

Adaptation du riz pluvial au déficit hydrique

Charles Renard

Résumé

Après avoir mis l'accent sur le déficit de production du riz, particulièrement en Afrique de l'Ouest, on fait ressortir l'intérêt du riz pluvial. La recherche de variétés résistant à la sécheresse est impérative. On passe en revue les divers mécanismes d'adaptation que le riz pluvial présente et l'accent est mis sur le contrôle stomatique de la transpiration et l'enroulement foliaire.

Summary

Production deficits of rice are evidenced particularly in West Africa. Upland rice culture is of interest in solving the problem. Research of cultivars of upland rice adapted to drought prone environments is a necessity. A review of various mechanisms of adaptation to drought is given and stomatal control of transpiration and leaf rolling are particularly accentuated.

Introduction

Il n'est pas nécessaire de justifier l'importance de la résistance à la sécheresse chez les céréales alimentaires. Si les aspects génétiques et physiologiques de son amélioration constituent une part importante du volume des recherches consacrées au blé, au maïs, au sorgho, on constate que pour le riz cet aspect a été quasi ignoré jusqu'il y a quelque 10 ans.

Sans vouloir entrer dans les raisons de cette lacune, on insistera sur le fait que le riz n'est pas exclusivement cultivé en régime semi-aquatique, loin s'en faut.

En effet, sur les 141 152 milliers d'ha consacrés dans le monde à la culture du riz, 68 882 sont consacrés à la culture non irriguée ou pluviale dont 10% en conditions aquatiques (17).

En Afrique de l'Ouest, le riz pluvial intervient pour 75% des surfaces emblavées en cette céréale (2). Tous les pays d'Afrique de l'Ouest ont connu, ces deux dernières décades, une augmentation de leur consommation annuelle de riz (de $1\,148 \cdot 10^3$ t à $2\,315 \cdot 10^3$ t) et parallèlement de leurs importations (de $310 \cdot 10^3$ t à $744 \cdot 10^3$ t). Il apparaît clairement que l'accroissement de la production annuelle (de $1\,066 \cdot 10^3$ t à $1\,880 \cdot 10^3$ t) ne suffit pas à satisfaire la demande et que le taux d'autosuffisance des pays concernés décroît avec le temps (1).

Ces éléments font ressortir l'intérêt de la recherche sur la résistance à la sécheresse chez le riz pluvial, car le coût élevé, souvent prohibitif, des investissements nécessaires à la culture irriguée en limite l'extension.

Le riz pluvial — diversité

Le riz est probablement la céréale qui a été la plus soumise aux pressions d'adaptation et donc de sélection par l'homme pour étendre son aire de culture. Cette céréale, essentiellement *Oryza sativa* L., est cultivée depuis 53° de latitude Nord (Chine) jusque 35° de

latitude Sud (Australie) en passant par l'équateur (Sumatra). Elle est plantée depuis le niveau de la mer (Brésil) jusqu'à 3 000 m d'altitude (Népal) et sous une pluviosité allant de 4 500 mm (Birmanie) à moins de 100 mm (Arabie saoudite). Les températures moyennes de la saison de croissance sont de 33°C au Pakistan et s'abaissent à 17°C au Japon (27).

Un dénominateur commun unit les différents systèmes culturaux du riz: le régime hydrologique. Celui-ci explique également la grande diversité des formes. Dès lors, on se rend compte qu'il est difficile de tracer une limite nette entre les trois systèmes culturaux repris sous le terme pluvial: de plateau (upland), de plaine (lowland) et aquatique (deep-water).

On reprend à la figure 1 un schéma montrant l'extrême variabilité du spectre hydrologique auquel le riz fut adapté et la diversité de types qui en résulte.

Le riz de plateau ou de montagne est adapté à des sols bien aérés où aucune tentative n'est faite pour retenir l'eau.

Le riz de plaine est plutôt approprié à des terrains souvent divisés par des élévations naturelles ou des diguettes créées pour améliorer la retenue en eau. Le riz de plaine croîtra donc dans des conditions hydriques fluctuantes tant temporelles que spatiales.

Le riz aquatique se distingue du précédent par la hauteur de la nappe d'eau; semé habituellement sur sol sec, il croît durant 5 à 6 semaines sous la dépendance des pluies, puis une nappe d'eau, pouvant atteindre jusque 6 m de hauteur, se constitue le plus souvent par exhaussement naturel du niveau d'eau lors de la crue. Comme dans le cas précédent, la période de maturité et de récolte coïncide avec la décrue et donc l'exhaure.

Cette division simplifiée rend compte de la complexité des systèmes culturaux associés au riz pluvial. D'une façon générale, le système de plateau sera celui où les conditions de déficit hydrique affecteront le plus

probablement la croissance. D'autres facteurs, associés, s'additionneront à la mauvaise résistance congénitale du riz à la sécheresse pour limiter la croissance : essentiellement la mauvaise compétition vis-à-vis des adventices, généralement plus résistantes, et la sensibilité aux maladies, accrue par le déficit en eau.

Mécanismes de résistance chez le riz

D'origine semi-aquatique, le riz a été soumis à une série de milieux et cela rend compte d'un patrimoine génétique recouvrant divers mécanismes d'adaptation. Certains de ces mécanismes peuvent être utilisés pour améliorer la capacité de la plante à s'établir, croître, se développer et produire en conditions de sécheresse. Ces mécanismes doivent cependant être reliés au milieu et ne sont pas nécessairement un trait de résistance à la sécheresse en soi.

Par simplification, on divise la résistance à la sécheresse en deux types de mécanismes : la tolérance et l'esquive — *tolerance and avoidance*, au sens de Levitt (11). On trouvera dans Levitt (12) une division plus détaillée et plus complète. Mais en premier lieu, on envisagera les moyens dont le riz dispose pour échapper à la sécheresse.

Mécanismes d'évasion

L'évasion (*escape*) est certainement l'adaptation la plus efficace en ce qui concerne la productivité. Éviter la sécheresse, c'est en fait accomplir tout le cycle de végétation avant qu'elle n'interfère de façon significative avec le rendement.

Deux méthodes sont possibles :

- a) Sélectionner des cultivars dont les stades génératifs (montaison, floraison, maturation) sont contrôlés dans leur apparition par la photopériode pour coïncider avec la période la plus favorable. Ce mécanisme, dit phénologique (29), a été utilisé pour d'autres céréales comme le sorgho (4) et la relation positive entre la précocité de la floraison et le rendement en conditions de sécheresse a été établie pour le riz (10).
- b) Sélectionner des cultivars à cycle court dont la période de végétation se situe à l'intérieur de la saison favorable.

Néanmoins l'application de ces mécanismes d'évasion est limitée, car le caractère erratique des pluies au sein d'une période pluvieuse est une particularité de divers climats tropicaux. Or la sécheresse agit négativement sur les rendements à tous les stades chez le riz.

Mécanismes d'esquive

Au fur et à mesure que la sécheresse progresse, la plante va réagir par paliers et tentera tout d'abord d'augmenter son pouvoir d'extraction de l'eau du sol pour rencontrer la demande évaporative de l'atmosphère.

A cet égard, les cultivars à système racinaire profond, à rapport pondéral racines/tiges élevé, à croissance racinaire précoce et rapide, à aptitude à pénétrer un sol compact, à densité racinaire élevée dans les horizons inférieurs à 30 cm sont les plus intéressants (17, 25, 8, 26).

Assez rapidement cependant, les pertes d'eau vont excéder la disponibilité en eau du sol et des mécanismes du système aérien vont devoir être mis en jeu pour maintenir l'équilibre favorable. Ils sont essentiellement la fermeture stomatique, la résistance cuticulaire, l'enroulement foliaire.

La fermeture stomatique

La régulation stomatique permet de réduire les pertes en eau. Son amplitude est variable selon les espèces et les variétés. D'une façon générale on observe que dans le même environnement, les espèces à cycle photosynthétique en C_4 règlent mieux les pertes en eau que celles de type C_3 . Cela tient à un taux de photosynthèse plus élevé, à une résistance moindre du mésophylle à la diffusion de CO_2 , à un point de compensation plus bas et à l'absence ou à la faible valeur de la photorespiration (9). Pour un même degré de fermeture stomatique et donc une même limitation des échanges de vapeur d'eau, une plante en C_4 aura un métabolisme plus efficace qu'une C_3 .

Le coefficient d'utilisation de l'eau (g d'eau utilisée/g de matière sèche formée) sera de l'ordre de 250-350 chez les C_4 contre 450-600 pour les C_3 (28). Par ailleurs, une plus grande sensibilité du mouvement stomatique en conditions de sécheresse permet à certaines C_4 d'utiliser au mieux les premières heures de la journée pour la fonction d'assimilation, puis de limiter au maximum les pertes d'eau par la suite (23).

Le riz est une espèce en C_3 et divers auteurs s'accordent pour reconnaître que malgré des différences entre cultivars, l'utilisation du caractère stomatique est problématique pour le triage quant à la résistance à la sécheresse (17, 21, 22, 26). En effet, le mouvement stomatique est un caractère dynamique soumis à de nombreux stimuli internes et externes.

La résistance cuticulaire

Une résistance cuticulaire élevée est souvent citée comme une propriété des espèces résistantes. Martin & Juniper (13) ont passé en revue le rôle de la cuticule dans le contrôle des pertes en eau et ont mis en relief que la transpiration cuticulaire était généralement négligeable en regard de la transpiration par voie stomatique. Yoshida & Reyes (30), en comparant la résistance cuticulaire du sorgho, du maïs et de différents cultivars de riz, notent des valeurs pratiquement doubles et même triples pour les deux premiers par rapport au riz (116-112 s/cm contre 60-30 s/cm). La plupart des cultivars de riz de plateau montrent une résistance cuticulaire élevée, mais ce caractère est délicat à manipuler en raison des aléas des mesures (29).

L'enroulement foliaire

L'enroulement foliaire est probablement le symptôme le plus évident du déficit hydrique. Il résulte de la diminution de turgescence des cellules bulliformes et provoque chez les espèces à structure foliaire de type festucoïde et oryzoïde un enroulement longitudinal du limbe. Celui-ci a pour effet de diminuer la surface foliaire et donc la transpiration. Combiné avec un rapport nombre de stomates à la face supérieure/nombre de stomates à la face inférieure élevé, l'enroulement foliaire sera encore plus efficace dans la limitation des échanges de vapeur d'eau (24). O'Toole et al. (19) ont montré que chez le riz, la réduction du taux de transpiration par enroulement du limbe pouvait atteindre 50%.

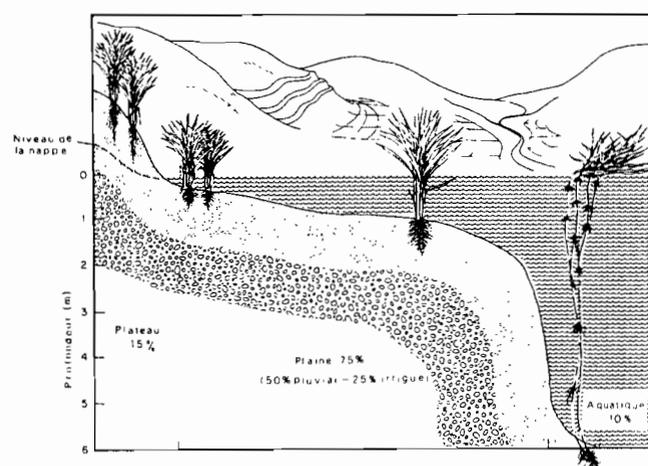


Figure 1. : Section transversale des habitats du riz illustrant le spectre hydrologique auquel le riz s'est adapté et la diversité de types qui en résultent. (D'après O'Toole et Chang, 1978 — Publié avec l'aimable autorisation de J.C. O'Toole.)

Ce caractère est intéressant s'il prévient la sécheresse plutôt que d'en être une conséquence. Si chez la fétuque élevée ce mécanisme semble bien préventif (6), chez le riz cela n'apparaît pas clairement (18). Néanmoins, l'enroulement foliaire est utilisé en sélection pour autant qu'il soit réversible, car il est lié à la capacité de récupération nocturne.

Diminution de la surface foliaire

La diminution de la surface foliaire, par suite d'une moindre croissance, est liée au déficit hydrique et si elle est favorable à la diminution de la transpiration, elle le sera moins à l'efficacité photosynthétique. Toutefois, en culture et en prévision de déficit hydrique, il sera préférable d'atteindre un même indice foliaire en augmentant le nombre de plantes à surface foliaire individuelle réduite plutôt que d'utiliser des cultivars caractérisés par une surface foliaire individuelle élevée.

La chute foliaire

La sénescence et la chute foliaire sont des moyens drastiques pour limiter la transpiration en cas de sécheresse aiguë. Mais cela entraînera un retard considérable dans la croissance et le développement. Cette stratégie extrême est intéressante lorsqu'elle est couplée avec une faculté de reprise élevée en phase végétative.

Mécanismes de tolérance

Tolérer la sécheresse signifie vivre avec, être capable, jusqu'à un certain point, de maintenir une activité métabolique grâce à des adaptations de nature physiologique.

Le degré de tolérance varie selon les espèces et selon les stades de croissance au sein d'une espèce.

Ajustement osmotique

Chez les plantes supérieures le mécanisme qui est, à l'heure actuelle, considéré comme le plus important est l'ajustement osmotique.

Le potentiel total en eau de la plante (Ψ) peut être décomposé en potentiel osmotique (Ψ_s), potentiel de turgescence (Ψ_p) et potentiel matriciel (Ψ_m). Ces éléments sont reliés par :

$$-\Psi = -\Psi_s - \Psi_m \pm \Psi_p$$

Une explication plus poussée de cette relation pourra être trouvée dans Milburn (14). Notons que le potentiel matriciel est souvent confondu avec le potentiel osmotique dans le cas du végétal.

En simplifiant, on peut dire que l'activité métabolique de la plante est liée au potentiel de turgescence; la plante doit maintenir un certain niveau de turgescence positive pour assurer son bon fonctionnement.

En cas de sécheresse, la perte d'eau à partir des cellules provoque une concentration des solutés du cytoplasme et donc une élévation des potentiels osmotiques cellulaires et tissulaires qui a pour effet de maintenir la turgescence positive. Ce mécanisme purement passif est cependant limité.

On a constaté que certaines espèces et cultivars au sein d'espèces étaient capables d'augmenter Ψ_s par migration de solutés à partir d'organes tels que les racines, les gaines foliaires, les tiges. Ce processus d'ajustement osmotique, dit actif, est un caractère de tolérance. Il a été mis en évidence, pour la première fois, chez certains cultivars de riz par Cutler et al. (5). Nous l'avons observé chez certains cultivars de riz de plateau (8).

Tolérance à la dessiccation

La tolérance à la dessiccation est difficile à mettre en évidence, car ce mécanisme est lié au passé de la plante. Il correspond à une capacité de la membrane cytoplasmique de retenir les électrolytes, donc de conserver son intégrité en cas de dessiccation.

L'acquisition de cette capacité est très nettement liée à la rapidité de l'établissement de la sécheresse (7). Il est bien connu que des plantes soumises à la sécheresse au stade jeune seront plus tolérantes ultérieurement que celles dont le passé hydrique n'a pas connu d'avatars.

La tolérance à la chaleur relève du même fondement physiologique et on notera que le riz est particulièrement tolérant au stade végétatif; par contre, les stades génératifs allant de l'épiaison à la fécondation sont particulièrement sensibles. A nouveau, les cultivars précoces se révèlent les plus intéressants à ce point de vue (31).

Maintien de la translocation

Un des effets de la sécheresse chez les céréales est de favoriser la translocation des assimilats accumulés dans les racines, tiges et gaines vers les grains afin de pallier le déficit en eau (20). Mais ce transfert ne suffit pas à compenser la perte résultant du déficit d'assimilation dû à la sécheresse. Cependant la variabilité observée au sein de cultivars testés sous ce rapport indique que ce critère pourrait être utilisé (26).

Conclusions

Il n'est pas facile de décider au sein de tous ces mécanismes lequel doit prédominer; on a, en effet, à faire à un complexe de réactions.

Favoriser le système racinaire ne se traduira pas nécessairement par une récolte plus abondante, car une grande part des assimilats sera utilisée par les racines aux dépens des parties aériennes. La réduction du nombre de talles, diminuant la transpiration individuelle, réduira le rendement mais pourra être corrigée par une densité de semis supérieure.

L'ajustement osmotique actif, mécanisme hautement souhaitable, implique cependant une dépense d'énergie dont l'expansion foliaire subira les conséquences (15). L'enroulement foliaire provoque une chute de l'assimilation et la recherche d'un seuil de potentiel hydrique est souhaitable.

Le but à rechercher est celui d'une optimisation des caractères morphologiques et physiologiques concourant à maintenir un statut hydrique stable du système aérien. Sous cet angle, l'accroissement de l'absorption de l'eau et du contrôle des pertes en eau est la base d'une meilleure adaptation.

On ne peut, par ailleurs, travailler dans l'absolu et la connaissance et l'appréciation des spécificités du milieu sont à la base d'une recherche de caractères d'adaptation tant sont diverses les conditions de sécheresse rencontrées dans les zones où le riz pluvial est cultivé.

Bibliographie

1. CEE 1981. Commerce du riz: quelques statistiques comparatives, Le Courrier ACP-CEE, n° 66, 55-57
2. Chabrolin R., 1977. Rice in West-Africa — In Food Crops of the lowland tropics, Ed. C.L.A. Leakey & J.B. Wills, Oxford University Press, Oxford, pp. 7-25.
3. Chang T.T., Boriboon Somrieth and J.C. O'Toole. 1979. Potential for improving drought resistance in rainfed lowland rice. In Rainfed lowland rice: selected paper for the 1978 International Rice Research Conference, Los Baños, Philippines, IRRI, pp. 149-164.
4. Curtis D.L. 1968. The relation between the date of heading of Nigerian sorghums and the duration of the growing season, J. Appl. Ecol., **5**: 215-226.
5. Cutler J.M., K.W. Shaman et P.L. Steponkus. 1980. Dynamics of osmotic adjustment in rice, Crop Sc., **20** (3), 310-314.
6. François J. et C. Renard. 1979. Etude en milieu contrôlé du comportement d'un tapis de *Festuca arundinacea* Schreb en régime d'assèchement, Oecol. Plant. **14**, 299-315.
7. Gaff D.F. 1980. Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In Adaptation of plants to water and high temperature stress, Ed. N.C. Turner and P.J. Kramer, Wiley, New York.
8. Gueye M. et C. Renard. 1982. Comparaison de deux cultivars de riz (SE 302 G et IR 442) soumis à la sécheresse en début de floraison, Agron. Trop. **37** (1), 81-88.
9. Hsiao T.C. et E. Acevedo. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance, Agr. Meteor. **14**, 59-64.
10. Krishnamurthy C., S.V.S. Shastri and W.M. Freeman. 1971. Breeding rice for tolerance to drought salinity. *Oryza* **8** (2), 47-54.
11. Levitt J. 1972. Responses of plants to environmental stresses, Academic Press, New York.
12. Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses, Vol. II, Academic Press, New York.
13. Martin J.T. et B.E. Juniper. 1970. The cuticle of plants. Arnold, Edinburgh.
14. Milburn J.A. 1979. Water flow in plants. Longman, London.
15. O'Toole J.C. 1982. Adaptation of rice to drought-prone environments, In Drought resistance in crops with emphasis on rice, IRRI, Los Baños, pp. 195-213.
16. O'Toole J.C. et T.T. Chang. 1978. Drought and rice improvement in perspective, IRRI Research paper series, No 14, 27 pp.
17. O'Toole J.C. et T.T. Chang. 1979. Drought resistance in cereals. Rice a case study. In Stress physiology in crop plants, Ed. H. Mussel & R. Staples, Wiley, New York, pp. 374-405.
18. O'Toole J.C. et T.B. Moya. 1978. Genotypic variations in maintenance of leaf water potential in rice. Crop. Sc. **18**, 873-876.

19. O'Toole J.C., R.T. Cruz et T.N. Singh. 1979. Leaf rolling and transpiration, *Plant Sci. Lett.* **16**, 111-114.
20. Passioura J.B. 1976. Physiology of grain yield in wheat growing on stored water, *Austr. J. Plant. Physiol.* **3**, 559-565.
21. Renard C. 1980. Screening upland rice for drought resistance in West-Africa. IITA, Ibadan, in house report, 14 pp.
22. Renard C. et Alluri K. 1981. Leaf water potential, stomatal conductances and leaf characteristics of cultivars of rice in their response to water stress, *Act. Oecol., Oecol. Plant.* **2 (16)**, 239-249.
23. Renard C. et J. Drop. 1978. The comparison of two varieties of *Brachiaria ruziziensis* growing under drought conditions, *Soc. for Exp. Biol., Reading Conf. Environmental physiology.* Abstract.
24. Renard C. et W. Demessemacker. 1983. Effects of wind velocity on stomatal conductance and consequences of leaf rolling on water uptake in tall fescue, *Biol. Plant.* **25**, 408-411.
25. Reyniers F.N. et Truong Binh. 1978. Screening with 32 P for rooting depth among varieties of rainfed rice. In *Rice in Africa*, Ed. I.W. Buddenhagen and G.J. Persley, Academic Press, New York, 341-2.
26. Reyniers F.N., Truong Binh, L. Jacquinet et R. Nicou. 1982. Améliorations de la tolérance du riz pluvial à la sécheresse, *Agron. Trop.* **37 (3)**, 270-287.
27. Stansel J.W. 1980. The impact of world weather change on rice production, In *Agrometeorology of the rice crop*, IRRI, Los Baños, pp. 143-151.
28. Szarek S.R. et Ting I.P. 1975. Photosynthetic efficiency of CAM plants in relation to C₃ and C₄ plants. In *Environmental and biological control of photosynthesis*, Ed. R. Marcelle, The Hague, Junk, pp. 289-297.
29. Turner N.C. 1982. The role of shoot characteristics in drought resistance of crop plants. In *Drought resistance in crop plants with emphasis on rice*. IRRI. Los Baños, pp. 115-134.
30. Yoshida S. et E. De Los Reyes. 1976. Leaf cuticular resistance of rice varieties. *Soil Sci. Plant. Nutr.*, **22**, 95-98.
31. Yoshida S., T. Satake et D.S. Mackill. 1981. High temperature stress in rice. IRRI Research paper series, No 67, 15 pp.

C. Renard, Belge, ingénieur agronome et Docteur en Sciences Agronomiques UCL. Chef de travaux au laboratoire de Phytotechnie Tropicale et Subtropicale de la Faculté des Sciences Agronomiques de Louvain-la-Neuve.

Abonnement/Subscription/Suscripción

Ce numéro est le dernier du volume 1, 1983. Si vous voulez continuer à recevoir votre revue, n'oubliez pas de renouveler votre abonnement. Le volume 2, 1984 commencera bientôt à paraître.

Dit is het laatste nummer van volume 1, 1983. Indien U uw tijdschrift wenst blijven te ontvangen, vergeet dan niet uw abonnement te hernieuwen. Volume 2, 1984, zal kortelings verschijnen.

This is the last number of volume 1, 1983. If you wish to continue receiving your journal, do not forget to renew your subscription. Volume 2, 1984 will be published soon.

Este número es el último del tomo 1, 1983. En el caso que usted desea seguir recibiendo esta revista, no olvide de renovar su suscripción. El tomo 2, 1984 va salir pronto.

Ordinaire / Gewone / Individuals / Ordinario: BF. 1200,— FB.

Etudiants / Studenten / Students / Estudiantes: BF. 800,— FB.

Par avion / Luchtpost / Air mail / Por avion: BF 250,— FB.

CCP / PCR / Post Cheque Account / Cuentas de cheque: 000-0003516-24

SGB / GBM / Bank Soc. Générale / Banca Soc. Générale 210-0911680-29.