ABSORPTION ET DISTRIBUTION DU ^{35}S CHEZ QUELQUES CULTURES TROPICALES

I. — ARACHIDE

M^me J. BRZOZOWSKA et P. HANOWER

ORSTOM, Centre scientifique et technique de Bondy (Seine). Laboratoire du métabolisme

I. — INTRODUCTION

Les travaux portant sur l'absorption, la translocation et la répartition du soufre chez les végétaux sont relativement peu nombreux et leurs conclusions parfois contradictoires. Au cours des dernières 40 années, les opinions concernant la mobilité du soufre ont varié. Aucune revue sur cette question n'ayant été faite en langue française, nous avons cru utile de donner ici quelques précisions à ce sujet.

Ainsi Rippel [24] classe le soufre à côté du calcium, dans le groupe des « éléments peu mobiles ». Il constate que chez les arbres à feuillage caduc il n'y a pas de migration du soufre depuis les régions d'accumulation vers les tissus jeunes, au début de la croissance au printemps. Marsh [16] trouve peu de soufre dans les feuilles de pommier à l'époque précédant la défoliation, et en conclut que le soufre ressemble au calcium en ce qu'il est peu mobile. Nightingale et Coll. [20] constatent que chez les plants de tomates déficients en S, cet élément est capable de migrer depuis les tissus âgés vers le méristème où il est réutilisé. Wood et Barrien [27] signalent l'accumulation de sulfate dans les feuilles de graminées déficientes en S, en expliquant ce fait par l'absence de translocation du sulfate vers les tiges et les racines. Wood [28] conclut que chez les plantes en pleine maturité, le sulfate dans les feuilles est relativement immobile.

L'emploi des isotopes radioactifs et le développement de la technique autoradiographique marquent une étape nouvelle dans les études sur l'absorption et la translocation de nombreux éléments dans les végétaux. Thomas et Coll. [25] sont les premiers à utiliser le radiosoufre dans les études de la nutrition des plantes. A la suite de leurs travaux sur blé et orge carencés et sur maïs non carencé en S, réalisés par la technique de comptage de la radioactivité du ^{35}S, ils concluent à la mobilité de cet élément. Ils constatent l'absorption rapide racines-feuilles, puis la translocation vers les graines au fur et à mesure du développement de la plante. Les plantes déficientes en soufre absorbent le radiosulfate plus rapidement que les plantes non déficientes.

La technique autoradiographique avec ^{35}S est appliquée pour la première fois par Harrison et Coll. [12] sur les coupes des feuilles et des graines du blé. Fried [9] utilise la technique autoradiographique pour l'étude de la distribution du radiosulfate chez la luzerne cultivée sur un milieu pauvre en S. Il constate une accumulation du soufre absorbé par les racines, surtout dans les jeunes feuilles et plus particulièrement dans les tissus interveinaux. Thomas et Coll. [26] démontrent la mobilité du soufre en étudiant l'absorption foliaire du radiosulfate par la luzerne à tiges multiples et l'absorption radiculaire chez la luzerne carencée en S. Dans le premier cas, le ^{35}S se trouve transloqué vers les racines, puis apparaît dans les feuilles des tiges non traitées ; dans le deuxième cas, le radiosulfate migre vers les feuilles. Biddulph [1], [2], [4], étudie l'absorption, la translocation et la répartition du ^{35}S dans les jeunes plantes de haricot. Il considère le soufre comme un élément très mobile qui migre librement à travers les différents organes de la plante. Les racines et les feuilles primaires plus âgées cèdent le ^{35}S aux jeunes feuilles trifoliaires en développement. Il constate ensuite [3] que le radiosulfate absorbé par les racines migre directement depuis les racines vers les jeunes feuilles en quantités beaucoup plus importantes que vers les premières feuilles plus âgées. Dans les jeunes tissus, le soufre est rapidement intégré dans les processus métaboliques, et ainsi immobilisé. Cette fixation métabolique du soufre qui ne laisse qu'une petite fraction à la libre circulation dans la plante, explique en partie, selon Biddulph, les opinions antérieures sur l'immobilité de cet élément. Langston [14] décrivant le type de distribution du ^{35}S dans les plantes de tomate et de menthe, souligne l'accumulation du radiosoufre dans le mésophylle, et son absence dans les nervures des feuilles âgées. Sa répartition dans les jeunes feuilles est plus générale. Harris [11] compare l'absorption et le mouvement du ^{35}S appliqué sous forme de sulfate, soit aux racines, soit aux gynophores de l'arachide. Il en déduit que le soufre migre librement depuis ou vers les gynophores, selon l'organe auquel il a été appliqué. En cas de déficience en S dans la zone radiculaire, les gynophores absorbent plus de soufre afin d'en compenser la carence. L'auteur en conclut que le soufre est plus mobile que le calcium. Biswas [5], [6], constate la translocation rapide du ^{35}S dans les jeunes

O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence
n° 1506 ex 2.
Bois et Anal.
31 MAI 1965

plantes de petit pois et son accumulation dans les jeunes feuilles. En moins de 15 minutes après son absorption par les racines, le ^{35}S apparaît dans la feuille du sommet. Les feuilles inférieures deviennent radioactives à mesure qu'on prolonge le contact radiculaire avec le radiosulfate. Bugakova [7] observe que chez les plantes de soja ayant absorbé du ^{35}S le temps d'apparition du radioélément dans les feuilles augmente avec leur âge. Mitsui et Coll. [18] signalent une accumulation plus importante du $^{35}SO_4^{--}$ dans les jeunes feuilles de haricot en comparaison avec les feuilles plus âgées. Dejaegere [8] présente la distribution du ^{35}S chez le cotonnier. Sur les autoradiogrammes, le radiosoufre paraît être réparti uniformément entre les feuilles de différents étages, tandis que la distribution dans la même feuille démontre une accumulation plus prononcée dans le mésophylle que dans le système conducteur. Hanower et Coll. [10] notent que l'absorption et la translocation du ^{35}S appliqué soit aux racines, soit aux feuilles de l'arachide, est extrêmement rapide (au minimum : 40 cm/min.).

Les travaux publiés jusqu'à présent sur l'absorption et la distribution du soufre chez les plantes révèlent actuellement des faits qui semblent encore contradictoires et font ressortir un manque d'interprétation satisfaisant et uniforme des phénomènes observés. Certaines de ces contradictions ne sont qu'apparentes. Souvent, les résultats obtenus par les auteurs ne sont pas comparables. Ils se rapportent à des essais réalisés dans des conditions tout à fait différentes (divers niveaux d'alimentation des plantes en soufre, divers temps d'absorption et de distribution du ^{35}S, diverses doses du radio-élément, différents modes de préparation du matériel végétal en vue de l'autoradiographie, etc.). De plus, les auteurs ont travaillé sur des espèces différentes et le « type » de distribution trouvé pour une espèce n'est pas toujours valable pour une autre.

Le but principal de nos recherches, est l'étude du rôle du soufre dans le métabolisme général des plantes. Mais, en abordant ce sujet si vaste et complexe, nous avons été amenés à étudier, au préalable, le mouvement du soufre dans l'arachide, le cotonnier et le mil.

Le travail ci-dessous présente les résultats obtenus dans l'étude sur l'absorption du soufre chez l'arachide. Un aspect nouveau de ce travail est la comparaison à l'aide de la technique autoradiographique des « types » d'absorption et de répartition du ^{35}S chez les plantes carencées et non carencées en S (1).

II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE

A. — Cultures.

L'étude a été effectuée sur arachide, variété 28.204, sélectionnée par le C. R. A. de Bambey, cultivée en serre chaude, sur milieu liquide aéré, type Long Ashton [13], renouvelé toutes les semaines.

Le travail comportait trois séries d'essais dont deux ont été réalisées en 1962 et une en 1963.

Expérience n° 1 (1962).

Les plantes destinées à l'étude autoradiographique de la distribution du ^{35}S ont été mises en contact avec le radiosoufre à deux stades différents du développement :

a) au jeune stade de 5-6 feuilles, après 25 jours de végétation sur solution nutritive complète,

b) au stade de floraison, après 7 semaines de séjour en solution nutritive complète.

Expérience n° 2 (1962).

1) Après deux semaines de séjour en solution nutritive complète une partie des plantes, au stade de 5-6 feuilles, a été mise en contact avec du ^{35}S.

2) En même temps, les autres plantes ont été divisées en deux lots :

a) lot continuant à se développer sur solution nutritive complète,

b) lot mis sur solution nutritive sans soufre.

Au stade de la floraison, les plantes des deux lots ont été mises en contact avec du ^{35}S. Ce stade correspond à six semaines de végétation sur solution nutritive complète pour les plantes non carencées, et à deux semaines de séjour sur solution nutritive complète suivies de quatre semaines de végétation sur solution nutritive sans soufre pour les plantes carencées en cet élément.

Expérience n° 3 (1963).

Mise en végétation sur solutions nutritives, après séparation en trois lots :

a) lot sur solution complète,

b) lot sur solution complète pour deux semaines, puis sur solution sans soufre,

c) lot sur solution sans soufre dès le début.

Au stade de préfloraison, les plantes provenant des trois lots, ont été mises en contact avec du ^{35}S. Ce stade présentait, pour les plantes du lot *a*, quatre semaines de végétation sur solution nutritive complète, pour celles du lot *b*, deux semaines de séjour sur solution nutritive complète, suivies de deux semaines de végétation sans soufre et pour celles du lot *c*, quatre semaines de végétation sur solution nutritive sans soufre.

B. — Autoradiographie.

Le soufre radioactif a été utilisé sous forme de $H^2\ ^{35}SO_4$, fourni par le CEA de Saclay. La dose employée lors de la mise en contact des plantes avec le radioélément était de 1 mCi par litre de solution nutritive. Les temps de contact très courts adoptés dans nos expériences justifient, nous semble-t-il, l'emploi de cette dose relativement élevée du radioélé-

(1) Les autoradiogrammes ont été effectués par Mr. S. Cas, Technicien au Laboratoire du Métabolisme. Qu'il trouve ici l'expression de nos vifs remerciements.

ment. Dans les expériences réalisées en 1962 (Expériences n° 1 et 2) le $^{35}SO^{4--}$ a toujours été ajouté à la solution nutritive complète, et s'est trouvé ainsi dilué par le sulfate non radioactif.

En 1963 (Expérience n° 3), une modification a été apportée, tendant à augmenter l'intensité de l'absorption du ^{35}S : le $^{35}SO^{4--}$ a été ajouté à la solution nutritive sans soufre. Le radioélément s'est donc trouvé sans entraîneur, c'est ce qui a donné un marquage beaucoup plus fort des autoradiogrammes en 1963, en comparaison avec ceux de 1962.

Pour les essais préliminaires seulement, on a radiographié les plantes entières. Dans tous les autres essais, les plantes ont été découpées en différents organes, racines, tiges, feuilles, aussitôt après le contact avec le radioélément. Puis, on a radiographié les feuilles et les tiges. Les racines, très fortement radioactives, ont été éliminées. Nous avons été amenés à procéder à ce sectionnement des plantes, afin d'éviter la translocation du radioélément d'une feuille à l'autre, et des racines vers les tiges et les feuilles au cours du séchage ultérieur.

La préparation du matériel végétal en vue de l'autoradiographie pose un problème assez difficile à résoudre d'une manière satisfaisante. Selon la technique employée, des artéfacts dus à la translocation des éléments marqués au cours du séchage peuvent intervenir et modifier leur localisation dans la plante. Ainsi par exemple, Millikan [17] observe le phénomène de migration du manganèse radioactif du mésophylle vers les nervures dans les feuilles de petit pois séchées lentement à la température ambiante. Rice et Coll. [23] signalent le mouvement du 2,4-D marqué lors du séchage des plantes entières à 60° C, et préconisent leur sectionnement. Biddulph et Coll. [4] emploient le séchage rapide à l'étuve des plantes intactes de haricot, ayant absorbé le ^{35}S. Ils considèrent que toute blessure telle que le sectionnement, par exemple, provoque une translocation du radioélément à l'intérieur des tissus. Pallas et Coll. [21] constatent dans les feuilles et les tiges de haricot, au cours du séchage, un mouvement du 2,4-D marqué. Ils soulignent l'importance qu'il y a à procéder par fixation du matériel végétal par le froid, suivie de lyophylisation. Ce dernier point de vue semble commencer à prévaloir dans les travaux les plus récents. Ainsi Nelson et Coll. [19], à la suite d'une étude comparative des différents modes de préparation des autoradiogrammes des feuilles de soja traitées par les ^{14}C et ^{32}P, préconisent une technique de fixation des feuilles découpées à — 80°, suivie par une exposition au radio-film, à la température de — 20° C. Lévy [15] signale un artefact observé dans l'autoradiographie des plantes de haricot séchées à l'étuve à différentes températures. Contrairement aux constatations de Millikan cité ci-dessus, cet auteur observe que les nervures se vident du ^{32}P qui s'accumule dans les tissus parenchymenteux de la feuille. Le phénomène ne se présente pas dans les feuilles séchées par le froid sous vide.

Dans notre étude, nous avons utilisé deux technique différentes de séchage du matériel végétal précédant la mise en contact avec le radio-film :

a) séchage long à l'air libre,

b) séchage rapide à l'étuve à 120°-130° C.

La première technique employée par nous en 1962 a été remplacée en 1963 par l'autre qui a l'avantage de stopper rapidement la translocation du ^{35}S à l'intérieur des organes. En effet, lors du séchage à l'air libre, nous avons observé la migration du radioélément des nervures vers le limbe. Ce phénomène était surtout caractéristique pour les feuilles des plantes carencées en S. Les nervures se vidaient du ^{35}S et ne marquaient pas le film. Le soufre se portait là où la feuille (carencée) le réclamait impérieusement. Ce transport ne se reproduisait pas lors du séchage rapide.

Le sectionnement de la plante dès la fin du traitement permet une comparaison valable du marquage des feuilles de divers étages.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

A. — Analyse des résultats obtenus en 1962.

Expérience n° 1. — Absorption et distribution du ^{35}S en fonction des stades de la croissance des plantes.

a) Stade de six feuilles.

Les contacts avec la solution radioactive étaient de 5 min., 15 min., 30 min., 45 min., 1 h. et 2 h.

Temps d'exposition au radiofilm : 4 et 8 jours.

L'exposition de 4 jours s'étant avérée insuffisante, surtout dans les cas de 5 et 15 min., on a retenu l'exposition de 8 jours.

Cette série d'autoradiogrammes a permis de comparer l'intensité de l'absorption et de la migration du ^{35}S en fonction du temps de contact. Le contact de 5 min. marque déjà très nettement la tige ainsi que les feuilles. Il en ressort que le sulfate absorbé est immédiatement transporté par le système conducteur dans toutes les feuilles et jusqu'au sommet de la plante.

A mesure que l'on prolonge le contact avec la solution radioactive, on augmente l'intensité du marquage des organes de la plante.

La distribution du ^{35}S entre les feuilles de différents étages varie avec l'âge de la feuille. Les feuilles les plus jeunes, en voie de croissance active et qui sont le siège des synthèses les plus intenses, accumulent toujours le soufre plus abondamment. Ceci est valable pour les feuilles des tiges principales comme pour celles des tiges latérales. Les toutes jeunes feuilles de ces dernières sont souvent les plus marquées de toutes les feuilles de la plante.

Plus on prolonge le contact plante-solution radioactive, plus la différence de l'intensité de marquage des feuilles en fonction de leur âge s'accentue. Ainsi

par exemple, les autoradiogrammes des plantes, après 2 h. de contact, montrent que les deux premières feuilles sont peu marquées, les 3e et 4e le sont davantage, la 5e est déjà fortement marquée et enfin, la 6e feuille, la plus jeune, a très fortement impressionné les films.

Il est évident que le sulfate absorbé par les racines est transporté directement vers les jeunes feuilles en quantités plus importantes que vers les feuilles plus âgées. De ce fait, lorsqu'on prolonge le contact avec la solution radioactive, le ^{35}S s'accumule dans les zones méristématiques où il est intégré dans les processus métaboliques intenses. La radioactivité des feuilles âgées ne croît que très peu au cours du contact prolongé. Ces observations concordent avec les observations de la plupart des auteurs étudiant le mouvement et la distribution du soufre chez les végétaux comme par exemple Biwas [5], Biddulph [3], Bugakova [7], IRHO [22].

Les tiges et les pétioles sont fortement marqués sur tous les autoradiogrammes.

A l'exception des feuilles les plus jeunes marquées plutôt uniformément par le radiosoufre, dans toutes les autres feuilles les nervures sont très distinctes et plus marquées que le mésophylle.

b) Stade de floraison.

Contact avec la solution radioactive : 30 min. 1 h., 2 h.

Temps d'exposition : 8 h.

Le nombre de feuilles de la tige principale s'élève à 11.

A ce stade de la croissance, l'absorption du ^{35}S par la plante semble relativement moins intense qu'au stade de 6 feuilles, pour un temps égal de contact. L'ensemble des parties aériennes impressionne peu les radiofilms.

En examinant la répartition du ^{35}S entre les feuilles de différents étages, on constate à ce stade un mode de distribution particulier : les 4e et 5e feuilles impressionnent davantage les radiofilms que les 3 premières feuilles ; puis l'intensité diminue pour les 6e et 7e feuilles, ensuite et jusqu'au sommet, les feuilles sont de plus en plus marquées. La feuille la plus jeune reste, comme au jeune stade, la plus radioactive de toutes.

Nous reviendrons plus loin sur ce phénomène. Ici également, le ^{35}S marque bien les nervures des feuilles âgées. Dans les feuilles plus jeunes, à partir de la 8e, les nervures principales se trouvent vidées du ^{35}S.

Expérience n° 2.

a) Redistribution du ^{35}S. (5–6 feuilles).

Il existe pour chaque espèce un temps de contact plante-solution marquée et un temps d'exposition plante radioactive-plaque, tels que le soufre 35 n'apparaît dans les feuilles sur les clichés que lors de la « redistribution ».

En échelonnant les temps de cheminement de l'isotope absorbé avant de radiographier les plantes et après avoir supprimé le contact plante-solution radioactive, on peut suivre la translocation du ^{35}S dans les parties aériennes des plantes. C'est ce que nous avons désigné par le terme de « redistribution ».

Les plantes au stade de 6 feuilles ont été mises en contact radiculaire avec les solutions radioactives pendant 15 et 30 min. Puis, les racines après avoir été rincées, ont été plongées dans l'eau échangée pour des périodes allant de 15 min. à 24 h. Au bout de ces temps, les plantes ont été sectionnées, séchées et radiographiées. Le temps d'exposition de toutes les plaques était de 24 jours.

En comparant ces autoradiogrammes, on peut suivre la translocation du ^{35}S. Au début — 15 et 30 min. de redistribution — on observe peu de différence dans l'intensité du marquage des feuilles des plantes restées en contact avec le ^{35}S pendant 15 min. A mesure que le séjour des plantes dans l'eau se prolonge, les feuilles des étages inférieurs se vident du ^{35}S lequel remonte et marque de plus en plus la feuille du sommet. Après 24 h., on ne voit pratiquement sur les autoradiogrammes que les 5e et 6e feuilles.

Les autoradiogrammes provenant des plantes ayant été en contact avec ^{35}S pendant 30 min., sont plus marqués que ceux des plantes n'ayant eu que 15 min. de contact, tout en présentant les mêmes tendances à l'accumulation progressive du ^{35}S dans la feuille du sommet.

De plus, ces autoradiogrammes montrent clairement que les feuilles médianes se vident avant les feuilles plus âgées, fait qui n'était pas très net dans la série précédente faiblement impressionnée.

Comme dans l'expérience n° 1, à l'exception des feuilles les plus jeunes, le ^{35}S se localise surtout dans les tissus conducteurs — les tiges, les pétioles et les nervures principales et latérales — le mésophylle restant nettement moins marqué. Le marquage des feuilles très jeunes est plus uniforme : les nervures principales sont invisibles ou peu visibles, et le limbe fortement impressionné par le radioélément.

Ceci s'oppose aux résultats de Biddulph [4] sur haricot et de Dejaegere [8] sur cotonnier. Ces auteurs constatent dans les feuilles une répartition du ^{35}S plus prononcée dans le mésophylle que dans le système conducteur. De même, Langston [14] travaillant sur la tomate et la menthe, classe le ^{35}S parmi les radioéléments dont le type de distribution montre une accumulation dans le mésophylle, et son absence visible dans les nervures des feuilles âgées.

Dans nos expériences, ainsi que nous l'avons déjà noté ci-dessus, les nervures principales se vidaient du ^{35}S au profit du mésophylle, uniquement lors d'un lent séchage des plantes adultes ayant absorbé très peu du ^{35}S.

Nous partageons l'avis de Lévy quant aux artéfacts possibles dus au mode de préparation des plantes en vue de l'autoradiographie.

Nous pensons que la majeure partie du soufre cheminant dans les parties aériennes se trouve dans les

tissus conducteurs. Ce soufre est à l'état très mobile, disponible pour prendre une part active dans les multiples processus red. -ox.

b) Influence de la carence en soufre sur l'absorption et la redistribution du ^{35}S chez l'arachide au début de la floraison (11-12 feuilles).

Contact avec ^{35}S : 15 min.
Redistribution : 24 h. de séjour dans l'eau.
Temps d'exposition du radiofilm : 24 jours.

Les plantes utilisées dans cet essai provenaient de deux lots :

— non carencées,
— carencées en S (2 semaines de solution complète suivies par 4 semaines de solution sans soufre).

On n'a radiographié que les feuilles des étages supérieurs à partir de la 8e jusqu'à la 12e, c'est-à-dire celles qui montraient chez les plantes carencées des symptômes très nets de carence-teinte jaunâtre.

1° *Après* 15 *minutes d'absorption du* ^{35}S.

Plantes non carencées. — Les feuilles, quoique légèrement marquées, sont bien visibles sur les autoradiogrammes. On ne voit pas trop de différence dans l'intensité de marquage des différentes feuilles, les quatre feuilles supérieures étant un peu plus marquées que les deux plus âgées. Partout les nervures sont plus fortement marquées que le mésophylle.

Plantes carencées. — On ne voit sur les autoradiogrammes que les pétioles à peine marqués par le ^{35}S.

2° *Après* 24 *heures de redistribution.*

Plantes non carencées. — Le radioisotope a migré vers la feuille la plus jeune qui est, de ce fait, très marquée, alors que les feuilles inférieures se sont vidées de leur radiosoufre. Dans la feuille du sommet, le ^{35}S s'est trouvé localisé dans le mésophylle et les nervures latérales, laissant les nervures principales exemptes du radioélément. Pour toutes les autres feuilles, ce sont les tissus du système conducteur — pétioles et nervures principales et latérales — qui apparaissent les plus marqués sur les autoradiogrammes.

Plantes carencées. — Les quatre feuilles sont nettement marquées par le radioélément. Le ^{35} S se trouve dans le mésophylle. Les nervures principales se trouvent vidées du radioélément.

L'ensemble des faits décrits ci-dessus démontre que l'absorption aussi bien que la redistribution du ^{35}S se traduisent par une modification sensible du « type » de répartition du radioélément dans la plante sous l'influence de la carence en soufre.

Après un court contact avec le ^{35}S, les tiges et les feuilles des plantes non carencées se trouvent déjà nettement marquées par le radiosoufre, alors que les plantes carencées le sont très faiblement. La vitesse d'absorption se trouve chez ces dernières diminuée, probablement par suite du développement plus faible du système radiculaire et de la métabolisation plus lente.

Il faut aux plantes carencées une période plus longue d'absorption pour bien marquer les parties aériennes.

Le phénomène de la localisation du ^{35}S dans le mésophylle de la feuille du sommet, observé chez les plantes non carencées lors de la redistribution s'étend, dans le cas de plantes carencées, à toutes les feuilles supérieures ayant manifesté des symptômes de carence en soufre. En effet, ces feuilles ayant été privées de l'apport en soufre lors de leur croissance, n'ont pas pu accomplir normalement leurs cycles métaboliques habituels. On peut donc supposer que l'apport du soufre sous forme de ^{35}S, a été énergiquement utilisé dans les processus red-ox par le mésophylle des feuilles « affamées ».

Chez les plantes non carencées, seule la feuille la plus jeune, en croissance active, a utilisé l'apport de ^{35}S. Dans les autres feuilles, les processus métaboliques ont pu être accomplis normalement lors de leur croissance, le soufre non marqué étant continuellement disponible. Le radioélément se trouve donc, dans ces feuilles, accumulé surtout dans les tissus conducteurs.

B. — Analyse des résultats obtenus en 1963.

Expérience n° 3. — *Influence de la carence en soufre sur l'absorption et la redistribution du* ^{35}S *chez l'arachide au stade de préfloraison* (voir fig. n° 1).

Contact avec ^{35}S : 5 et 15 min.
Redistribution : 24 heures de séjour dans l'eau.
Temps d'exposition au radiofilm : 10 jours.

a) Absorption (fig. n° 1*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*).

1° *Plantes non carencées* (fig. n° 1 *a*, *b*).

Après 5 *min. de contact avec* ^{35}S (fig. n° 1 *a*). — Les organes végétaux sont légèrement marqués, les tiges étant plus marquées que les feuilles. Quant à l'intensité de marquage des différentes feuilles, on observe deux maxima de radioactivité représentés par les 4e et 9e feuilles :

— les 3 premières feuilles sont peu visibles ; la 4e est plus marquée, puis l'intensité du marquage diminue de plus en plus depuis la 5e jusqu'à la 8e feuille ; la 9e feuille est la plus marquée de toutes.

Après 15 *min. de contact avec* ^{35}S (fig. n° 1 *b*). — L'ensemble est un peu plus marqué, mais on observe les mêmes tendances générales :

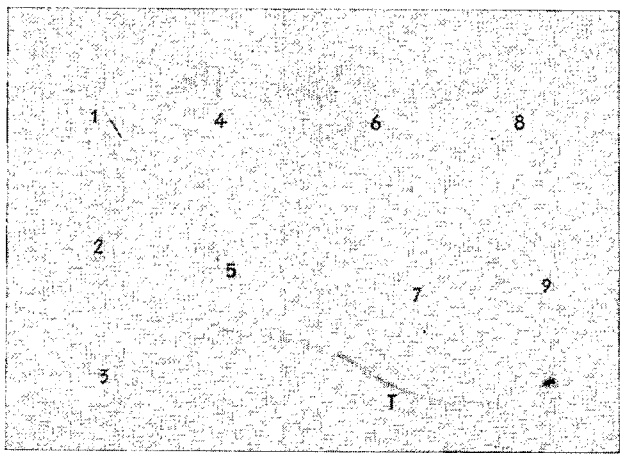
— les 4e et 5e feuilles sont plus impressionnées que les 3 premières ; dans les feuilles médianes, 6e, 7e et 8e, la radioactivité diminue progressivement ; la 9e feuille se montre la plus marquée.

2° *Plantes partiellement carencées* (fig. n° 1 *c*, *d*).

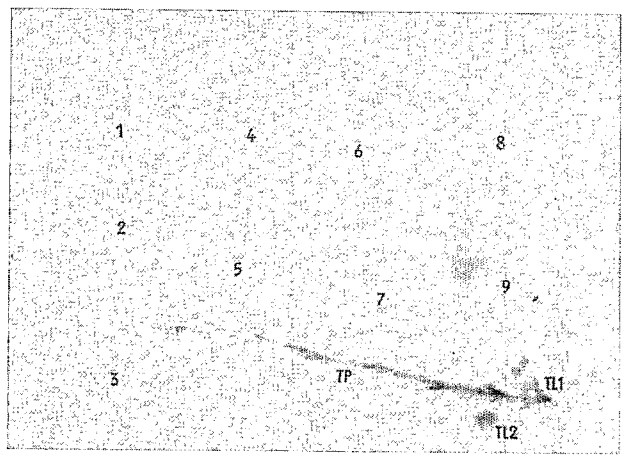
Après 5 *min. de contact avec* ^{35}S (fig. n° 1 *c*). — L'ensemble du matériel est moins marqué que dans le cas des plantes non carencées. Toutefois, les différences

Absorption de ^{35}S à 1 mCi/l.

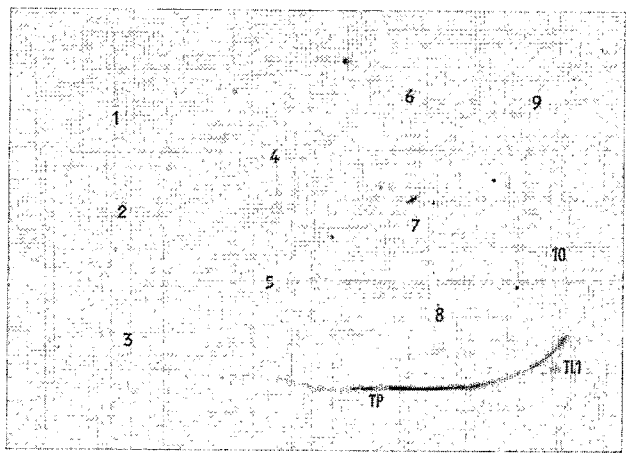
Contact ^{35}S : 5 minutes



a) Non carencée

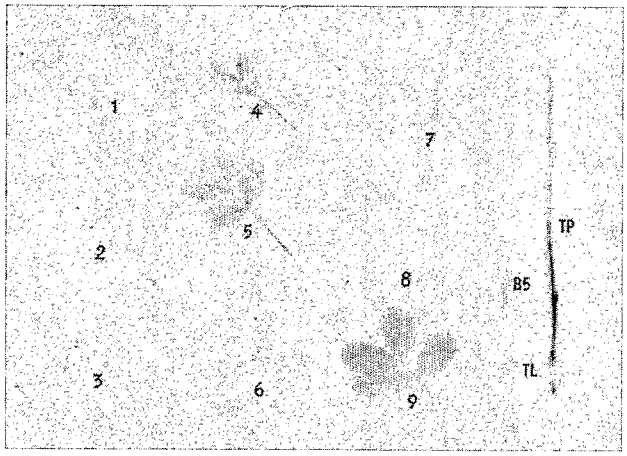


c) Partiellement carencée

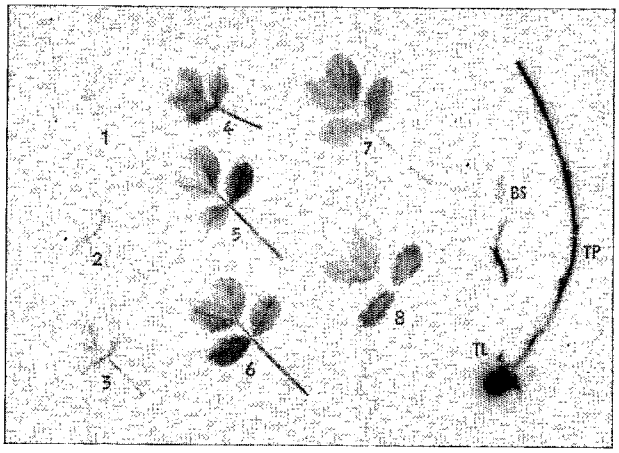


e) Carencée dès repiquage

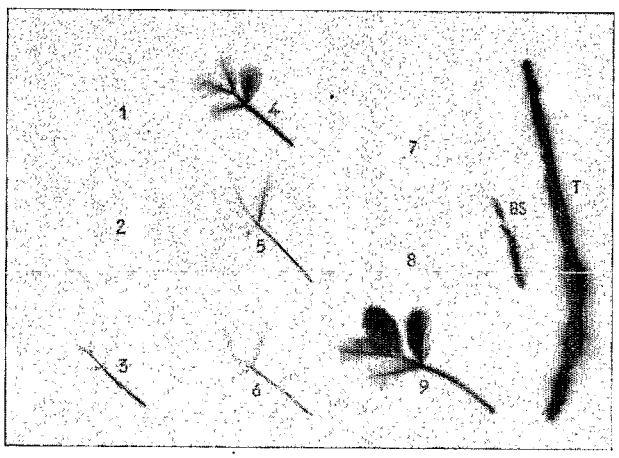
Contact ^{35}S : 15 minutes



b) Non carencée



d) Partiellement carencée

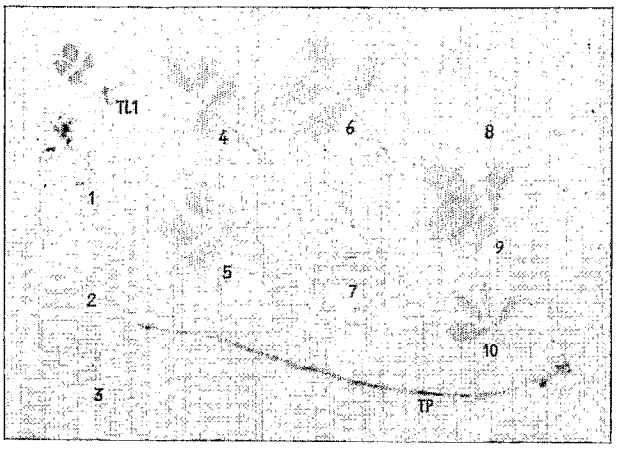


f) Carencée dès repiquage

Figure 1

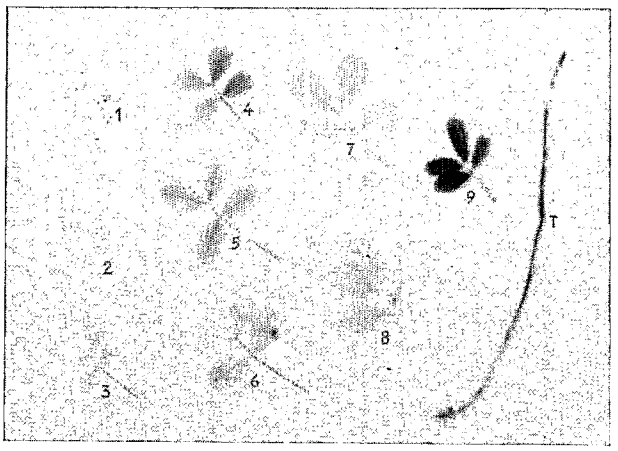
Redistribution

Contact ^{35}S : 5 minutes. Séjour H^2O : 24 heures

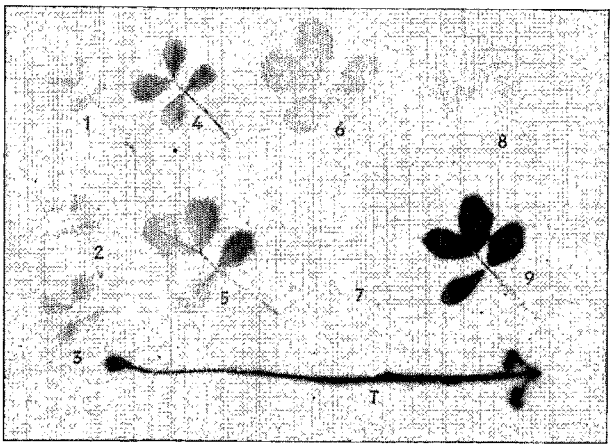


g) Non carencée

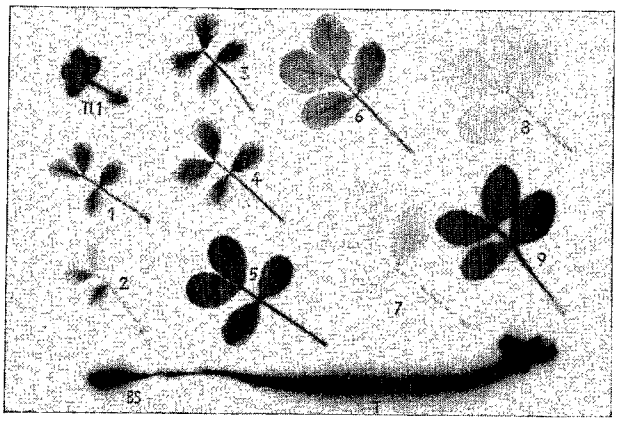
Contact ^{35}S : 15 minutes. Séjour H^2O : 24 heures



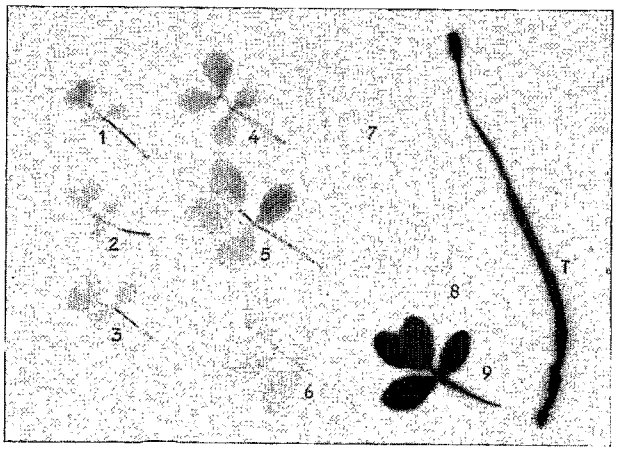
h) Non carencée



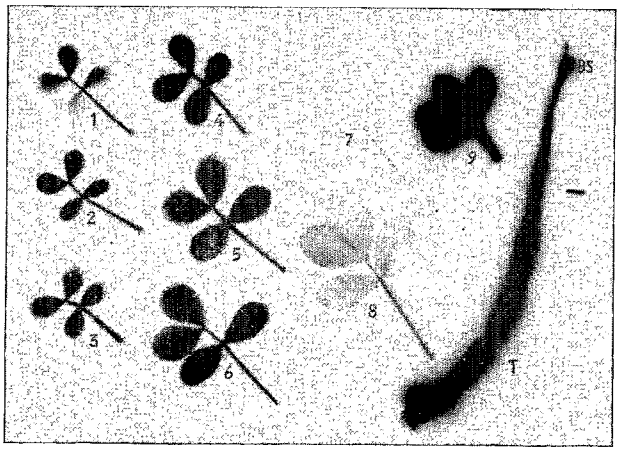
i) Partiellement carencée



j) Partiellement carencée



k) Carencée dès repiquage



l) Carencée dès repiquage

entre les feuilles sont plus prononcées et les deux maxima très distincts :

— les 2 premières feuilles sont à peine visibles ; les 3e et 4e légèrement impressionnées ; la 5e est plus marquée ; on voit à peine la 6e et pas du tout les 7e et 8e ; la 9e feuille est la plus marquée de toutes.

Après 15 *min. de contact* (fig. nº 1 *d*). — Les plantes sont fortement marquées par le ^{35}S, beaucoup plus que les plantes non carencées. Ici aussi, les tiges sont plus marquées que les feuilles. Les trois premières feuilles sont nettement moins impressionnées que les autres.

Il est difficile à l'œil de distinguer les différences d'intensité de marquage entre les feuilles à partir de la 4e jusqu'au sommet de la plante. Ces feuilles, après 15 min. de contact avec le radiosoufre, sont trop marquées. Toutefois, il est visible que la 7e feuille est moins marquée que les autres.

3º *Plantes carencées dès le début* (fig. nº 1 *e*, *f*).

Après 5 *min. de contact avec* ^{35}S (fig. *nº* 1 *e*). — Seule la feuille du sommet est bien marquée, les 4e et 5e l'étant très légèrement (pétioles et nervures). Les autres feuilles restent totalement invisibles. Les tiges, par contre, sont fortement marquées par le ^{35}S.

15 *min. de contact avec le radioélément* (fig. nº 1 *f*) donne des autoradiogrammes très fortement impressionnés. Les tiges sont beaucoup plus marquées que dans le cas des plantes non carencées et partiellement carencées. Il en est de même pour les feuilles de ces plantes.

On observe des différences très prononcées dans l'intensité de marquage de diverses feuilles :

— les 2 premières restent invisibles ; la 3e est bien marquée, la 4e l'est encore davantage puis l'intensité diminue de plus en plus depuis les 5e et 6e jusqu'aux 7e et 8e feuilles ; la 9e est la plus marquée de toutes.

Sur tous les autoradiogrammes, les feuilles, sauf celle du sommet, révèlent un marquage plus prononcé des tissus conducteurs. Dans la feuille la plus jeune, on observe la localisation du ^{35}S dans le mésophylle, mais les nervures principales restent visibles, toujours plus marquées.

En comparant les autoradiogrammes de toute cette série, on peut constater que :

1) Après un contact de 5 min. avec le ^{35}S, les plantes non carencées sont plus marquées par l'isotope que les plantes carencées. Par contre, un contact de 15 min. marque beaucoup plus fortement les plantes carencées. Les tiges des plantes carencées depuis le début de la végétation se trouvent plus marquées que celles de plantes partiellement carencées.

2) Pour les plantes non carencées, il y a peu de différence entre l'intensité de marquage après 5 et 15 min. d'absorption, tandis que cette différence est très forte dans le cas des plantes carencées et surtout dans celui de la carence totale.

3) La différence dans l'intensité du marquage des feuilles des étages différents est beaucoup plus prononcée dans le cas des plantes carencées que dans celui des plantes non carencées. Là encore cette différence s'approfondit pour les plantes totalement carencées.

b) Redistribution (fig. nº 1 *g*, *h*, *i*, *j*, *k*, *l*).

5 ou 15 min. de contact racines-soufre 35, puis 24 h. de séjour dans l'eau.

D'une manière générale, les autoradiogrammes montrent la même tendance, mais plus nette que celle décrite plus haut dans le cas de l'absorption.

Il y a beaucoup de ^{35}S dans tous les organes pour les trois variantes :

1º *Plantes non carencées* (fig. nº 1 *g*, *h*). — Dans les deux cas, après 5 et 15 min. de contact, toutes les sections de la plante sont à peine plus marquées qu'après la seule absorption. Les deux « pics » de radioactivité représentés par les 4e-5e et 9e feuilles sont très nets après la redistribution, suivant le contact de 15 min. La dernière feuille est la plus impressionnée.

2º *Plantes partiellement carencées* (fig. nº 1 *i*, *j*). — Après 5 min. de contact les sections de la plante sont fortement marquées, beaucoup plus qu'après absorption seule, beaucoup plus également qu'après redistribution correspondante chez les plantes non carencées.

La redistribution après 15 min. de contact marque beaucoup plus fortement encore tous les organes de la plante. On note ici aussi deux maxima d'intensité de marquage — 5e et 9e feuilles — ce qui n'a pas été bien visible pour ce traitement après le contact seul de 15 min.

3º *Plantes carencées depuis le début* (fig. nº 1 *k*, *l*). — Mêmes tendances générales, mais les organes des plantes sont encore plus marqués que dans le cas des plantes partiellement carencées.

Les feuilles les plus âgées qui n'étaient pas visibles après 5 min. d'absorption apparaissent ici après 24 h. de redistribution, sur les autoradiogrammes.

Les autoradiogrammes représentant la redistribution après un contact de 15 min. avec ^{35}S sont les plus fortement marqués de toute la série.

En comparant les autoradiogrammes après redistribution des plantes non carencées avec ceux des plantes carencées, on constate que :

1) Contrairement à l'absorption seule, la redistribution suivant le contact de 5 aussi bien que de 15 min. marque bien plus les plantes carencées que les plantes non carencées en soufre. La différence considérable entre les plantes carencées et non carencées est plus accentuée encore dans le cas de la redistribution après 15 min. de contact et surtout entre plantes non carencées et totalement carencées.

2) Après la redistribution aussi bien qu'après la seule absorption, la différence de l'intensité de marquage des feuilles de divers étages apparaît plus prononcée chez les plantes carencées que chez les non carencées.

3) Chez les plantes non carencées, on observe peu de différence entre la redistribution après 5 ou 15 min. de contact, alors que chez les plantes carencées et surtout carencées depuis le début, cette différence est très nette. Le marquage après 15 min. est beaucoup plus fort.

4) Chez les plantes non carencées, le tissu conducteur est toujours plus marqué que le mésophylle, même dans les jeunes feuilles, alors que chez les plantes carencées les nervures des jeunes feuilles ne sont pas ou peu visibles, les mésophylles des folioles étant uniformément et plus marqués que ceux des plantes non carencées.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'ensemble des essais effectués permet de conclure que :

1. — L'intensité de l'absorption et de l'accumulation du ^{35}S dépend du stade de développement des plantes. Au jeune stade de 5-6 feuilles, les organes végétaux sont plus marqués qu'au stade de la floraison.

2. — Au jeune stade du développement, après un contact court avec du ^{35}S, on observe peu de différence dans l'intensité du marquage des feuilles des étages différents. Cette différence s'accentue au cours d'un contact prolongé avec le radioélément et surtout lors de la redistribution ; les feuilles jeunes accumulent beaucoup plus de radiosoufre que les feuilles adultes.

De plus, les autoradiogrammes révèlent que, lors de la redistribution du ^{35}S, les feuilles médianes se vident avant les feuilles plus âgées.

3. — Au stade plus avancé du développement (préfloraison et floraison), bien qu'il y ait la même tendance à l'accumulation du soufre dans les feuilles les plus jeunes, lesquelles sont le siège des synthèses organiques les plus intenses, il existe un deuxième « pic » de distribution du soufre dans les feuilles médianes, 4e et 5e, correspondant aux feuilles déjà différenciées de la proplantule dans la graine. Ceci fait penser à une affinité des feuilles vis-à-vis du soufre très différente selon l'étage.

4. — En général, la localisation du ^{35}S est plus prononcée dans les tissus conducteurs — les tiges, les pétioles et les nervures — que dans le mésophylle. Les toutes jeunes feuilles constituent une exception avec un type de distribution du ^{35}S plus uniforme où le mésophylle est aussi fortement marqué que les nervures.

5. — Le marquage du mésophylle accompagné de l'épuisement des nervures peut être directement lié aux besoins du limbe en S, au niveau du soufre dans la feuille mais peut aussi dépendre de la manière dont on a préparé le matériel végétal en vue de l'autoradiographie.

6. — L'influence de la carence en soufre sur l'absorption et la redistribution du ^{35}S se traduit par une modification sensible des « types » de la répartition du radioélément dans la plante :

a) Après un temps de contact court — 5 minutes — on trouve dans les feuilles des plantes non carencées en soufre plus de ^{35}S que dans les feuilles des plantes carencées. Le marquage de feuilles par le radiosoufre est inversement proportionnel au degré de carence. Plus la plante est carencée, moins les feuilles sont marquées par le court contact, quoique les tiges des plantes carencées contiennent plus de ^{35}S que celles des plantes non carencées.

b) Après un temps de contact plus prolongé — 15 min. — les tendances pour le marquage des feuilles s'inversent. Les feuilles des plantes carencées se trouvent plus marquées que celles des plantes non carencées. Mais ce ne sont pas les feuilles des plantes les plus carencées qui contiennent le plus de ^{35}S, ce sont les feuilles partiellement carencées qui ont été le plus marquées. Les tiges et les pétioles des plantes carencées depuis le début ont accumulé beaucoup de ^{35}S et n'ont cédé aux feuilles que relativement peu du soufre marqué. Ce sont surtout les 4e et 9e feuilles qui en ont accumulé.

c) C'est surtout pendant les 24 h. suivant le contact avec le radioisotope que les feuilles des plantes carencées se trouvent fortement marquées, les tiges continuant à puiser le ^{35}S des racines.

Nous avons représenté dans la figure 2 le mode spécial de distribution du ^{35}S selon le rang de la feuille. Pour cela, nous avons choisi la série qui nous semble la plus typique (redistribution après 5 min. de contact, plantes partiellement carencées) et attribué des valeurs arbitraires proportionnelles à l'intensité du marquage.

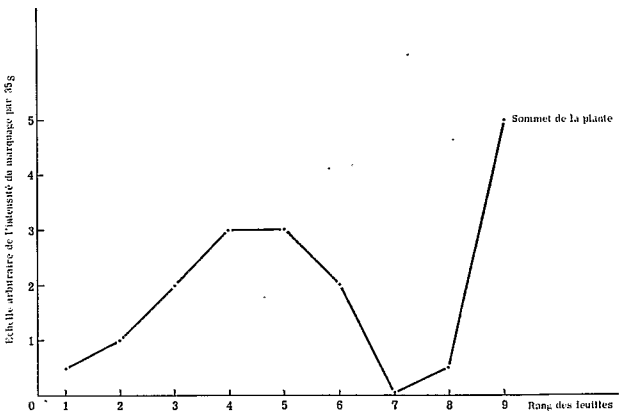


FIG. 2. — Série : Redistribution après 5 minutes de contact. Plantes partiellement carencées

A notre connaissance, ce mode spécial de distribution du ^{35}S selon le rang de la feuille n'a pas encore été signalé. Il démontre la complexité des phénomènes de translocation dans la plante, phénomènes certainement dus aux caractéristiques métaboliques des tissus. En dehors de la jeune feuille terminale qui est

toujours la plus fortement marquée, ce sont les feuilles 4 et 5 qui sont les plus fortement marquées, c'est-à-dire des feuilles qui au début de la floraison ont terminé leur croissance et ne sont pas encore sénescentes. Ce sont d'ailleurs ces feuilles qui ont été retenues pour les prélèvements de diagnostic foliaire (*Oléagineux*, 1958, p. 259).

Il est difficile à l'heure actuelle d'interpréter ces phénomènes de translocation et de redistribution du soufre. Des recherches sur les caractéristiques métaboliques des feuilles de divers étages devront être réalisées.

EN RÉSUMÉ. — Ces recherches montrent :

— que le soufre est absorbé et redistribué dans l'arachide très rapidement ; c'est donc un élément très mobile.

— que le stade de croissance de la plante ainsi que son état nutritionnel ont une grande influence sur le mode de distribution du soufre.

Ces résultats expliquent la rapidité d'action du soufre dans la correction des carences au champ et le fait que les doses requises soient faibles (en moyenne, 10 kg de S à l'hectare).

* * *

Nous remercions le Dr Prevot qui, en tant que chef du Département d'Agrophysiologie de l'O.R.S.T.O.M., fut à l'origine de ce travail et nous a aidés de ses précieux conseils.

BIBLIOGRAPHIE

[1] BIDDULPH (O.). — 1953, Translocation of radioactive minéral nutrients in plants (Kansas Agr. Exp. Sta. Rep. 4. : 48-58).
[2] BIDDULPH (O.). — 1954, The distribution of P, Ca, S, Fe in the bean plants as revealed by use of radioactive isotopes (Plant analysis and fertilizers problems : 7-17).
[3] BIDDULPH (O.), BIDDULPH (S.), CORY (R.) and KOONTZ (H.). — 1958, Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plants (Plant Physiol. : 293-300).
[4] BIDDULPH (O.), CORY (R.) and BIDDULPH (S.). — 1956, The absorption and translocation of sulfur in red Kidney Bean (Plant Physiol., 31 : 28-33).
[5] BISWAS (B. B.), SEN (P.). — 1957, Tracer studies on sulphur metabolisme (Sci. and Culture, 22 : 697-699).
[6] BISWAS (B. B.), SEN (P.). — 1959, Translocation and utilisation of sulphate ^{35}S and phosphate ^{32}P in the pea plant (Indian J. Plant Physiol. 2 : 1-8).
[7] BUGAKOVA (A. N.). — 1959, The rate of uptake of sulfur by soya plants (Dokl. Akad. Nauk, 126 : 1362-1364).
[8] DEJAEGERE (R). — 1963, Distribution du ^{35}S et du ^{32}P chez le cotonnier (Ann. Physiol. Végét. Univ. Bruxelles, 8 : 1-14).
[9] FRIED (M.). — 1948, The absorption of sulfur dioxide by plants as shown by the use of radioactive sulfur (Soil Sci. Soc. Proceed., 13 : 135-138).
[10] HANOWER (P.), BRZOZOWSKA (J.) et PREVOT (P.). — 1963, Vitesse d'absorption et de translocation du ^{35}S chez l'arachide (C. R. Acad. Sc. Paris, 257, 496-498).
[11] HARRIS (H. C.). — 1956, Absorption of radioactive sulfur by the fruit system in comparison to the root of peanut (Proceedings of the International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy, XII : 203-207.
[12] HARRISON (B. F.), THOMAS (M. D.) and HILL (G. R.). — 1944, Radioautographs showing the distribution of sulfur in wheat (Plant Physiol., 19 : 245-257).
[13] HEWITT (E. J.) — 1952, Sand and water culture methods used in study of plant nutrition (Comm. Agr. Bureaux) n° 22 : 187-191.
[14] LANGSTON (R.). — 1956, Distribution patterns of radioisotops in plants (Proc. Amer. Soc. Hort. Sci, 68 : 370-376).
[15] LÉVY (C.). — 1962, An artefact in plant autoradiography (Science , 137 : 343-344).
[16] MARSH (R. S.). — 1951, Seasonal variation of sulfur content in certain tissues of the apple tree (Bot. Gaz. 75 : 400-413).
[17] MILLIKAN (C. R.). — 1951, Radioautographs of manganese in plants (Australian J. Sci. Res., B, 4 : 28-41).
[18] MITSUI (S.), KUMAZAWA (K.) and MAESAWA (T.). — 1961, The dynamic status of chlorine and sulphur in the plant. I. Absorption, translocation and redistribution of chloride and sulphate ions in the bean plant. (J. Sci. Soil Tokyo, 32 ; 121-124).
[19] NELSON (C. D.) and KROTOKOV (G.). — 1962, Preparing whole leaf radioautographs for studying translocation (Plant Physiol., 37 ; 27-30).
[20] NIGHTINGALE (G.T.), SCHERMERHORN (L.G.) and ROBBINS (W. R.). — 1932, Effect of sulfur deficiency on metabolism in tomato (Plant Physiol., 7 : 565-595).
[21] PALLAS (J. E.) and CRAFTS (A. S.). — 1957, Critical preparation of plant material for autoradiography (Science, 125 : 192-193).
[22] Rapport Annuel I. R. H. O., 1960 : 42-43.
[23] RICE (E. L.) and ROHRBAUGH (L. M.), 1953 (Botan. Gaz., 115 ; 76).
[24] RIPPEL (A.). — 1921, Untersuchungen über die Mobilisation der Aschenbestandteile und des Stickstoff in Zweigen beim frühjährlichen Austreiben (Biochem. Zeits., 113 : 124-144).
[25] THOMAS (M. D.), HENDRICKS (R. H.), BRYNER (L. C.) and HILL (G. R.). — 1944, A study of the sulphur metabolism of wheat, barley and corn using radioactive sulphur. (Plant Physiol., 19 : 227-244).
[26] THOMAS (M. D.) HENDRICKS (R. H.) and HILL (G. R.). — 1950, Sulfur metabolism in Alfalfa (Soil Sci., 70 : 19-26).
[27] WOOD (J. G.) and BARRIEN (B. S.). — 1939, Studies on the sulphur metabolism of plants.
III. On changes in counts of protein sulphur and sulphate sulphur during starvation (New Phytol., 38 : 265-72).
[28] WOOD (J. G.). — 1942. Metabolism of sulphur in plants (Chronica Botanica, 7 : 1-4).

Extrait de Oléagineux, 19e Année - N° 11, Novembre 1964
Imprimé en France. — Imprimerie JOUVE, 15, rue Racine, PARIS (6e)