



Effets du nickel sur la croissance des racines isolées de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit et caractères de son absorption

GUY VERLIÈRE et RENÉ HELLER

Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Paris-VII,
2, place Jussieu, 75221 Paris Cedex 05

(Manuscrit reçu le 29 septembre, accepté le 22 décembre 1980)

RÉSUMÉ

Mots clés : nickel, absorption, racines isolées, *Leucaena leucocephala*.

Le nickel a une action dépressive sur la croissance des racines de *Leucaena leucocephala* dès que sa concentration dans le milieu dépasse 1 ppm; une concentration de 10 ppm arrête la croissance.

Les courbes d'absorption en fonction du temps ont une forme hyperbolique avec une asymptote horizontale. L'absorption initiale est d'autant plus rapide que la dose de nickel dans le milieu est plus élevée; l'équilibre est atteint après 3 à 5 h. Le froid et le dinitrophénol diminuent les quantités absorbées lorsque la dose de nickel dans le milieu est faible. La cinétique de l'absorption en fonction des doses est michaelienne ($V_m = 2,7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; $K_M = 0,76 \text{ ppm}$ pour 2 h d'absorption). L'analyse compartimentale de l'exsorption permet de distinguer cinq compartiments.

Une partie de l'absorption semblerait se faire par transport actif lorsque la concentration en nickel du milieu est faible; des doses plus fortes (2 ppm) pourraient inhiber ce transport ou augmenter la perméabilité des membranes. L'addition de sels minéraux ajoutés à la solution de nickel diminue en général son absorption. L'effet antagoniste des cations est d'autant plus marqué que leur pouvoir d'être adsorbés ou complexés est plus fort. Cet effet diminue avec la mobilité de l'anion.

SUMMARY

Key words: nickel, absorption, isolated roots, *Leucaena leucocephala*.

Nickel has a depressive action on the growth of roots of *Leucaena leucocephala* for a concentration above 1 ppm in the solution: a 10 ppm concentration stops growth.

The absorption curves in relation to time present an hyperbolic shape with horizontal asymptote. The initial absorption is the more rapid as the nickel concentration in the solution is higher; equilibrium is reached after 3 or 5 hrs. Cold and dinitrophenol decrease the absorbed amounts when the nickel amount in the solution is low. The absorption in relation to the amounts conforms to Michaelis kinetics ($V_m = 2.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ of dry weight, $K_M = 0.76 \text{ ppm}$ for a 2 hrs. absorption). The serial analysis of the exsorption allows to characterize five compartments.

A part of the absorption would seem to be made by active transport when the nickel concentration in the solution is low; higher amounts (2 ppm) would be able to inhibit this transfer or increase the permeability of membranes. The adding of mineral salts to the nickel solution generally decreases nickel absorption. The depressive effect of the cations is the more pronounced as their capacity to be adsorbed or complexed is greater. This effect decreases with the mobility of the anion.

INTRODUCTION

Le nickel se rencontre dans la quasi-totalité des organismes vivants et sa présence est considérée comme normale dans les tissus végétaux, bien que son absence n'empêche pas la croissance des plantes.

La plupart des études sur le nickel en physiologie végétale concernent les effets de sa toxicité et ses propriétés fongicides, alors que celles concernant les mécanismes de son absorption sont beaucoup plus rares (MISHRA et KAR, 1974; SKAAR *et al.*, 1974; NIEBOER *et al.*, 1976, CATALDO *et al.*, 1978). Or le comportement des plantes à cet égard est très variable; parmi celles pouvant se développer sur les sols riches en nickel, certaines en absorbent très peu (par exemple *Arillastrum gummiferum* Pancher), alors que d'autres en accumulent de fortes quantités : ce sont les « hypernickelophores » (JAFFRE et SCHMID, 1974) renfermant plus de 1 % de nickel par rapport à la matière sèche; le problème méritait donc d'être examiné.

D'autre part, la reconstitution de la couverture végétale des sols miniers de Nouvelle-Calédonie après l'exploitation du minerai de nickel pose de nombreux problèmes, dont celui de la toxicité du nickel. Il a été envisagé d'utiliser le *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, légumineuse tropicale ayant un enracinement profond permettant de fixer les déblais miniers et de lutter efficacement contre l'érosion des sols. C'est pour cette raison que nous avons choisi cette espèce pour étudier l'absorption du nickel en utilisant dans un premier stade des racines isolées cultivées *in vitro*.

Nous avons d'abord étudié l'effet du nickel sur la croissance des racines, et, ensuite, les cinétiques d'absorption du nickel en fonction du temps, de la richesse de la solution nutritive en nickel et de la présence à des concentrations variables d'autres ions minéraux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Germination

Les graines de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit sont lavées à l'alcool à 95° pendant 2 min, scarifiées puis immergées pendant 3 h dans une solution d'hypochlorite de calcium à 35‰. Elles sont ensuite mises à germer dans des boîtes de Petri sur un lit de coton imbibé d'eau où elles restent 5 j.

Mesure de la croissance des racines

Les racines sont sectionnées et placées stérilement dans des fioles cylindroconiques contenant 30 ml de milieu de STREET enrichi en nickel sous forme de NiCl_2 . Chaque traitement concerne 30 racines à raison d'une racine par fiole.

Les racines sont récoltées après 21 j de croissance dans le milieu de STREET, on mesure la racine principale et détermine le nombre de racines secondaires. L'ensemble des racines d'un même traitement est pesé à l'état frais et à l'état sec.

Cinétiques d'absorption du nickel

Toutes les études concernant l'absorption ou l'exsorption du nickel sont effectuées sur des racines isolées cultivées pendant 21 j sur milieu de STREET puis lavées pendant 18 h dans de l'eau distillée avec aération.

Environ 350 racines isolées sont mises à absorber dans 6 l de la solution aérée de NiCl_2 marquée à $20 \mu\text{Ci.l}^{-1}$ avec du ^{63}Ni . 20 prélèvements sont effectués aux temps 1, 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 60, 75, 90, 105, 120, 150, 180, 240, 300, 360 et 420 min.

Chaque prélèvement porte sur 3 lots de 5 racines. Les racines sont séchées et broyées grossièrement. Une prise d'essai d'environ 30 mg est attaquée trois fois à l'eau oxygénée pour détruire la matière organique : le résidu est repris par 0,2 ml HCl au 1/10 et 9,8 ml H₂O. La mesure de la radioactivité est effectuée par scintillation en milieu liquide sur une prise d'essai de 2 ml.

Cinétiques d'exsorption du nickel

Une centaine de racines isolées sont chargées en nickel par trempage pendant 24 h dans 3 l de solution aérée de NiCl₂ à 0,1 ppm de Nickel (3,4 $\mu\text{eq.l}^{-1}$) et marquée avec 80 $\mu\text{Ci.l}^{-1}$ de ⁶³Ni.

Deux lots de 21 racines chargées en nickel sont mis à exsorber à 20°C dans un volume de 100 ml d'eau ou d'une solution renfermant 0,1 ppm de nickel. Le milieu est périodiquement renouvelé à des intervalles allant de 1 min au début de l'expérience à plusieurs heures à la fin.

Le nickel est dosé à chaque renouvellement dans les milieux d'exsorption ainsi que dans les racines en fin d'expérience et que dans 2 autres lots de racines témoins chargées en nickel permettant de vérifier l'égalité entre la somme nickel exsorbé + nickel résiduel et la masse de nickel absorbé.

Influence des ions minéraux sur l'absorption du nickel

Des lots de 50 racines isolées sont placés dans des erlenmeyers contenant chacun 1 l de solution aérée de chlorure de nickel à 1 ppm de nickel (soit 0,034 $\text{m}\mu\text{eq.l}^{-1}$) et marquée avec 20 $\mu\text{Ci.l}^{-1}$ de ⁶³Ni. Chaque erlenmeyer renferme en outre le sel dont on étudie les effets sur l'absorption du nickel.

Des prélèvements de 6 racines sont effectués aux temps 7,5, 15, 30, 60, 120, 240 et 360 min. Ils sont répartis chacun en 3 échantillons de 2 racines qui sont analysés suivant la méthode décrite plus haut.

RÉSULTATS

Influence de la concentration en nickel sur la croissance des racines

Les concentrations en nickel dans le milieu de STREET varient entre 0 et 100 ppm (soit 0 à 3,4 $\text{m}\mu\text{eq.l}^{-1}$). Les résultats obtenus sont représentés par la figure 1.

La longueur diminue légèrement entre 0,1 et 1 ppm de nickel, plus rapidement ensuite. Le nombre des racines secondaires diminue également un peu entre 0,1 et 1 ppm de nickel; l'effet du nickel est beaucoup plus marqué à partir d'une concentration de 2 ppm; il inhibe complètement la formation des racines secondaires à une concentration de 5 ppm.

La teneur en eau des racines (environ 600 % de la matière sèche) n'est pas modifiée par la présence de nickel dans la solution nutritive, sauf lorsque la concentration atteint 100 ppm où elle peut s'élever à 900 %.

Lorsque la concentration en nickel est supérieure à 0,5 ppm le poids sec de racines formées commence à diminuer; cette diminution est particulièrement marquée entre 1 et 3 ppm. L'effet du nickel est moins marqué sur le poids sec que sur la croissance en longueur : pour une concentration en nickel passant de 0 à 100 ppm le poids sec varie dans la proportion de 8 à 1 et la longueur de 11,5 à 1; il en résulte que la densité linéaire des racines augmente alors de 33 à 50 $\mu\text{g.mm}^{-1}$. De légères stimulations s'observent aux très faibles doses, mais, les intervalles de confiance se chevauchant, il n'est pas sûr qu'elles ne soient pas simplement aléatoires.

Cinétiques d'absorption du nickel

Cinq concentrations en nickel ont été étudiées : 0,01, 0,1, 1, 5 et 10 ppm (soit 0,34 $\mu\text{eq.l}^{-1}$ à 0,34 $\text{m}\mu\text{eq.l}^{-1}$). Les quantités de nickel absorbées sont exprimées en parties par million de matière sèche.

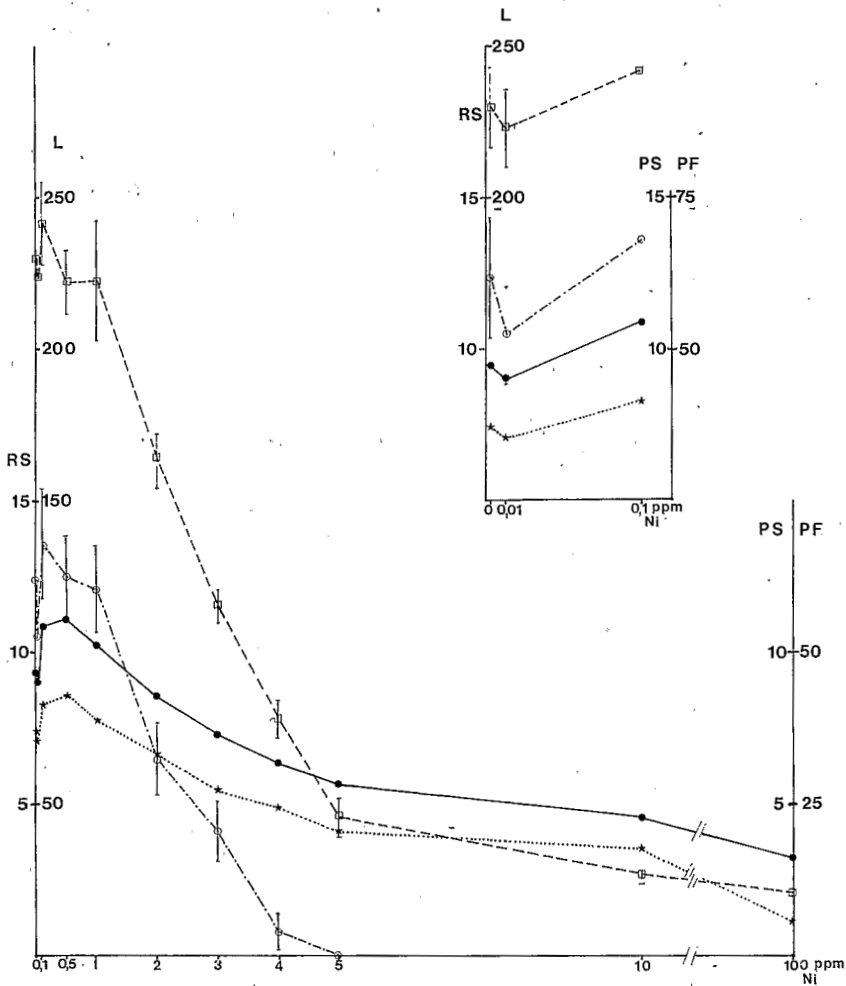


FIG. 1. — Influence du nickel sur la croissance des racines. Teneur de la solution nutritive en nickel : de 0 à 100 ppm, soit de 0 à 3,4 $\text{m}\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Durée de la culture : 21 j. En encart, agrandissement pour les faibles concentrations. L, longueur d'une racine en millimètres \square — \square ; RS, nombre de racines secondaires par racine principale \circ — \circ ; PF, poids frais d'une racine en milligrammes \bullet — \bullet ; PS, poids sec d'une racine en milligrammes \star — \star .

— Influence of nickel on the growth of the roots. Amount of nickel in the nutrient solution: 0 to 100 ppm, or 0 to 3,4 $\text{m}\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Length of the culture: 21 d. L, length of a root in millimètres \square — \square ; RS, number of secondary roots for a main root \circ — \circ ; PF, wet weight of a root in milligrammes \bullet — \bullet ; PS, dry weight of a root in milligrammes \star — \star .

En fonction du temps

Les isothermes d'absorption de la radioactivité (fig. 2) présentent une phase d'absorption rapide, surtout lorsque les concentrations en nickel sont élevées, suivie d'une phase lente. Un palier est atteint à partir de la 5^e heure pour les solutions les moins concentrées et dès la 3^e heure pour la concentration la plus élevée. L'équilibre se

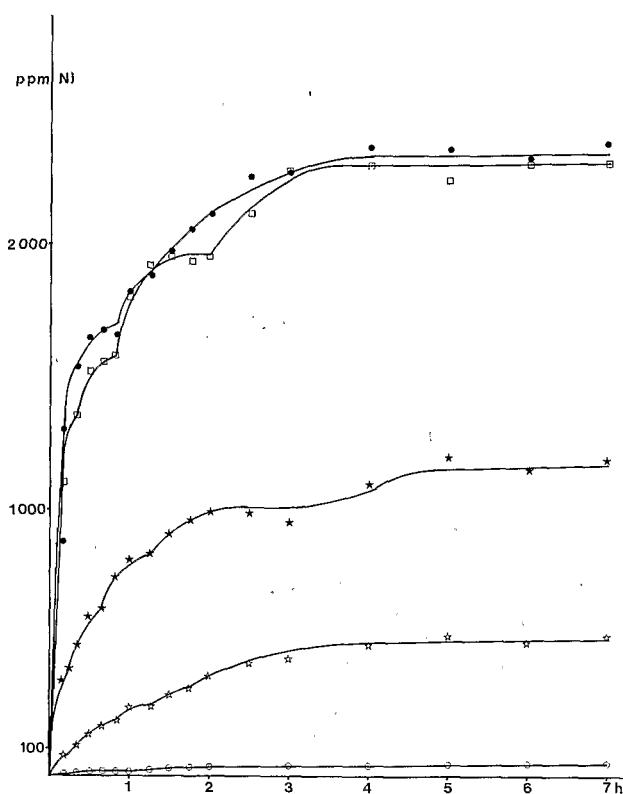


FIG. 2. — Absorption du nickel en fonction du temps. Absorption dans des solutions de NiCl_2 ayant des concentrations en nickel de 0,01 ppm (○—○), 0,1 ppm (☆—☆), 1 ppm (★—★), 5 ppm (●—●) et 10 ppm (□—□).

— Nickel absorption in relation to time. Absorption in NiCl_2 solutions with nickel concentration of 0.01 ppm (○—○), 0.1 ppm (☆—☆), 1 ppm (★—★), 5 ppm (●—●) and 10 ppm (□—□).

manifeste pour des teneurs internes régulièrement croissantes jusqu'à la dose de 5 ppm, sans pratiquement de différence entre 5 et 10 ppm. La teneur maximale ainsi atteinte est de 2 350 ppm par rapport à la matière sèche. Elles présentent certaines ondulations qui rappellent celles observées dans les isothermes d'absorption du potassium (GRIGNON, 1974) avec des points d'inflexion qui se situent aux alentours des temps suivants : 15, 40-50 et 75 min.

Deux facteurs d'inhibition ont été utilisés : le froid (absorption à 2°C) et le 2.4-dinitrophénol (DNP) à la concentration de $5 \cdot 10^{-5}$ M (fig. 3).

Avec une concentration en nickel de 0,1 ppm le froid provoque une diminution de l'absorption du nickel; le pourcentage d'inhibition par rapport à l'absorption à 22°C est déjà de 40 % au bout de 2 min; il va en augmentant pour atteindre 73 % à partir de la 105^e minute et se stabilise ensuite à cette valeur. L'action du DNP est plus lente jusqu'à la 20^e minute mais elle est plus prononcée ensuite pour plafonner à partir de la 150^e minute à 84 % environ.

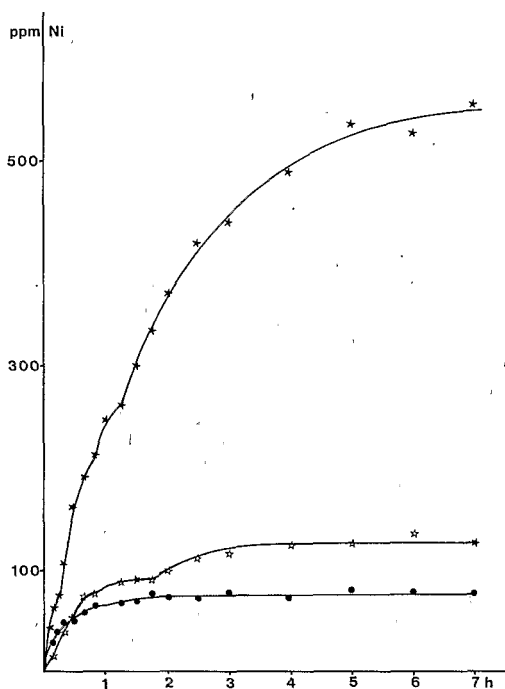


FIG. 3. — Absorption du nickel. Effets des inhibiteurs. Absorption dans une solution de NiCl_2 renfermant 0,1 ppm de nickel. Absorption à 22°C (★—★), à 2°C (☆—☆) et à 22°C en présence de DNP $5 \cdot 10^{-5}$ M (●—●).

— Nickel absorption. Effects of inhibitors. Absorption in a NiCl_2 solution; nickel concentration: 0.1 ppm. Absorption at 22°C (★—★), 2°C (☆—☆) and at 22°C with DNP 5×10^{-5} M (●—●).

Le DNP a également été utilisé avec une concentration en nickel de 10 ppm; son action ne se fait alors sentir que pendant les premières minutes (—30 % à la 2^e minute et —22 % à la 5^e minute), mais son effet devient nul dès la 10^e minute.

En fonction des doses

Nous avons étudié l'absorption du nickel dans la gamme de concentrations externes de 0,01 à 10 ppm pendant 2 h, durée pendant laquelle l'absorption est suffisamment linéaire pour qu'on puisse définir une vitesse moyenne. La courbe d'absorption a l'allure d'un arc d'hyperbole avec une asymptote horizontale.

Les résultats exprimés en coordonnées inverses peuvent être représentés par une droite d'équation $1/V = 0,000\ 282 (1/C) + 0,000\ 372$ (V : vitesse d'absorption du nickel en parties par million de matière sèche; C : concentration du milieu en parties par million de nickel). On peut alors calculer la vitesse maximale, soit 2 700 ppm de nickel absorbé pendant 2 h et la constante de Michaelis $K_M = 0,76$ ppm de nickel dans la solution.

Cinétiques d'exsorption

Les courbes de décroissance de la radioactivité en fonction du temps (fig. 4) sont sensiblement les mêmes qu'il s'agisse de l'exsorption dans l'eau ou de l'échange isotopique; le léger décalage entre les deux courbes ne provient que de la différence

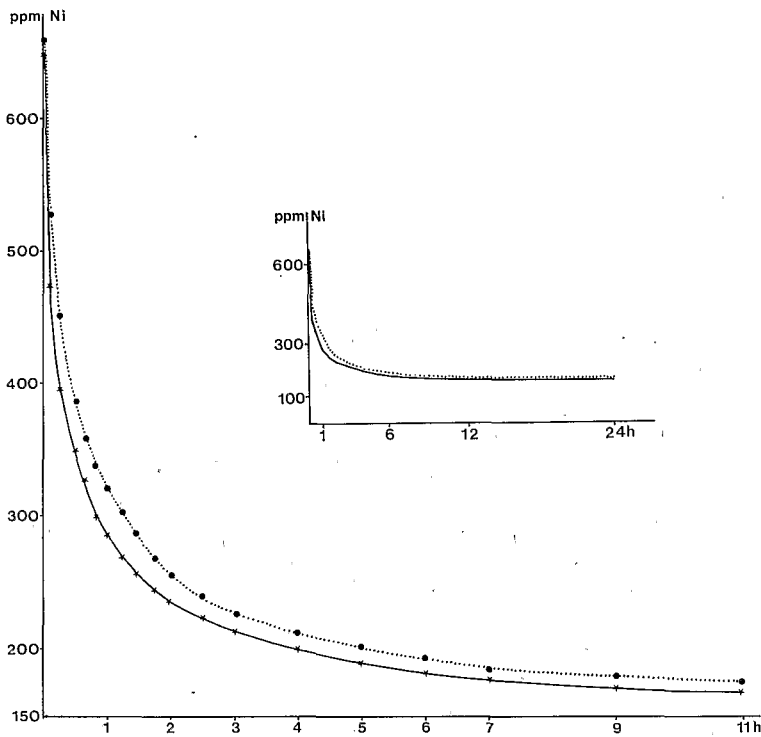


FIG. 4. — Exsorption du nickel. Diminution du contenu des racines au cours d'une exsorption dans l'eau (★—★) et dans une solution de NiCl₂ (●...●).

— Nickel exsorption. Decrease of the contents of the roots during an exsorption in water (★—★) and in a NiCl₂ solution (●...●).

TABLEAU I

Exsorption du nickel : analyse sérielle.

Nickel exsorption: serial analysis.

A, exsorption dans l'eau : nickel absorbé 648 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; nickel exsorbé 488 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; B, échange isotopique : nickel absorbé 659 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; nickel exsorbé 493 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; C, capacité apparente du compartiment en $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ de matière sèche; k, constante de vitesse apparente; T, période en minutes.

	A			B		
	C	k	T	C	k	T
y ₁	81	1,534	0,45	64	0,771	0,90
y ₂	109	0,195	3,5	108	0,102	6,8
y ₃	79	0,385	18	77	0,0320	22
y ₄	192	0,0111	62	206	0,0107	65
y ₅	42	0,000172	4020	58	0,000233	2970

entre les teneurs initiales en nickel des deux lots. L'exsorption est réduite au-delà de la 10^e heure et pratiquement arrêtée après 24 h, alors qu'il reste encore environ 22 % du nickel absorbé dans les racines. L'analyse sérielle permet de distinguer cinq composantes (tableau I) de cinétique d'ordre 1. On constate que les seules différences entre l'exsorption dans l'eau et dans une solution de nickel sont un doublement de la constante de vitesse dans l'eau pour les deux premières composantes et une diminution de 30 % de cette constante pour la dernière composante.

La température à laquelle se produit l'exsorption agit sur les constantes de vitesse. Ainsi en échange isotopique une élévation de la température de 10 à 20°C multiplie par 1,1 la constante de vitesse k_1 , par 3 la constante k_2 , par 1,5 la constante k_3 , par 2,2 la constante k_4 et par 1,25 la constante k_5 .

Influence des ions minéraux sur l'absorption du nickel

Nous avons étudié l'effet des sels suivants : KCl, KNO₃, K₂SO₄, NaCl, CaCl₂, MgCl₂, CoCl₂, FeCl₃ et NaFe EDTA avec des concentrations de 0,25, 0,50, 1, 2 et 4 méq.l⁻¹.

Nature des ions

L'influence des anions est déterminée en comparant l'effet des trois sels de K (chlorure, nitrate et sulfate) et celle des cations en les étudiant sous forme de chlorure. En représentant par 100 la teneur des racines en nickel après une absorption de 8 h dans une solution témoin ne renfermant que du NiCl₂ à raison de 1 ppm de nickel, on trouve après le même temps d'absorption dans les différentes solutions salines les valeurs indiquées dans le tableau II, qui donne en outre le rapport *R* entre les quantités de nickel absorbées dans la solution à 0,25 méq.l⁻¹ et dans la solution à 4 méq.l⁻¹ de l'ion considéré; ce rapport est d'autant plus fort que l'effet, généralement dépressif, de l'augmentation de la concentration de l'ion annexe est plus important.

TABLEAU II

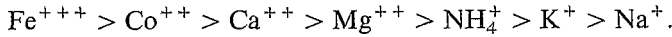
Influence des sels minéraux sur l'absorption du nickel.
Effets de la concentration.

*Influence of some mineral salts on the nickel absorption.
Effects of the concentration.*

Durée d'absorption : 480 min. Solution témoin : 1 ppm de nickel sous forme de NiCl₂. Teneur des racines dans la solution témoin : 100. Teneurs des racines en nickel lorsqu'on ajoute dans la solution d'absorption 0,25 méq.l⁻¹ (a), 0,50 méq.l⁻¹ (b), 1 méq.l⁻¹ (c), 2 méq.l⁻¹ (d) et 4 méq.l⁻¹ (e) du sel étudié. *R*, rapport entre les valeurs des colonnes a et e.

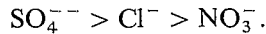
Sel	a	b	c	d	e	R
KCl	103	77	92	84	72	1,4
KNO ₃	119	100	96	92	74	1,6
K ₂ SO ₄	99	94	89	77	65	1,5
NaCl	124	128	87	87	85	1,5
NH ₄ Cl	99	85	78	56	49	2,0
CaCl ₂	32	25	18	11	9	3,6
MgCl ₂	38	30	24	17	10	3,8
CoCl ₂	30	18	10	6	4	7,5
FeCl ₂	9	3	1	0,4	0,2	45
NaFeEDTA	22	6	2	0,5	0,5	44

Le chlorure de sodium a un effet bénéfique aux deux plus faibles doses, les autres sels toujours un effet dépressif; les cations peuvent être classés à cet égard dans l'ordre de leurs effets dépressifs :



On notera que l'action du fer est moins marquée lorsqu'il est sous forme chélatée, surtout aux faibles doses.

L'addition de chlorure de potassium, pratiquement sans effet aux faibles doses, est dépressive aux plus fortes. Le nitrate a un effet moins dépressif, et même positif à la plus faible dose; le sulfate est un peu plus dépressif que le chlorure. On peut classer les anions selon l'ordre :



Concentration

L'effet dépressif est d'autant plus accentué que la concentration de l'ion étudié est plus forte. L'influence de la concentration est d'autant plus importante que l'ion a un effet dépressif plus marqué sur l'absorption du nickel.

Durée d'absorption

Son influence dépend de la concentration de la solution. Le tableau III donne les teneurs des racines en nickel, exprimées en pourcentage de la teneur du témoin à l'instant considéré, pour l'absorption dans les solutions la moins et la plus concentrée. On constate que l'effet dépressif des sels en fonction du temps persiste et même s'accroît lorsqu'il est très marqué au début (Ca^{++} , Mg^{++} , Co^{++} et Fe^{+++}) alors qu'il s'atténue ou disparaît lorsqu'il est initialement faible (Na^+ , K^+ et NH_4^+).

TABLEAU III

Influence des sels minéraux sur l'absorption du nickel.
Effets de la durée de l'absorption.

*Influence of some mineral salts on the nickel absorption.
Effects of the length of absorption.*

Concentration des solutions en nickel : 1 ppm de nickel sous forme de NiCl_2 . Pourcentage de nickel absorbé dans une solution de nickel contenant en outre le sel étudié à la concentration de $0,25 \text{ méq. l}^{-1}$ (a) et 4 méq. l^{-1} (b) par rapport à la solution témoin de nickel pur.

Sel	7,5 min		60 min		120 min		480 min	
	a	b	a	b	a	b	a	b
KCl	102	90	97	76	103	72	103	72
KNO ₃	112	91	113	79	100	71	119	75
K ₂ SO ₄	88	74	96	69	95	67	99	65
NaCl	108	75	110	85	109	88	124	85
NH ₄ Cl	87	61	80	50	91	50	99	49
CaCl ₂	41	9	34	7	31	7	32	9
MgCl ₂	49	18	37	12	38	12	38	10
CoCl ₂	45	6	27	2	26	3	30	4
FeCl ₃	16	0,4	12	0,2	11	0,2	9	0,2
NaFeEDTA	23	0,6	18	0,4	19	0,5	22	0,5

DISCUSSION

Influence du nickel sur la croissance des racines

Une concentration en nickel de 0,1 ppm ($0,003 \text{ méq. l}^{-1}$) semble avoir un léger effet bénéfique sur la croissance des racines isolées de *L. leucocephala*. Par contre un effet dépressif se manifeste dès que la concentration en nickel dépasse 1 ppm, et la croissance devient pratiquement nulle avec une concentration de 10 ppm ($0,34 \text{ méq. l}^{-1}$), ce qui peut expliquer que le *L. leucocephala* ne peut se développer sur des terrains miniers nickelifères.

Ce type de réaction aux doses croissantes de nickel n'est pas propre au *L. leucocephala*; ainsi MISHRA et KAR (1974) citent de nombreux essais sur d'autres végétaux où l'on constate également un effet bénéfique du nickel à très faible dose et un effet dépressif et même hautement toxique dès que la concentration atteint quelques parties par million.

L'effet dépressif est plus marqué sur la croissance en longueur que sur le poids et il en résulte une augmentation de la densité linéaire des racines, contrairement à ce que nous avons observé sur la Tomate (*Lycopersicum esculentum* Mill.) (résultats non publiés). Cet effet dépressif important sur la croissance en longueur des racines de *L. leucocephala* peut s'expliquer par le fait que dans ce végétal, comme nous l'avons constaté par ailleurs, le nickel s'accumule préférentiellement dans les parties jeunes et qu'il pourrait ainsi inhiber le fonctionnement des méristèmes primaires.

Absorption du nickel*Caractères*

Les courbes d'absorption du nickel en fonction du temps ont la même forme quelles que soient les concentrations du milieu en nickel : une phase initiale très rapide avec un palier atteint entre 3 et 5 h suivant la dose externe. Par contre, les quantités absolues de nickel absorbé augmentent avec la concentration du milieu jusqu'à ce que celle-ci atteigne 5 à 10 ppm. Ces doses sont déjà dans la gamme de toxicité du nickel qui débute vers 1 ppm.

On peut s'étonner du pouvoir d'accumulation des racines : teneur de 2350 ppm de nickel par rapport à la matière sèche, soit environ 150 ppm par rapport à la matière fraîche, donc un taux d'accumulation de 30 atteint en moins de 3 h. Cependant elles se rapprochent de celles trouvées pour le cuivre par CATHALA et SALSAC (1975), qui ont noté pour une même durée d'absorption de 3 h des taux d'accumulation de 50 et 3 dans l'absorption par des racines excisées de Maïs dans des solutions contenant respectivement 0,3 et 63 ppm de cuivre; et même de 300 et 18 pour celles de Tournesol.

Pour le *L. leucocephala*, le pouvoir d'accumulation du nickel est propre aux racines : ainsi, dans de jeunes plants cultivés sur milieu de HEWITT enrichi en nickel (5 ppm), les jeunes racines avaient une teneur de 500 ppm par rapport à la matière sèche, alors que les zones les plus riches de la partie aérienne ne dépassaient pas 30 ppm. Ainsi l'effet du nickel doit-il être plus sensible sur l'absorption des éléments nutritifs que sur le métabolisme foliaire. Il faut cependant noter que dans les plantes hypernickelophores (JAFFRE et SCHMID, 1974; BROOKS *et al.*, 1974) on trouve également des teneurs très élevées en nickel dans les parties aériennes.

La forme légèrement ondulante des isothermes d'absorption, assez semblables à celles observées pour le potassium (GRIGNON et SALSAC, 1969) et pour le magnésium (MOORE *et al.*, 1961) et surtout les résultats de l'analyse compartimentale de l'exorption suggèrent que le nickel n'est pas uniformément réparti dans les tissus

racinaires, cinq compartiments ayant pu être décelés. La brièveté des périodes des quatre premières composantes (d'une demi-minute à 1 h) confirme la rapidité de la pénétration du nickel.

Une fraction importante du nickel, de l'ordre du cinquième du nickel total absorbé paraît se fixer dans les tissus de façon difficilement réversible, ce qui explique peut-être qu'une partie appréciable du nickel absorbé demeure dans les racines sans monter dans les tiges et les feuilles. La partie exsorbable paraît constituée de nickel libre ou très faiblement fixé, les différences entre les courbes d'exsorption dans l'eau et d'échange isotopique ne pouvant être décelées que par une analyse compartimentale. Le fait à première vue surprenant (tableau II) que les compartiments superficiels se vident plus rapidement dans l'eau (à l'inverse des compartiments profonds) peut être dû à un effet dépressif du nickel à très faible dose sur la perméabilité cellulaire, ce qui diminuerait l'exsorption dans une solution d'échange.

Mécanismes

Les travaux sur les mécanismes de l'absorption du nickel sont très rares et ont conduit à des conclusions contradictoires : NIEBOER *et al.* (1976) concluent que l'absorption du nickel par le lichen *Umbilicaria muhlenbergii* Ach. est purement de nature physicochimique sans intervention du métabolisme, tandis que SKAAR *et al.* (1974) remarquant que l'absorption du nickel par la diatomée *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin est stimulée par le phosphate sont tentés d'admettre une opinion opposée.

La présence sur les isothermes d'absorption en fonction du temps d'un palier pourrait faire croire à une absorption passive comme on en observe pour le calcium (SALSAC, 1970); mais contrairement à ce qui se produit avec ce dernier, le froid et le dinitrophénol l'abaissent fortement, du moins pour les faibles doses externes; de plus, ce palier est alors atteint beaucoup plus rapidement. Toutefois, l'argument ne peut être tenu pour déterminant car il se pourrait que le froid et le DNP provoquant une dépolarisation des membranes aient réduit la force d'accumulation des cations et du nickel en particulier. A l'inverse, la forme hyperbolique de la courbe des vitesses d'absorption en fonction des doses viendrait appuyer l'hypothèse d'un transport actif.

Aux fortes doses de nickel (supérieures à 2 ppm, donc dans la gamme de toxicité), le DNP n'agit que dans les premières minutes. Dans l'hypothèse d'une absorption active du nickel aux faibles doses, ce fait peut s'interpréter par une action toxique générale du nickel sur les transports qui inhiberait ses propres systèmes de transport (ne laissant subsister que les entrées passives insensibles au DNP) comme il inhibe l'absorption d'autres ions, ainsi que nous l'ont montré des essais non rapportés ici : la présence de 10 ppm de nickel dans une solution de STREET diminuait les teneurs des racines de 18 % pour le phosphore, 31 % pour le potassium et 36 % pour le magnésium mais ne modifiait pas les teneurs en calcium.

Mais ce caractère fugace de l'effet du DNP pourrait s'expliquer aussi dans le cadre d'une absorption passive par une augmentation de la perméabilité par le nickel aux fortes doses, phénomène analogue à celui constaté pour le mercure (THALOUARN et HELLER, 1980).

En définitif, bien qu'au vu de nos résultats l'hypothèse d'un transport actif apparaisse assez vraisemblable, le débat reste cependant ouvert sur ce point.

Influence de l'addition d'autres sels

L'addition des différents sels essayés a eu dans l'ensemble un effet dépressif sur l'absorption du nickel.

Pour les cations (sous forme de chlorure) on note, à l'exception du sodium, un effet dépressif qui augmente avec la concentration du cation ajouté et dépend de sa nature : plus le cation est élevé dans la série lyotropique (capacité d'adsorption plus grande) et plus l'antagonisme est marqué. Cet effet diminue avec la mobilité de l'anion : il s'agit sans doute simplement d'une augmentation de la force d'accumulation des cations par le jeu de l'entrée de charges négatives.

Étant donné que les doses de nickel sont très infimes par rapport à celles des ions surajoutés, il paraît difficile de penser à une compétition pour les sites de transport; par contre, on peut concevoir que le nickel forme avec les cations apportés des complexes qui gêneraient son absorption.

L'effet du fer qui inhibe presque complètement la pénétration du nickel est spectaculaire et relève peut-être de ce mécanisme; mais comme l'ont indiqué KHALID et TINSLEY (1980) dans un article récent, en dépit des études effectuées jusqu'à présent les mécanismes d'interaction entre le fer et le nickel sont controversés et aucune formulation satisfaisante n'a encore pu en être donnée.

Ces interactions, difficiles à interpréter sur le plan physiologique, n'en ont pas moins un grand intérêt pratique. Les terrains miniers nickelifères latéritiques de Nouvelle-Calédonie étant très riches en fer, celui-ci pourrait donc avoir un rôle bénéfique sur le développement de la végétation, à condition toutefois d'être sous forme soluble dans la solution du sol. Le magnésium peut avoir le même rôle dans les sols bruns sur serpentines où il est présent en fortes quantités; par contre, aucun des sols miniers n'est riche en calcium dont l'effet bénéfique est supérieur à celui du magnésium.

Ainsi, le nickel même aux très faibles doses (1 ppm, soit $0,034 \text{ méq.l}^{-1}$) a freiné la croissance des racines de *Leucaena leucocephala* (espèce sensible) qui ont manifesté un pouvoir d'accumulation considérable pour cet élément. Des mécanismes actifs sembleraient intervenir dans cette accumulation, mais la toxicité du nickel au-delà de 2 ppm pourrait être due à l'inhibition qu'il provoquerait dans les systèmes de transport actifs et dans des modifications de la perméabilité membranaire. L'antagonisme exercé par les cations sur l'entrée du nickel pourrait être un moyen de combattre sa toxicité.

BIBLIOGRAPHIE

- BROOKS R. R., LEE J. et JAFFRE T., 1974. — Some New Zealand and New Caledonian plants accumulators of nickel. *J. Ecology*, **62**, 493-499.
- CATALDO D. A., GARLAND T. R. et WILDUNG R. E., 1978. — Nickel in plants. I Uptake kinetics using intact soybean seedlings. *Plant Physiol.*, **62**, 563-565.
- CATHALA N. et SALSAC L., 1975. — Absorption du cuivre par les racines de Maïs (*Zea mays* L.) et de Tournesol (*Helianthus annuus* L.). *Plant and Soil*, **42**, 65-83.
- GRIGNON C., 1974. — Étude des flux et de la distribution endocellulaire du potassium chez les cellules libres d'*Acer pseudoplatanus*, L. *Thèse Doct. État*, Université de Paris-VII, Paris.
- GRIGNON C. et SALSAC L., 1969. — Sur le caractère non monotone des courbes d'absorption du potassium dans les racines et les cellules isolées. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **268**, série D, 73-75.
- HELLER R., 1974. — *L'absorption minérale chez les végétaux*. Masson, Paris.
- JAFFRE T. et SCHMID M., 1974. — Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie, *Psychotria douarrei* (G. Beauvisage) Däniker. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **278**, série D, 1727-1730.
- KHALID B. Y. et TINSLEY J., 1980. — Some effects of nickel toxicity on rye grass. *Plant and Soil*, **55**, 139-144.

- MISHRA D. et KAR M., 1974. — Nickel in plant growth and metabolism. *Botanical Review*, **40**, 395-452.
- MOORE D. B., OVERSTREET R. et JACOBSON L., 1961. — Uptake of magnesium and its interactions with calcium in excised barley roots. *Plant Physiol.*, **36**, 290-295.
- NIEBOER E., PUCKETT K. J. et GRACE B., 1976. — The uptake of nickel by *Umbilicaria muhlenbergii*: a physicochemical process. *Can. J. Bot.* **54**, 724-733.
- SALSAC L., 1970. — Absorption du calcium par les racines de Féverole (calcicole) et de Lupin jaune (calcifuge). *Thèse Doc. État*, Université de Paris-VII, Paris.
- SKAAR H., RYSTAD B. et JENSEN A., 1974. — The uptake of ^{63}Ni by the diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Plant Physiol.*, **32**, 353-358.
- THALOUARN P. et HELLER R., 1980. — Influence des sels mercuriques sur les mouvements d'eau et de solutés de disques de Betterave rouge, *Physiol. vég.*, **18**, 289-299.