Zeitschrift: Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 99 (1989)

Heft: 2

Artikel: Redistributions du potassium dans le pulvinus secondaire de Phaseolus vulgaris L. au cours du mouvement foliaire circadien

Autor: Degli Agosti, R. / Blaise, M.-O. / Millet, B.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-69136

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Botanica Helvetica 99/2, 1989

0253-1453/89/020179-10 $ 1.50 + 0.20/0
© 1989 Birkhäuser Verlag, Basel

Redistributions du potassium dans le pulvinus secondaire de *Phaseolus vulgaris* L. au cours du mouvement foliaire circadien

R. Degli Agosti [1], M.-O. Blaise [2] et B. Millet [2]

[1] Laboratoire de Physiologie végétale, Pavillon des Isotopes, 20 bd. d'Yvoy, CH-1211 Genève 4, Suisse

[2] Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, Place Leclerc, F-25030 Besançon Cedex, France

Manuscrit accepté le 13 Septembre 1989

Abstract

Degli Agosti R., Blaise, M.-O., and Millet, B. (1989). Potassium redistributions in the secondary pulvinus of *Phaseolus vulgaris* L. during the circadian movement of the leaf. Bot. Helv. 99: 179–188.

When the leaves of bean move downwards, the K^+ content (mmole K^+/gDW) in the lower half of the pulvinus (motor tissue) decreases, whereas it increases, although to a lesser extent, in the upper half. These variations of K^+ content are compensated by fluxes of water such that the K^+ contents expressed on a fresh-weight basis remain constant. Only part (50%) of the total change in K^+ (mmole K^+/gDW) content of the lower half can migrate to the upper part when the leaf bends downward. Thus, import-export of K^+ from and to conducting tissues (xylem) is likely to be involved in some aspect of the leaf movement. Moreover, the analysis of the *in vitro* release of K^+ shows that part of K^+ can be shuttled between the apoplasm and the symplasm. This short-distance transport could contribute significantly to the turgor status of the pulvinus.

Introduction

Les mouvements foliaires des plantes sont souvent des rythmes circadiens et peuvent être considérés comme des systèmes modèles pour l'étude de ces biorythmes (Bünning 1964, Satter et Galston 1981, Millet et Manachère 1983). Chez le Haricot, ce mouvement se traduit par l'abaissement la nuit et le redressement le jour de la première paire de feuilles grâce à la déformation d'un organe moteur situé à la jonction du limbe et du pétiole: le pulvinus secondaire. La présence d'un tel organe n'est pas la condition absolue pour l'existence du mouvement chez d'autres plantes (p. ex. Degli Agosti et Greppin 1988), mais permet probablement l'expression, chez le Haricot, d'un rythme de très grande amplitude et donc facile à observer (Bünning 1964, Degli Agosti et al. 1981).

La face inférieure du pulvinus secondaire du Haricot est turgescente le jour et contractée la nuit. Cette déformation correspond à une augmentation et à une diminution

périodique de la taille longitudinale des cellules du parenchyme (Mayer et al. 1985, Botton et al. 1988). Kiyosawa et Tanaka (1976), ainsi que Mayer (1977) considèrent que cette déformation du pulvinus est causée par des fluctuations périodiques de la concentration intracellulaire en ions K^+ et Cl^-. Environ 50% de l'osmolarité totale du pulvinus du Haricot peut être attribuée au K^+ (Kiyosawa 1979, Satter et Galston 1981) et 20–30% au Cl^- (Kiyosawa 1979). Plusieurs auteurs (Kiyosawa et Tanaka 1976, Mayer 1977, Satter et Galston 1981) ont suggéré l'existence d'une migration du K^+ de la face inférieure vers la face supérieure et vice-et-versa lors du mouvement. Ce transport provoque ainsi la turgescence alternée des deux faces du pulvinus. Cependant, Freudling et al. (1988) ont récemment mis en évidence le rôle du K^+ apoplastique et des parois cellulaires. L'échange du K^+ apoplastique avec les protoplastes serait à lui seul responsable de 30–40% de la variation totale des ions importés ou exportés par les deux moitiés du pulvinus lors du mouvement.

Dans ce travail nous étudions les distributions de K^+ dans les deux faces du pulvinus secondaire du Haricot, lors du mouvement foliaire circadien, en examinant les teneurs et les cinétiques d'efflux *in vitro* du K^+. Cette dernière technique permet de préciser la localisation fonctionnelle de petites molécules/ions diffusibles (Walker et Pitman 1976, Degli Agosti et Greppin 1989).

Matériel et methodes

Le Haricot grimpant (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Blanc de Juillet) est cultivé dès le semis en phytotron en alternance de lumière (14 h) et d'obscurité (10 h). La température diurne est de $25 \pm 0{,}5\,°C$ et nocturne de $19 \pm 0{,}5\,°C$ avec une humidité relative comprise entre 60 et 70%. L'éclairement lumineux (13 W/m^2 au niveau des feuilles) est assuré par des tubes fluorescents Grolux. Les plantes sont arrosées tous les deux jours avec une solution nutritive (Coïc et Lesaint 1973).

Le prélèvement des pulvinus est effectué sur des plantes âgées de 16 jours, quelques heures après le début de la phase lumineuse pour la position de «jour» (limbe à l'horizontale, pulvinus courbé vers le haut) et en tout début de la phase obscure pour la position de «nuit» (limbe à la verticale, pulvinus courbé vers le bas). Sitôt excisés, les pulvinus sont sectionnés en deux moitiés, inférieure et supérieure, et pesés dans des tubes fermés. Le poids sec est obtenu après déshydratation dans une étuve à 80 °C pendant 8 jours.

Le dosage du K^+ est effectué par spectrophotométrie d'absorption atomique suivant la technique suivante: après déshydratation des pulvinus (4) ou de ses moitiés (8), les tissus sont placés au four à 550 °C pendant 5 h. Les cendres subissent une minéralisation par adjonction de 0,2 ml d'HCl (32% V/V), puis 0,8 ml d'eau distillée. Après addition d'oxyde de lanthane, les échantillons sont passés au spectrophotomètre. Le K^+ a également été dosé par ionométrie (Minisis 8000, Tacussel, Lyon). Dans ce dernier cas, nous avons utilisé une électrode spécifique au K^+ à membrane de verre PKV, ainsi qu'une électrode de référence au calomel, remplie de $BaCl_2$ 0,1 M. L'étalonnage de l'électrode spécifique a été réalisé avec une solution tampon tris-mannitol (tris 0,05 M, mannitol 0,3 M, pH 7,0) et des ajouts de KCl. Nous n'avons pas observé d'interférences aves les ions Ca^{++}, Na^+ et Ba^{++}. Le potentiel de l'électrode, enregistré en continu, reste stable pendant au moins 12 h. La teneur des tissus est determinée après un broyage au mortier avec du tampon tris-mannitol. Tout le K^+ est extrait par cette méthode.

La mesure des efflux de K^+ s'effectue de la manière suivante: 12 moitiés de pulvinus sont mis en incubation dans 20 ml de tampon tris-mannitol avec une agitation faible. La température est maintenue constante à $22 \pm 2\,°C$. Les variations de potentiel de l'électrode spécifique sont enregistrées en continu, puis converties en concentration de K^+. En fin de manipulation les échantillons sont recueillis et broyés pour le dosage du K^+. Ce dernier ajouté au K^+ qui a diffusé, représente le K^+ total. L'efflux de K^+ (X) apparaissant dans le milieu est exprimé en % du K^+ total. Pour l'analyse mathématique de ces efflux ces valeurs sont converties en % de K^+ restant dans le tissu

(100% − X%). Cette méthode permet d'exprimer l'efflux total en une somme finie de fonctions exponentielles élémentaires de type Q exp(−kt), où t est le temps, Q et k des constantes défines plus loin. Il est possible d'attribuer à chaque fonction un compartiment biologique spécifique. Chaque efflux élémentaire est entièrement décrit par seulement 2 constantes: la première (k) est liée à l'aspect cinétique de l'efflux. On peut de manière équivalente exprimer cette constante par la demi-vie ($t_{1/2}$) dont la relation avec k est donnée par $t_{1/2} = -\ln(0{,}5)/k$. Les unités de $t_{1/2}$ sont des minutes. $t_{1/2}$ est en fait le temps nécessaire pour que la teneur en K^+ de la composante considérée diminue de moitié. La seconde constante (Q) est liée à la quantité contenue dans le compartiment considéré, nous l'appellerons dimension du compartiment. L'évaluation du nombre de composantes et des constantes s'effectue en représentant le logarithme naturel de l'efflux décroissant en fonction du temps. Les composantes sont vsibles sous formes de droites dont la pente vaut −k et l'ordonnée à l'origine Q (voir fig. 2). Chaque composante est successivement soustraite des données initiales, celles-ci étant à nouveau représentées logarithmiquement pour être analysées (Walker et Pitman 1976, Degli Agosti et Greppin 1989).

Toutes les expériences ont été répétées 3 à 6 fois avec des résultats très similaires. Les moyennes des échantillons ont été comparées grâce à un test de Student comme décrit par Lee et Lee (1982). Pour les analyses statistiques des efflux, les données de 3 expériences indépendantes (même moitié, même position) ont été regroupées. Les efflux ont été comparés entre eux (jour-nuit) par une analyse double de variance (Brandt 1976). L'évaluation des paramètres des droites de regression (pente et ordonnée à l'origine) ainsi que l'estimation de leurs intervalles de confiance (95%) ont été calculés comme décrit par Afifi et Azen (1979). Les pentes ont de plus été comparées par une analyse de variance (Lee et Lee 1982).

Résultats

Que la feuille soit en position de jour (limbe à l'horizontale) ou de nuit (limbe à la verticale), il n'y a pas de différence dans les poids secs des pulvinus entiers ou de ses moitiés (tableau 1). Ce résultat montre que les prélèvements sont homogènes quelque soit la courbure du pulvinus et que le poids sec est une très bonne estimation de la quantité de matériel utilisé. En revanche, le rapport poids frais/poids sec, qui représente l'état de la teneur en eau des tissus, diminue la nuit dans la moitié inférieure pour augmenter le jour. L'inverse est vérifié pour la moitié supérieure bien que dans ce cas l'amplitude de la variation soit moindre (tableau 1).

La teneur en K^+ rapportée au poids sec diminue dans le pulvinus entier pendant la nuit (tableau 2). Ce fait est confirmé lorsqu'on examine les teneurs en K^+ des deux moitiés. De plus, le tableau 2 montre que seulement environ 50% de la variation de K^+ de la moitié inférieure peut provenir de la moitié supérieure. Si les teneurs de K^+ sont rapportées au poids frais, alors on n'observe plus aucune différence entre la position de jour et celle de nuit (tableau 2). En effet, l'augmentation ou la diminution de la teneur en eau (tableau 1, poids frais/poids sec) compensent celles de K^+.

Les efflux *in vitro* de K^+ des moitiés de pulvinus du haricot sont représentés à la fig. 1. On peut observer qu'il existe une différence entre les moitiés supérieures et inférieures. Nous nous intéresserons surtout au fait que les cinétiques d'efflux ne sont pas les mêmes suivant que le pulvinus est prélevé de jour ou de nuit (fig. 1). Ces différences jour-nuit peuvent être dues à des variations relatives des dimensions de plusieurs compartiments (Q) ou/et à des modifications des caractéristiques cinétiques (k ou $t_{1/2}$). Pour déterminer la nature de ces variations nous devons procéder à une analyse d'efflux.

Nous avons illustré cette méthode d'analyse pour une expérience d'efflux de moitiés inférieures prélevées en position de nuit (fig. 2) ou de jour (fig. 3). La nuit, nous pouvons

Tab. 1. Poids sec et rapports pois frais/poids sec des pulvinus du Haricot en fonction de la position des feuilles. Les valeurs sont la moyenne ± l'ecart-type du nombre d'échantillons spécifié entre parenthèses. Un échantillon regroupe 4 pulvinus entiers ou 8 moitiés. Les lettres minuscules ([a, b, c]) représentent des moyennes statistiquement différentes (test de Student, $P \leqq 0{,}025$. n.s. non significatif).

	Jour	Nuit	Variation
Poids sec (mg)			
Pulvinus entier	0,60 ± 0,08[a] (14)	0,65 ± 0,10[a] (16)	n.s.
Moitié supérieure	0,41 ± 0,03[b] (12)	0,38 ± 0,07[b] (13)	n.s.
Moitié inférieure	0,31 ± 0,05[c] (12)	0,31 ± 0,05[c] (13)	n.s.
Poids frais/pods sec			
Pulvinus entier	11,42 ± 0,69[a] (14)	10,23 ± 0,73[b] (16)	−1,19
Moitié supérieure	9,76 ± 0,45[c] (12)	10,23 ± 0,52[b] (13)	+0,47
Moitié inférieure	11,70 ± 0,63[a] (12)	9,88 ± 0,56[c] (13)	−1,82

Tab. 2. Teneurs en K^+ des pulvinus du Haricot en fonction de la position de feuilles. Les valeurs sont la moyenne ± l'écart-type du nombre d'échantillons spécifié entre parenthèses. Un échantillon regroupe 4 pulvinus entiers ou 8 moitiés. Les lettres minuscules ([a, b, c, d]) représentent des moyennes statistiquement différentes (test de Student, $P \leqq 0{,}025$. n.s.: non significatif).

	Jour	Nuit	Variation
K^+ (mmole/g poids sec)			
Pulvinus entier	1,45 ± 0,14[a] (14)	1,24 ± 0,13[b] (16)	−0,21
Moitié supérieure	1,05 + 0,09[c] (12)	1,14 ± 0,11[d] (13)	+0,09
Moitié inférieure	1,54 ± 0,21[a] (12)	1,31 ± 0,15[b] (13)	−0,23
K^+ (mmole/g poids frais)			
Pulvinus entier	0,128 ± 0,010[a] (14)	0,121 ± 0,012[a] (16)	n.s.
Moitié supérieure	0,107 ± 0,007[b] (12)	0,110 ± 0,011[b] (13)	n.s.
Moitié inférieure	0,131 ± 0,013[a] (12)	0,131 ± 0,013[a] (13)	n.s.

observer 3 composantes, alors que nous n'en voyons que 2 le jour. Ce résultat s'est confirmé sur un total de 6 expériences indépendantes. En ce qui concerne les moitiés supérieures, nous observons également seulement 2 composantes. Conventionnellement (voir aussi Walker et Pitman 1976, Freudling et al. 1988), la composante la plus lente (I) est associée au compartiment vacuolaire (fig. 2 A), la seconde (II) au cytoplasme (fig. 2 B) et la suivante (III) à l'apoplasme (fig. 2 C). La composante initiale (point isolé très proche du temps zéro, fig. 2 C) est due à l'effet de blessure des cellules. L'absence d'une 3me

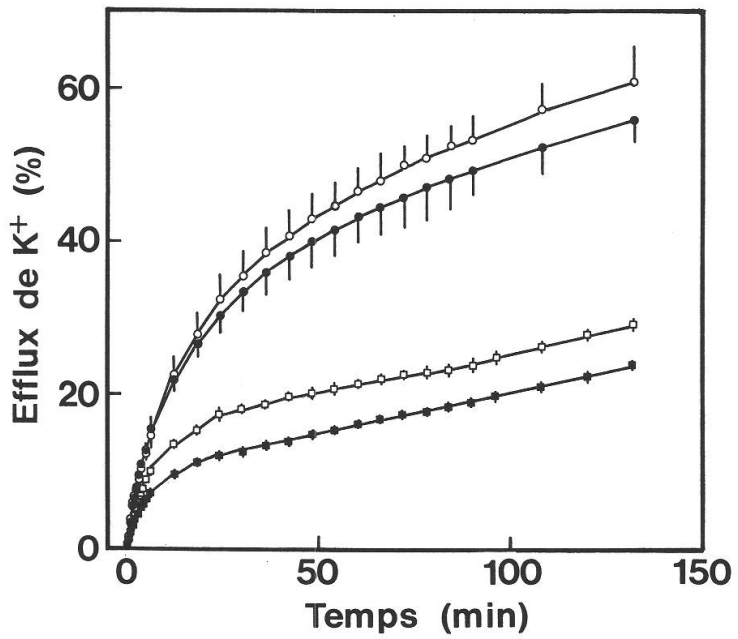

Fig. 1. Efflux *in vitro* du K^+ de moitiés inférieures (○, ●) et supérieures (□, ■) des pulvinus de Haricot en position de nuit (feuille verticale, ●, ■) et de jour (feuille horizontale, ○, □). Le pourcentage exprime la quantité de K^+ diffusant dans le milieu d'incubation par rapport à la quantité totale de cet ion. Les points sont la moyenne et les barres verticales les écart-types de trois expériences indépendantes. Pour les moitiés inférieures seule une des moitiés de l'écart-type a été figurée. La différence entre l'efflux de K^+ de la moitié inférieure en position de nuit (●) et celle de jour (○) est statistiquement significative (analyse double de variance: F = 16,76, F (1,100) = 11,6, P = 0,001).

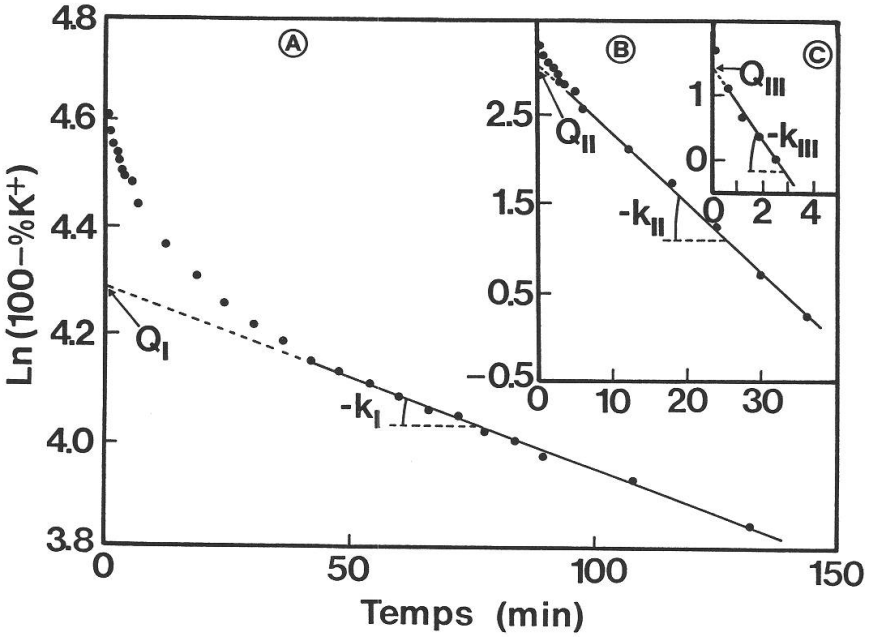

Fig. 2. Analyse typique d'efflux de K^+ des moitiés inférieures de pulvinus de Haricot en position de nuit (feuilles verticales) incubées dans un tampon tris-mannitol. A: logarithme naturel du % de K^+ restant dans les moitiés de pulvinus. La pente de la droite représente la constante cinétique (−k) d'efflux et la valeur extrapolée (----) à l'origine, la dimension (Q) de la première (I) composante (vacuole). B: Courbe pour la seconde (II) composante plus rapide (cytoplasme). C: Courbe pour la troisième (III) composante (apoplasme).

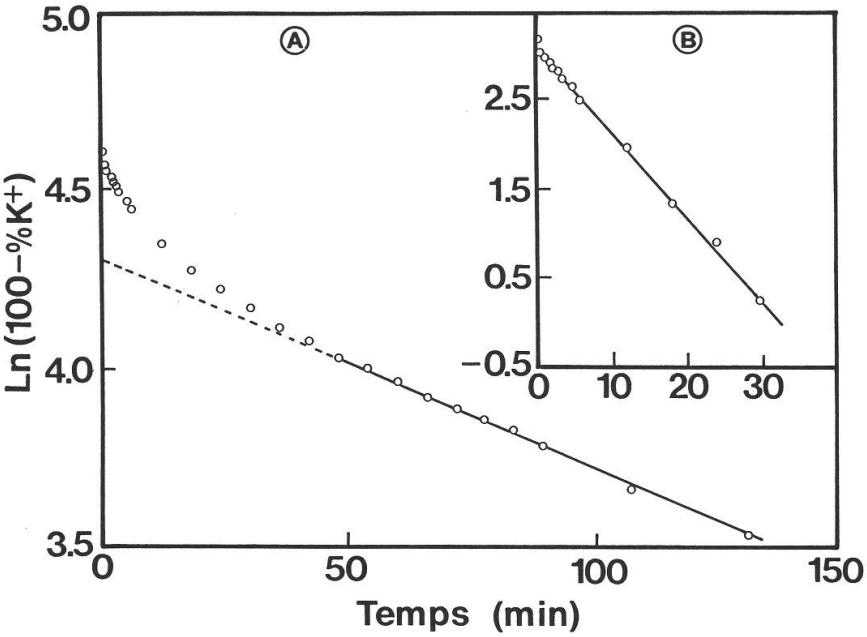

Fig. 3. Analyse typique d'efflux de K^+ des moitiés inférieures de pulvinus de Haricot en position de jour (feuilles horizontales) incubées dans un tampon tris-mannitol. A: logarithme naturel du % de K^+ restant dans les moitiés de pulvinus. La pente de la droite représente la constante cinétique (−k) d'efflux et la valeur extrapolée (----) à l'origine, la dimension (Q) de la première (I) composante (vacuole). B: Courbe pour la seconde (II) composante plus rapide (cytoplasme-apoplasme).

composante (fig. 3) ne signifie pas qu'elle n'existe pas, mais qu'elle est petite et non measurable dans nos conditions. Dans cette situation la composante II correspond au cytoplasme-apoplasme.

La Table 3 présente la synthèse de ces analyses pour toutes les données de la fig. 1. En ce qui concerne les constantes cinétiques ($t_{1/2}$), on peut observer que la différence entre les compartiments vacuolaires explique en bonne partie l'aspect dissemblable entre les moitiés supérieures et inférieures. Mais, il faut surtout retenir qu'il n'y a pas de différences significatives, pour une même composante, entre les constantes cinétiques ($t_{1/2}$) d'efflux de pulvinus prélevés en position de jour ou de nuit. En revanche, les dimensions des compartiments (Q), qui sont le reflet de leurs teneurs relatives en K^+, montrent d'importantes variations. En effect, dans la moitié supérieure, lors de l'abaissement de la feuille, nous observons une augmentation significative de la composante vacuolaire au détriment de celle de l'apoplasme-cytoplasme. Cette situation est inversée dans la moitié inférieure où nous pouvons voir la composante apoplasmique augmenter en position de nuit. Cette augmentation s'effectue, bien entendu, au détriment du compartiment vacuole-cytoplasme (symplasme). L'augmentation du compartiment apoplasmique dans la moitié inférieure lorsque la feuille s'abaisse est de env. 4% (tableau 3) du K^+ total (1,31 mmole/gPS, tableau 2), ce qui équivaut à 0,052 mmole/gPS. Comme la variation totale de K^+ est de −0,23 mmole/gPS (tableau 2), cette redistribution locale du K^+ représente près de 22% de la redistribution générale du K^+ entre les positions de nuit et de jour des feuilles dans cette moitié du pulvinus. Ce résultat est en bon accord avec celui obtenu par Freudling et al. (1988).

Tab. 3. Valeurs des constantes d'efflux in vitro du K^+ des moitiés supérieures et inférieures du pulvinus du Haricot en fonction de la position des feuilles. Les valeurs présentées sont celles issues de l'analyse de régression. Entre parenthèses les valeurs de l'intervalle de confiance (95%). Les lettres minuscules ([a, b, c, d]) représentent des valeurs statistiquement différentes ($P \leqq 0{,}05$. n.d.: non détecté).

	Jour	Nuit
Constantes de demi-vie (t½ en min.)		
Moitié supérieure		
Composante I	524,6 (465,6 –650,1)[a]	549,4 (508,7 –597,3)[a]
Composante II	5,65 (4,52– 7,52)[b]	4,54 (4,09– 5,11)[b]
Moitié inférieure		
Composante I	169,0 (123,4 –268,2)[a]	139,5 (106,5 –202,2)[a]
Composante II	8,66 (7,48– 10,28)[b]	9,33 (8,00– 11,21)[b]
Composante III	n.d.	1,39 (0,83– 4,20)[c]
Dimension des composantes d'efflux (Q en % du K^+ total)		
Moitié supérieure		
Composante I	84,3 (83,2–85,5)[a]	90,2 (89,6–90,8)[b]
Composante II	12,5 (10,4–15,2)[c]	7,9 (7,1– 8,7)[d]
Moitié inférieure		
Composante I	72,6 (65,2–80,7)[a]	71,9 (64,5–80,1)[a]
Composante II	24,3 (18,9–31,2)[b]	21,7 (17,0–27,8)[b]
Composante III	n.d.	3,9 (2,3– 6,8)[c]

Discussion

Les concentrations de K^+ que nous mesurons (tableau 2) sont proches de celles observées par Mayer (1977) et Kiyosawa (1979). Si on les exprime par rapport au poids sec (qui ne varie pas au cours du mouvement, tableau 1), alors la quantité de cet ion diminue dans la moitié inférieure lors de l'abaissement des feuilles. Dans cette situation, la perte d'eau (diminution de la turgescence) compense la baisse de K^+ de sorte que, finalement, la concentration de K^+, exprimée par rapport au poids frais, reste constante (tableau 2). L'inverse est vérifié pour la moitié supérieure. Ainsi, la redistribution alternée du K^+ entre les deux motiés du pulvinus accompagne la fluctuation antisymétrique de turgescence de cet organe et en est très probablement la cause.

Des précisions concernant les redistributions cellulaires du K^+ nous sont fournies par les analyses des efflux *in vitro* du K^+. Celles-ci montrent que les constantes cinétiques ($t_{1/2}$) ne dépendent pas de la position des feuilles, mais sont différentes entre la moitié supérieure et inférieure du pulvinus (tableau 3). La valeur de $t_{1/2}$ est fonction de facteurs tels que la structure du tissu, les propriétés membranaires de diffusion et le gradient osmotique établi avec le milieu d'incubation (pour ce dernier cas, voir p. ex. Ehwald et al. 1984). A ce propos, Mayer (1977) donne les valeurs de 393 et 330 mosmoles pour les moitiés inférieures et supérieures. Dans notre cas les efflux ont lieu dans un milieu de env.

350 mosmoles, ce qui permet d'expliquer les différences des valeurs de $t_{1/2}$ entre les deux moitiés. Toutefois, c'est l'examen des dimensions des composantes d'efflux (Q), indépendantes des propriétés membranaires et des gradients osmotiques qui nous renseigne sur la redistribution cellulaire du K^+. Or, celles-ci sont significativement différentes suivant la position des feuilles (tableau 3). Lorsque la turgescence de la moitié inférieure diminue et que la feuille s'abaisse, une partie du K^+ migre du symplasme vers l'apoplasme. Cette redistribution représente dans ce cas près de 22% de la variation totale de la teneur en K^+ au cours du mouvement. Cet effect est inversé dans la partie supérieure où une partie du K^+ passe de l'apoplasme-cytoplasme vers la vacuole. Comme Freudling et al. (1988), nous proposons qu'une partie du K^+ est lié réversiblement aux acides pectiques des parois cellulaires. La mobilisation de ces ions vers la vacuole pourrait être réalisée par une acidification rythmique du milieu extracellulaire par une H^+-ATPase (Iglesias et Satter 1983, Kumon et Suda 1985), le K^+ pouvant être échangé contre un H^+ (p. ex. Marré et al. 1974).

Cependant, si une partie du K^+ peut être redistribué localement, le reste doit provenir de plus grandes distances (Freundling et al. 1988). Dans ce contexte, nos résultats montrent qu'entre la position de jour et celle de nuit, la variation de la teneur en K^+ dans les moitiés supérieures est nettement plus faible que celle des moitiés inférieures (tableau 2). Des résultats similaires ont été obtenus par Mayer (1977) et Hosokawa et Kiyosawa (1983). Mayer (1977) propose qu'une partie du K^+ pourrait être stocké dans les cotés du pulvinus lors du mouvement. En fait, ces derniers auteurs limitent toutes les redistributions à l'intérieur de la microstructure du pulvinus. Or, nos observations montrent que pour la moitié inférieure près de 50% de la variation totale de la teneur en K^+ lors du mouvement foliaire disparaît du pulvinus (tableau 2). L'import-export de K^+ via le flux de sève brute nous semble donc impliqué et confirme indirectement le fait que la moitié supérieure du pulvinus n'est pas indispensable pour l'expression du mouvement, ce que l'ablation de cette partie a montré (Millet et al. 1989).

Finalement, notre travail suggère des redistributions de K^+ dans le pulvinus secondaire du Haricot au cours du mouvement foliaire qui impliquent 3 niveaux biologiques différents: le premier, au niveau cellulaire, est un échange du K^+ entre les protoplastes et l'apoplasme. Le second se situe au niveau de l'organe constitué par le pulvinus entre la moitié supérieure et inférieure. Le troisième est un échange avec le xylème qui pourrait intégrer le mouvement dans les relations feuille-tige-racine. Dans ce dernier cas, bien que les caractéristiques de cette intégration restent à définir, on peut se poser la question de savoir si des activités liées à l'apport rythmique de K^+ par les racines, comme par exemple chez le Soja (Ogier et al. 1987), ne permettraient pas une certaine synchronisation des activités temporelles également dans le pulvinus du Haricot.

Resumé

Lors de l'abaissement des feuilles du Haricot, la teneur en K^+ (mmole K^+/gPS) diminue dans le moitié inférieure du pulvinus secondaire (organe moteur), pour augmenter dans la moitié supérieure, mais dans une moindre mesure. Ces variations des teneurs en K^+ s'accompagnent de flux d'eau de telle sorte que les concentrations en K^+ (mmole K^+/gPF) restent constantes. Les variations de K^+ (mmole K^+/gPS) peuvent seulement en partie être expliquées par une migration du K^+ de la moitié inférieure vers la moitié supérieure. En effet, lorsque la feuille s'abaisse, seulement 50% de la variation totale de

K^+ de la moitié inférieure peut se retrouver dans la moitié supérieure. Ainsi, l'import-export de K^+ à partir de et vers les tissus conducteurs (xylème) parait être impliqué dans le mouvement foliaire. De plus, les analyses d'efflux *in vitro* du K^+ montrent qu'il existe également une redistribution locale du K^+ entre l'espace extracellulaire et les protoplastes qui peut contribuer de manière significative aux variations de turgescence.

Nous remercions vivement Mr. J. Mercier pour son aide technique.

Bibliographie

Afifi A. A. and Azen S. P. 1979. Statistical analysis. A computer oriented approach. 2nd. ed. Academic Press, New York, 442 pp.

Botton A. M., Millet B. et Mercier J. 1988. Structure du pulvinus secondaire de *Phaseolus vulgaris* L. au cours du mouvement foliaire circadien. Ann. Sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Biologie-Ecologie. 5: 1–7.

Bünning E. 1964. The physiological clock. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 167 pp.

Brandt S. 1976. Statistical and computational methods in data analysis. 2nd. ed. North-Holland Publ., Amsterdam, 414 pp.

Coïc Y. et Lesaint C. 1973. La nutrition minérale en horticulture avancée. Rev. Hort. 2316: 29–34.

Degli Agosti R., De Prins J., Bonzon M. et Greppin H. 1981. Analyse des données de phénomènes rythmiques: le mouvement foliaire du haricot. Saussurea 12: 1–14.

Degli Agosti R. et Greppin H. 1988. Mise en évidence du mouvement des feuilles chez l'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel): rythme endogène. Bot. Helv. 98: 103–110.

Degli Agosti R. et Greppin H. 1989. Etude *in vitro* des efflux de glucose de pétiole d'épinard (*Spinacia oleracea* cv. Nobel) avant et après la variation de photopériode inductrice de la floraison. Saussurea 19: 75–83.

Ehwald R., Richter M. and Schlangstedt M. 1984. Solute leakage from the isolated parenchyma of *Allium cepa* and *Kalanchoe daigremontiana*. J. Exp. Bot. 35: 1095–1103.

Freudling C., Starrach N., Flach D., Gradmann D. and Mayer W.-E. 1988. Cell walls as reservoir of potassium ions for reversible volume changes of pulvinar motor cells during rhythmic leaf movements. Planta 175: 193–203.

Hosokawa Y. and Kiyosawa K. 1983. Diurnal K^+ and anion transport in *Phaseolus* pulvini. Plant Cell Physiol. 24: 1065–1072.

Iglesias A. and Satter R. L. 1983. H^+ fluxes in excised *Samanea* motor tissue. II. Rhythmic properties. Plant Physiol. 72: 570–572.

Kiyosawa K. 1979. Unequal distribution of potassium and anions within the *Phaseolus* pulvinus during circadian leaf movement. Plant Cell Physiol. 20: 1621–1634.

Kiyosawa K. and Tanaka H. 1976. Change in potassium distribution in a *Phaseolus* pulvinus during circadian movement of the leaf. Plant Cell Physiol. 17: 289–298.

Kumon K. and Suda S. 1985. Changes in extracellular pH of the motor cells of *Mimosa pudica* L. during movement. Plant Cell Physiol. 26: 375–377

Lee J. D. and Lee T. D. 1982. Statistical and numerical methods in BASIC for biologists. Van Nostrand Reinhold Co, New York, 267 pp.

Marré E., Lado P., Rasi-Caldogno F., Colombo R. and de Michelis M. J. 1974. Evidence for the coupling of proton extrusion to K^+ uptake in pea internode segments treated with fusicoccin or auxin. Plant Sci. Lett. 3: 365–379.

Mayer W.-E. 1977. Kalium- und Chloridverteilung im Laminargelenk von *Phaseolus coccineus* L. während der circadianen Blattbewegung im tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel. Z. Pflanzenphysiol. 83: 127–135.

Mayer W.-E., Flach D., Raju M. V. S., Starrach N. and Wiech E. 1985. Mechanics of circadian pulvini movements in *Phaseolus coccineus* L. Shape and arrangement of motor cells, micellation of motor cellwalls, and bulk moduli of extensibility. Planta 163: 381–390.

Millet B. et Manachère G. 1983. Introduction à l'étude des rythmes biologiques. Vuibert, Paris, 88 pp.

Millet B., Coillot L. and Degli Agosti R. 1989. The rhythmic leaf movement following regeneration of partially excised pulvinus in *Phaseolus vulgaris* L. Plant Cell Physiol. 30: 643–648.

Ogier G., Bonnet B. et Tamini Z. 1987. Etude du rythme circadien de croissance de la tige de soja, relations entre feuilles, tiges et racines. Archives Sciences (Genève) 40: 307–318.

Satter R. L. and Galston A. W. 1981. Mechanisms of control of leaf movements. Ann. Rev. Plant Physiol. 32: 83–110.

Walker N. A. and Pitman M. G. 1976. Measurement of fluxes across membranes. In: Encyclopedia of plant physiology, N.S., vol. 2, part A: Cells. Lüttge M., Pitman M. G. eds. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.