

ACTION DU MILIEU AQUATIQUE
ET ACTION DE LA LUMIÈRE ATTÉNUÉE
SUR L'ACCUMULATION DES MINÉRAUX
CHEZ LES PLANTES AMPHIBIES

PAR

M. R. COMBES et Mmes M.-T. GERTRUDE et G. LÉVIGNE

RÉSUMÉ

L'action du milieu aquatique sur les plantes amphibies, quoiqu'elle supprime la transpiration, a pour effet d'accroître la teneur des tissus en minéraux. La nature des éléments dont la fixation est ainsi accrue varie avec les espèces; chez Veronica Anagallis, l'accroissement de minéralisation porte sur le potassium et le calcium, chez Ceanothus Phellandrium il porte sur le potassium et le magnésium.

Un des résultats de cet accroissement de minéralisation est d'atténuer certaines des différences qui existent entre les tiges feuillées et les racines chez les plantes vivant à l'air. Il peut aller jusqu'à inverser ces différences.

L'atténuation de la lumière sur les plantes vivant dans l'air provoque quelques-uns des effets de l'action du milieu aquatique, notamment l'enrichissement des tissus en certains minéraux, mais dans ce cas cet enrichissement est limité aux tiges feuillées.

En 1937, M.-T. GERTRUDE a fait connaître les premiers résultats d'une étude de l'action comparée du milieu aquatique et du milieu aérien sur le métabolisme et sur la morphogénèse d'une espèce végétale amphibie se développant également bien dans ces deux conditions, le *Veronica Anagallis*. Elle a pu suivre, au cours du développement, la construction des formes, diverses parties du fonctionnement physiologique et de l'activité métabolique, chez des individus de même espèce croissant comparativement dans l'un et l'autre milieu, et tirer des faits constatés un certain nombre d'indications permettant de formuler une explication du mécanisme d'action du milieu aquatique sur les végétaux.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 29.655 ex 1

Cote : B

Dans cette étude l'auteur avait mis en évidence ce fait assez surprenant : les individus croissant en immersion dans l'eau, par conséquent dans des conditions où la transpiration est supprimée, absorbent et fixent dans leurs tissus notablement plus de minéraux que ceux qui croissent dans l'air, c'est-à-dire dans des conditions où la transpiration est active. A cette époque, intéressée surtout par l'étude du métabolisme des constituants organiques fondamentaux, M.T. GERTRUDE se contenta de noter le fait, se réservant d'en rechercher plus tard l'explication en faisant une étude détaillée des réactions de la nutrition minérale à l'action du milieu aquatique. Depuis la publication de son travail, en 1937 (1), les résultats qu'elle a exposés ont été confirmés par divers auteurs expérimentant sur d'autres espèces.

Entre temps, R. COMBES, A. BRUNEL et A. CHABERT (2) montraient l'action considérable qu'exerçait le milieu aquatique sur l'accumulation, par le *Veronica Anagallis*, de minéraux non fixes, nitrates et sels d'ammonium. La Véronique développée dans l'air et parvenue au stade de floraison ne contient que des traces de nitrates, et souvent en est complètement dépourvue ; par contre les individus développés sous l'eau peuvent en accumuler jusqu'à plus de 10 p. 100 (exprimés en nitrate de potassium) de leur substance sèche. En même temps la teneur des tissus en azote ammoniacal devient neuf fois plus grande chez la plante d'eau que chez la plante d'air.

Ces auteurs ont émis l'hypothèse que la fixation minérale abondante constatée chez la Véronique était due à une adsorption particulièrement active des nitrates par les colloïdes élaborés en milieu aquatique, lesquels sont différents de ceux qui se construisent en milieu aérien.

Les études de R. COMBES et M. MALZIEU (3) effectuées en

(1) M.-T. GERTRUDE. — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. — Métabolisme et morphogénèse en milieu aquatique (*Revue générale de Botanique*, T. 49, 1937).

(2) R. COMBES, A. BRUNEL et A. CHABERT. (*Comptes-rendus Ac. Sc.*, 208, 1939, p. 1107).

(3) R. COMBES et M. MALZIEU. Action de la concentration du milieu sur l'accumulation de l'azote minéral par les tissus végétaux (*Comptes rendus*, 216, 1943, p. 816).

opérant sur le Radis, ont établi que la fixation des nitrates par les tissus est d'autant plus élevée que le milieu extérieur est plus dilué. Ces études, ainsi que celles de R. COMBES (1), dans lesquelles a été suivie l'action progressive du milieu aquatique sur l'accumulation des nitrates et des sels d'ammonium, chez le *Veronica Anagallis*, ont donné des résultats qui sont en accord avec l'hypothèse formulée.

L'examen d'autres plantes amphibies, entrepris en vue de rechercher si le phénomène de fixation abondante des nitrates par les plantes immergées était un phénomène général, a montré dans tous les cas examinés, *Œnanthe Phellandrium*, *Rubus fruticosus*, *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, que les tissus formés dans l'eau sont toujours plus riches en nitrates que ceux formés dans l'air. Toutefois, chez ces dernières espèces, les teneurs trouvées n'ont jamais atteint à beaucoup près, celle rencontrée chez *Veronica Anagallis*. Cette espèce apparaît donc comme caractérisée par une réaction vis-à-vis du milieu aquatique exceptionnellement accusée à ce point de vue.

Nous avons commencé l'étude des divers minéraux fixes dont l'action du milieu aquatique accroît l'absorption et l'accumulation en opérant encore sur le *Veronica Anagallis*. En 1950 (2), nous constatons que la vie en immersion dans l'eau accroît de façon très importante l'accumulation du potassium dans les tissus. La teneur de ces derniers en potassium, de 1,97 p. 100 dans la plante d'air, passe à 6,97 p. 100 dans la plante d'eau, devenant ainsi 3,3 fois plus grande.

Ces recherches ont été étendues à un certain nombre d'autres espèces afin de déterminer les caractéristiques de minéralisation de chacune en milieu aquatique et en milieu aérien.

L'étude de l'*Œnanthe Phellandrium*, développé comparativement sous l'eau et dans l'air, montre, entre les plantes développées dans les deux milieux, de faibles différences en ce qui concerne

(1) R. COMBES. L'accumulation des nitrates dans les tissus végétaux formés en immersion dans l'eau. (*Revue générale de Botanique*. T. 54, 1947, p. 429).

(2) R. COMBES, M.-T. GERTRUDE et G. LÉVIGNE. Action du milieu aquatique sur l'absorption des matières minérales par les végétaux. (*Comptes-rendus Ac. Sc.*, 230, 1950, p. 1812).

le phosphore, le magnésium et le calcium, mais par contre des différences très importantes, plus importantes encore que celles constatées chez la Véronique, pour le potassium.

Chez l'Œnanthe soumis à l'immersion dans l'eau les quantités de potassium fixées par les tissus se sont trouvées presque quintuplées dans les racines et plus que triplées dans les tiges feuillées par rapport à celles fixées dans les organes développés à l'air.

Le *Lysimachia Nummularia* et l'*Alisma Plantago*, étudiés par R. COMBES, Yvonne MARTIN et Marie-Rose BRUNEL (1), appartiennent à un autre type, caractérisé par le fait que l'action du milieu aquatique y accroît surtout l'absorption et la fixation du calcium et du phosphore. Cultivés en immersion dans l'eau, la teneur des tissus en calcium de la Lysimaque devient 4,3 fois plus grande que dans la plante développée dans l'air, et celle de l'Alisma 4,9 fois plus grande; les teneurs en phosphore sont respectivement multipliées par 3 et par 2,3. La teneur en potassium est également accrue, mais notablement moins que chez l'Œnanthe; elle est 2,3 fois plus grande chez le Lysimaque et 1,4 fois plus grande chez l'Alisma.

Après ces premières constatations nous avons voulu pousser plus loin l'étude du phénomène et nous avons entrepris de suivre la marche de la minéralisation, aux divers stades du développement, comparativement chez des individus immergés dans l'eau et chez des individus croissant dans l'air.

Nous avons opéré sur deux des espèces déjà étudiées, *Veronica Anagallis* et *Œnanthe Phellandrium*: et, pour la seconde de ces espèces, nous avons en outre étudié l'action de l'éclairement sur la minéralisation de plantes cultivées dans l'air.

ACTION DU MILIEU AQUATIQUE SUR L'ABSORPTION DES MINÉRAUX CHEZ *VERONICA ANAGALLIS*.

Les cultures ont été faites au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. La forme de *Veronica Anagallis* qui a été utilisée dans cette étude est la même qui a servi à nos recherches

(1) *Comptes-rendus Acad. Sc.*, 234, 1952, p. 1655.

depuis 1934. Elle provient de graines récoltées en 1929 dans la Mare-Neuve, en forêt de Compiègne. La plante a été maintenue pure depuis 23 ans, à l'abri de toute hybridation par d'autres formes de la même espèce.

Les graines ont été semées en terrines, dans un mélange à parties égales de terre sableuse du laboratoire de Fontainebleau et de terreau de feuilles. Dès que les plantules eurent acquis leur deux premières feuilles (1^{er} stade), le 20 mai, une première récolte fut faite pour permettre de déterminer la composition minérale des jeunes plantes avant la mise en expérience. En même temps, le reste des plantules était repiqué dans des pots remplis du même mélange de terre que celui utilisé pour la germination. La moitié des pots fut laissée à l'air, où les plantes poursuivirent leur développement, l'autre moitié fut immergée dans l'eau courante d'un bassin. Au cours du développement, les pots étaient progressivement descendus dans le bassin de façon que les plantes fussent complètement immergées et que la surface de l'eau fut toujours à environ 15 cm. au-dessus du sommet des plantes.

Les récoltes ont été faites à six époques successives aux cours de la croissance des plantes, chaque récolte comportant un certain nombre d'individus développés sous l'eau et un nombre semblable d'individus développés dans l'air. Ces deux lots de plantes étaient ensuite soumis à l'analyse. On a donc comparé des plantes de même âge, développées parallèlement dans l'un et l'autre milieu, et non des plantes parvenues au même stade de développement. Cette dernière comparaison est en effet rendue impossible parce que, tandis que dans l'air les plantes fleurissent et fructifient abondamment, puis se dessèchent et meurent à la fin de l'été, dans l'eau elles ne produisent que peu ou pas de fleurs, jamais de fruits, et elles demeurent en vie pendant l'automne et passent même l'hiver si les froids ne sont pas trop rigoureux.

Les six récoltes ont été faites aux dates suivantes : 7 juin, plantes pourvues de 8 feuilles (2^e stade), 13 juin, avant la floraison des plantes d'air (3^e stade), 20 juin, début de la floraison des plantes d'air (4^e stade), 3 juillet, floraison des plantes d'air (5^e stade), 11 juillet, fruits verts sur les plantes d'air (6^e stade), 2 septembre, fruits mûrs sur les plantes d'air (7^e stade).

Les plantes ont été desséchées, d'abord à la température

ordinaire, puis à l'étuve à 100°. Celles qui devaient servir au dosage de l'azote ont été desséchées rapidement, d'abord à la température ordinaire, sous pression réduite, en présence de chlorure de calcium, puis comme pour les autres à l'étuve à 100°.

Pour la détermination quantitative du calcium, le matériel séché a été calciné au four à moufle et c'est sur les cendres que le dosage a été fait. Le calcium a été dosé par manganimétrie.

Pour le potassium, le magnésium et le phosphore, la substance organique de la matière végétale sèche a été détruite par attaque sulfonitrique. Le potassium a été dosé par la méthode de Maume, Dulac et Bouat (précipitation à l'état de cobaltinitrite, réduction du nitrite en ammoniacque, et dosage de ce dernier); le magnésium par précipitation d'abord à l'état de phosphate ammoniaco-magnésien, passage à l'état de phosphomolybdate d'ammonium et dosage de l'acide phosphorique par la méthode de Lorenz.

Le phosphore a été déterminé par la méthode de Copaux.

Les substances azotées solubles ont été séparées des substances protéiques par traitement de la matière végétale sèche, réduite en poudre, par la solution aqueuse d'acide trichloracétique à 10 p. 100 et filtration. L'azote a été dosé, dans les deux parties, par la méthode de Kjeldahl en utilisant le catalyseur de Dumazert et Marcelet. Pour la destruction de la partie contenant l'azote soluble, on a appliqué la modification apportée par Jodlbauer à la méthode de Kjeldahl.

Tous les dosages ont été effectués sur les plantes entières.

Les résultats obtenus sont réunis dans les tableaux ci-dessous.

L'examen de ces tableaux permet les constatations suivantes :

Considérons tout d'abord le résultats rapportés à une plante. Ils nous renseignent sur le mouvement réel des minéraux, sur les quantités absorbées et fixées dans les tissus aux divers stades du développement, ainsi que sur celles qui sortent de la plante et font retour au milieu extérieur.

Dans l'eau, comme dans l'air, la substance sèche totale d'une plante—ensemble de la matière organique et de la matière minérale—augmente de poids depuis le début du développement, en avril, jusqu'au milieu de juillet. La croissance a eu lieu avec la même rapidité dans les deux milieux jusqu'au 13 juin. A partir de cette époque, les plantes se sont accrues plus vite dans l'air que dans

TABLEAU I
Action du milieu aquatique sur l'absorption des minéraux chez *Veronica Anagallis*.
Résultats exprimés en milligr. et rapportés à une plante.

Stade	Subst. fraîch.		Subst. sèche		Cendres		N protéique		N soluble	
	15		1		0,19		0,031		0,006	
	eau	air	eau	air	eau	air	eau	air	eau	air
2	1740	810	80	71	19	10	2,65	2,58	0,32	0,53
3	6600	4000	287	304	73	53	10,07	10,64	1,28	2,29
4	14300	15500	590	1510	150	197	18,29	28,08	3,89	4,69
5	37330	27500	1870	3050	428	340	51,42	28,06	9,08	6,25
6	50000	33857	2260	5750	507	604	69,60	76,47	7,95	1,09
7	56660	18812	2030	2130	518	272	41,41	23,00	8,12	5,85

TABLEAU I (suite)

Stade	Ca		K		Mg		P	
	0,025		0,06		0,0036		0,0087	
	eau	air	eau	air	eau	air	eau	air
2	3,1	1,5	4,6	3,6	0,12	0,25	0,52	1,15
3	11,2	6,1	17,8	14,9	0,40	1,03	0,23	1,04
4	20,8	21,8	36,8	60,4	0,89	4,24	5,22	7,75
5	78,7	46,9	96,9	93,8	2,62	10,97	14,13	13,50
6	78,3	97,8	122,4	139,8	3,84	18,98	17,48	20,76
7	60,3	39,7	152,4	58,9	3,86	8,50	14,79	8,08

TABLEAU II
Action du milieu aquatique sur l'absorption des minéraux chez *Veronica Anagallis*
Résultats rapportés à 100 parties de substance sèche.

Stade	Cendres		N protéique		N soluble	
1	20,00		3,10		0,62	
	eau	air	eau	air	eau	air
2	23,75	14,08	3,32	3,63	0,40	0,74
3	25,43	17,43	3,50	3,50	0,44	0,73
4	25,42	13,04	3,10	1,85	0,65	0,31
5	22,88	11,14	2,74	0,92	0,48	0,20
6	22,43	10,50	3,07	1,32	0,35	0,18
7	25,51	12,77	2,04	1,07	0,40	0,27

TABLEAU II (suite)

Stade	Ca		K		Mg		P	
1	2,00		6,00		0,36		0,87	
	eau	air	eau	air	eau	air	eau	air
2	3,87	2,11	5,75	5,07	0,15	0,35	0,81	0,66
3	3,90	2,00	6,20	4,90	0,13	0,33	0,92	0,67
4	3,52	1,44	6,23	4,00	0,15	0,28	0,88	0,51
5	4,20	1,53	5,18	3,07	0,14	0,35	0,75	0,44
6	3,46	1,70	5,41	2,44	0,16	0,33	0,77	0,36
7	2,97	1,86	7,50	2,76	0,19	0,39	0,72	0,37

l'eau ; les premières ont atteint un poids double de celui des secondes et ont conservé cet avantage jusqu'au milieu de juillet. Rappelons que les plantes d'air fleurissent et fructifient abondamment, tandis que les plantes d'eau ne forment que quelques fleurs et souvent n'en produisent pas du tout. A partir de juillet, les deux sortes de plantes ont cessé de croître, les individus immergés se sont stabilisés, conservant à peu près leur poids et se maintenant en vie pendant l'automne et l'hiver ; par contre, les plantes d'air ont perdu plus de la moitié de leur poids, se sont desséchées et sont mortes.

La quantité de minéraux fixes totaux d'une plante — cendres — croît depuis le début du développement jusqu'au milieu de juillet dans les deux milieux. Comme celle de la substance végétale sèche totale, elle se stabilise à partir du milieu de juillet chez les plantes d'eau, et subit au contraire une chute de plus de moitié chez les plantes d'air. L'absorption et la fixation des minéraux sont plus rapides au début de la croissance chez les premières que chez les secondes ; elles tendent à se rapprocher entre le milieu de juin et le milieu de juillet, puis les plantes d'eau regagnent leur avantage lorsque les plantes d'air subissent les pertes minérales qui précèdent leur mort.

Les quantités de calcium, de potassium, de magnésium, de phosphore et d'azote absorbées et fixées par un individu croissent jusqu'en juillet, aussi bien chez les plantes d'eau que chez les plantes d'air ; de juillet à septembre, dans les premières, l'azote subit une perte importante, le calcium et de phosphore diminuent également mais plus faiblement, le magnésium se stabilise, tandis que le potassium continue de croître ; dans les secondes les dépôts d'éléments minéraux sont beaucoup plus massifs ; le calcium, le phosphore, le magnésium et le potassium diminuent de plus de la moitié et l'azote de près des deux tiers.

Si nous comparons maintenant les deux sortes de plantes entre elles, successivement aux divers stades du développement, nous constatons que celles qui vivent en immersion contiennent plus de calcium et de potassium que les plantes d'air au début de la croissance ; puis les quantités s'égalisent jusqu'au moment où les plantes d'air subissent les pertes importantes correspondant à la fin de leur développement. Les plantes d'eau contiennent

par contre notablement moins de magnésium que les plantes d'air ; elles renferment aussi moins de phosphore au début du développement, puis les quantités deviennent voisines chez les deux sortes d'individus jusqu'à la chute qui se produit chez les plantes d'air en fin de développement. Les quantités d'azote ne présentent pas de différences se maintenant régulièrement.

Examinons maintenant les résultats rapportés à 100 parties de substance sèche. Ils nous renseignent sur la richesse des tissus en matière minérale, sur la proportion d'éléments minéraux contenus dans la matière végétale.

Lé *Veronica Anagallis* développé en immersion dans l'eau, comparé à une plante de même espèce croissant dans l'air, élabore des tissus plus riches en minéraux fixes, 22,4 à 25,5 p. 100 de la substance sèche contre 10,5 à 17,4 p. 100, soit 1,4 à 2,1 fois plus. Les résultats des dosages des différents éléments minéraux montrent que les plantes en immersion dans l'eau sont plus riches en calcium : 2,97 à 4,2 p. 100 contre 1,44 à 2,11 p. 100, 1,59 à 2,7 fois plus ; elles sont plus riches en potassium, 5,18 à 7,5 p. 100 contre 2,4 à 5 p. 100, 1,1 à 2,7 fois plus. Nous avons antérieurement constaté cet avantage des plantes d'eau sur les plantes d'air en effectuant le dosage du potassium à un seul stade de la vie de la plante, vers la fin du cycle du développement (1) ; nous retrouvons le phénomène pendant toute la croissance des individus et il y a lieu de remarquer que cet avantage des plantes d'eau sur les plantes d'air s'accroît régulièrement du début à la fin du développement : 1,1 fois plus de potassium chez les jeunes plantes, puis 1,3-1,5-1,7-2,2 et 2,7 fois plus.

Les plantes immergées sont aussi plus riches en phosphore, 0,72 à 0,92 p. 100 contre 0,36 à 0,67 p. 100, 1,22 à 2,14 fois plus. Elles sont un peu moins riches en azote au début du développement, mais prennent rapidement l'avantage et leur teneur en azote atteint dans la suite 2,44 à 3,75 p. 100 contre 1,12 à 2,16 p. 100, contenant alors 1,7 à 2,8 fois plus d'azote. Les plantes immergées sont par contre plus pauvres en magnésium, pendant tout leur développement, 0,13 à 0,19 p. 100 contre 0,28 à 0,39 p. 100, 1,86 à 2,5 fois moins.

(1) *Comptes-rendus Acad. Sc.* 230, 1950, p. 1812.

Les différences dans la teneur des tissus en calcium, en potassium, phosphore, magnésium, sont déjà nettement sensibles moins de trois semaines après que les plantes ont été placées dans chacun des deux milieux et elles se maintiennent pendant toute la durée du développement. Elles apparaissent comme caractéristiques des tissus du *Veronica Anagallis* dans leurs réactions vis-à-vis du milieu aquatique d'une part et du milieu aérien d'autre part.

Notons quelques autres particularités :

La teneur en potassium, qui baisse progressivement du début à la fin du développement chez les plantes d'air, se maintient à peu près constante chez les plantes immergées.

La teneur en magnésium se maintient constante, aussi bien dans les plantes immergées que dans les plantes d'air, pendant tout le développement.

Les teneurs en phosphore et en azote subissent de faibles variations chez les plantes immergées tandis qu'elles baissent de façon sensible chez les plantes d'air au cours de la croissance.

En résumé, le fait d'accroître son absorption du potassium en milieu aquatique, que nous avons constaté en étudiant le *Veronica Anagallis* à un seul stade de sa vie, se retrouve pendant toute la durée du développement de la plante. La vie en milieu aquatique a en outre pour effet d'accroître la richesse des tissus en calcium, en phosphore et en azote; elle abaisse par contre leur teneur en magnésium.

ACTION DU MILIEU AQUATIQUE SUR L'ABSORPTION DES MINÉRAUX CHEZ *CENANTHE PHELLANDRIUM*

Comme les cultures de *Veronica Anagallis*, celles d'*Cenanthe Phellandrium* ont été faites au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

La lignée pure d'*Cenanthe Phellandrium* Lamk, qui a servi à ces recherches est la même que celle étudiée par l'un de nous en 1947 (1). Les graines qui se trouvent à l'origine de cette lignée

(1) R. COMBES. Le mécanisme de l'action du milieu aquatique sur les végétaux. (*Revue générale de Botanique*, T. 54, 1947, page 249).

ont été récoltées en 1937 au bord de l'une des mares qui bordent la route de Fontainebleau à Nangis, à 17 km. de Fontainebleau. Ces graines ont été semées en 1938 au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, à plusieurs kilomètres de toute station d'*Enanthe Phellandrium*, en vue de réaliser l'isolement d'une lignée pure. Les graines produites, récoltées en 1939 sur un seul pied, ont été semées en 1940. On a continué dans la suite à multiplier la plante par semis répétés tous les deux ans, à partir de graines récoltées sur un seul individu.

Les cultures qui ont servi dans ces expériences ont été faites dans les mêmes conditions que celles de *Veronica Anagallis*. Les plantes ont été cultivées dans le même sol, et les individus soumis à l'action du milieu aquatique ont été immergés dans le même bassin, contenant la même eau courante. Les deux espèces se sont donc développées dans des conditions tout à fait comparables et il est possible de considérer comme caractéristiques d'espèces les différences dans leurs réactions au milieu aquatique et au milieu aérien.

Les récoltes ont été faites à trois époques successives au cours de la croissance, chaque récolte comportant un certain nombre d'individus développés sous l'eau et un nombre semblable d'individus développés dans l'air.

Les graines ont été semées le 8 avril. Le repiquage des plantules a eu lieu le 20 mai. Les récoltes ont été faites le 18 juillet (1^{er} stade), le 18 août (2^e stade) et le 14 septembre (3^e stade). Il n'a pas été fait de récoltes pour analyse au moment de la mise en expérience comme cela avait eu lieu pour la Véronique.

Dans le cas de l'*Enanthe* nous avons séparé la tige feuillée de l'appareil souterrain, et fait porter les dosages sur chacune des deux parties de la plante. Les divers dosages ont été effectués avec les mêmes techniques que ceux relatifs à la Véronique.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau III. Nous n'indiquons que les résultats rapportés à 100 parties de substance sèche ; les différences individuelles, souvent importantes, acquises par les plantes au cours de leur croissance, ne permettent pas de faire état des résultats rapportés à une plante.

TABLEAU III

Action du milieu aquatique sur l'absorption des minéraux chez *Ænanthe Phellandrium*

Résultats rapportés à 100 parties de substance sèche.

Stade	Organe	Cendres		Ca		K		Mg		P	
		eau	air	eau	air	eau	air	eau	air	eau	air
1	Tige feuil.	22,65	18,48	1,45	2,36	9,04	6,02	0,64	0,38	0,63	0,53
	Racine	25,38	14,55	1,18	1,12	9,71	4,51	1,39	0,82	0,69	0,73
	Pl. entière	23,15	17,17	1,41	1,91	9,17	1,38	0,78	0,52	0,65	0,59
2	Tige feuil.	19,47	17,46	1,15	2,74	7,61	4,41	0,43	0,43	0,36	0,66
	Racine	21,93	13,95	1,54	1,70	7,36	3,13	1,62	0,80	0,29	0,66
	Pl. entière	19,77	16,12	1,19	2,37	7,58	3,88	0,58	0,56	0,35	0,66
3	Tige feuil.	20,90	13,72	1,29	2,08	8,45	3,36	0,50	0,40	0,69	0,43
	Racine	24,00	10,08	1,10	0,93	8,67	2,09	1,61	0,69	0,73	0,46
	Pl. entière	21,42	11,94	1,25	1,51	8,49	2,78	0,69	0,53	0,70	0,44

L'examen de ces résultats permet de faire les constatations suivantes.

Comparons d'abord les deux parties de la plante, tige feuillée et racine, chez les individus développés dans l'eau et chez ceux développés dans l'air.

Les tiges feuillées sont moins riches que les racines en minéraux fixes totaux chez les plantes développées dans l'eau (1,1 fois moins) et au contraire plus riches (1,2 à 1,3 fois plus) chez les plantes développées dans l'air. Ces différences se retrouvent aux trois stades.

En considérant séparément les divers éléments minéraux on constate que les différences de teneurs en calcium entre les tiges feuillées et les racines sont faibles et irrégulières chez les plantes d'eau ; par contre, chez les plantes d'air, les tiges feuillées sont plus riches que les racines ; elles en contiennent de 1,6 à 2,2 fois plus.

Mêmes constatations pour le potassium. Les teneurs des deux sortes d'organes sont à peu près semblables chez les plantes d'eau tandis que, chez les plantes d'air, les tiges feuillées en contiennent 1,3 à 1,6 fois plus que les racines.

En ce qui concerne le magnésium, les tiges feuillées sont notablement moins riches que les racines, aussi bien chez les plantes d'eau (2,1 à 3,7 fois moins) que chez les plantes d'air (1,7 à 2,1 fois moins).

Les différences de teneurs en phosphore entre tiges feuillées et racines sont faibles et irrégulières chez les plantes d'eau et chez les plantes d'air.

Comparons maintenant les plantes d'eau aux plantes d'air.

La vie en immersion dans l'eau a pour effet :

1° d'accroître la teneur en minéraux fixes des tiges feuillées, et plus encore celle des racines ; les tiges feuillées des plantes d'eau contiennent 1,1 à 1,5 fois plus de minéraux fixes que celles des plantes d'air et les racines 1,5 à 2,3 fois plus ; il en résulte que chez les plantes d'eau ce sont les racines qui sont le plus minéralisées, tandis que chez les plantes d'air ce sont les tiges feuillées ; l'action du milieu aquatique provoque donc l'inversion des différences de minéralisation des deux organes ;

2° de diminuer notablement la teneur en calcium des tiges

feuillées (1,6 à 2,4 fois moins), sans modifier sensiblement la teneur en calcium des racines ;

3° d'accroître de façon importante la teneur en potassium des tiges feuillées (1,2 à 2,5 fois plus) et plus encore celle des racines (2,1 à 4,1 fois plus) ;

4° d'accroître aussi la teneur en magnésium des tiges feuillées (1,2 à 1,6 fois plus) et surtout celle des racines (1,6 à 2,3 fois plus).

En ce qui concerne le phosphore les différences entre les plantes d'eau et les plantes d'air sont irrégulières.

L'un des effets de la vie dans l'eau, chez *Ænanthe Phellandrium*, est d'atténuer certaines différences de minéralisation qui existent entre les tiges feuillées et les racines chez les plantes d'air ; il y a en effet, dans ces conditions, diminution de la teneur en calcium des tiges feuillées, qui sont les organes les plus riches chez les plantes d'air, tandis que les modifications sont peu sensibles dans les racines ; il y a d'autre part accroissement plus accusé du potassium dans les racines (organes les moins riches chez les plantes d'air) que dans les tiges feuillées.

ACTION DE L'ÉCLAIREMENT SUR L'ABSORPTION DES MINÉRAUX CHEZ *ÆNANTHE PHELLANDRIUM*

L'un des résultats de la croissance en milieu aquatique étant de diminuer l'intensité de la radiation lumineuse qui parvient aux plantes ; nous avons recherché quelle part pouvait être attribuée à l'atténuation de la lumière dans les modifications de minéralisation que provoque l'action du milieu aquatique chez une plante amphibie. Dans ce but, nous avons cultivé comparativement l'*Ænanthe Phellandrium*, d'une part à l'éclairage solaire direct et d'autre part sous une tente-abri constituée par un tissu ne laissant passer qu'une quantité de lumière égale à 1/2 de l'éclairage solaire direct.

Les semis ont été faits le 24 mai, les repiquages en pots le 4 juillet. La terre utilisée a été la même que celle employée dans les expériences précédentes. Les récoltes ont eu lieu le 18 juillet (1^{er} stade), le 18 août (2^e stade), le 14 septembre (3^e stade) et le 28 septembre (4^e stade). Pour les récoltes du 1^{er} stade, les dosages n'ont pu porter que sur les plantes entières ; pour les trois autres,

ils ont été effectués sur les tiges feuillées d'une part et sur les racines d'autre part.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau IV.

L'examen de ce tableau conduit aux constatations suivantes :

L'atténuation de la lumière a pour effet, chez *Cenanthe Phelandrium* :

1° d'accroître la teneur des tiges feuillées en minéraux fixes totaux ; les tissus formés en lumière atténuée en contiennent 1,2 fois plus que ceux formés à la lumière directe ; par contre la teneur des tissus de la racine n'est pas sensiblement influencée ;

2° d'accroître la teneur des tiges feuillées en potassium ; celles des plantes croissant en lumière atténuée en contiennent 1,2 à 1,5 fois plus ; la teneur des racines n'est pas modifiée ;

3° d'accroître légèrement la teneur des tiges feuillées en magnésium (1,1 fois plus) et de diminuer dans la même proportion celle des racines (1,1 à 1,2 fois moins) ;

4° de diminuer faiblement la teneur des tiges feuillées et celle des racines en phosphore (1,05 à 1,4 fois moins).

La teneur en calcium des tiges feuillées et celle des racines ne sont pas influencées de façon notable.

Si maintenant nous comparons l'action du milieu aquatique à celle de l'atténuation de l'éclairement sur l'*Cenanthe*, nous constatons des points communs : les deux conditions de vie, milieu aquatique et lumière atténuée, déterminent l'accroissement de la teneur en minéraux fixes totaux, et notamment de la teneur en potassium et en magnésium, chez les tiges feuillées ; mais des différences sont à noter : tandis que le milieu aquatique agit plus fortement sur la minéralisation de la racine que sur celle de la tige feuillée (accroissement notable des minéraux fixes totaux, en particulier du potassium et du magnésium), l'atténuation de la lumière ne provoque que de faibles modifications dans la minéralisation des racines. D'autre part, tandis que le milieu aquatique abaisse la teneur des tiges feuillées d'*Cenanthe* en calcium, l'atténuation de la lumière se montre sans effet appréciable.

TABLEAU IV

Action de l'éclairément sur l'absorption des minéraux chez *Ænanthe Phellandrium*.

Résultats rapportés à 100 parties de substance sèche.

Stade Organe		Cendres		Ca		K		Mg		P	
		L. dir.	L. att.								
1	Pl. entière	17,51	19,76	1,71	1,73	6,38	7,74	0,48	0,50	0,47	
	Tige feuil.	15,69	18,83	2,38	2,18	4,17	6,42	0,48	0,54	0,48	0,34
2	Racine	11,55	10,41	1,05	1,08	3,00	2,73	0,93	0,73	0,57	0,40
	Pl. entière	14,04	16,34	1,84	1,83	3,72	5,31	0,65	0,61	0,51	0,35
	Tige feuil.	14,79	18,01	2,04	2,38	4,11	5,27	0,51	0,59	0,42	0,41
3	Racine	9,67	9,89	0,81	0,87	2,44	2,72	0,96	0,76	0,50	0,47
	Pl. entière	12,67	15,56	1,53	1,92	3,41	4,50	0,67	0,65	0,45	0,42
	Tige feuil.	14,50	18,02	1,83	2,03	4,31	5,57	0,41	0,54	0,59	0,41
4	Racine	11,62	10,41	0,92	0,96	2,96	2,58	1,01	0,98	0,66	0,46
	Pl. entière	12,99	16,13	1,36	1,75	3,61	4,82	0,71	0,65	0,62	0,42

CONCLUSIONS

Dans cette étude, où l'action du milieu aquatique et celle du milieu aérien sur l'absorption des minéraux ont été suivies au cours du développement de deux plantes amphibies, *Veronica Anagallis* et *Œnanthe Phellandrium*, nous avons retrouvé les faits constatés dans une étude antérieure, où nous nous étions limités à l'examen d'un seul stade du développement, et nous les avons complétés par un certain nombre de résultats nouveaux.

Les deux plantes, lorsqu'elles croissent dans l'eau, quoique leur transpiration soit supprimée, construisent des tissus notablement plus riches en minéraux que lorsqu'elles croissent dans l'air. C'est là un phénomène général. Constaté pour la première fois par M.-T. GERTRUDE chez *Veronica Anagallis*, il a été retrouvé ensuite chez toutes les plantes amphibies qui ont été étudiées à ce point de vue.

Cet accroissement de la richesse des tissus en minéraux que provoque l'action du milieu aquatique, ne porte pas sur les mêmes éléments chez les diverses espèces. Des plantes amphibies d'espèces différentes, se développant les unes près des autres, leurs racines fixées dans un sol de même composition, leur tige feuillée immergée dans une même eau courante, subissent, par rapport à ce qui a lieu dans l'air, un accroissement de minéralisation dont la nature varie avec chaque espèce; on peut considérer que cet accroissement, par la nature des éléments minéraux qu'il met en cause, constitue une des caractéristiques physiologiques de l'espèce. Vivant en immersion, sur un même sol et dans une même eau courante, *Veronica Anagallis* et *Œnanthe Phellandrium* construisent l'une et l'autre des tissus plus riches en potassium que lorsqu'ils vivent dans l'air, mais tandis que la substance de la Véronique accumule plus de calcium et moins de magnésium, celle de l'Œnanthe au contraire accumule moins de calcium et plus de magnésium.

Chez l'Œnanthe, les dosages, qui ont porté séparément sur la tige feuillée et sur la racine, ont montré que la vie en milieu aquatique, en agissant ainsi sur l'absorption des minéraux, a pour résultat d'atténuer certaines des différences de minéralisation qui existent entre les tiges feuillées et les racines chez les plantes vivant à l'air. Par exemple elle diminue la teneur en calcium dans

les tiges feuillées, organes les plus riches chez les plantes d'air, et elle accroît considérablement la teneur en potassium des racines, organes les moins riches en cet élément.

Cette action du milieu aquatique peut aller jusqu'à inverser les différences existant entre les deux parties de la plante. Les racines, moins riches en minéraux fixes que les tiges feuillées chez les plantes croissant dans l'air, deviennent les organes les plus riches chez les plantes vivant en immersion.

L'action de la diminution de l'éclairement sur les plantes d'air provoque certains des effets de la vie en milieu aquatique : accroissement de la teneur en minéraux fixes, notamment en potassium et en magnésium ; toutefois l'accroissement que provoque l'atténuation de la lumière est limité aux tiges feuillées, tandis que celui que provoque l'action du milieu aquatique porte à la fois sur les deux parties de la plante, et même, de façon plus accusée, sur les racines.

Par contre l'atténuation de la lumière est sans effet notable sur la teneur en calcium des tiges feuillées, qui est sensiblement diminuée par l'action du milieu aquatique.



REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

FONDÉE PAR GASTON BONNIER

PUBLICATION MENSUELLE

(Publiée avec le concours du Centre National de la Recherche scientifique).

COMITÉ DE RÉDACTION :

MM. Blaringhem, Combes, de Cugnac, Eichhorn, Feldmann, Gautheret,
Mangenot, Plantefol.

SECRÉTAIRE DE LA RÉDACTION : M. Ad. Davy de Virville.

Extrait de la Revue générale de Botanique
Tome 59 - 1952

R. COMBES
M.-T. GERTRUDE et G. LÉVIGNE

ACTION DU MILIEU AQUATIQUE
ET ACTION DE LA LUMIÈRE ATTÉNUÉE
SUR L'ACCUMULATION DES MINÉRAUX
CHEZ LES PLANTES AMPHIBIES

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1952

B29655, ex 1