

Transport de Na^+ dans les feuilles et sensibilité des plantes à NaCl . I. Évaluation d'un effet piège au niveau des tiges

F Slama

Laboratoire d'agronomie, 43, avenue Charles-Nicolle, 1002 Tunis, Tunisie

(Reçu le 24 avril 1990; accepté le 10 novembre 1990)

Résumé — La capacité d'accumulation dans la tige et la distribution de Na^+ , K^+ et Cl^- entre les organes ont été étudiées chez 10 plantes différant par leur sensibilité à NaCl . Chez les plantes sensibles cultivées en présence de 3 ou 6 $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ de NaCl , on observe un gradient d'accumulation de Na^+ décroissant de la base de l'hypocotyle aux feuilles, qui contiennent très peu de Na^+ . Cette distribution est caractéristique de Na^+ , car elle ne s'observe pas avec Cl^- , ni avec K^+ . Le gradient est stable entre 24 h et 10 j, mais son front remonte vers le haut de la tige lorsque Ca^{2+} est retiré du milieu. Enfin, des fragments d'hypocotyles sont incubés 24 h en présence de NaCl , puis 30 min dans CaSO_4 . La mesure de l'accumulation de Na^+ après chacun de ces traitements montre que la concentration dans les tissus tend à s'équilibrer rapidement avec celle du milieu. L'ensemble de ces résultats est incompatible avec l'hypothèse que les tiges protègent les feuilles contre l'envahissement par Na^+ en réabsorbant cet ion à partir de la sève du xylème, et en fonctionnant comme des pièges pour cet ion.

glycophyte / exclusion de Na^+ / distribution longitudinale de Na^+ / distribution longitudinale de Cl^- / distribution longitudinale de K^+

Summary — **Transport of Na^+ in leaves of plants sensitive to NaCl . I. Assessment of the importance of stems as Na^+ traps.** *The capacity for Na^+ , K^+ , and Cl^- accumulation in stems, and the ion distribution between organs have been studied in 10 plants differing in their sensitivity to NaCl (table I). When grown in the presence of 3 or 6 $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ NaCl , sensitive plants displayed a Na^+ accumulation gradient which decreased from the base of the hypocotyls to the top of the shoots (fig 1). Na^+ accumulation in leaves was very low. This distribution was typical of Na^+ , as compared to Cl^- and K^+ (fig 2). The Na^+ accumulation gradient was steady between 24 h and 10 d (fig 3), but Na^+ invaded the top of the shoots when Ca^{2+} was withdrawn from the medium (fig 4). Fragments of hypocotyls were incubated for 24 h in the presence of NaCl , then washed for 30 min in CaSO_4 . The measurements of the amounts of Na^+ in the tissues after both of these treatments revealed that the internal concentration quickly equilibrated with that of the medium (fig 5 and table IV). Taken as a whole, these results do not support the hypothesis that the stems protect the leaves against Na^+ by reabsorbing this ion from the xylem sap, and functioning as Na^+ traps.*

glycophytes / Na^+ exclusion / longitudinal distribution of Na^+ / longitudinal distribution of Cl^- / longitudinal distribution of K^+

INTRODUCTION

Chez les plantes sensibles à NaCl, comme le haricot ou la courge, Na⁺ s'accumule dans les racines mais est exclu des feuilles (Cooil *et al.*, 1965; Slama, 1986). Ces plantes sont dites «exclusives» (exclure) vis-à-vis de Na⁺. A l'inverse, les glycophytes tolérant NaCl, comme le cotonnier ou le melon, ont en général des feuilles plus chargées en Na⁺ que les racines lorsqu'elles sont cultivées en présence du sel (Pearson, 1967; Slama, 1986). Nous avons montré la généralité de la relation entre la sensibilité à NaCl et la faculté d'empêcher Na⁺ de s'accumuler dans les feuilles, en comparant 12 plantes différant quant à leur aptitude à croître en milieu salé (Slama, 1986). Cette étude a montré que les racines des plantes sensibles («exclusives») sont moins efficaces que celles des plantes tolérantes «inclusives» pour transporter Na⁺ dans le xylème, bien qu'elles l'accumulent davantage dans leurs tissus. Pourtant, ces propriétés ne suffisent pas à expliquer les différences de transport de Na⁺ dans les feuilles entre les plantes, car les masses des racines sont trop petites pour que ces organes puissent constituer des pièges d'accumulation efficaces sur des durées de l'ordre de plusieurs semaines. De plus, la charge des racines en Na⁺ diminue en général au cours du temps, ce qui contredit l'hypothèse du piège racinaire.

D'autre part, nous avons montré que l'exclusion de Na⁺ des feuilles des plantes sensibles se manifeste nettement dans les feuilles en place, s'atténue dans les feuilles détachées absorbant à travers leur pétiole, et disparaît lorsque les tissus du limbe absorbent directement à partir du milieu (Slama 1987). Ces résultats montrent que le caractère «exclusif» est contrôlé par les systèmes de conduction entre les racines et les feuilles. Nous présentons ici une étude du rôle

de la tige dans ce contexte, visant à déterminer si cet organe joue un rôle de piège à Na⁺ sur le trajet ascendant de l'ion vers les feuilles. Cette étude est menée sur les 10 dicotylédones figurant parmi les 12 plantes utilisées dans les travaux évoqués ci-dessus (Slama, 1986 et 1987).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Matériels

Le tableau I présente les plantes utilisées et leurs symboles à 2 lettres. La description de ces plantes et leurs places sur l'échelle de résistance à NaCl ont été publiées précédemment (Slama, 1986). Les plus sensibles, c'est-à-dire celles dont la production de biomasse est la plus réduite par NaCl en 3 semaines de culture hydroponique, sont les courges et les haricots. Les plus résistantes sont les cotonniers et les melons. Les tournesols ont un statut intermédiaire. Toutefois, les 2 variétés retenues pour chaque plante diffèrent en général dans leur réaction au sel : le cotonnier G5 est nettement plus sensible que Ga, le melon Mq est plus sensible que Mc, le haricot Hg est plus sensible que Hl, et la courgette Cb est plus sensible que la courge Cl.

Culture

Après germination, les plantes sont cultivées pendant 6 j sur le milieu de base S. Il contient (mmol·l⁻¹) : NH₄⁺, 2; K⁺, 5,5; Ca²⁺, 4; Mg²⁺, 2; NO₃⁻, 12; SO₄²⁻, 2,85; H₂PO₄⁻, 2,8. Le fer (45 μmol·l⁻¹) est apporté sous forme de FeK EDTA. Les oligoéléments sont Mn (9 μmol·l⁻¹), Cu (0,6 μmol·l⁻¹), Zn (0,8 μmol·l⁻¹), Mo (0,2 μmol·l⁻¹), et B (45 μmol·l⁻¹). Le pH est 6,2. Les milieux S₃ et S₆ contiennent en plus NaCl 3 g·l⁻¹ ou 6 g·l⁻¹ (respectivement 51 mmol·l⁻¹ et 102 mmol·l⁻¹). Le milieu S₆ 0Ca est un milieu S₆ dépourvu de Ca²⁺, avec NO₃⁻ 4 mmol·l⁻¹ au lieu de 12 mmol·l⁻¹. L'éclairage (12 h par jour, 400 μmol·s⁻¹·m⁻² rayonnement efficace) est assuré par des tubes fluorescents et des

Tableau I. Plantes utilisées. Elles sont désignées par les symboles suivants : cotonnier Akala, Ga; cotonnier 54-76 J, G5; melon Charentais, Mc; melon Qalawi Mq; tournesol Rekord, Tr; tournesol Issanka, Ti; haricot local, Hl, haricot Gabriella, Hg; courge locale Cl; courgette blanche Cb. La sensibilité au sel est évaluée à partir du ralentissement de la vitesse de croissance dû à la présence de NaCl 51 mmol·l⁻¹ dans le milieu. L'indice de sensibilité est la diminution de récolte de matière sèche après 20 j de culture, par rapport au témoin sans NaCl.

Symboles et indice de sensibilité à NaCl

Statut	Gossypium	Cucumis	Helianthus	Phaseolus	Cucurbita
Plus tolérant	Ga (-8%)	Mc (-14%)	Tr (-19%)	Hl (-21%)	Cb (-43%)
Plus sensible	G5 (-27%)	Mq (-29%)	Ti (-21%)	Hg (-46%)	Cl (-48%)

lampes à incandescence. La température et l'humidité sont respectivement 28 °C et 50% le jour, et 18 °C et 70% la nuit.

Mesures

Les différents organes sont pesés, séchés et pesés à nouveau. Les ions extraits par HNO₃ 0,5% sont dosés par photométrie d'émission de flamme (cations) et par coulométrie (Cl⁻).

RÉSULTATS

Capacité d'accumulation de Na⁺ des tiges

Après 20 j de culture sur S₃, les tiges représentent 31% à 44% de la matière sèche totale (tableau II), et les racines seulement 9% à 14%. L'examen du tableau II révèle que les tiges sont des sites importants d'accumulation de K⁺, Na⁺ et Cl⁻, dans la mesure où elles retiennent ces ions dans des proportions plus élevées (par rapport aux quantités totales par plante) que le pourcentage de matière sèche qu'elles représentent. C'est dans le cas de Na⁺ que cette capacité d'ac-

cumulation des tiges est maximale, spécialement chez les plantes les plus sensibles.

La rétention de Na⁺ dans les tiges résulte en partie de la capacité intrinsèque de leurs tissus à accumuler Na⁺, comme le prouvent les valeurs élevées des quantités par g de matière sèche (MS) (tableau III). Mais les plus forts pourcentages de rétention dans les tiges (tableau II) ne sont pas systématiquement associés aux plus fortes teneurs (tableau III). C'est donc aussi à cause de leurs volumes importants que les tiges retiennent la majorité du Na⁺ de la plupart des plantes. L'importance des tiges dans le contrôle du niveau de Na⁺ dans les feuilles peut être évaluée en comparant la valeur observée de ce niveau à la valeur théorique calculée dans l'hypothèse d'une distribution uniforme de l'ion sur tous les organes. Cette valeur théorique est la teneur moyenne pour la plante entière, calculée en divisant le contenu total en Na⁺ de chaque plante par la masse totale de matière sèche (tableau III). Les résultats montrent que les feuilles des plantes sensibles contiendraient 3–17 fois plus de Na⁺ si l'ion était distribué uniformément (haricots et courges). Ce facteur n'est que 2–5 chez les plantes plus résistantes (melons, tournesols), et même 0,8 chez la plus tolérante (cotonnier Ga).

Tableau II. Distributions de la matière sèche et des ions entre les organes. Les plantes ont été cultivées pendant 20 j sur un milieu contenant NaCl 3 g·l⁻¹ (51 mmol·l⁻¹). Les valeurs sont les moyennes calculées sur 5 plantes. Les intervalles de sécurité n'excèdent pas 7% des moyennes. Les symboles à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

Paramètres	Proportions dans chaque organe (% de la plante entière) dans les plantes suivantes									
	Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Hi	Hg	Cb	Cl
MS feuilles	54	57	50	47	45	43	50	56	56	54
MS tiges	33	33	36	39	42	44	36	31	34	37
MS racines	13	10	14	14	13	13	14	13	10	9
Na ⁺ feuilles	57	29	27	27	8	9	3	3	18	4
Na ⁺ tiges	36	61	70	71	81	78	75	71	77	84
Na ⁺ racines	7	10	3	2	11	13	22	26	5	12
K ⁺ feuilles	33	59	34	35	49	42	50	55	35	24
K ⁺ tiges	57	37	56	61	49	54	49	43	64	75
K ⁺ racines	10	4	10	4	2	4	1	2	1	1
Cl ⁻ feuilles	49	45	38	31	40	37	60	47	49	38
Cl ⁻ tiges	38	40	46	58	47	9	31	38	46	57
Cl ⁻ racines	13	15	16	11	13	14	9	15	5	5

Tableau III. Accumulation de Na^+ dans les différents organes. Les plantes ont été cultivées pendant 20 j sur un milieu contenant $3 \text{ g}\cdot\text{l}^{-1}$ NaCl ($51 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$). Les valeurs sont les moyennes de 5 plantes. Les intervalles de sécurité au seuil 95% n'excèdent pas 7%. Pour les feuilles, les teneurs observées sont comparées avec les teneurs calculées dans le cas d'une distribution uniforme de Na^+ entre les différents organes (quantité totale de Na^+ dans la plante divisée par la masse de MS de celle-ci).

Organes	Teneurs des tissus en Na^+ ($\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)									
	cotonniers		melons		tournesols		haricots		courges	
	Ga	G5	Mc	Mq	Tr	Ti	Hl	Hg	Cb	Cl
Racines	38	98	36	49	143	110	33	47	52	77
Tiges	64	130	290	261	237	142	27	39	104	98
Feuilles (observé)	71	36	75	93	24	19	1	1	16	3
Feuilles (calculé)	59	70	149	143	123	80	13	17	46	43

Profil d'accumulation de Na^+ le long des tiges

Après 10 j de culture sur S_3 , les plantes sont divisées en racines, tiges et feuilles, et les tiges sont découpées en 4 ou 5 segments de 3 cm, plus un segment terminal de longueur variable. A ce stade, les plantes ont 1 ou 2 feuilles matures, insérées au niveau des 2 derniers segments des tiges. Les figures 1 et 2 montrent les

profils des distributions de K^+ , Na^+ et Cl^- . Etant donné qu'il s'agit d'ions solubles, les résultats sont exprimés sous forme de concentration moyenne. Cette expression facilite la comparaison, car ces plantes en croissance rapide présentent d'importantes variations des rapports matière fraîche/matière sèche. Contrairement à Cl^- , qui est fortement accumulé à tous les niveaux des plantes, Na^+ n'est pas réparti uniformément. On observe un gradient de concentra-

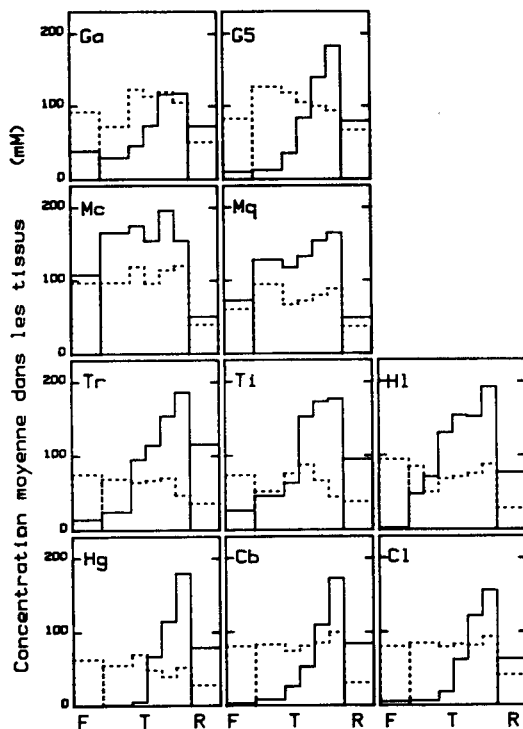


Fig 1. Répartitions de Na^+ et Cl^- dans les plantes après 10 j sur le milieu S_3 . Le milieu contient NaCl $51 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Trait continu: Na^+ ; trait discontinu: Cl^- . R: racines; T: tiges (découpées en 5 segments); F: feuilles (2 étages, au niveau des 2 derniers segments de T). Les codes à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

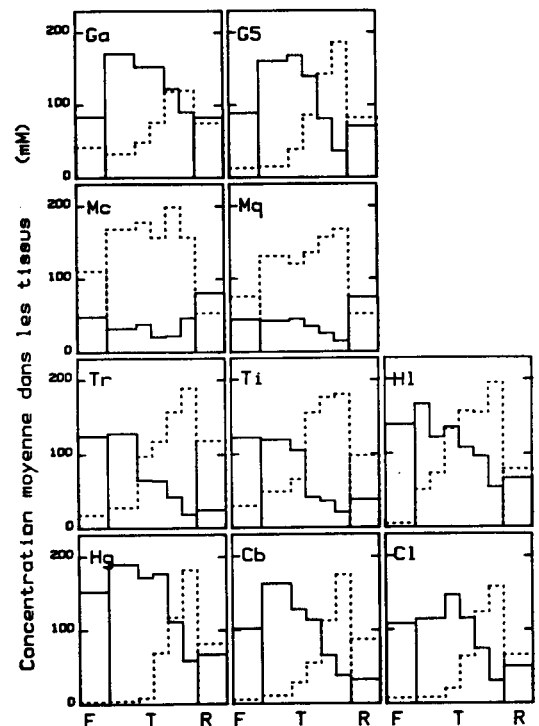


Fig 2. Comparaison des répartitions de K^+ et de Na^+ dans les plantes après 10 j sur le milieu S_3 . Le milieu contient NaCl $51 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Trait continu: K^+ ; trait discontinu: rappel des profils de répartition de Na^+ sur la figure 1. R: racines; T: tiges (découpées en 5 segments); F: feuilles (2 étages, au niveau des 2 derniers segments de T). Les codes à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

tion décroissant depuis la base de la tige, d'autant plus accusé que les plantes sont plus sensibles, et que leur caractère exclusif est plus marqué. Chez ces plantes, le profil d'accumulation de K⁺ est inverse de celui de Na⁺. De façon générale, la somme (K⁺ + Na⁺) varie nettement moins le long des plantes que les concentrations de chaque ion. C'est donc moins la capacité d'accumulation cationique des tissus que la sélectivité K⁺/Na⁺ des transports et de l'accumulation qui est en cause dans ces phénomènes.

Dans une expérience de même type que la précédente, les plantes cultivées depuis 6 j sur S sont passées sur S₆ pendant 24 h. La figure 3 montre que les profils caractéristiques de chaque plante (fig 1) sont déjà installés en 24 h, bien qu'en chaque point, les concentrations de Na⁺ soient encore nettement plus faibles qu'après 10 j sur S₃. Ces résultats ne supportent pas l'hypothèse de tiges jouant un rôle de pièges à Na⁺. En effet, les gradients de Na⁺ qui exprimeraient dans cette hypothèse la tendance à la saturation des régions âgées à croissance plus lente, devraient se déplacer vers le sommet des tiges entre 24 h et 10 j.

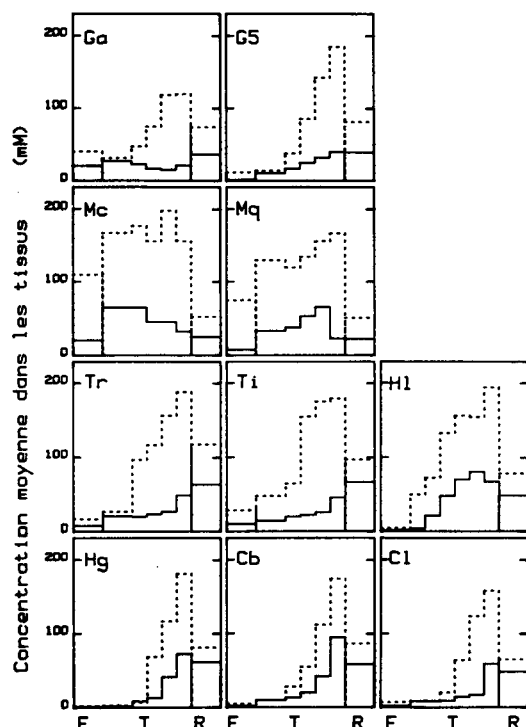


Fig 3. Comparaison des répartitions de Na⁺ dans les plantes après 24 h et après 10 j en présence de NaCl. Les profils en trait continu sont obtenus avec des plantes cultivées 6 j sur milieu sans NaCl, puis 24 h sur le milieu S₆ (contenant NaCl 102 mmol.l⁻¹). Les profils en tirets sont obtenus avec des plantes cultivées pendant 10 j sur milieu S₃ (contenant NaCl 51 mmol.l⁻¹). R: racines; T: tiges (découpées en 5 segments); F: feuilles (2 étages, au niveau des 2 derniers segments de T). Les codes à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

On sait que l'absence de Ca²⁺ favorise l'absorption et la conduction de Na⁺ dans les parties aériennes (Jacoby, 1967; Lahaye et Epstein, 1971; Rains et Floyd, 1970; Stassart *et al*, 1978; Zid et Grignon, 1985). La figure 4 montre les résultats d'expériences analogues aux précédentes (24 h en présence de NaCl), mais avec un milieu S₆ dépourvu de Ca²⁺. L'élimination du calcium du milieu de culture fait progresser en 24 h le front du gradient de concentration de Na⁺ vers le haut des plantes sensibles (haricots, courges). Chez les tournesols, ce phénomène entraîne une inversion du sens du gradient, le haut de la tige devenant plus riche en Na⁺ que sa base. Ces résultats suggèrent que le gradient de concentration de Na⁺ dans la tige n'est pas l'effet d'un piège, qui devrait commencer à se saturer à partir de la base de la tige.

Echanges d'ions entre le milieu et les hypocotyles isolés

Des fragments d'hypocotyles (5 mm) sont prélevés sur des plantules cultivées depuis 6 j sur le milieu S, et sont fendus longitudinalement. Ils

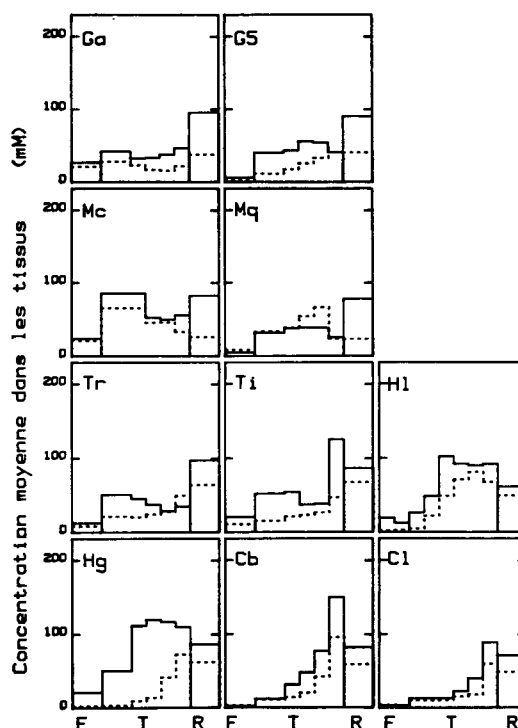


Fig 4. Effet de Ca²⁺ sur la répartition de Na⁺ dans les plantes. Les plantes sont cultivées 6 j sur milieu sans NaCl, puis 24 h sur un milieu S₆ (contenant NaCl 102 mmol.l⁻¹ et Ca²⁺ 4 mmol.l⁻¹) ou S₆-0Ca (S₆ sans Ca²⁺). Profils en tirets : S₆; profils en trait continu : S₆-0Ca. R: racines; T: tiges (découpées en 5 segments); F: feuilles (2 étages, au niveau des 2 derniers segments de T). Les codes à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

sont incubés pendant 24 h dans le milieu S_3 , avec une aération vigoureuse, puis essorés et lavés pendant 30 min dans $CaSO_4$ $0,5 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Les quantités de Na^+ et Cl^- libérées dans cette solution mesurent la fraction «réversible» de l'absorption; la fraction «irréversible» est estimée à partir des dosages d'ions dans les tissus. Ces quantités sont ramenées au contenu en eau des tissus, et exprimées sous forme de concentrations moyennes. La figure 5 montre que les concentrations internes de Cl^- , et surtout de Na^+ , atteignent en 24 h des valeurs proches de celles du milieu, chez toutes les plantes. La majeure partie des ions absorbés en 24 h peut être exsorbée en 30 min (tableau IV). Une expérience analogue est faite avec des racines excisées. On observe dans ce cas (tableau IV) que la fraction réversible de l'absorption est beaucoup plus restreinte. Les tiges se caractérisent donc par la faculté d'amener rapidement leurs concentrations internes à des valeurs proches de celles du milieu. D'après Altman (1973), ce type de comportement est typique des systèmes conducteurs. Quoi qu'il en soit, il est contraire à ce qu'on attend d'un piège efficace.

DISCUSSION

En résumé, l'exclusion de Na^+ des feuilles des plantes sensibles à $NaCl$ est associée à une accumulation spécifique de cet ion dans les tiges (tableau III). Du fait de leur volume important par rapport à l'ensemble des organes de la plante, et de leur forte capacité intrinsèque d'accumulation (fig 5), les tiges participent manifestement à la protection des feuilles contre Na^+ . En effet, si

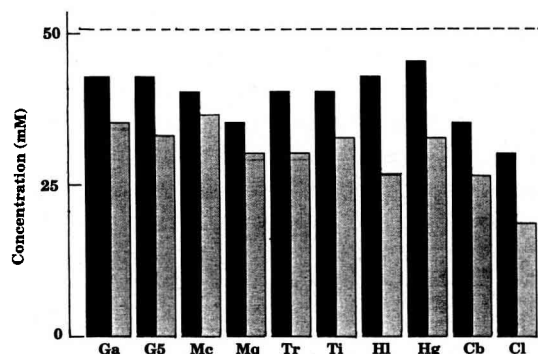


Fig 5. Accumulation de Na^+ et Cl^- dans les tissus d'hypocotyles. Des fragments d'hypocotyles de 5 mm sont prélevés sur des plantes cultivées 6 jours en absence de $NaCl$. Ils sont fendus longitudinalement et incubés pendant 24 h dans le milieu S_3 (contenant $NaCl$ $51 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$). Noir: Na^+ ; gris: Cl^- . La ligne en tirets donne la concentration de $NaCl$ dans le milieu. Les codes à 2 lettres désignent les plantes (tableau I).

l'excès de Na^+ dans leurs tissus était redistribué de façon uniforme sur l'ensemble des organes, le contenu des feuilles des plantes sensibles augmenterait fortement (tableau III).

Dans l'hypothèse formulée par Rains (1969), les tiges des plantes sensibles constituent un piège à Na^+ , capturant cet ion sur son trajet vers les feuilles, et le retenant. Mais plusieurs particularités du comportement des tiges s'opposent à cette hypothèse. La première est que l'augmentation de la charge des tissus en Na^+ au cours du temps n'atténue pas le gradient longitudinal d'accumulation de Na^+ (fig 3). Ceci suggère que ce gradient ne traduit pas un stade du remplissage progressif des tissus pièges, mais plutôt qu'il est entretenu par un processus dynamique. La seconde particularité des tiges est que leurs

Tableau IV. Fraction réversible de l'absorption de Na^+ et Cl^- par des organes isolés. Les plantes sont cultivées pendant 20 j sur un milieu sans $NaCl$. Des fragments d'hypocotyles fendus longitudinalement et des systèmes racinaires excisés sont plongés pendant 24 h dans un milieu contenant $3 \text{ g}\cdot\text{l}^{-1}$ $NaCl$ ($51 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$), puis lavés pendant 30 min dans $CaSO_4$ $0,5 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Les quantités absorbées sont montrées sur la figure 5. La fraction absorbée réversiblement est évaluée à partir des ions retrouvés dans la solution de lavage. Les valeurs sont les moyennes de 5 plantes. Les intervalles de sécurité au seuil 95% n'excèdent pas 8%.

Compartiments	Quantités de Na^+ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ MS)									
	cotonniers Ga G5		melons Mc Mq		tournesols Tr Ti		haricots Hl Hg		courges Cb Cl	
Na^+ tiges	940	930	730	880	830	840	720	810	920	890
Cl^- tiges	980	960	77	94	83	88	84	93	95	90
Na^+ racines	27	22	23	35	44	39	32	20	36	37
Cl^- racines	3	13	10	36	50	52	48	15	33	35

tissus isolés ne paraissent pas doués d'une aptitude particulière à retenir Na⁺ avec un rapport d'accumulation élevé. Si cette propriété traduit le comportement des tissus dans la tige en place, l'hypothèse du piège est peu plausible.

Pourtant, il est bien établi que la tige participe à l'élimination d'une partie du Na⁺ du courant ascendant de sève (Jacoby, 1964 et 1965; Rains, 1969; Morard, 1981; Hajji, 1983; Walker, 1986). Seul le recyclage du Na⁺ ainsi prélevé vers le bas de la plante peut expliquer la stabilité du gradient longitudinal d'accumulation dans les tiges des plantes sensibles (fig 3). Effectivement, on sait que les plantes sensibles à NaCl sont capables de transporter Na⁺ dans la circulation descendante (Cooil *et al*, 1965; Lévi, 1968; Marschner et Ossenberg-Neuhaus, 1973; Jacoby, 1979). Cette aptitude au transport phloémien de Na⁺ paraît typique des plantes sensibles, car elle n'apparaît pas chez les glycophytes tolérants (Lessani et Marschner, 1978), ni chez les halophytes (Flowers et Yeo, 1986). Elle semble être l'un des facteurs de la protection des feuilles du trèfle d'Alexandrie contre Na⁺ (Winter, 1982).

L'épreuve de la validité de l'hypothèse d'un transfert xylème-phloème de Na⁺ dans les tiges des plantes sensibles à NaCl sera présentée ultérieurement.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie le professeur C Grignon pour ses conseils.

REFERENCES

- Altman A (1973) Passive and active components of chloride absorption in the bark and the wood of *Citrus* roots. *Physiol Plant* 29, 163-169
- Cooil BJ, de La Fuente RK, de La Pena RS (1965) Absorption and transport of sodium and potassium in the squash. *Plant Physiol* 40, 625-632
- Flowers TJ, Yeo AR (1986) Ion relations of plants under drought and salinity. *Aust J Plant Physiol* 13, 75-93
- Hajji M (1983) Mécanisme des effets du milieu salé sur la nutrition d'une plante ripicole. Interaction des transports d'ions et d'eau chez le laurier-rose. Thèse Doct ès Sci, Tunis, 278 p
- Jacoby B (1964) Function of bean roots and stems in sodium retention. *Plant Physiol* 39, 445-449
- Jacoby B (1965) Sodium retention in excised bean stems. *Physiol Plant* 18, 730-739
- Jacoby B (1967) The effect of the roots on calcium ascent in bean stems. *Ann Bot* 31, 725-730
- Jacoby B (1979) Sodium recirculation and loss from *Phaseolus vulgaris* L. *Ann Bot* 43, 741-744
- Lahaye PA, Epstein E (1971) Calcium and salt tolerance by bean plants. *Plant Physiol* 25, 213-218
- Lessani H, Marschner H (1978) Relation between salt tolerance and long distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust J Plant Physiol* 5, 27-37
- Levi E (1968) The distribution of mineral elements following leaf and root uptake. *Physiol Plant* 21, 213-226
- Marschner H, Ossenberg-Neuhaus H (1973) Langstreckentransport von Natrium in Bohnenpflanzen. *Z Pflanzenernaehr Bodenkd* 139, 129-142
- Morard P (1981) Distribution du radiosodium absorbé par voie racinaire dans les différents organes de sorghos carencés ou non en potassium. *CR Séances Acad Sci Paris Ser III Sci Vie* 292, 1231-1236
- Pearson GA (1967) Absorption and translocation of sodium in bean and cotton. *Plant Physiol* 42, 1171-1175
- Rains DW (1969) Sodium and potassium absorption by bean stem tissue. *Plant Physiol* 44, 547-554
- Rains DW, Floyd RA (1970) Influence of calcium on sodium and potassium absorption by fresh and aged bean stem slices. *Plant Physiol* 46, 93-98
- Slama F (1986) Intervention des racines dans la sensibilité ou la tolérance à NaCl des plantes cultivées. *Agronomie* 6, 651-658
- Slama F (1987) Recherche sur les causes de l'exclusion du sodium des feuilles des plantes sensibles à NaCl. *Agronomie* 7, 517-522
- Stassart JM, Neirinckx L, Dejaegere R (1978) L'absorption des cations monovalents par les cellules végétales. VII. Influence du calcium dans le transport intraracinaire du sodium. *Bull Soc R Bot Belg* 111, 125-132
- Walker RR (1986) Sodium exclusion and potassium-sodium selectivity in salt-treated trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) and Cleopatra mandarin (*Citrus reticulata*) plants. *Aust J Plant Physiol* 13, 293-303
- Winter E (1982) Salt tolerance in *Trifolium alexandrinum* L. II. Ion balance in relation to its salt tolerance. *Aust J Plant Physiol* 9, 239-250
- Zid E, Grignon C (1985) Sodium-calcium interactions in leaves of *Citrus aurantium* grown in the presence of NaCl. *Physiol Vég* 6, 895-903