Intervention des racines dans la sensibilité ou la tolérance à NaCl de plantes cultivées

Frej Slama

► To cite this version:

Frej Slama. Intervention des racines dans la sensibilité ou la tolérance à NaCl de plantes cultivées. *Agronomie*, 1986, 6 (7), pp.651-658. hal-00884921

HAL Id: hal-00884921

<https://hal.science/hal-00884921>

Submitted on 1 Jan 1986

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Intervention des racines dans la sensibilité ou la tolérance à NaCl de plantes cultivées

Frej SLAMA

Institut National Agronomique, Laboratoire d'Agronomie, 43, avenue Charles-Nicolle, 1002 Tunis, Tunisie

RÉSUMÉ

La croissance en aquiculture stricte et la distribution de Na^+ et Cl^- ont été étudiées sur 12 plantes différant par leur sensibilité à NaCl. Un certain nombre de traits caractéristiques de Na^+ , mais non de Cl^- semblent associés aux statuts édaphiques. Les plantes tolérantes accumulent Na^+ dans leurs feuilles, mais non les plantes sensibles. Divers traitements ont été utilisés pour préciser la responsabilité des racines dans ces comportements : application de KCN ou refroidissement des racines, abaissement de l'humidité relative de l'atmosphère, applications de NaCl limitées dans le temps. La conclusion générale est que les racines des plantes sensibles sont moins efficaces pour introduire Na^+ dans le xylème et plus efficaces pour le retenir dans leurs tissus, que celles des plantes tolérantes. Néanmoins, ces propriétés ne peuvent expliquer à long terme les différences qui traduisent plutôt l'existence d'une conduction descendante de Na^+ depuis les feuilles chez les plantes sensibles.

Mots clés additionnels : *Sodium, transports.*

SUMMARY

Involvement of roots in NaCl tolerance and sensitivity of cultivated plants.

Growth in water culture, and Na^+ and Cl^- distribution were studied in twelve plants differing in their resistance to NaCl. Several features of Na^+ distribution seemed to be associated with the edaphic status of the plants. The tolerant species and varieties accumulated Na^+ in their leaves, but not the sensitive ones. Various treatments were used to specify the involvements of roots in these behaviors (KCN in the media, root cooling, lowering the air humidity, or time-limited NaCl applications). The general conclusion was that the roots of sensitive plants were less effective than those of tolerant plants for transporting Na^+ into the xylem, and more effective for accumulating Na^+ in their tissues. Nevertheless, these sole properties could not explain Na^+ exclusion from leaves for long-duration NaCl treatments. It was concluded that the difference between include and exclude behavior resulted rather from the recirculation of Na^+ from shoots to roots in sensitive plants.

Additional key words : *Sodium, transports.*

I. INTRODUCTION

Généralement, les glycophytes les plus sensibles à NaCl n'exportent que très peu de Na^+ dans leurs feuilles, par opposition aux glycophytes tolérants et aux halophytes (BERNSTEIN, 1964). Par exemple, chez le haricot, très sensible, l'accumulation de Na^+ décroît selon la séquence racines-tiges-feuilles (WALLACE, 1963 ; HAMZA, 1977 ; SLAMA, 1982). Chez le cotonnier, glycophyte tolérant (PEARSON, 1967 ; SLAMA, 1974) ou chez le sulla, halophyte (HAMZA, 1977), la répartition inverse est observée. On désigne par « exclusives » (excluer) les plantes qui ne transportent pas Na^+ dans leurs feuilles et par « inclusives » (inclure) les autres.

A priori, la protection des feuilles contre l'envahissement par Na^+ peut être assurée par un contrôle de l'absorption nette par la racine. Ce contrôle peut être

effectué par une sélectivité des systèmes de transport favorisant K^+ au détriment de Na^+ (EPSTEIN, 1961 ; JACOBSON *et al.*, 1961 ; RAINS & EPSTEIN, 1966 ; JACOBY & HANSON, 1985), ou par une excrétion active vers le milieu (RATNER & JACOBY, 1976 ; JESCHKE, 1980). La protection des feuilles peut aussi s'exercer par le contrôle des quantités de Na^+ exportées par le xylème de la racine. Chez les plantes sensibles, la conduction radiale de Na^+ et la sécrétion dans le xylème paraissent peu efficaces (GAUSCH & WADLEIGH, 1945). Chez le haricot, le maïs, la courge-calebasse, une variété sensible de soja ou le lupin jaune (COOIL *et al.*, 1965 ; JACOBY, 1964, 1965, 1979 ; SHONE *et al.*, 1969 ; LÄUCHLI & WIENEKE, 1979 ; VAN STEVENINCK *et al.*, 1982), une réabsorption de Na^+ par la stèle dans les régions basales de la racine, a été décrite : la stèle de la racine jouerait un rôle de piège. Chez le maïs, c'est le mésocotyle qui semble impliqué dans ce dessalement de

la sève (JOHANSON & CHEESEMAN, 1983 ; JOHANSON *et al.*, 1983). Une 3^e forme possible de limitation de l'accumulation foliaire de Na⁺ est la ré-exportation, vers le bas de la plante par le phloème, du Na⁺ soustrait du courant ascendant de sève brute au niveau des parties aériennes. Après avoir été ramené dans la racine, il peut éventuellement être libéré dans le milieu chez la courge-calebasse, le haricot, le poivrier, le tournesol, le cresson et *Carthamus tinctorius* L. (COOIL *et al.*, 1965 ; LEVI, 1968 ; MARSCHNER & OSSENBERG-NEUHAUS, 1973 ; LESSANI & MARSCHNER, 1978 ; JACOBY, 1979).

Le travail décrit ci-après a pour objectif de préciser la responsabilité de la racine dans la distribution de Na⁺ chez des plantes sensibles à NaCl ou tolérantes.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Matériels

L'étude porte sur 12 plantes cultivées, correspondant à 6 espèces ou genres, choisies pour leurs sensibilités variées à la salinité (NaCl). Dans chaque espèce ou genre, 2 cultivars ont été retenus, choisis sur la base de leurs sensibilités différentes à l'irrigation par l'eau salée (NaCl) au champ. La liste de ces plantes et les symboles à 2 lettres utilisés ci-après sont donnés dans le tableau 1.

B. Conditions générales de culture

Les semis sont faits sur du sable lavé par HCl puis abondamment rincé à l'eau déminéralisée. Dès que l'axe hypocotylé est dressé, les plantules sont placées sur milieu liquide dans des pots en matière plastique (solution standard dite S). Elles sont utilisées pour les expériences 6 j après le repiquage. Le milieu de culture est aéré en permanence au moyen de pompes d'aquarium et renouvelé tous les 3 ou 4 j. La solution S contient (mN) : NH₄⁺ 2 ; K⁺ 5,5 ; Ca²⁺ 8,1 ; Mg²⁺ 4,4 ; NO₃⁻ 12 ; SO₄²⁻ 5,7 ; H₂PO₄⁻ 1,8 ; HPO₄²⁻ 0,5, et des oligo-éléments. La solution S3 contient en plus NaCl 3 g.l⁻¹ (50 mM). L'éclairage est assuré par

des lampes à incandescence et des tubes fluorescents (environ 12 000 lux). L'héméroperiode est de 12 h. La température est de 28 ± 3 °C le jour et 18 ± 3 °C la nuit. L'humidité relative est de 50 ± 5 p. 100 le jour, et 70 ± 5 p. 100 la nuit, sauf indication contraire.

C. Mesure de la vitesse de l'absorption nette

Les plantules sont divisées en 3 lots de 5 individus. Les racines du lot 1 sont récoltées : ce sont les témoins de départ. Les plantules des lots 2 et 3 sont respectivement placées sur solutions S et S3 aérées (250 ml). Après 24 h, les racines sont lavées pendant 60 s dans 3 bains successifs d'eau déminéralisée à 5 °C et les contenus ioniques des différentes parties des plantes sont mesurés.

D. Effet du refroidissement des racines

Les plantules sont réparties en 2 lots, placés sur solution S3 maintenue à 5 °C ou à 30 °C à l'aide de bains thermostatés. L'humidité relative de l'atmosphère est à saturation et sa température est 28 ± 3 °C le jour et 18 ± 3 °C la nuit. Après 24 h, les racines sont prélevées et lavées 3 fois à l'eau froide comme indiqué plus haut.

E. Effet de l'humidité relative de l'atmosphère

L'expérience est conduite comme ci-dessus, mais les 2 milieux sont maintenus à 30 °C, tandis que les humidités relatives diffèrent. Pour l'un des lots, la saturation est maintenue. Pour l'autre, l'humidité relative est de 50 p. 100 le jour et 70 p. 100 la nuit. La température de l'atmosphère reste à 28 °C le jour et à 18 °C la nuit.

F. Effet de KCN dans le milieu

Deux lots de plantules sont placés sur solution S3. L'un des lots reçoit du KCN 1 mM, ce qui fait passer le

TABLEAU 1
Plantes utilisées en expérimentation et leurs symboles.
Plants used in the experiments and symbols used.

Genres et espèces		Cultivars et sensibilité à NaCl	
		plus tolérant	plus sensible
Haricot	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Gabriella (Hg)	Local (Hl)
Courges	<i>Cucurbita</i>	Courgette blanche (Cb)	Courge locale « Bjewi » (Cl)
Tournesols	<i>Helianthus annuus</i> L.	Rekord (Tr)	Issanka (Ti)
Maïs	<i>Zea mays</i> L.	Royal 255 (Zr)	Ze'yma (Zz)
Melons	<i>Cucumis melo</i> L.	Charentais (Mc)	Qalawi (Mq)
Cotonniers	<i>Gossypium</i> L.	Akala fibre courte (Ga)	54-76 J fibre longue (G5)

Les semences proviennent des maisons suivantes : Asgrow, France (Hg) ; Tezier, France (Cb) ; Codisol, France (Tr et Ti) ; INRAT (Mc et Zz) ; IRCT, France (Ga et G5) ; INRA, France (Zr). Hl, Cl et MG sont obtenus auprès des cultivateurs tunisiens. Le haricot Hl, variété grimpante cultivée sur tout le territoire, jusque dans les oasis du Sud, a la réputation d'être relativement tolérante au sel. La courge locale Cl est une variété de saison sensible au froid et au sel. Le melon Mq est une variété de saison originaire de Qala'at l'Andles, près de Tunis, plus délicate en culture que le melon Charentais.

Seeds were obtained from Asgrow, Tezier, Codisol, IRCT, INRA (France), INRAT (Tunisia), and from Tunisian farmers (Hl, Cl, Mq). Bean Hl is a local creeping variety, known to be more salt tolerant than usual for beans. Gourd Cb is a local variety, salt-sensitive and cold-sensitive. Melon Mq is a local variety, less hardy than Mc.

pH du milieu de 6,2 à 6,95. Après 24 h, les plantes sont récoltées et les racines lavées comme à l'ordinaire.

G. Déterminations quantitatives

Après récolte, les plantes sont pesées, desséchées et pesées de nouveau. Les ions sont extraits de la matière sèche par HNO₃ à 0,5 p. 100. Les cations sont dosés par photométrie de flamme, le chlorure par coulométrie.

III. RÉSULTATS

A. Croissance et distribution des ions

La comparaison des productions de matière sèche sur milieux S et S3 permet de classer les plantes d'après leur sensibilité à NaCl. Le tableau 2 donne les résultats après 20 j de culture. On distingue des plantes résistantes, pour lesquelles le milieu S3 entraîne moins de 20 p. 100 de réduction de croissance par rapport au milieu S (Ga, Mc, Zr, Tr), des plantes sensibles (40 à 50 p. 100 de réduction de croissance : Cb, Zz, Hg et Cl)

et des plantes de statut intermédiaire (Hl, Ti, G5 et Mq). On peut résumer ces résultats en considérant que l'échelle de sensibilité à NaCl va du groupe cotonniers-melons au groupe courges-haricots, en passant par les tournesols et les maïs. Dans chaque groupe, les 2 variétés présentent des sensibilités différentes, sauf chez les tournesols.

Le tableau 3 permet de comparer les distributions de Na⁺ et Cl⁻ dans les racines et les feuilles, dans des expériences de 10 j ou 20 j sur les milieux S et S3. Il montre que toutes les plantes accumulent plus de Cl⁻ dans leurs feuilles que dans leurs racines et ne se distinguent guère les unes des autres de ce point de vue. Par contre, elles présentent des comportements variés vis-à-vis de Na⁺. Certaines accumulent ce cation à la fois dans leurs feuilles et leurs racines ; ce sont les « inclusives » de Na⁺, cotonniers, melons par exemple. D'autres l'accumulent normalement dans leurs racines, mais peu dans leurs feuilles. Ce sont les « exclusives » de Na⁺, qui sont aussi les plus sensibles à NaCl (haricots, courges).

Le tableau 4 montre que les racines ne représentent qu'une faible proportion de la matière sèche totale, après 10 j ou 20 j de culture sur milieu S3. Ceci fait que

TABLEAU 2

*Poids de matière sèche produits en 20 j de culture sur milieu témoin S et sur milieu S3 enrichi en NaCl (3 g.l⁻¹, soit 50 mM).
Dry weight production after 20-day culture on standard solution (S), and standard solution plus 50 mM NaCl (S3).*

Traitements	Valeurs obtenues avec les plantes suivantes											
	Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
	Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hl	Hg	Cb	Cl
Milieu S	753	627	415	801	360	518	904	695	1 354	1 228	1 789	2 743
	± 202	± 207	± 66	± 212	± 102	± 111	± 300	± 264	± 187	± 275	± 477	± 260
Milieu S3	690	458	356	573	291	409	769	381	1 076	657	1 020	1 438
	± 156	± 158	± 84	± 111	± 113	± 124	± 161	± 85	± 112	± 168	± 251	± 341
100 X (S3 - S)/S	- 8	- 27	- 14	- 29	- 19	- 21	- 15	- 45	- 21	- 46	- 43	- 48

Les valeurs sont les moyennes de 5 individus et les intervalles de sécurité sont calculés au seuil de 95 p. 100 (mg par plante). La dernière ligne donne la réduction de production de matière sèche due à NaCl, en p. 100 de la production sur milieu témoin S.

Means of 5 plants and standard errors for p = 95 %. The last line shows the effect of NaCl on dry weight production, as % decrease.

TABLEAU 3

*Accumulation de Na⁺ et Cl⁻ dans les feuilles et les racines.
Accumulation of Na⁺ and Cl⁻ in leaves and roots.*

Ions et organes	Durée du traitement (jours)	Teneurs des tissus en Na ⁺ et Cl ⁻ : valeurs moyennes (μmol.g ⁻¹ MS) obtenues pour les plantes suivantes											
		Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
		Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hl	Hg	Cb	Cl
Na Feuilles	10	650	350	910	690	630	270	760	760	40	50	110	40
Na Feuilles	20	710	360	750	930	240	190	460	1 110	10	10	160	30
Na Racines	10	990	1 490	1 370	1 200	1 690	1 680	1 210	1 600	700	1 100	900	930
Na Racines	20	380	980	360	490	1 430	1 100	1 020	1 230	330	470	320	770
Cl Feuilles	10	1 400	1 250	1 050	710	1 240	1 120	680	930	720	530	1 360	1 310
Cl Feuilles	20	1 270	1 490	1 170	860	1 410	1 190	640	1 360	930	700	1 720	1 140
Cl Racines	10	730	1 340	610	670	420	380	380	670	400	170	380	570
Cl Racines	20	660	1 400	530	490	470	510	260	700	250	410	740	560

Les plantes sont cultivées pendant 10 j ou 20 j sur milieu S3 (contenant NaCl 3 g.l⁻¹, soit 50 mM). Les valeurs sont les moyennes de 5 individus. Les intervalles de sécurité au seuil de 95 p. 100 n'excèdent pas 7 p. 100 des valeurs moyennes.

The plants were cultivated for 20 d in the presence of 50 mM NaCl. Means of 5 plants. Standard errors less than 7 % of the mean values.

TABLEAU 4

Répartition de la matière sèche et de Na^+ entre les racines et les parties aériennes.
Dry weight of roots and aerial parts and Na^+ distribution.

Ions et organes	Durée du traitement (jours)	Valeurs obtenues pour les plantes suivantes											
		Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
		Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hi	Hg	Cb	Cl
Q Na Plante	10	157	117	106	182	179	189	231	245	95	65	148	163
Q Na Plante	20	453	334	547	886	384	338	424	425	151	116	507	642
% Na Racines	10	18	21	18	11	18	20	34	47	38	51	18	22
% Na Racines	20	7	10	3	2	11	13	24	18	22	26	5	12
% MS Racines	10	13	10	14	14	13	13	24	28	14	13	10	9
% MS Racines	20	12	8	12	7	10	10	13	16	9	11	7	7

Les plantes sont cultivées pendant 10 j ou 20 j sur milieu S3 (contenant NaCl 3 g.l^{-1} , soit 50 mM). Q est la quantité de Na^+ dans la plante entière (μmol par plante). Les valeurs sont les moyennes de 5 individus. Les intervalles de sécurité au seuil de 95 p. 100 n'excèdent pas 7 p. 100 des valeurs moyennes. % Na et % MS sont les proportions des quantités de Na^+ et de matière sèche dans la racine, en p. 100 des quantités dans la plante.

Plants cultivated for 10 d and 20 d in the presence of 50 mM NaCl . Q — Na^+ content of whole plants (μmole per plant). % Na and % MS — amounts of Na^+ and dry matter in roots, expressed as % of values for whole plants. Means of 5 plants. Standard errors less than 7 % of mean values.

malgré les teneurs en Na^+ relativement élevées dans leurs tissus, ces organes ne retiennent au total que des quantités modérées de Na^+ . De plus, la proportion du Na^+ total retenue dans les racines diminue entre 10 j et 20 j de culture sur S3, alors que la quantité totale de Na^+ dans la plante augmente : les racines ont donc tendance à perdre, en se développant, de leur capacité d'accumulation de Na^+ .

Les différences de niveau d'accumulation de Na^+ observées entre les plantes peuvent traduire des différences dans le pouvoir d'accumulation cationique globale ou dans la sélectivité vis-à-vis de Na^+ . Pour distinguer ces 2 causes, la sélectivité a été estimée à l'aide du rapport $X = \text{Na}^+ / (\text{Na}^+ + \text{K}^+)$. La figure 1 montre que, chez toutes les plantes et dans tous leurs organes,

la valeur de X reste inférieure à la valeur dans le milieu : même chez les plantes qui accumulent Na^+ dans leurs feuilles, il y a une préférence marquée pour K^+ . Néanmoins, on remarque que les plantes sensibles « exclusives » se distinguent des plantes tolérantes « inclusives » par une sélectivité très en faveur de K^+ dans leurs feuilles. Au niveau des racines, ce sont au contraire les plantes les plus résistantes qui présentent la plus forte sélectivité pour K^+ .

B. Vitesses d'absorption et d'accumulation

La rapidité d'accumulation de Na dans les racines en place est appréciée par le paramètre a, égal à la teneur après 24 h exprimée en p. 100 de la teneur après 10 j de traitement par le milieu S3. La figure 2 montre que, de façon générale, les plantes sensibles, qui n'accumulent pas Na dans leurs feuilles, sont celles chez qui le niveau d'accumulation racinaire de Na atteint le plus rapidement sa valeur quasi stationnaire finale (tabl. 3). Il n'en est pas de même pour Cl^- , qui n'offre pas, avec ce cri-

Figure 1

Sélectivité $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ de l'accumulation dans les différents tissus. X est la fraction molaire $\text{Na}^+ / (\text{Na}^+ + \text{K}^+)$ calculée à partir des quantités d'ions/g de matière sèche. Les plantes ont été cultivées pendant 20 j sur milieu S3 (contenant NaCl 50 mM).

$\text{Na}^+ - \text{K}^+$ selectivity of accumulation. X — $\text{Na}^+ / (\text{Na}^+ + \text{K}^+)$ molar ratio — calculated with the amounts per g dry weight. Plants cultivated for 20 d on a medium containing 50 mM NaCl .

Figure 2

Rapidité de l'accumulation de Na^+ dans les racines. Le paramètre a est le rapport des teneurs des racines en Na^+ ($\mu\text{mol.g}^{-1}$ MS) après 24 h et après 10 j sur milieu S3 (contenant NaCl 50 mM).

Na^+ accumulation in roots. Parameter a ratio of Na^+ content of roots ($\mu\text{mol.g}^{-1}$ DW) after 24 h and after 10 d in a medium containing 50 mM NaCl .

tère, de moyen de discriminer les plantes sensibles et tolérantes.

La rapidité de l'absorption nette de Na⁺ par les racines est appréciée à partir des quantités totales de Na⁺ retrouvées dans la plante après 24 h sur S ou S3, ramenées à 1 g MS de racine (tabl. 5). Bien que les valeurs les plus élevées des vitesses d'absorption nette s'observent chez des plantes « inclusives » (Mc, Mq), il n'apparaît pas de relation générale entre ce paramètre et le statut des plantes.

C. Effets de la température des racines et de l'humidité relative de l'atmosphère

L'effet de la température des racines sur le transport de Na⁺ et Cl⁻ est déterminé en plaçant pendant 24 h

des plantes sur S3, la température du milieu étant maintenue à 5 °C ou à 30 °C. L'humidité relative est de 100 p. 100 et la température de l'atmosphère comprise entre 28 °C (jour) et 18 °C (nuit). Le refroidissement des racines favorise le transfert de Na⁺ chez les plantes « exclusives » (haricots et courges), mais ne l'affecte que peu chez la plupart des « inclusives » (tabl. 6). Ces effets sont spécifiques de Na⁺, le froid ne modifiant pratiquement pas la distribution de Cl⁻.

Lorsque les racines sont maintenues à 30 °C mais l'humidité relative de l'atmosphère abaissée à 60 p. 100 en moyenne, c'est encore chez les plantes « exclusives » que le transfert de Na⁺ dans les parties aériennes est favorisé (tabl. 6), le transport de Cl⁻ restant peu changé.

TABLEAU 5
Vitesses moyennes d'absorption et d'accumulation de Na⁺ par les racines.
Mean rates of Na⁺ net uptake and accumulation by roots.

Paramètres	Valeurs obtenues pour les plantes suivantes											
	Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
	Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hl	Hg	Cb	Cl
Accumulation	490	420	420	400	640	980	530	570	640	690	1 010	950
Absorption	2,03	1,50	3,72	2,61	2,13	2,49	0,86	0,83	0,85	1,02	1,97	2,09

Les plantes sont cultivées pendant 6 j sur milieu S (sans NaCl), puis transférées sur milieu S3 (contenant NaCl 3 g.l⁻¹, soit 50 mM). Les teneurs des racines en Na⁺ sont déterminées 24 h plus tard. Elles sont exprimées en µmol.g⁻¹ MS, et mesurent l'accumulation. L'absorption est mesurée par les quantités totales de Na⁺ retrouvées dans les plantes, ramenées à 1 g MS de racine (µmol.g⁻¹ MS par jour). Les valeurs sont les moyennes sur 5 individus ; les intervalles de sécurité au seuil de 95 p. 100 n'excèdent pas 7 p. 100 des valeurs moyennes.

Plants cultivated for 6 d on standard solution, then 50 mM NaCl added to the medium. Na⁺ contents of the various parts of the plants measured 24 h later. Mean uptake rates estimated from total amounts of Na⁺ in the plant, divided by root dry weights (µmole.g⁻¹ DW per day). Accumulation refers to root contents. Means of 5 plants. Standard errors less than 7 % of mean values.

TABLEAU 6
Effets de la température des racines et de l'humidité relative de l'atmosphère sur le transport de Na⁺ et Cl⁻ des racines aux parties aériennes.
Effects of root temperature and air relative humidity on Na⁺ and Cl⁻ transport to shoots.

Ions et paramètres	T °C et HR	Valeurs obtenues pour les plantes suivantes											
		Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
		Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hl	Hg	Cb	Cl
Chlorure													
Transport	5 °C Sat.	82	79	85	80	86	88	70	62	84	83	85	81
Transport	30 °C Sat.	80	83	85	81	87	86	69	62	81	79	85	88
Transport	30 °C 60 %	85	85	86	77	87	88	70	65	79	78	86	85
Sodium													
Transport	5 °C Sat.	58	57	73	84	53	49	28	35	27	23	49	45
Transport	30 °C Sat.	77	67	80	87	57	54	29	35	22	17	35	39
Transport	30 °C 60 %	76	72	89	84	70	52	39	33	36	33	49	54
Effet du froid		- 25	- 12	- 9	- 3	- 7	- 9	- 3	0	+ 19	+ 26	+ 29	+ 13
Effet de l'air sec		- 3	+ 7	+ 10	- 3	+ 19	+ 13	+ 26	- 6	+ 39	+ 48	+ 29	+ 28

Les plantes sont cultivées pendant 6 j sur milieu S (dépourvu de NaCl) puis transférées sur milieu S3 (contenant NaCl 3 g.l⁻¹, soit 50 mM). Deux valeurs de la température du milieu et 2 valeurs de l'humidité relative HR sont combinées pour 3 traitements : 5 °C et atmosphère saturée ; 30 °C et atmosphère saturée ; 30 °C et 60 p. 100 d'humidité relative. Les quantités d'ions dans les racines et les parties aériennes sont mesurées après 24 h de traitement. Transport : quantité dans les parties aériennes, en p. 100 de la quantité totale dans la plante. Effet du froid : différence (5 °C-30 °C) exprimée en p. 100 de la valeur à 30 °C (atmosphère saturée). Effet de l'air sec : différence (60 p. 100 HR - Atmosphère saturée) exprimée en p. 100 de la valeur en atmosphère saturée (à 30 °C). Les valeurs sont les moyennes de 5 individus.

The plants were cultivated for 6 d on standard solution, then 50 mM NaCl was added to the medium. The Na⁺ contents of the various parts of the plants were measured 24 h later. Effect of root cooling : difference (5 °C-30 °C) expressed as % of the value for 30 °C. Effect of dry air : difference (60 % HR - Saturation) expressed as % of the value for saturation. Means of 5 plants.

Figure 3

Effet du cyanure sur l'accumulation ionique dans les racines. Les teneurs sont données en mmol.g^{-1} MS. Les plantes, cultivées sur milieu S (sans NaCl), sont transférées pour 24 h sur milieu S3 (contenant NaCl 50 mM), avec éventuellement KCN 1 mM. En blanc, témoins sans KCN ; en noir, avec KCN.

Effect of KCN on ion accumulation in roots. Contents in mmole.g^{-1} DW. Plants cultivated on a medium without NaCl, then transferred for 24 h to the same medium plus 50 mM NaCl, with 0 or 1 mM KCN. Open bars : without KCN ; closed bars : KCN.

D. Effet du cyanure sur les racines

La figure 3 permet de comparer les teneurs ioniques dans les racines après 24 h sur S3 avec ou sans KCN dans le milieu. Chez toutes les « exclusives », KCN diminue l'accumulation de Na^+ alors qu'il l'augmente chez les « inclusives ». En ce qui concerne l'accumula-

tion de Cl^- , KCN a toujours un effet inhibiteur. De même, il abaisse presque toujours le niveau d'accumulation de K^+ , notamment chez les plantes où il augmente ou laisse inchangé celui de Na^+ (cotonniers, melons, maïs).

Le tableau 7 décrit l'effet de KCN sur la proportion des ions absorbés qui est conduite vers les parties aériennes. On voit que l'exportation de Na^+ est fortement augmentée chez les plantes qui ne transportent normalement que peu ou pas cet ion dans leurs feuilles. Les résultats pour Cl^- montrent de nouveau que l'effet est spécifique de Na^+ .

IV. DISCUSSION

La discussion sera exclusivement consacrée aux traits caractéristiques de Na^+ , par opposition à Cl^- , puisqu'on a vu que eux seuls permettent de distinguer les plantes selon leur statut de sensibilité à NaCl. La comparaison des tableaux 2 et 3 indique que, sur l'ensemble des 12 plantes étudiées, on retrouve la situation générale présentée en introduction : les plantes qui accumulent peu de Na^+ dans leurs feuilles sont celles dont la croissance est très diminuée par NaCl (Cl, Cb, Hl, Zz). Au contraire, l'accumulation foliaire de Na^+ est plutôt associée à une bonne croissance sur S3 (Ga, Mq, Zr). Comme rappelé plus haut, la limitation de l'accumulation de Na^+ par les feuilles peut résulter d'une restriction de l'absorption nette par la racine, d'une rétention de Na^+ par celle-ci (effet de piège) ou d'une circulation descendante.

En ce qui concerne l'absorption de Na^+ par les racines, les résultats du tableau 5 montrent que les plantes « exclusives » ne présentent pas une efficacité spécialement faible : elles absorbent en moyenne Na^+ à des vitesses comparables à celles de la plupart des « inclusives ». La limitation de l'accumulation foliaire ne paraît pas pouvoir s'expliquer par une restriction de l'absorption nette au niveau des racines. Au contraire, plusieurs indices suggèrent que ce sont plutôt les racines des plan-

TABLEAU 7

Effets de la présence de CN^- dans le milieu sur le transport de Na^+ et Cl^- des racines aux parties aériennes.

Effects of KCN on the transport of Na^+ and Cl^- to the shoots.

Ions et paramètres	Valeurs obtenues pour les plantes suivantes											
	Cotonniers		Melons		Tournesols		Maïs		Haricots		Courges	
	Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Zr	Zz	Hl	Hg	Cb	Cl
Chlorure												
Transport (témoin)	85	83	87	82	89	84	74	63	80	83	86	77
Effet de KCN	+ 6	+ 2	- 1	+ 4	- 17	- 8	+ 3	+ 17	+ 19	+ 12	- 2	- 16
Sodium												
Transport (témoin)	75	63	96	91	68	56	40	40	30	43	29	45
Effet de KCN	+ 5	+ 15	- 9	- 11	+ 23	+ 36	- 33	- 3	+ 181	+ 50	+ 66	+ 32

Les plantes sont cultivées pendant 6 j sur milieu S (dépourvu de NaCl) puis transférées sur milieu S3 (contenant NaCl 3 g.l^{-1} , soit 50 mM). Une moitié des lots reçoivent en plus du KCN (1 mM). Les quantités d'ions dans les racines et les parties aériennes sont mesurées après 24 h de traitement. Transport : quantité dans les parties aériennes, en p. 100 de la quantité totale dans la plante. Effet de KCN : différence (KCN - Témoin) exprimée en p. 100 de la valeur du témoin sans KCN. Les valeurs sont les moyennes de 5 individus.

Plants cultivated for 6 d on standard solution. 50 mM NaCl, and in some cases 1 mM KCN, then added to medium. Ion contents of roots and shoots measured 24 h later. Transport : amount of ions in shoots, expressed as % of whole plant content. KCN effect : variation of transport due to KCN, as % of the transport in the absence of KCN. Means of 5 plants.

tes « inclusives » qui se protègent contre Na^+ , en l'expulsant activement. D'une part, KCN augmente l'accumulation racinaire de Na^+ chez ces plantes, mais la réduit chez les plantes sensibles (fig. 3). Ceci se comprend si le niveau de Na^+ chez les plantes « inclusives » est maintenu sous la valeur d'équilibre par un efflux actif. D'autre part, la comparaison des niveaux d'accumulation racinaire de Na^+ atteints en 24 h et en 10 j (tabl. 5, fig. 2), montre que l'accès au niveau d'accumulation stationnaire est lent chez les plantes « inclusives ». Ceci pourrait indiquer la présence d'un efflux important. Enfin, c'est encore chez les plantes « inclusives » que l'accumulation racinaire est la moins sélective de Na^+ vis-à-vis de K^+ (fig. 1), ce qui est connu pour être fréquemment associé à une excrétion active de Na^+ (PITMAN & SADDLER, 1967 ; JESCHKE, 1970 ; NASSERY, 1972). Au contraire, chez les plantes sensibles « exclusives », ces divers critères indiquent que la racine ne se débarrasse pas efficacement de Na^+ . L'absence d'efflux actif de Na^+ chez le maïs et d'autres plantes sensibles a été signalée par divers auteurs (MENGEL & PFLUGER, 1972 ; JESCHKE & NASSERY, 1981).

En ce qui concerne l'effet de piège, il faut noter que les racines ne représentent, chez les 12 plantes, qu'une faible proportion de la matière sèche totale et que leur capacité d'accumulation de Na^+ est donc réduite (tabl. 4). De plus, elle tend à diminuer avec le temps, alors que l'accumulation du cation dans la plante augmente. L'accumulation dans les racines ne peut donc pas, à long terme, entrer en compétition avec la conduction ascendante de Na^+ .

La conclusion est que le frein à l'accumulation foliaire du cation chez les plantes sensibles doit plutôt être cherché au niveau du système de conduction entre la racine et les parties aériennes.

Le fait que, chez les plantes « inclusives », KCN et le froid au niveau des racines ralentissent le transfert de Na^+ vers les feuilles (tabl. 6 et 7) indique que l'ion est probablement sécrété activement dans le xylème. De même, le peu d'effet de l'atmosphère sèche sur ce transport indique qu'il est peu sensible à l'entraînement par la transpiration, ce qui est en accord avec l'hypothèse d'une sécrétion active. Au contraire, chez les plantes sensibles « exclusives », l'air sec accélère fortement le transport de Na^+ dans le xylème, indiquant une influence marquée de la transpiration. Ceci est l'indice

d'une conduction apoplasmique et/ou d'un transport passif dans le xylème. Ces résultats et leurs interprétations sont en accord avec le fait que l'humidité de l'air compense les effets du sel sur la croissance de l'oignon et du haricot, plantes sensibles (GALE *et al.*, 1967 ; PRISCO & O'LEARY, 1973), et qu'il n'y a pas de relation entre les effets du sel et de l'humidité chez le cotonnier, tolérant (HOFFMAN *et al.*, 1971).

Toujours chez les plantes « exclusives », KCN et le refroidissement des racines accélèrent fortement le transfert de Na^+ vers les parties aériennes. Ces résultats peuvent s'interpréter de deux façons. La 1^{re} hypothèse est que Na^+ est soustrait de la sève ascendante, chez ces plantes, par un système de réabsorption actif dans la racine (KRAMER *et al.*, 1977 ; YEO *et al.*, 1977), qui est inhibé en présence de KCN ou au froid. La 2^e hypothèse est que le transport mesuré vers les feuilles traduit en fait le bilan des conductions ascendante (xylème) et descendante (phloème). Le transport phloémien étant sensible aux inhibiteurs, son interruption entraîne une augmentation du transfert net vers les feuilles. LESSANI & MARSCHNER (1978) ont effectivement montré sur 9 plantes différentes (dont 1 tournesol, 2 maïs et 2 haricots) que le transport descendant du $^{22}\text{Na}^+$ appliqué sur les feuilles est d'autant plus important que la plante est plus sensible à NaCl.

En résumé, cette analyse comparative des 12 plantes permet de proposer un modèle-cadre liant la sensibilité au sel et la distribution de Na^+ : chez les plantes sensibles, Na^+ semble conduit passivement dans le xylème. La protection des feuilles, c'est-à-dire le caractère « exclusif », semble dépendre d'une soustraction de l'ion du xylème et de sa redistribution dans le phloème, aboutissant à le ramener vers le bas de la plante. Chez les plantes tolérantes, au contraire, Na^+ paraît transporté activement dans le xylème de la racine et compartimenté dans les feuilles. L'épreuve expérimentale de ce modèle sera présentée dans une autre publication.

Reçu le 11 octobre 1985.

Accepté le 25 mars 1986.

REMERCIEMENTS

L'Auteur remercie Monsieur le Professeur C. GRIGNON (E.N.S.A. Montpellier, France) pour ses conseils.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernstein L., 1964. Effect of salinity on mineral composition and growth of plants. *Plant Anal. Fertil. Probl.*, **4**, 25-45.
- Cooil B. J., De La Fuente R. K., De La Pena R. S., 1965. Absorption and transport of sodium and potassium in the squash. *Plant Physiol.*, **40**, 625-632.
- Epstein E., 1961. The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. *Plant Physiol.*, **36**, 437-444.
- Gale J., Kohl H. C., Hagan R. M., 1967. Changes in the water balance and photosynthesis of onion, bean and cotton plants under saline conditions. *Physiol. Plant.*, **20**, 408-420.
- Gausch H. G., Wadleigh C. H., 1945. Effect of high concentrations of sodium, calcium, chloride and sulfate on ionic absorption by bean plants. *Soil Sci.*, **59**, 139-153.
- Hamza M., 1977. Action de différents régimes d'apport de chlorure de sodium sur la physiologie de deux légumineuses : *Phaseolus vulgaris* (sensible) et *Hedysarum carnosum* (tolérante). *Relations hydriques et relations ioniques*. Thèse Doct. ès Sci., Paris, 252 p.
- Hoffman G. I., Rawlins S. L., Gerber M. J., Culen E. M., 1971. Water relations and growth of cotton as influenced by salinity and relative humidity. *Agron. J.*, **63**, 822-826.
- Jacobson L., Hannapel R. J., Moore D. P., Schaedle M., 1961. Influence of calcium on selectivity of ion absorption process. *Plant Physiol.*, **36**, 58-61.
- Jacoby B., 1964. The function of bean roots and stems in sodium retention. *Plant Physiol.*, **39**, 445-449.
- Jacoby B., 1965. Sodium retention in excised bean stems. *Physiol. Plant.*, **18**, 730-739.

- Jacoby B.**, 1979. Sodium recirculation and loss from *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Bot.*, **43**, 741-744.
- Jacoby B., Hanson J. B.**, 1985. Control of $^{22}\text{Na}^+$ influx in corn roots. *Plant Physiol.*, **77**, 930-934.
- Jeschke W. D.**, 1970. Evidence for a K^+ stimulated Na^+ efflux at the plasmalemma of barley root cells. *Planta*, **94**, 240-245.
- Jeschke W. D.**, 1980. Involvement of proton fluxes in the K^+ - Na^+ selectivity at the plasmalemma: K^+ -dependent net extrusion of sodium in barley roots and the effect of anions and pH on sodium fluxes. *Z. Pflanzenphysiol.*, **98**, 155-175.
- Jeschke W. D., Nassery H.**, 1981. K-Na selectivity in roots of *Triticum*, *Helianthus* and *Allium*. *Physiol. Plant.*, **52**, 217-224.
- Johanson J. G., Cheeseman J. M.**, 1983. Uptake and distribution of sodium and potassium by corn seedlings. I. Role of the mesocotyl in « sodium exclusion ». *Plant Physiol.*, **73**, 153-158.
- Johanson J. G., Cheeseman J. M., Enkoji C.**, 1983. Uptake and distribution of sodium and potassium by corn seedlings. II. Ion transport within the mesocotyl. *Plant Physiol.*, **73**, 159-164.
- Kramer D., Läuchli A., Yeo A. R., Gullasch J.**, 1977. Transfer cells in the roots of *Phaseolus coccineus*: ultrastructure and possible function in exclusion of sodium from the shoot. *Ann. Bot.*, **41**, 1031-1040.
- Läuchli A., Wieneke J.**, 1979. Studies on growth and distribution of Na^+ , K^+ and Cl^- in soybean varieties differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, **142**, 3-13.
- Lessani H., Marschner H.**, 1978. Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 27-37.
- Levi E.**, 1968. The distribution of mineral elements following leaf and root uptake. *Physiol. Plant.*, **21**, 213-226.
- Marschner H., Ossenberg-Neuhaus H.**, 1973. Langstreckentransport von Natrium in Bohnenpflanzen. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, **139**, 129-142.
- Mengel K., Pflüger R.**, 1972. The release of potassium and sodium from young excised roots of *Zea mays* under various efflux conditions. *Plant Physiol.*, **49**, 16-19.
- Nassery H.**, 1972. The loss of potassium and sodium from excised barley and beans roots. *New Phytol.*, **71**, 269-274.
- Pearson G. A.**, 1967. Absorption and translocation of sodium in bean and cotton. *Plant Physiol.*, **42**, 1171-1175.
- Prisco J. T., O'Leary J. W.**, 1973. Effects of humidity and cytokinin on growth and water relations of salt stressed bean plants. *Plant Soil*, **39**, 363-376.
- Rains D. W., Epstein E.**, 1966. Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanism of alkali cation transport. *Plant Physiol.*, **42**, 314-318.
- Ratner A., Jacoby B.**, 1976. Effect of K^+ , its counter anion, and pH on sodium efflux from barley root tips. *J. Exp. Bot.*, **27**, 843-852.
- Shone M. G. T., Clarkson D. T., Sanderson J.**, 1969. The absorption and translocation of sodium by maize seedlings. *Planta*, **86**, 301-314.
- Slama F.**, 1974. *Absorption du sodium et du potassium par des fragments de limbe et de tige du haricot (Phaseolus vulgaris L.) et du cotonnier (Gossypium hirsutum L.)*. Thèse 3^e Cycle, Paris, 99 p.
- Slama F.**, 1982. *Effets de NaCl sur la croissance et la nutrition minérale de six espèces de plantes cultivées*. Thèse Doct. ès Sci., Tunis, 214 p.
- Van Steveninck R. F. M., Van Steveninck M. E., Stelzer R., Läuchli A.**, 1982. Studies on the distribution of Na and Cl in two species of lupin (*Lupinus luteus* and *Lupinus angustifolius*) differing in salt tolerance. *Physiol. Plant.*, **56**, 465-473.
- Wallace A.**, 1963. *Solute uptake by intact plants*. Edwards Brothers, Michigan, USA, 178 p.
- Yeo A. R., Kramer D., Läuchli A., Gullasch J.**, 1977. Ion distribution in salt-stressed mature *Zea mays* roots in relation to ultrastructure and retention of sodium. *J. Exp. Bot.*, **28**, 17-29.