

# Etude des mécanismes physiologiques d'adaptation du riz à la culture de bas-fond

M. PUARD<sup>1</sup>

**Résumé** — La grande diversité des écosystèmes dans lesquels on cultive le riz fait que cette plante a su s'adapter à des conditions extrêmes de culture, allant de la culture en milieu aquatique à la culture sur sols bien drainés. Pour vivre en milieu aquatique asphyxiant, le riz a dû développer des mécanismes d'adaptation physiologique, biologique ou morphologique ; or ceux-ci sont encore insuffisamment connus, même si de nombreuses recherches ont été développées en Asie, aux USA et, plus récemment, en France. Parmi les mécanismes de l'adaptation aux contraintes du milieu inondé, il en est un prépondérant, relatif au maintien du pouvoir oxydant de la rhizosphère. Le riz, traditionnellement cultivé dans des zones inondables, donc anoxiques et réductrices, a su s'adapter en réoxydant sa rhizosphère par un transport passif d'oxygène depuis les parties aériennes vers les racines. Au cours de notre travail, nous avons pu mettre en évidence l'influence du transfert d'oxygène et de la nutrition sur le niveau de résistance de la plante face à des contraintes telles que l'hypoxie, le sel, le froid, l'acidité, les toxicités ferreuse et aluminique.

**Mots-clés** : riz, anoxie, hypoxie, bas-fond, potentiel oxydoréducteur, nutrition minérale, transfert d'oxygène, acidité, sel, froid.

## Introduction

A Madagascar, la culture vivrière essentielle est la culture du riz qui, avec 1 300 000 ha, représente une superficie supérieure à l'ensemble des surfaces cultivées dans les pays de la CEE. La moitié environ de cette surface concerne la culture dite de bas-fond. Le reste des surfaces cultivées se répartit pour 400 000 ha en culture aquatique stricte, 50 000 ha en culture d'eau profonde et 250 000 ha en culture pluviale. On cultive le riz à des altitudes comprises entre 700 et 2 000 m environ ; dans ces zones, la pluviosité varie entre 1 000 et 2 000 mm.

Parmi les contraintes rencontrées en riziculture, on peut citer : la sécheresse (riz pluvial), l'hypoxie et les milieux réducteurs qui en découlent (riz aquatique), le froid, la nutrition (carence en éléments ou forme chimique non assimilable), les milieux acides, les milieux salés, les toxicités (fer, aluminium...).

Pour cette grande diversité d'écosystèmes, le riz adû développer des mécanismes biologiques, physiologiques et/ou morphologiques d'adaptation aux contraintes du milieu (JACQUOT et ARNAUD, 1979 ; GLASZMANN *et al.*, 1984 ; PUARD *et al.*,

1986 b, 1989 a ; ZHANG *et al.*, 1991). Pour simplifier, on peut admettre qu'il existe deux groupes de contraintes, celles liées à la culture sèche et celles se rapportant à la culture aquatique (figure 1). Or, s'il existe des variétés permettant d'optimiser la production en milieu aquatique strict (avec maîtrise de l'eau) ou en milieu pluvial strict (sans assistance de la nappe), il n'existe pas de variétés pouvant indifféremment supporter la sécheresse ou l'hypoxie, sans que la production potentielle en soit très affectée, voire annihilée.

## Transport d'oxygène

Après avoir étudié le comportement du riz face à la sécheresse, le travail réalisé au laboratoire par l'équipe associée et sur le terrain, en Camargue et à Madagascar, porte pour l'essentiel sur la relation sol-plante-production.

Chez le riz, après avoir mis en évidence une capacité de transport de l'oxygène de l'air depuis les parties aériennes vers la rhizosphère (PUARD *et al.*, 1986 a), nous avons développé un test de laboratoire qui nous a permis de cribler une cinquantaine de variétés provenant d'Asie et d'Afrique et une quinzaine de variétés originaires de Camargue. Le mécanisme est d'une importance capitale de par le rôle qu'il joue

<sup>1</sup> Equipe associée CEA-CIRAD-ORSTOM, Centre d'Etudes de Cadarache, 13108 St-Paul-lez-Durance Cedex, France.

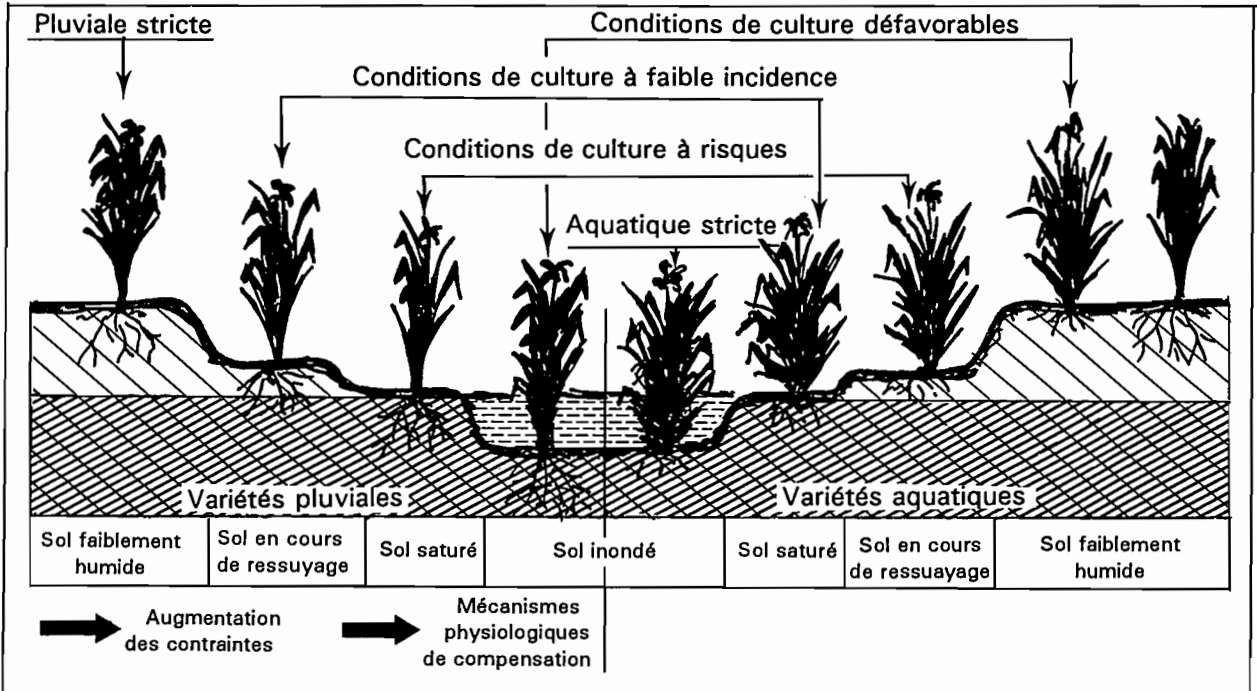


Figure 1. Evolution des contraintes suivant le type cultural et le milieu.

dans le maintien du pouvoir oxydant de la rhizosphère (VIZIER et PUARD, 1989), facilitant ainsi l'équilibre nutritionnel de la plante et en particulier la présence des deux formes azotées,  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ .

En milieu aquatique, la forme azotée la plus disponible est la forme ammoniacale (DUPUY *et al.*, 1990 ; GAUDIN *et al.*, 1987) ; on utilise actuellement comme engrais du sulfate d'ammoniaque ou de l'urée. Or, si le riz aquatique est tolérant à  $\text{NH}_4^+$ , il ne peut se nourrir uniquement de cette forme azotée sans risque de toxicité ; on comprend donc l'effet bénéfique de l'oxygène dans les processus d'oxydation lente (*Nitrobacter*) de  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{NO}_3^-$  comme schématisé sur la figure 2.

En Camargue, lorsque ce mécanisme adaptatif est insuffisant voire absent, on est obligé d'avoir recours à des artifices : apport d'agents oxydants, techniques culturales « assec », favorisant la réoxydation du milieu (figure 3). Certaines de ces techniques pourraient être expérimentées à Madagascar. L'enfouissement de peroxyde de calcium au moment des semis n'a pas eu d'effet très significatif sur le maintien du potentiel oxydoréducteur du sol, mais on a pu observer un gain de précocité d'une semaine à l'épiaison. Au 90<sup>e</sup> jour de culture, nous avons observé une épiaison à 50 % contre 5 à 10 % en l'absence de peroxyde. En fin de culture, le rendement moyen pour la parcelle avec peroxyde est de 7,2 t ha<sup>-1</sup>, contre 6,8 sans peroxyde.

La mise en place de tensionics dans la rhizosphère (MOUTONNET *et al.*, 1991) nous a permis d'observer le pouvoir réoxydant des racines. A partir du 70<sup>e</sup> jour

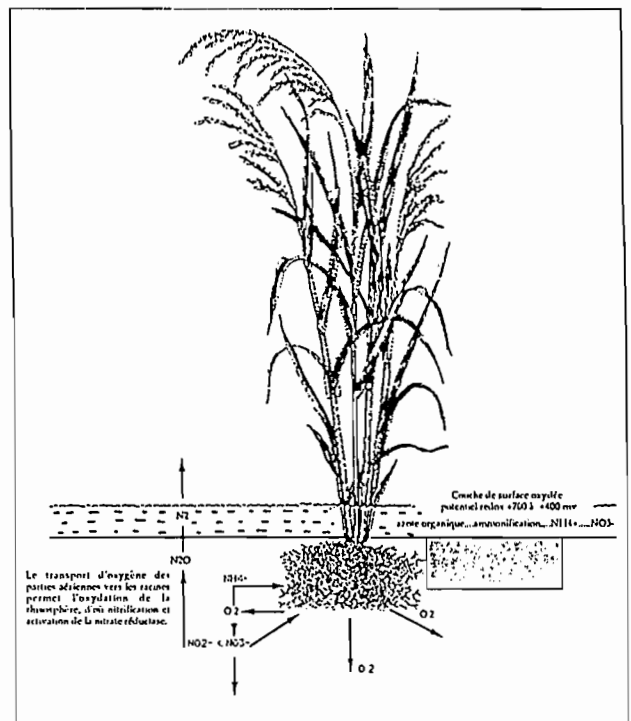


Figure 2. Effet du transport d'oxygène dans les processus d'oxygénation de la rhizosphère.

de culture, les dix premiers centimètres de sol sont entièrement colonisés par les racines. Une analyse des deux formes azotées, confiée au laboratoire d'analyses du CIRAD, à partir de prélèvements effectués chaque semaine dans l'environnement proche racinaire, nous confirme l'intervention de la plante sur les processus de réoxydation de l'azote

(figure 4). Cette observation est la conséquence, *in situ*, de l'adaptation physiologique du riz : le transport d'oxygène et sa répercussion sur le maintien du pouvoir oxydant de la rhizosphère. Ce mécanisme, signalé chez plusieurs espèces, a une incidence sur, ou est la conséquence de, la modification de l'anatomie racinaire (figure 5) des plantes

cultivées en milieu hypoxique (JUSTIN et ARMSTRONG, 1983 ; LESAIN *et al.*, 1983 ; PRIOUL et GUYOT, 1985 ; JACKSON *et al.*, 1985).

## Adaptation aux contraintes du milieu

### Présence de sel

De nos études il ressort que les plantes adaptées à la culture salée en mangrove sont moins productives que leurs cousines aquatiques cultivées en eau douce. De même, nous avons pu observer que les variétés européennes sélectionnées en Italie ou en Camargue et cultivées en milieu salé à des concentrations croissantes avaient, en général, un rapport photosynthèse/transpiration inférieur aux plantes originaires d'Afrique. Cette différence s'explique uniquement par un niveau de transpiration plus faible chez les variétés africaines. Nous avons suivi l'évolution du poids de la matière organique des racines et des parties aériennes en fonction de la teneur en sel. On remarque la grande sensibilité des variétés non adaptées au sel : on obtient, en moyenne, une perte de 50 % de matière sèche si l'on cultive les plantules à une concentration de 1,5 g l<sup>-1</sup> de sel dans la solution nutritive.

Partant des résultats obtenus au laboratoire, nous avons mis au point un test de criblage variétal basé sur la vigueur germinative et sur le degré de développement des plantules en milieu salé, par rapport à un témoin cultivé dans des conditions normales. Il ressort que la vigueur germinative n'est

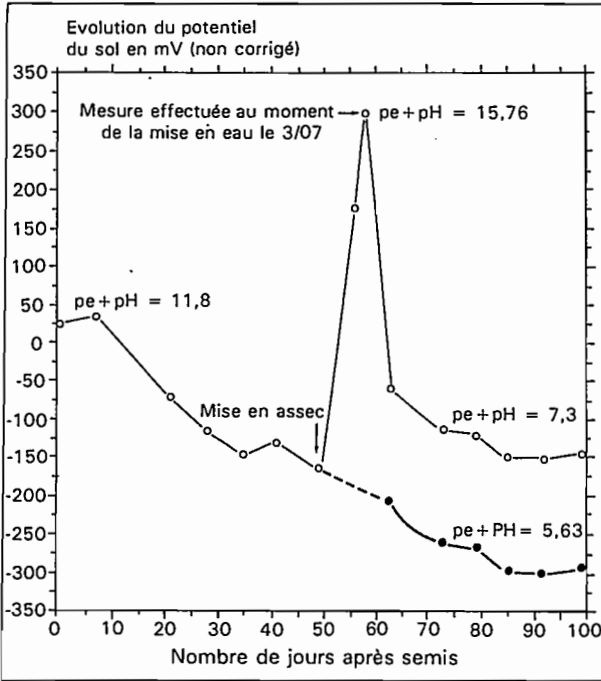


Figure 3. Effet d'un « assec » sur le potentiel oxydoréducteur.

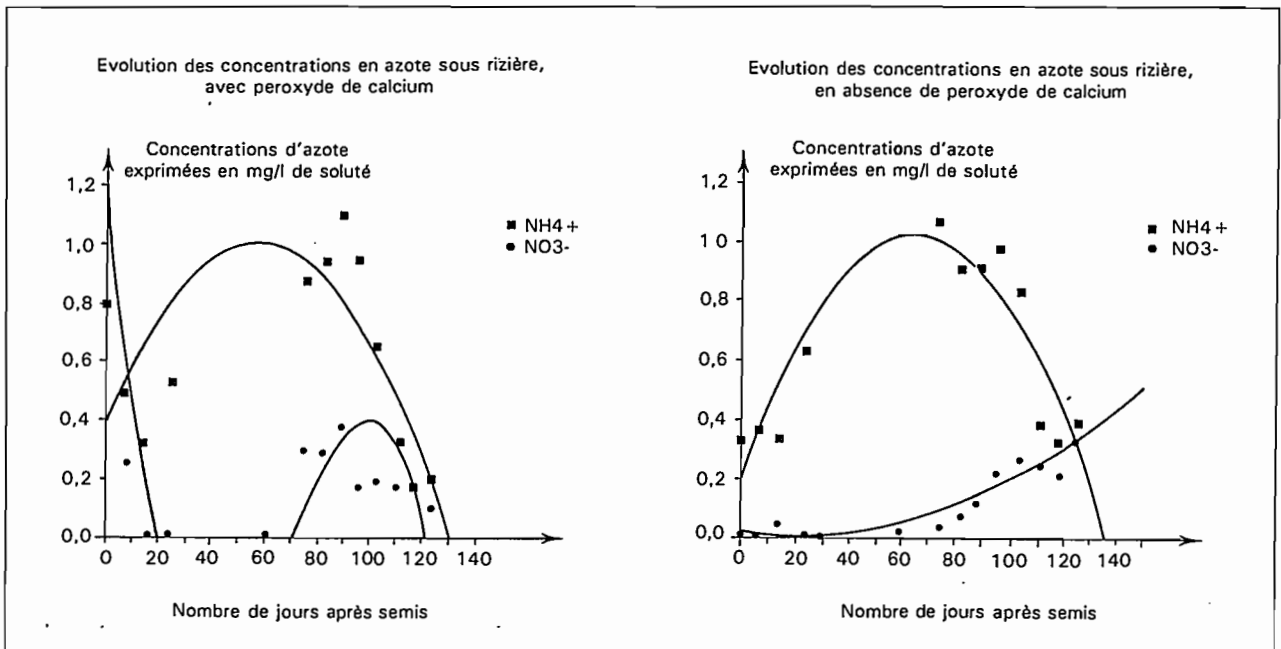


Figure 4. Evolution des concentrations en azote nitrique et ammoniacal, en présence ou non d'agents oxydants.

pas proportionnelle à la masse de la graine mais semble dépendre davantage des réserves énergétiques contenues dans l'endosperme et de l'ac-

tivité enzymatique de la semence (DUBEY, 1984). Le test, mis au point et utilisé pour la contrainte liée à la présence de sel, pourrait être expérimenté sur

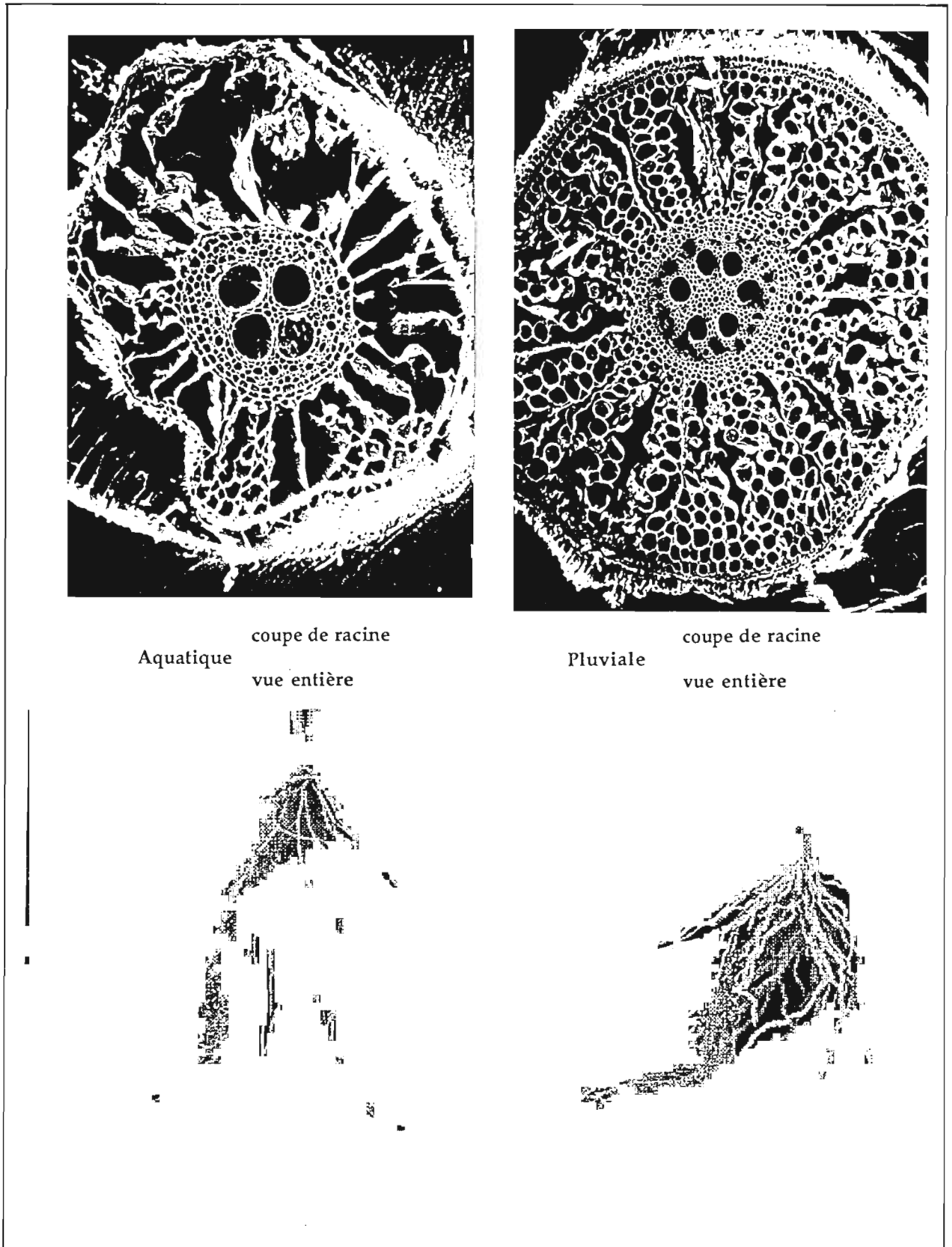


Figure 5. Evolution de la morphologie racinaire en fonction des conditions du milieu.



plantes (toxicité des substances et/ou des éléments réduits, diminution de la disponibilité de certains éléments minéraux, notamment de l'azote). Dans un travail précédent, nous avons montré que l'adaptation du riz à une culture inondée est essentiellement due à sa capacité de transporter l'oxygène depuis la partie aérienne, via l'aérenchyme, vers les racines et la rhizosphère. Ce mécanisme d'adaptation à l'inondation dépend en partie de l'origine, pluviale ou aquatique, du matériel végétal (PUARD *et al.*, 1989 *b*), mais il est également influencé par le milieu de culture, en particulier par la nutrition minérale (ZHANG *et al.*, 1991).

Des essais agronomiques menés à Madagascar (AHMADI *et al.*, 1988) ont mis en évidence que l'apport d'engrais augmentait les chances de survie du riz pluvial en cas de submersion. Nous avons étudié l'influence des contraintes, manque d'oxygène, milieu acide et formes azotées ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$  seul), sur l'absorption minérale (figure 6). Notre étude a permis de mettre en évidence, pour deux variétés de riz, l'une pluviale, l'autre aquatique ; la réponse des plantes vis-à-vis de trois conditions de stress environnementaux.

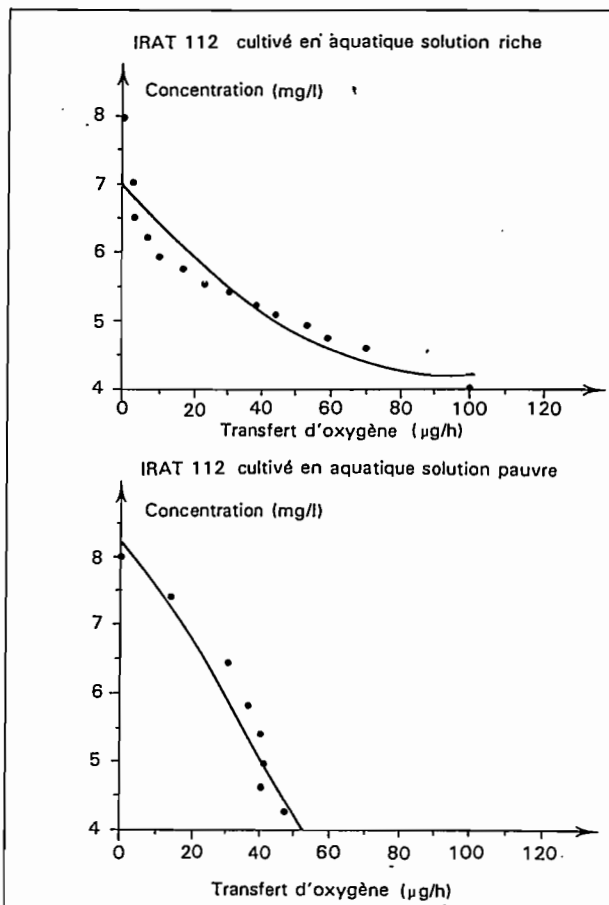


Figure 6. Incidence de la nutrition sur le bilan en oxygène dans le milieu racinaire.

L'hypoxie racinaire inhibe l'élongation des racines formées durant le traitement ; de même, elle diminue l'absorption du phosphore et du calcium, mais son effet n'est pas sensible sur l'absorption de l'azote, quelle que soit sa forme (ZHANG *et al.*, 1990).

Cette différence pourrait s'expliquer, entre autres, par une absorption plus importante du phosphore par les nouvelles racines émises, alors que l'absorption de l'azote proviendrait de l'ensemble des racines. La corrélation entre l'absorption du phosphore et la croissance racinaire va dans ce sens.

La suppression de l'ammoniaque chez le riz (impossible à réaliser en rizière) stimule légèrement l'élongation racinaire. Ce mécanisme pourrait, à long terme, être une des explications du système racinaire plus développé observé chez les variétés pluviales. En l'absence d'ammoniaque, l'absorption des autres ions est accélérée. Cet effet ne s'explique pas comme précédemment par des différences d'absorption entre racines déjà présentes et racines nouvellement émises durant le traitement. Il s'ensuit que  $\text{NH}_4^+$  ralentit l'absorption des éléments minéraux sans diminuer notablement les mécanismes de croissance.

L'acidité (pH 4,5) diminue sensiblement l'absorption d'azote, tout particulièrement sous forme nitrrique. De même, elle diminue l'absorption du calcium.

L'aspect le plus notable de l'effet variétal (aquatique ou pluvial) sur la réponse du riz aux trois stress environnementaux étudiés porte sur le comportement du riz vis-à-vis de l'ammoniaque et de l'hypoxie. Moins adaptée à l'ammoniaque, présente de façon dominante dans le sol en conditions d'inondation, la variété pluviale répond plus fortement que la variété aquatique à la suppression de cette forme azotée.

Enfin, nous n'avons pas mis en évidence sur une plante entière l'effet compensateur des nitrates vis-à-vis de l'hypoxie, mécanisme biologique cellulaire souvent cité dans la littérature. Pour comprendre ce mécanisme, il faudrait appliquer au riz un effet de double contrainte, portant sur l'hypoxie en l'absence d'ammoniaque (en vue d'augmenter l'absorption de nitrates). Cette étude pourrait être entreprise dans le cadre du projet « bas-fonds ».

## Conclusion

Les expériences que nous avons réalisées au laboratoire et, lorsque cela était possible, sur le terrain ont montré que les plantes productives sont également exigeantes. Une plante identifiée très résistante à un stress est rarement résistante au cumul

de plusieurs contraintes, même de faible intensité. Par exemple, une plante résistante à  $4 \text{ g l}^{-1}$  de sel ne résistera pas forcément à  $0,5 \text{ g l}^{-1}$  de sel si une carence en oligoéléments (Mn, Ca, Zn, etc.), le froid ou l'acidité s'ajoutaient à cette première contrainte ; d'où l'intérêt d'éliminer « la boîte noire » que constitue le sol, en travaillant sur des dispositifs de laboratoire permettant d'intervenir avec précision sur un seul paramètre à la fois. A l'inverse, il ne servirait à rien de sélectionner un mécanisme de résistance, au stade végétatif, si son expression ne se traduisait pas, en fin de culture, par le maintien d'une bonne production végétale ; d'où l'intérêt d'une confrontation permanente des expérimentations de laboratoire avec leur application sur le terrain.

L'ensemble des expériences réalisées montre l'importance primordiale que l'on doit accorder à la nutrition minérale du riz cultivé en milieu aquatique. Si la plupart des connaissances acquises en matière de nutrition des plantes peuvent être transposées d'une culture à l'autre, par une simple adaptation des doses à utiliser, beaucoup de travail reste à faire pour ce qui concerne la nutrition en milieu hypoxique réducteur et la contribution des ions dans la résistance aux contraintes du milieu.

## Références bibliographiques

- AHMADI N., CHARPENTIER H., FEAU C., RABARY E., 1988. Amélioration variétale du riz pour la région du lac Alaotra à Madagascar. *L'Agron. Trop.* 43 (2) : 91-105.
- CORNILLON P., 1977. Effet de la température des racines sur l'absorption des éléments minéraux par la tomate. *Ann. Agron.*, 28 : 409-423.
- CORNILLON P., 1980. Incidence de la température des racines sur la croissance et le développement des plantes. Etude bibliographique. *Ann. Agron.*, 31 (1) : 63-84.
- DE LUCIA E.H., 1987. The effect of freezing nights on photosynthesis, stomatal conductance, and internal  $\text{CO}_2$  concentration in seedlings of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* P.). *Plant Cell Environ.*, 10 : 333-338.
- DUBEY R.S., 1984. Enzyme activity and biochemical constituents in germinating salt tolerant rice seed. *Oryza*, 21 (4) : 213-217.
- DUPUY J., GAUDIN R., D'ONOFRIO G., 1990. Etude à l'aide d'urée enrichie en  $^{15}\text{N}$  de la fertilisation azotée du riz inondé à Madagascar. Cinétique de prélèvement de l'azote apporté sous forme de supergranules d'urée ou de perlurée au repiquage du riz inondé ou 21 jours après. *L'Agron. Trop.*, 45 (1) : 21-30.
- GAUDIN R., DUPUY J., BOURNAT P., 1987. Suivi du contenu en azote de la solution du sol d'une rizière après placement d'urée. *L'Agron. Trop.*, 42 (1) : 13-19.
- GLAZSMANN J.C., BENOIT H., ARNAUD M., 1984. Classification des riz cultivés (*Oryza sativa* L.). Utilisation de la variabilité enzymatique. *L'Agron. Trop.*, 39 (1) : 51-61.
- JACKSON M.B., FENNING T.M., JENKINS W., 1985. Aerenchyma gas space formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. *J. Exp. Bot.* 36 (171) : 1566-1572
- JACQUOT M., ARNAUD M., 1979. Classification numérique des variétés de riz. *L'Agron. Trop.* 34 (2) : 155-171.
- JUSTIN S.H.F.W., ARMSTRONG W., 1983. Oxygen transport in the salt marsh genus *Puccinellia maritima* W. Particular reference to the diffusive resistance of the root-shoot junction and the use of paraffin oil as diffusive barrier in plant studies. *J. Exp. Bot.*, 34 (145) : 980-986.
- LEHNINGER A.L., 1970. *Biochemistry*. New York, Worth Publishers Inc., p. 189-214 et p. 513-537.
- LESAINT C., GRANDJEAN M., GAMBIER J., 1983. Influence de l'aération du milieu nutritif sur l'absorption de l'eau et des ions, la nuit et le jour. Comparaison du maïs et de la tomate. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 69 (6) : 399-406.
- LUNDMARK T., HALLGREN J.E., DEGERMARK C., 1988. Effects of summer frost on the gas exchange of field-grown *Pinus sylvestris* (L.) seedlings. *Scan J. For. Res.*, 3 : 441-448.
- MOUTONNET P., GUIRAUD G., MAROL C., 1989. Le tensiomètre et la teneur en nitrates de la solution de sol. Milieu poreux et transferts hydriques 26 : 11-29.
- MURATA N., SATO N., TAKAHASHI Y., 1982. Composition and positional distributions of fatty acids in phospholipids from leaves of chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Plant Cell Physiol.*, 23 : 1071-1079.
- NEILSON R.E., LUDLOW M.M., JARVIS P.G., 1972. Photosynthesis in stika spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr) : II Response to temperature. *J. Appl. Ecol.*, 9 : 721-745.
- PRIOUL J.L., GUYOT C., 1985. Role of oxygen transport and nitrate metabolism in the adaptation of wheat plants to root anaerobiosis. *Physiol. Vég.*, 23 : 175-185.
- PUARD M., COUCHAT P., LASCEVE G., 1986 a. Importance de l'oxygénation des racines du riz (*Oryza sativa* L.) en culture inondée. *L'Agron. Trop.*, 41 (2) : 119-123.
- PUARD M., COUCHAT P., BOSSY J.P., 1986 b. Modifications anatomiques induites dans les racines séminales de riz (*Oryza sativa* L.) par les conditions de culture. *L'Agron. Trop.*, 41 (2) : 124-126.
- PUARD M., COUCHAT P., LASCEVE G., 1989 a. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa* L.) aux

contraintes du milieu. I. Modifications anatomiques des racines. L'Agron. Trop., 44 (3) : 165-171.

PUARD M., LASCEVE G., COUCHAT P., 1989 b. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa* L.) aux contraintes du milieu. II. Effets de la nutrition azotée sur la consommation d'oxygène par les racines et l'évolution de l'acidité. L'Agron. Trop., 44 (3) : 173-177.

RAISON J.K., WRIGHT L.C., 1983. Thermal phase transitions in the polar lipids of plant membranes : their induction of disaturated phospholipids and their possible relation to chilling injury. Biochem. Biophys. Acta, 731 : 69-78.

VIZIER J.P., PUARD M., 1989. Influence de la fertilisation sur le comportement du riz pluvial en milieu inondé. L'Agron. Trop., 44 (4) : 313-319.

ZHANG B.G., COUCHAT P., PUARD M., 1991. Effet de l'acidification et des types d'azote sur la formation d'aérenchymes chez le riz. L'Agron. Trop., 46 (1) : 23-28.

ZHANG B.G., COUCHAT P., PUARD M., 1990. Effect of hypoxia, acidity and nitrate on inorganic nutrient in rice plants. Plant Physiol. Biochem., 28 (5) : 655-661.



# Bas-fonds et riziculture



# Bas-fonds et riziculture

Editeur scientifique  
Michel Raunet

Actes du séminaire d'Antananarivo  
Madagascar  
9-14 décembre 1991

ISBN 2-87614-100-0  
© CIRAD Mars 1993

Publié et diffusé par CIRAD-CA  
Service des publications, de l'information et de la documentation  
BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France