

Réponse du riz à l'application d'acide abscissique exogène. Fermeture stomatique et enroulement foliaire

Jean-François BOIS, Jacques DIZES et Gérard LASCÈVE

Résumé — L'acide abscissique (ABA) appliqué au niveau racinaire chez le riz, induit une fermeture stomatique rapide, mais il ne provoque aucun enroulement foliaire. La turgescence des cellules bulliformes n'est pas contrôlée par l'ABA.

Effect of exogenous abscisic acid (ABA) on rice plant. Stomatal closure and leaf rolling

Abstract — Exogenous application of ABA induces a fast stomatal closure but it does not induce the leaf rolling. ABA does not control the regulation of turgor pressure of bulliform cells.

Chez de nombreuses graminées et plus particulièrement chez le riz ([1], [2]), l'enroulement foliaire est un symptôme caractéristique de déficit hydrique. Il permet à la plante de limiter à la fois la quantité d'énergie lumineuse reçue et les pertes en eau. Un indice d'enroulement foliaire est utilisé pour caractériser l'état hydrique des plantes [2].

Ce mouvement du limbe est provoqué par la perte de turgescence des cellules bulliformes ([3], [4]), grosses cellules épidermiques placées en files longitudinales à la face adaxiale du limbe, entre les nervures secondaires (*fig. 1*).

D'autre part, le riz présente une forte capacité à accumuler de l'acide abscissique (ABA) lors d'un stress hydrique. Il est établi que cette accumulation précède la fermeture stomatique et l'enroulement foliaire [5]. L'ABA qualifié « d'hormone de stress » [6] a un rôle bien démontré dans la perte de turgescence des cellules de garde [7] par stimulation des efflux de potassium [8]. On sait par ailleurs que l'ABA inhibe le processus de déroulement des jeunes feuilles des plantes herbacées [9] dans lequel interviennent les cellules bulliformes [4]. Il induit la fermeture des folioles de *Cassia* comme celle des pinnules de *Mimosa pudica* [10] dont les mouvements sont également commandés par des changements de turgescence de cellules motrices.

Par contre, l'action de l'ABA sur la perte de turgescence des cellules bulliformes du riz n'est pas connue. On a donc comparé l'effet de l'ABA exogène appliqué au niveau racinaire, chez le riz, sur deux types de cellules réagissant aux changements de turgescence par des mouvements : les cellules de garde des stomates et les cellules bulliformes.

MATÉRIEL ET MÉTHODE. — Les plants de riz (*Oryza sativa* L., variété IRAT 13, de type pluvial) sont cultivés en conditions contrôlées (photopériode de 11 h 30) avec un éclairage de $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (rayonnement photosynthétiquement actif), une température de 25°C et une hygrométrie de 60%. L'alimentation minérale est fournie par une solution nutritive de type Hoagland.

Les expériences sont conduites dans une cellule de mesure à circuit ouvert, dérivée d'un modèle décrit précédemment [11]. Le compartiment foliaire, d'un volume de 16 l, permet de maintenir en conditions contrôlées un plant au stade du tallage (30 à 40 jours après semis). L'humidité de l'air qui traverse la cellule est mesurée en continu par un hygromètre à point de rosée (EG & G 660). La transpiration du plant est calculée par différence entre la teneur en eau de l'air entrant et celle de l'air sortant de la cellule de mesure. Il est possible de remplacer rapidement la totalité de la solution nutritive du compartiment racinaire.

Note présentée par Alexis MOYSE.

0249-6313/87/03050449 \$2.00 © Académie des Sciences

Fonds Documentaire IRD



010024987

Fonds Documentaire IRD

Cote : B*24987 Ex : 1

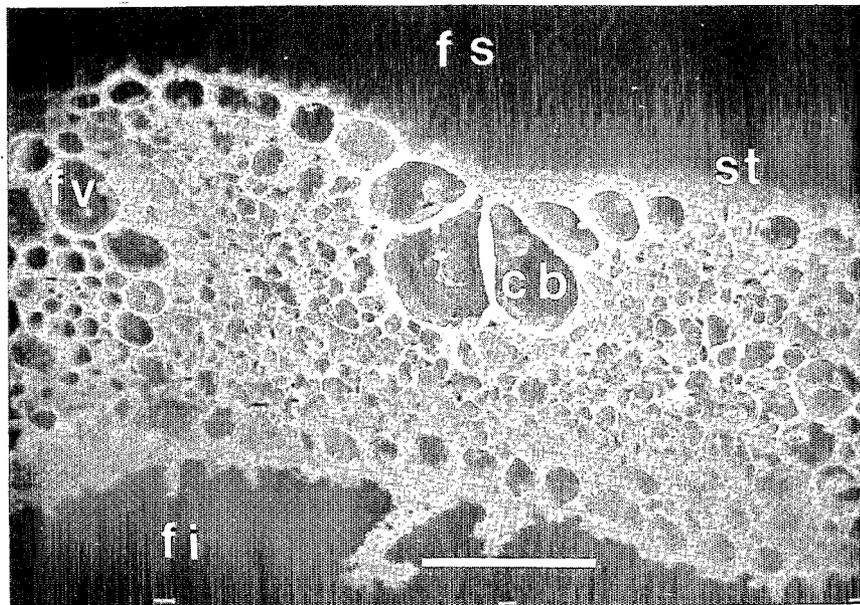


Fig. 1. — Coupe du limbe d'une feuille de riz (IRAT 13). Photographie obtenue en microscopie à balayage (Jeol JSM T20). La barre indique 50 μ . c. b., cellules bulliformes; s. t., stomate; f. s., face adaxiale; f. i., face abaxiale; f. v., faisceau vasculaire.

Fig. 1. — Transverse view of rice leaf (IRAT 13) obtained by scanning electron microscopy (Jeol JSM T20). Bar equals 50 μ . c. b., bulliform cells; s. t., stomata; f. s., adaxial face; f. i., abaxial face; f. v., vascular bundle.

L'expérience consiste à mettre un plant en contact pendant 3 h avec une solution nutritive contenant une concentration connue d'ABA. Le changement de solution est effectué au cours de la période diurne dès qu'un régime transpiratoire stationnaire est atteint. L'état d'enroulement des feuilles est contrôlé visuellement selon une échelle allant de 1 (feuille déroulée) à 5 (feuille complètement enroulée) [2].

L'ABA (\pm *cis-trans* ABA, Sigma Chem. Co.) est préparé en solution éthanolique [12] puis dilué dans la solution nutritive pour obtenir des concentrations comprises entre 10^{-4} et 10^{-7} molaire. L'expérience est répétée au moins deux fois pour chaque concentration.

RÉSULTATS ET DISCUSSION. — Sur la figure 2, la transpiration est exprimée en valeurs relatives par rapport à la valeur atteinte juste avant le changement de solution nutritive. La transpiration diminue après un délai de 20 à 50 mn, d'autant plus court que la concentration en ABA est plus élevée (fig. 2). Après 3 h de traitement, celle-ci se stabilise à un niveau qui dépend de la concentration en ABA utilisée : à 10^{-4} M d'ABA, il représente 40% de la valeur initiale et 90% à 10^{-6} M. L'évolution de la transpiration obtenue avec 10^{-7} M est confondue avec celle du témoin. Sous lumière, cet état stationnaire se maintient, même après une photopériode, tant que le plant reste en contact avec la solution d'ABA.

Quelle que soit la concentration utilisée, on n'observe aucun enroulement foliaire. A l'inverse, les feuilles s'enroulent (indice 3 à 4) lorsqu'une contrainte hydrique appliquée au niveau racinaire par diminution de la teneur en eau du sol provoque une réduction de transpiration comparable à celle obtenue avec 10^{-4} M d'ABA [13]. De même, l'adjonction de polyéthylène glycol dans la solution nutritive (résultats non publiés) entraîne aussi un enroulement. Enfin, sur feuilles excisées, l'augmentation de la concentration en ABA (10^{-3} M) ou celle de la durée de traitement (jusqu'à 24 h) ne provoquent pas d'enroulement. L'absence d'enroulement ne semble due ni à un effet de seuil, ni à un temps d'accumulation.

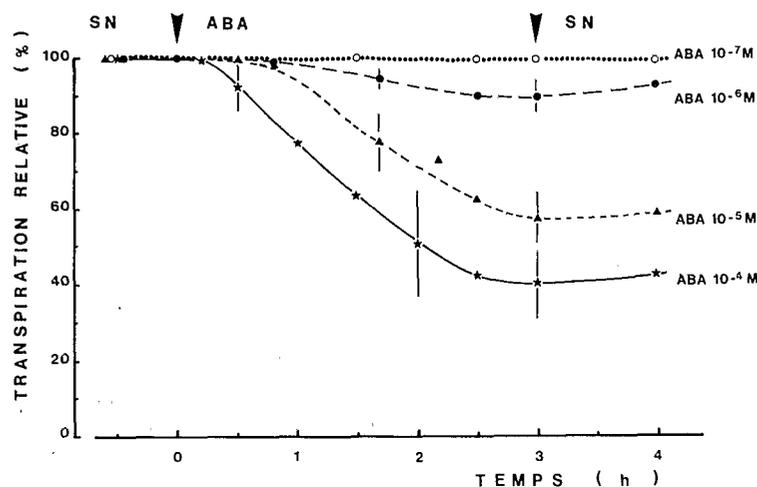


Fig. 2. — Évolution de la transpiration de plants de riz (IRAT 13) soumis à différentes concentrations d'ABA. Chaque courbe est la moyenne d'au moins deux répétitions. La valeur 100% correspond à une transpiration moyenne avant traitement de $31 \pm 4,5 \text{ mg dm}^{-2} \text{ mn}^{-1}$. SN: solution nutritive, ABA: solution nutritive + ABA.

Fig. 2. — Evolution of transpiration of rice plant treated with different solutions of ABA. Means of two replicates at least. 100% value represents $31 \pm 4.5 \text{ mg dm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ of transpiration rate. SN: nutrient solute. ABA: nutrient solution with ABA.

L'action de l'ABA sur la perméabilité hydraulique ou minérale des racines n'est pas clairement établie [10]. Cependant, un essai préliminaire sur plantule entière de tournesol n'a pas permis de déceler de retard entre les diminutions de transpiration et d'absorption racinaire, donc de déficit hydrique. Un résultat identique a été obtenu sur le blé par Davies [14]. De plus, cet auteur montre qu'en présence d'ABA exogène, les feuilles de blé accumulent l'ABA simultanément à la réduction de transpiration avec un délai comparable à celui observé ici chez le riz. A partir d'expérimentations réalisées sur protoplastes de cellules de garde [15], sur lambeaux d'épiderme [16] ou sur feuilles [17], l'action de l'ABA sur le mouvement stomatique semble bien établie. En admettant que chez le riz comme chez le blé l'ABA s'accumule dans l'ensemble de la feuille, l'absence d'enroulement semble indiquer que les cellules bulliformes ne disposent pas, comme les cellules de garde ([15], [16]), des récepteurs plasmalemmiques spécifiques de l'ABA, ou bien que ceux-ci sont inactifs ou encore que le contrôle de la turgescence de ces cellules est particulier.

Lors d'un stress hydrique, le mécanisme d'enroulement s'explique par la diminution de volume des cellules bulliformes ([1], [3]), liée à une perte de turgescence et donc à une fuite d'eau plus rapide que celle des tissus environnants, soit en direction de l'atmosphère, soit en direction du mésophylle.

Takeoka [18] estime que la perte d'eau par transpiration est plus grande dans les zones intercostales de l'épiderme, où se situent les stomates et les cellules bulliformes (fig. 1), que dans les zones costales surmontant les nervures, et que cette différence provoque l'enroulement foliaire. Mais lorsque les stomates se ferment, cette différence tend à s'annuler. Or, en cas de stress hydrique, l'enroulement foliaire commence après le début de la fermeture stomatique ([5], alors que la chute de transpiration atteint déjà près de 20% chez la variété IRAT 13 et plus de 50% chez IR 5 [13]). Ce différentiel de transpiration ne peut donc expliquer à lui seul ce phénomène.

Pour Willmer [4], les cellules bulliformes servent au stockage de l'eau. On peut remarquer, en effet, sur les coupes de limbe (fig. 1), qu'elles occupent une proportion importante de la surface totale d'une section complète entre deux nervures (plus de 12%). Lors du déficit hydrique, il est possible que cette eau contribue au maintien du fonctionnement du mésophylle par redistribution interne provoquée par un gradient de potentiel hydrique entre les cellules bulliformes et le mésophylle : ce dernier peut stocker des assimilats photosynthétiques contrairement aux cellules bulliformes dépourvues de chloroplastes (l'absence de chloroplastes a été contrôlée en microscopie par fluorescence, résultat non présenté). Sous réserve de vérifier l'existence de ce gradient de potentiel, le dégonflement des cellules bulliformes pourrait s'expliquer par un transfert d'eau vers le mésophylle. Cette hypothèse s'accorde d'ailleurs avec le fait que les cellules bulliformes présentent une plus grande surface d'échange avec le mésophylle qu'avec l'extérieur de la feuille (fig. 1).

Dans les deux hypothèses, l'enroulement foliaire ne serait qu'un mécanisme hydropassif mais il reste à expliquer la reprise de turgescence des cellules bulliformes lors de la réhydratation de la plante. Les différences variétales constatées à propos de ce phénomène ([13], [18]) font penser à un mécanisme adaptatif important puisque chez les variétés de type pluvial, l'enroulement foliaire est plus précoce et débute avec un potentiel foliaire moins négatif que chez les variétés de type irrigué.

Note reçue le 25 mai 1987, acceptée le 31 juillet 1987.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] W. R. JORDAN, *Limitation to efficient water use in crop production*, TAYLOR, JORDAN et SINCLAIR éd., 1982.
- [2] J. C. O'TOOLE, *Crop Science*, 18, 1978, p. 873-876.
- [3] J. E. BEGG, *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, TURNER et KRAMER éd., 1980.
- [4] C. M. WILLMER, *Stomata*, Longman, 1983, p. 17.
- [5] I. E. HENSON, *Ann. Bot.*, 1982, p. 9-24.
- [6] W. J. DAVIES et coll., *Aust. J. Plant Physiol.*, 13, 1986, p. 105-125.
- [7] T. A. MANSFIELD, *Phil. Trans. R. Soc. Lon.*, 273, 1976.
- [8] E. A. C. MACROBBIE, *J. Exp. Bot.*, 35, 1984, p. 707-726.
- [9] L. BEEVERS et coll., *Planta*, 90, 1970, p. 284-294.
- [10] R. F. M. VAN STEVENINCK et M. E. VAN STEVENINCK, *Abscicic acid*, Addicott, 1983, p. 173-235.
- [11] G. LASCÈVE et Ph. COUCHAT, *Ann. Agron.*, 31, 1980, p. 273-283.
- [12] K. J. BRADFORD, T. D. SHARKEY et G. D. FARQUHAR, *Plant Physiol.*, 72, 1983, p. 245-250.
- [13] J. F. BOIS, Ph. COUCHAT et G. LASCÈVE, *Acta Horticulturae*, 171, 1985, p. 297-304.
- [14] W. J. DAVIES, J. L. RODRIGUEZ et E. L. FISCUS, *Plant Cell Envir.*, 5, 1982, p. 485-493.
- [15] C. HORNBERG et E. W. WEILER, *Nature*, 310, 1984, p. 321-324.
- [16] W. HARTUNG, *Plant Cell Envir.*, 6, 1983, p. 427-428.
- [17] M. B. JACKSON et K. C. HALL, *Plant Cell Envir.*, 10, 1987, p. 121-130.
- [18] Y. TAKEOKA, K. KONDO et P. B. KAUFMAN, *Japan Jour. Crop Sc.*, 52, 1983, p. 534-543.
- [19] H. G. JONES, *J. Agric. Sci. Camb.*, 92, 1979, p. 83-89.

Laboratoire Physiologie des Interactions Plante-Eau,
Antenne O.R.S.T.O.M., D.B. S.R.A., C.E.N. Cadarache, 13108 Saint-Paul-lez-Durance Cedex.