

**Accumulation de sodium, de potassium et de produits azotés en relation avec l'adaptation à l'environnement salin chez *Elytrigia pycnantha*, une plante invasive des marais salés de la Baie du Mont-Saint-Michel**

*Laurent LEPORT<sup>1\*</sup> ; Joan BAUDRY<sup>1</sup>, Alain RADUREAU<sup>2</sup> and Alain BOUCHEREAU<sup>1</sup>*

*(1) Equipe Osmoadaptation et Métabolismes de Stress, UMR CNRS 6026 Interactions Cellulaires et Moléculaires, Université de Rennes 1, 263 Avenue du Général Leclerc, Campus de Beaulieu, Bâtiment 14A,*

*35042 Rennes Cedex, France.*

*(2) ERT52, Biodiversité fonctionnelle et gestion des territoires, Université de Rennes 1, 263 Avenue du Général Leclerc, Campus de Beaulieu, Bâtiment 25, 35042 Rennes Cedex, France.*

*\*Corresponding author: E-mail: Laurent.Leport@univ-rennes1.fr; Tél. (33 2) 23 23 50 29, Fax (33 2) 23 23 69 15*

*Elytrigia pycnantha* est un monocotylédone natif des marais salés de la Baie du Mont-Saint-Michel qu'on trouve habituellement sur la partie continentale de la baie également appelé le « haut marais » (Bouchard et Lefeuvre, 2000). Durant la dernière décennie, cette plante herbacée a migré vers le moyen marais jusqu'en limite du bas marais (Valéry et al., 2004).

Un rapport indique que l'invasion démarre normalement sur la berge des criches ( Valéry et al., 2004) qui contiennent des eaux riches en N-NO<sub>3</sub>. Dans ces secteurs, la spartine de townsend et la salicorne d'Europe croissent dans les zones pionnières, le bas marais est également colonisé par la puccinellie maritime et la soude maritime, alors que le moyen marais est dominé par l'obione faux-pourpier (Bouchard et Lefeuvre, 2000).

Il y a plus de 20 ans, Bouchard et Lefeuvre firent une étude générale sur l'aptitude de certains espaces halophiles du marais salé à supporter les fortes salinités. Ils identifièrent trois groupes d'espèces selon leur capacité à stocker les ions sodium et l'eau dans leurs tissus, un premier groupe composé de la puccinellie et la spartine pour lequel l'accumulation d'ions inorganiques est inférieur à 20% de la matière sèche et une faible hygrométrie (- de 300 % de la matière sèche), un second groupe dont l'obione avec un fort taux d'ions inorganiques (20 à 35 % de matière sèche) et une hygrométrie de 450 à 800 % de la matière sèche. Le troisième groupe (soude et salicorne) à forte capacité à stocker à la fois les ions inorganiques (50 % de matière sèche) et l'eau (1 000 % de matière sèche).

Toutes ces phanérogames halophyles sont capable de croître dans des environnements très salés en ajustant leur pression osmotique par accumulation de solutions organiques et inorganiques.

En plus des glucides, presque toutes ces espèces accumulent des composés azotés tels que la proline ou la glycine bêtaïn dont les composants majoritaire sont les glucides (Puccinellie) ou les composés azotés (Obione, Salicorne, Soude) (Briens et Larher, 1982).

Ce qui est recherché dans l'étude de ces espèces, c'est le lien entre l'invasion récente du marais salés et 1) une nouvelle source de nitrate venant des eaux de résurgence et 2) une plus forte utilisation des nitrates par ces espèces (comparativement aux plantes originales de ces zones) qui permette une meilleure capacité à adapter le métabolisme de l'azote en milieu salé.

Par exemple, on recherche si ces espèces placées en présence de nitrates en excès seront capable de co-accumuler les composés azotés comme la proline et la glycine bêtaïne tel que décrit dans la réponse des plantes halophyles en adaptation aux milieux salés (Tipirdamaz et al., 2006). L'objet de notre étude est de découvrir les phénomènes biochimiques et physiologiques qui sont associés à cette adaptation du chiendent à son nouvel habitat et à proposer des solutions pour inverser la progression vers le large, vers les niveaux bas des marais salés.

## Matériels et méthodes

Les plantes ont été ramassées à l'Ouest de la Baie du Mont-Saint-Michel (Le Vivier sur mer, F35) le long des marais salés.

Nous avons suivi deux processus expérimentaux :

Dans un premier temps, nous avons ramassé des plantes dans la baie que nous avons analysées immédiatement.

Dans un second temps, nous avons transplanté des plantes de la baie dans des conditions environnementales contrôlées en serre, où nous les avons faites pousser dans différentes concentrations en NaCl et différentes solutions azotées.

Pour l'expérimentation dans la baie, les plantes ont été récoltées le 27 avril 2004 en trois secteurs du marais salé.

- 1: Dans une zone pionnière à l'intersection des zones de bas et moyen marais où le chiendent se trouve en touffe parmi la puccinellie et l'obione que nous appellerons le bas-schorre
- 2 : un lieu stabilisé, sur le moyen marais, où le chiendent se trouve en large spot (> 1m<sup>2</sup>) entouré d'obione que nous appellerons le moyen schorre
- 3 : un site natif sur le haut marais où le chiendent couvre pratiquement toute la canopée que nous appellerons le haut-schorre.

Pour chaque site, des feuilles complètement développées de la plus jeune (« jeunes pousses » sélectionnées par leur couleur verte et non atteintes par le sel) et de la deuxième plus jeune (« vieilles feuilles » ainsi nommées car elles commenceront à faner dès que de nouvelles pousseront) de 10 plantes ont été ramassées (3 replicats, chaque replicat étant le regroupement de 10 jeunes ou 10 vieilles feuilles).

Pour l'expérimentation en serre des plantes intactes avec leur système racinaire ont été collectés sur le haut-schorre le 27 avril 2004. Les plantes ont été nettoyées séparément et leur système racinaire a été lavé.

Elles ont ensuite été divisées en 6 groupes de 40 individus dans des pots contenant 500ml de solution Hoagland concentrée (Hoagland et Arnon, 1938).

Après 8 jours (le 5 mai 2004) la solution a été remplacée par une nouvelle solution Hoagland concentrée additionnée (échantillon salé) ou non (échantillon témoin) de 200mM de NaCl et contenant

- 0 meq/l de N-NO<sub>3</sub> (échantillon témoin sans N échantillon salé sans N)
- 3 meq/l de N-NO<sub>3</sub> (échantillon témoin Nitrate et échantillon salé Nitrate)
- 1,5 meq/l de N.NO<sub>3</sub>
- 1,5 meq/l de N.NH<sub>4</sub> (échantillon témoin NH<sub>4</sub> et échantillon salé NH<sub>4</sub>)

Les solutions étaient renouvelées chaque semaine. Les plantes ont été récoltées le 27 mai 2004 après 3 semaines de traitement.

Parmi les 40 végétaux, le plus gros et le plus petit ont été extraits et 3 groupes (3 replicats) de 6 à 7 plantes ont été préparés pour chaque analyse.

Pour chaque plante, nous avons inspecté les différentes feuilles (de la plus jeune à la plus vieille). Dans chacune d'elles, nous avons séparé la partie ouverte des feuilles (limbe) de la partie enroulée (petiole) entre le limbe et la fixation à la racine. Toutes les parties similaires des 6 ou 7 plantes ont été rassemblées.

Les différentes parties végétales échantillonnées à partir des plants collectés en baie, et de ceux élevés en serre ont été immédiatement congelées dans l'azote liquide, lyophilisées (jusqu'à 50mg) ont été placées dans un microtube, dans une solution à 96% d'éthanol. La solution a été chauffée à 85°C jusqu'à évaporation complète de l'éthanol.

Le résidu a été replongé dans l'eau déminéralisée et agitée à 4°C pendant 1h. Les extraits bruts ont été décantés par centrifugation (1500g, 4°C, 20min) et stockés à 20°C pour analyse.

Les surnageants bruts ont été utilisés pour quantifier les solutions organiques et minérales hors étape de purification supplémentaire.

Les concentrations en Potassium et sodium ont été mesurées en photométrie de flamme.

La proline a été quantifiée selon la méthode de Magné et Larher (1992) et les acides aminés totaux selon celle de Yemm et Cocking (1955) par spectrophotométrie.

La Glycine bêtaïne a été quantifiée en HPLC après derivatization avec du dibromoacetophenone et les acides aminés après derivatization avec AQC selon la procédure mise au point par Cohen et Michaud (1993) adaptée aux tissus végétaux par Bouchereau et al. (1999).

Pour les données collectées (n=3) les moyennes et statistiques tels le T-test et la courbe de régression linéaire ont été obtenus en utilisant Excel 2000 (Microsoft Corp., 1985).

## Résultats

### *Plantes ramassées en marais salés*

#### Composants inorganiques :

La concentration en potassium est stable à environ  $0,4 \pm 0,04$  meq/g indépendamment du site d'origine (haut-schorre ou bas-schorre) et de la maturité (jeune ou vieille feuille).

Au contraire, le sodium s'est stocké dans les parties anciennes et en plus forte concentration ( $0,4 \pm 0,01$  meq/g) dans les végétaux issus du bas-schorre et du moyen-schorre que dans ceux issus du haut-schorre ( $0,2 \pm 0,02$  meq/g) et la différence de concentration en sodium ( $\text{Na}^+$ ) entre les végétaux issus du haut-schorre et les autres est significative ( $P < 0,05$ ).

Dans les jeunes pousses, le sodium reste à un niveau faible ( $0,1 \pm 0,02$  meq/g) quelque soit l'origine des plantes. Dans les jeunes pousses issues des moyen et bas schorres, la concentration en  $\text{Na}^+$  est significativement différente que dans les vieilles feuilles ( $P < 0,01$ ) alors que dans le haut-schorre, il est de  $P < 0,05$ .

La concentration en  $\text{Na}^+$  des jeunes pousses du haut-schorre est différente des vieilles feuilles des autres zones ( $P < 0,05$ ) mais il n'y a pas de différence significative entre les vieilles feuilles d'une zone à l'autre.

#### Concentration en nitrate :

Les principaux acides libres détectés par HPLC ont été la proline, le glutamate, la glutamine, l'aspartate, l'asparagine et l'acide gamma-aminobutyrique (GABA). La Proline s'assimile de la même manière dans les jeunes ou vieilles feuilles mais avec un taux croissant depuis la dune (présent sous forme de traces) vers la zone médiane (environ  $10 \mu\text{mol/g}$ ) puis la zone pionnière (environ  $35 \mu\text{mol/g}$ ). La concentration Glycine Bêtaïne est constante autour de  $40 \mu\text{mol/g}$ .

Nous n'avons pas constaté de variation de la concentration GABA en fonction des sites ; elle était d'environ  $7 \mu\text{mol/g}$ . Pas de variation non plus en acides aminés libres totaux, en dehors de la Proline, leur concentration était voisine de  $30 \mu\text{mol/g}$ .

Dans de telles conditions seule la concentration en proline montrait des différences significatives en fonction des conditions (cf tab 1).

### *Les végétaux provenant de l'expérimentation en serre*

#### Composés organiques :

Les échantillons cultivés en absence d'azote montrent une concentration en potassium constante et élevée (fig 1 a) après 3 semaines en comparaison avec To, cependant pour les vieilles feuilles on note une légère décroissance.

Dans les autres conditions, K<sup>+</sup> ne change pas, seule une légère décroissance lorsque NH<sub>4</sub><sup>+</sup> est ajoutée à NO<sub>3</sub> comme source azotée.

A l'inverse Na<sup>+</sup> (fig 16), qui était très concentrée à To, décroît drastiquement dans toutes les feuilles. En présence de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, pratiquement tout le Na<sup>+</sup> est remobilisé chez les jeunes plantes.

Dans tous les cas, les vieilles feuilles ont conservés un fort taux de Na<sup>+</sup>, et particulièrement en absence d'azote ou avec les seuls nitrates comme apport.

Quand le traitement salé a été appliqué, nous avons pu observer une décroissance drastique de la concentration en K<sup>+</sup> dans les échantillons sans azote alors que dans les échantillons azotés, elle se maintenait, et encore plus dans les échantillons avec NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.

En présence de sel, tous les végétaux se maintenaient avec une plus faible concentration en sodium dans les jeunes pousses que dans les vieilles.

Les végétaux alimentés par des nitrates avaient une plus forte concentration en Na<sup>+</sup>, particulièrement les vieilles feuilles qui atteignaient 0,87 meq/g.

A noter que pour toutes les feuilles, quand NO<sub>3</sub> était la seule source d'azote, la concentration en Na<sup>+</sup> était presque double par rapport aux échantillons nourris avec NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et NO<sub>3</sub>.

**Tableau 1.** Teneur (μmoles.g<sup>-1</sup> DW) en glycine bêtaïne (GB), proline (PRO) et acides aminés libres totaux moins PRO (AA-PRO), incluant les teneurs en glutamate (GLU), glutamine (GLN), aspartate (ASP), asparagine (ASN), alanine (ALA) et γ-aminobutyric acid (GABA) dans les feuilles jeunes (young) et âgées (old) d'*Elytrigia* récoltée en différents points du shorre, le haut-shorre ("native"), le moyen-shorre ("stabilized") et le bas-shorre ("pioneer") (erreur standard entre parenthèses, n = 3).

| Location     | Leaf  | GB              | PRO*               | AA-PRO           | GLU            | GLN            | ASP             | ASN            | ALA            | GABA           |
|--------------|-------|-----------------|--------------------|------------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|
| "native"     | Young | 35.91<br>(2.68) | 3.16 cd<br>(1.82)  | 26.86<br>(0.86)  | 4.72<br>(2.13) | 1.66<br>(0.07) | 1.56<br>(0.20)  | 4.61<br>(1.34) | 2.30<br>(1.21) | 7.63<br>(0.41) |
|              | Old   | 31.87<br>(3.56) | 0.82 d<br>(0.47)   | 41.91<br>(3.14)  | 9.27<br>(3.67) | 4.26<br>(1.34) | 2.88<br>(0.18)  | 7.81<br>(3.12) | 3.87<br>(0.41) | 5.69<br>(0.38) |
| "stabilized" | Young | 41.55<br>(5.50) | 10.18 cd<br>(1.94) | 24.14<br>(7.19)  | 1.57<br>(0.39) | 1.28<br>(0.41) | 3.23<br>(1.25)  | 3.30<br>(0.50) | 4.04<br>(2.04) | 5.83<br>(0.64) |
|              | Old   | 38.82<br>(6.54) | 12.96 bc<br>(3.36) | 43.46<br>(5.27)  | 5.99<br>(2.51) | 1.65<br>(0.31) | 11.84<br>(6.51) | 5.94<br>(2.79) | 4.68<br>(0.90) | 6.40<br>(0.60) |
| "pioneer"    | Young | 45.83<br>(7.86) | 34.94 ab<br>(5.34) | 14.92<br>(7.59)  | 0.38<br>(0.40) | 2.98<br>(2.36) | 2.45<br>(2.07)  | 0.64<br>(0.61) | 0.27<br>(2.58) | 8.69<br>(2.06) |
|              | Old   | 37.34<br>(2.64) | 36.63 a<br>(6.11)  | 30.85<br>(14.39) | 0.42<br>(0.40) | 2.90<br>(0.30) | 4.60<br>(2.51)  | 5.20<br>(0.61) | 4.55<br>(2.58) | 8.14<br>(1.39) |

\*PRO: same letter after different mean values indicate no significant difference (P < 0.05)

### Les composés organiques :

A To, les végétaux contenaient déjà un taux élevé de Proline (27 à 67  $\mu\text{mol/g}$ ) et glycine bêtaïne (+ de 90  $\mu\text{mol/g}$ ). Sans traitement salé (fig 1 c) la concentration en Proline était voisine de 0  $\mu\text{mol/g}$  dans tous les échantillons sauf ceux alimentés seulement en  $\text{NO}_3^-$  pour lesquels le taux de Proline chutait de  $\frac{1}{4}$  chez les jeunes pousses et d' $\frac{1}{2}$  chez les vieilles feuilles.

En conditions salines, le taux de Proline restait bas en présence d'azote mais en présence de  $\text{NO}_3^-$  les acides aminés étaient stockés dans les jeunes pousses et en présence de  $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$  ils étaient présents dans toutes les feuilles. Par exemple, la concentration en Proline atteignait 140  $\mu\text{mol/g}$  dans les jeunes pousses.

Quand les données de concentration en  $\text{Na}^+$  et Proline en milieu salé ont été saisies, nous avons pu mettre en évidence une corrélation inverse entre ces deux paramètres. La concentration en glycine bêtaïne est restée à un niveau élevé, aussi bien dans les plantes de référence, celles privées d'azote que dans les autres (+ de 75  $\mu\text{mol/g}$ ).

### *Les différentes compositions entre les familles et la base*

Quand l'azote a été remplacée par une solution équimolaire de  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , nous avons comparé la distribution des produits dans les différentes parties entre le pétiole de la feuille et la racine. Dans les conditions de référence, le potassium était présent dans toutes les parties de la plante alors que  $\text{Na}^+$  et Proline étaient absents.

En présence de sel, le potassium décroît lentement dans les racines et les pétioles alors que dans les limbes, il reste élevé. Le sodium reste faiblement concentré dans les feuilles, spécialement dans les limbes et stocké principalement dans les racines, la même observation est faite pour la proline.

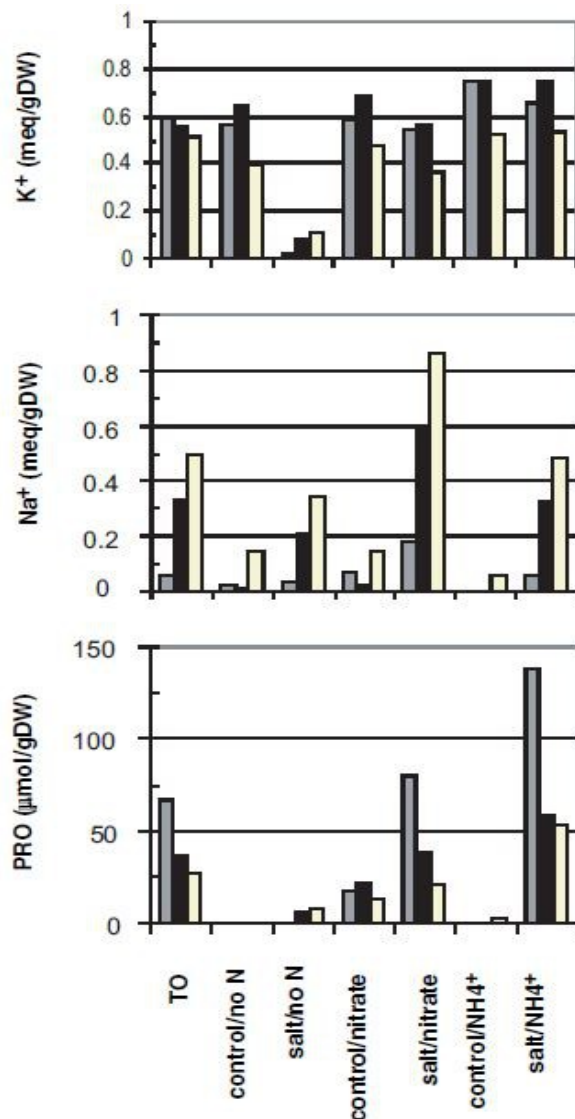
Dans les deux cas, la glycine bêtaïne est principalement stockée dans les limbes et les racines.

L'absence d'accumulation de la glycine bêtaïne (GB) dans la partie enroulée de la feuille semble un cas général, comme l'indiquent les données relatives à To, ou celles relatives aux végétaux uniquement alimentés en  $\text{NO}_3^-$  et pour les autres feuilles (données non communiquées).

Cependant, en absence d'azote, cette partie de la plante semble stocker de forts taux de GB (environ 120  $\mu\text{mol/g}$ ).

En milieu salin, la distribution de tous les produits analysés était la même qu'à To (données non communiquées).

## Explication



**Figure 1.** Teneur en ions inorganiques (K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup>) et en proline (PRO) dans le limbe de feuilles de différents âges (bare grise: jeune; bare noire: intermédiaire; bare blanche: vieille) chez *Elytrigia* sous différentes conditions (no N: pas d'azote; nitrate: 3 meq.L<sup>-1</sup> de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: 3 meq.L<sup>-1</sup> de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en mélange équimolaire; control: pas de NaCl; salt: 200 mM NaCl. T<sub>0</sub> = début du traitement).

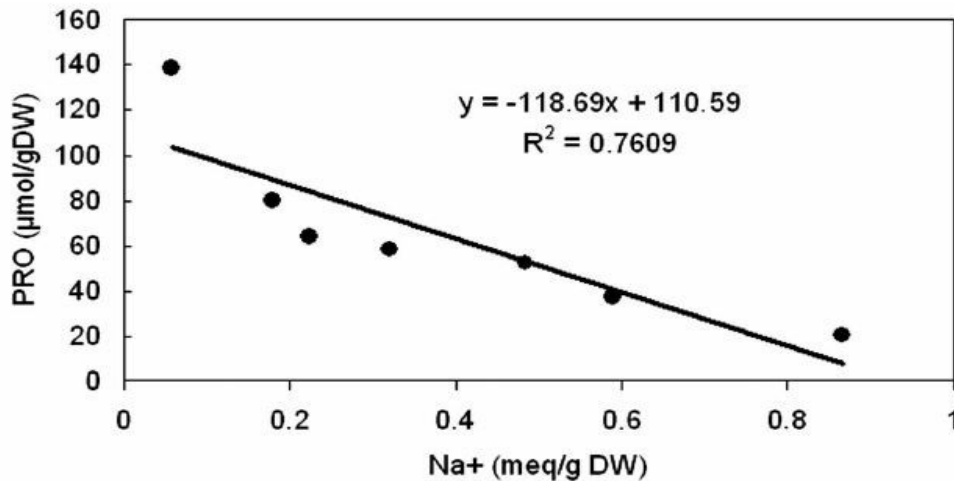
Les données obtenues dans les deux expérimentations montrent clairement que les plantes exposées à un fort taux de NaCl (200 mM) sont capables d'adapter leur concentration en ions inorganiques, en conservant le potassium dans la partie photosynthétique (limbe) des jeunes, feuilles sénescents pour stocker le sodium.

Cette stratégie a déjà été bien décrite pour d'autres espèces et permet au chiendent de maintenir le ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> (aux environs de 1 pour les végétaux placés en présence d'azote) dans les tissus où le métabolisme actif se déroule.

Une telle capacité est typique des végétaux glycophytes tolérants au sel comme les tomates (Hernandez et al., 2000).

En réponse à la répartition des ions inorganiques, le chiendent semble stocker principalement deux produits compatibles, la proline et la GB. L'aptitude du chiendent à adapter son métabolisme de l'azote en fonction de ces deux composés azotés a déjà été décrit par Briens et Larher (1982) pour ces espèces des marais salés (données sur *Agropyron pungens* (Pers.) R.).

Alors que la proline est immobilisée rapidement quand le stress est terminé (Trotel-Aziz et al., 2000), la GB est connue pour rester stockée dans la plante sans être remobilisée (Murakeozy et al., 2003).



**Figure 2.** Content of proline (PRO) plotted against  $\text{Na}^+$  content in the different flatted leaf of *Elytrigia* under different nitrogen condition (nitrate:  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  of  $\text{N-NO}_3^-$ ;  $\text{NH}_4^+$ :  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  of N as  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$ ) in plants submitted to  $200 \text{ mM NaCl}$ . The line is the fitted linear regression.

**Figure 2.** Teneur en proline (PRO) en fonction de la teneur en  $\text{Na}^+$  des limbes de feuilles de différents âges chez *Elytrigia* sous différentes conditions d'alimentation azotée (nitrate:  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  de  $\text{N-NO}_3^-$ ;  $\text{NH}_4^+$ :  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  de N as  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  en mélange équimolaire) chez des plantes soumises à un traitement à  $\text{NaCl}$   $200 \text{ mM NaCl}$ . La courbe correspond à la droite de régression de ces valeurs.

Nos données indiquent une remobilisation identique de la proline dans le chiendent ainsi qu'une redistribution spatiale drastique de la GB en fonction des conditions de croissance.

Dans cette stratégie générale du chiendent, pour faire face aux conditions salées, nous pensons que la plante est capable d'adopter son métabolisme et de répartir tous ses composés inorganiques et organiques de manière à favoriser une forte croissance des jeunes pousses avant que les vieilles ne deviennent sénescentes.

Cependant, des paramètres sur les niveaux de croissance devront d'abord être enregistrés avant de pouvoir confirmer ce point.

En absence d'azote, les végétaux sont incapables d'accumuler la proline en présence de sel et incapable également de synthétiser la GB, surtout dans les vieilles feuilles.

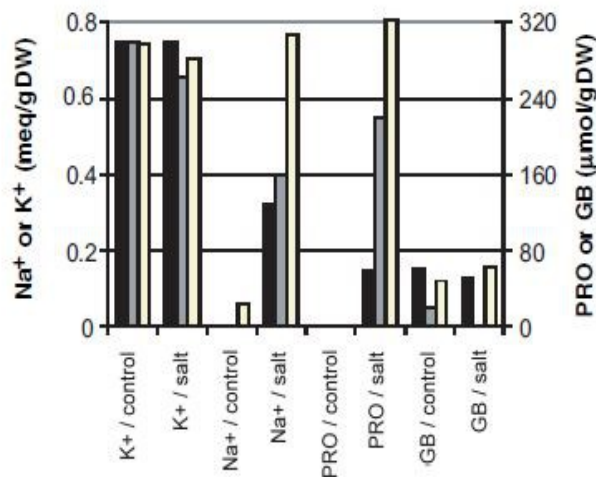
L'effet de la nutrition azotée a déjà été décrit pour les végétaux soumis aux milieux salés comme la spartine (Mulholland et Otte, 2000). Pour ces espèces, il est prouvé que l'apport d'azote fait chuter la concentration en GB.

Cependant, leurs données indiquent que l'effet de l'azote sur la concentration en GB serait lié à une différence de production de matière sèche et probablement à la répartition de la GB dans la plante.

Pour la spartine, comme le confirment nos données, les réponses différentes du GB et proline est également décrit comme un accroissement du taux de proline sous l'effet du sel mais pas d'effet drastique sur la GB ( Mulholland et Otte, 2002). En l'absence d'azote, les végétaux sont également incapables de maintenir une alimentation en K adaptée et dans ces conditions, le ratio  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  descend en dessous de 0,6. Au final, nos données montrent clairement que quand l'azote est apportée sous forme ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), les végétaux peuvent mieux résister aux conditions salines qu' uniquement en présence de nitrates.

Nous pouvons avancer que l'ammonium présent dans les racines doit permettre un meilleur contrôle de l'absorption de sodium. Lors des expérimentations en serre, il est intéressant de noter qu'en présence d'ammonium, la concentration en sodium dans la plante est identique à celle des plantes ramassées sur le marais, ce qui laisse supposer que dans de telles conditions, l'azote est en partie apportée sous forme d'ammonium absorbé. Les analyses des substances dans l'eau du sol (données non communiqué) indique une disponibilité de l'ammonium pour les racines.





**Figure 3.** Content of inorganic ions ( $K^+$  and  $Na^+$ ) and nitrogenous organic solutes (proline PRO and glycine betaine GB) in the second youngest leaf and the stem below (black bar: flag; grey bar: rolled leaf; white bar: stem) in *Elytrigia* with  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  of N as  $NO_3^-$  and  $NH_4^+$  (control : 0 mM NaCl; salt: 200 mM NaCl).

**Figure 3.** Teneur en ions inorganiques ( $K^+$  and  $Na^+$ ) et en composés azotés solubles (proline PRO et glycine bétaine GB) dans la feuille intermédiaire et la tige d'*Elytrigia* (barre noire: limbe; barre grise: partie inférieure de la feuille, barre blanche: tige) sur  $3 \text{ meq.L}^{-1}$  de  $N-NO_3^-$  et  $N-NH_4^+$  en mélange équimolaire (control: pas de NaCl; salt: 200 mM NaCl).

Cet effet, prétendu positif, de l'alimentation du chiendent en ammonium, la proline n'était pas détectable contrairement aux plantes nourries avec des nitrates seulement.

L'accumulation de la proline dans les plantes témoin-nitrates peut s'expliquer par la toxicité de l'azote comme ça a été décrit pour *Phaseolus* (Sanchez et al., 2002).

## Conclusion

Cette recherche des traitements biochimiques qui peut-être décrite comme halotolérance du chiendent maritime met en évidence l'effet de la disponibilité de l'azote, à la fois en qualité et quantité sur l'adaptation du métabolisme. La tolérance au sel du chiendent est liée à un stockage de composés azotés, par exemple la proline et la GB.

Nous pensons que la capacité récente de cette plante à coloniser le moyen et le bas-schorre est lié à la croissance récente de la disponibilité de l'azote, et spécifiquement dans les résurgences d'eau drainées par les criches comme indiqué par Valéry et al. (2004).

Toutefois, nous pensons qu'en plus de cette disponibilité de l'azote le ratio  $NH_4/NO_3$  disponible dans l'eau sous-racinaire est également important.

L'ammonium peut apporter un meilleur contrôle de l'absorption du sodium. La capacité des végétaux à stocker les composés azotés organique comme la proline et la GB dans la plante peut également contribuer à la régulation globale du flux de sodium et leur répartition dans les plantes.

La disponibilité de l'azote pourrait être un facteur limitant de l'adaptation métabolique.



## Remerciements

Cette recherche a été portée par le CNRS sur des fonds « sites ateliers ».

## Reference

- Bouchard V. & Lefeuvre J.C. 2000.** Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh: carbon and nitrogen budgets. *Aquatic Botany*, **67**: 23-42.
- Bouchereau A., Duhaze C., Martin-Tanguy J., Guegan J.P. & Larher F. 1999.** Improved analytical methods for determination of nitrogenous stress metabolites occurring in *Limonium* species. *Journal of Chromatography*, **A836**: 209-221.
- Briens M. & Larher F. 1982.** Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant, Cell and Environment*, **5**: 287-292.
- Cohen S.A. & Michaud D.P. 1993.** Synthesis of a fluorescent derivatizing reagent, 6-aminoquinolyl-N-hydroxysuccinimidyl carbamate, a novel derivatization reagent. *Analytical Biochemistry*, **211**: 279-287.
- Hernandez S., Deleu C. & Larher F. 2000.** Accumulation de proline dans les tissus foliaires de tomate en réponse à la salinité. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **323**: 551-557.
- Hoagland D.R. & Arnon D.I. 1938.** The water culture method for growing plant without soil. *Californian Agricultural Experimental Station Circular*, **347**: 1-39.
- Magné C. & Larher F. 1992.** High sugar content of extracts interferes with colorimetric determination of amino acids and free proline. *Analytical Biochemistry*, **200**: 115-118.
- Mulholland M.M. & Otte M.L., 2000.** Effects of varying sulfate and nitrogen supply on DMSP and glycine betaine levels in *Spartina anglica*. *Journal of Sea Research*, **43**: 199-207.
- Mulholland M.M. & Otte M.L., 2002.** The effects of nitrogen supply and salinity on DMSP, glycine betaine and proline concentrations in leaves of *Spartina anglica*. *Aquatic Botany*, **72**: 193-200.
- Murakozy E. P., Nagy Z., Duhazé C., Bouchereau A. & Tuba Z. 2003.** Seasonal changes in the levels of compatible osmolytes in three halophytic species of inland saline vegetation in Hungary. *Journal of Plant Physiology*, **160**: 395-401.
- Sanchez E., Ruiz J.M. & Romero L., 2002.** Proline metabolism in response to nitrogen toxicity in fruit of French Bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. Cv Strike). *Scientia Horticulturae*, **93**: 225-233.
- Tipirdamaz R., Gagneul D., Duhazé C., Ainouche A., Monnier C., Özkum D. & Larher F., 2006.** Clustering of halophytes from an inland salt marsh in Turkey according to their ability to accumulate sodium and nitrogenous osmolytes. *Environmental and Experimental Botany*, in press.
- Troccaz O. 1996.** Evolution de la dynamique d'un marais salé: processus fonctionnels internes et relations avec le milieu côtier – La Baie du Mont Saint-Michel. Ph. D. Thesis. Université de Rennes 1. – Muséum National d'Histoire Naturelle, Rennes, France.
- Trotel-Aziz P., Niogret M.F. & Larher F. 2000.** Proline level is partly under the control of abscisic acid in canola leaf discs during recovery from hyper-osmotic stress. *Physiologia Plantarum*, **110**: 376-383.
- Valéry L., Bouchard V. & Lefeuvre J.C. 2004.** Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands*, **24**: 268-276.
- Yemm E.W. and Cocking E.C. 1955.** The determination of amino-acids with ninhydrin. *Analyst*, **80**: 209-213.