

EFFET DE LA TOXICITE DU FER SUR L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE DU RIZ

M. CHERIF¹, M. ZOUZOU¹, M. FOFANA² et A. AUDEBERT³

¹UFR Biosciences. Laboratoire de Physiologie Végétale. Université de Cocody, 22 BP 582 Abidjan 22 Côte d'Ivoire.
E-mail : cherifmamadou@hotmail.com

²Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest (ADRAO), Bénin.

³Centre de Coopération International de la Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD),
Département Cultures Annuelles, B.P. 5035, 34032 Montpellier, France.

RESUME

En zone tropicale, la culture du riz (*Oryza sativa* L.), de bas-fond (avec ou sans contrôle de l'eau), est souvent confrontée au problème de toxicité ferreuse. Cette contrainte édaphique est couramment observée dans les bas-fonds ouest-africains. Une étude a été réalisée afin de déterminer l'effet de la toxicité ferreuse sur l'activité photosynthétique du riz. Quatre variétés de riz, à sensibilité différente à la toxicité ferreuse, ont été cultivées en champ à Bouaké (site non toxique) et à Korhogo (site affecté par la toxicité ferreuse). Au stade fin tallage, la quantité de CO₂ dégagé, l'intensité de la fluorescence de la chlorophylle et le taux de chlorophylle dans les feuilles ont été mesurés sur la 1^{ère} et la 3^e feuilles épanouies, à partir du sommet du plant de riz. La toxicité ferreuse a entraîné chez les variétés sensibles, une diminution significative des échanges gazeux (17,384 et 15,587 μmol.m⁻²s⁻¹ de CO₂, respectivement pour Bouaké 189 et Tox 3069). Cette baisse de l'activité photosynthétique des feuilles, a été associée à une diminution de la capacité du photosystème II (PSII) à convertir l'énergie lumineuse en énergie photochimique, et non à une baisse de la teneur en chlorophylle des feuilles. La toxicité ferreuse a donc affecté l'appareil photosynthétique des feuilles de riz en provoquant un dysfonctionnement du PSII.

Mots clés : Riz, fer, photosynthèse, fluorescence, chlorophylle, Côte d'Ivoire.

ABSTRACT

EFFECT OF IRON TOXICITY ON THE PHOTOSYNTHESIS OF RICE

*Under tropical ecosystems, lowland rice, *Oryza sativa* L., cultivation, with or without water control is often subject to iron toxicity. It is a widespread constraint in west-African savanna and forest lowlands. Field experiments were conducted to study the effect of iron toxicity on photosynthesis. Four different rice, varieties, with different sensitivities to iron toxicity, were cultivated at both non iron toxic (Bouaké) and iron toxic (Korhogo) sites. At the end of tiling stage, CO₂ exchange, chlorophyll fluorescence and chlorophyll content in the leaves were measured, on the first and the third leaves at full bloom, starting from plant top. Results show that iron toxicity induced a significant decrease in CO₂ exchange in susceptible varieties (17.384 and 15.587 μmol.m⁻²s⁻¹ of CO₂, for Bouaké 189 and Tox 3069), respectively. The drop was not due to a decrease in leaf chlorophyll content, but with that of light energy conversion efficiency by photosystem II (PSII). Iron toxicity affected the photosynthetic apparatus of rice leaves.*

Key words : Rice, iron, photosynthesis, fluorescence, chlorophyll, Côte d'Ivoire.

INTRODUCTION

La riziculture en Afrique de l'Ouest est confrontée à plusieurs contraintes à la fois au niveau biologiques qu'environnementales. Parmi ces dernières, la toxicité ferreuse occupe une place de choix, compte tenu de son étendue (30 à 40 % des rizières en zone forestière humide et savanicole). Elle occasionne des pertes de rendement de 12 à 100 % selon la sensibilité des variétés (Masajo *et al.*, 1986 ; Abifarin, 1989).

Elle entraîne en effet, un stress physiologique dû à un déséquilibre nutritionnel de la plante, avec pour conséquence, une réduction importante de la biomasse totale produite par la plante. Or, selon Zelitch (1982), la presque totalité (90 %) de la biomasse des plantes supérieures provient du CO₂ absorbé par le biais de la photosynthèse. Par ailleurs, chez le riz, 60 à 100 % du carbone dans la graine mature proviendrait du CO₂ absorbé pendant la phase de maturation (Yoshida, 1981a). Ainsi, la production de biomasse, et, plus particulièrement le rendement en grains du riz sont largement tributaires de l'activité photosynthétique du plant de riz. L'état de fonctionnement de l'appareil photo-synthétique peut être apprécié à travers la mesure de la fluorescence de la chlorophylle. En effet, lorsqu'une feuille est soumise à un éclairage continu, l'énergie absorbée est utilisée dans différents processus biochimiques. Une partie est utilisée dans les réactions photochimiques de la photosynthèse, une deuxième dissipée sous forme de chaleur et une autre réémise sous forme de fluorescence chlorophyllienne (Maxwell et Johnson, 2000). Ainsi, l'augmentation des pertes d'énergie sous forme de chaleur ou de fluorescence se fait au détriment des quantités disponibles pour les réactions photochimiques de la photosynthèse. La fluorescence de la chlorophylle est un indicateur de la sensibilité des plantes aux stress environnementaux, plus particulièrement des dommages causés par ceux-ci à l'appareil photosynthétique (Wen *et al.*, 2005 ; Nippert *et al.*, 2004). La plupart des paramètres caractérisant la fluorescence sont des rapports. Le plus utilisé de ceux-ci est le rapport Fm-Fo/Fm (où Fo est le rendement de fluorescence apparent des feuilles mesurée pendant un état stationnaire du fonctionnement de la photosynthèse ; et Fm le rendement de fluorescence pendant l'application d'une

impulsion lumineuse saturante). Il est proportionnel au rendement quantique des processus photochimiques et est fortement corrélé au rendement quantique de la photosynthèse nette des feuilles (Björkman et Demmig, 1987 ; Johnson *et al.*, 1993). C'est donc une mesure de l'efficacité intrinsèque (ou maximale) du PSII, autrement dit, du rendement quantique si tous les centres réactionnels PSII sont fonctionnels (Genty *et al.*, 1989). Le rapport Fm-Fo/Fm, dont le maximum pour le riz se situe autour de 0,80, est un indicateur de performance de l'appareil photosynthétique des plantes. De plus, il est sensible aux stress environnementaux et toute baisse importante par rapport à la valeur maximale serait due aux effets néfastes des stress auxquels serait exposée la plante (Björkman et Demmig, 1987 ; Johnson *et al.*, 1993).

Aussi, les dégâts causés par la toxicité ferreuse varient selon les variétés de riz. Des travaux récents ont montré que des cultivars d'origine *glaberrima* sont plus résistants que leurs homologues d'origine *sativa* (Diatta *et al.*, 1998).

En vue de lutter contre la toxicité ferreuse, plusieurs approches ont été envisagées (Sahrawat, 1998 ; Audebert et Sahrawat, 2000 ; Sahrawat *et al.*, 2000). Mais, la seule qui peut être durable et économiquement viable pour les paysans ouest africains, en général à faible revenu, semble être l'amélioration variétale. Cependant, cette voie qui utilise des procédés génétiques ne peut être mise en œuvre tant que les mécanismes physiologiques de la résistance ou de la sensibilité du plant de riz à la toxicité ferreuse ne sont pas clairement élucidés.

L'objectif de notre étude, est d'évaluer l'effet de la toxicité ferreuse sur l'activité photosynthétique du riz. Ceci pour tester si les pertes de rendement occasionnées par la toxicité ferreuse sont le fait d'un dysfonctionnement de l'appareil photosynthétique de la plante et plus particulièrement de la chlorophylle.

MATERIEL ET METHODES

SITES D'ETUDE

L'étude a été conduite sur deux sites : l'un situé à Bouaké et l'autre à Korhogo.

Le site de Bouaké est localisé au centre principal de recherche de l'ADRAO situé à environ 30 km au Nord de Bouaké (7,5° - 8,5° N) et (4,5° - 5,5° W). C'est une zone avec un régime pluviométrique bimodal caractérisé par une grande saison sèche (début novembre à mi-mars), une grande saison des pluies (mi-juillet à mi-août) et une intersaison des pluies (mi-août à fin octobre). La pluviométrie moyenne est de 985 mm/an. Les températures moyennes annuelles enregistrées sont respectivement de 26,25, 34,15 et 21,25 °C pour les températures mensuelles moyennes, maximales et minimales. Le rayonnement solaire annuel moyen est de 19,30 MJ. La végétation est essentiellement constituée de micro forêts semi décidues, de galeries, et savane herbeuse (Anonyme, 2001).

Le site de Korhogo est situé dans le bas-fond de Natio (ville de Korhogo) au nord de la Côte d'Ivoire, (8° - 10° N).

Le climat est de type soudano-guinéen, avec une saison sèche qui s'étale de novembre à avril et une saison des pluies de mai à octobre. Les températures moyenne maximale et minimale annuelles sont de 26,7, 40 et 10 °C respectivement. Quant au rayonnement moyen annuel, il est de 19,13 MJ.

La végétation est constituée de savanes arborées et arbustives, ainsi que des forêts claires sèches qui se sont substituées à des forêts denses sèches due à une forte pression anthropique.

Le choix de ces deux sites se justifie par le fait que des variétés de riz avaient le même potentiel de production dans ces deux localités, si l'on tenait compte seulement des facteurs climatiques, et à condition que les semis aient lieu à une certaine période de l'année (Audebert, 2002). Par ailleurs, il n'y a pas eu de différence entre la composition minérale du sol à Bouaké (pH_{H₂O}, 6,2 ; pH_{KCl}, 4,7 ; C organique, 1,87 % ; P total, 226 mg kg⁻¹ ; K, 325 mg kg⁻¹ ; Ca, 68 mg kg⁻¹ ; Fe, 3 mg kg⁻¹) et à Korhogo (pH_{H₂O}, 5,9 ; pH_{KCl}, 4,1 ; C organique, 1,02 % ; P total, 192 mg kg⁻¹ ; K, 310 mg kg⁻¹ ; Ca, 64 mg kg⁻¹ ; Fe, 7 mg kg⁻¹), pour la plupart des éléments, sauf le fer dont la composition passe du simple à plus du double de Bouaké à Korhogo respectivement (Sahrawat *et al.*, 1996). Ainsi, le site de Bouaké, où la concentration du sol en fer

est faible, sera considéré comme site témoin et celui de Korhogo comme site «essai» à forte toxicité ferreuse.

MATERIEL VEGETAL ET CULTURE

Le matériel végétal utilisé est constitué de quatre variétés de riz. Il s'agit de Bouaké 189, TOX 3069, CK 4 et CG 14. Le choix de ces variétés s'explique d'abord par une sensibilité différente à la toxicité ferreuse. En effet, Bouaké 189 et TOX 3069 sont des variétés sensibles alors que CK 4 et CG 14 sont des variétés résistantes. Ensuite, par leur variabilité génétique, Bouaké 189, TOX 3069 et CK 4 sont d'origine *sativa*, alors que CG 14 est d'origine *glabberima*. Enfin, ces quatre variétés ont une phénologie presque identique et sont utilisées par beaucoup de riziculteurs en Africains de l'Ouest.

Les quatre variétés de riz ont été mises en pépinière à la même date. 21 j après semis, les plantules ont été repiquées en ligne dans les parcelles suivant des espacements de 0,25 m entre les lignes et 0,25 m entre les poquets sur chaque ligne.

Le plan expérimental utilisé était un dispositif en bloc complet randomisé avec 4 répétitions. Toutes les parcelles, aussi bien à Bouaké qu'à Korhogo, ont reçu une application uniforme d'azote (100 kg N ha⁻¹) sous forme d'urée en 2 doses (au repiquage et au tallage), 100 kg de P (P₂O₅ ha⁻¹) et 100 kg de K (K₂O ha⁻¹) sous forme de KCl.

MESURE DES ECHANGES GAZEUX

Les échanges gazeux ont été mesurés à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge (model 6200, Li-Cor, Lincoln, NE). Le Li-cor 6200 est constitué de plusieurs unités dont la plus importante est celle comprenant les deux chambres à gaz : une chambre de référence dont la concentration en CO₂ = 0 et une chambre d'échantillonnage dont la concentration de l'air en dioxyde de carbone est inconnue. L'échange de CO₂ entre une surface de feuille (ou un organe végétatif) et l'atmosphère a lieu dans la chambre de mesure. La variation de la concentration de CO₂ dans cette chambre est mesurée pendant un cours instant (10 - 20 s). La photosynthèse nette est ensuite calculée en intégrant, non seulement le taux de variation de CO₂ mais

aussi, d'autres facteurs tels la surface foliaire, le volume et la température de la chambre.

L'activité photosynthétique a été mesurée sur la 1^e et la 3^e feuilles épanouies à partir du sommet du plant de riz. Les mesures ont été effectuées à deux niveaux de la feuille (apical et basal). Ces mesures ont été réalisées au stade plein tallage (environ 63 j après repiquage (JAR)) et ont concerné un échantillon de cinq poquets choisis au hasard dans chaque parcelle. Toutes les mesures ont été effectuées en condition naturelle entre 10 h et 14 h de la journée (et lorsque la radiation photosynthétiquement active se situait entre 1000 et 1400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

FLUORESCENCE DE LA CHLOROPHYLLE

La fluorescence de la chlorophylle a été mesurée avec un fluorimètre portable de type PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Germany) relié à une console d'acquisition de données de type DA-2000 (Heinz, Walz). C'est un instrument qui intègre de multiples fonctions et qui permet de mesurer de la fluorescence de la chlorophylle, aussi bien en condition naturelle (lumière du soleil) qu'en lumière artificielle. Cette dernière est fournie par une lampe halogène en miniature à 655 nm et 735 nm. Une pince spéciale permet de créer les conditions d'obscurité afin de mesurer la fluorescence de la feuille en l'absence de toute lumière.

Les mesures de la fluorescence de la chlorophylle ont suivi celles de l'activité photosynthétique et ont été effectuées sur les mêmes poquets, les mêmes feuilles et aux mêmes niveaux foliaires. Les mesures ont été réalisées après une période d'obscurité de 20 min.

TENEUR EN CHLOROPHYLLE DES FEUILLES

La teneur des feuilles en chlorophylle totale a été évaluée par la méthode du SPAD (SPAD-502 Minolta model chlorophyll meter). Consécutivement à la mesure de l'activité photosynthétique et de la fluorescence de la chlorophylle, la teneur des feuilles en chlorophylle totale a été déterminée. Les mesures ont été réalisées sur les mêmes poquets, les mêmes feuilles et aux mêmes niveaux de feuilles que ceux qui ont été utilisés pour les mesures de photosynthèse et de fluorescence. La valeur obtenue a été la moyenne de trois mesures.

EVALUATION (NOTATION) DE L'INTENSITE DE LA TOXICITE FERREUSE

L'intensité de la toxicité ferreuse a été évaluée visuellement. Ainsi, des notes ont été attribuées selon l'échelle standard établie par l'IRRI (1988). Cette échelle, basée sur les symptômes foliaires varie de 1 à 9 selon le degré d'intoxication. Chaque note est la moyenne de 3 valeurs données par 3 personnes différentes. Cette notation a concerné les feuilles (1 et 3) et les parties de ces feuilles (apicale et basale) qui ont été utilisées pour les mesures de photosynthèse, de fluorescence et de teneur en chlorophylle.

ANALYSE DES DONNEES

Les données obtenus ont été analysés avec le logiciel STATISTICA. La comparaison des moyennes des variétés ou des sites a été réalisée par le test de STUDENT NEWMAN-KEULS, au seuil de 5 %.

RESULTATS

EFFET DE LA TOXICITE FERREUSE SUR L'ECHANGE GAZEUX

Le tableau 1 montre une diminution significative de l'activité photosynthétique à Korhogo (16,690 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2) par rapport à Bouaké (19,199 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2). Cependant, cette perte d'activité photosynthétique varie selon les variétés. Elle a été seulement significative pour les variétés sensibles TOX 3069 et Bouaké 189. L'on note même une légère augmentation de l'activité photosynthétique chez CG 14 à Korhogo. Par ailleurs, l'activité photosynthétique a été différent selon l'âge de la feuille, quelle que soit la variété et en présence du stress (Korhogo) ou non (Bouaké). En effet, le tableau 1 montre que la feuille 1 a une activité photosynthétique statistiquement plus importante que la feuille 3 aussi bien à Bouaké (26,500 et 11,898 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2 pour F1 et F3, respectivement) qu'à Korhogo (23,968 et 9,412 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2 pour respectivement F1 et F3). En outre, en condition de stress (Korhogo), les extrémités feuilles ont été moins actives que les parties basales et ceci, quelque soit la feuille (1 ou 3). Cette baisse de l'activité photosynthétique, au niveau apicale de la feuille n'est significative que pour la feuille 3 (Tableau 2). La figure 1 montre une corrélation négative

entre l'activité photosynthétique et l'intensité de la toxicité ferreuse. Cette corrélation, bien que non linéaire ($y = 16,873x^{-0.8376}$; $r^2 = 0,9503$) montre clairement que, plus le stress est sévère (score de toxicité élevé), plus l'activité photosynthétique des feuilles de riz est faible.

EFFET DE LA TOXICITE FERREUSE SUR L'EFFICACITE PHOTOSYNTHEIQUE DE LA CHLOROPHYLLE

Le tableau 3 montre qu'à Bouaké, en l'absence de stress, l'efficacité photosynthétique des feuilles de riz a été identique pour les quatre variétés cultivées. De même, les feuilles 1(0,785) et 3 (0,788) n'ont montré aucune différence significative de fluorescences.

Par contre, à Korhogo, en présence de stress, l'efficacité photosynthétique des molécules de chlorophylle a été significativement plus faible chez TOX 3069 que les trois autres variétés. D'autre part, il n'y a pas de différence significative entre les feuille 1 et 3 (Tableau 3).

L'efficacité photosynthétique de la molécule de chlorophylle est négativement corrélée au score de toxicité. En effet, plus le stress est sévère, moins la molécule de chlorophylle est bonne (Figure 2). Par ailleurs, cette corrélation est linéaire ($y = -0,0554x + 0,8672$; $r^2 = 0,9869$).

Tableau 1 : Echanges gazeux ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2) au niveau des Feuilles 1 et 3 des plants de riz à Bouaké et à Korhogo.

Gas exchange ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of CO_2) of leaves 1 and 3 of rice varieties in Bouaké and Korhogo.

Variétés de riz	Echanges gazeux ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2)					
	Bouaké		Korhogo		Moyenne	
	Feuille 1	Feuille 3	Feuille 1	Feuille 3	Bouaké	Korhogo
Bké189	28,456 b	12,542 a	24,931 b	9,836 a	20,499 b	17,384 a
CG14	24,848 b	9,592 a	24,355 b	10,480 a	17,220 a	17,418 a
CK4	26,540 b	11,124 a	24,195 b	8,546 a	18,832 a	16,370 a
Tox 3069	26,155 b	14,334 a	22,389 b	8,784 a	20,245 b	15,587 a
Moyenne	26,500 b	11,898 a	23,968 b	9,412 a	19,199 b	16,690 a
Ecart-Type	4,46	4,27	4,09	2,38	8,53	8,04
CV (%)	16,84	35,90	17,08	25,26	44,42	48,16

C. V. : coefficient de variation

Sur la même ligne, les moyennes suivies de la même lettre indiquent des différences non significatives au seuil de 5 % (Test de Newman-Keuls)

C. V. : coefficient of variation

Within each row and for each cultivar, means followed by different letters are significantly different at the $P=0,05$ level, according to Newman-Keuls Rank Test.

Tableau 2 : Effet du niveau de la feuille sur la photosynthèse ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2) chez la variété de riz en condition de toxicité ferreuse du sol à Korhogo.

Effect of leaf rank on the photosynthetic activity of rice varieties ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2) in an iron-toxic soil in Korhogo.

Variété de riz	Echanges gazeux ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de CO_2)						
	Feuille 1		Feuille 3		Moyenne		Moyenne variété
	Apicale	Basale	Apicale	Basale	Feuille 1	Feuille 3	
Bké189	14,964 a	21,359 a	8,015 a	17,351 b	18,162 a	12,683 a	15,422 b
CG14	19,328 a	16,558 a	7,787 a	11,369 a	17,943 b	09,578 a	13,761 ab
CK4	19,209 a	19,356 a	6,613 a	17,682 b	19,283 b	12,147 a	15,715 b
Tox3069	11,685 a	19,184 a	2,944 a	07,192 a	15,435 b	05,068 a	10,251 a
Moyenne	16,297 a	19,114 a	6,340 a	13,398 b	17,705 b	9,869 a	13,787
Ecart-Type	8,910	5,426	5,588	7,370	7,473	7,412	8,398
CV(%)	54,673	28,388	88,139	55,008	42,208	75,104	60,912

C.V. : coefficient de variation

Sur la même ligne, les moyennes suivies de la même lettre indiquent des différences non significatives au seuil de 5 % (Test de Newman-Keuls).

C.V. : coefficient of variation

Within each row and for each cultivar, means followed by different letters are significantly different at the $P=0,05$ level, according to Newman-Keuls Rank Test.

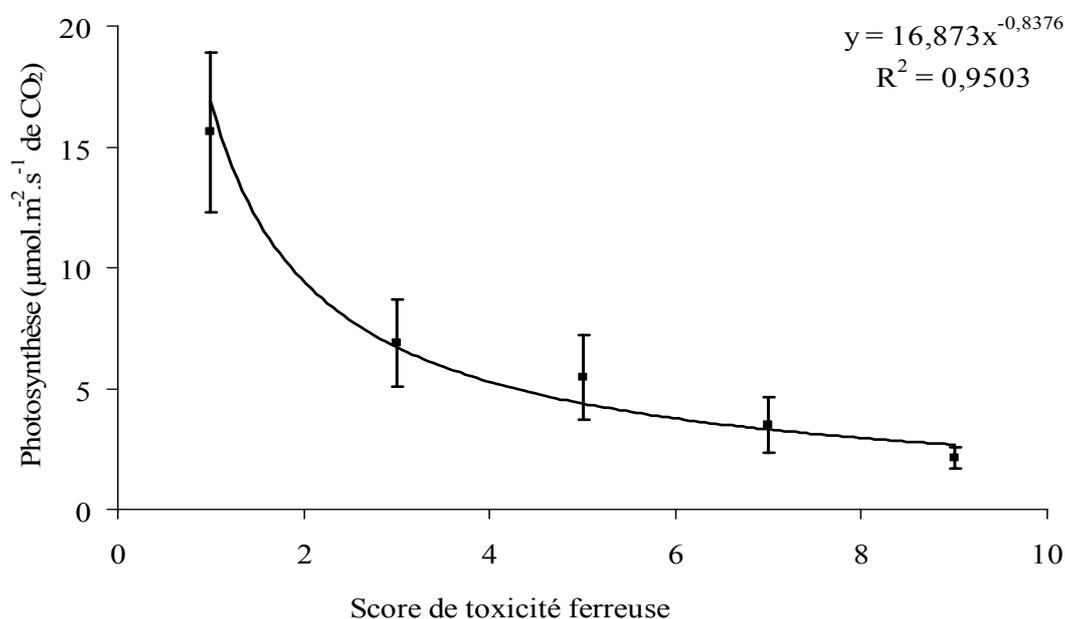


Figure 1 : Evolution de la photosynthèse des feuilles de riz (*Oriza sativa*) en fonction du score de toxicité ferreuse.

Relationship between rice leaves photosynthesis and iron toxicity score.

Tableau 3 : Fluorescence de la chlorophylle des feuilles 1 et 3 des plants de riz à Bouaké et à Korhogo.
Chlorophyll fluorescence of leaf rank 1 and 3 in rice cultivated in Bouaké and Korhogo.

Variété de riz	Fluorescence de la chlorophylle : Fm-Fo/Fm					
	Bouaké		Korhogo		Moyenne	
	Feuille 1	Feuille 3	Feuille 1	Feuille 3	Bouaké	Korhogo
Bké189	0,783 a	0,783 a	0,742 a	0,715 a	0,783 a	0,728 b
CG14	0,787 a	0,803 a	0,756 a	0,750 a	0,795 a	0,753 b
CK4	0,787 a	0,789 a	0,772 a	0,742 a	0,788 a	0,757 b
Tox 3069	0,784 a	0,776 a	0,747 b	0,640 a	0,780 a	0,694 a
Moyenne	0,785 a	0,788 a	0,754 a	0,712 a	0,787	0,733
Ecart-Type	0,029	0,029	0,086	0,122	0,029	0,107
CV (%)	3,73	3,63	11,406	17,135	3,69	14,598

C.V. : coefficient de variation

Sur la même ligne, les moyennes suivies de la même lettre indiquent des différences non significatives au seuil de 5 % (Test de Newman-Keuls).

C.V. : coefficient of variation

Within each row and for each cultivar, means followed by different letters are significantly different at the P=0,05 level, according to Newman-Keuls Rank Test.

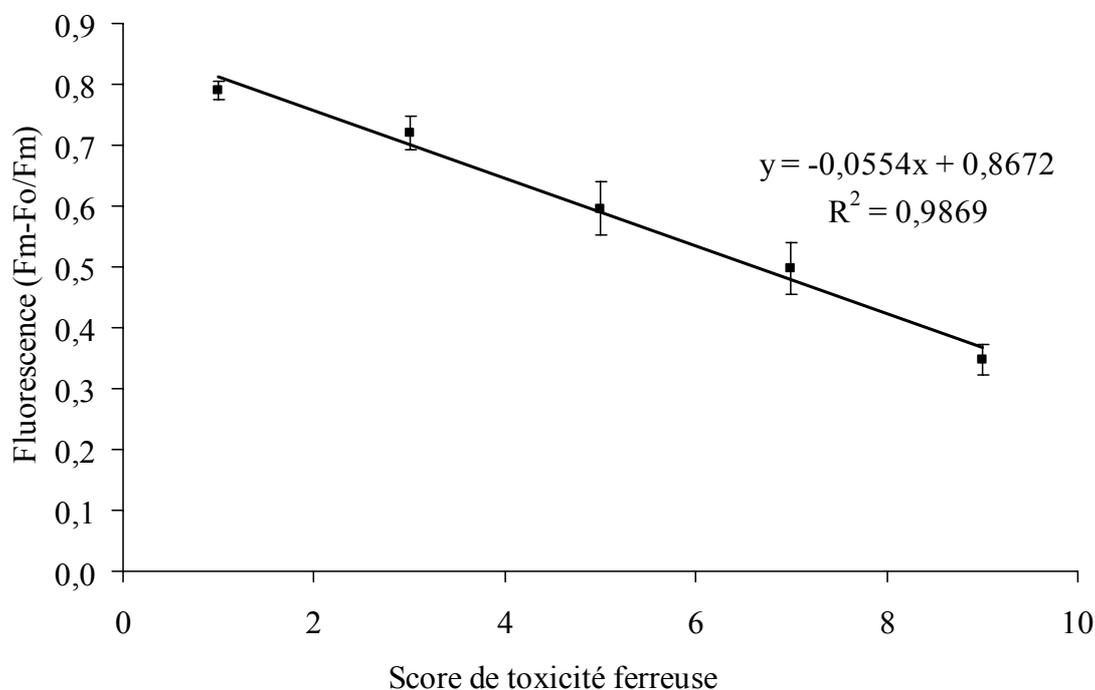


Figure 2 : Evolution de la fluorescence de la chlorophylle en fonction du score de toxicité ferreuse en culture de riz à Bouaké et à Korhogo..

Relationship between fluorescence and iron toxicity score in rice cultivation in Bouaké and Korhogo.

EFFET DE LA TOXICITE FERREUSE SUR LE TAUX DE CHLOROPHYLLE

A Bouaké, en absence de stress, la feuille 1 (30,74 valeur SPAD) a été significativement moins riche en chlorophylle que la feuille 3 (33,08 valeur SPAD) (Tableau 4). Au niveau d'une même feuille, l'extrémité apicale a été significativement moins riche en chlorophylle que l'extrémité basale. A Korhogo, en présence du stress, la tendance a été inversée. Ainsi, la feuille 3 (29,48 valeur SPAD) qui est la plus atteinte par le stress a eu un taux de chlorophylles moins important que la feuille 1 (34,23 valeur SPAD). L'extrémité apicale a eu une valeur SPAD significativement plus faible, par rapport à l'extrémité basale comme à Bouaké. Cependant, la différence entre ces deux niveaux de la feuille a été plus marquée qu'à Bouaké (Tableau 4).

Il existe une corrélation linéaire positive et hautement significative entre la photosynthèse des feuilles et la teneur en chlorophylle de ces dernières. Plus les feuilles sont riches en

chlorophylle, plus la quantité de CO₂ absorbée par les feuilles est importante (Figure 3).

SENSIBILITE VARIETALE ET SYMPTOMES FOLIAIRES

L'apparition des symptômes sur les feuilles de riz est le signe le plus visuel de la sensibilité d'une variété à la toxicité ferreuse. Ainsi, plus une variété est sensible, plus sur les feuilles, les symptômes de la toxicité ferreuse sont marqués. Ceci explique pourquoi au stade fin tallage, la variété CG 14 n'a pas montré de symptômes foliaires (score = 1,45) contrairement à la variété TOX 3069 qui a affiché le score le plus élevé (score = 3,55) (Tableau 5). CK 4 et Bouaké 189, variétés à sensibilité intermédiaire, ont eu respectivement des scores de toxicité de 2,10 et 2,55. En outre, ce sont les feuilles les plus vieilles (feuille 3) qui ont été les plus atteintes (score = 3,3). L'intensité des symptômes varie également avec la sensibilité de la variété tant au niveau de la feuille 1 que de la feuille 3.

Tableau 4 : Valeur du SPAD des Feuilles 1 et 3 de riz à Bouaké et à Korhogo.

SPAD value of 1st and 3rd rank of rice leaves in Bouaké and Korhogo.

Variété de riz	Valeurs lues du SPAD					
	Bouaké		Korhogo		Moyenne	
	Feuille 1	Feuille 3	Feuille 1	Feuille 3	Bouaké	Korhogo
Bké189	30,20 a	34,26 b	34,64 b	29,12 a	32,23 b	31,88 ab
CG14	26,28 a	27,14 a	29,89 a	28,53 a	26,71 a	29,21 a
CK4	34,30 a	36,68 a	36,98 b	31,53 a	35,49 c	34,25 b
Tox 3069	32,19 a	34,23 a	35,42 b	28,76 a	33,21 bc	32,09 ab
Moyenne	30,74 a	33,08 b	34,23 b	29,48 a	31,91	31,86
Ecart-Type	4,57	6,09	6,090	8,810	5,51	0,440
CV (%)	14,86	18,41	17,791	29,885	17,26	1,381

C.V. : coefficient de variation

Sur la même ligne, les moyennes suivies de la même lettre indiquent des différences non significatives au seuil de 5 % (Test de Newman-Keuls).

C.V. : coefficient of variation

Within each row and for each cultivar, means followed by different letters are significantly different at the P=0,05 level, according to Newman-Keuls Rank Test.

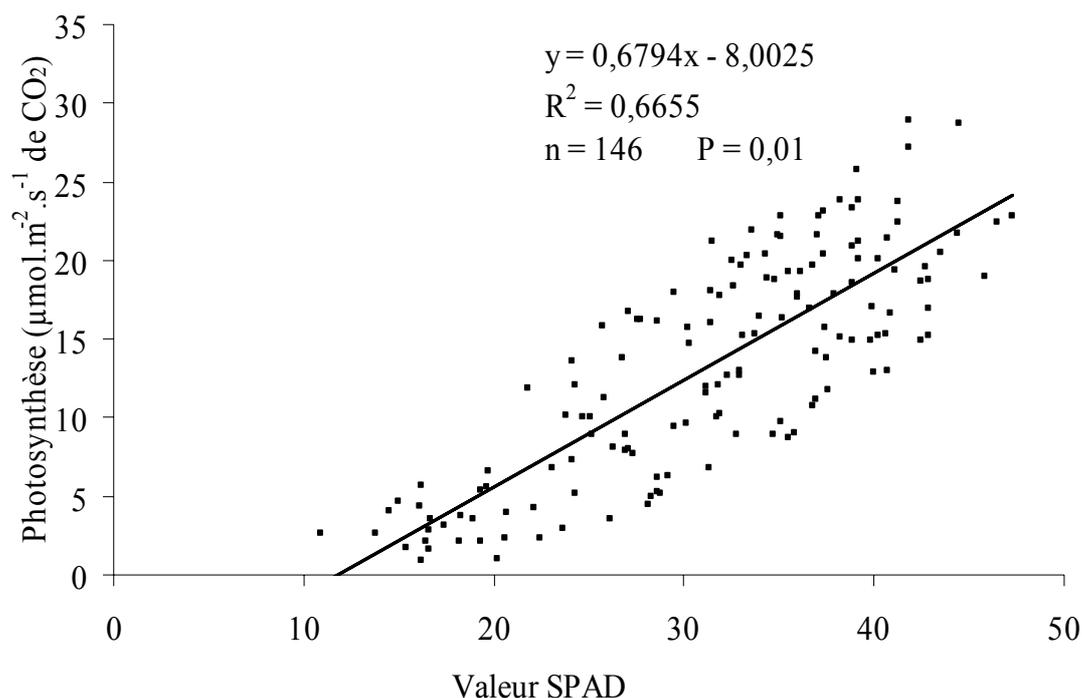


Figure 3 : Evolution de la photosynthèse en fonction du SPAD en condition de toxicité ferreuse à Korhogo.
Relationship between photosynthesis and SPAD value of rice in an iron toxic soil in Korhogo.

Tableau 5 : Effet du niveau de la feuille sur le score des symptômes en condition de toxicité ferreuse à Korhogo.
Effect of leaf rank on symptom scores in iron toxic soil in Korhogo.

Variété de riz	Score de toxicité						Moyenne variété
	Feuille 1		Feuille 3		Moyenne		
	Apicale	Basale	Apicale	Basale	Feuille 1	Feuille 3	
Bké189	2,5 b	1,0 a	5,0 b	1,7 a	1,8 a	3,4 b	2,55 b
CG14	1,0 a	1,0 a	2,6 a	1,2 a	1,0 a	1,9 a	1,45 a
CK4	1,8 a	1,0 a	4,5 b	1,1 a	1,4 a	2,8 b	2,10 ab
Tox3069	3,2 b	1,0 a	6,7 b	3,2 a	2,1 a	5,0 b	3,55 c
Moyenne	2,1 b	1,0 a	4,7 b	1,8 a	1,7 a	3,3 b	2,4
Ecart-type	1,68	0,00	2,30	1,55	1,31	2,43	0,12
C.V. (%)	78,87	0,00	48,94	86,11	83,97	74,77	4,98

C.V. : coefficient de variation

Sur la même ligne, les moyennes suivies de la même lettre indiquent des différences non significatives au seuil de 5 % (Test de Newman-Keuls).

C.V. : coefficient of variation

Within each row and for each cultivar, means followed by different letters are significantly different at the $P = 0,05$ level, according to Newman-Keuls Rang Test.

DISCUSSION

L'étude a mis en évidence une baisse significative des échanges gazeux du plant de riz à Korhogo par rapport à Bouaké, toutes variétés confondues. Cette diminution de l'activité photosynthétique serait-elle due à la toxicité ferreuse ?

En condition de stress à Korhogo, les extrémités foliaires sont moins actives que les parties basales et ceci, quelque soit le rang de la feuille (1^e ou 3^e). Cette baisse de l'activité photosynthétique au niveau apicale de la feuille n'a été significative que pour la feuille 3. En effet, les symptômes foliaires de la toxicité ferreuse apparaissent en premier lieu aux extrémités des feuilles et évoluent par la suite vers la base. D'autre part, plus la feuille est vieille, plus elle est sensible au stress. D'où, une différence plus grande entre l'extrémité apicale et la partie basale de la feuille 3. Ces résultats permettent de conclure que la toxicité ferreuse a un effet négatif sur l'activité photosynthétique chez le plant de riz. Cette observation est en accord avec une baisse d'activité photosynthétique significative pour les variétés sensibles (Tox3069 et Bk189), contrairement aux variétés résistantes (CK4 et CG14). Toutefois, à Bouaké, les feuilles les plus jeunes (Feuille 1) ont une activité photosynthétique plus importante que les feuilles les plus vieilles (Feuille 3). En effet, Murchie *et al.* (1999) ont montré chez le riz, que les feuilles les plus exposées au rayonnement solaire sont plus actives que les feuilles ombragées. Ainsi, les feuilles situées plus au sommet du plant de riz ont une activité photosynthétique plus importante que les feuilles situées vers la base, ce qui explique pourquoi les feuilles 1 ont eu une activité photosynthétique plus élevée que les feuilles 3 à Bouaké. Cependant, la différence d'activité photosynthétique entre feuille 1 et feuille 3 est plus importante à Korhogo (environ 44 %) qu'à Bouaké (environ 38 %) et entre extrémité basale et apicale, en condition de stress. L'une des étapes du processus photosynthétique mise en cause serait la conversion de l'énergie lumineuse en énergie photochimique par le photosystème II. En effet, en l'absence de stress, l'efficacité photosynthétique des molécules de chlorophylle est statistiquement identique pour les différentes variétés cultivées. Il en est de même pour les différents types de feuilles. Par contre, en présence de stress, l'efficacité photosynthétique

de la chlorophylle est significativement plus faible chez Tox3069 que les trois autres variétés. Ces observations permettent de dire que la capacité des molécules de chlorophylle, ou plus précisément du PSII à convertir l'énergie lumineuse en énergie photochimique, est contrôlée par la toxicité ferreuse. Une plus grande partie de l'énergie lumineuse captée par les molécules de chlorophylle est perdue sous forme de fluorescence en condition de stress. En d'autres termes, la quantité d'énergie issue du rayonnement solaire, captée par les molécules de chlorophylle et transformée en énergie photochimique par le PSII est réduite en condition de stress. Ce qui aurait pour conséquence une réduction du flux d'électrons à travers la chaîne de transport, d'où une diminution de l'assimilation du CO₂ par la plante. La perte d'activité photosynthétique observée en condition de stress serait donc liée à une perturbation dans le fonctionnement du PSII des feuilles de riz. De ce point de vue, l'effet de la toxicité ferreuse sur l'appareil photosynthétique des feuilles de riz, ressemble à celui de nombreux autres stress environnementaux (Lu *et al.*, 2001 ; Murchie *et al.*, 1999). La diminution du flux d'électrons, à travers le PSII, est donc l'une des manifestations invisibles de la toxicité ferreuse. Sa détection par la fluorimétrie peut faire de cette dernière, un outil efficace pour un dépistage précoce du stress.

Statistiquement, il n'y a pas de différence significative entre la teneur des feuilles en chlorophylle à Korhogo et Bouaké au stade fin tallage. Le niveau global de chlorophylle dans les feuilles n'est donc pas affecté par le stress à ce stade de développement du plant de riz alors qu'à ce même stade l'on observe une baisse de l'activité photosynthétique. La diminution de l'activité photosynthétique des feuilles n'est donc pas liée (ou ne coïncide pas) avec une perturbation notable de la synthèse de chlorophylle, mais plutôt précède cette dernière. Par conséquent, L'observation des symptômes foliaires apparaît comme l'étape finale du processus de perturbation engendré par la toxicité ferreuse au niveau de l'appareil photosynthétique. Ces observations, permettent de conclure que le stress procède d'abord par une désactivation de la chlorophylle, suivie de sa dégradation qui aboutit enfin à l'expression des pigments de type caroténoïdes.

L'appréciation de ces symptômes par l'attribution de score, malgré son caractère

subjectif, permet une bonne évaluation de la sensibilité (ou de la résistance) d'une variété à la toxicité ferreuse. En effet, le score est un paramètre qui présente une assez bonne corrélation à l'activité photosynthétique en général et à l'efficacité du PSII en particulier. Audebert et Sahrawat en 2000, ont montré qu'il est également corrélé au rendement en grain du plant de riz. Le score de toxicité pourrait donc être utilisé en sélection pour distinguer très rapidement les variétés sensibles des variétés résistantes de riz à la toxicité ferreuse.

CONCLUSION

L'étude a permis de montrer que la toxicité ferreuse entraîne une diminution des échanges gazeux au niveau des feuilles de riz. Cette diminution n'est pas due, à une baisse de la quantité de chlorophylle dans les feuilles, mais plutôt la conséquence d'une perturbation du fonctionnement de l'appareil photosynthétique, notamment au niveau de sa composante PSII. En condition de toxicité ferreuse, la capacité du PSII à convertir l'énergie lumineuse en énergie photochimique est réduite. Ainsi, une plus grande partie du rayonnement solaire captée est perdue sous forme de fluorescence.

REFERENCES

- Abifarin A. O. 1989. Progress in Breeding Rice for Tolerance to Iron toxicity. WARDA Annual report : 34 - 39.
- Anonyme. 2001. NERICA : le riz source de vie. ADRAO, Bouaké, Côte d'Ivoire, 8 pp.
- Audebert A. 2002. Painting the rice red : iron toxicity in the lowlands. WARDA annual report 2001-2002, 29 - 37.
- Audebert A. and Sahrawat K. L. 2000. Mechanisms for iron toxicity tolerance in lowland rice. Journal of Plant Nutrition, 23 : 1877 - 1885.
- Björkman O. and Demmig B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristic at 77K among vascular plants of diverse origin. Planta, 170 : 489 - 504.
- Diatta S., Audebert A., Sahrawat K. L. et Traoré S. 1998. Lutte contre la toxicité ferreuse du riz dans les bas-fonds. Acquis de l'ADRAO dans la zone des savanes en Afrique de l'Ouest (Eds.) N. Ahmadi and B. Témé . Aménagement et mise en valeur des bas-fonds au Mali, 21-25/10/1996, Sikasso, Mali, CIRAD-CA, pp 363 - 371.
- Genty B., Briantais J.-M., Baker N. R. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica and Biophysica Acta 990 : 87 - 92.
- IRRI. 1988. Standard Evaluation System for rice, Third Ed. Manila, Philippines.
- Johnson G. N., Young A. J., Scholes J. D., Horton P. 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. Plant, Cell and Environment 16 : 613 - 679.
- Lu C., Lu Q., Zhang J. and Kuang T. 2001. Characterization of photosynthetic pigment composition, photosystem II photochemistry and thermal energy dissipation during leaf senescence of wheat plants. J. Exp. Bot. 52 (362) : 1805 - 1810.
- Masajo T. M., Alluri K., Abifarin A. O. and Janakiram D. 1986. Breeding for high and stable yields in Africa, in the wetlands and rice in subsaharian Africa, (Eds.) A. S. R. Juo and J. A. Lowe, Ibadan, Nigeria, 107 - 114.
- Maxwell K. and Johnson N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. J. Exp. Bot. 51 : 659 - 668.
- Murchie E. H., Chen Y., Hubbart S., Peng S. and Horton P. 1999. Interactions between senescence and leaf orientation determine *in situ* patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. Plant Physiol. 119 : 553 - 563.
- Nippert J. B., Duursma R. A. and Marshall J. D. 2004. Seasonal variation in photosynthetic capacity of montane conifers. Functional Ecology 18 (6) : 876 - 886
- Sahrawat K. L., Diatta S. and Singh B. N. 2000. Reducing iron toxicity in lowland rice through an integrated use of tolerant genotypes and plant nutrient management. Oryza 37 (1) : 44 - 47.
- Sahrawat K. L. 1998. Flooding soil : a great equalizer of diversity in soil chemical fertility, Oryza 35 (4) : 300 - 305.
- Sahrawat K. L., Mulbah C. K., Diatta S., DeLaune R. D., Patrick W. H. Jr., Singh B. N., and Jones M. P. 1996. The role of tolerant genotypes and plant nutrients in the

- management of iron toxicity in lowland rice. *J. Agric. Sci., Cambridge* 126 : 143 - 149.
- Wen X., Gong H. and Lu C. 2005. Heat stress induces an inhibition of excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but not to photosystem I in a cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Plant Physiol. Biochem.* 43 (4) : 389 - 395.
- Yoshida S. 1981a. Physiological analysis of rice yield. In *Fundamentals of rice crop science*. The International Rice Research Institut, Los Banos, The Philippines : pp. 231 - 251.
- Zelitch I. 1982. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *Bioscience* 32 : 796 - 802.