

Etude de la reponse à un stress hydrique de quelques variétés de riz pluvial et de riz irrigué

Water stress response for some cultivars of upland- and lowland rice

I. Incidence sur la transpiration

I. Effects on transpiration

par J. F. BOIS

Antenne ORSTOM, CEN Cadarache, BP N° 1, F-13115 Saint Paul Lez Durance, France

Ph. COUCHAT et P. MOUTONNET

Département de Biologie, Service de Radioagronomie, CEN Cadarache, BP N° 1, F-13115 Saint Paul Lez Durance, France

Reçu 11 Aout 1983

Mots-clés *Oryza sativa* L. Potentiel hydrique du sol Transpiration Stress hydrique

Résumé La transpiration de plants de riz cultivés sur sol en chambre de culture, est suivie en continu pendant une séquence dessèchement-irrigation. Les cycles journaliers de transpiration sont présentés avant et pendant le stress hydrique. Quatre variétés montrent une augmentation de la transpiration nocturne qui disparaît lors du stress hydrique. Il apparaît que la régulation stomatique est indépendante du potentiel hydrique du sol jusqu'à une valeur seuil au-delà de laquelle la baisse de transpiration est proportionnelle à la baisse du potentiel hydrique. Cette valeur seuil est plus basse pour les variétés de type irrigué.

Summary The transpiration of rice seedlings grown on soil in a growth chamber was observed during a soil drying/rewetting sequence. The diurnal cycles of transpiration are shown before and during the water stress period. Four cultivars showed an increase of transpiration during the night. This increase disappeared during the water stress period. The stomatal regulation appeared not to depend on the soil water potential until a certain value. Below this soil-water threshold, the decrease of transpiration was proportion to the decrease of water potential. This threshold value is lower for the rain-fed cultivars than for the irrigated cultivars.

Introduction

La culture du riz pluvial est en extension en Afrique de l'ouest où elle représente 75% des surfaces plantées en riz³. Cependant la production est freinée par la sensibilité de la plante à la sécheresse, phénomène aggravé par l'irrégularité des pluies et la faible réserve en eau des sols.

La stabilisation et l'amélioration des rendements passent par la sélection de variétés capables de traverser sans dommage de courtes périodes de sécheresse.

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

227

N° : 16460, ex 1

Cote : B

9 JANV. 1985

La réduction des pertes d'eau par la transpiration est un des moyens d'adaptation que possède la plante pour retarder l'installation du déficit hydrique⁷.

Chez le riz, le contrôle stomatique de la transpiration a été surtout étudié, par l'intermédiaire de mesures de résistance foliaire à la diffusion de vapeur d'eau mises en relation avec le potentiel hydrique du sol⁸, ou avec le potentiel hydrique foliaire¹⁰. Certains travaux montrent des différences intervariétales à la résistance à la transpiration⁶ et d'autres une différence de vitesse d'ouverture stomatique entre variétés pluviales et irriguées⁴.

Les études de transpiration proprement dites sont peu nombreuses: Tomar et Ghildyal¹⁴ suivent l'abaissement de la transpiration et du potentiel hydrique du sol et notent une différence dans le contrôle stomatique entre plants adaptés à la culture inondée et ceux adaptés à la culture sèche. Il a été montré^{11,12} par des mesures en continu, que la transpiration réagit très rapidement à une baisse du potentiel hydrique du sol et qu'il existe des différences variétales dans le cycle nyctéméral de transpiration.

On se propose ici, d'étudier en conditions hydriques non limitantes puis limitantes, l'évolution des cycles journaliers de transpiration de plusieurs variétés de riz choisies pour leurs différences morphologiques et pour leur comportement vis à vis de la sécheresse.

Dispositif expérimental

La cellule de mesure utilisée a été décrite en détail, elle comporte principalement une cloche en verre à double paroi dans laquelle on enferme la partie aérienne de la plante. L'air qui circule est conditionné en température ($25^{\circ} \pm 0,2$) et humidité (60%). Il est mesuré à l'entrée et à la sortie de l'enceinte par un analyseur différentiel d'humidité à infra-rouge de type URAS. Le compartiment sol est raccordé de façon étanche à la cloche et permet la mesure du potentiel hydrique du sol par des tensiomètres couplés à un capteur de pression.

De la germination à la mise en cellule, les plants sont cultivés en phytotron avec une photopériode de 12 h, un éclairage de $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 28°C de température et 70% d'humidité relative le jour, 22°C et 100% la nuit. Le pot de culture d'une hauteur de 20 cm et de 10,5 cm de diamètre contient environ 2300 g d'un sol ferrallitique sablo argileux provenant de Bouaké (Côte d'Ivoire). Il est enrichi en engrais, 300 μg par g de sol sec de P et K, 200 μg par g de sol de N. La densité apparente est d'environ $1,35 \text{ g cm}^{-3}$. Le sol est maintenu à une humidité proche de la capacité de rétention. Ses caractéristiques hydrodynamiques font qu'à 35% d'humidité volumique, il est à saturation et qu'à 10% son potentiel hydrique est de $-0,5$ bar.

Les plants sont mis en culture au stade de début du tallage. La photopériode est de 12 h avec un éclairage de $250 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fourni par une lampe de 1000 W aux halogènes (Osram HQI). Le débit d'air est 800 l h^{-1} . L'expérimentation consiste à suivre le dessèchement progressif du sol par la plante jusqu'à l'obtention d'un stress hydrique accentué marqué par l'enroulement des feuilles. Une irrigation intervient alors jusqu'à la reprise d'un niveau de transpiration comparable à celui de la période antérieure au stress hydrique.

La surface foliaire est appréciée par planimétrie du limbe. Une mesure des dimensions des feuilles est effectuée en début et en fin d'essai. Le poids sec des racines représente 20 à 30% du poids de matière sèche totale. Cinq variétés de type pluvial et deux de type irrigué ont été testées (Tableau 1). Elles sont toutes cultivées en sol non saturé ici.

Tableau 1. Variétés de riz utilisées

Variétés <i>Cultivars</i>	Mode de culture <i>Culture method</i>	Origine <i>Origin</i>
Irat 13	Pluvial	Mutant
Moroberekan	Pluvial	Côte d'Ivoire
Palawan	Pluvial	Philippines
Iram 44 912	Pluvial	Madagascar
Iguape cateto	Pluvial	Brésil
H 105	Irrigué	Ceylan
IR5	Irrigué	Philippines

Table 1. Rice cultivars used

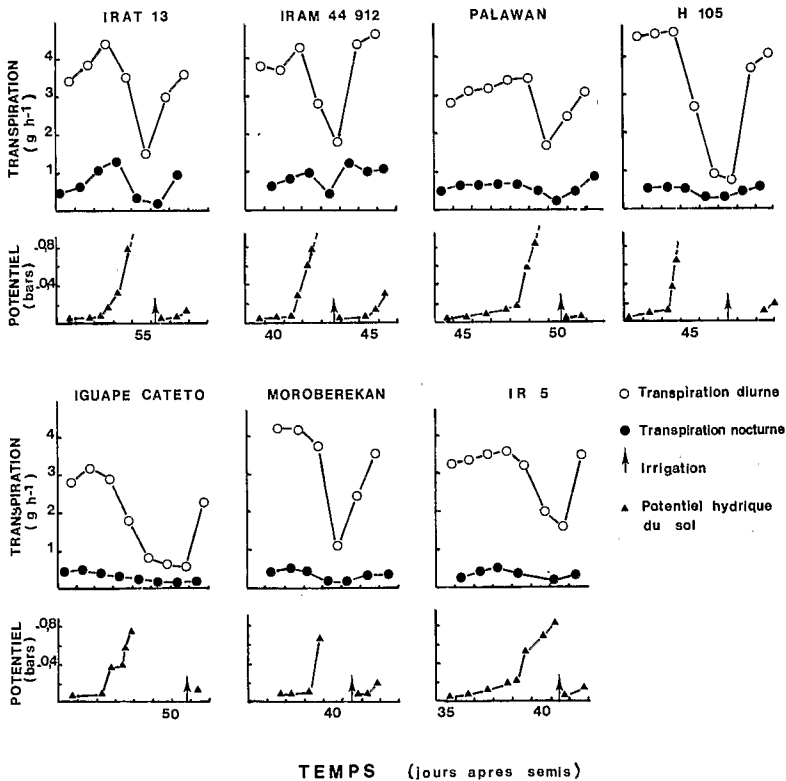


Fig. 1. Evolution des transpirations moyennes nocturne et diurne et du potentiel hydrique du sol au cours de la séquence dessèchement irrigation pour différentes variétés de riz.

Fig. 1. Evolution of the mean nocturnal and diurnal transpirations and the critical hydric potential from the soil in the alternation dessication and irrigation for different rice cultivars.

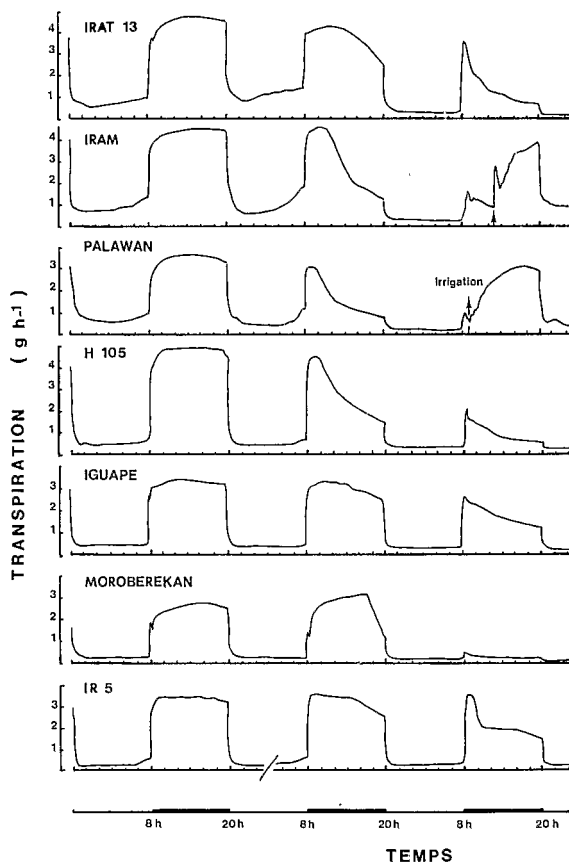


Fig. 2. Cycles journaliers de transpiration pour différentes variétés de riz.

1^{er} cycle: alimentation en eau non limitante

2^{ème} cycle: début du déficit hydrique

3^{ème} cycle: stress hydrique établi.

Fig. 2. Daily cycles of transpiration from different rice cultivars.

Cycle 1: unimpeded water supply

Cycle 2: beginning of hydric deficiency

Cycle 3: hydric stress settled.

Résultats et discussions

La Figure 1 montre, au cours du temps, l'évolution des transpirations moyennes nocturnes et diurnes ainsi que l'évolution concomitante du potentiel hydrique moyen du sol. En début d'essai, la transpiration croît avec le temps lorsque l'approvisionnement en eau n'est pas limitant (potentiel hydrique compris entre 0 et 200 mbar). Ceci traduit l'augmentation de la surface foliaire. A partir de -200 mbar, le potentiel hydrique baisse rapidement et la transpiration chute de 50 à 80% dans sa phase diurne comme dans sa phase nocturne. Après

irrigation, on tend à retrouver le niveau initial de transpiration en un ou deux jours.

La Figure 2 montre l'évolution journalière de la transpiration et les modifications induites dans cette évolution par le stress hydrique. Pendant la phase nocturne on observe trois types de comportements:

- chez Irat 13 et Iram 44 9, après l'extinction, la transpiration diminue très rapidement et atteint une valeur minimale en une ou deux heures puis elle augmente régulièrement jusqu'à l'éclaircissement pour atteindre une valeur de 1,8 à 2,5 fois la valeur minimale. le surcroît d'eau perdue par cette remontée nocturne représente 12 à 15% de la transpiration nocturne. Le phénomène a déjà été observé chez Irat 13¹².

- chez Palawan, H 105 et IR5, l'augmentation ne se manifeste que dans les deux dernières heures de la nuit. Le minimum nocturne est atteint au milieu de la nuit sauf chez IR5 où il est atteint en 30 minutes.

- chez Moroberekan et Iguape Cateto, le minimum nocturne est atteint en début de nuit et la transpiration reste pratiquement constante toute la nuit.

Dans tous les cas, lors d'un stress accentué, il y a suppression des remontées de transpiration nocturne. Ceci est en contradiction avec les observations de Picard¹², mais il faut noter qu'ici la sécheresse est beaucoup plus forte: la baisse de transpiration atteint 50 à 80% alors qu'elle n'était que de 20% dans l'expérience citée.

La période diurne se décompose en quatre phases (voir Figure 3)

- phase 1: dès l'éclaircissement, il se produit une augmentation très rapide de la transpiration à la suite de l'ouverture stomatique. Cette phase dure 6 à 15 minutes. Elle se termine parfois en forme de pic par une diminution transitoire (Iguape, Moroberekan et Irat 13) qui est très nette lorsque le plant a un faible nombre de talles (deux ou trois) Elle est toujours présente chez Moroberekan, variété qui talle peu.

- phase 2: l'augmentation de la transpiration reprend mais moins rapidement. On atteint un palier plus ou moins marqué 40 min à 1 h après l'éclaircissement. L'ouverture stomatique est complète. Le niveau de transpiration atteint (T_0) résulte d'un équilibre entre demande évaporative et absorption racinaire.

- phase 3: la transpiration augmente encore lentement jusqu'au maximum diurne atteint 3 à 5 heures après l'éclaircissement (sauf chez IR5: 1 h 30). On peut observer un palier pendant quelques heures.

- phase 4: la transpiration diminue lentement jusqu'à l'extinction.

Lors du stress hydrique, le cycle transpiratoire est profondément modifié. Seule la première phase d'ouverture est conservée, elle est un peu plus lente (15 à 25 min). Le maximum diurne se confond avec la fin de la première phase. Il y a ensuite une diminution rapide pendant 2 h puis une diminution plus lente jusqu'à l'extinction.

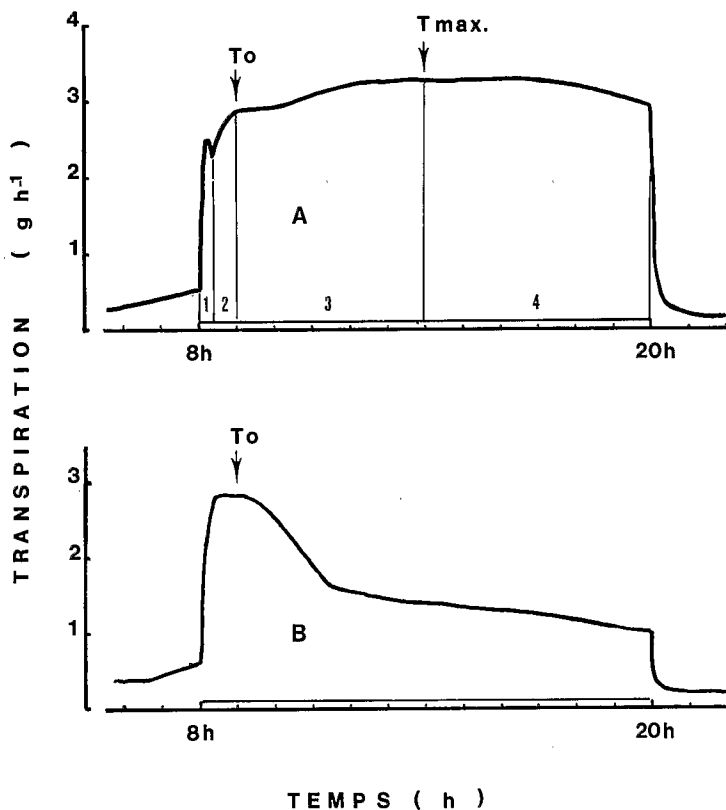


Fig. 3. Schéma d'évolution de la transpiration diurne.

A Alimentation hydrique non limitante.

B Stress hydrique.

Fig. 3. Evolution scheme of the diurnal transpiration.

A Unimpeded water supply.

B Hydric stress.

Lorsqu'une irrigation intervient, la transpiration augmente immédiatement (Figure 2, Iram et Palawan). Il y a fréquemment des oscillations importantes.

L'établissement du stress se traduit donc par une déformation importante du cycle transpiratoire qui peut être appréciée dans la période diurne par le rapport T/T_0 avec T valeur de la transpiration à un moment donné t de la période diurne et T_0 valeur de la transpiration atteinte en fin d'ouverture stomatique (phase 2) du jour considéré. En état hydrique normal, la rapport T/T_0 varie entre 0,9 et 1,1 environ. En état de carence hydrique, le rapport diminue rapidement à la suite de l'enroulement des feuilles qui diminue la surface évaporative et de la fermeture des stomates. La Figure 4 montre l'évolution du rapport T/T_0 en fonction du potentiel hydrique moyen

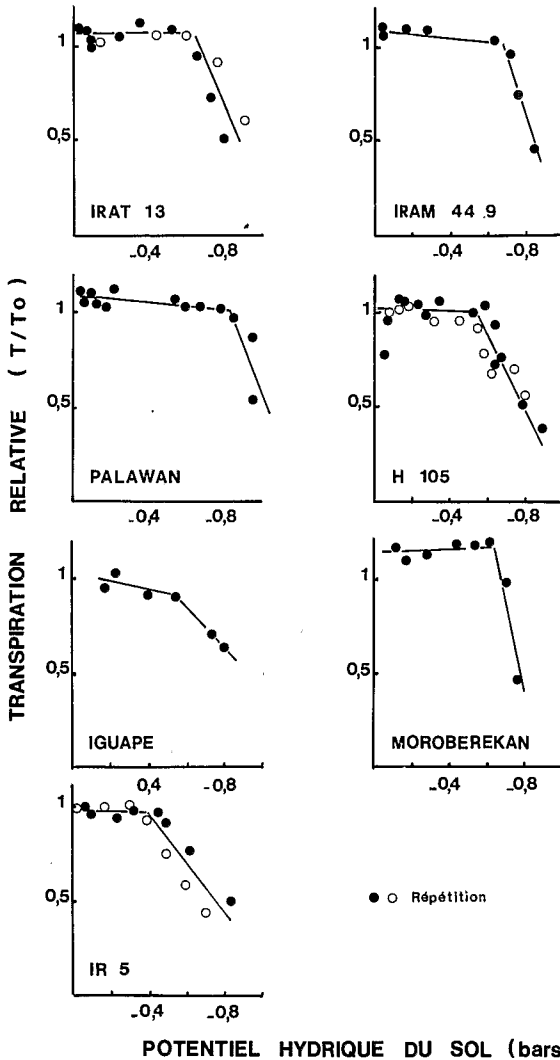


Fig. 4. Relation entre la transpiration et le potentiel hydrique du sol au cours du dessèchement pour différentes variétés de riz.

Fig. 4. Relationship between transpiration and hydric potential of the soil in progress of the dessication for different rice cultivars.

du sol au moment t . Le rapport T/T_0 est constant jusqu'à une valeur seuil de potentiel hydrique; il diminue ensuite rapidement. Le contrôle de la transpiration se fait plus ou moins rapidement suivant les variétés. Il est possible de définir un potentiel critique pour chacune d'elles. Les variétés de type pluvial réagissent vers -600 à -800 mbar. Par contre, les variétés de type irrigué ferment leurs stomates plus précocement, -400 mbar pour IR5, -500 mbar pour H 105. Ce contrôle précoce est confirmé par Alvarez¹ qui constate une baisse de

l'évapotranspiration moyenne de 12 variétés (dont IR5) dès -330 mbar; par Lal⁸ qui note une augmentation de la résistance à la diffusion de l'eau dans la feuille d'une variété de riz irrigué lorsque le potentiel du sol atteint -250 mbar. La notion de potentiel critique apparaît aussi dans d'autres travaux¹⁴ qui montrent que la transpiration est indépendante du potentiel hydrique du sol jusqu'à $-0,8$ bar pour des plants adaptés en culture inondée et -2 bars pour des plants adaptés en culture sèche.

L'étude du mouvement stomatique en fonction du potentiel foliaire montre une réponse stomatique avec seuil⁵. Par contre avec un stress hydrique très progressif, il n'y aurait pas de potentiel foliaire critique¹⁰.

On sait que les populations mésophytes ferment leurs stomates dès l'apparition d'une contrainte hydrique alors que les xérophytes continuent à fonctionner en condition de déficit modéré¹³. Pour Vieira Da Silva¹⁵, la résistance à la sécheresse est l'utilisation maximale des possibilités hydriques: taux de transpiration élevé accompagné d'un contrôle efficace de la transpiration pendant les épisodes secs. Cette notion de potentiel critique peut constituer une indication concernant l'adaptation à la sécheresse. Il conviendrait néanmoins de vérifier ces résultats lors d'un stress obtenu de façon progressive.

Un deuxième critère intervient: la rapidité de la fermeture stomatique lorsque le potentiel critique est dépassé. Il est donné par la pente de la deuxième partie de la courbe. Chez Iguape qui est connue comme modérément susceptible à la sécheresse², la transpiration baisse de 15% lorsque le potentiel décroît de 100 mbar. Chez Irat 13, variété qui présente une bonne tolérance à la sécheresse, la baisse de transpiration est de 25%. Jacquinot⁶ trouve un résultat concordant: résistance à la transpiration plus faible pendant le stress pour Iguape par rapport à Irat 13, donc un moins bon contrôle des pertes d'eau.

Conclusion

Le Tableau 2 regroupe les principales caractéristiques de la transpiration des variétés étudiées. Certains facteurs sont favorables à une meilleure tolérance à la sécheresse: taux de transpiration diurne élevé accompagné d'un bon contrôle stomatique, faible transpiration nocturne, potentiel critique bas.

La combinaison de ces facteurs ne permet pas d'établir une hiérarchie parmi les variétés car la résistance à la sécheresse est la résultante de nombreux mécanismes adaptatifs. Ainsi il ne faut pas oublier que la limitation des pertes d'eau par le contrôle de la transpiration se fait au détriment de la photosynthèse. Il est donc nécessaire d'étudier l'évolution du rapport photosynthèse sur transpiration, au cours du

Tableau 2. Caractéristiques du cycle journalier de transpiration des différentes variétés

Variétés	Ouverture stomatique temps après éclairage (min) <i>Stomata open time after illumination (min)</i>	Maximum diurne temps après éclairage (h) <i>Diurnal maximum time after illumination (h)</i>	Minimum nocturne temps après extinction (h) <i>Nocturnal time after extinction (h)</i>	Remontée nocturne rapport T. fin de nuit sur T. minimale <i>Nocturnal reset ratio T end of the night minimum T</i>	Transpiration diurne (mg min ⁻¹ dm ⁻²) <i>Diurnal transpiration (mg min⁻¹ dm⁻²)</i>	Transpiration nocturne (% de T. totale) <i>Nocturnal transpiration % of T. total</i>	Potentiel hydrique critique (mbar) <i>Critical hydric potential mbar</i>	Contrôle stomatique chute de T. pour -100 mbar (%) <i>Stomata control decline of T for -100 mbar %</i>
Irat 13	6	2 à 3 h	2 h	1,6	29	15,7	- 600	25
Iguape	7	5 h	0 h 30 à 3 h	1,1	30	13	- 500	15
Iram 44 9	9	7 h	4 h	1,95	26	18,5	- 650	30
Palawan	13	5 h	4 h	1,2 à 2,1	21	16	- 800	25
Moroberekan	16	6 h	2 h	1,2	42	9,3	- 600	50
H 105	15	6 h	3 h	1,9	27	11,3	- 500	15
IR5	10	1 h 30	0 h 30	2,7	40	11,3	- 400	15

Table 2. Characteristics of daily transpiration of different cultivars

stress, pour tenter d'établir des comparaisons variétales⁹. Ce sera l'objectif du travail qui va suivre.

Remerciements Nous remercions M. Truong de l'IRAT pour la fourniture des semences.

Bibliographie

- 1 Alvarez E I et De Datta S K 1977 Automatic feedback control to maintain constant soil moisture tension in the study of drought tolerance in rice. *Soil Sc. Soc. Am. J.* 41, 452-454.
- 2 Chang T T, Loresto G C et Tagumpay O 1974 Screening rice germ plasm for drought resistance. *Sabrao J.* 6, 9-16.
- 3 De Datta S K 1975 Upland rice around the world. *In Major Research in Upland Rice* pp 2-11. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines.
- 4 Gueye M et Renard C 1982 Comparaison de deux cultivars de riz (SE 3026 et IR 442), soumis à la sécheresse en début de floraison. *Agron. Trop.* 37, 81-88.
- 5 Henson I E 1982 Abscisic acid and water relations of rice (*Oryza sativa* L.): sequential responses to water stress in the leaf. *Ann. Bot.* 50, 9-24.
- 6 Jacquinet L, Forget M, Edah K A 1981 Résistance à la transpiration chez le riz pluvial (*Oryza sativa*). Etude d'un test de criblage variétal. *Agron. Trop.* 36, 247-252.
- 7 Kramer P J 1969 *Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis*. McGraw-Hill, New York, 482 p.
- 8 Lal R et Moomaw J C 1978 Techniques for screening rice varieties for drought tolerance. *In Rice in Africa*. Ed. Buddenhagen, Persley. Academic Press. London. 356 p.
- 9 Maertens C et 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.
- 10 O'Toole J C et Cruz R T 1980 Response of leaf water potential, stomatal resistance and leaf rolling to water stress. *Plant Physiol.* 65, 428-432.
- 11 Picard D, Couchat Ph et Moutonnet P 1980 Données préliminaires sur la transpiration du riz pluvial, variété IRAT 13, Soumis à une carence hydrique. *Plant and Soil* 57, 423-430.
- 12 Picard D, Couchat Ph et Moutonnet P 1981 Particularité du cycle nyctéméral de transpiration de la variété de riz pluvial IRAT 13, comparé à celui de Moroberekan. *Plant and Soil* 59, 481-485.
- 13 Roy J 1980 Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez *Dactylis glomerata*. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse. Thèse doctorat 3^{ème} cycle. Montpellier. France.
- 14 Tomar Y S et Ghildyal B P 1973 Internal leaf water status and transport of water in rice plants. *Agron. J.* 65, 861-865.
- 15 Vieira da Silva J B 1967 Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre *Gossypium*. *Coton Fibre Trop.* 22, 197-205.