



HAL
open science

Effet de l'alimentation en eau sur quelques caractères morphologiques et anatomiques des feuilles de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)

André Vidal, Jean-Claude Pognonec, Laurent Claparede, S. Meynie

► To cite this version:

André Vidal, Jean-Claude Pognonec, Laurent Claparede, S. Meynie. Effet de l'alimentation en eau sur quelques caractères morphologiques et anatomiques des feuilles de soja (*Glycine max* (L.) Merrill). *Agronomie*, 1984, 4 (10), pp.967-975. hal-00884600

HAL Id: hal-00884600

<https://hal.science/hal-00884600>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Effet de l'alimentation en eau sur quelques caractères morphologiques et anatomiques des feuilles de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)

André VIDAL & Jean-Claude POGNONEC
avec la collaboration technique de L. CLAPARÈDE & S. MEYNIÉ

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, Centre de recherches de Montpellier, Chemin de Mezouls, F 34130 Mauguio

RÉSUMÉ

Afin de rechercher des caractères pouvant servir de base à l'établissement d'un test de sélection du soja pour la tolérance à la sécheresse, la morphologie et l'anatomie des feuilles sont étudiées. Trois variétés présentant des niveaux de tolérance différents sont cultivées en cuves de végétation, sous 2 régimes d'alimentation en eau : dans le 1^{er}, les besoins de la variété sont entièrement satisfaits ; dans le 2^e, un déficit hydrique sévère est appliqué. Dans chaque variété et chaque traitement, des prélèvements sont effectués à intervalles de temps réguliers pour suivre le développement d'une feuille. De plus, à la fin de la période de croissance, des plantes entières sont prélevées. Sur le matériel ainsi récolté, des coupes sont pratiquées à travers les limbes et les pétioles. L'ensemble des caractères observés permet de mieux comprendre les réactions du soja au déficit hydrique et de formuler des hypothèses quant aux mécanismes de tolérance à la sécheresse mis en œuvre par les variétés les mieux adaptées. Par ailleurs, on a mis en évidence 3 caractéristiques correspondant à un bon niveau de tolérance à la sécheresse et discriminant bien les 3 variétés :

- une croissance cellulaire peu modifiée par le déficit ;
- une proportion de parenchyme lacuneux faible ;
- le maintien d'une quantité relativement élevée de tissus conducteurs dans le pétiole.

Mots clés additionnels : *Sécheresse, parenchyme lacuneux, parenchyme palissadique, xylème, limbe, pétiole.*

SUMMARY

*Effect of water supply on several morphological and anatomical characters of leaves of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill).*

In order to find breeding criteria for drought resistance in soybean, leaf morphology and anatomy were investigated. Three indeterminate varieties with different resistance levels were cultivated in drought boxes under 2 water treatments : in the first, the plants were adequately supplied with water and in the second severe drought stress was induced from the beginning of flowering. In each variety and each treatment, samples were taken at regular intervals in order to study morphological and anatomical changes during leaf growth. In addition, at the end of the growth period, all the leaves on the main stem were collected and cross sections were made of the lamina and petiole.

Study of all the morphological and anatomical characters provided a better understanding of the canopy behaviour of soybean under drought conditions and suggestions are made on the drought resistance mechanisms used by the best adapted varieties. Three characteristics were identified, which seemed to be in good relation with the drought resistance level :

- a high rate of cell elongation, in spite of drought ;
- a rather small proportion of spongy parenchyma in the lamina ;
- a high proportion of vascular tissue in the petiole under drought conditions.

These 3 characters could be useful as a basis for the elaboration of selection criteria.

Additional key words : *Droughtness, petiole, blade, xylem, spongy parenchyma, palisade layers.*

I. INTRODUCTION

L'un des principaux obstacles à l'introduction du soja dans les pays du sud de l'Europe, est le problème de la tolérance à la sécheresse. En effet, les variétés actuellement utilisées sont peu adaptées au déficit hydrique qui survient régulièrement dans ces régions pendant la période de culture : de nombreux travaux ont souligné l'importante diminution du rendement lorsque l'alimentation en eau est insuffisante (BLANCHET *et al.*, 1977, 1980 ; VIDAL *et al.*, 1981a). Aussi, l'amélioration de la tolérance à la sécheresse (comprise comme l'aptitude à maintenir un niveau de rendement en graines élevé malgré une alimentation en eau restreinte) constitue un objectif essentiel de la sélection chez cette espèce.

De nombreux travaux ont été menés au cours de ces dernières années afin d'étudier la réaction du soja à un déficit hydrique. On a ainsi mis en évidence l'effet de la sécheresse sur la croissance cellulaire, au niveau des feuilles et des tiges (HSIAO, 1973 ; PUECH *et al.*, 1974 ; VIDAL *et al.*, 1981a), sur la transpiration et la photosynthèse (BLANCHET *et al.*, 1977 ; PLANCHON & VIGNES, 1978), le transfert des assimilats (BLANCHET *et al.*, 1980 ; VIDAL *et al.*, 1981a), la fixation azotée (HUANG *et al.*, 1975 ; OBATON *et al.*, 1982).

Certaines de ces études, menées sur plusieurs variétés, sont particulièrement intéressantes pour mettre en évidence les différences de comportement et, par là même, essayer de définir les domaines où siègent les facteurs conduisant à une bonne tolérance à la sécheresse. De ces études, il ressort qu'il n'existe pas de facteur unique, simple, capable de rendre compte des différences variétales observées : le soja se comporte comme une espèce mésophyte, plutôt sensible à la sécheresse et peu efficiente pour l'eau qu'elle consomme en conditions hydriques optimum. Chaque variété semble avoir son propre système d'adaptation sans que l'un apparaisse beaucoup plus efficace que les autres. MAERTENS & BLANCHET (1981), étudiant le potentiel hydrique foliaire de différentes variétés, montrent par exemple qu'une forte pression de succion associée à une forte transpiration chez une variété donne le même résultat qu'un contrôle stomatique sévère chez une autre. Des interactions de même type sont décrites dans les travaux de SAMMONS *et al.* (1978) au niveau des facteurs conditionnant l'état de l'eau dans la plante.

Cependant, bien que la synthèse en soit difficile, il nous semble possible de dégager de l'ensemble de ces travaux 4 domaines où les différences variétales qui ont été observées, paraissent correspondre à des différences de tolérance à la sécheresse :

— *la limitation des pertes d'eau*, principalement par l'intermédiaire d'un indice foliaire faible : BLANCHET & GELFI (1978), dans une expérience d'ablation de folioles, ont montré qu'une réduction de cet indice améliorerait sensiblement l'efficacité de l'eau consommée (mais ce résultat peut également être dû à une modification du rapport source/puits). Par contre, la limitation des pertes par régulation stomatique semble moins efficace : PLANCHON & VIGNES (1978) ont

montré que 2 variétés à régulations stomatiques très différentes aboutissent en fin de cycle à des taux de transpiration moyen équivalents ;

— *le maintien de la croissance cellulaire*, malgré le déficit hydrique. Ceci apparaît nettement, aussi bien au niveau des feuilles que des tiges, dans un travail réalisé antérieurement (VIDAL *et al.*, 1981b) ainsi que dans les résultats obtenus par SAMMONS *et al.* (1979) : dans leur expérience, les variétés les plus tolérantes arrivent à maintenir leur croissance cellulaire malgré les conditions défavorables. Cette aptitude pourrait provenir d'une meilleure régulation osmotique (MEYER & BOYER, 1972) conduisant à une pression de turgescence plus stable ;

— *le transfert des assimilats* : BLANCHET *et al.* (1980) ont montré qu'un stress hydrique progressif entraînait une diminution du rapport graines/matière sèche totale. VIDAL *et al.* (1981b), étudiant 15 variétés de soja, ont obtenu une bonne discrimination entre variétés sensibles et tolérantes en fonction de l'effet du déficit hydrique sur le nombre de graines par gousse et le poids de 1 000 graines. De plus, dans cette même étude, une relation étroite est apparue entre la tolérance à la sécheresse et l'aptitude des feuilles à transférer leurs assimilats vers les organes reproducteurs en fin de végétation. En utilisant le carbone marqué, SILVIUS *et al.* (1977) avaient déjà observé cette difficulté de circulation des métabolites sous l'effet d'une alimentation en eau limitante ;

— *l'appareil racinaire* : pour MAERTENS (1978), il existe des différences variétales dans l'aptitude à développer un système racinaire puissant et dans l'agressivité de ce système à l'égard des résistances qu'oppose le sol. Les variétés combinant ces 2 qualités colonisent plus vite les horizons profonds et assurent à la partie aérienne une meilleure alimentation en eau.

Dans l'optique de la mise au point d'un test de sélection, il est difficile de mesurer directement les 4 phénomènes évoqués ci-dessus. Il est donc nécessaire de disposer de caractères simples liés aux mécanismes impliqués dans la tolérance à la sécheresse, mais plus faciles à mesurer et moins influencés par le milieu.

Cette exigence de simplicité de mesure élimine de fait l'étude de l'appareil racinaire. Aussi, avons-nous concentré nos observations sur l'appareil aérien et, plus précisément, sur l'anatomie et la morphologie des feuilles de soja. En effet, il nous a semblé exister une bonne probabilité de retrouver au niveau anatomique la traduction des phénomènes observés antérieurement chez les variétés tolérantes (le maintien de la croissance cellulaire et du transfert des assimilats notamment). Or, l'anatomie des feuilles de soja, en relation avec le niveau d'alimentation en eau, n'a pas fait, à notre connaissance, l'objet d'études récentes.

Le but de notre travail est donc de rechercher, parmi les caractéristiques anatomiques et morphologiques des feuilles de soja, celles qui pourraient être en relation avec les qualités présentées par les variétés tolérantes (limitation des pertes d'eau, maintien de la croissance cellulaire et du transfert des assimilats). On vérifiera en outre l'intérêt de ces caractères en étudiant leur pouvoir de discrimination sur 3 variétés présentant des niveaux différents de tolérance à la sécheresse.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

A. Matériel végétal et mode de culture

Trois variétés à croissance indéterminée, appartenant au groupe de précocité I, ont été utilisées dans cette étude. Elles ont été choisies en fonction de leur niveau différent de tolérance à la sécheresse appréciée au cours de travaux antérieurs : « 456-64 » (tolérante), « F68-199 » (moyennement tolérante), « Hodgson » (sensible).

Cent plantes de chacune de ces variétés ont été cultivées, à densité normale, dans des cuves de végétation protégées des précipitations et permettant un contrôle de l'apport d'eau (ce dispositif a été décrit plus en détail par VIDAL *et al.*, 1981a). Ce matériel a été soumis à 2 régimes hydriques différents :

- dans le 1^{er}, chaque variété est arrosée à l'excès ;
- dans le 2^e, à partir de la floraison, chaque variété reçoit 40 p. 100 de ce qu'elle consomme dans le 1^{er}. Puis, afin de prolonger le déficit hydrique, cet apport d'eau a été réduit à 35 p. 100 pendant la phase de formation des graines, puis à 30 p. 100 pendant la phase de grossissement des graines.

B. Modes de prélèvement

Deux modes de prélèvement ont été choisis :

- le 1^{er}, sur des feuilles en cours de croissance : 15 j après le début du déficit hydrique, les plus jeunes feuilles de 25 plantes de chaque variété et chaque traitement sont marquées ; 5 prélèvements de 5 feuilles chacun sont effectués tous les 3 j ; on suit ainsi les 15 premiers jours de la croissance de ces feuilles ;

- le 2^e, sur les plantes parvenues en fin de croissance (stade de développement R₆ de l'échelle de FEHR & CAVINESS, 1977) dont toutes les feuilles sont prélevées afin de pouvoir suivre l'effet du déficit hydrique aux différents niveaux d'insertion sur la tige principale : 3 plantes sont ainsi prélevées par variété et par traitement. Afin de rendre les résultats comparables entre-eux (les plantes ayant un nombre de nœuds très différent dans les 2 traitements hydriques), les feuilles portées par chaque tige principale sont regroupées en 7 niveaux d'insertion : le niveau 1 correspond aux feuilles du sommet, le niveau 7 aux feuilles les plus basses.

C. Caractères étudiés

Lors de chaque prélèvement, les caractères suivants ont été observés :

- surface du limbe (SL) ;
- poids de matière fraîche et sèche du limbe ;
- longueur du pétiole ;
- surface de la section du pétiole (coupe transversale effectuée au milieu du pétiole) (SP) ;
- poids de matière fraîche et sèche du pétiole.

A partir de ces données, les paramètres suivants ont été calculés :

- poids spécifique du limbe (poids de matière sèche par unité de surface) (PSL) ;
- teneur en eau des limbes (quantité d'eau par unité de poids de matière sèche) (EL) ;
- volume du pétiole (produit de la longueur par la surface de la section) ;

- poids spécifique du pétiole (poids de matière sèche par unité de volume) (PSP) ;

- teneur en eau des pétioles (quantité d'eau par unité de poids de matière sèche) (EP).

Les mesures de surface sont effectuées à l'aide d'un intégrateur LI 3000. La surface de la section du pétiole est déterminée sur une photo de la coupe prise à la loupe binoculaire.

Lors de chaque prélèvement, une rondelle de 1 cm² est découpée dans le limbe et un tronçon de 1 cm au milieu du pétiole pour la réalisation de coupes transversales. Ces coupes sont faites au microtome, incluses dans la paraffine et colorées au paragon, avant d'être montées entre lame et lamelle.

Sur les coupes de limbes on observe les caractères suivants :

- épaisseur du mésophylle ;
- épaisseur du parenchyme palissadique ;
- épaisseur du parenchyme lacuneux.

Ceci permet d'établir les proportions de parenchyme lacuneux (PPL) et palissadique dans le mésophylle. On mesure également :

- la densité cellulaire du parenchyme lacuneux (surface de cellule par unité de surface du parenchyme) ;

- la taille moyenne des cellules du parenchyme palissadique (DP), appréciée à travers le nombre moyen de cellules par unité de longueur de coupe.

Sur les coupes transversales de pétioles, outre la surface de la section, on mesure :

- la surface totale de vaisseaux de xylème ;
- la surface du parenchyme médullaire.

Ceci permet d'établir les proportions de xylème (PX) et de parenchyme médullaire au sein du pétiole.

Les surfaces sont appréciées à partir de photos des coupes faites au microscope (pour les limbes) ou à la loupe binoculaire (pour les pétioles) : les tissus à mesurer sont décalqués sur des films en plastique transparent, donnant ainsi des images dont la surface peut être mesurée facilement avec l'intégrateur de surface LI 3000. Pour chaque échantillon, ces mesures sont répétées 2 ou 3 fois.

III. RÉSULTATS

Cette expérience étant essentiellement d'ordre exploratoire, le nombre de variables mesurées et de prélèvements a été privilégié par rapport au nombre de répétitions. Ceci conduit à des données sur lesquelles, en raison de leur variabilité, une analyse statistique de type inférentiel n'apporte que peu d'enseignements. Les données obtenues ont été analysées de 2 façons : d'une part, sous forme de graphiques montrant l'influence du déficit hydrique sur les différents caractères en fonction des variétés, des dates de prélèvement ou des niveaux d'insertion sur la tige principale ; d'autre part, au moyen d'analyse de données (analyse en composantes principales et discriminante).

Ces 2 méthodes nous ont donné les mêmes résultats. Aussi, avons-nous choisi de présenter ceux-ci au moyen des graphiques les plus importants, méthode permettant de faire ressortir plus facilement les points essentiels dans la masse des résultats recueillis. Dans chacun de ces graphiques, le tracé en pointillé représente le traitement avec déficit hydrique et le tracé en

ligne continue, le traitement témoin. Les intervalles de confiance au seuil 5 p. 100 ne sont représentés que lorsqu'ils ne se chevauchent pas.

A. Caractères morphologiques foliaires

1. Limbe

La sécheresse provoque un ralentissement de la croissance des limbes, plus ou moins prononcé chez les 3 variétés : cette action, appréciée à travers la sur-

face des limbes, est plus forte chez « Hodgson » que chez « 456-64 » (fig. 1, axe 1 : dans cette figure, chaque point représente la valeur moyenne des 5 prélèvements effectués sur les feuilles en croissance).

Il apparaît également que la contrainte hydrique a davantage d'effet sur la surface des limbes que sur leur poids de matière sèche, et ce quelle que soit la variété. Ce résultat est illustré par l'observation des poids spécifiques (fig. 1, axe 3). Ils sont toujours supérieurs chez les plantes ayant une alimentation en eau limitante : la surface a donc été plus réduite que le poids de matière sèche.

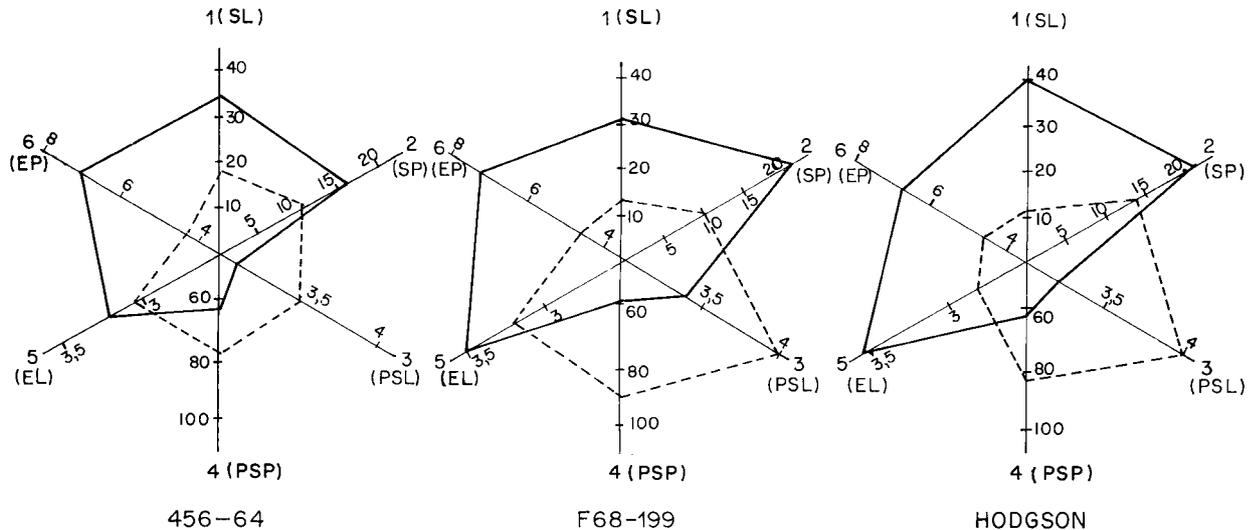


Figure 1

Effet du déficit hydrique sur quelques caractères des feuilles en cours de croissance : surface du limbe (SL, cm^2) et de la section du pétiole (SP, mm^2), poids spécifique du limbe (PSL, mg/cm^2) et du pétiole (PSP, mg/cm^3), teneur en eau du limbe (EL, mg eau/ mg matière sèche) et du pétiole (EP, mg eau/ mg matière sèche).

Drought stress effect on parameters of growing leaves : leaf (SL, cm^2) and petiole section (SP, mm^2) area, specific leaf (PSL, mg/cm^2) and petiole (PSP, mg/cm^3) weight, leaf (EL, water mg/dry matter mg) and petiole (EP, water mg/dry matter mg) water content.

L'étude de ces caractères sur les plantes en fin de croissance confirme ces résultats. La surface unitaire des limbes est réduite par la sécheresse, sur l'ensemble de la plante. Par contre, si l'action sur leur poids de matière sèche est forte au sommet de la plante (feuilles formées après le début de la contrainte hydrique), elle est pratiquement nulle à la base (feuilles en formation avant la contrainte hydrique). Ceci apparaît si l'on observe l'influence de la sécheresse sur les poids spécifiques, en fonction du niveau d'insertion sur la tige (fig. 2).

Les phénomènes d'élongation cellulaire se révèlent

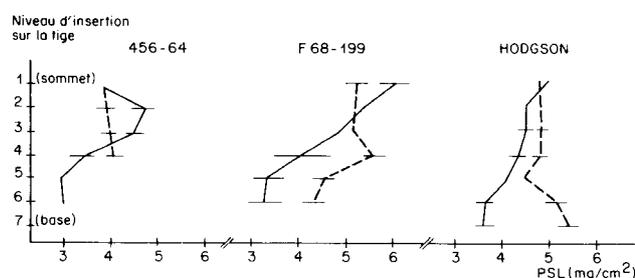


Figure 2

Effet du déficit hydrique sur le poids spécifique du limbe (PSL, mg/cm^2), en fonction du niveau d'insertion sur la tige. Drought stress effect on specific leaf weight (PSL, mg/cm^2) according to the leaf position on the stem.

ainsi plus sensibles au déficit hydrique que la production de matière sèche. Les différences variétales observées à ce niveau correspondent bien aux différences connues de tolérance à la sécheresse : « 456-64 », peut-être à cause de sa croissance plus lente et plus durable en conditions normales, montre une réduction de surface plus faible que chez les 2 autres variétés et notamment que chez « Hodgson », variété la plus sensible.

2. Pétioles

L'étude de la croissance des pétioles confirme dans une large part, les observations faites sur les limbes : d'une manière générale, la croissance est ralentie par la contrainte hydrique et, malgré son étalement sur une période plus longue, aboutit à des organes plus petits. Comme pour les limbes, « Hodgson » présente la réaction à la sécheresse la plus forte.

En effet, la sécheresse agit nettement sur la longueur du pétiole, mais également sur la surface de sa section transversale (fig. 1, axe 2). De grandes différences variétales apparaissent pour ce caractère sur les feuilles en début de croissance : « 456-64 » et « F68-199 » maintiennent en sec une certaine augmentation du diamètre dans les premières semaines de croissance, alors que pour « Hodgson », ce caractère

n'évolue pas et reste à un niveau très inférieur à celui que l'on observe sur les plantes témoins. Cependant, sur les plantes en fin de croissance, ces différences entre variétés s'atténuent.

Comme pour les limbes, l'étude des poids spécifiques (fig. 1, axe 4) montre que l'élongation cellulaire (appréciée à travers la longueur du pétiole) est plus sensible à la contrainte hydrique que la production de matière sèche : le poids spécifique est plus élevé chez les plantes subissant la sécheresse que chez les plantes témoins.

Une différence de comportement apparaît cependant entre pétioles et limbes à l'observation des plantes en fin de croissance : le poids de matière sèche des pétioles est réduit sous l'effet de la sécheresse, même pour les feuilles initiées avant le début de la contrainte hydrique (contrairement aux limbes). Ceci semble montrer que le pétiole, même s'il réagit d'une manière générale comme le limbe, est encore plus sensible que lui aux effets d'une alimentation en eau limitée.

B. Evolution de la teneur en eau des feuilles

1. Limbes

L'étude de la quantité d'eau présente dans les limbes, par unité de poids de matière sèche, apporte quelques résultats intéressants (fig. 1, axe 5).

Sur les feuilles en cours de croissance, les comportements variétaux apparaissent très différents : « 456-64 » conserve à peu près la même aptitude à retenir l'eau dans ses feuilles, que les plantes soient soumises à la sécheresse ou bien arrosées. Par contre, chez « Hodgson », cette aptitude est très réduite sous l'effet de la contrainte hydrique.

Sur les plantes en fin de croissance, on observe pour ce caractère des « profils » différents selon le traitement hydrique (fig. 3) : chez les 3 variétés, alors que cette teneur en eau décroît de la base de la plante vers le sommet chez les plantes bien arrosées, c'est l'évolution inverse qui se manifeste chez les plantes souffrant de la sécheresse.

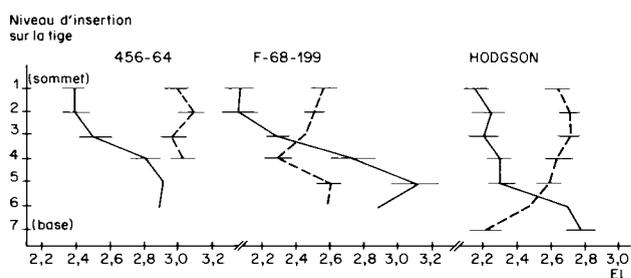


Figure 3
Effet du déficit hydrique sur la teneur en eau des limbes (EL) en fonction du niveau d'insertion sur la tige (en mg d'eau par mg de matière sèche).

Drought stress effect on leaf water content (EL) according to leaf position of the stem (water mg/dry matter mg).

La contrainte hydrique entraîne donc une profonde modification des limbes : au fur et à mesure du développement de la plante, ils acquièrent une capacité de plus en plus grande à retenir l'eau (notamment chez « 456-64 »).

2. Pétioles

Les résultats obtenus sur les pétioles sont très différents de ceux que l'on a observés sur les limbes (fig. 1, axe 6) : sur les feuilles en cours de croissance, la teneur en eau est fortement réduite par la contrainte hydrique chez les 3 variétés. Cette différence de comportement entre limbes et pétioles n'est pas étonnante dans la mesure où les tissus qui constituent ces organes ont un rôle et une nature complètement différents.

Sur les plantes en fin de croissance, on observe des résultats analogues : lorsqu'il y a sécheresse, les pétioles retiennent moins d'eau par g de matière sèche que lorsque l'alimentation en eau est normale. Dans ces mesures, les variétés « 456-64 » et « F68-199 » montrent un écart entre les deux traitements hydriques, beaucoup plus prononcé que chez la variété « Hodgson ».

Cette évolution des teneurs en eau sous l'effet de la sécheresse, différente pour les limbes et les pétioles, est peut-être liée à des modifications survenues dans les tissus de ces 2 organes. L'observation des coupes va permettre de vérifier cette hypothèse.

C. Observation de quelques caractères anatomiques des feuilles

1. Limbes

Les coupes faites sur les feuilles en cours de croissance ne montrent pas de différence nette pour l'épaisseur du mésophylle et celle des parenchymes qui le constituent, en fonction du traitement hydrique ou de la variété. On peut simplement remarquer que l'évolution observée, épaissement rapide au cours du temps, ne correspond en rien aux courbes tracées pour le poids spécifique des limbes : l'augmentation de ce dernier caractère sous l'effet de la sécheresse n'est pas due à une augmentation de l'épaisseur du limbe.

Les observations faites sur les plantes entières en fin de croissance révèlent par contre des différences variétales de comportement : d'une manière générale, la contrainte hydrique provoque une augmentation de l'épaisseur du mésophylle, mais celle-ci est beaucoup plus nette pour « Hodgson » que pour les 2 autres variétés. Cette augmentation d'épaisseur du mésophylle est due, chez « Hodgson », à une augmentation simultanée des parenchymes palissadiques et lacuneux. On peut cependant noter que, pour les feuilles de la base de la plante, en formation avant le début du traitement hydrique, c'est le parenchyme lacuneux qui augmente le plus, alors que pour celles qui ont été formées après, l'augmentation se fait dans des proportions identiques pour les 2 parenchymes.

Pour « 456-64 » et « F68-199 » au contraire, le déficit hydrique modifie la proportion des 2 parenchymes au sein du mésophylle, particulièrement pour les feuilles formées après le début de la sécheresse : l'épaisseur du parenchyme palissadique diminue très légèrement et, surtout, celle du parenchyme lacuneux augmente.

Les limbes des feuilles de « 456-64 » et « F68-199 » formées en période de sécheresse ont donc une composition différente selon le traitement hydrique. Par contre, pour les feuilles formées avant, la proportion

des 2 parenchymes n'évolue guère. Le phénomène inverse est observé chez « Hodgson » (fig. 4).

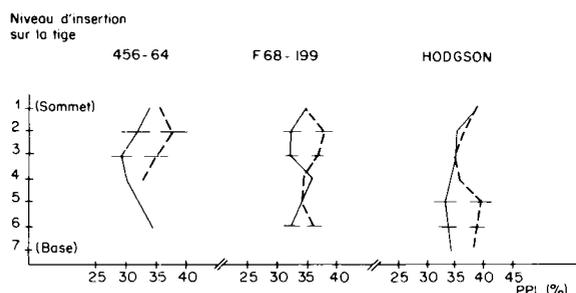


Figure 4
Effet du déficit hydrique sur la proportion de parenchyme lacuneux (PPL, en p. 100) en fonction du niveau d'insertion sur la tige.
Drought stress effect on spongy parenchyma ratio (PPL, %) according to leaf position on the stem.

Les coupes réalisées permettent également d'observer la densité cellulaire du parenchyme lacuneux (nombre de cellules par unité de surface de parenchyme) et celle du parenchyme palissadique (nombre de cellules sur une longueur de coupe donnée). Chez les jeunes feuilles, la densité cellulaire du parenchyme lacuneux diminue fortement au cours de la croissance. Cependant, cette densité cellulaire est toujours supérieure pour les plantes subissant un déficit hydrique : celui-ci provoque une réduction des espaces intercellulaires.

En fin de végétation, cette augmentation de la densité cellulaire sur les plantes cultivées en sec n'apparaît clairement que pour la variété « F68-199 ». Chez les 2 autres, la variabilité de ce caractère est trop grande pour que l'on puisse mettre en évidence un effet de la contrainte hydrique.

En ce qui concerne le parenchyme palissadique, on observe une réaction très rapide des jeunes feuilles en croissance au déficit hydrique : le nombre de cellules par unité de longueur de coupe est plus élevé, traduisant une diminution de la taille de ces cellules. Ceci confirme donc l'extrême sensibilité de la croissance cellulaire au manque d'eau.

Cependant, en fin de végétation, on peut remarquer le comportement différent de la variété « Hodgson » qui, pour les feuilles formées après le début de la contrainte hydrique, semble avoir des cellules palissadiques plus grandes sur les plantes subissant la sécheresse (fig. 5). « F68-199 » a un comportement inverse et « 456-64 » ne montre pas de différences nettes.

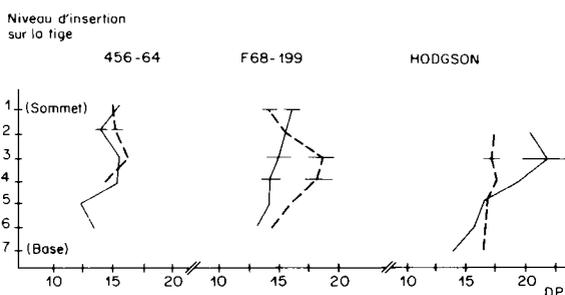
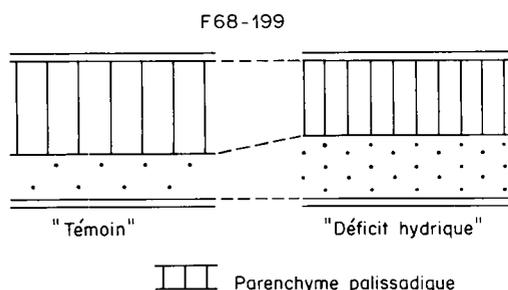


Figure 5
Effet du déficit hydrique sur la densité du parenchyme palissadique (DP, en nombre de cellules par unité de longueur de coupe) en fonction du niveau d'insertion sur la tige.
Drought stress effect on palisade parenchyma (DP, number of cells/length unit) according to leaf position on the stem.

Mais, compte tenu de l'imprécision de mesure de ce caractère, il est impossible d'aller plus loin dans l'analyse de ces résultats.

Le déficit hydrique semble ainsi pouvoir modifier la proportion relative des 2 parenchymes du limbe, ainsi que leur densité. Un schéma récapitulant son action est présenté en figure 6 pour les feuilles des variétés « Hodgson » et « F68-199 » formées après le début du déficit hydrique.

2. Pétiole

Sur cet organe, une alimentation en eau réduite conduit, sur les feuilles en croissance, à une diminution de l'importance du parenchyme médullaire et des vaisseaux du xylème. Des différences variétales apparaissent cependant : le cultivar « 456-64 », qui possède le pétiole le plus fin, dont le diamètre est le moins réduit par le déficit hydrique, montre également la diminution des vaisseaux conducteurs du xylème la plus faible.

Le parenchyme médullaire est, quant à lui, réduit dans les mêmes proportions chez les 3 variétés. La sécheresse conduit ainsi à une proportion de tissus conducteurs dans le pétiole plus élevée chez « 456-64 » que chez les 2 autres variétés (fig. 7).

Si ces différences variétales apparaissent très rapidement sur les feuilles en cours de croissance, elles sont un peu moins nettes sur les plantes en fin de végétation : il semble que cette plus grande résistance des vaisseaux conducteurs ne soit que provisoire et qu'une sécheresse prolongée conduise à atténuer les

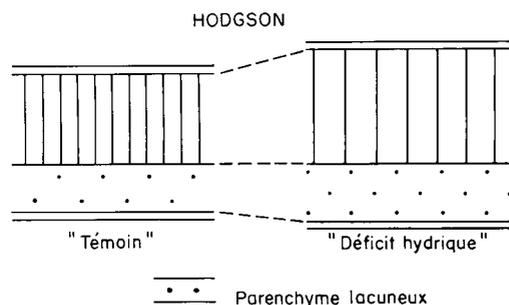


Figure 6
Schéma représentant l'effet du déficit hydrique sur l'anatomie du limbe de 2 variétés.

Diagram of the effect of drought stress on the leaf anatomy of 2 varieties.

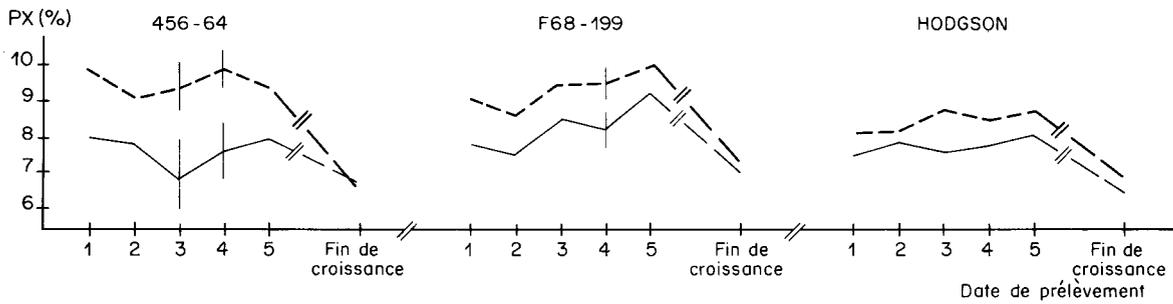


Figure 7
Effet du déficit hydrique sur la proportion du xylème (PX, en p. 100) des pétioles en cours de croissance.

Drought stress effect on xylem proportion (PX, %) in growing petioles.

différences variétales observées sur les jeunes feuilles pour ce caractère. Par contre, la proportion de parenchyme médullaire dans le pétiole est durablement réduite par le déficit hydrique, chez les 3 variétés.

IV. DISCUSSION

L'effet du déficit hydrique le plus net apparaît sur la croissance cellulaire des organes : limbes plus petits, pétioles plus courts et plus fins, cellules du parenchyme palissadique moins développées. Tous ces changements sont décelables très rapidement sur les feuilles en cours de développement, montrant ainsi la grande sensibilité à la sécheresse de cette croissance cellulaire. Les différences de comportement entre variétés sont nettes : « 456-64 », qui présente déjà, en l'absence de contrainte hydrique, les limbes et les pétioles les plus petits, a une réaction proportionnellement moins forte que les 2 autres variétés. Ce comportement a l'avantage de réduire les surfaces transpirantes mais il entraîne également une réduction des surfaces assimilatrices.

Dès le début de la formation du limbe, le déficit hydrique provoque un ralentissement de la croissance des cellules palissadiques et une densification du parenchyme lacuneux. Ceci conduit donc à une réduction des espaces intercellulaires, pouvant participer à la limitation des pertes d'eau. Cette densité plus élevée peut expliquer l'augmentation du poids spécifique et peut-être, également la diminution de la teneur en eau que l'on observe sur les feuilles en début de formation.

L'étude des plantes entières, arrivées en fin de croissance, complète les observations faites sur les jeunes feuilles : ainsi, après une période de sécheresse prolongée, le mésophylle s'épaissit, ce que l'on ne voyait pas en début de croissance, et la proportion de parenchyme lacuneux augmente. Ce fait peut, en partie, expliquer la teneur en eau plus élevée que l'on observe dans les limbes des plantes soumises à la sécheresse. Mais, il est vraisemblable que, à ce niveau, la régulation stomatique joue un rôle prépondérant.

Il semble que, sous l'effet de la sécheresse, la croissance « en surface » du limbe soit très vite réduite puis que, peu à peu, une croissance en épaisseur se produise, différente selon les variétés : faible chez « 456-64 » et « F68-199 » et touchant surtout le parenchyme lacuneux, plus forte chez « Hodgson » et

touchant les 2 parenchymes. Cette croissance en épaisseur du parenchyme lacuneux est, sans doute, le résultat de contraintes liées à la réduction de surface des limbes : ne pouvant plus s'étendre en surface, le parenchyme s'étend en épaisseur. A priori, il ne s'agit pas d'un phénomène positif pour l'adaptation à la sécheresse : à une proportion élevée de tissus lacuneux correspond en effet un nombre plus grand d'espaces intercellulaires favorables, selon la bibliographie, aux pertes d'eau. Il est vrai que la densité plus élevée de ce parenchyme permet peut-être de compenser cet inconvénient. Néanmoins, ceci illustre bien le fait que le soja n'est pas, d'une manière générale, une plante adaptée à la sécheresse.

Cependant, les différences variétales sont importantes, surtout en ce qui concerne le parenchyme palissadique : chez « 456-64 » et « F68-199 », on constate qu'il ne s'est pas épaissi mais légèrement densifié dans les feuilles en fin de croissance, alors que pour « Hodgson », le déficit hydrique a entraîné un épaississement très net du tissu sans densification.

Grâce à ces résultats acquis sur des plantes entières arrivées en fin de croissance, on peut tenter d'expliquer les mécanismes d'adaptation que la plante met en place au niveau des limbes au fur et à mesure de son développement, en soulignant les différences de comportement entre « Hodgson », variété plutôt sensible à la sécheresse et « F68-199 », cultivar plutôt tolérant (les données manquantes sur « 456-64 » empêchent de mener l'analyse sur cette variété).

Pour « Hodgson », le déficit hydrique agit sur les feuilles déjà formées, pour lesquelles la multiplication cellulaire est achevée, en arrêtant la croissance des cellules palissadiques. Ceci entraîne une diminution de la surface du limbe et un épaississement du parenchyme lacuneux. Pour les feuilles apparaissant après le début du déficit hydrique, il semble que la multiplication cellulaire au niveau du parenchyme palissadique soit réduite : les cellules ont une taille égale ou supérieure à celle que l'on observe sur les plantes témoins. Le nombre réduit de cellules formées entraîne une diminution de la surface du limbe à laquelle correspond un épaississement du parenchyme lacuneux. Cet épaississement est d'autant plus important qu'il ne s'accompagne pas d'une densification. « Hodgson » réagirait à la sécheresse en ajustant la multiplication cellulaire sans pouvoir jouer sur la densité des tissus du limbe et donc sans pouvoir les adapter à un fonctionnement en présence d'une alimentation en eau insuffisante.

Au contraire, chez « F68-199 », on assiste à une

densification des tissus qui touche aussi bien les feuilles formées avant le début de la contrainte hydrique que celles qui sont formées après. Ceci permet de limiter la perte de surface assimilatrice ainsi que le développement du parenchyme lacuneux et de réduire, de ce fait, les espaces intercellulaires.

On aboutit ainsi à l'hypothèse de 2 réactions différentes : d'une part, la simple réduction de surface des tissus du limbe, sans modification profonde de la nature de ces tissus et, d'autre part, une réduction de surface accompagnée d'une adaptation des tissus aux nouvelles conditions de milieu. Dans cette hypothèse, les variétés les mieux adaptées seraient caractérisées par la faible diminution de la croissance cellulaire (maintien des surfaces assimilatrices) accompagnée d'une densification des tissus limitant l'extension du parenchyme lacuneux et des espaces inter-cellulaires. Des études plus précises, menées sur des effectifs plus larges, sont cependant nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

L'effet du déficit hydrique et les différences variétales de comportement sont encore plus nets sur les pétioles que sur les limbes. Le ralentissement de croissance est particulièrement important touchant simultanément le poids de matière sèche, la longueur et le diamètre du pétiole. Là encore, la variété « Hodgson » se montre la plus sensible.

Les différences entre variétés sont importantes sur les pétioles en cours de formation : le déficit hydrique qui réduit très vite le parenchyme médullaire, affecte moins les vaisseaux conducteurs du xylème. Ainsi, après quelques jours de croissance, les pétioles de « 456-64 » et « F68-199 » ont-ils une proportion de vaisseaux conducteurs plus importante que ceux de la variété « Hodgson ». Cette meilleure « protection » du système vasculaire a certainement un rapport avec le maintien des phénomènes de transfert observé dans des travaux précédents sur les variétés adaptées à la sécheresse. Il faut cependant noter que ces différences s'estompent sur les plantes en fin de croissance, sans doute à cause d'interactions avec d'autres phénomènes. « 456-64 » montre quand même, pour la propor-

tion de xylème, un accroissement un peu supérieur à celui des 2 autres variétés.

Le pétiole semble ainsi avoir une place importante dans les mécanismes d'adaptation à la sécheresse et une étude plus précise des tissus conducteurs (xylème mais également phloème, difficile à observer sur nos coupes) et de leur fonctionnement pourrait être riche d'enseignement.

V. CONCLUSION

Ces observations conduisent à des hypothèses sur la réaction des feuilles de soja à un déficit hydrique et sur les mécanismes d'adaptation utilisés par les variétés les plus tolérantes. Mais, le stade de l'hypothèse ne peut être dépassé, compte tenu du nombre de variétés étudiées. Par contre, il apparaît clairement quelques caractères intéressants dans l'optique de la mise au point d'un test de sélection :

— le maintien de la croissance cellulaire, qui pourrait être apprécié par la surface des limbes ou la longueur des pétioles. Mais, il est nécessaire de comparer 2 traitements hydriques ;

— une proportion faible de parenchyme lacuneux accompagnée d'une densité élevée ;

— une proportion élevée de tissus conducteurs au sein du pétiole.

Dans une prochaine étape, il sera intéressant de vérifier sur un nombre plus important de variétés, la relation exacte entre ces caractères et le niveau de tolérance à la sécheresse.

Reçu le 25 août 1983.
Accepté le 13 juin 1984.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement P. G. SCHOCH (INRA, Avignon) et J. LE GUEN (INRA, Rennes) qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article et nous ont apporté leurs critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blanchet R., Gelfi N.**, 1978. Relations entre développement foliaire, transpiration et production chez le soja (cv. « Amsoy 71 » et « Hodgson »). *Ann. Agron.*, 29 (3), 223-242.
- Blanchet R., Gelfi N., Bosc M.**, 1977. Relations entre consommation d'eau et production chez divers types variétaux de soja. *Ann. Agron.*, 28 (3), 261-275.
- Blanchet R., Gelfi N., Marty J. R., Puech J.**, 1980. Influence de diverses modalités d'alimentation hydrique sur la biologie et la production du soja. *Inf. Tech. CETIOM*, 71 (1), 12-20.
- Fehr W. R., Caviness C. E.**, 1977. Stages of soybean development. *Spec. Rep. 80, Cooperative Extension Service, Iowa State Univ.*
- Hsiao T. C.**, 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 24, 519-570.
- Huang C. Y., Boyer J. S., Vanderhoef L. N.**, 1975. Acetylene reduction (nitrogen fixation) and metabolic activities of soybean having various leaf and nodule water potentials. *Plant Physiol.*, 56 (2), 222-227.
- Maertens C.**, 1978. Exploitation des réserves hydriques du sol par les racines. In « *Le soja : Fonctionnement et maîtrise de la culture* ». Brochure INRA Offset, 132 p.
- Maertens C., Blanchet R.**, 1981. Influence des caractères hydriques du milieu racinaire et aérien sur le potentiel de l'eau dans les feuilles de quelques types variétaux de soja et confrontation à leur comportement agronomique. *Agronomie*, 1 (3), 199-206.
- Meyer R. F., Boyer J. S.**, 1972. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Planta*, 108 (1), 77-87.
- Obaton M., Miquel M., Robin P., Conejero G., Domenach A. M., Bardin R.**, 1982. Influence du déficit hydrique sur l'activité nitrate réductase et nitrogénase chez le soja (*Glycine max* (L.) Merr. cv. « Hodgson »). *C. R. Acad. Sci. Paris*, T. 294, Série III, 1007-1012.
- Planchon C., Vignes D.**, 1978. Etude de la transpiration et de la régulation stomatique de deux variétés de soja (*Glycine max* (L.) Merrill). Conséquences relatives à la création de types à exigences en eaux réduites. *Ann. Amélior. Plantes*, 28 (2), 149-155.
- Puech J., Lencrerot P., Hernandez M.**, 1974. Rôle de quelques facteurs du milieu dans la production quantitative et qualitative du soja : I : Croissance, développement et rendement du soja irrigué ou non. *Ann. Agron.*, 25 (5), 659-679.

Sammons D. J., Peters D. B., Hymowitz T., 1978. Screening soybeans for drought resistance. I : Growth chamber procedure. *Crop Sci.*, 18 (6), 1050-1055.

Sammons D. J., Peters D. B., Hymowitz T., 1979. Screening soybeans for drought resistance. I : Growth chamber procedure. *Crop Sci.*, 19 (5), 719-722.

Silvius J. E., Johnson R. R., Peters D. B., 1977. Effect of water stress on carbon assimilation and distribution in soybean plants at different stages of development. *Crop Sci.*, 17 (5), 713-716.

Vidal A., Arnaudo D., Arnoux M., 1981a. La résistance à la sécheresse du soja. I : Influence d'un déficit sur la croissance et la production. *Agronomie*, 1 (4), 295-302.

Vidal A., Arnaudo D., Arnoux M., 1981b. La résistance à la sécheresse du soja. II : Etude des réactions variétales à un déficit hydrique. *Agronomie*, 1 (4), 303-319.