Rev. gén. Bot., 1971, *78*, 297-328.

Influence de la carence en soufre sur l'évolution des glucides chez l'arachide, de la germination à la floraison

par Christian VARÉCHON

Laboratoire de Physiologie végétale des Services Centraux de l'ORSTOM, 70-74, route d'Aulnay, 93 - Bondy

SOMMAIRE

I. — Introduction 298

II. — Matériel et méthodes 299
- A) Techniques de culture 299
- B) Récoltes et échantillonnage 300
- C) Techniques analytiques 301

III. — Résultats 302
- A) Evolution morphologique 302
- B) Données pondérales sur la plante entière 302
- C) Evolution des principales fractions glucidiques dans la plante entière 304
- D) Evolution comparée des parties aérienne et souterraine 312
- E) Etude des différents organes aériens 314

IV. — Rapports entre les différentes parties de la plante du point de vue glucidique, en fonction du temps 320

V. — Rapports entre carence en soufre, métabolisme glucidique et autres processus métaboliques 321

VI. — Conclusion 325

Résumé. — L'Arachide se montre particulièrement sensible aux effets de la carence en soufre, maintenue ici durant 50 jours. Les effets sur la morphologie et la composition glucidique sont souvent en accord avec les résultats publiés en ce domaine chez diverses espèces : chlorose, réduction de vigueur, raréfaction des réducteurs libres, etc.

17 MARS 1972
O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence
n° 5325

L'évolution de ces phénomènes paraît très complexe ; ainsi, à quinze jours après la mise en germination et avant l'apparition des symptômes chez les plantes carencées, l'amidon et le saccharose s'accumulent de manière caractéristique dans les folioles et les cotylédons, organes de formation des glucides. Cette accumulation n'est toutefois que temporaire, et, tandis que se généralisent les effets de la carence dans la partie aérienne, puis dans la plante entière, on parvient au terme de l'expérience à une nette pauvreté en glucides rapidement métabolisables.

Les différents organes présentent également des réactions diverses à la carence. Les cotylédons et l'hypocotyle s'enrichissent en saccharose et en amidon au cours de la période germinative, et l'importance des fluctuations observées indiquent des difficultés dans le transport ou l'interconversion des glucides. Bien que les tiges soient quantitativement peu représentatives de la plante entière, l'évolution des glucides y est très originale quel que soit le traitement, surtout par comparaison à celle qui se produit dans les folioles.

Summary. — Experiments on the effects of sulfur deficiency in the peanut grown in the greenhouse during 50 days showed important changes in morphology and carbohydrates content. These changes are often similar to those found in other plants under the same conditions: chlorosis, growth reduction, deficiency of reducing sugars, etc.

Fifteen days after germination, and before symptoms appeared on the deficient plants, starch and sucrose increased in the leaflets and cotyledons, parts of the plants in which carbohydrates are synthesized. However, this accumulation was only temporary. There was a sharp depletion in carbohydrate content as soon as the sulphur deficiency extended itself to parts of the stem and leaves and then, finally, to the entire plant.

During germination, there was a strong augmentation of sucrose and starch in the cotyledons and hypocotyl, and this large changes indicate some difficulties in carbohydrate translocation or interconversion.

Although the stem represents quantitatively little in relation to the entire plant, the evolution of carbohydrates was quite novel, no matter what the treatment, compared, above all, to the variations produced in the leaflets.

I. — INTRODUCTION

Le Soufre a été moins étudié que les autres éléments majeurs de la nutrition minérale des plantes ; cependant, de nombreuses observations d'ordre agronomique montrent que plusieurs cultures (parmi lesquelles l'Arachide) se montraient déficitaires en cet élément lorsque certaines conditions défavorables étaient maintenues : il pouvait apparaître des symptômes visibles, ou, plus discrètement, des réductions de croissance ou de rendement.

Le rôle du soufre a été précisé par des études fondées sur des méthodes de culture en milieu artificiel contrôlé. La diversité des résultats est grande selon les espèces, mais les principaux effets de la carence purent être dégagés : réduction de taille (l'élongation de tiges grêles a parfois été signalée), de poids, de surface foliaire ; floraison et fructification médiocre ; chlorose ; enrichissement des organes végétatifs en matériel pariétal. L'analogie de ces symptômes avec ceux d'autres éléments minéraux, l'azote surtout, a parfois conduit à des confusions.

Le métabolisme des composés azotés et soufrés, chez les plantes déficientes en soufre, a fait l'objet de recherches approfondies, car cet

élément est composant d'acides aminés importants et de nombreux facteurs organiques de grande activité physiologique : l'augmentation des formes organiques solubles (spécialement l'arginine) aux dépens des formes insolubles indique de profondes perturbations dans le métabolisme des protéines.

Le métabolisme glucidique a été moins étudié et la synthèse des travaux publiés dans ce domaine n'est pas facile, car obtenus dans des conditions diverses sur des espèces très différentes, les résultats, souvent très fragmentaires, sont évidemment d'une grande variété. Ainsi nous remarquons d'une part l'absence de bilan complet pour les plantes entières ; un nombre très restreint d'organes est généralement analysé (racine, feuille, ou surtout tige) ; d'autre part, le nombre des prélèvements est en général limité à un ou deux stades de développement, plutôt tardifs ; enfin les déterminations ne portent souvent que sur les fractions glucidiques solubles et excluent ainsi l'amidon, en dépit de son importance.

Les principaux travaux ont été réalisés sur la Tomate [*9*], [*22*], le Soja [*6*], [*30*], la Moutarde Noire [*8*], le Tournesol [*7*], le Coton [*10*], [*11*], [*12*] et la Luzerne [*25*]. Chez l'Arachide, des résultats concernant les fractions glucidiques solubles dans les parties aérienne et souterraine ont été publiés par HANOWER et BRZOZOWSKA [*15*].

Globalement, l'évolution des fractions glucidiques dans les plantes sous l'influence de la carence en soufre peut se caractériser ainsi :

1° diminution des réducteurs libres au moins dans la partie aérienne,

2° comportement variable du saccharose selon les espèces,

3° augmentation de l'amidon dans la tige et tendance à la diminution (qui peut être tardive) dans les feuilles.

L'étude suivante porte sur l'évolution des principales fractions glucidiques de la plante entière et divers organes de l'Arachide ; elle a été limitée jusqu'au stade floraison-formation des gynophores, à la première moitié (50 jours) du cycle normal de développement.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — TECHNIQUES DE CULTURE

Des graines de la variété 28.204, du type Spanish, précoce, à port subdressé, provenant du Centre de Recherches Agronomiques de Bambey (Sénégal), et homogènes de poids et d'aspect, furent placées en germoir sur sable humide.

Sept jours plus tard, 108 plantules, portant alors une ou deux feuilles, furent transplantées dans des vases de 10 litres en grès recouverts d'un

enduit neutre, et remplis d'une quantité de sable lavé telle que le volume convenu de 2,5 litres de solution nutritive affleurait à la surface lors de l'irrigation.

Chaque pot a reçu trois plantules, disposées en triangle, et enfoncées assez profondément dans le sable, pour éviter, chez les jeunes plants, le flétrissement du collet. Du granulé plastique « Lustrex » fut répandu en surface pour empêcher le développement des algues.

Les traitements furent appliqués dès le huitième jour et le contenu des flacons était renouvelé chaque semaine.

Les deux solutions minérales avec et sans soufre avaient été utilisées précédemment par HANOWER [*14*] et BRZOZOWSKA [2] selon les techniques de LONG ASTHON [*16*] (Tableau I).

TABLEAU I

Composition des solutions minérales en milligrammes de sel par litre.

NO_3K	202,0	Cl_3Fe	16,25
$(NO_3)_2Ca$, anhydre	656,0	$Cl_2Mn, 4H_2O$	1,98
$PO_4H_2Na, 7H_2O$	208,0	$Cl_2Cu, 2H_2O$	0,17
$SO_4Mg, 7H_2O$ ou	368,0	Cl_2Zn, anhydre	0,14
$Cl_2Mg, 6H_2O$	304,0	BO_3H_3	1,86
$ClNa$	58,5	$Mo_7O_{24}(NH_4)_6, 4H_2O$	0,035

L'aération des racines était assurée par un drainage nocturne de 15 heures environ : la solution était conduite dans un flacon de verre teinté calibré à 2,5 litres au moyen d'un tuyau souple muni d'une pince. Les pertes en eau de la journée étaient compensées par addition d'eau échangée jusqu'à affleurement du liquide à la surface du sable au début de la période diurne d'irrigation.

B. — RÉCOLTES ET ÉCHANTILLONNAGE

Cinq récoltes furent échelonnées sur 50 jours à partir du jour de la mise en germoir : graines quiescentes ; 7e jour (plantules portant 1-2 feuilles le jour de la transplantation) ; 15e, 34e et 50e jours (la tige principale des témoins portant respectivement 4, 8 et 12 feuilles adultes en moyenne).

Le dispositif cultural comportait 36 vases pour trois récoltes et deux traitements, soit, pour une récolte et un traitement donnés, 18 individus dans six vases. Ces plantes étaient réparties en deux lots, l'un de six (une par pot), l'autre de douze (deux par pot), respectivement destinés à la détermination du poids de matière sèche et à l'étude des glucides.

Après lavage et séchage sur papier filtre, chaque lot était pesé frais, puis une dissection conduisait au regroupement de sept éléments également pesés : racines ; hypocotyle ; cotylédons ; tige principale (partie adulte) ; folioles et pétioles des feuilles provenant de la tige principale. Les autres éléments (pousses latérales, organes floraux, etc.) étaient en outre analysés globalement en vue d'établir les bilans pondéraux et glucidiques de la plante entière.

Les éléments tige, folioles, et pétioles furent sous-échantillonnés en niveaux superposés de quatre feuilles dans toute la mesure du possible : il y a ainsi deux niveaux à la récolte du 34e jour et trois à celle du 50e.

C. — TECHNIQUES ANALYTIQUES

Les échantillons destinés à l'étude des glucides ont été fixés et extraits à l'éthanol concentré conformément aux techniques classiques.

Le résidu aqueux (1) de la distillation de l'alcool fut déféqué à l'acétate neutre de plomb et les méthodes colorimétriques de SOMOGYI-NELSON et de ROE utilisées pour déterminer les sucres totaux et les réducteurs libres d'une part, et le fructose d'autre part.

Le résidu insoluble à l'alcool, séché, pesé et broyé a été l'objet des analyses suivantes :

1° Amidon total [*18*], [*21*], [*24*], par colorimétrie à l'anthrone sulfurique après extraction perchlorique (1).

2° « Cellulose brute », c'est-à-dire les éléments essentiellement pariétaux non solubilisés après 4 heures de contact au bain-marie bouillant avec de l'acide chlorhydrique à 5 %. On laisse déposer ce résidu après avoir largement étendu d'eau la suspension et on élimine la phase liquide. Les éléments en solution étant ainsi éliminés par plusieurs décantations successives, le faible volume final de suspension est transféré quantitativement dans une cupule tarée en feuille d'aluminium pour séchage et pesée.

La phase liquide est utilisable pour la détermination chromatographique qualitative des sucres libérés.

La chromatographie en couche mince de cellulose a fourni quelques indications sur la nature des sucres solubles et des glucides insolubles hydrolysés. Les premiers furent développés en une seule dimension par le mélange butanol, acide acétique, eau, 4 : 1 : 2 et révélés par les réactifs à la benzidine et à l'urée. Les seconds en deux dimensions, par le mélange précédent et le mélange phénol, eau 4 : 1, puis révélés par les réactifs à la benzidine et phtalate d'aniline.

(1) Tous les extraits destinés à la colorimétrie étaient conservés congelés, sans addition d'antiseptiques pour éviter les interférences possibles.

III. — RÉSULTATS

A. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE : SYMPTOMES DE CARENCE

Aucune distinction n'est possible entre témoins et carencés le 15e jour; dans la semaine qui suit (vers le 20e jour) les symptômes deviennent perceptibles (1) : réduction de taille, notamment de la tige principale (7 cm au lieu de 15 cm au 50e jour) et de surface foliaire. L'aggravation des symptômes est progressive : les quatre feuilles les plus anciennes restent vertes, ce qui est la modalité la plus fréquente et permet la distinction avec la chlorose par défaut d'azote généralement basale ; les nouvelles feuilles sont d'autant plus jaunes qu'elles sont jeunes, et il n'est observé aucune pigmentation anthocyanique, ni aucune tendance anormale au flétrissement ou à l'abscission (2), sauf dans le cas particulier des cotylédons sur lequel nous reviendrons : le rythme d'apparition des feuilles se ralentit (en 50 jours, 11,6 feuilles adultes en moyenne sur la tige principale des témoins et 9,3 chez les carencés) ; la floraison chez les témoins était abondante, rapide et complète (95 % de pieds fleuris dès le 40e jour); elle est rare, lente et incomplète chez les carencés (40 % de pieds fleuris le 50e jour).

L'apparition et le développement des symptômes observés dans cette expérience concorde donc avec ceux décrits de manière très détaillée par J. Brzozowska [2], notamment en ce qui concerne la réduction de taille et la chlorose. La seule différence porte sur les cotylédons : au 50e jour, ils étaient tous présents et vigoureux chez les témoins, alors que chez les carencés ils étaient ridés, noircis, ou souvent manquaient.

Les conditions expérimentales imposées aux cotylédons sont peut-être la cause de ce désaccord : dans la présente étude, les cotylédons étaient immergés au cours du cycle diurne d'irrigation ; dans les essais d'Hanower et de Brzozowska [2, *14*, *15*] ils restaient toujours au-dessus du niveau du liquide nutritif.

B. — DONNÉES PONDÉRALES SUR LA PLANTE ENTIÈRE

Les observations morphologiques sont étayées par les données pondérales, en fonction du temps (Tableau III).

(1) C'est-à-dire dans un temps à peu près analogue à celui donné pour la Moutarde Noire [8], le Tournesol [7], le Cotonnier [12] ; la Tomate est plus précoce (9 jours [9]), le Soja plus tardif [6].

(2) Certaines plantes seraient, de ce point de vue, plus sensibles : Cotonnier [12], Tomate [9], Soja [6].

1° En valeur absolue, il y a égalité de poids le 15e jour pour les deux traitements, puis évolution suivant une allure exponentielle chez les témoins, et linéaire chez les carencés (fig. 1).

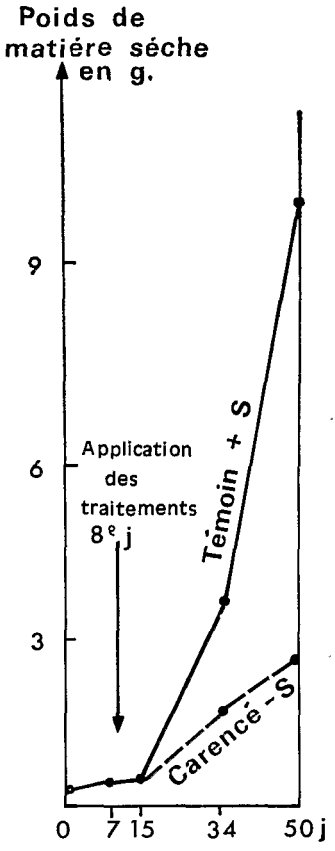

Fig. 1. — Poids de matière sèche par plante en fonction du temps et des traitements.
(Les poids de matière fraîche et des résidus insolubles à l'alcool ou à l'acide chlorhydrique évoluent de manière analogue.)

Le 15e jour, pour la matière fraîche comme pour la matière sèche, le rapport du poids du carencé au témoin est de l'ordre de 1,0 ; il est tombé à 0,55 le 34e jour et à 0,3 le 50e jour ; la diminution est encore plus accusée pour le résidu insoluble à l'alcool (1,0 ; 0,45 et 0,20 respec-

tivement) ce qui indique, chez les carencés, une plus forte proportion d'éléments extractibles à l'alcool.

La réduction de poids, prise comme critère, montre la sensibilité de l'Arachide à la carence : 77 % du poids de matière sèche ici à 50 jours, et par la suite jusqu'à 90 % [*14*]. Chez le Cotonnier, 95 % [*12*], le Tournesol, 75 % [*7*], la Moutarde noire 60 % [*8*], le Soja, 35 % à 50 jours [*6*].

2° En pourcentage, il ne s'est produit qu'une faible variation de la teneur en matière sèche rapportée à la matière fraîche à partir du 15e jour, tout au plus une légère diminution chez les carencés.

Le rapport du résidu insoluble dans l'alcool, à la matière sèche, présente une évolution régulière chez les témoins, avec passage par un maximum au 34e jour ; chez les carencés, cette régularité est rompue par une teneur temporaire élevée le 15e jour.

Le rapport du résidu insoluble à l'acide chlorhydrique à la matière sèche varie peu en fonction du temps et des traitements chez l'Arachide (Tableau II) ; les organes sont plutôt fragiles et cassants comme l'a également constaté BRZOZOWSKA [*2*]. La carence en soufre ne semble pas provoquer chez l'Arachide d'augmentation en quantité des matériaux pariétaux. Chez d'autres plantes, des augmentations ont été indiquées [*30*] ou suggérées [*9*], [*22*], [*26*] par le constat de la « dureté », de la « rugosité » des organes.

TABLEAU II

Evolution, en fonction du temps et des traitements, des teneurs en résidu insoluble à l'acide chlorhydrique (cellulose brute), exprimées en pourcentage de la matière sèche.

RÉCOLTES	GRAINES INITIALES	7e J.	15e J.	34e J.	50e J.
Témoins + S	25 %	18 %	22 %	23 %	26 %
Carencés — S			25 %	23 %	24 %

C. — ÉVOLUTION DES PRINCIPALES FRACTIONS GLUCIDIQUES DANS LA PLANTE ENTIÈRE

1° DONNÉES QUALITATIVES SUR LES GLUCIDES DE L'ARACHIDE.

L'analyse par chromatographie en couche mince a fourni une première indication sur la nature glucidique des parties végétatives de l'Arachide.

La fraction soluble à l'alcool renferme essentiellement du glucose, du fructose et du saccharose, le maltose a été également détecté dans les plantules de 7 jours et les cotylédons au 15e jour.

Les extraits hydrolysés par voie acide de l'insoluble à l'alcool renferment quatre éléments bien constants et bien marqués, provenant de l'amidon et des hémicelluloses : glucose, galactose, arabinose et xylose. En outre, il a été noté la présence fréquente d'une tache très mobile, parfois difficile à déceler, qui occupe la place du ribose, et une autre peu déplacée et souvent étalée (il s'agit probablement d'un acide uronique).

L'intensité relative des taches était en accord avec le résultat des déterminations quantitatives, ainsi les variations glucidiques semblent de nature essentiellement quantitative dans les conditions de cette expérience.

2° Déterminations quantitatives.

Les résultats des tableaux IV et V conduisent aux remarques suivantes :

a) Les graines non germées sont pauvres en glucides et en particulier en réducteurs libres ; les phénomènes germinatifs déterminent une élévation des teneurs en amidon et en réducteurs libres.

b) A 15 jours, les concentrations des différentes fractions glucidiques sont maximales, et, déjà, la déficience en soufre se manifeste : les carencés sont plus riches en amidon et en saccharose.

c) Au-delà du 15e jour, et jusqu'au 50e jour, les concentrations des sucres solubles sont en constante diminution : chez les carencés, celle-ci est brutale, dès le 34e jour (diminution concomitante de la fraction non réductrice et des réducteurs libres, qui sont en voie de raréfaction), alors que, chez les témoins, elle est plus régulière (diminution des réducteurs libres, qui conservent cependant un certain niveau, puis, plus tardivement, du saccharose).

d) Après une période de décroissement du 15e au 34e jour, beaucoup plus marqué chez les témoins que chez les carencés, l'amidon augmente notablement du 34e au 50e jour chez les témoins, alors que les déficients se sont encore appauvris.

En conclusion, à l'échelle de la plante entière, il se produit une forte élévation des teneurs en glucides au cours de la période germinative, et l'effet de la carence en soufre, qui provoque une accumulation d'amidon et de saccharose, est précoce.

Au cours de la période de croissance active qui suit, la teneur en glucides rapidement métabolisables passe par un minimum (observé le 34e jour), puis augmente : c'est l'amidon, par sa prépondérance quantitative, qui est à la base de ces fluctuations. La carence provoque surtout une diminution des formes solubles et en particulier la raréfaction des

TABLEAU III

Données pondérales exprimées en valeurs absolues et en pourcentages.

	JOUR DE RÉCOLTE	TRAITEMENTS	PLANTE ENTIÈRE	PARTIE SOUTERRAINE (racines)	PARTIE AÉRIENNE	DIVERS ORGANES AÉRIENS					
						hypo-cotyle	coty-lédons	tige	pétioles	folioles	feuilles entières
POIDS DE MATIÈRE FRAICHE PAR PLANTE (en mg, ou éventuellement en g)	0 jour 7e j.		425 1,77 g								
	15e j.	+ S	3,11 g	1.122	2.000	206	470	348	203	690	812
		— S	3,06 g	1.037	2.020	232	418	409	170	639	809
	34e j.	+ S	22,20 g	6.200	16,0 g	329	324	1.569	1.359	3.770	5.130
		— S	11,30 g	4.970	6.290	262	487	825	710	2.150	2.860
	50e j.	+ S	65,60 g	16,0 g	49,5 g	562	482	3.740	2.680	8.320	11,0 g
		— S	17,60 g	7.750	9.870	277	227	1.180	1.100	3.020	4.120
POIDS DE MATIÈRE SÈCHE PAR PLANTE (en mg)	0 jour 7e j.		395 383								
	15e j.	+ S	510	108	408	34	130	61	29	119	148
		— S	489	102	386	36	123	74	24	121	146
	34e j.	+ S	3.630	825	2.773	60	55	251	209	786	995
		— S	1.680	517	1.136	41	65	152	119	416	545
	50e j.	+ S	2.480	1.780	8.690	117	60	677	443	1.770	2.220
		— S	10.600	767	1.660	55	37	198	178	579	758

POIDS DE RÉSIDU INSOLUBLE A L'ALCOOL PAR PLANTE (en mg)	0 jour 7e j.		361 299								
	15e j.	+ S	358	61	298	28	91	40	23	99	122
		— S	371	65	307	28	97	39	19	93	112
	34e j.	+ S	2.460	448	2.013	41	40	186	161	589	750
		— S	1.130	302	822	34	63	108	88	303	391
	50e j.	+ S	7.800	1.080	6.710	88	37	468	339	1.370	1.710
		— S	1.640	453	1.190	42	25	105	124	387	512
POIDS DE MATIÈRE SÈCHE RAPPORTÉ AU POIDS DE MATIÈRE FRAICHE (en %)	0 jour 7e j.		93 23								
	15e j.	+ S	16,1	9	20	16,5	28	17,5	14,3	17	18
		— S	16,2	10	10,9	15,5	24	18	14,1	19	18
	34e j.	+ S	16,4	13	17,5	18	17	16	15,5	21	19,5
		— S	14,9	10	18	15	13	18,5	17	19,5	19
	50e j.	+ S	16,1	10	17,5	22	12,5	18	16,5	21	20
		— S	14,1	11	16,5	20	16,5	17	16	19	18,5
POIDS DE RÉSIDU INSOLUBLE A L'ALCOOL RAPPORTÉ AU POIDS DE MATIÈRE SÈCHE (en %)	0 jour 7e j.		92 73								
	15e j.	+ S	70	60	73	83	70	66	78	83	82
		— S	76	64	79	78	79	52	78	77	77
	34e j.	+ S	68	54	73	69	73	74	77	75	75
		— S	67	58	73	83	83	71	74	73	72
	50e j.	+ S	74	61	77	75	61	69	76,5	77,5	77
		— S	66	59	72	77	68	53	69,5	67	67,5

TABLEAU IV

Fractions glucidiques exprimées en milligrammes d'hexose par plante.

	JOUR DE RÉCOLTE	TRAITEMENTS	PLANTE ENTIÈRE	PARTIE SOUTERRAINE (racines)	PARTIE AÉRIENNE	DIVERS ORGANES AÉRIENS					
						hypo-cotyle	coty-lédons	tige	pétioles	folioles	feuilles entières
SOMME DES GLUCIDES RAPIDEMENT MÉTABOLISABLES	0 jour		36								
	7e j.		90								
	15e j.	+ S	136	26	110	21	33	11,2	6,5	28	34
		— S	160	25	126	19	43	12,4	5,9	36	42
	34e j.	+ S	628	148	460	10,3	11,8	36	24	156	179
		— S	321	87	234	12	22	29	11	91	104
	50e j.	+ S	2.170	270	1.900	21	14	105	55	404	459
		— S	352	91	253	17	4,5	33	24	93	117
AMIDON	0 jour		21,5								
	7e j.		68								
	15e j.	+ S	91	6,4	84	17	24	8,7	4,8	20	25
		— S	101	7,3	94	14	32	9,2	4,1	27	31
	34e j.	+ S	356	30	306	6,7	7,8	20	16	121	137
		— S	238	37	201	11	15	26	11	79	90
	50e j.	+ S	1.630	103	1.520	14,5	12	66	43	336	409
		— S	247	22	218	16	3,8	29	21	79	100

SUCRES SOLUBLES TOTAUX	0 jour		14,5								
	7e j.		21,7								
	15e j.	+ S	45	20	26	3,6	9,4	2,4	1,7	7,6	9,3
		— S	59	18	32	4,9	11	3,2	1,8	8,7	10,5
	34e j.	+ S	272	118	154	3,6	4,1	16	8,3	35	43
		— S	83	50	33	1,1	6,9	3,2	2,1	12	14
	50e j.	+ S	544	167	370	6,7	2,2	40	13	38	51
		— S	105	69	36	1,03	0,72	4,0	2,5	13,5	16
FRACTION SOLUBLE NON RÉDUCTRICE	0 jour		14,3								
	7e j.		14,3								
	15e j.	+ S	26	15	11	2,9	3,8	1,4	0,53	1,9	2,5
		— S	40	14	17	4	6,3	1,9	0,4	2,8	3,2
	34e j.	+ S	195	112	83	3,4	3,3	11,5	4,7	18,5	23
		— S	71	47	24	0,8	5,3	2,5	1,3	9,4	11
	50e j.	+ S	314	98	154	6,1	1,4	23	5,2	20	25
		— S	93	65	27	0,82	0,45	3,2	1,9	10	12
SUCRES RÉDUCTEURS LIBRES	0 jour		0,2								
	7e j.		7,4								
	15e j.	+ S	19	4.7	15	0,7	5,5	1,0	1,1	5,8	6,8
		— S	19	4,0	15	0,9	4,8	1,33	1,4	5,8	7,3
	34e j.	+ S	77	5,9	71	0,25	0,79	4,5	3,6	16	20
		— S	12	2,9	8,9	0,26	1,6	0,67	0,75	3	3,7
	50e j.	+ S	230	4	216	0,56	0,82	17	7,6	18	25
		— S	12	4	8,4	0,21	0,27	0,86	0,59	3,1	3,7

TABLEAU V

Fractions glucidiques exprimées en milligrammes d'hexose pour 100 milligrammes de matière sèche.

	JOUR DE RÉCOLTE	TRAITEMENTS	PLANTE ENTIÈRE	PARTIE SOUTERRAINE (racines)	PARTIE AÉRIENNE	DIVERS ORGANES AÉRIENS					
						hypo-cotyle	coty-lédons	tige	pétioles	folioles	feuilles entières
SOMME DES GLUCIDES RAPIDEMENT MÉTABOLISABLES	0 jour		9,0								
	7e j.		22,0								
	15e j.	+ S	26,5	25,8	27,0	61,3	25,4	17,4	21,9	23,2	23,0
		— S	31,4	24,6	32,6	54,2	42,2	16,7	24,1	29,6	28,6
	34e j.	+ S	17,5	18,0	17,3	17,1	21,5	14,4	11,4	19,8	18,0
		— S	19,0	16,9	20,8	28,9	34,2	19,7	11,0	21,9	19,1
	50e j.	+ S	20,5	15,2	21,9	18,0	23,2	15,6	12,5	22,8	20,8
		— S	14,0	12,8	15,2	30,2	12,0	16,7	12,2	16,0	15,4
AMIDON	0 jour		5,4								
	7e j.		16,5								
	15e j.	+ S	18,0	6,3	20,7	50,6	18,2	13,4	16,3	16,8	16,7
		— S	20,5	7,1	24,4	40,4	31,5	12,4	16,8	22,4	21,4
	34e j.	+ S	9,8	3,6	11,8	11,1	14,4	8,0	7,5	15,4	13,7
		— S	14,0	7,2	17,8	26,4	23,7	17,6	9,3	18,9	16,4
	50e j.	+ S	15,5	5,8	17,6	12,3	19,6	9,7	9,6	20,7	18,5
		— S	10,0	3,8	13,1	28,3	10,1	14,7	11,8	13,7	13,3

SUCRES SOLUBLES TOTAUX	0 jour		3,6								
	7e j.		5,3								
	15e j.	+ S	8,9	19,5	6,3	10,7	7,2	4,0	5,6	6,4	6,3
		— S	11,6	17,5	8,2	13,8	10,7	4,3	7,3	7,2	7,2
	34e j.	+ S	7,5	14,4	5,6	6,0	7,4	6,4	4,0	4,4	4,3
		— S	5,0	9,7	3,0	2,5	10,5	2,1	1,7	3,3	2,7
	50e j.	+ S	5,1	9,4	4,3	5,7	3,6	5,9	2,9	2,1	2,3
		— S	4,2	9,0	2,1	1,9	1,9	2,0	1,4	2,3	2,1
FRACTION SOLUBLE NON RÉDUCTRICE	0 jour		3,6								
	7e j.		3,5								
	15e j.	+ S	5,0	14,9	2,7	8,5	2,9	2,35	1,8	1,6	1,7
		— S	7,8	13,5	4,3	11,3	6,0	2,5	1,6	2,3	2,2
	34e j.	+ S	5,4	13,7	3,0	5,6	5,0	4,6	2,3	2,3	2,3
		— S	4,3	9,1	2,2	1,9	8,7	1,7	1,1	2,3	2,0
	50e j.	+ S	3,0	8,6	1,8	5,2	2,2	3,5	1,2	1,3	1,15
		— S	3,7	8,5	1,6	1,5	1,2	1,6	1,1	1,8	1,6
SUCRES RÉDUCTEURS LIBRES	0 jour		0,05								
	7e j.		1,8								
	15e j.	+ S	3,8	4,6	3,6	2,2	4,3	1,65	3,8	4,8	4,6
		— S	3,7	4,0	4,0	2,5	4,7	1,8	5,7	4,8	5,0
	34e j.	+ S	2,1	0,72	2,6	0,4	1,4	1,8	1,7	2,1	2,0
		— S	0,7	0,56	0,79	0,63	1,8	0,44	0,63	0,70	0,68
	50e j.	+ S	2,2	0,78	2,5	0,48	1,36	2,4	1,7	1,0	1,15
		— S	0,5	0,52	0,51	0,38	0,71	0,43	0,33	0,54	0,49

réducteurs libres. Les teneurs en amidon, moins fluctuantes, décroissent cependant de manière continue et il semble que s'établisse peu à peu un appauvrissement général en glucides.

D. — ÉVOLUTION COMPARÉE DES PARTIES AÉRIENNE ET SOUTERRAINE

Les résultats portant sur la plante entière ont fourni un premier aperçu de l'influence du soufre sur les caractéristiques pondérales et glucidiques de l'Arachide. Il convient maintenant de reconnaître sur quelles parties de la plante s'exercent les effets les plus remarquables de la déficience. La première étape en ce sens consiste à comparer, comme l'ont fait EATON [*6*], [*8*], HANOWER et BRZOZOWSKA [*15*], la partie aérienne dont l'élément dominant est la masse foliaire et la partie souterraine, constituée essentiellement par le système racinaire.

1° ETUDE DES DONNÉES PONDÉRALES EN VALEUR ABSOLUE.

Les données pondérales exprimées en valeur absolue évoluent dans les deux parties conformément au schéma indiqué pour la plante entière, mais des effets différentiels peuvent être mis en évidence par l'étude des rapports pondéraux entre parties homologues pour chaque récolte en fonction du traitement, et entre les parties aérienne et souterraine pour une récolte donnée, en fonction des traitements.

Le tableau VI regroupe ces rapports pour le poids de matière sèche tiré du Tableau III.

TABLEAU VI

Rapports établis à partir des masses de matière sèche.

RÉCOLTE			15e jour	34e jour	50e jour
RAPPORT ..	carencé / témoin	partie aérienne	0,94	0,47	0,19
		partie souterraine	1,00	0,61	0,43
RAPPORT ..	partie aérienne / partie souterraine	témoin + S	4,1	3,4	4,9
		carencé — S	3,8	2,2	2,2

Le premier rapport montre combien la réduction affectant la partie aérienne est relativement plus importante que celle affectant la partie souterraine.

Le second rapport révèle, chez les plantes normalement approvisionnées en soufre, une croissance relativement plus rapide des racines suivie d'un très grand développement des parties aériennes. Chez les carencés, non seulement la valeur de ce rapport est encore plus faible au 34e jour

(ce qui indique déjà un certain fléchissement dans la croissance de la partie aérienne) mais encore il reste stationnaire (2,2).

De même, il serait possible d'établir les mêmes rapports pour les différentes expressions des données pondérales (poids frais, etc.). En général, ces rapports ont des valeurs plus élevées chez les témoins et l'écart s'accroît en fonction du temps : c'est particulièrement le cas du résidu insoluble à l'alcool (6,2 et 2,6 au 50e jour contre 4,9 et 2,2 respectivement). De tels rapports, relatifs au poids de matière fraîche, ont été calculés par EATON [*6*] ; en général les écarts entre traitements sont plus faibles que dans le cas de l'Arachide (exemples : Soja à 50 jours : 2,7 et 1,7 ; Colza : 6,0 et 3,9 etc.).

2° ETUDE DES DONNÉES GLUCIDIQUES EN VALEUR ABSOLUE.

On peut examiner ces données comme les précédentes (Tableau VII) :

TABLEAU VII

Rapports, pour diverses fractions glucidiques, des quantités absolues renfermées dans la partie aérienne et la partie souterraine, en fonction du temps et des traitements

(calculés à partir des données du Tableau IV)

RAPPORT (partie aérienne / partie souterraine)	Récolte ⟶ / Traitements		15e jour	34e jour	50e jour
Sucres solubles totaux	Témoin	+ S	1,3	1,4	2,2
	Carencé	— S	1,8	0,7	0,5
Sucres réducteurs	Témoin	+ S	3,2	11,9	15,4
	Carencé	— S	3,8	3,0	2,4
Fraction soluble non réductrice	Témoin	+ S	0,7	0,7	1,0
	Carencé	— S	1,2	0,5	0,4
Amidon	Témoin	+ S	13,3	10,9	14,9
	Carencé	— S	13,0	5,4	7,5
Total des glucides rapidement métabolisables	Témoin	+ S	4,2	3,2	7,0
	Carencé	— S	5,0	2,7	2,6

Ces rapports révèlent la richesse relative de la partie aérienne en amidon et de la partie souterraine en saccharose. Les différences sont faibles le 15e jour et, en général, les valeurs des carencés sont à ce moment plus élevées : la partie souterraine est donc plus riche en glucides à ce stade chez les déficients. Par la suite (34e et 50e jour) les valeurs du rapport sont toujours plus grandes chez les témoins, ce qui est une indication relative de la diminution des glucides dans la partie aérienne des carencés.

3° Données sur les glucides exprimés en pourcentage de la matière sèche (Tableau V).

a) Les parties aérienne et souterraine sont de composition presque inversée chez l'Arachide : l'amidon domine dans la première, le saccharose dans la seconde.

b) La carence en soufre exerce une action différentielle profonde sur ces deux parties du point de vue pondéral comme du point de vue glucidique : dans la partie souterraine, les différences dues aux traitements sont en fait assez faibles ; les réducteurs libres sont dans tous les cas à faible concentration (il en est ainsi chez d'autres plantes : Soja [*6*] et Cotonnier [*12*]) ; l'amidon évolue à peu près de la même manière, mais avec moins d'ampleur, que dans la plante entière : la carence amène finalement une baisse de teneur. Chez le Soja [*6*], et surtout chez le Cotonnier [*12*], il y a tendance à l'enrichissement. C'est surtout la décroissance précoce des teneurs en saccharose, fraction dominante, qui est à remarquer : 14,9 % et 13,7 % les 15e et 34e jours chez les témoins ; 13,5% et 9,1 % respectivement chez les carencés. Il n'y a pas concordance avec les résultats d'Hanower et Brzozowska [*32*]. Chez le Cotonnier [*27*], il y a appauvrissement.

La partie aérienne au contraire est le siège de phénomènes variés, et souvent de grande amplitude. Les fluctuations de l'amidon surtout sont très grandes et très influencées par les traitements: effet fondamental, car cette fraction, localisée dans la partie aérienne, représente environ les 3/4 de la somme des glucides rapidement métabolisables. En outre, les traitements exercent un effet différentiel sur les réducteurs libres, qui se raréfient chez les carencés (0,7 % environ) mais conservent un certain niveau chez les témoins (2,5 %). Enfin la partie aérienne est le siège de la différence précoce observée sur la plante entière lorsqu'aucun signe visible n'est encore perceptible : la plus grande richesse en glucides observée chez les carencés du fait des teneurs plus élevées en amidon et en saccharose (respectivement 24,4 % et 4,3 %, contre 20,7 % et 2,7 % chez les témoins).

E. — ÉTUDE DES DIFFÉRENTS ORGANES AÉRIENS

Les faits précédents ont montré que les effets de la carence portent surtout sur la partie aérienne ; c'est pourquoi l'étude des différents organes qui la composent et qui ont été définis au chapitre « Matériel et Méthodes » est susceptible d'apporter des précisions sur la localisation de ces effets.

Sur le plan pondéral, les résultats démarquent peu ce qui a été décrit antérieurement. Signalons seulement que la masse des folioles est proportionnellement plus réduite sous l'influence de la carence que celle des pétioles ; que les cotylédons des témoins marquent au 50e jour une nette augmentation de poids frais due à l'accroissement de leur teneur en eau ;

chez les carencés, il y a au contraire tendance à la déshydratation ; qu'enfin les variations du résidu insoluble à l'alcool sont d'une grande diversité selon les organes.

L'étude des fractions glucidiques par contre apporte des vues nouvelles que nous allons analyser pour chaque organe.

L'évolution des glucides dans les folioles présente beaucoup d'analogie avec celle de la partie aérienne ; les teneurs en sucres solubles montrent en fonction du traitement des modifications nettement plus faibles que dans la plupart des autres organes : elles diminuent en fonction du temps et, tout au plus, peut-on observer une concentration un peu plus grande de saccharose chez les carencés.

Chez d'autres plantes, la carence provoque une nette réduction des teneurs en saccharose (1), (Luzerne [*25*], Cotonnier [*12*]) tandis que les résultats sur Soja sont variables et peu contrastés [*6*]. La diminution des réducteurs libres (1) est moins marquée chez le Soja [*6*], [*30*] que chez l'Arachide.

Les teneurs en amidon (1) sont élevées et manifestent par contre de grandes différences notamment le 15e jour (22,4 %, contre 16 % chez les témoins) et le 50e jour (13,7 %, contre 20,7 %).

Dans le pétiole, l'évolution est différente et se rapproche plutôt de celle de l'hypocotyle avec toutefois de moindres différences. Chez d'autres plantes de même, la carence provoque une diminution dans les feuilles (Soja [*6*], [*30*] ; Coton [*12*] mais le déficit peut être tardif, comme nous l'avons observé sur l'Arachide, et faire suite à une période d'enrichissement relatif (Soja [*6*]).

L'hypocotyle attire l'attention par sa richesse précoce mais temporaire en glucides. Le 15e jour, les teneurs observées sont, de manière caractéristique, très élevées, surtout en ce qui concerne l'amidon (de l'ordre de 40-50 %) et également les sucres solubles (12-13 %), dont l'élément dominant est le saccharose.

Une très forte diminution affectant les diverses fractions est ensuite observée du 15e au 34e jour, au-delà duquel il ne se produit plus de modifications importantes (si ce n'est une légère tendance à l'accroissement des teneurs en amidon et à un décroissement des sucres solubles).

La carence provoque dans cette évolution des divergences notables, au 15e jour sur les teneurs en saccharose, plus grandes (11,3 % contre 8,5 % chez les témoins) et en amidon, plus petites (40,4 % contre 50,6 %). Il en est de même pour la forte diminution signalée du 15e au 34e jour : la réduction des teneurs en saccharose est plus forte (de 11,3 à 1,9 %, contre 8,5 % à 5,6 % chez les témoins) et en amidon, plus faible (de 40,4 % à 26,4 %, contre 50,6 % et 11,1 %).

(1) A titre indicatif, l'échelonnement des teneurs, dans les conditions normales pour toutes les plantes citées, est de 1 à 5 % pour les réducteurs libres, 2 à 6 % pour le saccharose et 7 à 20 % pour l'amidon.

L'hypocotyle présente donc sur le plan glucidique des caractéristiques remarquables au cours de la période végétative et son rôle n'en paraît que plus important dans l'établissement de la plantule. Les chiffres donnés ci-dessous sont en concordance avec les observations morphologiques et anatomiques [29] : l'hypocotyle est, dans la graine non germée, proportionnellement de forte taille, et riche en réserves. Au cours de la germination, deux tissus parenchymateux, l'un cortical, l'autre médullaire, se développent abondamment et peuvent se charger en substances de réserve, donnant à l'organe (qui reste court en plantation peu profonde) son aspect trapu, succulent et épaulé au collet. Les structures se modifient profondément lors de la chute des cotylédons : exfoliation du tissu cortical, disparition ou affaissement du tissu médullaire, et lignification des tissus restants.

Les cotylédons présentent au cours de la période de germination des modifications évidemment importantes : lorsque la graine est quiescente, les glucides sont peu abondants (5,4 % d'amidon et 3,6 % de sucres solubles, par rapport à la matière sèche) ; à la germination, il y a augmentation considérable de ces teneurs (16,5 % d'amidon et 5,3 % de sucres solubles le 7e jour). Dès le 15e jour, les traitements induisent des différences notables : les teneurs pour les deux fractions sont nettement plus grandes chez les carencés que chez les témoins. La situation évolue peu jusqu'au 34e jour, mais, au-delà, il se produit une diminution très marquée, chez les carencés, pour les deux fractions, à tel point que les cotylédons des témoins paraissent relativement riches en sucres solubles (malgré une tendance à la diminution) et en amidon (dont la teneur par contre tend à s'accroître).

Les relations importantes qui existent entre les cotylédons et l'hypocotyle seront discutées dans la IVe partie.

Dans les tiges, l'évolution des teneurs en glucides est radicalement différente de celle observée chez la plante entière.

La figure 2 concerne l'ensemble des glucides rapidement métabolisables, les sucres solubles et l'amidon, dont on notera le caractère dominant. Les variations des teneurs en amidon et en sucres solubles s'effectuent en sens opposé, et de plus, la carence inverse complètement le sens de ces variations.

Ces modifications ne se produisent pas sans nuances, ni gradients, comme le montrent les analyses portant sur différents niveaux de la tige. Ainsi (fig. 3), dans la partie apicale de la tige, en fonction du temps, les teneurs en amidon et en sucres solubles évoluent en sens opposés, qui sont en outre complètement inversés par la carence. Les modifications dans la région basale en fonction du temps (fig. 4) montrent, en particulier, une variation des teneurs en amidon due aux traitements. Les différences sont maximales vers le 34e jour, et on observe en plus à ce moment, chez les témoins, une teneur temporairement élevée en saccharose sans équivalent chez les carencés. De l'évolution des gradients longitudinaux, nous ne considérons ici que celui de la tige au 50e jour

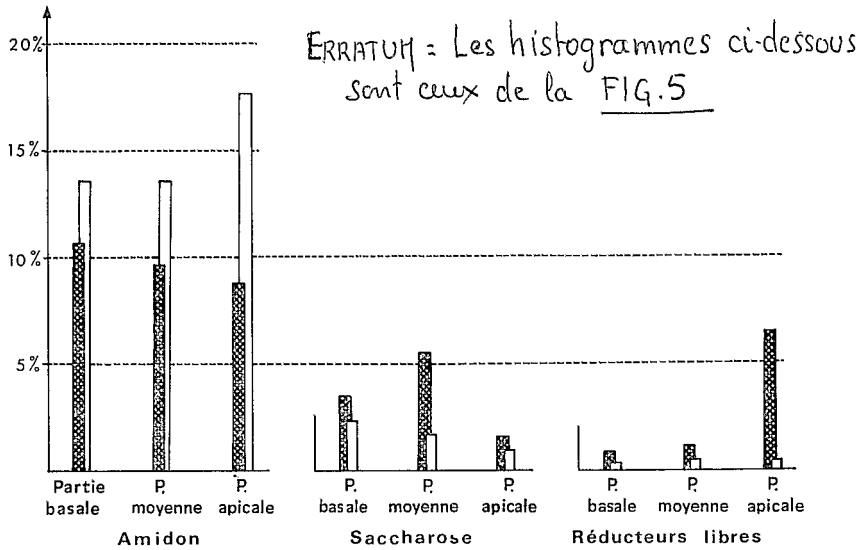

Fig. 2. — *Evolution des teneurs en glucides de la tige* (exprimée en mg d'hexose pour 100 mg de matière sèche).

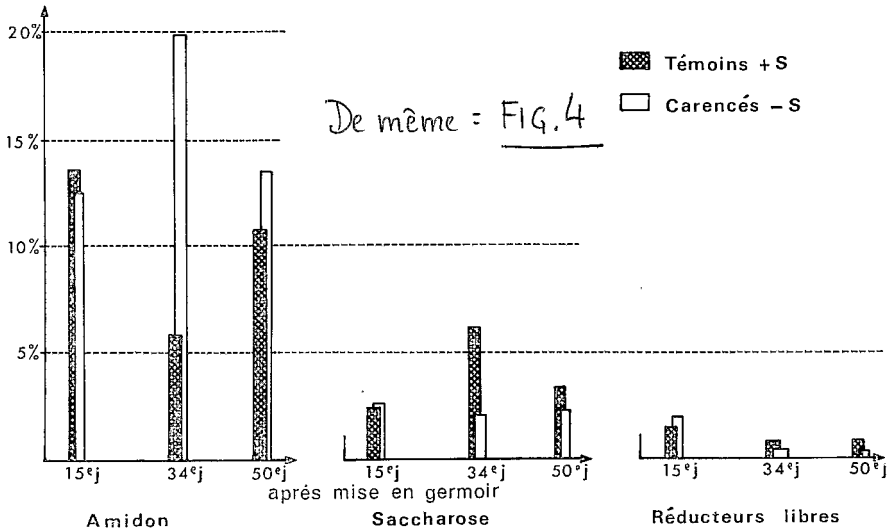

Fig. 3. — *Evolution des principales fractions glucidiques dans la région apicale de la tige principale d'Arachide* (expression en mg d'hexose pour 100 mg de matière sèche).

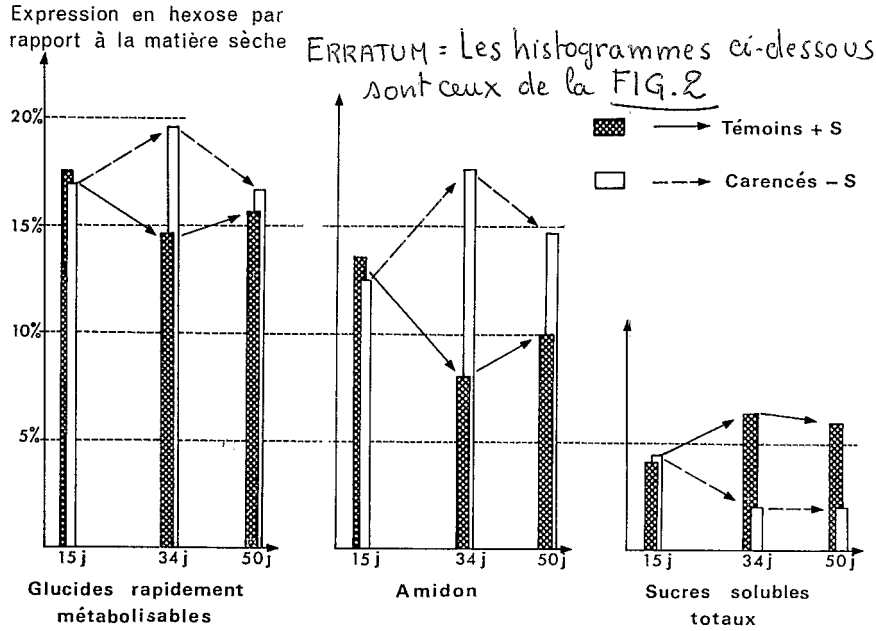

Fig. 4. — *Evolution des principales fractions glucidiques dans la région basale de la tige principale d'Arachide* (expression en mg d'hexose pour 100 mg de matière sèche).

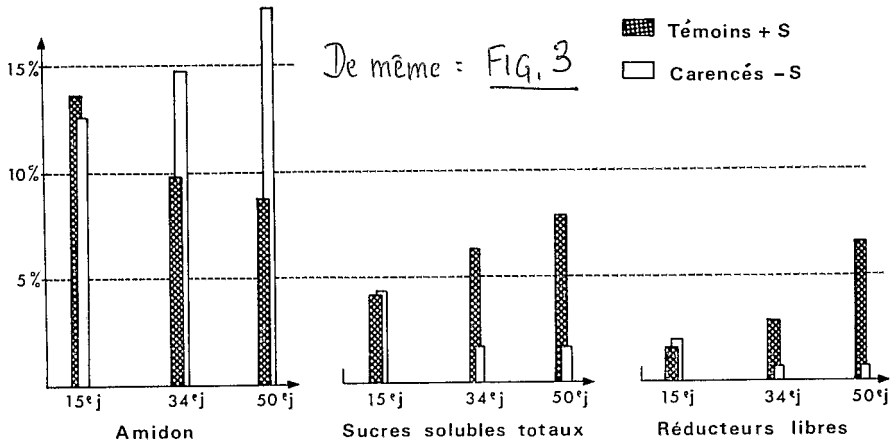

Fig. 5. — *Gradient de la base à l'apex dans la tige principale de l'Arachide le 50ᵉ jour* (expression de diverses fractions glucidiques en mg d'hexose pour 100 mg de matière sèche).

(fig. 5). Chez les témoins l'étude comparative de trois étages superposés de la tige montre que la teneur en amidon est maximale vers la base et domine nettement celles des fractions solubles et que ces teneurs s'abaissent régulièrement jusqu'à la région apicale ; que dans la région intermédiaire la fraction soluble non réductrice est en nette augmentation, dominant nettement les réducteurs libres ; que ces derniers, sous forme de glucose essentiellement, sont très abondants dans la partie apicale, alors que le saccharose y est rare. Les carencés se remarquent par une pauvreté en sucres solubles et une richesse en amidon d'autant plus grande qu'on s'approche de l'apex.

La tige des Arachides carencés en soufre révèle ainsi, de tous les organes examinés, les différences les plus caractérisées dans la composition, notamment sur le plan glucidique, comme l'a déjà signalé EATON [*6*]. En plus, elle ne possède qu'à un moindre degré le grave inconvénient des organes liés, comme les feuilles, à un cycle quotidien. Mais il faut observer cependant que les caractères évolutifs de la tige sont bien différents de ceux de la plante entière, et qu'elle ne représente qu'une proportion assez faible de celle-ci sur le plan quantitatif (chez l'Arachide, la masse des feuilles est quatre fois plus importante).

La tige toutefois est l'organe sur lequel les informations sont les plus nombreuses, avec de grandes variations dans les teneurs en glucides selon les espèces. Ainsi, les réducteurs libres peuvent être abondants (jusqu'à 20 % du poids de matière sèche) chez la Tomate [*9*], [*22*], le Tournesol [*7*], le Cotonnier [*12*] : la carence conduit, sauf exception (Tomate [*9*]), à une forte diminution qui peut aller jusqu'à la raréfaction (Cotonnier). Cette dernière est de règle chez les espèces relativement pauvres en réducteurs (1 à 2 %), par exemple la Moutarde noire [*8*], la Luzerne [*25*] et, comme nous l'avons vu, l'Arachide. Le saccharose n'atteint jamais le degré d'abondance des réducteurs libres chez certaines espèces, et parfois même est rare. L'effet de la carence sur cette fraction est assez variable diminution chez le Cotonnier [*12*], le Tournesol [*7*], le Soja [*6*] et l'Arachide ; augmentation chez la Tomate [*9*], [*22*], la Moutarde noire [*8*] et la Luzerne [*25*]. Les différences peuvent être notables chez les espèces relativement riches par nature (Cotonnier [*12*], Arachide). Les teneurs en amidon augmentent généralement chez les plantes carencées : chez les espèces riches (4 à 15 % du poids de matière sèche), les accroissements sont bien marqués (Arachide, Soja [*6*] ; Tomate (selon [*22*]) ; Cotonnier [*12*]), alors que chez les espèces plutôt pauvres (moins de 2 %) ces accroissements sont souvent moins nets (Soja [*6*], Tomate (selon [*9*], Tournesol [*7*], Moutarde noire [*8*]).

En généralisant, il semble donc que la carence en soufre provoque dans les tiges une forte diminution des teneurs en réducteurs libres et une nette augmentation des teneurs en amidon. Ceci pourrait expliquer les réactions contradictoires observées lorsque le bilan glucidique des tiges est établi : selon les espèces, celles naturellement bien pourvues en amidon et pauvres en réducteurs devraient s'enrichir en glucides

métabolisables tandis que celles riches en réducteurs mais faiblement amylifères devraient s'appauvrir. Cette hypothèse est en général en accord avec les faits, les cas les plus typiques correspondant respectivement à l'Arachide et au Tournesol ; les bilans peuvent d'ailleurs être nuancés par les variations des teneurs en saccharose.

En résumé, l'analyse des différents organes de la partie aérienne, carencée ou non, a montré que le comportement des feuilles est peu différent de celui de la plante entière, surtout en ce qui concerne l'amidon des folioles. La tige par contre présente une évolution inverse des fractions glucidiques soluble et insoluble, avec notamment, au 34e jour, une accumulation de sucres solubles chez les témoins. L'hypocotyle manifeste une richesse précoce mais temporaire en glucides, dont la mobilité a été particulièrement remarquée chez les témoins. Le comportement des cotylédons est fortement influencé par les traitements : pendant la période germinative, la carence maintient des teneurs élevées en glucides. Toutefois, vers le 50e jour, tandis que, chez les carencés, les cotylédons sont en voie d'épuisement, chez les témoins, ils sont persistants, bien vivants et s'enrichissent en glucides. De fortes différences sont constatées sous l'influence des traitements, dès le 15e jour, donc très précocement : folioles, cotylédons et hypocotyles sont plus riches en amidon chez les carencés tandis que tiges et pétioles ne présentent que de faibles différences.

IV. — RAPPORTS ENTRE LES DIFFÉRENTES PARTIES DE LA PLANTE DU POINT DE VUE GLUCIDIQUE, EN FONCTION DU TEMPS.

L'étude de chaque organe pris séparément est essentiellement descriptive et a révélé des caractéristiques remarquables chez certains. Il convient maintenant d'étudier la coordination qui peut exister entre eux au sein de la plante entière ; les trois récoltes effectuées vont être examinées de ce point de vue.

1° Le 15e jour.

D'une manière générale, les différences sont faibles au niveau des réducteurs libres, et dans les parties aériennes pour les sucres solubles. Les carencés ont tendance à être plus riches en glucides que les témoins dans toute la partie aérienne, mais deux faits sont à remarquer à ce stade :

a) Les rapports remarquables entre cotylédons et hypocotyle. En valeur absolue, l'ensemble des deux organes est plus riche en amidon chez les carencés que chez les témoins, mais la répartition n'en est pas régulière : chez les carencés, les cotylédons sont plus riches et l'hypocotyle plus pauvre que chez les témoins. Les sucres solubles, moins abondants que l'amidon, sont en concentration plus grande (surtout dans les cotylédons) chez les carencés que chez les témoins.

Il semble donc que l'abondance des glucides témoigne de l'absence de perturbation dans l'anabolisme des glucides à partir des lipides, et

que la carence provoque des difficultés d'interconversion des glucides ou de transport d'un organe à l'autre.

b) Dans la partie épicotylée, sous l'influence de la déficience, outre une légère tendance à l'enrichissement en sucres solubles (13,8 % au lieu de 11,7 % chez les témoins) se remarque surtout une augmentation des teneurs en amidon au niveau des folioles (22,4 %, contre 16,8 % chez les témoins). Là encore, les concentrations relevées permettent de supposer que la photosynthèse est relativement peu perturbée, mais qu'il existe des difficultés de conversion vers des formes aptes à la migration.

En particulier, il est possible que la faiblesse signalée de l'activité « nitrate-réductase » [*7*], [*8*], [*22*] conduise à une sous-consommation, dans les feuilles déficientes, d'éléments carbonés issus notamment de la transformation des glucides de réserve et destinés à la synthèse de composés organiques azotés.

En fait, le phénomène observé entre les folioles et les autres organes de la partie épicotylée n'est pas sans analogie avec ceux concernant le système hypocotyle-cotylédons, mais à part la teneur en amidon des folioles, les différences sont très peu marquées.

Ainsi lorsque la plante est jeune et qu'aucune différence morphologique et pondérale n'est décelable, il est clair que l'amidon s'accumule sur les lieux essentiels de la formation des glucides : les folioles et les cotylédons. Les variations sont faibles pour les autres fractions et dans les autres organes, excepté pour l'hypocotyle qui semble subir le contre-coup des différences observées dans les cotylédons. La plus grande sensibilité de ces deux organes pourrait être le résultat de la conjugaison de leur grande activité métabolique à ce stade et à leurs tenours très élevées en amidon (de l'ordre de 20 à 50 % du poids de matière sèche).

L'accumulation d'amidon dans les folioles est un signe de carence qui pourrait être précoce et spécifique. Si on admet, suivant en cela Eaton [*7*], Carles [*3*], Ergle et Eaton [*12*], et Thomas *et all.* [*27*], que les feuilles, surtout chez les Légumineuses, ont des teneurs particulièrement élevées en soufre, il est permis de supposer qu'elles manifestent plus rapidement que les autres organes l'insuffisance de couverture de leurs besoins.

En cas de carence complète, la réserve cotylédonaire doit migrer essentiellement dans les racines comme le suggèrent les voies anatomiques [*29*], et s'y fixer [*1*], [*17*], de sorte que seulement une faible proportion parviendrait à la partie épicotylée.

D'ailleurs, la croissance des racines est à ce stade à peu près normale, ce qui permet de supposer que leurs besoins sont couverts quel que soit le traitement : les écarts sont faibles pour les données pondérales et pour les teneurs en différentes fractions glucidiques. Elles ne semblent pas subir le contre-coup des modifications importantes observées dans le système hypocotyle-cotylédons malgré les relations anatomiques étroites qui existent entre ces organes.

2° Le 34e jour.

D'une manière générale, les carencés ont des teneurs moins élevées en sucres solubles et plus élevées en amidon que les témoins dans tous les organes; toutefois, dans les cotylédons et les folioles, ce phénomène, spécifiquement remarqué dès le 15e jour, ne s'est pas accentué comme on aurait pu s'y attendre, mais plutôt atténué.

Le système hypocotyle-cotylédons a évolué : chez les témoins, le taux d'amidon a diminué modérément dans les cotylédons (de 18,2 à 14,4 %) et fortement dans l'hypocotyle (de 50,6 à 11,1 %) ; la teneur en sucres solubles a peu varié dans les cotylédons, se maintenant autour de 7 % , dans l'hypocotyle, la diminution est relativement faible (de 10,7 à 6 %). Le taux d'amidon, chez les carencés, a fortement diminué dans les cotylédons (de 31,5 à 23,7 %) mais conserve cependant un niveau assez élevé ; dans l'hypocotyle, la réduction est beaucoup moins importante (de 40,4 à 26,4 %) que chez les témoins ; le taux de sucres solubles a peu varié dans les cotylédons mais conserve une valeur élevée (de l'ordre de 10 %), plus que chez les témoins ; dans l'hypocotyle par contre la diminution est forte (de 13,8 à 2,5 %), et en contraste avec les réserves encore importantes en amidon hypocotylaire, tandis que chez les cotylédons mitoyens, les sucres solubles conservent un niveau plus élevé que chez les témoins.

Ces faits portent à penser que le soufre tend à favoriser l'utilisation de l'amidon et maintenir la présence du saccharose ; la carence semble provoquer des difficultés dans l'interconversion et le transport des glucides, comme le montre l'absence de relation apparente au niveau des sucres solubles entre les hypocotyles appauvris et les cotylédons relativement bien pourvus.

Les organes de la partie épicotylée supportent essentiellement les effets de la carence qui tend à s'y généraliser, les modalités variant selon les organes : outre le cas des folioles évoqué plus haut, il est possible de citer le développement des symptômes dans cette partie, la raréfaction des réducteurs libres et surtout l'évolution remarquable des tiges : chez les carencés, les teneurs en amidon ont fortement diminué et les teneurs en saccharose augmenté. C'est exactement l'inverse chez les témoins.

Les autres organes (racines, hypocotyle, cotylédons) ne manifestent en comparaison que des différences de faible amplitude : ainsi les racines, ici largement développées, ne renferment d'ailleurs que peu de réducteurs libres. Chez les témoins, on observe cependant que la teneur en saccharose, fraction fondamentale, s'est maintenue, alors que celle de l'amidon a diminué; chez les carencés inversement, la teneur en amidon est restée stable, alors que celle du saccharose a diminué.

Ainsi le soufre semble jouer un rôle dans l'utilisation de l'amidon et le maintien des teneurs en saccharose ; la carence paraît provoquer des difficultés dans l'interconversion et la migration des glucides.

3° Le 50e jour.

Les désordres introduits par la carence prolongée sont profonds ; les différences dues aux traitements sont étendues à la plante entière, mais sans offrir de localisations nettes comme cela avait été observé sur les jeunes plantes récoltée le 15e jour : les témoins sont vigoureux, très verts, les carencés chétifs et chlorosés. Cette extrême divergence d'aspect doit se traduire par des différences profondes dans la composition des plantes.

D'une manière générale, les témoins renferment plus d'amidon et de réducteurs libres que les carencés, et il en est de même pour le saccharose dans la tige et l'hypocotyle. L'accumulation de ces glucides témoigne de l'activité bénéfique d'un appareil photosynthétique largement déployé au moment où la fructification commence : les manifestations qui paraissent les plus caractéristiques à ce sujet sont l'augmentation de la teneur en amidon dans les folioles comme dans les cotylédons.

Le comportement des carencés est moins clair : il faut noter, d'une part, l'appauvrissement en sucres solubles des parties aériennes et l'épuisement des cotylédons ; d'autre part le maintien d'une certaine teneur en amidon dans la tige et l'hypocotyle, indice possible de difficultés pour l'utilisation des glucides ; enfin, la faible proportion d'amidon dans les folioles, conséquence du ralentissement de la photosynthèse due à la chlorose intense.

4° En résumé, la carence en soufre provoque chez l'Arachide non seulement des symptômes visibles qui s'aggravent peu à peu, mais encore détermine des transformations profondes et variés du contenu glucidique rapidement métabolisable, au cours de la période de croissance qui s'étend de la germination à la floraison.

Au cours des trois récoltes successives, des tendances différentes se sont ainsi manifestées :

Tout d'abord, lorsqu'aucun symptôme n'est encore perceptible, des modifications très nettes se produisent dans la composition glucidique, essentiellement l'élévation des teneurs en amidon dans les organes desquels se produit normalement la formation des glucides, c'est-à-dire les folioles et les cotylédons. Cette tranformation des glucides ne paraît pas perturbée et il semble plutôt que soient mises en cause les interconversions entre glucides et leur transport. La netteté des faits suggère une relation étroite avec la déficience en soufre.

Par la suite, lorsque les symptômes se sont manifestés, une généralisation des effets de la carence tend à se produire surtout dans la partie épicotylée, que l'on peut ainsi opposer à la partie hypocotylée : raréfaction des réducteurs libres, accumulation d'amidon. Cependant en dépit du sens de cette évolution, il n'y a pas accentuation mais plutôt atténuation des phénomènes précédemment constatés.

Enfin, au terme de l'expérience, les symptômes se sont développés et les effets de la carence, limités antérieurement à la partie aérienne s'étendent à la plante entière: on ne peut opposer les plantes que selon leur mode de culture avec ou sans soufre : d'un côté aspect vigoureux et richesse en assimilats, de l'autre, aspect chétif et appauvrissement qui contraste avec les hautes teneurs antérieures. De nombreux mécanismes métaboliques fondamentaux doivent évidemment être très perturbés après cette longue carence continue et ne peuvent que se répercuter globalement sur l'évolution du contenu en glucides métabolisables : sur ceux-ci, les effets de la carence, à ce stade, semblent donc essentiellement indirects.

V. — RAPPORTS ENTRE CARENCE EN SOUFRE, MÉTABOLISME GLUCIDIQUE ET AUTRES PROCESSUS MÉTABOLIQUES.

Brzozowska [2] a décrit la répartition du soufre dans les différents organes de l'Arachide en fonction du temps et des traitements : ces résultats, reproductibles, montrent en particulier que si les différences entre traitements sont encore faibles au stade 2-3 feuilles (10e jour), elles sont déjà importantes au stade 4-5 feuilles (vers le 15e jour) et poursuivent leur accroissement jusque vers le 20e jour : c'est vers la fin de cette période que les symptômes deviennent perceptibles, manifestations qui sont la résultante de modifications internes plus ou moins évoluées. Le métabolisme azoté, celui des protéines surtout, est perturbé, et de nombreuses études (en particulier celles d'Hanower [*14*] chez l'Arachide) ont montré les relations étroites entre les teneurs en azote et en soufre pour obtenir un équilibre nutritionnel bénéfique aux rendements [*13*]. La carence en soufre provoque une diminution des formes azotées organiques insolubles (c'est-à-dire protéique) et une augmentation des solubles (acides aminés, amidés, etc.), surtout de l'arginine qui s'accumule immédiatement en quantités importantes et constamment croissantes dans tous les organes.

Considérant globalement le métabolisme azoté, il est à remarquer cependant que, si les différences sont faibles au stade 2-3 feuilles (10e jour), elles sont marquées dès le 19e jour dans les folioles et dans les tiges et beaucoup moins dans l'hypocotyle et les racines.

Ces faits se rapprochent des observations faites sur les glucides à propos d'une généralisation plus précoce dans la partie épicotylée que dans la partie hypocotylée. De même, dans les pousses de Luzerne à la floraison [*25*], la relation entre augmentation des amides et la diminution des glucides semble étroite lorsqu'on limite le soufre dans les solutions nutritives. Ceci est cependant beaucoup moins évident pour les modifications très précoces induites par la carence dans la composition glucidique de l'Arachide, dans la foliole et le système hypocotyle-cotylédons.

Cette période juvénile, germinative et végétative, a fait par ailleurs l'objet d'études qualitatives et quantitatives d'autant plus nombreuses que les composants organiques et les activités enzymatiques s'y rapportant sont d'une extrême diversité, spécialement dans les cotylédons au cours de la germination.

Ainsi, l'arginase manifeste une grande activité qui est réprimée par la carence en soufre [*14*], l'activité amylasique est maximale lorsque la teneur en amidon est maximale, vers le 8e jour [*28*].

Le métabolisme des acides organiques est également perturbé : chez l'Orge [*4*], les plantes déficientes ont des teneurs plus élevées en acide citrique, les plantes témoins en acide iso-citrique.

Il est donc permis de supposer que de tels mécanismes ne peuvent être que perturbés par la raréfaction précoce du soufre dans les organes conformément aux descriptions de Brzozowska, soit très directement au niveau des groupements sulfhydriles par exemple, bien connus pour intervenir à diverses étapes du métabolisme glucidique par le canal de facteurs organiques, tels que l'acide thioctique, le Co-enzyme A et de nombreux enzymes, soit plus indirectement par les troubles introduits dans la structure générale des protéines du fait de la pénurie des acides aminés soufrés (système cystéine-cystine et méthionine).

Enfin, après 50 jours de carence continue, la chlorose intense qui s'est développée ne peut qu'être une des principales causes de la diminution générale de la teneur en glucides ; la diminution des teneurs en chlorophylle peut être très importante : 23 à 50 % selon les espèces [*11*], [*20*], [*30*]. Chez la Chlorelle [*19*], la chlorose est précoce et le reverdissement est rapide si du soufre est apporté avant qu'il y ait ralentissement des divisions cellulaires. Ceci est de même obtenu facilement chez les plantes supérieures, dont l'Arachide, et l'organisation protoplasmique ne semble s'altérer que très tardivement. Nous avons vu que la carence en soufre déprime considérablement la croissance pondérale sans qu'il soit observé de signes léthaux.

Fait singulier, Ergle et Eaton [*12*] dans les feuilles de Cotonnier carencé ont signalé, en dépit d'une diminution de la teneur en protéines, une plus grande richesse en soufre et ainsi une proportion anormalement grande de soufre protéique, localisé dans les chloroplastes. Commanay et Brunel-Capelle [*5*], d'autre part, indiquent que la non-synthèse du pigment serait en rapport avec les teneurs élevées en arginine.

VI. — CONCLUSION

Cette étude a permis la réalisation d'un certain nombre d'observations sur les modifications apportées dans la morphologie et dans la composition glucidique au cours du développement progressif des effets de la carence en soufre, à laquelle l'Arachide s'est montré particulièrement sensible. De nombreux points d'accord existent avec les résultats

publiés par plusieurs auteurs sur diverses espèces : par exemple, la chlorose, la réduction de taille et de poids, la raréfaction des réducteurs libres, etc.

Mais une telle évolution est évidemment très complexe, et difficile à saisir lorsque les récoltes successives, pour des raisons purement matérielles le plus souvent, sont trop peu nombreuses et trop écartées, impliquant une certaine prudence dans les interprétations d'interpolation.

On a remarqué cependant que, dès le 15e jour de la mise en germination et avant même l'apparition des symptômes, il se produisait chez les carencés une accumulation caractéristique en amidon et en saccharose dans les folioles et les cotylédons, c'est-à-dire dans les organes où se forment les glucides. Cette situation n'était toutefois que temporaire, et tandis que se généralisaient les effets de la carence dans la partie aérienne, puis dans la plante entière, on parvenait au 50e jour, terme de l'expérience, à une nette pauvreté en glucides rapidement métabolisables.

On retiendra également :

1° L'enrichissement en amidon et en saccharose des cotylédons et de l'hypocotyle au cours de la période germinative, et l'importance des fluctuations de ces fractions en fonction du temps et des traitements, suggérant des difficultés dans le transport ou l'interconversion des glucides.

2° Les contrastes entre l'évolution glucidique de la masse considérable des folioles, et celle de la tige, très originale quelque soit le traitement.

Ces acquis peuvent constituer le fondement de recherches nouvelles, incitant à préciser les phénomènes de la période germinative, à étudier plus largement un cycle de développement incluant floraison et fructification et à prendre en considération d'autres substances ternaires (lipides, acides organiques, etc.) aussi importantes que les glucides, et les activités enzymatiques qui s'y rapportent.

***

L'auteur tient à exprimer sa reconnaissance à M. le Professeur C. Lioret, à M. P. Hanower, à Mme Brzozowska et à M. H. Rabechault pour leur aide et leurs conseils qui ont largement contribué à la réalisation de ce travail, et à Mme Raillot pour sa participation technique.

BIBLIOGRAPHIE

1. BIDDULPH (O.), CORY (R.) et BIDDULPH (S.F.), 1956. — The absorption and translocation of sulfur in Red Kidney Beans, *Plant. Physiol.*, *31*, 28-33.
2. BRZOZOWSKA (J.), 1969. — Etude de la carence en soufre et quelques aspects du métabolisme du soufre chez l'Arachide. *Thèse Fac. Sc. Paris*, Edition ORSTOM, 185 p.
3. CARLES (J.) et MAGNY (J.), 1966. — Anomalies de la répartition du soufre dans les végétaux. *C.R. Acad. Sc.*, *262*, D, 1773-1776.
4. COÏC (Y.) *et all.*, 1962. — Influence de la déficience en soufre sur l'absorption des substances minérales et le métabolisme de l'azote et des acides organiques chez l'Orge. *Ann. Physiol. vég.*, *4*, 295-306.
5. COMMANAY (L.) et BRUNEL-CAPELLE (G.), 1966. — Influence de la carence en soufre sur quelques composés azotés de *Lens culinaris* Med. au cours des premiers stades de développement. *C.R. Acad. Sc.*, *263*, D, 872-875.
6. EATON (S.V.), 1935. — Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the Soybean. *Bot. Gaz.*, *97*, 68-100.
7. EATON (S.V.), 1941. — Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the Sunflower. *Ibid.*, *102*, 553-556.
8. EATON (S.V.), 1942. — Effect of sulfur deficiency on growth and metabolism of Black Mustard. *Ibid.*, *104*, 306-315.
9. EATON (S.V.), 1951. — Effect of sulfur deficiency on growth and metabolism of Tomato. *Ibid.*, *112*, 300-307.
10. ERGLE (D.R.), 1953 *a*. — Effect of low nitrogen and sulfur supply on their accumulation in the Cotton plant. *Bot. Gaz.*, *114*, 417-426.
11. ERGLE (D.R.), 1953 *b*. — Utilization of storage sulphur by Cotton and the effect on growth and chloroplast pigment. *Ibid.*, *115*, 225-234.
12. ERGLE (D.R.) et EATON (F.M.), 1951. — Sulfur nutrition of Cotton. *Plant Physiol.*, *26*, 639-654.
13. FORT (R.), 1960. — Où en est la fertilisation soufrée ? Exemple d'application en agriculture tropicale. *Comm. Journées Europ. Chimiurgie*, Edition S.N.P.A., 14 p.
14. HANOWER (P.), 1969. — Répercussion de la déficience en soufre sur certains aspects du métabolisme du soufre chez l'Arachide. *Thèse Fac. Sc. Paris*, Edition ORSTOM, 185 p.
15. HANOWER (P.) et BRZOZOWSKA (J.), 1964. — Absorption et distribution du S^{35} chez l'Arachide. Influence de la carence en soufre sur le métabolisme des glucides et de l'azote. *Agrochimica*, *8*, 263-274.
16. HEWITT (E.J.), 1952. — Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. *Edition Comm. Agric. Bureau*, 241 p.
17. KYLIN (A.), 1953. — Uptake and metabolism of sulfate by desleded wheat plants. *Physiol. Plant.*, *6*, 775-785.
18. MC CREADY (R.M.), GUGGOLZ (J.), SILVIERA (V.) et OWENS (H.S.), 1950. — Determination of starch and amylose in vegetables : Applications to peas. *Analytical chem.*, *22*, 1156-1158.
19. MANDELS (G.R.), 1943. — A quantitative study of chlorosis in *Chlorella* under conditions of sulphur deficiency. *Plant Physiol.*, *18*, 449-462.
20. MOSOLOV (I.V.) et VOLLEIDT (L.P.), 1955. — Rôle physiologique du soufre dans les plantes. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, *105*, 1045-1048.
21. NIELSEN (J.P.), 1943. — Rapid determination of starch. *Industrial and Eng. Chem., Analytical Ed.*, *15*, 176-179.
22. NIGHTINGALE (G.T.), SCHERMERHORN (L.G.) et ROBBINS (W.R.), 1932. — Effect of sulfur deficiency on metabolism in Tomato. *Plant Physiol.*, *8*, 565-595.
23. *in* PAECH (K.) et TRACEY (M.V.), 1955. — Moderne Methoden der Pflanzenanalyse (*Edit. Springer*) : WHILAN (W.J.) : Starch, glycogen, fructosans and similar polysaccarides (II), 156-159.

24. PUCHER (G.W.), LEAVENWORTH (C.S.) et VICKERY (H.B.), 1948. — Determination of starch in plant tissues. *Analytical Chem., 20,* 850-853.

25. RENDIG (V.V.) et MC. COMB (E.A.), 1959. — Effect of nutritional stress on plant composition. II - Change in sugar and amide nitrogen content of normal and sulfur deficient Alfaalfa during growth. *Plant and Soil, 14,* 175-185.

26. STOREY (H.M.) et LEACH (R.), 1933. — A sulfur deficiency disease of the tea bush. *Ann. Appl. Biol., 20,* 23-56.

27. THOMAS (M.D.), HENDRICKS (R.M.), BRYNER (L.C.) et HILL (G.R.), 1950. — Sulfur content of vegetation. *Soil Sc., 70,* 9-18

28. VYAS (D.N.), PATEL (K.C.) et PATEL (R.D.), 1967. — Carbohydrate contents during germination of growth regulators treated groundnut. *Die Stärke, 19,* 410-415.

29. YARBROUGH (J.A.), 1949. — *Arachis hypogaea.* I - The seedling, its cotyledons, hypocotyl and roots. *Amer. J. Bot., 36,* 758-772.

30. YOKOHATA (A.), 1960. — Influence des sulfates et des chlorures sur le métabolisme des glucides dans la feuille de Soja : effet sur les enzymes. *J. Sc. Soil Manure, 31,* 83-86.

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

FONDÉE PAR GASTON BONNIER

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

(Éditée avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique).

TOME SOIXANTE-DIX-HUIT

[redacted]

EXTRAIT

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

—

1971

17 MARS 1972
O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence
n° 5325 Phyto

VARECHON