

# Recherche de facteurs limitant la nutrition minérale de l'orge en milieu salé

A Soltani <sup>1</sup>, M Hajji <sup>1</sup>, C Grignon <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut National de Recherche Scientifique et Technique (INRST), BP 95, Hammam Lif, 2050, Tunisie;  
<sup>2</sup> ENSA-INRA, Biochimie et Physiologie Végétales, CNRS URA 573, 34060 Montpellier Cedex 1, France

(Reçu le 13 février 1990; accepté le 10 octobre 1990)

**Résumé** — Le but de cette étude est de déterminer chez de jeunes plantes d'orge (*Hordeum vulgare* L), âgées de 12 jours, si l'application d'une forte dose de NaCl (200 mM), correspondant au seuil de tolérance de cette espèce, rend les éléments N, K ou Ca limitants pour la croissance. La technique dite d'alimentation mixte permet d'obtenir à la fois des tissus riches en Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>, et une alimentation correcte en nutriments essentiels. Cette méthode permet de dissocier aisément les deux niveaux d'action du sel, celui du milieu, et celui accumulé dans les tissus. Les fortes accumulations de Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dans les tissus s'avèrent sans rapport direct avec la diminution de la croissance et de l'alimentation en NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>. La présence de NaCl dans le milieu de culture réduit fortement l'absorption et le transport des éléments majeurs : la fourniture de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et de Ca<sup>2+</sup> ne satisfait plus les besoins de la croissance; cependant, celle de K<sup>+</sup>, quoique très réduite, paraît suffisante.

orge / NaCl / nitrate / potassium / calcium

**Summary** — Factors which limit the mineral nutrition of barley in the presence of NaCl. The purpose of this work was to determine whether the growth of 12-day-old barley seedlings was limited by N, K, or Ca when the medium contained high NaCl concentration (200 mM, the highest concentration tolerated by barley). Plants with split root systems were used to obtain high Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> contents in tissues, and simultaneous normal provision with other ions (tables I and II). This method allows a distinction to be made between the effects of NaCl in the medium and those of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> in the tissues. The high accumulation levels of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> in the tissues did not seem to be responsible for the reduction of growth (table III), or for the decrease in uptake of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (table IV), K<sup>+</sup> (fig 4), and Ca<sup>2+</sup> (fig 6). The uptake and transport of the main elements were strongly reduced when NaCl was present in the medium of the absorbing roots. N (provided as nitrate, fig 1), and Ca<sup>2+</sup> (fig 6) were growth-limiting, but this was not the case for K<sup>+</sup> (figs 4 and 5).

barley / NaCl / nitrate / potassium / calcium

## INTRODUCTION

L'orge est réputée tolérante au sel. En milieu hydroponique, sa croissance n'est affectée que par des concentrations de NaCl au moins égales à environ 200 mM (12 g.l<sup>-1</sup>). La réduction de croissance s'accompagne alors d'une augmentation de l'accumulation de Na<sup>+</sup> et de Cl<sup>-</sup> dans les tissus, et d'une diminution de K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup> (Greenway, 1962a, b et 1963; Munns *et al*, 1982). L'effet de NaCl dépend des concentrations de K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup> dans le milieu de culture (Heyder et Greenway, 1965; Elzam, 1971). Le rapport Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> semble également être un déterminant important du comportement des plantes (Cramer *et al*, 1986). Au niveau des racines, Na<sup>+</sup> déplace Ca<sup>2+</sup> des parois cellulaires (Soll et Bottger, 1982). Dans les parois isolées de racines d'orge, Na<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup> sont en compéti-

tion pour les mêmes sites d'adsorption, tandis que K<sup>+</sup> est fixé sur d'autres sites (Stassart *et al*, 1981). Il en résulte que le rapport K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> à la surface des cellules dépend de la compétition Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>, ce qui se répercute directement sur l'absorption endocellulaire des deux monovalents. Un autre exemple de compétition Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> pour les sites apoplasmiques est fourni par les feuilles de *Citrus*, où le déplacement de Ca<sup>2+</sup> par Na<sup>+</sup> de ses sites d'adsorption entraîne des nécroses du limbe (Zid et Grignon, 1985). L'utilisation de sondes fluorescentes a permis de montrer que Na<sup>+</sup> déplace également Ca<sup>2+</sup> de la membrane plasmique des poils absorbants (Cramer *et al*, 1985), ainsi que les compartiments de stockage endocellulaires des cellules corticales de racines (Lynch et Läuchli, 1988). Il s'ensuit une altération de la sélectivité K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> de l'absorption, et une perte de K<sup>+</sup> des tissus (La Haye

et Epstein, 1969; Kent et Läuchli, 1985; Hajji et Grignon, 1985). Tous ces résultats suggèrent que  $K^+$  et  $Ca^{2+}$  pourraient devenir des facteurs limitants pour la croissance quand le milieu est enrichi en NaCl.

De même, l'absorption et l'assimilation de  $NO_3^-$  sont diminuées chez l'orge cultivée en présence de NaCl (Helal et Mengel, 1979; Lucque et Bingham, 1981; Aslam *et al*, 1984). On sait que  $Cl^-$  inhibe l'absorption de  $NO_3^-$  (Deane-Drummond et Glass, 1982). Enfin, chez certaines plantes, un apport supplémentaire de  $NO_3^-$  dans le milieu stimule davantage la croissance des plantes traitées par NaCl que celle des plantes non traitées (Langdale et Thomas, 1971). Pourtant, la limitation de la croissance par la faible disponibilité de  $NO_3^-$  en milieu salé est loin d'être établie, étant donné la variété de données contradictoires sur ce point (Munns et Termaat, 1986).

Effectivement, la restriction par NaCl de l'alimentation des plantes en K, Ca, et N (qui ne fait aucun doute), n'implique pas obligatoirement que ces éléments deviennent limitants pour la croissance. Pour tenter de préciser ce point, nous avons adopté la méthode dite d'alimentation mixte (Hajji, 1980) ou split-root system (Lambers *et al*, 1982) : le système racinaire de chaque plante est divisé en deux parties, chacune plongeant dans un milieu distinct. Nous avons ainsi cultivé des plants d'orge dans des conditions telles que NaCl ne puisse affecter l'absorption que d'un seul élément (K, Ca ou N), la fourniture des autres éléments restant assurée par les racines dans un milieu sans NaCl.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences sont faites sur l'orge Martin (*Hordeum vulgare* L), variété fréquemment cultivée en Tunisie. Les cultures sont conduites sur milieu liquide dans les conditions décrites précédemment (Soltani *et al*, 1989). Le milieu de base T est exclusivement nitrique (Soltani *et al*, 1989, milieu  $NO_3^-$ , type 1). Outre les oligoéléments et Fe, il contient (mM) :  $K^+$  (2,2);  $Ca^{2+}$  (2,0);  $Mg^{2+}$  (1,5);  $NO_3^-$  (4,0);  $H_2PO_4^-$  plus  $HPO_4^{2-}$  (2,2);  $SO_4^{2-}$  (1,5). À l'apparition de la seconde feuille (12 j après germination), les plantes sont soumises aux différents traitements d'alimentation mixte. Cette technique consiste à cultiver des plantes avec leurs systèmes racinaires divisés en deux parties équivalentes. L'une est placée sur 200 ml de milieu complet avec éventuellement NaCl (200 mM); l'autre partie est sur 200 ml de milieu dépourvu de l'un des éléments étudiés (N, K ou Ca).

Pour l'étude de la nutrition azotée, les cultures sont faites pendant 12 j sur eau distillée afin d'épuiser les réserves de la graine et de disposer de plantules pauvres en azote; les plantes sont ensuite soumises au traitement d'alimentation mixte (tableau I). Les milieux sans azote (T0N et T12 0N) sont obtenus par remplacement de  $Ca(NO_3)_2$  par 2 mM  $CaSO_4$ , dans le milieu de base T.

Pour l'étude des effets de NaCl sur l'alimentation en K ou en Ca, les plantes sont cultivées pendant 12 j sur milieu de base T puis soumises aux traitements d'alimentation mixte (tableau II). Les milieux sans potassium (T0K) sont obtenus par remplacement de  $KH_2PO_4$  et de  $K_2HPO_4$  par la même concentration équivalente en  $Ca(H_2PO_4)_2$  et  $Ca(HPO_4)$ . Les milieux sans calcium (T0Ca et T12 0Ca) sont obtenus par remplacement de  $Ca(NO_3)_2$  2 mM par  $KNO_3$ , 4 mM. L'effet de la déficience en K a été également étudié par une série d'expériences dans lesquelles on a procédé à un apport supplémentaire de K (8 mmol·l<sup>-1</sup> de KCl ou 4 mmol·l<sup>-1</sup> de  $K_2SO_4$ ) aux milieux de culture qui contiennent NaCl. Ces expériences ont été faites sous un éclairage deux fois plus faible que les autres, ce qui explique les différences de croissance des plantes témoins entre les figures 4 et 6 d'une part, et 5 d'autre part.

Les prélèvements sont effectués au début des traitements (12 j), et à la fin de l'expérience (24 j). Les paramètres étudiés sont la croissance, l'absorption, le transport et l'accumulation des cations ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), des anions ( $NO_3^-$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ , Pi) et des différentes fractions azotées. Les techniques analytiques ont été décrites précédemment (Soltani *et al*, 1989). Pour chaque traitement les mesures sont faites sur 5 plantes (feuilles et racines séparées).

## RÉSULTATS

### Accumulation de $Na^+$ et $Cl^-$

Le tableau III montre les accumulations de  $Na^+$  et  $Cl^-$  dans les feuilles, mesurées à la récolte finale pour les traitements d'alimentation mixte. Il indique aussi les masses finales des feuilles (MS) tirées des figures 1 et 6, exprimées en % des témoins sans NaCl. On voit que les fortes teneurs en  $Na^+$  et  $Cl^-$  obtenues dans les traitements mixtes ne sont pas corrélées avec une baisse de la croissance. Ceci indique que les diminutions de croissance en présence de NaCl sont attribuables aux effets du sel dans le milieu plutôt qu'à un effet toxique propre des ions  $Na^+$  et  $Cl^-$  accumulés. L'hypothèse éprouvée dans ce qui suit est que NaCl dans le milieu restreint l'absorption des nutriments par la racine.

**Tableau I.** Protocoles expérimentaux pour l'étude de l'effet de NaCl sur l'utilisation de  $\text{NO}_3^-$ . La dénomination T1/T2 indique les milieux sur lesquels sont placées respectivement les deux moitiés (1) et (2) du système racinaire de chaque plante. T : milieu de base complet; T 0N : milieu de base sans azote; T12 : milieu de base complet avec NaCl (200 mM); T12 0N : milieu T12 sans azote.

Traitement T1/T2	N°	Caractéristiques des milieux des racines		Objectif
		Racine 1	Racine 2	
T/T	(1)	$\text{NO}_3$	$\text{NO}_3$	Témoin sans sel
T/T 0N	(2)	$\text{NO}_3$	0 $\text{NO}_3$	Absence de N sur une partie du système racinaire
T/T12 0N	(3)	$\text{NO}_3$	0 $\text{NO}_3$ + NaCl	Absence de N et présence de NaCl sur une même partie du système racinaire
T12/T 0N	(4)	0 $\text{NO}_3$	$\text{NO}_3$ + NaCl	Double contrainte : absence de N sur une partie du système racinaire, et présence de NaCl sur l'autre.
T12/T12 0N	(5)	$\text{NO}_3$ + NaCl	0 $\text{NO}_3$ + NaCl	Comme ci-dessus, mais contrainte plus sévère
T12/T12	(6)	$\text{NO}_3$ + NaCl	$\text{NO}_3$ + NaCl	Témoin avec NaCl

**Tableau II.** Protocoles expérimentaux pour l'étude de l'effet de l'absence de  $\text{Ca}^{2+}$  ou de  $\text{K}^+$  dans le milieu de culture. La dénomination T1/T2 indique les milieux sur lesquels sont placées respectivement les deux moitiés (1) et (2) du système racinaire de chaque plante. T : milieu de base complet; T12 : milieu de base complet avec NaCl (200 mM); T 0K : milieu de base sans K; T 0Ca : milieu de base sans Ca; T12 0Ca : milieu T12 sans Ca.

T traitement T1/T2	Caractéristiques des milieux des racines		Objectif
	Racine 1	Racine 2	
T/T	Complet sans NaCl	Complet sans NaCl	Témoin nutrition normale
T12/T12	Complet + NaCl	Complet + NaCl	Témoin avec NaCl
T/T12	Complet sans NaCl	Complet + NaCl	Effet de NaCl accumulé
T/T 0K	Complet sans NaCl	Complet sans K	Témoin du suivant
T 0K/T12	Complet + NaCl	Complet sans K	Effet de NaCl sur l'absorption de K
T/T 0Ca	Complet sans NaCl	Complet sans Ca	Témoin du suivant
T12/T 0Ca	Complet + NaCl	Complet sans Ca	Effet de NaCl sur l'absorption de Ca
T/T12 0Ca	Complet sans NaCl	+ NaCl sans Ca	Rôle protecteur de Ca
T12/T12 0Ca	Complet + NaCl	+ NaCl sans Ca	Rôle protecteur de Ca

### Alimentation en azote

#### Croissance

La figure 1 représente les masses des feuilles et des racines des plantes soumises à deux catégories de traitements : ceux qui autorisent l'absorption de  $\text{NO}_3^-$  en l'absence de NaCl (T/T, T/T0N, T/T12 0N) et ceux qui obligent la plante à prélever  $\text{NO}_3^-$  sur milieu contenant NaCl (T12/T12, T12/T 0N et T12/T12 0N). La suppression de la fourniture de  $\text{NO}_3^-$ , en absence comme en pré-

sence de NaCl, à une moitié du système racinaire (R2 milieux T 0N ou T12 0N) entraîne une croissance disproportionnée de l'autre moitié (R1 sur T, fig 1), de telle sorte que la masse totale des racines s'en trouve augmentée. Cette croissance compensatoire, qui a été observée aussi chez le blé (Lambers *et al*, 1982), est une réponse de développement, bien connue, à la demande accrue qui pèse sur la partie alimentée du système racinaire. Elle est peut être responsable de l'augmentation de la masse des parties aériennes (fig 3). La présence de NaCl

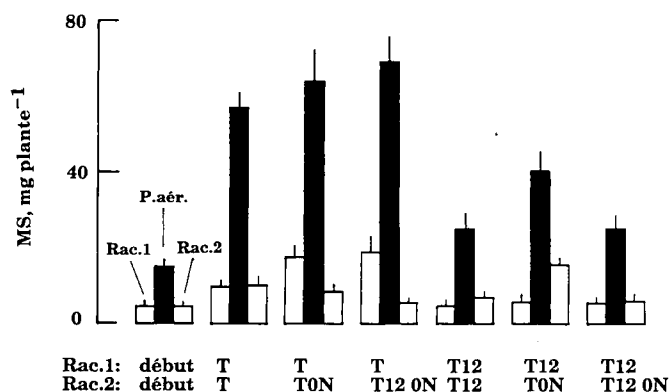
**Tableau III.** Relation entre la croissance des parties aériennes et l'accumulation de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ . Les teneurs ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  MS) sont mesurées à la récolte finale (24 j). Les masses de matière sèche des parties aériennes (MS) sont tirées des figures 1 et 6, et exprimées en % des valeurs des témoins (T/T 0N, et T/T 0Ca).

Traitement	Valeurs mesurées dans les parties aériennes à $t = 24$ j		
	$\text{Na}^+$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)	$\text{Cl}^-$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)	MS (% des témoins)
T/T 0N	32 ± 13	291 ± 70	100
T/T12 0N	1423 ± 92	1677 ± 77	107
T12/T 0N	1643 ± 394	2258 ± 731	64
T/T 0Ca	19 ± 4	180 ± 35	100
T/T12 0Ca	838 ± 166	2181 ± 670	92
T12/T 0Ca	852 ± 137	1735 ± 443	72

autour d'une partie ou de la totalité du système racinaire entraîne une forte diminution de la croissance. Le traitement T12/T 0N montre que cette diminution est limitée à R1 et aux feuilles. La croissance de la partie du système racinaire qui échappe au sel est même stimulée malgré l'absence d'azote dans son milieu (T 0N).

### Accumulation d'azote

Les plantes qui peuvent absorber  $\text{NO}_3^-$  par un système racinaire sur milieu T accumulent 2,5 à 3  $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$  MS de N réduit (tableau IV), et 1,6 à 1,7  $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$  MS et N protéique (tableau V) dans les parties aériennes. Par contre, si l'absorption de  $\text{NO}_3^-$  ne peut se faire que par des ra-

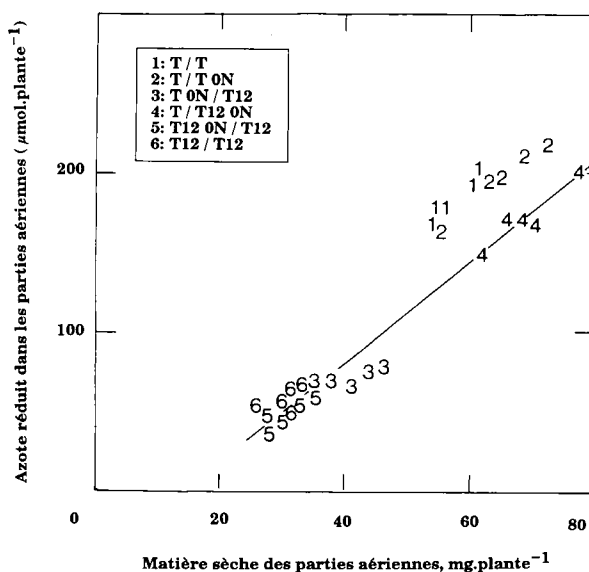


**Fig 1.** Interactions de  $\text{NaCl}$  et  $\text{NO}_3^-$  : conséquences sur la croissance. Les histogrammes représentent les masses de matière sèche (MS) des parties aériennes (P aér) et des deux parties du système racinaire (Rac 1 et Rac 2) placées respectivement sur les milieux 1 et 2 (tableau I). Moyennes de 5 répétitions, intervalles de sécurité au seuil de 95%.

cines en présence de  $\text{NaCl}$ , les niveaux d'accumulation de N réduit et de N protéique dans les parties aériennes sont abaissés d'environ 40%. Un phénomène analogue s'observe dans les racines. L'accumulation de  $\text{NO}_3^-$  est plus dépendante des limitations de l'absorption de cet ion que ne le sont les accumulations de N réduit et N protéique : par exemple, lorsque la plante est obligée d'absorber  $\text{NO}_3^-$  en présence de  $\text{NaCl}$ , la teneur des parties aériennes en  $\text{NO}_3^-$  est 10 fois plus faible que dans les traitements où l'absorption est possible à partir du milieu T (tableau IV).

### Relation entre la croissance et l'assimilation du nitrate

La figure 2 met en relation les quantités de matière sèche et d'azote réduit dans les parties aériennes (par plante). Le traitement qui permet l'absorption de  $\text{NO}_3^-$  et de  $\text{NaCl}$  par des racines différentes (T/T12 0N) entraîne une aussi bonne croissance que les traitements sans  $\text{NaCl}$  (T/T et T/T 0N), mais avec une moindre utilisation de N réduit par unité de biomasse produite. La figure 3 est l'analogie de la précédente, mais relative à l'azote protéique au lieu de l'azote réduit. Cette fois tous les traitements sans exception, correspondent à une relation linéaire unique entre les quantités de N protéique et de matière sèche produite : les traitements (0N ou  $\text{NaCl}$ ) qui modulent l'alimentation azotée ne touchent pas direc-



**Fig 2.** Relation entre la masse de matière sèche et la quantité d'azote assimilé des parties aériennes. Les plantes sont cultivées, avec leurs systèmes racinaires séparés en deux, sur les traitements indiqués, depuis 12 j. À la récolte, elles sont âgées de 24 j. Chaque chiffre placé sur la courbe correspond à une plante.

**Tableau IV.** Assimilation de  $\text{NO}_3^-$ . Les valeurs sont les teneurs en N réduit et en  $\text{NO}_3^-$  ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  MS) à 12 j et à 24 j. Moyennes de 5 répétitions, intervalles de sécurité au seuil de 95%. PA : parties aériennes; R1 : racines sur T1; R2 : racines sur T2.

Traitement T1/T2 <sup>a</sup>	Temps (j)	N réd ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)			$\text{NO}_3^-$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)		
		PA	R1	R2	PA	R1	R2
T/T	12	1763 ± 137	1283 ± 59	1283 ± 59	37	6	6
T/T	24	3198 ± 94	2146 ± 202	2088 ± 230	202	211	195
T/T ON	24	3053 ± 38	2096 ± 206	1595 ± 220	228	175	31
T ON/T12	24	1755 ± 146	1128 ± 106	1449 ± 99	19	4	60
T/T12 ON	24	2505 ± 124	1893 ± 83	1069 ± 96	77	123	8
T12/T12 ON	24	1621 ± 134	1318 ± 78	1245 ± 36	20	38	6
T12/T12	24	1844 ± 99	1417 ± 123	1397 ± 110	20	56	54

<sup>a</sup> La dénomination T1/T2 indique les milieux sur lesquels croissent respectivement les racines R1 et R2.

**Tableau V.** Accumulation d'azote protéique. Les valeurs sont les teneurs en N protéique ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  MS) à 12 j et à 24 j. Moyennes de 5 répétitions, intervalles de sécurité au seuil de 95%. PA : parties aériennes; R1 : racines sur T1; R2 : racines sur T2.

Traitement (T1/T2) <sup>a</sup>	Temps (j)	Teneurs en N protéique ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)		
		PA	R1	R2
T/T	12	1014 ± 63	714 ± 37	714 ± 37
T/T	24	1665 ± 67	1158 ± 41	1106 ± 105
T/T ON	24	1665 ± 118	976 ± 106	819 ± 105
T ON/T12	24	1043 ± 84	668 ± 67	934 ± 71
T/T12 ON	24	1640 ± 117	1009 ± 53	749 ± 41
T12/T12 ON	24	925 ± 181	852 ± 106	756 ± 68
T12/T12	24	1044 ± 89	906 ± 74	922 ± 87

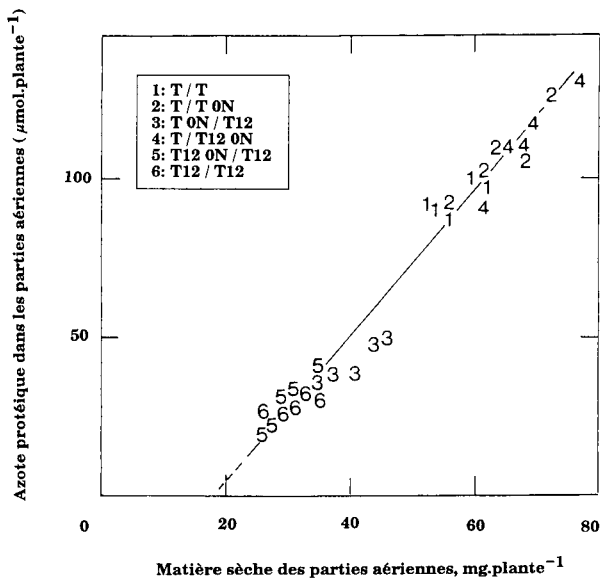
<sup>a</sup> La dénomination T1/T2 indique des milieux sur lesquels croissent respectivement les racines R1 et R2.

tement la nutrition protéique. Le fait que les points du traitement T/T12 ON s'écartent de l'alignement des autres sur la figure 2 (N réduit = f(MS) mais non sur la figure 3 (N protéique = f(MS)) indique que lorsque NaCl et  $\text{NO}_3^-$  sont fournis séparément, une production donnée de matière sèche nécessite autant de N protéique, mais moins d'azote réduit que dans les autres traitements. Ceci montre que NaCl, lorsqu'il ne gêne pas l'approvisionnement en  $\text{NO}_3^-$  permet à la plante d'économiser de l'azote réduit soluble (différence entre N réduit et N protéique), en augmentant le rendement de son utilisation pour la croissance.

## Conclusion

Le chlorure de sodium agit de deux façons sur la nutrition azotée de l'orge :

- il limite l'approvisionnement en  $\text{NO}_3^-$ , par effet direct sur la racine. Ceci abaisse la teneur des tissus en composés azotés et limite éventuellement leur croissance;
- il est capable d'améliorer le rendement d'utilisation de l'azote soluble réduit pour la croissance, conduisant ainsi à une économie qui limite la baisse de croissance évoquée ci-dessus. Il est possible que  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  remplacent des



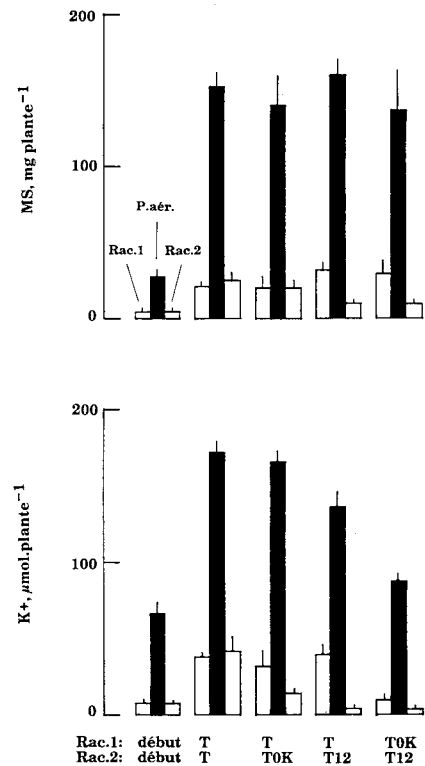
**Fig 3.** Relation entre la masse de matière sèche ( $\text{mg}\cdot\text{plante}^{-1}$ ) et la quantité d'azote protéique ( $\mu\text{mol}\cdot\text{plante}^{-1}$ ) des parties aériennes. Les plantes sont cultivées avec leurs systèmes racinaires séparés en deux, sur les traitements indiqués, depuis 12 j. À la récolte elles sont âgées de 24 j. Chaque chiffre sur la courbe correspond à une plante.

composés azotés utilisés comme osmotocums et les libèrent pour la synthèse protéique.

L'illustration la plus claire de ces effets est obtenue avec le traitement T/T12 0N qui autorise l'effet bénéfique de NaCl et évite ses effets inhibiteurs (fourniture séparée de  $\text{NO}_3^-$  et de NaCl). Bien que bloquant la croissance de la racine sur NaCl, ce traitement entraîne une production totale de matière sèche équivalente à celles des traitements témoins sans NaCl (fig 1) et maintient une bonne alimentation azotée (fig 2). Le traitement T 0N/T12 qui ne diffère de T/T12 0N que par le fait que  $\text{NO}_3^-$  doit être absorbé en présence de NaCl, entraîne au contraire une forte réduction de la teneur en azote protéique (tableau V, fig 3) et de la croissance. Étant donné que l'alimentation en K et autres éléments essentiels reste assurée par le milieu T 0N, ce résultat indique que l'effet inhibiteur de NaCl sur l'absorption de  $\text{NO}_3^-$  est suffisant pour limiter la croissance des plantes.

### Alimentation en potassium

L'omission de  $\text{K}^+$  sur une moitié du système racinaire alors que l'autre est soit sur T, soit sur T12, a un faible effet sur la croissance des feuilles (fig 4) : les diminutions par rapport au traitement T/T sont respectivement de 7% et 9% pour les traite-



**Fig 4.** Effet de la déficience en K. En haut : Masse de matière sèche ( $\text{mg}\cdot\text{plante}^{-1}$ ) des parties aériennes et de chacune de deux moitiés du système racinaire à l'âge de 12 j (début) et de 24 j. En bas : quantités ( $\mu\text{mol}\cdot\text{plante}^{-1}$ ) de  $\text{K}^+$  correspondantes. Moyennes de 5 répétitions. Les barres verticales correspondent aux intervalles de sécurité au seuil de 95%. Pour le traitement de chaque moitié racinaire, cf tableau II.

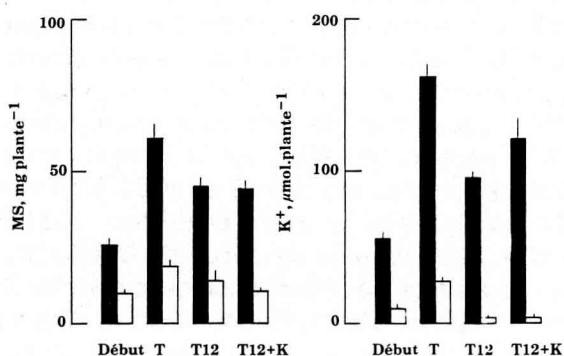
ments T/T 0K et T12/T 0K; les parties de système racinaire privées de  $\text{K}^+$  ont une croissance normale ou légèrement stimulée (fig 4). En outre, la comparaison des traitements où une partie du système racinaire peut absorber librement  $\text{K}^+$  (T/T 0K et T/T12), et du traitement qui en limite l'absorption des deux côtés du système racinaire (T12/T 0K), montre que la croissance des feuilles n'est pas affectée par ce dernier traitement, malgré une forte diminution des teneurs en  $\text{K}^+$  (tableau VI). Ceci suggère que la réduction de l'absorption de  $\text{K}^+$  n'est pas le facteur limitant de la croissance en présence NaCl dans le milieu (fig 4).

L'effet de la déficience en potassium induite par le sel a été apprécié par des expériences dans lesquelles on a eu recours à un apport supplémentaire de  $\text{K}^+$  (8 mM) au milieu de culture contenant NaCl,  $12 \text{ g}\cdot\text{l}^{-1}$  (200 mM). La figure 5 montre que l'addition de  $\text{K}^+$  8 mM au milieu salé (T12 + K) n'améliore pas la croissance des plantes bien que l'absorption de  $\text{K}^+$  soit augmentée de manière appréciable. Il s'ensuit donc un

**Tableau VI.** Accumulation de K<sup>+</sup>. Les teneurs en K<sup>+</sup> (μmol·g<sup>-1</sup> MS) des parties aériennes et des deux moitiés (1) et (2) du système racinaire sont mesurées sur des plantes âgées de 24 j. Moyennes de 5 répétitions; intervalles de sécurité au seuil de 95%.

Traitement T1/T2 <sup>a</sup>	Teneurs en K <sup>+</sup> (μmol·g <sup>-1</sup> MS)		
	PA	Racine 1	Racine 2
T/T	1125 ± 71	1746 ± 138	1646 ± 81
T/T 0K	1179 ± 114	1603 ± 125	714 ± 150
T/T12	853 ± 93	1254 ± 167	408 ± 65
T0K/T12	648 ± 101	328 ± 55	362 ± 101

<sup>a</sup> La dénomination T1/T2 indique les milieux sur lesquels croissent les racines R1 et R2.

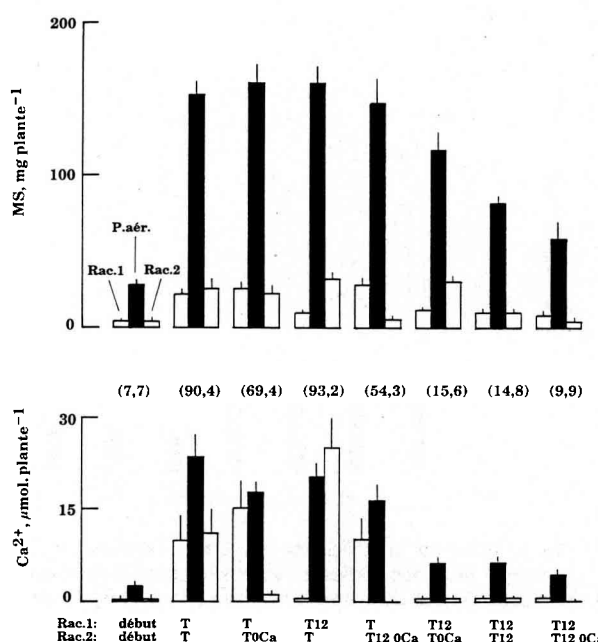


**Fig 5.** Masse de matière sèche et quantités de K accumulées dans les parties aériennes et les racines. Début : prélèvement initial (plantes âgées de 12 j, sur milieu témoin sans sel). T, T12 et T12 + K : plantes âgées de 24 j, cultivées respectivement sur milieu additionné de NaCl (200 mM), et sur milieu avec NaCl et enrichi en K<sup>+</sup> (8 mM). Moyennes de 5 répétitions, intervalles de sécurité au seuil de 95%. Noir : parties aériennes; blanc : racines.

enrichissement des tissus en K<sup>+</sup>. L'augmentation de l'absorption de K<sup>+</sup> indique que NaCl a rendu la concentration de K<sup>+</sup> du milieu limitante par rapport aux capacités d'absorption de la plante, mais les systèmes d'absorption, même limités, fournissent à la plante une quantité de K<sup>+</sup> suffisante à la croissance.

**Alimentation en calcium**

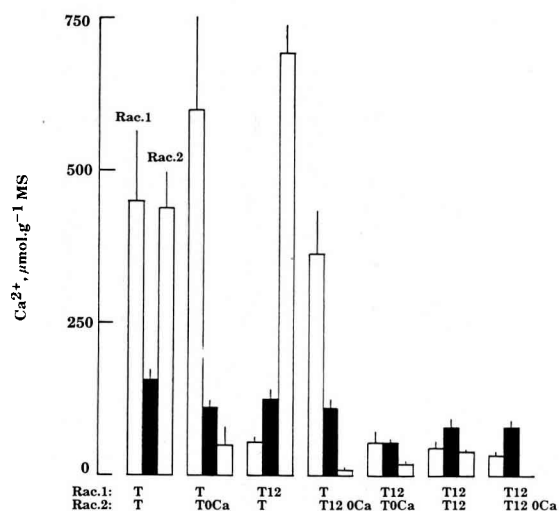
La suppression de Ca<sup>2+</sup> du milieu de culture, sur une partie du système racinaire, a été faite selon la même procédure que pour K<sup>+</sup> (tableau II). La figure 6 permet de distinguer deux catégories de traitements : ceux qui autorisent l'absorption de



**Fig 6.** Effet de la déficience en Ca<sup>2+</sup>. En haut : Masse de matière sèche (mg·plante<sup>-1</sup>) des parties aériennes (P aér) et de chacune des deux moitiés 1 et 2 du système racinaire (Rac1 et Rac2) à l'âge de 12 j (début) et de 24 j. En bas : quantités correspondantes (μeq·plante<sup>-1</sup>) de Ca<sup>2+</sup>. Moyennes de 5 répétitions, les barres verticales correspondent aux intervalles de sécurité au seuil de 95%. Pour le traitement de chaque moitié racinaire, cf tableau II.

Ca<sup>2+</sup> en l'absence de NaCl (T/T; T/T 0Ca; T12/T; T/T12 0Ca) et ceux qui obligent la plante à le prélever en présence de NaCl (T12/T12; T12/T 0Ca; T12/T12 0Ca). Les premiers donnent une croissance plus forte que les seconds. En milieu témoin, la suppression de Ca<sup>2+</sup> sur une partie du système racinaire (T/T 0Ca) n'a pas d'effet sur la croissance des différents organes et même de la partie du système racinaire privée de Ca<sup>2+</sup>. Bien que la teneur en Ca<sup>2+</sup> des feuilles, et des racines sur T 0Ca, soit abaissée par rapport au témoin (fig 7), la partie du système racinaire sur milieu T assure à elle seule une alimentation de la plante en Ca<sup>2+</sup> convenable pour la croissance.

L'addition de NaCl au milieu n'inhibe pas la croissance des parties aériennes si une partie du système racinaire reste sur T (comparer T/T et T/T12 avec T12/T12). Néanmoins, les racines au contact de NaCl présentent une forte réduction de croissance et de teneur en Ca<sup>2+</sup> (divers traitements T12, figs 6 et 7). Il est clair que l'un des effets du sel est de diminuer l'absorption de Ca<sup>2+</sup>. Lorsque cet effet s'exerce sur tout le système racinaire, ou bien lorsqu'il est complété par l'absence de Ca<sup>2+</sup> dans le milieu, les quantités



**Fig 7.** Effet de la déficience en Ca<sup>2+</sup>. Teneurs en Ca<sup>2+</sup> (μmol·g<sup>-1</sup> MS) des parties aériennes (en noir) et de chacune des deux moitiés du système racinaire (Rac1 et Rac2) mesurées à l'âge de 24 j. Moyennes de 5 répétitions, les barres verticales correspondent aux intervalles de sécurité au seuil de 95%. Les deux moitiés du système racinaire proviennent respectivement des milieux 1 et 2 (cf tableau II).

totales de Ca<sup>2+</sup> dans les parties aériennes sont très fortement abaissées de même que la croissance (fig 6). Par exemple, le traitement T12/T 0Ca, qui ne diffère du traitement T/T12 0Ca que par le fait que Ca<sup>2+</sup> doit être absorbé obligatoirement en présence de NaCl entraîne une réduction de la croissance de 15% par rapport à lui, et supprime pratiquement l'absorption de Ca<sup>2+</sup> pendant la durée du traitement (comparer les quantités de Ca<sup>2+</sup> à t = 12 j et t = 24 j). Ceci indique que l'effet inhibiteur de NaCl sur l'absorption de Ca<sup>2+</sup> est suffisant à lui seul pour limiter la croissance des plantes, étant donné que l'alimentation en K<sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et autres ions essentiels reste assurée (milieu T 0Ca, fig 6). En conclusion, NaCl affecte la croissance en limitant l'approvisionnement de la plante en calcium.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans les expériences présentées ici les différents traitements sont appliqués pendant 12 jours. Les résultats montrent que si NaCl (200 mM) inhibe le prélèvement de N, Ca et K, seuls les deux premiers éléments sont devenus limitants pour la croissance. Cette inhibition ne se fait que si le sel est présent dans le milieu où baigne la racine chargée d'alimenter la plante. Si l'absorption de l'élément étudié peut se faire par une partie du système racinaire dans un milieu

sans NaCl, l'alimentation est normale en dépit d'une forte absorption de NaCl par le reste des racines. Donc c'est NaCl du milieu et non celui accumulé dans les tissus qui est responsable de l'inhibition de l'absorption.

Chez l'orge, le potassium est très abondant par rapport aux cations bivalents, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> (Coïc *et al*, 1962; Greenway 1962, 1963 et 1965) probablement à cause de la faible capacité d'échange cationique racinaire de cette plante (Drake *et al*, 1951). Cependant, en condition de stress salin, le prélèvement de K<sup>+</sup>, même faible, suffit à assurer les besoins de la croissance, malgré l'enrichissement des tissus en Na<sup>+</sup> qui devient alors le cation prépondérant. Avec K<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>, il contribue pour 50 à 60% à l'ajustement osmotique (Wyn Jones et Story, 1978; Delane *et al*, 1982). L'enrichissement des tissus en Na<sup>+</sup> serait plutôt la conséquence que la cause de la réduction de la croissance (Delane *et al*, 1982). Les résultats présentés ici, montrent par contre, que NaCl exerce son effet dépressif sur la croissance en limitant l'approvisionnement de la plante en Ca<sup>2+</sup>. L'adjonction de sels de calcium diminue l'effet dépressif de NaCl sur la croissance des plantes en milieu très chargé en NaCl (Heyder et Greenway, 1965; La Haye et Epstein, 1969 et 1971). Mais cet effet bénéfique de Ca<sup>2+</sup> a souvent été attribué à la diminution de la perte de K<sup>+</sup> (provoquée par NaCl) du tissu racinaire (Cramer *et al*, 1985; Kent et Läuchli, 1985; Hajji et Grignon, 1985). Les résultats présentés ici montrent que l'inhibition de l'alimentation calcique par NaCl, peut avoir un effet direct sur la croissance, indépendamment de l'alimentation potassique, qui reste assurée par le système d'alimentation mixte.

Enfin, en ce qui concerne N, on sait que l'augmentation de la concentration du milieu en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> peut améliorer la croissance des plantes traitées par NaCl (Langdale et Thomas, 1971). Cet effet a été attribué à une réduction de l'absorption de Cl<sup>-</sup> par NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, plutôt qu'à la levée de la limitation de la fourniture d'azote (Torres et Bingham, 1973; Kafkafi *et al*, 1982; Youssef et Sprint, 1983; Glass et Siddiqi, 1985; Munns et Termaat, 1986). Mais nos résultats, qui permettent de comparer les comportements de plantes absorbant NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et NaCl par la même racine ou par des racines distinctes, confirment que le sel peut limiter la croissance en restreignant la disponibilité de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>.

En résumé, cette étude montre que NaCl, appliqué à la concentration qui correspond au seuil de tolérance de l'orge, limite l'approvisionnement



de la plante en éléments essentiels comme K, Ca et N. Il est évidemment possible que d'autres éléments soient impliqués dans cet effet du sel. L'approche utilisée permet de distinguer les effets propres de chacun des trois éléments étudiés. En absence de NaCl, la composition du milieu T assure qu'aucun de ces éléments n'est limitant pour la croissance. En présence de NaCl, les accumulations de Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dans les tissus ne sont pas impliquées dans la limitation de l'alimentation et de la croissance des plantes. C'est par sa présence dans le milieu, et par son effet direct sur la racine que NaCl restreint l'approvisionnement des plantes en NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Ca<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup> jusqu'à un niveau limitant la croissance pour les deux premiers nutriments, mais non pour le troisième. Évidemment, on peut s'attendre à ce que ces résultats dépendent, pour chaque nutriment, de son abondance dans le milieu, et du besoin de la plante (c'est-à-dire, de la vitesse de prélèvement minimum, nécessaire pour soutenir la croissance normale). Dans le cas présent, on peut estimer d'après les teneurs (tableaux IV et VI, fig 7), que le besoin en K<sup>+</sup> est du même ordre de grandeur que le besoin en N, et nettement supérieur au besoin en Ca<sup>2+</sup>. En dépit de cela, et bien qu'il était presque deux fois moins représenté dans les milieux que NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et Ca<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> n'a pas été un nutriment limitant pour la croissance en présence de NaCl.

## RÉFÉRENCES

- Aslam M, Huffaker RC, Rains DW (1984) Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. *Plant Physiol* 76, 321-325
- Coïc Y, Lesaint C, Piollat MT (1962) Influence de la déficience en potassium et de la déficience en eau sur la composition minérale de l'orge. *Ann Physiol Vég* 4, 227-234
- Cramer GR, Läuchli A, Polito VS (1985) Displacement of Ca<sup>2+</sup> by Na<sup>+</sup> from the plasmalemma of root cells. A primary response to salt stress? *Plant Physiol* 79, 207-211
- Cramer GR, Läuchli A, Epstein E (1986) Effects of NaCl and CaCl<sub>2</sub> on ion activities in complex nutrients solutions and root growth of cotton. *Plant Physiol* 81, 792-797
- Deane-Drummond DE, Glass ADM (1982) Studies of nitrate influx into barley roots by the use of <sup>36</sup>ClO<sub>3</sub><sup>-</sup> as a tracer for nitrate. I. Interactions with chloride and other ions. *Can J Bot* 60, 2147-2153
- Delane R, Greenway H, Munns R, Gibbs J (1982) Ion concentration and carbohydrate status of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. I. Relationship between solute concentration and growth. *J Exp Bot* 33, 557-573
- Drake M, Vengris J, Colby WG (1951) Cation-exchange capacity of plant roots. *Soil Sci* 72, 139-147
- Elzam OE (1971) Interaction between sodium, potassium and calcium in their absorption by intact barley plants. In: *Recent Advances in Plant Nutrition* (Samish RM, ed) Gordon and Breach Science Publ Inc, NY 2, 491-507
- Glass ADM, Siddiqi MY (1985) Nitrate inhibition of chloride influx in barley: implication for a proposed chloride homeostat. *J Exp Bot* 36, 556-566
- Greenway H (1962a) Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment. *Aust J Biol Sci* 15, 16-38
- Greenway H (1962b) Plant responses to saline substrates. II. Chloride, sodium and potassium uptake and translocation in young plants of *Hordeum vulgare* during and after short sodium chloride treatment. *Aust J Biol Sci* 15, 39-57
- Greenway H (1963) Plant responses to saline substrates. III. Effect of nutrient concentration on the growth and ion uptake of *Hordeum vulgare* during a sodium chloride stress. *Aust J Biol Sci* 16, 616-628
- Greenway H (1965) Plant responses to saline substrates. VII. Growth and ion uptake throughout plant development in two varieties of *Hordeum vulgare*. *Aust J Biol Sci* 18, 763-779
- Hajji M (1980) La responsabilité de la racine dans la sensibilité du laurier-rose au chlorure de sodium. *Physiol Vég* 18, 505-515
- Hajji M, Grignon C (1985) Identification des transports de K<sup>+</sup> (Rb<sup>+</sup>) affectés par NaCl dans la racine du laurier-rose. *Physiol Vég* 23, 3-12
- Helal HM, Mengel K (1979) Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl-salinity and potassium. *Plant Soil* 51, 457-467
- Heyder SZ, Greenway H (1965) Effect of Ca<sup>2+</sup> on plant sensitivity to high NaCl concentrations. *Plant Soil* 23, 258-260
- Kafkafi U, Valoras N, Letey J (1982) Chloride interaction with nitrate and phosphate nutrition in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *J Plant Nutr* 5, 1369-1385
- Kent LM, Läuchi A (1985) Germination and seedling growth of cotton: salinity-calcium interactions. *Plant Cell Environ* 8, 155-159
- La Haye PA, Epstein E (1969) Salt toleration by plants: enhancement with calcium. *Science* 166, 395-396
- La Haye PA, Epstein E (1971) Calcium and salt toleration by bean plants. *Physiol Plant* 25, 213-218
- Lambers H, Simpson RJ, Beilhardt VC, Dalling MJ (1982) Growth and translocation of C and N in wheat (*Triticum aestivum*) grown with a split root system. *Physiol Plant* 56, 421-429
- Langdale GW, Thomas JR (1971) Soil salinity effects in absorption of nitrogen, phosphorus and protein synthesis by coastal Bermuda grass. *Agron J* 63, 708-711

- Lucque AA, Bingham FT (1981) The effect of the osmotic potential and specific ion concentration on the nutrient solution on the uptake and reduction of nitrate by barley seedlings. *Plant Soil* 63, 227-237
- Lynch J, Läuchli A (1986) Salinity affects intracellular calcium in corn root protoplast. *Plant Physiol* 87, 351-356
- Munns R, Greenway H, Delane R, Gibbs J (1982) Ion concentration and carbohydrate status of the elongating leaf-tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. II. Cause of the growth reduction. *J Exp Bot* 33, 574-583
- Munns R, Termaat A (1986) Whole-plant responses to salinity. *Aust J Plant Physiol* 13, 143-160
- Soll H, Bottger M (1982) The mechanism of proton-induced increase of cell wall extensibility. *Plant Sci Lett* 24, 163-171
- Soltani A, Hajji M, Grignon C (1989) Nécessité d'un anion exogène en cas de nutrition ammoniacale. *Agronomie* 9, 777-784
- Stassart JM, Neirinckx L, Dejaegere R (1981) The interactions between monovalent cations and calcium during their adsorption on isolated cell walls and absorption by intact barley roots. *Ann Bot* 47, 647-652
- Torres BC, Bingham FT (1973) Salt tolerance of Mexican wheat: I. Effect of NO<sub>3</sub> and NaCl on mineral nutrition, growth and grain production of four wheats. *Soil Sci Soc Am Proc* 37, 711-715
- Wyn Jones RG, Storey R (1978) Stress and comparative physiology in the *Graminaea*. IV. Comparison of salt stress in *Spartina townsendii* and three barley cultivars. *Aust J Plant Physiol* 5, 839-850
- Youssef AN, Sprint JI (1983) Effect of NaCl on growth, nitrogen incorporation and chemical composition of inoculated and NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> fertilised *Vicia faba* L plants. *J Exp Bot* 34, 941-650
- Zid E, Grignon C (1985) Sodium-calcium interactions in leaves of *Citrus aurantium* grown in the presence of NaCl. *Phys Vég* 23, 895-903