Fréquences stomatiques de l'aubergine (*Solanum melongena* L.) et relations avec le développement racinaire

Marie-Christine DAUNAY, Paul-Gérard SCHOCH (*) & Philippe MALET (*)

avec la collaboration technique de Jean-Claude L'HOTEL (*), Jean-Paul RIEU (*) & Evelyne JULLIAN

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes maraîchères

() Station de Bioclimatologie, Centre de Recherches d'Avignon, F 84140 Montfavet*

RÉSUMÉ

Les variétés d'aubergine méditerranéennes ont un indice et une densité stomatiques supérieurs à ceux des variétés extrême-orientales, aussi bien dans le cas de jeunes plantes de 5-6 feuilles élevées en serre, que dans celui des plantes adultes cultivées l'été au champ. Ce résultat ne varie pas quand le niveau d'éclairement naturel est diminué de 50 p. 100 par ombrage.

Les fréquences stomatiques moyennes des variétés sont en relation positive avec les poids secs moyens de leur système racinaire. Ce résultat suggère que les mesures de fréquence stomatique pourraient devenir une méthode « non destructive » de mesure de la matière sèche des racines. Un travail futur examinera cette question plus précisément.

Mots clés additionnels : Variétés, écotypes, indice stomatique, densité stomatique, éclaircissement.

SUMMARY

*Stomatal frequencies of eggplant (*Solanum melongena* L.) and relationships with root development.*

Mediterranean eggplant varieties (M) had higher stomatal index and stomatal density than far-eastern varieties (EO in text) both for young plants with 5-6 leaves grown in a greenhouse and for adult plants grown in the open under summer irrigation. This result was the same when the natural light level was 50 % reduced by shade. Stomatal frequency means of varieties were positively related (see fig. 5) with their root dry weight means. The significance of this result lies in the suggestion that stomatal parameter measurements may provide a "non destructive" method of determining root dry matter. Further work will examine this question more closely.

Additional key words : Varieties, ecotypes, stomatal index, stomatal density, light.

I. INTRODUCTION

Les variétés extrême-orientales d'aubergine ont un développement racinaire significativement inférieur à celui des variétés méditerranéennes (DAUNAY, 1986). En outre, l'échange par greffage des racines et des parties aériennes entre 2 variétés appartenant à chacun des 2 écotypes (DAUNAY & MALET, 1986) met en évidence une influence directe et positive du potentiel du développement racinaire sur la croissance des parties aériennes (en particulier sur celle des fruits), et réciproquement du potentiel de la croissance aérienne sur le développement racinaire.

Cette coordination d'origine génétique entre les croissances des racines et des parties aériennes induit l'espoir de trouver des caractères « aériens » qui,

grâce à leur relation avec le développement racinaire, discriminerait aussi les 2 écotypes, espoir évidemment intéressant pour la sélection, surtout si ces caractères pouvaient être mesurables sans avoir à détruire ni même à amputer les plantes.

Les fréquences stomatiques ont cette qualité d'être déterminables sur des feuilles « en place », à partir d'empreintes de l'épiderme saisies sur collodion (SCHOCH & SILVY, 1978) ; par ailleurs, la densité stomatique (nombre de stomates par unité de surface foliaire) dépend de l'expansion des cellules épidermiques, donc du stade de croissance atteint par les feuilles (SCHOCH & ZINSOU, 1975).

L'indice stomatique (proportion de cellules différenciées en stomates) est beaucoup plus indépendant de la croissance foliaire. Sa dépendance est surtout

génétique (HEICHEL, 1971b ; MISKIN *et al.*, 1972 ; CIHA & BRUN, 1975). Il est néanmoins sensible à certains facteurs climatiques reçus par la plante avant le déploiement de la feuille, comme par exemple chez *Vigna sinensis* L. au rayonnement global (SCHOCH, 1978). Enfin, même si elle décroît avec l'âge des feuilles, l'influence de l'indice sur la densité est suffisante pour que celle-ci soit aussi, dans une certaine mesure, sous dépendance génétique.

L'objectif de ce travail est donc d'étudier la capacité de la densité et de l'indice stomatique à discriminer les 2 écotypes, comme le font déjà les systèmes racinaires.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Traitements agroclimatiques et matériel végétal

Les essais utilisés pour ce travail sont choisis parmi ceux mis en place pour étudier l'influence des facteurs agro-climatiques sur la résistance stomatique de l'aubergine (DAUNAY *et al.*, 1986). Précisément décrits par ailleurs (DAUNAY, 1986), nous n'en faisons ici qu'un bref résumé :

Au champ, est utilisé un essai de 1981 comparant 3 variétés extrême-orientales (EO) à 3 variétés méditerranéennes (M) :

EO : « Liu Ye Qie » (LIU), « Ronde de Valence » (RVA) et « Shinkuro » (SHI).

M : « LF3-24 » (LF3), « Dourga » (DOU) et « Jordanie » (JOR).

Sous serre, des plantes en pots de 5-6 feuilles de 2 essais (1980 et 1981) sont utilisées : l'un où sont comparées LIU (EO) et LF3 (M), l'autre où RVA (EO) et DOU (M) sont soumises à 3 niveaux de rayonnement : 50, 75 et 100 p. 100 du rayonnement normal sous serre, lequel représente entre 70 et 80 p. 100 du rayonnement global extérieur (MERMIER, *comm. pers.* 1984).

B. Mesures de l'indice et de la densité stomatiques

Les nombres de stomates et de cellules épidermiques sont déterminés par comptage sur photos d'empreintes de l'épiderme des feuilles, obtenues sur collodion dissous dans l'acétone selon la technique décrite par SCHOCH & SILVY (1978).

L'aubergine est amphistomatique et, comme chez beaucoup d'autres espèces, c'est la face inférieure des feuilles qui a le plus grand nombre de stomates. Mais la technique des empreintes est très délicate sur cette face en raison de sa pilosité très dense. C'est pourquoi nous avons fait les mesures uniquement sur la face supérieure, entre les nervures du tiers basal des feuilles.

Au champ, les empreintes sont réalisées 4 fois au cours de l'été (les 21 juillet, 31 juillet, 27 août et 29 septembre) à raison de 10 plantes par variété pour le 1^{er} prélèvement et seulement de 6 pour les prélèvements suivants. Les feuilles, jeune-adulte, sont indi-

cées selon le numéro d'ordre de l'étage floral au niveau duquel elles se trouvent.

En serre, les empreintes sont réalisées sur des feuilles jeune-adulte, d'ordre 3 et/ou d'ordre 4 sur la tige principale, quand les plantes atteignent le stade 5 à 6 feuilles étalées. Les effectifs sont de 12 plantes par variété pour le 1^{er} essai et de 18 pour l'essai « rayonnement ».

C. Autres mesures

Au champ, nous avons utilisé les résultats relatifs au gain total en hauteur (entre juin et septembre) et au poids sec des racines à l'arrachage de la culture (en octobre) obtenus par DAUNAY (1986) sur le même essai : extrait à la fourche, le système racinaire de chaque plante (à raison de 30 par variété) est lavé, passé à l'étuve à 95 °C pendant 48 h, puis pesé.

III. RÉSULTATS

A. Au champ

L'indice et la densité stomatiques ont tendance à être plus faibles chez les variétés EO que chez les variétés M (fig. 1A et B) et la différence entre écotypes devient nettement significative ($P = 0,05$) en fin de saison (le 29 septembre). Comme on pouvait s'y attendre, l'indice ne varie pas significativement avec l'âge des feuilles repéré par le stade de développement — floraison ou nouaison — des fleurs situées juste au-dessus d'elles (fig. 2A). La densité stomatique par contre est plus faible à la nouaison qu'à la floraison (fig. 2B) : la différence est significative dans presque la moitié des cas et s'explique bien sûr par l'accroissement de surface de la feuille, encore significatif à ce stade (DAUNAY, 1986). L'indice et surtout la densité stomatique diminuent significativement à partir du 31 juillet pour toutes les variétés (fig. 3).

Les relations de l'indice et de la densité stomatiques en fin de saison avec le gain total en hauteur entre juin et septembre (fig. 4) et le poids sec des racines à l'arrachage de la culture (fig. 5) sont nettement positives.

B. En serre

L'indice et la densité stomatiques des variétés EO (LIU et RVA) ont tendance à être inférieurs à ceux des variétés M (LF3 et DOU), mais la différence n'est pas toujours significative (fig. 6 et 7). L'indice stomatique n'est pas significativement sensible à la différence d'âge des feuilles (de l'ordre d'une huitaine de jours), qui existe entre la feuille d'ordre 3 et la feuille d'ordre 4 (fig. 6A). La densité stomatique par contre, réagit significativement à l'âge des feuilles sur la variété LF3, mais seulement elle (fig. 6B) : ainsi au stade moyen « 5-6 feuilles étalées », la croissance de la feuille d'ordre 4 de LF3 n'est pas achevée alors qu'elle

Figure 1

Ecarts des moyennes variétales à la moyenne générale de la fréquence des stomates, au champ, en fonction du stade (e : épanouies, n : nouées) et du rang (3, < 4, < 5 < i < j) des fleurs axillantes les feuilles.

Difference between the stomatal frequency for each variety and the overall mean, according to development (e : open, n : fruit set) and rank (3, < 4, < 5 < i < j) of the flower near the leaf.

▲ variétés extrême-orientales ; far-east varieties.

● variétés méditerranéennes ; mediterranean varieties.

1A : Indice stomatique (%) ; stomatal index (%).

1B : Densité stomatique (nombre de stomates . mm⁻²) ; stomatal density (number of stomata . mm⁻²).

Figure 2

Influence du développement des fleurs sur la fréquence stomatique des feuilles : résultats au champ.

Influence of flower stage (X axis : open, Y axis : fruit set) on stomatal frequency : results in the open.

2A : Indice stomatique (%); stomatal index (%).

2B : Densité stomatique (nombre de stomates mm^{-2}); stomatal density.

Figure 3

Evolution au champ de la fréquence des stomates ; evolution of stomatal frequency in the open.

3A : Indice stomatique (%); stomatal index (%).

3B : Densité stomatique (nombre de stomates mm^{-2}); stomatal density.

Figure 4

Relations entre le gain total en hauteur et la fréquence des stomates au champ.

Relationship between development in height and stomatal frequency in the open.

4A : Gain total en hauteur et indice stomatique ; development in height and stomatal index.

4B : Gain total en hauteur et densité stomatique ; development in height and stomatal density.

Figure 5

Relations entre le poids sec des racines et la fréquence des stomates au champ.

Relationship between root dry weight and stomatal frequency in the open.

5A : Poids sec des racines et indice stomatique ; root dry weight and stomatal index.

5B : Poids sec des racines et densité stomatique ; root dry weight and stomatal density.

Figure 6

Fréquences stomatiques : influence du rang des feuilles (résultats pour des plantes de 5-6 feuilles, élevées en serre).

Stomatal frequencies : influence of leaf rank (results on plants with 5-6 leaves, in greenhouse).

6A : Indice stomatique (%) ; stomatal index (%).

6B : Densité stomatique (nombre de stomates mm^{-2}) ; stomatal density.

Figure 7

Fréquences stomatiques (feuille d'ordre 3) : influence du rayonnement global (résultats pour des plantes de 5-6 feuilles, élevées en serre).

Stomatal frequencies (3rd leaf) : influence of global radiation (results for plants with 5-6 leaves, in greenhouse).

7A : Indice stomatique (%) ; stomatal index (%).

7B : Densité stomatique (nombre de stomates mm^{-2}) ; stomatal density.

l'est pour LIU, qui rappelons-le (DAUNAY, 1982), est plus précoce et est à un stade un peu plus avancé (5 à 7 feuilles) que LF3 (5 à 6 feuilles).

La fréquence stomatique n'est pas affectée par une variation du rayonnement global reçu (fig. 7a & b).

Enfin, dans aucun des essais, nous n'avons constaté de différences entre écotypes pour la dimension des stomates.

IV. DISCUSSION - CONCLUSION

Les 2 fréquences stomatiques, indice et densité, discriminent nettement les 2 écotypes — extrême-oriental et méditerranéen — en serre et, mieux encore, au champ : les variétés méditerranéennes ont pratiquement toujours les fréquences les plus fortes (fig. 1, 6 & 7) et les intervalles de variation dans le temps des variétés sont aussi étendus pour les plantes cultivées l'été au champ que pour celles cultivées en serre à des saisons variables.

Des différences variétales ont également été trouvées sur maïs (HEICHEL, 1971a et b), orge (MISKIN *et al.*, 1972) et soja (CIHA & BRUN, 1975). La proportion de cellules stomatiques sur l'épiderme (l'indice) tire sans doute une partie de son pouvoir discriminant de semblables différences génotypiques. Cependant, la distinction entre les écotypes s'améliore au cours du temps, en serre (fig. 6) et au champ (fig. 1 et 3), autant pour l'indice que pour la densité stomatique. Il y a donc aussi un effet « cumulatif » de l'âge et de l'histoire des plantes sur la phase de division cellulaire. Divers facteurs peuvent en être la cause : selon les espèces, l'indice stomatique est sensible, positivement ou négativement, à un déficit hydrique ou à une sécheresse de l'air, quand l'un et l'autre sont suffisamment prolongés (HILL, 1976 ; SCHOCH, 1978 ; PHOGAT *et al.*, 1984). Par contre, le rayonnement qui a une influence certaine chez d'autres espèces

(SCHOCH, 1978) n'en a aucune sur l'aubergine, du moins dans la gamme des rayonnements que nous avons expérimentée sous serre (fig. 7).

Au champ et en fin de culture, les fréquences stomatiques sont nettement en relation positive avec la croissance en hauteur (fig. 4A et B) et surtout racinaire (fig. 5A et B). Et, pour la densité stomatique, sa relation avec le développement racinaire (fig. 5B) est peut-être même à la fois « inter » et « intra » écotypique : en effet, pour ce critère, les 3 points de chaque écotype paraissent également alignés. C'est évidemment à vérifier avec un plus grand nombre de variétés en comparaison, mais ce ne serait pas un résultat étonnant puisque la densité stomatique dépend de la croissance foliaire (fig. 2B) ; grâce à la coordination entre les croissances, aérienne et racinaire (DAUNAY & MALET, 1986), elle peut donc très bien s'ajuster aussi à l'état final du développement racinaire.

Il n'est malheureusement pas possible, sans suivi de la croissance racinaire, de savoir à partir de quel stade cet ajustement commence à bien se faire. On pourrait penser qu'il ne s'établit pas avant que la densité stomatique commence à décroître, c'est-à-dire avant le développement des feuilles du 5^e étage floral (fig. 3B). Mais rien n'est moins sûr puisque, sous serre, la densité stomatique discrimine les variétés dès la 4^e feuille qui se forme sur les plantes (fig. 6B), c'est-à-dire avant la floraison de la 1^{re} fleur. Il est possible qu'à ce stade très jeune on enregistre, en fait, le pouvoir discriminant « génétique » de l'indice stomatique par l'intermédiaire de son influence encore prédominante sur la densité.

En tout état de cause, ces premiers résultats méritent d'être étudiés de plus près car ils laissent à penser que, chez l'aubergine, les fréquences stomatiques, particulièrement la densité, pourraient être utilisées comme critères de sélection pour un bon développement racinaire et, par conséquent, pour la résistance à la sécheresse.

Reçu le 21 juin 1985.
Accepté le 14 février 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ciha A. J., Brun W. A., 1975. Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Sci.*, **15**, 309-313.
- Daunay M. C., 1982. *Développement de l'aubergine et adaptation au climat : étude préliminaire*. Rapp. de DEA, Univ. Aix-Marseille III, Ed. Stn. Amélior. Plant. Maraîchères, I.N.R.A., 84140 Montfavet.
- Daunay M. C., 1986. *Développement de l'aubergine et mécanismes d'adaptation au climat*. Thèse de Doct. es Sci., Univ. Aix-Marseille III (à paraître).
- Daunay M. C., Malet Ph., 1986. Influences réciproques des racines et du feuillage sur le rendement de l'aubergine (*Solanum melongena* L.). *Agronomie*, **6** (3), 293-297.
- Daunay M. C., Malet Ph., Schoch P. G., 1986. Facteurs agroclimatiques influençant la résistance stomatique de l'aubergine (*Solanum melongena* L.). *Agronomie*, **6** (7) (à paraître).
- Heichel G. H., 1971a. Stomatal movements, frequencies and resistances in two maize varieties differing in photosynthetic capacity. *J. Exp. Bot.*, **22**, (72), 644-649.
- Heichel G. H., 1971b. Genetic control of epidermal cell and stomatal frequency in maize. *Crop Sci.*, **11**, 830-832.
- Hill R. H., 1976. Effects of light preconditioning on growth form, CO₂ exchange and transpiration of three fern species of southeastern Michigan. *Mich. Acad.*, **9** (2), 203-216.
- Miskin K. E., Rasmusson D. C., Moss D. N., 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Sci.*, **12**, 780-783.
- Phogat B. S., Singh D. P., Phool Singh, 1984. Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) and Mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) to irrigation. I. Effects on soil-plant water relations, evapotranspiration, yield and water use efficiency. *Irrig. Sci.*, **5**, 47-60.
- Schoch P. G., 1978. *Différenciation numérique des stomates de Vigna sinensis L. et de quelques autres espèces*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II, U.E.R. de Luminy, 77 p. + annexes.
- Schoch P. G., Silvy A., 1978. Méthode simple de numération des stomates et des cellules de l'épiderme des végétaux. *Ann. Amélior. Plant.*, **28**, 115-119.
- Schoch P. G., Zinsou C., 1975. La lumière : facteur important dans le déterminisme de la formation des stomates. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **280**, Série D, 1563-1566.