Mais, par ailleurs, l'oxygène, à sa tension partielle dans l'air, entre 20 et 21 % en volume, a des effets que l'on peut considérer comme toxiques pour les plantes. Il y a plus de cinquante ans, M. **Molliard** a montré, par exemple, que des pieds de radis, soumis à des tensions partielles de 40 % d'oxygène, ont un développement, y compris leur tubérisation, fortement déprimé. Leur masse de substance sèche n'atteint que le tiers de celle obtenue en présence d'air et seulement 5 à 15 % en présence d'une atmosphère contenant 80 % d'oxygène (1935). De plus, fait apparemment étrange, des plantes de 40 j ont une masse de substance sèche maximale si elles sont cultivées en présence de 5 ou 10 % d'oxygène. Par rapport à ces dernières, en présence d'air normal, leur masse est décrue d'un tiers (**Molliard**, 1936).

Si l'on pense, comme on l'admet généralement, que les premiers végétaux chlorophylliens, responsables de l'apparition de la majeure partie de l'oxygène dans notre atmosphère sont apparus il y a environ un milliard 300 millions d'années (Antécambrien laurentien) et les premiers Phanérogames à peu près au milieu du Carbonifère, il y a environ 300 millions d'années, ces dernières plantes, pour beaucoup d'entre elles, ont crevé le plafond de leur adaptation maximale à l'atmosphère qui les entoure. En témoigne également la *photorespiration* des plantes de type métabolique C_3, qui peut réduire leur rendement de photosynthèse brute de moitié. Mais, soyons néanmoins optimistes, l'apparition des plantes de type C_4 (maïs, sorgho, canne à sucre...) a pu rétablir une meilleure situation végétale et les mécanismes qui protègent l'activité des chloroplastes ou celle des bactéries fixatrices d'azote moléculaire, nous rassurent sur les capacités végétales.

Nous allons examiner maintenant d'autres effets néfastes ou bénéfiques de l'hypoxie et remercions bien vivement les auteurs des communications qui vont vous être présentées. J'exprimerai cependant un grand regret. J'avais souhaité que cette séance soit dirigée et animée par notre Confrère Roger ULRICH, beaucoup plus compétent que moi en ce domaine. Son état de santé et surtout celui de Madame R. ULRICH nous privent de sa présence. Je suis sûr que vous vous joindrez tous à moi pour lui apporter le témoignage de notre affection et nos voeux de prompt rétablissement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

MOLLIARD M., 1935. Action d'un enrichissement de l'atmosphère en oxygène sur le développement des plantes. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **201**, 1160-1162.

MOLLIARD M., 1936. Le rendement des plantes vertes en fonction de la teneur de l'atmosphère en oxygène. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **203**, 8-10.

MOYSE A., 1952. La germination du Blé aux basses tensions d'oxygène. I. Tension minimum d'oxygène et pouvoir germinatif. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **234**, 874-876.

PLANTEFOL L., 1946. *Cours de Biologie cellulaire et végétale*. 3e éd., Librairie classique Eugène Belin, Paris.

RAYMOND P., ATTUCCI S., SAINT-GES V. et PRADET A. - 1989 - Métabolisme énergétique de la germination des semences. Alimentation en carbone et en oxygène. *C.R. Acad. Agric. de Fr.*, **75**, 27-34.

ÉCHANGES GAZEUX RACINAIRES DU CONCOMBRE ET DE LA TOMATE EN CULTURE HYDROPONIQUE

GAS EXCHANGES IN ROOTS OF CUCUMBER AND TOMATO GROWN HYDROPONICALLY

par Arielle **Schapira** (*), Philippe **Morard** (*) et Claude **Maertens** (**)

(*note présentée par* Philippe **Morard**)

RÉSUMÉ

Les échanges gazeux racinaires de la tomate et du concombre ont été étudiés en culture hydroponique et en milieu hermétiquement clos. Les mesures de pH, d'oxygène et de bioxyde de carbone ont été effectuées directement dans la solution nutritive à l'aide d'électrodes spécifiques. La consommation quasi complète de l'oxygène dissous s'effectue entre 1 h et 2,5 h : pour les deux plantes, les vitesses de respiration sont comprises entre 6 et 12 x 10^{-2} mg 0_2/min/g de racine. Le début des phénomènes d'asphyxie (hypoxie) apparaît pour une pression partielle en oxygène inférieure à 4-7 % et la capacité limite d'utilisation de l'oxygène dissous se situe à des valeurs inférieures à 1 %. Parallèlement, on observe une accumulation régulière de bioxyde de carbone produit par la respiration racinaire ; cette émission de $C0_2$ se poursuit en période hypoxique, vraisemblablement en raison de la mise en place d'un mécanisme de type fermentaire.

SUMMARY

Gas exchanges in roots of cucumber and tomato grown hydroponically were investigated in a tightly sealed container. The determination of pH, oxygen and carbon dioxide were carried out directly in the nutrient solution, using specific electrodes. The nearly complete consumption of the dissolved oxygen occured within 1 to 2.5 hours : in the two plants, the respiration rates were in the range 6-12 x 10^{-2} mg 0_2/min/g root. The onset of asphyxia appeared for an oxygen partial pressure below 4-7 % and the lowest utilization capacity of dissolved oxygen was close to 1 %. A steady build-up of carbon dioxide released through root respiration was observed. CO_2 release proceeded further during the hypoxic period, as the likely result of the development of a fermentative-like mechanism.

INTRODUCTION

L'activité métabolique des racines dépend directement de l'énergie fournie par leur respiration. Étroitement liée à la photosynthèse pour la fourniture en glucides, la respiration racinaire se manifeste par des échanges gazeux : d'une part, une absorption d'oxygène pour l'oxydation des composés réduits lors du cycle des acides tricarboxyliques (cycle de Krebs), d'autre part, un dégagement de gaz carbonique provenant des décarboxylations du catabolisme lors essentiellement du même cycle. Il en est de même à propos des oxydations réalisées par la voie des pentoses-phosphates.

(*) École nationale supérieure agronomique 145, avenue de Muret, 31076 Toulouse Cedex.
(**) INRA - Centre de Recherche de Toulouse - Station d'Agronomie B.P. 27 - 31320 Castanet-Tolosan Cedex.
C.R. Acad. Agric. Fr., 1990, 76, n° 4, pp. 59-66. Séance du 9 mai 1990.

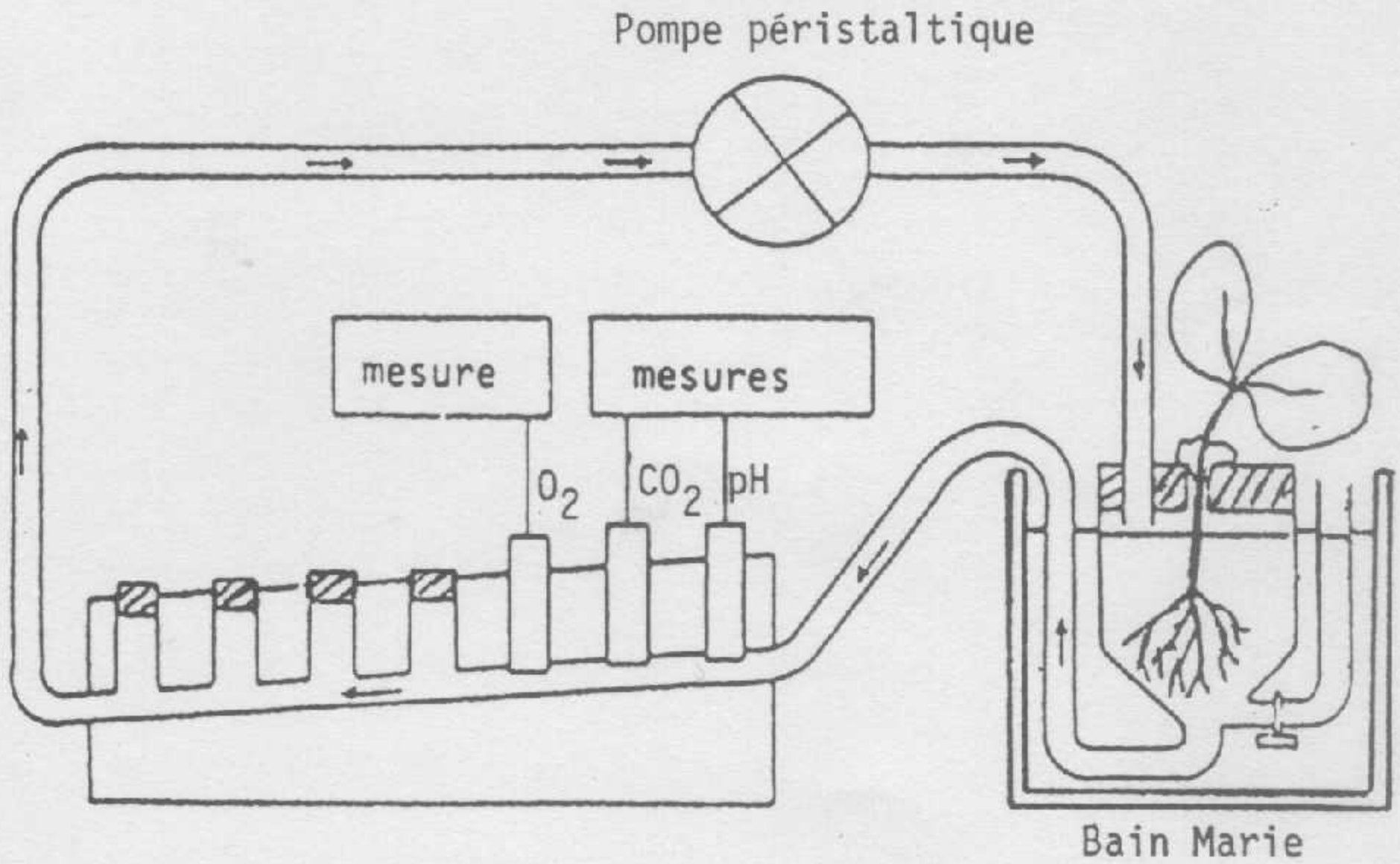
Différents travaux ont précisé les conséquences d'une asphyxie plus ou moins sévère établie dans l'environnement racinaire : réduction de l'alimentation minérale (**Jules,** 1982 ; **Lesaint** *et al.,* 1983), diminution plus ou moins prononcée de l'absorption de l'eau (**Willey,** 1970 ; **Lesaint** *et al.,* 1983), modification de la composition en acides organiques (**Duthion,** 1976) et de l'équilibre hormonal (**Kawase,** 1972) ; en outre, la plupart des auteurs signalent une réduction de la croissance (**Durell,** 1941 ; **Périgaud,** 1966-1967 ; **Jules,** 1982).

Certains effets d'une asphyxie racinaire paraissent donc établis. Par contre, il existe peu de références sur les vitesses de respiration et sur leurs variations en fonction de l'environnement gazeux du milieu racinaire (**Frossard,** 1980 ; **Steiner,** 1968). Ces paramètres constituent l'objet de cette étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Pour obtenir une privation d'oxygène au niveau des racines, on utilise souvent un barbotage d'azote dans la solution nutritive ; de même, le bioxyde de carbone rejeté par la respiration est généralement simulé par son introduction exogène dans le milieu. En revanche, les variations naturelles de la composition gazeuse, en situation d'asphyxie plus ou moins prononcée, ont été peu étudiées. Pour ces raisons, il nous a paru intéressant de suivre les échanges gazeux racinaires en nous plaçant dans des conditions d'épuisement naturel du milieu en oxygène, créées par un isolement du système radiculaire avec l'atmosphère. La culture hydroponique, en solution nutritive sans substrat, est une technique parfaitement adaptée à ces objectifs.

Figure 1 : Dispositif de mesure de la respiration.
Instrument for the measurement of respiration.



Nous avons choisi comme matériel végétal deux espèces maraîchères : une tomate : *Lycopersicon lycopersicum* (L.) *Karsten* cv. Lucy et un concombre : *Cucumis sativus* L. cv. Mesa. Le dispositif expérimental (figure 1) est composé d'un récipient contenant la plante, relié à un système d'électrodes pour la mesure de l'oxygène (polarographie), du gaz carbonique et du pH (ionométrie) ; l'ensemble peut être entièrement isolé de l'atmosphère. Le milieu dans lequel baignent les racines est clos ; seul un tube de faible section permet de maintenir l'équilibre avec la pression atmosphérique. La circulation de la solution nutritive est assurée par une pompe péristaltique. La température du milieu nutritif est maintenue constante à 23 °C. Le volume de solution nutritive circulante est de 500 ml. L'aération est pratiquée jusqu'à ce que débute l'expérimentation proprement dite, moment à partir duquel on isole l'ensemble de l'extérieur. Les mesures d'oxygène et de gaz carbonique sont alors effectuées en moyenne toutes les cinq minutes ; le pH est contrôlé en début et fin d'expérience.

L'élevage des plants a été réalisé en serre durant un mois. L'expérience proprement dite est effectuée, après acclimatation, dans une chambre de culture aux conditions suivantes :

- 16 heures de jour à 23°C, 85 % d'humidité relative,
- 8 heures de nuit à 19°C, 90 % d'humidité relative,
- éclairement 400 watts/m^2.

RÉSULTATS

Épuisement de l'oxygène dans le milieu

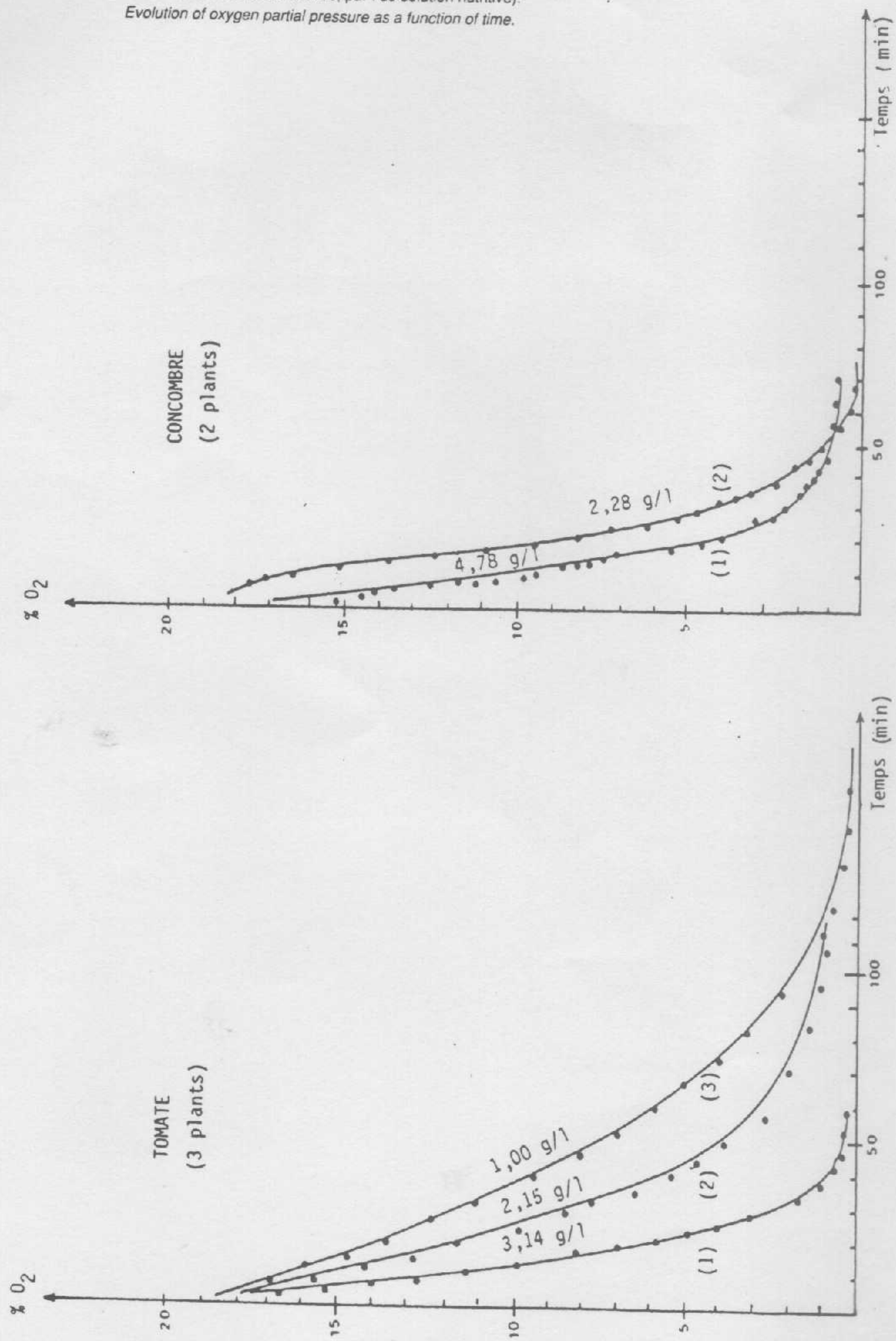
Après avoir isolé hermétiquement le milieu de culture, l'épuisement en oxygène au cours du temps dépend de la respiration racinaire. Les courbes obtenues (figure 2) s'assimilent toutes à des exponentielles (coefficient de corrélation : en moyenne 0,98) qui se décomposent en trois phases distinctes :

- dans un premier temps, la consommation d'oxygène se traduit par une diminution très régulière et linéaire jusqu'à une pression partielle de 4 à 7 % suivant les essais ;
- ensuite, la diminution est de plus en plus lente ;
- enfin, au voisinage d'une pression partielle de 1 %, l'épuisement du milieu s'arrête brutalement ; les teneurs ont tendance à se stabiliser à cette valeur qui paraît être la capacité limite d'utilisation de l'oxygène dissous pour les racines de tomate, de concombre, mais aussi pour le blé (**Boisseau** *et al.*, 1989).

Cependant, dans tous les cas, la disparition quasi totale de l'oxygène dissous s'effectue entre une heure et deux heures trente. L'épuisement du milieu est fonction de la masse du système radiculaire :

- pour la tomate, la diminution d'oxygène est plus rapide quand le système racinaire est plus développé ;
- pour le concombre, l'influence de la quantité de racines paraît moins marquée.

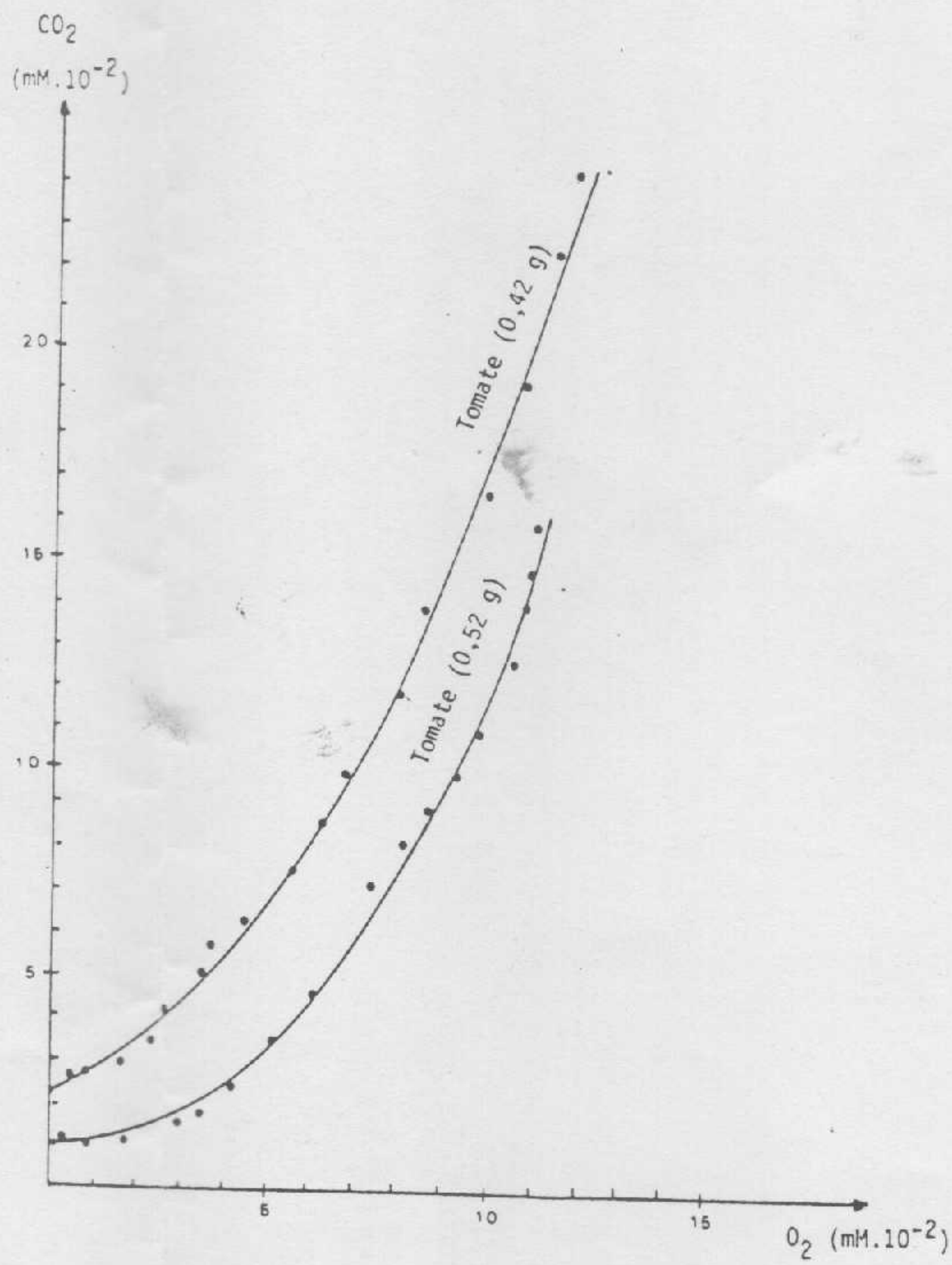
Figure 2 : Évolution de la pression partielle en oxygène en fonction du temps. (en oblique, le long des courbes : masses de substance sèche de racines, par l de solution nutritive).
Evolution of oxygen partial pressure as a function of time.



Rejet de bioxyde de carbone

Parallèlement à l'épuisement en oxygène, la production de bioxyde de carbone dissous a été mesurée pour la tomate (figure 3). L'interprétation quantitative du rejet de ce dernier est délicate en raison de l'imprécision de l'électrode pour des teneurs inférieures à 5×10^{-2} mmoles et de l'existence d'équilibres entre le CO_2 dissous et les carbonates. Néanmoins, les mesures traduisent l'accumulation régulière du bioxyde de carbone produit par la respiration des racines. Cependant, les quantités de CO_2 dissous, obtenues en fin d'expérience, sont supérieures à celles correspondant à un quotient respiratoire de 1. Le bilan final représente 45 % dans un cas et 100 % dans l'autre de CO_2 rejeté en plus.

Figure 3 : Évolution relative de l'absorption d'oxygène et du rejet de bioxyde de carbone par les racines de la tomate. (g de substance sèche de chaque racine).
Oxygen absorption and carbon dioxide evolution by tomato roots (relative values).



Plusieurs hypothèses peuvent être émises :

• une respiration à partir d'oxygène non fourni dans le milieu et provenant donc d'une translocation des parties aériennes vers les racines (**Varade** *et al.*, 1971 ; **Mingeau,** 1977) ;

• une respiration à partir de la réduction des nitrates (**Gilbert** et **Shive,** 1945) : en fait, les nitrates absorbés (respectivement 9,56 mg et 13,64 mg) ne fournissent qu'une infime quantité d'oxygène ; la quantité de CO_2 provenant de cette respiration correspondrait seulement à 0,1 ‰ et 2 ‰ par rapport aux quantités trouvées ;

• une surestimation de la mesure du CO_2 dissous liée à une variation de pH : l'acidification très faible (entre 0,05 et 0,2 unité de pH) mesurée au cours de l'expérimentation conduit au passage de la forme bicarbonate à la forme dissoute du gaz carbonique ; l'augmentation qui en résulte correspondrait à 2 et 7 % des valeurs observées en fin d'expérience ;

• un métabolisme de type fermentaire peut enfin expliquer cette production anormalement élevée de CO_2 (**Saglio** *et al.*, 1980).

Toutes ces hypothèses sont à confirmer et la dernière paraît la plus vraisemblable. Il convient aussi de souligner que le changement de métabolisme apparaît en cours d'hypoxie avant l'épuisement complet du milieu en oxygène. Par rapport à la bissectrice (QR = 1), les pentes des courbes pour la tomate (figure 3) deviennent approximativement supérieures à 1, à partir de 8 % d'O_2 dans un cas et 6 % dans l'autre.

Vitesse de respiration

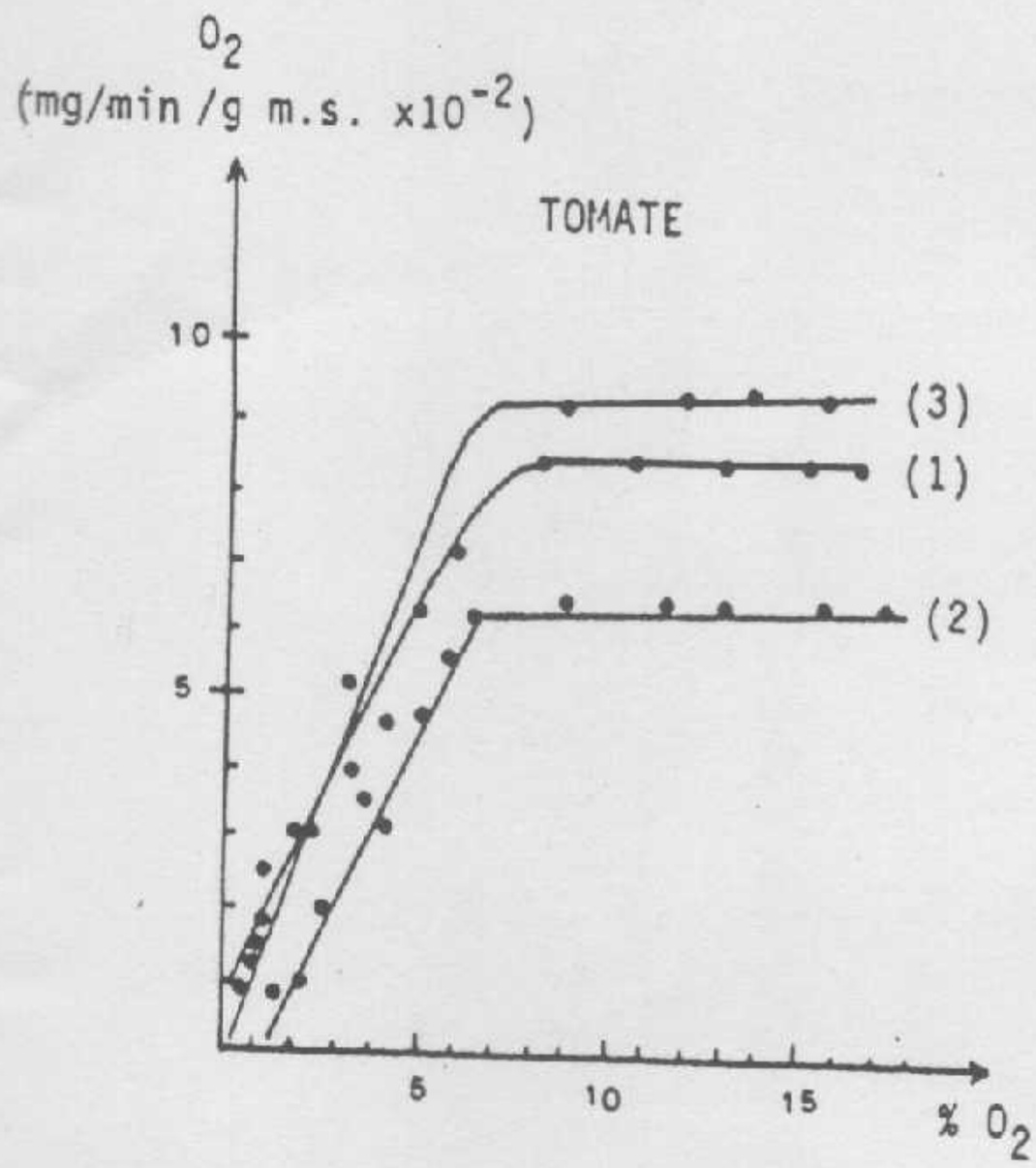
Afin d'étudier les besoins en oxygène des racines, nous avons calculé les vitesses de respiration et leurs variations en fonction du niveau d'oxygénation du milieu (figure 4). Les allures des courbes sont tout à fait similaires pour la tomate et le concombre : les vitesses de respiration ne diminuent sensiblement qu'en-dessous de 7 % de pression partielle en oxygène. Cette interprétation doit tenir compte de l'impossibilité de dissocier l'action simultanée de l'O_2 et du CO_2 (figure 3).

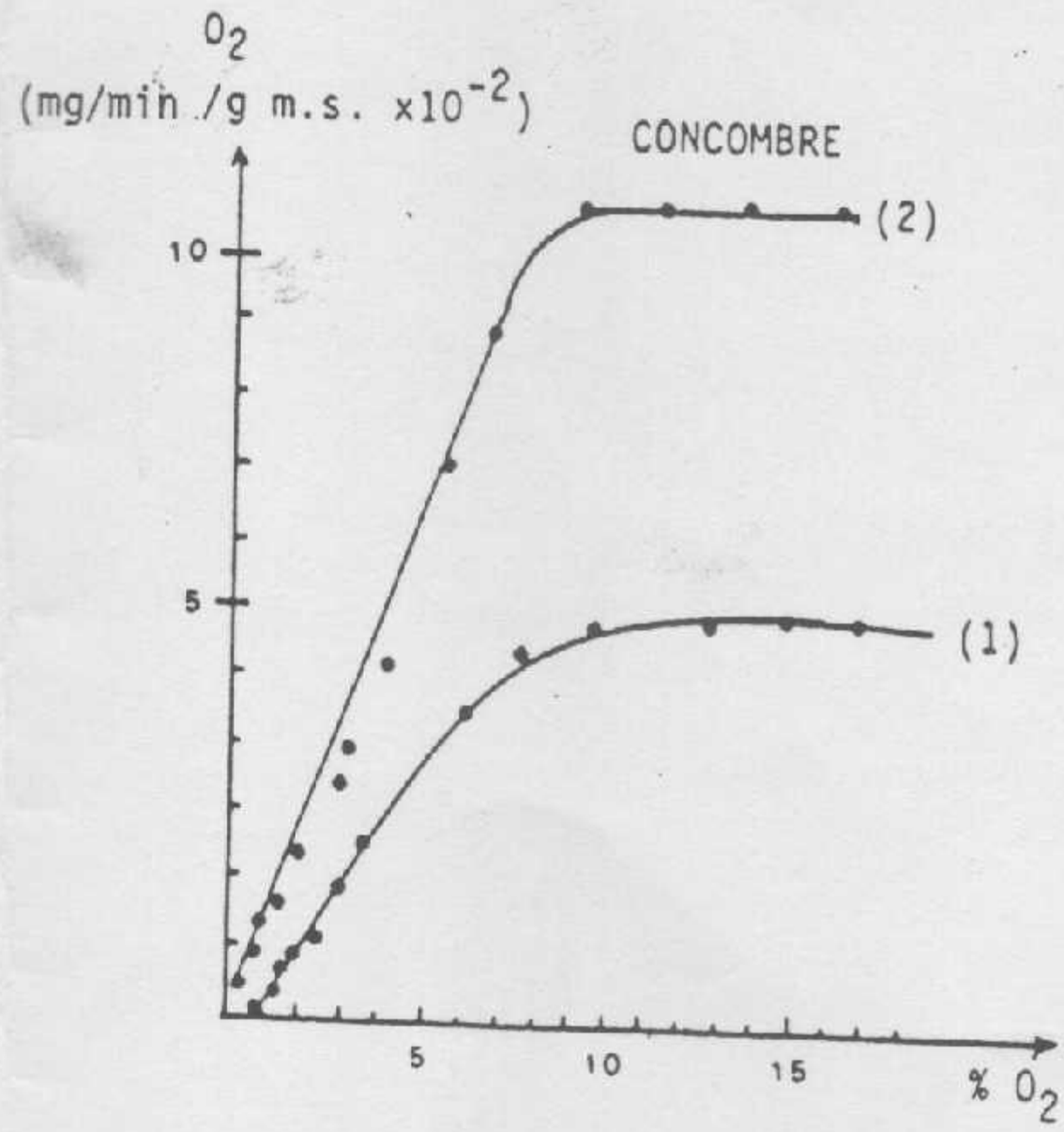
Durant la première phase d'épuisement, donc en situation non limitante, la consommation d'oxygène se situe entre 6,5 et 9,5 x 10^{-2} mg/min/g de matière sèche de racines de tomates ; pour le concombre, ces valeurs sont de 6 et 12 x 10^{-2} mg/min/g de racines. Il ne semble donc pas exister de différences fondamentales entre ces deux plantes, la variabilité paraissant plus importante entre individus d'une même espèce.

Des consommations proches des nôtres ont été enregistrées sur blé (**Boisseau** *et al.*, 1989), sur maïs (**Jensen,** 1957), sur tournesol (**Frossard,** 1980) et sur tomate (**Steiner,** 1968).

Figure 4 : Vitesse de respiration racinaire en fonction de la teneur en oxygène du milieu. (m.s. : masse de substance sèche).

Rate of root respiration in relation to the medium oxygen content (m.s. : dry weight).





CONCLUSION

Les échanges gazeux racinaires de la tomate et du concombre ont été étudiés en culture hydroponique et en milieu hermétiquement clos. La consommation quasi complète de l'oxygène dissous s'effectue entre 1 heure et 2 heures et demie, pour des quantités de racines comprises entre 1 et 5 g de matière sèche par litre de solution nutritive.

Pour les deux plantes étudiées, les vitesses de respiration sont assez proches et se situent entre 6,5 et 12 x 10^{-2} d'O_2/min/g de racine. Ces valeurs diminuent lorsque la pression partielle en oxygène de la solution est inférieure à 7 % ; ce seuil semble correspondre au début de l'asphyxie du système racinaire pouvant induire des modifications du métabolisme respiratoire. Enfin, la capacité limite d'utilisation de l'oxygène dissous par le système racinaire de la tomate et du concombre se situe à une pression partielle de 1 %.

Outre leur intérêt physiologique, ces données chiffrées ont aussi un intérêt agronomique :

• pour les cultures sur sols ennoyés, l'oxygène devient rapidement un facteur limitant, même si les racines peuvent puiser l'oxygène dans des horizons superficiels ;

• pour les cultures hors sol et plus particulièrement les systèmes recyclés sans substrat, l'oxygénation des racines doit être contrôlée afin d'éviter que ce paramètre constitue un facteur limitant.

Ces travaux sont poursuivis, d'une part, pour comparer le comportement d'autres espèces (blé), d'autre part, pour analyser les effets de l'asphyxie sur la vitesse d'absorption des macroéléments.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOISSEAU Y., MAERTENS C. et MORARD P., 1989. Influence de la température sur la respiration racinaire du blé. *Agronomie* (en cours de parution).

DURELL W.D., 1941. The effect of aeration on growth of the tomato in nutrient solution. *Plant Physiol.*, **16**, 327-341.

DUTHION C., 1976. Variation des teneurs en acides organiques de racines soumises à un excès d'eau. *Ann. Agro.*, **27**, 207-220.

FROSSARD J.S., 1980. L'éclairement du feuillage, facteur de régulation du rythme nycthéméral de la respiration des racines. *Thèse Doct.* Clermont-Ferrand 59 p.

GILBERT S.G. et SHIVE J.W., 1945. The importance of oxygen in the nutrient substrate for plants. Relation of the nitrate ion to respiration. *Soil Sci.*, **59**, 453-460.

JENSEN G., 1957. Application of the tonometer principle for root respiration measurements. *Physiol. Plant.*, **10**, 967-983.

JULES M., 1982. Valorisation de l'écorce de pin maritime utilisée comme substrat pour la culture hors sol de la tomate : étude de l'enracinement et influence de l'aération. *Thèse Doct.* INP Toulouse, 173 p.

KAWASE M., 1972. Effect of flooding on ethylene concentration in horticultural plants. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **26**, 722-736.

LESAINT C., GRANDJEAN M. et GAMBIER J., 1983. Influence de l'aération du milieu nutritif sur l'absorption de l'eau et des ions, la nuit et le jour. Comparaison du maïs et de la tomate. *C.R. Acad. Agric.*, **6**, 399-406.

MINGEAU M., 1977. Porosité racinaire et tolérance à l'ennoyage. *Ann. Agro.*, **113**, 354-357.

PÉRIGAUD S., 1966. Effet de la résistance mécanique et du déficit en oxygène. I. Sur la croissance du maïs. II. Sur la nutrition minérale du maïs. *C.R. Acad. Agric.*, **10**, 695-707.

PÉRIGAUD S., 1967. Effet du manque d'oxygène et de l'excès d'eau au niveau des racines sur la croissance et la nutrition globale de la plante. *Ann. Agro.* **18**, 485-506.

SAGLIO P., RAYMOND P. et PRADET A., 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize roots tips under anoxia. *Plant Physiol.*, **66**, 1053-1057.

STEINER A., 1968. Soilless culture. *Proc. 6th Colloquium Intern. Potash Institute*, Intern. Potash Institute éd., 324-341.

VARADE S.B., LETEY J. et STOLZY L.H. 1971. Growth responses and root porosity of rice in relation to temperature, light intensity and aeration. *Plant and Soil*, **34**, 415-420.

WILLEY C.R., 1970. Effects of short periods of anaerobic and near-aerobic conditions on water uptake by tobacco roots. *Agron. J.*, **62**, 224-229.

EFFETS BÉNÉFIQUES DE LA PRIVATION PARTIELLE OU TOTALE D'OXYGÈNE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES VÉGÉTAUX

BENEFICIAL EFFECTS OF PARTIAL OR TOTAL DEPRIVATION OF OXYGEN ON PLANT DEVELOPMENT

par Daniel **Côme** (*)

RÉSUMÉ

Une privation partielle ou totale d'oxygène est parfois très bénéfique à la germination des semences, à la croissance des bourgeons des végétaux ligneux ou à la floraison de plantes bisannuelles. Plusieurs hypothèses, basées sur l'action des inhibiteurs respiratoires, de l'éthanol et de l'éthylène, peuvent être proposées pour expliquer ces effets de l'hypoxie ou de l'anoxie.

SUMMARY

Partial or total deprivation of oxygen is highly beneficial at certain stages of development of higher plants. This is true for seed germination, bud growth in woody plants and flowering in certain plants. Seed germination requires oxygen, but some dormant seeds germinate better under hypoxic conditions than in the air. Temporary deprivation of oxygen frequently has the same effect as long-term cold treatment : it breaks the dormancy of various seeds and of buds of woody plants. This treatment also allows Cichorium intybus *buds to flower, and hence replaces the effect of vernalization. Several hypotheses can be put forward to explain this beneficial effect of oxygen deprivation. They are based on the action of the respiratory inhibitors, ethanol and ethylene.*

Abréviations

ACC : acide 1-aminocyclopropane 1-carboxylique
NADPH : nicotinamide-adénine dinucléotide phosphate réduit
PPi : pyrophosphate
SHAM : acide salicylhydroxamique

1. Introduction

Il est fréquent, dans les conditions naturelles, que certains organes végétaux soient soumis à une mauvaise oxygénation. C'est le cas pour ceux qui sont enfouis dans un sol trop humide (racines, bulbes, tubercules, rhizomes, semences). Les températures élevées, en augmentant la consommation d'oxygène par respiration et en diminuant la solubilité de ce gaz dans les tissus, peuvent aussi entraîner une oxygénation insuffisante des cellules et conduire à un métabolisme fermentaire. Dans de nombreux cas, également, les structures superficielles des organes massifs (fruits, tubercules) ou des semences, limitent la diffusion de l'oxygène vers les sites respiratoires profonds.

(*) Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), tour 53, 1er étage, 4, place Jussieu, 75252 Paris Cédex 05.

C.R. Acad. Agric. Fr., 1990, 76, n° 4, pp. 67-73. Séance du 9 mai 1990.