

Action des métaux [Cd(II), Cu(II), Pb(II), Zn(II)] sur la production d'exsudats racinaires solubles chez le maïs (*Zea mays* L.)

Michel MENCH, Jean-Louis MOREL (*) & Armand GUCKERT (*)

I.N.R.A., Station d'Agronomie, Centre de Recherches de Bordeaux, B.P. 131, F 33140 Pont-de-la-Maye
 (*) E.N.S.A.I.A., Laboratoire de Phytotechnie, 2, avenue de la Forêt-de-Haye, B.P. 172, F 54500 Vandœuvre
 les-Nancy

RÉSUMÉ

L'action de différents métaux sur l'exsudation des composés solubles par les racines est étudiée sur des plantules de maïs cultivées en solutions hydroponiques stériles. Les métaux sont le cadmium, le cuivre, le zinc et le plomb, ajoutés aux solutions nutritives aux concentrations suivantes : Cd 10^{-6} M, Cd 10^{-5} M, Cu 10^{-4} M, Cu 10^{-3} M, Pb 10^{-6} M, Pb 10^{-5} M, Zn 10^{-4} M et Zn 10^{-3} M. Après 15 j de culture, les solutions sont filtrées et analysées pour le carbone soluble total, les sucres réducteurs, les protéines et les acides aminés totaux. Seuls les traitements Zn 10^{-4} M, Cd 10^{-5} M, Cu 10^{-4} M et Cu 10^{-3} M présentent des différences de comportement significatives. En particulier, les traitements Cd 10^{-5} M, Cu 10^{-4} M et Cu 10^{-3} M entraînent une diminution des biomasses foliaires et racinaires qui s'accompagne d'une modification de la composition des exsudats solubles produits par les racines. D'une manière générale, l'effet des différents traitements sur l'exsudation racinaire peut être classé comme suit :

Témoin, Pb 10^{-6} M, Pb 10^{-5} M, Cd 10^{-6} M < Zn 10^{-4} M, Cd 10^{-5} M < Cu 10^{-4} M < Cu 10^{-3} M. L'action des concentrations élevées en cadmium et en cuivre sur la racine — réduction de la croissance et modification de l'exsudation avec des conséquences probables sur le fonctionnement de la rhizosphère — est discutée.

Mots clés additionnels : Culture hydroponique, cadmium, cuivre, plomb, zinc, phytotoxicité, rhizosphère.

SUMMARY

Influence of metal [Cd(II), Cu(II), Pb(II), Zn(II)] ion supply on soluble root exudation from maize (Zea mays L.).

The effect of metals on soluble root exudation was studied by growing maize plantlets under hydroponic and sterile conditions. Cadmium, copper, lead or zinc was added to the Hoagland medium to give a final concentration of : Cd 10^{-6} M, Cd 10^{-5} M, Cu 10^{-4} M, Cu 10^{-3} M, Pb 10^{-6} M, Pb 10^{-5} M, Zn 10^{-4} M, Zn 10^{-3} M. After 15 days of growth, the nutrient solutions were filtered and analysed for total soluble carbon, reducing sugars, proteins and amino-acids. Both root and leaf biomass were significantly modified by the presence of cadmium (Cd 10^{-5} M) and copper (Cu 10^{-4} M, Cu 10^{-3} M) while no difference was observed in the other treatments. In addition, an increase in total exudation and a change in root exudate composition were detected. The effect of metal ion supply on root exudation can be ranked as follows ; control, Pb 10^{-6} M, Pb 10^{-5} M, Cd 10^{-6} M < Zn 10^{-4} M, Cd 10^{-5} M < Cu 10^{-4} M < Cu 10^{-3} M. Consequences of high metal concentration (*i.e.* Cu, Cd) are discussed from two points of view : inhibition of root growth as a result of metabolic disorder, induction of both a qualitative and a quantitative change of the root exudates, especially complexing compounds, probably giving rise to modifications of rhizosphere activity.

Additional key words : Hydroponic culture, cadmium, copper, lead, zinc, phytotoxicity, rhizosphere.

I. INTRODUCTION

Les racines des végétaux supérieurs libèrent dans le sol des composés organiques ou exsudats racinaires (mucilages, composés solubles : sécrétions, exsudats, lysats — ROVIRA *et al.*, 1979) dont la nature et l'abondance dépendent de nombreux facteurs, en particulier

de la composition minérale du milieu (HALE & MOORE, 1979 ; MENCH, 1985). Ainsi différents auteurs ont montré l'effet des concentrations en N (BOWEN, 1969), P (HIRATA *et al.*, 1982 ; SCHWAB *et al.*, 1983), K (KRAFFCZYK *et al.*, 1984), Ca (SHAY & HALE, 1973), Fe (ROMHELD & MARSCHNER, 1986) et Na (POLONENKO *et al.*, 1983) sur l'exsudation racinaire.

L'émission de polluants atmosphériques et l'emploi en agriculture d'engrais minéraux, de pesticides et de divers déchets organiques urbains ou agricoles donnent lieu à une augmentation des teneurs des sols en cations métalliques (JUSTE & TAUZIN, 1986) ; d'autre part, l'effet des métaux sur l'exsudation racinaire ne semble pas avoir fait l'objet d'études particulières. En raison des modifications physiologiques liées à une absorption excessive par les racines de métaux, oligo-éléments (Cu, Zn) ou éléments non essentiels (Cd, Pb) (LEPP, 1981 ; MOREL & GUCKERT, 1982) et du rôle des exsudats racinaires dans l'écosystème rhizosphère (structure, apports énergétiques, biodisponibilité des éléments... MOREL *et al.*, 1986 ; MENCH *et al.*, 1987), il nous paraît important de déterminer l'incidence des teneurs en cations métalliques sur la nature et les quantités des composés solubles émis par la racine. C'est dans ce but que nous avons entrepris l'étude de l'action des métaux Cd(II), Cu(II), Pb(II) et Zn(II) sur la production d'exsudats racinaires solubles par des plantules de maïs en conditions hydroponiques stériles.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le dispositif décrit par MOREL *et al.* (1986) permet le développement de plantules de maïs en conditions hydroponiques stériles et de photosynthèse. Il comprend une série de tubes pyrex (35 × 480 mm) contenant des billes de verre et 50 ml de solution nutritive. Les tubes sont autoclavés (30 min à 120 °C) et les grains de maïs (LG11, non traité) stérilisés en surface par un lavage dans l'alcool à 95°, suivi d'une immersion dans H₂O₂ 10 p. 100 (45 min). Les grains sont alors introduits aseptiquement à raison de 6 par tube. Chaque unité est reliée à une arrivée d'air stérile (millipore 0,2 µm) ventilant la solution. Les métaux sont apportés sous forme de nitrates et la solution nutritive (solution de HOAGLAND) est ajustée à pH 6 avec KOH 0,1 N. Les concentrations retenues (Cd 10⁻⁶ M, Cd 10⁻⁵ M, Cu 10⁻⁴ M, Cu 10⁻³ M, Pb 10⁻⁶ M, Pb 10⁻⁵ M, Zn 10⁻⁴ M, Zn 10⁻³ M) sont 10 et 100 fois les concentrations habituellement observées dans les solutions de sol (JUSTE, 1983). Les plantules sont maintenues à l'obscurité pendant la période de germination (3 j) puis placées en conditions phytotroniques (12 j ; 22-25 °C ; 70 p. 100 d'humidité ; 270 µE m⁻² s⁻¹). Chaque traitement est répété 3 fois.

Au bout de 15 j de culture, les masses de matière sèche des feuilles et des racines sont déterminées (séchage à 60 °C). Les solutions nutritives, dont la stérilité a été vérifiée (étalement sur couche d'agar et incubation pendant 24 h à 28 °C), sont filtrées (millipore 0,45 µm) sous pression d'azote ; le filtrat contient la fraction soluble des exsudats racinaires. Sur chacune des solutions, les déterminations suivantes ont été effectuées : pH, concentrations en carbone organique total (Carmhograph 12 de Wösthoff), en sucres réducteurs totaux — étalon glucose (anthrone, GUCKERT, 1973), en protéines totales — étalon albumine bovine (HARTREE, 1972) et en acides aminés totaux — étalon leucine (ROSEN, 1957).

Les données sont traitées par l'analyse de la variance et les comparaisons de moyennes effectuées selon le test de NEWMAN-KEULS.

III. RÉSULTATS

Le développement végétatif des plantules de maïs dépend de la nature des métaux et de leur concentration dans la solution (tabl. 1). En présence de Pb, Zn ou Cd 10⁻⁶ M, le développement végétatif des plantules ne diffère pas de celui du témoin. En revanche, il se trouve réduit de manière significative en présence de Cd 10⁻⁵ M, Cu 10⁻⁴ M et Cu 10⁻³ M : les biomasses racinaires et foliaires sont alors respectivement égales à 76 et 81 p. 100, 59 et 60 p. 100, et 20 et 13 p. 100 de celles du témoin. Par ailleurs, le pH final des solutions est égal à 6,5 pour tous les traitements sauf pour Cu 10⁻⁴ M et Cu 10⁻³ M où la valeur s'abaisse à 4,5. Dans ces 2 traitements cuivre, les feuilles ont une coloration vert bronze et les racines sont épaissies et peu ramifiées (aspect coralloïde).

TABLEAU 1

Masse de matière sèche des plantules de maïs après 15 j de culture.
Dry matter biomass of maize plantlets after a 15 day growing period.
(Means in the same column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % level, Newman-Keuls test ;
%* = biomass exprimed as per cent of standard.)

	Racines		Feuilles	
	mg . plante ⁻¹	%*	mg . plante ⁻¹	%*
Témoin	59 ± 5 a	100	105 ± 10 a	100
Pb 10 ⁻⁶ M	63 ± 7 a	106	113 ± 9 a	107
Pb 10 ⁻⁵ M	63 ± 4 a	106	111 ± 6 a	105
Zn 10 ⁻⁴ M	58 ± 9 a	98	104 ± 12 a	99
Zn 10 ⁻³ M	57 ± 7 a	96	98 ± 15 a	93
Cd 10 ⁻⁶ M	47 ± 2 a	79	93 ± 2 a	88
Cd 10 ⁻⁵ M	45 ± 9 ab	76	85 ± 17 ab	81
Cu 10 ⁻⁴ M	35 ± 7 b	59	63 ± 16 b	60
Cu 10 ⁻³ M	12 ± 9 c	20	14 ± 4 c	13

Les moyennes affectées de la même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %, test de NEWMAN-KEULS ; %* : rapport des biomasses à celles du témoin exprimé en %.

Les racines de maïs témoin ont libéré une quantité d'exsudats solubles de 0,49 mg C par plante, soit 8,3 (± 0,8) mg C par g de matière sèche (MS) racinaire. La quantité de carbone soluble libérée dans les solutions nutritives des traitements diffère selon les métaux et varie en fonction de la biomasse racinaire (tabl. 2) ; les différences observées sont significatives pour les traitements Zn 10⁻⁴ M, Cd 10⁻⁵ M, Cu 10⁻⁴ M, Cu 10⁻³ M. Le carbone soluble total atteint 4,7 p. 100 du C total des racines pour Cd 10⁻⁵ M, 8 p. 100 pour Cu 10⁻⁴ M et 32 p. 100 pour Cu 10⁻³ M. Ces valeurs sont considérablement plus élevées que celle du témoin qui n'excède pas 1,8 p. 100 du C total des racines. D'une manière générale, la quantité d'exsudats solubles libérée est d'autant plus élevée que la masse des racines est faible. L'analyse statistique montre que la quantité de C soluble total et la masse de matière sèche des racines sont liées par une relation linéaire : Y mg C . plante⁻¹ = 2,15 - 0,026 ★ X mg racine MS . plante⁻¹, avec un coefficient de corrélation r = - 0,89 significatif au seuil 0,001 (fig. 1), de même que la quantité de sucres réducteurs totaux et la masse de matière sèche des racines : Y mg glucose . plante⁻¹ = 5,1 - 0,074 ★ X mg racine MS . plante⁻¹, avec un

TABLEAU 2

Composition des exsudats racinaires solubles du maïs après 15 j de culture axénique (mg. g racine MS⁻¹).

Composition of soluble root exudates from 15-day-old axenic maize plantlets (mg. g⁻¹ of root dry matter).

(Means in the same column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % level, Newman-Keuls test ; Zn 10⁻³ M data not showed, as a result of microbial contaminations.)

Traitements	Carbone	Sucres	Protéines	Ac. aminés
Témoin	8,3 a	9,8 a	3,1 ± 1,6	0,7 a
Pb 10 ⁻⁶ M	5,7 a	5,7 a	5,3 ± 1,3	0,4 a
Pb 10 ⁻⁵ M	6,6 a	7,3 a	3,5 ± 0,3	0,4 a
Zn 10 ⁻⁴ M	15,2 b	8,1 a	4,4 ± 1,2	0,7 a
Cd 10 ⁻⁶ M	13,2 ab	17,6 a	7,6 ± 2,3	1,1 a
Cd 10 ⁻⁵ M	21,1 b	23,8 a	12,2 ± 8,0	1,3 a
Cu 10 ⁻⁴ M	36,6 c	78,6 b	15,4 ± 1,2	16,2 b
Cu 10 ⁻³ M	160,0 d	315,0 c	34,6 ± 8,1	45,0 b

Les moyennes affectées de la même lettre dans une colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % test de NEWMAN-KEULS. Le traitement Zn 10⁻³ M n'a pu être exploité par suite de contaminations microbiennes.

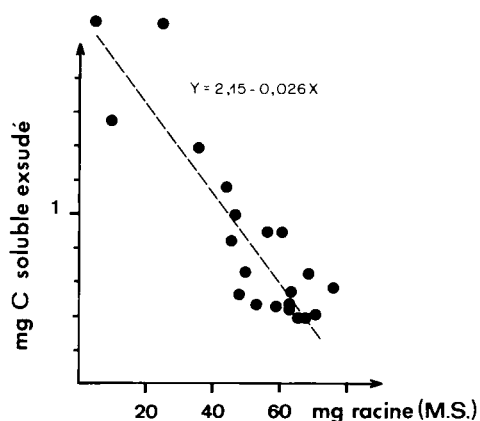


Figure 1

Relation entre le carbone soluble total (mg C. plante⁻¹) libéré dans la solution nutritive et la masse de matière sèche racinaire des plantules de maïs (mg racine MS. plante⁻¹) après 15 j de culture.

Relation between the total soluble carbon (mg C. plant⁻¹) released in the nutrient solution and the root dry matter mass of maize plantlets (mg root DM. plant⁻¹) after a 15 day growing period.

coefficient de corrélation $r = -0,92$ significatif au seuil 0,001 (fig. 2).

En définitive, l'action des métaux sur la quantité d'exsudats solubles libérée par les racines peut se résumer par les relations suivantes :

Témoin, Pb 10⁻⁶ M, Pb 10⁻⁵ M, Cd 10⁻⁶ M < Zn 10⁻⁴ M, Cd 10⁻⁵ M < Cu 10⁻⁴ M < Cu 10⁻³ M.

La nature des composés solubles exsudés diffère également d'un traitement à l'autre (tabl. 2). Les racines de maïs du témoin ont libéré 9,8 mg par g de racine (MS) de sucres réducteurs totaux et 0,7 mg par g de racine (MS) d'acides aminés. Ces résultats sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus par KRAFFCZYK *et al.* (1984) chez le maïs (sucres : 14,3 mg par g de racines MS ; acides aminés : 0,36 mg par g de racine MS), dans des conditions expérimentales similaires (hydroponie stérile, 36 j ; concentration en potassium 0,5 mM). La quantité de protéines libérée

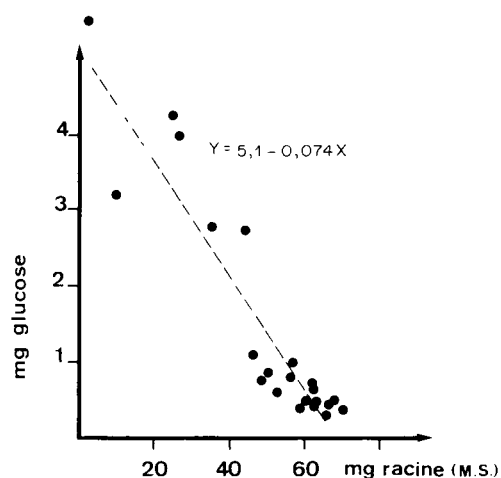


Figure 2

Relation entre les sucres réducteurs totaux (mg glucose . plante⁻¹) libérés dans la solution nutritive et la masse de matière sèche racinaire des plantules de maïs (mg racine MS. plante⁻¹) après 15 j de culture.

Relation between the total reducing sugars (mg glucose . plant⁻¹) released in the nutrient solution and the root dry matter mass of maize plantlets (mg root DM. plant⁻¹) after a 15 day growing period.

est de 3,1 mg par g de racine (MS), soit 183 µg par plante. Cette valeur s'inscrit dans l'intervalle (16 j ; 170 à 250 µg . plante⁻¹) rapporté par JUO & STOTZKY (1970). Les différences de nature observées ne sont significatives qu'en présence de Cu 10⁻⁴ M et Cu 10⁻³ M : les sucres représentent alors 80 p. 100 des composés solubles contre seulement 50 p. 100 dans le cas du témoin ; parallèlement, la proportion d'acides aminés, 3,5 p. 100 dans le témoin, atteint 17 p. 100 dans le traitement Cu 10⁻⁴ M.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans le sol, la fraction hydrosoluble des métaux est le plus souvent en concentration trace. Les teneurs de la solution du sol sont de l'ordre de 10⁻⁴ à 10⁻⁶ M en zinc et en cuivre et de 10⁻⁷ - 10⁻⁸ M en plomb et en cadmium (JUSTE, 1983). Un pH ou une capacité d'échange faibles, une diminution de la teneur en matière organique ou de la fertilité minérale, l'apport de déchets urbains ou industriels peuvent entraîner une augmentation notable des cations métalliques dans la solution du sol (SCOKART *et al.*, 1984). Après application de boues urbaines, SPOSITO & BINGHAM (1981) signalent des concentrations en zinc et en cadmium respectivement de 10^{-4,4} M et 10^{-5,9} M, essentiellement sous forme ionique. Ces fortes teneurs sont susceptibles de modifier la croissance des végétaux.

Dans nos expériences, les concentrations en métaux représentent environ 10 et 100 fois celles des solutions de sol. Or seuls Cd 10⁻⁵ M, Cu 10⁻⁴ M et Cu 10⁻³ M affectent de manière significative la croissance des plantes et l'exsudation des racines.

CARLSON *et al.* (1975) rapportent une phytotoxicité du plomb chez le maïs, que nous n'avons pas observée. Mais d'après LEPP (1981), les effets du plomb sont

variables et une stimulation de la croissance peut même être enregistrée aux faibles concentrations. Les seuils de toxicité seraient fonction de la teneur en phosphates dans la solution et dans la plante, le plomb pouvant se lier aux parois des cellules racinaires sous formes d'orthophosphates (MALONE *et al.*, 1974). Ce métal peut aussi être immobilisé par les polysaccharides des mucilages (MOREL *et al.*, 1986).

Le cadmium, élément reconnu très mobile dans le système sol-plante (MOREL *et al.*, 1988), entraîne une réduction de la croissance du maïs réellement peu importante en regard de la concentration élevée retenue $Cd\ 10^{-5}$ M. La phytotoxicité de cet élément est donc faible, ce qui contribuerait à accroître le risque potentiel entraîné par son intégration dans les chaînes trophiques via la plante. Rappelons ici que la bioaccumulation du cadmium est toxique à long terme au niveau terminal qu'est l'homme (lésions osseuses et rénales). La comparaison des traitements $Cd\ 10^{-5}$ M et $Zn\ 10^{-4}$ M montre que l'exsudation des racines du maïs est modifiée par des concentrations en cadmium inférieures à celles du zinc. Cette observation peut être rapprochée des seuils de tolérance du cadmium ($35\ \mu g.g^{-1}$) et du zinc ($81\ \mu g.g^{-1}$) dans les tissus, entraînant une diminution de 25 p. 100 de la biomasse totale chez le maïs (LEPP, 1981).

A concentration égale, la réduction de la croissance des racines en présence de cuivre est généralement plus forte que celle occasionnée par le zinc (WOOLHOUSE, 1983). De fait, l'action de ces 2 oligo-éléments sur le développement des plantules de maïs est très différente : si le zinc n'affecte pas leur croissance, le cuivre entraîne une très forte diminution des biomasses foliaires et racinaires. Le cuivre présente donc une phytotoxicité élevée. La physiologie de la toxicité en cuivre montre que celui-ci est accumulé par les racines (CATHALA & SALSAC, 1975) mais qu'il est également transporté sous forme complexée dans le xylème. Son absorption par les racines peut induire plusieurs réponses : inhibition de l'élongation des cellules racinaires sub-apicales, blocage des flux de transport d'électrons reliant les systèmes photochimiques de la photosynthèse, désorganisation de l'activité enzymatique, ... (LEPP, 1981 ; WOOLHOUSE, 1983). Nos résultats confirment l'importance des facteurs du milieu qui régulent la disponibilité des ions cuivre, en particulier des complexes organiques (98 p. 100 du Cu dans les solutions de sol : GEERING & HODGSON, 1969). La phytotoxicité du cuivre s'accompagne d'une importante libération de composés solubles, en particulier de faible masse moléculaire et complexants tels que les acides aminés. Ce phénomène pourrait résulter d'une réponse spécifique du maïs mais il pourrait également s'agir d'une réaction non spécifique due à la sénescence des racines, avec vidage du contenu des cellules. L'origine de l'acidification du milieu dans les traitements cuivre et ses conséquences sur l'exsudation des racines restent à préciser.

Plusieurs hypothèses pourraient expliquer l'action du cadmium, du cuivre et, dans une moindre mesure,

du zinc sur l'exsudation des racines du maïs : à côté de l'affectation du métabolisme, on peut avancer celle d'une libération par la plantule de substances issues de la graine et non utilisées pour la croissance ou bien celle d'une modification de la perméabilité membranaire assortie d'une émission de lysats cellulaires. Un mécanisme de détoxification du milieu par la formation de complexes organo-métalliques est également possible ; en effet, les fractions de masse moléculaire élevée (polysaccharides, protéines) comme celles de faible masse moléculaire (acides organiques, acides aminés, ...) isolées dans les exsudats racinaires solubles du maïs forment des liaisons avec les métaux (MENCH, 1985 ; MENCH *et al.*, 1987). De même, le cadmium et le cuivre sont complexés par des métallothionéines dans les racines du maïs (RAUSER, 1984). Or l'exsudation de protéines est plus importante pour $Cd\ 10^{-5}$ M, $Cu\ 10^{-4}$ M et $Cu\ 10^{-3}$ M. Par ailleurs, les interactions des métaux avec les éléments majeurs ou les éléments en traces seraient à prendre en compte car, par exemple, les toxicités en cuivre peuvent se traduire par des diminutions d'absorption de P et de Fe et la déficience en ces éléments augmente l'exsudation des racines (HIRATA *et al.*, 1982 ; ROMHELD & MARSCHNER, 1986). Enfin, la proportion élevée des acides aminés en présence de cuivre pourrait être mise en relation avec leur affinité pour ce métal ; bien qu'ils n'aient pas été identifiés, les composés solubles qui compartimenteraient le cuivre dans les vacuoles des racines seraient sans doute les acides aminés (WOOLHOUSE, 1983).

L'extrapolation aux conditions naturelles doit être prudente car il existe de nombreuses interactions entre les métaux (LEPP, 1981) et leurs effets changent suivant les milieux, les conditions de croissance et la fertilité des sols (GOMEZ & JUSTE, 1982). Toutefois, les carences (Fe : ROMHELD & MARSCHNER, 1986 ; Ca : SHAY & HALE, 1973) comme les excès de certains éléments métalliques (Cu, Cd) peuvent s'accompagner d'une libération accrue de composés racinaires solubles. On peut supposer que certains constituants acides et/ou complexants jouent un rôle homéostatique et tendent à maintenir la fertilité minérale de la solution rhizosphérique. L'étude de ROMHELD & MARSCHNER (1986) illustre un tel mécanisme, des graminées exsudant des acides aminés non protéiques complexants (phytosidérophores) en milieux pauvres en fer soluble. Mais les conséquences d'une concentration élevée en métaux au voisinage de la racine ne se limitent pas seulement au développement et à l'exsudation racinaire des végétaux ; elles s'étendent à l'activité de la microflore (fixation d'azote, nitrification-dénitrification, altération des minéraux...), qui peut être modifiée soit directement soit par le biais des exsudats racinaires. Concrètement, la dynamique de transfert et d'action des métaux nécessite un approfondissement des connaissances étendu au fonctionnement de l'ensemble de la rhizosphère.

Reçu le 16 janvier 1987.
Accepté le 12 janvier 1988.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bowen G. D.**, 1969. Nutrient status effect on loss of amides and aminoacids from pine roots. *Plant Soil*, **30**, 139-142.
- Carlson R. W., Bazzas F. A., Rolfe G. L.**, 1975. The effect of heavy metals on plants. II. Net photosynthesis and transpiration of whole corn and sunflowers plants treated with Pb, Cd, Ni, Tl. *Envir. Res.*, **10**, 113-120.
- Cathala N., Salsac L.**, 1975. Absorption du cuivre par les racines de Maïs et de Tournesol. *Plant Soil*, **42**, 65-83.
- Geering H. R., Hodgson J. F.**, 1969. Micronutrient cation complexes in soil solution : III. Characterization of soil solution ligands and their complexes with Zn and Cu. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **33**, 81-85.
- Gomez A., Juste C.**, 1982. Définition des seuils de phytotoxicité de différents métaux susceptibles d'être rencontrés dans les boues de station d'épuration pour des sols à très faible ou à très fort pouvoir de fixation vis-à-vis des cations. *Conv. Etude I.N.R.A.-Min. Urban. & Logement*, n^{os} 79-80.
- Guckert A.**, 1973. *Contribution à l'étude des polysaccharides dans les sols et leur rôle dans les mécanismes d'agrégation*. Thèse d'Etat, Univ. Nancy I, 124 p.
- Hale M. G., Moore L. D.**, 1979. Factors affecting root exudation. 2. 1970-78. *Adv. Agron.*, **31**, 93-124.
- Hartree E. F.**, 1972. Determination of protein : a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response. *Anal. Biochem.*, **48**, 422-427.
- Hirata H., Hisaka H., Hirata A.**, 1982. Effects of phosphorus and potassium deficiency treatment on root secretion of wheat and rice seedlings. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **28**, 549-552.
- Juo P. S., Stotzky G.**, 1970. Electrophoretic separation of proteins from roots and root exudates. *Can. J. Bot.*, **48**, 713-718.
- Juste C.**, 1983. Problèmes posés par l'évaluation de la disponibilité pour la plante des éléments traces du sol et de certains amendements organiques. *Sci. Sol*, **2**, 109-122.
- Juste C., Tauzin J.**, 1986. Evolution du contenu en métaux lourds d'un sol de limon maintenu en jachère nue après 56 années d'application continue de divers engrais et amendements. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **72**, 739-746.
- Krafczyk I., Trollenier G., Beringer H.**, 1984. Soluble root exudates of maize : influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biol. Biochem.*, **16**, 315-322.
- Lepp N. W.**, 1981. *Effects of heavy metal pollution on plants. Vol. 1. Effects of trace metals on plant function*. Appli. Sci. Publ., London, New-Jersey, 352 p.
- Malone C. D., Koeppe D. E., Miller R. J.**, 1974. Localization of lead accumulated by corn plants. *Plant Physiol.*, **53**, 388-394.
- Mench M.**, 1985. *Influence des exsudats racinaires solubles sur la dynamique des métaux dans la rhizosphère du Maïs (Zea mays L.)*. Thèse Doctorat, I.N.P.L. Nancy, 110 p.
- Mench M., Morel J. L., Guckert A.**, 1987. Metal binding properties of high molecular weight soluble exudates from maize (*Zea mays L.*) roots. *Biol. Fertil. Soils.*, **3**, 165-169.
- Morel J. L., Guckert A.**, 1982. La réponse des plantes aux éléments traces. *Séminaire « Eléments traces et pollution des sols »*, Min. Environ., 58 p.
- Morel J. L., Mench M., Guckert A.**, 1986. Measurement of Pb(II), Cu(II) and Cd(II) binding with mucilages exudates from maize (*Zea mays L.*) roots. *Biol. Fertil. Soils*, **2**, 29-34.
- Morel J. L., Pierrat J. C., Guckert A.**, 1988. Effet et arrière-effet de l'épandage de boues urbaines conditionnées à la chaux et au chlorure ferrique sur la teneur en métaux lourds d'un maïs. *Agronomie*.
- Polonenko D. R., Dumbroff E. B., Mayfield C. I.**, 1983. Microbial responses to salt-induced osmotic stress. III. Effects of stress on metabolite in the roots, shoots and rhizosphere of barley. *Plant Soil*, **73**, 211-225.
- Rausser W. E.**, 1984. Estimating metallothionein in small root samples of *Agrostis gigantea* and *Zea mays* exposed to cadmium. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.*, **116**, 253-260.
- Romheld V., Marschner H.**, 1986. Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses. *Plant Physiol.*, **80**, 175-180.
- Rosen H.**, 1957. A modified ninhydrin colorimetric analysis for aminoacids. *Arch. Biochem. Biophys.*, **67**, 10-15.
- Rovira A. D., Foster R. C., Martin J. K.**, 1979. Origin, nature and nomenclature of organic materials in the rhizosphere, pp. 1-4. In : R. S. RUSSEL & J. L. HARLEY. *The soil-root interface*, Academic Press, N.Y.
- Schwab S. M., Menge J. A., Leonard R. T.**, 1983. Quantitative and qualitative effects of phosphorus on extracts and exudates of Sudan-grass roots in relation to vesicular arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.*, **73**, 761-765.
- Scokart P. O., Meeus-Verdinne K., Hoenig M., De Borger R.**, 1984. Les facteurs déterminant l'assimilation des éléments traces par les cultures. *Rev. agric.*, **37**, 1029-1042.
- Shay F. J., Hale M. G.**, 1973. Effect of low levels of calcium on exudation of sugar acid derivatives from intact peanut roots under axenic conditions. *Plant Physiol.*, **51**, 1061-1063.
- Sposito G., Bingham F. T.**, 1981. Computer modeling of trace metal speciation in soil solutions, correlation with trace metal uptake by higher plants. *J. Plant Nutr.*, **3**, 1-4.
- Woolhouse H. W.**, 1983. Toxicity and tolerance in the response of plants to metals, pp. 245-300. In : O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND & H. ZIEGLER ed., *Physiological plant ecology. III. Responses to the chemical and biological environment*. Springer Verlag, Berlin.