

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

### *Water stress reponse for some cultivars of upland- and lowland rice*

#### II. Incidence sur les échanges de CO<sub>2</sub> et l'efficacité de l'eau

##### *II. Effects on CO<sub>2</sub> exchanges and water use efficiency*

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. Photosynthèse Potentiel hydrique du sol Stress hydrique Transpiration.

**Résumé** La transpiration et les échanges de CO<sub>2</sub> de plants de riz cultivés sur sol en chambre de culture, sont suivis en continu pendant une séquence dessèchement-irrigation. Le stress hydrique entraîne une baisse de la photosynthèse moins importante que celle de la transpiration, ce qui conduit à une augmentation de l'efficacité de l'eau tant que les mécanismes photosynthétiques ne sont pas lésés. Deux variétés (Irat 13 et Moroberekan) présentent au début du dessèchement, une baisse de photosynthèse moins rapide que les autres; leurs courbes de dessèchement et de réhydratation montrent une hystérésis.

**Summary** The transpiration and the CO<sub>2</sub> exchange of rice seedlings grown on soil in a growth chamber were registered during a soil drying/rewetting sequence. Although the water stress caused an inhibition of the photosynthesis, the transpiration rate decreased it to a greater extent. In this way, water stress led to an increased efficiency in water use as long as the photosynthetic mechanisms are not damaged. The decrease of photosynthesis at the beginning of the soil drying with two cultivars (Irat 13 and Moroberekan) was slower than with the other cultivars tested. Their photosynthesis vs transpiration curves showed an hysteresis.

### Introduction

Dans un article précédent<sup>3</sup>, nous avons montré que le riz (*Oryza sativa* L.) réagit au stress hydrique en fermant plus ou moins rapidement ses stomates suivant les variétés. Mais en limitant leurs pertes en eau, les plantes diminuent leur "capacité photosynthétique"<sup>12</sup>. En effet, les échanges d'eau et de CO<sub>2</sub> empruntent la même voie au niveau de la feuille et sont régulés simultanément par la fermeture stomatique.

Pour Hsiao<sup>4</sup> la croissance foliaire est la première effectuée par le déficit hydrique et c'est ensuite le cas des processus d'assimilation du CO<sub>2</sub> et de fermeture stomatique.

Il existe peu de travaux sur la photosynthèse du riz en relation avec le stress hydrique lequel constitue pourtant le facteur limitant en culture pluviale<sup>13</sup>. Singh<sup>9</sup> montre qu'une diminution de l'humidité du sol entraîne une réduction différente de la photosynthèse suivant les variétés. Ces travaux sont effectués en chambre d'assimilation foliaire. On se propose ici, de suivre en continu, sur plante entière, les évolutions simultanées de la transpiration et de la photosynthèse de quelques variétés de riz lors d'un cycle de dessèchement puis de réhydratation du sol, afin de comparer leur comportement vis à vis de la sécheresse.

#### Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental et le protocole opératoire sont les mêmes que ceux décrits précédemment<sup>3</sup>.

La seule modification consiste à effectuer une mesure en continu de la différence de teneur de CO<sub>2</sub> entre l'air entrant et l'air sortant de la cellule de culture. Une valeur négative correspond à une prise de CO<sub>2</sub> (photosynthèse apparente) et une valeur positive à un rejet de CO<sub>2</sub> (respiration nocturne). L'appareil utilisé est un analyseur différentiel à infra-rouge de type ADC. Il est placé en série avec l'analyseur d'humidité sur le circuit d'air.

Deux niveaux d'éclairagements ont été employés 250  $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  et 600  $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Les plants sont mis en cellule au début du tallage (30 à 40 jours après semis). Le sol du pot de culture est proche de la capacité de rétention. Le stress hydrique est obtenu en quelques jours par épuisement des réserves en eau du sol. Lorsque se manifestent des signes importants de fanaison tels qu'un enroulement total des feuilles, une irrigation est effectuée. L'arrêt de l'expérimentation intervient deux ou trois jours après.

Cinq variétés ont été étudiées: trois de type pluvial Irat 13, Moroberekan et Iguape Cateto et deux de type irrigué H 105 et IR 5.

#### Resultats et discussion

La Figure 1 montre chez Irat 13, l'évolution journalière de la transpiration (T) et des échanges de CO<sub>2</sub> avec un approvisionnement en eau non limitant. La respiration nocturne (R) se caractérise par un maximum à l'extinction puis par une décroissance très lente aboutissant à un palier. On observe une augmentation faible en fin de nuit (10%) sans comparaison avec l'augmentation de transpiration (150%) (3 et 6). Cette différence se retrouve aussi chez les autres variétés (résultats non présentés) qui manifestent une augmentation de transpiration nocturne (H 105 et IR 5). La non-concordance entre les échanges de CO<sub>2</sub> et d'H<sub>2</sub>O n'exclut pas un mouvement d'ouverture partielle des stomates mais peut indiquer que la résistance stomatique n'est pas le facteur limitant de la respiration nocturne.

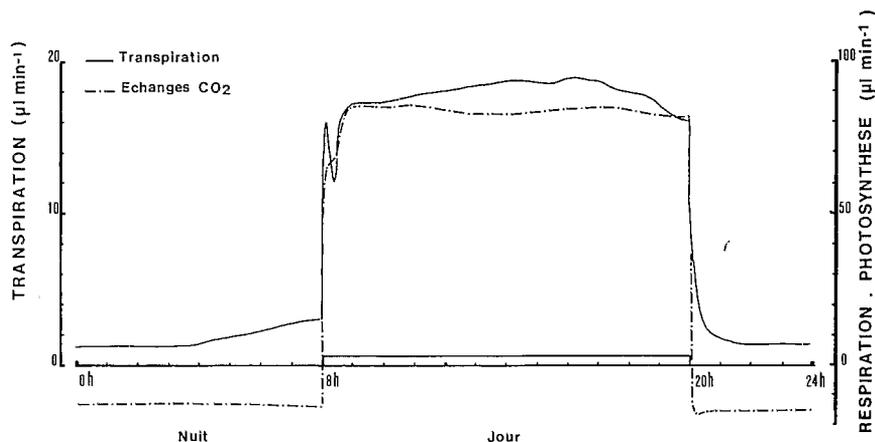


Fig. 1. Cycle de variation de la transpiration, de la respiration nocturne et de la photosynthèse pendant 24 h. Alimentation en eau non limitante. Variété Irat 13.

Fig. 1. Variation cycles from transpiration, nocturnal respiration and 24 h photosynthesis at unimpeded water supply, cultivar Irat 13.

En période diurne, l'augmentation de la photosynthèse apparente (P) est très rapide à l'illumination; le pic d'ouverture stomatique, visible sur le tracé de la transpiration (T) est marqué par un léger palier sur le tracé de P. On constate là encore, une disjonction des deux tracés, la fermeture stomatique transitoire n'entraînant pas une baisse de P. La valeur maximale de P est atteinte une heure après le début du jour. On observe une légère dépression à la mi-journée. Chez IR5 et Moroberekan, le maximum de P se situe au milieu du jour et chez H 105 en fin de jour. A l'extinction, on passe en régime de respiration en cinq minutes environ.

La Figure 2 montre la déformation des cycles journaliers de P et T lors l'installation du stress hydrique. On constate que P et T évoluent parallèlement chez Iguape et IR5 bien que la baisse de P soit moins importante. Par contre, chez H 105, Moroberekan et surtout Irat 13, on observe un décalage des deux courbes; il y même une augmentation transitoire de P chez Irat 13 et Moroberekan.

La Figure 3 présente l'évolution au cours de la séquence dessèchement-irrigation, de la transpiration diurne, de la photosynthèse apparente et de la respiration nocturne exprimées en valeurs relatives. Les valeurs de référence sont prises avant le dessèchement, lorsque le potentiel hydrique du sol est compris entre 0 et -100 mbar. Pour P et T, on prend les valeurs de début et de fin de la période diurne, et pour R la valeur atteinte au milieu de la nuit. On note dans la phase de dessèchement une baisse importante de P et T en fin de jour suivie

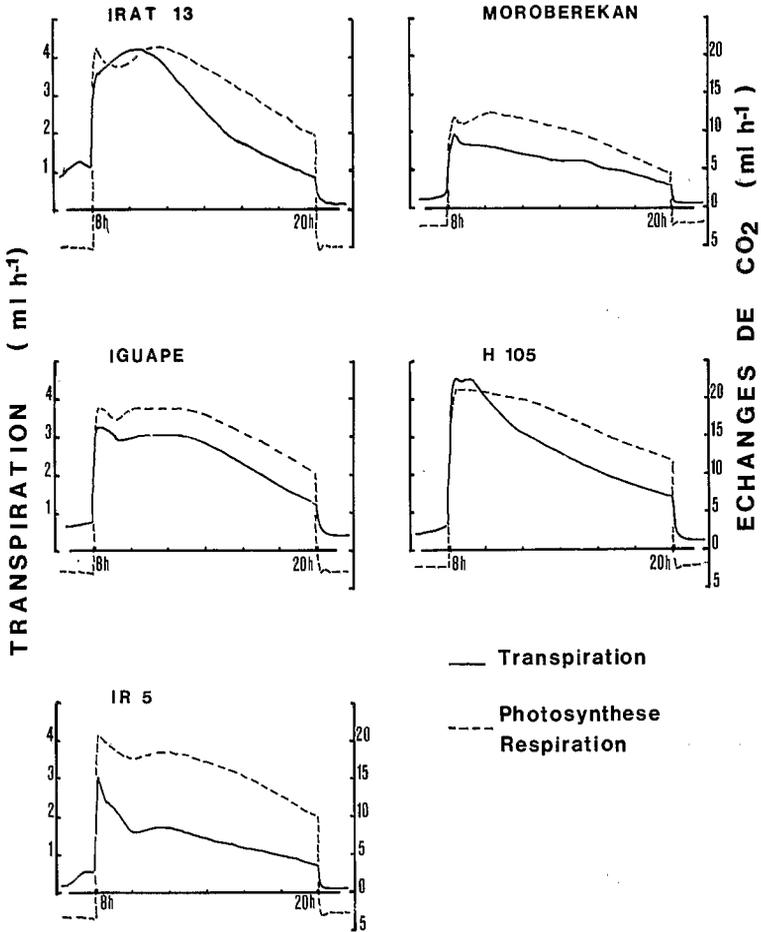


Fig. 2. Cycles journaliers de photosynthèse et de transpiration au début du déficit hydrique pour différentes variétés de riz.

Fig. 2. Daily cycles of photosynthesis and transpiration at the beginning of water deficiency for deficient rice cultivars.

par une remontée en début du jour suivant. Ceci traduit une réhydratation nocturne partielle mais suffisante pour permettre une ouverture stomatique à l'illumination. En début de stress, P est moins affecté que T (10 à 30% en moins). Cette différence s'explique par la fermeture partielle des stomates qui abaisse plus T que P puisque dans le cas du  $\text{CO}_2$ , la résistance du mésophylle s'ajoute à la résistance stomatique, minimisant ainsi l'influence stomatique dans la résistance totale au transfert du  $\text{CO}_2$ <sup>10,11</sup>. A ce niveau du stress hydrique, il semble que seuls les mécanismes de fermeture stomatique et d'enroulement des feuilles soient impliqués dans la chute de photosynthèse.

Par contre, en fin de dessèchement, les tracés de P et T se rejoignent

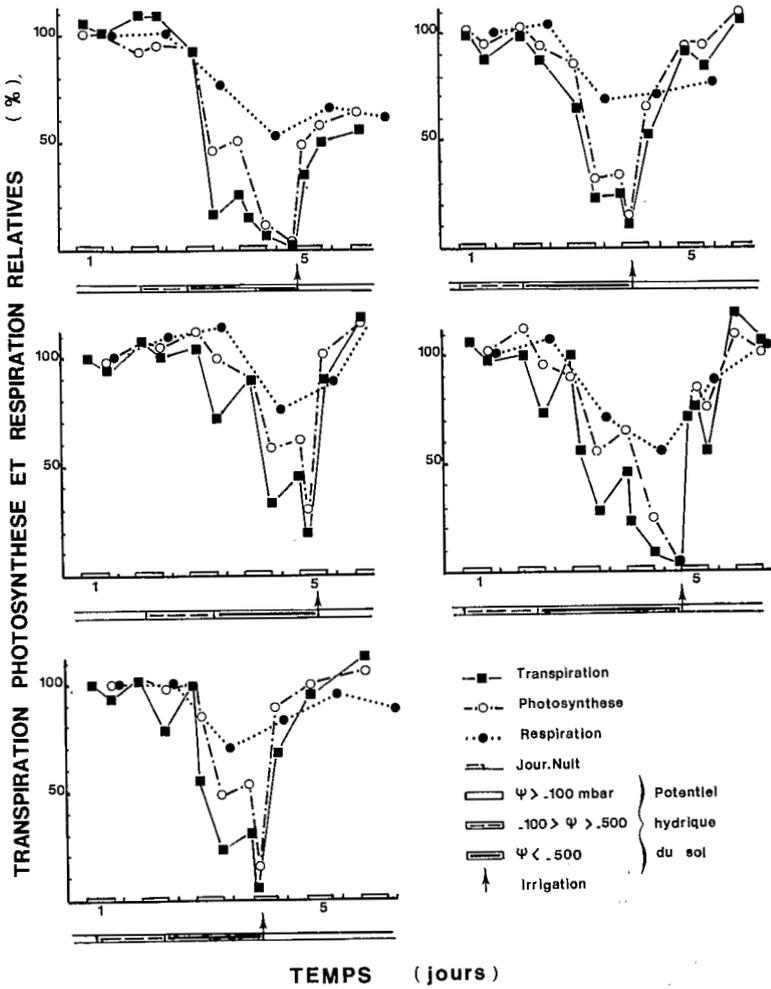


Fig. 3. Evolution de la transpiration, de la photosynthèse et de la respiration nocturne au cours du dessèchement et après irrigation. Les valeurs de 100% correspondent à la période précédant le dessèchement. Même séquence que Fig. 2.

Fig. 3. Evolution of the transpiration, the photosynthesis and the nocturnal respiration during the dessication and after irrigation. The 100% values correspond with the period preceding the dessication. Same sequence as in Fig. 2.

pratiquement; P et T sont fortement réduits et n'atteignent que 10 à 20% des valeurs initiales. La baisse de P est due à la fermeture totale des stomates et à l'enroulement complet des feuilles, mais aussi à l'augmentation de la résistance du mésophylle et peut être à l'altération des chloroplastes<sup>4</sup>.

La respiration nocturne diminue aussi (mais beaucoup moins que P) pour atteindre 50 à 70% des valeurs initiales. C'est ce que trouve

Tableau 1. Caractéristiques des différentes expérimentations

Variété	Durée du stress (h diurnes) <i>Duration of the diurnal stress period (h per day)</i>	Durée de la reprise (h) <i>Duration of the reset period (h)</i>	Surface de limbe avant stress (cm <sup>2</sup> ) <i>Surface of the leaf/blade before the stress (cm<sup>2</sup>)</i>	% de limbe sec en fin d'essai (en poids) <i>% of dry leaf blade at the end of the experiment (in weight)</i>
<i>Types pluvial</i>				
Moroberekan	16	50	130	30
H 105	28	48	90	14
Iguape Cateto	22	48	170	* 21
<i>Types irrigués</i>				
IR5	18	70	195	16
Irat 13	21	48	290	60

\* Le plant a subi deux stress successifs.

*The plant underwent two stresses consecutives*

*Table 1. Experimental characteristics of the experiments*

Moutonnet<sup>5</sup>. Par contre, Aho<sup>2</sup> constate une augmentation de R chez *Triticum sativum* et *Sinapis alba*.

Après irrigation, P et T augmentent très rapidement et retrouvent leur taux initial en un jour ou deux sauf chez Irat 13 où le dessèchement a été plus prononcé du fait d'une surface foliaire plus importante (Tableau 1). La restauration de la respiration est plus lenté et souvent incomplète comme cela a été constaté sur dactyle<sup>8</sup>.

La Figure 4 présente l'évolution du rapport P/T donc de l'efficacité de l'eau, en fonction de l'abaissement du potentiel hydrique du sol. Entre 0 et -500 mbar, ce rapport évolue très peu. Lorsque le seuil de potentiel au delà duquel commence la fermeture stomatique<sup>3</sup> est dépassé, P/T augmente fortement traduisant ainsi une décroissance plus rapide de T que de P. Au delà de -1 bar, le rapport P/T va encore augmenter puis décroitra en fin de dessèchement lorsque P et T deviendront très faibles. (Les limites de la méthode tensiométrique ne permettent pas de donner des valeurs de potentiel à ce niveau du stress hydrique d'où l'absence des points sur la figure). Il y a donc une amélioration temporaire de l'efficacité de l'eau tant que le déficit hydrique n'affecte pas les mécanismes internes. Des résultats similaires ont été trouvés sur *Triticum sativum* et *Sinapis alba*<sup>2</sup>; sur dactyle<sup>8</sup> une augmentation du rapport P/T a été observée même lors d'un déficit hydrique accentué (chute de P de 90%). Chez le blé<sup>1</sup> l'évolution du rapport P/T diffère suivant les variétés.

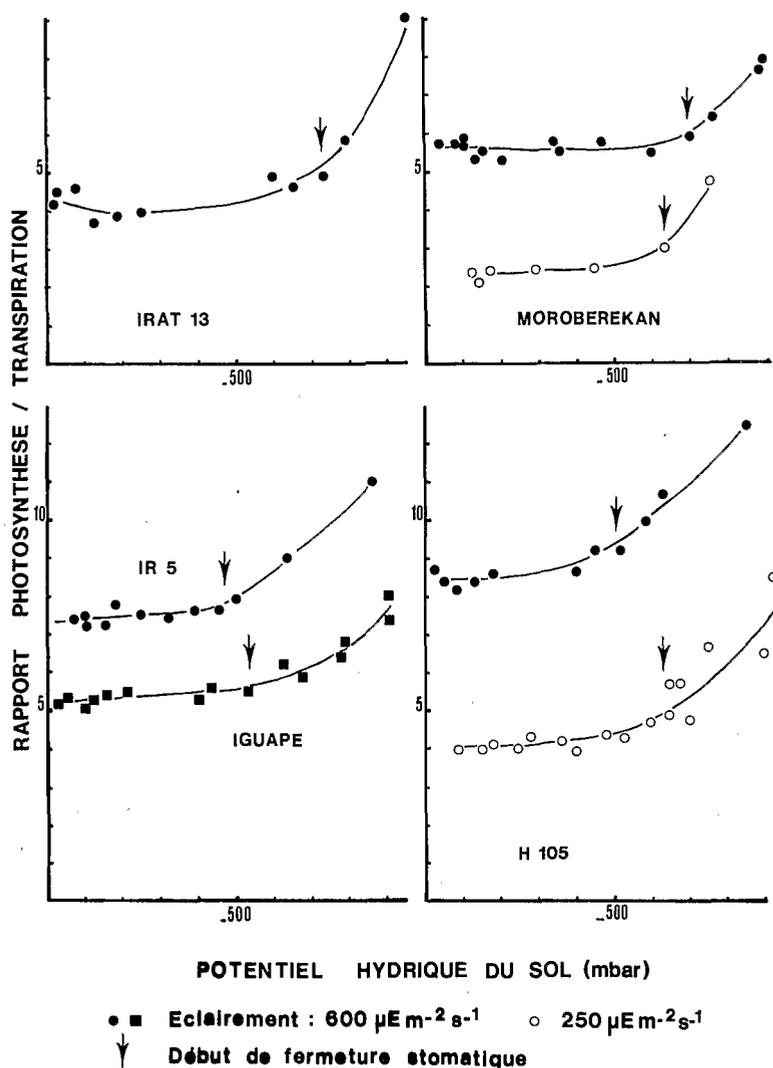


Fig. 4. Evolution du rapport photosynthèse sur transpiration et du potentiel hydrique du sol au cours du dessèchement, pour différentes variétés.

Fig. 4. Evolution of the photosynthesis—transpiration ratio and the water potential of the soil during the drying period, for different cultivars.

La Figure 5 met en relation la photosynthèse et la transpiration lors du cycle de dessèchement et de réhydratation. L'observation des courbes de dessèchement montre deux phases: dans un premier temps, T diminue plus vite que P en début de stress du fait de l'influence prédominante de la fermeture stomatique sur les échanges en eau par rapport à ceux de  $CO_2$ , comme on l'a vu plus haut. Le pente  $\frac{\Delta P}{\Delta T}$  de cette partie de courbe est plus forte chez IR5 et Iguape (3,5

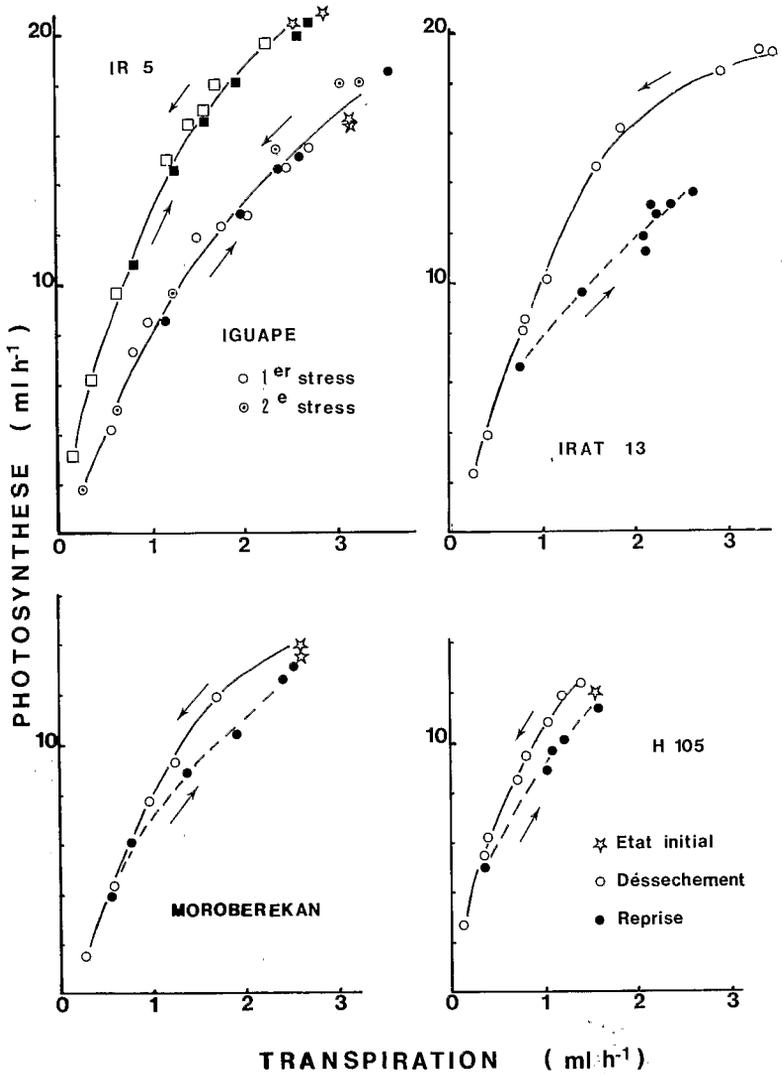


Fig. 5. Relation entre la photosynthèse et la transpiration au cours de la séquence dessèchement - réhydratation, pour différentes variétés.

Fig. 5. Relationship between photosynthesis and transpiration during the drying/rewetting sequence, for different cultivars.

et 3,3) que chez Irat 13 et Moroberekan (2,0 et 2,2) ce qui indique chez les premiers une diminution plus forte de P due peut être à une augmentation plus précoce de la résistance du mésophylle à la diffusion du CO<sub>2</sub>. Dans la deuxième phase du dessèchement, la pente augmente et devient semblable pour toutes les variétés. La chute de P plus forte que dans la première phase, traduit l'augmentation de la résistance du mésophylle et l'atteinte de l'appareil photosynthétique

ce que confirme la nécrose d'une partie des feuilles en fin de dessèchement.

On peut noter chez Iguape que lors d'une deuxième stress hydrique après réhydratation, la décroissance des deux paramètres suit exactement celle du premier stress, ce qui laisse penser qu'il n'y a pas eu d'adaptation au déficit hydrique pour cette variété.

Lors de la reprise après réhydratation, on observe deux types de comportement. Chez IR5 et Iguape, les courbes de dessèchement et de reprise se superposent alors qu'elles divergent rapidement chez H105, Moroberekan et surtout Irat 13. Dans le premier cas, cela laisse supposer que le processus de reprise se déroule selon une séquence inverse de celle du dessèchement (restauration métabolique et diminution de la résistance du mésophylle puis ouverture stomatique progressive). Dans le deuxième cas, l'hystérésis peut s'expliquer soit par une ouverture précoce des stomates, soit par une résistance du mésophylle restant élevée plus longtemps à cause d'un stress hydrique plus accentué.

L'intensité du déficit hydrique subi dépend en partie de la rapidité d'épuisement des réserves en eau, donc du développement du système foliaire avant le stress. Le Tableau 1 montre d'importantes différences de surfaces foliaires avant le stress qui peuvent justifier un niveau de stress plus accentué chez Irat 13, entraînant des destructions plus fortes de limbe et un retard dans la reprise. Mais ce n'est pas le cas de Moroberekan et de H 105 qui présentent une faible surface foliaire avant le stress hydrique.

## Conclusion

Ces résultats montrent que le déficit hydrique provoque chez le riz, une diminution de la photosynthèse par la fermeture stomatique dans un premier temps puis par des mécanismes non stomatiques dans un deuxième temps. La fermeture stomatique entraîne une baisse de photosynthèse moins importante que la baisse de transpiration ce qui conduit à une augmentation de l'efficacité de l'eau tant que les mécanismes photosynthétiques ne sont pas lésés. Le contrôle stomatique de la transpiration apparaît donc bien comme un phénomène d'adaptation et non comme un simple symptôme du stress hydrique<sup>7</sup>.

Les différences de comportement observées lors du dessèchement (diminution moins rapide de photosynthèse chez Moroberekan et Irat 13 que chez IR5 et Iguape) peuvent être interprétées comme des facteurs favorables d'adaptation lors d'un stress hydrique modéré. Mais ces différences ne recouvrent pas les séparations basées sur les types de cultures (pluviales ou irriguées).

Lors de la reprise, l'étude des différences de comportement est plus délicate car le niveau du déficit hydrique subi par la plante interfère avec la sensibilité variétale à la sécheresse. L'hystérésis mise en évidence ici entre les courbes de dessèchement et de réhydratation de plusieurs variétés peut constituer un moyen de juger les réactions de la plante à la sécheresse à condition de connaître le niveau du déficit hydrique atteint, à l'aide de mesures des potentiels hydriques foliaires par exemple.

#### Bibliographie

- 1 Aboussouan C 1982 Echanges gazeux chez six variétés de blé au cours d'un déficit hydrique. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle. Toulouse, France.
- 2 Aho N, Daudet F A et Vartanian N 1979 Evolution de la photosynthèse nette et de l'efficacité de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement du sol. CR. Acad. Sc. Paris 288 (D), 501-504.
- 3 Bois J F, Couchat Ph et Moutonnet P 1984 Etude de la réponse à un stress hydrique de quelques variétés de riz pluvial et de riz irrigué. I Incidence sur la transpiration. Plant and Soil 80, 227-236.
- 4 Hsiao T C and Acevedo E 1974 Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance. Agric. Meteorol. 14, 59-84.
- 5 Moutonnet P et Couchat Ph 1979 Mesures journalières sur cycle végétatif complet des échanges gazeux: photosynthèse, transpiration et respiration nocturne d'une culture de maïs conduite sur colonnes de sol. Physiol. Plant. 47, 39-43.
- 6 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, 489-485.
- 7 Renard C and Alluri K 1981 Leaf water potential, stomatal conductances and leaf characteristics of cultivars of rice in their response to water stress. Oecol. Plant. 2. 16, 339-349.
- 8 Roy J 1980 Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez *Dactyloctenium aegyptium* L. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse. Thèses 3<sup>ème</sup> cycle. Montpellier. France.
- 9 Singh M K and Sasahara T 1981 Photosynthesis and transpiration in rice as influenced by soil moisture and rice humidity. Ann. Bot. 48, 513-517.
- 10 Slatyer R O 1967 Plant Water Relationships. Academic press. London. New-York. 366 p.
- 11 Tinus R W 1974 Impact of the CO<sub>2</sub> requirement on plant water use. Agric Meteorol. 14, 99-112.
- 12 Viera da Silva J B 1970 Recherche sur diverses manifestations de la résistance à la sécheresse chez les contonniers. Thèse de doctorat. Paris. France.
- 13 Yoshida S and Shioya M 1976 Photosynthesis of the rice plant under water stress. Soil Sci. Pl. Nutr. 22, 169-180.