEL et KIRKBY, 1987). Mais, cependant, PATE (1973) signale que dans une situation où la plante est richement alimentée en azote, elle peut concentrer cet élément dans les feuilles jeunes, d'où il peut être remobilisé si besoin. Il se peut donc que nous nous trouvions dans un cas identique.

A l'inverse, le phosphore et le soufre sont plus abondants dans les racines que dans les parties aériennes. Pour le soufre, il est peu probable qu'il s'agisse d'une redistribution des parties aériennes vers les racines puisque cet élément n'est pas redistribué dans le sens descendant (BOUMA, 1965). Bien que ceci puisse se faire pour le phosphore qui, lui, est mobile, ce type de translocation ne ressemble pas au comportement d'un élément indispensable. Une hypothèse plus vraisemblable serait la formation de précipités de ces formes minérales dans la racine. Une fraction de ces éléments peut être bloquée à ce niveau et ne participe pas, alors, aux mouvements éventuels au sein de la plante.

2) ELEMENTS NON INDISPENSABLES.

Le comportement du chlore et du sodium se distingue de celui des autres éléments. En effet, ces éléments sont présents essentiellement dans les racines et dans les feuilles âgées mais peu présents dans les autres fractions de la plante. Plusieurs auteurs (COLLANDER, 1941; LAUCHLI et WIENEKE, 1979) ont remarqué que le fait d'accumuler ou non le sodium et le chlore est une propriété caractéristique des espèces et même des variétés considérées. Dans notre cas, le sorgho présente une propriété de non-accumulation de ces éléments. L'hypothèse la plus en cours sur ce mécanisme d'exclusion est pour le sodium, élément mobile, une translocation initiale vers les feuilles et une retranslocation vers les racines où il est accumulé (BARBIER et CHABANNES, 1951; AL-ANI et OUDA, 1972; MORARD, 1973) ou rejeté dans le milieu extérieur (JACOBY, 1978). Pour le chlore, les données bibliographiques sont moins nombreuses, mais il est reconnu qu'il existe un mécanisme d'exclusion du chlore des feuilles (LAUCHLI et WIENEKE, 1979).

III - CONCLUSION

- La plante montre une sélectivité préférentielle pour les macro-éléments indispensables par rapport aux non indispensables. ceci est très marqué pour le potassium et les nitrates, assez marqué pour le magnésium et les phosphates, plus faible pour le calcium et le soufre. Ce phénomène est d'autant plus important que la concentration de l'élément dans le milieu est faible.

- quand les éléments sont en plus fortes concentrations dans le milieu, la composition de la plante en éléments nutritifs est régulée à un niveau précis, quelle que soit la composition du milieu. Le phénomène de sélectivité se caractérise alors par une régulation de l'absorption. On rejoint ici l'idée de régulation de l'absorption telle qu'elle

est exprimée par GLASS (1983), selon laquelle, dans des conditions de disponibilité adéquate des ions, les concentrations internes approchent des limites supérieures ou niveaux "désirés", ces valeurs reflétant probablement les besoins du végétal pour ses fonctions osmotiques et nutritionnelles.

- Nos résultats montrent que le mécanisme de régulation n'est pas le même pour les anions et pour les cations. En effet, il semble très efficace pour les anions dont les proportions sont maintenues parfaitement constantes pour une variation de proportions très large dans le milieu nutritif. Pour les cations, on a pu observer une légère augmentation des proportions dans la plante quand elles augmentent dans le milieu nutritif. Cette augmentation est d'ailleurs identique pour les 3 cations indispensables. Le mécanisme de régulation pour les cations est donc plus "souple".

- L'abscisse du point de la courbe pour lequel la plante modifie son absorption (le point X) est, dans cette optique, la proportion en élément pour laquelle la plante pourra satisfaire pleinement ses besoins osmotiques et nutritionnels. Il ne s'agit pas d'un seuil de carence puisque nous n'avons observé de symptômes de carence dans aucun des traitements. Ces proportions sont de :

3,3% pour le potassium	0,4% pour les sulfates
4,5% pour le calcium	5,9% pour les nitrates
1,6% pour le magnésium	0,6% pour les phosphates

Ces proportions correspondent, pour une solution à 40meq/l de cations et d'anions à des concentrations de :

0,66meq/l de potassium	0,08meq/l de sulfates
0,90meq/l de calcium	1,18meq/l de nitrates
0,32meq/l de magnésium	0,12meq/l de phosphates

- On retrouve ces niveaux "désirés" de la plante entière dans les fractions jeunes de la plante qui présentent entre elles une continuité de composition. Les organes plus matures, feuilles adultes et âgées s'écartent de ce schéma, traduisant une évolution vers

la senescence.

- La répartition des éléments entre les différentes fractions donne également une image des possibilités de redistribution, donc de leur mobilité dans la plante. Ainsi, le potassium, le magnésium et l'azote ont une répartition montrant leur mobilité et, à l'inverse, le calcium et le soufre apparaissent immobiles. Le phosphore semble, à ce niveau, avoir un comportement intermédiaire.

- Ce modèle de régulation de la composition du sorgho présente cependant quelques exceptions dus à des antagonismes qui concernent essentiellement les cations. Il faut remarquer, cependant, que ces interactions vont toujours dans le sens d'une compensation. Bien que celle-ci ne soit pas toujours parfaite, on a pu observer une tendance au maintien des sommes cationiques. En dehors des cas-limites, on a pu également observer la constance des sommes anioniques. Mais, dans ce cas, il n'y a pas d'interactions et pas de compensation. C'est encore une différence entre l'absorption des anions et des cations.

Cette différence des équilibres entre cations d'une part et anions d'autre part à l'intérieur de la plante peut avoir pour cause la forme sous laquelle les éléments sont présents dans le végétal et les fonctions qu'ils y remplissent. Ainsi, les cations sont pour une part majeure sous forme d'ions libres ou de complexes réversibles et, sous cette forme, ils remplissent des fonctions non spécifiques de neutralisation des charges négatives. Ils peuvent donc, en partie, se remplacer mutuellement dans ce rôle. A l'inverse, les anions sont en majeure partie impliqués dans des fonctions qui leur sont plus spécifiques. Ils sont métabolisés pour constituer la matière organique (nitrates et sulfates) ou servent de "pont" pour la formation de macro-molécules (phosphates). De ce fait, un remplacement de l'un par les autres est moins probable.

- Le fait d'obtenir, dans des limites très larges, une plante dont la composition en proportions est quasi-fixe peut avoir une application intéressante pour l'élaboration des solutions nutritives. En effet, si l'on connaît les proportions d'éléments que la plante va absorber, on peut reproduire ces proportions dans la solution nutritive. Au cours de la

culture, les éléments seraient alors prélevés dans ces proportions. On pourrait ainsi éviter des déséquilibres dans la solution dus à l'épuisement d'un élément avant les autres. Ainsi, pour le sorgho amené au stade 7 feuilles, on peut envisager une solution contenant, d'une part, environ 75% de potassium, 13% de magnésium et 10% de calcium et, d'autre part, 87% de nitrates, 5% de sulfates et 8% de phosphates.

- Enfin, le chlore et le sodium présentent aussi bien au niveau de la plante entière que dans les différents organes considérés un schéma d'exclusion.

En effet, la plante n'a pas d'affinité relative pour ces deux éléments et même pour des fortes concentrations dans le milieu, ils sont peu représentés dans la plante entière. Ils peuvent cependant profiter de la baisse des éléments avec lesquels ils sont antagonistes (K^+ et NO_3^-) pour être un peu plus absorbés.

La répartition de ces éléments dans la plante montre clairement qu'ils sont exclus autant que possible des parties aériennes, se localisant essentiellement aux racines d'où on peut penser qu'ils sont rejetés dans le milieu extérieur.



CHAPITRE 5

SELECTIVITE ET TRANSLOCATION EN MILIEU NUTRITIF CONCENTRE

Dans le chapitre précédent, nous avons présenté les résultats de séries de culture menées sur des solutions nutritives dans lesquelles on a fait varier les rapports mutuels en macro-éléments tout en maintenant une concentration totale constante. Nous allons maintenant exposer les résultats de la série 7 pour laquelle les solutions nutritives ont une concentration totale croissante, mais où les rapports en cations sont conservés. L'augmentation de la concentration a été obtenue en augmentant les concentrations des cations et des nitrates (cf. Chap II). Les concentrations des autres anions n'ont pas été augmentées de façon à éviter les précipitations.

Le but de cette expérimentation est d'observer l'influence de la concentration totale des solutions sur la composition de la plante. Ce facteur intervient-il dans la sélectivité et la translocation de la plante pour les éléments minéraux?

I - INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DES SOLUTIONS SUR LA COMPOSITION DE LA PLANTE
ENTIERE.

A - CROISSANCE ET TENEURS EN EAU.

Avant d'examiner les teneurs et proportions en éléments dans la plante, il est nécessaire de s'arrêter sur les données de la croissance.

La figure 33 présente l'évolution des poids secs en fonction de la concentration totale des solutions nutritives : les poids secs des trois premiers traitements sont constants, puis on note une augmentation suivie d'une baisse pour les deux derniers points.

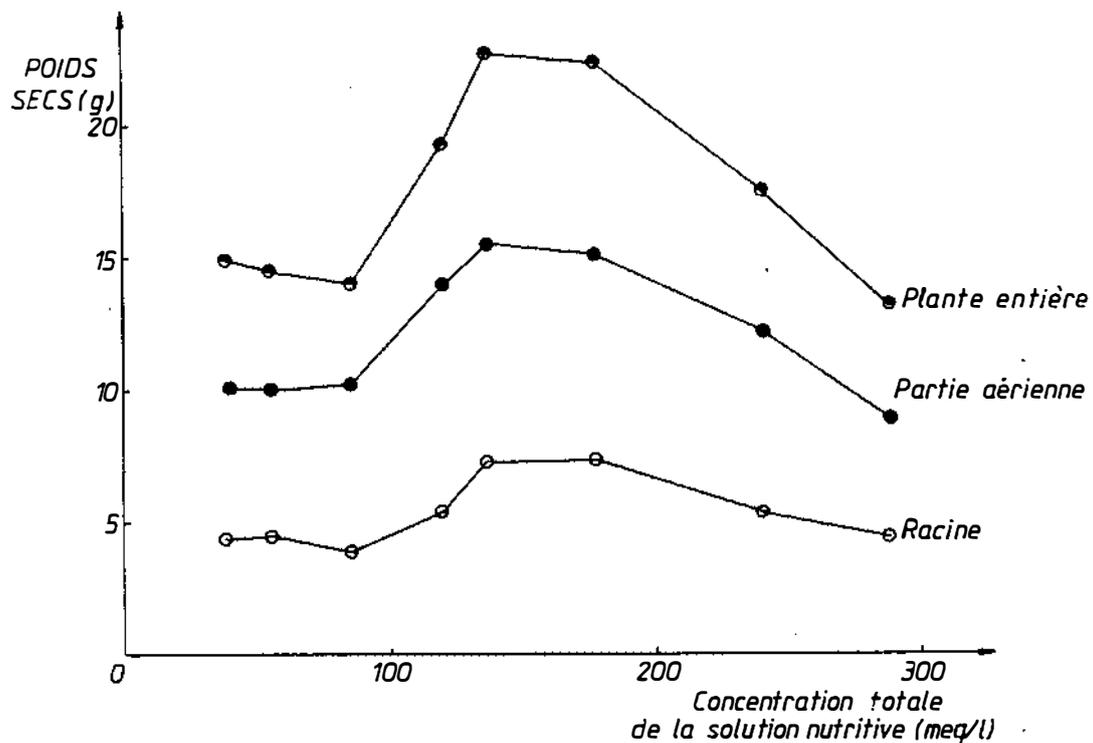


Figure 33 : Evolution des poids secs de la série 7 en fonction des traitements.

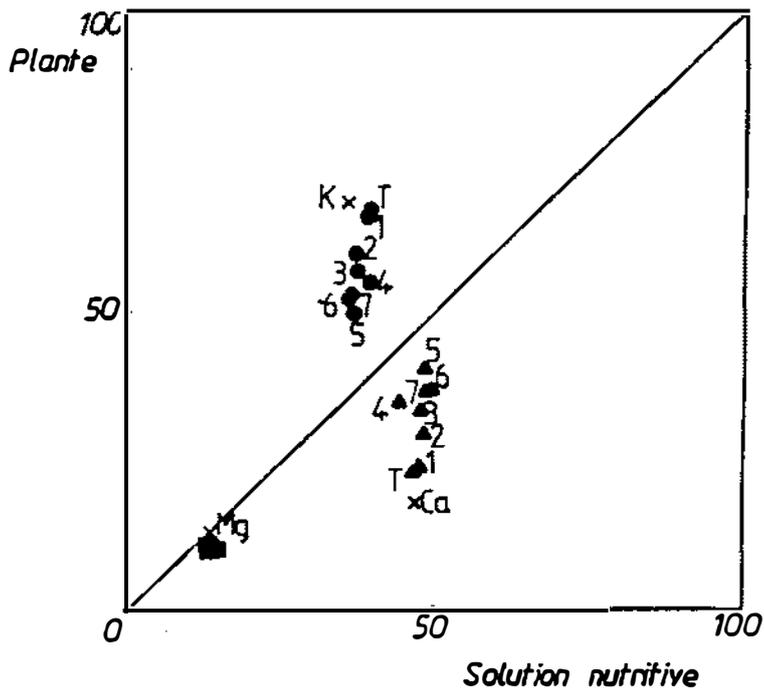


Figure 34 : Diagramme carré solution-
plante entière des cations
pour la série 7.

x Moyenne des témoins
des séries 1 à 6.

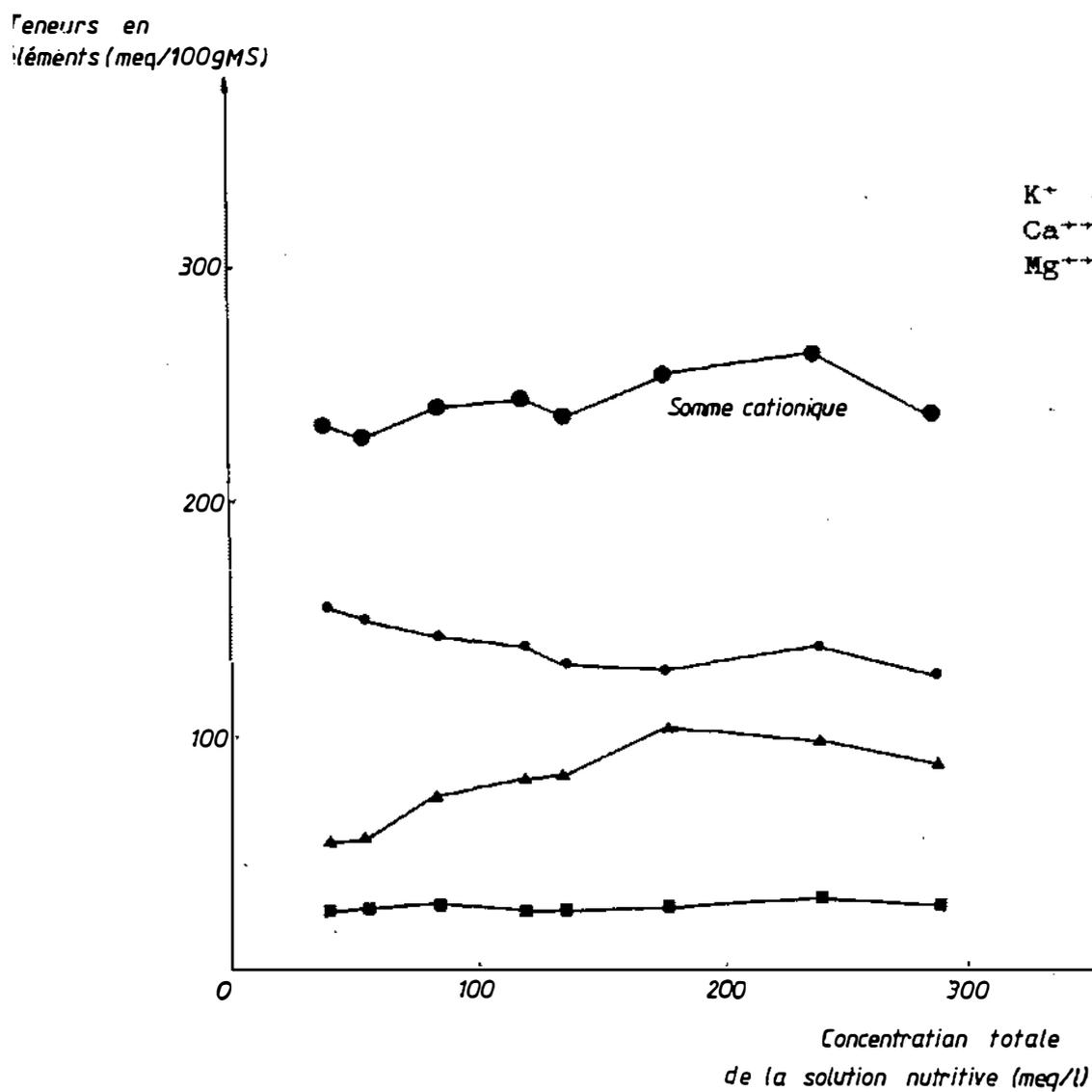


Figure 35 : Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.

Il est peu probable que cette augmentation des poids secs soit un effet bénéfique de la concentration. En effet, on ne note pas d'augmentation pour les trois premiers traitements. Il s'agit plutôt ici d'une variation due à l'emplacement des bacs de culture dans la serre. Une variation du même type a d'ailleurs déjà été observée pour les poids secs de la série 6.

Par contre, la baisse des poids secs pour les deux traitements les plus concentrés est peut-être le signe d'un effet dépresseur de la concentration. Cette interprétation sera davantage développée après avoir pris en considération la composition des plantes.

Si l'on examine les valeurs de teneurs en eau des plantes (Tableau XVIII), on note une baisse pour les quatre traitements les plus concentrés. L'influence de la concentration des solutions nutritives sur les plantes se manifeste donc par un effet négatif sur l'absorption de l'eau.

Tableau XVIII : Teneurs en eau (%MF) des plantes.

T	1	2	3	4	5	6	7
92,9	92,8	90,8	91,4	89,5	88,8	89,0	89,6

B - LES CATIONS.

Pour faciliter la comparaison avec les séries précédentes, on représentera sur les diagrammes carrés de cette série, la moyenne des proportions obtenues avec les solutions témoins des six séries précédentes.

Les points représentatifs du magnésium (Fig.34) sont groupés et situés de façon comparable à ceux des séries précédentes (entre 10 à 15% de la somme cationique dans la plante).

Par contre, le potassium et le calcium montrent une grande variation dans la plante pour des proportions qui restent inchangées dans les solutions. Lorsque la

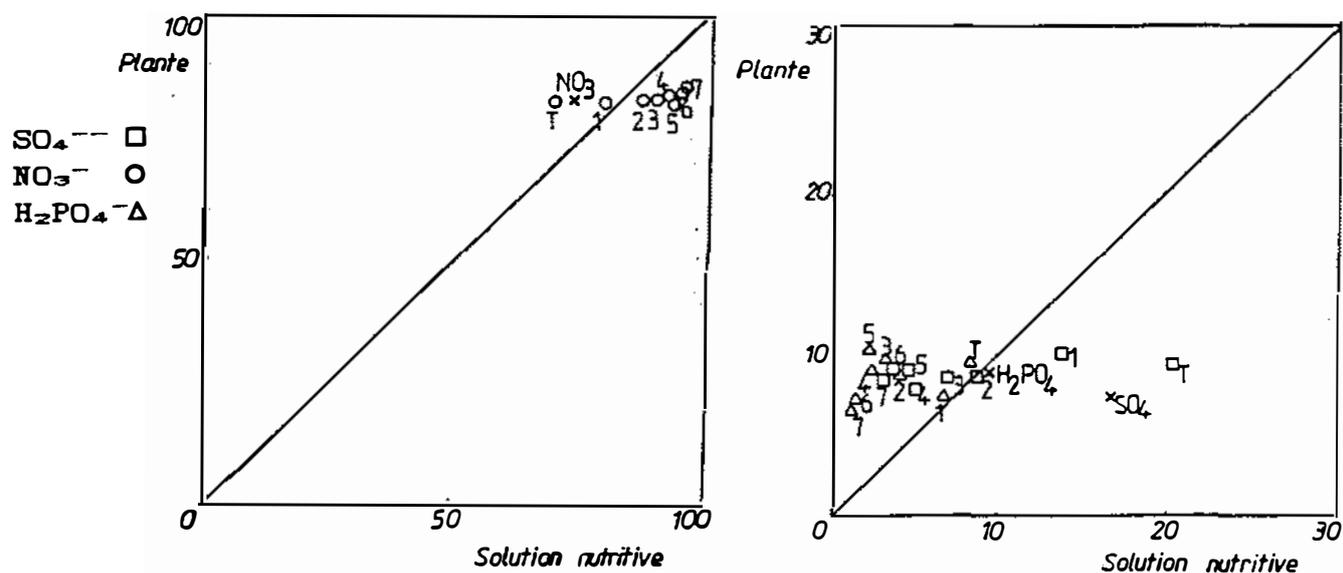


Figure 36 : Diagramme carrés solution-plante entière des anions pour la série 7.

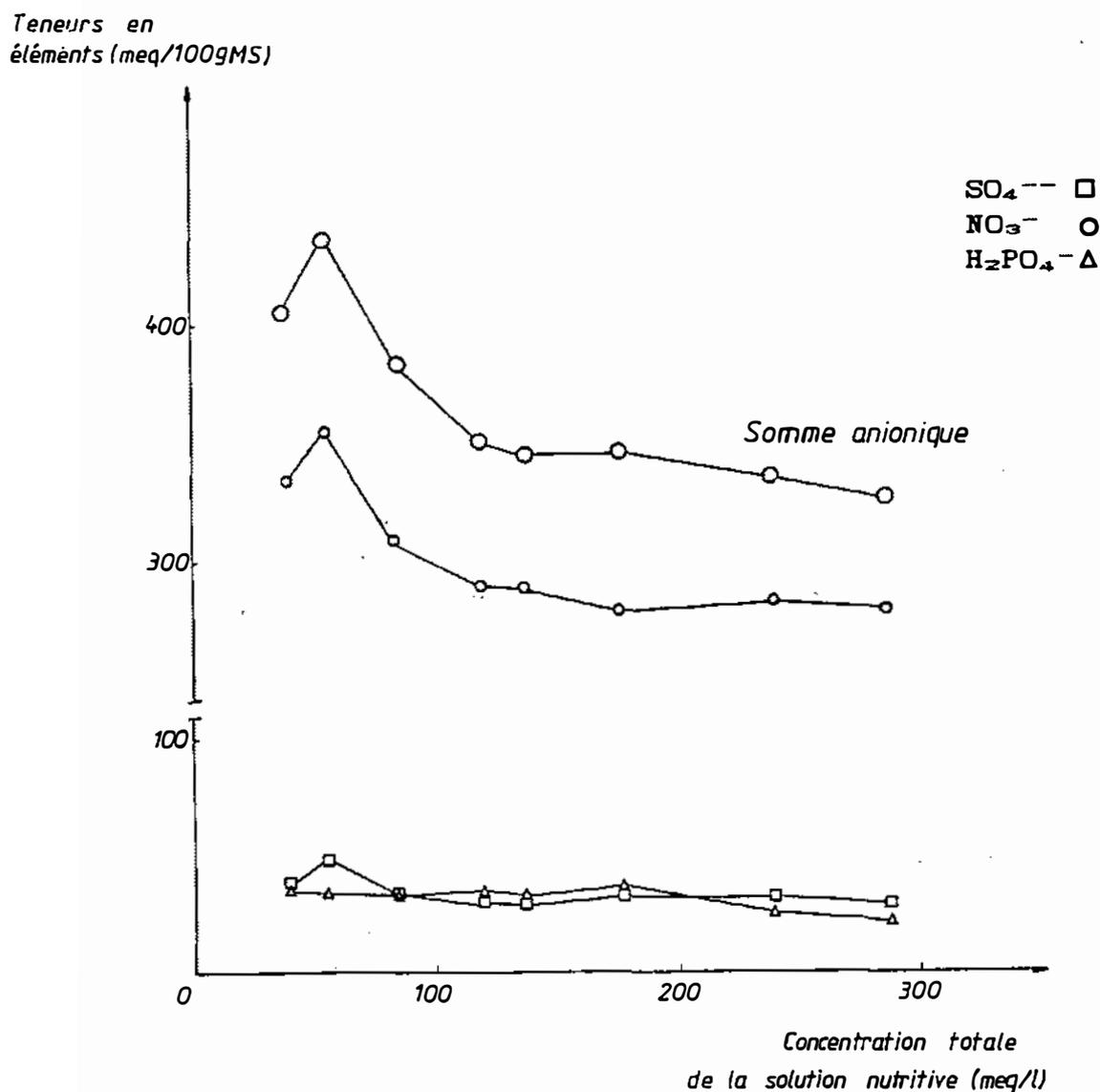


Figure 37 : Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.

concentration des solutions augmente, les proportions en potassium baissent et celles du calcium augmentent.

Ceci est confirmé par l'évolution des teneurs en cations et de la somme cationique en fonction de l'augmentation de la concentration totale des solutions (Fig.35). Les teneurs en calcium augmentent et celles du potassium baissent de façon concomitante. Pour les deux traitements les plus concentrés, on observe un changement dans l'évolution des teneurs de ces deux cations : le calcium baisse et le potassium se stabilise. Les teneurs en magnésium ne varient pas de façon significative en fonction de la concentration des solutions. La somme cationique augmente légèrement quand les concentrations des solutions nutritives augmentent.

On peut donc distinguer deux phases dans l'évolution des teneurs : la première pour des solutions de 40 meq/l à 188 meq/l de cations et d'anions, la seconde pour les traitements plus concentrés. La première phase est caractérisée par l'évolution du calcium et du potassium qui traduit un antagonisme entre ces deux éléments. Pour les traitements les plus concentrés, l'effet de la concentration se traduit par une baisse du calcium, le potassium restant à des teneurs relativement basses. Cette évolution peut être rapprochée de la baisse des poids secs que nous avons observé précédemment. On peut envisager qu'il y a là un début de perturbation due à la forte concentration des solutions (entre 188 meq/l et 300 meq/l).

C - LES ANIONS.

Dans les solutions nutritives de cette série, les pourcentages mutuels des anions ne sont pas constants. Ainsi, les nitrates sont en quantité relative croissante de 70% à 95% de la somme anionique et par conséquent, les pourcentages en phosphates et en sulfates décroissent respectivement de 9,5% à 1,5% et de 20,2% à 3,1%.

Les diagrammes carrés solution-plante entière (Fig.36) montrent que, de façon comparable aux séries précédentes, les anions ont tendance à rester dans les mêmes rapports dans la plante, alors qu'ils varient dans le milieu. De plus, ces rapports sont du

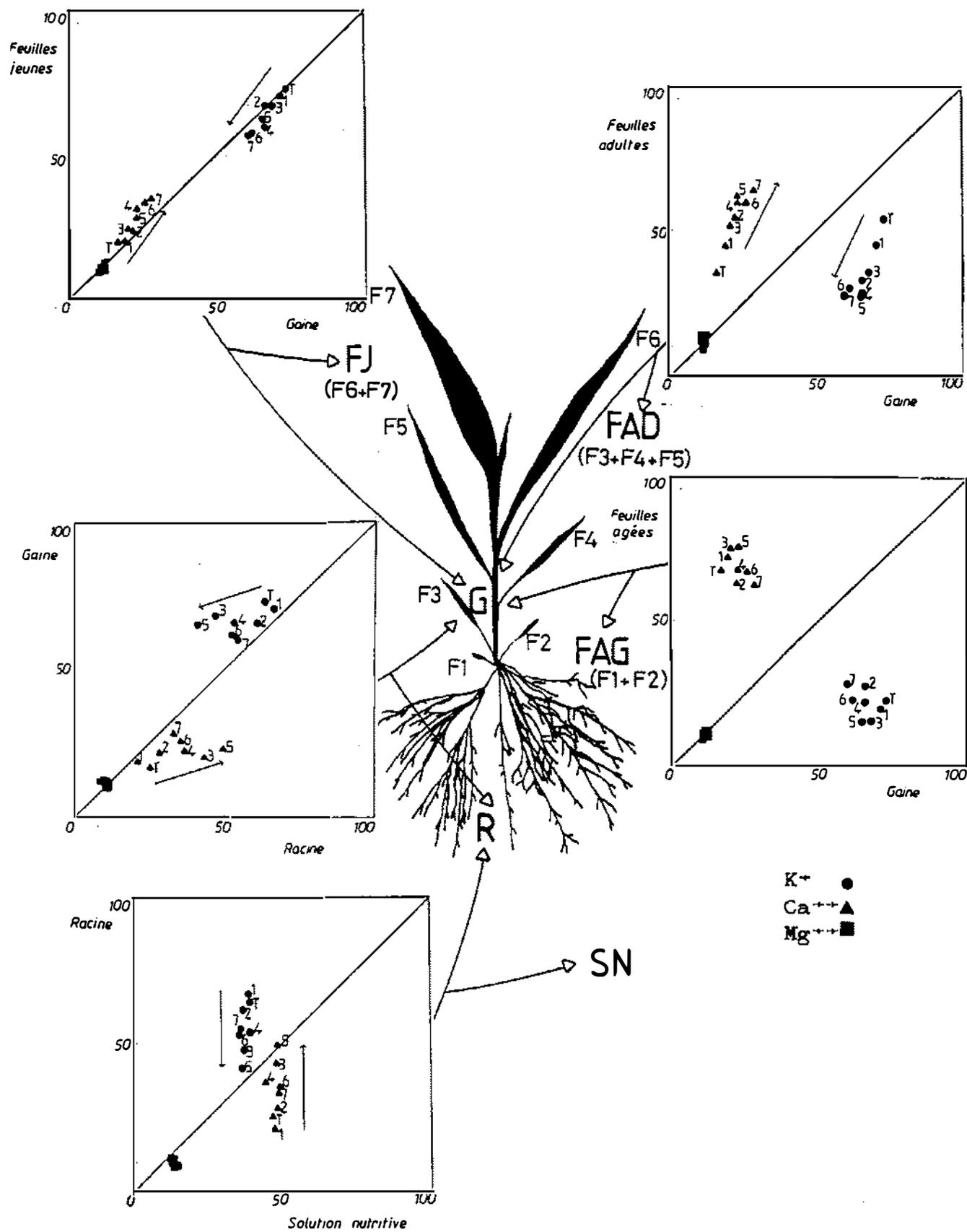


Figure 38 : Répartition des cations dans les différentes fractions de la plante.
 SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,
 FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

même ordre de grandeur que ceux mis en évidence dans les plantes cultivées sur des solutions à 40 meq/l. Dans le cas des anions, il n'y a pas de changement de sélectivité dûe à une augmentation de la concentration totale.

On constate que les teneurs en soufre et phosphore restent constantes (Fig.37). Par contre, les teneurs en azote décroissent et cette évolution est comparable à celle de la somme anionique, brusque au départ, plus faible ensuite. La baisse de la somme anionique peut donc être attribuée en presque totalité à la baisse des nitrates absorbés.

II - REPARTITION DES ELEMENTS DANS LA PLANTE.

A - LES CATIONS.

Dans tous les schémas qui suivent, on représente par une flèche l'augmentation de la concentration des solutions nutritives.

Dans tous les organes de la plante considérés (Fig.38), le magnésium présente des proportions constantes.

Par contre, on retrouve la variation du calcium et du potassium en fonction de l'augmentation des concentrations des solutions. Ceci s'observe dans toutes les fractions à l'exception des feuilles âgées. Cependant, suivant la fraction considérée, cette variation est plus ou moins intense. Elle est très marquée dans la racine : la proportion en calcium passe en effet de 20 à 50% environ de la somme cationique. On se trouve alors dans une situation où les proportions en calcium sont supérieures à celles du potassium. Au niveau de la gaine, cette variation s'atténue, ce qui est traduit sur le schéma par une plus faible inclinaison de la flèche. Dans les feuilles jeunes et adultes, on observe encore l'augmentation du calcium et la baisse du potassium avec l'augmentation de la concentration des solutions nutritives.

En conséquence, la répartition des cations à l'intérieur de la plante diffère de celle observée pour les séries 1 à 6. La différence principale est que l'on n'observe plus une parfaite continuité entre la racine, la gaine et les feuilles jeunes. En effet, ici, au niveau des parties aériennes, il y a un réajustement des proportions de façon à minimiser l'augmentation du calcium et la baisse concomitante du potassium. De ce fait, le calcium est plus abondant dans les racines que dans les parties aériennes, ce qui est l'inverse de la répartition observé dans les séries précédentes.

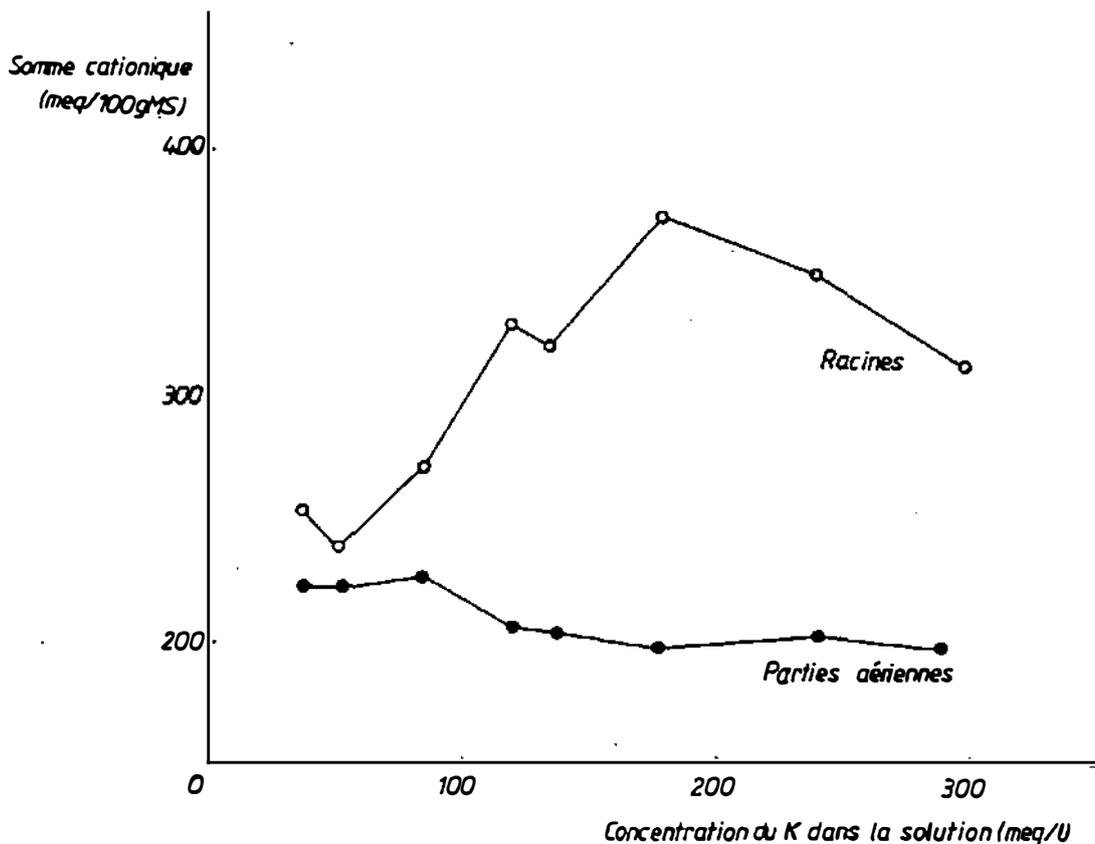


Figure 39 : Evolution des sommes cationiques dans les racines et les parties aériennes.

Ceci est confirmé par l'examen des sommes cationiques des racines et parties aériennes (Fig.39). On constate que la somme cationique des racines augmente beaucoup plus que celle des parties aériennes et qu'elle est bien plus forte. Ceci car le calcium augmente plus dans les racines que dans les parties aériennes et dans ces

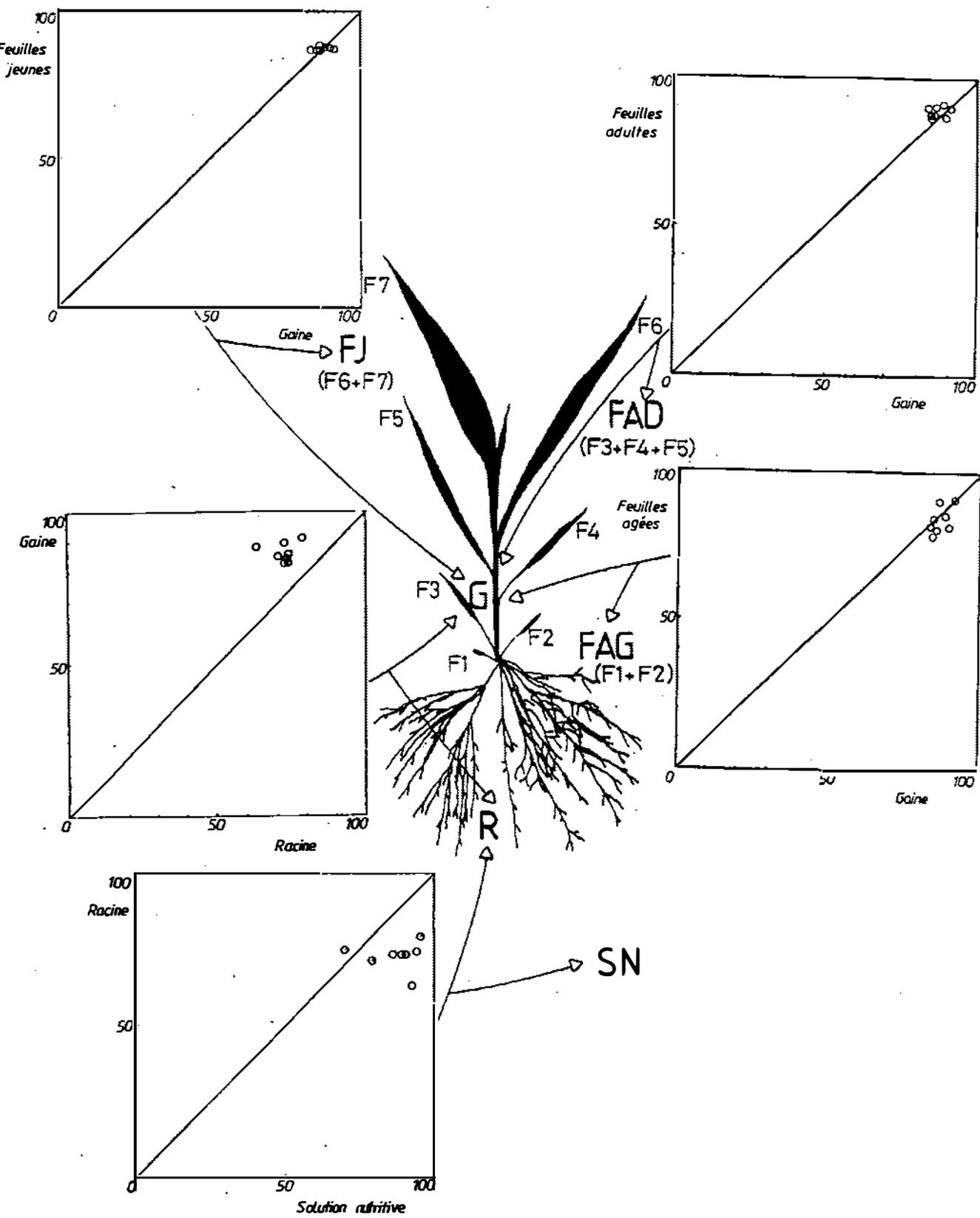


Figure 40 : Répartition de l'azote dans les différentes fractions de la plante.
 SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées,
 FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

dernières, la baisse du potassium compense l'augmentation du calcium.

On a pu de nouveau remarquer qu'il y a une rupture dans l'évolution du calcium et du potassium pour les deux plus fortes concentrations.

B - LES ANIONS.

La répartition de l'azote est identique à celle mise en évidence dans les séries précédentes (Fig.40). La racine présente des proportions constantes et du fait de l'augmentation de sa concentration, il est en moindre proportion que dans la solution nutritive.

Il est plus abondant dans les parties aériennes, ce qui est observable sur le diagramme racine-gaine. Dans les feuilles, les proportions restent identiques à celles de la gaine excepté une légère tendance à l'appauvrissement dans les feuilles âgées.

Les proportions en soufre et en phosphore (Fig.41) sont très fluctuantes dans la racine et assez fortes. On remarque également que les proportions en phosphore dans la racine ont tendance à augmenter avec la concentration de la solution. De plus, les proportions dans la racine sont supérieures à celles de la gaine. On peut là-aussi attribuer cette accumulation du soufre et du phosphore dans la racine à la formation de précipités.

Ensuite, dans la gaine, les feuilles jeunes et les feuilles adultes, les proportions de ces deux éléments varient moins et sont identiques d'un organe à l'autre.

Pour les feuilles âgées, on note comme précédemment une légère tendance à l'accumulation plus marquée pour le soufre que pour le phosphore.

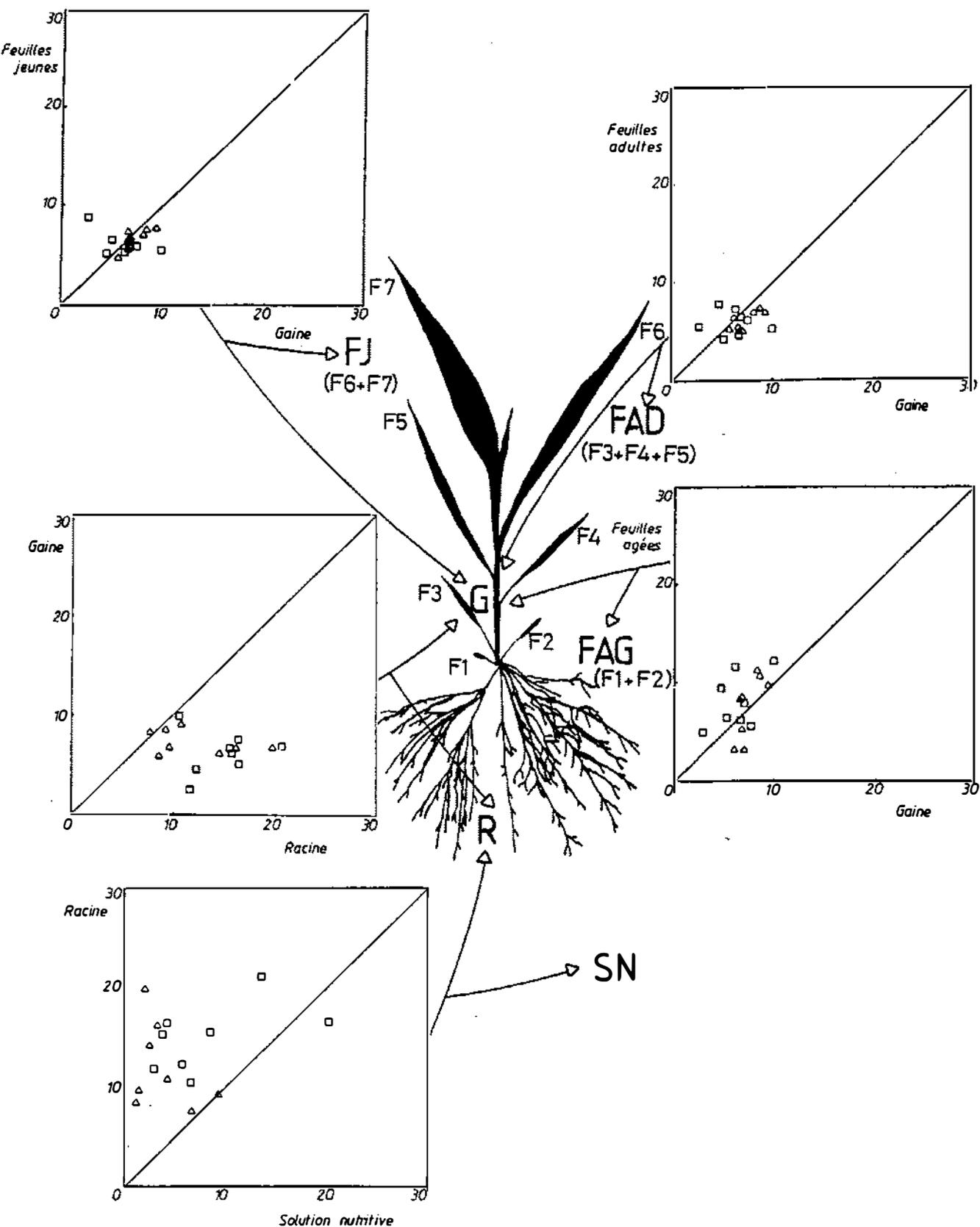


Figure 41 : Répartition du soufre (□) et du phosphore (△) dans les différentes fractions de la plante. SN = Solution Nutritive, R = Racine, G = Gaine, FAG = Feuilles Agées, FAD = Feuilles Adultes, FJ = Feuilles Jeunes.

En résumé :

L'augmentation de la concentration des solutions nutritives provoque un antagonisme calcium-potassium en faveur du calcium. Ce phénomène est notable à partir d'une concentration de 85 meq/l. On peut observer cette évolution dans toutes les fractions de la plante (à l'exception des feuilles âgées), mais elle est plus intense dans la racine. De plus, dans cet organe, on note une augmentation de la somme cationique beaucoup plus marquée que dans le reste de la plante.

L'absorption des nitrates a tendance à baisser avec l'augmentation des concentrations dans la solution nutritive. Cette baisse n'est pas compensée et entraîne une baisse de la somme anionique.

La croissance semble, à ce stade de développement, peu affectée par la concentration jusqu'à environ 180 meq/l. au-delà, une amorce de baisse peut être notée. De même, les teneurs en eau sont plus faibles pour les quatre traitements les plus concentrés.

III - DISCUSSION.

Avant de donner une interprétation à ces résultats, il faut rappeler le caractère particulier des milieux de culture de cette expérimentation. En effet, l'augmentation des cations indispensables et des nitrates en même temps ne correspond pas à des situations réelles. Ces conditions ne sont pas comparables à celles entraînant des problèmes de salinité au sens classique (due à de fortes concentrations de chlorure de sodium ou éventuellement de magnésium et de sulfates), ni au cas de solutions du sol relativement riches des sols calcaires. Elles sont également différentes de solutions nutritives concentrées du fait d'une absorption plus forte pour l'eau que pour les éléments minéraux. De ce fait, nous manquons de résultats comparables qui aurait pu nous guider dans l'interprétation. Ainsi, il n'y a guère que l'expérimentation de NEIRINCK (1964) qui montre des similitudes avec la notre. Cependant, ses résultats sont très

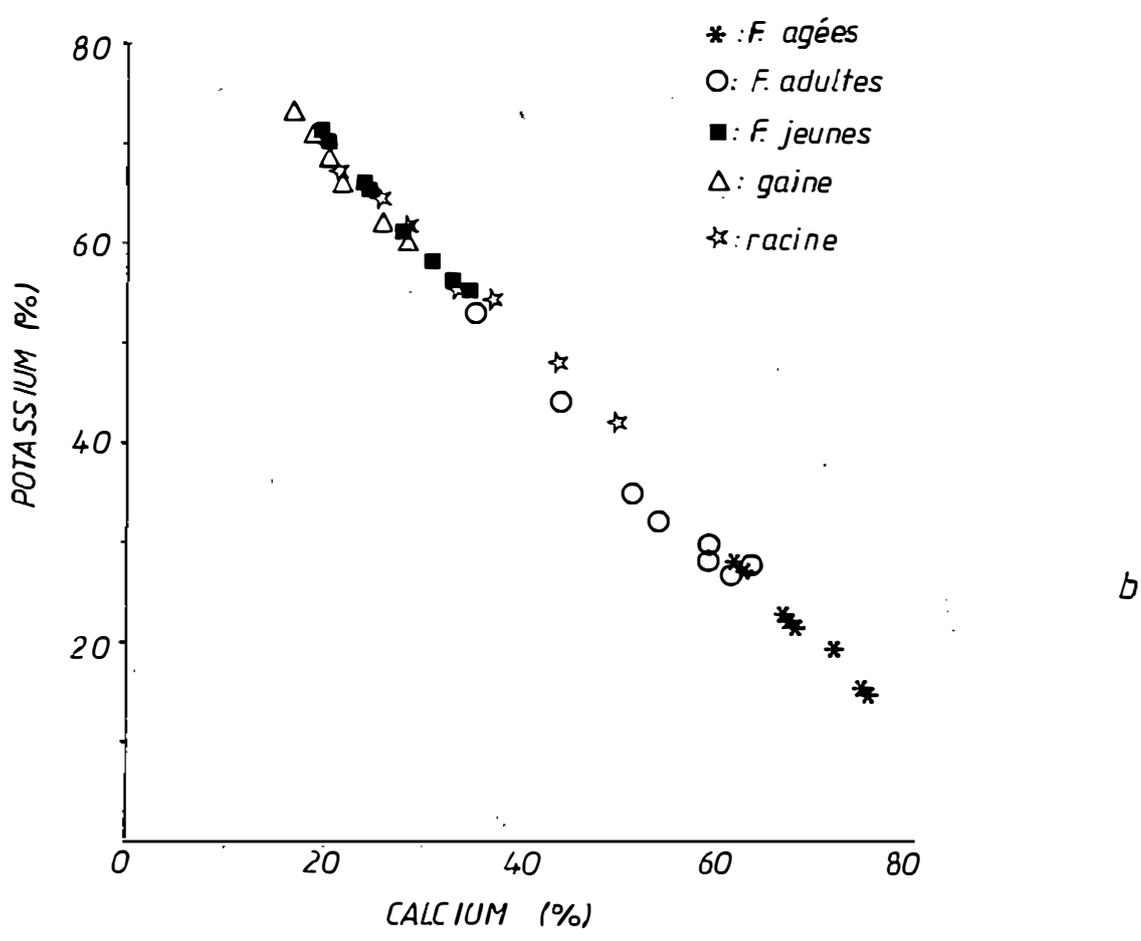
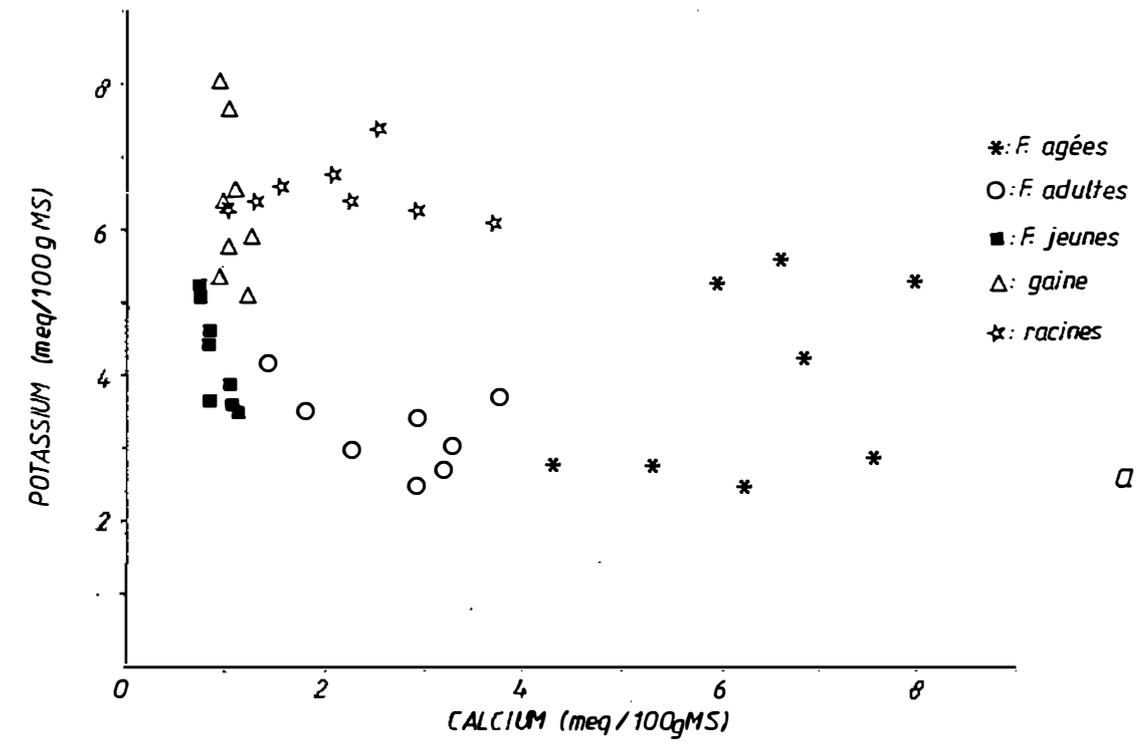


Figure 42 : Relation Calcium-Potassium exprimée en teneurs dans la matière sèche (a) et en proportions de la somme cationique (b).

différents car il note essentiellement une augmentation de l'absorption du potassium et des nitrates.

Cependant, bien que des résultats complémentaires auraient été utiles pour étayer les interprétations, ces résultats nous ont paru dignes d'intérêt de par leur originalité :

- en effet, nous avons mis en évidence un antagonisme entre cations qui semble être uniquement dû à l'augmentation de la concentration. Généralement, les antagonismes apparaissent quand on fait varier les rapports entre cations dans le milieu, et il a été déterminé des rapports favorables permettant d'éviter ces problèmes d'antagonisme. Or, dans notre cas, en conservant le même rapport K/Ca un antagonisme se manifeste.

Il est vraisemblable que l'accumulation du calcium concerne essentiellement les parois cellulaires, où cet élément remplit ses fonctions principales (CLARKSON et HANSON, 1980). De plus, ce phénomène est plus intense pour les racines où l'on peut penser que le calcium forme des précipités déposés sur les parois. Cette accumulation diminuerait la perméabilité de la membrane et généraliserait ainsi l'alimentation potassique.

- Cette relation entre le calcium et le potassium dans la plante apparaît nettement sur la figure 42 confrontant les proportions des deux cations au sein de la somme cationique. C'est, de plus, une relation commune à toutes les fractions. En effet, le magnésium restant constant, il existe une très forte corrélation entre les proportions en calcium et celles du potassium ($R = 0,988$). On a : $K = -1,00 Ca + 88,9$ d'où, $K + Ca = 88,9$ et $Mg = 11,1$. A l'opposé, quand on exprime K et Ca en teneurs de la matière sèche, aucune relation nette n'apparaît. Les proportions de la somme cationique permettent de mettre en évidence une relation entre les cations de caractère plus général que lorsqu'ils sont en teneurs relatives à la matière sèche.

- Si l'on considère la croissance des plantes, bien que les poids secs présentent une variation notable, il ne semble pas y avoir d'effet de la concentration jusqu'à 180 meq/l, concentration au-delà de laquelle on note une légère baisse. Ce chiffre peut être rapproché de la concentration pour laquelle la toxicité se manifeste pour le sorgho dans le cas de la salinité NaCl (GARCIA, 1975) et qui est de 190 meq/l (150 meq/l de NaCl et

40 meq/l en éléments Indispensables). Le sorgho, dont on a déjà mis en évidence une assez grande tolérance à la salinité (GATES et al., 1966) est donc une plante résistante à de très fortes concentrations.

- Cependant, ce jugement doit être nuancé par l'évolution des teneurs en azote total dans la plante. En effet, l'azote est l'élément dont dépend le plus la croissance. Or, ici, il y a baisse des teneurs alors que la croissance est peu affectée. Deux interprétations peuvent être envisagées. La première serait de lier l'évolution de l'azote à celle du potassium. En effet, il a été montré que l'absorption des nitrates est liée à celle des cations (KIRKBY et KNIGHT, 1977). Il se pourrait que dans cette relation ce soit le potassium qui joue le plus. Une autre interprétation possible de cette baisse de l'absorption des nitrates est qu'elle soit un signe précurseur de l'effet négatif de la concentration. En effet, plus le besoin en azote d'une plante, placée dans des conditions de nutrition défavorable, est grand, moins elle est capable d'absorber les nitrates (MAERTENS et CLAUZEL, 1975). Dans cette hypothèse, l'effet de la concentration se manifesterait d'abord sur la teneur en azote avant de perturber la croissance.

- Si l'on compare maintenant ces résultats à ceux des autres séries, la première remarque concerne le fait que, précédemment on assistait plutôt à un antagonisme K-Mg et que dans les conditions de la présente série, c'est un antagonisme K-Ca qui se distingue nettement.

La sélectivité vis à vis des cations est changée. Quand la concentration des solutions augmente, on tend vers une moindre sélectivité, le potassium n'étant plus en position aussi dominante par rapport aux autres cations. Ainsi, les mécanismes de régulation qui apparaissaient précédemment ont été fortement perturbés par la concentration du milieu. A l'inverse, les anions présentent toujours le même schéma de constance des proportions mutuelles à l'intérieur de la plante.

CHAPITRE 6

SELECTIVITE DE L'ABSORPTION ET ACTIVITE IONIQUE.

Dans les chapitres précédents, nous avons caractérisé la sélectivité du sorgho pour les macro-éléments en nous référant aux concentrations totales en éléments dans les solutions nutritives.

En comparant les concentrations totales aux activités ioniques (Chapitre III), nous avons montré que les ions n'ont pas tous la même disponibilité pour être absorbés par la plante. Nous allons donc, maintenant, comparer la consommation de la plante aux valeurs d'activités ioniques qui donnent une meilleure estimation de la disponibilité des ions dans la solution nutritive.

Nous montrerons alors, dans une première partie, quels changements peut induire la prise en compte des activités dans la caractérisation de la sélectivité de l'absorption.

Dans une seconde partie, nous donnerons une autre application des activités ioniques, en les utilisant pour estimer les rapports de perméabilité des cations.

I - SELECTIVITE.

A- MODE DE REPRESENTATION.

Dans un premier temps, nous reprendrons la représentation de la sélectivité de l'absorption sous forme de diagrammes carrés. En ordonnée, les données concernant la plante sont exprimées de la même façon que précédemment, soit :

$$\text{cation (\%)} = \frac{\text{cation (meq/100gMS)}}{\Sigma \text{cations (meq/100gMS)}} .100$$

$$\text{et anion (\%)} = \frac{\text{anion (meq/100gMS)}}{\Sigma \text{anions (meq/100gMS)}} .100$$

En abscisse, les proportions des éléments dans la solution sont calculées à partir des valeurs d'activités ioniques. On a:

$$\text{cation (\%)} = \frac{z.a(\text{cation})}{\Sigma(z.a(\text{cation}))} .100$$

avec $a(\text{cation})$ = activité ionique
du cation

z = charge du cation

$$\text{et anion (\%)} = \frac{z.a(\text{anion})}{\Sigma(z.a(\text{anion}))} .100$$

Deux remarques doivent être faites en ce qui concerne les activités ioniques :

- la somme des activités ioniques de plusieurs ions n'a pas de signification thermodynamique. En effet, l'activité est liée au potentiel chimique ($\mu_i = \mu_0 + RT \ln a_i$) et est un paramètre intensif. Seule, l'activité d'un ion ou d'un électrolyte a un sens énergétique.

Nous avons décidé, cependant, de les additionner dans le but de pouvoir comparer les proportions d'éléments exprimés en activités aux proportions en éléments exprimés en molalités.

- pour la même raison, les valeurs d'activités sont affectées de la charge de l'ion, de la même façon que les équivalents sont des molalités affectés de la charge.

B - COMPARAISON DES PROPORTIONS EN ACTIVITES AUX PROPORTIONS EN CONCENTRATIONS.

Dans le chapitre III, la comparaison des données d'activités (calculées) aux valeurs des concentrations (données par l'analyse) a montré que :

- les valeurs d'activité des ions sont toujours inférieures à leurs concentrations.
- cette baisse est inégale d'un élément à l'autre et augmente pour un même élément quand la concentration de la solution nutritive augmente. Ainsi, pour les solutions nutritives à 40 meq/l, deux classes d'éléments parmi les huit considérés ont pu être distinguées. La première concerne le potassium, les nitrates, le sodium et le chlore, éléments peu complexés et peu sujets aux interactions en solution. Dans la seconde, on trouve le calcium, le magnésium, les sulfates et les phosphates qui forment facilement des "complexes" et subissent plus fortement les interactions en solution. Pour les solutions plus concentrées de la série 7, on retrouve ces deux classes d'éléments, mais, en plus, au fur et à mesure que la concentration totale des solutions augmente, les interactions ioniques s'accroissent. La différence entre la concentration en élément total et l'activité ionique devient donc de plus en plus importante.

Si on admet que l'activité donne une meilleure estimation de la disponibilité de l'élément au sein de la solution nutritive, alors, les concentrations surestiment donc cette disponibilité : elles ne tiennent pas compte des complexations et des interactions.

Maintenant, si l'on considère les proportions des éléments dans la solution nutritive, la proportion d'un élément représentera la disponibilité de cet élément par rapport aux autres. Comme la différence entre concentration et activité est inégale suivant l'élément, les proportions issues des valeurs d'activités seront différentes des proportions issues des valeurs de concentrations.

Donc, la prise en compte des activités conduit d'une part à considérer que la disponibilité des éléments est moindre, et ensuite, que leur disponibilité par rapport aux autres éléments est différente de celle mise en évidence par les concentrations.

Tableau XIX : Valeurs des proportions issues des concentrations et des activités dans une solution témoin.

Elément	Proportion de l'élément exprimée en concentration	Proportion de l'élément exprimée en activité	Passage des concentrations aux activités
K^+	38%	50%	+ 12%
Ca^{2+}	47%	38%	- 9%
Mg^{2+}	15%	12%	- 3%
SO_4^{2-}	15%	8%	- 7%
NO_3^-	75%	84%	+ 9%
$H_2PO_4^-$	10%	8%	- 2%

Na^+ : pour une solution où $Na = 25\%$ en concentration, $Na = 33\%$ en activité.

Cl^- : pour une solution où $Cl = 22\%$ en concentration, $Cl = 24\%$ en activité.

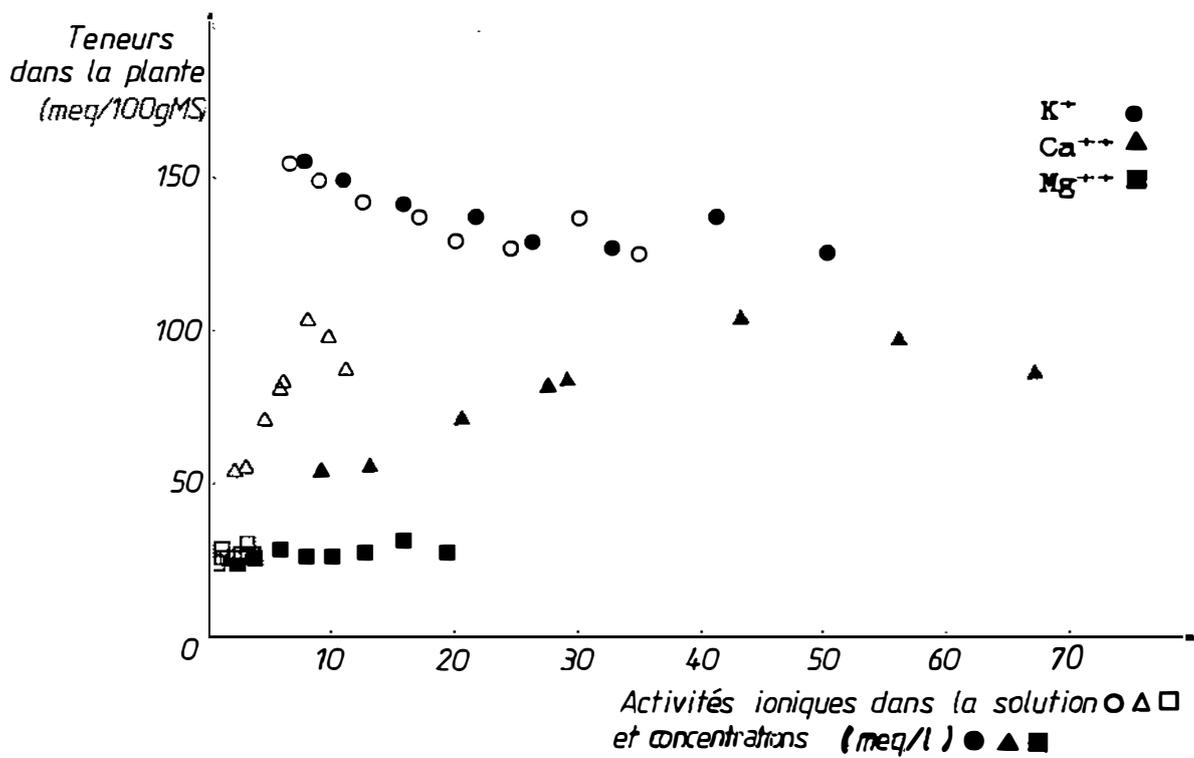


Figure 43 : Evolution des teneurs en cations dans la plante en fonction des concentrations et des activités ioniques des solutions de la série 7.

Ainsi, le calcium, par exemple, est présent, en concentration, dans une proportion de 47% environ dans une solution témoin. Quand on passe aux activités, la proportion de cet élément n'est plus que de 38%. Donc, dans ce cas-là, les concentrations ont surestimé la disponibilité de cet élément par rapport aux autres. Par contre, le potassium voit passer sa proportion de 38% en concentration à 50% en activité. Dans ce cas, la non-prise en compte des activités sous-estime la disponibilité de cet élément, toujours par rapport aux autres. On peut récapituler ces changements de proportions pour chaque élément dans le tableau XIX en prenant l'exemple d'une solution témoin.

Donc, on peut là-aussi distinguer deux classes d'éléments (découlant des premières) :

- ceux dont la disponibilité par rapport aux autres éléments est surestimée quand on ne prend pas en compte les valeurs d'activités : ce sont le calcium, le magnésium, les sulfates et les phosphates.

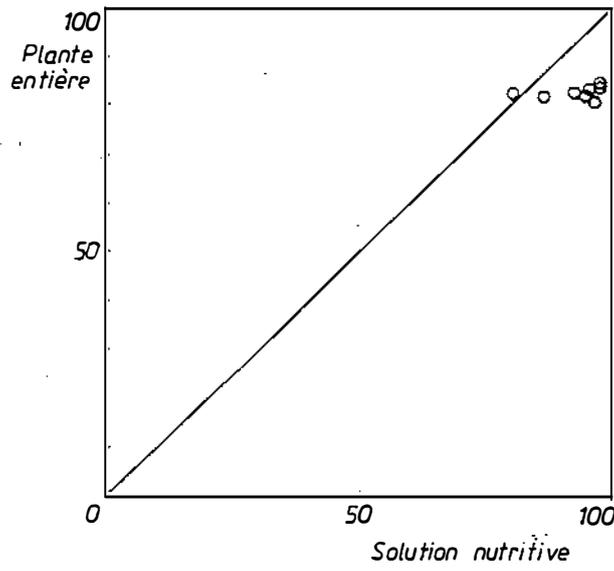
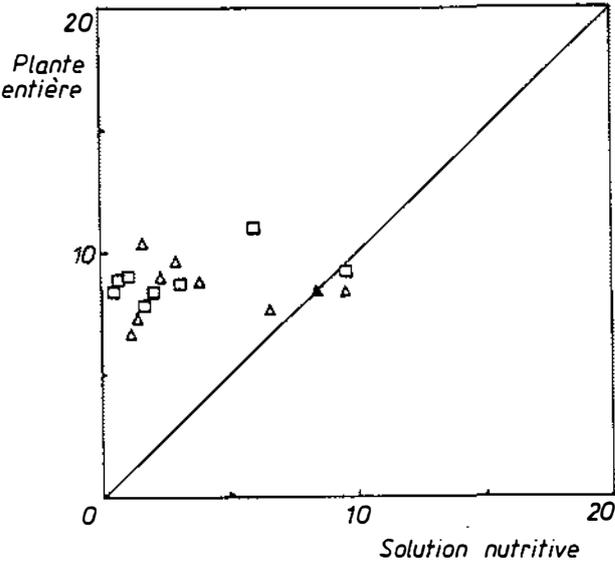
- ceux dont la disponibilité par rapport aux autres est sous-estimée : ce sont le potassium, les nitrates, le sodium et le chlore.

Ce sont ces changements de proportions et donc cette nouvelle vision de la disponibilité des éléments les uns par rapport aux autres dans la solution nutritive qui vont modifier les données de sélectivité telles que nous les avons envisagé jusqu'à présent.

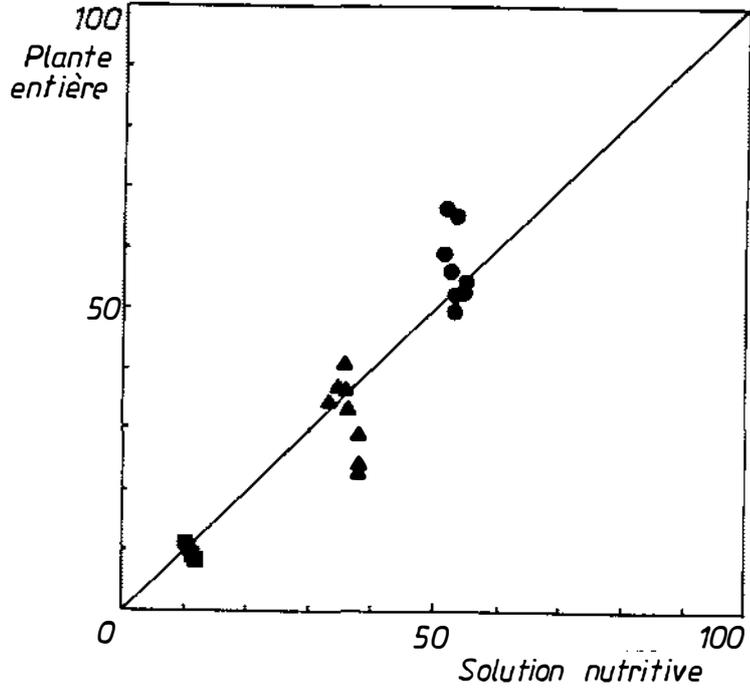
C - SELECTIVITE ET ACTIVITE IONIQUE.

1) CAS DES SOLUTIONS CONCENTREES.

Le cas des solutions de la série 7 est un bon exemple pour concrétiser le passage des concentrations aux activités, puisqu'on pourra y voir à la fois la différence de comportement suivant l'élément considéré et l'évolution de cette différence avec la concentration totale de la solution nutritive. De plus, nous verrons si la prise en compte



SO₄²⁻ □
 NO₃⁻ ○
 H₂PO₄⁻ △



K⁺ ●
 Ca⁺⁺ ▲
 Mg⁺⁺ ■

Figure 44 : Diagramme carré solution nutritive-plante entière exprimé en proportions d'activité (série 7).

des activités peut modifier l'interprétation des résultats de cette série, plus particulièrement pour les cations.

Si l'on compare l'évolution des teneurs en cations dans la plante en fonction des concentrations d'une part et en fonction des activités ioniques d'autre part (Fig.43), on constate que :

- La disposition des points confirme les conclusions présentées au chapitre III, c'est-à-dire que la différence entre activité et concentration est plus marquée pour les ions bivalents (Ca^{2+} et Mg^{2+}) que pour les monovalents et que, de plus, cette différence s'accroît quand la concentration totale de la solution augmente.

- De ce fait, la variation du potassium et du calcium est accentuée et ceci est très marqué pour le calcium : l'augmentation des teneurs dans la plante n'en paraît que plus forte.

- Pour le magnésium, on ne note pas de changement. En effet, ce cation ne présente pas de variation dans la plante quelle que soit sa concentration ou son activité dans le milieu nutritif. On peut d'ores et déjà remarquer que, dans le cas où il n'y a pas de réponse de la plante aux changements du milieu nutritif, le changement de l'unité de représentation de l'ion en solution ne modifie pas la vision du phénomène.

Si l'on examine maintenant (Fig.44) le diagramme carré pour lequel les proportions sont issues des activités ioniques, on constate à nouveau que, du fait de sa forte complexation et de son faible coefficient d'activité, le calcium est moins disponible (proportionnellement moins présent) que le potassium : les valeurs en abscisse du calcium sont inférieures à celles du potassium. En conséquence, le changement de sélectivité déjà noté au chapitre précédent n'en est que plus marqué. Au fur et à mesure que la concentration augmente, on évolue vers une répartition des cations dans la somme cationique telle que le calcium est en proportions supérieures dans la plante par rapport à la solution nutritive. Le potassium est alors en proportions inférieures dans la plante comparé à la solution. L'antagonisme K-Ca modifie donc fortement l'ordre de sélectivité tel que nous l'avons défini dans le cas des solutions moins concentrées.

Pour les anions, la prise en compte des activités au lieu des concentrations amène à considérer que les nitrates sont encore plus disponibles que les sulfates et les phosphates. C'est ce qui apparaît dans les diagrammes carrés de cette série (Fig.44) : les nitrates représentent 80% et plus des anions alors que les sulfates représentent au maximum 10% chacun. De ce fait, dans la plante les nitrates sont moins représentés que dans la solution et inversement les sulfates et le phosphates y sont proportionnellement plus représentés.

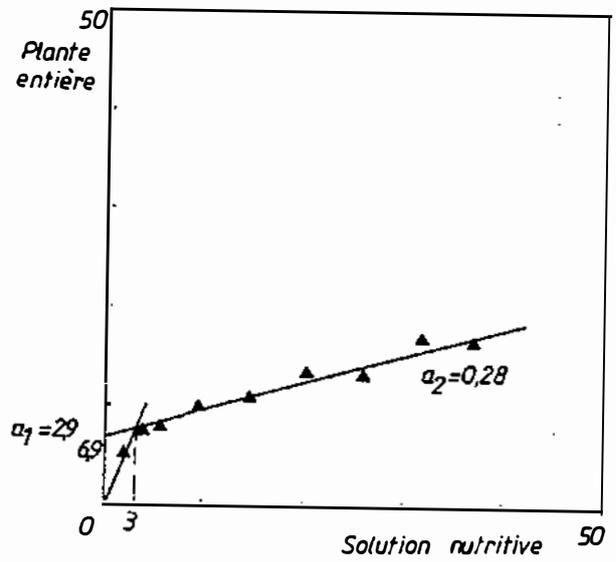
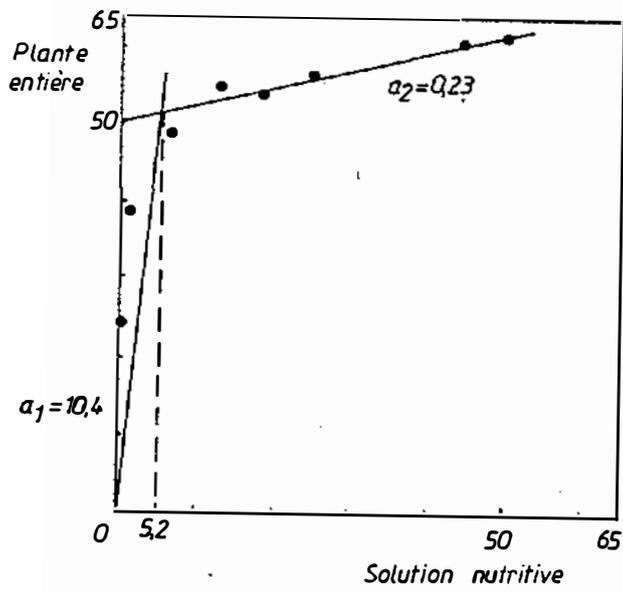
Mais, le fait marquant est que, quel que soit la proportion ou même la concentration de l'anion dans la solution, on retrouve toujours des proportions constantes dans la plante. Ceci est particulièrement spectaculaire pour les nitrates qui, pour des proportions allant jusqu'à 95% des anions dans la solution nutritive, est maintenu à 80% de la somme anionique dans la plante.

La prise en compte des activités dans les solutions nutritives de cette série confirme l'antagonisme K-Ca qui apparaît ici encore plus nettement. Cet antagonisme est donc entièrement attribuable à la plante (au cours de l'absorption ou à un niveau plus interne) et les interactions en solution ne sont pas impliqués dans ce phénomène.

2) CAS DES SOLUTIONS DES SERIES 1 A 6.

Dans les solutions des séries 1 à 6, les différences entre concentrations et activités sont moins marquées que dans les solutions de la série 7, car leur concentration totale a été maintenue à 40 meq/l de cations et d'anions. Cependant, elles vont permettre de mieux caractériser la sélectivité pour les éléments dans la "première phase" telle que nous l'avons définie précédemment (Chap. IV), à savoir, lorsqu'une faible augmentation de l'élément dans la solution a pour réponse une forte augmentation dans la plante.

Nous reprendrons donc ici le même type de représentation et les mêmes paramètres de la sélectivité que ceux du chapitre IV. Ils seront calculés maintenant à partir des proportions issues des activités ioniques en solutions nutritive. Par contre, les données en ordonnée qui concernent la plante sont les mêmes que précédemment



- K^+ ●
- Ca^{++} ▲
- Mg^{++} ■

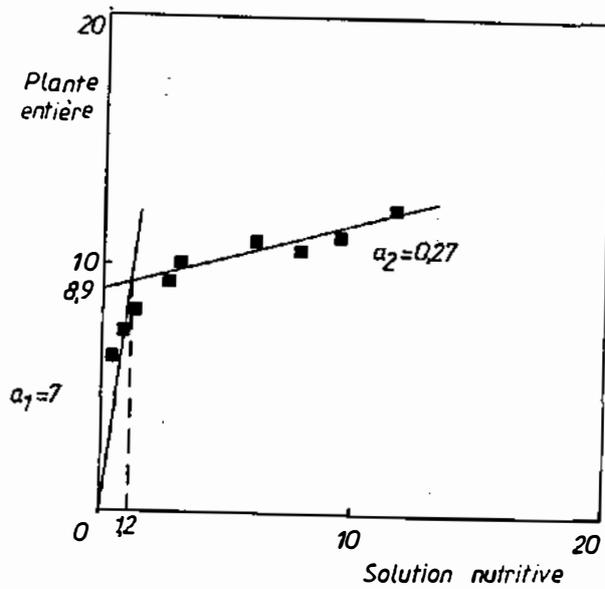


Figure 45 : Sélectivité de l'absorption des cations caractérisée à partir des activités ioniques en solution (Séries 1,2 et 3).

(Chap. IV). De ce fait, la représentation de la sélectivité n'est pas fondamentalement changée quand on prend les activités ioniques au lieu des concentrations. On retrouve donc (Fig.45 et 46) les deux phases que nous avons décrites précédemment :

- la première phase où les proportions augmentent beaucoup pour une faible augmentation dans la solution.

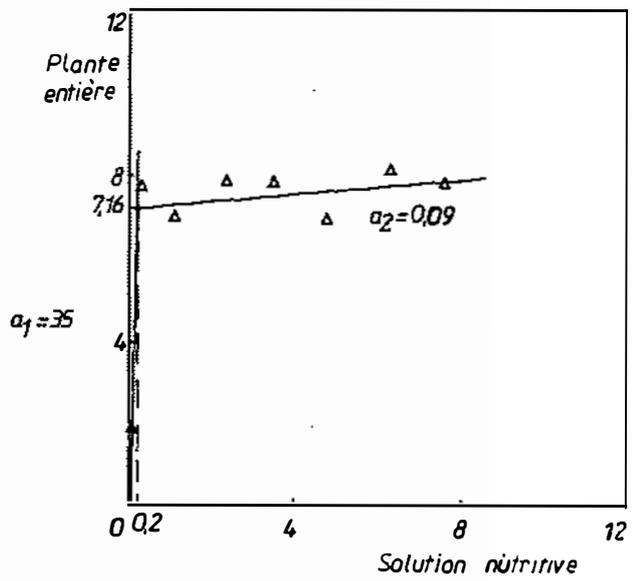
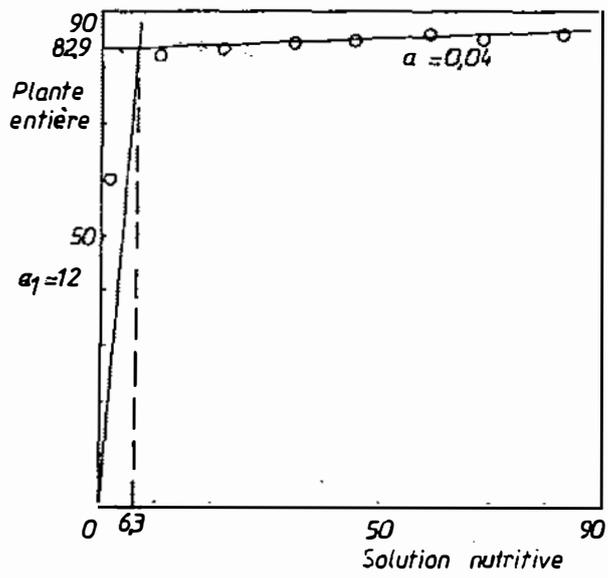
- la deuxième phase où les proportions augmentent peu ou pas dans la plante quelles que soient les proportions dans la solution.

Nous allons donc déterminer les 4 paramètres que nous avons déjà utilisés pour décrire la sélectivité avec maintenant les valeurs d'activités au lieu des concentrations pour caractériser la solution.

Le tableau XX regroupe les valeurs des quatre paramètres obtenus à partir des nouvelles droites (Fig. 45 et 46) et rappelle les valeurs issus de la représentation en concentrations.

Tableau XX : Valeurs des paramètres de la sélectivité calculées à partir des concentrations (1) et des activités ioniques (2) en solution.

		K	Ca	Mg	SO ₄	NO ₃	H ₂ PO ₄
a1	(1)	17	1,9	5,7	(14,5)	16,8	11,8
	(2)	10,4	2,9	7	(23,5)	12	35
a2	(1)	0,26	0,23	0,25	0,04	0,04	0,09
	(2)	0,23	0,28	0,27	0,08	0,04	0,09
Y	(1)	52,7%	6,3%	8,6%	4,8%	82,8%	7,0%
	(2)	50%	6,9%	8,9%	4,8%	82,9%	7,2%
X	(1)	3,3%	4,5%	1,6%	0,4%	5,9%	0,6%
	(2)	5,2%	3%	1,2%	0,2%	6,3%	0,2%



SO_4^{--} □
 NO_3^- ○
 H_2PO_4^- △

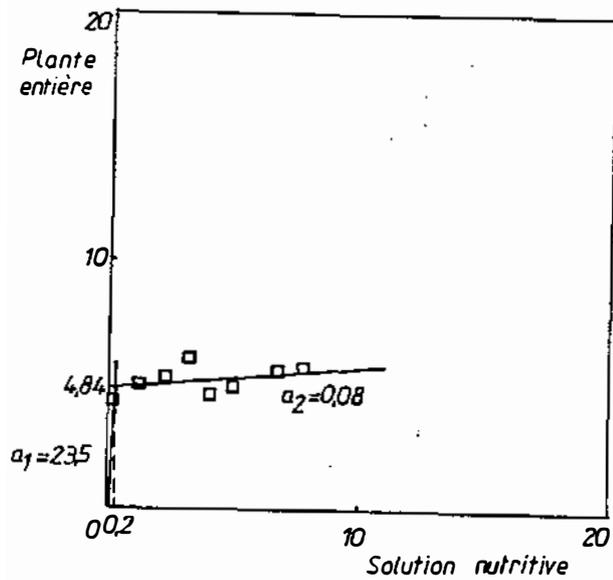


Figure 46 : Sélectivité de l'absorption des anions caractérisée à partir des activités ioniques en solution (séries 4, 5 et 6).

Dans la deuxième phase de l'absorption, les proportions dans la plante sont quasi-Indépendantes des variations de concentrations dans la solution. Donc, quelle que soit l'unité considérée, concentration ou activité, les paramètres caractérisant cette phase ne changent pratiquement pas.

Par contre, les paramètres de la première phase, pour laquelle l'absorption varie beaucoup en fonction de la quantité d'élément dans la solution, ont des valeurs différentes quand on considère le potentiel énergétique des ions dans la solution nutritive au lieu des concentrations totales des éléments.

Les résultats obtenus rejoignent les remarques faites précédemment : il y a peu de différences pour le potassium et les nitrates, mais des différences notables pour les autres éléments.

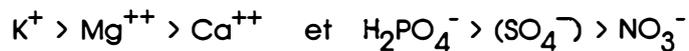
Ainsi, les valeurs a_1 du calcium et du magnésium augmentent notablement et celle du potassium baisse relativement. Cependant, on reste toujours dans une situation où l'efficacité relative de l'absorption privilégie le potassium devant le calcium et le magnésium. Mais, la supériorité du potassium est moins nette. De plus, les valeurs du X nous indique qu'il faut relativement plus de potassium dans la solution que de calcium et de magnésium pour que la plante atteigne son niveau "optimum".

Pour les anions, les différences sont plus notables. En effet, les phosphates pour lesquels la plante présentait déjà une affinité marquée à basses concentrations, a une valeur de a_1 très élevée quand on tient compte de sa réelle disponibilité. Il en est de même pour le soufre, mais, on renouvelle ici les réserves émises au chapitre IV. On constate alors que la plante a une sélectivité relativement moins efficace pour les nitrates que pour les autres anions Indispensables. L'ordre donné précédemment est alors changé et on a : $\text{H}_2\text{PO}_4^- > (\text{SO}_4^-) > \text{NO}_3^-$.

Les proportions en éléments (exprimés en activité) suffisantes pour que la plante ait un niveau d'alimentation satisfaisant sont de 6,5% pour les nitrates et seulement 0,2% pour les phosphates et les sulfates.

D - DISCUSSION.

Si l'on tient compte de la réelle disponibilité des éléments dans la solution nutritive en prenant comme unité les activités ioniques au lieu des concentrations, on constate que l'efficacité de la sélectivité pour des conditions de faible alimentation en éléments est dans l'ordre :



Ces données peuvent être rapprochées des quantités relatives d'éléments dans les solutions du sol. On a généralement : $K^+ < Mg^{++}$ et $H_2PO_4^- \ll NO_3^-$
 Ca^{++} SO_4^-

Les paramètres que nous avons déterminés correspondent bien à ces conditions. La prise en compte des activités nous a donc permis de trouver pour les anions un nouvel ordre de sélectivité qui donne une meilleure image des capacités d'adaptation de la plante aux conditions naturelles.

Dans des conditions de bonne alimentation, chaque élément indispensable se maintient à un niveau de proportions dont on peut penser qu'il correspond aux besoins internes de la plante, aux proportions d'éléments qu'elle nécessite pour remplir ses fonctions physiologiques. Le mécanisme qui prédomine est alors un mécanisme de régulation qui dépend plus du statut nutritionnel interne de la plante que de son milieu nutritif. Les phénomènes envisagés actuellement pour expliquer cette régulation interviennent aussi bien au niveau cellulaire qu'au niveau des transports dans la plante entière (GLASS et SIDDIQI, 1984; MARSCHNER, 1989).

Nos résultats ne nous permettent pas d'envisager avec certitude un des mécanismes proposés : y-a-t-il augmentation de l'efflux ou blocage de l'influx? Ces phénomènes sont-ils localisés à la racine ou les parties aériennes jouent-elles un rôle important pour la mise en action du mécanisme de régulation? Nous ne pouvons pas entrer dans de tels détails.

Cependant, nous avons mis en évidence une identité de la régulation des cations d'une part et des anions d'autre part. Ainsi, la régulation est très stricte pour les anions et sans doute plus spécifique que pour les cations. En effet, la baisse de l'absorption

d'un des anions n'est pas compensée par un autre. Dans le cas des cations, la régulation permet plus de variation dans les proportions mutuelles de ces éléments du fait qu'ils peuvent se remplacer plus facilement les uns les autres. On peut donc penser que, pour les cations, la régulation se fait plutôt au niveau de la somme cationique et que, pour les anions, le mécanisme est plus spécifique de l'anion considéré.

II - ESTIMATION DES VALEURS DE PERMEABILITE DES CATIONS.

Plusieurs auteurs ont expliqué les différences de sélectivité de la plante d'un élément à un autre par une différence de perméabilité de la membrane plasmique pour ces éléments. La détermination des perméabilités repose sur la mesure des flux et fait intervenir les potentiels électrochimiques.

Dans le chapitre bibliographique, nous avons rappelé que l'activité ionique est l'unité employée dans l'expression du potentiel électrochimique. Nous disposons ici des valeurs d'activités dans le milieu nutritif. Il nous a donc paru intéressant de les utiliser pour essayer d'estimer les perméabilités des cations pour le sorgho (BERTONI, 1989).

A - POTENTIEL ELECTROCHIMIQUE, FLUX ET PERMEABILITES.

L'exposé ci-dessous reprend les données de l'ouvrage de CALLOT et al. (1982).

Quand un ion se déplace sous l'effet d'une différence de potentiel électrochimique, il est soumis à une force constante et dans ce cas, sa vitesse de déplacement est proportionnelle à la force appliquée.

$$V = u.F$$

V = vitesse de déplacement

F = force

u = mobilité de l'ion

Le flux net de particules, Φ_{net} , traversant une membrane sur une aire A est :

$$\Phi_{net} = \frac{I \, dn}{A \, dt} = C \cdot V$$

dn = nombre de particules

dt = temps

C = concentration dans le milieu externe

et F la force est fonction du potentiel électrochimique:

$$F = \frac{d\mu}{dx} \quad \text{avec } \mu = \mu_0 + RT \ln a + zF\psi$$

μ = potentiel électrochimique

a = activité ionique

μ_0 = " " standard

z = charge de l'ion

R = constante des gaz parfaits

ψ = potentiel électrique

T = température

Ceci conduit à la formule de GOLDMAN (1943) :

$$\Phi_{net} = -P \cdot \frac{zF \Delta\psi}{RT(1 - e^{zF \Delta\psi / RT})} \cdot (a_{ext} - a_{int} e^{zF \Delta\psi / RT})$$

P est le coefficient de perméabilité $P = u \cdot RT / \Delta x$

On peut en déduire les expressions des flux unidirectionnels :

$$\Phi_{ext-int} = P \cdot B \cdot a_{ext}$$

avec P = coefficient de perméabilité

$$B = \frac{zF \Delta\psi}{RT(1 - e^{zF \Delta\psi / RT})}$$

$$\begin{aligned} \text{et } a_{\text{ext}} &= a_{\text{ext}} e^{zF\psi_{\text{ext}}/RT} \\ &= \text{activité électrochimique} \end{aligned}$$

Donc, si on connaît les valeurs d'Influx et d'activité Ionique d'un ion dans le milieu extérieur, ainsi que la valeur de la différence de potentiel de part et d'autre de la membrane, on peut déterminer la perméabilité de la membrane pour cet ion.

B - ESTIMATION DES PERMEABILITES.

1) HYPOTHESES ET FORMULES.

D'après le paragraphe précédent, l'Influx $\Phi_{\text{ext-int}}$ d'un ion peut être acquis par l'expression suivante :

$$\begin{aligned} \Phi_{\text{ext-int}} &= P.B.a.e^{zF\psi_{\text{ext}}/RT} \\ \text{ou } \Phi_{\text{ext-int}} &= P.k.a \end{aligned}$$

avec P = coefficient de perméabilité

$$\begin{aligned} k &= B.e^{zF\psi_{\text{ext}}/RT} \\ &= \frac{zF\Delta\psi}{RT(1 - e^{zF\Delta\psi/RT})} e^{zF\psi_{\text{ext}}/RT} \end{aligned}$$

a = activité ionique

Les données dont nous disposons sont les suivantes :

- activités des ions dans les solutions nutritives
- quantité d'ions absorbés pendant le temps de la culture. On peut donc assimiler ces quantités aux flux nets d'ions.

Nous ne disposons pas des mesures de différence de potentiel électrique. Nous allons donc essayer d'éliminer ce paramètre inconnu afin de déterminer les perméabilités. Nous faisons les hypothèses suivantes:

- les cations sont absorbés sous l'action du potentiel électrochimique, quel que soit l'origine de ce potentiel.
- l'efflux est négligeable par rapport à l'influx, ce qui semble être le cas pour le sorgho (BERTONI et LLORENS, 1989), alors les quantités nettes de cations absorbés (K^+ , Ca^{++} et Mg^{++}) peuvent être prises comme des valeurs d'influx.
- le potentiel électrique est le même pour tous les cations, ce qui est acceptable puisque les conditions de culture des différentes séries sont peu différentes.

On voit que le paramètre k que nous avons défini plus haut n'est fonction que du potentiel électrique et de la charge de l'ion, les autres paramètres étant des constantes.

Donc, pour le calcium et le magnésium, ce paramètre k sera le même. On a donc :

$$\begin{aligned} \Phi_{iCa} &= P_{Ca} \cdot k \cdot a_{Ca} \\ \text{et } \Phi_{iMg} &= P_{Mg} \cdot k \cdot a_{Mg} \end{aligned}$$

La connaissance des influx i_{Ca} et i_{Mg} et des activités ioniques a_{Ca} et a_{Mg} nous permettent donc de déterminer $P_{Ca} \cdot k$ et $P_{Mg} \cdot k$. Leur rapport nous donne le rapport P_{Ca}/P_{Mg} des perméabilités de ces deux cations.

Il en est de même pour le potassium et le sodium, de même valence. On pourra donc estimer le rapport des perméabilités du sodium et du potassium.

Par contre, les ions monovalents et les ions bivalents ont des valeurs de k différentes puisque leur charge est différente. Pour accéder aux rapports de perméabilité entre monovalents et bivalents, on peut estimer la différence entre le k_1 des monovalents et le k_2 des bivalents. On a :

$$k_1 = e^{F\psi_{ext}/RT} \cdot \frac{F\Delta\psi}{RT(1 - e^{F\Delta\psi/RT})}$$

$$\text{et } k_2 = e^{2F\psi_{ext}/RT} \cdot \frac{2F\Delta\psi}{RT(1 - e^{2F\Delta\psi/RT})}$$

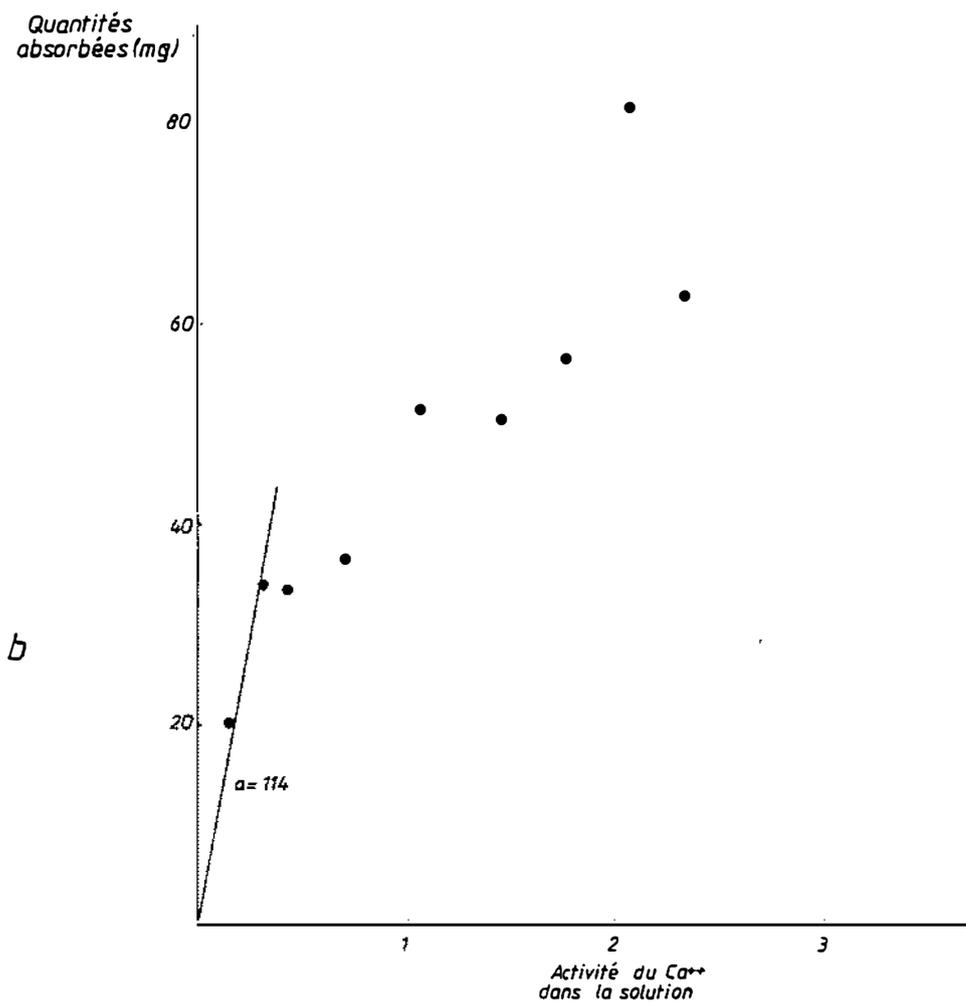
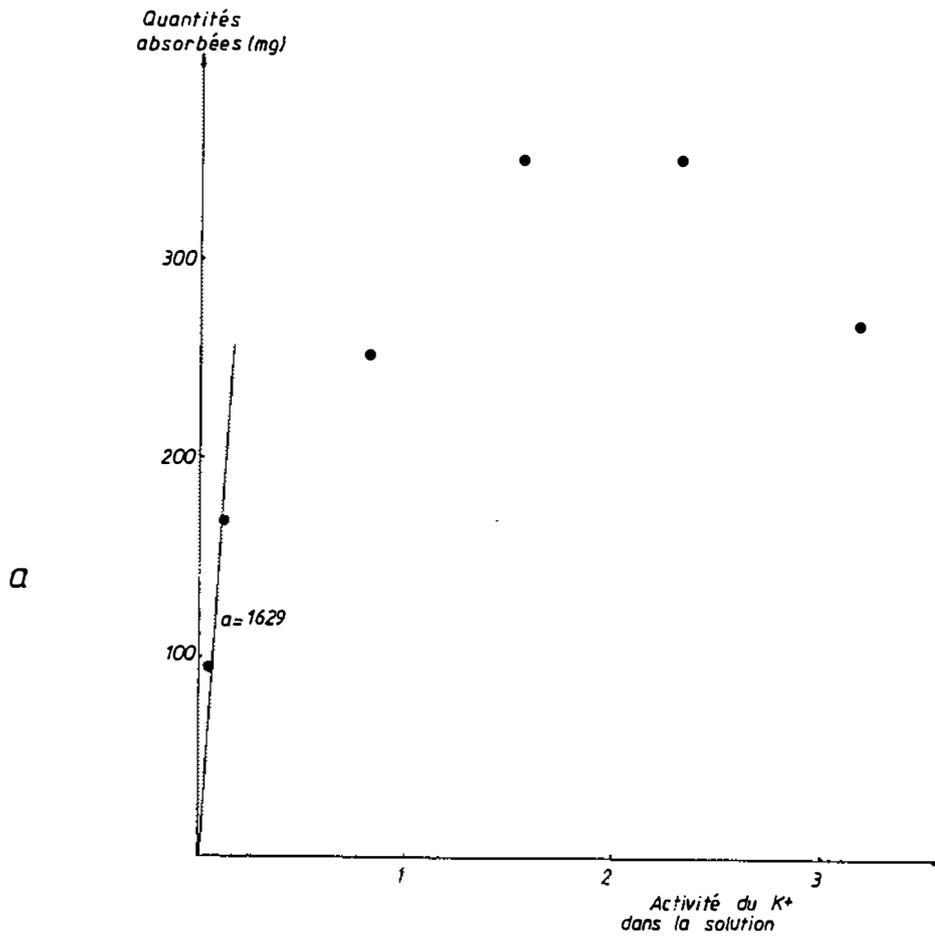


Figure 47 : Relation entre les quantités absorbées par la plante et les activités ioniques en solution nutritive pour le potassium (a) et le calcium (b).

Si on prend une valeur de donnée dans la littérature (CALLOT et al., 1982) et qui peut être considérée comme une valeur moyenne pour les plantes supérieures :

$$\psi = -0,120 \text{ V}$$

avec $F = 96500$ coulombs

$$R = 8,31 \text{ joules/moles.degréK}$$

$$T = 298^\circ\text{K} (25^\circ\text{C})$$

On obtient pour k_1 et k_2 les valeurs suivantes :

$$k_1 = -4,720$$

$$k_2 = -9,353$$

D'où, $k_2 = 1,98.k_1$

Donc, on pourra également estimer les valeurs de rapport de perméabilité entre ions monovalents et bivalents, par exemple :

$$P_{Ca} = P_{Ca}.k_2.a_{Ca}$$

$$P_K = P_K.k_1.a_K$$

donnent $P_{Ca}.k_2$ et $P_K.k_1$ et connaissant k_1/k_2 , on peut obtenir P_{Ca}/P_K .

2) VALEURS DES PERMEABILITES.

Pour chaque cation, nous avons calculé la relation entre quantité absorbée et activité de l'élément dans la solution nutritive. Nous l'avons fait dans la zone où il y a réponse de la plante aux changements dans la solution, à savoir, aux basses concentrations.

Pour les quantités absorbées par la plante, on a tenu compte des quantités apportées par les graines que l'on soustrait aux valeurs d'exportations. Ces quantités apportées par les graines sont, pour 32 plantes de 4,58 mg de potassium, de 0,928 mg de calcium et de 2,144 mg de magnésium.

Les droites de régression, passant par le zéro entre quantité absorbée et activités dans les solutions nutritives, ont été déterminées (Figs. 47, 48). La pente des droites fournit la valeur $P.k$ pour l'ion considéré. Le tableau XXI récapitule les rapports des différentes perméabilités. Les perméabilités des différents cations sont rapportés à celle de l'élément

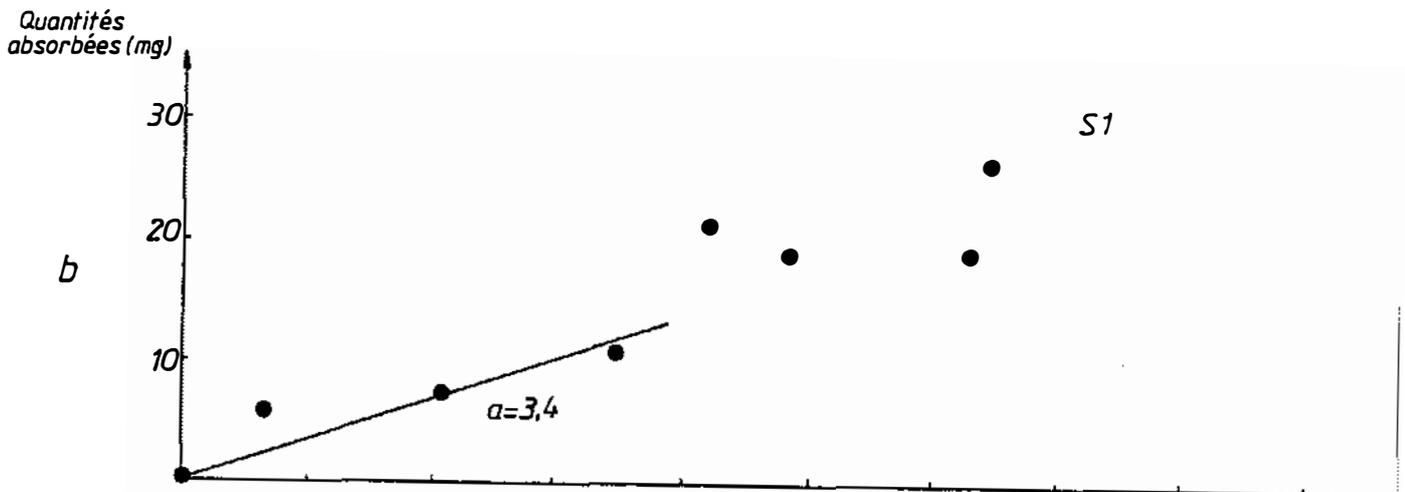
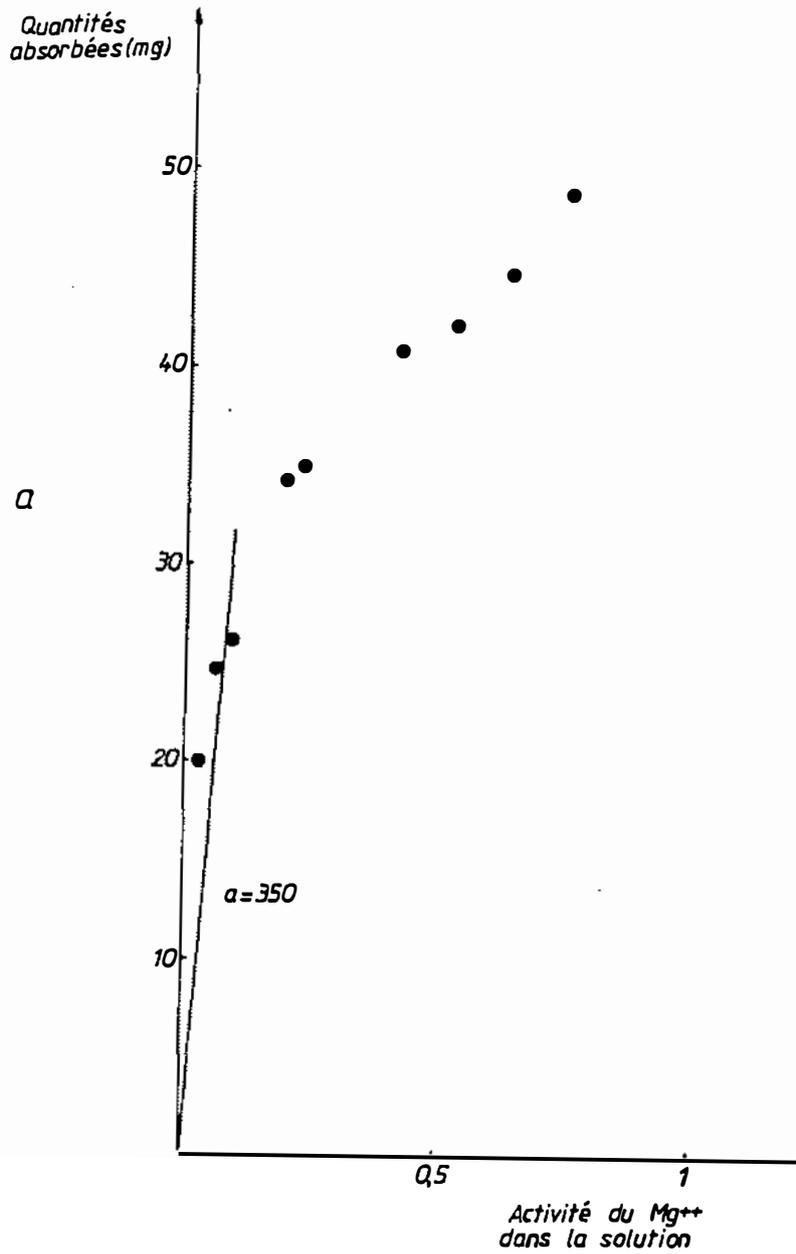


Figure 48 : Relation entre les quantités absorbées par la plante et les activités ioniques en solution nutritive pour la magnésium (a) et le sodium (b).

le plus mobile, le potassium. Ainsi, d'après nos résultats, le calcium a un coefficient de perméabilité de l'ordre de 3,5% de celui du potassium, etc...

Tableau XXI : Rapports de perméabilités (%) des cations. (1) : Résultats de ce travail, (2) : Données bibliographiques.

	Ca/K	Mg/K	Na/K
(1)	3,5	11	0,2
(2)	0,9 (a)	—	18 (a) 27 (b)

(a): CALLOT et al (1982), (b): SCOTT et al. (1968).

Nos résultats correspondent bien à l'ordre de vitesse de franchissement des membranes cités habituellement (HELLER, 1974) et qui est $K^+ > Mg^{++} > Ca^{++} > Na^+$.

Ils sont également comparables aux données de la littérature en ce qui concerne le potassium et le calcium, surtout si l'on considère le fait que les données bibliographiques varient beaucoup pour le potassium (facteur 10). Nous n'avons pas trouvé d'élément de comparaison pour le magnésium. Il est donc intéressant de présenter ces chiffres qui montrent que le magnésium aurait une perméabilité plus forte que celle du calcium.

Par contre, nos données diffèrent considérablement de celles de la littérature en ce qui concerne le sodium. Dans notre cas, il apparaît que la plante est très peu perméable à ce cation. Il est vraisemblable que, en fait, dans le cas du sodium, on ne puisse pas négliger l'efflux par rapport à l'influx.

3) DISCUSSION.

Il faut revenir sur la signification des valeurs déterminées ici par rapport à celles déterminées de manière plus "classique". Les valeurs déterminées dans ce travail sont des valeurs de perméabilité "à long terme". La plupart du temps, les perméabilités sont

déterminées sur une courte période par la mesure des flux unidirectionnels. Elles s'effectuent au niveau cellulaire et pour une membrane donnée : plasmalemme ou tonoplasme. Ici, les valeurs déterminées sont globales. Elles représentent la tendance de la plante à absorber les différents cations tous facteurs confondus : absorption au niveau des différentes membranes, redistribution dans les organes, etc..

On peut cependant penser que ces données sont cohérentes pour le potassium, le calcium et le magnésium. Dans le cas du sodium, la valeur déterminée ne représente pas seulement la perméabilité des membranes pour cet élément, mais également son exclusion de la plante.

Le principal intérêt de ces chiffres est qu'ils ont été obtenus par une méthode simple, ne nécessitant pas de matériel sophistiqué. Ceci nous a permis de proposer un ordre de grandeur pour la perméabilité du magnésium dans le cas d'une plante supérieure, ce qui, à notre connaissance n'a jamais été fait.

III - CONCLUSION.

La prise en compte des activités ioniques dans les solutions nutritives au lieu des concentrations totales en éléments n'a pas amené un changement fondamental dans la caractérisation de la sélectivité de l'absorption racinaire. En effet, le phénomène de régulation que nous avons mis en évidence comme étant le plus caractéristique de la sélectivité impose qu'il y ait peu de modifications dans la plante pour des milieux nutritifs très variés.

Cependant, les activités ioniques nous ont permis d'affiner les résultats au point de vue quantitatif : la prédominance du potassium sur les autres cations est diminuée. Pour les anions, nous avons pu dégager un résultat important : quand on tient compte de la réelle disponibilité des phosphates, on constate que c'est pour cet anion que la plante développe le plus d'affinité.

De plus, nous avons pu caractériser la sélectivité de l'absorption des cations par des valeurs de perméabilités. Bien qu'il s'agisse d'une estimation, ces chiffres ont leur intérêt du fait de la rareté de données de ce type dans la littérature.

La comparaison de ces chiffres avec les valeurs de perméabilité "à court-terme" trouvées dans la bibliographie nous permet également de conclure à un très probable efflux du sodium.

CONCLUSIONS GENERALES

L'étude de la nutrition minérale des végétaux fait intervenir des facteurs liés à la plante et d'autres liés au milieu nutritif.

Dans ce travail, notre approche de la plante a été globale en considérant l'absorption totale des éléments minéraux. Le bilan nutritif ainsi réalisé prend en compte des teneurs totales en macroéléments contenus dans le végétal au moment de la récolte. Ces teneurs ne tiennent pas compte de la forme de l'élément dans la plante et sont considérées comme des quantités consommées. Par contre, nous avons essayé de caractériser le milieu nutritif de façon rigoureuse. Ainsi, dans le but d'avoir une meilleure estimation de la disponibilité des éléments dans les solutions nutritives, nous avons introduit la notion d'activité ionique.

Il s'agissait donc de "tester" l'utilité de ce paramètre et de mettre en évidence les différences que cette nouvelle approche pouvait induire. Ceci nous a conduit à reconsidérer la sélectivité de l'absorption racinaire.

Dans ce cadre, les principaux résultats de cette étude peuvent être résumés ainsi:

au niveau de la méthodologie

La généralisation du protocole expérimental aux six macro-éléments indispensables fournit des données qui permettent une comparaison vraiment cohérente du comportement de chacun.

La prise en compte des éléments en proportion et leur représentation sous forme de diagramme carré donne une bonne image de leurs relations mutuelles.

Enfin, nous avons été amené, dans ce travail, à développer un programme de calcul des activités ioniques qui prend en compte aussi bien les macro-éléments que les oligo-éléments et qui peut s'appliquer à des compositions de solution nutritive très variées.

au niveau des solutions nutritives

Au sein d'une solution nutritive, les éléments ont tendance à former des complexes et subissent mutuellement la présence des autres.

Suivant leurs caractéristiques physico-chimiques (charge, rayon hydraté...), les ions sont différemment affectés par ces phénomènes. Dans le cas d'une solution nutritive, nous avons pu distinguer deux classes d'éléments : ceux qui se complexent peu et sont relativement peu influencés par leur entourage ionique, ce sont le potassium, les nitrates, le chlore et le sodium; ceux qui forment plus facilement des complexes et/ou qui subissent fortement les interactions ioniques, ce sont le calcium, le magnésium, les sulfates et les phosphates.

Ainsi, de la même façon que, dans un sol, on distingue plusieurs fractions (libre, liée, solide) pour un même élément, il est nécessaire, dans une solution nutritive de tenir compte du fait qu'un élément est en partie sous forme ionique simple, en partie sous forme complexe et éventuellement sous forme précipitée.

La prise en compte de ces phénomènes permet un meilleur contrôle des solutions nutritives et notamment des phénomènes de précipitation. Nous avons montré que l'apparition et la nature des précipités pouvaient être prévues.

au niveau de la selectivite

L'utilisation des activités ioniques au lieu des concentrations totales des éléments dans les solutions nutritives nous a conduit à différencier la sélectivité que l'on peut attribuer uniquement à la plante ou à la relation entre un ion et la plante des phénomènes qui sont uniquement dus à la solution nutritive.

Ainsi, ces données nous ont permis d'affiner la caractérisation de la sélectivité du sorgho pour les faibles concentrations en éléments dans les solutions.

Nous avons pu montrer, pour les cations, que l'efficacité de l'absorption du potassium est due, en partie, à son fort potentiel énergétique en solution, comparativement au calcium et au magnésium.

Les activités ioniques des cations ont pu être utilisées pour estimer des rapports de perméabilité. Nos résultats suggèrent que le magnésium a un coefficient de perméabilité de l'ordre de 11% de celui du potassium.

En ce qui concerne les anions, si l'on tient compte du niveau énergétique relativement faible des phosphates, la plante présente une sélectivité plus efficace pour cet élément que pour les autres anions.

au niveau de la régulation de l'absorption

Nous avons montré que, pour un large domaine de variation dans les solutions nutritives, la sélectivité de la plante correspond à une régulation de l'absorption. Ainsi, les éléments sont présents, dans le sorgho, dans des proportions qui restent fixes pour les anions et qui varient peu pour les cations. Par ordre croissant, ces proportions sont telles que $K^+ > Mg^{++} > Ca^{++}$ et $NO_3^- > H_2PO_4^- > SO_4^-$.

Ce phénomène, mis en évidence pour de la plante entière, se retrouve dans les fractions jeunes de la plante (racine, gaine et feuilles jeunes) qui présentent entre elles une continuité de composition. Les organes plus matures, feuilles adultes et âgées, s'écartent de ce schéma, traduisant une évolution vers la senescence.

Lorsque les conditions de nutrition sont proches de la normale et ne perturbent pas le métabolisme de la plante, nous avons pu observer une tendance à la constance des sommes cationiques et anioniques exprimées en meq par rapport à la matière sèche.

Des antagonismes entre les cations, tendant à maintenir constante la somme cationique ont été mises en évidence dans plusieurs situations. A l'inverse, les anions ne présentent pas d'interactions notables entre eux.

Ces différents points nous conduisent à conclure que la régulation de l'absorption se fait différemment pour les cations et les anions. Le mécanisme de régulation serait moins spécifique pour les cations, permettant une certaine variation de leurs proportions internes. Ceci peut être relié à la moindre spécificité de leurs rôles physiologiques liés à leurs fonctions électrochimiques, qui leur permet, pour une part, de se remplacer mutuellement. A l'inverse, il ne semble pas que les anions puissent se remplacer et leur régulation est très spécifique. Il se pourrait donc que, pour les cations, la régulation se situe, en premier lieu au niveau de leur somme (peu variable) plutôt qu'au niveau individuel.

Ces conclusions sur l'intérêt de la prise en compte des activités ioniques dans les solutions nutritives nous permettent d'envisager plusieurs applications immédiates :

Dans le cas des cultures hors-sol, le contrôle automatique des solutions se fait par des dispositifs qui mesurent, à l'aide d'électrodes spécifiques, les activités des ions. Ces systèmes adaptent automatiquement la composition des solutions en fonction des activités mesurées. Dans ce cadre, ce travail peut servir de base à la conception de ces dispositifs : nous avons évalué les différences entre concentration et activité, pour tous les macroéléments, y compris pour ceux qui ne sont pas actuellement mesurables par des électrodes.

De plus, nous avons indiqué que ces mesures permettent de prévoir les précipitations qui sont l'un des problèmes techniques des cultures hors-sol, notamment au niveau du goutte-à-goutte.

Enfin, nous avons montré que l'on peut envisager une composition de solution nutritive qui répéterait les proportions absorbées par la plante et qui permettrait d'éviter les problèmes d'épuisement relatif des éléments prélevés plus rapidement les uns par rapport aux autres.

Plus généralement, le travail présenté ici nous permet de proposer des perspectives dans le domaine de la physiologie de la nutrition :

Il serait intéressant d'évaluer l'effet de différentes formes de salinité sur la disponibilité des macroéléments et des oligoéléments. Ces expériences pourraient amener à la compréhension de phénomènes observés en sol.

Sur le plan théorique, il serait utile de préciser les domaines de faibles concentrations de solutions nutritives où l'on peut légitimement négliger les phénomènes de complexation et d'interactions.

Pour la plante, il serait souhaitable d'effectuer des expérimentations complémentaires dans le domaine des basses concentrations pour lequel on observe une baisse des teneurs en éléments. On pourrait envisager, dans ce domaine de concentration, des substitutions par d'autres éléments que le sodium et le chlore, à savoir entre éléments indispensables.

Enfin, le phénomène de régulation mérite d'être approfondi. Deux orientations doivent être envisagées pour compléter cette première approche :

- * ce mécanisme d'autorégulation varie-t-il en fonction de l'âge du végétal et de son stade de développement?

- * le gradient de sélectivité observé pour le sorgho peut-il être généralisé ou dépend-il plus précisément de chaque espèce?

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS F. et LUND Z.F. (1966) - Effect of chemical activity of soil solution aluminium on cotton root penetration of acid subsoils. *Soil Sci.*,101,p.193-198.
- AL-ANI T.A. et OUDA N.A. (1972) - Distribution of cations In bean plants grown at varying K and Na levels. *Plant Soil*,37,p.641-648.
- AL-DROUBI A. (1976) - Géochimie des sels et des solutions concentrées par évaporation. Modèle thermodynamique de simulation. Application aux sols salés du Tchad. Thèse Doct.Ing., Toulouse, 177p.
- AMACHER M.C. (1984) - Determination of ionic activities in soil solutions and suspensions : principal limitations. *Soli Sci.Soc.Am.J.*,48,p.519-524.
- ANGLARD M.P. (1984) - Modélisation de l'absorption racinaire des éléments minéraux à l'aide du calcul des activités chimiques dans les solutions nutritives. D.E.A., ENSA. Toulouse, 110p.
- AYADI A., MONNIER A., DEMARTY M. et THELLIER M. (1980) - Echanges ioniques cellulaires : cas des plantes en milieu salé. Rôle particulier des parois cellulaires. *Physiol.Vég.*,18,p.89-104.
- BANGE E.G.G.J. (1975) - Divalent cations and K/Na selectivity in excised barley roots. *Physiol.Plant*,34,p.110-116.
- BARBIER G. et CHABANNES J. (1951) - Accumulation du sodium dans les racines des plantes. *Ann.Agro.*,p.545-546.
- BEAR F.E. et PRINCE A.L. (1945) - Cation equivalent constancy in alfafa. *J.Amer.Soc.Agro.*,37,p.217-222.

- BECKETT P.H.T. (1971) - Les potentiels du potassium - Une revue. Rev.Potasse,sect.5, 30e suite,p.1-45.
- BENTON-JONES J. (1982) - Hydroponics : its history and use In plant nutrition studies. J.Plant Nutr.,5,p.1003-1030.
- BERTHOULY M. (1978) - Influence de substitutions cationiques sur la nutrition minérale du sorgho. Application au contrôle de la nutrition en plein champ. Thèse Doct., Toulouse, 96p.
- BERTONI G. (1989) - Communication personnelle.
- BERTONI G. et LLORENS J.M. (1989) - Communication personnelle.
- BIGOT J. et BINET P. (1985) - Etude de la sélectivité pariétale Ca^{++} - Mg^{++} par une approche thermodynamique de l'échange sur parois racinaires isolées de *Cochleana anglica* L. et de *Phaseolus vulgaris* L. C.R.Acad.Sci.,série D,10, p.547-552.
- BITTNER A. et BUSCHMANN C. (1983) - Uptake and translocation of K^+ , Ca^{++} and Mg^{++} by seedlings of *Raphanus sativus* L. treated with kinetin. Pflanzenphysiol.,109,p.181-189.
- BOCKRIS J.O.M. et REDDY A.K.N. (1972) - Modern electrochemistry. Plenum Press, New York, 1432p.
- BOURRIE G. (1976) - Relations entre le pH, l'alcalinité, le pouvoir-tampon et les équilibres de CO_2 dans les eaux naturelles. Sci.Géol.Mem.,71,p.25-33.
- BOUMA (1965) - Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. II.Experiments with sulphur. Aust.J.Biol.Sci., 20,p.613-621.
- BOWLING D.J.F. (1972) - Measurement of profiles of potassium activity and electrical potential in the intact root. Planta,108,p.147-151.

- BUSH D.S. et McCOLL J.G. (1987) - Mass-action expressions of ion exchange applied to Ca^{2+} , H^+ , K^+ and Mg^{2+} sorption on isolated cell walls of leaves of Brassica oleracea. *Plant Physiol.*,85,p.247-260.
- CALLOT G., CHAMAYOU H., MAERTENS C. et SALSAC C. (1982) - Les interactions sol-racines : incidence sur la nutrition minérale. INRA, 325p.
- CLARENS J. et LACROIX J. (1932) - Contribution à l'étude des sols (11ème note). Le cycle de l'aluminium. L'acidité d'échange. *Bull.Soc.Chim.*,t.51,p.1167-1172.
- CLARKSON D.T. et HANSON J.B. (1980) - The mineral nutrition of higher plants. *Ann.Rev. Plant Physiol.*,31,p.239-298.
- COLLANDER R. (1941) - Selective absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.*,16,p.691-720.
- CONWAY B.E. (1979) - activity coefficients and hydration of ion. IN:Activity coefficients in electrolyte solutions. CRC Press, New York, Vol.1, 265p.
- CRAMER G.R. et LAUCHLI A. (1986) - Ion activities in solution in relation to Na^+ - Ca^{2+} interactions at the plasmalemma. *J.Exp.Bot.*,37,p.321-330.
- CRAMER G.R., LAUCHLI A. et EPSTEIN E. (1986) - Effects of NaCl and CaCl_2 on ion activities in complex nutrient solutions and root growth of cotton. *Plant Physiol.*,81, p.792-797.
- DAINTY J. (1962) - Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Ann.Rev.Plant Physiol.*,13,p.379-403.
- DAVIS R.F. et HIGINBOTHAM N. (1976) - Electrochemical gradients and K^+ and Cl^- fluxes in excised corn roots. *Plant Physiol.*,57,p.129-136.
- DEMARTY M., MORVAN C. et THELLIER M. (1978) - Exchange properties of isolated cell walls of Lemna minor L. *Plant Physiol.*,62,p.477-481.

- DIAMOND J.M. et WRIGHT E.M. (1969) - Biological membranes : the physical basis of ion and nonelectrolyte selectivity. *Ann.Rev.Plant Physiol.*,31,p.581-646.
- DJABRI Z. (1985) - Rôle du gypse dans l'insolubilisation des orthophosphates : étude géochimique des mécanismes mis en jeu. Thèse Doct., Paris VII, 133p.
- EISENMANN G. (1961) - On the elementary atomic origin of equilibrium ionic specificity. IN : Symposium on Membrane transport and Metabolism. KLEINZELLER A., KOTYK A. eds., Academic Press, New York,p.163-179.
- EPSTEIN E. (1972) - Mineral nutrition of plants : principles and perspectives. John Wiley and Sons, New York, 412p.
- EPSTEIN E. et HAGEN C.E. (1952) - Kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.*,27,p.457-474.
- EVANGELOU V.P. et WAGNER G.J. (1987) - Effects of ion activity and sugar polyalcohol osmotica on ion uptake. *J.Exp. Bot.*,38,p.1637-1651.
- FASSBENDER H.W. et LAROCHE L.A. (1968) - The nutritive potentials of soil and the proportions of K:Ca:Mg in tomato plants. *Plant Soil*,28,p.431-441.
- FRITZ B. (1975) - Etude thermodynamique et simulation des réactions entre minéraux et solutions. Application à la géochimie des altérations et des eaux continentales. *Mem.Sci.Géol.*, 41, 152p.
- FRITZ B. (1981) - Etude thermodynamique et modélisation des réactions hydrothermales et diagénétiques. *Mem.Sci.Géol.*,41, 152p.
- GARCIA M. (1975) - Influence de la salinité due au chlorure de sodium sur l'équilibre acido-basique du sorgho-grain (*Sorghum dochna* F.). Thèse Doct., Toulouse, 84p.
- GARRELS R.M. et CHRIST C.L. (1965) - Solutions, minerals and equilibria. Harper and Row, New York, 450p.

- GATES C.T., HAYDOCK K.P., CLARINGBOLD P.J. et ROBINS F.M. (1966) - Growth of varieties of three sorghum species at different levels of salinity. *Aust.J.Exp.Agr.*,6, p.161-169.
- GLASS A.D.M. (1976) - Regulation of potassium absorption in barley roots. An allosteric model. *Plant Physiol.*,58, p. 33-37.
- GLASS A.D.M. (1983) - Regulation of Ion transport. *Ann.Rev. Plant Physiol.*,34,p.311-326.
- GLASS A.D.M. et SIDDIQI M.Y. (1984) - The control of nutrient uptake rates in relation to the inorganic composition of plants. IN: *Advances in plant nutrition*, TINKER P.B. et LAUCHLI A. eds., Praeger, New York,p.103-147.
- GOLDMAN D.E. (1943) - Potential, impedance and rectification in membranes. *J.Gen.Physiol.*,27,p.37-60.
- GREENWAY H. et PITMAN M.G. (1965) - Potassium retranslocation in seedlings of *Hordeum vulgare*. *Aust.J.Biol.Sci.*,18, p.235-247.
- GREENWAY H. et MUNNS R. (1980) - Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes *Ann.Rev.Plant Physiol.*,31,p.149-194.
- GUGGENHEIM E.A. (1985)- *Thermodynamics. An advanced treatment for chemists and physicists.* North Holland Personal Library, 389p.
- GULLO J.L. (1970) - Influence de la teneur en potassium et sodium du milieu de culture sur la croissance et la composition minérale du sorgho-grain. Thèse Doct., Toulouse, 76p.
- GUTKNECHT J. (1966) - Sodium, potassium and chloride transport and membrane potentials in *Valonia ventricosa*. *Biol.Bull.*,130,p.331-344.
- HELGESON H.C. (1969) - Thermodynamics of hydrothermal systems at elevated temperatures and pressures. *Amer.J.Sci.*,267,p.724-804.

HELGESON H.C., JONES J.A., MUNDT T., BROWN T.H., NIGRINI A., LEEPER R.H. et KIRKHAM D.H. (1971) - PATH1 and data bank PATDAT, program n° 1000. Comp.Library H.C. HELGESON, U.C. Berkeley,USA.

HELGESON H.C. et KIRKHAM D.H. (1974) - Theoretical prediction of the thermodynamic behaviour of aqueous electrolytes at high pressures and temperatures. II. Debye-Huckel parameters for activity coefficients and relative partial molal properties. Amer.J.Sci.,274,p.1199-1261.

HELLER R. (1974) - L'absorption minérale chez les végétaux. Masson et cie, Paris, 151p.

HIGINBOTHAM N. (1971) - Transmembrane potentials and ion transport in cells of higher plants. First European Biophysics Congress. BRODA E., LOCKER A. et SPRINGER-LEDERER H. eds.,p.55-62.

HIGINBOTHAM N. (1973) - The mineral absorption process in plants. The Bot.Rev.,39,p.15-69.

HOAGLAND D.R. et SNYDER W.C. (1933) - Nutrition of strawberry plants under controlled conditions. Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.,30,p.288-302.

HODGES T.K. (1973) - Ion absorption by plant roots. Adv.Agro.25,p.163-207.

HOMES M.V. (1961) - "Systematic" methods in the determination of nutrient requirements of plants. Ann.Phys.Vég.Univ.Bruxelles,6,p.99-136.

JACOBY B. (1978) - Sodium recirculation and loss from Phaseolus vulgaris L. Ann.Bot.,43,p.741-744.

JESCHKE W.D. (1973) - K^+ stimulated Na^+ efflux and selective transport in barley roots. IN: Ion transport in plants. ANDERSON W.P. ed., Academic Press, New York,p.285-290.

JESCHKE W.D. et NASSERY H. (1981) - K^+ - Na^+ selectivity in roots of Triticum, Helianthus and Allium. Physiol.plant,58,p.33-37.

- KIRKBY E.A. et KNIGHT A.H. (1977) - Influence of the level of nitrate nutrition on ion uptake and assimilation, organic acid accumulation, and cation-anion balance in whole plants. *Plant Physiol.*,60,p.349-353.
- KLOTZ I.M. (1964) - Chemical thermodynamics. Basic theory and methods. W.A. BENJAMIN Inc., New York, 468p.
- LABORDE-DEBAT O. (1986) - Application du calcul des activités chimiques en solutions nutritives à l'interprétation de la sélectivité de l'absorption racinaire de cuivre et du bore. D.E.A.,ENSA. Toulouse, 75p.
- LANGMUIR D. (1968) - Stability of calcite based on aqueous solubility measurements. *Geochim.Cosmochim.Acta*,32,p.835-851.
- LAUCHLI A. et WIENEKE J. (1979) - Studies on growth and distribution of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in soybean varieties differing in salt tolerance. *Z.Pflanzenmaehr.Bodenkd.*,142,p.3-13.
- LAUCHLI A. (1979) - II Mineral metabolism. Absorption and translocation of mineral ions in higher plants. *Prog.Bot.*,41,p.44-54.
- LEE R.B. (1982) - Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. *Ann.Bot.*,50,p.429-449.
- LEONARD R.T. et HOTCHKISS C.W. (1976) - Cation-stimulated adenosine triphosphatase activity and ion transport in corn roots. *Plant Physiol.*,58,p.331-335.
- LIN W. (1981) - Inhibition of anion transport in corn root protoplasts. *Plant Physiol.*,68, p.435-438.
- MAERTENS C. et CLAUZET Y. (1975) - Influence de la teneur en azote de jeunes plants de Zea maïs sur l'absorption des nitrates par les racines. *C.R.Acad.Sci.,série D*,280, p.981-982.

- MAERTENS C., BOISSEAU Y. et MORARD P. (1988) - Relation entre la respiration et l'absorption des nitrates et du potassium par les racines d'un blé tendre. Communication au 7ème Colloque International pour l'optimisation de la nutrition des plantes, Nyborg.
- MARSCHNER H. (1976) - II.Mineral metabolism. Short and long distance transport. Prog.Bot.,38,p.71-80.
- MARSCHNER H. (1989) - Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, 647p.
- MENGEL K. (1984) - Uptake of mineral nutrients and their biological functions. IN: Proc.VIe Coll.Intern. pour l'optimisation de la nutrition des plantes. MARTIN- PREVEL P. ed., Montpellier, France,p.1495-1524.
- MENGEL K. et KIRKBY E.A. (1987) - Principles of plant nutrition. Intern.Potash Inst. ed., Berne, 593p.
- MILTHORPE F.L. et MOORBY J. (1969) - Vascular transport and its significance in plant growth. Ann.Rev.Plant Physiol.,20, p.117-138.
- MORARD P. (1970) - Distribution du phosphore étudiée au moyen de l'Isotope radioactif et par colorimétrie chez le Sarrazin (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe) cultivé sur solution nutritive. C.R.Acad.Sci., série D,270,p.2075-2077.
- MORARD P. (1973) - Contribution à l'étude de la nutrition potassique du sorgho. Thèse Doct., Toulouse, 199p.
- MORARD P. (1984) - Rôles et fonctions des macro-éléments indispensables. Session de Formation Continue "Solutions nutritives", ENSAT-INP, Toulouse.
- MORARD P., BOURRIER E., LACOMBE J.P. et BERDUCOU J. (1974) - Etude de la nutrition potassique du sorgho. I- Incidence du remplacement du potassium par le sodium sur la teneur en cations des feuilles.

- MORARD P. et BERNADAC A. (1985) - Avantages et inconvénients des cultures hors-sol. Session de Formation Continue "Solutions nutritives", ENSAT-INP, Toulouse.
- MORARD P., VALLES V. et ANGLARD M.P. (1987) - Assessment of the availability of ions to plant roots from the determination of their chemical activity in nutrient solution. J.Plant Nutr.,10,p.539-551.
- MORARD P., BERNADAC A. et VALLES V. - Selectivity of the root absorption of nutrient ions in grain sorghum. J.Plant Nutr., soumis pour publication.
- NAUMOV C.B., RYZHENKO B.N. et KHODAKOVSKY T.L. (1971) - Atlas de données thermodynamiques (en Russe). Atomizdat, Moscou, 329p.
- NEIRINCK L.J.A. (1964) - Influence du milieu alimentaire (rapport anions/cations et dose totale) sur la composition minérale du cotonnier. Ann.Phys.Vég.Univ. Bruxelles,9, p.57-79.
- NEWMAN I.A., KOCHIAN L.V., GRUSAK M.A. et LUCAS W.J. (1987) - Fluxes of H^+ and K^+ in corn roots. Plant Physiol.,84,p.1177-1184.
- NIELSEN N.E. et HANSEN E.M. (1984) - Macro nutrient uptake by plants. II.Effects of plant species, nitrogen concentration, activity and activity ratio in soil solution. Plant Soil,77,p.347-365.
- PAVAN M.A. et BINGHAM F.T. (1982) - Toxicity of aluminium to coffee seedlings grown in nutrient solution. Soil Sci.Soc.Am.J.,46,p.993-997.
- PATE J.S. (1973) - Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. Soil Biol.Biochem.,5,p.109-119.
- PERRET D. (1982) - Calcul d'équilibres géochimiques par minimisation d'énergie libre. Thèse Doct.Ing., Rennes,119p.
- PITZER K.S. (1973) - Thermodynamics of electrolytes. I. Theoretical basis and general equation. J.Phys.Chem.,77,p.268-277.

- PYTCKOWICZ R.M. (1979) - Activity coefficients in electrolyte solutions. CRC Press, New York, Vol.I, 265p.
- RICO-GAMBOA R. (1984) - Thermodynamique de l'échange cationique dans les argiles. Thèse Doct., Strasbourg, 154p.
- ROBIE R.A. et WALDBAUM D.R. (1968) - Thermodynamic properties of minerals and related substances at 298,15°K (25,0°C) and one atmosphere (1,013 bars) pressure and at higher temperatures. U.S.Geol.Surv.Bull,1259,256p.
- SCOTT B.J.H., GULLINE H. et PALLAGHY C.K. (1968) - The electrochemical state of cells of broad bean roots. I. Investigations of elongating roots of young seedlings. Aust.J.Biol.Sci.,21,p.185-2009
- SIDDIQI M.Y. et GLASS A.D.M. (1986) - A model for the regulation of K^+ influx and tissue potassium concentrations by negative feedback effects upon plasmalemma influx. Plant Physiol.,81,p.1-7.
- SILLEN S.G. et MARTELL A.E. (1971) - Stability constants of metal-ion complexes. The Chem.Soc., London, spec.publ.,25, 865p.
- SPOSITO G. (1981) - The thermodynamics of soil solutions. Clarendon Press, Oxford,UK.
- SPOSITO G. (1984) - The future of an illusion : ion activities in soil solutions. Soli Sci.Soc.Amer.J.,48,p.531-536.
- SPOSITO G. et MATTIGOD S.V. (1980) - GEOCHEM : a computer program for the calculation of chemical equilibria in soil solutions and others natural water systems. Keamey Foundation of Soil Science, Univ.California, Berkeley.
- STEINER A.A. (1980) - The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. IN : Intern.Congr.on Soilless Culture, ISOSC, Wageningen, The Netherlands,p.45-52.

- STEINER A.A. et VAN WIDEN H. (1970) - Recipe for ferric salts of ethylenediaminetetraacetic acid. *Plant Physiol.*,46,p.862-863.
- STEUCEK G.L. et KOONTZ H.V. (1970) Phloem mobility of magnesium. *Plant Physiol.*,46, p.50-52.
- STUMM W. et MORGAN J.J. (1981) - Aquatic chemistry. An Introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters. John Wiley and Sons, New York, 767p.
- SUTCLIFFE J.F. (1956) - The selective absorption of the alkali cations by storage tissues and intact barley plants. *Potassium Symp., Intern.Potash Inst.ed., Beme, p.1-11.*
- SZE H. et HODGES T.K. (1977) - Selectivity of alkali cation influx across the plasma membrane of oat roots. *Plant Physiol.*,59,p.641-646.
- TRUESDALE A.H. et JONES B.F. (1974) - WATEQ, a computer program for calculating chemical equilibria of natural waters. *J.Res.U.S.Geol.Surv.*,2,p.233-248.
- ULLRICH-EBERIUS C.I., NOVACKI A., FISHER E. et LUTTGE U. (1981) - Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1. *Plant Physiol.*,67,p.797-801.
- VALLES V. (1985) - Etude et modélisation des transferts d'eau et de sels dans un sol argileux. Application au calcul des doses d'irrigation. Thèse Doct., Toulouse, 141p.
- VALLES V. (1988) - Modélisation des transferts d'eau et de sels dans un sol argileux. Application au calcul des doses d'irrigation. *Mém.Sci.Géol.*,79, 148p.
- VALLES V., BERNADAC A., BOURRIE G., MORARD P. et PONIZOVSKI A. (1990) - Prédiction de la précipitation des phosphates dans des solutions nutritives contenant de l'EDTA par le modèle VEGACT2 (en Russe). *Agrochimia*, à paraître.
- VAN SCOOR G.H. (1966) - La composition minérale de *Zebrina pendula* en fonction de proportions variables de potassium et de sodium du milieu nutritif. *Bull.Soc.Roy.Bot.Belg.*,99,p.113-125.

- VIEILLARD P. (1978) - Géochimie des phosphates. Etude thermodynamique. Application à la genèse et à l'altération des apatites. Mém.Sci.Géol.,51, 175p.
- VIEILLARD P. et TARDY Y. (1984) - Thermodynamical properties of phosphates. IN:Phosphate minerais. NRIAGU J.O. et MOORE P.B. eds., Springer-Verlag, Berlin,p.171-197.
- WACQUANT J.P. et PASSAMA L. (1971) - Sur les relations entre l'adsorption radicellaire préférentielle et l'absorption sélective de Ca, Mg, K et Na chez diverses populations d'*Anagallis arvensis* et d'autres espèces. C.R.Acad.Sci., série D,272,p.711-714.
- WASEL Y., NEUMANN R. et KULLER Z. (1970) - Selectivity and ion transport in excised bean hypocotyls. *Physiol.Plant*,23, p.955-963.
- WOLERY T.J. (1979) - Calculation of chemical equilibrium between aqueous solutions and minerais : the EQ 3/6 software package. Lawrence Livermore Laboratory, DOC.UCRL-52658, Livermore, California, 41p.
- WOLF O. et JESCHKE W.D. (1986) - Sodium fluxes, xylem transport of sodium and K/Na selectivity in roots of *Hordeum vulgare*, cv. California Mariout and cv. Villa. *J.Plant Physiol.*,125,p.243-256.

TABLE DES MATIERES

	pages
REMERCIEMENTS.....	2
SOMMAIRE	3
INTRODUCTION.....	4
Chapitre 1 - ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE.....	5
I - DONNEES THERMODYNAMIQUES	5
A - POTENTIEL CHIMIQUE ET ACTIVITE.....	6
B - INTERACTIONS AU SEIN D'UNE SOLUTION.....	9
II - RELATIONS ENTRE UN VEGETAL ET SON MILIEU NUTRITIF	10
A - MECANISMES D'ABSORPTION RACINAIRE.....	11
1) ADSORPTION DE LA PAROI OU DE LA MEMBRANE	12
2) LE POTENTIEL TRANSMEMBRANAIRE.....	13
B - RELATION PLANTE-MILIEU NUTRITIF	15
C - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION MINERALE	20
III - PRESENTATION DU TRAVAIL.....	22
Chapitre 2 - MATERIEL ET METHODES	24
I - MATERIEL EXPERIMENTAL ET TECHNIQUES ANALYTIQUES.....	24
A - MATERIEL VEGETAL.....	25
B - COMPOSITIONS DES SOLUTIONS NUTRITIVES	25
1) SOLUTIONS NUTRITIVES A 40 MEQ/L.....	26
a) Composition des solutions nutritives en macro-éléments.....	26
b) Oligo-éléments.....	29
c) Apport de carbonates.....	30
2) SOLUTIONS NUTRITIVES CONCENTREES	30
C - CONDUITE DE L'EXPERIMENTATION	31
1) CONDUITE DE LA CULTURE	31
2) CHOIX DU STADE DE RECOLTE.....	32

3) RECOLTE ET FRACTIONNEMENT DU VEGETAL	32
D - ANALYSES.....	34
E - CROISSANCE DU VEGETAL	34
II - ESTIMATION DES ACTIVITES IONIQUES EN SOLUTION	36
A - CHOIX DU TYPE DE MODELE.....	36
B - BASES THEORIQUES.....	38
1) LOI D'ACTION DE MASSE.....	38
2) LOI DE CONSERVATION DE MASSE.....	39
3) COEFFICIENT D'ACTIVITE DES ESPECES	39
a) Calcul du coefficient d'activité des espèces chargées.....	38
b) Calcul du coefficient d'activité des espèces non chargées	40
4) ACTIVITE DE L'EAU.....	41
5) ALCALINITE, pH ET pCO ₂	42
C - LE PROGRAMME VEGACT2.....	43
1) DONNEES NECESSAIRES AU CALCUL	43
2) STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DU PROGRAMME.....	44
a) Calcul des espèces carbonatées et de la pCO ₂	44
b) Calcul des molalités des espèces libres	45
c) Calcul de la pO ₂	47
3) LIMITES DU MODELE	47
 Chapitre 3 - CARACTERISATION CHIMIQUE DES ELEMENTS MINERAUX DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES	 48
I - COMPLEXATIONS ET INTERACTIONS EN SOLUTION NUTRITIVE	48
A - COMPLEXATION.....	52
1) COMPLEXATION DANS UNE SOLUTION NUTRITIVE TEMOIN.....	53
2) COMPLEXATION DANS DES SOLUTIONS PLUS CONCENTREES.....	55
B - ACTIVITES CHIMIQUES	57
1) ACTIVITES DANS LES SOLUTIONS TEMOINS	58
2) ACTIVITES DANS LES SOLUTIONS PLUS CONCENTREES	60
II - PREVISION DE LA PRECIPITATION DES MINERAUX DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES	61
A - EQUILIBRES ENTRE MINERAUX ET SOLUTIONS	61
B - PREVISION DES PRECIPITATIONS DANS UNE SOLUTION NUTRITIVE	62
C - OBSERVATION DES PRECIPITES.....	65

III - INTERET DU CALCUL DE LA REPARTITION DES ESPECES ET DES ACTIVITES EN SOLUTION.....	66
Chapitre 4 - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION RACINAIRE ET TRANSLOCATION A L'INTERIEUR DU VEGETAL.....	68
I - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION RACINAIRE.....	69
A - MODE DE REPRESENTATION CHOISI	69
1) ORIGINE DU DIAGRAMME CARRE	69
2) APPLICATION AUX DONNEES SUR LES PLANTES.....	71
3) INTERET DU DIAGRAMME CARRE.....	73
B - COMPARAISON DES COMPOSITIONS DE LA PLANTE ENTIERE A CELLES DES SOLUTIONS	74
1) AFFINITE RELATIVE DE LA PLANTE POUR LES ELEMENTS MINERAUX.....	75
a) Le potassium	75
b) Le calcium.....	75
c) Le magnesium.....	75
d) Le soufre	77
e) L'azote.....	77
f) Le phosphore.....	77
g) Le sodium.....	77
h) Le chlore	78
2) VARIATIONS DES PROPORTIONS DANS LA PLANTE EN FONCTION DES VARIATIONS DE PROPORTIONS DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES.....	78
3) RELATIONS ENTRE LES ELEMENTS. SOMMES CATIONIQUES ET ANIONIQUES....	81
a) Sommes cationiques et anioniques.....	82
b) Série 1.....	83
c) Série 2.....	84
d) Série 3	84
e) Remplacement des cations par le sodium.....	85
f) Les anions	85
g) Discussion	86
II - TRANSLOCATIONS A L'INTERIEUR DU VEGETAL.....	87
A - COMPARAISON DES COMPOSITIONS DES DIFFERENTES FRACTIONS.....	88
1) LE POTASSIUM	88

2) LE CALCIUM.....	90
3) LE MAGNESIUM	90
4) L'AZOTE	90
5) LE SOUFRE.....	92
6) LE PHOSPHORE.....	92
7) LE SODIUM ET LE CHLORE	92
8) DISCUSSION	93
B - RELATION ENTRE LA REPARTITION DES ELEMENTS ET LEUR MOBILITE.....	94
1) ELEMENTS INDISPENSABLES.....	94
a) Parties aériennes	94
b) Racine-parties aériennes.....	95
2) ELEMENTS NON INDISPENSABLES.....	96
III - CONCLUSION	96
 Chapitre 5 - SELECTIVITE ET TRANSLOCATION EN MILIEU NUTRITIF CONCENTRE.....	100
 I - INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DES SOLUTIONS SUR LA COMPOSITION DE LA PLANTE ENTIERE.....	101
A - CROISSANCE ET TENEURS EN EAU	101
B - LES CATIONS.....	102
C - LES ANIONS.....	103
II - REPARTITION DES ELEMENTS DANS LA PLANTE	104
A - LES CATIONS	104
B - LES ANIONS.....	106
III - DISCUSSION	107
 Chapitre 6 - SELECTIVITE DE L'ABSORPTION ET ACTIVITE IONIQUE.....	110
 I - SELECTIVITE	111
A - MODE DE REPRESENTATION	111
B - COMPARAISON DES PROPORTIONS EN ACTIVITES AUX PROPORTIONS EN CONCENTRATIONS.....	112
C - SELECTIVITE ET ACTIVITE IONIQUE.....	114
1) CAS DES SOLUTIONS CONCENTREES.....	114
2) CAS DES SOLUTIONS DES SERIES 1 A 6	116

D - DISCUSSION.....	119
II - ESTIMATION DES VALEURS DE PERMEABILITES DES CATIONS.....	120
A - POTENTIEL ELECTROCHIMIQUE, FLUX ET PERMEABILITES	120
B - ESTIMATION DES PERMEABILITES.....	122
1) HYPOTHESES ET FORMULES	122
2) VALEURS DES PERMEABILITES.....	124
3) DISCUSSION	125
III - CONCLUSION	126
CONCLUSIONS GENERALES.....	128
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	133
TABLE DES MATIERES.....	145
LISTE DES FIGURES.....	150
LISTE DES TABLEAUX.....	153
LISTE DES ILLUSTRATIONS	155
LISTE DES ANNEXES	156
ANNEXES 157	

LISTE DES FIGURES

	pages
1 - Fugacité des gaz parfaits et des gaz réels (FRITZ, 1975).....	8
2 - Poids des racines de caféier en fonction de l'activité de Al^{3+} et des concentrations de Al total et de Al^{3+} dans les solutions nutritives (PAVAN et BINGHAM, 1982)	16
3 - Effet de l'activité de Al dans des solutions du sol in situ et dans des solutions nutritives sur la croissance des racines de coton (ADAMS et LUND, 1966).....	17
4 - Rapport des flux moyens ($\ln K / 2(\ln Ca + \ln Mg)$) des ions K, Ca et Mg dans la moutarde pour différents rapports d'activité ($aK / aCa / aMg$) dans la solution du sol (NIELSEN et HANSEN, 1984).....	19
5 - Plant de sorgho au stade 7 feuilles.....	33
6 - Evolution des poids secs (g) en fonction des traitements.....	35
7 - Organigramme simplifié du calcul des activités des ions en solution (VALLES, 1985)..	44
8 - Complexation et intercations dans une solution nutritive (MORARD. et BERNADAC, 1985).....	50
9 - Molalités totales, molalités des espèces libres et complexes et activités ioniques	50
10 - Nature et proportions des différentes espèces aqueuses du calcium, magnésium, soufre et phosphore	54
11 - Evolution des taux de complexation en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7	55
12 - Evolution des molalités des espèces complexes en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.....	56
13 - Différence entre molalité de l'espèce totale et activité de l'espèce libre en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7.....	61
14 - Quatre types d'isothermes d'échange, (SPOSITO, 1981)	70
15 - Comparaison de la représentation en diagramme carré à une représentation en teneurs pour la série 1	73
16 - Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 1 (a) et de la série 2 (b)	75

17 - Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 3 (a) et de la série 4 (b)	76
18 - Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière de la série 5 (a) et de la série 6 (b)	77
19 - Sélectivité des cations K, Ca et Mg	79
20 - Sélectivité des anions NO_3 , H_2PO_4 et SO_4	80
21 - Proportions en éléments dans la plante pour les séries 1 à 6.....	81
22 - Evolution des sommes cationiques et anioniques en fonction des traitements.....	82
23 - Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique pour les séries 1 (a) et 2 (b)	83
24 - Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique pour la série 3.....	84
25 - Remplacement des cations indispensables par le sodium.....	84
26 - Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique pour les séries 4 (a) et 5 (b)	85
27 - Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique pour la série 6.....	86
28 - Comparaison des proportions en cations dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.....	88
29 - Comparaison des proportions en azote et en soufre dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.....	89
30 - Comparaison des proportions en phosphore dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.....	90
31 - Comparaison des proportions en sodium dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.....	91
32 - Comparaison des proportions en chlore dans les différentes fractions du végétal et dans la solution nutritive.....	92
33 - Evolution des poids secs de la série 7 en fonction des traitements.....	101
34 - Diagramme carré solution-plante entière des cations pour la série 7	102
35 - Evolution des teneurs en cations et de la somme cationique en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7	102
36 - Diagrammes carrés solution-plante entière des anions pour la série 7	103
37 - Evolution des teneurs en anions et de la somme anionique en fonction de la concentration totale des solutions de la série 7	103
38 - Répartition des cations dans les différentes fractions de la plante (série 7)	104
39 - Evolution des sommes cationiques dans les racines et dans les parties aériennes ..	105
40 - Répartition de l'azote dans les différentes fractions de la plante.....	106

41 - Répartition du soufre et du phosphore dans les différentes fractions de la plante..	107
42 - Relation calcium-potassium exprimée en teneurs dans la matière sèche (a) et en proportions dans la somme cationique (b).....	108
43 - Evolution des teneurs en cations dans la plante en fonction des concentrations et des activités ioniques des solutions de la série 7.....	114
44 - Diagrammes carrés solution nutritive-plante entière exprimés en proportions d'activités (Série 7).....	115
45 - Sélectivité de l'absorption des cations caractérisée à partir des activités ioniques en solution.....	117
46 - Sélectivité de l'absorption des anions caractérisée à partir des activités ioniques en solution.....	118
47 - Relation entre les quantités absorbées par la plante et les activités ioniques en solution nutritive pour le potassium (a) et le calcium (b).....	124
48 - Relation entre les quantités absorbées par la plante et les activités ioniques en solution nutritive pour le magnésium (a) et le sodium (b).....	125

LISTE DES TABLEAUX

	pages
I - Equations de régression entre les logarithmes des rapports cationiques dans les plantes et le potentiel nutritif correspondant, avant et après la culture. (FASSBENDER et LAROCHE, 1968).....	18
II - Composition de la solution nutritive témoin (meq/l).....	26
III - Valeurs minimales des macro-éléments nécessaires au sorgho pour atteindre le stade 7 feuilles (meq/l).....	27
IV - Substitution progressive de chaque macro-élément (meq/l). Les teneurs des autres éléments restent constantes et égales à celles de la solution témoin	28
V - Concentrations en oligo-éléments des solutions nutritives.....	29
VI - Composition en macro-éléments des solutions nutritives de la série 7 (meq/l).....	31
VII - Concentrations (meq/l) des solutions en l'élément substitué, pour le traitement minimal, avant et après la culture	32
VIII - Coefficients (%) de variation des poids secs des séries 1 à 6	34
IX - Coefficients d'activité d'ions simples calculés à partir de modèles d'association ionique pour l'eau de mer à 25°C et 1 atmosphère (I = 0,7M). (SPOSITO,1981)	48
X - Comparaison des molalités totales aux molalités de l'espèce libre.....	53
XI - Comparaison des molalités et des activités dans une solution témoin.....	59
XII - Valeurs des molalités totales, des molalités de l'espèce libre et des activités ioniques dans les solutions de la série 7	60
XIII - Constantes de dissociation et équations de dissolution des espèces prises en compte.....	63
XIV - Composition de la solution nutritive testée.....	63
XV - Logarithmes des activités des espèces entrant dans le calcul des produits de solubilité.....	64
XVI - Indice de saturation des minéraux	64
XVII - Paramètres caractéristiques de la sélectivité des macroéléments.....	80

XVIII - Teneurs en eau (%MF) des plantes.....	102
XIX - Valeurs des proportions issues des concentrations et des activités dans une solution témoin	113
XX - Valeurs des paramètres de la sélectivité calculées à partir des concentrations et des activités ioniques en solution	117
XXI - Rapports des perméabilités (%) des cations. (1) : résultats de ce travail. (2) : données bibliographiques.....	125

LISTE DES ILLUSTRATIONS

pages

PLANCHE I 65

- 1 - Précipité amorphe de phosphate de calcium. Taille des cristaux inférieure à 0,06 micron.
- 2 - Juxtaposition de phosphate tricalcique pur et de mélange amorphe de phosphate de calcium et de fer.

PLANCHE II 66

- 1 - Racine entourée de phosphate de calcium bien cristallisé et précipité amorphe de phosphate tricalcique au second plan.
- 2 - Phosphate de calcium cristallisé. $P = Ca$. Agrandissement de la photo 1.

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1

A1.1 : Conditions de culture.

A2.1 : Liste des sels utilisés pour la composition des solutions nutritives.

ANNEXE 2 : Techniques analytiques.

ANNEXE 3

A3.1 : Valeurs du pH dans les solutions nutritives.

A3.2 : Conductivités électriques des solutions.

A3.3 : Consommations en eau.

A3.4 : Composition des solutions nutritives (meq/l).

A3.5 : Valeurs des activités ioniques dans les solutions nutritives.

A3.6 : Poids secs de la plante entière.

A3.7 : Poids secs des différentes fractions de la plante.

A3.8 : Teneurs en éléments de la plante entière (%MS)

A3.9 : Teneurs dans les différentes parties de la plante (%MS).

ANNEXE 4

A4.1 : Constantes utilisées pour le calcul des coefficients d'activités.

A4.2 : Equations de dissociation et constantes thermodynamiques d'équilibres des espèces aqueuses et des couples rédox pris en compte dans le modèle.

ANNEXES

ANNEXE 1

A1.1 : CONDITIONS DE CULTURE

- Conditions extérieurs de culture

Les cultures ont été menées entre janvier et mai, en serre chauffée. La température variait entre 15°C et 30°C et l'humidité entre 50 et 70%. La photopériode était de 14 heures par jour. Lorsque la lumière naturelle avait une intensité inférieure à 3000 luxs, un système d'éclairage artificiel se déclenchait à l'aide d'une cellule photoélectrique.

- Techniques de culture

* Préparation des graines : les graines sont lavées à l'eau distillée, puis disposées dans des bacs de germination en plastique dont le fond est recouvert de papier filtre humidifié. les bacs sont recouverts d'une feuille plastique de façon à maintenir l'humidité puis ils sont placés dans une étuve à 25°C le temps de la germination (4 à 5 jours).

Les bacs sont ensuite exposés à la lumière pour permettre le verdissement des plantules. Dès que la deuxième feuille est déployée, les plantules ayant atteint un développement identique sont repiquées dans les bacs contenant les solutions nutritives.

* Les bacs de culture : ce sont des bacs plastiques ayant une contenance de 48 litres, recouverts d'une couche de peinture blanche de manière à les protéger des variations thermiques. Ces bacs sont munis de couvercles perforés de façon à recevoir les plantes qui sont maintenus à l'aide d'un manchon de coton.

A1.2 : LISTE DES SELS UTILISES POUR LA FABRICATION DES SOLUTIONS NUTRITIVES

KNO ₃	MgCl ₂ , 6H ₂ O
Ca(NO ₃) ₂ , 4H ₂ O	KCl
MgSO ₄ , 7H ₂ O	CaCl ₂ , 2H ₂ O
KH ₂ PO ₄	H ₃ BO ₃
NaNO ₃	ZnSO ₄
NaH ₂ PO ₄ , 2H ₂ O	MnSO ₄
NaSO ₄ , 10H ₂ O	CuSO ₄
KHCO ₃	NaMoO ₄ , 2H ₂ O
Na ₂ CO ₃	EDTA de fer

ANNEXE 2

TECHNIQUES ANALYTIQUES.

Dans les solutions nutritives, K, Na, Ca, et Mg sont dosés en spectrophotométrie de flamme (PERKIN-ELMER 2380), H₂PO₄, NO₃ et Cl par colorimétrie et SO₄ par turbidimétrie.

Trois séries d'analyse sont effectuées sur les fractions du matériel végétal :

- une première, après minéralisation par voie humide à l'acide nitrique, permet le dosage de K, Na, Ca et Mg en spectrophotométrie et de S par turbidimétrie.

- une seconde, après minéralisation par voie humide à l'acide sulfurique, sert au dosage de l'azote par colorimétrie.

- la troisième, après extraction par l'eau acidulée (DE SAINT AMAND et al., 1968) sert au dosage colorimétrique du chlore.

ANNEXE 3

A3.1 : VALEURS DU pH DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES.

		SERIE1	SERIE2	SERIE3	SERIE4	SERIE5	SERIE6	SERIE7
T	t0	5,69	5,91	6,10	6,13	6,14	6,21	5,81
	t1	6,27	6,38	6,25	6,29	6,28	6,27	6,15
	t2	6,28	6,47	6,54	6,33	6,55	6,45	6,47
	t3	6,34	6,68		6,54			6,69
1	t0	5,62	6,03	6,11	6,17	5,70	6,32	5,76
	t1	6,39	6,36	6,21	6,28	6,26	6,39	6,10
	t2	6,39	6,44	6,62	6,38	6,65	6,50	6,41
	t3	6,46	6,73		6,42			6,57
2	t0	5,75	6,07	6,13	6,14	5,84	6,42	5,70
	t1	6,11	6,34	6,22	6,30	6,27	6,50	6,03
	t2	6,12	6,48	6,60	6,30	6,54	6,68	6,17
	t3	6,21	6,78		6,50			6,41
3	t0	5,97	6,26	6,12	6,16	5,50	6,52	5,68
	t1	6,32	6,46	6,23	6,29	6,23	6,65	5,95
	t2	6,35	6,54	6,71	6,37	6,47	7,01	6,11
	t3	6,47	6,77		6,53			6,40
4	t0	5,93	6,28	6,10	6,12	5,75	6,63	5,66
	t1	6,33	6,46	6,22	6,27	6,22	6,74	5,97
	t2	6,38	6,48	6,63	6,39	6,46	6,89	6,08
	t3	6,49	6,78		6,49			6,45
5	t0	5,96	6,31	6,16	6,14	6,10	6,83	5,59
	t1	6,31	6,52	6,23	6,27	6,26	6,95	5,89
	t2	6,32	6,55	6,65	6,39	6,46	6,89	6,20
	t3	6,40	6,88		6,48			6,21
6	t0	5,91	6,36	6,18	6,17	6,13	7,10	5,54
	t1	6,33	6,54	6,25	6,24	6,28	7,24	5,82
	t2	6,39	6,58	6,54	6,42	6,47	6,94	5,91
	t3	6,53	6,92		6,54			6,18
7	t0	5,88	6,36	6,17	6,16	6,12	7,44	5,44
	t1	6,30	6,55	6,24	6,28	6,30	7,40	5,73
	t2	6,31	6,62	6,64	6,41	6,44	6,74	5,73
	t3	6,44	6,96		6,52			5,95
8	t0	5,86	6,36	6,18				
	t1	6,30	6,55	6,25				
	t2	6,31	6,59	6,68				
	t3	6,43	6,83					

A3.2 : CONDUCTIVITES ELECTRIQUES DES SOLUTIONS (µS)

		SERIE1	SERIE2	SERIE3	SERIE4	SERIE5	SERIE6	SERIE7
T	t0	2000	1850	2000	2000	1800	2000	1800
	t1	2000	1800	1900	1800	1800	1900	1700
	t2	1800	1700	1800	1800	1700	1800	1500
	t3	1650	1800		1700			
1	t0	1700	2000	2100	1900	1800	1900	2500
	t1	1500	1800	1850	1800	1800	1900	2300
	t2	1400	1800	1750	1750	1750	1850	2100
	t3	1250	1850		1750			
2	t0	2700	2000	2100	2050	1900	1900	4000
	t1	2700	1900	1950	2000	1850	1800	3600
	t2	2500	1800	1700	1900	1800	1700	3400
	t3	2250	1850		1800			
3	t0	1900	1900	2050	1950	1700	1850	5200
	t1	1750	1900	1900	1950	1700	1850	4800
	t2	1750	1800	1800	1800	1750	1750	4400
	t3	1600	1800		1800			
4	t0	1900	1850	2150	2000	1900	1950	6000
	t1	1800	1700	1600	1950	1900	1900	5600
	t2	1700	1800	1800	1900	1800	1800	5400
	t3	1600	1800		1800			
5	t0	1800	1900	2100	1900	1900	1900	7800
	t1	1800	1850	1950	1900	1900	1900	7100
	t2	1700	1800	1800	1800	1800	1800	5400
	t3	1600	1800		1800			
6	t0	1800	1900	2200	2000	1800	1900	9800
	t1	1800	1850	2000	2000	1800	1900	8400
	t2	1700	1800	2000	1950	1700	1850	8200
	t3	1550	1900		1900			
7	t0	1800	1900	2100	2000	1850	2000	10000
	t1	1800	2000	2100	1900	1800	1900	10000
	t2	1600	1900	2000	1900	1700	1800	9200
	t3	1550	1900		1800			
8	t0	1800	1900	2200				
	t1	1800	2000	2100				
	t2	1650	1900	2000				
	t3	1600	1950					

A3.3 : CONSOMMATION EN EAU (litre)

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
T	2,6	2,7	2,4	3,2	2,4	1,9	5,0
1	2,7	2,0	3,1	3,2	2,3	1,8	4,1
2	2,5	2,3	2,5	3,0	2,8	2,4	4,5
3	3,1	2,9	3,3	3,5	2,1	2,9	4,5
4	2,3	2,4	2,5	3,4	2,4	2,2	4,3
5	1,7	2,9	2,3	3,4	2,4	2,2	4,5
6	2,1	2,1	2,5	3,9	2,5	2,0	4,4
7	2,7	2,4	3,2	3,3	3,0	2,3	-
8	2,6	2,5	2,9				

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 1.

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,59	0,00	9,88	2,64	3,66	14,24	1,82
	t1	7,43	0,00	9,78	2,54	3,66	14,40	1,79
	t2	7,43	0,00	9,68	2,46	3,62	13,55	1,78
	t3	7,43	0,00	9,68	2,46	3,48	13,38	1,76
1	t0	5,75	0,78	8,18	2,22	3,34	11,05	1,50
	t1	4,75	0,69	6,98	1,80	2,98	10,50	1,35
	t2	4,65	0,69	6,78	1,56	2,90	7,94	1,27
	t3	4,61	0,69	6,48	1,58	2,90	7,94	1,21
2	t0	5,06	2,52	17,66	2,70	3,78	19,19	1,81
	t1	5,06	2,47	17,16	2,70	3,76	19,19	1,81
	t2	5,06	2,47	17,16	2,38	3,66	17,74	1,76
	t3	5,00	2,47	16,76	2,38	3,58	14,19	1,72
3	t0	3,76	4,08	9,48	2,70	3,78	14,50	1,81
	t1	3,71	4,04	9,28	2,64	3,70	14,24	1,81
	t2	3,60	4,04	9,18	2,30	3,62	10,45	1,78
	t3	3,56	3,95	9,08	2,30	3,56	11,13	1,74
4	t0	2,73	4,95	9,48	2,54	3,82	14,06	1,90
	t1	2,71	4,95	9,38	2,38	3,62	13,95	1,82
	t2	2,68	4,82	9,28	2,30	3,62	10,84	1,81
	t3	2,57	4,82	9,08	2,30	3,56	11,13	1,74
5	t0	1,83	5,69	9,48	2,78	3,66	14,24	1,94
	t1	1,83	5,65	9,28	2,72	3,62	14,71	1,81
	t2	1,76	5,60	9,08	2,64	3,62	13,74	1,81
	t3	1,65	5,56	8,98	2,38	3,58	11,13	1,74
6	t0	0,96	6,61	9,58	2,64	3,64	14,42	1,91
	t1	0,94	6,60	9,38	2,64	3,64	14,86	1,82
	t2	0,88	6,60	9,18	2,46	3,62	11,10	1,78
	t3	0,79	6,43	9,18	2,38	3,56	10,97	1,68
7	t0	0,12	7,39	9,18	2,54	4,02	15,87	1,89
	t1	0,11	7,39	8,98	2,38	3,66	14,55	1,81
	t2	0,07	7,26	8,98	2,30	3,58	13,25	1,81
	t3	0,02	7,26	8,68	2,30	3,52	10,97	1,74
8	t0	0,07	7,65	10,38	2,54	3,70	16,24	1,92
	t1	0,05	7,56	9,28	2,38	3,62	14,71	1,81
	t2	0,01	7,48	8,78	2,38	3,58	11,10	1,84
	t3	0,01	7,47	8,78	2,30	3,58	11,13	1,81

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 2.

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,54	0,00	9,00	2,80	3,21	13,55	1,38
	t1	7,29	0,00	8,47	2,67	3,03	13,51	1,37
	t2	6,91	0,00	8,23	2,51	2,96	13,51	1,32
	t3	6,78	0,00	8,23	2,47	2,95	12,46	1,24
1	t0	7,03	1,91	7,98	2,59	3,24	14,98	1,38
	t1	6,78	1,87	7,73	2,55	3,03	13,51	1,38
	t2	6,65	1,87	7,48	2,43	2,82	13,20	1,31
	t3	6,40	1,83	7,23	2,34	2,77	12,46	1,24
2	t0	7,03	3,26	6,78	2,47	3,21	14,18	1,43
	t1	7,03	3,17	6,73	2,47	2,98	13,51	1,37
	t2	6,91	3,13	6,63	2,39	2,66	12,12	1,34
	t3	6,52	3,13	6,58	2,30	2,62	10,51	1,24
3	t0	6,65	5,30	5,63	2,71	3,17	12,23	1,39
	t1	6,39	5,13	5,54	2,59	2,86	12,81	1,37
	t2	6,01	5,09	5,39	2,47	2,84	12,12	1,34
	t3	5,88	4,96	5,24	2,39	2,69	11,61	1,28
4	t0	6,39	6,57	4,09	2,51	2,98	14,31	1,40
	t1	6,27	6,48	3,94	2,47	2,85	12,81	1,41
	t2	6,27	6,43	3,84	2,43	2,43	12,18	1,36
	t3	5,88	6,30	3,59	2,39	2,35	11,21	1,28
5	t0	6,52	7,83	2,69	2,71	2,98	15,93	1,39
	t1	6,52	7,78	2,64	2,67	2,83	13,26	1,40
	t2	6,14	7,70	2,59	2,55	2,80	12,57	1,34
	t3	6,01	7,52	2,59	2,43	2,79	12,12	1,29
6	t0	6,78	9,00	1,65	2,67	2,98	14,63	1,41
	t1	6,65	9,00	1,60	2,63	2,93	14,31	1,41
	t2	6,65	8,96	1,49	2,55	2,80	12,46	1,37
	t3	6,39	8,78	1,49	2,47	2,76	11,33	1,31
7	t0	6,91	10,13	1,19	2,55	3,01	14,47	1,43
	t1	6,78	10,09	1,09	2,55	2,77	13,16	1,41
	t2	6,65	10,09	0,99	2,43	2,74	12,12	1,38
	t3	6,39	9,96	0,95	2,39	2,61	10,67	1,29
8	t0	7,16	10,56	0,56	2,67	2,96	14,63	1,44
	t1	6,91	10,48	0,50	2,63	2,90	14,31	1,41
	t2	6,91	10,43	0,41	2,59	2,80	11,67	1,36
	t3	6,65	10,22	0,32	2,47	2,69	11,61	1,31

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 3.

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,24	0,52	8,98	2,79	3,26	14,03	1,76
	t1	7,03	0,52	8,74	2,74	3,00	13,32	1,74
	t2	6,65	0,48	7,74	2,72	2,72	11,54	1,72
1	t0	6,83	2,13	9,14	2,42	3,95	13,99	1,86
	t1	6,67	2,09	9,04	2,44	3,85	13,33	1,82
	t2	6,21	2,04	7,78	2,36	3,62	11,52	1,64
2	t0	6,75	2,78	8,84	1,99	4,24	13,99	1,85
	t1	6,65	2,74	8,64	1,98	4,06	13,93	1,79
	t2	6,27	2,69	7,54	1,93	4,03	11,72	1,72
3	t0	6,47	3,44	8,58	1,56	4,37	14,31	1,82
	t1	6,65	3,35	8,48	1,52	4,37	13,33	1,81
	t2	6,19	3,26	7,78	1,51	4,32	12,33	1,60
4	t0	6,85	5,00	8,74	1,12	4,74	13,22	1,82
	t1	6,52	4,83	8,54	1,12	4,58	12,85	1,77
	t2	6,19	4,17	7,84	1,06	4,42	11,72	1,70
5	t0	6,55	5,83	8,64	0,74	4,95	12,83	1,84
	t1	6,47	5,65	8,18	0,73	4,95	12,39	1,78
	t2	6,22	5,61	7,58	0,70	4,82	11,32	1,57
6	t0	6,80	6,69	8,14	0,37	5,39	15,77	1,79
	t1	6,65	6,65	8,14	0,38	5,08	12,39	1,77
	t2	6,42	6,52	7,38	0,34	5,05	11,42	1,74
7	t0	6,65	6,78	8,34	0,25	5,82	15,27	1,87
	t1	6,57	6,57	8,22	0,25	5,34	12,85	1,78
	t2	6,13	6,39	7,94	0,22	5,13	11,52	1,57
8	t0	6,65	5,96	8,08	0,12	5,10	14,31	1,88
	t1	6,57	5,83	7,98	0,12	4,76	12,39	1,81
	t2	6,29	5,70	7,58	0,10	4,61	11,62	1,62

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l).

SERIE 4

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,67	9,48	3,00	0,00	2,96	14,79	1,94
	t1	7,31	9,08	2,92	0,00	2,96	14,39	1,92
	t2	7,16	9,08	2,91	0,00	2,57	14,31	1,82
	t3	7,15	9,05	2,90	0,00	2,57	14,22	1,82
1	t0	7,54	9,48	2,94	0,41	2,63	14,88	1,96
	t1	7,16	9,38	2,89	0,41	2,50	14,47	1,95
	t2	7,16	9,38	2,89	0,36	1,96	14,73	1,80
	t3	7,06	9,38	2,85	0,36	1,95	14,26	1,80
2	t0	7,48	9,48	2,98	1,01	1,93	14,71	1,95
	t1	7,16	9,28	2,91	0,96	1,92	14,71	1,94
	t2	7,11	9,08	2,89	0,93	1,91	14,31	1,82
	t3	7,10	9,05	2,87	0,91	1,90	14,22	1,81
3	t0	7,54	9,36	3,00	1,44	1,63	14,96	1,95
	t1	7,06	9,38	2,91	1,39	1,62	14,79	1,91
	t2	7,06	9,18	2,91	1,36	1,63	14,73	1,82
	t3	7,04	9,15	2,90	1,34	1,61	14,54	1,80
4	t0	7,67	9,48	2,98	1,81	1,33	15,12	1,94
	t1	7,21	9,48	2,89	1,78	1,28	14,88	1,96
	t2	7,11	9,48	2,85	1,75	1,26	14,21	1,87
	t3	7,11	9,40	2,85	1,74	1,27	14,12	1,85
5	t0	7,29	9,58	3,06	2,30	0,94	14,96	1,98
	t1	7,16	9,58	2,99	2,27	0,89	14,79	1,92
	t2	7,16	9,38	2,98	2,23	1,01	14,42	1,88
	t3	7,06	9,38	2,96	2,19	0,90	14,42	1,82
6	t0	7,54	9,48	3,04	2,72	0,51	15,24	1,96
	t1	7,26	9,48	2,94	2,68	0,50	14,79	1,92
	t2	7,06	9,28	2,94	2,66	0,45	14,10	1,78
	t3	7,01	9,28	2,92	2,65	0,43	14,42	1,80
7	t0	7,54	9,58	2,94	3,08	0,06	15,28	1,96
	t1	7,26	9,28	2,91	2,99	0,06	15,36	1,90
	t2	7,06	9,28	2,94	2,99	0,06	14,73	1,82
	t3	6,96	9,28	2,91	2,93	0,05	14,52	1,82

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 5.

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,20	10,93	3,00	0,00	3,00	13,93	2,01
	t1	6,77	10,27	3,00	0,00	2,87	13,93	1,91
	t2	6,78	9,24	2,87	0,00	2,53	13,23	1,84
1	t0	7,16	10,08	3,00	2,46	3,07	12,09	1,98
	t1	6,56	10,27	3,04	2,13	2,80	12,00	1,88
	t2	6,90	9,82	2,90	2,37	2,33	11,21	1,82
2	t0	7,13	10,65	3,00	4,19	2,94	10,25	1,98
	t1	6,74	10,07	3,08	4,23	2,80	10,25	1,91
	t2	6,76	9,94	2,90	4,09	2,74	9,38	1,82
3	t0	6,77	10,31	2,85	6,02	2,87	8,33	2,03
	t1	-	-	-	-	-	8,33	1,88
	t2	6,61	9,38	2,87	5,98	2,70	7,55	1,82
4	t0	7,21	10,26	2,95	8,37	3,04	6,17	2,03
	t1	6,69	9,73	2,95	8,81	2,92	6,09	1,89
	t2	6,91	9,99	2,92	8,66	3,10	5,49	1,83
5	t0	7,12	10,62	2,92	11,87	2,80	4,17	1,98
	t1	6,79	10,16	2,97	10,93	2,67	3,95	1,89
	t2	6,90	10,26	2,90	14,45	2,85	3,39	1,83
6	t0	7,45	10,16	2,90	13,31	2,87	1,96	2,01
	t1	6,63	10,31	3,04	13,79	2,85	1,91	1,92
	t2	6,59	9,82	2,83	13,14	2,99	1,34	1,86
7	t0	7,40	10,19	3,04	15,11	2,71	0,39	2,00
	t1	6,69	10,35	3,06	15,28	2,79	0,32	1,92
	t2	6,73	10,01	2,87	14,28	2,92	0,00	1,85

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 6.

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,27	10,10	3,02	0,00	2,98	13,98	2,01
	t1	7,25	9,90	3,02	0,00	3,01	14,39	2,00
	t2	6,69	9,30	2,97	0,00	2,83	13,78	1,91
1	t0	7,37	10,20	3,18	0,28	3,05	15,11	1,66
	t1	7,15	10,50	3,02	0,33	3,01	14,64	1,64
	t2	6,82	10,00	3,00	0,24	2,91	13,69	1,59
2	t0	7,06	9,90	3,08	0,59	2,87	14,93	1,33
	t1	7,10	10,70	3,02	0,59	2,99	14,80	1,33
	t2	6,77	9,90	2,97	0,54	2,67	14,13	1,28
3	t0	7,25	10,10	3,08	0,93	2,87	14,52	1,04
	t1	7,10	9,80	3,00	0,92	2,90	14,48	1,02
	t2	6,66	9,80	2,95	0,88	2,72	12,37	0,91
4	t0	7,13	9,90	3,00	1,10	3,36	14,97	0,82
	t1	6,71	9,70	2,99	1,07	3,03	14,56	0,82
	t2	6,33	10,20	2,97	1,06	2,94	13,34	0,73
5	t0	7,04	10,10	3,08	1,39	3,30	15,43	0,51
	t1	6,81	10,00	3,00	1,36	2,95	15,54	0,51
	t2	6,90	10,10	3,09	1,34	2,83	14,05	0,44
6	t0	7,03	10,00	3,00	1,73	3,22	15,34	0,22
	t1	7,09	9,90	3,00	1,60	2,99	14,15	0,22
	t2	6,65	10,10	2,99	1,60	2,83	13,60	0,15
7	t0	7,15	10,50	3,08	1,94	3,26	15,52	0,01
	t1	7,33	9,90	2,90	1,93	3,07	14,57	0,00
	t2	6,76	10,20	3,06	1,90	3,05	14,36	0,00

A3.4 : COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES (meq/l)

SERIE 7

		K+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	7,72	9,18	2,53	3,98	13,82	1,88
	t1	7,67	8,88	2,47	3,88	12,87	1,51
	t2	7,21	8,68	2,35	3,80	12,77	1,45
	t3	6,85	8,48	2,35	3,69	12,46	1,44
1	t0	10,69	12,97	3,52	3,88	22,04	1,91
	t1	10,64	12,77	3,64	3,84	23,92	1,60
	t2	10,23	12,48	3,44	3,84	22,51	1,40
	t3	10,18	11,98	3,47	3,86	22,10	1,31
2	t0	15,65	20,36	5,73	3,69	37,53	1,81
	t1	15,55	20,16	5,73	4,15	34,39	1,44
	t2	15,35	19,76	5,66	4,12	35,86	1,34
	t3	15,35	19,76	5,63	3,39	34,48	1,41
3	t0	21,59	27,54	8,03	4,29	56,52	1,95
	t1	21,28	27,35	7,77	3,75	52,98	1,51
	t2	20,26	26,95	7,77	3,68	54,75	1,42
	t3	20,05	26,95	7,73	3,77	51,61	1,35
4	t0	25,83	28,94	10,04	4,28	68,39	1,86
	t1	25,32	28,44	9,87	4,24	57,03	1,48
	t2	24,30	27,94	9,63	4,20	61,32	1,30
	t3	24,04	27,44	9,63	3,81	64,08	1,12
5	t0	32,74	42,92	12,67	4,15	83,94	1,82
	t1	32,23	42,42	12,42	4,02	90,15	1,51
	t2	32,23	41,42	12,34	4,00	80,77	1,40
	t3	32,23	41,42	12,26	4,11	81,27	1,11
6	t0	40,92	55,89	15,96	4,95	120,59	1,92
	t1	40,92	52,89	15,80	4,52	115,57	1,65
	t2	39,90	52,89	15,47	4,48	111,53	1,55
	t3	39,90	51,90	15,30	4,46	101,97	1,44
7	t0	50,13	66,87	19,42	4,71	146,46	1,92
	t1	47,57	62,87	18,43	4,33	136,18	1,36
	t2	47,06	58,88	17,94	4,02	131,17	1,56
	t3	47,06	58,88	17,61	3,86	123,83	1,34

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 1

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,43	0,00	2,54	0,71	0,72	12,07	1,42
	t1	6,31	0,00	2,47	0,66	0,73	11,81	1,13
	t2	6,31	0,00	2,45	0,64	0,72	11,71	1,11
	t3	6,31	0,00	2,45	0,64	0,69	11,85	1,06
1	t0	4,93	0,67	2,18	0,62	0,70	9,99	1,21
	t1	4,12	0,60	1,88	0,50	0,67	8,17	0,84
	t2	4,04	0,60	1,84	0,43	0,66	7,86	0,79
	t3	4,01	0,60	1,76	0,44	0,67	7,64	0,73
2	t0	4,18	2,09	4,26	0,69	0,61	18,27	1,32
	t1	4,19	2,06	4,12	0,68	0,62	17,85	1,15
	t2	4,19	2,06	4,13	0,60	0,60	17,73	1,11
	t3	4,15	2,06	4,04	0,60	0,59	17,46	1,04
3	t0	3,19	3,45	2,41	0,72	0,74	11,91	1,31
	t1	3,15	3,44	2,34	0,69	0,74	11,70	1,10
	t2	3,06	3,44	2,32	0,60	0,73	11,34	1,07
	t3	3,03	3,37	2,29	0,59	0,72	11,23	0,96
4	t0	2,32	4,21	2,42	0,67	0,75	11,53	1,40
	t1	2,30	4,22	2,37	0,62	0,72	11,55	1,11
	t2	2,28	4,11	2,34	0,60	0,73	11,28	1,06
	t3	2,19	4,11	2,28	0,59	0,72	11,13	0,95
5	t0	1,55	4,84	2,42	0,74	0,72	11,71	1,41
	t1	1,55	4,81	2,34	0,71	0,72	11,61	1,11
	t2	1,50	4,78	2,30	0,70	0,72	11,28	1,10
	t3	1,41	4,75	2,28	0,62	0,72	10,95	1,02
6	t0	0,81	5,63	2,45	0,70	0,71	11,76	1,41
	t1	0,80	5,62	2,36	0,69	0,72	11,64	1,10
	t2	0,75	5,63	2,32	0,64	0,72	11,34	1,04
	t3	0,67	5,49	2,31	0,61	0,72	11,19	0,87
7	t0	0,11	6,29	2,35	0,68	0,80	10,98	1,41
	t1	0,09	6,31	2,28	0,62	0,74	11,07	1,12
	t2	0,06	6,20	2,28	0,60	0,72	10,93	1,12
	t3	0,01	6,21	2,20	0,60	0,72	10,74	0,99
8	t0	0,04	6,44	2,64	0,67	0,72	12,39	1,43
	t1	0,04	6,44	2,35	0,62	0,72	11,44	1,12
	t2	0,01	6,39	2,23	0,62	0,72	10,94	1,14
	t3	0,01	6,38	2,22	0,60	0,72	10,88	1,03

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 2

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,41	0,00	2,34	0,76	0,64	12,21	1,02
	t1	6,22	0,00	2,19	0,72	0,62	11,63	0,81
	t2	5,91	0,00	2,14	0,67	0,62	11,09	0,73
	t3	5,80	0,00	2,13	0,65	0,62	11,02	0,57
1	t0	5,98	1,63	2,07	0,70	0,66	12,35	0,99
	t1	5,78	1,60	2,00	0,68	0,63	12,04	0,84
	t2	5,68	1,60	1,95	0,65	0,59	11,87	0,75
	t3	5,48	1,57	1,87	0,62	0,59	11,45	0,55
2	t0	5,99	2,78	1,76	0,67	0,67	12,37	1,02
	t1	5,99	2,71	1,74	0,66	0,63	12,51	0,85
	t2	5,90	2,68	1,72	0,64	0,56	12,51	0,76
	t3	5,58	2,68	1,69	0,61	0,56	12,21	0,53
3	t0	5,66	4,53	1,45	0,72	0,67	13,07	0,91
	t1	5,45	4,39	1,43	0,69	0,61	12,83	0,80
	t2	5,14	4,36	1,39	0,65	0,62	12,29	0,74
	t3	5,04	4,26	1,34	0,63	0,59	12,07	0,57
4	t0	5,46	5,62	1,06	0,67	0,66	12,63	0,93
	t1	5,36	5,56	1,02	0,66	0,64	12,40	0,84
	t2	5,37	5,53	1,01	0,65	0,55	12,66	0,80
	t3	5,06	5,43	0,93	0,63	0,54	12,13	0,58
5	t0	5,57	6,71	0,70	0,73	0,67	12,83	0,92
	t1	5,58	6,67	0,68	0,71	0,64	12,83	0,81
	t2	5,26	6,61	0,67	0,68	0,64	12,37	0,77
	t3	5,16	6,46	0,66	0,62	0,65	12,07	0,54
6	t0	5,79	7,71	0,42	0,71	0,69	13,10	0,92
	t1	5,69	7,71	0,41	0,69	0,68	12,96	0,82
	t2	5,69	7,68	0,38	0,67	0,66	12,92	0,78
	t3	5,48	7,54	0,37	0,63	0,65	12,58	0,53
7	t0	5,89	8,66	0,31	0,67	0,70	13,63	0,94
	t1	5,79	8,64	0,28	0,67	0,65	13,62	0,83
	t2	5,69	8,64	0,25	0,63	0,64	13,39	0,77
	t3	5,48	8,54	0,24	0,61	0,62	13,19	0,51
8	t0	6,11	9,04	0,14	0,71	0,69	13,82	0,95
	t1	5,90	8,97	0,13	0,69	0,68	13,53	0,83
	t2	5,91	8,94	0,11	0,68	0,66	13,52	0,78
	t3	5,70	8,77	0,08	0,63	0,65	13,09	0,61

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 3.

		K+	Na+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,15	0,44	2,31	0,74	0,65	12,00	1,21
	t1	5,99	0,44	2,25	0,73	0,61	11,83	1,12
	t2	5,70	0,41	2,00	0,72	0,57	10,90	0,91
1	t0	5,78	1,81	2,30	0,63	0,79	12,14	1,28
	t1	5,66	1,78	2,27	0,63	0,77	12,03	1,19
	t2	5,30	1,74	1,95	0,61	0,76	10,87	0,81
2	t0	5,72	2,36	2,21	0,52	0,86	11,79	1,27
	t1	5,64	2,33	2,17	0,52	0,83	11,70	1,18
	t2	5,35	2,30	1,87	0,50	0,86	10,48	0,88
3	t0	5,49	2,92	2,14	0,41	0,90	11,46	1,26
	t1	5,64	2,85	2,11	0,39	0,90	11,42	1,19
	t2	5,27	2,78	1,91	0,38	0,92	10,59	0,74
4	t0	5,79	4,23	2,15	0,22	0,97	12,30	1,28
	t1	5,52	4,09	2,10	0,29	0,94	12,10	1,18
	t2	5,27	3,55	1,91	0,27	0,94	10,85	0,86
5	t0	5,53	4,93	2,11	0,19	1,01	12,36	1,26
	t1	5,47	4,79	1,99	0,19	1,03	11,81	1,19
	t2	5,28	4,77	1,82	0,17	1,03	11,34	0,79
6	t0	5,74	5,65	1,96	0,09	1,12	12,22	1,23
	t1	5,62	5,62	1,97	0,09	1,05	12,35	1,18
	t2	5,44	5,53	1,75	0,08	1,08	11,45	0,89
7	t0	5,61	5,72	1,99	0,06	1,20	11,80	1,29
	t1	5,55	5,56	1,98	0,06	1,11	11,95	1,19
	t2	5,19	5,42	1,89	0,05	1,09	11,54	0,79
8	t0	5,63	5,05	1,97	0,03	1,08	11,41	1,30
	t1	5,57	4,95	1,96	0,03	1,01	11,51	1,21
	t2	5,35	4,85	1,83	0,02	0,99	11,11	0,80

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 4.

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,50	2,42	0,78	0,00	0,58	12,68	1,28
	t1	6,21	2,31	0,75	0,00	0,59	12,36	1,17
	t2	6,09	2,33	0,76	0,00	0,51	12,30	1,08
	t3	6,09	2,32	0,75	0,00	0,51	12,26	1,08
1	t0	6,39	2,43	0,77	0,35	0,52	12,76	1,27
	t1	6,08	2,40	0,75	0,35	0,50	12,42	1,19
	t2	6,09	2,43	0,76	0,31	0,39	12,65	1,02
	t3	6,06	2,42	0,75	0,31	0,39	12,55	1,02
2	t0	6,35	2,48	0,79	0,86	0,38	12,62	1,28
	t1	6,08	2,40	0,76	0,82	0,38	12,63	1,17
	t2	6,05	2,37	0,77	0,79	0,38	12,30	1,10
	t3	6,05	2,36	0,76	0,78	0,38	12,28	1,06
3	t0	6,40	2,45	0,80	1,23	0,32	12,82	1,26
	t1	6,00	2,45	0,77	1,18	0,32	12,69	1,15
	t2	6,00	2,39	0,77	1,16	0,32	12,65	1,04
	t3	6,00	2,38	0,77	1,16	0,31	12,60	1,02
4	t0	6,51	2,50	0,80	1,54	0,26	12,95	1,28
	t1	6,12	2,49	0,77	1,52	0,25	12,76	1,19
	t2	6,05	2,48	0,75	1,49	0,25	12,20	1,05
	t3	6,05	2,46	0,75	1,48	0,25	12,12	1,05
5	t0	6,19	2,54	0,82	1,96	0,18	12,82	1,29
	t1	6,08	2,53	0,80	1,93	0,18	12,68	1,17
	t2	6,09	2,47	0,79	1,90	0,20	12,38	1,03
	t3	6,07	2,47	0,78	1,88	0,19	12,38	1,03
6	t0	6,40	2,53	0,82	2,31	0,10	13,05	1,26
	t1	6,17	2,53	0,79	2,28	0,10	12,68	1,19
	t2	5,95	2,24	0,73	2,26	0,09	12,05	0,99
	t3	5,93	2,24	0,71	2,26	0,09	12,10	1,02
7	t0	6,41	2,59	0,80	2,62	0,01	13,09	1,26
	t1	6,18	2,50	0,79	2,55	0,01	13,17	1,15
	t2	6,01	2,49	0,79	2,55	0,01	12,64	1,00
	t3	5,95	2,48	0,79	2,53	0,01	12,58	1,01

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 5.

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,09	2,78	0,77	0,00	0,57	11,92	1,30
	t1	5,74	2,61	0,77	0,00	0,56	11,95	1,15
	t2	5,77	2,35	0,74	0,00	0,51	11,39	0,91
1	t0	6,07	2,62	0,79	2,10	0,60	10,37	1,50
	t1	5,56	2,62	0,79	1,81	0,54	10,29	1,15
	t2	5,87	2,48	0,74	2,02	0,46	9,64	0,81
2	t0	6,03	2,75	0,79	3,56	0,56	8,77	1,45
	t1	5,71	2,56	0,80	3,60	0,54	8,79	1,16
	t2	5,74	2,50	0,74	3,49	0,54	8,06	0,90
3	t0	5,78	2,69	0,76	5,17	0,80	7,20	1,61
	t1	5,66	2,55	0,75	5,13	0,55	7,15	1,17
	t2	5,62	2,38	0,76	5,11	0,54	6,50	0,97
4	t0	6,10	2,65	0,78	7,11	0,58	5,28	1,52
	t1	5,67	2,48	0,77	7,50	0,57	5,22	1,19
	t2	5,86	2,50	0,74	7,38	0,61	4,71	0,97
5	t0	6,04	2,74	0,76	10,12	0,54	3,58	1,32
	t1	5,75	2,59	0,77	9,30	0,52	3,39	1,15
	t2	5,84	2,57	0,74	10,56	0,55	2,90	0,97
6	t0	6,36	2,65	0,77	11,41	0,57	1,69	1,33
	t1	5,61	2,61	0,78	11,72	0,55	1,64	1,15
	t2	5,59	2,46	0,72	11,20	0,59	1,15	0,98
7	t0	6,26	2,60	0,79	12,83	0,52	0,33	1,31
	t1	5,66	2,62	0,79	12,98	0,54	0,27	1,14
	t2	5,71	2,52	0,74	12,17	0,57	0,00	1,00

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 6.

		K+	Ca++	Mg++	Cl-	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,16	2,56	0,78	0,00	0,58	11,98	1,27
	t1	6,14	2,50	0,77	0,00	0,59	12,33	1,22
	t2	5,69	2,35	0,76	0,00	0,57	11,85	1,03
1	t0	6,23	2,57	0,82	0,24	0,59	12,93	0,97
	t1	6,05	2,64	0,78	0,28	0,58	12,53	0,91
	t2	5,79	2,53	0,77	0,21	0,57	11,75	0,81
2	t0	5,98	2,52	0,83	0,50	0,56	12,79	0,72
	t1	6,00	2,70	0,78	0,50	0,57	12,66	0,67
	t2	5,75	2,51	0,77	0,46	0,53	12,13	0,55
3	t0	6,14	2,58	0,81	0,79	0,56	12,44	0,52
	t1	6,02	2,49	0,79	0,78	0,57	12,42	0,45
	t2	5,67	2,50	0,78	0,75	0,54	10,65	0,25
4	t0	6,03	2,50	0,79	0,94	0,65	12,82	0,37
	t1	5,69	2,47	0,79	0,91	0,60	12,49	0,33
	t2	5,37	2,61	0,79	0,90	0,57	11,46	0,24
5	t0	5,95	2,57	0,82	1,18	0,64	13,21	0,18
	t1	5,76	2,56	0,80	1,16	0,57	13,30	0,15
	t2	5,85	2,61	0,84	1,14	0,55	12,04	0,14
6	t0	5,94	2,57	0,81	1,47	0,62	13,12	0,05
	t1	6,00	2,57	0,81	1,36	0,58	12,13	0,04
	t2	5,64	2,66	0,83	1,36	0,55	11,67	0,04
7	t0	6,03	2,71	0,84	1,64	0,62	13,25	0,01
	t1	6,20	2,59	0,80	1,64	0,59	12,47	0,00
	t2	5,72	2,67	0,84	1,62	0,59	12,30	0,00

A3.5 : VALEURS DES ACTIVITES IONIQUES ($\cdot 10^{-3}$) DANS LES SOLUTIONS NUTRITIVES

SERIE 7

		K+	Ca++	Mg++	SO4--	NO3-	H2PO4-
T	t0	6,56	2,37	0,67	0,71	11,92	1,41
	t3	5,85	2,13	0,60	0,74	10,85	0,64
1	t0	8,87	3,17	0,87	0,62	18,15	1,38
	t3	8,48	2,89	0,86	0,64	17,43	0,59
2	t0	12,56	4,58	1,35	0,50	29,56	1,24
	t3	12,33	4,40	1,32	0,51	29,13	0,64
3	t0	16,85	5,78	1,80	0,43	41,02	1,27
	t3	15,71	5,64	1,73	0,44	39,70	0,56
4	t0	19,94	5,99	2,20	0,40	46,72	1,19
	t3	18,66	5,62	2,13	0,42	44,62	0,43
5	t0	24,51	8,11	2,63	0,34	63,60	1,12
	t3	24,20	7,85	2,56	0,34	62,44	0,48
6	t0	29,87	9,91	3,16	0,29	80,60	1,14
	t3	29,30	9,29	3,06	0,31	76,99	0,59
7	t0	34,88	11,30	3,71	0,26	96,75	1,13
	t3	35,05	10,19	3,44	0,28	88,45	0,64

A3.6 : POIDS SECS DE LA PLANTE ENTIERE (g).

	serie1	serie2	serie+	serie4	serie5	serie6
T	3,371	9,077	14,870	10,128	11,642	13,364
1	4,689	10,494	14,486	10,089	14,008	12,252
2	6,078	10,066	14,027	9,891	11,397	10,880
3	6,637	8,900	19,305	11,901	10,003	17,433
4	9,082	10,372	22,718	10,060	10,287	19,363
5	8,353	8,507	22,358	10,057	9,755	13,751
6	8,180	9,922	17,448	9,824	9,458	13,470
7	5,904	9,961	13,217	8,103	11,693	13,783
8	6,432	8,998				

A3.7 : POIDS SECS (g) DES DIFFERENTES FRACTIONS DE LA PLANTE

		SERIE1	SERIE2	SERIE3	SERIE4	SERIE5	SERIE6	SERIE7
T	AG		0,082	0,167	0,132	0,142	0,164	0,149
	AD		1,286	1,853	1,179	1,542	1,524	2,056
	J	1,188	3,420	6,784	3,720	4,691	5,026	4,894
	G		1,942	4,464	2,310	2,695	3,345	3,414
	R	1,490	2,347	3,806	2,787	2,572	3,305	4,357
1	AG		0,093	0,193	0,170	0,151	0,144	0,145
	AD		1,158	2,005	1,421	1,377	1,385	1,904
	J	3,339	4,075	6,149	3,294	4,811	4,465	4,669
	G		2,757	4,405	2,481	3,769	3,112	3,337
	R	1,350	2,411	4,077	2,723	3,900	3,146	4,431
2	AG		0,104	0,201	0,142	0,112	0,156	0,150
	AD		1,194	1,852	1,215	1,024	1,326	1,592
	J	4,486	3,725	5,406	3,509	3,720	4,044	4,513
	G		2,468	4,414	2,450	3,398	2,511	3,954
	R	1,592	2,575	3,963	2,575	3,143	2,843	3,818
3	AG		0,083	0,159	0,144	0,151	0,200	0,119
	AD		1,141	1,569	1,447	1,273	2,348	1,815
	J	4,904	3,333	5,026	4,213	4,063	6,682	6,205
	G		2,049	3,698	2,635	2,668	3,849	5,787
	R	1,733	2,294	3,502	3,462	1,848	4,354	5,379
4	AG		0,080	0,147	0,137	0,164	0,170	0,141
	AD		1,045	1,385	1,319	1,323	2,042	2,150
	J	6,875	3,447	4,601	3,685	3,898	7,340	6,309
	G		2,965	3,291	2,305	2,381	5,601	6,879
	R	2,207	2,835	3,028	2,614	2,521	4,210	7,239
5	AG		0,063	0,177	0,137	0,165	0,132	0,113
	AD		0,908	1,829	1,319	1,236	1,355	2,068
	J	6,406	3,004	4,760	3,685	3,367	4,909	6,177
	G		2,225	3,595	2,305	2,284	3,998	6,662
	R	1,920	2,307	3,541	2,614	2,703	3,357	7,338
6	AG		0,068	0,164	0,139	0,107	0,117	0,181
	AD		0,856	1,594	1,259	0,946	1,238	1,963
	J	6,260	3,241	4,678	3,505	3,209	4,497	5,343
	G		2,969	3,460	2,414	2,587	4,277	4,646
	R	1,920	2,788	3,029	2,507	2,609	3,341	5,315
7	AG		0,076	0,167	0,114	0,134	0,131	0,125
	AD		0,870	1,340	1,104	1,236	1,613	1,433
	J	4,448	3,199	4,184	2,853	3,897	4,196	4,214
	G		3,089	3,697	1,926	2,702	2,461	3,028
	R	1,456	2,727	3,027	2,106	3,724	5,382	4,417
8	AG		0,113	0,164				
	AD		0,960	1,470				
	J	4,781	2,910	4,027				
	G		2,789	3,162				
	R	1,651	2,226	3,028				

A3.8 : TENEURS EN ELEMENTS DE LA PLANTE ENTIERE (%MS)

SERIE 1.

	K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	4,93	0,04	0,87	0,37	0,54	3,41	1,14
1	4,48	0,12	0,75	0,36	0,45	3,68	1,03
2	3,95	0,14	0,99	0,32	0,42	3,28	0,97
3	4,11	0,18	0,80	0,37	0,49	3,60	1,03
4	3,91	0,25	0,83	0,36	0,48	3,95	0,86
5	4,13	0,23	0,86	0,36	0,49	3,75	0,89
6	3,14	0,22	0,74	0,40	0,38	3,85	0,91
7	2,74	0,32	0,79	0,69	0,44	3,45	0,96
8	1,56	0,43	0,90	0,72	0,41	3,46	1,19

SERIE 2

	K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	5,22	0,00	0,70	0,55	0,45	3,59	0,77
1	5,52	0,04	0,79	0,63	0,81	3,85	0,71
2	5,63	0,05	0,57	0,53	0,56	3,93	0,71
3	5,48	0,08	0,58	0,54	0,73	3,76	0,73
4	5,95	0,13	0,50	0,57	0,62	4,22	0,83
5	5,68	0,12	0,44	0,60	0,46	4,11	0,90
6	5,55	0,18	0,34	0,62	0,62	4,24	0,75
7	5,97	0,27	0,35	0,66	0,65	3,79	0,83
8	5,52	0,27	0,23	0,67	0,62	4,00	0,73

SERIE 3

	K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	5,38	0,03	0,73	0,30	0,41	3,71	0,70
1	5,53	0,05	0,78	0,28	0,34	4,05	0,70
2	5,81	0,06	0,85	0,28	0,39	3,85	0,69
3	5,99	0,07	1,01	0,31	0,44	3,57	1,01
4	6,62	0,08	0,97	0,30	0,49	3,55	0,85
5	6,19	0,09	0,96	0,26	0,39	3,74	0,67
6	5,90	0,09	1,03	0,22	0,38	3,58	0,73
7	6,18	0,11	1,11	0,21	0,45	3,77	1,10
8	7,01	0,12	1,09	0,19	0,57	4,04	0,82

A3.8 : TENEURS EN ELEMENTS DE LA PLANTE ENTIERE (%MS)

SERIE 4

	K	Ca	Mg	Cl	S	N	P
T	7,00	0,98	0,43	0,12	0,38	4,90	1,23
1	6,37	1,02	0,42	0,34	0,35	4,62	1,14
2	5,85	0,83	0,40	0,38	0,29	4,50	1,00
3	6,39	0,99	0,45	0,44	0,29	4,67	1,31
4	6,13	0,89	0,41	0,40	0,38	4,58	1,17
5	5,97	0,97	0,40	0,39	0,33	4,59	1,16
6	6,45	0,89	0,42	0,42	0,30	4,49	1,11
7	6,03	0,91	0,41	0,46	0,27	4,68	1,13

SERIE 5

	K	Ca	Mg	Cl	N	S	P
T	6,13	0,63	0,32	0,14	0,39	4,73	0,86
1	5,96	0,61	0,35	0,40	0,32	4,76	0,89
2	5,72	0,61	0,32	0,50	0,33	5,03	0,85
3	5,67	0,61	0,30	0,47	0,29	4,64	0,86
4	5,57	0,62	0,32	0,59	0,28	4,52	0,85
5	5,28	0,60	0,32	0,62	0,29	4,42	0,83
6	5,62	0,60	0,33	0,80	0,36	4,72	0,88
7	4,37	0,57	0,23	2,30	0,48	2,37	0,66

SERIE 6

	K	Ca	Mg	Cl	S	N	P
T	5,81	0,64	0,24	0,09	0,42	4,58	0,94
1	5,67	0,59	0,29	0,16	0,44	4,73	1,01
2	5,12	0,58	0,30	0,18	0,35	5,03	0,89
3	5,31	0,60	0,30	0,24	0,40	4,82	0,98
4	5,43	0,59	0,28	0,18	0,43	4,45	0,92
5	5,06	0,54	0,26	0,27	0,41	4,82	0,87
6	5,57	0,53	0,32	0,23	0,23	4,55	0,89
7	3,10	0,53	0,19	0,35	0,30	2,91	0,14

SERIE 7

	K	Ca	Mg	S	N	P
T	6,03	1,08	0,29	0,60	4,69	1,05
1	5,80	1,09	0,30	0,77	4,98	1,02
2	5,54	1,41	0,34	0,52	4,32	1,02
3	5,36	1,63	0,31	0,47	4,04	1,05
4	5,02	1,65	0,31	0,43	4,03	0,95
5	4,94	2,07	0,32	0,50	3,91	1,11
6	5,36	1,94	0,37	0,48	3,95	0,75
7	4,87	1,74	0,32	0,44	3,90	0,66

--

A3.9 : TENEURS (%MS) DANS LES DIFFERENTES PARTIES DE LA
PLANTE

SERIE 1.

		K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	PA	5,34	0,06	0,86	0,36	0,70	3,24	1,20
	R	4,61	0,02	0,88	0,38	0,42	3,54	1,09
1	PA	4,64	0,18	0,74	0,33	0,68	3,42	1,09
	R	4,42	0,10	0,76	0,37	0,35	3,78	1,00
2	PA	4,04	0,13	1,06	0,31	0,66	2,90	1,07
	R	3,92	0,14	0,96	0,33	0,34	3,42	0,93
3	PA	4,55	0,36	0,86	0,38	0,67	3,26	1,15
	R	3,95	0,12	0,78	0,37	0,43	3,72	0,99
4	PA	4,43	0,52	0,92	0,39	0,74	2,98	0,99
	R	3,74	0,16	0,80	0,35	0,40	4,26	0,82
5	PA	4,24	0,46	0,72	0,37	0,70	3,32	0,91
	R	4,09	0,16	0,90	0,36	0,43	3,88	0,89
6	PA	3,07	0,46	0,82	0,50	0,53	3,04	1,01
	R	3,16	0,14	0,72	0,37	0,34	4,10	0,88
7	PA	2,38	0,88	0,84	0,58	0,74	3,42	0,98
	R	2,86	0,14	0,78	0,72	0,34	3,46	0,95
8	PA	1,06	1,08	0,84	0,82	0,64	2,82	1,09
	R	1,73	0,20	0,92	0,69	0,33	3,68	1,22

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE

SERIE 2

		K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	AG	2,80	0,00	3,54	0,52	1,62	2,64	1,39
	AD	3,60	0,00	1,40	0,45	0,49	3,59	0,86
	J	4,84	0,00	0,52	0,50	0,38	3,97	0,70
	G	7,68	0,00	0,68	0,78	0,39	3,27	0,67
	R	4,72	0,00	0,50	0,47	0,53	3,34	0,89
1	AG	2,37	0,11	2,37	0,43	2,20	2,83	1,03
	AD	3,27	0,00	2,23	0,51	0,64	3,48	0,80
	J	4,34	0,04	0,54	0,51	0,41	3,83	0,64
	G	7,76	0,03	0,74	0,92	0,46	4,41	0,65
	R	6,16	0,08	0,50	0,56	1,91	3,46	0,85
2	AG	2,21	0,18	2,40	0,51	1,48	2,92	1,17
	AD	3,23	0,01	1,37	0,38	0,53	3,69	0,71
	J	5,02	0,02	0,42	0,46	0,47	3,73	0,65
	G	7,86	0,02	0,56	0,72	0,48	4,55	0,72
	R	5,64	0,14	0,36	0,51	0,76	3,78	0,78
3	AG	2,41	0,28	2,53	0,55	1,39	2,77	1,18
	AD	3,03	0,00	1,27	0,42	0,41	3,69	0,92
	J	5,26	0,01	0,42	0,46	0,41	3,89	0,56
	G	8,26	0,06	0,56	0,76	0,46	3,43	0,76
	R	4,66	0,22	0,40	0,51	1,59	3,92	0,84
4	AG	2,87	0,54	3,37	0,82	1,66	3,10	1,23
	AD	3,20	0,00	1,20	0,50	0,45	3,94	0,99
	J	5,44	0,02	0,36	0,49	0,44	4,17	0,78
	G	7,76	0,07	0,48	0,69	0,56	4,99	0,79
	R	5,76	0,35	0,36	0,56	0,94	3,62	0,85
5	AG	2,38	0,37	2,06	0,76	1,25	3,01	1,25
	AD	3,17	0,00	1,00	0,56	0,58	3,69	1,97
	J	5,16	0,01	0,38	0,53	0,26	4,22	0,78
	G	8,72	0,07	0,38	0,88	0,31	4,45	0,75
	R	4,52	0,37	0,30	0,43	0,79	3,85	0,77
6	AG	2,65	0,56	2,06	0,85	1,85	3,14	1,10
	AD	3,27	0,00	1,10	0,76	0,50	4,24	1,04
	J	5,20	0,02	0,28	0,58	0,41	4,36	0,78
	G	6,88	0,04	0,22	0,70	0,38	4,91	0,56
	R	5,32	0,56	0,28	0,52	1,13	3,41	0,83
7	AG	3,03	0,87	1,32	1,13	2,05	2,92	1,39
	AD	3,33	0,00	1,06	0,79	0,51	4,69	1,16
	J	5,42	0,02	0,30	0,62	0,48	4,45	0,89
	G	7,38	0,08	0,26	0,77	0,42	3,53	0,74
	R	5,94	0,83	0,24	0,52	1,13	3,05	0,74
8	AG	2,21	0,58	0,97	0,82	1,22	2,89	0,83
	AD	3,07	0,02	0,43	0,89	0,67	3,48	1,01
	J	4,52	0,01	0,18	0,61	0,32	4,41	0,65
	G	7,50	0,10	0,18	0,79	0,42	4,23	0,72
	R	5,56	0,90	0,24	0,49	1,20	3,46	0,74

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE

SERIE 3

		K	Na	Ca	Mg	S	N	P
T	AG	2,08	0,00	2,77	0,43	0,90	2,76	0,84
	AD	3,56	0,05	1,26	0,32	0,20	3,99	0,74
	J	4,76	0,01	0,56	0,24	0,45	3,91	0,67
	G	6,92	0,02	0,66	0,36	0,21	3,68	0,65
	R	5,72	0,05	0,76	0,31	0,67	3,29	0,80
1	AG	2,99	0,14	2,62	0,39	0,61	3,03	0,94
	AD	3,62	0,02	1,30	0,27	0,38	4,54	0,62
	J	4,80	0,00	0,58	0,22	0,28	4,42	0,60
	G	7,48	0,04	0,76	0,35	0,24	3,96	0,63
	R	5,56	0,13	0,74	0,29	0,51	3,40	0,95
2	AG	1,97	0,08	2,89	0,35	0,55	2,85	0,86
	AD	3,42	0,01	1,20	0,24	0,26	4,02	0,95
	J	5,32	0,01	0,70	0,24	0,29	4,38	0,62
	G	7,48	0,03	0,76	0,34	0,27	3,73	0,65
	R	5,94	0,20	0,88	0,28	0,73	3,24	0,69
3	AG	2,10	0,12	3,31	0,41	0,93	2,67	1,10
	AD	3,54	0,00	1,48	0,28	0,27	4,22	0,95
	J	5,72	0,01	0,84	0,28	0,30	4,30	0,97
	G	6,94	0,03	0,96	0,36	0,27	2,83	0,88
	R	6,68	0,22	1,00	0,30	0,88	3,04	1,23
4	AG	2,48	0,27	3,02	0,35	0,80	2,67	1,14
	AD	3,36	0,02	1,68	0,25	0,22	4,22	0,80
	J	5,74	0,00	0,78	0,25	0,27	4,02	0,80
	G	8,76	0,03	0,94	0,37	0,34	3,60	0,89
	R	7,34	0,38	0,88	0,31	1,10	2,53	0,90
5	AG	3,14	0,33	3,07	0,35	0,51	2,75	1,11
	AD	3,70	0,01	1,66	0,22	0,26	3,91	0,70
	J	5,46	0,00	0,70	0,22	0,26	4,33	0,66
	G	8,28	0,03	1,00	0,36	0,30	3,45	0,67
	R	6,59	0,29	0,82	0,23	0,72	3,24	0,63
6	AG	2,57	0,23	3,03	0,30	0,57	2,69	1,07
	AD	3,46	0,02	1,82	0,21	0,27	4,41	1,24
	J	5,84	0,02	0,76	0,21	0,29	4,10	0,65
	G	7,62	0,04	0,94	0,28	0,25	3,32	0,63
	R	5,50	0,31	1,04	0,16	0,72	2,68	0,70
7	AG	2,77	0,48	3,31	0,26	0,72	2,81	1,14
	AD	3,66	0,02	1,96	0,17	0,28	4,17	0,68
	J	6,28	0,01	0,88	0,21	0,31	4,17	1,11
	G	6,78	0,04	0,92	0,25	0,23	4,04	1,03
	R	6,60	0,34	1,18	0,19	0,97	2,75	1,35
8	AG	2,98	0,40	3,36	0,22	0,74	3,02	1,19
	AD	3,88	0,03	1,62	0,11	0,37	4,30	0,46
	J	6,08	0,02	0,82	0,16	0,44	4,25	0,56
	G	9,82	0,06	0,96	0,28	0,28	4,72	1,02
	R	7,04	0,35	1,20	0,16	1,14	2,98	1,11

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE

SERIE 4

		K	Ca	Mg	Cl	S	N	P
T	AG	3,33	2,75	1,00	0,35	0,70	3,19	1,15
	AD	3,41	1,71	0,39	0,10	0,18	5,85	1,09
	J	4,57	0,74	0,33	0,10	0,47	5,11	1,15
	G	7,62	0,90	0,49	0,16	0,18	5,29	1,16
	R	11,42	0,96	0,51	0,10	0,50	3,97	1,45
1	AG	3,03	2,88	0,55	0,38	0,61	3,25	1,13
	AD	3,75	1,94	0,40	0,13	0,17	5,63	0,99
	J	4,31	0,95	0,32	0,24	0,33	4,76	1,12
	G	5,32	0,70	0,47	0,41	0,34	4,70	1,12
	R	9,60	0,80	0,49	0,52	0,47	3,92	1,25
2	AG	3,46	3,85	0,90	0,43	0,53	3,62	1,67
	AD	3,71	1,39	0,33	0,16	0,23	4,90	1,02
	J	4,31	0,64	0,25	0,23	0,21	4,85	0,98
	G	5,32	0,78	0,39	0,44	0,15	4,33	0,95
	R	9,60	0,72	0,63	0,64	0,54	4,06	1,04
3	AG	3,02	4,15	0,77	0,35	0,41	3,43	1,11
	AD	3,13	1,72	0,38	0,19	0,20	5,10	1,16
	J	4,31	0,77	0,29	0,24	0,27	4,98	1,51
	G	6,44	1,16	0,51	0,58	0,18	5,24	1,11
	R	10,37	0,68	0,63	0,68	0,44	3,72	1,30
4	AG	2,64	4,53	0,53	0,40	0,23	3,21	1,67
	AD	3,19	1,82	0,42	0,17	0,37	5,46	1,02
	J	4,46	0,59	0,25	0,22	0,46	4,87	1,09
	G	5,86	0,77	0,46	0,49	0,26	5,18	1,25
	R	10,37	0,75	0,57	0,69	0,40	3,26	1,28
5	AG	3,75	6,09	0,73	0,39	0,39	3,87	2,88
	AD	3,41	1,50	0,36	0,18	0,43	5,09	0,88
	J	4,39	0,73	0,24	0,25	0,20	4,41	1,04
	G	5,77	0,64	0,44	0,42	0,33	5,13	1,09
	R	10,49	1,01	0,63	0,70	0,47	4,02	1,49
6	AG	2,54	3,46	0,49	0,54	0,34	3,31	1,36
	AD	3,34	1,79	0,38	0,19	0,23	5,04	1,04
	J	5,02	0,67	0,27	0,24	0,29	4,68	0,89
	G	7,10	0,68	0,42	0,53	0,17	5,24	1,86
	R	9,60	0,82	0,66	0,69	0,48	3,29	1,43
7	AG	3,40	2,44	0,51	0,61	0,40	3,63	1,44
	AD	3,46	1,56	0,38	0,22	0,17	5,21	1,82
	J	5,02	0,83	0,27	0,30	0,10	4,76	1,67
	G	7,31	0,73	0,47	0,60	0,46	5,11	1,93
	R	7,71	0,76	0,54	0,68	0,37	3,96	1,56

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE
SERIE 5.

		K	Ca	Mg	Cl	S	N	P
T	AG	2,60	3,08	0,52	0,70	0,42	2,76	0,87
	AD	3,97	1,08	0,26	0,17	0,19	4,50	0,71
	J	4,65	0,45	0,21	0,08	0,44	4,76	0,81
	G	6,56	0,51	0,34	0,21	0,19	5,01	0,78
	R	9,89	0,69	0,52	0,11	0,62	4,61	1,13
1	AG	2,23	3,54	0,62	0,81	0,21	2,86	1,15
	AD	4,18	1,28	0,33	0,11	0,40	4,62	0,97
	J	4,45	0,46	0,22	0,22	0,26	5,13	0,86
	G	7,01	0,49	0,39	0,55	0,18	5,05	0,79
	R	7,58	0,57	0,46	0,56	0,51	4,14	0,98
2	AG	2,46	3,37	0,56	2,20	0,23	3,51	1,13
	AD	4,26	1,28	0,30	0,19	0,31	5,54	0,96
	J	5,10	0,51	0,23	0,25	0,23	5,83	0,90
	G	4,52	0,37	0,23	0,52	0,15	4,96	0,59
	R	8,36	0,67	0,52	0,83	0,64	4,05	1,01
3	AG	2,41	2,63	0,41	0,62	0,31	3,47	0,96
	AD	3,46	1,02	0,22	0,21	0,18	4,45	0,77
	J	4,36	0,43	0,20	0,25	0,15	4,74	0,79
	G	6,30	0,59	0,32	0,47	0,29	4,50	0,79
	R	9,45	0,58	0,55	1,10	0,65	4,87	1,16
4	AG	2,08	5,51	0,51	1,44	0,51	2,97	0,89
	AD	3,84	0,92	0,23	0,28	0,19	4,72	0,85
	J	4,14	0,47	0,19	0,34	0,21	4,61	0,80
	G	5,59	0,39	0,28	0,58	0,14	4,53	0,68
	R	8,91	0,58	0,58	1,09	0,55	4,35	1,10
5	AG	2,66	2,78	0,53	0,81	0,61	3,55	1,06
	AD	3,69	0,96	0,24	0,31	0,28	4,71	0,77
	J	3,97	0,45	0,19	0,38	0,23	4,71	0,74
	G	6,61	0,51	0,37	0,64	0,19	4,81	0,86
	R	6,66	0,58	0,45	1,05	0,45	3,64	0,92
6	AG	2,49	2,62	0,47	2,20	0,70	3,01	1,16
	AD	3,47	1,02	0,25	0,39	0,24	4,69	0,83
	J	4,29	0,53	0,21	0,45	0,20	5,02	0,83
	G	6,27	0,49	0,32	0,85	0,26	5,10	0,79
	R	7,52	0,57	0,51	1,28	0,67	4,05	1,02
7	AG	1,75	2,86	0,47	2,73	0,62	2,34	1,11
	AD	2,74	0,98	0,11	0,90	0,48	3,36	0,71
	J	3,65	0,46	0,19	1,08	0,34	2,49	0,66
	G	5,93	0,56	0,31	2,82	0,24	2,31	0,70
	R	4,63	0,47	0,23	3,64	0,81	1,95	0,61

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE

SERIE 6

		K	Ca	Mg	Cl	S	N	P
T	AG	3,72	3,69	0,65	0,16	0,61	3,39	1,20
	AD	3,42	0,99	0,19	0,06	0,32	5,55	0,67
	J	4,46	0,51	0,16	0,07	0,30	5,34	0,80
	G	7,11	0,49	0,28	0,14	0,16	4,46	0,95
	R	7,76	0,67	0,34	0,07	0,90	3,16	1,27
1	AG	3,42	3,24	0,54	0,28	0,22	4,06	1,24
	AD	3,09	1,08	0,25	0,09	0,32	4,90	0,81
	J	4,10	0,39	0,16	0,14	0,28	5,27	0,80
	G	7,45	0,51	0,32	0,20	0,32	4,54	1,00
	R	7,37	0,60	0,45	0,16	0,85	4,12	1,41
2	AG	4,58	3,24	0,84	0,39	0,31	4,33	1,32
	AD	3,04	1,03	0,25	0,10	0,27	4,99	0,81
	J	3,20	0,30	0,13	0,15	0,11	5,32	0,62
	G	7,20	0,54	0,33	0,25	0,20	4,49	0,97
	R	7,00	0,64	0,51	0,20	0,88	5,15	1,23
3	AG	3,68	2,57	0,56	0,22	0,28	3,24	1,27
	AD	3,11	1,01	0,27	0,14	0,31	5,03	0,87
	J	4,19	0,36	0,18	0,18	0,24	5,08	0,83
	G	6,76	0,48	0,34	0,43	0,25	4,87	0,92
	R	7,02	0,75	0,47	0,23	0,84	4,34	1,30
4	AG	1,91	3,44	0,43	0,21	0,12	3,57	1,10
	AD	3,02	1,12	0,24	0,09	0,43	5,14	0,77
	J	4,24	0,45	0,18	0,15	0,18	4,68	0,75
	G	7,19	0,44	0,31	0,25	0,33	4,58	0,99
	R	6,49	0,64	0,44	0,18	1,02	3,58	1,19
5	AG	3,45	2,94	0,53	0,38	0,89	4,31	1,18
	AD	2,93	1,04	0,26	0,10	0,26	4,91	0,76
	J	3,96	0,46	0,17	0,14	0,21	4,95	0,80
	G	5,90	0,45	0,22	0,36	0,30	4,92	0,89
	R	6,60	0,46	0,41	0,42	0,89	4,49	0,98
6	AG	3,48	3,00	0,51	0,43	1,07	3,76	0,90
	AD	2,76	0,97	0,24	0,12	0,29	4,65	0,69
	J	4,12	0,44	0,19	0,16	0,26	4,59	0,79
	G	6,42	0,39	0,29	0,32	0,26	4,84	0,89
	R	7,56	0,58	0,55	0,24	0,10	4,12	1,08
7	AG	3,23	3,06	0,47	0,49	0,24	2,85	0,53
	AD	2,51	0,94	0,18	0,30	0,19	3,42	0,09
	J	2,57	0,36	0,12	0,52	0,16	3,28	0,12
	G	3,77	0,57	0,22	0,34	0,20	3,15	0,16
	R	3,37	0,47	0,23	0,24	0,48	2,35	0,14

A3.9 : TENEURS (%MS) DES DIFFERENTES PARTIES DE LA PLANTE

SERIE 7.

		K	Ca	Mg	S	N	P
T	AG	2,75	4,31	0,45	0,36	4,61	1,31
	AD	4,19	1,44	0,30	0,47	5,96	1,10
	J	5,23	0,74	0,21	0,43	5,21	1,05
	G	8,01	0,95	0,36	0,42	4,10	0,92
	R	6,38	1,30	0,33	1,01	3,96	1,11
1	AG	2,75	5,29	0,41	0,45	3,85	1,21
	AD	3,51	1,80	0,31	0,48	5,63	0,98
	J	5,08	0,75	0,23	0,51	5,90	1,09
	G	7,63	1,05	0,36	0,41	4,45	0,94
	R	6,28	1,03	0,34	1,44	4,18	1,01
2	AG	5,56	6,60	0,68	0,74	4,24	1,19
	AD	3,40	2,93	0,48	0,48	5,02	0,88
	J	4,59	0,85	0,23	0,36	5,14	1,01
	G	6,50	1,10	0,39	0,31	3,68	0,89
	R	6,57	1,55	0,33	0,93	3,73	1,22
3	AG	2,45	6,23	0,53	0,67	3,87	0,56
	AD	2,98	2,26	0,38	0,34	5,11	0,67
	J	4,41	0,84	0,23	0,31	4,14	0,79
	G	6,35	0,97	0,34	0,52	3,79	0,68
	R	6,24	2,92	0,35	0,64	3,85	1,88
4	AG	4,21	6,84	0,70	0,59	4,38	1,04
	AD	3,03	3,28	0,46	0,40	3,79	0,63
	J	3,86	1,05	0,24	0,33	4,55	0,75
	G	5,31	0,94	0,30	0,24	4,14	0,62
	R	6,37	2,24	0,33	0,70	3,54	1,54
5	AG	2,86	7,55	0,63	0,39	4,44	0,96
	AD	2,46	2,91	0,37	0,25	4,81	0,55
	J	3,65	0,86	0,21	0,40	4,48	0,63
	G	5,71	1,03	0,33	0,28	4,22	0,71
	R	6,06	3,71	0,39	0,87	2,91	2,02
6	AG	5,25	7,97	0,83	0,38	4,80	0,38
	AD	3,69	3,77	0,46	0,22	3,83	0,46
	J	3,58	1,08	0,22	0,31	4,16	0,62
	G	5,85	1,26	0,37	0,37	4,18	0,73
	R	7,34	2,53	0,47	0,85	3,57	1,02
7	AG	5,24	5,95	0,64	0,34	5,12	0,41
	AD	2,71	3,19	0,30	0,22	3,14	0,39
	J	3,50	1,13	0,20	0,47	3,87	0,50
	G	5,05	1,22	0,31	0,13	3,97	0,56
	R	6,74	2,09	0,43	0,70	4,08	0,96

ANNEXE 4

A4.1 : CONSTANTES UTILISEES POUR LE CALCUL DES COEFFICIENTS D'ACTIVITE DES ESPECES

De la même façon que dans le programme GYPSOL (VALLES, 1985), les constantes de la loi de DEBYE-HUCKEL étendue et les constantes b permettant de calculer le coefficient osmotique sont déterminés en fonction de la température, à partir des données de GARRELS et CHRIST (1965), HELGESON et al. (1971) et HELGESON et KIRKHAM (1974). Il s'agit d'une interpolation curviligne à partir des valeurs de ces paramètres à 0°, 25°, 60° et 100°C. On obtient :

$$A = 4,9034 \cdot 10^{-4} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{1,1687} + 0,4884$$

$$B = (1,5588 \cdot 10^{-4} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{1,0306} + 0,3241) \cdot 10^8$$

$$C = 1,5100 \cdot 10^{-2} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{0,1367} + 0,0174$$

$$b_1 = 4,1320 \cdot 10^{-2} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{0,5387} + 1,22$$

$$b_2 = 4,2019 \cdot 10^{-4} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{0,9784} + 3,492 \cdot 10^{-2}$$

$$b_3 = - 2,7053 \cdot 10^{-4} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{0,4183} + 1,50 \cdot 10^{-2}$$

$$b_4 = - 4,6195 \cdot 10^{-8} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{2,1599} - 6,666 \cdot 10^{-4}$$

Les coefficients α et β permettant de calculer les coefficients d'activité des espèces neutres ont été extrapolés à partir des mesures du CO₂ dissous publiées par HELGESON (1969) :

$$\alpha = -3,1279 \cdot 10^{-3} \cdot (T^{\circ}\text{C})^{0,7917} + 0,31$$

$$\beta = 1,0184 \cdot 10^{-4} \cdot (T^{\circ}\text{C}) - 6,4559 \cdot 10^{-3} \cdot (T^{\circ}\text{C}) + 1,119$$

Les valeurs des constantes a° de DEBYE-HUCKEL sont celles retenues par KLOTZ (1964) et TRUESDELL et JONES (1974) pour la plupart des espèces. Pour les autres, c'est-à-dire pour celles comprenant de l'EDTA, nous avons retenu la valeur de 6,0. Ces différentes valeurs sont présentées dans le tableau :

Tableau : Constantes a° de DEBYE-HUCKEL

a° · 10 ⁸ cm	espèces aqueuses	a° · 10 ⁸ cm	espèces aqueuses
9,0	H ⁺ , Fe ³⁺	4,3	NaSO ₄ ⁻
8,0	Mg ²⁺	4,0	Na ⁺ , SO ₄ ²⁻ , PO ₄ ³⁻
6,0	Ca ²⁺ , Fe ²⁺ , Mn ²⁺ Zn ²⁺ , Cu ²⁺ , espèces EDTA	3,5	et autres espèces aqueuses (*) KSO ₄ ⁻ , OH ⁻
5,2	CaHCO ₃ ⁺	3,0	K ⁺ , Cl ⁻
4,5	CO ₃ ²⁻ , HCO ₃ ⁻	2,5	Cu ⁺

(*) le a° des espèces non citées est égal à 4,0 · 10⁻⁸ cm

A4.2 : Equations de dissociation et constantes thermodynamiques d'équilibres des espèces aqueuses et des couples rédox pris en compte dans le modèle.

Espèce aqueuse ou couple rédox	Equation de dissociation	logK (25°C)	Refs.
H2O	H2O	H+ + OH-	-14 (1)
H+			
OH-			
H2CO3*	H2CO3*	HCO3- + H+	-6,35 (21)
CO2(g)	H2CO3*	CO2 + H2O	+1,46 (2)
HCO3-	HCO3-	CO3-- + H+	-10,32 (2)
CO3--			
H2PO4-	H2PO4-	PO4--- + 2H+	-19,55 (22)
HPO4--	HPO4--	PO4--- + H+	-12,34 (8)
PO4---			
H4L*	H4L*	H+ + H3L-	-1,99 (12)
H3L-	H3L-	H+ + H2L--	-2,67 (12)
H2L--	H2L--	H+ + HL---	-6,16 (12)
HL---	HL---	H+ + L----	-10,26 (12)
L----			
K+			
KS04-	KS04-	K+ + S04--	-0,84 (2)
KHPO4-	KHPO4-	K+ + H+ + PO4---	-13,08 (24)
KL---	KL---	K+ + L----	-0,96 (13)
KHL--	KHL--	K+ + HL---	+0,31 (13)
Na+			
NaS04-	NaS04-	Na+ + S04--	-1,06 (4)
NaHPO4-	NaHPO4-	Na+ + HPO4--	-0,85 (9)
NaHCO3*	NaHCO3*	Na+ + HCO3-	+0,25 (5)
NaL---	NaL---	Na+ + L----	-1,79 (13)
NaHL--	NaHL--	Na+ + HL---	-0,49 (13)
Ca++			
CaS04*	CaS04*	Ca++ + S04--	-2,31 (2)
CaP04-	CaP04-	Ca++ + P04--	-6,47 (4a)
CaHPO4*	CaHPO4*	Ca++ + HPO4--	-2,74 (10)
CaHCO3+	CaHCO3+	Ca++ + HCO3-	-1,26 (4)
CaCO3*	CaCO3*	Ca++ + CO3--	-3,20 (2)
CaL--	CaL--	Ca++ + L----	-10,59 (14)
CaHL-	CaHL-	Ca++ + HL---	-3,51 (15)
Mg++			
MgS04*	MgS04*	Mg++ + S04--	-2,25 (2)
MgP04-	MgP04-	Mg++ + P04--	-6,47 (4a)
MgHPO4*	MgHPO4*	Mg++ + HPO4-	-2,87 (10)
MgH2P04+	MgH2P04+	Mg++ + 2H+ + P04---	-20,99 (4a)
MgCO3*	MgCO3*	Mg++ + CO3--	-3,40 (4)
MgHCO3+	MgHCO3+	Mg++ + HCO3-	-0,90 (4)
MgOH+	MgOH+	Mg++ + OH-	-2,58 (6)
MgL--	MgL--	Mg++ + L----	-8,69 (15)
MgHL-	MgHL-	Mg++ + HL---	-2,28 (15)
Fe++			
FeS04*	FeS04*	Fe++ + S04--	-2,25 (20)
FeOH+	FeOH+	Fe++ + OH-	-5,69 (3)
FeP04-	FeP04- + H+	Fe++ + HPO4--	+4,91 (20)
FeHPO4*	FeHPO4*	Fe++ + HPO4--	-3,60 (11)
FeH2P04+	FeH2P04+	Fe++ + H+ + HPO4--	-9,91 (20)
FeL--	FeL--	Fe++ + L----	-14,20 (15)
FeHL-	FeHL-	Fe++ + HL---	-6,86 (15)
Fe+++			
FeOH++	FeOH++	Fe+++ + OH-	-11,80 (4)
Fe(OH)2+	Fe(OH)2+	Fe+++ + 2OH-	-20,84 (3)
FeCl++	FeCl++	Fe+++ + Cl-	-1,48 (7)
FeHPO4+	FeHPO4+	Fe+++ + HPO4--	-10,27 (20)

A4.2 (suite)

FeL-	FeL-	Fe+++ + L----	-23,65	(16)
FeHL*	FeHL*	Fe+++ + HL---	-14,59	(16)
	FeHL*	FeL- + H+	-1,20	(17)
FeLOH--	FeLOH--	FeL- + OH-	-6,50	(17)
Mn++				
MnSO4*	MnSO4*	Mn++ + SO4--	-2,25	(20)
MnHPO4*	MnHPO4*	Mn++ + HPO4--	-3,58	(20)
MnH2PO4+	MnH2PO4+	Mn++ + H+ + HPO4--	-8,71	(20)
MnCO3*	MnCO3*	Mn++ + CO3--	-6,50	(20)
MnL--	MnL--	Mn++ + L----	-14,04	(15)
MnHL-	MnHL-	Mn++ + HL---	-6,90	(15)
Mn+++				
MnL-	MnL-	Mn+++ + L----	-24,90	(18)
MnHL*	MnHL*	Mn+++ + HL---	-2,70	(19)
MnOHL--	MnL- + H2O	MnOHL-- + H+	-5,50	(19)
Zn++				
ZnCl+	ZnCl+	Zn++ + Cl-	-0,43	(20)
ZnCl2*	ZnCl2*	Zn++ + 2Cl-	-0,61	(20)
ZnCl3-	ZnCl3-	Zn++ + 3Cl-	-0,53	(20)
ZnSO4*	ZnSO4*	Zn++ + SO4--	-2,37	(20)
ZnPO4-	ZnPO4- + H+	Zn++ + HPO4--	+5,96	(20)
ZnHPO4*	ZnHPO4*	Zn++ + HPO4--	-3,29	(20)
ZnH2PO4+	ZnH2PO4+	Zn++ + H+ + HPO4--	-8,91	(20)
ZnL--	ZnL--	Zn++ + L----	-16,26	(15)
ZnHL-	ZnHL-	Zn++ + HL---	-9,0	(15)
Cu+				
CuCl2-	CuCl2-	Cu+ + 2Cl-	-4,94	(20)
CuCl3--	CuCl3--	Cu+ + 3Cl-	-5,14	(20)
Cu++				
CuCl+	CuCl+	Cu++ + Cl-	-0,01	(20)
CuCl2*	CuCl2*	Cu++ + 2Cl-	+0,69	(20)
CuOH+	CuOH+ + H+	Cu++ + H2O	+6,66	(20)
CuPO4-	CuPO4- + H+	Cu++ + HPO4--	+5,91	(20)
CuHPO4*	CuHPO4*	Cu++ + HPO4--	-4,09	(20)
CuH2PO4+	CuH2PO4+	Cu++ + H+ + HPO4--	-8,96	(20)
CuL--	CuL--	Cu++ + L----	-18,80	(15)
CuHL-	CuHL-	Cu++ + HL---	-11,54	(15)
B(OH)5-	B(OH)4- + H2O	B(OH)5- + H+	-12,30	(7)
B(OH)4-	B(OH)3* + H2O	B(OH)4- + H+	-9,33	(7)
MoO4--				
H2MoO4*	H2MoO4--	H+ + HMoO4-	-1,84	(7)
MoO2OH+	MoO2OH+ + H2O	H2MoO4 + H+	-1,04	(7)
MoO2++	MoO2++ + H2O	MoO2OH+ + H+	-0,45	(7)
HMoO4-	HMoO4-	MoO4-- + H+	-5,01	(7)
Fe+++/Fe++	Fe+++ + e-	Fe++	+13,03	(1)
Mn+++/Mn++	Mn+++ + e-	Mn++	+25,28	(7)
Cu++/Cu+	Cu++ + e-	Cu+	+2,68	(23)
Cl-				
SO4--				
NO3-				
O2				

(1):LATIMER (1952),(2):HELGESON (1969),(3):LANGMUIR (1969),(4):KHARAKA et BARNES (1973),(5):TRUESDELL et JONES (1974),(6):GARRELS et CHRIST (1965),cités par FRITZ (1975) - (4a):KHARAKA et BARNES (1973) cité par FRITZ (1981) - (7):NAUMOV et al. (1971) - (8):WAGMAN et al. (1970),(9):PATEL et al. (1974),(10):CHUGHTAI et al. (1968),(11):NRIAGU (1972) cités par VIELLARD (1978) - (12):KROT et al.(1962),(13):BOOTS et al. (1965),(14):GRIMES et al. (1963),(15):ANDEREGG (1964),(16):ZHIRNOVA et al. (1967),(17):BOTTARI et al. (1967),(18):TANAKA et al. (1965),(19):YOSHINO et al.(1962),(21):HELGESON (1967),cités par SILLEN et MARTELL (1971) - (20):WOLERY (1979) - (22):SMITH et MARTELL (1976) cités par VIELLARD et TARDY (1984) - (23):FRITZ (1981) - (24):VIELLARD (1978).