

50,376  
1957  
3

50376  
1957  
3

THESES  
présentées

à la Faculté des Sciences  
de l'Université de Lille

pour obtenir

le Titre de Docteur de l'Université de Lille  
(Mention Sciences)

par

E. KOTTELANNE



Première thèse - Etudes sur l'Evolution du chimisme au cours  
de la croissance de la betterave sucrière

Deuxième thèse - Propositions données par la Faculté.



Soutenues le 22 Mai 1957 devant la Commission d'Examen



MM. . . . . Président  
. . . . . }  
. . . . . } Examineurs

1957

le d'ordre :

T H E S E S

présentées

à la Faculté des Sciences  
de l'Université de Lille

pour obtenir

le Titre de Docteur de l'Université de Lille  
(Mention Sciences)

par

E. KOTTELANNE



Première thèse - Etudes sur l'Evolution du chimisme au cours  
de la croissance de la betterave sucrière.

Deuxième thèse - Propositions données par la Faculté.



Soutenues le

devant la Commission d'Examen



MM. . . . . Président

. . . . . }  
. . . . . } Examineurs



1957



Deuxième Thèse

----

Propositions données par la Faculté

## AVANT-PROPOS

---

C'est avec une profonde émotion que nous évoquons, au début de ce mémoire, le souvenir de M. A. DEMOLON, Inspecteur Général des Stations et Laboratoires, Membre de l'Institut, ancien Directeur de la Station Agronomique de l'Aisne, qui fut notre premier Maître et dirigea avec indulgence et bonté notre formation de laboratoire.

Nous sommes très heureux de témoigner ici notre admiration et notre reconnaissance à M. GILLET M., ancien Directeur de la Station Agronomique de Laon, qui, pendant plus de 20 années, nous fit bénéficier de son immense savoir, nous initia, nous incita à effectuer différents travaux de chimie végétale parmi lesquels la présente étude a trouvé ses origines.

Nous exprimons notre profonde gratitude à M. le Professeur HOCQUETTE M., Directeur de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Lille, qui nous a témoigné un bienveillant intérêt en nous accueillant depuis plusieurs années dans ses Laboratoires, nous autorisant à y travailler. Il nous prodigua sans cesse d'éminents conseils, nous fit profiter toujours de sa haute autorité scientifique et nous permit ainsi de mener cette étude à son terme.

Nous remercions bien sincèrement M. CORSIN et Melle DELWAULE Professeurs à la Faculté des Sciences de Lille, qui nous ont encouragés avec bienveillance.

-

Il nous est particulièrement agréable d'adresser nos plus vifs remerciements à M. HEBERT J., notre Directeur à la Station Agronomique de l'Aisne, à M. BARBIER G., Directeur de la Station Centrale d'Agronomie de Versailles, notre ancien Chef de Laboratoire, pour l'attention et l'intérêt qu'ils nous ont accordés.

Nous tenons spécialement à rendre hommage à la mémoire de notre regretté Ami, M. FROMENT P., Docteur ès Sciences, Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Lille, qui nous prodigua toujours de précieux conseils, mettant volontiers son expérience scientifique à notre portée.

\*

"

\*

"

\*

"



différences importantes dans sa composition, selon les conditions physico-chimiques du milieu (sol, conditions climatiques...).

Nous avons tenu compte, autant qu'il était possible, de ces particularités, essayant par ailleurs de nous rapprocher le plus possible des conditions culturales de la région qui tire de cette plante une partie importante de sa richesse agricole (1).

Le semis a été effectué en terre de limon sableux, homogène, suffisamment pourvu en carbonate de chaux et à sous-sol semi-perméable. C'est également un sol normalement pourvu en éléments fertilisants majeurs (azote, acide phosphorique et potassium). Il présente, de plus, la composition des sols types de la région.

L'analyse physico-chimique (méthode des Stations Agronomiques) a donné les résultats suivants :

	Sol	Sous-sol
Terre fine .....	965	978
Gailloux .....	35	22
	1 000	1 000

...

---

(1) J.B. Gagne. Cours I.A. Beauvais, 1950.

Pour 1000 de terre fine (a) séchée à 100.105°

<u>ANALYSE PHYSIQUE :</u>	Sol de 0 à 25 cm	Sous-sol à 35 cm
Sable grossier .....	82	64
Sable fin .....	541	539
Limon .....	220	245
Argile .....	96	101
Matières organiques .....	30	-
Calcaire (CO <sup>3</sup> Ca) .....	18	12
Ph .....	7,30	7,25
<u>ANALYSE CHIMIQUE :</u>		
Azote en N .....	1,25	0,42
Acide phosphorique dit assimilable, en P <sup>20</sup> .....	0,28	0,04
Potasse assimilable en K <sup>20</sup> .....	0,29	0,09
Sodium, en Na <sup>20</sup> (extraction NO <sup>3</sup> H conc.) ...	0,67	-

D'après la classification établie par G. Joret (1), basée principalement sur les comparaisons des rendements en fonction de la composition physique des terres de limon, le sol utilisé peut être rangé dans la catégorie des "sols à betteraves types".

La betterave est une plante alcalinophile (2). Elle est sensible à la réaction du milieu, l'optimum du Ph étant 7-7,3. Par ailleurs, les bonnes terres pour sa culture (3) ont un taux de matières organiques de 20 à 40 p. 1000.

- ...  
 (a) Passent au tamis à mailles rondes de 2 m/m  
 (1) Joret : Etude comparée des sols de culture intensive.  
 Ann. Agr. 1950  
 (2) Demolon : Croissance des Végétaux cultivés, p. 325  
 (3) J.B. Gagne. Cours I.A. Beauvais, 1950.

Le milieu sol utilisé apparaît donc comme réunissant les conditions satisfaisantes pour une culture normale de la plante qui nous intéresse.

Les éléments fertilisants apportés lors des façons culturales préliminaires, ont été rapportés à l'hectare :

Azote (du sulfate d'ammoniaque, nitrates de potasse et de chaux) en N .....	60 kilos
Acide phosphorique soluble (du phosphate précipité) en $P^{2}O^{5}$ .....	100 kilos
Potassium (du nitrate) en $K^{2}O$ .....	150 kilos

On remarquera l'absence voulue de sodium et de chlorures dans la fourniture des matières fertilisantes. Ceci permettra de mieux apprécier l'évolution de ces deux ions.

Les quantités et les conditions d'emploi des matières fertilisantes sont dans le sens des considérations suivantes :

- l'azote appliqué en une seule fois avant les semailles donne les meilleurs résultats. C'est l'association ammoniac-nitrique qui s'avère la plus efficace (1). La formation d'azote nuisible : substances amidées solubles (asparagine, glutamine, bétaine) croit rapidement avec apport de N supérieur à 100 kg.H (2).
- les doses normales d'acide phosphorique à appliquer sont de 100-120 kg.H selon le taux de calcaire (2)
- dans les bonnes terres à betteraves, la quantité moyenne de potassium à donner s'élève à 150 kg.H en  $K^{2}O$  (2). ...

---

(1) Decoux : 10 ans de recherches I.B.A.B., page 142  
Guyon, Recherches sur la fertilisation, 1939, page 128  
Demolon : La croissance des Végétaux cultivés, page 409

(2) J.B.Gagne : Cours de Chimie agricole, I.A. Beauvais, 1950, page 67

La semence utilisée est de la variété Kleinwansleben type N (production moyenne de saccharose). Elle répond à la composition minérale suivante :

Phosphore, en $P^{2}O^{5}$ ...	14,60	} pour cent de matières minérales
Soufre, en $SO^{3}$ .....	4,40	
Potassium, en $K^{2}O$ ....	27,40	
Calcium, en $CaO$ .....	22,90	
Magnésium, en $MgO$ ....	18,30	

Le semis a lieu le 7 Avril. La fin des observations le 2 Octobre.

Durant cette période, les conditions atmosphériques ont été relevées. Elles sont consignées dans le tableau suivant :

...

Relevé météorologique :

	Températures : (moyenne par décade)		Pluies en m/m	Observations
	Minima	Maxima		
Avril (1ère décade)	8°4	15°5	10	brume les 7 et 10
Avril 2e "	6°3	11°2	31,7	" le 11
" 3e "	9°8	16°4	5,3	
Mai 1ère "	9°7	16°4	31,7	brume les 2 et 7
" 2ème "	13°7	17°6	18,1	Grêle le 8
" 3ème "	14°0	18°9	40,2	Orage le 31
Juin 1ère "	16°6	23°8	63,0	dont 53 le 3
" 2ème "	22°3	26°2	41,8	orage le 17 avec 34 m/m <sup>3</sup> d'eau
" 3ème "	18°4	23°9	2,8	Orage le 23
Juillet 1ère	12°3	25°8	21,0	Orages les 2 et 10
" 2e déc.	15°8	23°0	102,0	Orages le 17 avec 52m/m,4
" 3e "	14°2	17°8	12,7	
Août 1ère "	16°5	20°4	43,0	Orages le 3 avec 21m/m,8
" 2ème "	17°8	21°2	23,7	
" 3ème "	21°1	28°2	4,8	
Sept. 1ère "	18°6	26°6	8,8	
" 2ème "	15°4	18°9	36,8	
" 3ème "	13°1	17°4	18,6	Brouillard 2 j.

Ce tableau appelle les remarques suivantes sur l'importance de la répartition des pluies pendant le cycle végétatif. La majorité des expérimentateurs sont d'accord sur les conclusions suivantes concernant le développement normal de la betterave :

- L'eau est le principal facteur climatique de la croissance (1)
- Les bons rendements sont liés aux pluies de Juillet-Septembre(2)
- Le facteur eau est plus important que le facteur lumière (3)
- le facteur eau (en défaut) est limitant de la croissance (4)

Ces conclusions et l'examen du tableau ci-dessus montrent que le facteur eau a été dans l'ensemble favorable à un développement normal des plantes soumises à l'examen.

Les plantes ont subi les mêmes façons culturales que celles de la région (démariage, binage...)

Les déterminations de densité de plantation nous ont donné un chiffre moyen de 67 000 pieds rapportés à l'hectare.

Aucune maladie parasitaire ou physiologique notable n'a été remarquée au cours de la végétation.

L'ensemble du travail technique comporte environ 2 600 déterminations ou dosages.

#### PRELEVEMENTS DES PLANTES

Ils ont eu lieu environ tous les dix jours au cours du cycle.

La détermination des accroissements successifs en poids a été faite sur des échantillons représentant aussi bien que possible les moyennes des plantes. Parmi ces échantillons ont été prélevés les matériaux nécessaires aux examens.

Nous nous sommes adressés pour chacun des prélèvements à des plantes physiologiquement au même stade d'évolution : même nombre de feuilles "actives", poids sensiblement identiques.

Nous appelons "actives", les feuilles ne donnant aucun signe extérieur de dépérissement (jaunissement, dessiccation, blessures..)

Les prélèvements en vue des déterminations comparées des éléments dans les feuilles et dans la souche, proviennent toujours de la même plante.

Les radicelles latérales horizontales n'ont pas été retenues

Les prélèvements ont toujours lieu à la même heure (8 heures)

#### METHODES ANALYTIQUES

Les plantes ou organes récoltés sont débarrassés des éléments externes par brossage au pinceau et essuyage à l'aide de linge humecté d'eau pure.

- La matière sèche est déterminée par dessiccation, d'abord ménagée à l'étuve à circulation d'air, et finalement à 100-105° jusqu'à poids constant.

- L'Azote est obtenu par la méthode de Kjeldhal (1), avec élimination préalable de l'azote sous forme nitrique, le cas échéant.

- L'Azote sous forme nitrique est déterminé par la méthode gazométrique de Schloesing.

- L'Acide phosphorique : à partir de la matière sèche, par attaque sulfo-nitrique (3), précipitation à l'état de phosphomolybdate d'ammoniaque et titrage par la méthode volumétrique de Lorens.

- Le potassium et le sodium sont isolés et finalement pesés à l'état de perchlorates. ...

---

(1)(2) Guillin ; Analyses agricoles

(3) Denigès ; Précis de Chimie analytique.

- Le calcium est séparé à l'état d'oxalate, en milieu acétique, avec mesure finale de l'acide oxalique combiné par le permanganate de potassium (1).

- Le magnésium est obtenu par précipitation à l'état de phosphate ammoniaco-magnésien, transformation en phosphomolybdate et titrage par la méthode de Lorenz.

- Le soufre total est séparé par précipitation à l'état de sulfate de baryum, après oxydation.

- Le chlore des chlorures est dosé par titrimétrie (méthode de Charpentier-Vohlard) (1).

- Le manganèse : dosage par colorimétrie selon la technique de G. Bertrand.

- L'acide oxalique : séparation à l'état d'oxalate de calcium en présence d'acide borique et titrage par  $\text{KMnO}_4$  (méthode Berthelot-André) (2).

- Les matières cellulosiques : détermination par la méthode de Wend (3).

- Le Fer et l'Alumine : dosés d'une part globalement à l'état d'oxydes. Le fer est, d'autre part, déterminé colorimétriquement.

- La silice : obtention par insolubilisation à siccité prolongée.

- La richesse saccharine de la souche est obtenue par double digestion aqueuse à chaud (Dégener-Saillard) (4).

- Les matières minérales : leur obtention s'effectue en deux temps. Après destruction des matières organiques à basse

---

(1) Denigès : Précis de Chimie analytique

(2) (3) Guillin : Analyses Agricoles

(4) Saillard : Betterave et sucrerie de betterave. ...

température, reprise par l'eau distillée chaude et filtration :  
1°/ le filtrat est évaporé, calciné et pesé - 2°/ le résidu est également calciné. L'ensemble 1+2 donne les matières minérales. On évite ainsi la formation d'agglomérats difficiles à détruire sans pertes par volatilisation.

Nous avons examiné principalement :

- Chapitre A -

- 1/ L'évolution comparée de la matière sèche dans les feuilles totales "actives" et dans la souche correspondante d'une plante.
- 2/ L'évolution individuelle des éléments minéraux ou organiques objet de ce travail. Leurs rapports entre eux.

- Chapitre B -

La balance ionique des éléments absorbés par la plante

- Chapitre C -

L'évolution des mêmes éléments :

- 1) Dans les jeunes feuilles centrales
- 2) Dans les feuilles caduques
- 3) Avec l'âge physiologique de la feuille
- 4) Dans les limbes et pétioles, en fonction de leur âge physiologique. Evolution de l'équilibre ionique.

- Chapitre D -

Conclusions.

- CHAPITRE A -

1 - EVOLUTION COMPAREE DE LA MATIERE SECHE DANS LES FEUILLES  
ACTIVES ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE D'UNE PLANTE:

La détermination de l'accroissement en poids de la matière sèche des deux parties de la plante a donné les résultats suivants (exprimés en centièmes des poids définitifs de matière sèche) :

Dates	Accroissements successifs	
	Feuilles totales "actives"	Souche correspondante
du 7.4. au 19.5 .....	0,02	-
20.5 au 30.5 .....	0,06	-
31.5 au 11.6 .....	0,55	0,06
12.6 au 21.6 .....	2,62	0,55
22.6 au 1.7 .....	7,88	2,65
2.7 au 21.7 .....	29,65	17,10
22.7 au 3.9 .....	29,87	38,44
4.9 au 24.9 .....	29,35	41,20

De ces données il ressort que le développement des feuilles actives est largement dominant au début de la végétation. Au 11.6 le rapport matière sèche des feuilles actives / matière sèche de la souche est voisin de 10. Cette supériorité diminue rapidement. Après 40 jours de végétation, le même rapport approche de 3. Au début d'août, après environ 120 jours de végétation, les poids de matière sèche sont sensiblement identiques dans les deux parties de la plante.

A cette époque cesse la prédominance de l'accroissement de

la matière sèche du système foliaire.

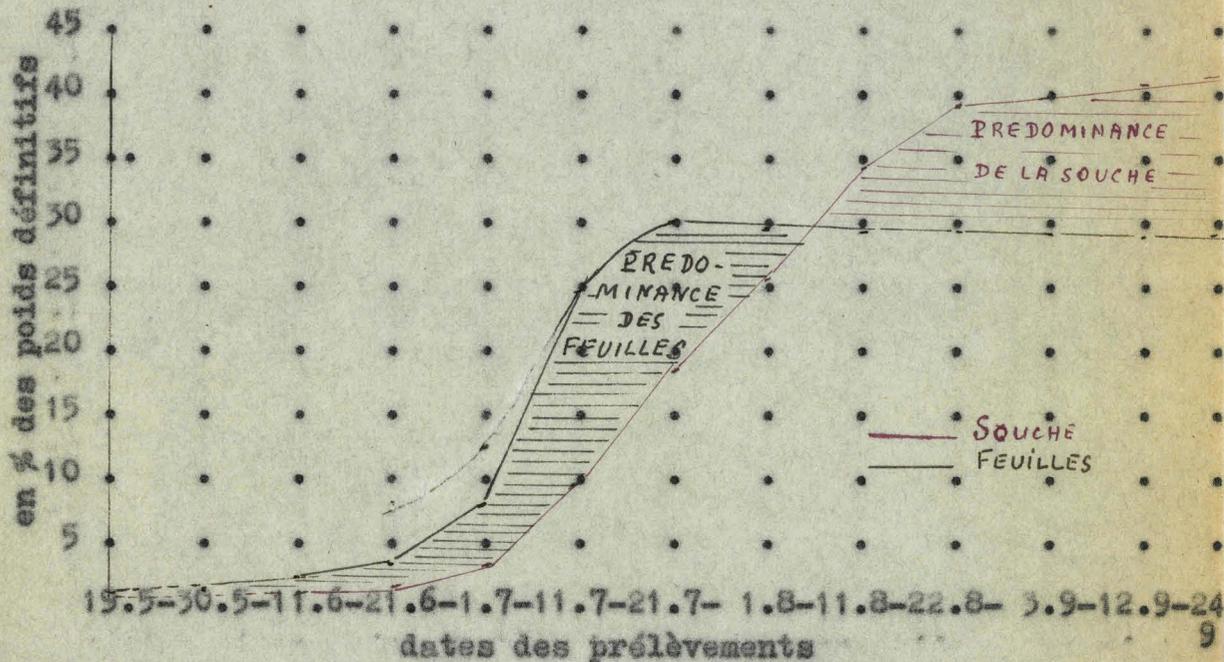
L'accroissement prédominant de la souche progresse jusqu'à la fin de la végétation : il y a condensation intense des matières de réserve.

Pour les feuilles actives, il y a stabilisation et même régression dans cette seconde période.

Du 22.7 au 24.9, on note en effet :

	Accroissement de la matière sèche pour cent des maxima
Feuilles totales actives ...	59,22
Souche correspondante .....	79,64

Les courbes suivantes du processus des accroissements, limitent dans le temps les deux grandes phases végétatives :



1°/ Période d'accroissement prédominant du système foliaire (début de la végétation - début août), soit 120 jours environ.

2°/ Période d'accroissement prédominant de la souche (début août - maturité), soit 60 jours environ.

Au début de la première période, l'accroissement des feuilles est lent (levée et formation du système végétatif). On note en effet, qu'au 1er Juillet 10 % seulement de la matière sèche est élaborée pour une période d'environ 75 jours, alors que l'accroissement est d'environ 31 % pendant ce dernier mois.

C'est donc à partir de juillet que l'élaboration de la matière sèche devient active et intense.

La deuxième période est deux fois moins longue. Elle coïncide avec la tubérisation rapide et l'accumulation du saccharose dans la souche. C'est une période de grande activité physiologique : photosynthèse maxima dans la feuille (1), favorisée par la longueur du jour, la saison chaude, la lumière ...

La mesure de l'évolution de la matière sèche rapportée à 100 de feuille totales actives et de souche, est exprimée dans le tableau ci-dessous, où figurent également le nombre de plantes utilisées et le poids de matière sèche obtenue. Cette dernière a servi, par ailleurs, aux déterminations quantitatives des éléments suivis au cours du cycle végétatif.

---

(1) H. Colin - J. de Roubaix : Decoux, 10 ans de recherches,  
I.B.A.B.

Dates des prélèvements	19 : Mai	30 : Mai	11 : Juin	21 : Juin	1 : Juill.	11 : Juill.	21 : Juill.	11 : Août	22 : Août	3 : Sept.	12 : Sept.	24 : Sept.
<u>FEUILLES</u>												
Nombre de plantes	1	225	322	105	20	8	5	2	2	1	1	1
Poids total de matière sèche, Grs	18,46	23,08	63,53	62,83	84,00	79,7	78,0 78,0	80,81	17,5	68,0	78,0	96,50
Matière sèche %	5,96	6,99	7,34	6,28	7,05	7,76	7,5	9,54	9,05	7,97	10,0	9,53
Matière sèche % du maximum .....	59,6	59,9	73,4	62,8	70,5	77,6	75,0	95,4	90,5	79,7	100,	93,3
<u>SOUCHES</u>												
Matière sèche, Grs	-	-	8,97	19,87	36,51	59,32	85,82	110,9	121,	82,4	76,76	168,5
Matière sèche, %	-	-	13,81	15,90	17,47	17,12	19,55	21,33	22,54	22,36	23,44	24,71
Matière sèche % du maximum .....	-	-	55,9	64,4	70,79	69,33	79,17	86,38	91,28	90,55	94,93	100,0

Dans les deux parties de la plante, on observe une augmentation continue de la matière sèche.

Dans les feuilles, il y a déshydratation avec l'âge de la végétation. La feuille étant l'organe d'élaboration et de transport des principes immédiats, il s'en suit que l'augmentation de sa matière sèche intervient dans la fourniture des éléments de réserves nécessaires à l'accroissement de la souche. Dans la phase initiale du développement (1), les matières élaborées par la feuille servent surtout à la création de son propre système végétatif ; augmentation de la surface foliaire en vue de l'accomplissement des synthèses qui lui sont dévolues (protéogénèse, saccharogénèse).

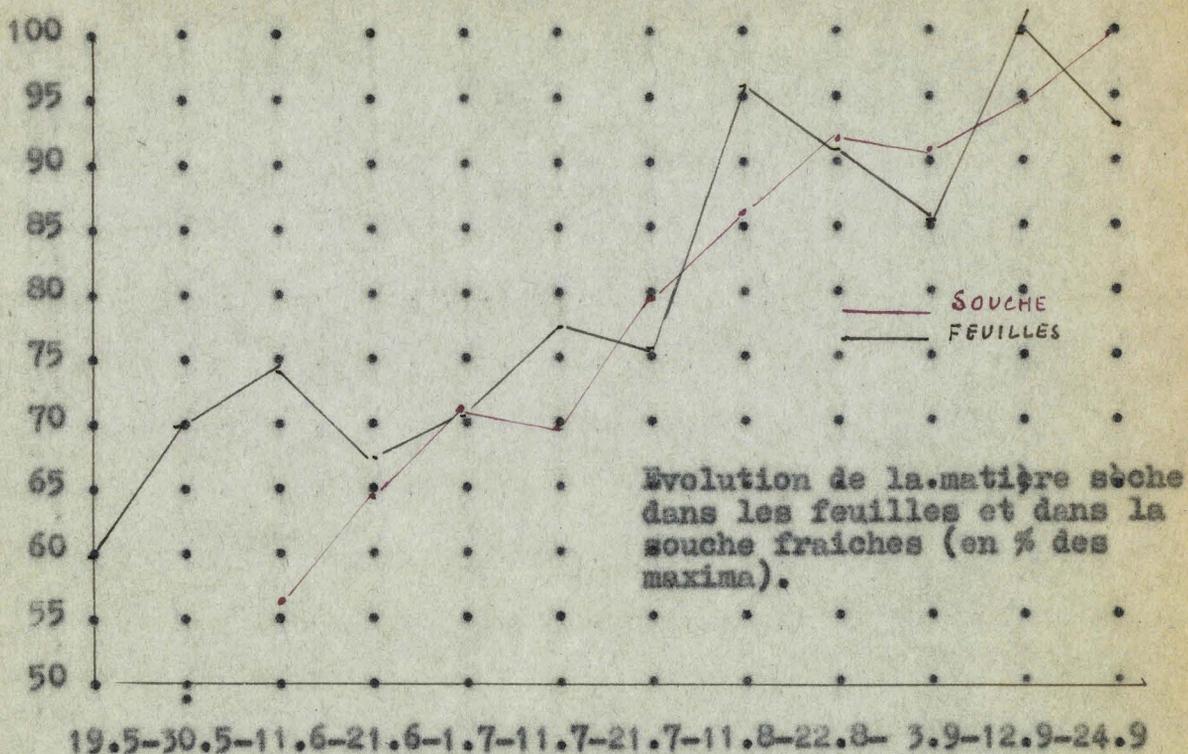
En fin de végétation, l'augmentation de la matière sèche des feuilles est de l'ordre de 40 %. Cependant, l'accroissement, qui est régulier jusqu'au début d'août, subit pendant la deuxième période de végétation des oscillations marquées, en relation, d'une part avec les conditions climatologiques : pluies deux fois moins conséquentes, et aussi par suite d'un nombre différent de feuilles actives.

Dans le même temps, l'accroissement de la matière sèche de la souche est beaucoup plus régulier et plus sensible, par suite d'une accumulation croissante des glucides dans cet organe.

---

(1) Demolon : la croissance des végétaux cultivés, page 328 ...

Les courbes suivantes précisent ces remarques :



Les accroissements successifs, avec le temps, de la matière sèche d'une plante totale, donnent les valeurs suivantes, exprimées en grammes :

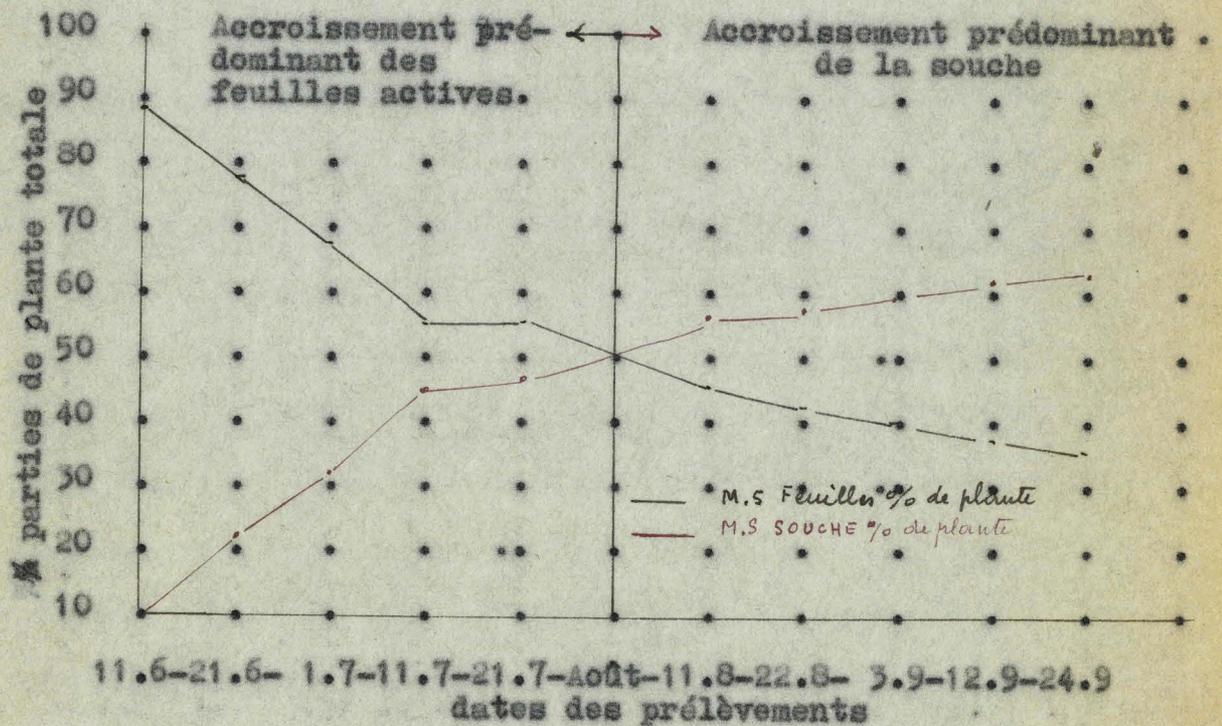
...



Ces chiffres permettent les constatations suivantes :

- Précision dans le temps des deux périodes de prédominance d'accroissements objet du graphique de la page 12.
- Diminution relative, dans la plante, du système foliacé en fin de végétation
- Accroissement rapide à partir d'août de la matière sèche de l'organe de réserve dont le développement coïncide avec la saison la plus chaude : sa durée est de dix semaines environ.

Les courbes ci-dessous précisent les proportions respectives de la matière sèche des feuilles et de la souche dans la plante au cours de son vieillissement :



2 - EVOLUTION COMPAREE DES MATIERES MINERALES DANS LES FEUILLES  
"ACTIVES" ET DANS LA SOUCHE

a) Dans la matière sèche, on observe une diminution du taux des matières minérales au fur et à mesure que se développe la période d'accroissement prédominant de celle-ci. Du 19 Mai au début Août, la régression est d'environ 30 pour cent. Sous l'influence des phénomènes de synthèses, les feuilles élaborent des principes immédiats (protéiques et glucidiques), diminuant ainsi la concentration en matières minérales de la matière sèche.

Avec la période d'accroissement prédominant de la souche, on trouve une recrudescence de la concentration en matières minérales des feuilles. Elle est de 20 % environ d'août à la maturité

L'absorption des matières minérales dans les feuilles actives reste donc très élevée pendant toute la végétation.

Dans la matière sèche de la souche, la diminution est rapide, surtout pendant la deuxième phase végétative. Elle est d'environ 75 % en fin de végétation.

Dans les deux parties de la plante, l'absorption des matières minérales est maximum au début de la végétation (montrant ainsi le rôle primordial tenu par les éléments qui la composent dans la nutrition de la plante).

Le tableau ci-après donne les résultats analytiques :  
(résultats exprimés en % de la matière sèche).

	Dates des prélèvements											
	19 Mai	30 Mai	11 Juin	21 Juin	1 Juill	11 Juill	21 Juill	11 Août	21 Août	3 Sept.	12 Sept.	24 Sept.
FEUILLES	23,	19,8	20,4	22,9	23,6	21,0	19,1	16,4	18,3	21,1	9,6	19,2
SOUCHES	-	-	15,8	12,1	9,7	7,3	8,0	6,0	6,4	6,0	5,3	4,3
<u>Mat.minérales feuilles</u>			1,28	1,69	2,45	2,86	2,38	2,73	2,82	3,47	3,7	4,44
<u>Mat.minérales souches.</u>												

Le rapport  $\frac{\text{Matières minérales \% de Matière sèche feuilles}}{\text{Matières minérales \% de matière sèche souche}}$  augmente régulièrement. Il est 4 fois plus élevé en fin de végétation, attestant l'élimination progressive des matières minérales de la souche et leur migration vers la feuille.

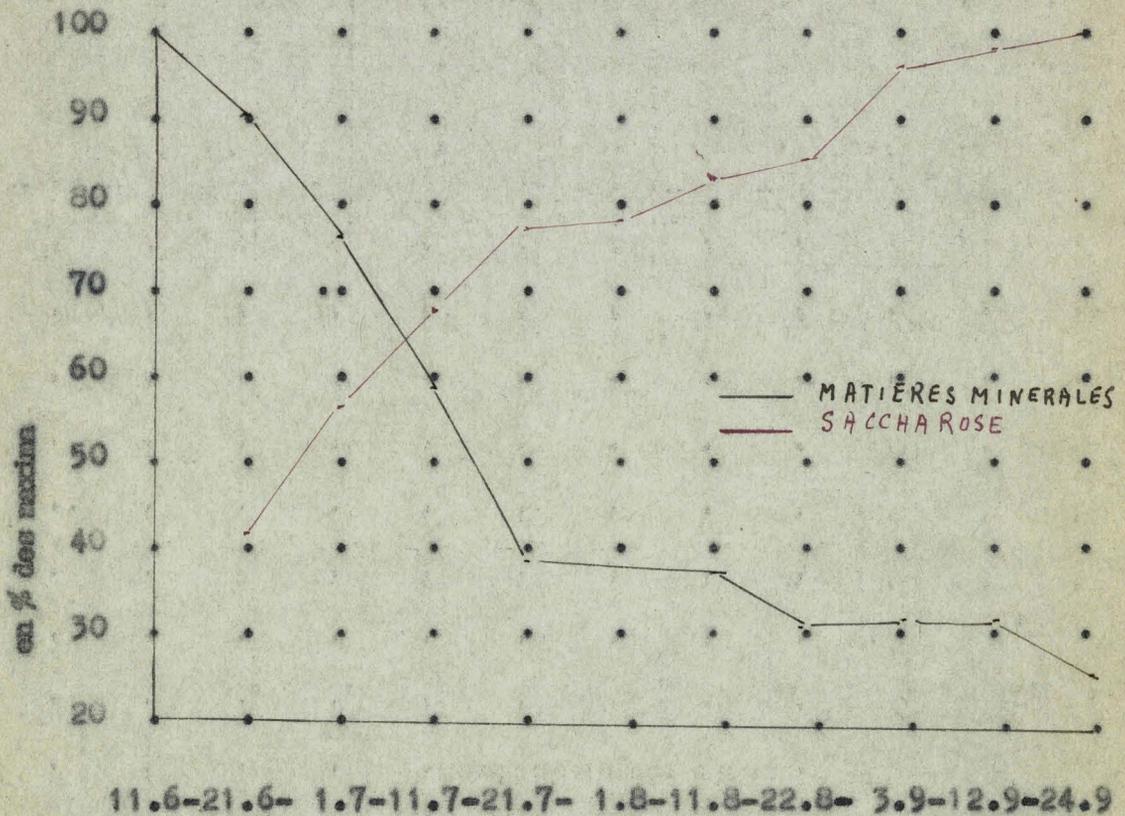
Il y a corrélation inverse entre l'évolution des matières minérales et l'accumulation du saccharose dans la souche? On y relève en effet, les taux suivants :

	Dates des prélèvements											
	21 Juin	1 Juill	11 Juill	21 Juill	1 Août	11 Août	21 Août	3 Sept	12 Sept	24 Sept	2 Octo.	
Sucre % gr de souche (a)	7,05	9,40	10,85	12,55	12,4	13,7	14,65	6,1	6,4	16,9	17,4	

d'où dérivent les courbes ci-après, indiquant une régression quasi-proportionnelle à l'augmentation glucidique. Ce fait déjà signalé par Wolff Herzfeld (1) et par Saillard (2) est

- (1) O. Wohryzek : Chimie de l'Industrie du Sucre  
 (2) E. Saillard : Betterave et Sucrierie de Betterave  
 (a) examen polarimétrique

important. Il justifie l'opinion de Demolon : "l'accroissement de la richesse saccharine par sélection s'est accompagné d'une diminution des matières minérales"<sup>(1)</sup>.



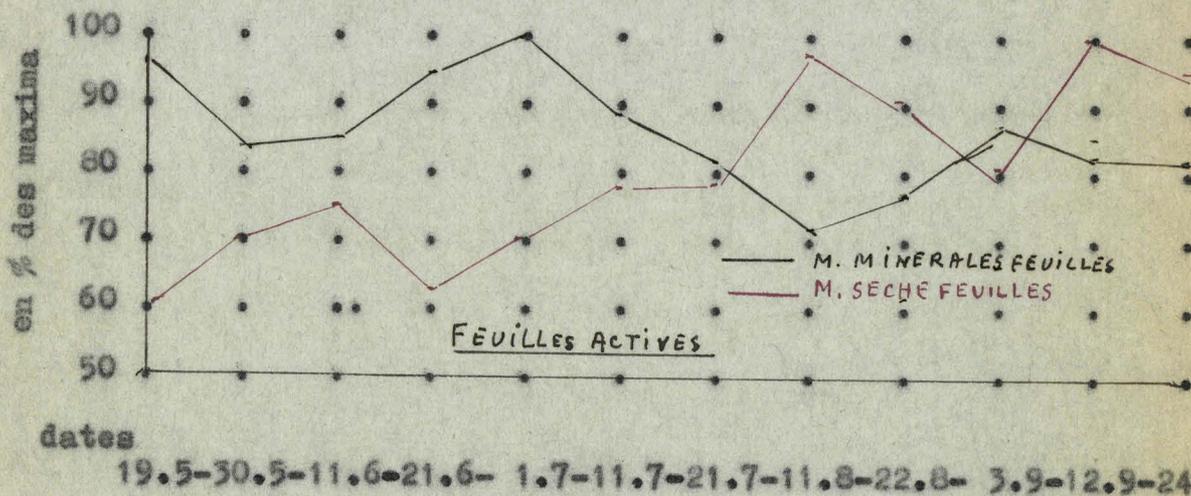
b) Dans la plante fraîche. Le tableau ci-dessous donne les valeurs de l'évolution des matières minérales dans les feuilles totales actives et dans la souche au cours du vieillissement de la plante

(en milli-grammes)	Dates									
	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3/9	12.9	24.9
FEUILLES TOTALES ACTIVES	123,8	725,9	2481	3347	7464	6625	10780	14361	15288	18537
SOUCHE	13,5	120,4	442	869	2290	3355	3921	5010	7019	7280
PLANTE ENT.	137,3	846,3	2923	4216	9754	9980	14701	19371	22307	25817

(1) A. Demolon : Croissance des végétaux cultivés, p. 143

La majeure partie des éléments minéraux est absorbée de juillet à septembre : 86 pour cent pour les feuilles et 93 pour cent pour la souche.

c) Evolution comparée de la matière sèche et des matières minérales. La comparaison des concentrations indiquées pages 14 et 20 permet les courbes suivantes (en % des maxima) :



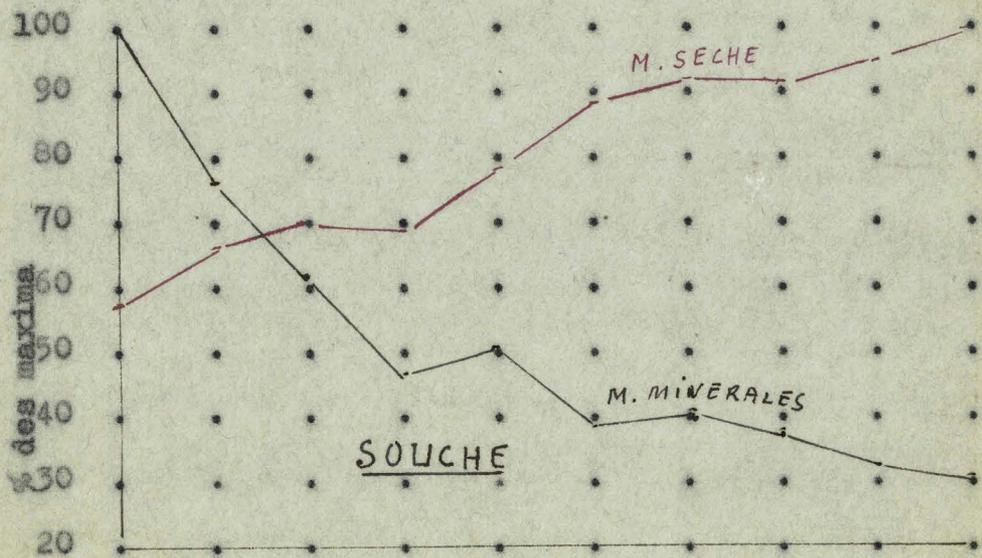
On constate que les matières minérales, très élevées jusqu'à fin juin, diminuent rapidement, alors que la matière sèche augmente corrélativement, avec comme conséquence, la formation continue de principes immédiats dans les feuilles. Dans la seconde période végétative (août), les évolutions sont de même sens avec un accroissement progressivement supérieur de la matière sèche? On observe cependant des fluctuations dans l'absorption des matières minérales en relation avec les conditions atmosphériques. Ces fluctuations sont du reste toujours de sens opposé : à un accroissement de la matière sèche correspond une diminution des matières minérales.

Dans le graphique ci-dessous concernant la souche correspon

dante, on enregistre par contre peu de fluctuations passagères. La matière sèche croît continuellement. Cette augmentation est surtout sensible à partir de juillet (migration intense et continue des glucides élaborés par les feuilles).

Les matières minérales suivent une courbe opposée. Elles apparaissent inversement proportionnelles à la formation de la matière sèche.

Il ressort de ces résultats que ce sont les feuilles qui enregistrent avec le plus de sensibilité les variations dans l'absorption des éléments minéraux.



11.6-21.6-1.7-11.7-21.7-11.8-22.8-3.9-12.9-24.9  
dates des prélèvements

3 - EVOLUTION COMPAREE DEL'AZOTE DANS LES FEUILLES TOTALES  
ACTIVES ET DANS LA SOUCHE

Nous examinerons séparément :

- a) Azote total (forme nitrique déduite)
- b) Azote sous forme nitrique.

a) AZOTE TOTAL (forme nitrique déduite)

Le tableau ci-dessous donne les concentrations de cet élément dans les deux parties de la plante (en N % de la matière sèche) :

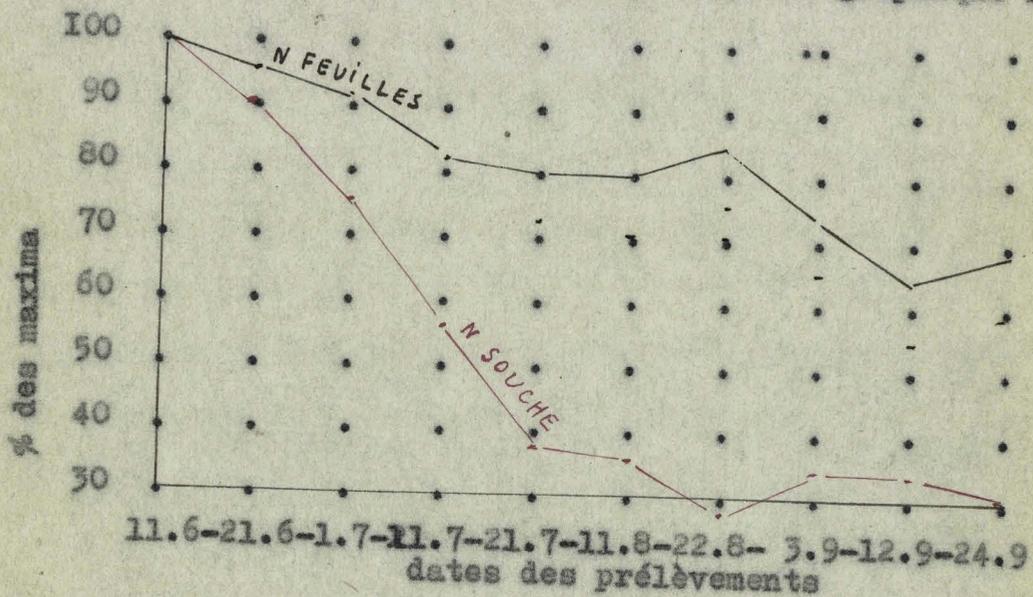
	19.5	30.5	41.6	41.6	41.7	41.7	41.8	41.8	43.9	42.9	44.9	
Feuilles .....	5,60	4,90	4,90	4,76	4,64	4,19	4,04	4,01	4,26	5,74	5,32	3,50
Souche .....			2,86	2,58	2,16	1,62	1,11	1,0	0,85	0,96	0,92	0,81
<u>N.Feuilles</u>			1,71	1,84	2,14	2,58	3,60	4,01	5,07	3,89	3,80	3,9
<u>N.Souche</u> .....												

Les feuilles actives jeunes du début de la végétation sont les plus riches en azote. Celui-ci est donc l'un des éléments indispensables à la vie végétale. C'est aussi l'un des constituants les plus importants de l'architecture cellulaire par sa présence dans les protides. Les feuilles jeunes sont le siège d'une protéogenèse intense. Au début de la végétation c'est l'azote qui règle la formation de la matière sèche nécessaire au développement du système végétatif. On sait que physiologiquement, cet élément préside à la multiplication cellulaire (1). Les matières protéiques élaborées

(1) Demolon : Croissance des Végétaux cultivés, p. 155

sont complexes : les noyaux cellulaires et le cytoplasme sont riches en nucléines et en nucléoprotéides ; la chlorophylle est également un composé organo- magnésien-azoté. D'où ce taux maximum d'azote trouvé dans les jeunes feuilles.

Il ressort de l'examen du tableau précédent que la matière sèche se différencie avec l'âge de la plante. Les taux d'azote diminuent régulièrement, ce que précise le graphique suivant :



Cependant cette régression présente des caractères différents dans les 2 organes.

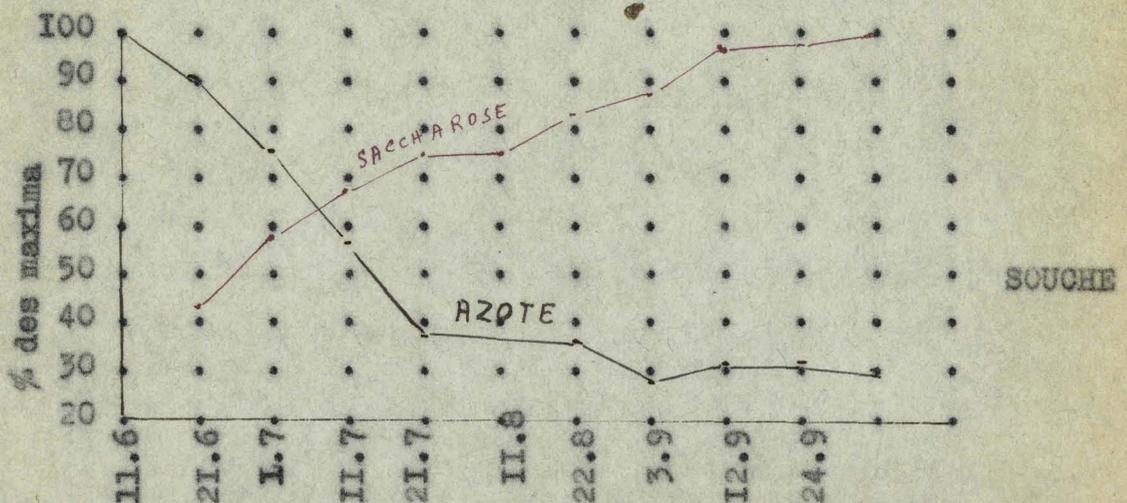
1/ Dans les feuilles totales "actives", la teneur en azote de la matière sèche reste élevée pendant la première phase d'accroissement. La diminution n'est, en effet, que de 20 pour cent jusqu'en août, attestant que la protéogenèse demeure intense jusqu'à cette époque. Le taux d'azote reste, par ailleurs, stable du 15 Juillet au 15 Août (période d'activité physiologique intense (v. page 22)). Cette stabilité relative disparaît avec la deuxième période d'accroissement où la régression s'accroît. La perte est d'environ 35 % au cours du cycle.

Il résulte de ces faits que le rôle prépondérant de l'azote s'arrête avec la fin de la première période végétative, lorsque le système foliaire atteint son maximum de développement.

2/ Dans la souche, la régression de l'azote est rapide. Elle revêt un caractère bien différent. Dans le jeune âge, on relève des quantités importantes de l'élément. Puis on observe une diminution rapide et régulière avec la première phase végétative. La perte est de 65 % à la fin de celle-ci. Au cours du deuxième stade végétatif (accroissement prédominant de la souche), il y a semi-stabilisation : la régression n'est, en effet, que de 5 % environ. Ainsi, l'accroissement glucidique, dans la souche, est antagoniste de l'existence des composés protidiques. Nous rejoignons ici l'un des postulats cités par Demolon (1) : "Les espèces végétales dont la matière sèche est la plus pauvre en N sont celles susceptibles de produire le rendement maximum".

De point de vue génétique ces faits sont importants dans la recherche de l'amélioration industrielle de la plante.

Le graphique suivant rend compte de l'évolution comparée de l'azote et du saccharose dans la souche :

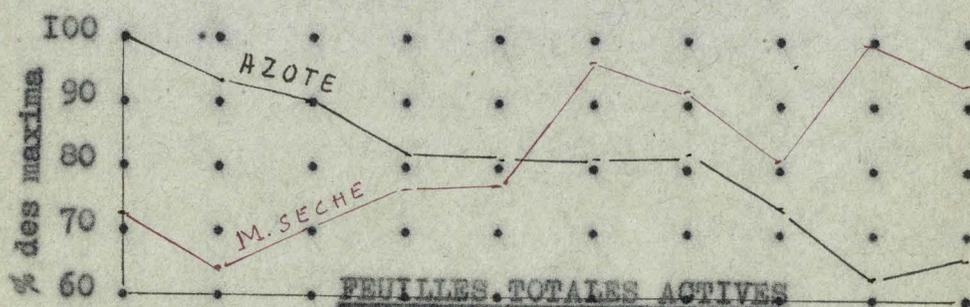


(1) Demolon : Croissance des Végétaux cultivés, p. 358

La concentration en azote apparaît en relation inverse avec le saccharose formé. Des observations semblables ont été trouvées par Wolff, Herzfeld (1) et Saillard(2). Signalons toutefois que Wohryzek (1) cite le cas de plantes où cette relation n'existe pas

EVOLUTION COMPAREE DE L'AZOTE ET DE LA MATIERE SECHE

Leurs concentrations relatives avec le vieillissement donnent les courbes suivantes (en % des maxima) :



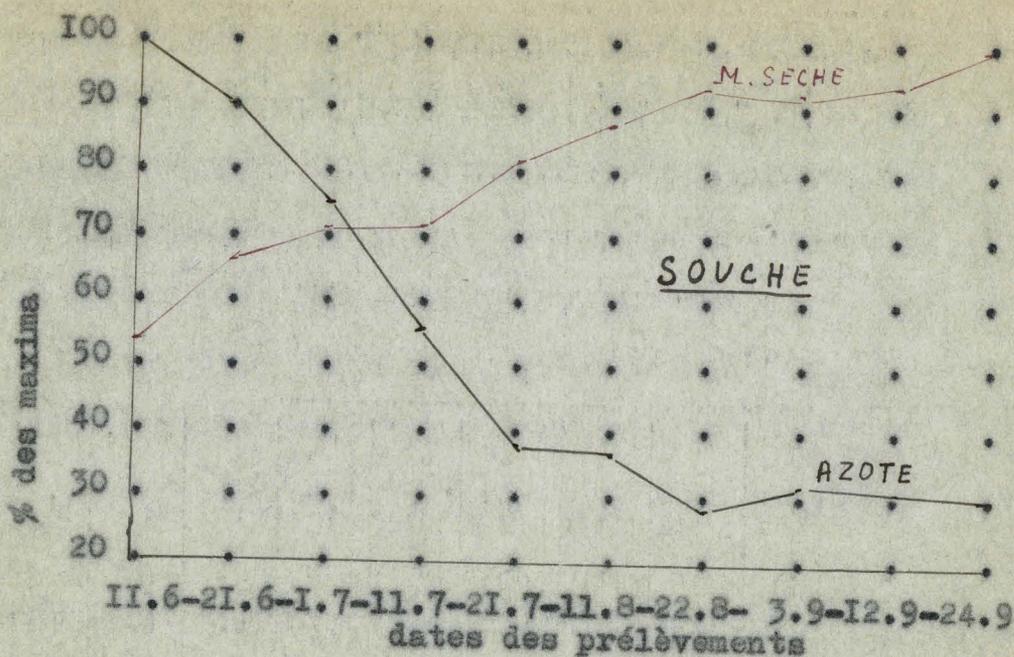
11.6-21.6-1.7- 11.7-21.7-11.8-21.8-3.9-12.9-24.9  
dates des prélèvements

La matière sèche élaborée dans la première phase d'accroissement contient en grandes quantités des composés azotés.

Pendant la deuxième phase végétative la formation de la matière sèche est comparativement plus importante : la feuille élabore au maximum les composés glucidiques qui migrent rapidement vers la souche.

Le graphique ci-dessous rend compte des évolutions comparatives de l'azote et de la matière sèche dans l'organe de réserve (en pour cent des maxima) :

(1) O. Wohryzek : "Chimie de l'industrie du sucre"  
(2) E. Saillard : "Betterave et sucrerie de betterave".



Les courbes présentent les mêmes analogies que celles comparant l'évolution de l'azote et du saccharose (page 25) : dans les deux cas, il y a relation étroite pendant la deuxième phase ~~de~~ végétative.

EVOLUTION DE L'AZOTE DANS LA PLANTE FRAICHE

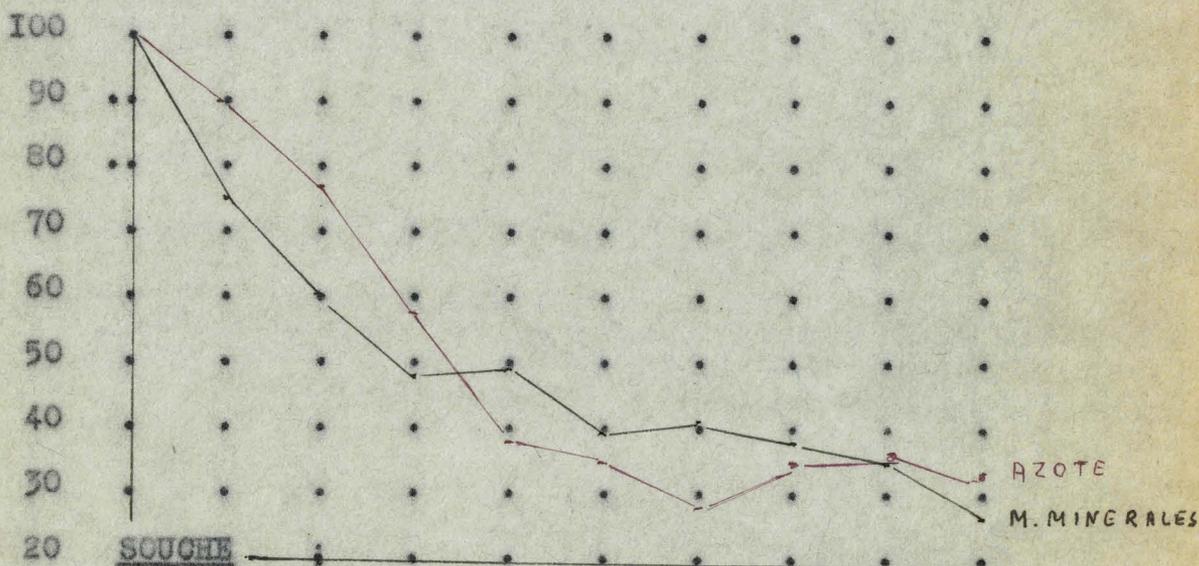
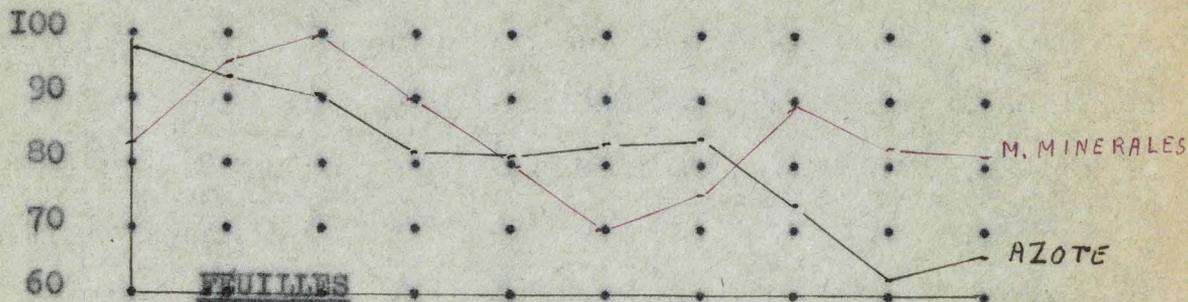
Les accroissements, avec le temps, sont donnés dans le tableau ci-dessous (en milligrammes pour une plante) :

	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9		
Feuilles	0,8	3,5	29,6	150	487	648	1560	1620	2502	2543	2589	3377
Souche.			2,6	26	98	192	317	554	514	791	1216	1483
Plante entière			32,2	176	585	840	1877	2174	3016	3334	3815	4860

A la fin de la 1ère phase d'accroissement, les feuilles ont absorbé 50 % de leur azote, la souche n'en a absorbé que 30.

EVOLUTION COMPAREE DE L'AZOTE ET DES MATIERES MINERALES

Dans la matière sèche cette comparaison est représentée par les graphiques suivants (en pour cent des maxima) :



II.6-21.6-I.7-II.7-21.7-II.8-22.8- 3.9-12.9-24.9  
dates des prélèvements

Il ressort de ces courbes que :

1°/ Dans la matière sèche des feuilles, l'évolution des matières minérales, plus fluctuante que celle de l'azote, est de concentration plus élevée au début et à la fin du cycle végétatif. A la maturité il y a absorption plus élevée des matières minérales par les feuilles (minéralisation relative).

2°/ Dans la matière sèche de la souche, l'élaboration des matières protéiques est plus élevée que l'absorption des matières miné-

rales dans la 1ère phase végétative. Dans la 2ème phase d'accroissement, l'azote diminue plus rapidement que les matières minérales. Mais à la maturité cette régression est identique.

Pendant tout le cycle végétatif leur évolution semble suivre le même rythme, avec cependant une diminution proportionnellement plus importante des matières minérales.

b) AZOTE SOUS FORME NITRIQUE

Le tableau suivant donne les pourcentages d'azote organique et nitrique dans la matière sèche des feuilles totales actives au cours de la végétation :

Dates	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
N. organique %	4,90	4,76	4,64	4,19	4,00	4,01	4,26	3,74	3,32	3,50
N. nitrique %	0,16	0,26	0,54	0,63	0,49	0,28	0,30	0,17	0,28	0,37
N. total % ..	5,06	5,02	5,18	4,82	4,49	4,29	4,56	3,91	3,60	3,87
N? nitrique % de N total..	3,2	5,2	10,3	13,1	10,9	6,6	6,4	4,4	8,1	9,6

Les feuilles, au début du cycle végétatif, sont le siège d'une protéogénèse intense (v. page 24). Il ne subsiste en effet que 3,2 % de l'azote total à l'état nitrique. Ce taux augmente considérablement au cours de la période d'accroissement prépondérant des feuilles totales actives. Il atteint 10,9 au 21 juillet. Il y a donc à la fin de cette phase un ralentissement de la protéogénèse.

Au cours de la seconde phase végétative la recrudescence de l'azote sous forme nitrique s'accroît à l'approche de la maturité. Il y a accumulation des nitrates non utilisés par l'organe assimilateur.

4 - EVOLUTION COMPAREE DU PHOSPHORE DANS LES FEUILLES TOTALES  
ACTIVES ET DANS LA SOUCHE

a) Dans la matière sèche.

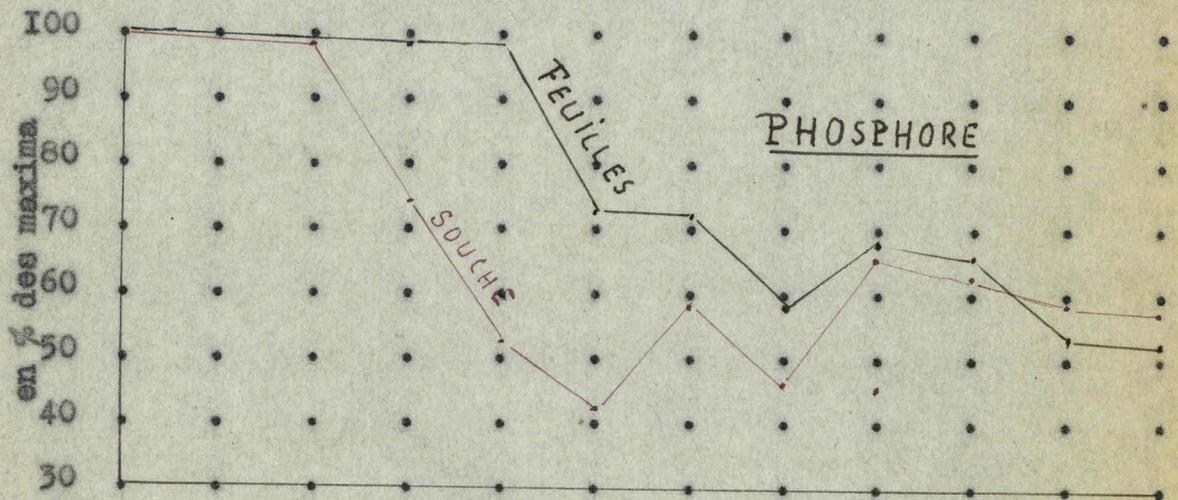
Les concentrations de cet élément (en P<sup>205</sup>) pour cent),  
sont données ci-dessous :

Dates	19.5	30.5	11.26	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	21.8	3.9	12.9	24.9
FEUILLES	1,73	1,54	1,44	1,49	1,56	1,03	1,02	0,80	0,95	0,94	0,76	0,76
SOUCHE			1,36	0,96	0,69	0,59	0,81	0,61	0,91	0,82	0,80	0,62
P. feuilles		1,06	1,51	2,26	1,74	1,27	1,51	1,05	1,13	0,94	1,03	
P. souche												

...

C'est au début de la végétation que les quantités de phosphore sont les plus importantes dans les feuilles et dans la souche. L'élément migre au fur et à mesure du vieillissement de la plante (1). Sa concentration est supérieure dans les feuilles "actives". Son rôle apparaît donc précieux dans l'accomplissement des synthèses dont l'organe assimilateur est le siège.

La marche de l'absorption, au cours du cycle est concrétisée par le graphique suivant (évaluation en % des maxima) :



Dates

19.5-30.5-11.6-21.6- 1.7-11.7-21.7-11.8-22.8- 3.9-12.9-24.9

On remarque que dans les feuilles actives, la régression du phosphore est surtout sensible pendant la période d'accroissement prédominant de la souche. La diminution est d'environ 45 % au cours du cycle. Ce fait précise l'importance de P dans la formation des composés protidiques au cours de la première phase (v. page 24). Cet élément est en régression importante dans les feuilles en fin de végétation.

Dans la souche correspondante, la diminution est plus rapide. Elle se manifeste dès le commencement de l'accumulation

(1) Stoklasa arrive aux mêmes conclusions : Wohryzek page 27  
Demolon "Croissance des végétaux cultivés, page 203.

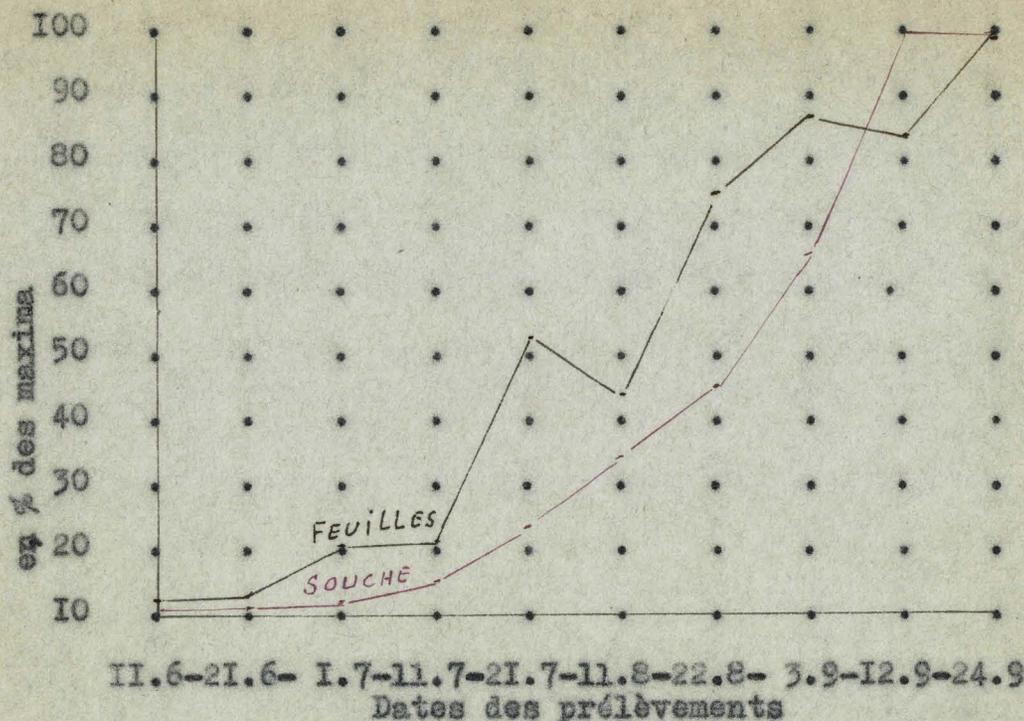
du saccharose (21 Juin). Sa régression est alors de l'ordre de 60%. Cependant, à la maturité, son taux se maintient supérieur à celui des feuilles "actives". A cet égard, on doit penser que la souche n'est qu'un organe transitoire accumulant les réserves pour la formation ultérieure de la graine où migre le phosphore. La concentration de cet élément dans cette dernière est probante (voir page 5).

b) Evolution dans la plante fraîche. Les accroissements au cours du cycle sont indiqués ci-dessous (en milligrammes de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)

Dates	Feuilles	Souche ..	Plante entière	P. Feuilles	P. souche
195 305	1,1	1,1	9,8	7,5	4,8
306	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
307	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
308	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
309	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
310	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
311	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
312	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
313	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
314	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
315	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
316	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
317	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
318	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
319	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
320	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
321	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
322	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
323	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
324	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
325	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
326	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
327	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
328	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
329	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
330	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
331	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
332	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
333	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
334	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
335	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
336	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
337	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
338	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
339	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
340	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
341	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
342	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
343	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
344	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
345	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
346	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
347	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
348	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
349	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
350	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
351	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
352	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
353	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
354	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
355	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
356	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
357	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
358	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
359	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
360	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
361	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
362	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
363	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
364	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
365	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
366	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
367	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
368	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
369	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
370	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
371	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
372	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
373	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
374	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
375	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
376	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
377	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
378	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
379	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
380	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
381	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
382	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
383	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
384	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
385	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
386	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
387	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
388	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
389	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
390	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
391	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
392	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
393	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
394	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
395	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
396	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
397	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
398	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
399	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3
400	1,1	1,1	9,8	5,2	2,3

La transposition de ces résultats sous forme de graphique (en % des maxima) exprime mieux les vitesses relatives de l'absorption de P dans les deux organes :

...



Pour les feuilles, la période active d'absorption commence au II.7 et se continue jusqu'à la maturité : 78 % du phosphore est absorbé au cours de cette période, en accord avec les données de Demolon (1).

Dans la souche, pour la même période, l'absorption est de 95 %. L'activité photosynthétique étant surtout importante pendant la tubérisation (2), le rôle de P, dont l'accroissement est régulier au cours de cette phase est donc intimement lié à la synthèse et au métabolisme des glucides : il est un des vecteurs de leur accumulation dans la souche.

c) Evolution de P dans les matières minérales. Les concentrations en phosphore, au cours du vieillissement de la plante sont les suivantes (en  $P^{2}O^{5}$  % de matières minérales) :

...

(1) Demolon "Croissance des végétaux", page 206

(2) H. Colin, I.B.A.B., 1940, p. 27

- J. de Roubaix I.B.A.B., 1941, p. 46

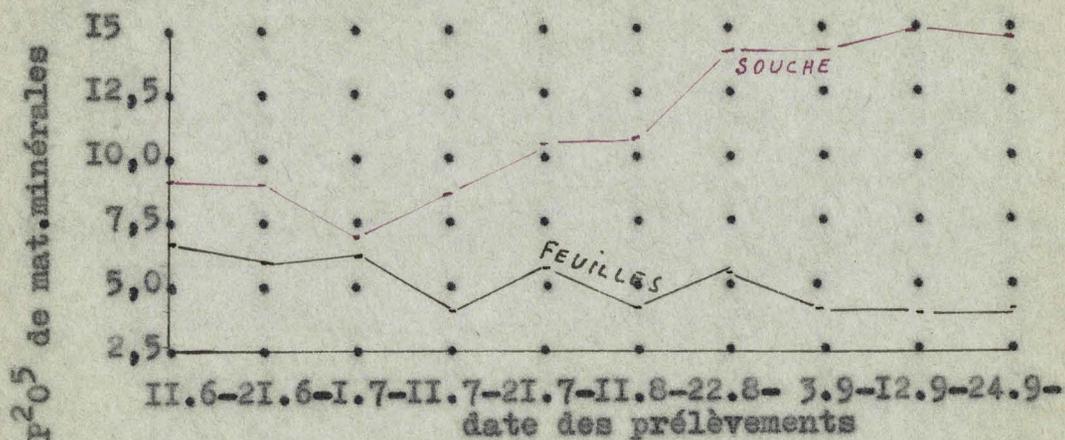
Datés	19.5	30.5	II.6	21.6	I.7	II.7	21.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles actives.	7,53	7,62	7,05	6,38	6,60	4,84	5,30	4,81	5,11	4,40	3,87	3,95
Souche corrépondante			8,60	8,13	7,14	8,06	10,12	10,91	14,06	13,70	15,17	14,62

La diminution est continue avec l'âge pour les feuilles actives. La concentration se maintient cependant élevée pendant la première phase végétative. A la maturité, la régression est de 50%

Dans la souche, l'évolution de cet élément est en sens inverse : on observe une stabilisation au cours de la première phase et un

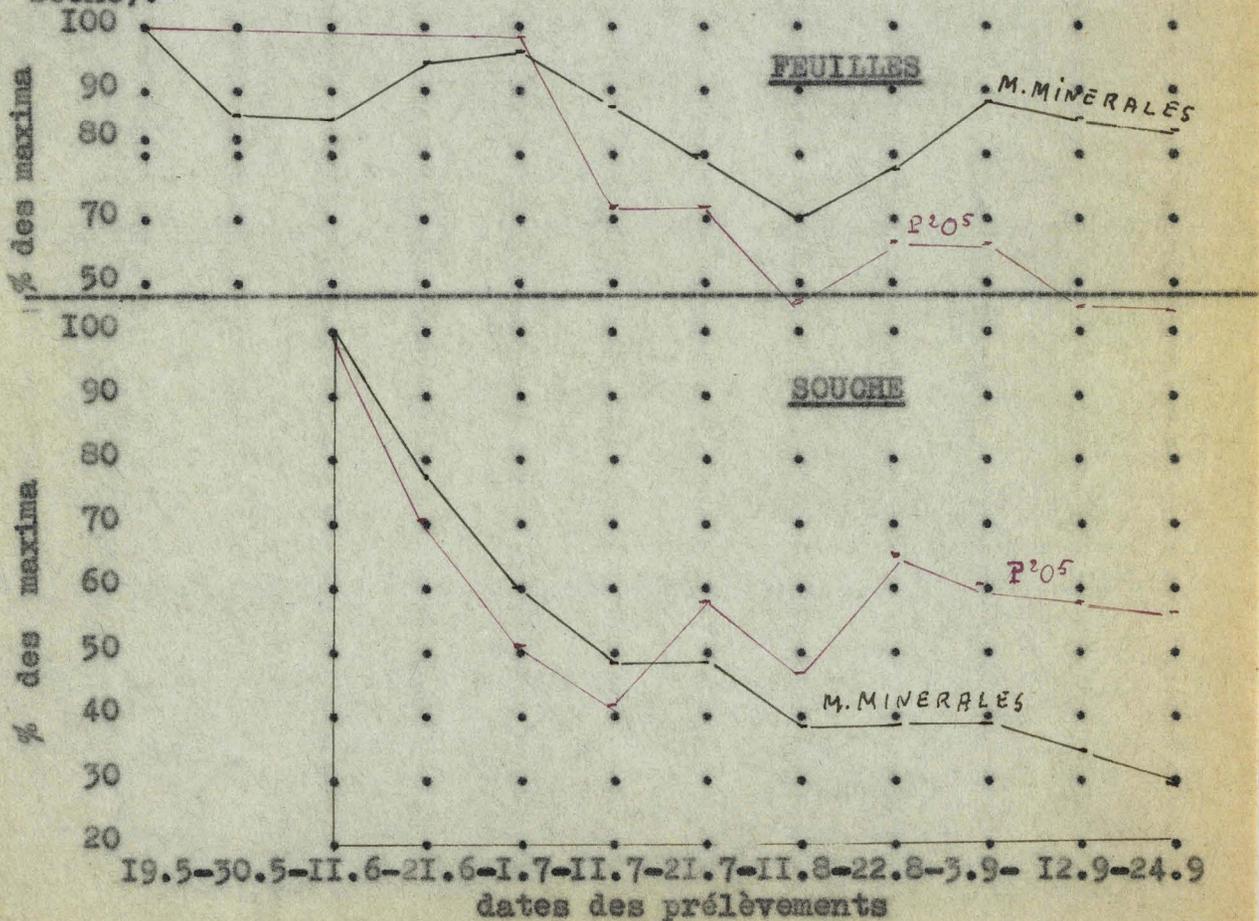
accroissement continu du phosphore parallèlement à la tubérisation de l'organe (phase d'accroissement prédominant de la souche).

Les courbes suivantes (en % de  $P^{205}$ ) rendent compte de ces importantes différences d'évolution :



d) Evolution comparée de P et des matières minérales.

La marche comparée de l'absorption de ces deux groupes est donnée par les graphiques suivants (en % des maxima dans la matière sèche).



Elles permettent les observations suivantes :

1°) Dans les feuilles, le phosphore reste en concentration parallèle à celle des matières minérales, mais supérieure à celles-ci pendant la période d'accroissement prédominant des organes aériens (protéogénèse intense). P décroît rapidement, alors que l'absorption des matières minérales totales se maintient relativement élevée pendant la deuxième phase végétative.

2°) Dans la souche, le rythme de l'absorption de P reste parallèle mais inférieur à celui des matières minérales totales pendant la première phase végétative. Cet anion augmente largement dans les matières minérales totales avec la phase de tubérisation de la souche (accumulation des glucides).

e) Evolution comparée du phosphore et de l'azote dans la matière

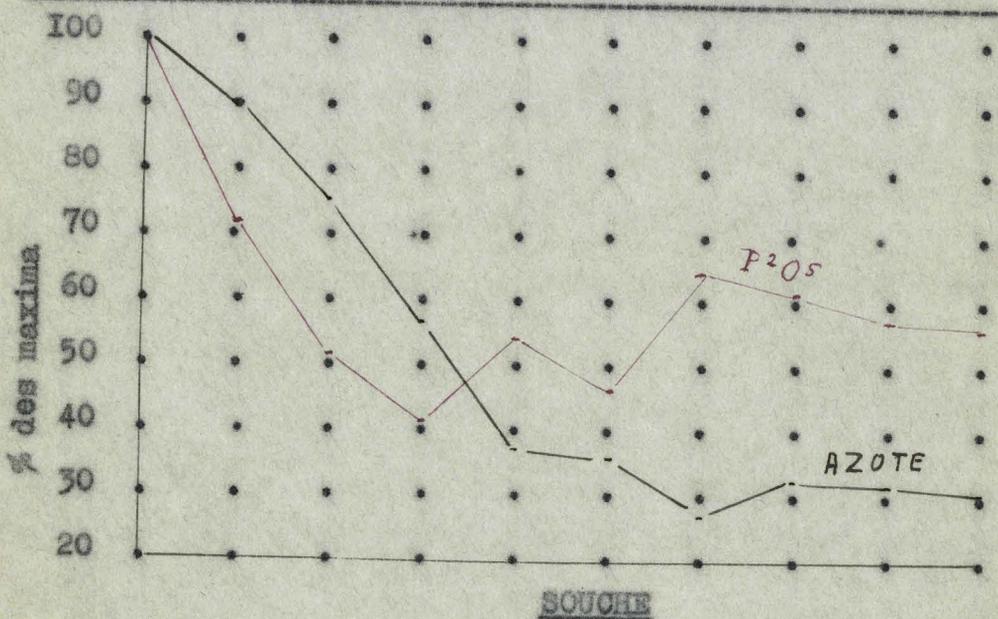
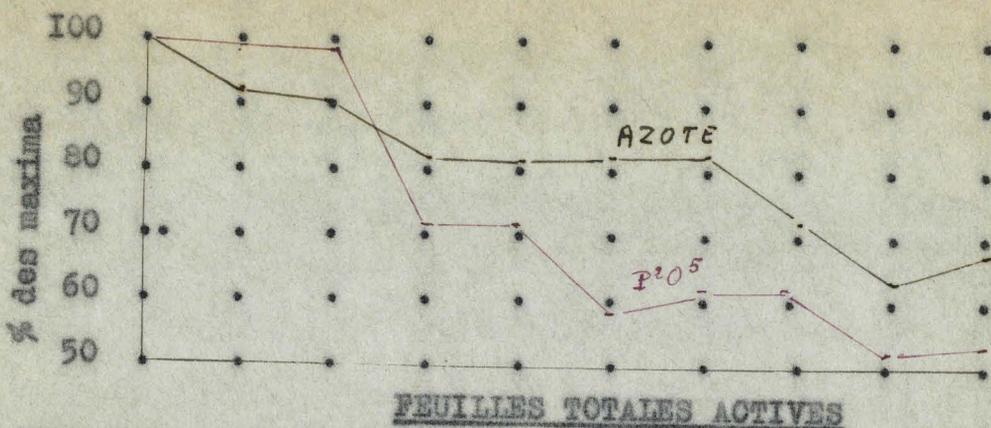
sèche

Le rapport  $\frac{N}{P^{205}}$  prend les valeurs suivantes :

	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuil- les	3,22	3,18	3,40	3,19	2,97	4,06	3,92	5,01	4,45	4,00	4,36	4,57
Souche			2,70	1,70	0,95	0,94	0,87	0,76	0,80	0,84	0,97	0,85

Par ailleurs, les graphiques suivants indiquent la marche comparée de l'absorption des deux éléments (en % des maxima).

...



II.6-21.6- 1.7-21.7-21.7-21.8&22.8- 3.9-12.9-24.9  
dates des prélèvements

L'ensemble de ces comparaisons fait apparaître pour le phosphore deux fonctions importantes dans le processus de développement de la plante :

1) Dans la première phase végétative, le phosphore et l'azote évoluent parallèlement avec des concentrations très élevées dans les feuilles. Ils sont intimement associés et solidaires dans la synthèse protidique, intense à ce stade. P entre en effet dans les composés azotés de la plante (lécithines = 6,80 % de P - nucléoprotéines = 8 % de P, qui sont les constituants azotés du cytoplasme et des noyaux cellulaires). Les travaux de Loew (1) ont,

(1) Loew : citation André "Chimie végétale", page 442

d'autre part, montré qu'en l'absence de P, il peut y avoir production d'albuminoïdes mais la division cellulaire et le développement sont impossibles. Par ailleurs, M. Hocquette et Melle Bustræen (1) ont signalé une forme glucidique de P concourant à la synthèse protidique dans les noyaux de l'axe hypocotylé du haricot. On doit admettre que la même forme de phosphore se présente également dans la synthèse protidique chez la jeune betterave.

Dans la souche, pour la même période, l'évolution de N et P, d'importance égale est rapidement régressive. Le rôle des deux éléments y apparaît de moindre importance.

2) Dans la deuxième phase végétative (tubérisation intense de la souche), l'absorption de l'azote et du phosphore diminue parallèlement dans les feuilles actives. La régression de P est plus rapide (45 % pour P - 30 % de N, à la maturité).

Lorsque les composés protidiques disparaissent, le phosphore libéré des combinaisons protidiques, disparaît en même temps. Le rôle des deux éléments semble dans cette phase d'importance moindre dans les feuilles.

Il n'en est pas de même dans la souche :

la régression de l'azote est continue jusqu'à la maturité. La perte globale est de 70 %.

le phosphore, par contre, se maintient à un taux relativement élevé jusqu'à la maturité. Son rôle dans le métabolisme des glucides est de ce fait important : sa présence sensiblement invariable pendant l'accumulation du saccharose semble indiquer une action "catalytique" de cet élément en même temps qu'un rôle de véhicule dans l'acheminement. Peut-être intervient-il également dans la conden-

---

(1) Bulletin Société de Botanique du N de la France, 1953, page 56

sation des hexoses en saccharose? (translocation qui s'effectue des feuilles à la souche par les vaisseaux du liber) (1).

Ce rôle d'agent à la fois "dynamique" et "catalytique" expliquerait que dans une certaine mesure, dans les essais sur la fertilisation, les quantités de phosphore appliqué ne produisent pas les mêmes effets sur les rendements que les autres éléments "majeurs" (N-K-Ca)(2).

Ajoutons que la comparaison avec les analyses données par Wolff (1871-1880), Urban et Andrlík (1902-1907) (3) fait apparaître que, l'amélioration de la plante par sélection, en vue d'un meilleur rendement en sucre, a généralement provoqué l'augmentation du phosphore dans les cendres de la souche.

---

(1) A. William, I.B.A.B., 1945, n° 5

(2) Decoux, "Dix ans de recherches, I.B.A.B., page 154

(3) O. Wohryzek, "Chimie de l'industrie du sucre, pages 212-214. ...

5 - EVOLUTION DU SOUFRE DANS LES FEUILLES TOTALES ACTIVES  
et DANS LA SOUCHE

a) Evolution dans la matière sèche.

Les concentrations de cet élément sont données dans le tableau suivant (en  $SO^3$  pour cent de matière sèche) :

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	123	092	0,89	0,92	0,68	0,92	1,03	0,89	0,89	0,92	0,89	0,85
Souche..			1,14	0,85	0,72	0,50	0,56	0,47	0,58	0,49	0,49	0,39
S.Feuil- les			0,78	1,09	0,95	1,83	1,83	1,90	1,53	1,89	1,80	2,20
S.Souche												

Ici également, c'est au début de la végétation que l'on trouve les plus grandes quantités de soufre dans la matière sèche des feuilles et de la souche correspondante (analogie avec l'azote et le phosphore). Cet élément, au même titre que N et P est donc important pour la croissance de la plante. Physiologiquement, il participe étroitement à la formation des protides. Leurs noyaux en contiennent toujours. S est un constituant du réseau colloïdal du cytoplasme (1). Son absence amène des phénomènes de chlorose avec ralentissement de la végétation (2). G. Bertrand (3) a montré, par ailleurs, l'importance de S dans la nutrition minérale.

Comme N et P, le soufre est surtout absorbé par la plante jeune. Il se maintient à un taux élevé dans les feuilles, surtout pendant la première phase végétative. Sa régression est de 30 %

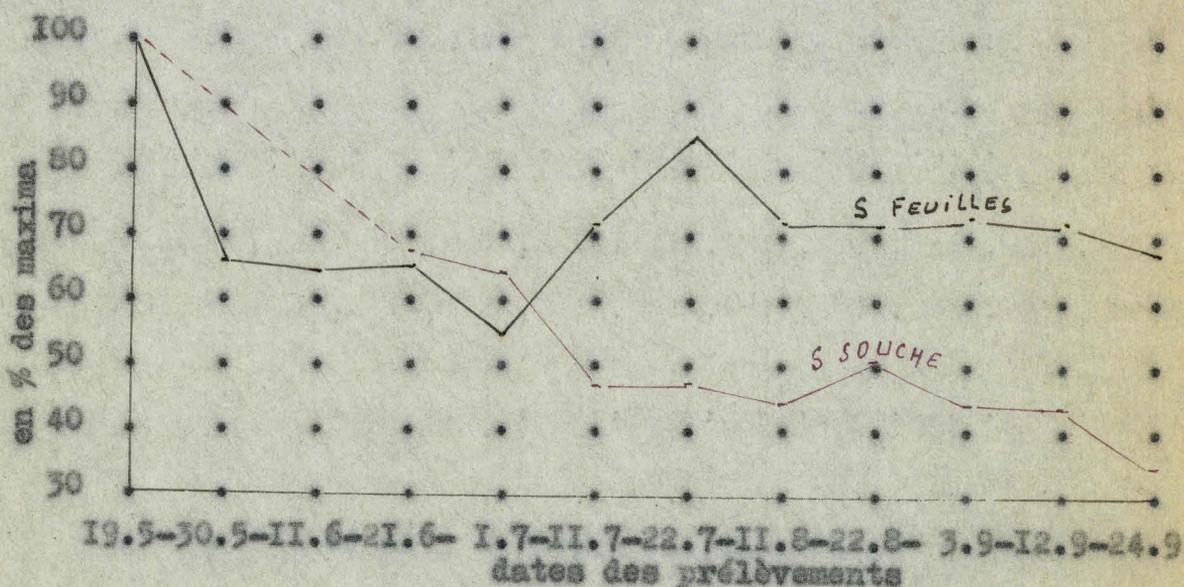
(1) Homès, "L'alimentation minérale des plantes", page 19

(2) André, "Chimie végétale", page 442

(3) G. Bertrand, "Ann. Science Agronomique", 1927, 30-36.

dans ces dernières, alors qu'à la fin de la végétation, elle est de 65 % dans la souche. De ce fait, son importance dans l'accumulation glucidique ne semble pas marquante.

L'évolution de cet élément dans la matière sèche des feuilles totales actives et de la souche est représentée par le graphique suivant, en % des maxima :



L'absorption du soufre semble très sensible aux conditions climatiques : la chute de 20 % au 1.7 coïncide en effet avec des pluies très importantes (p. 6). Cette sensibilité est beaucoup plus marquée dans l'organe assimilateur.

b) Evolution dans la plante fraîche.

Le tableau ci-après donne les accroissements successifs du soufre (en milligrammes de  $SO^3$  pour une plante).

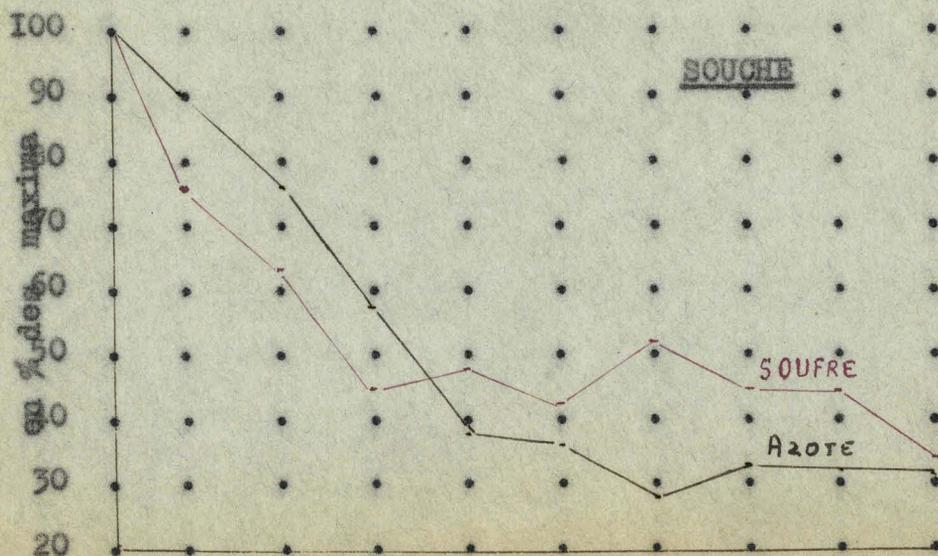
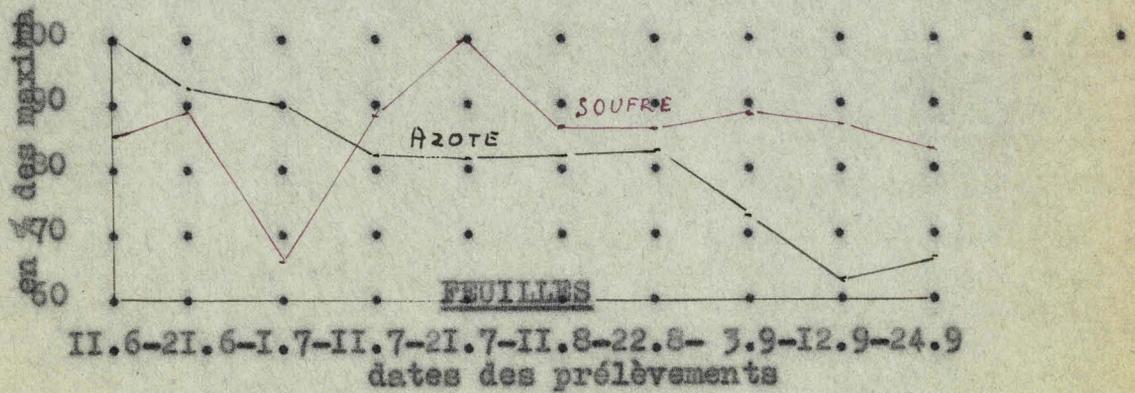
...

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,18	0,66	5,40	29,3	72,00	1146	267	360	523	630	694	829
Souche, ...			0,97	08,4	33	60	160	259	351	404	653	660
Plante entière			5,37	37,7	105	206	427	619	874	1034	1347	1489

C'est au cours de la deuxième phase végétative que l'absorption de l'élément est marquée : 65 % dans les feuilles, 75 % dans la souche.

c) Evolution comparée du soufre et de l'azote dans la matière sèche

La vitesse relative de l'absorption des deux éléments est illustrée par les graphiques suivants (% des maxima)



Il ressort de ces courbes que :

- dans la matière sèche des feuilles totales actives, l'évolution du soufre est dans l'ensemble, proportionnellement de même ampleur que celle de l'azote durant tout le cycle.
- dans la matière sèche de la souche, les absorptions de S et N sont régulièrement parallèles, mais inférieures pour S au cours de la première phase. Le phénomène est inverse au cours de la phase de tubérisation intense de la souche. Dans cette dernière, le soufre joue proportionnellement un rôle plus important que l'azote.

d) Evolution de S dans les matières minérales.

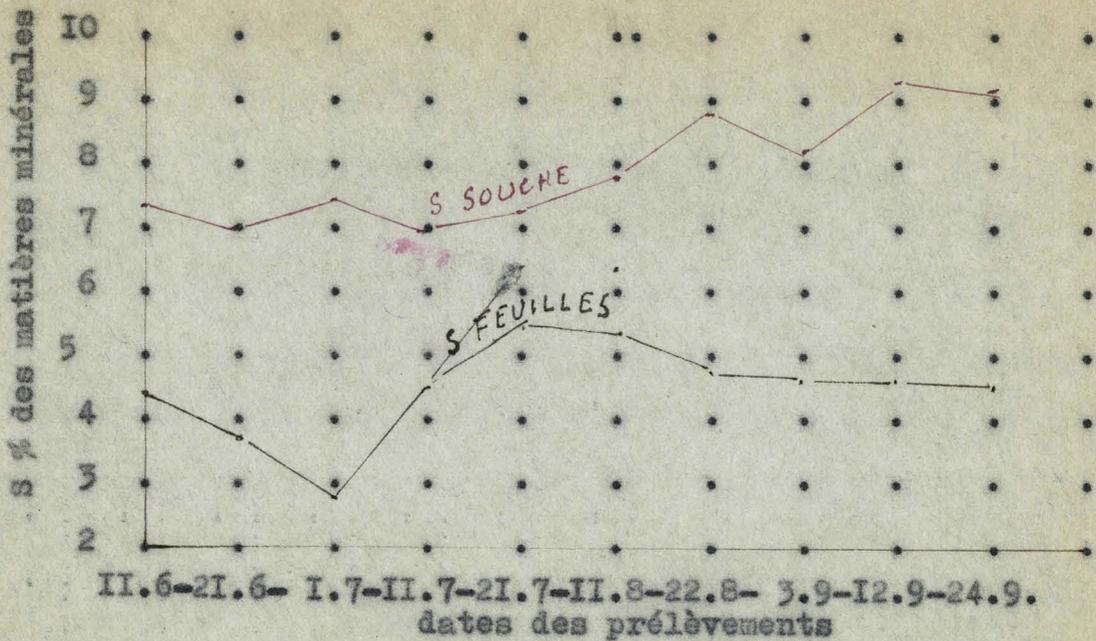
On relève les concentrations ci-dessous (en  $SO^3$  pour cent).

Dates	19.5	30.5	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	5,35	4,60	4,36	3,98	2,88	4,35	5,35	5,32	4,75	4,32	4,53	4,47
Souche			7,22	7,00	7,40	6,91	7,06	7,80	9,00	8,11	9,30	9,13

La régression du soufre dans les matières minérales des feuilles actives est continue avec l'âge, mais de faible ampleur. Elle passe par un maximum avec la diminution du stade d'accroissement prédominant foliacé. Elle est de 20 % en fin de végétation.

Dans la souche, au contraire, l'augmentation est régulière avec la tubérisation et la condensation du saccharose. Le sgrain final est de 25 % environ.

Les courbes suivantes précisent cette évolution (en  $SO^3$  pour cent de matières minérales).



e) Evolution comparée du soufre et du phosphore.

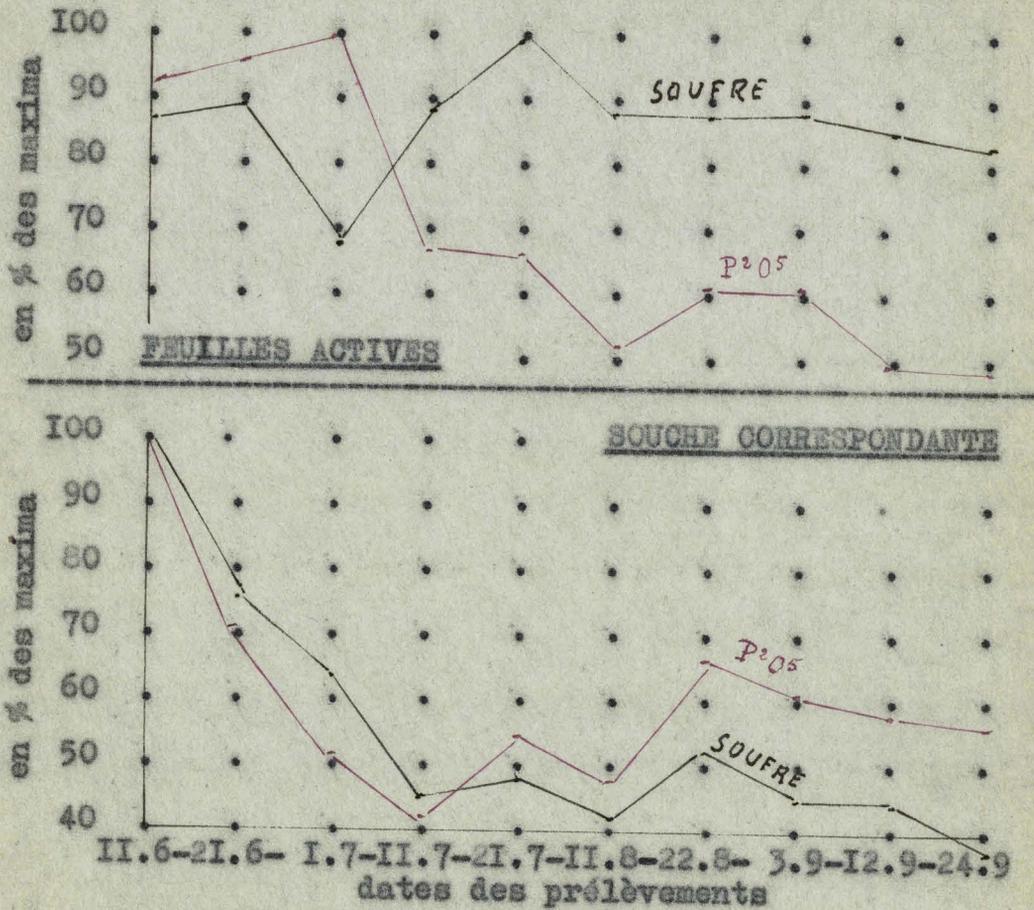
Le rapport  $\frac{\text{soufre}}{\text{phosphore}}$  prend les valeurs suivantes dans la matière sèche.

Dates	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles .....	0,66	0,62	0,44	0,89	1,0	1,1	0,93	0,97	1,17	1,1
Souche .....	0,84	0,86	1,04	0,84	0,69	0,76	0,63	0,60	0,59	0,61

Il ressort de ces résultats que :

- 1/ Dans la matière sèche des feuilles actives, il y a accumulation de S par rapport à P avec le vieillissement. Dans la 1ère phase végétative le phosphore est dominant. Il y a supériorité de S sur P dans la seconde phase.
- 2/ Dans la matière sèche de la souche, le phosphore est dominant pendant toute la végétation. Cette prépondérance, peu marquée pendant la 1ère phase, s'accroît avec l'accumulation du sucre. D'où une importance accrue de P comparée à S dans la condensation des glucides.

Les graphiques suivants, établis en pour cent des maxima, dans la matière sèche, rendent compte de la marche comparative de ces deux éléments dans les deux parties de la plante :



Ajoutons que généralement, le soufre ne fait pas l'objet de restitution suivie au point de vue fertilisation, malgré son rôle important dans la nutrition minérale de la plante. Les réserves du sol sont, dans l'ensemble suffisantes à cet égard. Par ailleurs les matières fertilisantes (superphosphates, scories...) et l'eau du sol en renferment des quantités importantes. C'est ainsi que la plupart des eaux des nappes phréatiques superficielles en contiennent plus de 15 milligrammes par litre, en SO<sup>3</sup> (1)

(1) Brouardel, "Le sol et l'eau".

6 - EVOLUTION DU CHLORE DANS LES FEUILLES TOTALES ACTIVES ET  
DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

On relève les concentrations suivantes (en Cl %)

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,72	0,41	0,29	0,47	0,49	0,89	0,66	0,80	0,96	1,23	1,70	1,70
Souche..			0,30	0,27	0,18	0,14	0,21	0,11	0,19	0,13	0,12	0,09
<u>Cl. Feuilles</u> <u>Cl souche</u>			0,96	1,70	2,26	6,43	3,17	7,01	5,14	9,66	13,40	18,70

Cet élément est donc absorbé avec une très grande facilité par la plante. Bien que n'ayant reçu aucun élément fertilisant sous forme de chlorures, il convient de rappeler que les solutions du sol en renferment des quantités relativement importantes (15 à 60 milligrammes par litre, en Cl) (1).

C'est dans l'appareil foliacé que l'accumulation de chlorure prend toute sa signification.

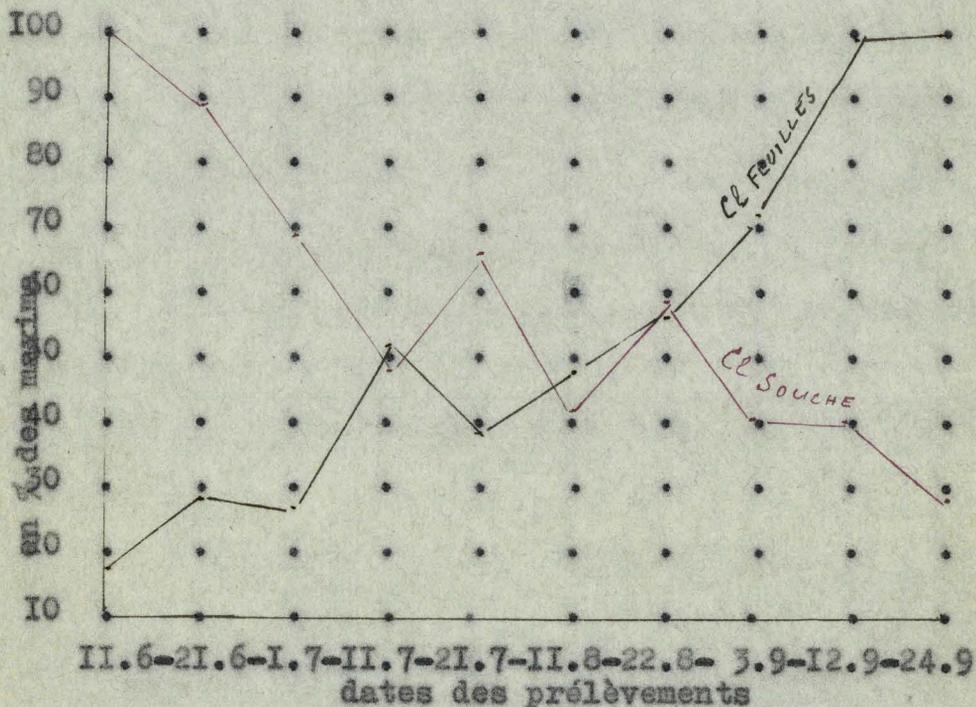
Dans la plante jeune, sa concentration est peu importante. Elle se maintient relativement peu élevée pendant la phase d'accroissement prédominant foliacé. Ça ne semble donc prendre par lui-même aucune part importante dans les phénomènes d'assimilation. Dans la phase de tubérisation de la souche, il y a migration intense de Cl vers les feuilles.

Corrélativement, il est éliminé de la souche. Il ne semble donc pas intervenir dans la condensation des sucres.

(1) ~~Journal: "Tractés de Chimie Végétale", page 162.~~  
Bonjean, "Le sol et l'Eau"

Les éléments étant absorbés sous forme ionique (1), Cl apparaît, en grande partie, comme résiduel de cette absorption. D'après G. André (2), Cl aurait un rôle de "stimulant". Cette opinion semble confirmée par Decoux (3) qui indique que les éléments apportés sous forme de chlorures sont les plus actifs sur la végétation de la betterave : Wohryzek (4) indique que Cl et Na sont pour cette plante, caractéristiques en tant qu'halophytes ; ils lui donnent la structure pulpeuse. Sous cet angle le chlore serait industriellement nécessaire à la plante.

Les courbes suivantes donnent la marche de l'absorption de cet élément dans les feuilles et dans la souche (en % maxima).



A l'inverse de l'absorption du soufre (page 42) la présence de Cl est beaucoup plus irrégulière dans la souche que dans les feuilles correspondantes. Les oscillations correspondant généralement aux conditions atmosphériques (page 5).

- (1) Brunel, "Traité de chimie végétale", page 362
- (2) G. André, "Chimie végétale", page 443
- (3) Decoux, "10 ans de recherches", I.B.A.B., page 178
- (4) Wohryzek, l.c., page 28

b) Evolution dans la plante fraiche.

Les accroissements en Cl donnent (en milligrammes par plante

	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	I2.9	24.
FEUILLES .....	1,7	14,8	42,3	143	259	329	567	835	1323	1660
SOUCHE .....	0,25	2,7	8,1	16	60	64	114	1041	166	153
PLANTE ENTIERE.	1,95	17,5	50,4	159	219	393	681	939	1489	1813
<u>Cl feuilles</u>	6,8	5,4	5,2	8,6	4,3	5,1	5,0	7,9	7,9	10,8
<u>Cl souche</u>										

Dans la plante fraiche, l'évolution de Cl a les mêmes caractéristiques que dans la matière sèche : on observe une accumulation dans les feuilles et une élimination progressive dans la souche correspondante.

c) Evolution dans les matières minérales.

La teneur, en Cl, pour cent, est relatée ci-après :

Dates	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	I2.9	24.9
FEUILLES .....	1,40	1,97	1,70	4,23	3,48	4,90	5,20	5,78	8,64	8,84
SOUCHE .....	1,92	2,27	1,84	1,89	2,63	1,91	2,94	2,09	2,40	2,11

On constate une progression continue de Cl dans les feuilles totales actives, alors qu'il y a invariabilité de l'élément dans les cendres de la souche.

Nous verrons dans l'étude de la feuille qu'il y a antagonisme entre l'absorption du chlore et du soufre. Prianischnikoff(1) a montré par ailleurs que l'anion Cl trouve son importance de l'influence qu'il exerce sur l'absorption d'autres anions.

(1) Prianischnikoff: cit. de molon "Croissance des végétaux" p. 125

7 - EVOLUTION DU POTASSIUM DANS LES FEUILLES TOTALES ACTIVES  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

Le tableau suivant donne les concentrations de cet élément au cours du cycle.

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	II.9	24.9
Feuilles	10,7	8,38	8,70	9,86	10,44	9,38	8,84	6,56	7,20	8,56	7,07	6,97
Souche..	-	-	7,55	5,66	4,58	3,5I	3,75	2,54	2,38	2,35	1,87	1,55
rapport $\frac{K \text{ feuill}}{K \text{ souche}}$			1,15	1,66	2,27	2,67	2,35	2,58	3,02	3,64	3,77	4,49

De même que pour N, P et S, c'est dans la matière sèche de la plante jeune que les proportions de cet élément sont maxima. La cellule végétale montre ainsi une grande perméabilité à l'ion K. La solubilité des combinaisons de cet élément lui confère du reste une grande mobilité.

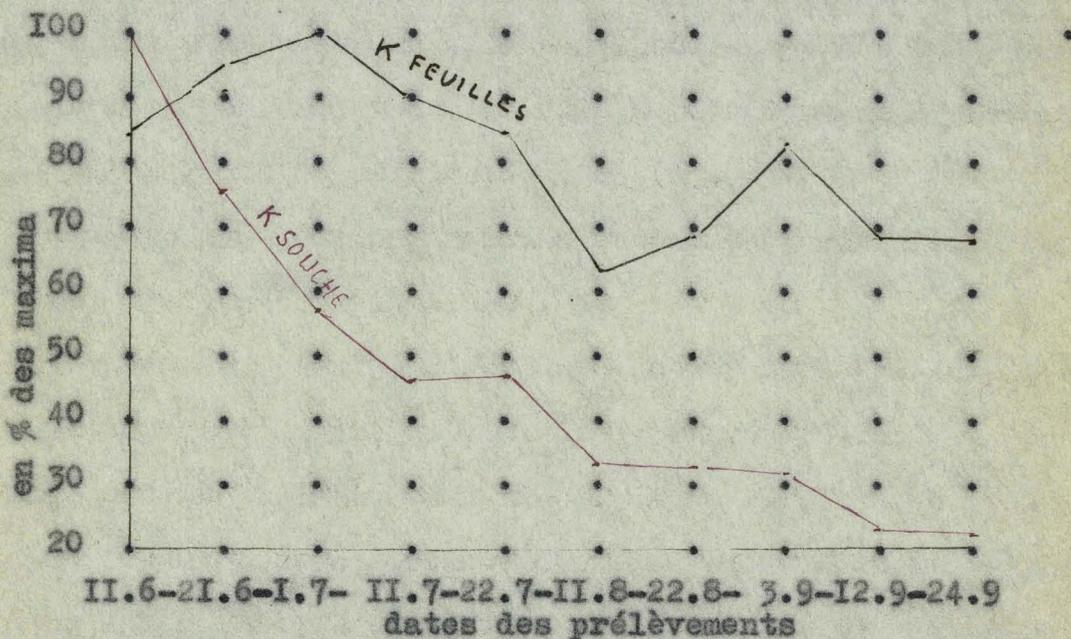
Quantativement, c'est de beaucoup le plus important élément minéral. De ce fait, son rôle est primordial, mais en partie inexplicé.

C'est dans la matière sèche du système foliaire qu'il se trouve concentré, marquant ainsi son importance dans les phénomènes de synthèses initiales (formation et développement du système végétatif aérien). Sa présence maximale au même moment que celle de l'azote (page 24) indique son intervention dans l'élaboration des substances protéiques. Dans les feuilles, la concen-

tration en K reste sensiblement constante pendant toute la lère phase végétative. Dans la phase de tubérisation de la souche, la régression est de faible amplitude : il s'en suit que cet élément participe également à la formation glucidique. C'est à la maturité que la régression est la plus marquée : 30 % environ à la fin du cycle.

Dans la matière sèche de la souche, la régression est rapide au cours de la première phase, il semble y avoir migration vers les feuilles. A la fin de cette phase, la diminution est de 65 % (début août). Pendant la période de grande tubérisation, on observe une stabilisation de K : l'élément participe à la condensation des glucides. Sa régression n'est en effet que de 10 %.

Le graphique suivant, montre la marche de l'évolution du potassium dans les deux parties de la plante (en % des maxima)



Les fluctuations passagères de K dans les feuilles sont beaucoup plus sensibles que dans la souche. Elles sont liées aux conditions atmosphériques. C'est ainsi que l'abaissement de la concentration de l'élément en fin juillet - début août correspond

à une pluviosité marquée (page 6).

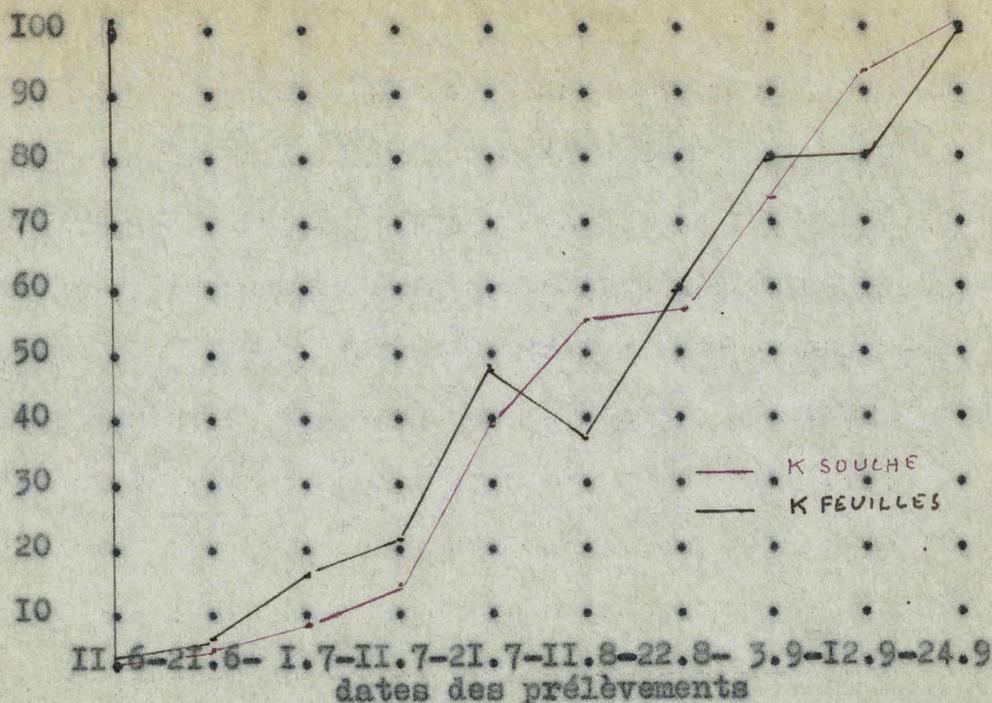
b) Evolution de K dans la plante fraîche.

Les accroissements successifs du potassium sont donnés ci-après (en m/gra  $K_2O$ )

Dates	195	305	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	157	601	52,6	312	1096	1498	3447	2650	4230	5827	5514	6755
Souche	4	-	6,4	59	209	416	1073	1408	1440	1936	2472	2612
Plante entière			59,0	371	1305	2914	4520	4058	5670	7763	7986	9367
Rapport $\frac{K \text{ feuille}}{K \text{ souche}}$			8,3	5,3	5,3	3,5	3,2	1,8	2,9	3,0	2,2	2,5

L'accroissement en potassium est normalement ascendant dans les deux parties de la plante (différence avec le phosphore). L'absorption, dans les feuilles, est toujours plus élevée que dans la souche. Son rythme est sensiblement identique dans les deux organes. Toutefois l'absorption, dans les organes aériens est plus sensible aux conditions atmosphériques (p. 6), ainsi qu'en rend compte le graphique suivant (en  $K_2O$  % des maxima).

...



75 % du potassium nécessaire à la plante est absorbé pendant la dernière phase végétative (août à maturité). Au 1er juillet 10 % seulement (environ) de cet élément est absorbé.

c) Evolution du potassium dans les matières minérales.

On relève les concentrations suivantes (en  $K_2O$  %) :

Dates	195	305	II.6	21.6	I.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3/9	12.9	24.9
Feuilles	46,5	41,9	42,6	42,4	43,8	44,1	45,9	36,6	38,9	40,2	36,0	36,5
Souche	-	-	47,8	49,0	47,3	48,1	46,9	42,3	37,6	38,8	35,4	36,1

La concentration en potassium reste élevée pendant toute la végétation dans les matières minérales des feuilles. Sa régression n'est sensible que pendant la dernière phase où elle atteint 20 % environ.

Dans les cendres de la souche, on observe les mêmes faits.

d) Evolution comparée du potassium et de l'azote.

I°/ Dans la matière sèche.

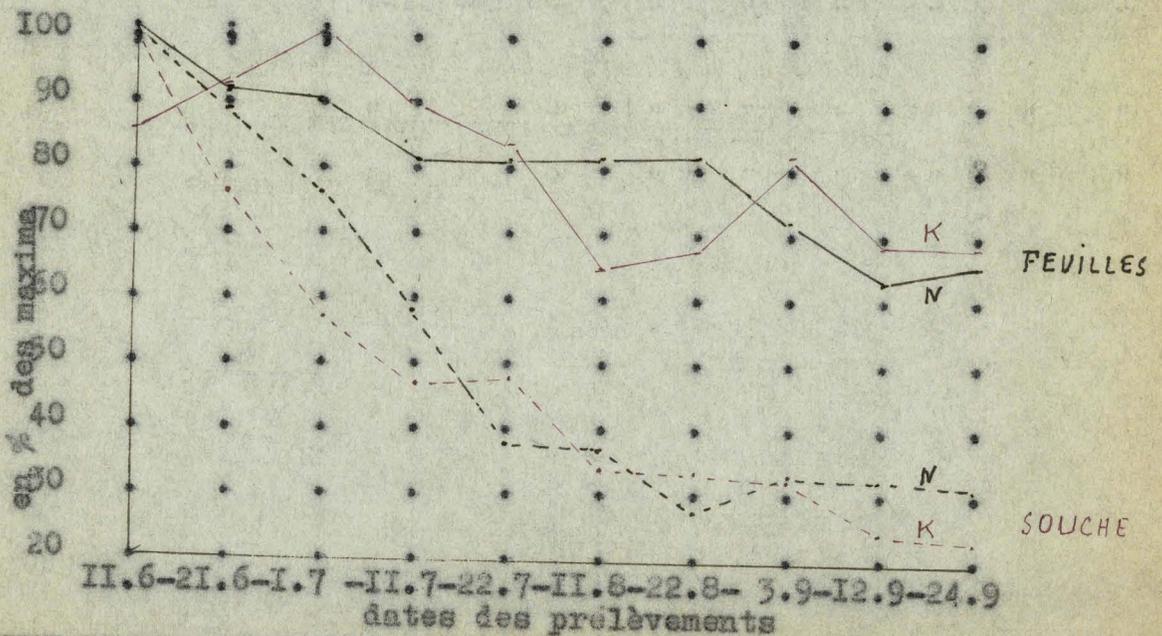
Le rapport  $\frac{K^2O}{N}$  prend les valeurs suivantes :

	19.5	30.5	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	I2.9	24.9
Feuilles	1,91	1,71	1,77	2,07	2,25	2,23	2,21	1,64	1,69	2,29	2,13	1,98
Souche			2,63	2,29	2,12	2,16	3,37	2,54	2,80	2,44	2,03	1,96

Ces données révèlent, dans les deux organes une corrélation positive entre les deux éléments au cours de la végétation.

Fait remarquable, les proportions de  $K^2O$  et N sont, dans nos essais, sensiblement de même grandeur dans les feuilles et dans la souche, soit dans le rapport  $\frac{2}{1}$ . Loew (1) a indiqué les mêmes observations. Les deux éléments semblent intimement solidaires dans le métabolisme.

Les courbes suivantes donnent la répartition comparée de l'absorption des 2 éléments au cours de la végétation (en % des maxima).



(1) G. André : "Chimie végétale", page 444

Elles concrétisent la proportionnalité des deux éléments. La baisse passagère de l'absorption du potassium dans les feuilles (août) doit être attribuée à la pluviosité qui a été sans action sur l'évolution de l'azote.

2°/ Dans la plante fraîche.

Au cours de la première phase de la végétation, l'évolution des 2 éléments est strictement proportionnelle dans la souche et dans les feuilles. Le potassium favorise les phénomènes d'assimilation.

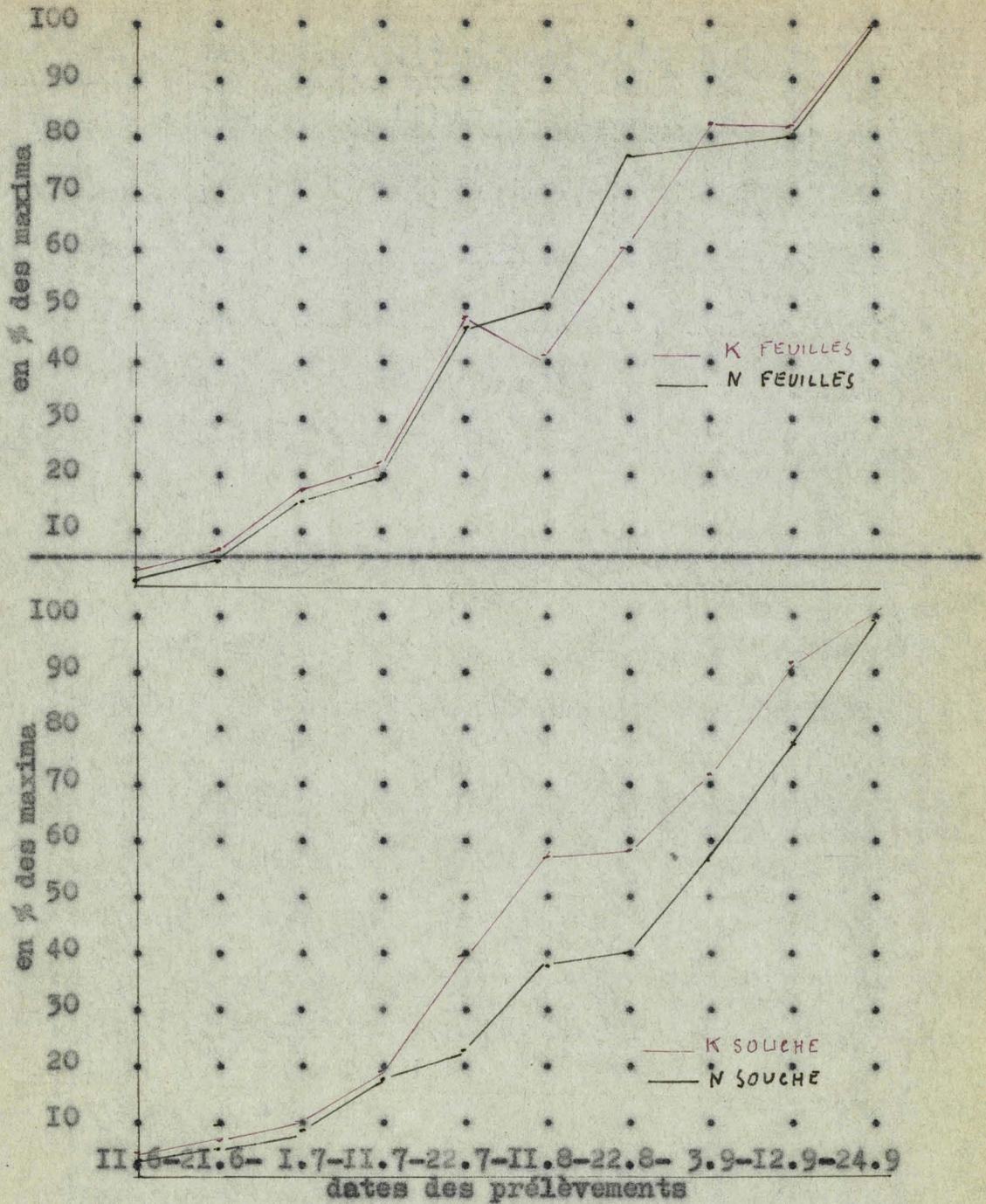
Il n'en est pas de même dans la deuxième phase où l'absorption de l'azote est, comparativement, plus rapide dans les feuilles. C'est l'inverse dans la souche où la proportion de potassium absorbé est supérieure pendant la tubérisation. Cette particularité montre bien l'importance de l'ion K dans la condensation glucidique. C'est également l'une des conclusions des recherches de G. Barbier sur la variation des glucides dans la plante lorsque la concentration en K change (1).

Ces constatations sont mises en relief par les courbes suivantes (en % des maxima dans la plante fraîche).

...

---

(1) G. Barbier : "Recherches sur la fertilisation", 1938, p. 190



e) Evolution comparée du potassium et du phosphore.

Au cours de la végétation le rapport  $\frac{K^{20}}{P^{20}}$  prend les valeurs suivantes dans la matière sèche.

Dates	I.95	3.05	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.1
Feuilles	6,17	5,51	6,04	6,66	6,69	9,10	8,66	8,20	7,57	9,10	9,30	9,11
Souche			5,53	6,05	6,54	5,94	4,63	4,16	2,61	2,84	2,31	2,46

Ces rapports font apparaître que :

Dans les feuilles totales actives, les concentrations respectives de P et K restent sensiblement proportionnelles pendant la première étape végétative (prédominance foliacée). De ce fait, le potassium intervient dans le métabolisme des protides, mais avec une fonction différente de celle du phosphore qui entre dans leur constitution (v. page 28). Il est également intéressant de noter que le potassium est énergiquement retenu par les tissus des feuilles les plus jeunes (v. page 50)(1)

La régression du phosphore, par rapport à K est ensuite régulière jusqu'à la maturité, ce dernier restant élevé.

Dans la souche correspondante, les faits sont de sens opposé. Le rapport  $\frac{K^2O}{P^2O_5}$  diminue progressivement au cours de la première phase végétative. La concentration des deux éléments reste ensuite dans un rapport constant avec la période de tubérisation intense de la souche (condensation glucidique), caractérisant ainsi leurs rôles connexes dans cette phase. Les rapports des 2 éléments semblent indiquer une migration du phosphore des feuilles vers la souche et du potassium de la souche vers les feuilles. Cette dernière remarque conduit à penser qu'une partie importante du potassium absorbé ne participe pas aux phénomènes de migration et de condensation des glucides dans l'organe de

(1) Prjanischnikov. c. Demolon : "Croissance des végétaux cultivés" p. 236

réserve. Par ailleurs, d'après Demolon (1), une fraction de cet élément jouerait le rôle de véhicule à l'anion phosphorique.

La comparaison avec les concentrations en K et P, données jadis par Wolff, Urban (page 40) montre que la sélection en vue d'un meilleur rendement en sucre de la souche, a provoqué la régression du cation K et l'augmentation de l'anion phosphore.

...

---

(1) Demolon, "Croissance des végétaux"cultivés", page 239.

8 - EVOLUTION DU SODIUM DANS LES FEUILLES TOTALES ACTIVES  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

Dates	195	305	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	387	354	5,11	6,45	7,13	5,56	4,04	4,07	4,65	5,92	5,76	5,56
Souche			2,38	1,56	1,31	1,03	0,94	0,67	0,69	0,60	0,48	0,40
<u>Na feuilles</u>			2,14	4,13	5,44	5,39	4,29	6,07	6,73	9,86	11,9	13,7
<u>Na souche</u>												

L'absorption du sodium est donc relativement élevée dès le début de la végétation.

- Dans les feuilles, il y a augmentation de la concentration en Na pendant la 1ère phase du cycle. Le taux maximum est atteint au 1.7. L'absorption est relativement croissante avec la protéogénèse. Avec la période photosynthétique intense (juillet-Septembre)(1) on observe une régression marquée (20 %). A la maturité, la concentration de l'élément est en augmentation de 20 % environ.

- Dans la souche correspondante, l'absorption de Na est régulièrement décroissante. A la maturité, la régression dépasse 80 % du maximum d'absorption (v. courbes ci-dessous).

Il y a migration du sodium de la souche vers l'organe assimilateur. La croissance continue du rapport  $\frac{\text{Na feuilles}}{\text{Na souche}}$  rend compte de ce fait.

La plante possède donc une grande aptitude à absorber Na. Il en est de même dans la betterave sauvage (genre bêta)(2). .....

(1) Decoux : "10 ans de recherches", I.B.A.B.

(2) Gagne : "Cours chimie agricole" I.B.A.B., 1950, p. 5 (la betterave)

L'amélioration de la plante, par sélection, n'a pas changé profondément son caractère halophytique.

La betterave fait exception à beaucoup de végétaux supérieurs dans lesquels les taux de Na rencontrés sont relativement restreints.

Beaucoup de chercheurs ont vu, dans Na, un élément peu important (à tel point que ce corps ne figurait pas encore récemment dans les types de solutions phytogénétiques des cultures artificielles (1).)

Cependant la présence du sodium est recherchée par la plante Elle est constante, dans toutes les analyses de feuilles ou souches (2). Citons à cet égard les chiffres d'Andrlik (3) concernant la composition du suc de radicules de betteraves :

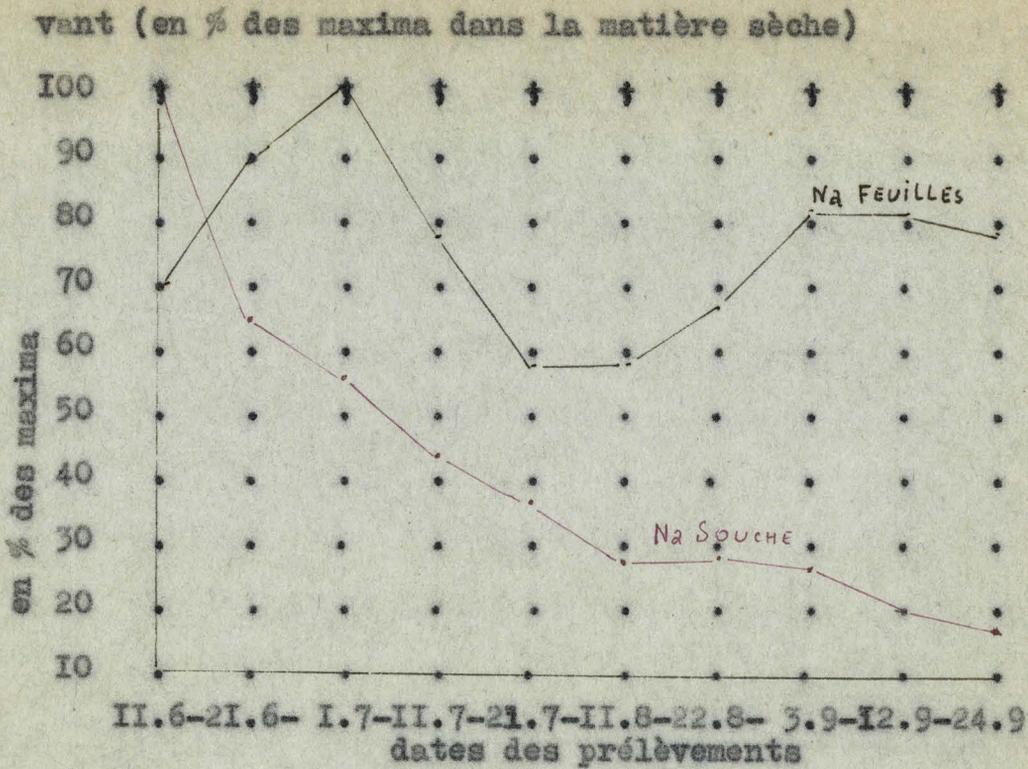
	pour cent de matières minérales
Potassium ( $K^2O$ ) .....	26,37
Sodium ( $Na^2O$ ) .....	17,07
Chlorures (en Cl) .....	11,10

Rappelons que, dans nos essais, les fertilisants apportés ne contenaient pas de sodium, et que l'absorption considérable de cet élément ne peut être attribuée à une carence en potassium (v; composition du sol et éléments apportés, pages 3 et 4).

On doit donc admettre que Na intervient normalement dans le métabolisme général de la betterave.

La répartition proportionnelle de cet élément, aux différents stades de la végétation est donnée dans le graphique sui-

(1) Decoux : "10 ans de recherches", I.B.A.B., page 164  
(2) Saillard : "Betterave et sucrerie de betterave".  
(3) Citation : Wohryzek, page 23



b) Evolution de Na dans la plante fraîche.

Les accroissements successifs sont donnés ci-après (en milligrammes Na<sup>2</sup>O) :

	I 95	305	II.6	21.6	I.7	II.7	21.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	057	2,5	30,8	204	749	886	1575	1644	2732	4012	4493	5365
Souche	-	-	1,3	15	60	122	270	373	418	497	639	684
Plante entière			32,1	229	809	1008	1845	2017	3150	4509	5132	6049
<u>Na feuilles</u>			23,1	132	125	17,2	5,8	4,4	6,5	8,0	7,0	7,8
<u>Na souche</u>			0,5	3,6	13,5	16,0	28,3	29,6	49,1	72,2	80,8	100
Na % des maxima (feuilles)			0,2	2,2	8,4	17,1	37,8	52,3	58,5	69,7	89,6	100
Na % des maxima (souches)												

Il ressort de ces données, qu'au début de juillet, les proportions respectives du sodium total absorbé, sont peu élevées mais supérieures dans les feuilles actives de la plante. Après

cette date, l'absorption est plus rapide dans la souche. C'est ainsi qu'au II août, elle est de 29,6 % seulement du Na total des feuilles contre 52,3 % pour celle de la souche. Cette période correspond sensiblement à l'activité photosynthétique intense dans l'organe assimilateur (1).

Signalons également que, dans les feuilles, le maximum d'azote minéral (nitrique) (page 29) coïncide avec le maximum de sodium.

c) Evolution de Na dans les matières minérales.

On relève les concentrations suivantes (en Na<sup>2</sup>O %) :

Dates	19.5	30.5	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	II.9	24.9
Feuilles	16,8	17,6	24,9	26,9	30,0	26,1	22,0	24,7	25,1	27,7	29,4	28,7
Souche	-	-	15,2	12,9	13,9	14,1	11,8	11,2	10,7	9,9	9,1	9,5

- Dans les cendres des feuilles "actives", l'évolution de Na est comparable à celle observée dans la matière sèche : le taux maximum est également atteint dans la 1ère phase végétative. Il y a également régression pendant l'activité photosynthétique accrue (juillet - septembre). L'augmentation finale est de l'ordre de 40 %.

- Dans les cendres de la souche, il y a, au contraire, régression de Na avec le vieillissement. Elle est de l'ordre de 40 pour cent à la maturité.

d) Evolution comparée de l'azote et du sodium.

Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{Na^{2}O}{N}$  prend les valeurs suivantes :

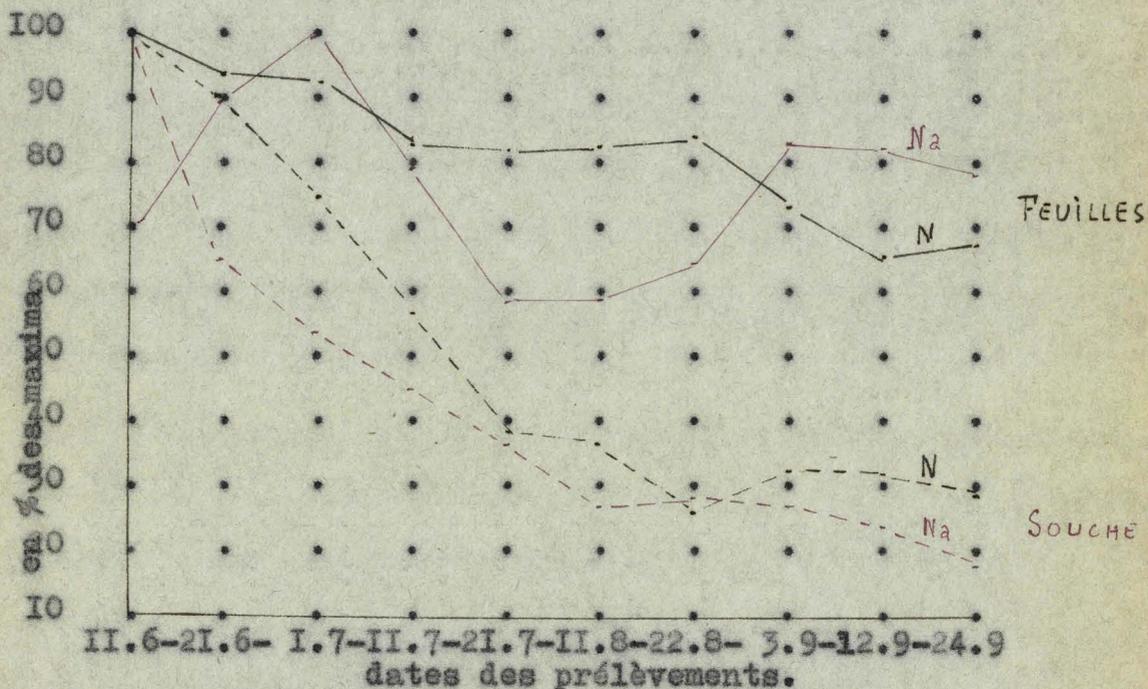
(1) H. Colin, I.B.A.B., 1940, page 27

Dates	195	305	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuil- les	0,62	0,72	1,03	1,35	1,53	1,32	1,01	1,01	1,09	1,58	1,59	1,58
Souche	-	-	0,83	0,60	0,60	0,63	0,85	0,67	0,81	0,63	0,52	0,46

Celles-ci font apparaître un antagonisme relatif entre les absorptions de Na et N dans les feuilles de la plante jeune. De juillet à août, il y a corrélation relative entre les 2 éléments.

Dans la souche, la marche de l'absorption de Na est toujours quantitativement moins importante que celle de N. C'est à la maturité que la différence observée est la plus sensible.

La répartition comparée de Na et N, dans la matière sèche, aux différents stades végétatifs, donne les courbes suivantes :



La comparaison de ces courbes, avec celles relatives à l'évolution du potassium et de l'azote (page 54), montre une analogie générale : sauf au début de la végétation, où le rôle de Na n'apparaît pas, quantitativement important dans les feuilles.

L'analogie est encore plus probante dans la répartition des éléments dans la souche.

Ces faits font conclure que, par rapport à l'azote, le rôle du sodium, moins ample que celui du potassium, présente cependant les mêmes caractères (page 54).

e) Evolution comparée du sodium et du phosphore.

- Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{Na^{20}}{P^{205}}$  prend les valeurs suivantes :

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	2,33	2,28	3,54	4,35	4,57	5,39	4,00	5,08	4,89	6,30	7,57	7,31
Souche	-	-	1,75	1,58	1,87	1,71	1,16	1,10	0,75	0,73	0,60	0,63

- Dans les feuilles totales actives, les concentrations respectives de Na et P n'offrent aucune proportionnalité dans les phases du début et de la fin de la végétation. Cependant, une stabilité relative caractérise la phase d'activité photosynthétique accrue (juillet - août). A la maturité Na augmente fortement par rapport à P.

- Dans la souche, le sodium est régulièrement décroissant, comparé à P. On relève une certaine analogie dans le comportement de K et Na vis-à-vis du phosphore.

- Dans les matières minérales, la comparaison des concentrations respectives de P (page 35) et de Na (page 62), avec les analyses anciennes (Wolff, Urban, Pagnoul) amène la conclusion suivante, déjà relevée pour le potassium (page 58) : la sélection, en vue de l'amélioration du rendement en sucre de la plante, a généralement fait diminuer la concentration du sodium dans la souche et augmenter celle du phosphore. ...

f) Evolution comparée du sodium et du chlore.

Dans la matière sèche, le rapport élémentaire  $\frac{Na}{Cl}$  a les valeurs suivantes :

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	1,9	3,1	6,3	4,9	6,4	2,2	2,2	1,8	1,7	1,71	1,2	1,1
Souche	-	-	2,8	2,0	2,6	2,6	1,6	2,1	1,3	1,7	1,4	1,6

Valeurs de même sens que celles observées pour la composition de la matière sèche (P.59). Toutefois, au début de la végétation Na domine largement Cl dans les cendres des feuilles.

g) Evolution comparée du sodium et du potassium.

Le rapport  $\frac{K}{Na}$  a les valeurs suivantes

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7	II.7	2I.7	II.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	3,1	2,73	1,95	1,75	1,68	1,94	2,52	1,84	1,77	1,66	1,40	1,44
Souche	-	-	3,65	4,37	4,04	4,02	4,55	4,41	4,00	4,40	4,52	4,38

Dans les feuilles actives, au début de la végétation (mai - juin), il y a absorption préférencielle du potassium (au 19/5 :  $K^2O = 10,71 - Na^2O : 3,87$ ).

Il est constant que la cellule végétale a une perméabilité très élevée et une prédilection pour l'ion K (1), les racines de la plupart des végétaux supérieurs, mises en présence de Na et K, absorbent d'abord ce dernier cation. D'où les écarts considérables signalés dans les taux de K et Na. Par ailleurs, on admet généralement que Na ne saurait remplacer K (2).

(1) Demolon : "Croissance des végétaux", p. 240

(2) André : "Chimie végétale", p. 440 et 569

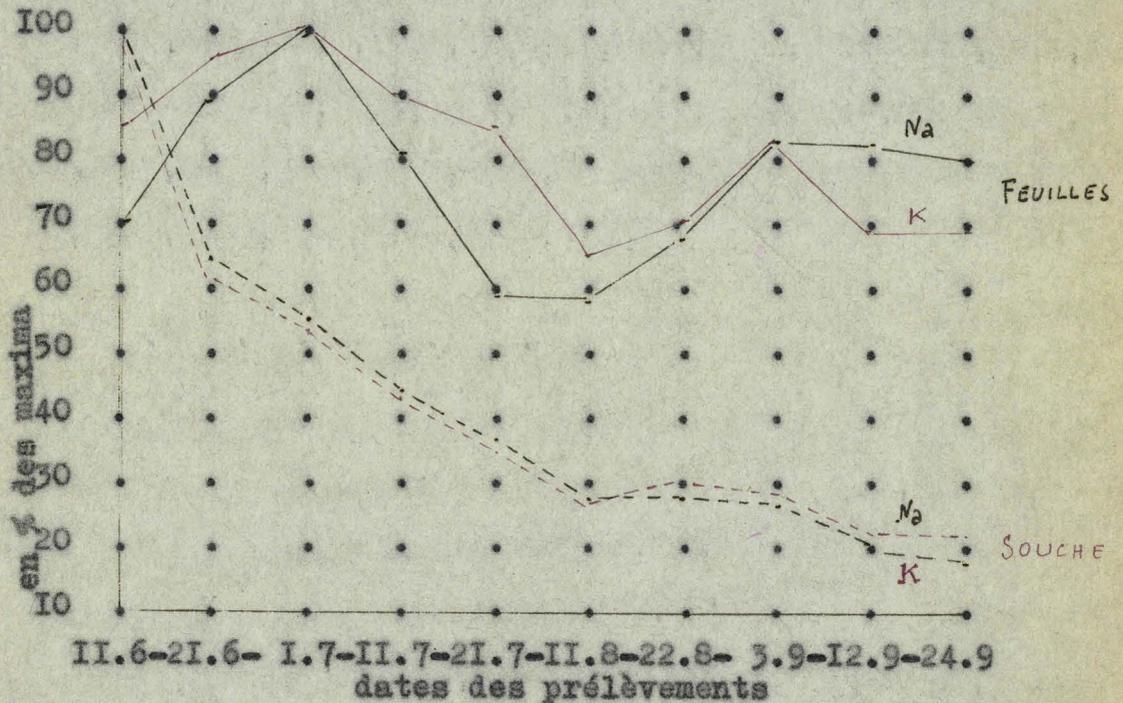
Cependant, dans les feuilles de la betterave, l'absorption du sodium augmente rapidement avec la croissance (entre juin et juillet, le taux de Na a doublé dans la matière sèche, p. 59).

On n'observe pas, pour cette plante, les écarts d'absorption signalés pour les autres végétaux supérieurs. Son caractère halophytique est donc certain.

Un certain parallélisme dans l'absorption des 2 éléments s'installe rapidement dans les feuilles au cours de la croissance. Le sodium semble donc prendre les mêmes qualités alimentaires que le potassium. Les deux cations restent élevés dans les feuilles. En fin de végétation, l'accumulation de Na est prépondérante.

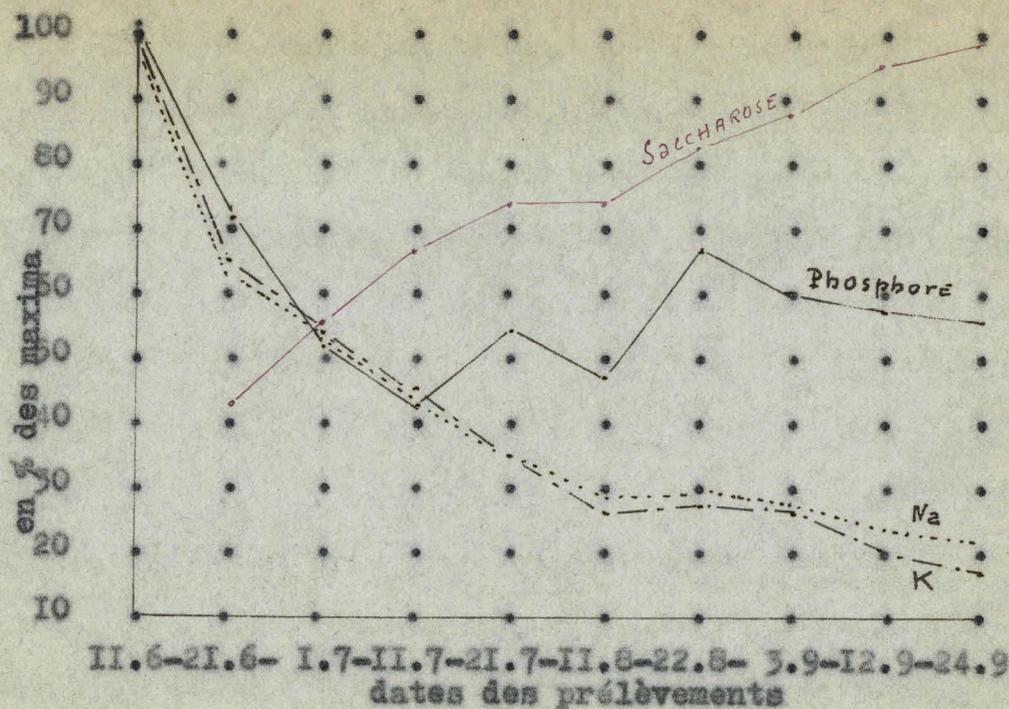
Dans la souche, le parallélisme est encore plus rigoureux. Le rapport  $\frac{K}{Na}$  reste, en effet très peu fluctuant pendant le cycle

Les courbes suivantes donnent la répartition de l'absorption des deux éléments pendant la végétation (en % des maxima) :



Dans l'organe de réserve, K et Na ont des vitesses d'absorption identiques, leur régression est absolument de même ampleur.





Avec l'augmentation de la concentration en saccharose, on observe parallèlement, une régression similaire dans l'absorption de K et Na. Seul le phosphore se maintient élevé, accusant ainsi sa fonction différente et essentielle, signalée p. 39.

9 - EVOLUTION DU CALCIUM DANS LES FEUILLES TOTALES "ACTIVES"  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

Le tableau suivant donne les concentrations de cet élément (en CaO %).

Dates	195	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22/8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	1,97	2,00	1,59	1,62	1,45	1,48	1,50	1,42	1,61	1,50	1,43	1,45
Souche	-	-	0,82	0,60	0,54	0,44	0,46	0,51	0,53	0,54	0,48	0,42
Rapport $\frac{\text{Feuilles}}{\text{Souche}}$			1,9	2,7	2,7	3,3	3,2	2,8	3,0	2,7	2,9	3,5

Dans les feuilles, l'absorption de Ca est maximale dès le début de la végétation. Sa régression est continue avec l'âge, mais sa présence reste élevée. La perte finale est de 28 p. cent.

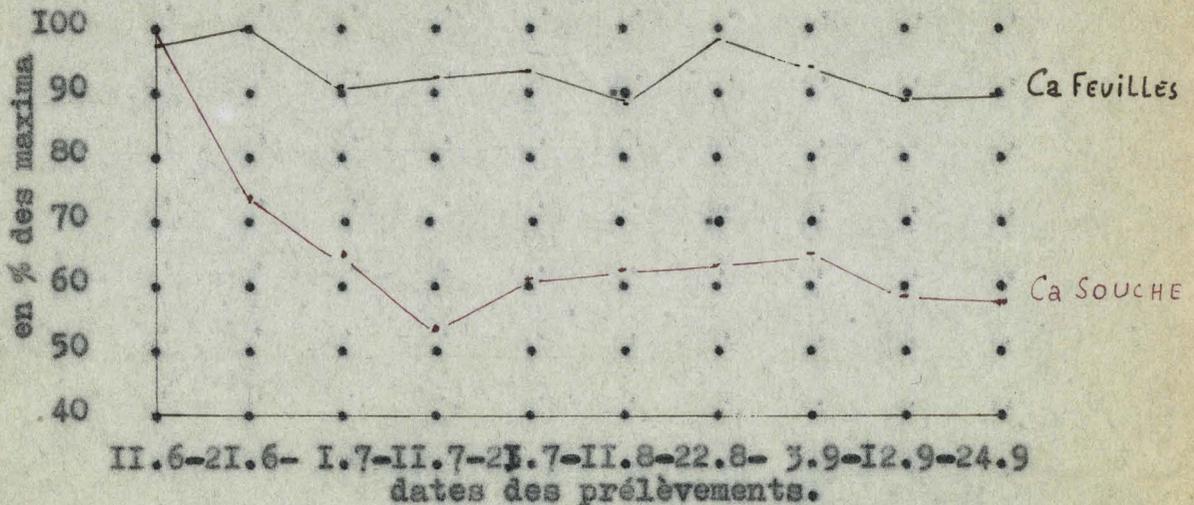
Beaucoup d'auteurs attribuent la présence de grandes quantités de Ca dans les feuilles, au rôle joué par cet élément dans la neutralisation des acides organiques (principalement l'acide oxalique) résultant du métabolisme. Nous verrons plus loin que Ca n'est lié qu'en partie à ce dernier. Son rôle physiologique est donc plus conséquent puisqu'on en trouve dans le suc protoplasmique (1). Par ailleurs, en son absence, la migration des hydrates de carbone n'a pas lieu (2).

Dans la souche, on observe une régression continue avec l'âge. La perte est de 50 % au cours de la 1ère phase. La concentration maximale se trouve dans la souche jeune. La teneur en Ca reste

(1) Demolon : "Croissance des végétaux cultivés", page 258  
 (2) André : "Chimie végétale", page 445

stable au cours de la phase de tubérisation accrue.

Les courbes suivantes (en % des maxima concrétisent la marche de l'absorption de Ca.



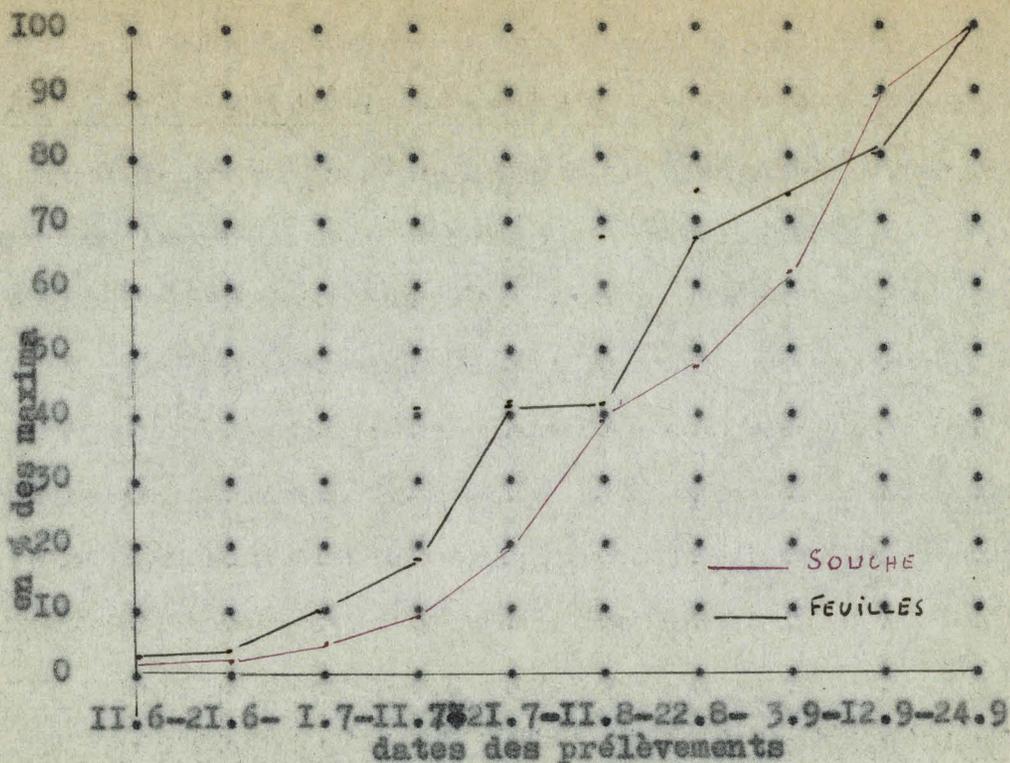
b) Evolution dans la plante fraîche.

On relève les accroissements suivants (en milligrammes de CaO).

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0.29	1.43	9,7	51,5	153	236	584	577	946	1020	1114	1399
Souche	-	-	0,7	6,00	25	53	133	283	321	450	644	703
Plante entière			10,4	57,5	178	289	717	860	1267	1470	1758	2102
Rapport $\frac{Ca_{\text{Feuille}}}{Ca_{\text{souche}}}$			13,8	8,6	6,1	4,5	4,4	2,0	2,9	2,2	1,7	2,0

A la fin de la première phase végétative, l'absorption de Ca n'est que de 40 % du total dans les deux organes. L'absorption est beaucoup plus régulière dans la souche.

Les courbes suivantes marquent cette absorption évaluée en pour cent des maxima :



c) Evolution dans les matières minérales.

On relève les concentrations suivantes, en CaO %

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuille	8,56	9,97	8,09	7,10	6,15	6,97	7,80	8,60	8,65	7,05	7,28	7,44
Souche	-	-	5,22	5,03	5,61	6,12	5,80	8,50	8,23	9,03	9,20	9,68

Le calcium se maintient à une concentration élevée dans les cendres des feuilles. Sa régression est de l'ordre de 10 % à la maturité.

Par contre, on observe un accroissement sensible de cet élément dans les cendres de la souche, au cours de la seconde phase végétative. Le calcium intervient donc dès la condensation du saccharose dans l'organe de réserve.

d) Evolution comparée du calcium et du potassium.

I°/ Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{K}{Ca}$  prend les valeurs suivantes :

Dates	195	305	II.6	2I.6	I.7)	II.7	2I.7	II.8	22.8	3/9	I2.9	24.9
Feuilles	3,14	2,44	3,14	3,54	4,15	3,66	3,42	2,65	2,60	3,30	2,86	2,01
Souche	-	-	5,45	5,66	4,90	4,57	4,68	2,91	2,55	2,49	2,21	2,15

Dans les feuilles, au cours de la première phase végétative la présence du potassium est largement supérieure à celle du calcium : le rapport  $\frac{K}{Ca}$  s'établit entre 2,5 et 3,0.

Dans la souche, on observe le même phénomène, avec plus de netteté encore.

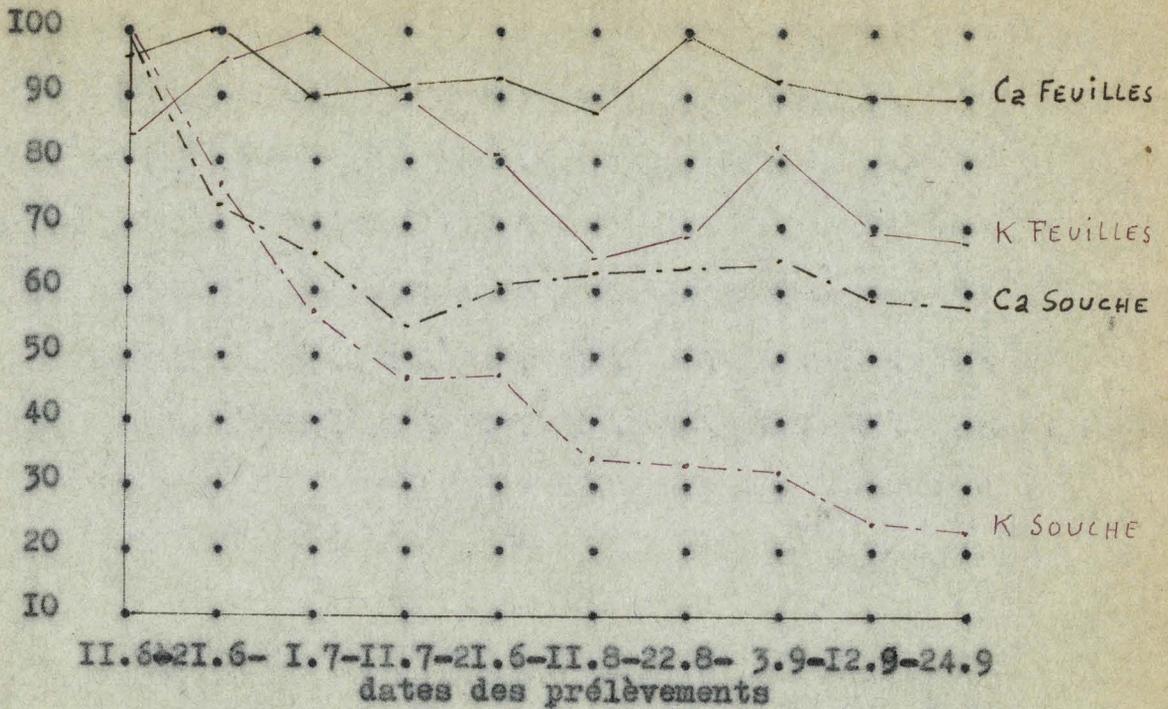
Si le potassium diminue dans l'un ou l'autre organe, le calcium intervient en sens opposé : c'est ainsi que les fluctuations passagères de K, signalées page 51, sont amorties par une variation opposée de Ca.

Cet antagonisme dans l'évolution de ces deux éléments est lié au maintien de l'équilibre acido-basique cellulaire.

Il est surtout caractérisé en juillet - août (stade de grande activité physiologique). A cet égard, Demolon (1) indique que Ca, à l'opposé de K, ralentit l'absorption de l'eau et accroît la transpiration, d'où, en définitive, une régulation dans l'économie de cet élément, liée au rapport  $\frac{K}{Ca}$ .

Les courbes suivantes donnent les absorptions relatives des deux éléments (en % des maxima dans la matière sèche) :

(1) Demolon : "Croissance des végétaux cultivés", Dunod - Paris.



2°/ Dans les matières minérales.

La comparaison des résultats donnés aux pages 53 et 72 permet les remarques suivantes :

- dans les cendres des feuilles, la régression de K est plus sensible que celle de Ca
- dans la souche, on observe une *relation inverse* ~~variante inverse~~ entre les 2 ions.

e) Evolution comparée du calcium et du sodium.

1°/ Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{Na}{Ca}$  prend les valeurs suivantes :

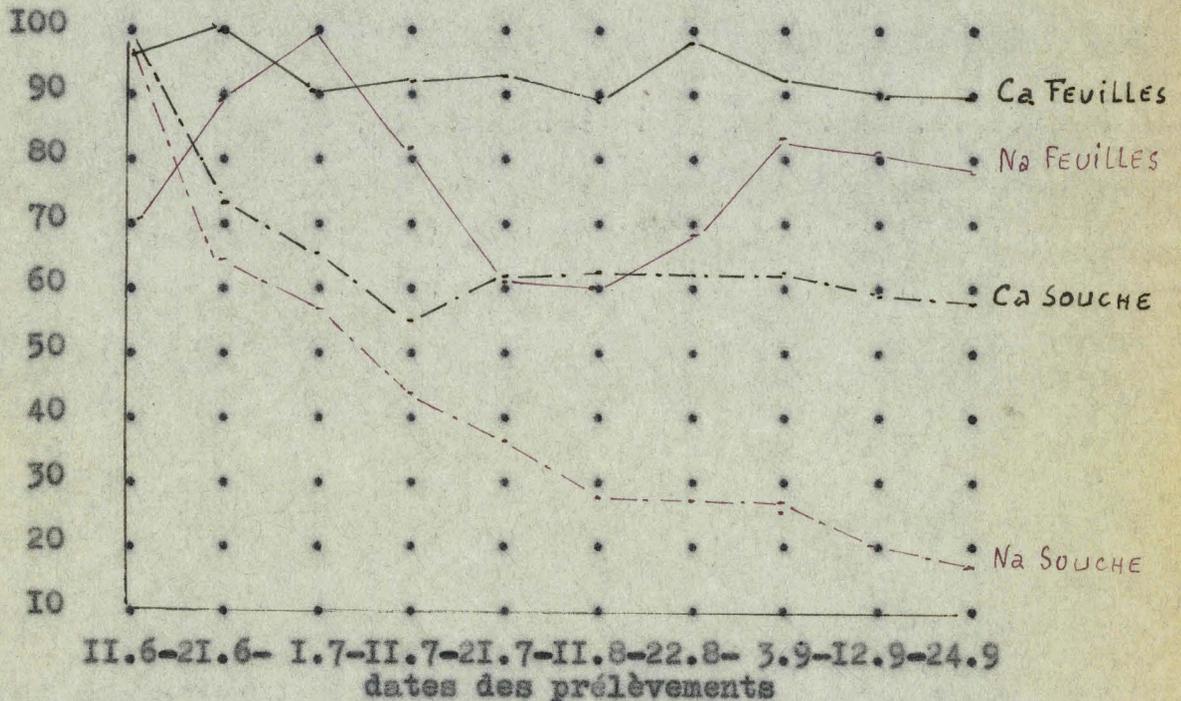
Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuille	0,91	0,89	1,61	2,01	2,46	1,88	1,35	1,43	1,45	2,00	2,03	1,94
Souche	-	-	1,25	1,30	1,23	1,12	1,03	0,66	0,65	0,56	0,48	0,50

Dans les feuilles actives, Ca, supérieur au début de la, végétation, diminue rapidement au cours de la première phase ...

végétative par rapport à Na. De même que pour K, on observe une diminution relative de Na pendant la phase d'activité photosynthétique intense (août-septembre). Vers la maturité, le sodium augmente par rapport à Ca.

Dans la souche, on observe une régression des deux éléments. Elle est beaucoup plus rapide pour Na que pour Ca (perte de Ca = 55 % - Perte de Na = 80 %). Contrairement aux feuilles, Ca est supérieur à Na pendant la seconde phase végétative. L'antagonisme entre les ions Ca et Na est moins apparent que pour K.

Le graphique ci-dessous compare l'évolution de Na et Ca dans la matière sèche. Les courbes ont sensiblement les mêmes caractéristiques que celles établies page 73 (évolution de K et Ca).



2°/ Dans les matières minérales.

Dans les feuilles, la comparaison de la concentration des deux éléments (pages 62 et 71) indique une régression de Ca, alors que Na progresse de 40 %.

Dans la souche au contraire, la concentration du calcium augmente d'environ 49 % au cours du cycle, alors que Na est en régression de 40 % environ. Il y a migration de Na de la souche vers les feuilles, surtout pendant la seconde phase végétative (tubérisation). Ici, également, on observe un antagonisme entre les cations Ca et Na.

Les mêmes faits ont été signalés dans l'évolution comparée du calcium et du potassium (page 72).

f) Evolution comparée du phosphore et du calcium.

1°/ Dans la matière sèche, le rapport élémentaire  $\frac{P}{Ca}$  prend les valeurs suivantes :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuille	0,52	0,46	0,54	0,56	0,64	0,42	0,40	0,34	0,36	0,38	0,32	0,32
Souche	-	-	1,00	0,98	0,76	0,80	1,06	0,72	1,04	0,86	1,00	0,92

Dans les feuilles actives : les deux éléments sont en proportionnalité pendant la première phase végétative:  $\frac{P}{Ca}$  oscille autour de 0,50. Cette particularité fait admettre une analogie dans le comportement physiologique de Ca et P dans cette phase.

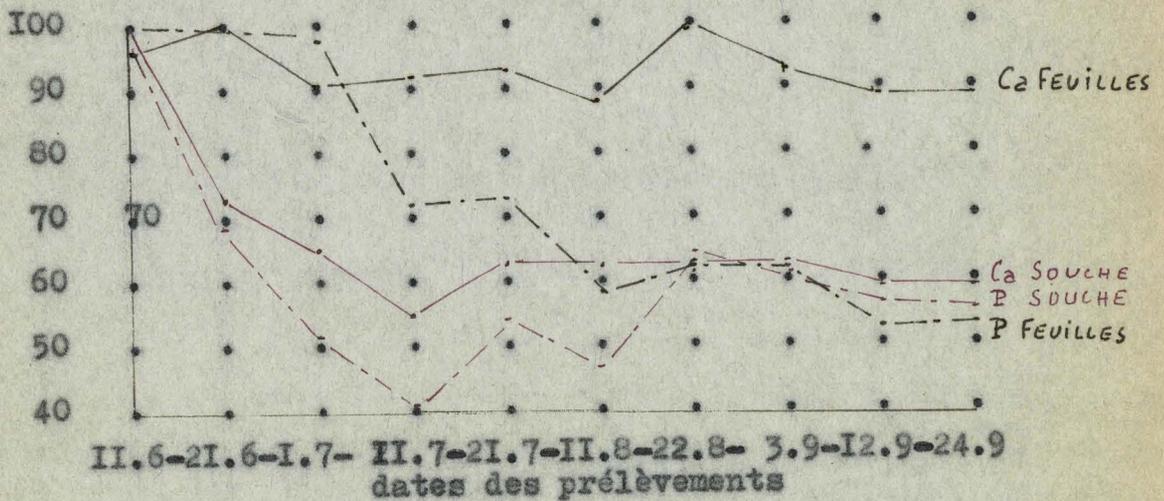
Avec la seconde période, le rapport diminue sensiblement : 0,32 à la maturité : il y a concentration en Ca par rapport à P. Leurs fonctions respectives diffèrent.

Dans la souche, le rapport  $\frac{P}{Ca}$  est généralement beaucoup plus constant. Ce n'est qu'à la maturité que l'on observe une tendance vers l'augmentation.

Il y a corrélation positive dans l'évolution de Ca et P pendant la phase de tubérisation intense et de condensation glué

cidique. Le rapport  $\frac{P}{Ca}$  est voisin de 1 dans la souche mère.

Nous donnons ci-dessous la marche de l'absorption comparée des 2 éléments. Les courbes mettent bien en évidence la corrélation mentionnée ci-dessus :



2°/ Dans les matières minérales.

La comparaison des concentrations respectives en phosphore et en calcium (pages 35 et 62) permet les remarques suivantes :

a/ dans les cendres des feuilles totales actives, le calcium rest très élevé pendant tout le cycle végétatif. On observe qu'une légère régression à la maturité de la plante, alors que la régression du phosphore est de 50 pour cent.

b/ dans la souche correspondante, le comportement des deux éléments apparaît solidaire. L'accroissement de leurs concentrations est continu : il est de 50 pour cent pour chacun d'eux à la maturité.

La migration du phosphore est intense et régulière, des feuilles vers la souche. Celle du calcium est moins importante. Leur rôle semble <sup>cependant</sup> connexe dans la condensation glucidique.

10 - EVOLUTION DU MAGNESIUM DANS LES FEUILLES TOTALES "ACTIVES"  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

On relève les pourcentages suivants, en MgO pour cent :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	1,60	1,27	1,19	1,29	1,34	1,32	1,13	1,02	1,38	1,11	1,03	1,02
Souche	-	-	0,87	0,68	0,58	0,49	0,53	0,54	0,58	0,60	0,54	0,45

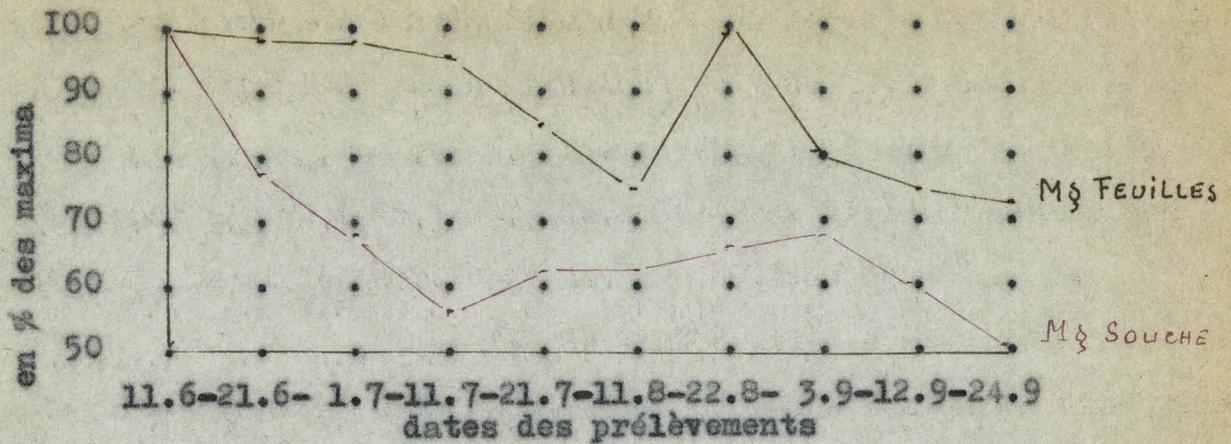
C'est également dans la plante jeune que l'on rencontre les concentrations maxima de cet élément. Mg joue en effet un rôle indispensable dans la formation du pigment vert de la chlorophylle (1). Celle-ci est un composé organo-magnésien contenant 12,7 % de Mg. Ce cation entre également dans la composition de certaines phosphoprotéides (principalement la phytine, soluble dans l'eau, donnant à Mg plus de mobilité dans le végétal comparativement à Ca), dont la formation est intense dans les feuilles au cours de la première phase végétative.

La régression du magnésium est de 30 % environ à la maturité. Elle est de même ampleur dans la souche.

Les courbes ci-dessous donnent la marche de l'absorption de cet élément (en % des maxima).

---

(1) G. André : "Chimie végétale", page 445.



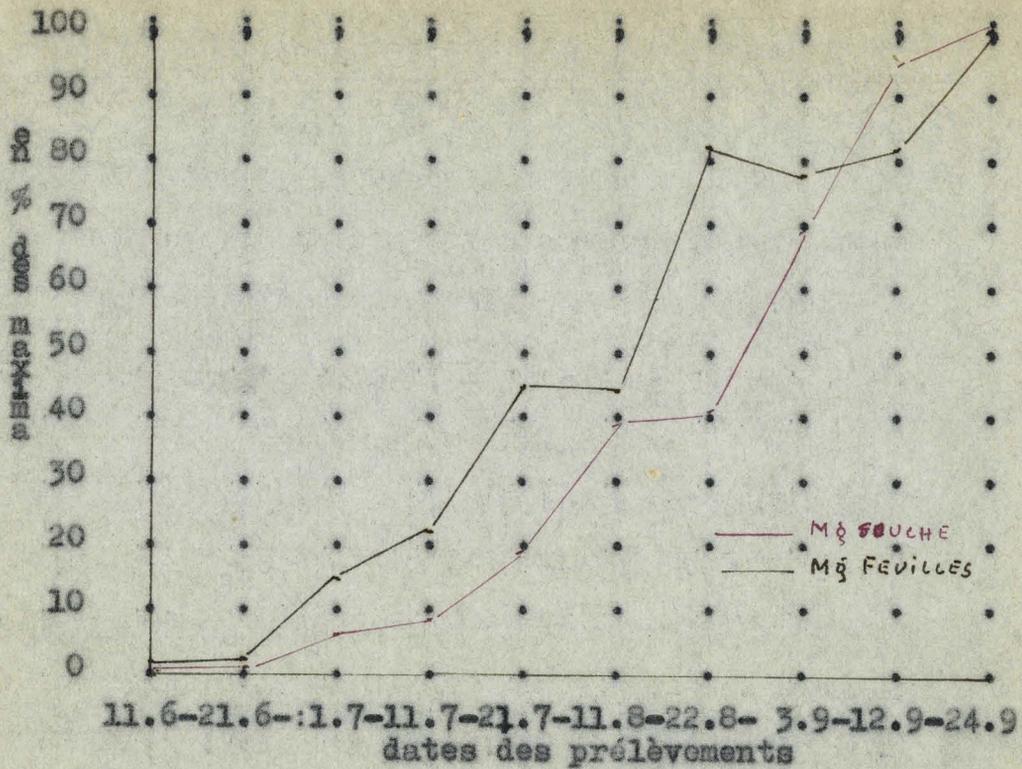
b) Evolution dans la plante fraîche.

On relève les teneurs suivantes, en milligrammes de MgO :

Dates	195	305	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,23	0,93	5,4	41	140	210	442	414	814	755	803	984
Souche	-	-	0,7	7	26	58	152	299	354	499	720	760
Plante entière			6,1	48	166	268	594	713	1168	1254	1523	1744
Rapport $\frac{\text{Mg Feuilles}}{\text{Mg souche}}$			7,3	6,0	5,3	3,6	2,9	1,4	2,3	1,5	1,1	1,3

A la fin de la première phase végétative, l'absorption du magnésium est de 40 % du total pour les 2 organes. C'est également au cours de la seconde phase que les besoins de la plante sont plus élevés. Dans la souche, l'absorption est relativement plus élevée à la maturité que dans la système foliacé. Cependant les feuilles renferment toujours davantage de Mg (en MgO) que la souche.

Les courbes suivantes précisent la répartition relative, dans le temps, du magnésium dans les deux organes frais (en pour cent des maxima :



c) Evolution de Mg dans les matières minérales.

On relève les concentrations suivantes, en MgO pour cent :

Dates	195	305	11.6	21.6	1.7	11.7-21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9	
Feuilles	6,96	6,27	5,85	5,61	5,55	6,21	5,87	6,18	7,42	5,21	5,25	5,25
Souche	-	-	5,50	5,68	6,02	7,70	6,64	9,00	9,04	10,1	10,3	10,5

Le magnésium se maintient à un taux élevé dans les matières minérales des feuilles. Sa régression n'intervient qu'avec la semi-maturité de la plante (septembre) : elle est de 15 % environ

Par contre, il y a accroissement de la concentration de cet élément dans la souche, particulièrement au cours de la seconde phase végétative : son taux a doublé : il y a migration intense de Mg des feuilles vers la souche avec la tubérisation et l'accumulation du saccharose. Mg occupe une place privilégiée dans la nutrition minérale de la plante où il joue, à la fois, un rôle de

"constructeur" (comme les anions N, P, S), et de "catalyseur".

L'expérimentation, en grande culture est, par ailleurs, concluante à cet égard : Decoux (1) indique en effet, que "Mg favorise le développement de la plante, ainsi que la formation et l'accumulation du sucre dans la souche".

d) Evolution comparée du magnésium et du phosphore.

1°/ Dans la matière sèche.

Le rapport  $\frac{P}{Mg}$  a les valeurs suivantes :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,78	0,86	0,86	0,82	0,84	0,56	0,64	0,56	0,50	0,60	0,52	0,54
Souche	-	-	1,12	1,04	0,86	0,88	1,10	0,80	1,12	0,98	1,06	1,00

Ces données révèlent deux faits importants :

a) Dans les feuilles actives, le rapport  $\frac{P}{Mg}$  reste sensiblement constant pendant la phase d'élaboration protidique intense (début de la végétation - juillet), dans laquelle P et Mg sont engagés (pages 33 et 77). Au cours de cette période, il y a corrélation positive des deux éléments. Avec la dissociation progressive des composés azotés, Mg et P sont, en partie, libérés. Ce dernier migre plus rapidement que Mg vers la souche.

b) Dans la souche correspondante, on observe à partir de juillet, un rapport sensiblement constant entre les deux éléments dans cette phase il y a corrélation positive d'action. Les rôles de P et Mg sont connexes, ils s'avèrent importants dans la tubérisation et l'accumulation glucidique.

(1) Decoux : Loc. c., p. 172

2°/ Dans les matières minérales.

La comparaison des concentrations respectives de Mg et P  
(p. 35 et 79)  
permet les observations suivantes :

a/ Dans les feuilles actives, Mg reste élevé pendant toute la végétation. Cependant, la régression est de l'ordre de 30 % pendant la seconde phase. La diminution du phosphore est au contraire, plus régulièrement intense (50 % au cours du cycle).

b/ Dans la souche, le comportement des éléments est solidaire. L'augmentation de leur concentration est continue et parallèle. Elle a doublé à la maturité. La migration, des feuilles vers la souche, des deux éléments est sensible, corroborant les conclusions données plus haut (évolution dans la matière sèche).

e) Evolution comparée du calcium et du magnésium.

1°/ Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{\text{CaO}}{\text{MgO}}$  a les valeurs suivantes :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	1,23	1,57	1,33	1,25	1,08	1,12	1,32	1,39	1,16	1,34	1,38	1,41
Souche	-	-	0,94	0,88	0,93	0,91	0,87	0,94	0,90	0,90	0,89	0,92

Dans les feuilles, le rapport augmente dans la seconde phase surtout à l'approche de la maturité : Mg migre donc plus rapidement que Ca. Ce dernier reste prédominant pendant toute la végétation (en CaO et MgO).

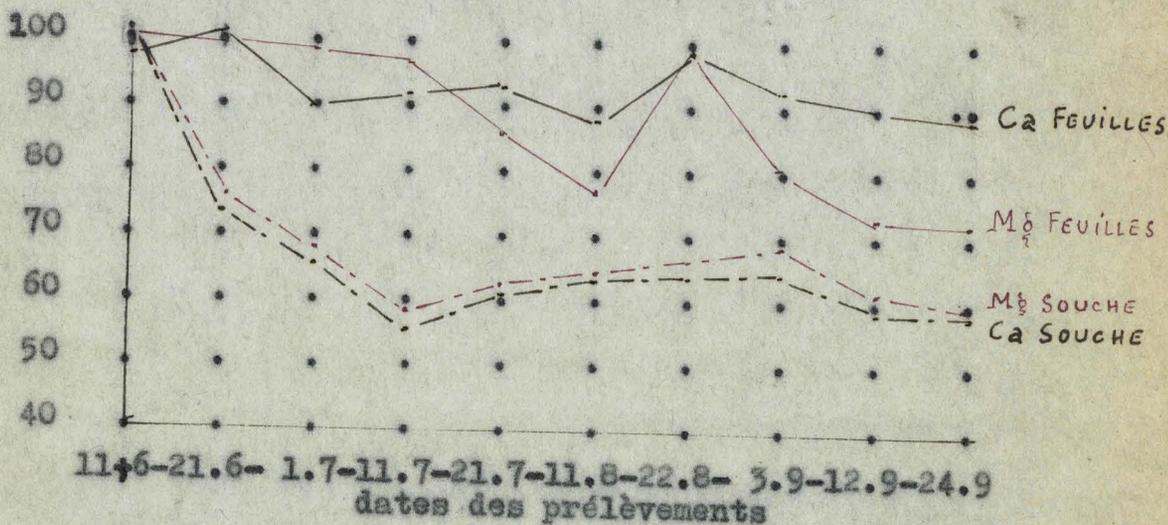
Dans la souche, au contraire, il y a prédominance de MgO pendant le cycle.

Cette particularité donne toute son importance à l'association des deux éléments, dans le développement et la richesse sac-

charnée de l'organe de réserve.

Ajoutons toutefois que, d'après Loew (1), l'ion Mg est toxique en l'absence de l'ion Ca.

Les courbes suivantes donnent la marche comparée de l'absorption des deux éléments (en % des maxima):



L'absorption des deux cations est en corrélation positive, surtout dans la souche. Ces faits sont à rapprocher des rapports  $\frac{P}{Mg}$  (page 80) et  $\frac{P}{Ca}$  (page 75) : ils montrent une connexité d'action des 3 éléments pendant la dernière phase végétative de la souche.

### 2°/ Dans les matières minérales.

La comparaison des concentrations respectives (pages 71 et 79) indique que dans les feuilles, le calcium (en CaO) reste supérieur de 20 % au magnésium (en MgO). La régression de ce dernier est supérieure à celle de Ca à l'approche de la maturité.

Dans les cendres de la souche, MgO reste supérieure d'environ 10 % à CaO. Les deux cations progressent solidairement. Leur concentration a doublé à la fin de la végétation.

\* \* \*

(1) Cit. André : "Chimie végétale".

11 - EVOLUTION DU FER DANS LES FEUILLES TOTALES "ACTIVES"  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

On relève les concentrations suivantes (en Fe %) :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,08	0,07	0,03	0,03	0,02	0,02	0,03	0,02	0,015	0,02	0,017	0,028
Souche	-	-	0,06	0,06	0,04	0,03	0,03	0,02	0,022	0,019	0,015	0,014

Les quantités trouvées sont faibles dans les 2 organes. C'est dans la jeune plante que Fe se trouve concentré, justifiant son rôle essentiel dans le développement des organes chlorophylliens.

On observe une régression continue avec le vieillissement. La perte est de moitié en fin de végétation.

b) Dans les matières minérales.

Les concentrations sont les suivantes (en Fe %) :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,36	0,35	0,17	0,12	0,09	0,10	0,12	0,13	0,09	0,10	0,09	0,14
Souche	-	-	0,40	0,48	0,37	0,40	0,34	0,35	0,35	0,31	0,29	0,32

C'est également dans les cendres des organes jeunes que l'on trouve la concentration maximum.

La régression, avec le vieillissement, est beaucoup plus sensible dans l'organe assimilateur que dans la souche correspondante. Dans cette dernière, il y a stabilisation du taux de fer, au stade de tubérisation accrue.

12 EVOLUTION DE L'ALUMINE DANS LES FEUILLES TOTALES "ACTIVES"  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

a) Evolution dans la matière sèche.

On trouve les concentrations suivantes (en Al %) :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,09	0,16	0,14	0,07	0,06	0,03	0,06	0,06	0,05	0,08	0,05	0,07
Souche	-	-	0,11	0,11	0,09	0,04	0,06	0,04	0,06	0,06	0,05	0,05

Cet élément n'existe qu'en faibles quantités, supérieures toutefois à celles du fer. Les concentrations sont analogues dans les feuilles et dans la souche. Son rôle est peu connu. Pagnoul, (1) dans ses admirables recherches sur la végétation de la betterave, estime que son action est négligeable.

L'évolution de l'alumine dans les matières minérales offre les mêmes aspect que celle du fer.

\* \* \*

...

(1) Pagnoul : Annales Agronomiques, 1907, cit. André "Chimie végétale".

13 - EVOLUTION DE LA SILICE DANS LES FEUILLES TOTALES "ACTIVES"  
ET DANS LA SOUCHE CORRESPONDANTE

Evolution dans la matière sèche (1).

Les concentrations, au cours du vieillissement sont les suivantes (en  $SiO_2$  %) :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Feuilles	0,70	1,28	0,82	0,60	0,62	0,40	0,68	0,70	0,56	0,78	0,62	0,70
Souche	-	←	0,52	0,50	0,45	0,21	0,31	0,22	0,19	0,16	0,13	0,09

Compte tenu de la remarque ci-dessous (1), il apparaît que le système foliaire est largement plus riche en silice que la souche. Sa concentration se maintient sensiblement au même niveau dans les feuilles, alors qu'il y a quasi-élimination de cet élément dans la souche à maturité.

Doit-on voir, dans ces faits, un rôle de la silice dans la rigidité des feuilles ? Demolon (2), citant les travaux de Gouère, indique que cet élément n'a pas d'influence caractérisée à cet égard. Wohryzek (3), cependant, admet, au contraire, qu'il intervient pour fortifier la "charpente" de la plante.

Par ailleurs, la silice joue un rôle de vecteur à l'égard du fer (Demolon et Bastisse) (2).

\* \* \*

(1) Remarque : Le dosage de la silice est rendu difficile par l'adhérence extrême aux organes, de particules siliceuses en provenance du sol. Malgré le soin apporté à les éliminer, les résultats trouvés ne sont qu'approchés par excès.

(2) Demolon : "Croissance des végétaux cultivés", p. 209

(3) Wohryzek : "Chimie de l'industrie du sucre", p. 30

14 - EVOLUTION DES MATIERES HYDRO-CARBONEES DANS LES FEUILLES  
TOTALES "ACTIVES"

1°/ Extractifs non azotés totaux.

On relève les teneurs suivantes (% de matière sèche) :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Extra-actifs	42,0	49,5	48,9	47,4	47,4	52,8	55,3	58,5	55,0	55,0	59,6	58,0

La concentration est relativement plus faible au début de la végétation. Son accroissement est rapide. Il est plus sensible au cours de la période d'accroissement prédominant de la souche.

La comparaison avec les concentrations en potassium donne les rapports suivants :

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Ex. non azotés K <sup>2</sup> O	3,9	5,9	5,0	4,8	4,5	5,6	6,3	8,9	7,6	6,7	8,4	8,4

Ces rapports indiquent, comparativement, une avidité marquée des feuilles actives jeunes pour le potassium. On observe pas de corrélation positive, au cours de la végétation, entre la présence de K et l'ensemble "hydrates de carbone" formés.

2°/ Matières cellulosiques.

On note les valeurs suivantes (% de matière sèche) :

Dates	195	305	11/6	21/6	1/7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
Matières celluloseuses	6,3	9,1	11,8	10,1	12,7	11,4	12,2	11,3	13,0	12,5	11,8	12,0

Les feuilles actives jeunes renferment peu d'éléments celluloseuses. Leur formation augmente rapidement et régulièrement. Leur présence a doublé à la fin de la végétation.

3°/ Acide oxalique.

Ce corps, résiduel du métabolisme, affecte les concentrations ci-dessous (en COOH. COOH, 2H<sup>2</sup>O) pour cent de matière sèche

Dates	195	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
C <sup>2</sup> O <sup>2</sup> H <sup>2</sup> , 2 nq	14,9	10,9	15,0	7,7	8,0	8,2	6,6	8,5	10,3	8,2	6,9	6,3

L'acide oxalique, dont la formation est intense dans les feuilles actives de la jeune plante, diminue sensiblement au cours du cycle. Sa formation reste généralement plus intense au cours de la période d'accroissement prédominant des feuilles.

Défalcation faite de l'extractif non azoté total de la somme : matières celluloseuses + acide oxalique, on obtient les résultats ci-après, représentant globalement les saccharides, dextrines, amidons et matières grasses pour cent de matière sèche

Dates	1975	30.5	11/6	21/6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
	20,7	29,5	22,1	29,5	26,6	33,1	37,0	39,7	30,7	34,9	40,9	40,9

On observe un accroissement continu de ce groupe d'hydrates de carbone avec le vieillissement de la plante. A la maturité, leur concentration a doublé dans les feuilles totales actives...

- CHAPITRE B -

BALANCE IONIQUE DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX ABSORBÉS

—

Il est constant que l'absorption des éléments minéraux a lieu sous forme d'ions (1) qui circulent à l'intérieur de la plante et participent tels qu'ils au métabolisme.

Le tableau suivant rend compte de l'évolution des principaux anions et cations, dans les feuilles totales actives, d'une part, et dans la souche correspondante, d'autre part, au cours du cycle végétatif.

Les résultats sont exprimés pour chaque élément, en milli-équivalents-gramme dans cent de matière sèche :

...

---

(1) Brunel : "Traité pratique de chimie végétale", page 362.

FEUILLES TOTALES ACTIVES

Dates	19.5	30.5	11.6	21.6	1.7	11.7	21.7	11.8	22.8	3.9	12.9	24.9
<u>Anions</u>												
N	399	349	361	358	369	344	320	306	325	279	258	270
P	73	65	61	62	66	44	43	33	40	39	33	32
S	30	23	22	23	17	23	25	22	22	23	22	21
Cl	20	12	8	13	11	25	18	22	27	34	47	48
Total des anions	522	449	452	456	463	436	406	383	414	375	360	377
<u>Cations</u>												
K	228	178	185	210	222	200	188	139	153	182	150	148
Na	125	114	165	208	230	179	130	131	150	191	185	179
Ca	70	71	57	58	52	52	53	51	57	53	51	52
Mg	80	60	59	64	67	66	56	51	69	55	51	52
Total des cations	503	426	466	540	571	497	427	372	429	481	437	460
Rapport Anions / Cations	1,03	1,05	0,96	0,84	0,81	0,87	0,95	1,03	0,96	0,77	0,82	0,81

SOUCHE CORRESPONDANTE

<u>ANIONS</u> N	204	184	154	116	79	71	61	68	66	63
P	58	42	29	25	34	28	38	35	34	26
S	71	53	45	31	80	54	51	50	40	33
Cl	8	8	5	4	3	3	5	3	3	2
Total des anions	341	287	233	176	196	156	155	156	143	124
<u>CATIONS</u> K	160	126	97	74	80	54	50	50	40	33
Na	76	50	42	33	30	21	22	19	15	13
Ca	29	21	19	16	16	18	19	20	17	15
Mg	43	34	26	24	26	27	29	30	27	22
Total des cations	308	231	184	147	152	120	120	119	99	83
Rapport Anions / Cations	1,10	1,24	1,26	1,20	1,28	1,30	1,30	1,31	1,44	1,49

Cette notation permet une appréciation très ample de la marche de l'absorption équivalentaire des éléments minéraux.

Elle synthétise les considérations données dans les pages précédentes et montre la grande plasticité chimique de l'organe assimilateur. Elle permet également de mieux pénétrer le rôle de l'ensemble des éléments absorbés, dans l'équilibre ionique des deux organes, au cours du vieillissement.

La plante tend sans cesse à maintenir un équilibre acido-basique soumis aux variations du milieu, de la croissance, favorisant les échanges physico-chimiques.

Une forme globale de cet équilibre est représentée par la comparaison de l'ensemble des anions et des cations absorbés.

Les résultats ci-dessus permettent les remarques suivantes:

a) Dans les feuilles totales actives, la somme des cations est généralement supérieure à celle des anions absorbés. Cependant, il n'en est pas ainsi au début de la végétation, par suite de l'absorption maximum des anions N, P, S. A ce stade, le rapport  $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$  est supérieur ou se rapproche de l'unité. A partir de juillet, il y est inférieur. Ce fait coïncide avec l'activité photosynthétique maximum.

Ces remarques semblent trouver leur explication par la formation rapide, dans les feuilles totales actives, de composés organiques où sont engagés N, P et S, et par la production d'ions OH de l'acide carbonique provenant de la respiration. Par ailleurs dans la seconde phase végétative, la dominance des cations résulte d'une part, des combinaisons organiques colloïdales, plus ou moins stables, auxquelles participent K, Na, Ca et Mg, et d'autre part, de la formation d'acides organiques en quantités importantes (acide oxalique principalement) résultant du métabolisme.

b) Dans la souche correspondante, au contraire, la somme des anions est toujours supérieure à celle des cations.

L'organe de réserve, vers l'accroissement duquel tend la fonction assimilatrice des feuilles, est, en fait, un organe semi-définitif par rapport à celles-ci.

Le rôle des anions y est de première importance. Les cations sont en régression rapide. C'est ainsi que le rapport  $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$  toujours supérieur à l'unité, croît avec le vieillissement de la plante.

Cette concentration relative des anions est parallèle à l'afflux du saccharose.

La dominance des ions négatifs a été constatée dans bon nombre de plantes mures. Ghitescu (1) en donne des exemples pour colza, avoine, sarazin, luzerne... On observe également les mêmes faits dans les graines (2).

\*  
\* \* \*

...

---

(1) Ghitescu. Thèse Faculté Sciences Paris 1934  
(2) Radet : Ann. Sc. Agr., Septembre 1951, page 572

- CHAPITRE C -

1 - EVOLUTION DES ELEMENTS DANS LES JEUNES FEUILLES CENTRALES -

A partir de juin, les feuilles âgées de la périphérie du collet, se déshydratent, jaunissent et se séparent de la plante. Elles sont remplacées par l'apparition, au centre de jeunes feuilles présentant l'aspect d'un faisceau. Elles sont de couleur verdâtre, imprégnées à la base de matières gommeuses de couleur généralement rosée.

Ce sont ces jeunes feuilles que nous avons examinées plusieurs fois au cours de la végétation.

Leur formation est supérieure en nombre aux feuilles devenues caduques. D'où, par la suite, un accroissement en poids et en nombre des feuilles "actives" de la plante.

Au moment où l'accroissement propondérant du système foliaire disparaît (début août, page 12), la production des jeunes feuilles centrales se ralentit, ainsi que l'indiquent les résultats suivants :

Dates	21.6	1.7	11.7	21.7	1.8	2.10
Jeunes feuilles centrales % de feuilles totales actives (matière sèche) .....	4,83	7,47	4,95	2,03	2,84	3,05

La diminution est de moitié entre juin et août. Elle est probablement accentuée par la pluviosité de juillet - août (v.p 6)

Bien que la fonction chlorophyllienne ne soit pas intense dans les jeunes feuilles, leur teneur en matière sèche est plus élevée que dans les feuilles développées.

Les chiffres suivants montrent cette caractéristique.

Dates des prélèvements	21.6	1.7	11.7	21.7	1.8	
Nombre de plantes utilisées..	74	30	13	17	6	
Feuilles centrales	) Poids humide .... (en grs)	100	240	127	162	49
		) Poids sec .....	11,3	23,52	10,30	13,45
Humidité % .....	88,7	90,2	91,59	91,70	88,72	
Matière sèche % .....	11,3	9,80	8,11	8,30	11,26	
Matière sèche % de feuilles totales actives .....	6,28	7,05	7,76	7,50	9,54	

Dans le tableau ci-dessous, nous donnons la composition des jeunes feuilles centrales à différentes époques de la végétation (en % de matière sèche) :

Dates des prélèvements	21.6	1.7	11.7	21.7	1.8
Azote, en N .....	6,55	6,22	5,62	5,70	5,72
Matières minérales fixes ....	19,91	15,30	15,88	14,25	14,00
Phosphore, en P <sup>205</sup> .....	1,86	1,94	1,87	1,90	1,70
Soufre, en SO <sup>3</sup> .....	0,62	0,79	0,58	0,72	1,37
Potassium, en K <sup>20</sup> .....	6,36	7,71	7,71	7,00	5,59
Sodium, en Na <sup>20</sup> .....	1,67	1,97	1,84	1,67	1,40
Calcium, en CaO .....	0,66	0,714	0,798	0,602	0,98
Magnésium, en MgO .....	0,45	0,688	0,633	0,558	0,936
Fer et Alumine(Fe <sup>203</sup> - Al <sup>203</sup> )	0,60	0,42	0,375	0,35	0,50
Chlorure, en Cl .....	0,41	0,37	0,44	0,45	0,37
Silice (en SiO <sup>2</sup> N) .....	1,86	0,50	1,46	0,66	0,86
Manganèse, en m/grs de Mn % de matière sèche .....	4,00	4,50	4,00	4,50	3,50
Matières cellulosiques .....	8,40	12,40	12,00	10,00	9,20
Acide oxalique .....	—	—	traces	—	—

Les feuilles jeunes centrales sont particulièrement riches en substances azotées et relativement pauvres en matières minérales. Celles-ci renferment deux fois plus de phosphore que les cendres des feuilles totales "actives".

La formation des jeunes feuilles mobilise surtout de l'azote et du phosphore;

Les éléments cationiques (K, Na, Ca, Mg) n'interviennent qu'avec l'installation des phénomènes chlorophylliens (établissement et coloration verte de la feuille). Ces faits apparaissent dans les comparaisons suivantes :

	% de matière sèche	
	Jeunes feuilles centrales	Feuilles totales "actives" au 19.5
Calcium, en CaO .....	0,664	1,975
Magnésium, en MgO .....	0,453	1,602
Soufre, en SO <sup>3</sup> .....	0,617	1,235
Potassium, en K <sup>2</sup> O .....	6,358	10,71
Sodium, en Na <sup>2</sup> O .....	1,67	3,87
Manganèse, en <u>M/GR</u> de Mn .....	4,00	4,20

On remarque le taux peu élevé du sodium dans la jeune feuille.

Le manganèse, par contre, intervient puissamment, marquant son rôle important dans leur métabolisme.

Le chlore a une concentration identique (mais peu élevée) à celle des feuilles totales actives du début du cycle.

Le soufre, à l'instar des cations, ne semble pas intervenir puissamment dans leur formation.

C'est également dans la jeune feuille centrale que l'on rencontre le plus de silice. Ce fait semble confirmer l'opinion de Demolon (p. 85) sur l'influence négative de cet élément sur la rigidité de la feuille.

Enfin, la jeune feuille ne contient pas de quantités notables d'acide oxalique.

Equilibre acido-basique dans les jeunes feuilles centrales.

Le tableau suivant indique d'une part, les concentrations anioniques, et d'autre part, les concentrations cationiques à différentes époques (en milli-équivalents-grammes % de matière sèche) :

Dates des prélèvements	21.6	1.7	11.7	21.7	1.8
<u>ANIONS</u> : N .....	467	444	401	416	408
P .....	79	82	79	80	72
S .....	15	20	14	18	34
Cl .....	11	10	12	13	10
Total anionique .....	572	556	506	517	524
<u>CATIONS</u> : K .....	135	164	164	149	119
Na .....	54	63	59	54	45
Ca .....	23	24	29	21	35
Mg .....	22	34	31	28	46
Total cationique .....	234	286	283	252	245
Rapport $\frac{\text{ANIONS}}{\text{CATIONS}}$ .....	2,44	1,94	1,78	2,05	2,13

Les anions, principaux "constructeurs" de la matière, sont toujours supérieurs aux cations. Les variations du rapport sont de peu d'amplitude pour les différentes époques de prélèvements.

Elles sont attribuables, en partie, aux variations du milieu extérieur. On observe, cependant, une diminution de N avec l'âge de la végétation. L'équilibre acido-basique se trouve alors maintenu par une diminution corrélative de la somme cationique.

Composition des matières minérales des jeunes feuilles

Le tableau ci-après donne les concentrations des éléments à différentes époques.

	Dates des prélèvements				
	21.6	1.7	11.7	21.7	1.8
Potassium, en $K^2O$ .....	42,60	49,39	48,62	49,00	39,91
Sodium, en $Na^2O$ .....	11,12	12,86	11,63	11,69	10,00
Calcium, en $CaO$ .....	4,45	4,66	5,00	4,21	6,95
Magnésium, en $MgO$ .....	3,04	4,49	3,97	3,90	6,64
Soufre, en $SO^3$ .....	4,12	5,22	3,67	5,02	9,74
Phosphore, en $P^2O^5$ .....	12,53	12,66	11,83	13,33	12,13
$Fe^2O^3$ + $Al^2O^3$ .....	4,02	2,74	2,36	2,45	3,55
Silice, en $SiO^2$ .....	12,48	3,36	9,19	4,62	6,10
Manganèse, en m/gr de Mn .....	26,80	29,40	25,20	32,90	24,90

Les cendres se caractérisent par une concentration élevée en potassium et en phosphore.

On remarque que dans les jeunes feuilles centrales du 1er Août, le taux de potassium est nettement inférieur, alors que les taux correspondants de Ca et Mg sont plus élevés.

Dans les feuilles, la concentration du calcium, en  $CaO$ , est toujours supérieure à celle du magnésium, en  $MgO$ .

Les concentrations en fer et en alumine sont deux fois plus importantes que dans les feuilles totales actives, marquant ainsi leur intensité d'action.

Il en est de même pour la silice.

Le soufre et le chlore ont la même concentration que dans les feuilles totales.

\*

"

\*

"

\*

"

2 - EVOLUTION DES ELEMENTS DANS LES FEUILLES "CADUQUES" -

En même temps qu'apparaissent, au centre du collet, les jeunes feuilles, celles de la périphérie se déshydratent, jaunissent et se séparent de la plante : ce sont les feuilles "caduques".

Le tableau suivant donne leur composition à différentes époques de la végétation :

1°/ % de matière sèche	Dates des prélèvements			
	21.6	11.7	21.7	1.8
Azote total, en N .....	1,96	2,16	2,97	2,44
Matières minérales fixes .....	30,62	30,10	30,18	31,45
Phosphore, en P <sup>2</sup> O <sup>5</sup> .....	0,375	0,375	0,375	0,375
Soufre, en SO <sup>3</sup> .....	2,03	1,41	2,22	3,30
Potassium, en K <sup>2</sup> O .....	5,84	9,18	9,79	9,07
Sodium, en Na <sup>2</sup> O .....	8,40	10,75	9,18	8,50
Calcium, en CaO .....	3,86	3,79	3,36	3,62
Magnésium, en MgO .....	2,30	2,35	2,16	2,14
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup> .....	1,40	0,35	0,60	0,70
Chlorures, en Cl .....	0,50	0,67	0,81	1,00
Silice, en SiO <sup>2</sup> .....	6,14	1,60	2,22	3,30
Manganèse, en m/ars de Mn .....	8,10	6,50	7,00	5,20
Matières cellulosiques .....	9,20	14,50	10,40	14,40
Acide oxalique (C <sup>2</sup> O <sup>4</sup> H <sup>2</sup> , 2aq.) .....	25,50	25,58	14,68	22,58
2°/ % de matières minérales - (voir page 99)				...

	2°/ % de matières minérales -			
	Dates des prélèvements			
	21.6	11.7	21.7	1.8
Potassium, en $K_2O$ .....	17,93	28,73	31,36	28,30
Sodium, en $Na_2O$ .....	25,79	33,64	29,44	26,52
Calcium, en $CaO$ .....	11,85	11,89	10,75	11,29
Magnésium, en $MgO$ .....	7,06	7,35	6,91	6,67
Soufre, en $SO_3$ .....	6,03	4,41	7,10	10,29
Phosphore, en $P_2O_5$ .....	1,15	0,98	1,20	0,85
$Fe_2O_3 + Al_2O_3$ .....	4,30	1,09	1,92	2,18
Silice, en $SiO_2$ .....	18,80	5,00	7,10	10,29
Manganèse, <u>en m/er</u> , de Mn ;.....	24,80	20,30	22,40	16,20

Précisons que ces chiffres ne représentent que des "moyennes", les feuilles, récoltées avant leur séparation naturelle de la plante, n'étant pas toujours "caduques" au même degré.

Répétons également que le dosage de la silice, plus encore que dans les autres feuilles, est rendu difficile par l'adhérence extrême de particules siliceuses en provenance du sol (v. page 85)

Les résultats permettent, cependant, des constatations importantes :

1°/ Dans la matière sèche, la minéralisation est à son maximum. Les jeunes feuilles centrales sont moitié moins riches.

Prélèvement du 21 juillet	% de matière sèche		
	Feuilles jeunes Centrales	Feuilles totales actives	Feuilles caduques
Matières minérales fixes	14,25	19,17	30,18

- Dès que la feuille perd son activité, l'azote et l'acide phosphorique disparaissent en grande partie. Ce qui ressort des

comparaisons suivantes :

Prélèvements du 21 juillet	Feuilles jeunes central.	Feuilles totales actives	Feuilles caduques
Azote % .....	5,70	4,01	2,97
Phosphore, en $P^{2}O^{5}$ % .....	1,90	1,02	0,375

L'élimination du phosphore est de beaucoup plus importante que celle de l'azote.

- C'est également dans les feuilles caduques que se concentre en quantités maxima, l'acide oxalique. Les comparaisons suivantes sont suggestives à cet égard :

Prélèvements du 21 juillet	Feuilles jeunes centrales	Feuilles totales actives	Feuilles caduques
Acide oxalique total en $C^{2}O^{4}H^{2}, 2$ aq.	traces	6,61	14,68

2°/ Dans les matières minérales.

Leur composition est caractéristique :

- le potassium marque une régression de l'ordre de 50 % par rapport aux concentrations des feuilles actives.
- par contre, le sodium est en progression régulière vers la feuille caduque où il atteint son maximum de concentration, rejoignant celle du potassium.

- Les concentrations du calcium et du magnésium ne sont pas moins intéressantes :

...

Prélèvements du 21 juillet	Feuilles jeunes centrales	Feuilles totales actives	Feuilles caduques
Calcium, en CaO .....	4,21	7,80	10,75
Magnésium, en MgO .....	3,90	5,87	6,91
Rapport $\frac{\text{CaO}}{\text{MgO}}$ .....	1,07	1,32	1,55

Les 2 éléments s'accumulent dans les feuilles caduques, mais la concentration du calcium augmente proportionnellement beaucoup plus que celle du magnésium. Ceci confirme notre observation de la page 79 sur la migration de cet élément vers la souche.

Soulignons aussi l'antagonisme des ions Ca et K. Fait qui ne s'observe pas ici pour Na.

Enfin, les concentrations en soufre des cendres sont de même importance dans les feuilles jeunes centrales, totales actives ou caduques.

Il en est de même pour le manganèse.

En résumé, il apparaît que les éléments dominants des matières minérales sont :

- pour les jeunes feuilles centrales : le potassium et le phosphore.
- pour les feuilles caduques : le sodium et le calcium.

\*

\* \* \*

...

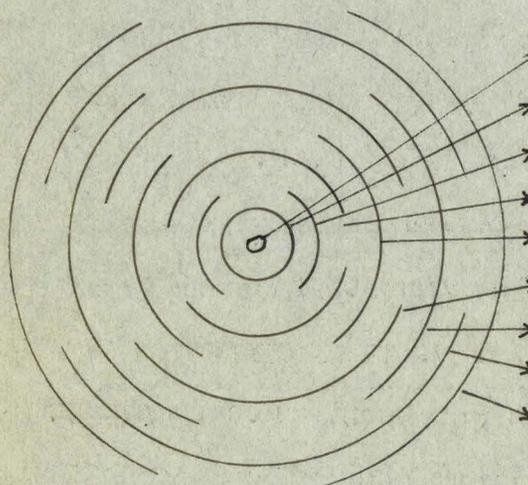
3 - EVOLUTION DES ELEMENTS DANS LA FEUILLE EN FONCTION DE SON AGE PHYSIOLOGIQUE (au 1er Août).

Nous avons relaté l'évolution des éléments dans les feuilles totales "actives" en fonction de l'âge de la plante. Nous donnons ci-après, l'évolution des éléments en fonction de l'âge de la feuille (position sur le collet).

Pour un premier examen, les plantes ont été prélevées le 1er août, date où cesse la phase d'accroissement prédominant des feuilles totales "actives" (v. page 12).

Les plantes utilisées possèdent 16 feuilles "actives" plus le faisceau central de jeunes feuilles. Les feuilles suspectes ont été éliminées ; les feuilles "caduques" examinées à part.

Préparation des échantillons. Les feuilles actives ont été séparées suivant leur position sur le collet (âge physiologique). L'échantillon n° 1 comporte uniquement les jeunes feuilles du faisceau central le n° 2, les feuilles symétriques immédiatement juxtaposées à ce faisceau, et ainsi de suite... le n° 9 représentant les dernières feuilles actives symétriques de la périphérie



du collet, donc les plus âgées. Le schéma ci-contre précise le mode de prélèvements adopté.

Le tableau ci-dessous donne les poids obtenus :

...

	N°1	N°2	Age N°3	de N°4	la N°5	feuille N°6 N°7		N°8	N°9
Nombre de plantes...	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Nombre de feuilles..	6	12	12	12	12	12	12	12	12
Poids sec, en grs....	5,515	11,31	21,89	27,05	29,50	32,62	27,57	23,10	15,22
Matière sèche %	11,28	9,50	9,82	8,67	8,60	9,27	8,96	8,93	7,81
Poids de mat. sèche à l'échantillon pour une plante (mg/grs) <i>* rapporté</i>	921	1883	3650	4505	4916	5436	4595	3850	2321

Ces résultats permettent de noter (au 1.8) que :

La matière sèche pour cent diminue régulièrement avec l'âge de la feuille. La perte est de 30 % pour les extrêmes. A cet égard, nous avons observé (page 15) une relation contraire pour les feuilles totales actives. Il y a donc un renouvellement de plus en plus important de feuilles jeunes pendant la première phase végétative.

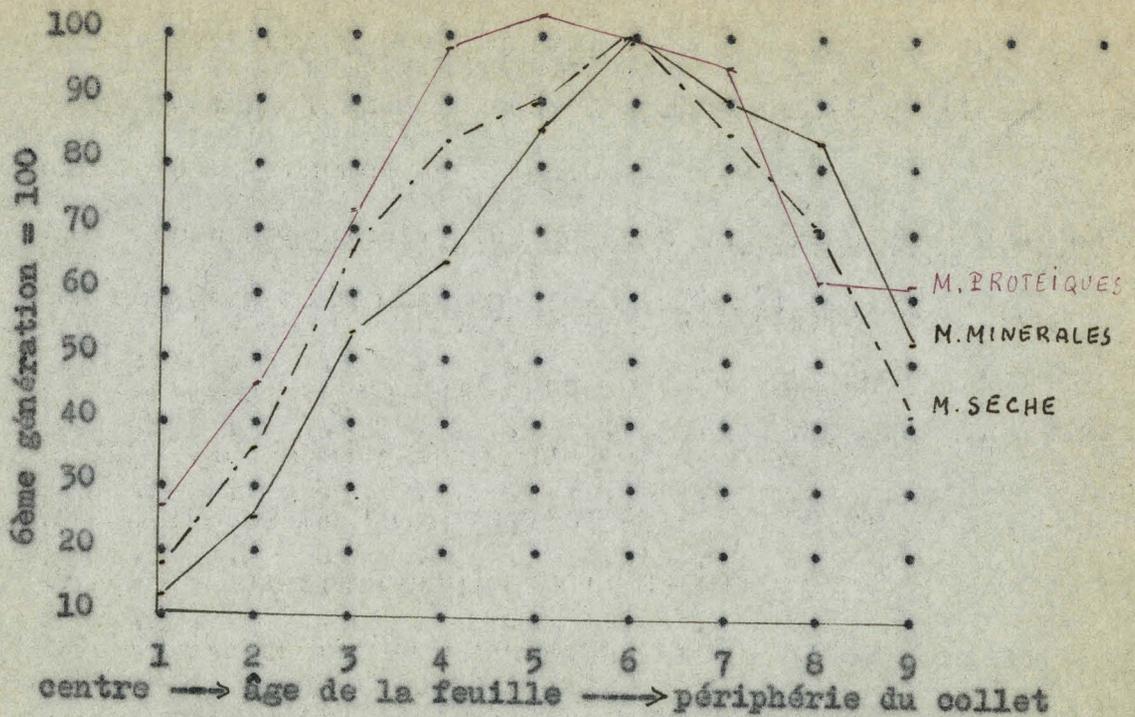
En admettant le poids de matière sèche élaborée, comme l'indice le plus certain de l'"activité" de la feuille, on trouve que celle-ci devient "active" vers la 3ème génération (poids 3650). L'optimum est atteint à la 6ème génération (poids = 5436), la diminution s'accroît ensuite vers la périphérie. C'est donc la feuille% située à mi-chemin du centre et de la périphérie du collet (non compris le faisceau central) qui a la plus grande activité.

Le tableau ci-après indique les concentrations de quelques éléments de chaque échantillon d'une plante (en milligrammes rapportés à une plante).

	Age de la feuille								
	n°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
Matière sèche..	921	1883	3650	4505	4916	5436	4595	3850	2321
Mat.protéiques.	329	539	900	1202	1259	1229	1162	751	751
Mat.minérales..	137	282	581	705	944	1087	983	905	570
Ac.oxalique total .....	-	-	5,7	9,9	96	217	379	508	-

En donnant la valeur 100 aux concentrations des éléments dans la feuille la plus "active" (6ème génération -poids de matière sèche maximum), on obtient pour les autres les relations suivantes, précisées dans le graphique ci-dessous :

	Age de la feuille								
	N°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
Matière sèche ..	16,9	34,6	67,6	82,8	90,4	100	84,5	70,6	42,6
Mat. Minérales .	12,6	26,0	53,5	64,9	86,8	100	99,4	83,3	52,4
Mat. protéiques.	26,7	43,8	72,2	97,7	102,3	100	94,5	61,0	61,0
Acide oxalique total...	-	-	2,6	4,5	44,2	100	174,7	234,0	-



Les courbes sont en "cloche", caractéristiques de l'absorption des éléments en fonction de la "vitalité". On remarque que l'absorption de l'azote est plus rapide que celle des matières minérales, entraînant ainsi la formation excédentaire des matières organiques azotées.

1°/ Examen de la matière sèche.

Chaque série de feuilles a donné les résultats ci-après :

	Age de la feuille								
	N°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
Mat.protéiques.	35,75	28,60	24,68	26,68	25,62	22,62	25,31	19,50	20,00
Mat.Cellulosiq.	9,20	12,30	11,20	11,30	11,90	13,50	-	12,30	12,70
Ac.oxalique tot.	-	-	0,15	0,22	1,95	4,03	8,25	13,13	-
Extr.non azotés	50,75	57,48	60,30	58,32	55,18	57,30	54,29	57,98	56,00
Mat.minérales	13,50	13,92	15,02	15,00	19,20	20,08	20,40	22,52	24,00
Calcium, en CaO	0,98	0,644	0,749	1,036	1,330	1,440	1,656	1,848	2,002
Magnésium, en MgO	0,93	0,72	1,012	1,044	1,244	1,350	1,432	1,694	1,734
Potassium en K <sup>2</sup> O	5,59	6,90	7,03	6,85	7,76	8,09	8,09	8,43	8,29

voir suite page 105

	N°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
Sodium, en $\text{Na}^{20}$	1,40	1,71	2,30	2,15	3,92	4,48	5,06	5,97	6,83
Soufre, en $\text{SO}^3$	1,37	0,92	0,96	1,06	1,44	1,47	1,81	1,88	1,99
Phosphore en $\text{P}^{205}$	1,70	1,41	1,46	1,11	1,02	0,82	0,72	0,69	0,65
Chlore, en Cl..	0,37	0,49	0,49	0,59	0,61	0,63	0,63	0,63	0,65
Silice, en $\text{SiO}^2$	0,86	0,70	0,60	0,64	0,66	0,44	0,60	0,54	0,80
$\text{Fe}^{203} + \text{Al}^{203}$ ..	0,50	0,50	0,40	0,45	0,40	0,35	0,35	0,30	0,30
Manganèse en m/gr de Mn	3,5	4,5	4,2	4,5	5,0	4,8	6,5	6,0	6,5

Au moment où s'installe l'"activité" de la feuille (3ème génération - étalement - coloration verte) apparaît l'acide oxalique. Il est déterminant de celle-ci. Son accumulation est régulièrement croissante. Le maximum se trouve dans les feuilles les plus âgées. Les feuilles de jeune âge, où l'activité assimilatrice n'est pas installée, n'en contiennent pas en quantités appréciables.

Les matières protéiques sont en régression régulière avec l'âge, à l'inverse de la concentration en matières minérales.

Les alcalins (potassium, sodium), affectent ici également des évolutions remarquables :

K n'atteint une concentration élevée qu'avec l'"activité" de la feuille (3ème génération). Sa progression demeure alors de faible amplitude.

Il en est autrement pour Na : faible dans la jeune feuille centrale, son taux augmente rapidement. Au maximum de développement de l'organe (6ème génération), sa concentration a triplé.

Ce fait, très important, montre la contribution positive apportée par cet élément, dans l'alimentation minérale de la feuille.

L'évolution comparée de K et Na, en fonction de l'âge de la feuille est précisée par l'évolution du rapport  $\frac{K^2O}{Na^2O}$  :

Rapport $\frac{K^2O}{Na^2O}$	Age de la feuille								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	3,99	4,03	3,05	3,18	1,98	1,8	1,59	1,4	1,2

Les mêmes faits ont été observés avec l'âge des feuilles totales actives (page <sup>65</sup> ~~106~~).

Les alcalino-terreux (calcium, magnésium), présentent des évolutions remarquables :

La concentration du magnésium est plus importante que celle du calcium, tant que l'"activité" de la feuille est réduite (jusqu'à la 3ème génération) : à ce stade, son rôle est primordial pour l'élaboration du système végétatif.

Avec l'âge d'activité assimilatrice de la feuille, la concentration en calcium (CaO) est dominante. Cette suprématie coïncide avec l'apparition de l'acide oxalique.

La concentration des deux éléments augmente ensuite régulièrement avec l'âge physiologique de la feuille. L'accumulation du calcium est proportionnellement plus élevée que celle de Mg, dans l'organe assimilateur. L'examen du rapport  $\frac{CaO}{MgO}$  est explicite

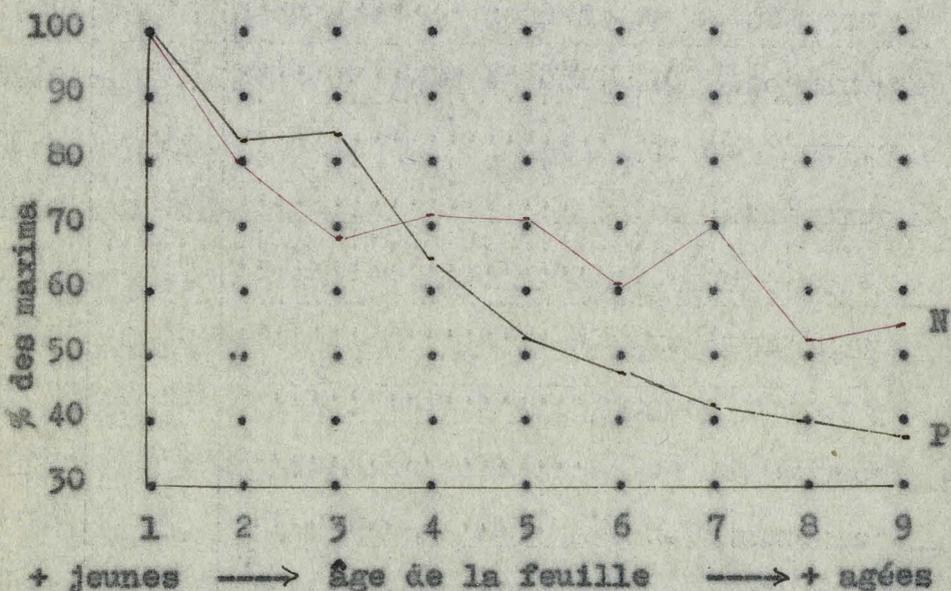
Rapport $\frac{CaO}{MgO}$	Age de la feuille								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1,25	0,89	0,74	1,0	1,07	1,06	1,15	1,09	1,15

Le phosphore est en régression continue avec l'âge de la feuille. On observe une certaine analogie dans l'évolution de cet

élément et ~~de~~ l'azote, bien que P disparaisse plus rapidement.

Les mêmes faits ont été observés dans les feuilles "totales actives" (page 39).

Les courbes ci-après comparent la marche de l'évolution des deux anions en fonction de l'âge physiologique de la feuille.



Il est également remarquable de constater que, proportionnellement, l'absorption du phosphore est supérieure à celle de l'azote tant que la feuille a une activité physiologique restreinte (jusqu'à la 3ème génération). Dans les feuilles d'âge plus élevé, le phosphore décroît plus rapidement que l'azote.

On doit rapprocher de ces faits, l'évolution du calcium et du magnésium (page 106). Ce dernier élément est, comme le phosphore, prédominant dans les feuilles les plus jeunes.

A ce stade, le magnésium et le phosphore paraissent agir solidairement en vue de l'élaboration et du développement de la feuille.

Le chlore offre les mêmes particularités que le sodium : il s'accumule régulièrement dans la matière sèche avec l'âge physiologique de la feuille.

Le soufre. Sa concentration, élevée dans la jeune feuille, indique sa participation indispensable au même titre que N et P au développement de l'activité de l'organe assimilateur. Il y a ensuite accumulation de cet anion sur la fin de l'activité.

Le fer et l'alumine sont toujours en faibles quantités, mais de concentration plus élevée dans les feuilles centrales (installation des phénomènes chlorophylliens). Il y a régression au cours du vieillissement de la feuille.

Le silicium se trouve également concentré dans les jeunes feuilles du centre. Sa présence diminue avec le vieillissement. La concordance semble favorable au rôle de vecteur que jouerait la silice à l'égard du fer (page 85).

2°/ L'examen des matières minérales donne les résultats suivants :

	Age de la feuille								
	N°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
Calcium (CaO).	7,15	4,54	4,92	6,78	6,91	7,18	8,00	8,28	8,20
(Mg)Magnésium	6,83	5,11	6,71	6,82	6,46	6,72	7,05	7,60	7,13
Potassium(K <sup>2</sup> O)	40,80	48,90	46,20	45,20	40,35	40,40	39,70	37,95	34,00
Sodium(Na <sup>2</sup> O)...	10,20	12,07	15,15	14,19	20,38	22,40	34,52	26,95	28,00
Soufre (SO <sup>3</sup> )..	10,00	6,53	6,30	7,26	5,30	4,12	3,55	3,15	2,68
Phosphore(P <sup>2</sup> O <sup>5</sup> )	12,41	10,00	9,58	7,26	5,30	4,12	3,55	3,15	2,68
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup>	3,65	3,55	2,64	2,97	2,08	1,75	1,71	3,15	1,23
Chlorures(Cl)	2,70	3,47	3,30	3,95	3,18	3,15	3,05	1,35	2,66
Silice (SiO <sup>2</sup> )	6,27	4,97	3,95	4,20	3,43	2,20	2,94	2,43	3,28
Manganèse (m/gr Mn).....	25,5	31,9	29,7	29,7	23,4	24,00	31,50	27,00	26,60

L'évolution des éléments dans les cendres est généralement



4 - EVOLUTION DE L'EQUILIBRE IONIQUE, DANS LA FEUILLE, en  
FONCTION DE SON AGE (au 1er Août).

Le tableau ci-dessous donne l'évolution des principaux anions et cations par rapport à l'âge physiologique de la feuille active. Les concentrations sont exprimées en milli-équivalents grammes pour cent de matière sèche :

	Age de la feuille								
	N°1	N°2	N°3	N°4	N°5	N°6	N°7	N°8	N°9
<u>ANIONS</u> : N .....	408	327	280	304	292	258	291	222	229
P .....	72	60	61	47	43	35	30	29	27
S .....	34	23	24	26	36	37	45	47	50
Cl .....	10	13	13	16	17	17	17	17	18
<u>Total anionique</u> ...	524	423	378	393	388	347	383	315	324
<u>CATIONS</u> : K .....	119	147	149	146	165	172	172	179	176
Na .....	45	55	74	69	126	144	163	192	220
Ca .....	35	23	36	37	47	51	59	66	71
Mg .....	46	36	50	52	62	67	71	84	86
<u>Total cationique</u> ..	245	261	309	304	400	434	465	521	553
Rapport $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$ ...	2,13	1,62	1,23	1,29	2,97	0,80	0,82	0,60	0,58

Les évolution du rapport  $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$  permet les remarques suivantes :

a) Dans la jeune feuille centrale, la somme anionique est largement dominante par suite de l'absorption intense des éléments "constructeurs de matière" : N, P, S, nécessaires à l'élaboration et au développement des propres tissus de l'organe.

- b) Au fur et à mesure de l'installation de l'"activité", le rapport tend vers l'unité.
- c) Dans la feuille d'âge physiologique plus élevé, il y a dominance de la somme cationique.
- d) L'équilibre acido-basique est maintenu, en partie, par la formation croissante d'acides organiques (acide oxalique).

\*  
\*       \*  
\*       \*

5 PROPORTIONS ET COMPOSITION DES "LIMBES" ET "PÉTIOLLES"

DAUNE PLANTE (au 1er Août).

Prélèvements et préparation des échantillons.

Nous avons prélevé, le 1er août, 3 plantes sensiblement identiques aux précédentes (page 102). Sur chaque feuille, nous avons découpé le pétiole et la nervure médiane du limbe. C'est cet ensemble que nous appelons improprement "pétioles". La partie restante constitue les "limbes".

Les proportions de "limbes" et "pétioles" sont les suivantes

	Limbes	Pétioles
Poids total humide, en grs .....	366	651
" " sec, " .....	43,28	53,87
Poids de matière sèche rapporté à une plante .....	14,46	17,95
Matière sèche pour cent .....	11,83	8,28

Le poids des limbes secs d'une plante est inférieur de 25 % à celui des pétioles secs.

La matière sèche % est supérieure de 30 % dans les limbes.

Composition de la matière sèche	"Limbes"	"Pétioles"
Azote (kjeldahl) en N .....	5,34	2,58
Azote nitrique, en N .....	0,03	0,77
Matières cellulosiques .....	8,50	15,10
Acide oxalique total ( $C^2O_4H^2$ , 2aq.)	11,97	traces
Matières minérales fixes .....	17,50	16,4

voir suite du tableau page 113

Composition de la matière sèche (suite)		
	"Limbes"	"Pétioles"
Calcium, en CaO .....	1,72	0,98
Magnésium, en MgO .....	1,58	0,48
Potassium, en K <sup>2</sup> O .....	5,74	7,58
Sodium, en Na <sup>2</sup> O .....	5,06	3,92
Soufre, en SO <sup>3</sup> .....	1,51	0,48
Phosphore, en P <sup>2</sup> O <sup>5</sup> .....	0,93	0,72
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup> .....	0,20	0,10
Chlorures, en Cl .....	0,10	2,10
Silice, en SiO <sup>2</sup> .....	0,78	0,28
Manganèse, <u>en m/grams</u> de Mn .....	4,5	4,0

La différence de composition des deux organes est nettement caractérisée. Elle met en relief la fonction de "transporteur" du pétiole et celle de "constructeur" du limbe.

Ce dernier contient dans sa matière sèche, les éléments minéraux indispensables à l'élaboration des principes immédiats.

L'organe assimilateur actif, contient très peu d'azote minéral (nitrique) : la protéogénèse est immédiate.

Dans les limbes la concentration en sodium est plus élevée que celle du potassium.

Par ailleurs le cation Na ne suit pas les mêmes évolutions que l'anion chlore. Ce dernier s'accumule dans les pétioles et ne pénètre pas en quantités notables dans l'organe "constructeur", faisant ainsi exception au comportement des autres anions.

Les alcalino-terreux sont, comparativement, concentrés dans les limbes. MgO y est cependant inférieur à CaO.

Le pétiole contient très peu d'acide oxalique. Ce dernier élaboré dans les limbes y demeure en majeure partie, provoquant un appel plus élevé d'alcalino-terreux nécessaires au maintien de l'équilibre acido-basique.

L'importance spécifique du manganèse apparaît par sa plus grande concentration dans l'organe assimilateur.

La même remarque concerne la concentration du fer, et la silice. Celle-ci est 3 fois moins élevée dans le pétiole. Son rôle, dans la rigidité des feuilles, semble donc négatif.

Par contre, les matières cellulosiques, très élevées dans les pétioles, peuvent contribuer à cette rigidité.

Composition des matières minérales	"Limbes"	"Pétioles"
Calcium, en CaO .....	9,72	5,80
Magnésium, en MgO .....	9,05	2,87
Potassium, en K <sup>2</sup> O .....	32,65	45,40
Sodium, en Na <sup>2</sup> O .....	28,34	23,45
Soufre, en SO <sup>3</sup> .....	8,50	2,85
Phosphore, en P <sup>2</sup> O <sup>5</sup> .....	5,20	4,35
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup> .....	1,14	0,60
Chlorures, en Cl .....	0,60	12,60
Silice, en SiO <sup>2</sup> .....	4,40	1,68
Manganèse, en m/grs de Mn .....	25,65	24,10

Ces résultats amènent les mêmes remarques générales déjà formulées pour la matière sèche.

6 - EVOLUTION DES ELEMENTS DANS LES LIMBES ET PETIOLES EN  
FONCTION DE LEUR AGE PHYSIOLOGIQUE

Les examens précédents ont montré les différences essentielles dans la composition des "limbes" et "pétioles" totaux de la plante en pleine activité physiologique (1er Août, p. 111).

Les examens suivants se rapportent à l'évolution des mêmes éléments, en fonction de l'âge physiologique du limbe et du pétiole de la plante au terme de son évolution (2 octobre).

Prélèvements et préparation des échantillons.

Les prélèvements ont été effectués sur un lot de plantes choisies parmi les plus représentatives (poids équivalent, même nombre de feuilles actives, ...).

Les plantes possèdent de 32 à 36 feuilles "actives", non détériorées plus le faisceau central de jeunes feuilles.

Les feuilles suspectes, ou en état de caducité plus ou moins caractérisé, ont été éliminées.

Les feuilles de chacune des plantes ont été séparées suivant leur âge physiologique (position sur le collet). Le procédé de séparation employé, est le même que précédemment (page 102).

Nous avons ainsi obtenu 17 lots de feuilles. Le n° 1 représente les jeunes feuilles du faisceau central ..., le n° 17 les feuilles "actives" physiologiquement les plus âgées (périphérie du collet).

Sur chaque lot, les "limbes" et les "pétioles" ont été séparés suivant la technique employée page 112.

Précisons qu'en ce qui concerne les jeunes feuilles du

faisceau central, la séparation des "limbes" et des "pétioles" est relativement imprécise, par suite du peu de netteté dans la démarcation des 2 organes.

a) Evolution comparée des poids des "limbes" et "pétioles" en fonction de leur âge :

Les résultats ci-dessous rendent compte de cette évolution :

Age	Feuilles utilisées	Poids humide		Poids sec (gr)		Mat. sèche %		Mat. sèche par la partie de la plante		Mat. sèche de la feuille		
		limbe	pétiole	limbe	pétiole	limbe	pétiole	limbe	pétiole			
1	9	50	82	9,195	9,640	18,40	11,75	1,021	1,071	2,092		
2	18	39	122	6,640	13,030	17,02	10,78	0,736	1,447	2,183		
3	18	44	143	7,510	14,530	17,06	10,16	0,834	1,614	2,448		
4	18	54	169	8,940	16,750	16,55	9,91	0,993	1,860	2,853		
5	18	54	200	9,300	19,320	17,22	9,66	1,033	2,146	3,179		
6	18	67	226	10,740	21,280	16,03	9,42	1,193	2,364	3,557		
7	12	48	166	7,580	14,440	15,79	8,63	1,263	2,406	3,669		
8	12	59	180	9,090	16,180	15,40	8,98	1,515	2,696	4,211		
9	12	60	187	9,015	15,690	15,03	8,39	1,502	2,615	4,117		
10	12	66	191	9,850	15,300	14,92	8,01	1,641	2,550	4,191		
11	12	69	182	10,200	15,160	14,78	8,33	1,700	2,526	4,226		
12	12	79	190	10,870	15,570	13,76	8,66	1,810	2,760	4,570		
13	12	94	185	12,940	16,270	13,76	8,79	2,156	2,712	4,868		
14	12	104	193	14,200	16,940	13,65	8,77	2,366	2,822	5,188		
15	9	75	151	11,100	13,070	14,80	8,65	2,466	2,904	5,370		
16	17	150	320	22,580	26,110	15,05	8,15	2,656	3,072	5,728		
17	17	117	190	16,340	16,190	15,27	8,52	2,900	2,942	5,842		
								27,785	40,507	68,292		

Proportion de jeunes feuilles centrales % des feuill. tot. 3,05

Proportion de limbes % de feuilles totales ..... 40,70

Matière sèche % de feuilles totales ..... 9,73

" " % des limbes totaux ..... 15,30

" " % " pétioles " ..... (8,90)

Les poids de matière sèche des "limbes" (27,785) et des "pétioles" (40,507) sont dans un rapport sensiblement identique à celui trouvé au 1er août (page 112). Il s'en suit que leur proportion reste constante au cours de la seconde phase végétative.

La répartition des poids de matière sèche permet les constatations suivantes :

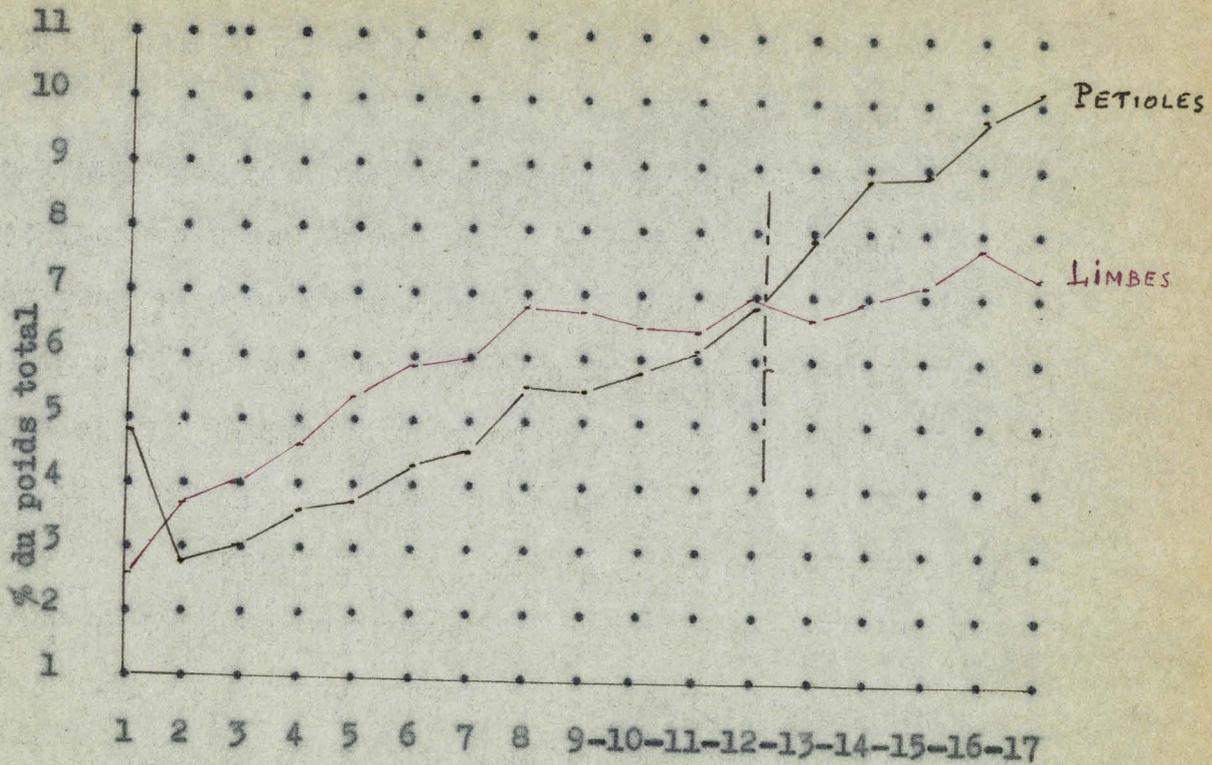
- Le poids sec est équivalent dans les "limbes" et "pétioles" des jeunes feuilles centrales, sous réserve de la remarque faite page 115 (échantillonnage).

- Dans la feuille partiellement développée (n° 2 à 7), la matière sèche des pétioles est prépondérante. Leur rôle, à ce stade, est important comme "transporteurs" de la sève nutritive vers l'organe d'élaboration : le limbe.

- Cette élaboration a pour conséquence un accroissement rapide de ce dernier. Son augmentation est sensible vers la 8ème génération, indice d'une activité croissante de l'organe assimilateur. Celle-ci est intense jusqu'à la 13ème génération.

Le graphique ci-dessous indique les proportions de matière sèche des limbes et pétioles, en fonction de l'âge de la feuille (en % du poids total) :

...



+ jeunes → âge des organes (position sur le collet) → + âgés

- Dans l'examen des feuilles, au 1er août (page 103), nous avons indiqué la zone de développement maximum, en poids de matière sèche de la feuille, en fonction de son âge physiologique. A la maturité (2 octobre), la même zone d'activité accrue existe également. Elle s'étend de la 7ème à la 13ème génération de feuilles actives (faisceau central exclu). Mais, dans cet ultime stade végétatif, l'accroissement, en poids, de la matière sèche est continu avec l'âge de la feuille, indice de sa minéralisation.

- A la maturité, comme au 1er août, ce sont donc les feuilles actives situées à mi-distance du centre et de la périphérie du collet qui assimilent au maximum.

- Ces constatations peuvent fournir de précieux éléments dans les recherches sur le contrôle biochimique de la nutrition. Principalement pour l'application de la méthode du "Diagnostic

foliaire (1), ou de la "triple analyse" (2).

- Comparativement aux résultats du 1er août (page 112), la teneur en matière sèche des limbes totaux, s'avère en augmentation appréciable :

	V. d'Arbois / M. Brunel / M. Lundhegarth			
	1er août	2 octobre	1er août	2 octobre
	limbes totaux		pétioles totaux	
Matière sèche % .....	11,83	15,10	8,28	8,90

- Pendant la phase d'accroissement prédominant de la souche, l'augmentation de la matière sèche des limbes est donc de 20 % environ. Celle des pétioles est peu importante.

Dans les organes des plus jeunes, la matière sèche pour cent est plus élevée. Elle est supérieure d'environ 40 % dans le limbe

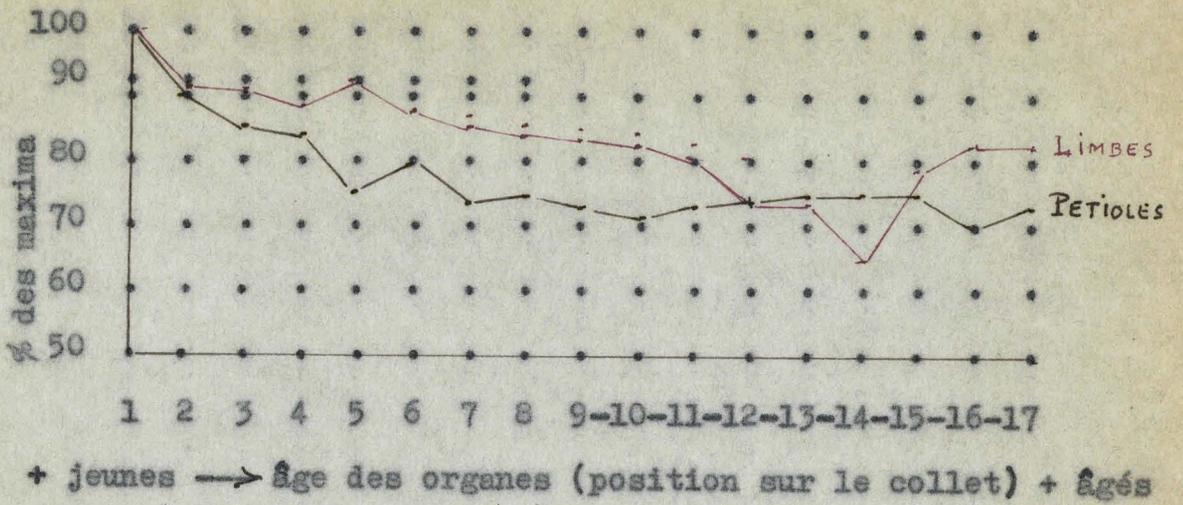
- La matière sèche % est en régression régulière, dans les 2 organes, pendant leur âge d'activité intense (jusqu'à la 13ème génération). Cependant, dans le limbe plus âgé, le taux de matière sèche est en recrudescence, alors qu'il reste stationnaire dans le pétiole correspondant.

- On remarque également que le poids sec du "limbe" n'égale celui du "pétiole" que dans la feuille "active" la plus âgée.

Les courbes suivantes traduisent l'élaboration proportionnelle de la matière sèche dans les deux organes, en fonction de l'âge de la feuille (en % des maxima) :

...

(1) Lagatis et Maunier (v. Brunel : Traité de chimie végétale).  
 (2) Lundhegarth : ( \_\_\_\_\_ d° \_\_\_\_\_ )



\*  
\* \* \*  
.. ..

b) Examen de la matière sèche :

1 - EVOLUTION DE L'AZOTE DANS LE LIMBE ET DANS LE PETIOLE,  
EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE  
DE LA PLANTE MURE

-----

Le tableau ci-après donne les concentrations de cet élément dans les deux organes, pour cent de matière sèche :

(voir tableau page 122)

...

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<b>LIMBES</b>																	
a) N Kjeldahl	580	5 69	5,76	6,02	5,90	5,90	5,83	5,80	5,60	5,30	5,20	5,22	5,03	4,90	5,02	4,96	4,97
b) N nitrique	-	0,027	0,024	0,037	0,028	0,026	0,018	0,019	0,025	0,022	0,015	0,020	0,027	0,047	0,055	0,049	0,05
N total	-	5,717	5,784	6,057	5,926	5,928	5,848	5,819	5,625	5,322	5,215	5,24	5,057	4,947	5,075	5,009	4,92
<b>PETIOLES</b>																	
a) N Kjeldahl	13,64	3,00	2,55	2,32	2,62	2,38	2,39	2 31	2,38	2,59	2,50	2,24	2,30	2,19	2,25	2,05	2,05
b) N nitrique	-	0,155	0,203	0,29	0,318	0,36	0,414	0,450	0,547	0,529	0,61	0,675	0,687	0,732	0,713	0,727	0,70
N total	-	3,155	2,753	2,610	2,936	2,740	2,804	2,760	2,927	3,119	3,110	2,919	2,987	2,922	2,963	2,777	2,75

- L'azote organique est concentré dans le limbe, siège de l'élaboration protidique.

- Le taux des substances protéiques ( $N \times 6,25$ ) augmente dans les limbes jeunes, jusqu'à la 7ème génération, stade où s'installe l'"activité" dans ces derniers (page 117). Dans les jeunes générations (de 1 à 7), l'azote est surtout utilisé pour le propre développement de l'organe.

- La concentration en substances protéiques varie peu durant l'activité intense du limbe (régression de 10 % à la 12ème génération).

Cette régression s'accroît dans les organes plus âgés et moins actifs de la périphérie du collet.

Par contre, les pétioles sont relativement pauvres en substances protéiques. La pétiole jeune est cependant le plus riche. La concentration reste élevée pendant le stade d'élaboration et de développement des propres tissus de l'organe (de 1 à 6ème génération). On observe une stabilisation de l'azote organique durant la période active du limbe correspondant (6e à 13ème génération). Il y a également régression dans l'organe âgé.

L'azote minéral (nitrique) est très peu représenté dans les limbes jeunes ou de grande activité. La formation des substances protéiques aux dépens de cet élément est rapide tant que l'organe assimilateur est "actif" (13ème génération). Après cet âge, l'azote nitrique augmente rapidement. Sa concentration a doublé entre la 13ème et la 17ème génération.

Dans la pétiole, la concentration en N minéral, augmente avec l'âge. Elle devient intense dès que l'"activité" du limbe

correspondant diminue : il y a accumulation d'azote minéral non utilisé.

2 - EVOLUTION DES MATIERES MINERALES DANS LE LIMBE ET DANS LE PETIOLE EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE -

Le tableau suivant donne les différentes concentrations pour cent de matière sèche :

(voir tableau page 124)

???

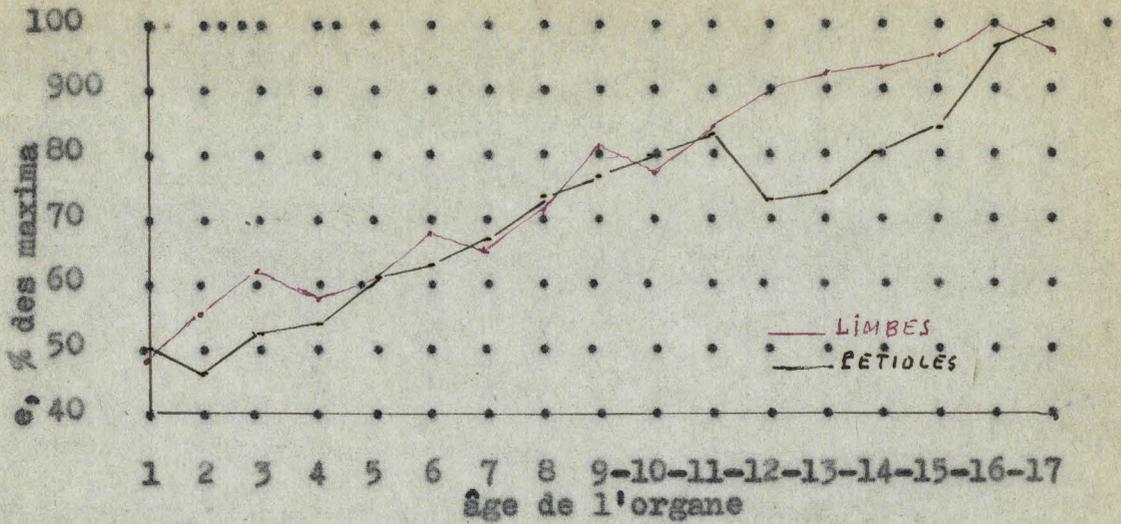
...

Age de l'organe	centre										vers							périphérie		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17			
LIMBES..	1000	1190	13,05	12,15	13,10	14,45	13,90	15,36	17,24	16,43	17,97	19,00	19,91	20,03	20,28	21,23	20,43			
PETIOLES	1127	1128	11,93	12,82	14,25	14,50	15,24	16,62	17,52	18,29	19,04	16,88	17,00	18,37	19,13	22,17	22,74			

Les matières minérales sont plus élevées de 10 % environ dans les pétioles. Elles augmentent régulièrement avec l'âge des deux organes. Cet accroissement semble à l'origine d'une activité amoindrie de ceux-ci.

Le graphique suivant, en % des maxima, compare la répartition de l'absorption des matières minérales, en fonction de l'âge du limbe et du pétiole.

...

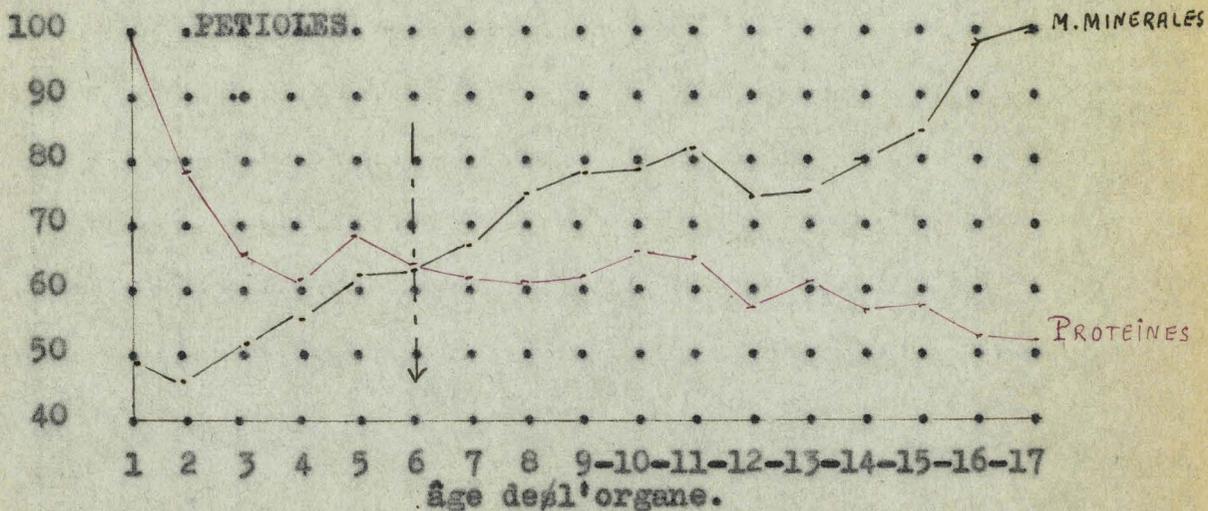


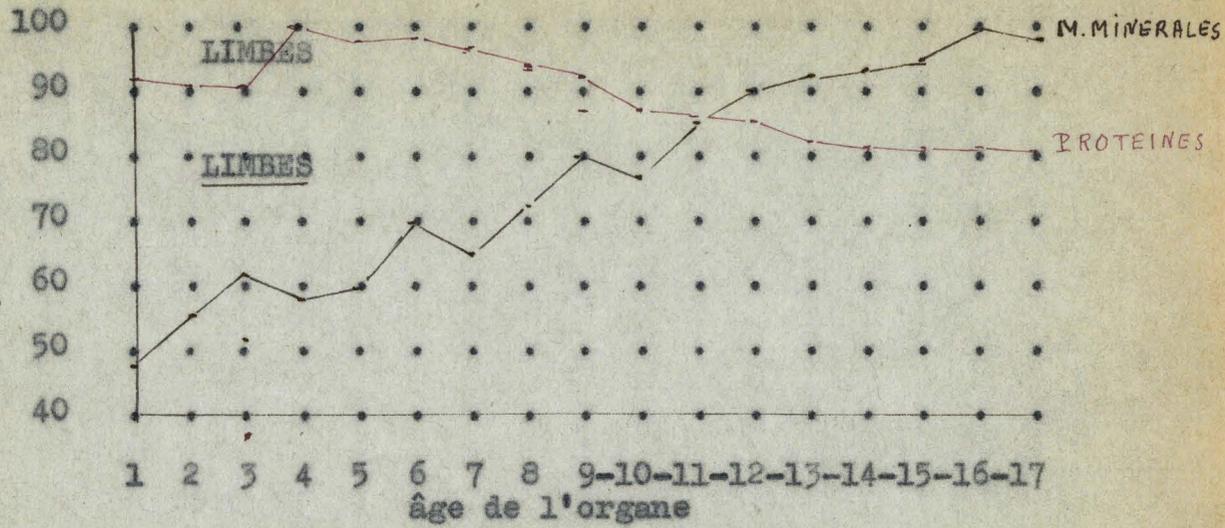
La concentration des matières minérales apparaît inversement proportionnelle à celle des matières protéiques. Cependant l'évolution comparée de ces deux groupes d'éléments offre des différences sensibles :

Dans le pétiole, c'est avec les premières feuilles actives (5ème génération) que les concentrations (en % des maxima), sont de même grandeur.

Dans le limbe, on observe cette particularité qu'à la fin de la période de grande activité (13ème génération).

Les courbes suivantes précisent ces faits :





3 - EVOLUTION DU CALCIUM ET DU MAGNESIUM DANS LE LIMBE ET DANS LE PETIOLE EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA PLANTE MURE

Les concentrations de ces éléments sont relatées ci-dessous en pour cent de matière sèche :

...

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Calcium, en CaO	0,287	0,784	0,840	0,822	1,001	1,141	1,246	1,344	1,610	1,694	1,792	1,890	2,058	2,142	2,006	2,226	2,310
Magnésium en MgO	0,564	0,792	0,792	0,828	0,872	0,944	1,260	1,314	1,548	1,656	1,764	1,764	1,959	1,987	2,298	2,063	2,142
<u>PETIOLES</u>																	
Calcium en CaO	0,294	0,364	0,385	0,500	0,518	0,560	0,616	0,630	0,658	0,686	0,756	0,742	0,812	0,966	0,966	0,952	0,260
Magnésium en MgO	0,450	0,450	0,486	0,504	0,540	0,612	0,666	0,684	0,702	0,801	0,828	0,802	0,828	0,902	0,864	0,917	0,044

Dans les limbes et pétioles du faisceau central (n° 1), de développement très incomplet, les concentrations de CaO et MgO sont identiques. Ce ~~la~~ tient pour une part à la difficulté rencontrée dans la séparation des deux organes (page 115).

L'évolution des 2 éléments, toujours étroitement associés, est surtout marquante dans le limbe où ils augmentent rapidement en fonction de l'âge.

Dans les pétioles l'amplitude des variations est inférieure de moitié.

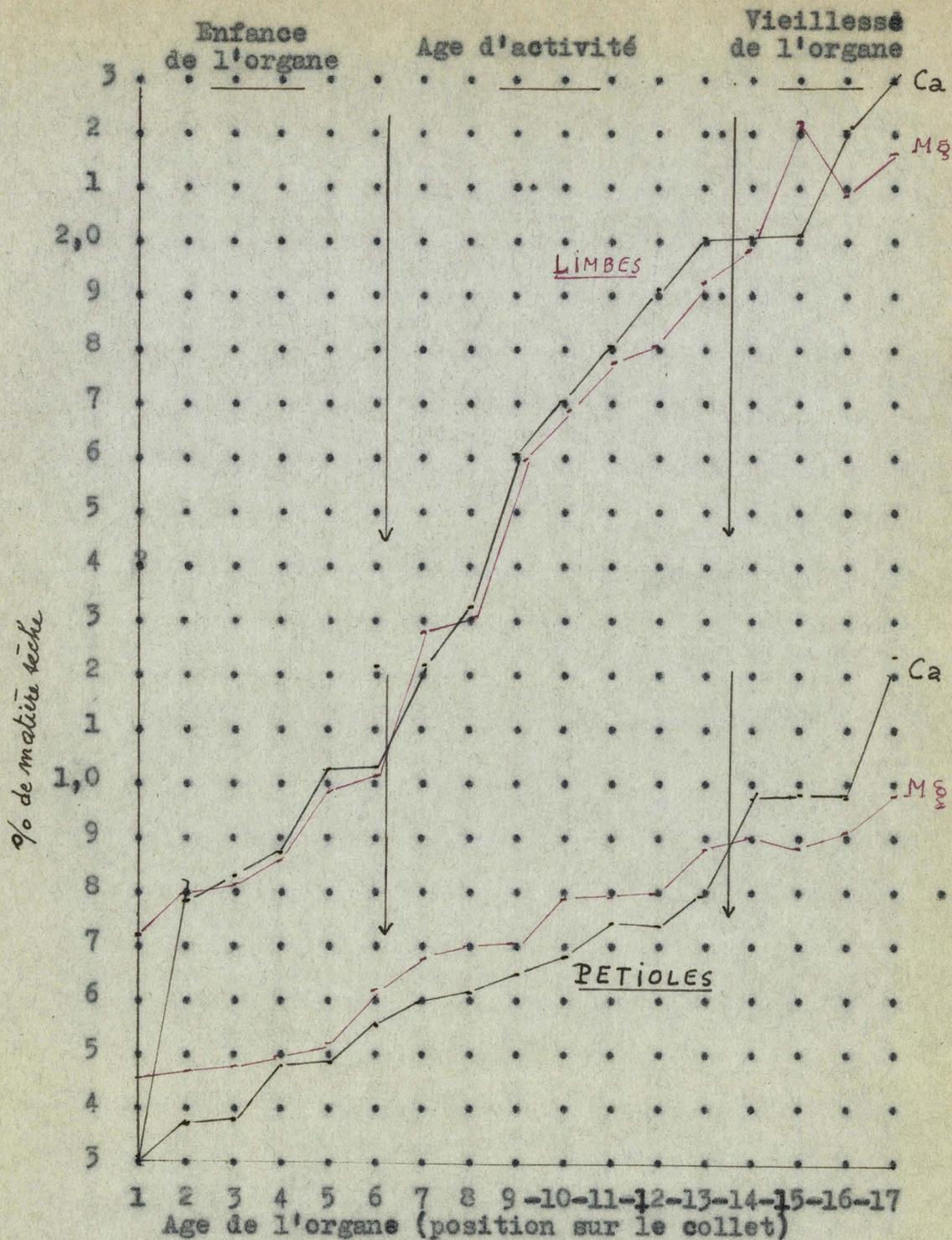
Le magnésium (en MgO) est prépondérant dans les jeunes générations de limbes, marquant ainsi son rôle très important dans l'installation des phénomènes chlorophylliens.

Cette suprématie cesse dès le développement de la feuille (commencement de l'activité -5ème génération).

Le phénomène est complètement différent dans le pétiole : le magnésium (MgO) demeure supérieur au calcium (CaO) pendant toute la période d'âge de grande activité (13e génération).

Ce dernier n'est supérieur que dans les pétioles âgés, d'activité amoindrie.

Les courbes suivantes indiquent l'étroite association des deux éléments et leur évolutions différentes dans les deux organes (en % de matière sèche).



Ces courbes présentent un caractère opposé à celles des pages 126 et 127, comparant l'évolution des matières minérales et protéiques. CaO et MgO sont, en effet, à la même concentration à la 5ème génération dans les limbes et à la 13ème dans les pétioles. Ces faits montrent que l'activité maximum de la feuille se situe bien entre la 6ème et la 13ème génération, c'est-à-

dire à mi-distance entre le centre et la périphérie du collet.  
Ceci complète les observations semblables faites en août (p. 103)

Ajoutons qu'il y a proportionnalité remarquable des deux  
cations pendant toute la période d'activité intense (5ème à 13ème  
génération).

Ces résultats, ainsi que ceux relatés <sup>77-</sup> pages 106 et suivantes,  
font ressortir l'importance exceptionnelle du magnésium dans la  
nutrition minérale de la plante étudiée. Les travaux de E. Bougy  
(1) donnent des indications de même nature.

4 - EVOLUTION DU POTASSIUM ET DU SODIUM DANS LES LIMBES ET DANS  
LES PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE AU TERME DE  
LA VEGETATION

Les concentrations de ces éléments sont indiquées ci-dessous  
en pour cent de matière sèche :

(voir tableau N° 1 page 132)

Nous avons observé, page 54, une corrélation positive,  
entre les protéines formées et K absorbé dans les feuilles tota-  
-les actives pendant toute la végétation. Ces observations ne se  
vérifient pas pour les limbes de différents âges. On relève, en  
effet, les rapports suivants :

(voir tableau n° 2 page 132)

...

---

(1) E. Bougy : Chimisme de quelques hybrides de betteraves.  
Thèse. Paris, 1933, p. 39

TABEAU N° 1

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15	17
<u>LIMBES</u>																	
Potasse solum, en K <sub>2</sub> O...	5,576	5,710	6,184	5,20	5,51	0,548	6,426	7,142	6,874	7,100	8,212	7,616	7,84	8,342	7,926	8,212	7,536
Sodium en Na <sub>2</sub> O	0,764	1,72	2,074	2,074	2,656	1,568	1,315	2,135	1,442	2,00	2,154	3,391	3,77	3,84	4,072	3,937	4,135
<u>PETIOLES</u>																	
Potasse solum, en K <sub>2</sub> O...	6,70	5,91	6,49	6,29	6,90	7,80	6,67	9,42	9,18	10,0	10,2	8,50	8,43	10,09	10,09	11,97	11,04
Sodium, en Na <sub>2</sub> O	1,164	1,34	1,417	1,84	1,833	1,69	1,19	1,417	2,175	2,376	2,40	2,12	2,57	2,054	2,727	3,57	4,410

TABEAU N° 2

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>Rapport</u> Protéines K <sub>2</sub> O																	
LIMBES	6,50	6,22	5,82	7,23	6,70	4,88	5,67	5,00	3,94	4,66	4,0	4,28	4,01	3,67	3,97	3,78	4,15
PETIOLES	3,58	3,17	2,45	2,30	2,37	1,90	1,79	1,54	1,61	1,61	1,53	1,64	1,69	1,35	1,39	1,05	1,12

Comparativement aux substances azotées, on observe une augmentation de la concentration en K dans les limbes âgés. Pendant leur âge "actif", il y a proportionnalité relative entre les deux éléments.

Dans les pétioles, la comparaison révèle une augmentation plus régulière et plus importante de la concentration en K.

D'autre part, cet élément est plus élevé dans les pétioles que dans les limbes correspondants :

	Jeune	Agé
K <sup>2</sup> O % de matière sèche {	Limbe .....	7,35
	Pétiole .....	11,04

L'évolution du sodium n'est pas moins remarquable : on observe, en effet, dans les limbes, une élévation rapide de la concentration de cet élément, par rapport au potassium : le rapport  $\frac{K^2O}{Na^2O}$  diminue avec l'âge de l'organe :

(voir tableau page suivante)

Cette augmentation de la concentration en sodium est d'autant plus intéressante qu'elle se manifeste, en partie, dans le limbe en pleine "activité".

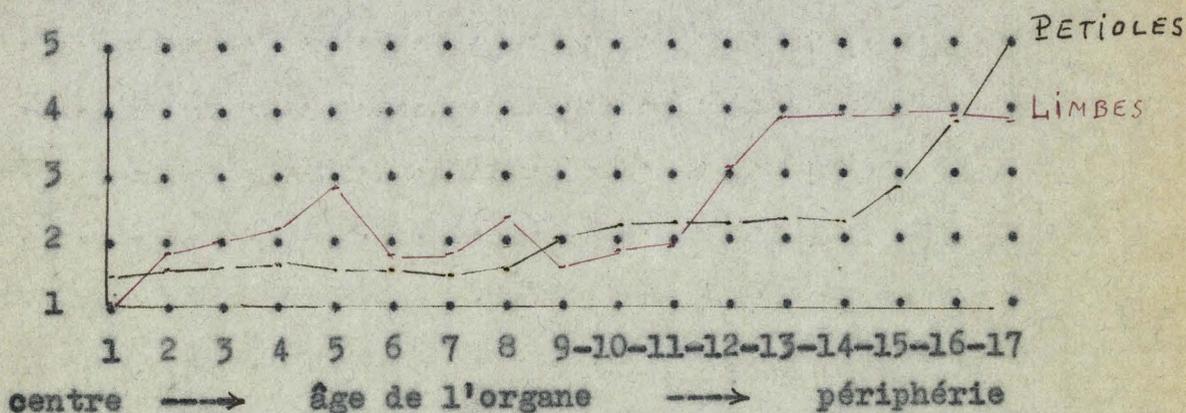
Cette particularité fait admettre une grande importance au rôle alimentaire positif joué par Na, dans l'organe assimilateur

Dans les pétioles, l'augmentation de Na par rapport à K, quoique moins régulière, est cependant sensible avec l'âge. L'év

Age de l'origine	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Rapport $\frac{K^{20}}{Na^{20}}$	7,59	5,35	3,0	2,51	2,08	4,61	4,90	3,41	6,16	3,55	3,81	2,23	2,08	2,17	1,98	2,07	1,76
<u>PETIOLES</u>																	
Rapport $\frac{K^{20}}{Na^{20}}$	5,77	4,42	4,41	3,41	2,43	4,61	7,28	7,28	6,63	4,20	4,25	4,00	3,27	4,92	3,69	3,33	2,50

- lution des rapports ci-dessus en indique l'ampleur.

Il y a proportionnalité entre l'absorption de K et celle de Na, dans les limbes et pétioles de même âge, pendant la période active (6ème à 13ème génération). L'absorption de Na s'accroît davantage dans l'organe assimilateur âgé. Le graphique suivant indique ces différences (en  $\text{Na}^{2}\text{O}$  % de matière sèche) :



5 - EVOLUTION DU PHOSPHORE DANS LES LIMBES ET LES PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA PLANTE MURE -

Les concentrations de cet élément sont indiquées ci-dessous (en pour cent de matière sèche) :

( voir tableau N° I page 136 )

Le phosphore est surtout concentré dans l'organe assimilateur jeune : limbes du faisceau central. Sa participation à l'élaboration et au développement de ceux-ci s'avère indispensable.

Sa concentration dans les limbes en pleine activité, bien que décroissante avec l'âge, se maintient élevée. La régression est rapide dans les limbes âgés d'activité amoindrie.

TABIEAU N° 1

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Phosphore en P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	1729	1275	1334	1,192	1,102	1,020	1,020	0,888	0,892	0,888	0,840	0,761	0,702	0,675	0,652	0,615	0,481
<u>PETIOLES</u>																	
Phosphore en P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0881	1050	1,095	1,192	1,072	1,087	1,110	1,008	0,975	0,930	0,870	0,690	0,651	0,652	0,632	0,525	0,431

TABIEAU N° 2

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Rapport $\frac{N}{P_{205}}$ protégé	3,35	4,46	4,31	5,04	5,36	5,78	5,78	6,56	6,50	6,30	6,30	6,84	7,45	7,45	7,53	8,16	10,10
<u>PETIOLES</u>																	
Rapport $\frac{N}{P_{205}}$ protégé	4,36	3,00	2,34	2,00	2,44	2,18	2,15	2,30	2,44	2,78	2,87	3,24	3,53	3,37	3,56	3,84	4,51

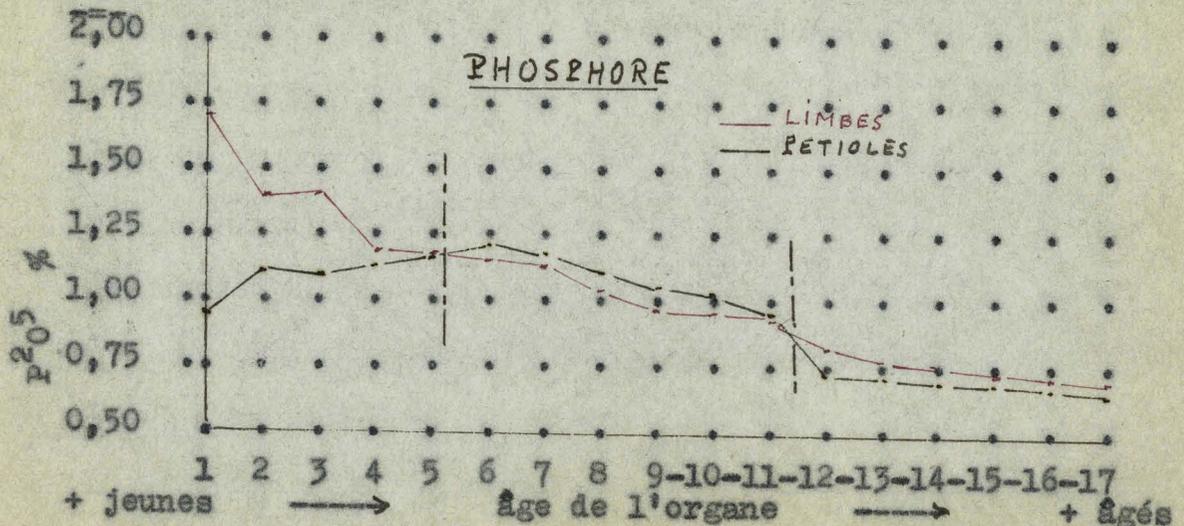
Il y a migration intense du phosphore vers les jeunes limbe  
L'évolution de cet élément présente les mêmes analogies que  
celle des matières protéiques. Comparativement, la régression de  
P est toutefois plus accentuée avec le vieillissement du limbe.  
Dans cet organe, on trouve une certaine proportionnalité entre N  
protéique de P pendant l'âge de grande activité.

Les rapports ci-dessous précisent cette analogie.

(voir tableau page précédente)  
Tableau n° 2

Ces faits, sont à rapprocher de ceux observés page (évolu-  
tion comparée de N et P dans les feuilles totales actives au cours  
du vieillissement de la plante).

Dans les pétioles, la concentration en phosphore reste infé-  
rieure pendant le stade de développement de la feuille. Pendant la  
période d'activité intense, l'évolution de l'élément est en corré-  
lation positive avec celle du limbe correspondant, ce qu'indique  
le graphique suivant (en % de la matière sèche) :



Dans les pétioles, l'évolution comparée du phosphore et de l'azote protéique, n'est pas moins intéressante : les deux éléments sont en proportionnalité pendant le stade d'activité intense.

De même que pour le limbe, la régression de P est plus importante que celle de l'azote dès que l'activité diminue (pétioles âgés)?

\*  
\* \* \*  
\* \* \*

6 - EVOLUTION DU SOUFRE DANS LES LIMBES ET DANS LES PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA PLANTE MURE

On relève les concentrations suivantes dans la matière sèche

(voir tableau n° 1 page 139)

Son accumulation est importante dans les limbes. Très faible dans l'organe en voie de développement, il augmente intensément avec l'âge d'activité. Cet élément est donc étroitement lié à l'activité de l'organe assimilateur. Dans la période initiale de développement des propres tissus du limbe, il n'intervient pas de façon marquée, tout au moins quantitativement.

Dans la matière sèche des pétioles, l'évolution de cet anion offre peu de variations quelque soit l'âge. Cependant, on observe un appel plus important pendant toute la période active (6ème - 12ème génération).

L'activité amoindrie des pétioles les plus âgés amène une accumulation de l'élément. \* \* \*

TABIEAU N° 1

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Soufre, % en SO <sub>2</sub>	0,446	0,754	1,029	1,063	1,097	1,330	1,509	1,533	1,818	1,852	2,126	2,528	2,469	2,400	2,298	2,778	2,573
<u>PETIOLES</u>																	
Soufre % en SO <sub>2</sub>	0,446	0,343	0,343	0,446	0,343	0,514	0,617	0,720	0,926	0,446	0,446	0,411	0,480	0,480	0,514	0,666	0,823

TABIEAU N° 2

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Chlore en Cl...	0,210	0,228	0,192	0,140	0,070	0,098	0,134	0,184	0,165	0,140	0,105	0,134	0,134	0,105	0,070	0,128	0,140
<u>PETIOLES</u>																	
Chlore, en Cl...	0,0685	1,106	1,298	1,430	1,448	1,574	1,723	1,739	1,895	2,055	2,271	2,162	2,280	2,400	2,620	2,880	2,874

7 - EVOLUTION DU CHLORE DANS LES LIMBES ET LES PETIOLES EN  
FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA PLANTE MURE

On relève les concentrations suivantes (% de matière sèche

(voir tableau n° 2 page précédente (139

Dans les limbes, la concentration est peu élevée et de variations très faibles quelque soit l'âge de l'organe. Toutefois, c'est dans le jeune limbe central que sa concentration est la plus élevée.

Par contre, les quantités de cet élément, trouvées dans les pétioles sont, en comparaison, très importantes. L'accumulation est très régulièrement croissante avec l'âge.

Le chlore des chlorures, dissous dans les solutions nutritives et transporté par la pétiole, n'est pas absorbé par l'organe assimilateur. Seule une fraction des cations, combinés au chlore, pénètre dans celui-ci. Il en résulte un accroissement de cet anion dans la pétiole au fur et à mesure de son vieillissement. Cl ne semble pas jouer par lui-même un rôle important dans les phénomènes d'assimilation. Ces données expliquent l'accumulation de Cl dans les feuilles totales actives avec le vieillissement (page 47).

L'évolution de l'élément présente un caractère nettement opposé à celui du soufre.

\*

\* \* \*

...

8 - EVOLUTION DU FER, DE L'ALUMINE, DE LA SILICE DANS LES LIMBES ET PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE de LA FEUILLE (AU TERME DE L'EVOLUTION DE LA PLANTE)

On relève les concentrations suivantes dans la matière sèche

(voir tableau n° I page suivante)

Les trois éléments se trouvent en quantités très faibles dans les deux parties de la feuille.

Ils sont toutefois plus élevés dans la matière sèche des limbes et augmentent avec le vieillissement.

Leur importance respective a été donnée pages

\*  
\* \* \*

9 - EVOLUTION DES MATIERES CELLULOSIQUES DANS LES LIMBES ET PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE

On relève les concentrations suivantes :

(voir tableau page <sup>142</sup> ~~141~~ - tableau n° 2)

Leur concentration est inférieure de 35 à 40 % dans les limbes. La teneur s'accroît plus rapidement avec l'âge du pétiole.

L'augmentation de la concentration est de 25 % dans les limbes et de 45 % dans les pétioles les plus âgés.

On observe une lignification du pétiole dès que diminue son activité.

\* \*

\* \* \*

...

TABIEAU N° 1

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup>	0,225	0,200	0,233	0,200	0,175	0,200	0,175	0,150	0,175	0,175	0,150	0,187	0,200	0,233	0,250	0,315	0,300
Silice en SiO <sub>2</sub>	0,260	0,200	0,266	0,233	0,200	0,300	0,300	0,240	0,300	0,320	0,240	0,310	0,240	0,200	0,240	0,300	0,460
<u>PETIOLES</u>																	
Fe <sup>2</sup> O <sup>3</sup> + Al <sup>2</sup> O <sup>3</sup>	0,212	0,350	0,225	0,200	0,212	0,250	0,266	0,300	0,300	0,266	0,300	0,250	0,312	0,350	0,312	0,325	0,300
Silice en SiO <sub>2</sub>	0,140	0,120	0,160	0,140	0,150	0,180	0,200	0,220	0,270	0,300	0,280	0,210	0,180	0,180	0,150	0,200	0,240

TABIEAU N° 2

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>LIMBES</u>																	
.....	8,00	8,800	8,409,00	10,2	9,70	10,0	9,80	10,2	10,4	10,0	10,2	9,80	10,1	9,700	10,3	10,1	10,1
<u>PETIOLES</u>																	
.....	10,4	11,4	10,9	13,4	13,2	12,9	13,3	13,1	12,9	13,5	13,2	13,2	14,4	14,3	14,9	15,2	15,3

10 - EVOLUTION DE L'ACIDE OXALIQUE DANS LES LIMBES ET LES  
PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA  
PLANTE MURE

Les concentrations sont les suivantes (en  $C^{20}O^4H^2, 2aq$ )

(voir tableau n° 1 page 144)

La formation de ce corps devient perceptible avec l'activité du limbe (5ème génération). Elle est une des conséquences de celle-ci;

Le limbe jeune, en voie de formation, n'en contient pas en quantités appréciables.

L'acide oxalique s'accumule rapidement. Il atteint le maximum de concentration dans le limbe le plus âgé de la périphérie du collet.

Il est peu représenté dans le pétiole quelque soit son âge.

D'après André (1), Wohryzek (2), il est résiduel des phénomènes respiratoires et se forme aux dépens des H.C. Herzfeld, Stoklasa indiquent qu'il prend naissance dans la synthèse protidique. Schutzenberger (3) a montré par ailleurs que cet élément est aussi un produit de régression cellulaire. Ce qui est confirmé par son accroissement avec le déclin de l'activité de la feuille.

Il est généralement admis que l'équilibre acido-basique est maintenu entre autres par neutralisation de cet acide aux dépens

(1) André : "Chimie végétale".

(2)(3) Wohryzek : "Chimie de l'Industrie du sucre".

TABIEAU N° 1

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Acide oxalique total	-	-	-	-	-	1,512	4,16	4,41	5,42	7,56	8,94	10,29	11,34	13,16	15,19	15,95	16,50
LIMBES	-	-	-	-	-												
PETIOLES	-	-	-	-	-												

présence en quantités infimes

TABIEAU N° 2

Age del'organe	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Oxalates solubles dans l'eau (C <sup>2</sup> O <sup>4</sup> H <sup>2</sup> 2 eq) (alcalins)	0,775	1,602	1,770	2,00	2,95	3,52	3,92	4,20	4,33	4,25	4,00	3,54
Acide oxalique soluble dans l'eau % du total	51,2	38,5	40,1	36,9	39,0	39,3	38,09	37,0	32,9	28,04	25,06	20,34

Centre



périphérie

du calcium. On trouve effectivement dans les tissus des cristaux d'oxalate de chaux.

Les résultats ci-après donnent la concentration en oxalate solubles dans l'eau au fur et à mesure du vieillissement du limbe.

(voir tableau n° 2 page 144)

Dès sa production en quantités appréciables, l'acide oxalique, en combinaisons solubles, est proportionnellement très élevé (6ème génération = 51,2 %). A ce stade, le maintien de l'équilibre acido-basique n'est obtenu qu'en partie par la formation d'oxalate de calcium. Ce sont les alcalins K et Na qui interviennent particulièrement dans la neutralisation. Il en est de même au cours de l'activité intense de l'organe.

Dans les limbes les plus âgés, la proportion d'oxalates insolubles s'élève rapidement. A ce stade, le calcium intervient plus spécialement dans le maintien de l'équilibre acido-basique.

Péterson (1) a observé des faits semblables sur d'autres plantes : chou, luzerne.

\*

\*

\*

..

..

...

---

(1) Péterson : Citation Demolon : "Croissance des végétaux cultivés", p. 258

11 - EVOLUTION DE L'EXTRACTIF ORGANIQUE NON AZOTE DANS LES LIMBES  
ET LES PETIOLES EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE

La détermination de l'extractif organique non azoté est obtenue par différence suivant les indications données par André (1). Bien que peu précis, ce procédé permet cependant d'utiles comparaisons.

Ci-dessous, figurent les résultats obtenus (% de matière sèche).

(Voir tableau n° 1 page suivante)

La concentration en hydrates de carbone des pétioles est plus élevée que celle des limbes d'âge correspondant (25 % en moyenne). Elle diminue parallèlement avec le vieillissement des 2 organes, mais demeure cependant plus forte pendant le stade de grande activité.

L'ajout, à ces résultats, de l'ensemble : matières cellulosiques et acide oxalique, déterminés d'autre part, donne une valeur plus réelle de l'évolution des matières hydro-carbonées (saccharides, amidons, dextrines, matières grasses...). On obtient les valeurs ci-dessous :

(147)  
(voir page 144<sup>f</sup> - tableau n° 2) ...

(1) André. Chimie végétale, p. 515

TABIEAU N° 1

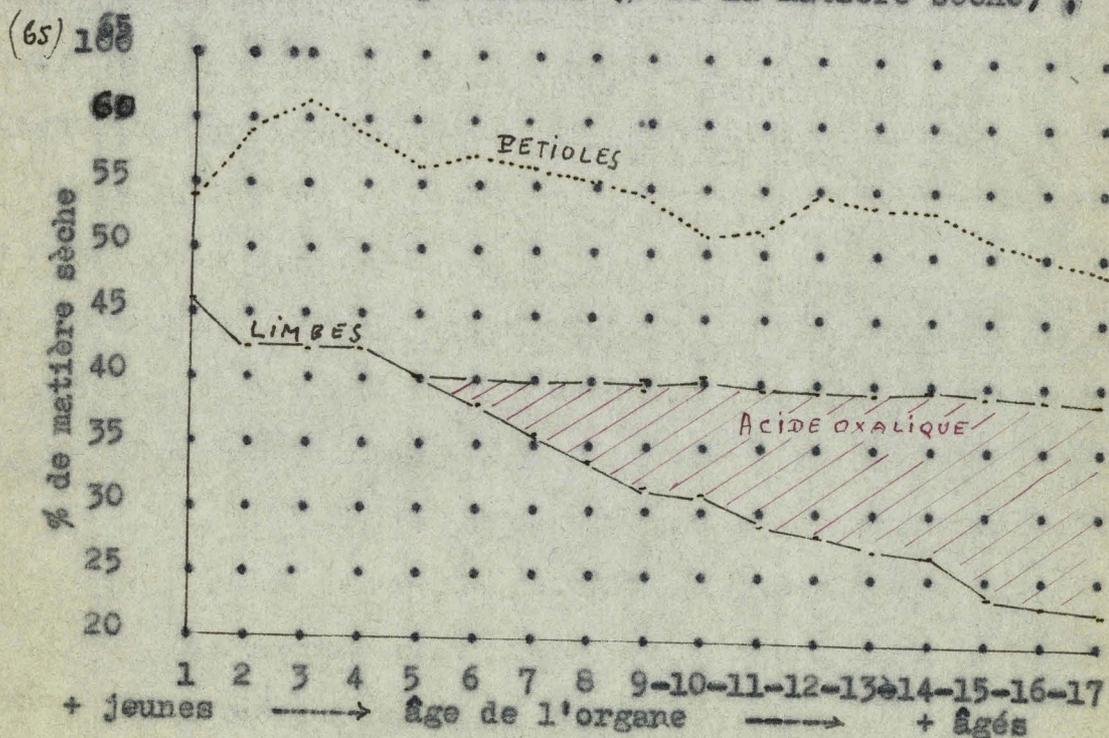
Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
LIMBES	5375	5254	5095	5023	5003	48,68	49,67	48,39	47,76	50,44	49,53	48,38	48,65	49,35	48,32	47,77	49,14
PETIOLES	6473	6997	7213	7265	6938	7063	69,32	70,63	67,61	65,53	65,34	69,12	68,73	67,95	65,97	65,17	64,76

TABIEAU N° 2

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
LIMBES	4775	4374	4255	4123	3963	37,47	35,51	34,18	32,14	32,48	30,59	27,89	27,51	26,09	23,43	21,52	22,04
PETIOLES	5433	5857	6123	5925	5618	57,73	56,02	55,80	54,71	52,03	52,14	55,92	54,33	53,65	51,07	49,97	49,66

Dans les limbes on note une régression rapide des hydrates de carbone, proportionnelle à l'âge physiologique. Elle est de 50 % dans les plus âgés.

Dans le pétiole, l'accumulation est toujours supérieure à celle du limbe d'âge correspondant. La concentration est relativement stable au cours de la période active de l'organe. Sa régression est peu importante dans le pétiole le plus âgé. Les courbes ci-dessous sont expressives (% de la matière sèche) :



Elles font ressortir également l'importance de la formation de l'acide oxalique en fonction de l'âge de la feuille.

\* :

\* : \* :

c) Examen des matières minérales :

Les résultats suivants relatent l'évolution des éléments minéraux en fonction de l'âge physiologique du limbe et du pétiole de la plante mure.

(voir tableau page 150)

Ceux-ci permettent les déductions suivantes :

Calcium et magnésium.

Leur évolution présente les mêmes caractéristiques que dans la matière sèche de la feuille totale (page 129). L'accumulation est régulière avec l'âge du limbe. Elle est deux fois moins importante dans le pétiole correspondant. Il y a migration vers le limbe, migration en corrélation avec l'âge de ce dernier. On observe également une proportionnalité dans l'absorption des deux cations pendant toute la période active de la feuille.

Potassium et sodium. a) Dans les limbes :

La concentration en potassium atteint son maximum dans les cendres des plus jeunes organes. Au cours de l'âge de grande activité (6ème et 12ème génération), la quantité de ce cation reste relativement stable. Dans les limbes âgés périphériques, la régression est sensible (20 % environ). Il y a migration vers les limbes jeunes.

Le phénomène est de sens opposé pour le sodium. Na est en faible proportion dans le limbe jeune central. Sa concentration

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
							a/										
							<u>LIBRES</u>										
CaO	2,67	6,52	6,43	7,15	7,64	7,89	8,97	8,72	9,33	10,33	9,93	9,94	10,30	10,70	9,89	10,48	11,31
MgO	5,64	6,56	6,06	6,88	7,41	7,22	9,07	8,54	8,98	10,10	9,76	9,27	9,80	9,83	11,27	9,71	10,49
K <sub>2</sub> O	55,76	47,43	47,36	42,79	42,04	52,23	46,26	46,42	51,47	43,31	45,56	40,06	39,20	41,71	39,07	38,67	35,94
Na <sub>2</sub> O	7,34	14,29	15,88	17,06	20,22	10,85	9,47	13,87	8,36	12,20	11,93	17,87	18,65	19,20	19,92	18,55	20,26
SO <sub>3</sub>	4,46	6,26	7,88	8,24	8,37	9,01	10,87	9,96	10,54	11,29	11,76	13,35	12,35	12,00	11,27	12,08	12,60
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	17,29	10,59	10,21	9,79	8,40	7,05	7,34	5,77	5,17	5,41	4,66	4,01	3,51	3,37	3,21	2,89	2,35
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> +Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	2,25	1,66	1,78	1,64	1,33	1,38	1,26	0,98	1,01	1,06	0,83	0,98	1,00	1,16	1,23	1,48	1,47
Cl	2,10	1,85	1,47	1,15	0,55	0,69	0,96	1,19	0,61	0,85	0,56	0,70	0,67	0,53	0,34	0,60	0,68
SiO <sub>2</sub>	2,60	1,66	2,03	1,92	1,52	2,07	2,16	1,56	1,74	1,95	1,78	1,26	1,20	1,00	1,18	1,41	2,25
							b/										
							<u>PEPIQUES</u>										
CaO	2,60	3,22	3,23	3,90	3,63	3,86	4,04	3,78	3,63	3,74	3,98	4,39	4,79	5,25	5,02	4,28	5,54
MgO	3,95	3,98	4,08	3,93	3,73	4,22	4,37	4,10	3,86	4,36	4,35	4,73	4,88	4,90	4,49	4,13	4,55
K <sub>2</sub> O	59,43	52,36	54,54	49,06	48,30	53,84	56,87	56,52	50,60	54,60	53,65	50,32	49,72	54,84	52,52	53,86	48,57
Na <sub>2</sub> O	10,30	11,84	11,25	14,35	12,83	11,66	7,80	8,50	11,98	13,00	12,62	12,65	15,16	11,15	14,17	16,06	19,40
SO <sub>3</sub>	3,95	3,04	2,88	3,47	2,40	3,54	4,04	4,32	5,09	2,42	2,31	2,43	2,83	2,61	2,67	3,08	3,62
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	7,81	9,30	8,82	9,25	7,50	7,52	7,28	6,04	5,36	5,08	4,57	4,08	3,84	3,49	3,28	3,36	1,91
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> +Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	1,88	2,21	1,89	1,56	1,48	1,72	1,74	1,80	1,65	1,45	1,58	1,48	1,84	1,90	1,62	1,50	1,32
Cl	6,07	9,79	10,90	11,15	10,13	10,86	11,30	10,73	10,45	11,22	11,94	12,79	13,45	13,05	13,62	12,96	12,64
SiO <sub>2</sub>	1,24	1,06	1,34	1,09	1,05	1,24	1,31	1,32	1,54	1,64	1,47	1,24	1,06	0,98	0,78	0,90	1,05

supérieure à 40 % environ, reste peu fluctuante pendant l'âge d'activité intense, marquant ainsi son rôle alimentaire. Une accumulation marquée de ce cation s'observe dans le limbe âgé.

On relève, dans les cendres de l'organe assimilateur, un antagonisme assez net dans l'évolution de K d'une part, et de Ca et Mg, d'autre part, et, d'une façon moins précise, entre K - Na.

b) Dans les pétioles :

La concentration en K reste sensiblement constante. Elle est indépendante de l'âge, sauf toutefois pour le pétiole central où elle est supérieure d'environ 10 %.

La présence de K est toujours plus élevée dans le pétiole que dans le limbe correspondant.

La concentration en sodium s'avère relativement stable pendant la durée de l'activité de la feuille. Une accumulation marquée (40 % environ) s'observe dans le pétiole âgé.

Phosphore.

Son évolution dans les cendres est remarquable :

- sa concentration dans les limbes jeunes est 2 fois plus élevée que dans les pétioles correspondants.
- Pendant l'âge de grande activité, P est en régression régulière et parallèle dans les deux organes : la concentration demeure cependant élevée (10 à 4 %). Le phosphore tend à disparaître des organes inactifs, surtout pour le limbe, où les concentrations extrêmes présentent des différences énormes.
- Il y a migration intense de cet élément vers l'organe assimilateur jeune.

Soufre.

Il s'accumule dans les cendres, parallèlement à l'activité du limbe. Sa concentration cesse d'augmenter dans l'organe âgé. Mais sa présence reste alors élevée, à l'opposé du phosphore.

Dans les cendres du pétiole, la concentration est moins élevée (de 50 %). On n'observe pas de variations sensibles de cet anion en fonction de l'âge de l'organe.

Chlore.

De même que dans la matière sèche (page 140), on observe, dans les cendres du limbe, un antagonisme entre l'absorption de cet élément et celle du soufre. Sa concentration y est par ailleurs très faible avec maximum dans l'organe jeune. Cet anion ne peut donc être rangé dans la catégorie des éléments "constructeurs" de matière.

Par contre, les concentrations relevées dans les cendres du pétiole sont importantes (20 fois plus élevées que dans le limbe correspondant). Il y a accumulation proportionnée à l'âge de l'organe concourant à sa minéralisation.

On constate une certaine corrélation pour les cendres du pétiole, dans l'évolution de Na, Cl et Ca.

L'antagonisme observé entre Cl et S, dans l'organe assimilateur n'apparaît pas dans l'organe de transport.

De l'ensemble de ces résultats, il apparaît que l'accumulation des éléments minéraux, principalement des cations, avec l'âge de la feuille, tend vers la création d'un effet "toxique", conduisant à l'inactivité et à la caducité.

\*

..

\*

\*

...

EVOLUTION DE L'EQUILIBRE IONIQUE DANS LE LIMBE ET DANS LE PETIOLE  
EN FONCTION DE L'AGE DE LA FEUILLE DE LA PLANTE MURE

Le tableau ci-dessous indique les concentrations ioniques, exprimées en milli-équivalents-gr. pour cent de la matière sèche, en fonction de l'âge du limbe et du pétiole de la plante au terme de l'évolution (2 Octobre).

Ces concentrations sont classées en 2 groupes pour chaque organe :

- a) concentration anionique
- b) concentration cationique

(voir tableau page 154

et tableau page 155)

Cette notation concrétise l'évolution minérale et son importance en fonction du vieillissement des organes considérés.

Elle fait apparaître :

Dans les limbes, un total anionique supérieur au total cationique pendant l'âge d'activité élevée (jusqu'à la 13ème génération). Ce excédent des anions est d'autant plus élevé que l'organe est jeune. Le vieillissement voit le total cationique prépondérant. Il s'ensuit une minéralisation proportionnelle de l'organe assimilateur.

Dans les pétioles, le total anionique n'est supérieur à la somme cationique que pendant le stade de développement des propres tissus de l'organe (jusqu'à la 5ème génération). Avec l'âge d'ac-

L I M B E S

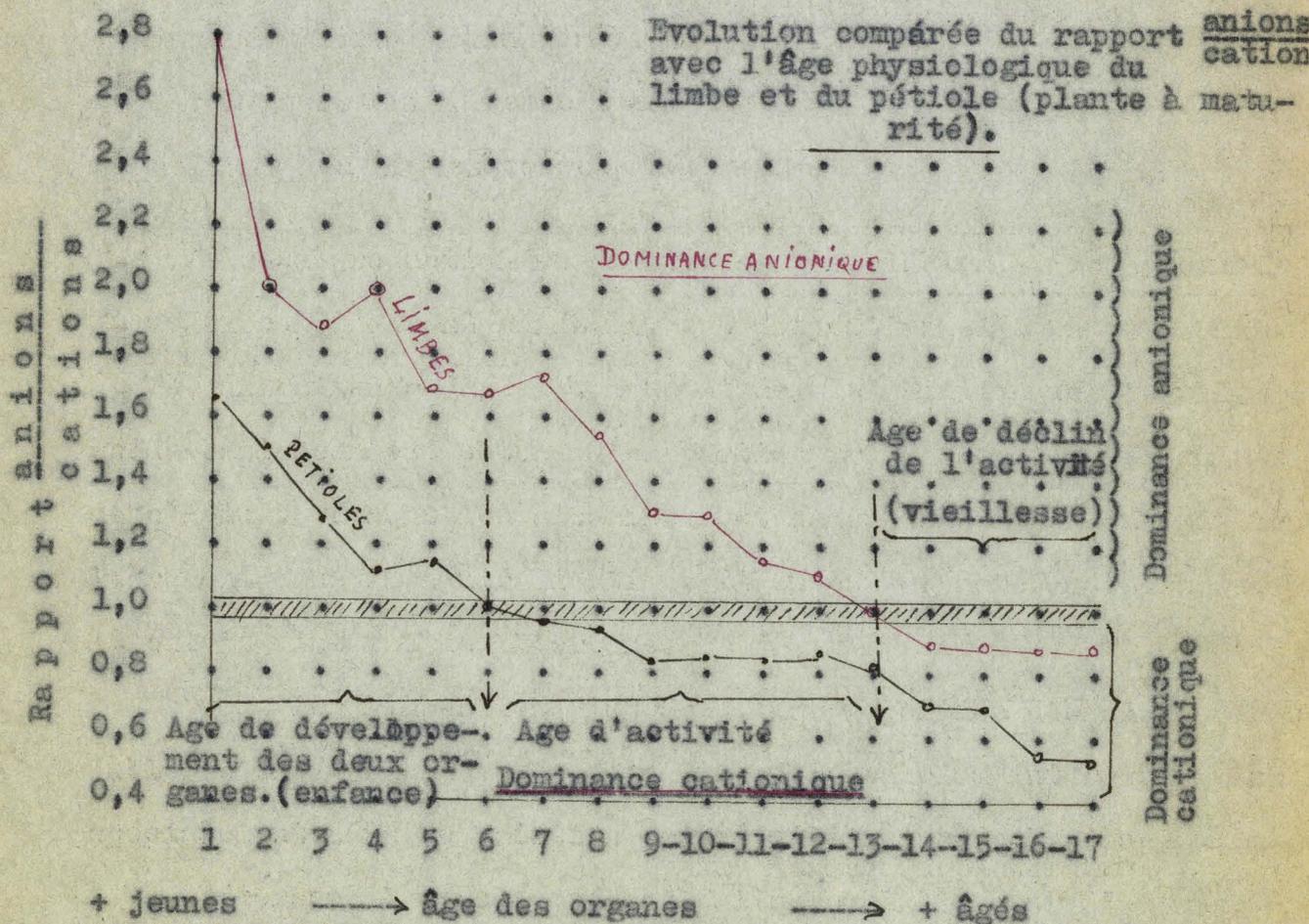
Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
ANTOMES : N .....	414	406	412	429	431	421	416	414	400	378	371	372	359	349	359	354	347
P .....	73	54	56	50	46	43	37	37	37	35	32	30	28	27	26	20	
S .....	11	18	25	26	27	32	37	38	45	46	53	62	60	57	69	64	
OL .....	6	5	5	4	2	3	3	5	3	4	3	4	4	3	2	3	4
Total antérieure .....	504	463	498	509	498	499	494	485	465	462	471	455	440	445	452	435	
GALLONS X .....	119	122	132	111	117	161	137	152	187	151	175	162	167	178	169	175	156
N <sup>o</sup> .....	23	55	67	67	85	50	42	69	46	64	69	109	121	124	130	137	133
Ca .....	10	28	30	31	36	41	44	47	57	60	64	73	76	72	79	82	
M <sup>g</sup> .....	28	40	40	41	49	52	63	66	77	83	88	88	98	99	115	103	107
Total cellonique .....	180	245	269	250	287	304	386	334	367	358	396	426	459	477	486	484	478
Rapport antions cellions .....	2,80	1,97	1,89	2,03	1,72	1,64	1,74	1,47	1,32	1,29	1,16	1,10	0,99	0,92	0,91	0,93	0,91

PETIOLES

Age de l'organe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<u>ANIONS</u> N .....	274	224	182	165	187	170	171	165	170	185	178	160	164	156	160	146	146
P .....	37	44	40	50	44	46	47	43	41	39	37	29	27	28	27	22	18
S .....	11	8	8	11	8	13	15	18	23	11	11	10	12	12	13	17	20
Cl ; .....	19	31	36	40	41	44	48	50	53	57	64	60	64	67	73	81	80
TOTAL ANIONIQUE .....	341	307	272	266	280	273	281	276	267	292	290	259	267	263	273	266	264
<u>CATIONS</u> K .....	143	126	138	134	147	166	195	200	195	213	217	181	179	215	215	255	234
Na .....	37	43	40	59	59	54	38	46	70	76	77	68	83	66	88	115	142
Ca .....	10	13	14	18	19	20	22	22	24	24	27	26	29	34	35	34	45
Mg .....	22	22	24	25	27	30	33	34	35	40	41	40	41	45	43	46	52
TOTAL CATIONIQUE .....	212	204	222	236	252	270	278	302	324	353	362	315	332	360	381	450	473
Rapport $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$ .....	1,65	1,50	1,22	1,12	1,11	1,01	1,01	0,91	0,82	0,82	0,80	0,82	0,80	0,73	0,71	0,59	0,55

tivité intense du limbe correspondant, le total cationique est toujours supérieur, sans variations notables. Au seuil de l'inactivité, la prépondérance des cations s'accroît rapidement. Il s'en suit également une minéralisation de l'organe.

Le graphique suivant précise ces observations;



Ces courbes corroborent les différentes phases d'activité déjà relevées en fonction de l'âge de la feuille. L'expression des résultats en milli-équivalents fonctionnels apporte une nette différenciation dans l'absorption de certains éléments. C'est ainsi que l'ion Mg est toujours absorbé en plus grande quantité que l'ion Ca.

L'évolution de rapport  $\frac{\text{anions}}{\text{cations}}$  trouve une explication dans

les considérations suivantes (1) :

Les ions absorbés ont des rôles spécifiques distincts :

- les ions négatifs, tels que N, P, S sont constitutifs des molécules organiques élaborées dans les phénomènes de synthèses.

A ce titre, ils participent à la "construction" de la matière.

- les ions positifs ne sont généralement pas constitutifs des molécules organiques. Ils interviennent plus spécialement dans la détermination de l'état de dispersion des liquides cytoplasmiques protéiques principalement, à fonctions acides.

- Pour que le développement des actions synthétiques se constitue, il est nécessaire qu'il y ait suffisamment d'ions négatifs. Les ions positifs, en excès, sont inutiles dès que la neutralisation des fonctions acides résultant du métabolisme, est assurée (équilibre acido-basique).

C'est ainsi que la somme anionique est dominante pendant l'âge de développement des tissus et celui de l'activité assimilatrice intense du limbe (jusqu'à la 13ème génération).

Ces résultats sont comparables à ceux obtenus dans les feuilles totales actives et dans la souche correspondante au cours du vieillissement de la plante (pages 88 et suivantes).

Les rôles spécifiques des ions sont accompagnés de rôles secondaires importants. A cet égard, nous avons signalé les exceptions de l'anion chlore (pages 140 et 152) et du cation Mg (pages 130 et 149 ).

\* \* \*  
\* .. \*  
.. ..

---

(1) V. HOMES : "L'alimentation minérale des plantes", page 107.

- CONCLUSIONS -

L'évolution et le rôle des éléments : phosphore, magnésium et sodium apparaissant d'un intérêt capital dans la nutrition minérale de la plante étudiée, nous donnerons d'abord les conclusions que l'étude de leur métabolisme permet de déduire de nos observations et analyses :

Phosphore -

Sa concentration est maximum dans la matière sèche du système foliacé dès le début de la végétation (p. 32 ). Sa régression est importante au cours de la seconde phase végétative.

Dans la souche correspondante, sa concentration est supérieure à celle des feuilles pendant la phase de condensation glucidique intense.

Il y a migration de l'élément des feuilles vers la souche.

Son rôle est intimement lié à la synthèse et au métabolisme des glucides (p. 34 ).

Dans les feuilles, la disparition des composés protidiques est suivie d'une régression proportionnelle de P (p. 39 ).

Dans la souche, si la régression des principes azotés est proportionnée à l'âge de la plante, P se maintient élevé comparativement.

Cet anion a une action "catalytique" en même temps qu'un rôle de "véhicule" dans l'accumulation glucidique.

L'amélioration de la plante par sélection est parallèle à l'augmentation de la concentration du phosphore dans les matières

minérales de la souche.

Comparé à l'évolution du potassium, l'anion phosphorique est en régression continue avec l'âge des tissus aériens. Dans la souche, au contraire, les deux éléments sont dans un rapport constant pendant la période de tubérisation intense. A ce stade, leur action est liée à la synthèse glucidique.

A la maturité de la plante, on observe une migration du phosphore des feuilles vers la souche. La migration du potassium est de sens opposé. On constate la même analogie dans l'évolution comparée du phosphore et du sodium.

Comparé à l'évolution du calcium, il y a dans les feuilles régression de P. Dans la souche correspondante l'augmentation des deux éléments est solidaire (p. 75).

L'évolution comparée de P et Mg (p. 80) est remarquable :

Dans le système foliacé, le rapport  $\frac{P}{Mg}$  est sensiblement constant pendant la phase d'élaboration protidique intense.

Avec la disparition progressive des composés azotés formés le phosphore migre plus rapidement que le magnésium vers la souche. Au cours de la seconde phase végétative, le rapport  $\frac{P}{Mg}$  est constant : les deux éléments interviennent solidairement dans la condensation glucidique.

La formation des jeunes feuilles centrales (p. 94) mobilise surtout du phosphore et de l'azote. L'équilibre acido-basique y demeure inchangé avec l'âge de la végétation.

Dans la feuille "caduque" (p. 99), l'azote et le phosphore disparaissent en majeure partie. L'élimination de ce dernier est de beaucoup la plus importante.

Avec le vieillissement de la feuille "active" (p. 107), la

régression de N et de P est continue et parallèle. L'absorption de P est cependant supérieure tant que l'organe assimilateur n'atteint pas son développement normal.

Le phosphore est indispensable à la formation et au développement de la jeune feuille. A ce stade, l'anion phosphorique et le cation magnésium agissent solidairement (p. 107).

Quel que soit l'âge physiologique de la feuille, le "limbe" est plus riche en phosphore que le "pétiole" correspondant. C'est dans l'organe assimilateur jeune que la concentration est maximum (p. ). Il disparaît rapidement dans l'organe inactif périphérique.

Au cours de l'âge d'"activité" du limbe, il y a corrélation positive entre N protéique et P. La relation est de même ordre dans l'organe de transport.

#### MAGNESIUM -

Dès le début de la végétation, sa concentration est maximum dans la matière sèche des feuilles "actives".

Dans la souche correspondante, il y a accroissement continu de Mg, surtout au cours de la seconde phase végétative (accroissement prépondérant de la souche) (p. 79).

Mg manifeste une migration intense des feuilles vers la souche au cours de la période de tubérisation.

A ce stade, l'élément joue à la fois un rôle de "constructeur de matière" (comme les anions) et de "catalyseur" (p. 80).

Les relations entre P et Mg sont données page

Le rapport  $\frac{CaO}{MgO}$  augmente dans les feuilles "actives" surtout en fin de végétation. Dans la souche, le phénomène est

de sens opposé : la migration de Mg est plus rapide que celle de Ca.

Dans l'organe assimilateur, Mg n'intervient qu'avec l'installation des phénomènes chlorophylliens (p. 94).

Le rapport  $\frac{\text{CaO}}{\text{MgO}}$  augmente avec l'âge physiologique de la feuille "active" : l'augmentation de la concentration du magnésium est beaucoup moins importante que celle de Ca (p. 101).

Dans les jeunes générations de limbes, Mg est prépondérant par rapport à Ca.

Pendant la période "active" de l'organe assimilateur, le rapport  $\frac{\text{CaO}}{\text{MgO}}$  reste invariable (p. 131).

Exprimé en milli-équivalents absorbés, Mg est supérieur à Ca.

De ces faits, on peut conclure que même en l'absence de phénomènes de carence nettement caractérisés, la pénurie de Mg dans le milieu nutritif, peut freiner la condensation glucidique.

### SODIUM -

La concentration en Na augmente dans la matière sèche des feuilles "actives" au cours de la végétation. Quantitativement, cette augmentation est très importante.

Dans la matière sèche, le rapport  $\frac{\text{Na feuilles}}{\text{N a souche}}$  montre une migration de l'élément de la souche vers les organes aériens (R 59).

La betterave, contrairement à beaucoup de plantes supérieures (céréales principalement) possède une grande aptitude à absorber Na.

La sélection en vue d'un rendement plus élevé en saccharose n'a pas modifié le caractère halophytique de la plante.

Le sodium est alimentaire pour la plante (p. 60).

L'évolution de Na est dans l'ensemble comparable à celle du potassium. Cependant dans le développement de la jeune feuille l'intervention de K est nettement plus importante. Par contre, il y a migration intense de Na vers les feuilles âgées.

Au cours de la végétation, il existe une corrélation dans l'évolution comparée de Na, K et P (page 64).

L'augmentation de la concentration de Na coïncide avec l'activité accrue de l'organe assimilateur. A ce stade, il y a proportionnalité entre les éléments Na et K (p. 133 et 135).

Le rapport  $\frac{K^{2O}}{Na^{2O}}$  diminue régulièrement dès le seuil de l'activité réduite de la feuille.

Le sodium apparaît nécessaire à la nutrition minérale normale de la plante.

#### CONCLUSIONS D'ORDRE GENERAL

Des principes et des normes que nous avons précédemment établis, et des observations exprimées, relative à d'autres éléments que nous avons été amenés à étudier, nous pouvons donner quelques aperçus plus généraux sur le métabolisme général de la plante :

##### - Evolution de l'azote.

Dans le système foliaire, la protéogénèse demeure intense au cours de la première phase végétative (accroissement prépondérant des feuilles). Le rôle de l'élément y est indispensable (page 25).

L'accumulation de N minéral non utilisé s'accroît dans la seconde phase végétative où la protéogénèse est ralentie (p. 29).

Dans la souche correspondante, la régression de N est rapide.

L'accroissement de la concentration glucidique est antagoniste de l'existence des composés protidiques (p. 25). Ce fait est important au point de vue génétique.

Dans les deux organes, il y a corrélation entre N et K absorbés au cours de la végétation (p. 54). D'une façon générale, la même analogie existe entre N et Na (p. 63).

La formation rapide et intense des jeunes feuilles centrales est subordonnée à une absorption élevée d'azote (p. 94).

Dès que la feuille perd son activité assimilatrice (caducité) l'azote disparaît en majeure partie (p. 99).

Dans la feuille en activité, l'absorption de l'azote est plus rapide que les autres éléments (p. 104). Sa régression est proportionnelle à l'augmentation de la concentration en matières minérales absorbées (p. 105).

La concentration en N organique est beaucoup plus élevée dans le limbe que dans le pétiole correspondant. L'azote minéral est en relation inverse.

Dans le limbe et le pétiole correspondant, il y a corrélation entre N protéique et le phosphore pendant l'âge actif (p. 137).

#### - Evolution du soufre.

Son absorption est importante dans la matière sèche des feuilles et de la souche dès le début de la végétation (analogie avec les anions P et N).

L'élément intervient dans la phase initiale du développement comme "constructeur de matière" (p. 41).

Dans la matière sèche des feuilles "actives", la concentration reste élevée au cours de la première phase végétative.

On constate une corrélation positive entre N et S pendant toute la végétation.

Dans la souche, la régression est très importante au cours de la période de condensation glucidique. Sa participation à celle-ci est peu marquée. Quantitativement, elle est cependant plus importante que celle de N (P. 44).

La concentration de S dans les limbes d'une plante est relativement élevée. Elle augmente avec l'âge d'activité et l'organe (p. 138). Pendant cette période, la concentration, plus faible, reste inchangée dans le pétiole. Elle n'augmente qu'au seuil de l'inactivité.

#### - Evolution du chlore.

La matière sèche des feuilles renferme des quantités importantes de Cl (des chlorures) qui s'accumulent avec l'âge de la végétation.

Sa participation personnelle aux phénomènes d'assimilation est négligeable (p. 47).

Dans la souche, les concentrations sont faibles et régressent avec l'accroissement de la concentration glucidique.

L'absorption de Cl et Na est caractéristique de l'halophyl de la plante (p. 48).

Il y a antagonisme dans l'absorption de Cl et de S.

Avec l'âge physiologique de la feuille, les concentrations en Cl et Na augmentent régulièrement.

C'est dans le pétiole que Cl s'accumule.

Les limbes en contiennent peu quel que soit leur âge (p. 113)

Dans ces derniers, les concentrations en sodium sont de sens contraire à celles de Cl (p. 113).

- Evolution du potassium.

Sa concentration est maximum dans la plante jeune. Il est absorbé avec facilité. Quantitativement, c'est le plus important élément minéral (p. 50).

Sa concentration est plus élevée dans le système foliaire. Il intervient dans l'élaboration protidique (p. 50).

Dans la souche, il y a migration de K vers les feuilles au cours de la végétation. Cependant, il reste invariable au cours de la tubérisation intense.

Sa participation à la migration et à la condensation glucidique est indispensable (p. 51).

Dans la partie aérienne, il y a corrélation entre K et N au cours du cycle végétatif (p. 54).

Comparé à l'évolution du phosphore, il y a proportionnalité dans les feuilles pendant la première phase d'accroissement. L'intervention des 2 éléments est solidaire dans le métabolisme des protides (p. 57). Dans la seconde phase, P est en régression alors que l'absorption de K reste élevée jusqu'à la maturité.

Dans la souche, le rapport  $\frac{K^{20}}{P^{20}}$  est stable au cours de la tubérisation. On enregistre ensuite une migration de K de la souche vers les feuilles. Le phénomène est de sens opposé pour le phosphore.

Une partie du potassium absorbé ne participe pas aux phénomènes de migration et de condensation glucidique (p. 57).

Il y a corrélation dans l'absorption de K et Na (p. 66). Les deux éléments sont en régression proportionnelle à l'accroissement

de la concentration glucidique dans la souche.

Dans le système foliacé, il n'y a pas de corrélation entre les concentrations en K et l'ensemble des hydrates de carbone élaborés (p. 86 ).

Dans l'élaboration et le développement des jeunes feuilles centrales, le potassium n'intervient puissamment qu'avec l'installation des phénomènes chlorophylliens (p. 105 ).

La concentration en K est plus élevée dans les pétioles que dans les limbes correspondants (différence avec Na) (P. 113 ).

#### - Evolution du calcium.

Dans la matière sèche des feuilles actives, l'absorption est maximum dès le début de la végétation.

Dans la formation des jeunes feuilles centrales, le calcium n'intervient puissamment qu'avec l'installation des phénomènes chlorophylliens (analogie avec le potassium) (p. 94 ).

Le calcium s'accumule dans les feuilles d'activité amoindrie (caducité) (p. 101 ).

C'est dans l'organe assimilateur (limbe) que la concentration en Ca est la plus élevée (p. 113 ).

Dans le limbe âgé, le calcium intervient plus spécialement dans le maintien de l'équilibre acido-basique (p. 145 ).

Dans la matière sèche de la souche, la régression est continue au cours du cycle. Par contre, l'accroissement de la concentration est sensible dans les matières minérales.

Le calcium et le phosphore sont associés dans la condensation glucidique (p. 76 ).

- Evolution du fer, de l'alumine et de la silice.

a) Fer. Il est quantitativement faible dans les feuilles et dans la souche correspondante.

Le maximum de concentration se trouve dans la jeune feuille centrale. Son rôle est essentiel dans le développement de celle-ci (p. 83).

Il y a régression dans la plante au cours du vieillissement.

b) Alumine, n'existe qu'en faibles quantités, supérieures toutefois à celles du fer.

Les concentrations sont identiques dans les feuilles et dans la souche.

L'évolution présente les mêmes caractères que celle du fer.

c) Silice. Le système foliaire est relativement riche en cet élément. Sa concentration y demeure inchangée au cours de la végétation.

La concentration dans les limbes est plus élevée que dans les pétioles correspondants (p. 114).

Son rôle dans la rigidité des feuilles semble négatif (p. 114).

Dans la souche, il y a élimination avec la période de tubérisation (p. 85).

- Evolution de l'acide oxalique dans les feuilles.

Sa formation est intense dans les feuilles actives de la jeune plante. Elle diminue sensiblement avec le vieillissement.

Ce corps est absent des jeunes feuilles centrales.

Sa concentration est maxima dans la feuille caduque (p. 100).

C'est dans l'organe assimilateur (limbe) qu'il se trouve en majeure partie. Il est déterminant du seuil de l'activité de cet organe (p. 143).

Dans le limbe "actif", la proportion d'oxalates solubles (oxalates alcalins) est très élevée. Cette proportion diminue rapidement avec l'âge de l'organe. A ce stade, le calcium intervient plus particulièrement au maintien de l'équilibre acido-basique.

- Evolution du rapport anionique/cationique.

a) Dans les feuilles totales "actives".

Au début de la végétation, la somme anionique est supérieure par suite de l'intervention massive des "constructeurs de matière" : N, P et S (p. 90).

Dès que cesse la période d'accroissement prédominant des feuilles, le rapport est inférieur à l'unité : il y a minéralisation relative des organes aériens.

b) Dans la souche correspondante.

La somme anionique est toujours supérieure à la somme cationique. Cette suprématie s'accroît rapidement avec l'augmentation de la concentration glucidique dans laquelle l'ensemble anionique apparaît de première importance (p. 89-90)

Dans l'étude de la feuille, en fonction de son âge physiologique, on constate que :

- dans le limbe, la somme anionique est supérieure à la somme cationique pendant toute la période d'activité de l'organe (p. 153)
- dans le pétiole, ce total n'est supérieur que pendant le stade du propre développement de l'organe.

Au seuil de l'inactivité, la prépondérance cationique s'accroît, amenant, avec la minéralisation relative des organes, des phénomènes de "toxicité" favorisant la caducité (p. 152).

- BIBLIOGRAPHIE -

- ANDRE G.- Chimie Agricole (Chimie végétale). Baillièrre et fils  
Paris, 1914.
- BARBIER G.- Recherches sur la fertilisation, 1938, p. 190
- BERTRAND G.- Importance de S dans la fertilisation.  
Ann. Sc. Agr., 1927- 1930- 1936
- BONGY E.- Chimisme de quelques hybrides de betteraves. Thèse  
Fac. Sc. Paris, 1939
- BRUNEL - Traité pratique de chimie végétale. Frère, Tourcoing, 1948
- COLIN H.- Activité photosynthétique des feuilles, I.B.A.B. 1940  
" L'amélioration de la betterave à sucre et les lois de  
la physiologie, I.B.A.B., 1941.
- DECAUX - Dix ans de recherches à l'Institut Belge pour l'amélioration  
de la betterave.
- DEMOLON A.- Croissance des végétaux cultivés. Dunod, Paris, 1950
- DE ROUBAIX J.- Etude sur la physiologie et le chimisme de la betterave  
sucrière. Industrie Belge. Bull. N° 5. 1941.  
" Activité photosynthétique des feuilles, I.B.A.B., 1941
- DE VILMORIN R.- L'eau en défaut, facteur limitant de la croissance  
de la betterave. C.R. Ac. Agr., 1936.
- GAGNE J.B.- Cours de Chimie agricole. La betterave. Institut  
Agricole. Beauvais, 1950.
- GAROLA G.V.- La pratique de la fumure. Baillièrre et Fils, Paris 1925
- GAROLA (Melle) et GADIER - Effet positif de Na sur la migration  
du sucre. Ann. Sc. Agr., Septembre 1950.
- GUILLIN R.- Analyses agricoles. Baillièrre et Fils, PARIS, 1925
- GUYON - Recherches sur la fertilisation, 1939, p. 128.

- HOCQUETTE M. et Melle BUSTRAEN - Forme glucidique de P dans la  
synthèse protidique. Bull. Soc. Bot. N. Fr. N°2, 1953
- HOMES V.- L'alimentation minérale des plantes. Masson, Paris, 1953
- JORET G.- Etude comparée des sols de culture intensive, Ann. Sc.  
Agr. 1950.
- " Importance de Na sur les rendements de betterave. Ann.  
Sc. Agr. Septembre 1950.
- LEONARD et BEAR.- Agr. Exper. Station. New-Jersey. Bull. 732. 1950
- MAUME L.- Contrôle biochimique de la nutrition des plantes culti-  
vées. Bull. Tech. Inf., Ministère de l'Agriculture, n°81  
1953.
- VAN GINNEKEN H.- Composition minérale des feuilles et collets de  
betteraves. Institut Voor Rationale Suikerproductie.  
Bergen Op. Zoom. Néerland. Octobre 1952.
- WILLIAM A.- Translocation des hexoses en saccharose. I.B.A.B.,  
N° 5, 1945.
- Dr WORHYZECK - Chimie de l'Industrie du sucre. Ch. Béranger,  
Paris, 1931.

\*  
\* \* \*  
\* \* \*

