



HAL
open science

Developpement des racines adventives chez le maïs

Philippe P. Girardin, B. Morel-Fourrier, Marie Odile M. O. Jordan, B. Millet

► **To cite this version:**

Philippe P. Girardin, B. Morel-Fourrier, Marie Odile M. O. Jordan, B. Millet. Developpement des racines adventives chez le maïs. *Agronomie*, 1987, 7 (5), pp.353-360. hal-02723474

HAL Id: hal-02723474

<https://hal.inrae.fr/hal-02723474>

Submitted on 2 Jun 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.

Développement des racines adventives chez le maïs

Philippe GIRARDIN, Brigitte MOREL-FOURRIER (*), Marie-Odile JORDAN & Bernard MILLET (*)
avec la collaboration technique de Jean-Louis MEYER et de Jean MERCIER (*)

I.N.R.A., Station d'Agronomie, Centre de Recherches de Colmar, B.P. 507, F 68021 Colmar
(* *Faculté des Sciences, Laboratoire de Botanique, Place Leclerc, F 25030 Besançon Cedex.*

RÉSUMÉ

L'ontogenèse des racines adventives du maïs a été suivie sur l'hybride DEA entre le semis et le stade 11 feuilles visibles. Dans l'embryon, 2 ou 3 racines adventives sont déjà préformées au niveau du premier entre-nœud. La différenciation des racines d'un entre-nœud d'ordre n débute en moyenne 7 jours plus tard (150^e jour de base 0 °C) que dans l'entre-nœud $n-1$. La durée séparant l'initiation de l'émission des racines adventives est respectivement de 14 et 17 jours pour les entre-nœuds 2 et 3, et de 3 semaines pour les entre-nœuds suivants. Toutes les racines initiées dans les entre-nœuds 2 à 5 s'allongent ; par contre, dans les entre-nœuds supérieurs, le nombre de racines émises est inférieur au nombre de racines initiées. Il existerait donc un potentiel d'émission racinaire inexprimé à partir de l'entre-nœud 6.

Mots clés additionnels : *Embryon, organogénèse.*

SUMMARY

Adventitious root development in Zea mays.

Ontogenesis of adventitious roots was studied on hybrid maize (cv. Dea) from sowing to 11-leaf stage. In the embryo, 2 or 3 adventitious roots were already initiated at the first internode. Root differentiation at internode level " n " began 7 days later than at internode " $n-1$ ". The time from initiation to emergence of adventitious roots was 14 d and 17 d respectively for internodes 2 and 3, and 3 weeks for the upper internodes. All the initiated roots at internodes 2 to 5 elongated, but the number of roots emerging at the upper internodes was lower than the number of roots initiated. There is thus a potential for root formation which is not expressed at and beyond the 6th internode.

Additional key words : *Embryo, organogenesis.*

I. INTRODUCTION

L'initiation et le développement des racines secondaires ont été étudiés (BELL & MC CULLY, 1970) par contre l'ontogenèse des racines adventives est très mal connue chez le maïs (*Zea mays* L.). Néanmoins dans deux études récentes, PICARD *et al.* (1985), VARLET-GRANCHER *et al.*, résultats non publiés, ont montré que le nombre de racines adventives portées par les entre-nœuds de la base de la tige était déterminé de façon assez stricte par le génotype et était relativement stable quelles que soient les conditions de milieu. Il est beaucoup plus variable pour les entre-nœuds supérieurs. YAMAZAKI & KAERIYAMA (1983), GIRARDIN *et al.* (1986) ont signalé que le nombre de racines adventives par entre-nœud varie de façon non linéaire en fonction de la position de celui-ci sur la tige. Ainsi, les

entre-nœuds 3 et 4 portent moins de racines que l'entre-nœud 2 et que les entre-nœuds supérieurs. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cet état de fait : la première fait intervenir une relation entre le nombre de faisceaux et le nombre de racines initiées (SHARMAN, 1942), la seconde, un éventuel décalage entre le nombre de racines initiées et le nombre de racines effectivement allongées. MARTIN & HERSHEY (1935), ayant mis en évidence une relation positive entre le diamètre de la tige et le nombre de faisceaux, la première hypothèse qui supposerait une diminution du nombre de faisceaux par les entre-nœuds 3 et 4 ne correspond pas à la réalité. Afin de tester la seconde hypothèse, on a été amené à étudier la relation entre le nombre de racines initiées et le nombre de racines visibles à l'œil nu. Ceci ne peut se faire qu'en étudiant la cinétique du développement des racines en conditions contrôlées.

En effet, pour les entre-nœuds supérieurs, la grande variabilité du nombre de racines émises à un niveau donné, au sein d'une même population, et les écarts constatés entre années, montrent que l'environnement influe de façon importante sur le nombre de racines adventives et leur cinétique d'émission. Peut-être existe-t-il un potentiel qui s'exprimerait plus ou moins selon les conditions de milieu.

Cette étude se propose de voir s'il est possible de localiser et de dénombrer les sites d'initiation des racines pour chaque entre-nœud, de les comparer au nombre de racines effectivement allongées. De plus, nous essaierons de déterminer le décalage qui existe entre l'apparition des ébauches de racines adventives, à un entre-nœud donné, et le moment où les racines allongées sont visibles à l'œil nu sur la plante entière. Nous serons donc amenés à déterminer le nombre total de racines adventives dans lequel seront incluses les racines préexistantes dans l'embryon.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal

Les plantes ont été cultivées en serre (température moyenne 22,9 °C les 35 premiers jours, et 23,5 °C par la suite ; rayonnement global moyen journalier 17,1 MJ/m²), dans des pots de 20 l remplis d'un mélange de laine de roche et de pouzzolane respectivement dans une proportion 2 pour 1 en volume. Ces pots ont été arrosés jusqu'à la levée avec de l'eau du robinet (0,2 meq NO₃⁻/l) puis avec une solution nutritive composée de 27,2 g KH₂PO₄ ; 43,2 g MgSO₄ 7 H₂O ; 60,7 g de KNO₃ ; 28,4 g CaCl₂ ; 0,016 g CuSO₄ 5 H₂O ; 0,06 g MnSO₄ 7 H₂O ; 0,075 g de ZnSO₄ 7 H₂O ; 0,22 g H₃BO₃ et 1,90 g de citrate de fer pour 100 l d'eau déminéralisée. Exprimée en meq/l de solution, la quantité de macroéléments est la suivante : K⁺ : 8, Mg⁺⁺ : 3,5, Ca⁺⁺ : 5,1, H₂PO₄⁻ : 2, SO₄⁻ : 3,5, NO₃⁻ : 6, Cl⁻ : 5,1. Cinq graines par pot (var. DEA f.m.) ont été semées. Au 14^e jour, il n'a plus été conservé que 2 plantes par pot. Le semis a été effectué le 25.2.85 et 13 récoltes successives ont été pratiquées. Une expérience complémentaire a été mise en place en chambre de culture, afin de pouvoir disposer de matériel végétal plus âgé (entre-nœud 8 portant des racines).

Les racines allongées ont été comptées à 3 dates sur 20 plantes de la même variété, cultivées, la même année, sur le même substrat, dans des conditions de milieu identiques.

B. Techniques d'échantillonnage

A chacune des récoltes, 10 plantes ont été prélevées. Seules les bases des tiges, débarrassées de leurs feuilles et portant les racines ou les ébauches de racines, ont été conservées. Cinq d'entre elles, destinées aux études cytologiques, ont été fixées en plaçant les plantes pendant 3 à 8 jours dans une solution de Bouin constituée de la manière suivante : à 1 volume de formol neutra-

lisé (pH = 7) à 50 p. 100, on ajoute 3 volumes d'eau, mélange dans lequel on fait dissoudre à saturation de l'acide picrique. Au moment de l'emploi de la solution, on ajoute de l'acide acétique à raison de 5 p. 100 en volume. Le matériel végétal est conservé ensuite dans de l'alcool à 70 p. 100.

Les 5 autres plantes sont maintenues pendant 24 h dans de l'alcool à 50 p. 100, puis conservés hermétiquement dans l'alcool à 70 p. 100.

Les 10 plantes ont été utilisées pour les études anatomiques.

C. Techniques d'observation au microscope

L'inclusion dans la paraffine se fait simultanément pour tous les échantillons après déshydratation dans des bains d'alcool de plus en plus concentrés, puis passage dans les mélanges alcool absolu-xylole de plus en plus riches en xylole et enfin dans le xylole pur.

Les coupes sériées, transversales et longitudinales, de 7 µm d'épaisseur sont effectuées au microtome. Elles sont déparaffinées en suivant le protocole inverse de celui qui était appliqué lors de l'inclusion et amenées jusqu'à l'eau après leur passage dans l'alcool.

Deux types de coloration ont été réalisés :

- la coloration safranine-bleu de méthylène qui n'est pas une coloration spécifique mais une coloration de fond permettant de visualiser les différents tissus.
- la coloration à l'hématoxylique ferrique de Regaud qui est couramment utilisée pour localiser les divisions cellulaires.

Les embryons sont prélevés dans des caryopses préalablement immergés dans de l'eau pendant 4 h et fixés dans les mêmes conditions que les jeunes plantes.

D. Cinétique du développement racinaire

A chaque date de prélèvement, le nombre de racines initiées par entre-nœud a été déterminé. On considère qu'une racine est initiée dès qu'on peut observer un massif cellulaire en cours de prolifération (pl. 3a et b). Pour un entre-nœud donné, des tests de comparaison de moyennes nous ont permis de déterminer la fin de l'initiation (plus de différences significatives avec les moyennes des dates suivantes). Le comptage de racines émises (visibles à l'œil nu) également à chaque prélèvement, nous permet, par différence, d'estimer la durée initiation-émission.

III. RÉSULTATS

A. Organisation de l'embryon

Les coupes longitudinales et transversales juxtaposées laissent apparaître au sein de l'embryon une morphologie foliaire complexe (présence d'une gaine très développée, enroulement du limbe). On reconnaît sans

difficulté dans la coupe longitudinale (pl. 1a) la structure d'un embryon de céréale (coléoptile enveloppant l'axe caulinaire, coléorhize formant un étui autour de la radicule). L'examen des coupes transversales (pl. 1b) révèle que l'embryon de maïs (var. DEA) compte déjà 5 feuilles ou ébauches foliaires, et par conséquent

5 entre-nœuds préformés à partir du nœud mésocotylaire. La planche 1a montre également que 2 racines sont déjà initiées à la hauteur du premier entre-nœud. Sur 47 embryons isolés, nous en avons dénombré 35 qui possédaient 2 racines adventives et 12 qui en avaient 3.

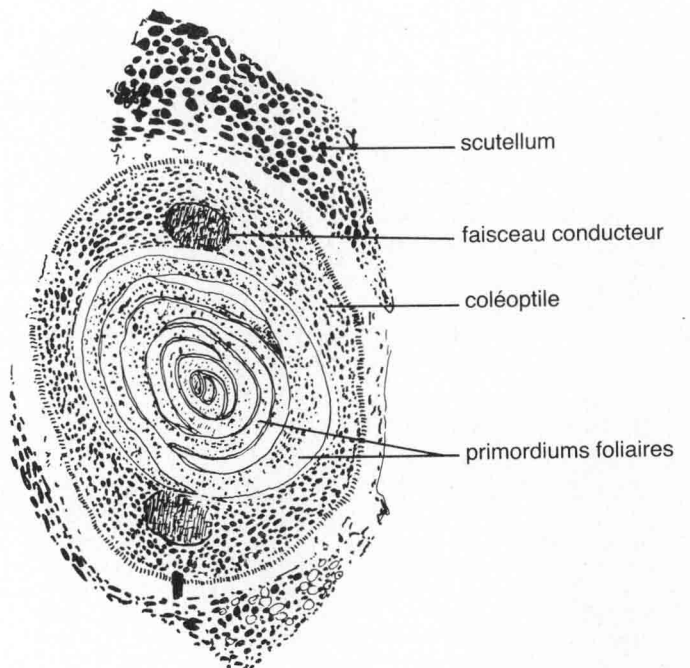
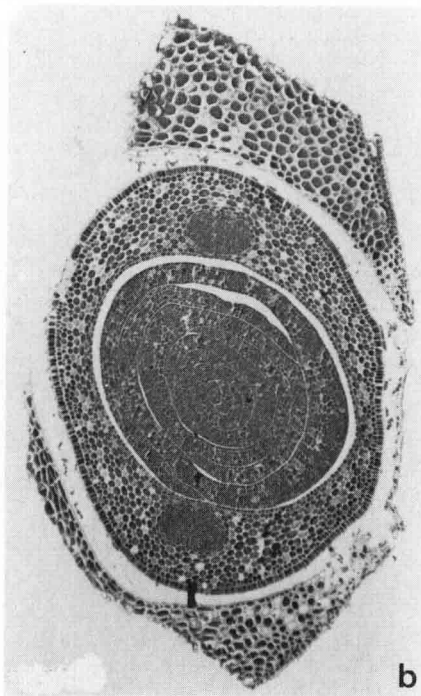
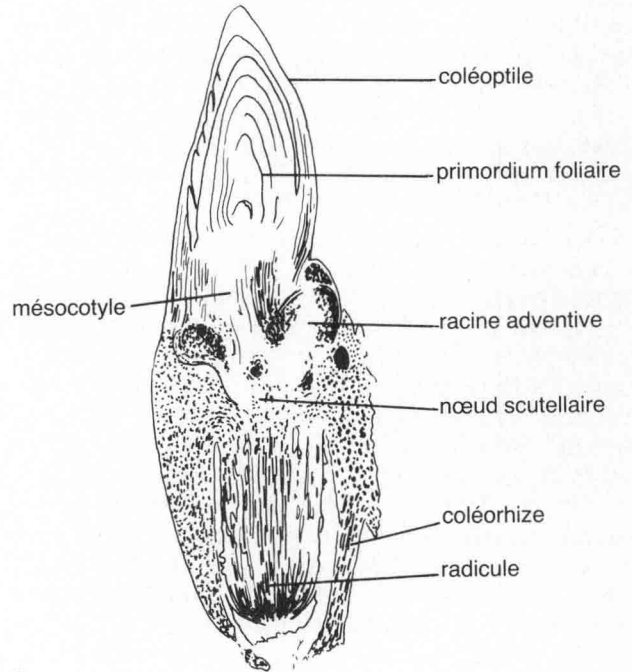
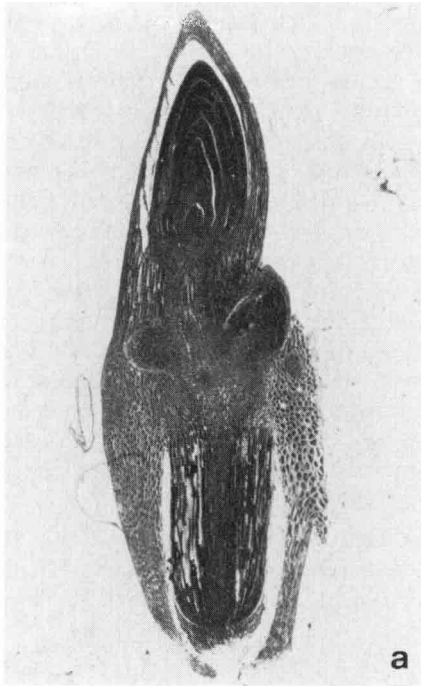


Planche I

Embryon de maïs (v. DEA), en section longitudinale (a) et en section transversale (b).

Maize seed embryo (cv. Dea), longitudinal section (a), cross-section (b).

B. Mise en place des organes présents dans la plante adulte

Des observations sur les coupes histologiques aux différentes dates ont montré qu'à 35 jours, la quasi-totalité des organes de la plante adulte est visible. C'est pourquoi dans les coupes longitudinales de tiges récoltées à cette date, qui mesurent seulement 3 à 4 cm de haut (pl. 2), toutes les feuilles sont ébauchées. A partir des coupes effectuées sur des plantes plus jeunes, on a situé, dans le temps, la différenciation des inflorescences mâles et femelles. Dans les conditions où les plantes se sont développées, la panicule se différencie entre le 28^e et 31^e jour (stade 5-6 feuilles visibles) et le bourgeon axillaire, le plus proche de l'apex, qui donne naissance à l'épi supérieur, se différencie entre le 31^e et le 35^e jour après le semis (stades 6-7 feuilles visibles).

L'axe proprement dit, chez une plante de 35 jours, possède les caractéristiques d'un chaume à l'état jeune. On remarque que les 2 premiers entre-nœuds ne portent pas de bourgeons axillaires. Les coupes longitudinales ne sont pas favorables au dénombrement et à la localisation des racines adventives : tout dépend en effet du plan de coupe considéré. Elles permettent cependant de se faire une idée du niveau de l'entre-nœud auquel elles se différencient. Sur les jeunes plantes de maïs portant des racines adventives bien développées, on voit très nettement que celles-ci se forment juste au-dessus des nœuds (KIESSELBACH, 1949). Il est impossible toutefois de relier la présence d'une racine à une zone particulière ou à une structure

anatomique précise comme les faisceaux conducteurs. Ceux-ci ont en effet une structure complexe à hauteur des nœuds (pl. 3e).

C. Cinétique du développement des racines adventives

Les sections transversales réalisées dans la zone supra-nodale des entre-nœuds successifs, permettent de localiser avec précision les endroits où sont initiées les racines. Au contraire de ce que l'on observe pour les racines secondaires qui naissent à partir d'un massif cellulaire résultant de la différenciation de cellules péricycliques, les racines adventives se constituent à partir d'un massif cellulaire qui résulte de la dédifférenciation de cellules parenchymateuses situées au voisinage des faisceaux conducteurs les plus externes (pl. 3a et b). On peut donc dire que ces racines adventives ont une *origine très superficielle*. Elle est d'ailleurs si superficielle que leur emplacement se voit par transparence à travers les tissus de la tige, lorsque la gaine de la feuille inférieure a été retirée. C'est le stade ébauche, décrit par GIRARDIN *et al.* (1986). Les différentes étapes de l'édification d'une racine avant son émission sont visualisées dans la planche 3.

L'examen des données du tableau 1 et des figures 1 et 2 permet de dégager plusieurs remarques concernant l'initiation des racines :

1. La différenciation des racines d'un entre-nœud d'ordre n débute en moyenne 7 jours (150° jours base 0 °C) après celles des racines de l'entre-nœud $n-1$ (tabl. 1).

TABLEAU 1

Nombre de racines initiées par entre-nœud (Ei). Moyennes observées sur 10 plants, () écart-type.
Number of roots initiated at each internode (Ei). Mean of 10 plants, () standard deviation.

Age en jours	Somme de température Seuil 0 °C	Nombre de feuilles visibles	E2	E3	E4	E5	E6	Nombre total racines initiées
11	252	2,4	3,36 (0,50)					3,36
14	323	3,0	3,45 (0,52)	1,27 (1,19)				4,71
17	390	3,9	3,00 (ε)	2,40 (0,97)				5,40
21	484	4,0	3,30 (0,48)	3,10 (0,57)	0,80 (0,79)			7,20
24	549	4,9	3,10 (0,32)	3,10 (0,88)	2,40 (2,52)			8,60
28	643	5,3	3,20 (0,42)	3,10 (0,74)	2,50 (0,97)	2,70 (0,67)		11,50
31	703	6,0	3,00 (0,47)	3,10 (0,57)	2,40 (0,70)	4,10 (0,74)		12,60
35	802	7,0	3,25 (0,46)	3,25 (0,46)	2,50 (0,53)	4,25 (1,04)		13,25
37	865	7,8	3,30 (0,67)	3,20 (0,79)	2,50 (0,71)	3,60 (1,09)	7,60 (2,59)	20,20
39	928	8,1	3,20 (0,44)	2,80 (0,78)	2,77 (0,44)	3,30 (1,00)	8,55 (4,64)	20,60
43	1 019	9,2	3,40 (0,52)	3,20 (0,79)	2,10 (0,88)	3,70 (0,82)	10,00 (1,25)	22,40
45	1 071	9,6	3,22 (0,44)	2,70 (0,67)	2,55 (0,73)	3,66 (0,87)	10,30 (1,32)	22,43
48	1 132	10,7	3,28 (0,47)	3,07 (0,47)	2,92 (0,27)	4,21 (0,89)	8,92 (1,49)	22,40
	Moyenne		3,24 (0,46)	3,06 (0,66)	2,52 (0,67)	3,83 (0,94)	9,64 (1,48)	22,29

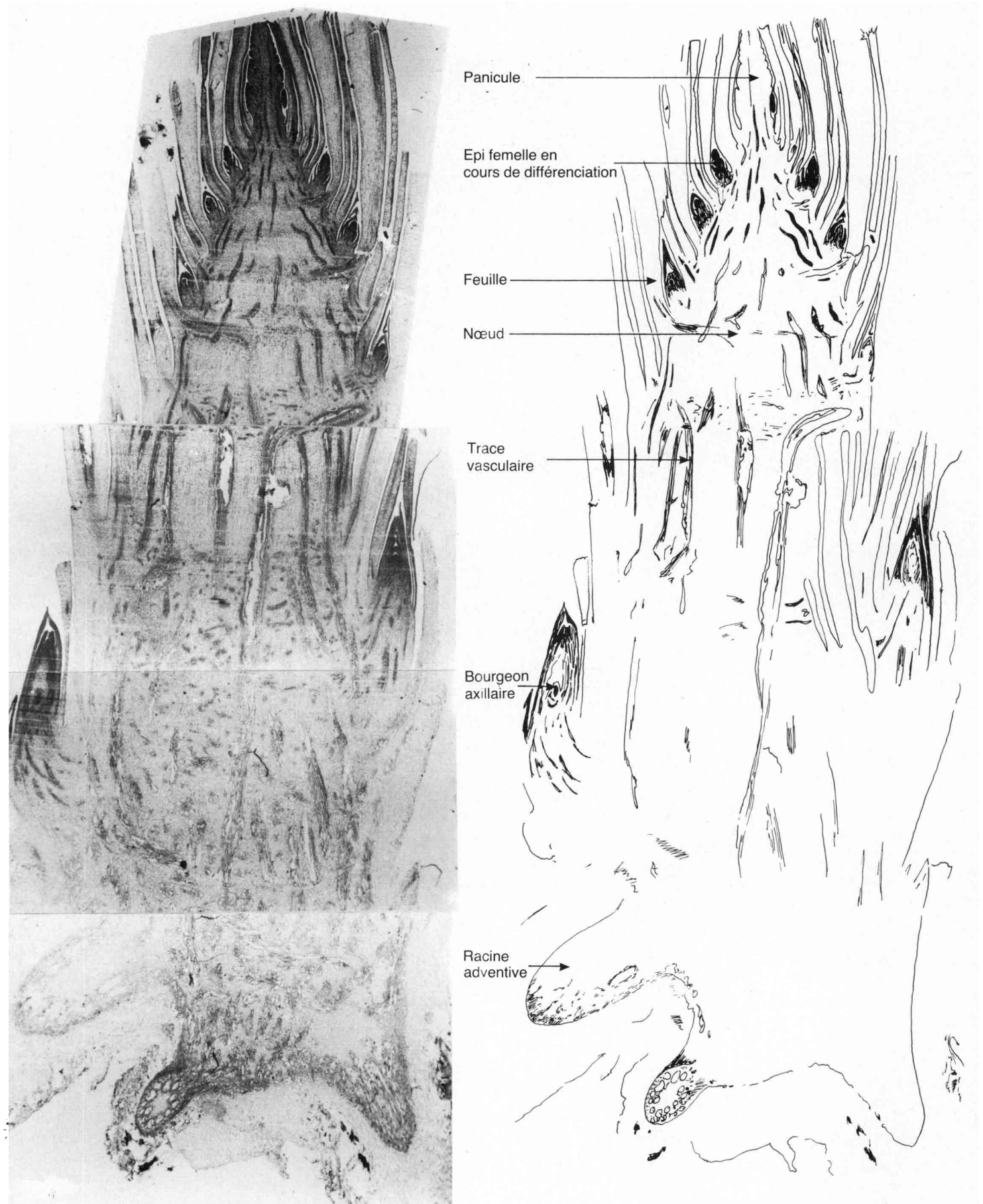


Planche II

Plante de maïs âgée de 35 jours en coupe longitudinale. Les feuilles de la base ont été sectionnées.

35-d old maize plant, longitudinal section. Lower leaves cut off.

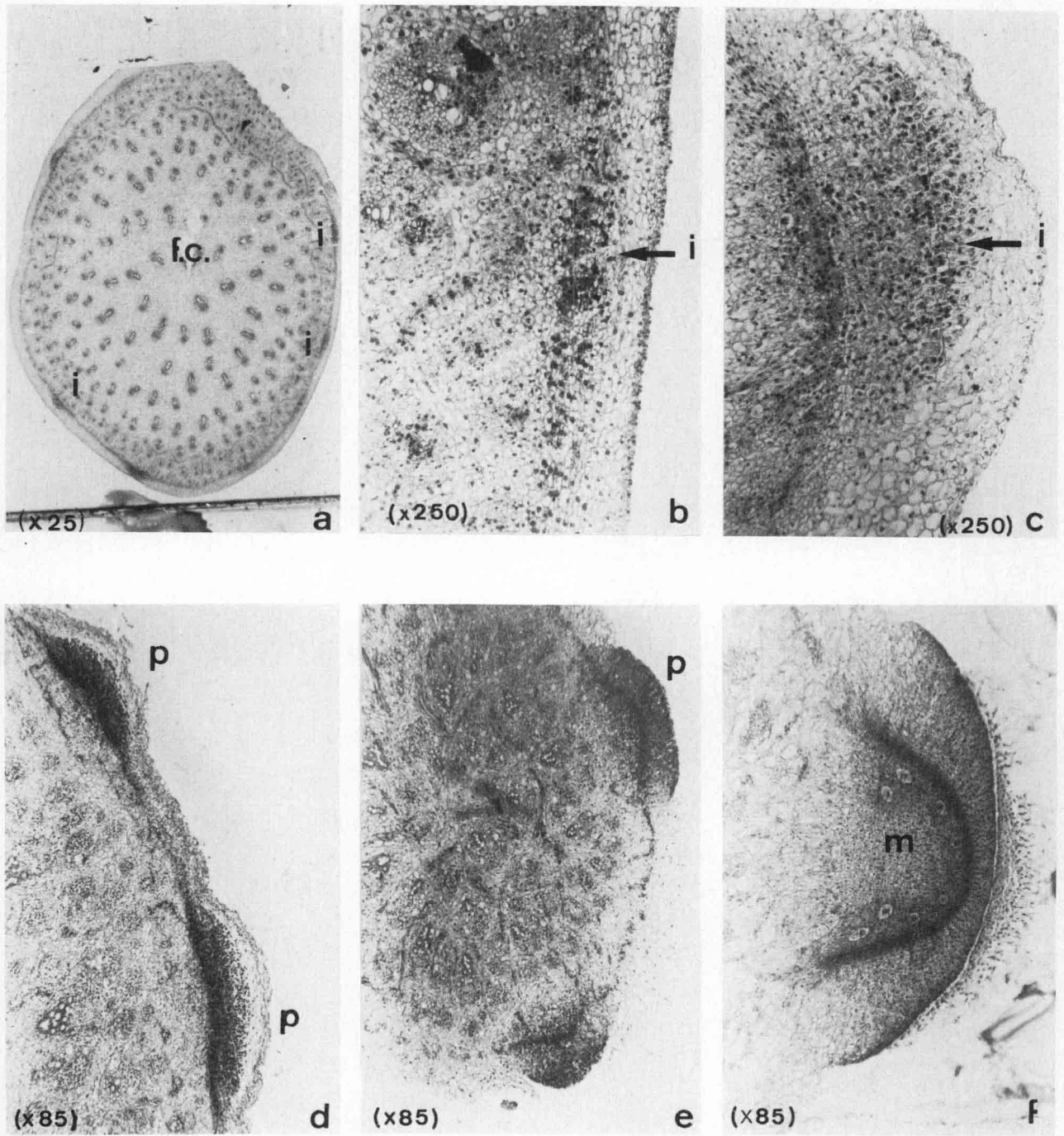


Planche III

Ontogenèse des racines adventives chez le maïs.

- a. Coupe transversale d'un entre-nœud montrant les faisceaux conducteurs (f.c.) et les initiums (i) de racines.
 b. Même coupe à un plus fort grossissement. La coloration à l'hématoxyline ferrique permet de localiser les foyers de divisions cellulaires dans l'initium racinaire (i).
 c et d. Stades ultérieurs ; (p) : primordiums.
 e. Début de la différenciation racinaire.
 f. Individualisation du méristème racinaire (m).

Ontogenesis of adventitious roots of maize.

- a. Cross section of an internode ; (f.c.) : conducting tissues ; (i) : root initial.
 b. Same cross section (greater magnification) ; hematoxylin ferric stained areas of cell division in the root initial (i).
 c and d. Further stages ; (p) : primordia.
 e. Beginning of root differentiation.
 f. Individualization of root meristem (m).

2. La figure 1 montre une relation entre l'initiation racinaire et l'émission foliaire, ce qui permet de prédire le stade d'initiation à un entre-nœud donné.

3. Si on considère l'évolution du nombre moyen de racines initiées dans les entre-nœuds successifs (fig. 2), on constate que ce nombre décroît de l'entre-nœud 2 à 4 pour augmenter ensuite de l'entre-nœud 5 à 8. PICARD *et al.* (1985) ont déjà évoqué ce phénomène pour les racines émises.

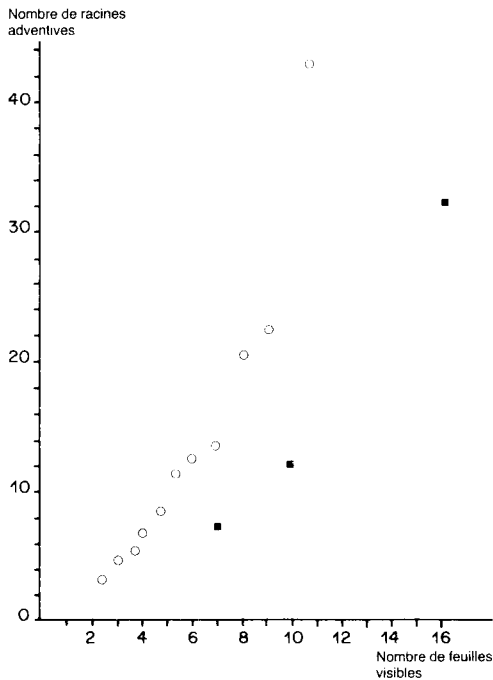


Figure 1
Evolution du nombre de racines adventives émises (■) et initiées (○) en fonction du nombre de feuilles.
Number of emerged and initiated adventitious roots in relation to leaf number.

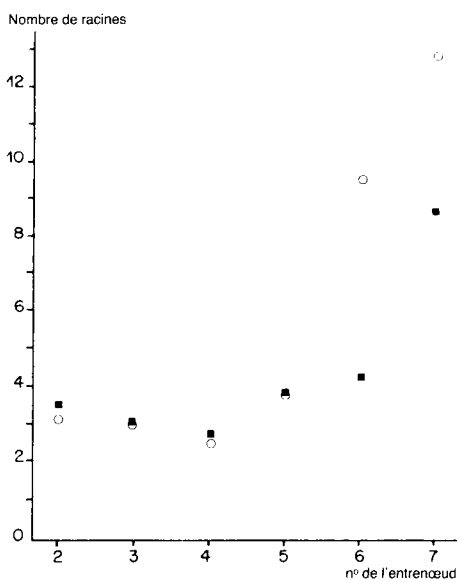


Figure 2
Nombre de racines adventives émises (■) et initiées (○) par entre-nœud.
Number of emerged and initiated adventitious roots at each inter-node.

4. Toutes les racines initiées dans les entre-nœuds 2 à 5 s'allongent. Il apparaît, par contre, que dans les entre-nœuds 6 et 7, pour lesquels l'initiation racinaire est achevée chez des plantes âgées de 48 jours, le nombre de racines qui s'allongent est très inférieur au nombre de racines ébauchées (68 p. 100 pour E6).

5. Connaissant l'âge auquel les racines sont initiées dans un entre-nœud, on peut estimer le temps qui leur est nécessaire pour être émises après avoir traversé les tissus périphériques de la tige. Ainsi, pour l'entre-nœud 4, la différenciation des ébauches racinaires s'effectue entre le 20^e et le 24^e jour après le semis (tabl. 1), leur émission est achevée le 43^e jour. Globalement on peut dire que 3 semaines séparent les premières divisions cellulaires de l'émission des racines adventives portées par l'entre-nœud 4 et les entre-nœuds supérieurs. Cette durée est proche de 14 jours et de 17 jours respectivement pour les entre-nœuds 2 et 3.

IV. DISCUSSION. CONCLUSION

Le nombre de feuilles, et par conséquent d'entre-nœuds, observés dans un embryon de maïs, varie suivant le génotype (JUGUET *et al.*, 1986). MARTIN & HERSHEY (1935) et SASS (1951) trouvent entre 3 et 9 feuilles ébauchées dans l'embryon selon l'hybride étudié. En ce qui concerne les racines, SIEMENS (1929), AVERY (1930) et KISSELBACH (1949) dénombrent de 0 à 8 racines adventives dans l'embryon. La variété DEA n'en possède en général que 2 ou 3, préformées dans l'entre-nœud mésocotylaire (JUGUET *et al.*, 1986) ; toutes les autres racines sont donc initiées après la germination. La totalité des racines adventives initiées dans les entre-nœuds 2 à 5 sont émises. Sur ces entre-nœuds, qui, rappelons-le, sont préformés dans l'embryon, le nombre de racines émises est peu variable (JORDAN *et al.*, résultats non publiés), en comparaison de ce qu'on observe aux niveaux supérieurs. D'autre part, on note que le nombre de racines initiées, après la germination, dans les entre-nœuds préformés passe par un minimum dans l'entre-nœud 4 (fig. 2). Le suivi de la cinétique d'initiation et d'émission n'apporte cependant pas d'élément de réponse à la question de savoir pourquoi le nombre de racines initiées et émises à cet entre-nœud 4 est plus faible que celui des entre-nœuds inférieurs et supérieurs. Nous ignorons quels sont les facteurs qui déterminent ce comportement. Des expériences complémentaires faisant intervenir des substances rhizogènes seraient maintenant nécessaires.

Pour les entre-nœuds supérieurs, néoformés, le nombre de racines initiées est très supérieur au nombre de racines émises. L'écart entre les nombres de racines initiées et émises peut s'expliquer, comme dans le cas du développement foliaire (DUNCAN & HESKETH, 1968) par l'action du milieu qui ne permet l'extériorisation que d'une partie du potentiel. A partir de ce dernier, caractéristique d'un génotype donné, le milieu induit une grande variabilité du nombre de racines émises (JORDAN *et al.*, résultats non publiés), au-delà de l'entre-nœud 4.

Les résultats obtenus ne l'expliquent pas, mais montrent l'existence d'un décalage entre les nombres

de racines initiées et émises chez les entre-nœuds supérieurs.

Deux questions subsistent : en ce qui concerne les entre-nœuds 3 et 4, il faut peut-être rechercher l'origine de leur comportement dans l'embryogenèse. Pour les entre-nœuds supérieurs, il reste à savoir pourquoi le potentiel, représenté par le nombre de racines initiées, ne s'exprime pas totalement et s'il est possible de l'extérioriser au mieux par des interventions culturales appropriées.

Comme il était important de déterminer l'écart entre l'apparition des feuilles et le moment où elles sont initiées, il est tout aussi nécessaire de pouvoir estimer l'intervalle de temps entre l'initiation et l'émission des racines. Sur le plan pratique, la connaissance de la cinétique du développement racinaire permettra de mieux interpréter l'effet d'un facteur de milieu à une date donnée.

*Reçu le 20 juin 1986.
Accepté le 17 février 1987.*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Avery G.**, 1930. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats and wheat. *Bot. Gaz.*, **89** (1), 1-39.
- Bell J. K., Mc Cully M. E.**, 1970. A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays*. *Protoplasma*, **70**, 179-205.
- Duncan W. G., Hesketh J. D.**, 1968. Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates, and leaf number of 22 races of maize grown at eight temperatures. *Crop Sci.*, **8**, 670-674.
- Girardin Ph., Jordan M.-O., Picard D., Trendel R.**, 1986. Harmonisation des notations concernant les stades morphologiques d'un pied de maïs. *Agronomie*, **6** (9), 873-875.
- Juguet M., Derieux M., Duburcq J.-B.**, 1986. Variations observées dans l'état de développement de systèmes foliaire et racinaire chez la semence de maïs. *Agronomie*, **6** (3), 299-304.
- Kiesselbach T. A.**, 1949. The structure and reproduction of corn. *Nebr. agric. Exp. Stn. Res. Bull.*, **161**, 1-96.
- Martin J. N., Hershley A. L.**, 1935. The ontogeny of the maize plant. The early differentiation of stem and root structures and their morphological relationships. *Iowa State Coll. J. Sci.*, **9**, 489-503.
- Picard D., Jordan M.-O., Trendel R.**, 1985. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs. I. Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. *Agronomie*, **5** (8), 667-675.
- Sass J. E.**, 1951. Comparative leaf number in the embryos of some type of maize. *Iowa State Coll. J. Sci.*, **25**, 509-512.
- Sharman B. C.**, 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. *Ann. Bot.*, **6** (22), 247-282.
- Siemens H. J.**, 1929. The development of secondary seminal roots in corn seedlings. *Sci. Agric.*, 747-759.
- Yamazaki K., Kaeriyama N.**, 1983. The diameter of primary roots and the lateral root formation in corn plants. *Jpn. J. Crop Sci.*, **52** (1), 59-64.