# L'utilisation des carbohydrates de réserve et son incidence sur la production chez le riz

M. DE RAISSAC (1)

*RÉSUMÉ* – La part des carbohydrates du grain issue de la photosynthèse postfloraison et celle provenant de la remobilisation des réserves préfloraison ont été évaluées sur neuf variétés de riz *(Oryza sativa)*. Les comportements variétaux divers observés ont été analysés en termes de relations source-puits. Cette approche permet de séparer les variétés dont la productivité est limitée par la capacité de la source et celles dont la productivité est limitée par la taille du puits, donnant ainsi au sélectionneur un possible outil pour le choix des géniteurs. En outre, l'intérêt de la remobilisation des réserves dans l'élaboration du rendement est discutée pour deux régimes hydriques différents (satisfaction des besoins en eau et déficit hydrique postfloraison), qui induisent des variations de la source photosynthétique.

*Mots clés :* riz, *Oryza sativa,* carbohydrate (de réserve), productivité, sécheresse/déficit hydrique, relation source-puits.

Après la floraison, l'apport à la panicule des assimilats nécessaires au remplissage du grain s'effectue essentiellement sous forme de saccharose, qui peut provenir de deux sources distinctes :

– des assimilats élaborés par la photosynthèse en cours (source photosynthèse) ;

– des réserves accumulées antérieurement durant les phases végétative et reproductive (source réserves).

La participation des différents organes de la plante et l'importance relative des deux sources dans le remplissage du grain ont fait l'objet de nombreuses études. Chez le riz, YOSHIDA et COCK (1971) observent que, au stade laiteux, 94 % de l'assimilation chlorophyllienne nette de la plante est réalisée dans les limbes foliaires, et 86 % dans les seuls trois limbes supérieurs. Ces derniers sont les grands fournisseurs de photosynthétats à la panicule, puisque les limbes inférieurs exportent leurs assimilats vers les racines (YOSHIDA, 1972) et que la capacité photosynthétique des tiges, gaines et panicules s'avère extrêmement basse, rendant leur rôle négligeable (YOSHIDA et COCK, 1971).

Pour ce qui est des réserves, les diverses études entreprises sur le riz montrent que l'accumulation de carbohydrates — amidon et sucres solubles — commence dans les gaines et la base des tiges après l'initiation paniculaire et atteint un maximum à la floraison (MURATA et MATSUSHIMA, 1975 ; SATO, 1984 ; DE RAISSAC, 1986). Après floraison, ces réserves diminuent rapidement sous l'action conjointe d'une mobilisation vers la panicule et du processus de respiration. COCK et YOSHIDA (1972) ont pu évaluer par utilisation du $^{14}C$ que, sur l'ensemble des carbohydrates accumulés à floraison, environ 68 % étaient transférés dans la panicule, 20 % consommés par la respiration et 12 % maintenus dans les tissus de réserve. La contribution au rendement de ces assimilats de préfloraison est très variable et liée aux conditions de culture durant la période concernée, mais se situe habituellement entre 20 et 40 % (MURATA et MATSUSHIMA, 1975). Dans leur essai, COCK et YOSHIDA (1972) l'estiment à 27 %, ce qui représente l'équivalent de 2 t $ha^{-1}$. Un point essentiel, observé sur toutes les céréales, est que tout facteur qui réduit l'activité photosynthétique postfloraison — faible niveau d'azote, ombrage, défoliation, déficit hydrique, etc. — augmente la contribution des réserves au rendement. Aussi SOGA et NOZAKI (1957) émettent-ils l'hypothèse, aujourd'hui unanimement admise, que les réserves préfloraison jouent un rôle de tampon sur la productivité.

Dans le cas de la sécheresse, REYNIERS *et al.* (1982) observent par exemple que, chez le riz, la contribution des réserves passe de 23 % en conditions hydriques non limitantes à 57 % lorsqu'un déficit hydrique est appliqué en phase de maturation. TURNER (1982) estime cependant que, dans tous les cas étudiés sur le blé, la quantité réelle de carbohydrates préfloraison remobilisés n'augmente pas et que l'élévation de la contribution des réserves n'est due qu'à la baisse de la part des assimilats postfloraison, autrement dit à une réduction de la source photosynthèse.

Un autre intérêt possible de l'accumulation d'assimilats dans les organes végétatifs sous conditions hydriques limitantes pourrait résider dans l'idéotype de plante sur lequel il débouche : limitation des surfaces foliaires transpirantes — au profit de réserves — et maintien d'un capital carbohydrates disponible pour la croissance et le fonctionnement racinaires, pour la reprise après stress ou pour le remplissage du grain.

(1) IRAT-CNPAF-EMBRAPA, 74000 Goiânia, Goias, Brésil.
*Adresse actuelle :* CIRAD-IRAT, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France.

Il nous a donc paru nécessaire de préciser le rôle des réserves dans l'élaboration du rendement chez le riz. Pour cela, il convient de considérer la relation source-puits durant la période postfloraison, le puits étant constitué par la panicule, et la source définie par les deux composantes précitées : la photosynthèse et les réserves.

Prolongeant l'hypothèse émise par SOGA et NOZAKI (1957), nous admettrons ici que lorsque l'offre en assimilats photosynthétiques excède la demande de la panicule, c'est-à-dire que le rapport « source photosynthèse/puits » est supérieur à 1, la remobilisation des réserves sera minimisée. En revanche, lorsque ce rapport sera inférieur à 1, la plante fera appel à la source réserves pour satisfaire la demande de la panicule.

Nous nous sommes donc proposé ici d'analyser la relation source-puits sur un ensemble de variétés de riz dans le double but d'évaluer la variabilité génétique du mécanisme de stockage/remobilisation au sein de l'espèce *Oryza sativa* et de préciser son intérêt dans l'élaboration du rendement. Deux modalités hydriques — satisfaction des besoins en eau et déficit hydrique en phase de maturation — ont été appliquées. Elles permettent l'étude de la relation source-puits pour deux niveaux distincts de la source photosynthèse.

Le présent travail a été divisé en deux étapes. Dans un premier temps ont été établies, sur des plantes cultivées en pots, en serre thermorégulée, les relations existantes entre le processus d'accumulation/remobilisation dans un organe donné et les variations pondérales correspondantes. Dans un second temps, les relations obtenues ont été appliquées sur les mêmes variétés cultivées au champ afin d'évaluer, par les simples variations du poids sec, la part de l'amidon du grain provenant des réserves et celle issue de la photosynthèse postfloraison.

Il convient de signaler enfin que ce bilan des carbohydrates du grain n'a pas été effectué sur les plantes conduites en pots, qui ont présenté, par rapport aux plantes cultivées au champ, certaines modifications pouvant altérer la relation source-puits : exubérance foliaire, réduction de la taille de la panicule, accélération de la sénescence.

# Matériel et méthode

L'étude a été réalisée au centre national de recherche sur le riz et le haricot (CNPAF-EMBRAPA) à Goiânia, Brésil, au cours de la campagne agricole 1986-1987. L'essai en serre a été installé le 1er décembre 1986 et l'essai au champ implanté le 15 janvier 1987.

## Matériel végétal

Sur l'ensemble des variétés testées, toutes de cycle moyen, sept sont des variétés pluviales choisies pour représenter une large variabilité génétique et de comportements au champ. Il s'agit de IAC 47, Cabassou, Cuiabana, IREM 257, CNA 4145, Rio Paranaiba et Araguaia (tableau I). Elles appartiennent au groupe enzymatique *japonica* et, exception faite d'Araguaia, sont de type morphologique *javanica*. A cet ensemble ont été adjointes une variété de culture inondée du groupe enzymatique *indica* (Metica 1) et une variété issue du croisement intergroupe *indica* x *japonica* (IRAT 216).

Tableau I. Caractéristiques génétiques des variétés étudiées.

| Variété | Origine | Type morphologique | Type enzymatique |
|---|---|---|---|
| 1. IAC 47 (IAC) | IAC 164 x IAC 1391 | *javanica* | *japonica* |
| 2. Cabassou (CAB) | Mutant IRAT 79 | *javanica* | *japonica* |
| 3. Cuiabana (CUI) | IAC 47 x SR 2041 | *javanica* | *japonica* |
| 4. IREM 257 (IRM) | Mutant Makouta | *javanica* | *japonica* |
| 5. CNA 4145 (CNA) | IAC 47 x Kinandong Patong | *javanica* | *japonica* |
| 6. Rio Paranaiba (RPB) | IAC 47 x 63-83 | *javanica* | *japonica* |
| 7. Araguaia (ARG) | IAC 47 x TOS 2578 | autre | *japonica* |
| 8. Metica 1 (MET) | Multiples lignées IR x Colombia 1 | *indica* | *indica* |
| 9. IRAT 216 (IRT) | Colombia 1 x M 312 A | autre | *japonica* |

## Dispositif expérimental et conduite des essais

### Essai en serre

Les plantes sont cultivées en serre thermorégulée dans des pots contenant 12 kg de sol sec — 8 kg de sol ferrallitique caractéristique de la région et 4 kg de sable lavé et étuvé —, à raison de 4 plantes par pot. Un engrais complet est incorporé au sol avant la mise en pot et une couverture d'azote est effectuée à 60 JAS (jours après semis). Chaque variété est représentée par huit pots de 4 plantes. Les pots sont distribués au hasard (randomisation totale) et une permutation cyclique est réalisée deux fois par semaine. Jusqu'à floraison, les pots sont maintenus à la capacité au champ (H % sol de 19,2 % correspondant à un $\psi$ sol de – 0,1 bar) par pesées quotidiennes matinales.

A floraison, les mesures sont effectuées sur 2 plantes de chaque pot, en l'occurrence sur les deux premières plantes ayant la talle principale à pleine floraison, ce stade étant atteint lorsque sont ouverts les derniers épillets basaux de la panicule. A l'intérieur d'un même pot, le déphasage entre les quatre plantes n'a jamais excédé deux à trois jours.

Après floraison, deux modalités hydriques sont appliquées : quatre pots (chacun contenant 2 plantes) sont maintenus à la capacité au champ, les quatre autres pots ajustés quotidiennement à 15 % d'humidité du sol, ce qui constitue un stress hydrique modéré, puisque le point de flétrissement

permanent ($\psi$ sol de – 15,5 bars) est atteint pour une humidité de 12 %. Les paramètres sont mesurés lorsqu'est atteinte la complète maturité des grains basaux de la panicule.

### Essai au champ

La station expérimentale du CNPAF (Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijao) est située sur des sols ferrallitiques caractéristiques du cerrado. La faible fertilité naturelle de ces sols est corrigée par un amendement de fond (calcaire et phosphate) et par l'application dans la ligne de semis de 200 kg $ha^{-1}$ de NPK, formule 5-30-15, et de 20 kg $ha^{-1}$ de sulfate de zinc. Une couverture sous forme de sulfate d'ammonium est effectuée à 60 JAS.

Le dispositif au champ est constitué de huit blocs comportant les neuf variétés randomisées, chacune représentée par cinq lignes de 5 mètres. Jusqu'à floraison, le sol est maintenu à la capacité au champ par l'apport naturel des pluies ou par irrigations complémentaires au moyen d'asperseurs, en cas de nécessité. L'humidité pondérale du profil est contrôlée deux fois par semaine entre 0 et 100 cm par prélèvement d'échantillons de sol au moyen de tarières. Au stade floraison, atteint lorsque 50 % des panicules présentent leurs épillets ouverts, les mesures sont effectuées sur un échantillon de 10 plantes dont les talles principales sont à pleine floraison. La floraison a eu lieu pour toutes les variétés entre 97 et 107 JAS, soit à la fin du mois d'avril, après les dernières pluies de la saison humide.

Après floraison, deux modalités hydriques sont appliquées : les quatre premiers blocs sont laissés en dessèchement naturel, après une dernière irrigation à 97 JAS, tandis que les quatre autres blocs sont irrigués périodiquement jusqu'à la complète maturité des grains basaux de la panicule. Les mesures sont effectuées à ce stade pour les deux modalités.

Chaque mesure est ainsi la moyenne de 2 plantes dans l'essai en serre et de 10 plantes dans l'essai au champ. Les paramètres étudiés à floraison font l'objet d'une analyse de variance à un facteur (variété) et huit répétitions. A maturité ont été réalisées deux analyses de variance séparées, à un facteur et quatre répétitions, pour les deux modalités hydriques.

## Les paramètres mesurés

Les mesures effectuées dans cette étude ne concernent que la talle principale de chaque plante, afin de ne pas mélanger dans un même échantillon des talles présentant une ontogenèse différente. Sur les talles principales ont été déterminés :

– les poids secs des panicules, des tiges, des gaines et des limbes foliaires. Les différentes parties sont découpées, passées 48 heures à l'étuve régulée à 70 °C, et pesées immédiatement à la sortie de l'étuve ;

– les teneurs en sucres solubles et amidon sur les panicules, les tiges et les gaines foliaires.

Les échantillons broyés et séchés à l'étuve sont traités à l'éthanol 80 % à chaud dans une colonne à reflux. La solution est filtrée et l'opération est répétée sur le résidu. Après la deuxième extraction et filtration, le filtrat (fraction éthanol-soluble) qui contient l'ensemble des sucres solubles est analysé par HPLC *(high pressure liquid chromatography)* afin de déterminer les teneurs en glucose, fructose et saccharose. D'autres glucides à poids moléculaires bas ont été observés en quantités extrêmement faibles et n'ont pas été pris en compte. Le résidu (fraction éthanol-insoluble), qui contient l'amidon, est hydrolysé en glucose par une solution HCl 1 % et passage en étuve à 105 °C pendant six heures. La solution glycosée obtenue est traitée par la glucose oxydase. Dans la réaction, $H_2O_2$ est libéré et colore l'ABTS. La détermination de la teneur en amidon est alors faite par lecture au colorimètre à 530 mm.

# Résultats

## Accumulation et remobilisation chez les plantes cultivées en serre

Les teneurs en amidon et sucres solubles (saccharose, glucose et fructose), déterminées à floraison dans les tiges et les gaines foliaires, sont données dans le tableau II. Il apparaît en premier lieu une forte proportion de sucres solubles, dont les teneurs sont égales ou supérieures à celles d'amidon. L'analyse par HPLC indique qu'environ 70 % des sucres solubles sont sous forme de saccharose — entre 60 et 80 % selon les échantillons — et que la fraction restante est composée de glucose et fructose en parts égales. Or, le transport des assimilats depuis la feuille productrice jusqu'aux organes consommateurs ou de stockage s'effectue sous la forme quasi exclusive de saccharose qui, dans le tissu récepteur, est hydrolysé en glucose et fructose avant son incorporation aux chaînes d'amylose et d'amylopectine. Cela nous incite à penser que les valeurs élevées de sucres solubles sont plus liées ici à une faible conversion du saccharose en amidon qu'à un phénomène normal de réserves sous les deux formes. Quoi qu'il en soit, il convient de considérer les carbohydrates totaux comme éléments de réserve.

Les différences intervariétales pour la capacité de stockage apparaissent clairement avec, notamment :

– une faible capacité d'accumulation dans la tige chez Cuiabana et IAC 47 ;

– une capacité de stockage dans les gaines foliaires qui est forte chez IAC 47, Metica 1, IREM 257, et faible chez Cuiabana, CNA 4145 et Araguaia.

L'étude par pourcentage ainsi faite permet d'évaluer une capacité intrinsèque du tissu à accumuler les assimilats, mais ne donne aucun renseignement sur la quantité stockée, qui dépend du développement propre de chaque partie. Aussi donnons-nous au tableau III les poids de carbohydrates

accumulés dans les tiges et les gaines, ainsi que l'efficience au stockage, défini par le rapport « poids de carbohydrates/poids sec » de la talle. Les comportements variétaux apparaissent diversifiés, avec notamment :

– une forte accumulation dans la tige chez Rio Paranaiba et CNA 4145, et dans les gaines chez IREM 257 et IAC 47 ;

– une efficience au stockage nettement supérieure chez le riz *indica* Metica (15,5 %), tandis que chez les variétés *japonica* se détachent IREM 257 (13,6 %), Cabassou (12,9 %), Rio Paranaiba (12,7 %), et Cuiabana par sa faible efficience (8,2 %).

A maturité, les teneurs en carbohydrates des tiges et des gaines sont largement diminuées chez toutes les variétés (tableau IV). En outre, l'application d'un déficit hydrique après floraison réduit plus encore ces teneurs, signifiant une augmentation des remobilisations par rapport aux plantes irriguées. L'effet variété, insensible en conditions irriguées, ne s'exprime sous contrainte hydrique que par le comportement particulier de Metica 1, qui remobilise moins d'assimilats sous déficit hydrique qu'en conditions irriguées.

Dans la panicule à maturité, l'immense majorité des carbohydrates se trouve sous forme d'amidon (tableau V). Aucune différence intervariétale n'est mise en évidence pour ce paramètre. La baisse des teneurs en amidon observée sous déficit hydrique s'explique simplement par la diminution de la taille du grain — phase de remplissage ou taux de remplissage réduits —, d'où une importance relative supérieure de la structure paniculaire (rachis, glumes...) dans le poids de matière sèche.

Au cours de la phase de maturation, à la redistribution et consommation des réserves présentes dans les organes végétatifs correspondent des diminutions parallèles du poids sec. Au niveau de la tige, la corrélation est très étroite (figure 1) et permet une excellente évaluation des assimilats remobilisés, ΔCA.TG, à partir de la seule variation du poids sec de la tige, ΔPS.TG, entre la floraison et la maturité. Pour les gaines, la relation est plus diffuse (figure 2), mais apparaît néanmoins compatible avec celle obtenue pour la tige. Enfin, dans la panicule (figure 3), la croissance en poids sec, ΔPS.PAN, suit évidemment très étroitement l'accumulation des carbohydrates, ΔCA.PAN. La pente de la droite de régression, proche de 1, signifie que l'augmentation du poids sec est presque exclusivement expliquée par l'apport des carbohydrates.

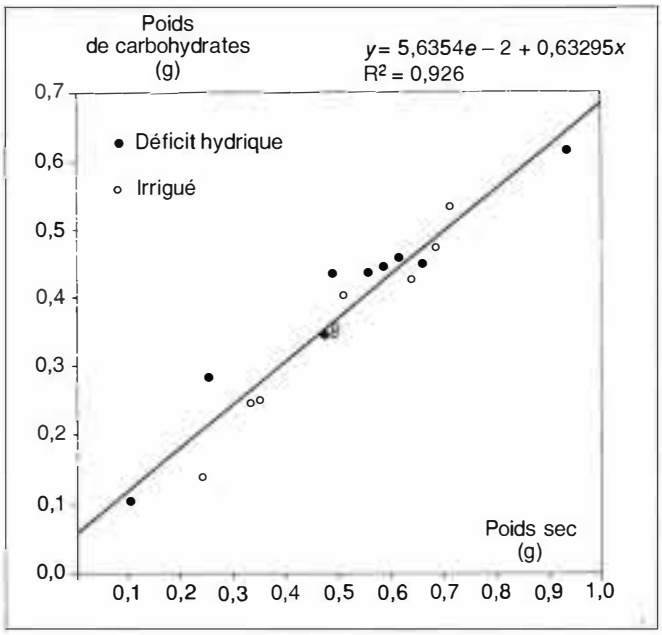


Figure 1. Relation entre les variations du poids sec et du poids de carbohydrates de la tige, en grammes.

Tableau II. Essai en serre : teneurs en carbohydrates de la tige et des gaines à floraison, en pourcentage de la matière sèche.

| Variété | Tige | | | Gaines | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Amidon | Sucres solubles | Carbohydrates totaux | Amidon | Sucres solubles | Carbohydrates totaux |
| 1. IAC | 10,85 *cd* | 13,43 *d* | 24,28 *b* | 8,42 *a* | 12,14 *a* | 20,56 *a* |
| 2. CAB | 16,40 *abc* | 18,56 *abcd* | 34,97 *a* | 7,21 *ab* | 6,05 *bc* | 13,26 *abc* |
| 3. CUI | 9,16 *d* | 15,06 *cd* | 24,23 *b* | 4,25 *b* | 4,01 *c* | 8,26 *c* |
| 4. IRM | 14,54 *abcd* | 17,94 *abcd* | 32,48 *a* | 8,40 *a* | 8,99 *ab* | 17,40 *ab* |
| 5. CNA | 11,61 *bcd* | 19,37 *abc* | 30,98 *ab* | 3,91 *b* | 5,70 *bc* | 9,61 *c* |
| 6. RPB | 11,81 *bcd* | 22,23 *a* | 34,05 *a* | 4,23 *b* | 6,13 *bc* | 10,36 *bc* |
| 7. ARG | 10,18 *d* | 20,63 *ab* | 30,81 *ab* | 4,29 *b* | 5,24 *bc* | 9,53 *c* |
| 8. MET | 17,08 *ab* | 16,45 *bcd* | 33,53 *a* | 8,63 *a* | 11,62 *a* | 20,26 *a* |
| 9. IRT | 19,51 *a* | 14,74 *cd* | 34,25 *a* | 6,05 *ab* | 5,80 *bc* | 11,85 *bc* |
| Effet variété | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| Moyenne | 13,46 | 17,60 | 31,06 | 6,15 | 7,29 | 13,45 |
| CV (%) | 22,4 | 19,8 | 15,2 | 27,4 | 38,7 | 30,0 |
| ETR | 2,96 | 3,49 | 4,73 | 1,68 | 2,82 | 4,04 |

Huit répétitions.
*** Test de Fisher significatif au seuil de 0,1 %.
Comparaisons multiples par la méthode de Tukey au seuil de 5 %.

Tableau III. Essai en serre : accumulation des carbohydrates dans la talle à floraison, en grammes.

| Variété | Carbohydrates totaux (g) | | | Poids talle (g) | Efficience au stockage (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| | Tige | Gaines | Talle | | |
| 1. IAC | 0,410 *bcd* | 0,318 *ab* | 0,728 *ab* | 6,05 *ab* | 12,0 |
| 2. CAB | 0,515 *ab* | 0,189 *c* | 0,704 *ab* | 5,45 *bc* | 12,9 |
| 3. CUI | 0,280 *d* | 0,102 *c* | 0,382 *d* | 4,61 *cd* | 8,2 |
| 4. IRM | 0,489 *abc* | 0,331 *a* | 0,820 *a* | 6,03 *ab* | 13,6 |
| 5. CNA | 0,593 *ab* | 0,157 *c* | 0,750 *ab* | 6,57 *a* | 11,4 |
| 6. RPB | 0,634 *a* | 0,166 *c* | 0,800 *a* | 6,26 *ab* | 12,7 |
| 7. ARG | 0,529 *abc* | 0,153 *c* | 0,682 *abc* | 5,95 *ab* | 11,4 |
| 8. MET | 0,258 *d* | 0,191 *bc* | 0,449 *cd* | 2,89 *e* | 15,5 |
| 9. IRT | 0,389 *cd* | 0,150 *c* | 0,539 *bcd* | 4,55 *cd* | 11,8 |
| Effet variété | *** | *** | *** | *** | |
| Moyenne | 0,455 | 0,195 | 0,650 | 5,37 | |
| CV (%) | 24,5 | 36,5 | 21,4 | 11,5 | |
| ETR | 0,111 | 0,071 | 0,139 | 0,61 | |

Huit répétitions.
*** Test de Fisher significatif au seuil de 0,1 %.
Comparaisons multiples par la méthode de Tukey au seuil de 5 %.

## Relation source-puits et productivité des plantes cultivées au champ

Les relations établies en serre permettent d'évaluer précisément les processus d'accumulation et de remobilisation de réserves par les seules variations du poids sec. Ainsi, les glucides totaux accumulés dans les grains suivent-ils la relation suivante :

Tableau IV. Essai en serre : teneurs en carbohydrates totaux de la tige et des gaines à maturation, en pourcentage de la matière sèche.

| Variété | Sous irrigation | | Sous déficit hydrique | |
|---|---|---|---|---|
| | Tige | Gaines | Tige | Gaines |
| 1. IAC | 9,38 | 3,78 | 3,51 *b* | 3,18 *b* |
| 2. CAB | 11,72 | 4,66 | 4,52 *b* | 3,38 *b* |
| 3. CUI | 8,73 | 3,31 | 5,05 *b* | 3,95 *ab* |
| 4. IRM | 5,56 | 3,15 | 3,53 *b* | 2,58 *b* |
| 5. CNA | 7,97 | 3,28 | 5,00 *b* | 3,47 *b* |
| 6. RPB | 7,02 | 4,72 | 6,03 *ab* | 3,13 *b* |
| 7. ARG | 9,95 | 4,00 | 9,22 *ab* | 4,35 *ab* |
| 8. MET | 6,60 | 6,98 | 12,83 *a* | 8,36 *a* |
| 9. IRT | 5,96 | 3,82 | 4,25 *b* | 5,02 *ab* |
| Effet variété | n.s. | n.s. | *** | *** |
| Moyenne | | | 5,99 | 4,15 |
| CV (%) | | | 44,6 | 39,4 |
| ETR | | | 2,67 | 1,63 |

Quatre répétitions.
n.s. Non significatif.
*** Test de Fisher significatif au seuil de 0,1 %.
Comparaisons multiples par la méthode de Tukey au seuil de 5 %.

$$\Delta CA.PAN = 0{,}937\ \Delta PS.PAN - 0{,}177 \qquad (1)$$

En considérant l'ensemble « tige + gaines » comme partie végétative et en appliquant la relation obtenue pour la tige, on a :

$$\Delta CA.VEG = 0{,}633\ \Delta PS.VEG + 0{,}056$$

où :

– $\Delta CA.VEG$ = remobilisation apparente des réserves végétatives ;

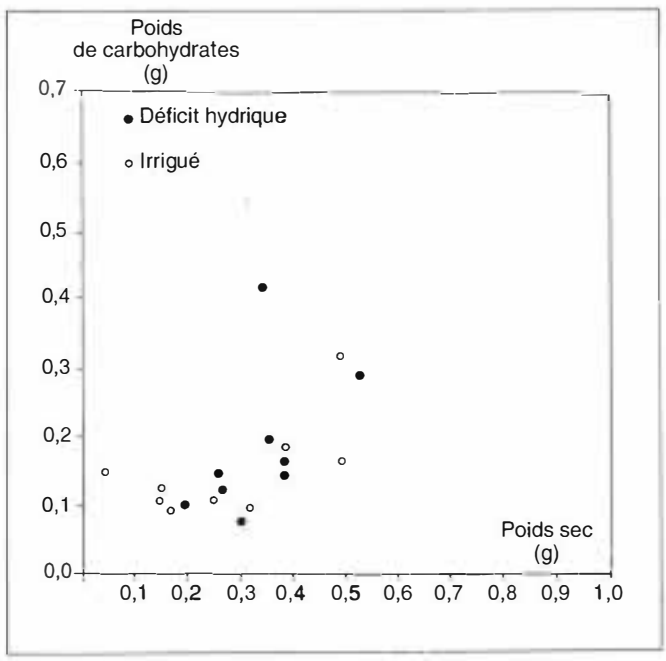


Figure 2. Relation entre les variations du poids sec et du poids de carbohydrates des gaines, en grammes.

– ΔPS.VEG = variation du poids sec des « tiges + gaines ».

Sachant que 80 % des assimilats remobilisés sont transférés dans la panicule (Cock et Yoshida, 1972), la remobilisation effective des réserves vers la panicule, RE.VEG, est donnée par la relation :

$$RE.VEG = 0,8\ \Delta CA.VEG \qquad (2)$$

où RE.VEG représente le poids de glucide du grain provenant des réserves végétatives.

Finalement, le poids de glucide du grain issu de la photosynthèse postfloraison est obtenu par la différence des relations (1) et (2) : ΔCA.PAN – RE.VEG.

Les résultats ainsi obtenus (tableau VI) mettent bien en évidence les différences intervariétales dans l'utilisation des réserves pour le remplissage du grain, ainsi qu'une augmentation réelle des quantités remobilisées sous déficit hydrique. Cependant, les comparaisons variétales sont rendues difficiles par les développements différenciés des talles principales (tableau III). La variété *indica* Metica 1 présente de nombreuses talles de taille réduite tandis que les variétés pluviales traditionnelles de type *japonica* sont hautes et à faible tallage. Or, ce qui intéresse finalement le physiologiste (et le producteur), c'est la capacité de la plante à produire des grains à partir de la matière végétative élaborée jusqu'à la floraison. Cela nous a conduit à introduire les notions d'efficience :

– efficience productive, ou EPR = glucides du grain (g)/poids sec talle à floraison (g) ;

– efficience photosynthétique, ou EPH = glucides du grain issus de la photosynthèse postfloraison (g)/poids sec talle à floraison (g) ;

Tableau V. Essai en serre : teneurs en carbohydrates de la panicule à maturation, en pourcentage de la matière sèche.

| Variété | Sous irrigation | | | Sous déficit hydrique | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Amidon | Sucres solubles | Carbohydrates totaux | Amidon | Sucres solubles | Carbohydrates totaux |
| 1. IAC | 74,5 | 1,0 | 75,5 | 67,9 | 0,9 | 68,9 |
| 2. CAB | 74,6 | 1,0 | 75,6 | 67,3 | 0,9 | 68,2 |
| 3. CUI | 70,8 | 0,8 | 71,6 | 63,4 | 1,0 | 64,4 |
| 4. IRM | 69,2 | 0,9 | 70,1 | 64,9 | 1,0 | 65,9 |
| 5. CNA | 72,7 | 0,9 | 73,6 | 67,8 | 0,9 | 68,7 |
| 6. RPB | 78,1 | 0,9 | 79,0 | 65,3 | 1,0 | 66,3 |
| 7. ARG | 76,1 | 0,9 | 77,0 | 62,5 | 0,9 | 63,4 |
| 8. MET | 72,9 | 1,0 | 73,9 | 61,5 | 1,7 | 63,3 |
| 9. IRT | 68,7 | 1,0 | 69,7 | 58,5 | 1,7 | 60,2 |
| Effet variété | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |

n.s. Non significatif.

Tableau VI. Essai au champ : poids de carbohydrates du grain en fonction de son origine, en grammes.

| Variété | Sous irrigation | | | Sous déficit hydrique | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Photosynthèse | Réserves | Total | Photosynthèse | Réserves | Total |
| 1. IAC | 3,49 *ab* | 0,49 *ab* | 3,98 *abc* | 2,40 *ab* | 0,80 *ab* | 3,20 *abc* |
| 2. CAB | 3,48 *ab* | 0,10 *bc* | 3,58 *abc* | 1,76 *bc* | 0,56 *abc* | 2,32 *d* |
| 3. CUI | 2,32 *bc* | 0,40 *abc* | 2,72 *cd* | 2,15 *b* | 0,37 *bc* | 2,52 *cd* |
| 4. IRM | 4,03 *a* | 0,08 *bc* | 4,11 *ab* | 3,32 *a* | 0,58 *abc* | 3,90 *a* |
| 5. CNA | 3,53 *ab* | 0,38 *abc* | 3,91 *abc* | 3,32 *a* | 0,53 *abc* | 3,85 *a* |
| 6. RPB | 4,12 *a* | 0,44 *abc* | 4,56 *a* | 2,61 *ab* | 0,64 *abc* | 3,25 *ab* |
| 7. ARG | 2,39 *bc* | 0,56 *a* | 2,95 *bcd* | 1,69 *bc* | 0,82 *a* | 2,51 *cd* |
| 8. MET | 1,58 *c* | 0,15 *bc* | 1,73 *d* | 0,77 *c* | 0,27 *c* | 1,05 *e* |
| 9. IRT | 2,81 *abc* | 0,06 *c* | 2,87 *bcd* | 2,25 *b* | 0,37 *bc* | 2,62 *bcd* |
| Effet variété | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| Moyenne | 3,05 | 0,32 | 3,38 | 2,25 | 0,54 | 2,80 |
| CV (%) | 20,4 | 15,6 | 16,8 | 18,5 | 33,7 | 10,3 |
| ETR | 0,62 | 0,05 | 0,56 | 0,41 | 0,18 | 0,29 |

Quatre répétitions.
*** Test de Fisher significatif au seuil de 0,1 %.
Comparaisons multiples par la méthode de Tukey au seuil de 5 %.

– remobilisations relatives, ou RER = glucides du grain provenant des réserves (g)/poids sec talle à floraison (g).

Ces notions définissent la relation EPR = EPH + RER.

Les résultats sont présentés dans la figure 4. Sous irrigation, les conditions de culture sont optimisées et permettent l'expression maximale du potentiel génétique. Pour cette modalité hydrique, l'efficience productive peut donc être considérée comme représentative de la taille du puits. Celui-ci présente des différences importantes entre les variétés étudiées, qui peuvent être classées en quatre groupes distincts.

● Groupe 1 : les variétés allient une haute efficience productive à une substantielle remobilisation des réserves. Ce sont les variétés Rio Paranaiba (RPB) et Metica 1 (MET), caractérisées par un puits très développé qui, malgré une source photosynthèse puissante (EPH), ne peut être satisfait qu'en recourant aux réserves (RER).

● Groupe 2 : les variétés présentent une haute efficience photosynthétique mais une remobilisation des réserves négligeable. Il s'agit de Cabassou (CAB), IREM 257 (IRM) et IRAT 216 (IRT). Chez ces variétés, le puits plus réduit est satisfait par le seul apport d'assimilats photosynthétiques et les réserves restent inutilisées, bien qu'elles se soient montrées conséquentes dans l'essai en serre (tableau III).

● Groupe 3 : la variété IAC 47 présente un comportement intermédiaire, avec un puits de taille moyenne, qui nécessite l'apport d'assimilats photosynthétiques et de réserve pour être satisfait.

● Groupe 4 : les variétés possèdent un puits restreint, associé à une source photosynthétique faible, d'où le recours à l'utilisation des réserves. Il s'agit des variétés CNA 4145, Araguaia et Cuiabana.

Lorsque la source photosynthèse est limitée par la suspension de l'irrigation, on peut observer chez toutes les variétés une augmentation des remobilisations relatives, sauf pour Cuiabana, chez qui les réserves faibles (tableau III) sont déjà épuisées en conditions irriguées. Cependant, le fait important est que le maintien de l'efficience productive sous déficit hydrique est étroitement lié au maintien de l'efficience photosynthétique, et non à l'augmentation des remobilisations.

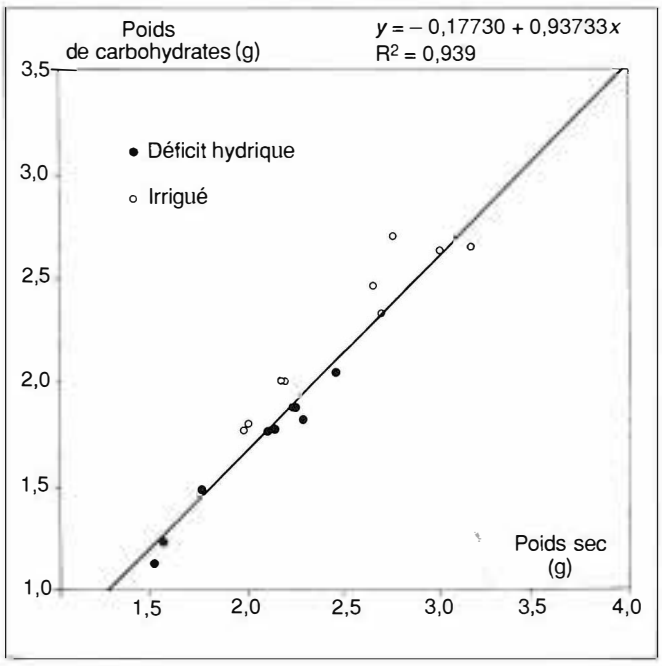


Figure 3. Relation entre les variations du poids sec et du poids de carbohydrates de la panicule, en grammes.

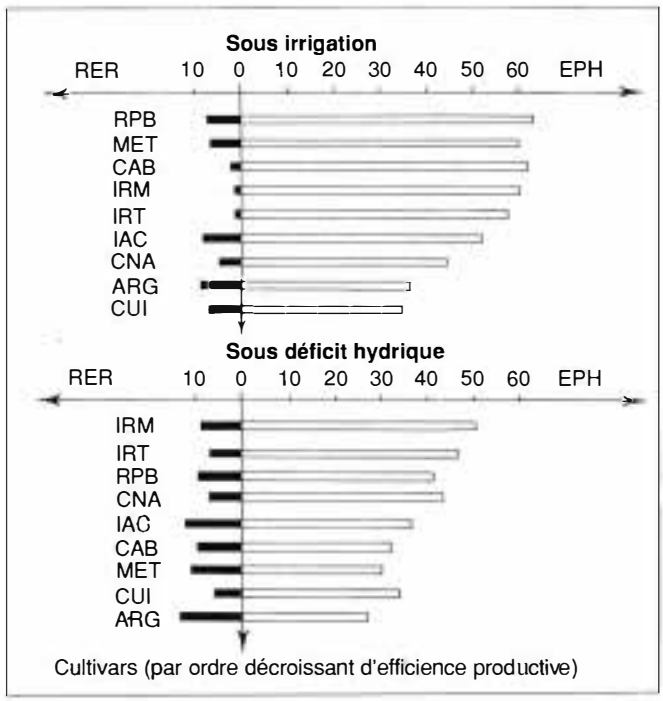


Figure 4. Efficience photosynthétique (EPH) et remobilisations relatives (RER) des variétés étudiées.

## Discussion et conclusion

La présente étude montre en premier lieu l'ample variabilité existante au sein de l'espèce *Oryza sativa* aussi bien pour la capacité variétale à stocker des carbohydrates dans les organes végétatifs que pour leur remobilisation ultérieure vers la panicule. A floraison, les variétés étudiées diffèrent par les teneurs en carbohydrates des tiges et des gaines (tableau II), d'où des efficiences au stockage variant de 8,2 à 15,5 % (tableau III). L'utilisation de ces réserves n'est pas égale pour toutes les variétés : l'essai au champ montre que certaines de ces variétés doivent faire appel aux réserves pour le remplissage du grain, même lorsque les conditions hydriques non limitantes permettent la maximisation de l'efficience photosynthétique. Lorsque la source photosynthèse est réduite par application d'un déficit

hydrique on observe, en serre comme au champ, une augmentation réelle des quantités remobilisées, et non pas seulement une participation relative accrue, comme le souligne TURNER (1982) pour le blé. L'utilisation des réserves préfloraison pour le remplissage du grain apparaît donc comme un phénomène purement compensatoire, lié à une incapacité de la source photosynthèse à satisfaire la demande de la panicule, que cette incapacité soit d'origine variétale ou due à des conditions environnementales défavorables. En outre, sous déficit hydrique, l'utilisation des réserves peut difficilement être considérée comme adaptative puisque, dans ces conditions, le maintien de l'efficience productive est lié au maintien d'une efficience photosynthétique élevée et sans rapport avec l'augmentation des remobilisations relatives (figure 4).

Les recours aux réserves préfloraison pour le remplissage du grain est indicateur d'une tendance du rapport source/puits à diminuer et devenir inférieur à 1. Cette analyse permet de séparer, sous conditions hydriques non limitantes, les variétés en deux grands types.

● Les variétés dont la productivité est limitée par la source : ces variétés doivent faire appel aux réserves pour satisfaire le puits, même en conditions optimales. Une augmentation de la taille du puits (nombre d'épillets, poids de 1 000 grains) pourra difficilement aboutir à une réelle élévation de la productivité si l'efficience photosynthétique n'est pas améliorée. Ces variétés peuvent posséder un puits développé — Rio Paranaiba, Metica 1 — ou réduit — Cuiabana, Araguaia.

● Les variétés dont la productivité est limitée par le puits : chez celles-ci — Cabassou, IREM 257, IRAT 216 —, les réserves préfloraison ne sont quasiment pas remobilisées pour le remplissage du grain. Elles possèdent donc un surplus de carbohydrates non utilisé, c'est-à-dire une potentialité non exprimée. L'augmentation de la taille du puits pourra résulter chez elles en une élévation de la productivité.

Enfin, il convient de remarquer que l'efficience productive définie ici est proche de la notion communément utilisée d'indice de récolte. Dans l'efficience productive, le poids en grains est remplacé par le poids en glucides du grain et, surtout, la matière sèche totale à maturité par la matière sèche totale à floraison. Ce dernier point permet d'affiner l'indice de récolte, dont la mesure se trouve biaisée par deux processus postfloraison, la sénescence foliaire et la remobilisation des réserves.

La recherche de hautes productivités chez le riz peut s'orienter sur l'accroissement du rendement biologique — mesuré par la matière sèche à floraison ou à maturité — ou sur une meilleure distribution des assimilats formés au profit de la panicule — mesurée par l'efficience productive ou l'indice de récolte. Selon l'analyse faite par GIFFORD *et al.* (1984), cette dernière voie a été la plus efficace dans le passé et reste la plus prometteuse pour l'avenir. Chez le riz, le présent travail montre que l'amélioration de l'efficience productive est possible. La non-utilisation des réserves préfloraison en conditions favorables constitue un indicateur d'une potentialité non exprimée. Dans ce cas, l'augmentation de la taille du puits devra se traduire par une élévation de la productivité. Il n'en reste pas moins que l'obtention de hautes productivités dépendra de l'utilisation conjointe et maximale des deux sources d'assimilats responsables du remplissage du grain.

*Reçu le 10 mai 1990.*
*Accepté le 6 juin 1991.*

**Remerciements.** Nos remerciements s'adressent à M. J.-C. DUMAS ainsi qu'à l'équipe du laboratoire d'analyses organiques et biologiques du CIRAD, pour la réalisation des analyses des carbohydrates.

## Références bibliographiques

COCK J.H., YOSHIDA S., 1972. Accumulation of $^{14}C$-labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Jpn, 31 (2) : 226-234.

GIFFORD R.M., THORNE J.H., HITZ W.D., GIAQUINTA R.T., 1984. Crop productivity and photo-assimilate partitioning. Science, 225 (4664) : 801-808.

MURATA Y., MATSUSHIMA S., 1975. Rice. *In :* Crop physiology, some case histories. L.T. Evans, Cambridge University Press, p. 73-99.

RAISSAC M. DE, 1986. Papel dos carboidratos de reserva na manutenção do rendimento do arroz de sequeiro em condições de deficiência hídrica. I - Reunião brasileira de fisiologia vegetal. Resumos, p. 25.

REYNIERS F.-N., TRUONG B., JACQUINOT L., NICOU R., 1982. Breeding for drought resistance in dryland rice. *In :* Drought resistance in crops with emphasis on rice. Manila, Philippines, IRRI, p. 273-292.

SATO K., 1984. Starch granules in tissues of rice plants and their changes in relation to plant growth. Jpn Agric. Res. Q., 18 (2) : 79-86.

SOGA Y., NOZAKI M., 1957. Studies on the relation between seasonal changes of carbohydrates accumulated and the ripening at the stage of generative growth in rice plant. Proc. Crop Sci. Soc. Jpn, 26 : 105-108.

TURNER N.C., 1982. The role of shoot characteristics in drought resistance of crop plants. *In :* Drought resistance in crops with emphasis on rice. Manila, Philippines, IRRI, p. 115-134.

YOSHIDA S., 1972. Physiological aspects of grain yield. Annu. Rev. Plant Physiol., 23 : 437-464.

YOSHIDA S., COCK J.H., 1971. Growth performance of an improved rice variety in the tropics. Int. Rice Comm. Newsl., 20 : 1-15.

## Summary

M. DE RAISSAC – **The use of carbohydrate reserves and its effect on rice productivity.**

The part of grain carbohydrates from post-flowering photosynthesis and that of carbohydrates from pre-flowering reserve remobilization were evaluated on 9 rice *(Oryza sativa)* varieties. The different variety behaviours observed were analyzed in terms of source-sink relations. This approach makes it possible to separate the varieties with a productivity limited by the source availability from those having a productivity limited by the sink size, thereby giving the breeder a possible tool for choosing the parents. Besides, the interest of reserve remobilization as a yield component is discussed for two different water regimes (satisfactory water supply/requirement ratio and post-flowering moisture deficit) leading to two levels of photosynthetic sources.


**Key words:** *Oryza sativa,* reserve carbohydrate, productivity, drought/moisture deficit, source-sink relation.


## Resumen

M. DE RAISSAC – **Utilización de los carbohidratos de reserva y su incidencia en la productividad del arroz.**

La parte de los carbohidratos del grano que resulta de la fotosíntesis postfloración y la que resulta de la removilización de las reservas postfloración han sido evaluadas en nueve variedades de arroz *(Oryza sativa).* Los diferentes comportamientos varietales observados han sido evaluados en términos de relación fuente/pozo. Este método permite distinguir entre las variedades cuya productividad es limitada por la capacidad de la fuente y las variedades cuya productividad es limitada por el tamaño del pozo, lo que proporciona al seleccionador una herramienta para la selección de los reproductores. Se analiza también el interés que presenta la removilización de las reservas para la elaboración del rendimiento en dos regímenes hídricos diferentes (satisfacción de las necesidades de agua y déficit hídrico postfloración) que inducen dos niveles de la fuente fotosintética.


**Palabras-clave :** *Oryza sativa,* carbohidrato de reserva, productividad, sequía/déficit hídrico, relación fuente-pozo.