

Étude comparée des effets de l'acide abscissique exogène sur la transpiration foliaire de cultivars de riz et de mil

Jean-François BOIS, Jacques DIZES et Pierre MOUTONNET

Résumé — L'application d'acide abscissique (ABA) exogène par voie racinaire à des plants de riz (*Oryza sativa* L.) et de mil (*Pennisetum glaucum* L.) a permis de mettre en évidence une différence interspécifique de réponse : la concentration minimale d'ABA provoquant une baisse de transpiration est de 10^{-8} à 10^{-7} M chez le riz contre 10^{-5} M chez le mil. Une différence intervariétale est également montrée chez le riz, où une variété aquatique se révèle plus sensible à l'ABA qu'une variété pluviale. La relation entre la sensibilité à l'ABA exogène et la résistance à la sécheresse est discutée.

Comparative study of the effects of exogenous abscisic acid on the foliar transpiration of rice and pearl millet cultivars

Abstract — The application of exogenous abscisic acid (ABA) to rice (*Oryza sativa* L.) and pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) plants by way of their roots demonstrates an interspecific difference in their response: the minimum concentration of ABA which causes a reduction in transpiration is 10^{-8} to 10^{-7} M for the rice compared with 10^{-5} M for the pearl millet. An intervarietal difference can also be seen in rice, where a lowland variety is revealed to be more sensitive to ABA than an upland variety. This study examines the relation between the sensitivity to exogenous ABA and drought resistance.

Abridged English Version — Abscisic acid (ABA) accumulates in the leaves of plants which undergo water stress. This response differs according to the species and genotypes ([1] to [4]). During water stress in cereals, it is noted that drought resistant varieties generally accumulate more ABA than sensitive varieties. This is the case for maize and sorghum ([5] to [8]). In pearl millet, ([1], [3]), varieties with a high accumulation power have a more stable yield. However, for rice, the reverse is true: the lowland varieties, which are more sensitive to dry conditions, accumulate more ABA than upland varieties ([2], [4]). The data for wheat are contradictory ([9], [10]).

Exogenous ABA has the same qualitative effects on plant transpiration as water stress ([11], [12]). The degree of stomatal closure is linked to the concentration of exogenous ABA ([13], [14]). It is applied to leaves excised [1], by injection into the stem [2] or by means of the roots ([13], [15]). Different genotype sensitivities to exogenous ABA have been found in wheat and rice [2].

Sensitivity to exogenous ABA is tested on the whole plant, by application at root system level, on two rice cultivars (one lowland type, the other upland type) and on four pearl millet populations.

The rice plants (*Oryza sativa* L.) cultivars IRAT 13 (upland type) and IR 5 (lowland type) are grown in controlled conditions: photoperiod 11 hrs. 30 min. with temperature 25°C and hygrometry 60%; 22°C and 80% at night. The millet plants. (*Pennisetum glaucum* L.), cultivars, HKP, ICMVIS 27 (drought susceptible) and ICMVIS 30 (drought resistant): (*Pennisetum violaceum*) the wild variety S 8549, are cultivated with a photoperiod of 12 hrs. temperature 28°C and relative humidity 60%; 24°C and 75% at night.

Note présentée par Jean-Louis BONNEMAIN.

0764-4469/93/03160157 \$ 2.00 © Académie des Sciences

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 37675 ex 1

Cote : B

21 AVR. 1993

V 20 37675 ex 1

The plants in the vegetative stage are placed in an experimental open circuit system described earlier ([13], [17]), which allows continuous measurement of the gas exchanges in aerated hydroponic cultivations. The lighting is at the rate $800 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The experiment consists, with the transpiration rate stationary, of bringing the plant root system into contact with a nutrient solution containing a determined concentration of abscisic acid, for the duration required to obtain a new transpiration equilibrium. The ABA (\pm *cis-trans* ABA, Sigma Chem) in an ethanol solution [18], is diluted in the nutrient solution to obtain concentrations between 10^{-8} and 10^{-4} M. Each experiment is repeated at least twice; only plants which had not been in contact with exogenous ABA were used.

In rice a concentration of 10^{-4} M of ABA results in the fast reduction of transpiration after a 20 min. period (*fig. 1*). After 3 hrs., the transpiration stabilizes and represents around 40% of the initial value. In millet, with the same concentration, the effect of the ABA can be seen after 2 hrs. The transpiration is progressively reduced to attain around 50% of the initial value in 5 hrs. The residual transpiration is linked, linearly, to the ABA concentration logarithm (*fig. 2*). A minimum concentration is required to obtain a reaction. The threshold value (defined for 100% transpiration) is 3.7×10^{-8} M of ABA for lowland rice, 2.8×10^{-7} M for upland rice and around 10^{-5} M for millet. No significant differences can be seen between the four pearl millet populations for the threshold value (*fig. 3*). The ABA concentration required to obtain a 50% reduction of transpiration differs between the two population groups: it is respectively 7.5 and 7.8×10^{-5} M for HKP and ICMVIS 30, and 1.27 and 1.45×10^{-4} M for ICMVIS 27 and S 8549.

The results demonstrate that the rice is more sensitive compared with the millet (the threshold concentration for millet is 270 times that of lowland rice). These results confirm the work quoted by Austin [2]. The two rice cultivars also show different sensitivities, the lowland type being the most sensitive. An analogy can be seen between the endogenous ABA accumulation in the two species and the sensitivity to exogenous ABA: the rice accumulates more ABA than the millet for the same water deficit ([1], [3]) and also shows a greater sensitivity to exogenous ABA. This analogy is also verified between the rice cultivars. However, it is not true for the pearl millet populations whose capacity for accumulating ABA is not known.

The comparison between two species which are adapted to very different environments such as pearl millet and rice, as well as between two rice cultivars adapted to contrasted types of cultivation, show that a low sensitivity to exogenous ABA may be an indicator of drought resistance. However, this conclusion cannot be extended to millet which shows a low varietal differentiation for this characteristic.

L'acide abscissique (ABA) s'accumule dans les feuilles des plantes soumises à un stress hydrique. Cette réponse diffère suivant les espèces et suivant les génotypes ([1] à [4]). De nombreux auteurs ont tenté de relier cette réponse à la résistance à la sécheresse. Chez les céréales, les variétés résistantes accumulent généralement plus d'ABA lors du stress hydrique que les variétés sensibles. C'est le cas du maïs et du sorgho ([5] à [8]), ainsi que du blé ([5], [9]) malgré des résultats contradictoires [10]. Chez le mil, ([1], [3]), les variétés à haut pouvoir d'accumulation auraient une plus grande stabilité de rendement, malgré le manque d'information concernant leur résistance à la sécheresse. Le riz semble se comporter différemment : les variétés aquatiques accumulent plus d'ABA que les variétés pluviales ([2], [4]).

L'ABA exogène a qualitativement les mêmes effets qu'un stress hydrique sur la transpiration d'un plant ([11], [12]). Le degré de fermeture stomatique est relié à la concentration en ABA exogène ([13], [14]). Des différences génotypiques de sensibilité à l'ABA exogène appliqué sur feuille excisée chez le blé, ainsi que par injection dans la tige chez le riz, ont été trouvées [2]. Peu d'expérimentations concernent la plante entière avec introduction de l'ABA par voie racinaire; il s'agit du riz [13] et du blé [15]. Pourtant, des travaux récents [16] mettent en avant l'hypothèse d'une intervention de l'ABA racinaire comme médiateur d'un signal de stress hydrique transmis aux parties aériennes de la plante.

On se propose d'éprouver sur plante entière, la sensibilité à l'ABA appliquée au niveau racinaire de deux cultivars de riz, l'un de type aquatique l'autre de type pluvial, et de quatre populations de mil choisies pour leur différence de rendement vis-à-vis d'une sécheresse de fin de cycle. Notre objectif est de vérifier s'il existe des différences de réponse au sein de chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES. — Les plants de riz (*Oryza sativa* L.), cultivars IRAT 13 de type pluvial et IR 5 de type aquatique, sont cultivés en conditions contrôlées : photopériode de 11 h 30 mn avec 25°C de température et 60 % d'hygrométrie; 22°C et 80 % la nuit. Les plants de mil, (*Pennisetum glaucum* L.), cultivar HKP adapté au Niger, ICMVIS 27 (cultivar sensible à une sécheresse de fin de cycle) et ICMVIS 30 (cultivar résistant); (*Pennisetum violaceum*) variété sauvage S 8549 récoltées au Mali, sont cultivés avec 12 h de photopériode, 28°C de température et 60 % d'humidité relative, 24°C et 75 % la nuit. Les cultures sont effectuées sur sable avec une solution nutritive de type Hoagland modifiée.

Les plants de surface foliaire comparable (environ 2 dm²) sont placés au stade végétatif dans un système expérimental à circuit ouvert décrit précédemment ([13], [17]) qui permet la mesure en continu des échanges gazeux en culture hydroponique aérée. L'éclaircissement est de 800 μM m⁻² s⁻¹. L'expérience consiste, en régime transpiratoire stationnaire, à mettre en contact le système racinaire du plant avec une solution nutritive contenant une concentration déterminée d'acide abscissique, pendant le temps nécessaire à l'obtention d'un nouvel équilibre transpiratoire. L'ABA (± *cis-trans* ABA, Sigma Chem.) est préparé en solution éthanolique [18], puis dilué dans la solution nutritive pour obtenir des concentrations comprises entre 10⁻⁸ et 10⁻⁴ M. Chaque concentration (4 pour le riz et 7 pour le mil) a été répétée au moins deux fois; seuls des plants n'ayant pas été en contact avec l'ABA exogène ont été utilisés.

RÉSULTATS. — La figure 1 montre l'évolution de la transpiration de plants de riz et de mil mis en contact avec une solution d'ABA à 10⁻⁴ M. Chez le riz, la transpiration diminue rapidement après un délai de 20 mn. Un état stationnaire est obtenu au bout de 3 h. La transpiration représente alors 40 % environ de la valeur initiale. Chez le mil, l'effet de l'ABA n'apparaît qu'au bout de 2 h. La transpiration diminue progressivement pour atteindre en 5 h, environ 50 % de la valeur initiale. Les autres cultivars éprouvés montrent le même type de réponse (résultats non présentés).

La figure 2 met en relation la transpiration relative obtenue en présence d'ABA, après établissement d'un état stationnaire (3 h pour le riz et 5 h pour le mil), avec la concentration en ABA. La transpiration résultante est liée linéairement au logarithme de la concentration d'ABA. Les droites correspondant aux deux cultivars de riz et celle calculée sur l'ensemble des quatre populations de mil, diffèrent sensiblement. Une concentration

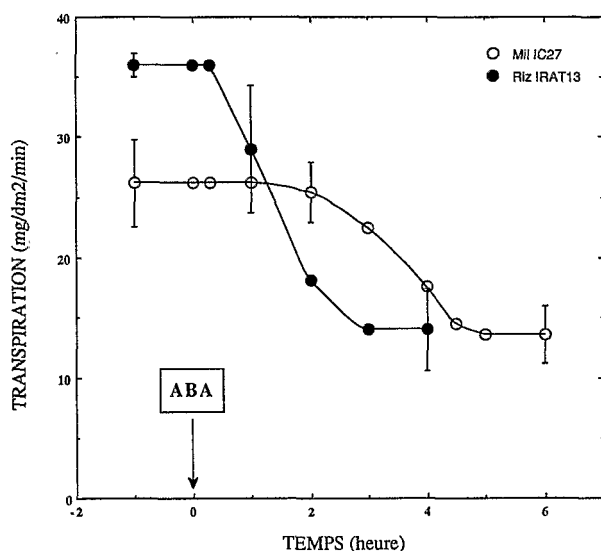


Fig. 1. — Évolution en fonction du temps de la transpiration de plants de riz et de mil, mis en contact avec une solution d'ABA (10^{-4} M). Temps 0 : Introduction d'ABA dans le milieu racinaire. Trois répétitions. Les barres verticales indiquent l'écart-type.

Fig. 1. — Time-course of transpiration of rice and pearl millet plants treated with 10^{-4} M ABA solution. Time 0: Application of ABA. Data are means of three replicates \pm s.d.

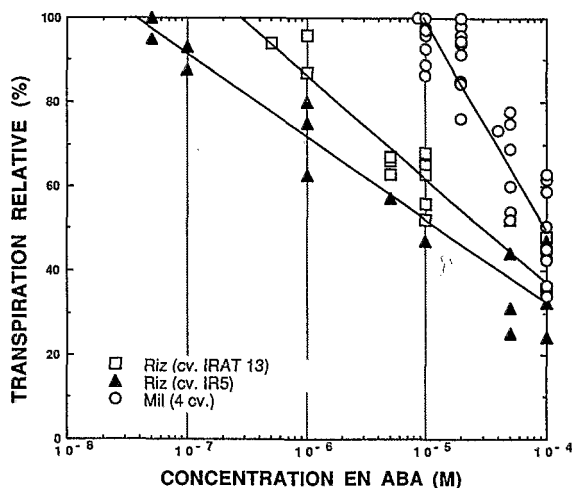


Fig. 2. — Relation entre la transpiration résiduelle après 3 h de contact avec l'ABA pour le riz et 5 h pour le mil, et la concentration en ABA de la solution nutritive. La transpiration est exprimée en pour cent de la valeur initiale. Chaque point représente un plant différent.

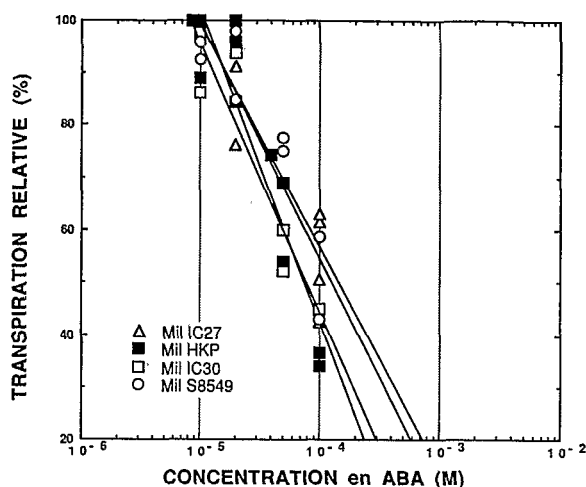
Fig. 2. — Relationship between transpiration rate and ABA concentration in the nutrient solution, after 3 hrs. of treatment for rice and 5 hrs. for pearl millet. Transpiration rate is expressed in per cent of initial value. Each point represents a different plant.

minimale est nécessaire pour obtenir une réaction. Cette valeur seuil (définie pour 100 % de transpiration) est de $3,7 \cdot 10^{-8}$ M pour le riz aquatique, de $2,8 \cdot 10^{-7}$ M pour le riz pluvial et de 10^{-5} M environ pour le mil. Les quatre populations de mil ne se différencient pas significativement pour la valeur seuil (fig. 3). La concentration d'ABA nécessaire à l'obtention d'une baisse de 50 % de transpiration diffère entre deux groupes de populations : elle est respectivement de $7,5$ et $7,8 \cdot 10^{-5}$ M pour HKP et ICMVIS 30, et $1,27$ et $1,45 \cdot 10^{-4}$ M pour ICMVIS 27 et S 8549.

DISCUSSION. — Le retard dans la réponse à l'ABA correspond au passage de la barrière racinaire et au transit de l'ABA dans le courant de transpiration jusqu'aux sites d'action, les cellules de garde des stomates. Le flux transpiratoire du riz est plus élevé que celui du mil ($36 \text{ mg H}_2\text{O dm}^{-2} \text{ mn}^{-1}$ contre 26). En absence de dosage de l'ABA passant effectivement dans le xylème, la comparaison de la sensibilité à l'ABA des deux espèces est sans doute simplificatrice. En effet, l'ABA peut pénétrer différemment, être métabolisé plus ou moins rapidement ou être piégé le long du parcours. L'hypothèse d'une action indirecte par inhibition des cytokinines racinaires n'est pas exclue [19]. Cependant

Fig. 3. — Relation entre la transpiration résiduelle après 5 h de contact avec l'ABA et la concentration en ABA de la solution nutritive, pour quatre populations de mil.

Fig. 3. — Relationship between transpiration rate and ABA concentration in the nutrient solution for four pearl millet cultivars.



Zhang [12] a montré qu'on ne peut distinguer l'effet sur la conductance foliaire, de l'ABA fourni aux racines de celui généré par un dessèchement du sol. D'autre part, Davies [15] trouve des délais du même ordre que nous (1 h) entre l'application d'ABA sur les racines de blé et l'augmentation de l'ABA foliaire. Les résultats présentés concernent une réaction intégrée de la plante et mettent en évidence une plus grande sensibilité du riz par rapport au mil. Ils vont dans le sens des travaux cités par Austin [2] : sur feuilles excisées, le mil nécessite une dose 400 fois plus forte d'ABA que le riz pour réduire la transpiration de 50 %; dans notre cas, ce facteur est au plus, de 11 pour la concentration à 50 % et de 270 pour la concentration seuil. Cette différence est vraisemblablement liée au mode d'application de l'ABA.

On note une analogie entre le taux d'accumulation d'ABA endogène des deux espèces et la sensibilité à l'ABA exogène : le riz accumule plus d'ABA que le mil pour le même déficit hydrique ([1], [3]) et manifeste aussi une plus grande sensibilité à l'ABA exogène. C'est également le cas entre cultivars de riz, où les variétés aquatiques accumulent plus d'ABA que les pluviales [4]. Cependant, cette relation n'est pas établie pour le mil car les taux d'accumulation des populations étudiées ne sont pas connus.

La comparaison entre mil et riz, espèces adaptées à des milieux très différentes, ainsi qu'entre cultivars de riz adaptés à des types de culture contrastés, semble indiquer qu'une faible sensibilité à l'ABA exogène constitue un indice de résistance à la sécheresse. Cependant, cet indice ne paraît pas applicable au mil : ICMVIS 27, classée comme peu résistante à une sécheresse de fin de cycle, se révèle peu sensible à l'ABA; quant à la population la moins sensible au test (S8549), ses caractéristiques sont inconnues. Les différences de réponse observées sont faibles. Il est probable que les populations de mil étudiées ici ne présentent pas une diversité suffisante de comportement vis-à-vis de la sécheresse. Les expérimentations agronomiques faites par ailleurs, montrent une difficulté à hiérarchiser les populations sur un critère de rendement relatif obtenu en conditions hydriques limitantes. Il conviendrait de disposer de cultivars de mil bien caractérisés ou d'éprouver d'autres espèces connues pour leur résistance ou pour leur sensibilité à la sécheresse, afin de valider cet indice dont l'intérêt repose dans sa relative facilité de mise en œuvre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] S. A. QUARRIE, *Abscisic acid*, Addicot éd., 1983, p. 365.
- [2] R. B. AUSTIN, I. E. HENSON et S. A. QUARRIE, *Drought resistance in crops with emphasis on rice*, Irri éd., 1982, p. 171.
- [3] I. E. HENSON, V. MAHALAKSHMI, F. R. BIDINGER et G. ALAGARSWANY, *J. Exp. Bot.*, 32, 1981, p. 899-910.
- [4] E. HENSON, *Ann. Bot.*, 50, 1982, p. 9-24.
- [5] S. A. QUARRIE, *Environmental stress in plants*, Cherry éd., 1989, p. 28-37.
- [6] S. PEKIC et S. A. QUARRIE, *J. Plant Physiol.*, 127, 1987, p. 203-217.
- [7] A. LARQUE-SAAVEDRA et R. L. WAIN, *Ann. Appl. Biol.*, 83, 1976, p. 291-297.
- [8] T. KANNANGARA, R. C. DURLEY, G. M. SIMPSON et D. G. STOUT, *Can. J. Plant Sci.*, 62, 1982, p. 317-330.
- [9] P. INNES, R. D. BLACKWELL et S. A. QUARRIE, *J. Agric. Sci. Camb.*, 102, 1984, p. 341-351.
- [10] S. A. QUARRIE, *Plant Cell Envir.*, 4, 1981, p. 147-151.
- [11] A. NORDIN, *Physiol. Plant.*, 38, 1976, p. 233-239.
- [12] J. ZHANG et W. J. DAVIES, *Plant Cell Envir.*, 13, 1990, p. 277-285.
- [13] J.-F. BOIS, J. DIZES et G. LASCEVE, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 305, série III, 1987, p. 449-452.
- [14] T. A. MANSFIELD et C. J. ATKINSON, *Stress responses in plants*, Adaptation and acclimation mechanisms, Alscher et Cumming éd., 1990, p. 241-264.
- [15] W. J. DAVIES, J. L. RODRIGUEZ et E. L. FISCUS, *Plant Cell Envir.*, 5, 1982, p. 485-493.
- [16] J. ZHANG, U. S. SCHURR et W. J. DAVIES, *J. Exp. Bot.*, 38, 1987, p. 1174-1181.
- [17] G. LASCEVE et Ph. COUCHAT, *Ann. Agron.*, 31, 1980, p. 273-283.
- [18] K. J. BRADFORD, T. D. SHARKEY T. D. et D. FARQUHAR, *Plant Physiol.*, 72, 1983, p. 245-250.
- [19] P. G. BLACKMAN et W. J. DAVIES, *J. Experim. Bot.*, 36, 1985, p. 39-48.

Équipe Associée CEA-CIRAD-ORSTOM, Section de Physiologie Végétale,
Département de Physiologie Végétale et Écosystèmes,
Centre de Cadarache, 13108 Saint-Paul-Lez-Durance Cedex, France.