

Adaptation de cinq graminées fourragères à la submersion

M'barek Ben Naceur¹
Raoudha Abdellaoui²
Mokhtar Hajji²

¹ Institut national de la recherche agronomique de Tunisie,
Rue Hédi Karray,
2049 Ariana,
Tunisie.

<bennaceur.mbarek@iresa.agrinet.tn>

² Faculté des sciences de Tunis,
Campus universitaire,
1060 Tunis,
Tunisie

Résumé

Cette étude met en évidence l'adaptation de cinq espèces fourragères à la submersion, adaptation qui se traduit par la formation d'aérenchymes au niveau de leurs racines. Ces formations faciliteraient la diffusion de l'oxygène des feuilles vers les racines et concourraient à leur aération. Il s'ensuit qu'après deux semaines d'excès d'eau, la matière sèche produite, a été peu affectée chez *Lolium multiflorum* et *Festuca* comparativement à leurs témoins respectifs et aux autres espèces étudiées.

La présence d'aérenchymes chez ces espèces submergées constituerait un critère d'adaptation à l'excès d'eau. Cependant, la plus tolérante maintiendrait, à côté des aérenchymes, des tissus racinaires vivants pour l'aération et la survie de la plante.

Mots clés : Physiologie végétale ; Climatologie.

Summary

Adaptation of five forage species to submergence

Northern areas of Tunisia are frequently submerged during winter periods. They are often cultivated with forage species. Species choice is an important criteria to sustainable forage production in temporary water logging areas. In this frame work our study showed that water logging adaptation of these forage grasses (*Lolium perenne*, *Festuca elatior* ssp. *arundinacea* cv. Mornag *Lolium multiflorum*, *Dactylis glomerata* cv. Ichkul *Pbalaris arundinacea* cv. Soukra) was expressed by aerenchyma formation at root levels. This formation facilitates oxygen spread from leaves to roots and enhances their aeration. The results showed that *Lolium multiflorum* and *Festuca* dry matter yields were less affected, after two weeks of water excess, compared to their control and to the other species studied. The presence of aerenchyma in these flooded species would be a criteria to withstand water excess. However, the most tolerant species would maintain, next to aerenchyma, living root tissues for aeration and plant survival.

Key words: Vegetal physiology; Climatology.

L'hydromorphie altère le milieu racinaire, d'une part par remplacement partiel ou total de la phase gazeuse par une phase liquide [1] et, d'autre part, par la diffusion insuffisante de l'oxygène à travers l'eau [2].

La contrainte principale pour les plantes, pendant l'inondation, est le déficit en oxygène [3]. Celui-ci diminue la respiration racinaire, inhibe la croissance de la partie souterraine et aérienne et entraîne la sénescence de cette dernière [4].

En hypoxie, les plantes possèdent des systèmes d'adaptation morphologique, anatomique, physiologique et métaboli-

que pour lutter contre les conditions asphyxiantes. À titre d'exemple, la survie des structures dormantes (rhizomes et grosses racines) et la survie des plantes, à l'état végétatif, en conditions d'hypoxie, ont été déjà démontrées [5, 6].

En adaptation à la submersion, les plantes marécageuses présentent des lenticelles et des pneumatophores qui concourent à l'aération du système racinaire [7]. De même, plusieurs espèces forment des racines adventives au niveau des premiers nœuds et du collet de la tige. Elles remplacent graduellement le système racinaire principal. Ces racines jouent le rôle

de fixation des plantes au sol, de nutrition et d'alimentation en eau [8].

Les plantes aptes à survivre en hypoxie, déclenchent une suite de réactions pour échapper à l'effet de submersion ou le tolérer. Par exemple, chez le riz submergé, il y a induction d'une barrière physiologique au niveau des racines adventives pour empêcher la perte radiale de l'oxygène et diminuer l'influx de substances potentiellement toxiques (Fe^{2+} , Mn^{2+} , Na^+ , Cl^-) [9].

De même, une répression de la synthèse des protéines préexistantes et une induction de la synthèse de nouvelles protéines ont été signalées [10] chez certaines espèces végétales. À côté de ces réactions physiologiques, Saabs *et al.* [11], ont montré la présence de formations particulières au niveau de leur parenchyme cortical (aérenchymes). Ces formations facilitent la diffusion de l'oxygène de la partie aérienne vers la racine et, de là, vers la rhizosphère.

L'aptitude à tolérer l'hypoxie autour des racines dépend des signaux physiologiques envoyés par celles-ci vers la partie aérienne [12]. En effet, la modification des quantités d'hormones, des précurseurs d'hormones ou d'autres solutés transférés de la racine asphyxiée vers la partie aérienne, modifient la physiologie et le développement de cette dernière [13]. C'est ainsi que certains chercheurs [14] ont montré l'effet dépressif de l'asphyxie racinaire sur le développement de la partie aérienne. En conséquences, les plantes cultivées dans les zones fréquemment inondées présentent une production biologique souvent réduite. Le degré de réduction de cette biomasse dépend de l'espèce végétale, de la nature du sol et de la durée de la submersion.

Bien que plus des trois quarts de la Tunisie soient situés sous des climats semi-aride et aride, plusieurs zones sont inondées pendant la période hivernale et sont temporairement inaccessibles et abandonnées. Ces zones ont une structure argileuse et/ou limoneuse ne permettant pas un ressuyage rapide lors des précipitations abondantes. Le choix des espèces à cultiver sur ces sols est donc d'une importance considérable pour l'agriculture tunisienne.

Le but de cette étude est de caractériser l'effet de la submersion sur cinq espèces fourragères et de mettre en évidence les mécanismes mis en jeu par ces espèces pour survivre à la contrainte « excès d'eau ».

Matériel et méthode

Matériel végétal

Nous avons utilisé cinq espèces fourragères : *Lolium perenne*, *Festuca elatior* ssp. *arundinacea* cv. Mornag, *Lolium multiflorum*, *Dactylis glomerata* cv. Ichkul et *Phalaris arundinacea* cv. Soukra. Ces espèces sont des plantes de prairie et de pâturage largement cultivées au nord de la Tunisie.

Conduite de la culture

Nous avons utilisé 20 pots de végétation (10 pots témoins et 10 pots traités), en plastique noir. Au semis, nous avons déposé les graines (14 graines/pot) à la surface d'un sol argilo-limoneux et nous les avons recouvert d'une couche de sable de 1 cm d'épaisseur.

Les pots témoins ont été placés dans une parcelle sous conditions naturelles de température, d'humidité et d'éclairage. Pour éviter les eaux de pluie, nous les avons couvert par un plastique transparent. Ils ont cependant été arrosés régulièrement toutes les semaines afin de les maintenir au 2/3 de leur capacité de rétention.

Le traitement a consisté à mettre les pots dans un bac rempli d'eau. Les plantes sont ainsi soumises à l'inondation perma-

nente où l'eau reste à un niveau de 4 cm au-dessus des pots. Le traitement « excès d'eau » est appliqué au stade 2 feuilles et à raison de deux pots par espèce.

Mesure de la biomasse aérienne

Les parties aériennes des différentes espèces, servant à la mesure de la biomasse ont été prélevées puis mises dans des sachets de papier aluminium préalablement tarés à l'aide d'une balance de précision (10^{-3} g). Elles ont ensuite été mises dans une étuve à 70 °C pendant 72 h, et repesées pour déterminer leur matière sèche.

Étude anatomique

Les coupes histologiques ont été effectuées, à main levée, au niveau des racines des plantes avec coloration au rouge Congo et au vert de méthyle. Le choix des meilleures coupes a ensuite été effectué, suivi d'un montage entre lame et lamelle puis d'une observation au microscope muni d'un appareil photo.

Nous avons utilisé la double coloration [15]. Les phases successives de coloration étaient les suivantes :

- application de l'hypochlorite de sodium à 20 % pendant 10 à 15 min ;
- rinçage à l'eau pendant 15 à 20 min ;

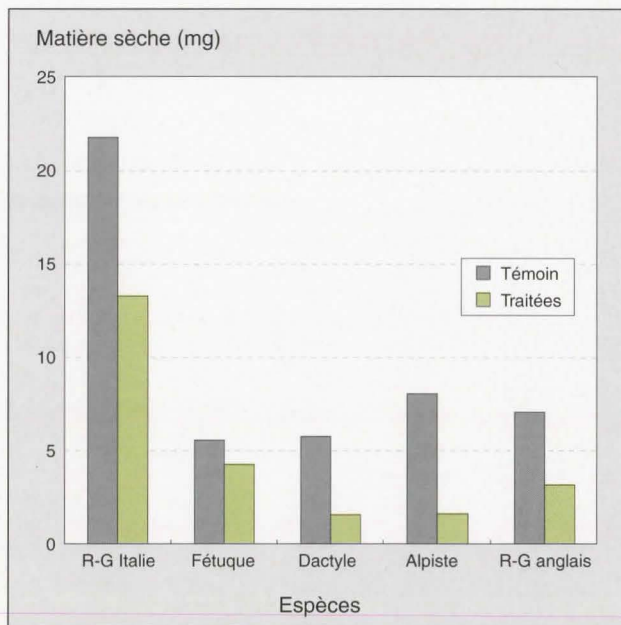


Figure 1. Variation de la matière sèche aérienne chez les cinq espèces fourragères en fonction du régime hydrique.

Figure 1. Aerial dry matter variation of five fodder species according to water regime.

- coloration au vert de méthyle à 1 % durant 10 min ;
- régression à l'alcool à 40-50° pendant 10 à 15 min ;
- coloration au rouge Congo à 2 % pendant 3 sec ;
- rinçage à l'eau pendant 15 à 20 min.

Résultats et discussion

Variation de la biomasse aérienne en fonction des traitements

D'après la *figure 1*, nous constatons que le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum*) se distingue significativement des autres, quel que soit le régime hydrique appliqué.

Cette production aérienne plus importante serait due à la rapidité de germination et de croissance du ray-grass d'Italie comparativement aux autres espèces. En atteignant le stade 2 feuilles avant les autres, il a développé des feuilles plus épanouies que celles de la fétuque (*Festuca arundinacea*). Les autres espèces produisent une faible quantité de matière sèche et elles sont classées en deuxième position ce sont, respectivement, l'alpiste (*Phalaris arundinacea*), le ray-grass Anglais (*Lolium perenne*), le dactyle (*Dactylis glomerata*) et la fétuque (*Festuca arundinacea*).

En conditions d'excès d'eau, la fétuque (*Festuca arundinacea*) est en deuxième position, suivie du ray-grass anglais (*Lolium perenne*) ; en bas de l'échelle, on trouve l'alpiste (*Phalaris arundinacea*) et le dactyle (*Dactylis glomerata*).

Pour identifier l'espèce la plus tolérante à la submersion, nous avons recouru au pourcentage de réduction de cette biomasse en conditions d'excès d'eau, par rapport à celle du témoin (*tableau 1*).

En effet, le taux de réduction varie de 23 à 39 % pour respectivement la fétuque et le ray-grass anglais. Il est plus important pour les autres espèces (56 à 79 %). Ce résultat traduirait une plus grande tolérance du ray-grass d'Italie et de la fétuque à l'excès d'eau comparativement aux autres espèces.

Étude anatomique

Les coupes effectuées au niveau des racines des plantes témoins ne montrent pas d'aérenchymes au niveau de leur paren-

chyme cortical (*photo 1*). En revanche, les racines soumises à l'excès d'eau montrent l'existence de ces formations au niveau du tissu cortical (*photo 2*).

Ces aérenchymes résulteraient de la lyse des parois cellulaires des cellules corticales par l'éthylène endogène [16]. Cette adaptation remarquable consiste en une aération efficace du système racinaire pour assurer la respiration aérobie et poursuivre, au moins partiellement, l'activité métabolique normale de la plante [15, 11].

Le déficit en oxygène stimule la synthèse de l'éthylène dans les entre-nœuds à partir de l'acide 1-aminocyclopropane-1 carboxylique (ACC). Cet éthylène diffuse jusqu'aux racines où il induit la formation d'aérenchymes dans la zone racinaire mature [17].

Conclusion

Nous avons donc montré l'aptitude des cinq espèces fourragères étudiées à former les aérenchymes au niveau de leurs racines, en conditions d'excès d'eau. Ces lacunes aérifères n'existent que dans les zones situées à 10 ou à 15 mm derrière l'apex, conformément à ce qui a été démontré [17]. Elles permettent aux plantes en question de tolérer l'effet indésirable de l'hydromorphie et confirment nos résultats antérieurs [15, 18], où nous avons démontré que la formation d'aérenchymes a été effectuée uniquement chez les plantes tolérantes à la submersion.

Tableau 1. Variation du taux de réduction de la matière sèche aérienne des espèces étudiées par rapport au témoin.

Table 1. Variation of the aerial dry matter reduction rate of the species studied.

Espèce	Taux de réduction en %
Ray-grass d'Italie (<i>Lolium multiflorum</i>)	39
Fétuque (<i>Festuca arundinacea</i>)	23,21
Dactyle (<i>Dactylis glomerata</i>)	72,41
Alpiste (<i>Phalaris arundinacea</i>)	78,75
Ray-grass anglais (<i>Lolium perenne</i>)	55,71

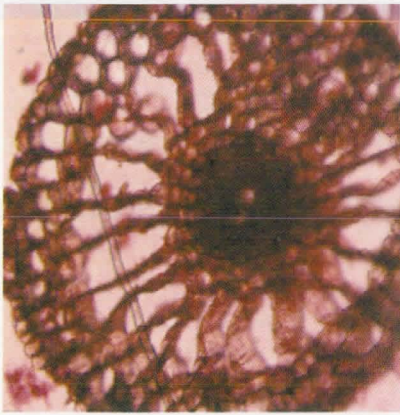
Les aérenchymes obtenues chez la fétuque (*Festuca arundinacea*) et le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum*) ne sont pas assez développées comparativement à celles obtenues chez le dactyle (*Dactylis glomerata*) ou l'alpiste (*Phalaris arundinacea*). En effet, au moins deux couches au niveau du parenchyme cortical sont restées intactes, ce qui assure une circulation de l'air mais maintient aussi suffisamment de tissus vivants.

L'aptitude à former des aérenchymes constitue un critère d'évaluation de la tolérance des espèces à la submersion. Cependant, le maintien de tissus racinaires vivants constituerait, au sein des espè-

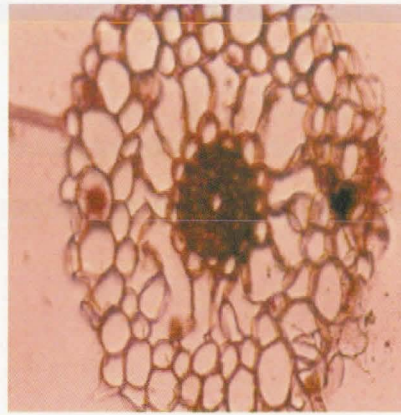


Photo 1. Coupe transversale du parenchyme cortical de *Lolium perenne* (témoin : absence d'aérenchymes).

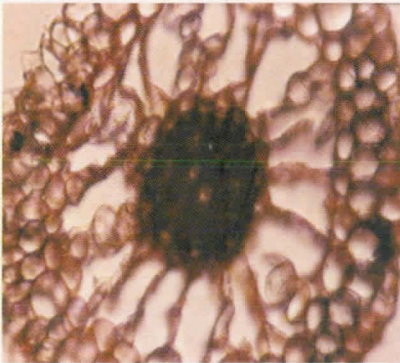
Photo 1. Transverse cut of *Lolium perenne* cortical parenchyma (Control : absence of aerenchyma).



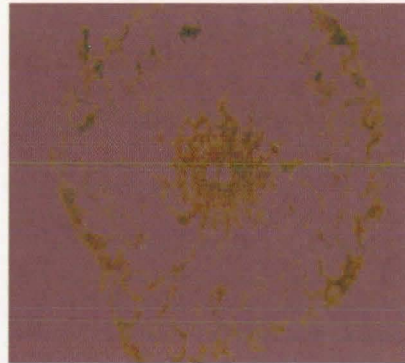
Phalaris arundinacea



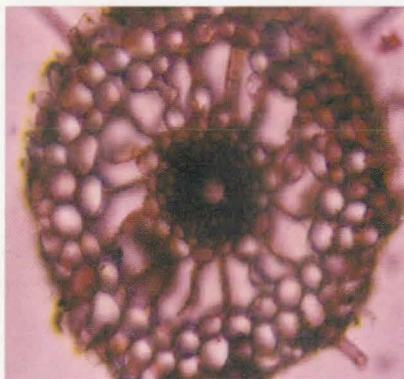
Dactylis glomerata



Festuca arundinacea



Lolium perenne



Lolium multiflorum

Photo 2. Modification du parenchyme cortical des espèces fourragères étudiées, en conditions d'excès d'eau.

Photo 2. Cortical parenchyma modification of studied fodder grasses under water excess conditions.

ces tolérantes, un critère d'identification de celle qui est la plus tolérante à la submersion.

Nous avons également noté l'absence d'aérenchymes au niveau des racines de toutes les plantes témoins. Les coupes montrent que les cellules du parenchyme cortical de ces plantes sont arrondies et similaires à celles d'autres plantes culti-

vées en conditions hydriques normales [15] ■

Références

1. Duthion C. Composition en acides organiques des racines des plantes soumises à des périodes d'excès d'eau à différents stades de végétations. *Ann Agronomiques* 1978 ; 292 : 167-76.

2. Setter TL, Ellis MH, Laureles EV, *et al.* Physiology and genetics of submergence tolerance in rice. *Annals of Botany* 1997 ; 79 (supplement A) : 67-77.

3. Vartapetian BB, Jackson MB. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany* 1997 ; 79 (supplement A) : 3-20.

4. Olien WC. Effect of seasonal soil water logging on vegetative growth and fruiting of apple trees. *J Am Soc Hortic Sci* 1987 ; 112 : 209-14.

5. Fitter AH, Hay KM. Responses to environmental stress. In : Jovanovich B, ed. 2^e ed. *Environmental physiology of plants*. New York : Academic press 1987 : 187-295.

6. Blom CWPM, Voeselek LACJ. Flooding : The survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 1996 ; 11 : 290-5.

7. Lemee G. Facteurs chimiques : États et actions spécifiques des bioéléments majeurs. In : *Précis d'écologie végétale*. Paris : Masson, 1978 : 105-42.

8. Lorbiecke R, Sauter M. Adventitious root growth and cell cycle induction in deepwater rice. *Plant Physiology* 1999 ; 119 : 21-9.

9. Colmer TD, Bloom AJ. A comparison of NH_4^+ and NO_3^- net fluxes along roots of rice and maize. *Plant Cell and Environment* 1998 ; 21 : 240-6.

10. Sachs MM, Freeling MM, Okimoto R. The anaerobic proteins of maize. *Cell* 1980 ; 20 : 761-7.

11. Saabs IN, Sachs MM. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homologue in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiology* 1996 ; 112 : 385-91.

12. Ellis MH, Elizabeth D, Peacock WJ. Arabidopsis roots and shoots have different mechanisms for hypoxic stress tolerance. *Plant Physiology* 1999 ; 119 : 57-64.

13. Davies WJ, Tardieu F, Trejo CL. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil ? *Plant Physiology* 1994 ; 104 : 309-14.

14. Waters I, Kuiper PJC, Watkin E, Greenway H. Effects of anoxia on wheat seedlings. In : Interaction between anoxia and other environmental factors. *J Exp Bot* 1991 ; 42 : 1427-1435.

15. Ben Naceur M. Contribution à l'évaluation du degré de résistance aux contraintes hydriques (sécheresse et excès d'eau) chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.) et la fétuque (*Festuca arundinacea* Schreb.). Thèse de Doctorat. Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 1994 ; 118 p.

16. Drew M. Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment : *Review of Plant and Soil* 1983 ; 75 : 179-99.

17. Kende H, Esther VK, Hyuang-Taeg CHO. Deepwater rice : A model plant to study system elongation. *Plant Physiology* 1998 ; 118 : 1105-10.

18. Ben Naceur M, Abdellaoui R. Early criteria used to screen some fodder crops for water flooding resistance. In : *EUCARPIA 2000. Breeding for stress tolerance in fodder crops and amenity grasses. Proceedings of the 23rd Meeting of the Fodder Crops and Amenity Grasses Section of EUCARPIA Azores, Portugal October 1, 2000* : 146-52.