

**Relations entre la tolérance ou la sensibilité à la salinité lors
de la germination des semences et les composantes
de la nutrition en sodium**

G. GUERRIER

Institut de Recherches Scientifiques et Techniques, Boulevard Lavoisier,
49045 Angers Cedex, France

Relations between the Seed Tolerance or Sensitivity to Salinity at the Germination Time and the Na-components of Nutrition

Abstract. Adsorption, absorption and translocation of sodium were compared in three species showing an ascending degree in tolerance to salinity: red cabbage (tolerant) shows higher Root Cationic Exchange Capacity than tomato (sensitive) or radish (intermediate). At low NaCl concentrations, tomato accumulates the greatest quantities of sodium; but Na^+ translocation remains proportional to the quantity absorbed in the three plants. At high salt concentrations, diffusive phenomena explain similar accumulation in every plant, but red cabbage quickly localises 50% of Na^+ amount in cotyledons, while this element stays stored in tomato roots. The consequence of these three nutrition phases was discussed in relation to the behaviour observed at the germination time of these same plants.

La caractérisation physiologique de la tolérance des végétaux à la salinité résulte de processus qui permettent au végétal d'absorber l'eau et les sels minéraux à partir de substrats à faibles potentiels hydriques, mais aussi de vivre en acceptant la présence importante de sodium dans ses tissus; les halophytes qui accumulent le plus de sodium (ELZAM et EPSTEIN 1969, RUSH et EPSTEIN 1981) se signalent ainsi par une forte capacité d'élaboration de composés organiques (MERCADO 1973, BRIENS et LARHER 1982), ces deux facteurs permettant le maintien d'une haute pression osmotique interne qui favorise les échanges d'eau entre les compartiments externe et cellulaire.

Or, lors de la germination d'espèces représentatives des glycophytes et des halophytes sur milieux salés, les embryons des variétés tolérantes accumulent initialement le moins de sodium; puis au cours des différents stades évolutifs de la germination suivant la sortie et l'individualisation de la racine, les deux groupes écologiques accumulent autant de sodium (GUERRIER 1983a) comme le montraient ERDEI et KUIPER (1979), ou TANCZOS *et al.* (1981) chez différentes variétés de *Plantago*, sensibles ou tolérantes à la salinité.

Reçu le 21 janvier 1983; accepté le 20 mai 1983

Ainsi, si la nature métabolique de l'absorption du sodium est maintenant un fait établi chez le végétal (RAINS et EPSTEIN 1967, NISSEN 1973, JESCHKE et NASSERY 1981), la comparaison des processus de nutrition minérale en sodium au sein des groupes écologiques se heurte à ce précédent paradoxe, bien que l'on ait souligné le caractère faiblement migratoire de l'élément chez les glycophytes (FERARD et BINET 1978, YEO et FLOWERS 1982). Ce travail propose l'étude des trois composantes de la nutrition en sodium (adsorption, absorption et transport) chez trois plantes dont on connaît bien leur physiologie sur milieux salés: le chou rouge (tolérant), la tomate (sensible) et le radis de caractère intermédiaire (GUERRIER 1983a, b).

MATERIEL ET METHODES

Matériel végétal

Les semences de radis (*Raphanus sativus* L., cv. Rond à gros bout blanc), de chou rouge (*Brassica oleracea capitata* L., cv. Foncé d'Erfurt) et de tomate (*Lycopersicon esculentum* MILL., cv. St Pierre) sont mises à germer sur eau distillée. Quand la radicule est bien développée, les jeunes plantes sont transférées sur solution CaSO_4 , 5 mM, aérée 24 heures sur 24 au moyen de bulleurs d'aquarium; la température de la solution est maintenue constante (20 °C) grâce à un bain thermostaté.

Au bout d'une semaine de culture, un premier lot expérimental est constitué par des racines longues et fines, à 3 ou 4 ramifications, excisées au niveau du collet. Elles sont ensuite lavées à l'eau distillée pendant 24 heures dans une solution aérée. Ce premier lot sert à la mesure de l'adsorption des éléments minéraux, première composante de l'absorption: les capacités de saturation en éléments sont mesurées sur des racines fraîches, en plongeant les racines 3' dans 100 ml de sels de chlorure (KCl, NaCl, CaCl_2 0.05 N et à 0 °C) et en dosant les éluats respectifs après 3' de contact dans 100 ml HCl 0.05 N (WACQUANT et PASSAMA 1978).

Une deuxième fraction de ce lot de racines excisées sert à la mesure de l'absorption du sodium: les racines sont plongées 6 heures dans les solutions d'échange (25 °C) contenant des concentrations croissantes en NaCl; les paramètres (V_m et k_m) des cinétiques d'absorption ont été déterminés à partir de la représentation en coordonnées inverses de ces résultats (LINEWEAVER et BURK 1934), et calcul des droites de régression. De plus, pour une même dose en NaCl de la solution (10 ou 200 mM), l'absorption a été mesurée en fonction du temps.

Un troisième lot expérimental est constitué de plantes entières transférées également sur des solutions de NaCl (10,50 ou 200 mM); après 24 heures d'échange et un rinçage rapide par de l'eau distillée, les organes sont fragmentés: racines, hypocotyle et cotylédons. L'expression des résultats en gramme de matière fraîche est alors corrélée à l'état turgescent des jeunes plantes: ainsi les jeunes plantes de tomate fânent au bout de 36 heures sur solution 100 mM dans nos conditions expérimentales.

Analyses

Le sodium est dosé par spectrophotométrie de flamme après extraction des cations par échange acide sur la matière fraîche (20 ml HCl M/10). Les résultats exprimés en microéquivalents de sodium par gramme de matière

TABLEAU 1

Adsorption des éléments minéraux chez le chou rouge, la tomate et le radis [$\mu\text{eq g}^{-1}\text{m.f.}$]

Plantes	Potassium	Calcium	Sodium
Chou rouge	30.6 ± 2.45	19.05 ± 2.08	19.50 ± 3.12
Tomate	3.56 ± 0.54	3.37 ± 0.22	7.10 ± 0.98
Radis	3.58 ± 0.45	6.75 ± 0.95	3.50 ± 0.82

fraîche ($\mu\text{eq g}^{-1}\text{m.f.}$) sont les moyennes de 6 répétitions expérimentales pour l'absorption et le transport, et de 15 répétitions pour l'adsorption. Les intervalles de confiance de chaque point moyen ont été calculés au seuil statistique 5%.

RESULTATS

Adsorption des éléments minéraux (Tableau 1)

La spécificité de composition des parois du point de vue densité des sites d'échange (sites électronégatifs, pectine, acides uroniques) explique les différences de Capacité d'Echange Cationique des Racines (C.E.C.R.) enregistrées chez les glycophytes/halophytes: un gradient croissant de capacité de saturation en calcium (qui mesure la C.E.C.R.) est obtenu en fonction de la tolérance à la salinité. Le rapport Na^+/K^+ des ions adsorbés augmente d'autre part avec la sensibilité de la plante au NaCl; le faible rapport obtenu chez le chou rouge est expliqué par sa capacité de saturation en potassium 10 fois plus élevée que celle du radis ou de la tomate. En raison des valeurs de capacités de saturation élevées, le potassium chez le chou rouge, et le calcium chez le radis, pourront donc déplacer le sodium, par interactions électriques, des sites d'échange de ces plantes, par opposition aux résultats obtenus chez la tomate.

Absorption du sodium

Aux faibles doses de NaCl dans la solution d'échange (Fig. 1A), les quantités de sodium accumulées en 6 heures de contact sont significativement différentes chez les trois végétaux: la tomate présente ainsi la plus haute vitesse d'absorption de l'élément ($V_m = 12.5 \mu\text{eq g}^{-1}\text{m.f. 6h}^{-1}$), soit 2 fois plus élevée que la vitesse d'absorption du sodium mesurée chez le chou rouge. En revanche, l'affinité de l'enzyme pour le sodium est en relation inverse de sa vitesse maximale d'absorption, puisque la tomate présente un k_m (0.15 mM) plus élevé que celui du radis ($k_m = 0.005 \text{ mM}$), plante chez laquelle on mesure la plus faible vitesse d'absorption ($V_m = 2.03 \mu\text{eq g}^{-1}\text{m.f. 6h}^{-1}$).

Aux moyennes et fortes concentrations en NaCl (Fig. 1B), une cinétique de saturation est également mise en évidence, traduisant l'existence de vecteurs enzymatiques. Lors de cette deuxième phase, les vitesses maximales d'absorption sont dans l'ordre décroissant de $31.5 \mu\text{eq g}^{-1}\text{m.f. 6h}^{-1}$ chez la tomate à $16.7 \mu\text{eq}$ chez le radis. Non seulement, les variations des différents

V_m ne se font plus que dans un rapport de 1 à 2, mais encore la vitesse maximale d'absorption mesurée chez le chou rouge n'est inférieure que de 35% à celle de la tomate. Enfin, les constantes d'affinité des réactions enzymatiques mesurées chez les trois végétaux sont identiques ($k_m = 0.6 \text{ mM}$).

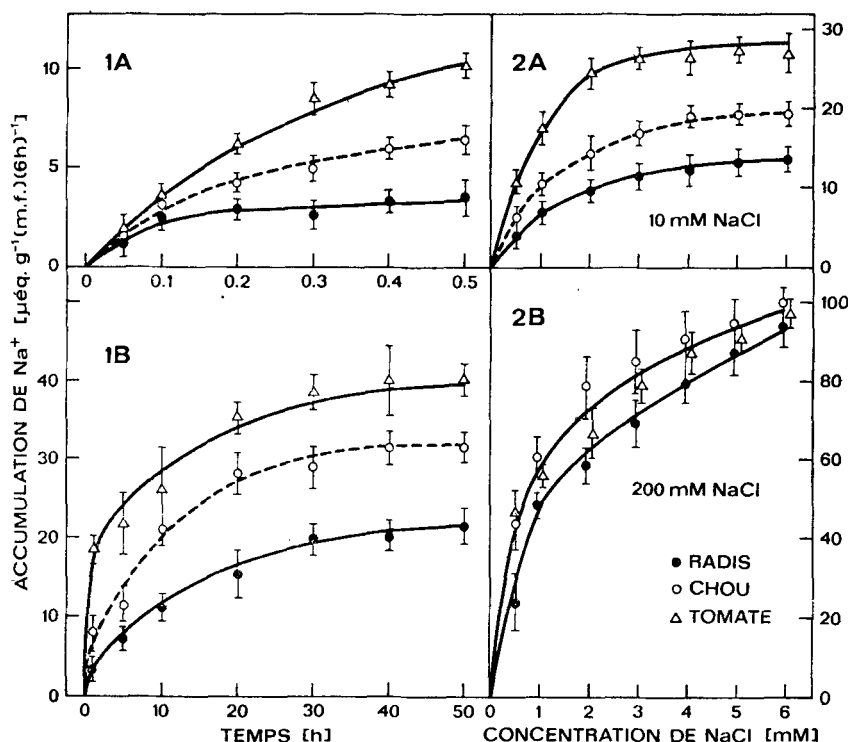


Fig. 1. Absorption de sodium [$\mu\text{eq g}^{-1} \text{ m.f.} / 6 \text{ heures d'échange}$] par des racines excisées de tomate, de radis et de chou rouge, aux faibles concentrations (Fig. 1A), ou aux fortes concentrations (Fig. 1B) en NaCl.

Fig. 2. Absorption de sodium [$\mu\text{eq g}^{-1} \text{ m.f.}$] en fonction du temps par des racines excisées de tomate, de radis et de chou rouge, en présence d'une solution 10 mM NaCl (Fig. 2A), ou 200 mM NaCl (Fig. 2B).

En fonction du temps d'échange, la vitesse d'absorption initiale différencie les familles écologiques; pour une solution de contact de 10 mM NaCl (Fig. 2A), la tomate absorbe en deux heures d'échange 90% de la masse accumulée en 6 heures de temps, alors que chez le radis et le chou rouge, l'état stationnaire du plateau de saturation est atteint plus tardivement. Pour une solution de 200 mM NaCl (Fig. 2B), la vitesse initiale discrimine la plante sensible du chou et du radis durant la première heure d'absorption; au delà de ce temps, les trois plantes absorbent autant de sodium. Les vitesses maximales d'absorption identiques ($V_m = 100 \mu\text{eq g}^{-1} \text{ m.f.} / 6 \text{ h}^{-1}$) caractérisent ce phénomène diffusif où il existe une proportionnalité entre la dose externe (de 50 à 200 mM) et la masse absorbée par les végétaux.

Transport du sodium

Pour une concentration de 10 mM NaCl, le sodium est principalement localisé dans les racines des trois plantes où il représente 50% de la masse totale: ainsi, bien que le chou rouge accumule 40% de moins de sodium que la tomate, le transport de l'élément reste proportionnel à la masse absorbée,

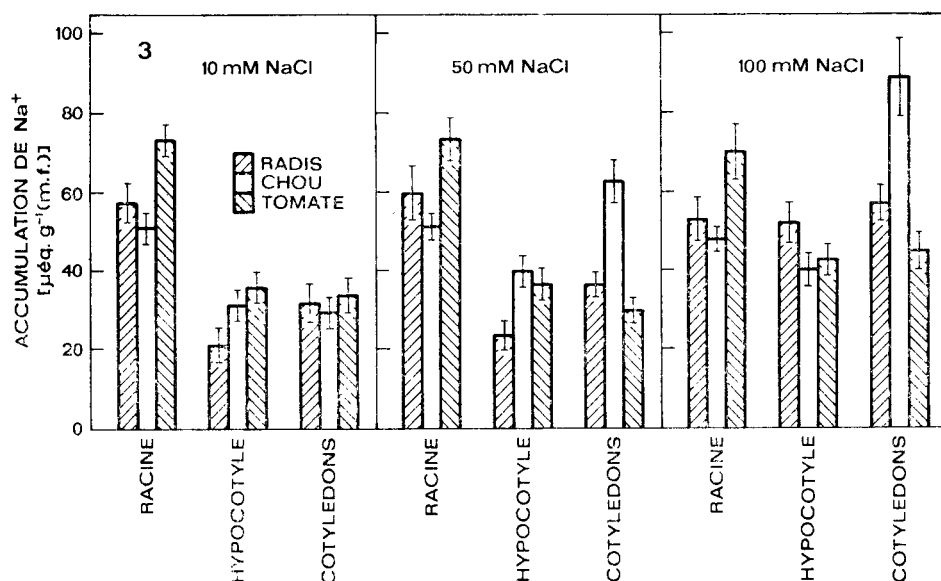


Fig. 3. Localisation du sodium [$\mu\text{eq. g}^{-1}(\text{m.f.})$] après 24 heures d'échange dans les organes de tomate, de radis et de chou rouge, en fonction de la concentration en NaCl du milieu d'échange.

la proportion de sodium étant similaire dans les hypocotyles ou les cotylédons des trois espèces étudiées (Fig. 3.)

Aux plus fortes concentrations (50 et 100 mM), les trois plantes accumulent des quantités identiques de sodium (Fig. 3), mais l'espèce tolérante localise celui-ci au niveau aérien, essentiellement dans les cotylédons (en moyenne 50% de la masse accumulée); chez l'espèce sensible, seulement 23% du sodium est transporté en 24 heures dans les cotylédons, alors que la moitié du sodium total se retrouve dans les racines (contre 25% chez le chou rouge). Pour 100 mM NaCl, le comportement intermédiaire du radis se caractérise par une égale répartition de l'ion sodium dans les différents organes de la jeune plante.

DISCUSSION

Les mesures de l'adsorption, de l'absorption et du transport du sodium régissent les phénomènes d'accumulation de cet élément chez les embryons, les plantules ou bien les jeunes plantes (GUERRIER 1981, 1983a) et peuvent expliquer les observations réalisées lors de la germination des végétaux tolérants ou sensibles à la salinité.

Tout d'abord, une importante Capacité d'Echange Cationique des Racines caractérise la plante tolérante au sel (WACQUANT et PASSAMA 1978). La faible accumulation de sodium mesurée chez les embryons ou les plantules de chou rouge en présence de KCl ou CaCl_2 serait alors expliquée par le fort pouvoir de déplacement exercé par les cations sur le sodium, par interférences électriques au niveau des sites électronégatifs d'échange. Le maintien de hautes teneurs en potassium et en calcium chez les embryons du chou rouge (GUERRIER, non publié) est d'ailleurs corrélé avec l'importante adsorption de ces éléments, ce qui conduit à l'augmentation de la pression osmotique des tissus embryonnaires; ces observations sont également applicables chez des plantules de chou, où la radicule néoformée et peu vacuolée voit la prépondérance des phénomènes d'absorption non métabolique. Inversement, chez la tomate, la déplacement du potassium ou du calcium de leurs sites d'échanges par le sodium, expliquerait l'augmentation du rapport Na^+/K^+ embryonnaire, et l'intoxication de ces embryons empêchant leur levée de dormance (GUERRIER 1983a).

Les différentes valeurs des constantes d'affinité mesurées lors du transport enzymatique vectoriel du sodium chez les végétaux, aux faibles concentrations salines (Fig. 1A) témoignent d'une modification du fonctionnement des ATPases (TIKHAYA et MISHUTINA 1981) au niveau des membranes des glycophytes/halophytes; par contre, les valeurs différentes des V_m aux faibles doses peuvent être interprétées comme la résultante de la large composante d'adsorption mesurée chez les trois plantes. A ces faibles concentrations salines, le transport du sodium reste cependant proportionnel à la masse absorbée puisque la localisation de l'élément ne varie pas d'une plante à l'autre.

Enfin, lorsque l'absorption du sodium ne différencie plus le comportement du végétal, le transport de l'ion explique l'habitat écologique. La prépondérance des facteurs diffusifs lors de l'absorption expliquerait l'accumulation similaire du sodium chez les trois espèces; cependant le chou rouge transporte très rapidement (dans les 24 heures) pratiquement la moitié du sodium accumulé, dans ses organes aériens. Inversement, la limitation du transfert des ions sodium vers l'appareil aérien des glycophytes, combinée à l'importante vitesse initiale d'absorption, expliquerait les différences d'ajustement osmotique des espèces sensibles; ces observations expliqueraient également le rôle toxique du sodium au niveau de la racine, à la fois sur l'action frein exercée sur l'absorption et le transport d'autres éléments, tels le potassium (HAJJI 1980) ou le calcium; cette dernière action entraînerait ainsi la carence en éléments au sein des jeunes plantes, mais également une action antagoniste sur le fonctionnement des systèmes enzymatiques.

Le caractère moyennement tolérant à la salinité du radis s'interpréterait aisément par les degrés intermédiaires des valeurs de ces composantes de la nutrition minérale obtenues chez les deux types extrêmes: le chou rouge (tolérant) et la tomate (sensible).

RÉFÉRENCES

- BRIENS, M., LARHER, F.: Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaine and free proline. — *Plant Cell Environ.* 5 : 287—292, 1982.

- ELZAM, O. E., EPSTEIN, E.: Salt relations of two grass species differing in salt tolerance. 2) Kinetics of the absorption of K, Na and Cl by their excised roots. — *Agrochimica* **13** : 196—206, 1969.
- ERDEI, L., KUIPER, P. J. C.: The effects of salinity on growth, cation content, Na⁺ uptake and translocation in salt sensitive and salt tolerant *Plantago* species. — *Physiol. Plant.* **47** : 95—99, 1979.
- FERARD, G., BINET, P.: Importance du transport des ions vers les feuilles dans la résistance au sel de *Plantago maritima* L. et de *Plantago lanceolata* L. — *Soc. Bot. fr. Actu. Bot.* **3—4** : 105—110, 1978.
- GUERRIER, G.: Influence de différentes salinités (sels de sodium et sels de chlorure) sur la germination de *Raphanus sativus*. — *Plant Soil* **61** : 457—469, 1981.
- GUERRIER, G.: Capacités germinatives des semences en fonction des doses graduelles en NaCl. Importance des transferts sur milieux sodés ou témoins. — *Rev. gén. Bot.* **90** : 3—21, 1983a.
- GUERRIER, G.: Germination de plantes maraîchères et oléagineuses en présence de NaCl. — *Seed Sci. Techn.* **11** : 281—292, 1983b.
- HAJJI, M.: La responsabilité de la racine dans la sensibilité du Laurier rose au chlorure de sodium. — *Physiol. vég.* **18** : 505—515, 1980.
- JESCHKE, W. D., NASSERY, H.: K⁺—Na⁺ selectivity in roots of *Triticum*, *Helianthus* and *Allium*. — *Physiol. Plant.* **52** : 217—224, 1981.
- LINEWEAVER, H., BURK, D.: The determination of enzyme dissociation constants. — *J. amer. Chem. Soc.* **56** : 658—666, 1934.
- MERCADO, A.: Structure and function of plant cells in saline habitats. New trends in the study of salt tolerance. — John Wiley Ed., New York 1973.
- NISSEN, P.: Multiphasic uptake in plants. 2) Mineral cations, chloride and boric acid. — *Physiol. Plant.* **29** : 298—354, 1973.
- RAINS, D. W., EPSTEIN, E.: Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanism of alkali cation transport. — *Plant Physiol.* **42** : 314—318, 1967.
- RUSH, D. W., EPSTEIN, E.: Comparative studies on the sodium potassium and chloride relations of a wild halophytic and a domestic salt sensitive tomato species. — *Plant Physiol.* **68** : 1308—1313, 1981.
- TANCZOS, O. G., ERDEI, L., SNIJDER, J.: Uptake and translocation of sodium in salt sensitive and salt tolerant *Plantago* species. — *Plant Soil* **63** : 27—32, 1981.
- TIKHAYA, N. I., MISEUTINA, N. E.: Comparison of some membrane bound ATPases of glycophyts and halophyts. — *Plant Soil* **63** : 25—26, 1981.
- WACQUANT, J. P., PASSAMA, L.: Proportions d'ions K⁺ dans la plante et résistance au sel de divers halophytes: relation avec les propriétés d'adsorption des racines. — *Soc. Bot. Fr. Actu. Bot.* **3—4** : 111—121, 1978.
- YEO, A. R., FLOWERS, T. J.: Accumulation and localisation of sodium ions within the shoots of rice (*Oriza sativa* L.) varieties differing in salinity resistance. — *Physiol. Plant.* **56** : 343—348, 1982.