

LE SOUFRE DANS LE SOL ET RÔLES DANS LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE

par Jean-Claude **Davidian**¹, Nicole **Cathala**, Françoise **Gosti** et Pierre **Fourcroy**

Le développement de l'ère industrielle associé à son cortège de pollutions atmosphériques et notamment de soufre anthropique a fait oublier, jusqu'à très récemment, que le soufre est un méso-élément important qui entre dans la chaîne alimentaire grâce aux végétaux. Les retombées atmosphériques de soufre ont, en effet, très longtemps couvert les besoins en intrants soufrés de la plupart des plantes cultivées. Depuis les années 1980, les importantes mesures d'épuration des fumées industrielles, notamment en Europe, ont conduit à une baisse très significative de ces « intrants gratuits » en soufre, jusqu'à faire apparaître des symptômes de carence en soufre chez les plantes les plus exigeantes, comme les Brassicacées. Le soufre retrouve maintenant sa place dans les plans de fumures, y compris des espèces moins exigeantes, comme les céréales. En terme cognitif, nul doute que cela a stimulé la communauté scientifique des végétalistes pour combler le retard qu'elle avait - *par rapport au nitrate* - dans ses connaissances, tant agro-physiologiques, fonctionnelles, génétiques que moléculaires, des mécanismes impliqués dans le transport du sulfate dans la plante et de sa transformation métabolique. Ces connaissances fonctionnelles intégratives au niveau de la plante entière, et l'encouragement de leurs transferts par des efforts de transdisciplinarité contribueront à une meilleure gestion des intrants pour une production agricole de qualité.

La coexistence au sein de la biosphère de voies métaboliques oxydatives et réductrices du soufre définissent un cycle biochimique, dont le sulfure d'hydrogène (H₂S) (-2), et le sulfate (SO₄²⁻) (+VI) constituent les états d'oxydation extrêmes. Les plantes prélèvent par leurs racines l'essentiel du soufre de la solution du sol sous la forme de sulfate. Cette disponibilité du sulfate est rendue possible, en condition aérobie, par l'action de communautés microbiennes du sol qui minéralisent notamment les composés organo-soufrés, dont plus de 95% sont sous forme d'esters sulfate ou de sulfure associé à des composés carbonés, et contribuent à produire les formes oxydées biodisponibles de tous ses éléments constitutifs parmi lesquels le sulfate et le nitrate.

La teneur en soufre des parties aériennes d'une plante diffère d'une espèce à une autre, variant ainsi de 0,15 % dans des feuilles sèches de trèfle pour atteindre 0.5 % dans des feuilles de colza. Le rapport S/N des teneurs pondérales en soufre et azote varie de 1/20 (trèfle) à environ 1/7 (colza) ce qui révèle chez ces deux espèces cultivées des besoins relatifs différents en soufre et en azote.

Une fois que le sulfate est absorbé par les racines, *via* des transporteurs membranaires à très forte affinité pour le sulfate (K_M inférieur à 10 μM), il a un plusieurs devenir cellulaires. Il peut être accumulé transitoirement dans les vacuoles des cellules des racines et ainsi contribuer, avec d'autres anions minéraux (nitrate, chlorure, phosphate) ou organiques (malate, citrate, fumarate ...) et des cations (potassium, sodium...), à la régulation du potentiel osmotique des cellules. Il peut être

¹ Professeur au Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques - (Montpellier SupAgro) – UMR Biochimie & Physiologie Moléculaire des Plantes (Montpellier SupAgro, INRA, CNRS, Univ. Montpellier 2), place Pierre Viala 34060 Montpellier cedex 1. Courriel : davidian@supagro.inra.fr

transporté par la voie xylémique vers les parties aériennes dans lesquelles il peut également jouer le rôle d'*osmoticum*. Il peut enfin atteindre les chloroplastes dans lesquels il pénètre (*via un transporteur membranaire non encore identifié*), puis entrer dans la voie d'assimilation réductrice. Après une activation du sulfate par de l'ATP, puis sa réduction successive en sulfite (SO_3^{2-}) (+IV) puis en sulfure (S^{2-}) (-2), ce dernier est incorporé dans l'*O*-acétyl-sérine provenant des voies d'assimilation de l'azote et du carbone, pour conduire successivement à la synthèse de la cystéine, sous forme de thiol (R-SH, -2) puis de la méthionine, sous forme de thioéther (R-S-CH₃, -2). La méthionine fait partie des huit acides aminés dits « essentiels », et avec la cystéine, contribue à l'élaboration de la qualité alimentaire (et technologique) des graines consommées. D'une façon plus générale, le soufre entre dans de très nombreux composés auxquels il est associé, sous forme de Thiol (R-SH, -2), DiSulfure (R-S-S-R, -1), Sulfénique (R-S-OH, 0), Sulfinique (R-SO₂H, +II), Sulfonique (R-S=O₃H, +IV) et Ester de Sulfate (R-O-SO₃H, +VI).

Comme nous le verrons, la voie métabolique du soufre fait partie d'un réseau interactif auquel appartiennent les voies métaboliques d'assimilation réductrices de l'azote et du carbone, dont les mécanismes de co-régulations sont encore mal connus. Outre leurs rôles dans la synthèse des protéines, ces deux acides aminés soufrés servent de précurseurs pour la synthèse d'un très grand nombre de composés organiques. Le groupement thiol -SH de la cystéine (Cys) lui confère une capacité régulatrice du statut oxydo-réducteur des cellules qui s'exprime particulièrement au sein du glutathion (Glu-Cys-Gly). Cette même fonction -SH de la cystéine confère aux phytochélatines (Glu-Cys)₂₋₁₁-Gly leurs capacités de chélation de certains métaux lourds. La méthionine synthétisée sert essentiellement de précurseur pour la synthèse d'un très important donneur de groupement méthyl, la S-AdénosylMéthionine, elle-même précurseur de la synthèse de l'hormone – éthylène.

Signalons enfin, chez les algues et certaines plantes terrestres, l'importance de la méthionine dans la synthèse du 3-DiMéthylSulfonioPropionate (DMSP) qui est la source biogénique majeure du DiMéthylSulfure (DMS) atmosphérique, reconnu maintenant comme faisant partie intégrante du cycle du soufre et jouant un rôle fondamental dans la balance des composés contribuant à contrer l'effet de serre.

Les mammifères n'ont en commun avec les végétaux que les toutes premières étapes de la voie d'assimilation du soufre, qui conduisent, après l'absorption du sulfate et à son activation par de l'ATP, à la synthèse du 3'-Phospho-Adénosine 5'-PhosphoSulfate (PAPS). Le PAPS sert alors de substrat à des sulfo-transférases qui catalysent le transfert du groupement sulfonate du PAPS vers de nombreux composés (lipides, glucides, protéines) dont des esters de sulfate, de polysaccharides dans les cartilages (chondroïtine) et de nombreux stéroïdes.

Chez les végétaux, de nombreuses voies de trans-sulfatation existent également conduisant ainsi, dans les chloroplastes, à la synthèse du Sulfoquinovosyl-diacylglycérol (SQ), un des principaux sulfolipides des thylacoïdes, ou par exemple chez les algues à la production de polysaccharides sulfatés pariétaux (agar). La signature métabolique des végétaux réside enfin dans leurs capacités de synthèse et d'accumulation de composés malencontreusement nommés « secondaires », dont beaucoup sont soufrés. Le rôle de certains d'entre eux, dont les glucosinolates présents majoritairement chez les Brassicacées, et les dérivés (méthyl, propyl) de la S-cystéine sulfoxyde chez les Alliées est maintenant reconnu dans la réponse adaptative des plantes à des stress aussi bien biotiques qu'abiotiques. Beaucoup de ces végétaux produisant des « composés secondaires » soufrés sont très largement utilisés dans les cuisines du Monde pour leurs sapidités (moutarde, ail, oignon) et connus, lorsqu'ils sont coupés / lésés, pour leurs effets lacrymogènes chez les cuisinier(e)s, et répulsifs vis-à-vis de prédateurs herbivores.