Formation et utilisation des réserves en sucres et en amidon dans les parties aériennes du clémentinier en Corse.

J. MARCHAL et M. FOLLIOT *

ACCUMULATION AND UTILIZATION OF SUGARS AND STARCH IN THE AERIAL PARTS OF CLEMENTINE TREES IN CORSICA.

J. MARCHAL and M. FOLLIOT.

Fruits, Numéro spécial Agrumes 1992, p. 228-240.

ABSTRACT - Inter and intra-annual variations in carbohydrates contents (sucrose, fructose, glucose and starch) were measured on nine-year old clementine trees with a view of assessing the role of each organ in the accumulation of reserves.
The intra-annual variation was estimated through a complete analysis of adult trees at six different stages of their annual cycle : harvesting, winter resting period, spring flush, fruit setting, automn flush and next harvesting. The inter-annual variation was obtained by extending the series of measures over three successive yields. Six trees were sampled for each stage.
Starch reserves accumulate after the harvesting season in woody organs essentially, and are mobilized for the spring flush of the following year.
Fruits constitute an important sink for carbohydrates, but these needs are entirely met by the intensive photosynthetic activity of the green parts during the three months preceding harvesting.

FORMATION ET UTILISATION DES RESERVES EN SUCRES ET EN AMIDON DANS LES PARTIES AERIENNES DU CLEMENTINIER EN CORSE.

J. MARCHAL et M. FOLLIOT.

Fruits, Numéro spécial Agrumes 1992, p. 228-240.

RESUME - La variation inter-annuelle et intra-annuelle des contenus en sucres (glucose, fructose, saccharose) et en amidon de clémentiniers, âgés de 9 ans cultivés à la SRA en Corse, permet de mesurer le rôle de chaque organe et la formation de ses réserves.
La variation intra-annuelle est obtenue en réalisant des bilans complets d'arbres à 6 stades du cycle annuel : récolte, repos végétatif, démarrage de la végétation, nouaison des fruits, émission de la pousse d'automne, récolte. La variation inter-annuelle est mesurée sur 3 récoltes successives. A chaque stade 6 arbres sont échantillonnés.
Les réserves en amidon, accumulées principalement dans les organes ligneux, après la récolte, sont utilisées durant le développement et la croissance des organes au printemps. Les besoins des fruits très importants en sucres ne sont pas assurés à partir de réserves de l'arbre mais par une photosynthèse très intense durant les trois mois précédant la récolte.

Les immobilisations minérales de mandariniers Wilking, âgés de 9 ans, cultivés en Corse ont été mesurées à la période de démarrage de la végétation (MARCHAL et LACOEUILHE, 1969). Un instantané à un stade du cycle annuel est ainsi obtenu ; il donne une idée des équilibres entre les éléments minéraux dans la plante et de ses besoins. Mais le rôle de chaque organe, au cours du cycle annuel, n'est pas révélé ; certains peuvent constituer des réserves temporaires qui permettront d'alimenter des organes néoformés et en particulier les fruits.

Les éléments minéraux sont certainement importants mais la connaissance des produits de la photosynthèse devrait apporter plus d'information sur l'élaboration des rendements. Dans ce but, des bilans ont été réalisés à différents stades du cycle annuel du clémentinier en Corse permettant l'étude de la variation intra-annuelle et également à la récolte des fruits 3 années successives (variation inter-annuelle à ce stade). L'évolution des réserves minérales a été suivie mais aussi celles en sucres et en amidon ; seule l'analyse de ces dernières est présentée dans cet article.

* CIRAD-IRFA - Service Physiologie-Biochimie - B.P. 5035
34032 MONTPELLIER CEDEX.

REALISATION PRATIQUE

Ce travail a été réalisé en Corse à la station INRA-IRFA (SRAC) sur le clémentinier. Un premier prélèvement est pratiqué à la récolte (récolte 1). Puis l'année suivante l'échantillonnage est effectué à 6 périodes. Le stade initial est fixé à la récolte, début décembre, lorsque la coloration de la peau est caractéristique des clémentines et que le rapport ESS/acidité libre est suffisamment élevé (récolte 2).

- Les autres prélèvements sont pratiqués :

- en période de repos végétatif (fin février),
- au démarrage de la végétation (fin avril),
- à la nouaison des fruits (fin juin),
- en période de croissance de la pousse d'automne (fin septembre),
- à la récolte des fruits (récolte 3).

Le choix des arbres.

Les arbres, de même âge (9 ans à la première récolte) ont été prélevés dans une même parcelle de clémentiniers greffés sur bigaradiers. La production et la croissance de tous les arbres de cette parcelle (mensurations du tronc, de la frondaison) ont été suivies depuis la plantation. Il est ainsi possible de faire un choix statistique d'arbres représentatifs de cette parcelle et comparables d'une date d'échantillonnage à l'autre. La population n'est pas homogène ; les plus anormaux (trop petits, trop gros) ayant été éliminés, 6 classes ont pu être constituées. De ce fait, à chaque prélèvement 1 arbre de chaque classe est choisi et 6 sont ainsi échantillonnés individuellement ; soit 42 pour les 7 stades.

Technique d'échantillonnage.

La technique pratiquée pour les mandariniers Wilking est appliquée. Seules les parties aériennes ont pu être analysées quantitativement. Le système racinaire trop développé n'a pu être extrait. Cependant quelques racines sont prélevées sur chaque arbre en systématisant les points d'échantillonnages (plusieurs distances du tronc, plusieurs profondeurs et 4 orientations) pour constituer 3 échantillons en fonction des mensurations (section) des racines :

chevelu,
racines de diamètre inférieur à 15 mm,
racines de diamètre supérieur à 15 mm.

• Prélèvements des parties aériennes.

Deux branches maîtresses sont coupées au niveau du tronc. Une à l'intérieur de la frondaison, la seconde à l'extérieur. Les différents organes les constituant sont séparés et pesés. En période de récolte on différencie :

- les fruits dont la peau et les quartiers sont séparés,
- la pousse d'automne :
  . rameaux,
  . feuilles,
- la pousse de printemps :
  . rameaux fructifères, non fructifères,
  . feuilles de rameaux fructifères, non fructifères,
- les feuilles plus âgées,
- les branches subdivisées en 3 groupes en fonction de leur diamètre :
  . inférieur à 5 mm,
  . compris entre 5 et 15 mm,
  . supérieur à 15 mm,
- le tronc (cf. plus bas).

Aux autres stades certains organes ne sont pas présents ; par exemple les fruits en février et en avril, la pousse d'automne à ces mêmes dates et en juin ...

Deux aliquotes de chacun des échantillons sont prélevées, après homogénéisation, et exactement pesées. Pour les organes lignifiés, la sciure obtenue en les coupant à intervalles réguliers constitue les échantillons. Les rameaux sont découpés en petits fragments (< 1 cm).

L'une des aliquotes est congelée rapidement. Elle sera utilisée pour le dosage des sucres, de l'amidon, des acides aminés après avoir réalisé les séparations nécessaires. La seconde est déshydratée à 70°C afin de mesurer sa teneur en matière sèche puis en éléments minéraux.

Les autres branches, restant sur l'arbre, sont séparées du tronc et pesées. En admettant que les 2 branches échantillonnées sont bien représentatives de l'ensemble et que la part de chaque organe est identique dans celles-ci et dans l'arbre entier, comme nous l'avons constaté sur mandariniers Wilking et sur 2 clémentiniers antérieurement étudiés, il est possible de calculer la masse totale de chaque organe.

Le tronc est coupé et pesé puis 2 aliquotes de sciure sont prélevées pour les analyses.

Les techniques d'analyses.

Les sucres, l'amidon, sont analysés après extraction à l'alcool éthylique des aliquotes congelées. La fraction insoluble à l'alcool contient l'amidon, dosé avec la glucose oxydase après hydrolyse, les acides aminés insolubles, et d'autres constituants tels que les fibres. L'alcool de la fraction soluble est éliminé par évaporation et le résidu est repris à l'eau distillée. Les concentrations en sucres sont mesurées dans cette solution par chromatographie liquide.

LES CONDITIONS CLIMATIQUES DURANT LES PERIODES D'ECHANTILLONNAGE

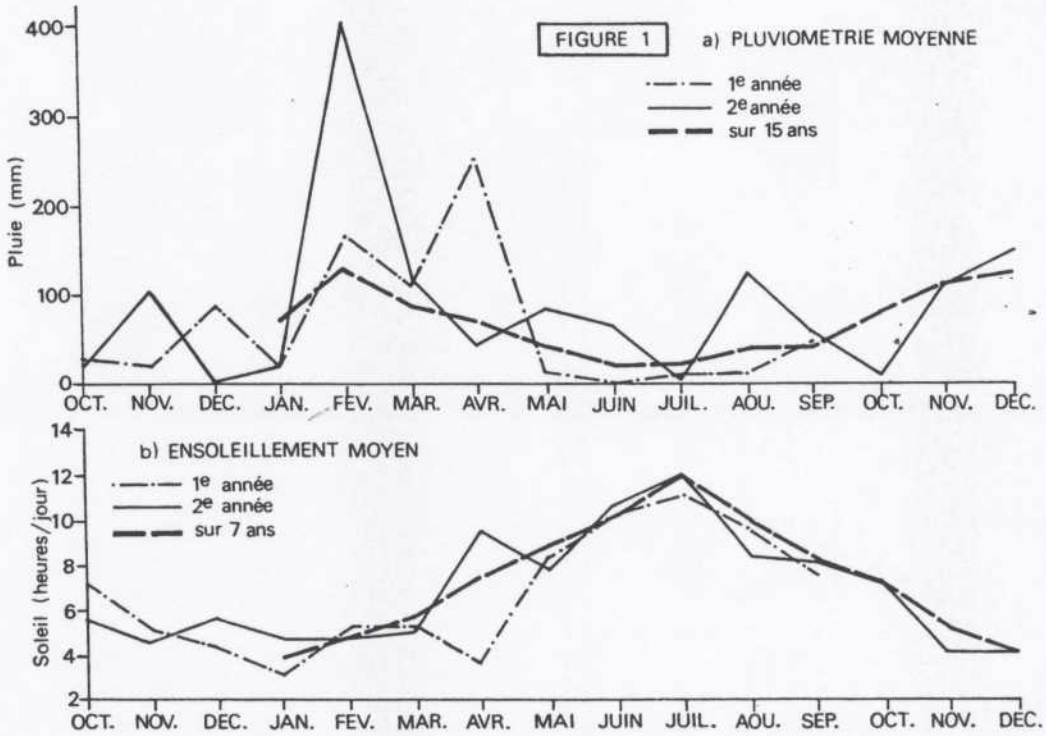
Les courbes présentées débutent en octobre afin de faire apparaître en continuité les 2 mois précédant la période de récolte. C'est pourquoi aussi les graphiques de l'année 1 s'arrêtent en septembre.

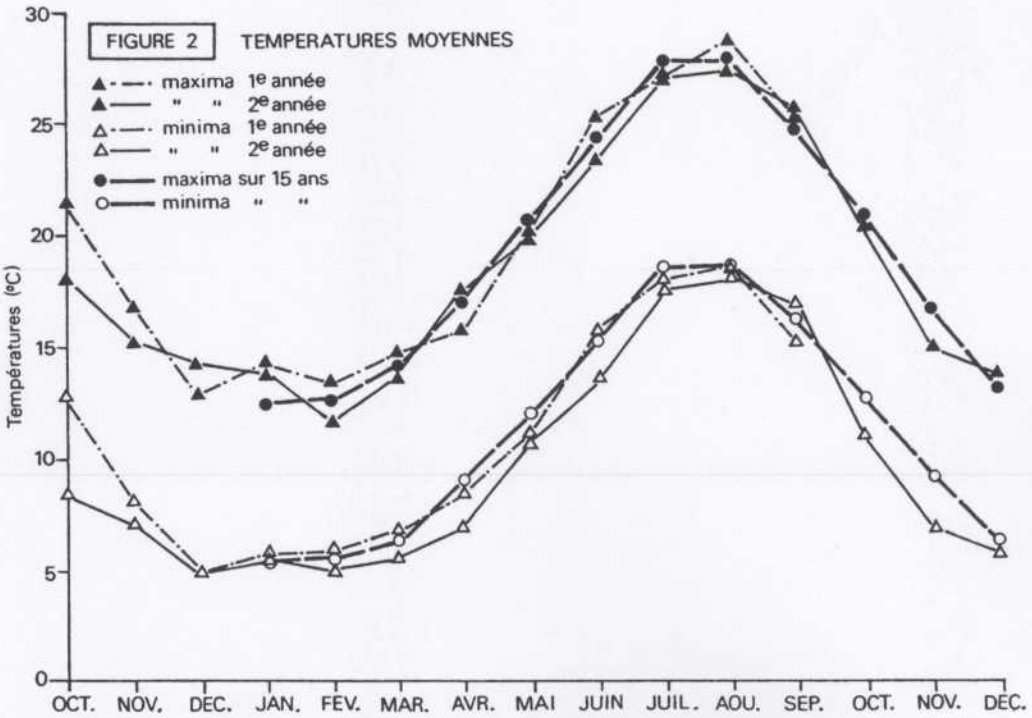
Les courbes de l'année 2 s'étalent sur 15 mois (d'octobre à décembre) et couvrent ainsi toute la période de l'étude de la variation intra-annuelle.

La deuxième année se caractérise par une pluviométrie très élevée en février (figure 1) avec des températures légèrement inférieures à la moyenne (sur 15 ans) pratiquement tout au long de l'année (figure 2).

BILAN PONDERAL DES ARBRES

Malgré le choix aussi rigoureux que possible, en fonction des mensurations, des fluctuations de la moyenne de la masse végétative aérienne des arbres sont observées (tableau 1). Cependant la sensible augmentation de juin à septembre puis décembre (3e récolte) pourrait, pour une part, être due à la croissance et au développement. Ce sont principalement les poids des plus grosses branches qui évoluent (figures





3 et 4). L'ensemble des branches représente près de 60 p. 100 de la masse fraîche des organes végétatifs et 70 p. 100 de leur masse sèche. La technique du choix des arbres échantillonnés conduit bien évidemment à des différences importantes entre individus (variance importante). Mais les proportions de chaque organe dans un arbre sont très proches. Et si l'on considère les 6 classes d'arbres, leur évolution est parallèle d'une date à l'autre pour l'ensemble des caractéristiques mesurées. En particulier, les teneurs en éléments minéraux sont inversement proportionnelles aux masses des organes. De ce fait les quantités d'éléments contenues dans les arbres et les organes sont relativement

LEGENDE DES FIGURES 3, 4 et 9 à 16 :

1 *Fruits entiers*
2 *Peau du fruit*
3 *Pulpe du fruit*
4 *Feuilles d'automne*
5 *Feuilles de rameaux fructifères*
6 *Feuilles de rameaux non fructifères*
7 *Vieilles feuilles*
8 *Rameaux d'automne*
9 *Rameaux non fructifères*
10 *Rameaux fructifères*
11 *Petites branches*
12 *Branches moyennes*
13 *Grosses branches*
Tronc

DATES :
1. *Première récolte*
2. *Deuxième récolte*
3. *Repos végétatif (février)*
4. *Démarrage de la végétation (avril)*
5. *Nouaison (juin)*
6. *Pousses d'automne émises (septembre)*
7. *Troisième récolte*

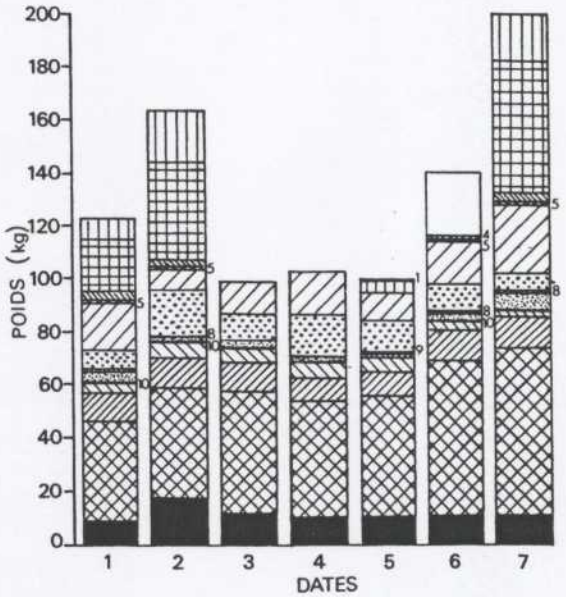


FIGURE 3 • MASSE FRAICHE DES ORGANES AERIENS AUX SEPT DATES.

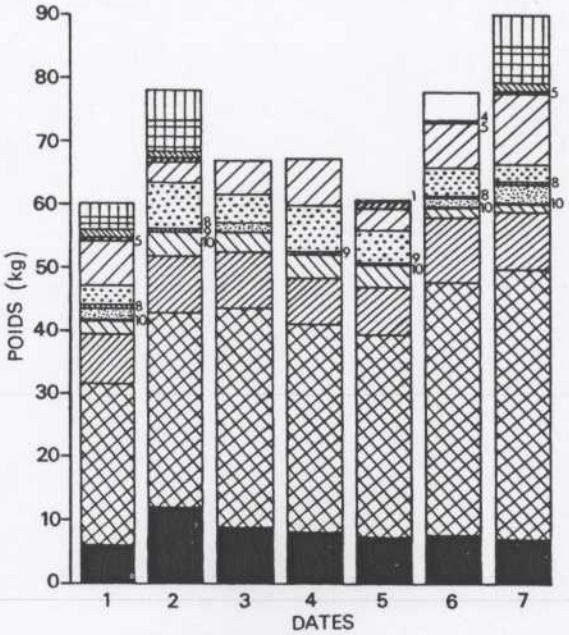


FIGURE 4a • MASSE SECHE DES ORGANES AERIENS AUX SEPT DATES.

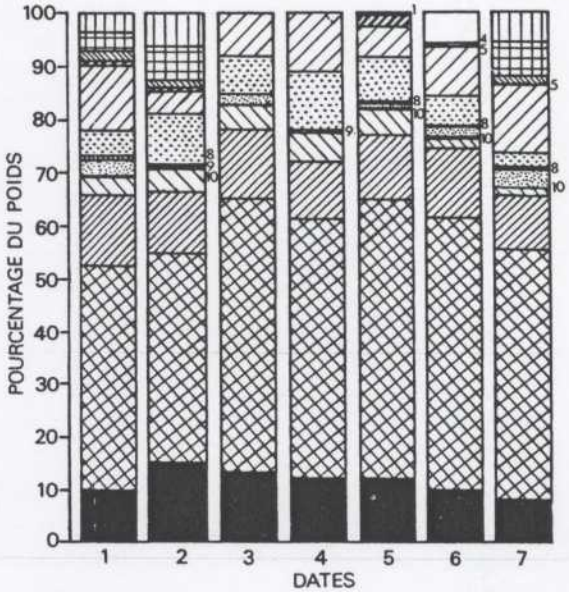


FIGURE 4b • PROPORTION DE LA MASSE SECHE DE CHAQUE ORGANE AERIEN PAR RAPPORT A LA MASSE SECHE TOTALE DE CES ORGANES.

TABLEAU 1 - Masse moyenne des parties aériennes végétatives des arbres (kg).

	1e récolte	2e récolte	février	avril	juin	septembre	3e récolte
masse fraîche	94,7	107,1	99,1	102,7	99,1	116,8	132,8
masse sèche	56,0	68,5	67,2	67,3	61,1	72,5	79,6
p. 100 MS/MF	59,1	64,0	67,8	65,5	61,7	62,1	59,9

TABLEAU 2 - Masse moyenne des feuilles des arbres (kg).

	1e récolte	2e récolte	février	avril	juin	septembre	3e récolte
masse fraîche	29.2	28.3	21.8	31.9	26.6	28.3	37.2
masse sèche	11.8	12.2	10.0	14.6	10.0	11.8	15.4
p. 100 MS/MF	40.4	43.1	45.9	45.8	37.6	41.7	41.4

TABLEAU 3 - Récolte moyenne par arbre (kg).

	masse fraîche	masse sèche	p. 100 MS/MF
première année	28	4.3	15.4
deuxième année	57	9.4	16.5
troisième année	67	10.5	15.7

proches. Le poids des feuilles les plus âgées décroît à partir de juin. Les feuilles de rameaux non fructifères sont alors les plus abondantes. Par comparaison avec le mandarinier Wilking également âgé de 9 ans, il apparaît une forte réduction de la part des feuilles, à l'avantage des branches. Les feuilles représentent, en effet, près du quart des organes aériens des clémentiniers et le tiers chez le mandarinier. Ces différences peuvent être liées aux modes de taille pratiquée et à la sévérité de celle-ci.

En juin, période d'absorption racinaire certainement intense, les teneurs en matière sèche sont minimales. Ces dernières sont probablement influencées par les conditions climatiques. Ainsi, durant les deux mois précédant la seconde récolte, les températures et l'ensoleillement sont plus faibles qu'avant la première et la troisième et les taux de matière sèche sont plus élevés y compris dans les fruits.

Le poids des fruits augmente, bien entendu, de juin à décembre. La première récolte est très sensiblement la plus faible.

SUCRES ET AMIDON

Le glucose, le fructose, le saccharose et l'amidon sont présents dans tous les organes à des taux variant avec les étapes du cycle annuel.

En outre du raffinose est identifié dans certains rameaux et feuilles et seulement à certaines périodes. Du maltose est trouvé dans les organes lignifiés les plus âgés : tronc, grosses branches et grosses racines.

Le saccharose.

Dans une plante il peut constituer des réserves plus ou moins temporaires ; c'est la forme normale de transfert des sucres d'un organe à l'autre (HO, 1988).

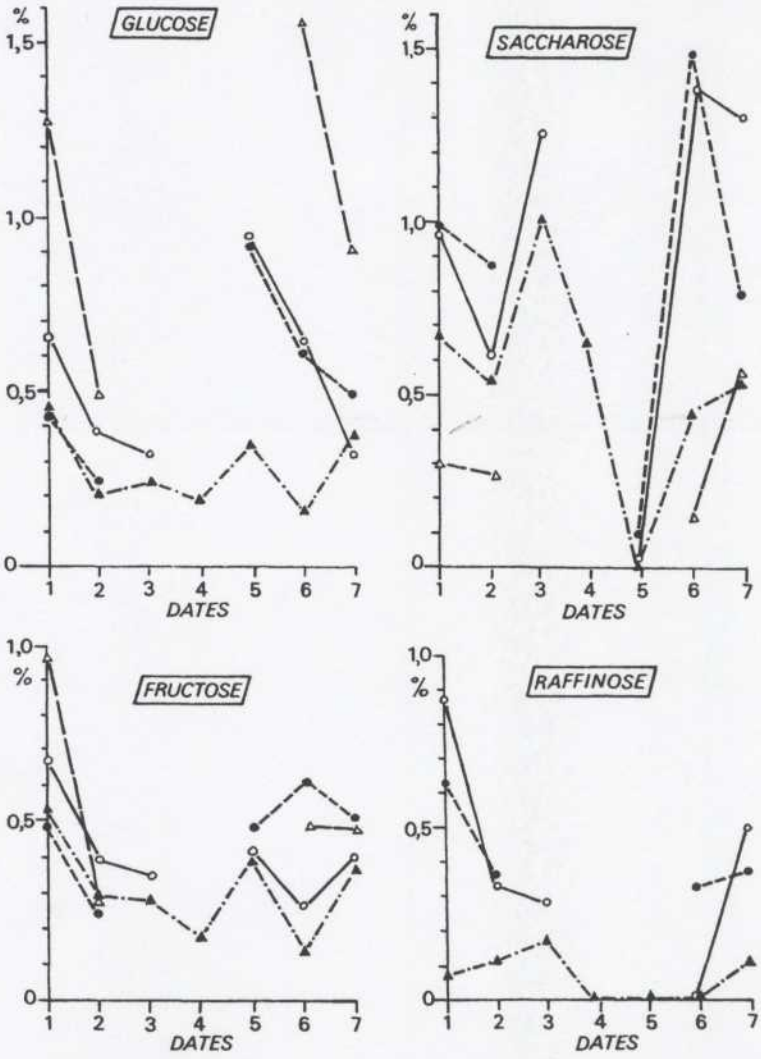
• Les teneurs en saccharose.

Au cours du cycle annuel, chez les clémentiniers analysés, une forte amplitude de variations de teneurs d'un même organe est observée (figures 5, 6 et 7). Lorsque les fruits sont en phase d'accumulation intense de sucres, de septembre à décembre, les niveaux de saccharose sont élevés dans les organes végétatifs ; ils peuvent d'ailleurs être très différents d'une récolte à l'autre sans relation apparente avec le rendement.

Après la récolte, les feuilles, une partie des branches et des racines s'enrichissent à l'opposé des rameaux qui ont par ailleurs une faible importance quantitative. Cet enrichissement traduit, très certainement, une activité photosynthétique encore intense et une faible utilisation ; la croissance des organes étant alors pratiquement nulle. Le saccharose semble être rapidement réutilisé au démarrage de la végétation. Les niveaux chutent tout particulièrement dans les feuilles. Cette chute s'accentue jusqu'en juin traduisant la très probable forte demande et le métabolisme intense dans cette phase de croissance. Le saccharose est alors totalement absent dans les feuilles à l'exception de celles portées par les rameaux fructifères (la demande par les fruits est encore faible). A cette période (juin) le glucose et le fructose ont plutôt tendance à s'accumuler. Le saccharose est-il métabolisé au fur et à mesure de sa synthèse avec peu de transferts ?

De juin à septembre de nouvelles pousses sont émises, principalement en fin d'été, généralement en moindre quantité qu'au printemps ; le grossissement des fruits s'amorce mais ceux-ci ne contiennent pas encore de fortes quantités de sucres. Dans les organes végétatifs, une nouvelle accumulation de saccharose est alors observée. Le niveau atteint tendra à s'équilibrer, de septembre à décembre, alors que le contenu des fruits passe de 340 à 2 700 g de saccharose. Seules les feuilles de rameaux fructifères s'appauvrissent ; elles sont en «première ligne» pour assurer l'alimentation des fruits mais leurs réserves sont insuffisantes. En effet, la masse, et donc la surface de ces feuilles et leur capacité photosynthétique sont relativement restreintes par rapport aux autres. Le feuillage, dans son ensemble, participe à la constitution du stock de saccharose des fruits (et aussi des autres sucres). Cette synthèse se poursuivra après la récolte : les réserves en amidon se constituent, après cette dernière, comme nous le constaterons plus loin.

Dans les racines, les teneurs en saccharose sont d'autant plus fortes que leur diamètre est faible (figure 8) ; alors que les branches moyennes sont mieux alimentées que les plus grosses. Les différences entre le type de feuilles sont



relativement limitées exceptées les feuilles âgées qui après l'épuisement des réserves en juin semblent moins à même de reconstituer leurs réserves que les plus jeunes (diminution de leur activité photosynthétique ?).

• Evolution des quantités de saccharose contenues dans l'arbre (figures 9 à 16).

Dans les organes végétatifs aériens, elles suivent les va-

TABLEAU 4 - Quantités de sucres (F : fructose ; G : glucose ; S : saccharose) contenues dans les parties aériennes d'un arbre (g).

	1e récolte			2e récolte			février			avril			juin			septembre			3e récolte		
	F	G	S	F	G	S	F	G	S	F	G	S	F	G	S	F	G	S	F	G	S
Fruits																					
écorce	190	191	178	674	738	345													608	625	360
pulpe	303	347	923	341	441	1765													657	472	2309
entiers	493	538	1101	1015	1179	2113										141	160	908	1265	1097	2669
Organes aériens végétatifs	501	531	648	265	273	871	203	217	758	126	126	535	198	302	262	155	268	547	452	485	874
Total parties aériennes	994	1069	1749	1280	1452	2984	203	217	758	126	126	535	198	302	262	296	428	855	1717	1582	3543

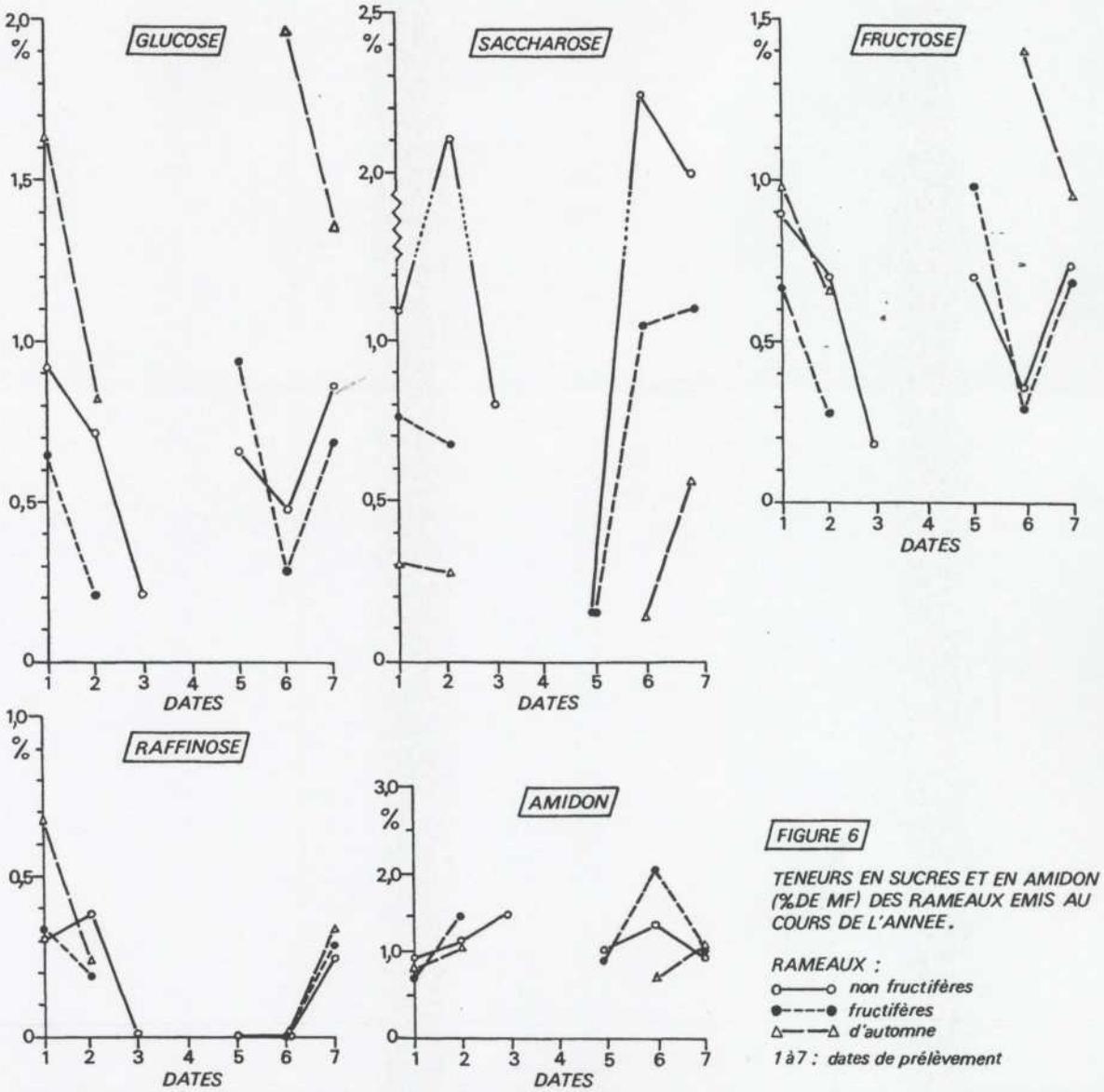


TABLEAU 5 - Composition des fruits : teneur en sucres et en amidon (p. 100 matière fraîche).

	Fructose	Glucose	Saccharose	Amidon
première récolte				
peau	2,44	2,43	2,20	0,556
pulpe	0,91	0,95	3,18	0,029
deuxième récolte				
peau	3,72	4,05	1,94	0,224
pulpe	0,88	1,21	4,71	0,037
juin				
fruits entiers	0,10	0,21	0,00	0,567
septembre				
fruits entiers	0,65	0,76	1,25	0,143
troisième récolte				
peau	3,01	3,24	1,65	0,233
pulpe	1,39	0,98	4,62	0,055

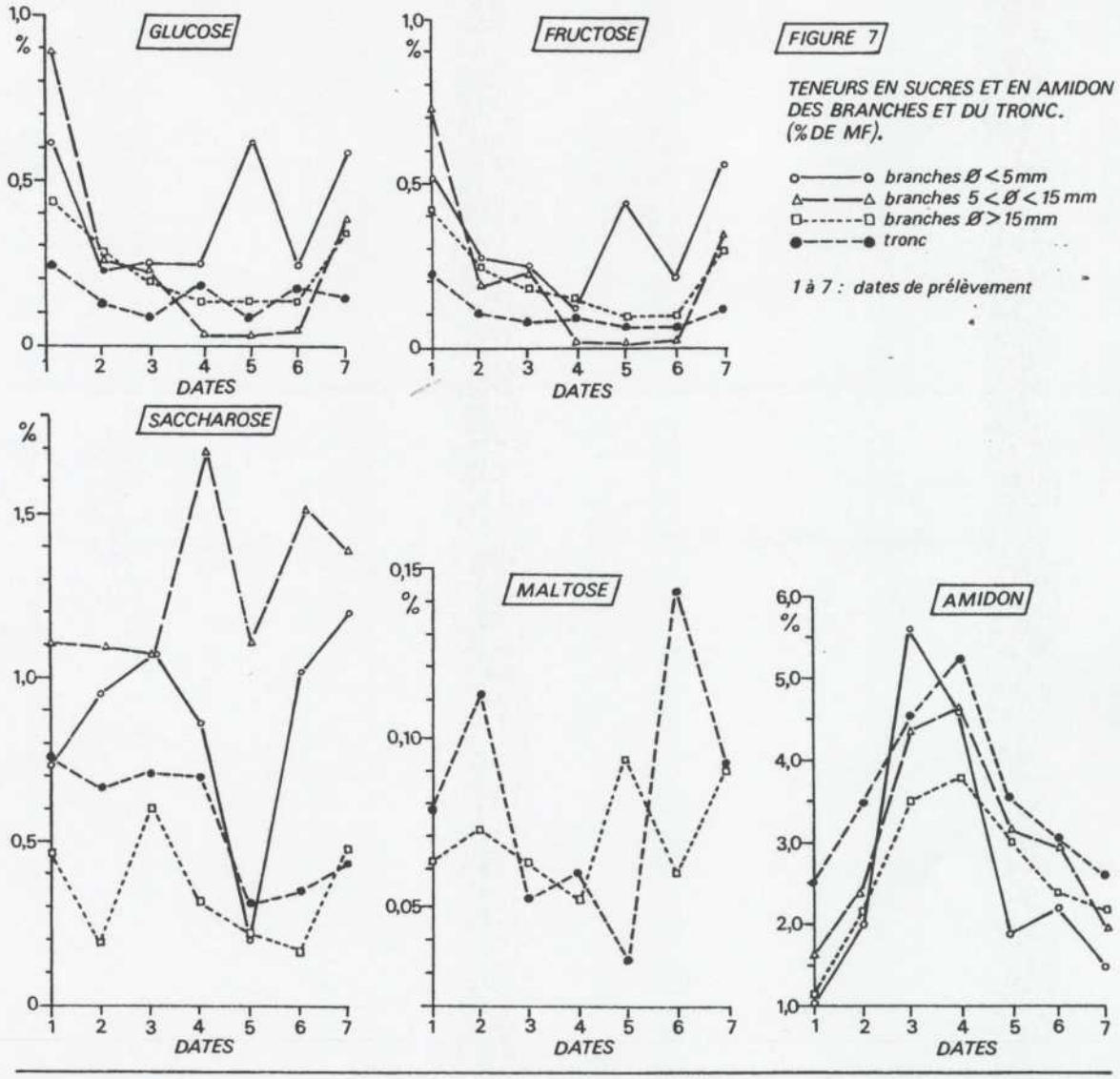


FIGURE 7

TENEURS EN SUCRES ET EN AMIDON DES BRANCHES ET DU TRONC. (% DE MF).

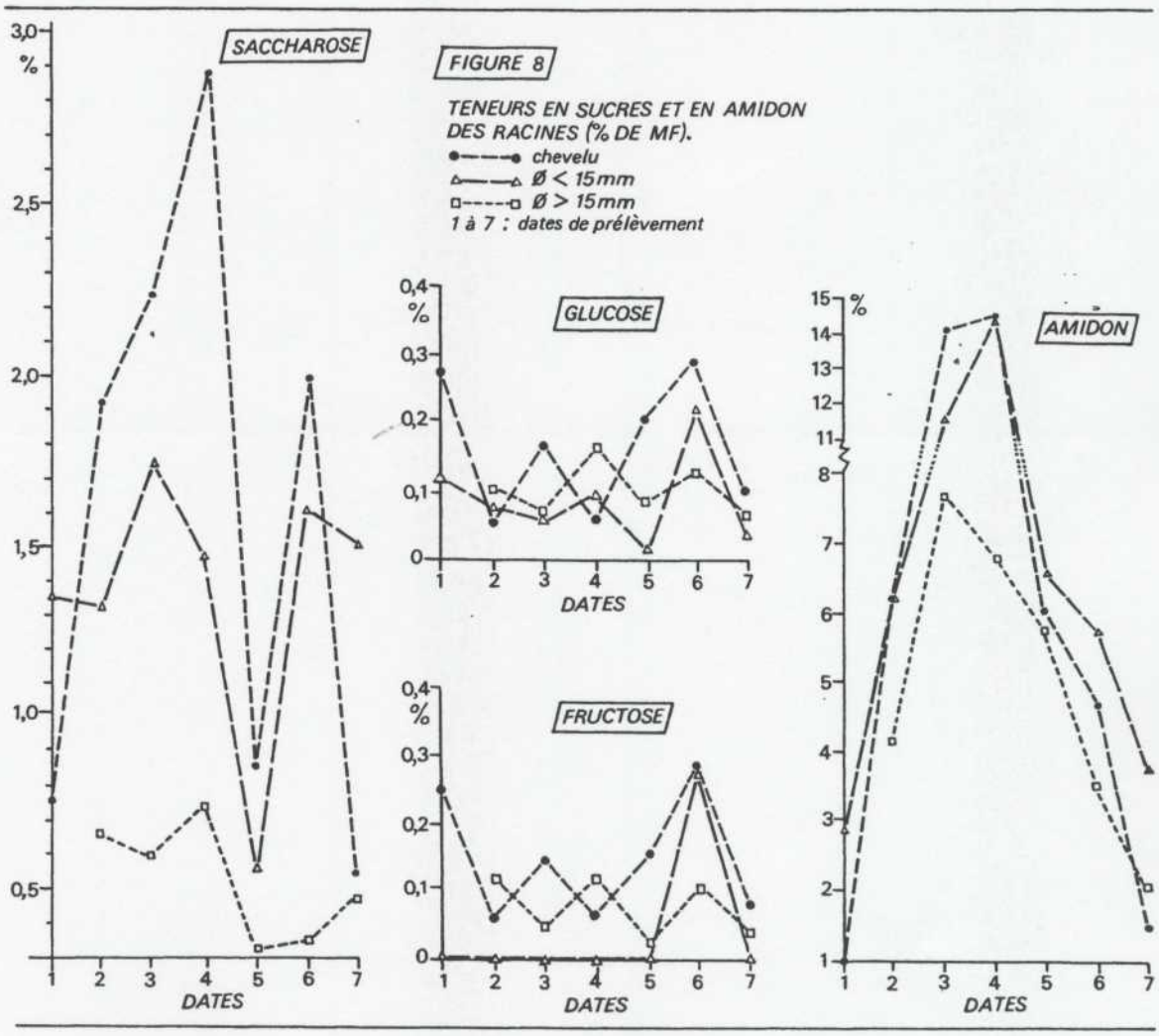
riations de teneurs des organes. Elles sont minimales en juin et sont les plus importantes à la période de récolte (tableau 4).

L'accumulation dans les fruits, pratiquement en totalité dans la pulpe, est très rapide de septembre à décembre. Elle est fortement dépendante de la masse des fruits. Il apparaît que, malgré une bonne coloration de la peau, les fruits de la première récolte n'avaient probablement pas atteint leur pleine maturation. En effet les teneurs en chacun des 3 sucres, mais surtout en saccharose, sont très sensiblement plus faibles dans ces fruits que dans ceux des 2 autres récoltes (tableau 5). Or l'accumulation est très rapide ; il est probable que les quantités exportées par ces fruits de la première date auraient été nettement plus importantes avec un échantillonnage plus tardif. Les températures plus élevées dans le mois précédant cette première récolte (figure 2) auraient dû, au contraire, retarder la coloration de la peau.

Les réserves en saccharose des parties aériennes ne suffisent pas pour la constitution des fruits. Il provient donc très certainement de l'activité photosynthétique sans stockage intermédiaire ; nous verrons plus loin que l'amidon a apparemment un rôle pratiquement nul dans la formation des sucres du fruit. Les feuilles ont un rôle de source à débit continu qui s'oriente soit essentiellement vers les fruits, en fin de cycle, soit vers l'ensemble des autres organes après la récolte pour constituer des réserves qui seront utilisées au développement et à la croissance des organes néoformés au printemps.

A la récolte les fruits contiennent 65 à 70 p. 100 de saccharose des parties aériennes (et 5 fois plus dans la pulpe que dans la peau).

Dans les parties aériennes, les feuilles en immobilisent moins de 5 p. 100 en juin. La quasi-totalité est alors trouvée dans les branches ; la part de ces dernières est la plus faible en septembre lorsque le stock total de saccharose s'accroît ; une partie des produits de la photosynthèse est donc stockée dans celles-ci.



Le fructose et le glucose.

• Les teneurs.

L'évolution de leurs teneurs est très semblable et à des niveaux très proches, excepté dans les organes de la pousse d'automne plus riches en glucose. Elles sont en général inférieures à celles du saccharose, sauf dans la peau des fruits et en juin quand le saccharose est épuisé dans la plupart des organes. Les différences sont surtout intenses dans les racines (figures 5 à 8).

Leurs fluctuations au cours du cycle annuel sont plus réduites que celles du saccharose. Ce sont des produits du métabolisme qui normalement se combinent en saccharose dans les organes de transfert (vaisseaux du liber) (HO, 1988 ; KATO et KUBOTA, 1978). C'est pourquoi, selon les cas, une symétrie ou un parallélisme peuvent être observés avec le saccharose.

En juin lorsque ce dernier est pratiquement absent dans les feuilles, leurs taux augmentent et inversement en septembre. En juin, il y a donc toujours synthèse de sucres en C6.

Par contre, lorsque les fruits accumulent les sucres de septembre à décembre, il y a synthèse et transfert très actifs. Les teneurs en chacun des 3 sucres sont alors importantes, y compris dans les organes sans activité photosynthétique (branches). Il y a, alors, peut-être utilisation de réserves amylacées (même peu importantes).

A l'opposé, en février et avril alors que l'amidon et le saccharose s'accumulent, le fructose et le glucose évoluent peu.

Ces 2 sucres sont plus abondants que le saccharose dans la peau des fruits ; avec un écart très faible à la première récolte (tableau 5). Dans la pulpe ils sont toujours nettement moins concentrés que le saccharose.

• Variations des quantités de glucose et de fructose contenus dans les organes aériens.

A la récolte, 50 p. 100 (première année) à 80 p. 100 du contenu des parties aériennes en chacun de ces 2 sucres sont exportés par les fruits, et principalement dans la pulpe la première année et dans la peau la seconde. Les propor-

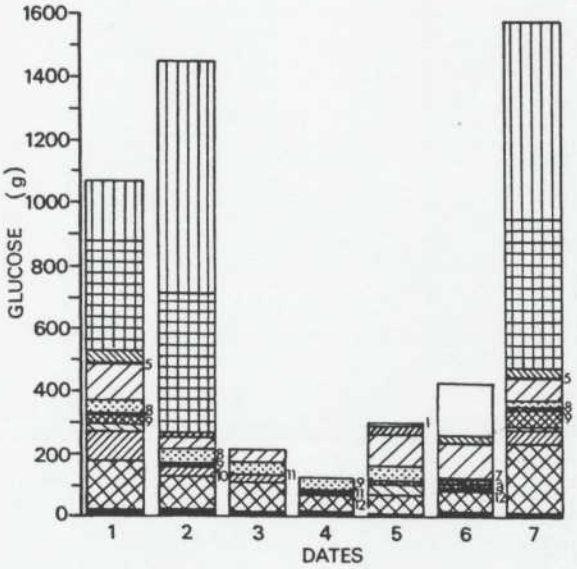


FIGURE 9 • MASSE DE GLUCOSE CONTENU DANS LES ORGANES AERIENS.

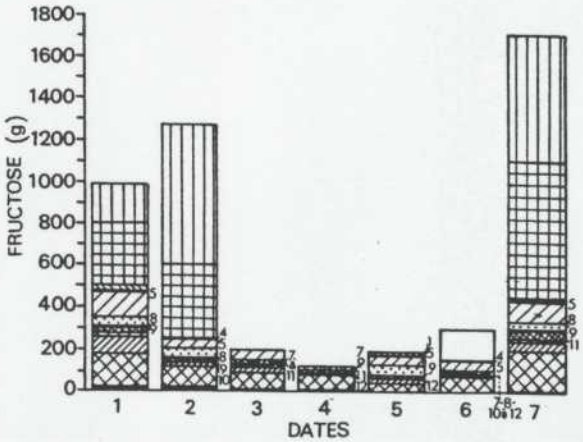


FIGURE 11 • MASSE DE FRUCTOSE CONTENU DANS LES ORGANES AERIENS.

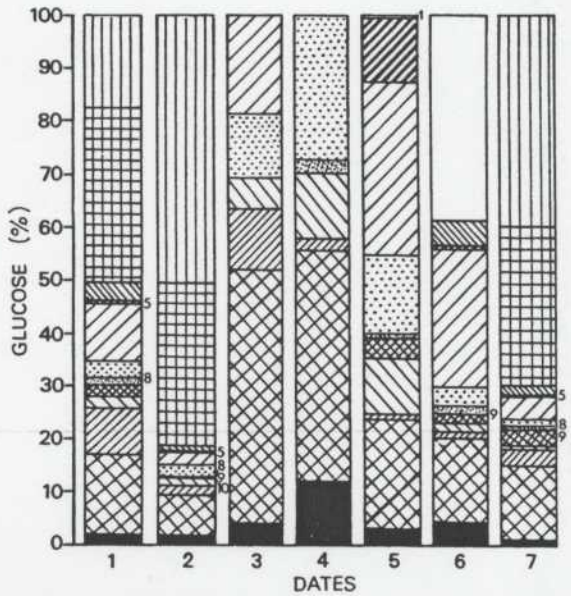


FIGURE 10 • PROPORTION DE GLUCOSE CONTENU DANS CHAQUE ORGANE AERIEN PAR RAPPORT A LA MASSE TOTALE CONTENUE DANS CES ORGANES.

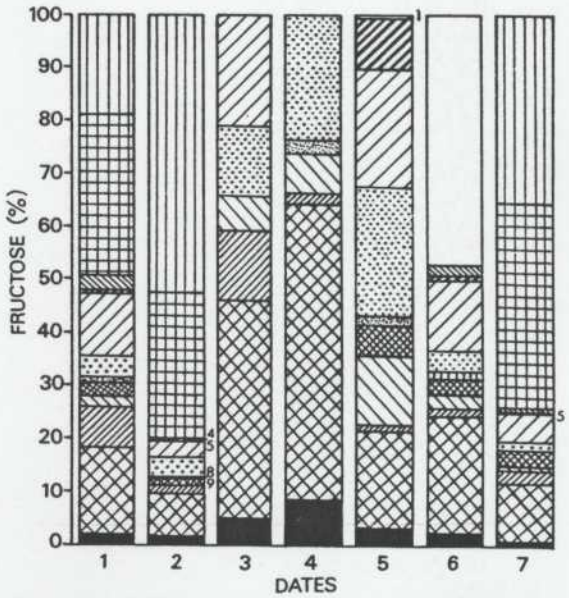


FIGURE 12 • PROPORTION DE FRUCTOSE CONTENU DANS CHAQUE ORGANE AERIEN PAR RAPPORT A LA MASSE TOTALE CONTENUE DANS CES ORGANES.

tions des deux organes (liées aux conditions de nutrition, ou climatiques ?) jouent sur cette répartition.

Dans les organes végétatifs, le fructose est toujours le moins abondant (d'assez peu). Les contenus minima sont relevés en avril au démarrage de la végétation donc plus tôt que ceux du saccharose (juin). Ils augmentent progressivement jusqu'à la récolte. Les contenus des feuilles représentent plus de 50 p. 100 de l'un et l'autre en juin (forte activité de photosynthèse) et cette part décroît progressivement jusqu'à la récolte et même jusqu'en avril. L'essentiel est alors retrouvé dans les branches (étape de la métabolisation en amidon en particulier ?).

Le maltose.

C'est un sucre du métabolisme intermédiaire de l'amidon. Ses teneurs très faibles (au maximum 0,16 p. 100 de la matière fraîche) fluctuent très fortement dans le tronc. Elles sont les plus élevées quand l'amidon est le plus faible (récolte et juste avant celle-ci). Dans les grosses racines et branches, les variations sont plus désordonnées (figures 7 et 8).

Dans les parties aériennes les quantités de maltose varient entre 32 g/arbre (février et avril) et 45 à 70 g à la récolte.

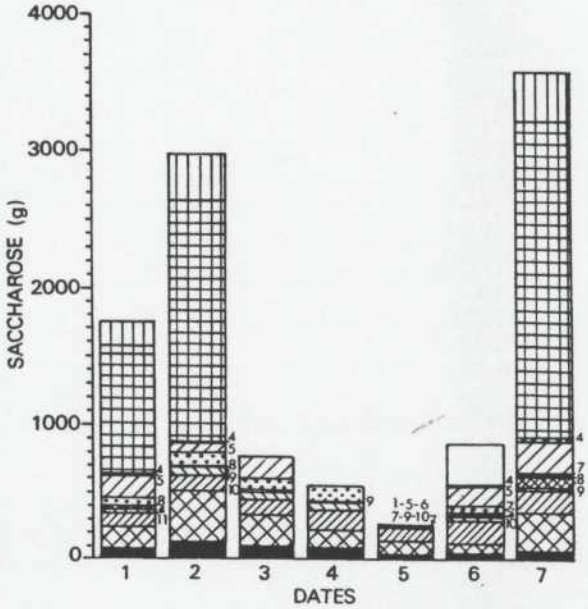


FIGURE 13 • MASSE DE SACCHAROSE CONTENU DANS LES ORGANES AERIENS.

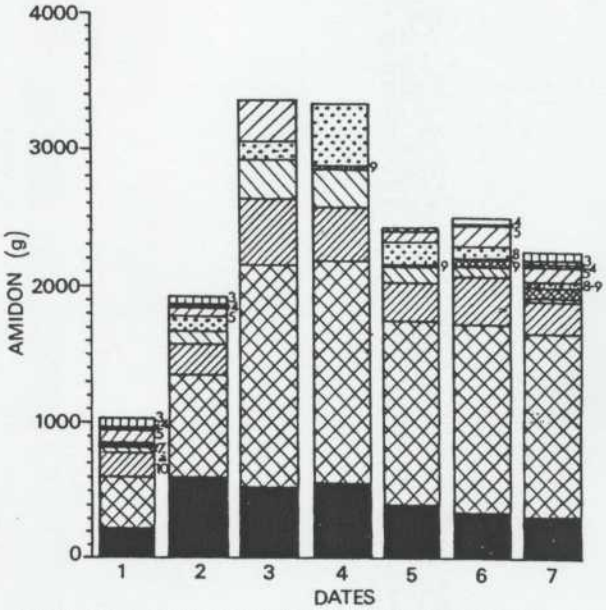


FIGURE 15 • MASSE D'AMIDON CONTENU DANS LES ORGANES AERIENS.

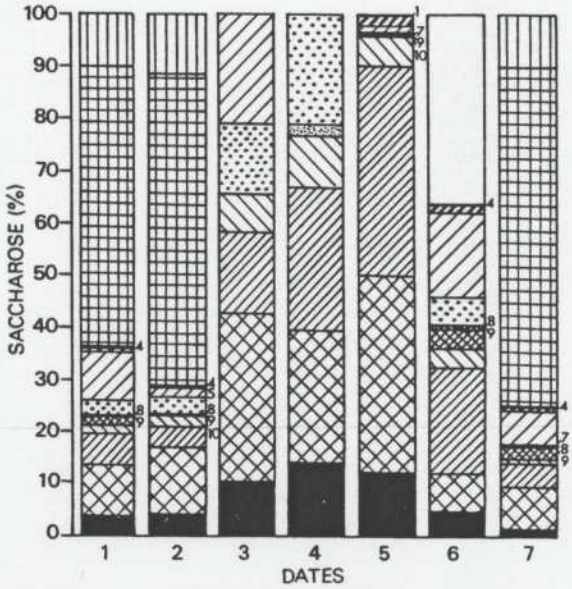


FIGURE 14 • PROPORTION DE SACCHAROSE CONTENU DANS CHAQUE ORGANE AERIEN PAR RAPPORT A LA MASSE TOTALE CONTENUE DANS CES ORGANES.

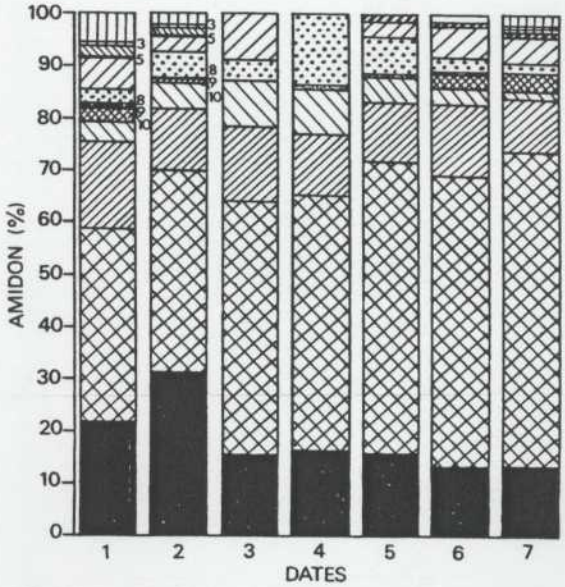


FIGURE 16 • PROPORTION D'AMIDON CONTENU DANS CHAQUE ORGANE AERIEN PAR RAPPORT A LA MASSE TOTALE CONTENU DANS CES ORGANES.

Le raffinose.

C'est une forme polymérisée du saccharose.

Il est identifié dans les rameaux et dans les feuilles, mais seulement en période de récolte et de repos végétatif. A la récolte ses taux peuvent dépasser ceux du fructose et du glucose ; par exemple dans les feuilles de l'année à la première récolte (figure 5).

Les quantités mesurées sont alors maximales à cette période (de 70 à 200 g selon les années) ; elles décroissent après celle-ci et aucune trace n'est retrouvée en avril et juin quand le saccharose est aux taux les plus bas.

L'amidon.

• Teneurs en amidon.

Dans tous les organes, aériens et racines, les plus faibles teneurs en amidon sont mesurées à la période de récolte des fruits. Il s'accumule ensuite intensément, tout particulièrement dans les organes lignifiés et les racines pour attein-

dre un maximum en février (repos végétatif) ; pratiquement les mêmes niveaux sont retrouvés en avril (juste au démarrage de la végétation). Une chute très marquée est alors observée entre avril et juin, elle traduit très certainement la forte demande en carbone des organes en croissance ; la photosynthèse ne suffisant pas à satisfaire les besoins ? Entre juin et septembre les niveaux restent pratiquement stables. La croissance est plus faible et l'activité photosynthétique est probablement suffisante sans cependant provoquer de réaction d'accumulation. Les organes s'appauvrissent de nouveau jusqu'à la récolte alors que les fruits accumulent une forte quantité de sucres. Pour leur part JONES et STEINACKER (1951) ont constaté un accroissement des teneurs en sucres et une stabilité de l'amidon dans les feuilles et les rameaux du citronnier Eureka, en hiver. Le taux d'amidon augmente plus tardivement juste avant l'émission de nouvelles pousses.

Les racines, principalement le chevelu et celles de diamètre inférieur à 15 mm, sont les organes les plus riches en phase de repos (14 p. 100 de la MF) mais aussi les organes dont les niveaux évoluent le plus (teneurs de 1 à 2 p. 100 à la récolte). Excepté dans ces racines, très largement plus riches à la seconde récolte, les teneurs en amidon sont relativement proches les unes des autres dans les arbres analysés aux trois récoltes successives.

- Quantités d'amidon immobilisées dans les parties aériennes.

En relation avec les teneurs, les quantités d'amidon immobilisées sont maximales en février et avril et elles sont minimales en période de récolte. Ce résultat paraît indiquer qu'une certaine quantité de la réserve amylacée participe à la constitution du stock de sucres des fruits.

Il se vérifie bien que la mobilisation de l'amidon est particulièrement intense d'avril à juin. Il n'est pas possible de révéler un éventuel turn-over de l'amidon mais une réserve d'amidon conséquente subsiste en permanence dans les arbres ; pourrait-elle être utilisée dans des conditions défavorables de photosynthèse en période très active de croissance, ou bien s'agit-il d'amidon localisé dans des parties d'organes où il n'est plus mobilisable ?

D'avril (immobilisation maximale) à décembre (minimale) environ un tiers du contenu en amidon des parties aériennes est consommé soit près de 1 200 g. Les fruits, à eux seuls, contiennent jusqu'à 5 000 g de sucres à la période de récolte ; pendant la période d'accumulation de ceux-ci (septembre-décembre) les parties végétatives n'ont perdu que 240 g d'amidon. Donc, si celui-ci paraît contribuer fortement à l'alimentation carbonée des organes végétatifs en voie de croissance, sa participation est faible à la constitution des sucres des fruits, dans les conditions de l'année d'échantillonnage.

Il y a bien sûr une incertitude sur le rôle des réserves de racines qui, comme nous l'avons constaté, peuvent être très importantes. Peut-être contribuent-elles dans une forte proportion à l'alimentation des fruits. Ainsi dans la mandarine Kinnow et l'orange Valencia si les hydrates de carbone totaux des feuilles ne semblent pas être liés à la charge en fruits, l'amidon des racines actives décroît significativement avec celle-ci (SINCLAIR, 1984).

L'essentiel de cet amidon est contenu dans les organes lignifiés et particulièrement dans les plus grosses branches (de 40 à 62 p. 100 du total). Les mobilisations, à partir du tronc, semblent être relativement limitées ; la part de cet amidon est pratiquement constante (de 16 à 14 p. 100) avec toutefois une importance relative semblant anormalement élevée, au détriment des plus grosses branches, à la seconde récolte.

Dans tous les autres organes les réserves en amidon évoluent au cours du cycle annuel. En proportion ce sont celles des plus petites branches qui sont les plus affectées : leur part passe de 8,4 p. 100 du total en février et avril à 1,3 p. 100 en décembre ; puis celles des feuilles (de 13,8 à 7,8 p. 100).

Seules les branches de diamètre moyen reconstituent une certaine réserve entre juin et septembre (de 11,1 à 14,2 p. 100) alors qu'elle diminue dans les autres organes excepté dans les plus grosses branches où elle reste stable ; ensuite elle sera utilisée (10,2 p. 100) alors que les petites branches sont pratiquement épuisées.

Mais là encore l'appauvrissement est principalement constaté en période de forte croissance des organes végétatifs. Il est possible que ces réserves contribuent pour une part à alimenter les fruits mais elles n'assurent certainement pas la totalité de l'alimentation, au moins dans les conditions rencontrées au cours de cette année.

CONCLUSION

Les réserves des organes végétatifs constituent donc une source pour la formation d'autres organes végétatifs en période de croissance active.

L'utilisation immédiate des produits de la photosynthèse est d'ailleurs probablement plus intense que ne le montrent les bilans nets ; en effet, ceux-ci ne permettent pas d'intégrer les quantités de sucres qui participent au métabolisme de la plante. Pour connaître, avec une certaine préci-

TABLEAU 6 - Variations du contenu en amidon des parties aériennes d'un clémentinier (en g).

	1e récolte	2e récolte	février	avril	juin	septembre	3e récolte
Fruits	65	64			5	32	81
organes végétatifs	972	1855	3348	3329	2414	2452	2161
Total parties aériennes	1037	1919	3348	3329	2419	2484	2242

sion, l'activité photosynthétique réelle, il aurait fallu disposer de bilans d'énergie et estimer la surface foliaire ; en sachant qu'en fonction de leur position dans la couronne toutes les feuilles n'ont pas la même activité, qui dépend aussi probablement de leur âge.

Les variations de teneurs en fructose et en glucose ne paraissent pas indiquer une formation importante de ceux-ci de décembre à février ou bien ils sont immédiatement transférés (saccharose) et stockés (saccharose et amidon). A cette période de l'année, les températures moyennes ont varié entre 5 et 14°C (tableau 3) et les jours sont alors très courts. La photosynthèse peut-elle être alors très active ? Mais elle suffit à provoquer une accumulation, car la demande est restreinte, la croissance et le développement des organes étant pratiquement nuls. Elle est insuffisante au printemps quand les organes sont émis et que leur croissance est très active (utilisation des réserves amylacées). A cette période la masse foliaire est très importante mais avec une forte proportion de «vieilles feuilles» (âgées d'un an et plus). On peut donc supposer que leur capacité photosynthétique est réduite. A l'automne, celles des feuilles de l'année serait alors maximale ?

En fonction de l'époque de formation des réserves amylacées, de leur utilisation au printemps, on peut s'interroger sur la période de la taille des arbres, en général pratiquée rapidement après la récolte. La capacité photosynthétique sera réduite si une proportion relativement forte du feuillage est supprimée. Le terme de repos végétatif en hiver traduit l'absence d'émission de nouveaux organes ; mais, pour cette espèce à feuilles pérennes, une activité physiologique apparemment intense se maintient si les températures n'atteignent pas des valeurs trop faibles.

Les organes lignifiés immobilisent une part importante des réserves en sucres et en amidon. Au cours de cette année d'échantillonnage, elles ont été, semble-t-il, faiblement utilisées, en conditions climatiques apparemment favorables. Si ces dernières deviennent limitantes, de l'activité photosynthétique par exemple, l'évolution pourrait être différente.

L'accumulation des sucres dans les tissus est, semble-t-il, liée aux activités enzymatiques. En particulier le saccharose serait stocké lorsque l'activité de l'invertase acide soluble décroît.

Si cette dernière augmente, le saccharose est mobilisé sous forme d'hexoses (KATO et KUBOTA, 1978 ; SCHAFFER *et al.*, 1987, ...). D'autres facteurs interviennent également dans ces processus de formation et de mobilisation des réserves tels l'alimentation potassique, les acides organiques, la capacité photosynthétique ... Cette première étude conduit à envisager des travaux plus approfondis, intégrant, entre autres, des conditions variables pour juger du fonctionnement du système source-puits.

BIBLIOGRAPHIE

HO (L.C.). 1988.
Metabolism and compartimentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength.
Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 39, 355-378.

JONES (W.W.) and STEINACKER (M.L.). 1951.
Seasonal changes in concentration of sugar and starch in leaves and twigs of citrus tree.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 58, 1-4.

KATO (T.) and KUBOTA (S.). 1978.
Properties of invertases in sugar storage tissues of citrus fruit and changes in their activities during maturation.
Physiol. Plant, 42, 67.

MARCHAL (J.) et LACOEUILHE (J.J.). 1969.
Bilan minéral du mandarinier «Wilking».
Influence de la production et de l'état végétatif de l'arbre sur sa composition minérale.
Fruits, 24 (6), 299-318.

SCHAFFER (A.A.), ALONI (B.) and FOGELMAN (E.). 1987.
Sucrose metabolism and accumulation in developing fruit of Cucumis.
Phytochem, vol. 26, 1883-1887.

SINCLAIR (W.B.). 1984.
The biochemistry and physiology of the lemon and other citrus fruit.
Univ. of California, Division of Agric. and natural resources, 946 p.

FORMACION Y UTILIZACION DE LAS RESERVAS EN AZUCARES Y ALMIDON DE LAS PARTES AEREAS DEL CLEMENTINO EN CORCEGA.

J. MARCHAL y M. FOLLIOT.

Fruits, Numéro spécial Agrumes 1992, p.228-240.

RESUMEN - La variación inter anual y intra anual de los contenidos en azucar (glucosa, fructosa, sacarosa) y en almidón de clementinos, de 9 años cultivados en la SRA de Córcega, permite medir el cometido de cada órgano y la formación de sus reservas.
La variación intra anual se obtiene realizando balances completos de árboles en 6 fases del ciclo anual : cosecha, reposo vegetativo, arranque de la vegetación, cuajado de las frutas, emisión del brote de otoño, cosecha. La variación inter anual se mide sobre 3 cosechas sucesivas. En cada fase 6 árboles son sacados de muestra.
Las reservas en almidón, acumuladas principalmente en los órganos lignosos, después de la cosecha, son utilizadas durante el desarrollo y el crecimiento de los órganos en la primavera. Las necesidades de las frutas muy importantes en azucares no son aseguradas a partir de reservas del árbol sinó que resultan de una fotosíntesis muy intensa durante los tres meses anteriores a la cosecha.