

Effet de l'acidité et des types d'azote sur la formation d'aérenchymes chez le riz

B.G. ZHANG, P. COUCHAT, M. PUARD (1)

RÉSUMÉ – Nous avons analysé sur des variétés aquatiques et pluviales de riz (*Oryza sativa* L.) l'effet complémentaire de différentes sources d'azote (nitro-ammoniacale, nitrique et ammoniacale), de la carence en azote et de l'acidité (pH 4,0) sur le développement d'aérenchymes dans les racines. Les

existait des exceptions. Hormis l'inondation, d'autres contraintes peuvent influencer le développement d'aérenchymes : l'acidité (PUARD *et al.*, 1989), la nutrition minérale, mais plus particulièrement la nutrition azotée (KONINGS et VERSCHUREN, 1980 ; SMIRNOFF et CRAWFORD, 1983 ; DREW *et al.* 1989)

Concentrations des éléments majeurs des solutions utilisées, exprimées en millimoles par litre.

Type de solution	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	Pi	K ⁺	Ca ₂ ⁺	Mg ₂ ⁺	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Na ⁺
NO ₃ ⁻ et NH ₄ ⁺	0,88	6,27	1,76	4,24	2,34	0,88	1,32	0,14	0,14
NO ₃ ⁻ seul	0	7,15	1,76	4,24	2,78	0,88	0,88	0,14	0,14
NH ₄ ⁺ seul	7,15	0	1,76	3,52	2,34	0,88	4,24	4,81	0,14
Sans azote	0	0	1,76	4,40	2,34	0,88	1,32	4,81	0,14

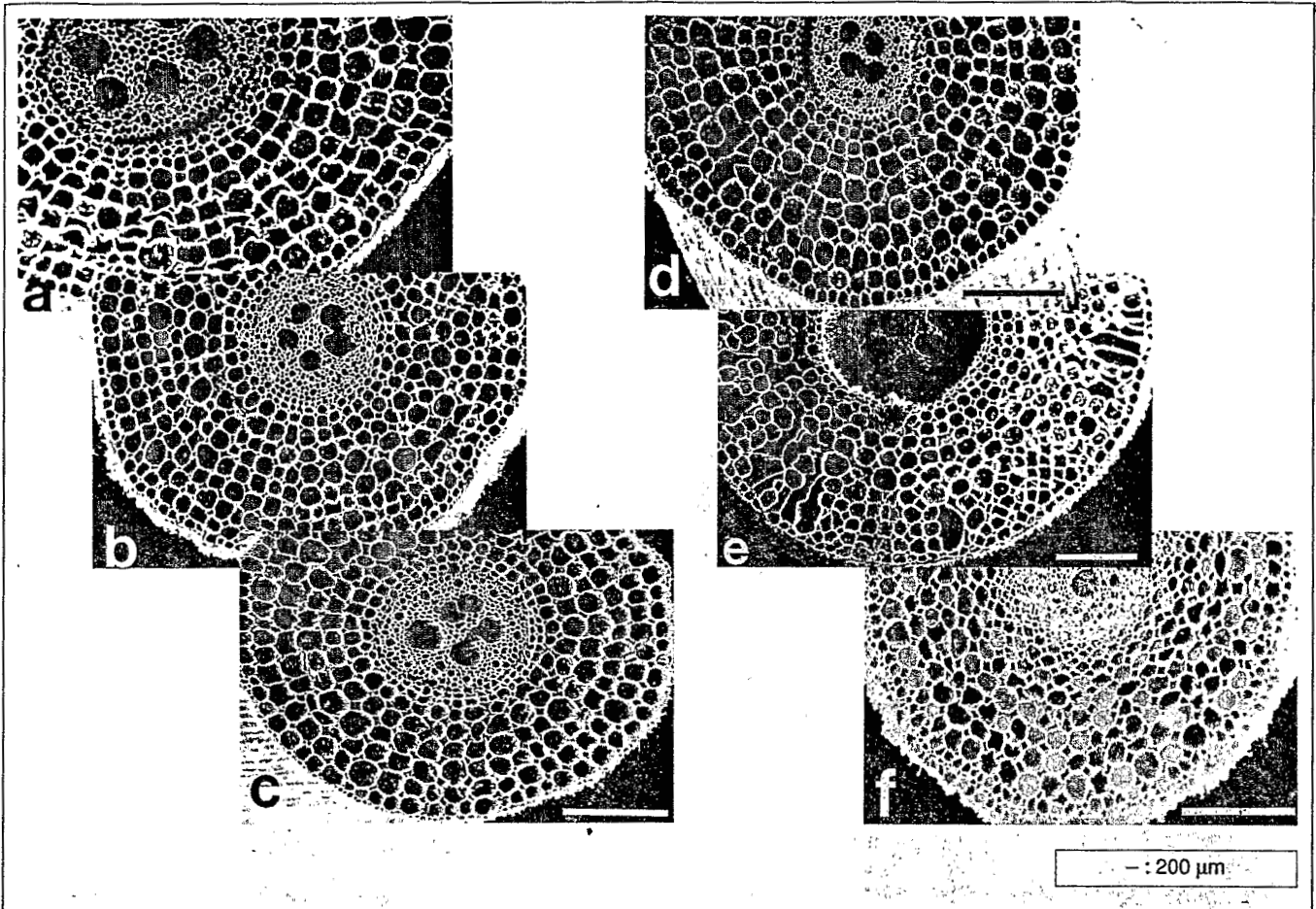


Figure 1. Coupes transversales à 1-2 cm de l'apex (a, b, c, d) ou à mi-longueur (e, f) des racines adventives en culture hydroponique avec $0,88 \text{ mmol l}^{-1}$ de NH_4^+ et $6,27 \text{ mmol l}^{-1}$ de NO_3^- .

La solution nutritive est barbotée par l'air, le pH est ajusté à 5,5.

Variétés pluviales : IAO (a), Moroberekan (c, e) ; variétés aquatiques : Rojofotsy (b), Teksichut (d, f).



Figure 5. Coupe transversale à mi-longueur des racines adventives d'une variété aquatique en culture hydroponique avec $0,88 \text{ mmol l}^{-1}$ de NH_4^+ et $6,27 \text{ mmol l}^{-1}$ de NO_3^- .

La solution nutritive est barbotée par l'azote, le pH est ajusté à 5,5.

Figure 6. Coupe transversale à mi-longueur des racines adventives d'une variété pluviale en culture hydroponique avec $0,88 \text{ mmol l}^{-1}$ de NH_4^+ et $6,27 \text{ mmol l}^{-1}$ de NO_3^- .

La solution nutritive est barbotée par l'azote, le pH est ajusté à 4,0.

Selon les résultats obtenus chez le tournesol et chez le maïs (CAMPBELL et DREW, 1983), l'éthylène est considéré comme la cause de la formation d'aérénchymes. Or, il a été montré chez le riz que l'éthylène n'avait aucun effet sur le développement d'aérénchymes (JACKSON *et al.*, 1985). La déficience en azote, qui provoque la formation d'aérénchymes, n'augmente pas la production de l'éthylène (DREW *et al.*, 1989). En revanche, l'acidification cytoplasmique

pourrait être la cause directe du développement d'aérénchymes en cas d'hypoxie et de carence en azote.

Différence de l'acidification cytoplasmique entre variétés

De même que pour les espèces marécageuses (SMITH et AP REES, 1979), chez le riz, les principaux produits de la

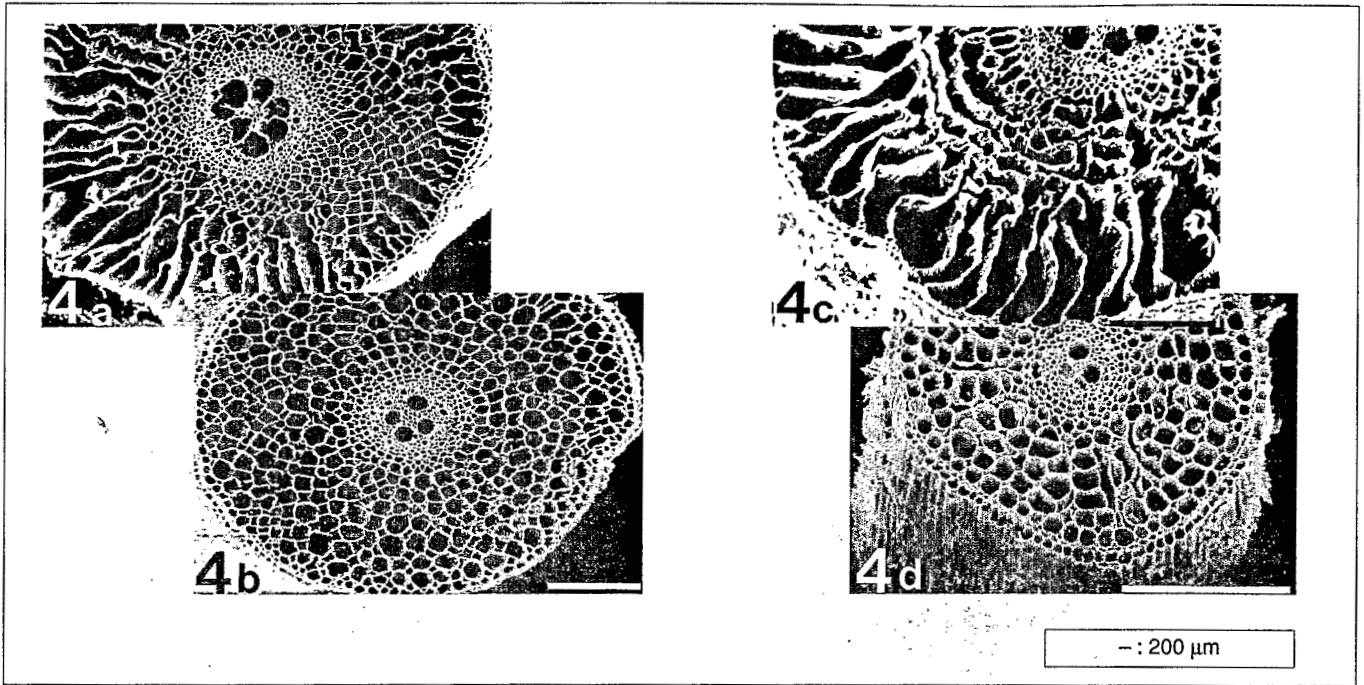


Figure 4. Coupes transversales à mi-longueur des racines adventives en culture hydroponique carencée en azote. La solution nutritive est barbotée par l'azote, le pH est ajusté à 5,5. Variétés pluviales : IAC (a), Moroberekan (c) ; variétés aquatiques : Rojofotsy (b), Teksichut (d).

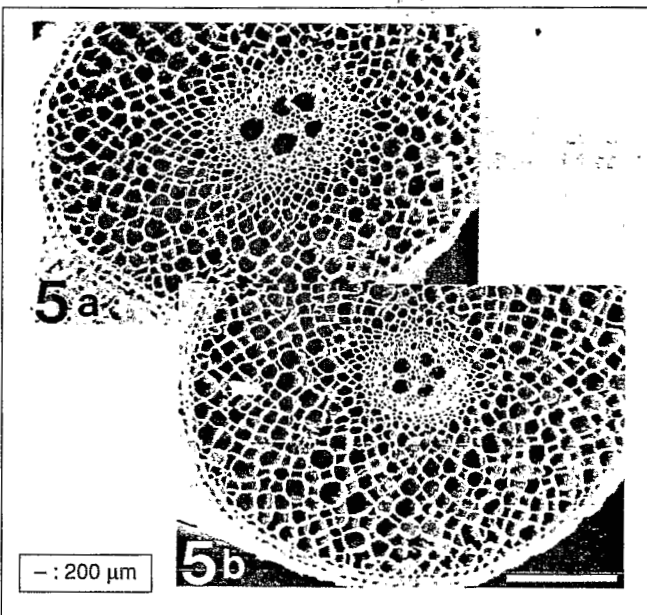


Figure 5. Coupes transversales à mi-longueur des racines adventives en culture hydroponique avec $7,15 \text{ mmol l}^{-1}$ de NO_3^- . La solution nutritive est barbotée par l'azote, le pH est ajusté à 5,5. Variété pluviale : Moroberekan (a) ; variété aquatique : Teksichut (b).

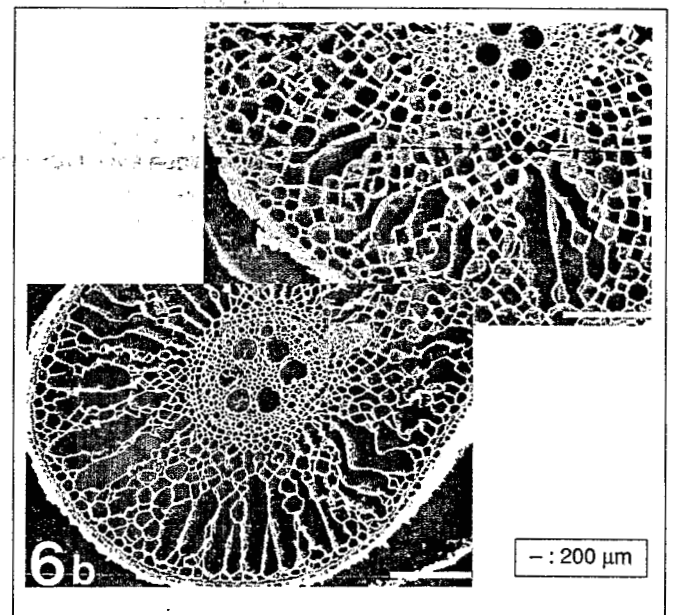


Figure 6. Coupes transversales à mi-longueur des racines adventives en culture hydroponique avec $7,15 \text{ mmol l}^{-1}$ de NH_4^+ . La solution nutritive est barbotée par l'azote, le pH est ajusté à 5,5. Variété pluviale : Moroberekan (a) ; variété aquatique : Teksichut (b).

fermentation sont l'éthanol (PEDRAZZINI ET MCKEE, 1984), l'alanine, le succinate et l'acide lactique (MENEGUS *et al.*, 1988). L'accumulation de l'acide lactique produit plus de protons par mole d'ATP fourni que l'accumulation des trois autres substances (ROBERTS, 1988). Dans les racines de maïs

mutant, une forte fermentation lactique augmente l'acidification cytoplasmique en cas d'hypoxie (ROBERTS, 1988). Contrairement au blé, le riz accumule moins d'acide lactique et plus de succinate, et l'acidification cytoplasmique est moins grande (MENEGUS *et al.*, 1988). Donc, la réduction de

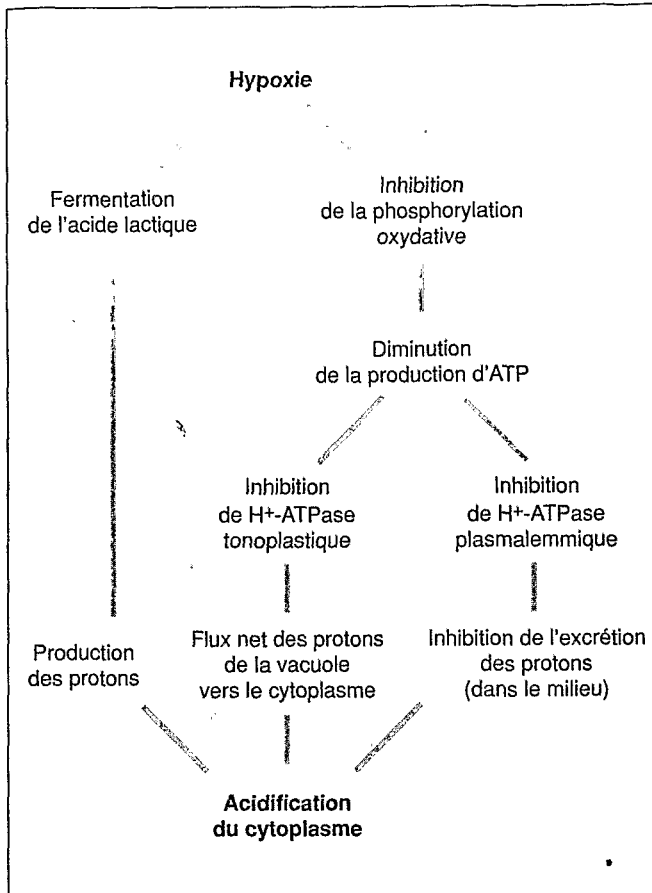


Figure 7. Influence de l'hypoxie sur le pH cytoplasmique (d'après ROBERTS, 1988, modifié).

l'acidification du cytoplasme consiste à remplacer autant que possible la fermentation lactique par d'autres voies respiratoires.

On peut avancer l'hypothèse d'une fermentation lactique plus forte chez les variétés pluviales que chez les variétés aquatiques. Cela expliquerait le fait que le développement d'aérénchymes soit peu influencé par la déficience en azote chez les variétés aquatiques.

Reçu le 21 septembre 1990.

Accepté le 22 mars 1991.

Références bibliographiques

- ARMSTRONG W., 1979. Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.*, 7 : 225-332.
- CAMPBELL R., DREW M.C., 1983. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. *Planta*, 157 : 350-357.
- DREW M.C., HE C.J., MORGAN P.W., 1989. Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen—or phosphate—starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. *Plant Physiol.*, 91 (1) : 266-271.
- EL-AISHY S.M., 1979. Effect of water regime on growth, yield and anatomical root structure of rice plants. *J. Agron. Crop Sci.*, 148 : 310-317.
- HOOKE D.D., 1984. Adaptations to flooding with fresh water. *In* : *Flooding and plant growth*, Ed. T.T. Kozlowski, Orlando, Academic Press, p. 265-289.
- JACKSON M.B., FENNING T.M., JENKINS W., 1985. Aerenchyma (gas-space) formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. *J. Exp. Bot.*, 36 (171) : 1566-1572.
- KARLSSON P.E., SCHWARTZ A., 1988. Characterization of the effects of metabolic inhibitors, ATPase inhibitors and a potassium-channel blocker on stomatal opening and closing in isolated epidermis of *Commelina communis* L., *Plant Cell Environ.*, 11 : 165-172.
- KONINGS H., VERSCHUREN G., 1980. Formation of aerenchyma in roots of *Zea mays* in aerated solutions, and its relation to nutrient supply. *Physiol. Plant.*, 49 : 265-270.
- MENEGUS F., CATTARUZZA A., CHERSI A., SELVA A., FRONZA G., 1988. Production and organ distribution of succinate in rice seedlings during anoxia. *Physiol. Plant.*, 74 : 444-449.
- PEDRAZZINI F.R., MCKEE K.L., 1984. Effect of flooding on activities of soil dehydrogenases and alcohol dehydrogenase in rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 30 (3) : 359-366.
- PUARD M., COUCHAT P., LASCEVE G., 1989. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa* L.) aux contraintes du milieu. I. Modification anatomique des racines. *L'Agron. Trop.*, 44 (3) : 165-171.
- ROBERTS J.K.M., 1988. Cytoplasmic acidosis and flooding tolerance in crop plants. *In* : *The ecology and management of wetland*. Ed. Hook D.D., Charleston, Etats-Unis, p. 392-397.
- ROBERTS J.K.M., ANDRADE F.H., ANDERSON I.C., 1985. Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. *Plant Physiol.*, 77 (2) : 492-494.
- SCHALLER G.E., SUSSMAN M.R., 1988. Phosphorylation of the plasma-membrane H⁺-ATPase of oat roots by a calcium-stimulated protein kinase. *Planta*, 173 (4) : 509-518.
- SMIRNOFF N., CRAWFORD R.M.M., 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann. Bot.*, 51 (2) : 237-249.
- SMITH A.M., AP REES T., 1979. Pathways of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. *Planta*, 146 (3) : 327-334.
- TERASHIMA K., HIRAOKA H., NISHIYAMA I., 1987. Varietal difference in the root of rice plant. I. Varietal difference in the morphology of crown root. *Jpn J. Crop Sci.*, 56 (4) : 521-529.
- ZHANG B.G., PUARD M., COUCHAT P., 1990. Effect of hypoxia, acidity and nitrate on inorganic nutrition in rice plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 28 (5) : 655-661.

Summary

ZHANG B.G., COUCHAT P., PUARD M. – The effect of acidity and nitrogen forms on aerenchyma formation in rice.

The authors have analysed the complementary effect of different nitrogen forms (nitrate ammonium, nitrate and ammonium nitrogen), nitrogen deficiency, and acidity (pH 4) on the development of aerenchymas in the root of lowland and upland rice (*O. sativa*) varieties. Experiments were carried out on 30-day old plants grown in hydroponics. After a 10-day treatment the development of aerenchymas in young roots was analysed. In an aerated solution, lowland rice varieties did not develop more aerenchymas than did upland rice varieties but the good development of their root cortex made them more adaptable to flooding. Air cell formation in the upland rice varieties was caused by the lack of nitrate; it was also promoted by the high acidity. The lowland rice variety developed less aerenchymas than did the upland rice variety in case of nitrogen deficiency and in case of acidity. We hypothesize that the cytoplasm acidification might be the direct cause of aerenchyma development and that it is less important in lowland rice varieties than in upland rice varieties.

Key words: *Oryza sativa* L., nitrogen nutrition, cytoplasm acidification, hypoxia, aeriferous space.

Resumen

ZHANG B.G., COUCHAT P., PUARD M. – Efecto de la acidez y de los tipos de nitrógeno sobre la formación de aerénquimas en el arroz.

Hemos analizado en variedades de arroz acuático y de arroz de secano (*Oryza sativa* L.) el efecto complementario de diferentes fuentes de nitrógeno (nitroamoniaco, nítrico y amoniaco), de la carencia de nitrógeno y de la acidez (pH 4,0) sobre el desarrollo de aerénquimas en las raíces. Los experimentos fueron llevados a cabo en plántulas de 30 días en cultivo hidropónico. Al cabo de 10 días de tratamiento, se analiza el desarrollo de aerénquimas en raíces nuevas. En solución aireada, las variedades de arroz acuático no tienen más aerénquimas que las variedades de arroz de secano, sin embargo el buen desarrollo del cortex de la raíz permite una mejor adaptación en caso de inundación. La formación de los claros de la variedad de secano se debe a la ausencia de nitrato y es estimulada por una fuerte acidez. La variedad de arroz acuático tiene menos aerénquimas que la variedad de secano en caso de carencia de nitrógeno y en caso de fuerte acidez. Proponemos como hipótesis que la acidificación del citoplasma bien podría ser la causa directa del desarrollo de aerénquimas y que es más baja en las variedades de arroz acuático que en las variedades de secano.

Palabras-clave: *Oryza sativa* L., nutrición nitrogenada, acidificación citoplásmica, hipoxia, espacio aerífero.