

Relations entre le stade de développement du liseron des champs (*Convolvulus arvensis* L.) et le comportement du 2,4-D et du glyphosate dans les plantes

L. M. Tamayo Esquer¹ et P. Gaillardon²

¹ CIANO, calle Norman E. Borlaug, Km 12 AP 515, Cd. Obregon, Sonora, Mexique

² Laboratoire des Herbicides, INRA, BV 1540, 21034 Dijon Cedex, France

(reçu le 10-8-1988, accepté le 4-10-1988)

Résumé — L'absorption, le transport et le métabolisme du 2,4-D et du glyphosate dans le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) ont été étudiés en déposant les herbicides radioactifs sur des feuilles portées par les tiges jeunes ou âgées de deux cycles successifs de repousse. Ces phénomènes sont relativement rapides et durent souvent moins de trois jours. Le transport des herbicides est principalement basipète et le glyphosate atteint mieux les organes souterrains des plantes que le 2,4-D. Un transport acropète significatif se produit dans les jeunes tiges et dépend, dans le cas du 2,4-D, du cycle de repousse. A ce stade, le 2,4-D s'accumule dans les dix premiers centimètres des organes souterrains. Le transport des herbicides dans les tiges âgées est presque exclusivement basipète, sauf lorsque le 2,4-D est déposé sur des feuilles proches de l'apex. A ce stade, cet herbicide pénètre mal dans les feuilles. Il atteint d'autant mieux les organes souterrains du liseron que les feuilles traitées en sont plus proches et il se distribue mieux dans ces organes qui jouent probablement un rôle déterminant dans le transport des deux herbicides. La dégradation du 2,4-D dans les plantes ne met pas en jeu l'hydroxylation des molécules mais peut limiter le transport de cet herbicide. Au contraire, la stabilité du glyphosate peut favoriser la mobilité de ce dernier.

2, 4-D – glyphosate – *Convolvulus arvensis* L. – transport – métabolisme

Summary — Relationship between plant growth stage and 2,4-D and glyphosate behaviour in field bindweed (*Convolvulus arvensis* L.). Absorption, translocation and metabolism of 2,4-D and glyphosate in field bindweed (*Convolvulus arvensis*) have been studied when applying labelled herbicides to young or aged stems of two consecutive regrowth cycles. Phenomena occurred quickly (less than 3 days). Herbicide transport was mainly basipetal and glyphosate translocated into the roots better than 2,4-D. A significant acropetal transport occurred in young stems and with 2,4-D, this depended on growth cycle. At this stage, 2,4-D accumulated in the 0–10 cm root fraction. In aged stems, transport of both herbicides was almost entirely basipetal except when 2,4-D was applied to leaves near the stem tip. At this stage, absorption of 2,4-D decreased, translocation into roots increased when leaf-root length decreased and herbicide showed a better distribution in roots. The root system of field bindweed probably plays a basic role in translocation of both herbicides. Breakdown of 2,4-D in plants did not involve hydroxylation but might prevent herbicide translocation. Glyphosate stability, on the other hand, is likely to favour transport.

2,4-D – glyphosate – *Convolvulus arvensis* L. – translocation – metabolism

Introduction

Le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) est une mauvaise herbe pérenne largement répandue dans les cultures. Il possède des organes souterrains très développés, persistants et capables de produire

de nombreuses repousses, ce qui rend son contrôle particulièrement difficile. La lutte chimique contre cette espèce requiert des herbicides mobiles dans le phloème, capables d'atteindre les organes souterrains des plantes et d'agir sur ces organes.

Comme dans le cas des annuelles, l'action des herbicides sur les mauvaises herbes pérennes dépend du stade de développement des plantes mais alors que les premières sont généralement plus sensibles lorsqu'elles sont jeunes, les secondes sont souvent mieux détruites au début de la floraison (Aberg et Stecko, 1976).

L'absorption, le transport et le métabolisme des herbicides dans les plantes jouent un rôle important dans l'action phytotoxique. De ce fait, la diminution de l'absorption foliaire au cours du développement des feuilles (Baker et Hunt, 1981; Duncan *et al.*, 1981) peut expliquer au moins partiellement la moindre sensibilité des mauvaises herbes annuelles âgées. Chez les plantes pérennes, le transport est particulièrement déterminant et peut changer selon le stade de développement des plantes. Ce phénomène a été observé avec le 2,4-D chez *Convolvulus arvensis* L. (Muller et Guncan, 1973), avec le clopyralide chez *Cirsium arvense* L. (O' Sullivan et Kossatz, 1984) et avec le glyphosate chez *Cirsium arvense* L. (Sprankle *et al.*, 1975; McAllister et Haderlie, 1985) et *Sorghum halepense* L. (Lolas et Coble, 1980). Il est susceptible d'influencer l'efficacité des herbicides.

Cette étude se propose d'observer les modifications du comportement, c'est-à-dire de l'absorption foliaire, du transport et du métabolisme, de deux herbicides systémiques : le 2,4-D et le glyphosate, dans le liseron des champs (*Convolvulus arvensis* L.), en fonction du stade de développement des plantes concernant à la fois les organes aériens et souterrains.

Matériels et Méthodes

Culture des plantes

Les graines de liseron ont été récoltées dans l'État de Sonora (Mexique). Elles ont été trempées dans l'acide sulfurique concentré pendant 20 min, puis soigneusement rincées à l'eau et mises à germer dans des boîtes de Pétri, en serre chauffée. Chaque graine germée a été repiquée dans un pot en matière plastique (20x20x18 cm) rempli d'un mélange sable / terre argilo-limoneuse (2/1). Les plantes, cultivées en serre, ont été arrosées régulièrement avec de l'eau et, une fois par semaine, avec la solution nutritive de Hoagland (Agbakoba et Goodin, 1969).

Trois mois après le repiquage, l'unique tige fleurie de chaque plante a été rabattue pour permettre une première repousse comprenant deux types de tiges : les unes issues de la base de la tige précédemment coupée et les autres constituées par des drageons (Fig. 1).

Après trois mois de croissance, les tiges en fleurs ont été de nouveau rabattues pour permettre une deuxième repousse comprenant trois types de tiges : les unes issues des tiges coupées, les autres issues des drageons coupés et les dernières constituées par de nouveaux drageons (Fig. 1).

Influence du stade de développement des plantes sur le comportement des herbicides

Le comportement du 2,4-D et du glyphosate a été étudié dans les premières et deuxième repousses de liseron, dont la masse des organes souterrains était nettement différente, en appliquant les herbicides sur des tiges jeunes (environ 50 cm) ou âgées (environ 150 cm, stade début floraison).

A chaque stade, les plantes ont été traitées au 2,4-D (2 l ha⁻¹ d'un sel de diméthylamine formulé : U 46 D, à 480 g l⁻¹ de m.a.) ou au glyphosate (10 l ha⁻¹ d'un sel d'isopropylamine : Roundup, à 360 g l⁻¹ de m.a.), par pulvérisation (400 l ha⁻¹ d'eau), à l'exception des feuilles destinées à recevoir les herbicides radioactifs, qui étaient protégées par un film plastique. Immédiatement après le traitement, les plantes ont été placées dans une chambre climatisée à 20°C, 80% d'humidité relative et 16 h de lumière (15 000 lux). Les herbicides radioactifs ont été appliqués sur deux ou trois tiges des plantes issues des premières ou secondes repousses, correspondant respectivement aux divers types de tige formés par ces repousses. Pour chaque plante, une solution

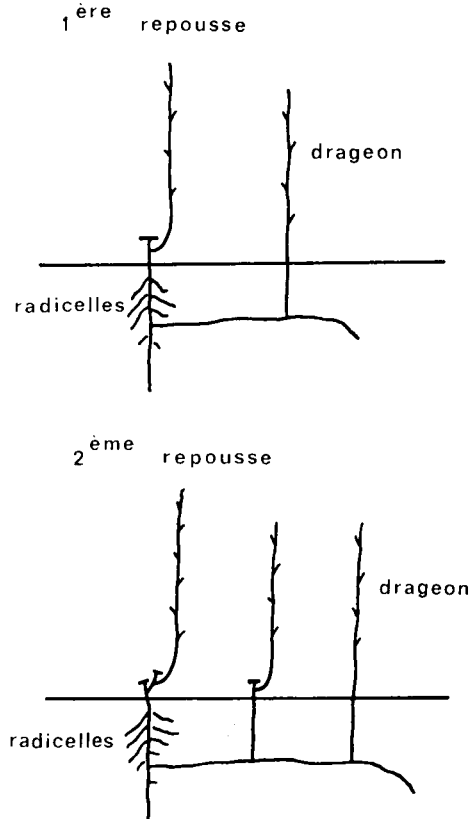


Fig. 1. Représentation schématique des premières et deuxièmes repousses de liseron.

contenant le 2,4-D ou le glyphosate marqués, a été déposée à l'aide d'une seringue Hamilton sur quatre feuilles consécutives (5 µl répartis en petites gouttelettes sur chaque feuille) situées à mi-hauteur de chaque tige traitée.

La solution radioactive de 2,4-D a été obtenue en mélangeant des solutions équimoléculaires d'herbicide marqué au carbone 14 sur le cycle (Amersham, 777 MBq mM⁻¹, 97% de pureté radiochimique) et de diméthylamine, puis en ajoutant une solution de U 46 D pour atteindre une concentration finale de 2,4 g l⁻¹ de m.a. avec 8,88 MBq ml⁻¹ (traitement des tiges jeunes) ou 9,62 MBq ml⁻¹ (traitement des tiges âgées). Dans ce dernier cas, la préparation d'une solution de radioactivité volumique plus élevée avait pour but de limiter la dilution de la radioactivité dans les plantes, liée au plus grand développement des tiges et préjudiciable aux mesures. La solution de glyphosate a été obtenue de la même manière à partir de phosphonométhyle-¹⁴C-glyphosate fourni par la société Monsanto (72,9 MBq mM⁻¹, 94% de pureté radiochimique) et d'isopropylamine, puis en ajoutant une solution de Roundup pour atteindre la concentration finale de 9 g l⁻¹ de m.a. avec 0,43 MBq ml⁻¹ (traitement des tiges jeunes) ou 0,7 MBq ml⁻¹ (traitement des tiges âgées).

L'absorption foliaire, le transport et le métabolisme des herbicides radioactifs ont été déterminés dans chaque plante, 3 et 11 jours après le traitement. En raison des difficultés pratiques que présente ce type d'étude lorsque les plantes ont de grandes dimensions, les mesures de l'absorption et du transport n'ont été répétées que sur deux plantes, et le métabolisme n'a été analysé que dans une seule d'entre elles.

L'absorption du 2,4-D a été évaluée en lavant chaque feuille traitée au ¹⁴C avec 10 ml d'éthanol 80%, pour déterminer la quantité de radioactivité restant à la surface des feuilles. Les liquides de lavage des 4 feuilles traitées d'une même tige ont été rassemblés et une fraction aliquote a été comptée par scintillation liquide dans le Dynagel (Baker Chemical). Pour le glyphosate, les feuilles traitées d'une même tige ont été trempées dans 50 ml d'eau pendant 2 min et la radioactivité dissoute a été mesurée par comptage d'un échantillon de la solution.

Le transport a été étudié en découpant chaque tige traitée au ¹⁴C en 4 fractions : les feuilles traitées (FT), la fraction de la tige portant les feuilles traitées (T), la tige et les feuilles situées plus haut (tige supérieure) ou plus bas (tige inférieure) que la fraction précédente. Les tiges non traitées avec les herbicides radioactifs (TNT) ont été rassemblées. Les organes souterrains de chaque plante ont été divisés en 4 fractions définies par leur éloignement de la base des tiges recevant les herbicides radioactifs : 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, au-delà de 40 cm, plus l'ensemble volumineux des racines (R) issues de la partie supérieure de la racine principale formée par la jeune plantule. A chaque stade, les fractions ont été récoltées, pesées et conservées au congélateur. Celles de la première plante ont été lyophilisées et broyées puis des échantillons ont été brûlés au moyen d'un oxydizer afin de déterminer les quantités de radioactivité présentes. Les fractions de la deuxième plante ont été extraites par broyages successifs dans l'éthanol puis l'éthanol 80% (2,4-D) ou dans l'eau (glyphosate) jusqu'à épuisement de la radioactivité. Les

extraits de chaque fraction, isolés après centrifugation, ont été rassemblés et une partie aliquote a été comptée. La radioactivité «insoluble» a été mesurée après combustion des culots de centrifugation séchés.

Le métabolisme des herbicides a été étudié dans les feuilles traitées, les autres parties des tiges et les organes souterrains de chaque plante soumise à l'extraction. Pour ce faire, les extraits correspondants ont été mélangés. L'analyse des métabolites du 2,4-D a été conduite selon une procédure décrite antérieurement (Hamilton *et al.*, 1971; Leguay et Tyburn, 1981; Tamayo Esquer, 1986). Les extraits ont été évaporés à sec, dissous dans 12 ml d'une solution d'acide phosphorique à pH 2,5 puis soumis à un partage avec 4x20 ml d'éther. Les composés radioactifs contenus dans les phases organiques et aqueuses ont été quantifiés par comptage de fractions aliquotes, puis concentrés dans un petit volume d'éthanol et d'éthanol 80%, respectivement, avant d'être chromatographiés sur couche mince (250 µ) de gel de silice avec le mélange éluant éther/éthe de pétrole/acide formique (70/30/2) qui sépare les composés comme suit : 2,4-D ($R_f = 0,54$), 4 OH-2,5-D ($R_f = 0,53$), 4 OH-2,3-D ($R_f = 0,35$), conjugués aspartate et glutamate ($R_f = 0,12$ et $0,10$). L'identification du 2,4-D a été confirmée par chromatographie dans une deuxième dimension avec le mélange éluant chloroforme/méthanol/ammoniaque (75/25/2) qui sépare le 4 OH-2,5-D ($R_f = 0,06$) du 2,4-D ($R_f = 0,19$). Les zones radioactives ont été repérées par autoradiographie et la silice a été grattée pour permettre le comptage de la radioactivité dans le Dynagel, après addition de 1 ml d'éthanol 80%. Dans quelques cas, les composés des phases organiques et aqueuses ont été hydrolysés dans HCl 6 N et 2 N, respectivement pendant 24 h à 65°C. Les hydrolysats ont été extraits à l'éther et les composés radioactifs ainsi récupérés ont été quantifiés et chromatographiés comme précédemment. Les extraits contenant le glyphosate ont été purifiés par addition de 50 mg/ml de résine Dowex 50 WX 8H (Coupland, 1984) suivie d'une centrifugation. Les surnageants ont été concentrés puis chromatographiés sur couche mince de cellulose (Merck 15275) avec le mélange éluant éthanol/eau/ammoniaque 15N/TCA (55/35/2,5/3,5) (Sprinkle *et al.*, 1978) qui sépare les composés comme suit : sarcosine ($R_f = 0,59$), glycine ($R_f = 0,49$), acide aminoéthylphosphonique ($R_f = 0,36$) et glyphosate ($R_f = 0,24$). Les zones radioactives ont été repérées, grattées et comptées comme précédemment après addition de 1 ml d'eau.

Influence de la position des feuilles traitées sur le transport des herbicides

L'influence de la position des feuilles traitées sur le comportement du 2,4-D et du glyphosate dans le liseron a été étudiée en appliquant les herbicides radioactifs sur quatre feuilles situées dans la partie supérieure, moyenne ou inférieure des trois types de tiges des secondes repousses âgées. Les traitements ont été réalisés comme précédemment et pour chaque position, l'absorption et le transport des herbicides radioactifs ont été déterminés dans deux plantes, 11 jours après le traitement.

Statistiques

Malgré le faible nombre de plantes étudiées (2 dans chaque condition), les résultats ont été soumis à l'analyse de variance et les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Duncan. Le niveau de précision étant généralement faible, la présentation des résultats se bornera souvent à dégager les tendances les plus nettes.

Résultats

Les mesures du poids de matière fraîche des fractions végétales ont permis de caractériser le développement des plantes et en particulier celui de leurs organes souterrains. Elles ont été rapportées en détail dans un document antérieur (Tamayo Esquer, 1986). Brièvement, en prenant l'exemple des plantes traitées au 2,4-D (Fig. 2), il apparaît que les racinelles constituent la majeure partie des organes souterrains des premières et secondes repousses (respectivement la moitié et les deux tiers du poids frais) et sont principalement responsables de l'accroissement du poids frais de ces organes qui est significatif entre les deux cycles de repousse (17,8 vs 32,8 g en moyenne) mais pas entre les deux stades de développement des tiges. La masse des fractions comprises entre 0 et 40 cm est toujours relativement faible et ne varie pas significativement. En raison de la forme irrégulière du système souterrain des plantes, la masse de la fraction située à plus de 40 cm présente une grande variabilité (4 à 37% du poids frais) sans lien évident avec le stade de développement.

A tous les stades, on a pu constater que chaque herbicide avait pratiquement le même comportement dans les différents types de tige (Tamayo Esquer, 1986). En conséquence, pour chaque plante, les quantités de radioactivité mesurées à la surface des feuilles traitées des diverses tiges d'une part, dans les fractions homologues de ces tiges d'autre part, ont été additionnées de sorte que les résultats qui suivent concernent l'ensemble d'une plante.

Pour les deux herbicides, une proportion non négligeable de la radioactivité appliquée n'est pas récupérée (Tableau I). Cette proportion peut être plus élevée lorsqu'on traite les tiges âgées et s'accroître avec le temps. La majeure partie de la radioactivité appliquée reste à la surface des feuilles traitées. Dans le cas du 2,4-D, on retrouve moins de radioactivité sur les feuilles des jeunes tiges que sur celles des tiges âgées (58 vs 78%

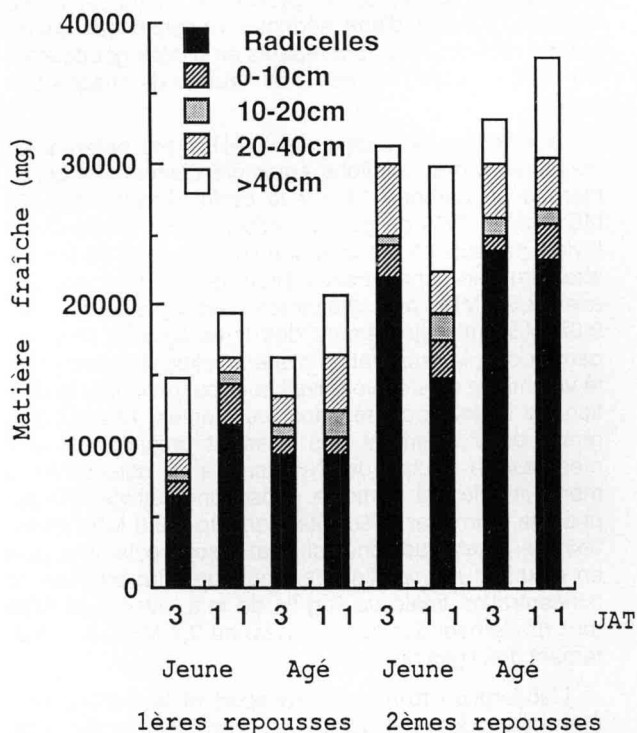


Fig. 2. Poids de matière fraîche des fractions des organes souterrains du liseron traité au 2,4-D. (JAT : jours après le traitement).

en moyenne) et les pourcentages ne diminuent, au cours du temps, que pour les jeunes premières repousses. Une faible, mais relativement constante proportion de la radioactivité appliquée est détectée dans les feuilles traitées des tiges âgées. Cette proportion est plus élevée dans les feuilles des tiges jeunes, mais elle diminue au cours du temps et rejoint celle qui est présente dans les feuilles des tiges âgées. La proportion de radioactivité appliquée qui est exportée hors des feuilles traitées est presque toujours supérieure à celle qui est présente dans les feuilles. Elle est plus grande lorsque le 2,4-D est appliqué sur les jeunes tiges que lorsqu'il est déposé sur les tiges âgées (23 vs 4% en moyenne) et elle augmente au cours du temps dans les jeunes premières repousses. Dans le cas du glyphosate, les proportions de radioactivité appliquée qui restent à la surface des feuilles (en moyenne 63%), retrouvées dans les feuilles (en moyenne 7%) et exportées (en moyenne 15%) ne changent pas significativement en fonction des facteurs considérés. Pour cet herbicide, les mauvais bilans de radioactivité obtenus avec certaines premières repousses jeunes, trois jours après le traitement, nous ont incité à ne pas présenter les résultats correspondants.

Tableau I. Absorption et transport du 2,4-D et du glyphosate radioactifs dans le liseron traité à différents stades de développement.

			Feuilles traitées		Exporté	Non récupéré
			surface	intérieur		
			(% du ¹⁴ C appliqué)			
2,4-D						
1 ^{re} rep.	Jeune	3JAT*	59,5 b	18,5 a	17,5 b	4,5 b
		11JAT	48,5 c	5,5 b	36,0 a	10,0 ab
	Agé	3JAT	77,0 a	6,0 b	3,0 c	14,0 a
		11JAT	81,0 a	1,5 b	2,5 c	15,0 a
2 ^e rep.	Jeune	3JAT	61,5 b	16,0 a	20,0 b	2,5 b
		11JAT	61,5 b	8,0 b	18,0 b	12,5 a
	Agé	3JAT	77,0 a	3,0 b	4,0 c	16,0 a
		11JAT	75,0 a	2,5 b	6,0 c	16,5 a
Glyphosate						
1 ^{re} rep.	Jeune	11JAT	78,0	3,5	7,5	11,0 bc
	Agé	3JAT	65,5	7,5	14,5	12,5 b
		11JAT	51,0	10,0	16,0	23,0 a
2 ^e rep.	Jeune	11JAT	71,5	3,5	19,5	5,5 c
	Agé	3JAT	68,0	4,0	11,0	17,0 ab
		11JAT	43,0	14,5	23,5	19,0 a

*JAT : jours après traitement. Dans chaque colonne et pour chaque herbicide, les moyennes (2 répétitions) non suivies d'une lettre ou suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan ($P=0,05$).

Lorsque les plantes sont traitées au 2,4-D, la radioactivité exportée gagne principalement la fraction des tiges qui porte les feuilles traitées, la partie inférieure des tiges et les organes souterrains (Tableau II). La proportion de la radioactivité exportée présente dans la première fraction tend à être plus élevée chez les jeunes tiges que chez les tiges âgées et une tendance inverse s'observe pour la seconde fraction mais peu de différences sont significatives. La radioactivité présente dans les organes souterrains se situe entre 19 et 44% de la radioactivité mobile et tend à être plus importante chez les jeunes premières repousses et les secondes repousses âgées. En général, les pourcentages tendent à diminuer au cours du temps dans la fraction des tiges qui porte les feuilles traitées et tendent à augmenter dans la partie inférieure des tiges de même que dans les organes souterrains, mais les différences sont rarement significatives. Une faible proportion de la radioactivité migre dans la partie supérieure des tiges à l'exception des jeunes secondes repousses. Enfin, une proportion négligeable de la radioactivité mobile gagne les tiges non traitées au 2,4-D radioactif.

Lorsque les plantes sont traitées au glyphosate, la majeure partie de la radioactivité exportée

gagne les organes souterrains. Les proportions correspondantes, en moyenne de 62%, tendent à être plus élevées chez les plantes dont les tiges sont âgées et à augmenter au cours du temps mais les différences ne sont pas significatives (Tableau II). De faibles pourcentages sont présents dans la partie des tiges qui porte les feuilles traitées ainsi que dans la partie inférieure des tiges et, pour cette dernière, ils sont toujours plus grands chez les tiges âgées. On observe que la proportion de radioactivité qui migre dans la partie supérieure des tiges est nettement plus grande chez les tiges jeunes que chez les tiges âgées (37,8 vs 7,1% en moyenne). Enfin, comme pour le 2,4-D, une proportion négligeable de la radioactivité mobile gagne les tiges non traitées au glyphosate radioactif.

L'examen de la répartition de la radioactivité contenue dans les organes souterrains des plantes montre que, lorsque les tiges sont jeunes, la radioactivité correspondant au 2,4-D s'accumule principalement dans les dix premiers centimètres de ces organes (en moyenne 73%) (Tableau III). Les racelles renferment en moyenne 14% de la radioactivité et les autres fractions en contiennent le plus souvent très peu. Lorsque les tiges sont âgées, la radioactivité apparaît mieux distribuée

Tableau II. Répartition de la radioactivité exportée dans le liseron traité au 2,4-D ou au glyphosate à différents stade de développement.

Fractions*			TS	T	TI	TNT	OS
			(% du ¹⁴ C exporté)				
2,4-D							
1 ^{re} rep.	Jeune	3JAT**	9,0 b	40,5	18,0 bc	2,0	30,5
		11JAT	6,0 b	23,5	26,5 abc	0,0	44,0
2 ^e rep.	Agé	3JAT	12 ab	37,0	31,0 abc	1,0	19,0
		11JAT	9,0 b	14,5	45,5 a	2,0	29,0
	Jeune	3JAT	23,0 a	46,0	11,0 c	0,0	20,0
		11JAT	20,5 a	40,0	13,5 bc	0,0	26,0
Agé	3JAT	3,5 b	24,5	36,5 ab	0,5	35,0	
	11JAT	4,0 b	15,0	46,5 a	1,0	33,5	
Glyphosate							
1 ^{re} rep.	Jeune	11JAT	38,5 a	11,0	2,5 c	3,0	45,0
		Agé	3JAT	4,5 b	14,0	24,5 a	1,0
		11JAT	9,0 b	9,0	12,5 b	0,5	69,0
2 ^e rep.	Jeune	11JAT	37,0 a	4,5	1,0 c	0,5	57,0
		Agé	3JAT	11,0 b	8,0	13,5 b	1,5
		11JAT	4,0 b	5,5	10,0 b	0,5	80,0

*T fraction de la tige portant les feuilles traitées; TS fraction située au dessus et TI au dessous des feuilles traitées; TNT tiges non traitées aux herbicides radioactifs; OS organes souterrains.

**JAT : jours après le traitement.

Dans chaque colonne et pour chaque herbicide, les moyennes (2 répétitions) non suivies d'une lettre ou suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan ($P=0,05$).

Tableau III. Répartition de la radioactivité dans les organes souterrains du liseron traité au 2,4-D ou au glyphosate à différents stades de développement.

Fractions*			R	0-10	10-20	20-40	>40
			(% du ¹⁴ C des organes souterrains)				
2,4-D							
1 ^{re} rep.	Jeune	3JAT**	11,5 b	83,5 a	2,0 bc	2,0 c	1,0
		11JAT	15,5 b	58,0 b	12,5 b	12 abc	2,0
	Agé	3JAT	34,0 ab	25,0 c	7,0 b	21,5 ab	12,5
		11JAT	17,5 ab	24,0 c	25,0 a	16,5 abc	17,0
2 ^e rep.	Jeune	3JAT	18,5 ab	71,5 ab	3,5 b	6,5 c	0,0
		11JAT	11,5 b	80,5 a	3,5 b	2,0 c	2,5
	Agé	3JAT	38,5 a	19,5 c	11,0 b	24,0 a	7,0
		11JAT	23,5 ab	34,5 c	14,0 ab	19,0 ab	9,0
Glyphosate							
1 ^{re} rep.	Jeune	11JAT	64,0	11,0	10,5 a	4,5	10,0
		Agé	3JAT	77,0	9,5	7,0 abc	5,5
		11JAT	45,0	3,5	4,0 c	7,5	40,0
2 ^e rep.	Jeune	11JAT	56,5	8,0	9,0 ab	9,5	17,0
		Agé	3JAT	44,0	7,0	5,5 bc	8,5
		11JAT	57,0	5,5	5,0 c	11,0	23,0

*R : racines; éloignement de la base des tiges (cm).

**JAT : jours après le traitement.

Dans chaque colonne et pour chaque herbicide, les moyennes (2 répétitions) non suivies d'une lettre ou suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan ($P=0,05$).

dans l'ensemble des fractions considérées. Dans le cas du glyphosate, une forte proportion de la radioactivité (57% en moyenne) est toujours présente dans les racelles. Les fractions situées entre 0 et 40 cm contiennent chacune environ 7% de la radioactivité. Les pourcentages retrouvés dans la fraction située au-delà de 40 cm varient considérablement (1 à 40%) selon la taille de cette fraction.

Les procédures d'extraction ont permis de récupérer plus de 95% de la radioactivité contenue dans les fractions analysées des plantes traitées au 2,4-D ou au glyphosate. Malgré l'absence de répétition, il est possible de formuler les remarques suivantes. Le métabolisme du 2,4-D ne semble dépendre ni du stade de développement des plantes ni de la fraction végétale considérées (Tamayo Esquer, 1986). On peut indiquer (données non présentées) que l'herbicide est bien dégradé puisque moins de 40% de la radioactivité extraite correspondent au composé initial. On retrouve principalement des métabolites solubles dans l'éther dont le plus important est immobile dans le premier système chromatographique tandis que trois autres composés, de faible R_f et détectés à l'état de traces, pourraient être des conjugués aminoacides du 2,4-D. Les métabolites hydrosolubles ne représentent en moyenne que 22% de la radioactivité extractible et sont immobiles dans le premier système chromatographique. L'hydrolyse acide des métabolites solubles dans l'éther ou dans l'eau est toujours complète et libère un seul composé soluble dans l'éther dont le R_f correspond à celui de 2,4-D. Le métabolisme du glyphosate dans les plantes n'a jamais pu être mis en évidence.

L'application du 2,4-D radioactif sur des feuilles situées à différents niveaux des tiges âgées des secondes repousses révèle que seul le dépôt de l'herbicide sur les feuilles supérieures permet un transport acropète important de la radioactivité (Tableau IV). D'une manière générale, le transport est principalement basipète et la proportion de radioactivité mobile qui gagne les organes souterrains augmente nettement lorsque la distance entre les feuilles traitées et ces organes diminue. Quelle que soit la position des feuilles traitées, le transport de la radioactivité correspondant au glyphosate est toujours fortement basipète. Plus de 69% de la radioactivité mobile atteint les organes souterrains, et cette proportion tend à s'accroître lorsque les feuilles sont plus proches de la base des tiges.

Discussion

Dans cette étude, les plantes présentent la particularité de posséder un très grand nombre de racelles qui constituent une fraction importante des organes souterrains. L'évolution du poids frais des fractions de ces organes suggère que la croissance, principalement assurée par les racelles, se produit surtout avant le traitement des jeunes tiges et sans doute au début de chaque cycle de repousse.

Le taux de récupération de la radioactivité est médiocre mais pourtant comparable à celui obtenu dans des études similaires (Coble *et al.*, 1970). Dans le cas du 2,4-D, les pertes peuvent se produire par volatilisation à la surface des feuilles et surtout par exsudation racinaire comme on a pu

Tableau IV. Influence de la position des feuilles traitées sur la répartition de la radioactivité exportée dans les secondes repousses âgées du liseron traité au 2,4-D ou au glyphosate.

Fractions*	TS	T	TI	TNT	OS
(% du ^{14}C exporté)					
2,4-D					
Position haute	19,5 a	27,9 ab	37,5 a	1,5 b	13,6 b
moyenne	4,0 b	15,0 bc	46,5 a	1,0 b	33,5 ab
basse	5,5 b	43,0 a	—	5,5 a	46,0 a
Glyphosate					
Position haute	8,5	7,5	14,0	1,0	69,0
moyenne	4,0	5,5	10,0	0,5	80,0

*Voir Tableau II. Dans chaque colonne et pour chaque herbicide, les moyennes (2 répétitions) non suivies d'une lettre ou suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan ($P=0,05$).

l'observer chez *Cirsium arvense* L. (Turnbull et Stephenson, 1985) et *Ampelamus albidus* Nutt. Britt. (Coble *et al.*, 1970). Des essais préliminaires tendent à écarter l'hypothèse d'une volatilisation du glyphosate hydrosoluble qui pourrait être perdu pendant le lavage des organes souterrains, au moment de la récolte, mais aussi par exsudation racinaire comme le suggèrent les expériences de Marquis *et al.* (1979).

Dans la plupart des conditions, l'absorption, le transport et le métabolisme des herbicides sont relativement rapides et se produisent pendant les trois premiers jours qui suivent le traitement. Dans le cas du 2,4-D, l'examen des quantités de radioactivité présentes à la surface des feuilles et retrouvées dans les plantes, suggère que l'absorption de cet herbicide est plus grande dans les feuilles des tiges jeunes que dans celles des tiges âgées. Ce résultat est conforme aux observations antérieures montrant que l'absorption foliaire des herbicides peut diminuer au cours du développement des feuilles et des plantes (Sargent et Blackman, 1972; Ahmadi *et al.*, 1980; Duncan *et al.*, 1981; Baker et Hunt, 1981; Soteres *et al.*, 1983). Il pourrait être dû à une baisse de la perméabilité cuticulaire qui accompagne souvent le développement des feuilles. En conséquence, de moins grandes quantités de radioactivité sont exportées et s'accumulent dans les fractions des plantes traitées à la floraison. Contrairement au 2,4-D, l'absorption foliaire du glyphosate ne change pas avec le stade de développement des tiges. Ce résultat, plutôt surprenant, pourrait s'expliquer par la forte humidité relative de la chambre climatisée (85%), qui favorise particulièrement la pénétration de cet herbicide (Gottrup *et al.*, 1976; Wills, 1978).

Pour les deux herbicides, la radioactivité qui pénètre dans les plantes est bien exportée hors des feuilles traitées. Le transport est principalement basipète et le glyphosate atteint mieux les organes souterrains que le 2,4-D. Il dépend cependant du stade de développement des tiges mais aussi, dans le cas du 2,4-D, du cycle de repousse. Lorsque cet herbicide est appliqué sur de jeunes tiges, un transport acropète significatif ne se produit que dans les secondes repousses, et la radioactivité qui migre dans les organes souterrains s'accumule surtout dans la partie superficielle (moins de 10 cm). Lorsque l'herbicide est appliquée sur des tiges âgées, le transport est presque exclusivement basipète et la radioactivité est mieux distribuée dans les organes souterrains. A ce stade, seules les feuilles situées à proximité de l'apex des tiges permettent un transport acropète de la radioactivité. Le transport du glyphosa-

te, quant à lui, ne dépend que du stade de développement des tiges. Il présente une composante acropète dans les jeunes tiges alors qu'il est presque exclusivement basipète dans les tiges âgées, sans incidence notable de la position des feuilles traitées.

Ces résultats sont comparables à ceux d'autres auteurs qui ont observé un accroissement du transport basipète des herbicides hormonaux, dans les tiges âgées de *Convolvulus arvensis* L. (Muller et Guncan, 1973) et du clopyralide dans celles de *Cirsium arvense* L. (O' Sullivan et Kossatz, 1984) ainsi que l'accumulation du glyphosate dans les organes souterrains de *Cynodon dactylon* L. (Whitwell *et al.*, 1980), *Agropyrum repens* L. (Devine *et al.*, 1983) et *Cirsium arvense* L. (McAllister et Haderlie, 1985). Ils sont compatibles avec un transport des herbicides dans le phloème, permettant des mouvements acropètes, vers l'extrémité des tiges – qui se réduisent – et surtout basipètes, vers les organes souterrains, qui s'accroissent lorsque les tiges se développent. Cependant, si le transport paraît lié au développement des tiges, on peut penser que le rôle des organes souterrains du liseron est déterminant. Sur la base d'un mécanisme de transport de type «source-puits», ces organes peuvent constituer un puits très important dont l'activité est susceptible d'augmenter avec la croissance et la constitution de réserves, et qui pourrait être par conséquent responsable des phénomènes observés. Le faible transport acropète du 2,4-D, observé dans les jeunes premières repousses, pourrait alors être lié à la croissance des organes souterrains encore peu développés mais peut-être capables de drainer plus fortement les assimilats que ceux, plus importants, des secondes repousses. Ainsi, la croissance des organes souterrains du liseron pourrait influencer le transport du 2,4-D, comme l'ont observé Coble *et al.* (1970) chez *Ampelamus albidus*, plus spécialement lorsque leur taille est réduite. Le transport du glyphosate semble moins dépendant de ce phénomène. Pour cet herbicide, les quantités importantes de radioactivité retrouvées dans la partie supérieure des jeunes tiges et dans les racelles confortent l'hypothèse de son attraction par les zones de croissance (Sprinkle *et al.*, 1975; Sandbert *et al.*, 1980; Whitwell *et al.*, 1980; Devine *et al.*, 1983). Toutefois, son accumulation relativement uniforme (lorsqu'on tient compte de la masse des fractions) dans l'ensemble des organes souterrains constitue un autre fait remarquable. Elle suggère que cet herbicide est également capable de s'accumuler dans les organes de réserve.

Le 2,4-D est rapidement dégradé dans le liseron et transformé principalement en métabolites solubles dans l'éther. Le plus important de ces métabolites a un comportement chromatographique analogue à celui d'un dérivé non identifié du MCPA, soluble dans l'éther et trouvé dans plusieurs dicotylédones (Cole et Loughman, 1983). Les résultats de l'hydrolyse suggèrent qu'il peut s'agir d'un complexe formé à partir du 2,4-D. Comme les conjugués aminoacides, il est probablement constitué de molécules ioniques puisqu'un pH bas est nécessaire à l'efficacité du partage éther/eau, mais la nature des molécules reste à préciser. L'hydrolyse suggère également que les métabolites hydrosolubles pourraient être des conjugués de type glucose-ester du 2,4-D de sorte que le liseron apparaît, comme beaucoup d'autres dicotylédones, incapable d'hydroxyler les molécules du 2,4-D ce que font au contraire les graminées (Bristol *et al.*, 1977). La vitesse et le taux de métabolisme du 2,4-D dans le liseron sont susceptibles de limiter le transport et par conséquent l'action de cet herbicide dans les plantes. A l'opposé, la stabilité du glyphosate est favorable au transport et à l'activité de ce dernier.

D'un point de vue pratique, les résultats confirment le meilleur transport basipète du 2,4-D et du glyphosate dans le liseron lorsque ces herbicides sont appliqués sur des tiges âgées. De plus, à ce stade, un plus grand nombre de feuilles peuvent exporter les herbicides vers les organes souterrains des plantes ce qui devrait contribuer à renforcer l'efficacité des traitements même si les quantités de matières actives qui atteignent ces organes diminuent lorsque la distance à parcourir augmente. Toutefois, une faible absorption foliaire, observée notamment dans le cas du 2,4-D, peut réduire considérablement les avantages de transport qu'offrent les traitements tardifs, en diminuant la quantité de matière active présente dans les plantes et en défavorisant par conséquent son accumulation dans les organes souterrains.

Références

- Aberg E. & Stecko V. (1976) Internal factors affecting toxicity. In : *Herbicide Physiology Biochemistry Ecology* (Audus, ed.), Academic Press, London, pp. 24-28
- Agbakoba C.S.O. & Goodin J.R. (1969) Effect of stage of growth of field bindweed on absorption and translocation of ¹⁴C-labelled 2,4-D and picloram. *Weed Sci.* 17, 436-438
- Ahmadi M.S., Haderlie L.C. & Wicks G.A. (1980) Effect of growth stage and water stress on barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) control and on glyphosate absorption and translocation. *Weed Sci.* 28, 277-282
- Baker E.A. & Hunt G.M. (1981) Developmental changes in leaf epicuticular waxes in relation to foliar penetration. *New Phytol.* 88, 731-747
- Bristol D.W., Ghanuni A.M. & Oleson A.E. (1977) Metabolism of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by wheat cell suspension cultures. *J. Agric. Food Chem.* 25, 1308-1313
- Coble H.D., Slife F.W. & Butler H.S. (1970) Absorption, translocation and metabolism of 2,4-D by honeyvine milkweed. *Weed Sci.* 18, 653-656
- Cole D.J. & Loughman B.C. (1983) The metabolic fate of (4-chloro-2-methyl) acetic acid in higher plants. *J. Exp. Bot.* 34, 1299-1310
- Coupland D. (1984) The effect of temperature on the activity and metabolism of glyphosate applied to rhizome fragments of *Elymus repens* (= *Agropyrum repens*). *Pestic. Sci.* 15, 226-234
- Devine M.D., Bandeen J.D. & McKersie B.D. (1983) Temperature effects on glyphosate absorption, translocation and distribution in quackgrass (*Agropyrum repens*). *Weed Sci.* 31, 461-464
- Duncan D.N., Meggitt F.W. & Penner D. (1981) Physiological bases of sugar beet (*Beta vulgaris*) tolerance to foliar application of ethofumesate. *Weed Sci.* 29, 648-654
- Gottrup O., O'Sullivan P.A., Schraa R.J. & Van Den Born W.H. (1976) Uptake, translocation, metabolism and selectivity of glyphosate in Canada thistle and leafy spurge. *Weed Res.* 16, 197-201
- Hamilton R.H., Hurter J., Hall J.K. & Ercegovich C.D. (1971) Metabolism of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid by bean plants. *J. Agric. Food Chem.* 19, 480-483
- Legay J.J. & Tyburn C. (1981) Mode of action of an auxin antagonist : the 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid inhibitor of the growth of *Acer pseudoplatanus* L. cell suspensions. *Physiol. Vég.* 19, 491-502
- Lolas P.C. & Coble H.D. (1980) Translocation of ¹⁴C-glyphosate in johnsongrass (*Sorghum halepense* L. Pers.) as affected by growth stage and rhizome length. *Weed Res.* 20, 267-270
- Marquis L.Y., Comes R.D. & Yang C.P. (1979) Selectivity of glyphosate in creeping red fescue and red canarygrass. *Weed Res.* 19, 335-342
- McAllister R.S. & Haderlie L.C. (1985) Translocation of ¹⁴C-glyphosate and ¹⁴CO₂-labeled photoassimilates in Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Weed Sci.* 33, 153-159
- Muller F. & Guncan A. (1973) Translocation of ¹⁴C-marked herbicides in *Convolvulus arvensis* L. at various growth stages. Deutsche Pflanzenschutz-Taugung der biologischen Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft, Stuttgart, 1973). *Mitt. Biol. Bundesanst. Land Forstwirtschaft. Berl. Dahlem* 151, 191-192
- O' Sullivan P.A. & Kossatz V.C. (1984) Absorption and translocation of ¹⁴C-3,6-dichloropicolinic acid in *Cirsium arvense* L. Scop. *Weed Res.* 24, 17-22
- Sandberg C.L., Meggitt W.F. & Penner D. (1980) Absorption, translocation and metabolism of ¹⁴C-glyphosate in several weed species. *Weed Res.* 20, 195-200

- Sargent J.A. & Blackman G.E. (1972) Studies on foliar penetration. IX. Patterns of penetration of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid into leaves of different species. *J. Exp. Bot.* 23, 830-841
- Soteres J.K., Murray D.S. & Basler E. (1983) Absorption of 2,4-D, dicamba and glyphosate by excised honeyvine milkweed (*Cinanchum laeve*) leaves. *Weed Sci.* 31, 271-274
- Sprankle P., Meggitt W.F. & Penner D. (1975) Absorption, accumulation and translocation of glyphosate. *Weed Sci.* 23, 235-240
- Sprankle P., Sandberg C.L., Meggitt W.F. & Penner D. (1978) Separation of glyphosate and possible metabolites by thin layer chromatography. *Weed Sci.* 26, 673-674
- Tamayo Esquer L.M. (1986) Etude de la dynamique de population de *Convolvulus arvensis* L. Action et comportement du 2,4-D et du glyphosate dans la plante. Thèse de Docteur Ingénieur. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier
- Turnbull G.C. & Stephenson G.R. (1985) Translocation of clopyralid and 2,4-D in Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Weed Sci.* 33, 143-147
- Whitwell T., Banks P., Basler E. & Santerlman P.W. (1980) Glyphosate absorption and translocation in bermudagrass (*Cynodon dactylon*) and activity in hornsettle (*Solanum carolinense*). *Weed Sci.* 28, 93-96
- Wills G.D. (1978) Factors affecting toxicity and translocation of glyphosate in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Sci.* 26, 509-513