

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
جامعة جيلالي بونعاما خميس مليانة
Université Djilali Bounaama de khemis Miliana
كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الأرض
Faculté des Sciences de la Nature et de la vie et science de la Terre



Département : Ecologie et Environnement

Cycle : L3 Ecologie et environnement

Polycopié de Cours

Ecophysiologie Végétale

Destinés aux étudiants de troisième année Ecologie et environnement et aux étudiants de troisième année Licence biotechnologie végétale

Présenté par :

Mr. AROUS Ali

Année Universitaire 2021- 2022

Ecophysiologie Végétale

Objectifs du module

L'objectif principal de ces cours est de familiariser l'étudiant avec l'Ecophysiologie végétale surtout celle de l'effet des stress environnementaux sur la nutrition et la physiologie des plantes plantes à fleur. L'étudiant sera en mesure de comprendre les principales notions suivantes :

- 1- Les mécanismes pour assurer la nutrition hydrique ;
- 2- Les mécanismes de circulation de l'eau dans la plante ;
- 3- La régulation de la transpiration sous l'effet des facteurs de l'environnement ;
- 4- Les modes d'adaptations des plantes aux conditions de l'environnement
- 5- L'influence des facteurs de l'environnement sur l'intensité des différentes fonctions et les réponses de la plante aux facteurs du milieu externe à savoir les stress abiotique et les stress biotiques.
- 6- L'étude de l'influence des facteurs internes ou endogènes sur l'intensité des différentes fonctions: Etat hydrique et nutritionnel - Facteurs hormonaux - Contrôle génétique

Volume horaire total

45 heures de cours

30 heures de travaux pratiques

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
Partie I. la nutrition hydrique et minérale.....	2
Chapitre I. la nutrition hydrique des végétaux	2
1.1. Les réservoirs d'eau	2
1.1.1. L'eau dans le végétal	3
1.1.2. Les rôles de l'eau dans la plante	5
1.2. Les mouvements de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère	6
1.3. L'émission de l'eau : la transpiration	9
1.3.1. Variation de la transpiration	12
1.3.2. De l'évaporation à la transpiration	14
Chapitre II. La nutrition minérale	15
1.2.1. La composition minérale des végétaux	15
1.2.1. L'absorption des éléments minéraux	17
1.2.3. Rôles des ions minéraux dans la plante.....	17
Partie II. La physiologie du stress.....	19
Chapitre I. Les stress environnementaux	19
2.1.1. Les stress abiotiques	23
2.1.1.1 Le stress hydrique.....	23
2.1.1.2. Le stress salin	30
2.1.1.3. Le stress thermique	38
2.1.1.4. Le stress provoqué par les polluants	40
2.1.2. Les stress biotiques	49

2.1.2.1. Réponses physiologiques de la plante aux agressions de micro-organismes49

2.1.2.2. Résistances systémiques et hormones de signalisation et de régulation de défense53

2.1.3. Interaction du milieu et des êtres vivants55

Chapitre II. Interaction du milieu et des êtres vivants56

1-Le facteur limitant56

2-L'optimum écologique57

3- Valence écologique57

INTRODUCTION

L'écologie physiologique des plantes une branche de la botanique située à l'interface de l'écologie végétale et de la physiologie végétale s'intéresse aux interactions des végétaux avec les multiples facteurs de l'environnement, ou la plante se trouve rarement dans un environnement optimal. Au contraire, elle est presque toujours confrontée à des stress de différentes natures.

Elle étudie l'interaction entre l'environnement et le mode de fonctionnement d'une plante et les réponses des plantes aux contraintes de l'environnement. Ces contraintes peuvent être de nature biotique (insectes, champignons, bactéries, ingénieurs du sol) ou abiotique (température, lumière, disponibilité en eau, en minéraux, pollution du sol et l'air).

L'éco-physiologie s'intéresse, plus particulièrement, aux processus d'acclimatation (à court et à moyen termes) ainsi qu'aux processus d'adaptation (long terme) et ce jusqu'aux limites extrêmes du vivant tels la lumière, la température, aux déficits en eau et en nutriments. L'éco-physiologie se distingue de l'écologie, proprement dite, en ce qu'elle n'étudie pas les dynamiques de populations, ni les modèles ou la diversité de la végétation à grande échelle. L'écophysiologie se distingue aussi de la physiologie végétale, laquelle s'intéresse plus au fonctionnement des plantes, en-dehors de leur environnement naturel, croissant sous des conditions optimales.

PARTIE I - LA NUTRITION HYDRIQUE ET MINERALE

I.1. La nutrition hydrique des végétaux

La nutrition végétale est l'ensemble des processus qui permettent aux végétaux d'absorber dans le milieu ambiant et d'assimiler les éléments nutritifs nécessaires à leur différentes fonctions physiologiques : croissance, développement, reproduction... Pour se développer, une plante a besoin d'eau, de lumière, d'oxygène, de carbone mais également d'éléments minéraux présents en plus ou moins grande quantité dans le sol.

L'eau est indispensable à toute vie, il est le constituant pondéralement le plus important des végétaux supérieurs puisqu'elle représente 60 à 80% de leur poids en matière fraîche. Ceux-ci sont des organismes fixés qui dépendent pour leur nutrition des facteurs locaux, en particulier de la présence et de la disponibilité de l'eau dans le sol. L'eau est impliquée aussi bien dans les structures que dans les processus de transports et de métabolisme des végétaux. Elle est le milieu dans lequel ont lieu la quasi-totalité des processus biologiques ; elle joue le rôle de transporteur, de solvant, d'agent de réactions chimiques ; elle donne aux plantes leur turgescence. Il existe un continuum entre l'absorption de l'eau par les racines dans le sol et la perte de l'eau par transpiration au niveau des feuilles. La transpiration permet aussi de perdre une partie de l'énergie qu'elles reçoivent et d'éviter ainsi un réchauffement excessif.

1.1. Les réservoirs d'eau

a. L'eau dans le sol

Provenant des pluies naturelles ou artificielles (irrigations), une partie de l'eau ruisselle sur le sol avant que le complément ne s'infiltré. Là, elle va occuper les espaces entre les différents constituants **édaphiques** (sables, argiles, limons, matières organiques). Cette eau va subir un ensemble de forces plus ou moins grandes. Il s'agit :

- **de la gravité** ;
- des **forces osmotiques** (dues aux attractions exercées sur l'eau par les ions de la solution du sol) ;
- des **forces d'imbibition** (attractions électrostatiques exercées entre les charges-des colloïdes du sol et les charges + de l'eau) ;
- des **forces de capillarité** (tension superficielle qui retient l'eau dans les interstices fins).

Ces trois dernières sont généralement regroupées sous le vocable de forces de rétention. Lorsque le sol est saturé d'eau, celle-ci va subir l'action de la gravité et des forces de rétention du sol. Tant que la première est plus forte que la résultante des autres, l'eau ne reste pas dans le sol.

Elle s'infiltré en profondeur. À l'équilibre les forces de rétention sont égales à la force de gravité. La quantité d'eau retenue dans le sol est maximale. Cet équilibre détermine la **capacité de rétention maximale**. Le sol va progressivement s'assécher par évaporation et prélèvement d'eau par les plantes.

Les forces de rétention exercées par le sol augmentent, ainsi que les forces de succion développées par le végétal pour absorber l'eau du sol. Mais elles ont une limite qui correspond environ à 160 Jg^{-1} ($10 \text{ Jg}^{-1} = 1 \text{ bar}$). Ne pouvant plus prélever d'eau dans le sol les plantes fanent. Ce moment s'appelle le **point de fanaison**. L'eau restant dans le sol ne peut plus être absorbée par les plantes. Entre ces deux caractéristiques hydriques des sols, l'eau est disponible pour les plantes, elle constitue la « réserve en eau utilisable » (**RU**) bien connue des agriculteurs.

Ces chiffres paraissent importants. Ils doivent cependant être relativisés, en effet, une culture de maïs consomme facilement 30 m^3 d'eau par hectare et par jour en été.

1.1.2. L'eau dans le végétal

L'eau est un constituant de la matière vivante. Elle s'y trouve naturellement à l'état liquide, mais aussi sous forme de vapeur d'eau dans les méats et les chambres sous stomatiques des feuilles.

• Sa détermination et son expression

On détermine l'eau dans un végétal le plus souvent par séchage, soit à l'air libre, soit en étuve à $55\text{-}60 \text{ }^\circ\text{C}$. La quantité est exprimée en % par rapport à la masse de matière fraîche ou par rapport à la masse de matière sèche. La première expression est commode et donne des chiffres entre 5 et 95 %, mais elle est peu sensible, le poids de l'eau étant à la fois au numérateur et au dénominateur. La seconde méthode de calcul (par rapport à la masse de matière sèche) est beaucoup plus rigoureuse mais présente l'inconvénient de donner des chiffres très élevés (**Tab. 1**).

Tableau.1 Quelques valeurs moyennes de la teneur en eau des végétaux (exprimées par rapport aux masses de matière fraîche ou sèche).

Matériel étudié	Teneur en eau en % des masses :	
	de matière fraîche	de matière sèche
Feuilles de blé	77	335
Caryopse de blé	12	14
Tubercule de pomme de terre	70	400
Bois de pin	55	122

c. Les formes d'eau dans la plante

Présente dans tous les systèmes biologiques, elle est, essentiellement, à l'état liquide et s'y trouve sous trois formes différentes.

- **L'eau de constitution.** Elle fait partie intégrante de nombreuses molécules organiques et représente 3 à 4 % de la masse d'eau totale contenue dans le végétal.

L'eau d'imbibition. Elle imprègne les colloïdes hydrophiles. Elle constitue 20 % de l'eau totale.

- **L'eau libre.** Elle circule dans les parois pecto-cellulosiques, les méats intercellulaires, les vacuoles et les vaisseaux. C'est cette eau qui est quantitativement importante mais aussi la plus facile à déplacer.

d. Importance des solutés vacuolaires : notion de potentiel hydrique

L'eau dans les vacuoles forme une solution de sels minéraux et de métabolites déterminant une pression osmotique (p_o) qui attire de l'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule, les membranes pouvant être considérées comme semi-perméables.

Cependant les parois et membranes s'opposent à l'expansion du contenu cellulaire en exerçant une pression membranaire (p_m) opposée. Au fur et à mesure que l'eau pénètre la valeur osmotique décroît (par dilution de la solution) et la pression membranaire croît, si bien qu'à la fin, il y a égalité entre les deux pressions ($p_o = p_m$) et l'eau ne pénètre plus. Cette différence entre deux pressions opposées était appelée « force de succion » ou « déficit de pression de diffusion (DPD) ». Elle exprimait la tendance nette de l'eau à pénétrer ou à sortir de la cellule.

Actuellement, on parle de **potentiel hydrique** qui est défini comme une grandeur thermodynamique permettant de prévoir les mouvements de l'eau. Le potentiel chimique de l'eau pure est par définition égal à zéro. Si d'autres molécules ou ions sont dissous dans l'eau, le potentiel hydrique baisse, c'est-à-dire qu'il prend une valeur plus ou moins négative en fonction de la concentration des solutés. Dans les systèmes sol/plante ; plante/plante ou plante/atmosphère l'eau a toujours tendance à diffuser du compartiment où le potentiel hydrique est le moins négatif vers le compartiment où le potentiel hydrique est le plus négatif. L'eau va donc vers les potentiels les plus bas. Quand deux cellules sont contiguës, les échanges d'eau entre elles dépendent de leur gradient de potentiel hydrique (ΔY) : celle qui a le potentiel hydrique le plus négatif empruntera de l'eau à sa voisine.

1.1.2. Les rôles de l'eau dans la plante

Ils sont particulièrement nombreux et variés.

- L'eau contribue au maintien de la structure de la cellule et en particulier de la structure colloïdale du cytoplasme.
- Elle est le siège des réactions métaboliques.
- Elle intervient dans des réactions métaboliques comme l'hydrolyse ou la photosynthèse, elle est donc en ce sens un aliment pour le végétal.
- Elle permet la turgescence des cellules et par là même des tissus et des organes.
- Elle véhicule les nutriments minéraux et les produits du métabolisme.
- Par son rejet dans l'atmosphère sous forme de vapeur, elle emprunte à la plante sa chaleur latente de vaporisation. Elle permet à celle-ci de supporter les rayonnements solaires et les divers échauffements climatiques.
- Elle permet le déplacement des anthérozoïdes chez les Thallophytes, les Ptéridophytes, les Bryophytes et les Préspermaphytes.

L'eau dans l'atmosphère

L'atmosphère contient de l'eau, essentiellement, sous forme de vapeur. La quantité maximale, appelée teneur en vapeur d'eau saturante, qu'elle peut contenir par unité de volume varie en fonction de la température de façon exponentielle :

à 0 °C : $4,75 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

à 10 °C : $9,4 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

à 20 °C : $17,4 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-3}$

La vapeur d'eau atmosphérique est exprimée généralement, non en masse par unité de volume d'air, mais par la pression partielle qu'elle exerce, soit en millibars (mb), soit en mm de mercure. Ainsi, les quantités présentées ci-dessus correspondent à des pressions de vapeur saturantes respectivement de 4,6, 9,2, et 17,5 mm de mercure.

La différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'air à un moment donné et la pression saturante à la même température est appelée le **déficit de pression** de saturation de vapeur d'eau. Toutes ces caractéristiques qui ne sont pas d'un usage très courant servent à définir l'**humidité relative**, notion beaucoup plus usitée que les précédentes et qui est le rapport (exprimé en %) de la teneur en eau de l'air existante à la teneur en eau saturante à la même température. Le végétal va se comporter, devant un déficit de pression de saturation de vapeur de l'air comme une surface évaporante et des transferts d'eau végétal-air vont se produire. Ils seront fonction du déficit, mais aussi des propriétés physiques et anatomiques des surfaces végétales.

1.2. Les mouvements de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère

La plante absorbe de l'eau dans le sol. Cette eau va migrer des racines vers les feuilles. Là, elle est rejetée presque totalement sous forme de vapeur par la **transpiration**, le reste sous forme liquide par la **guttation**. Ce courant d'eau est une condition essentielle de son activité au cours de la période végétative.

a. Localisation de l'absorption de l'eau

Chez les plantes terrestres, c'est dans la zone des **poils absorbants** que l'absorption est la plus intense. Les poils absorbants sont des excroissances cellulaires, contenant une grande vacuole, situées juste au-dessus de la coiffe sur la racine. Ils mesurent facilement 1 mm de long et 0,01 mm de diamètre et multiplient donc la surface radiculaire par un facteur de 10 à 100.

Le mouvement transversal de l'eau dans la racine

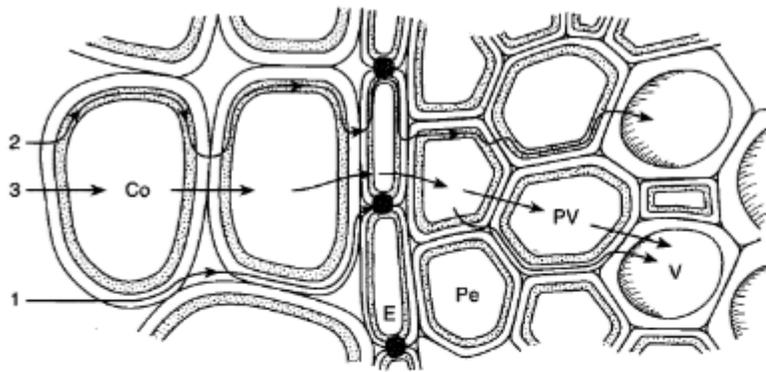
Une fois absorbée par les poils absorbants ou par les cellules épidermiques, l'eau doit traverser l'écorce (cortex) afin d'atteindre les éléments du xylème dans la stèle centrale (cylindre central). En principe le cheminement de l'eau dans le cortex est relativement simple :

il peut emprunter trois voies (**fig. 1**) :

L'apoplasme, ensemble des parois, des lacunes et des méats ; très accessibles à l'eau et aux ions minéraux ;

Le symplasma, ensemble des cytoplasmes qui sont en continuité par les plasmodesmes ; de vacuole à vacuole, au travers des parois et des couches cytoplasmiques ; ce transport est dit **Transport transcellulaire**, par opposition aux transports transmembranaires, limités à une seule membrane.

Dans le cortex, l'apoplasme, qui offre très peu de résistance à l'eau, est la voie principale ; mais le cadre subérifié des cellules endodermiques (cadre de Caspary) forme un barrage que l'eau doit contourner par le symplasma. Les trois voies sont d'ailleurs en constante communication. Au niveau de l'endoderme, la pression osmotique s'abaisse et le transport de l'eau ne serait possible si un autre mécanisme n'intervient pas : un transport actif d'ions entre le cylindre central et le xylème assure un flux d'eau osmotique, par suite de l'existence d'un gradient de potentiels hydriques comme l'ont montré depuis 1929 Ursprung et Blum (**fig. 2**).



Trajets

possibles pour l'eau.

- 1) apoplasmique;
- 2) symplasmique;
- 3) transcellulaire.

La voie apoplasmique est interrompue à l'endoderme (par le cadre Caspary), mais peut se reconstituer au-delà.

Co : cellule du cortex;

E : endoderme;

Pe : péricycle;

PV : parenchyme vasculaire;

V : vaisseau.

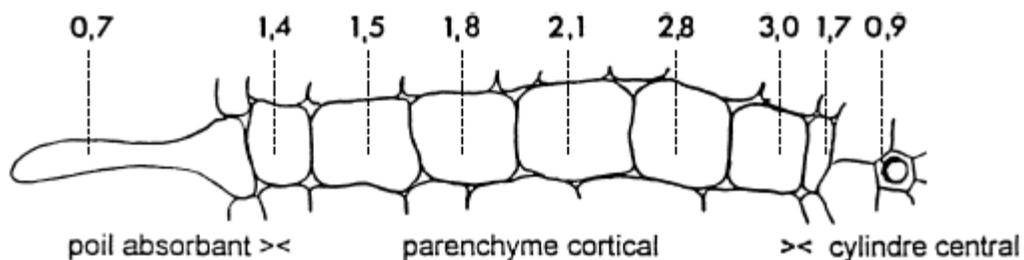


Figure. 2 Gradient de potentiels hydriques dans une racine de *Vicia faba* L.
Les données sont exprimées en bars.

À la vue de ces chiffres, on comprend que l'eau puisse progresser jusqu'à l'endoderme. Mais comment expliquer qu'elle continue à progresser au-delà jusqu'aux cellules du xylème interne où la force de succion est plus faible ? Il semblerait, qu'au contraire elles dussent céder de l'eau aux cellules voisines et non en recevoir. Pourtant à l'entrée des vaisseaux, l'eau est émise sous pression, comme on peut le voir en sectionnant une tige de tournesol à la base et en surmontant le moignon d'un manomètre.

Cette pression, appelée **poussée radulaire** dépasse facilement un bar.

La poussée racinaire

Si la tige d'une plante herbacée bien irriguée est sectionnée au-dessus du sol, de la sève xylémienne exsudera à la surface de la blessure. L'exsudation de la sève qui peut se prolonger pendant plusieurs heures, montre qu'il existe une pression positive dans le xylème. L'ampleur de cette pression peut être mesurée en adaptant un manomètre à la surface sectionnée

Cette pression est dénommée poussée racinaire puisque les forces qui la produisent ont leur origine dans la racine.

La poussée radulaire n'existe que si la racine est vivante et aérée ; elle est inhibée par le cyanure et diminue quand la température s'abaisse et sur la racine excisée, elle disparaît si les racines sont inanitiées, ne reprenant qu'en présence de glucides. Elle présente une périodicité journalière avec maximum en fin de matinée. Elle joue certainement un rôle important dans la montée de la sève. Toute fois son existence n'est pas constante ; certaines espèces notamment les conifères ne la présentent pas. En outre, elle disparaît chez les plantes en transpiration active et, si on les décapite alors elle ne reprend que plusieurs heures après la décapitation

Transit de l'eau dans la tige et la sève brute

La solution minérale venue du cortex et collectée dans les vaisseaux, constitue la sève brute c'est une solution très diluée de 0.1 à 2g/l de sels minéraux avec une pression osmotique d'au moins 1 bar en plus d'amino-acides résultant de la réduction des nitrates dans les racines et enfin de parcours, elle s'appauvrit en sels minéraux mais elle s'enrichit en substances organiques (surtout au printemps par mobilisation des réserves).

La sève brute circule dans les vaisseaux régît par trois forces :

- **La capillarité** : la sève monte dans les vaisseaux conducteurs comme l'encre monte dans la trame d'un buvard. L'inconvénient est que ce mécanisme ne pourrait expliquer que la montée de la sève dans les végétaux très bas (mousses) ou dans des fleurs coupées (Au-delà dessus du niveau d'équilibre, les forces de tension en cause tendent plutôt à s'opposer à une montée vers les niveaux supérieurs).
- **La poussée radulaire** : quand elle existe, joue un rôle important lorsque la transpiration est faible en particulier la nuit ; cependant cela reste insuffisant.
- **La transpiration** est le plus souvent, le principal moteur de la montée de la sève. Son appel se transmet le long de la tige grâce à la cohésion des filets d'eau comme dans le modèle de Dixon, Un entonnoir fermé d'une plaque de plâtre poreux est relié par un tube vertical à une cuve à mercure, l'évaporation provoque un appel d'eau qui entraîne

une élévation de la colonne de mercure de plus d'un mètre qui correspond à 15 m d'eau

1.3. L'émission de l'eau : la transpiration

L'eau arrivée dans les parenchymes foliaires est rejetée dans l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau, la transpiration. C'est un rejet d'eau du végétal sous forme de vapeur. Elle constitue la plus grande partie des sorties d'eau. Il a été établi, depuis plus d'un siècle, qu'il y a en fait deux transpirations : la **transpiration stomatique** et la **transpiration cuticulaire** (au travers de la pellicule cireuse recouvrant l'épiderme).

La cuticule étant d'épaisseur variable selon les espèces, le rapport entre ces deux transpirations est très variable. Pour les plantes de nos régions la transpiration cuticulaire avoisine les 10 % de la transpiration stomatique, tandis que dans les pays chauds et secs elle peut descendre à quelques pour-cent (laurier : 2 %). C'est donc essentiellement la transpiration stomatique qui sera détaillée, étant bien entendu, que les phénomènes physiques et énergétiques qui interviennent dans la vaporisation de l'eau sont les mêmes pour les deux transpirations.

a. La mise en évidence de la transpiration

Très classiquement, depuis Hales en 1727, on met en évidence la transpiration en disposant une plante sous une cloche de verre et en remarquant que les parois se couvrent de vapeur d'eau, si elles sont plus froides que l'intérieur de la cloche.

b. Les stomates

La transpiration végétale se produit essentiellement par les feuilles, mais aussi par les jeunes tiges et les fleurs. Cette transpiration s'effectue surtout par les **stomates** qui sont des dispositifs anatomiques originaux. Ils parsèment les épidermes des feuilles. Ils ont des structures variables (fig. 7.4) selon les espèces mais comprennent deux **cellules de garde** (anciennement appelées cellules stomatiques) accolées et **réniliformes**, dont les bords plus ou moins concaves délimitent un pore : l'**ostiole**.

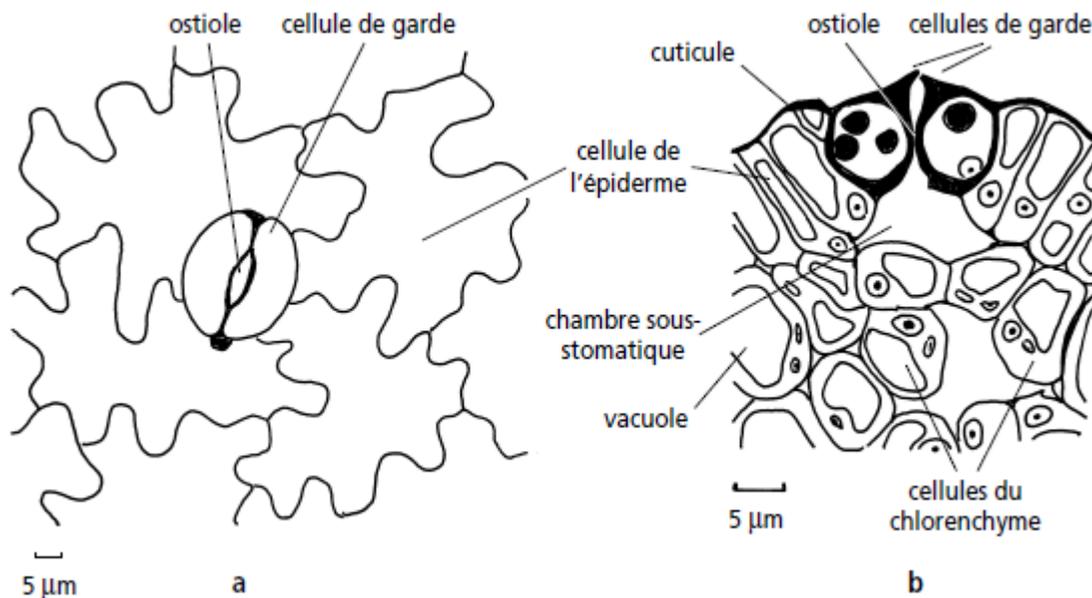


Figure 3. Représentation schématique d'un stomate .a, **Vue dessus** ; b, **en coupe transversale**.

Les stomates s'ouvrent et se ferment. Les épaisissements de la paroi pectocellulosique au niveau de l'ostiole suggèrent que l'ouverture est due à une déformation mécanique des cellules de garde sous l'effet de la pression vacuolaire. C'est effectivement ce qu'avait montré le physiologiste von Mohl dès 1856. Une entrée d'eau les cellules de garde entraîne une ouverture de l'ostiole. À l'inverse un départ d'eau entraîne sa fermeture (**fig. 3**).

Ces ouvertures et fermetures ne se font pas à n'importe quel moment de la journée. Il est même tout à fait possible d'établir des courbes représentant l'ouverture et la fermeture journalières des stomates en fonction des conditions climatiques extérieures (**fig. 4**). Au cours d'une chaude journée d'été, les stomates s'ouvrent complètement dans la matinée et se referment le soir. Cependant si la journée est très chaude, ils peuvent se refermer, plus ou moins, en milieu de journée : c'est la dépression de midi.

Les sorties d'eau diminuent. Cette fermeture s'accompagne souvent de modifications quant à l'orientation des feuilles. Plutôt que d'être perpendiculaires aux rayons du soleil, elles se tournent et se disposent parallèlement à ceux-ci augmentant de ce fait la réflexion (selon le principe de la loi de Descartes). De même, en s'enroulant sur elles-mêmes chez les *Poaceae*, elles diminuent notablement leur surface recevant de l'énergie solaire.

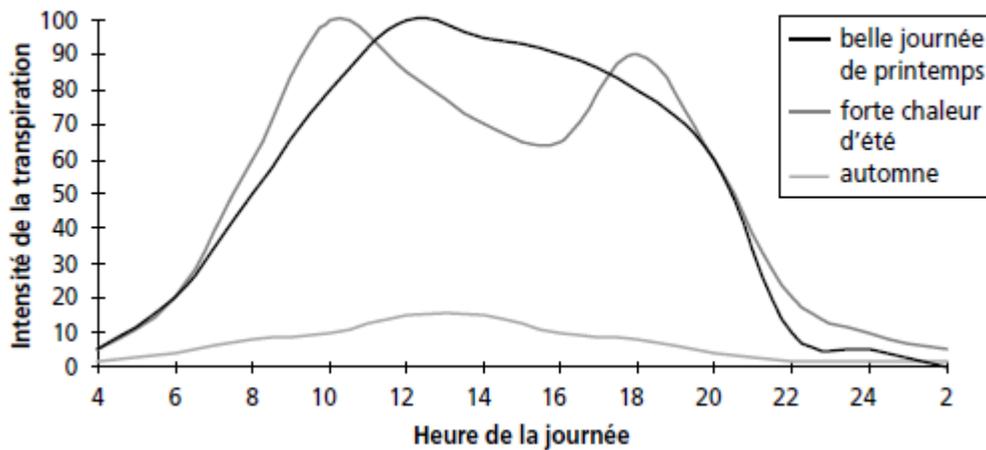


Figure .4 Ouverture et fermeture des stomates : périodicité journalière.

(D'après Lemée, 1970, modifié.)

Valeurs exprimées en % de l'intensité maximale de la transpiration.

Les mécanismes permettant l'ouverture et la fermeture des stomates sont maintenant bien connus. Il faut que le potentiel hydrique baisse pour provoquer un appel d'eau, donc l'ouverture de l'ostiole, et inversement une augmentation du potentiel hydrique provoque un départ d'eau, donc une fermeture de l'ostiole. Actuellement, on voit dans le potassium, l'élément déterminant dans l'ouverture et la fermeture des stomates. En effet, dans les cellules de garde la concentration en K^+ passe de 0,01-0,05 M quand les stomates sont fermés, à 0,3-0,4 M, quand ils sont ouverts (**fig. 5**).

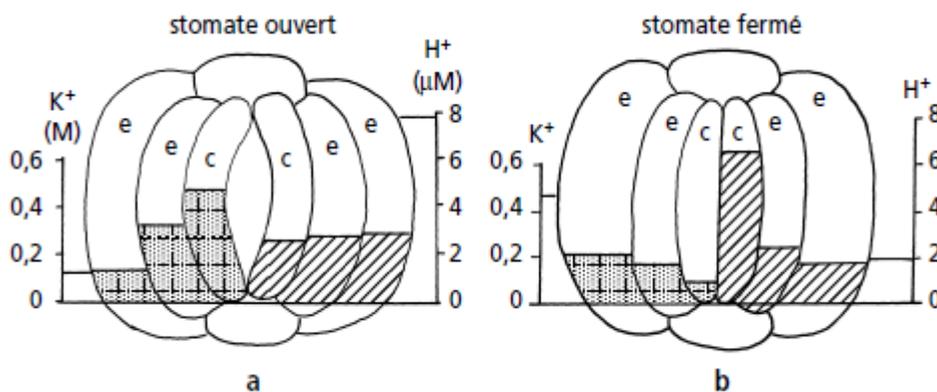


Figure 5 Concentrations de potassium et de protons dans les stomates et les cellules de l'épiderme chez *Commelina communis* L. *Commelinaceae* dans les positions du stomate ouvert (a) et du stomate fermé (b).

En pointillé le potassium, en hachuré les protons. c, cellule de garde, e, épiderme.

(D'après Penny et Bowling, cité par Lüttge, 1992.)

L'ouverture des stomates est provoquée par l'accumulation du potassium dans le cytosol d'abord, dans la vacuole ensuite. Cette entrée est la conséquence d'un contre-transport (couplage de deux flux de sens opposés) entre les ions K^+ et les ions H^+ émis par une pompe à protons située dans le plasmalemma et tirant son énergie de l'hydrolyse de l'ATP. La lumière stimule cette pompe en fournissant des ATP, mais aussi en permettant la synthèse de malate qui est l'anion équilibrant le cation potassium.

1.3.1. Variation de la transpiration

On peut admettre que l'espace sous-stomatique d'une feuille est saturé ou très proche de la saturation en vapeur d'eau. En effet, les cellules mésophylliennes qui bordent l'espace sous-stomatique présentent une grande surface d'exposition à l'évaporation de l'eau. Par contre, l'atmosphère qui entoure les feuilles n'est habituellement pas saturée et peut souvent renfermer très peu d'eau. Dans ces conditions, il se crée un gradient entre la pression élevée de vapeur d'eau à l'intérieur de la feuille et la pression de vapeur d'eau, plus faible, de l'atmosphère extérieure. Cette différence de pression de vapeur d'eau entre l'espace interne de la feuille et l'air environnant constitue la force motrice de la transpiration.

L'influence des facteurs de l'environnement

Le flux transpiratoire est influencé par des facteurs tels que l'humidité, la température et la vitesse du vent qui influent sur la vitesse de diffusion de la vapeur d'eau entre l'espace sous-stomatique et l'atmosphère ambiante.

a) Humidité de l'air (Sécheresse de l'air)

L'évaporation à la surface d'un liquide est d'autant plus intense que l'air est plus sec (à une température donnée). Il en est de même pour la transpiration, mais seulement si la sécheresse de l'air n'est pas trop accusée, car en dessous d'un certain taux d'humidité, généralement les stomates se ferment. Ainsi une sécheresse modérée augmente la transpiration, mais une sécheresse accentuée la diminue.

b) Température

Son action rappelle celle de la sécheresse de l'air (les deux facteurs étant liés) : jusque vers 25 à 30°C, une élévation de température augmente la transpiration. Au-delà, mis à part quelques exceptions (Pélagonium), les stomates se ferment.

c) Vent et agitation de l'air (vitesse du vent) Le vent renouvelle constamment l'air au contact des tissus et évite qu'il ne s'humidifie. Les brise-vents, naturels (haies) ou artificiels (talus, «canniss» formés de Canne de Provence), abaissent la transpiration.

d) La lumière

La lumière agit de deux façons ; elle est source principale de l'évaporation de l'eau (avec accessoirement les vents chauds) et elle agit sur l'ouverture des stomates. Une exception cependant : les plantes grasses (Crassulacées, Cactacées) ont leurs stomates ouverts la nuit, et la transpiration est pratiquement limitée aux heures de nuit, plus fraîches et où l'air est moins sec. Ce mécanisme adaptatif est complété par un autre non moins remarquable : ces plantes, qui ne peuvent assimiler la nuit le CO_2 (entré par les stomates), ont la possibilité de le mettre en réserve sous forme d'acides organiques jusqu'au jour, où la lumière permet d'en assurer l'assimilation par photosynthèse

La vaporisation de l'eau

L'eau arrive dans les parenchymes foliaires sous forme liquide puis sort par les ostioles stomatiques sous forme de vapeur d'eau. Cette vaporisation est sous la dépendance du pouvoir évaporant de l'air. L'air ambiant, plus ou moins sec, exerce sur l'eau liquide une différence de potentiel hydrique (DY) dont l'importance dépend de l'humidité relative (HR) de l'atmosphère. Ainsi à 17 °C, pour une HR de 100 %, DY est nul, mais dès qu'elle descend à 90 % elle est déjà de 150 bars et pour une valeur de 50 %, elle atteint 1000 bars. De telles forces devraient provoquer une évaporation quasi instantanée de l'eau liquide présente dans les chambres sous-stomatiques.

Heureusement, à l'interface eau-air, une **couche limite** réduit considérablement ce gradient de potentiels hydriques. En simplifiant, cette couche limite peut être représentée comme une couche diffuse stable de quelques dixièmes de millimètre d'épaisseur, composée d'air et de vapeur d'eau retenus énergiquement par les forces de cohésion intermoléculaires. Les molécules d'eau ont d'autant plus de mal à traverser cette couche limite que son épaisseur est importante. Or, celle-ci dépend de plusieurs facteurs et particulièrement de la vitesse du vent. Quand elle est forte, la couche limite est fine. La couche limite offre alors une résistance faible au passage des molécules d'eau et l'**évaporation** est forte. Inversement, quand la vitesse du vent est faible, l'évaporation est faible. Cette vaporisation demande de l'énergie. Les thermodynamiciens nous apprennent que la chaleur de vaporisation de l'eau est de 590 cal.g^{-1} soit $2,5 \text{ kJ.g}^{-1}$ qui provient essentiellement du rayonnement solaire direct arrivant au niveau du végétal. Par temps clair et avec le soleil au zénith, le rayonnement solaire est de $0,10 \text{ W.cm}^{-2}$, 10 % de cette énergie incidente est réfléchi

(**albédo**), et 30 % sont transmis (fig. 7.8). Les 60 % restants sont absorbés par la feuille qui émettra un rayonnement thermique de grande longueur d'onde représentant 15 à 20 % de l'énergie incidente. Comme l'énergie utilisée par la photosynthèse est très faible (au mieux 1 % de l'énergie incidente), pratiquement tout le reste (près de 40 %) va servir à vaporiser l'eau.

Il est évident que ces chiffres sont très variables selon les types de feuilles. Celles de d'olivier, cireuses et épaisses, auront une réflexion plus grande et une transmission plus faible. Inversement, une feuille de hêtre, plus fine, aura un albédo plus faible et une transmission plus grande. Mais les chiffres présentés correspondent bien aux ordres de grandeur des quantités d'eau vaporisée ($5 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$) dans les meilleures conditions. Mais plus que la quantité d'énergie absorbée pour cette vaporisation, il est nécessaire d'insister sur le rôle physiologique de cette vaporisation : en éliminant une grande quantité de l'énergie absorbée par la feuille, elle lui évite de s'échauffer, donc de dépasser des températures incompatibles avec les réactions biologiques.

1.3.2. De l'évaporation à la transpiration

Les physiciens appellent évaporation une vaporisation de l'eau qui ne dépend que de facteurs physiques. C'est, par exemple, l'évaporation d'une surface d'eau libre, d'un sol nu ou plus prosaïquement du séchage du linge humide. Les physiologistes parlent de transpiration car au niveau de la feuille l'évaporation de l'eau est régulée par les stomates. Mais le qualificatif de transpiration s'applique aussi à la vaporisation de l'eau au niveau de la cuticule. La plante pouvant modifier ses pertes d'eau de plusieurs façons dont l'orientation ou l'enroulement des feuilles sur elles-mêmes. Enfin, cette transpiration représente pratiquement l'ensemble des besoins en eau du végétal, cependant à peine 1 % de l'eau absorbée sert à la photosynthèse et au métabolisme.

I.2. La nutrition minérale

La nutrition minérale de la plante intègre l'ensemble des mécanismes impliqués dans le prélèvement par les racines, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plante.

Les éléments essentiels

Un élément essentiel est un élément chimique dont une plante a besoin durant son cycle de développement, qui consiste à passer de l'état de graine à la production d'une autre génération de graines. Pour qu'un élément soit considéré essentiel, trois critères doivent être réunis:

- Une plante donnée doit être incapable d'accomplir son cycle en l'absence de l'élément minéral en question.
- Dans sa fonction, cet élément ne doit pas être remplaçable par un autre élément minéral.
- L'élément doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante – par exemple, comme un constituant essentiel de la plante tel qu'une enzyme - ou il doit être nécessaire dans une étape métabolique distincte telle qu'une réaction d'une enzyme.

1.2.1. La composition minérale des végétaux

La composition minérale d'un tissu se détermine sur le résidu sec, après minéralisation par voie humide. Les trois éléments caractéristiques des substances organiques (C. H. O) représentent en masse plus de 90% du résidu sec. Les autres éléments minéraux sont classés selon leur importance pondérale, en deux groupes : **Macroéléments** : présents à des taux de l'ordre de quelques pour mille à quelques pour cent de la matière sèche de tissu Oligoéléments : présents à des taux inférieur à 1 pour mille (teneur de 1000 à 10000 fois plus faible).

Éléments majeurs ou macroéléments On en dénombre 9 : Ce sont les éléments essentiels dont la plante a besoin en quantité relativement importante (plus de 10 mmole/kg de matière sèche). Ce sont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène et l'azote. Les trois premiers sont puisés dans l'air et dans l'eau. Le dernier, dans le sol (forme minérale) et dans l'air (cas des organismes fixateurs). Ces quatre éléments qui constituent la matière organique représentent plus de 90 % en moyenne de la matière sèche végétale.

A ces éléments s'ajoutent le soufre, le phosphore, le calcium, le potassium et le magnésium. On peut trouver souvent le Na, le Cl et le Si, mais ces derniers ne sont pas nécessaires à tous les végétaux.

Les microéléments ou (oligo-éléments) : Les huit éléments restant sont les microéléments. Les besoins en microéléments sont relativement faibles (moins de 30 mmole/kg de MS) ; ils jouent un rôle de catalyseur ou de régulateur, par exemple d'activités enzymatiques. Le Manganèse (Mn), Zinc (Zn), (Cl), Bore (B), Molybdène (Mo), Cobalt (Co). On trouve ces éléments au niveau des enzymes avec différentes variations **selon les espèces**. On trouve le soufre (S) chez les crucifères, le potassium chez les algues, le silicium (Si) chez des graminées, les prêles et les fougères. On trouve des variations **selon les organes d'une plante**. La graine est plus riche en phosphore pauvre en potassium que la plante. **Les parties âgées** sont plus riches en calcium alors que les parties jeunes sont riches en potassium, phosphore et azote.

Les CAH sont des gels colloïdaux chargés négativement qui se lient aux ions chargés positivement (cations: K^+ , Ca^{++} , H^+ , Mg^{++} , NH_4^+ ,...). Ils sont ainsi des réservoirs de cations, caractérisés par leur capacité d'échange cationique ou CEC (**Fig. 6**). Les ions chargés négativement (anions : NO_3^- , SO_4^{--} ,...) sont libres et circulent dans l'eau du sol.

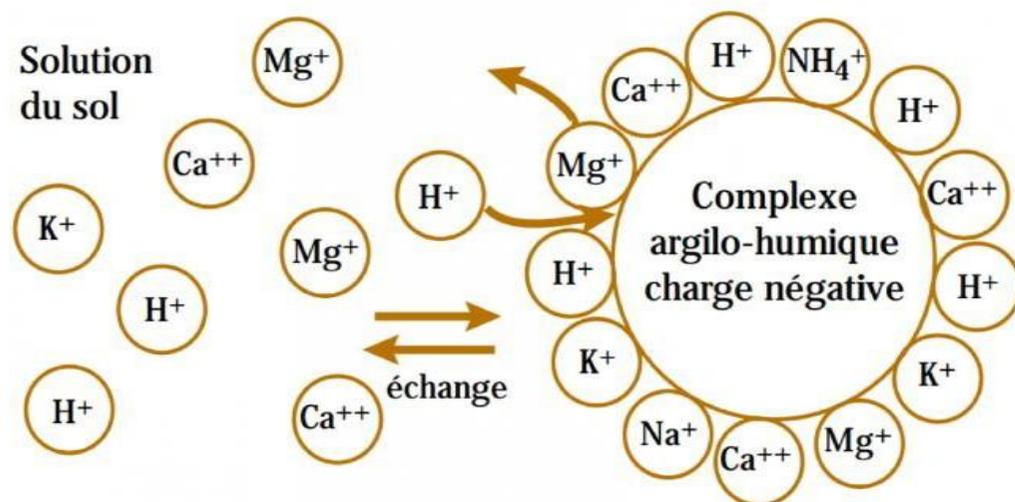


Figure 6. Fixation des éléments minéraux au complexe absorbant

1.2.2. L'absorption des éléments minéraux

L'absorption des substances minérales s'effectue chez les végétaux supérieurs par les poils absorbants ou les régions non subérisées de la racine.

Les éléments minéraux sont généralement absorbés sous forme d'ions. Certains éléments comme le fer sont difficilement absorbables à pH élevé ; l'existence de certains complexes organométalliques, les chélates, permet de surmonter cette difficulté.

Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions. Il existe une perméabilité sélective (le Na pénètre très mal dans la cellule. A l'opposé, le K se trouve à des concentrations plus élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur (accumulation)).

Les cations présentent une vitesse de franchissement des membranes plus grande que celle des anions.

Pour les cations : NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Na^+

Etapes de l'absorption

Deux étapes :

- **L'adsorption**, étape de fixation superficielle, passive et réversible pendant laquelle, l'élément adsorbé peut être désorbé. Capacité d'échange cationique racinaire (C.E.C.R.)
C'est l'aptitude qu'une racine à échanger ses cations. Degré (ou indice) d'estérification (D.E ou I.E)

Cet indice s'obtient par la comparaison d'une C.E.C.R. avant et une autre après traitement à la chaux {Ca(OH)₂; pH 12}.

- **L'absorption** (au sens strict) qui suit la première étape et peut être active ou passive, selon les ions.

1.2.3. Rôles des ions minéraux dans la plante.

- **Rôles physiques.** Les phosphates favorisent l'entrée du magnésium, alors que le calcium freine son entrée. Les ions permettent le maintien de la turgescence, du pH (système tampon), la création de potentiels membranaire qui agissent sur la perméabilité de la membrane.

- **Rôles physiologiques.** Les rôles constitutifs sont tenus par les éléments phosphorylés, comme les phospholipides, les composés phosphorylés, les nucléotides, et les acides nucléiques. On

trouve le soufre dans les acides aminés et dans les protéines. On trouve le calcium dans les parois où ils forment avec les peptides, des pectates ; dans la vacuole il est sous forme de cristaux d'oxalate de calcium ; dans le cytoplasme il est associé à la calmoduline.

On trouve le fer (Fe) au niveau des hèmes et des cytochromes. Le calcium se trouve dans les chloroplastes (en formant les plastocyanines) et dans les mitochondries où ils forment les cytochromes oxydases. On trouve du molybdène dans les nitrate-réductases et dans les nitrogénases. Le phosphore est en importante quantité pendant la floraison et dans les graines. Le potassium est impliqué dans le métabolisme des glucides. Le calcium se trouve le plus souvent dans les lieux de stockage des produits toxiques (en général se sont les vacuoles).

- Quelques particularités.

3-3-1- **Le calcium** : Face à la présence du calcium, on trouve deux types de plantes : □ Les calcicoles, qui tolèrent (ou supportent) le calcium. Quand la concentration en calcium va augmenter, le pH va aussi augmenter (solution basique).

Les calcifuges, qui ne supportent pas le calcium. Leur concentration en Ca diminue en entraînant une diminution du pH (acidification).

Les plantes calcicoles peuvent modifier la composition de leur membrane pour limiter l'entrée de Ca.

3-3-2- **Le fer**. Sur un sol basique, le fer ne peut pas être absorbé car il précipite.

-3-3- **Le sodium**. On trouve des plantes **halofuges** (qui ne supportent pas le sel) et des plantes halophiles (**les halophytes**) qui supportent le sel. Ces halophytes poussent dans les eaux saumâtres ou près de la mer (des eaux salées). Soit, elles excluent le sel, soit, elles l'accumulent dans leurs vacuoles ou dans des glandes à sel. Ces plantes ont l'aspect de plantes grasses.

PARTIE II. LA PHYSIOLOGIE DU STRESS

2.1. Les stress environnementaux

L'environnement affecte de plusieurs façons et à différents temps un organisme vivant, cette influence est beaucoup plus exprimée chez l'être végétal. Cela est dû à l'immobilité du végétal, contrairement aux animaux qui peuvent se déplacer lorsque les conditions de vie ne leur sont plus favorables. Les plantes ont de ce fait développé des stratégies d'adaptation pour répondre aux changements environnementaux en modulant et en ajustant en permanence leurs systèmes métaboliques. Les influences externes de facteurs de l'environnement doivent être considérées séparément en cas de possibilité. Les facteurs peuvent être biotiques ou abiotiques ; les réactions peuvent se réaliser en même temps ou bien des temps séparés. Elles ont de ce fait développé des stratégies d'adaptation pour répondre aux changements environnementaux en modulant et en ajustant en permanence leurs systèmes métaboliques.

Les plantes sont soumises à des influences de stress indispensables à la croissance et au développement qui sont de nature biotique ou abiotique et qui sont données par l'environnement, peu importe qu'il s'agisse d'un facteur de l'environnement tel que la surface foliaire, la courbe de croissance ; l'intervalle ou le facteur indispensable à la croissance et au développement de la plante donnée en quantité et en qualité maximale est appelé le type physiologique optimal.

1. **Les stress abiotiques** : Les plantes doivent affronter différents types d'agressions ou de stress abiotiques et s'y adapter. Un facteur environnemental abiotique susceptible de déclencher des modifications chimiques ou physiques dommageables. Ces modifications représentent une contrainte (qui peut être plastique ou élastique). Par commodité, on considère parfois de nos jours que le facteur environnemental est la contrainte. Un stress peut l'être pour une plante sans l'être pour une autre. Des facteurs comme l'âge sont importants. ex : le manque ou l'excès d'eau, les fortes ou faibles luminosités, la pollution de l'air, la salinité des sols, les températures extrêmes et le vent (régulation physiologique et pollinisation) ; radiation teneur en CO₂ ; nature mécanique du sol (compaction) ; nutrition minérale courante (facteur électrique) ; métaux lourds.
2. **Les stress biotiques** Ils sont nombreux et ont pour origine les virus, les organismes phytophages et les pathogènes. Afin d'y faire face, la plante met en place un système de défense qui fait intervenir une chaîne de réactions. Les protéines végétales défensives produites font office de rempart contre les agents nuisibles (Shilpi & Narendra, 2005)

Définition du stress : On désigne par stress, toute condition externe qui affecte la croissance, le développement ou la productivité d'une plante. On distingue les stress biotiques (causés par d'autres organismes) et les stress abiotiques (se présentant à chaque fois qu'il y a un excès ou un déficit dans l'environnement physique ou chimique de la plante). Le stress aussi bien biotique qu'abiotique, peut réduire la productivité des plantes de 65% à plus de 87%. Un stress est reconnu par une plante quand il est perçu au niveau cellulaire puis transmis à la plante entière. Le changement dans l'expression des gènes qui s'ensuit modifie la croissance et le développement, et influence les capacités reproductives de la plante.

Le concept physique du stress : Levitt en 1980 a qualifié la plante comme étant un système mais qui est un système élastique, ce système est en perpétuel déformation suite aux effets de poids engendré par le stress, le corps se déforme lorsqu'il est tiré par une force ; cette force représente le stress. Le stress ; c'est la quantité physique d'un agent de l'environnement ; biotique ou abiotique qui permis un dénivellement (différence) par rapport au type physiologique optimal ; cette quantité peut être en excès ou en carence.

Le « stress » provoque le « strain »

Le « stress » représente une force exercée sur une surface (donc le stress est exprimé en Pa) et se traduit par une « strain » dont la mesure correspond à la mesure de la déformation du matériau soumis au « stress ». On peut distinguer une gamme de stress pour laquelle le rapport strain/stress est linéaire et la déformation est réversible, un point au-delà duquel la déformation devient irréversible et un point de rupture.

La transposition au monde biologique proposée par Levitt est assez intéressante. Le 'stress' correspond aux variations environnementales susceptibles d'être défavorables, le 'strain' correspond aux modifications physiologiques et biochimiques. Parmi les stratégies possibles pour la plante : éviter le stress, éviter le « strain » ou tolérer le « strain ». Cette façon de décomposer peut permettre de mieux comparer les stratégies de différentes espèces. Par exemple, entre deux espèces de Nouvelle Calédonie tolérantes au Ni, l'une va limiter activement l'absorption racinaire de nickel (éviter le « strain »), et une autre – hyperaccumulatrice – va tolérer l'accumulation de larges quantités de nickel au sein de ses cellules (elle tolère le « strain »).

Classification des mécanismes de tolérance aux contraintes

Levitt a défini les mécanismes de tolérance aux contraintes à partir de la distinction entre « stress » et « strain ». Il distingue :

1. Les mécanismes qui permettent à une plante d'éviter le « stress » : on parle alors d'échappement
2. Les mécanismes qui permettent de tolérer le « stress ». On distingue alors :
 - Les mécanismes qui permettent l'évitement du « strain »
 - Les mécanismes qui permettent la tolérance au « strain »

Concrètement, il est souvent possible et utile de catégoriser les réponses dans ces différentes catégories.

Différents états de la déformation sont à évoquer :

1. **État élastique** : déformation réversible aucune modification et le système du stress ne demeurera pas, après la disparition du stress et la revenir en condition optimale ex : accumulation des osmoticums.
2. **État plastique** : déformation permanente irréversible qualifier des modifications permanentes dans les fonctionnements du système au niveau de l'organe (modification à l'échelle anatomique...), tous systèmes présente des limites haut de la duquel l'intensification du stress provoque la rupture du système (mort de la plante).

Afin de dégager l'essentiel, un schéma simplifié peut résumer ces modalités à 2 types fondamentaux qui résultent de la spécificité de la réponse au concept physique de contrainte (stress) :

$$M \text{ (Module d'élasticité)} = \text{Stress (Force)} / \text{Strain (Déformation)}$$

Par analogie, dans un système biologique :

$$R \text{ (Résistance à la contrainte)} = \text{Stress (Contrainte)} / \text{Strain (Réaction)}$$

Notion d'adaptation et contrainte

Les notions d'adaptation et de résistance ne sont pas toujours claires, ces termes étant parfois employés de façon équivoque l'un à la place de l'autre.

L'adaptation se traduit, en réponse à la contrainte, par une succession de modifications aux niveaux cellulaire, sub-cellulaire et moléculaire qui sont dépendantes des potentialités génétiques de l'espèce (De marly, 1984). Les réorientations métaboliques induites aboutissent à des

transformations morphologiques et physiologiques déterminant une résistance plus ou moins achevée et efficace de l'individu à la contrainte.

L'adaptation correspond donc à une dynamique réactionnelle dont la résultante est la résistance.

La contrainte est la réaction de la plante pour élaborer une réponse vis-à-vis la quantité ou la qualité d'agent ou d'un facteur de l'environnement considéré comme stress. Tous dénivellement inscrit en jour ou au mois ou en année au type physiologique optimal est considéré comme étant un stress et on peut dire que la plante est perpétuelle situation de stress ; ce type de stress est appelé un stress temporaire. Toutes les variations dont l'intensité métabolique constaté dans le fonctionnement physiologique de la plante mais qui sont imposé par le stress constitue une contrainte. *On peut définir la contrainte comme étant la modification de métabolisme de la plante par rapport au type physiologique normale (modification métabolique)*

La résistance au stress provoque trois situations :

Les mécanismes de résistance des plantes aux stress sont l'échappement, la restauration, la tolérance à la déshydratation et l'évitement (Lamaze et al., 1995).

- **L'échappement du stress** correspond à la capacité de la plante d'achever son cycle de croissance lors de périodes favorables, évitant ainsi les périodes de contrainte hydrique (cas des plantes en milieux désertiques).

Exemples d'échappement :

- Résistance à l'ergot du seigle chez le blé, lié à une différence dans l'ouverture des épillets, conduisant à une impossibilité physique pour les spores de provoquer la contamination.
- Stratégie des éphémérophytes, plantes dont le cycle de vie est réduit à quelques jours et dont la germination est déclenchée par épisodes pluvieux courts et irréguliers. Les plantes en développement ne sont pas confrontées directement au stress hydrique. La restauration consiste en la capacité de la plante à rétablir un métabolisme normal après une période de déficit hydrique (cas des mousses, lichens et des algues). Ce mécanisme ne concerne pas les Angiospermes qui utilisent plutôt un mécanisme de protection.

- **L'évitement du stress** correspond à la capacité de la plante à éviter les phénomènes de déshydratation des tissus, à la fois en maintenant le prélèvement d'eau du milieu et en diminuant les

déperditions du composé absorbé. L'un des mécanismes fondamentaux de ce mécanisme est l'ajustement osmotique. Ce processus permet notamment le maintien de la turgescence des apex et des feuilles en croissance, qui, associé à l'extensibilité des parois, permet le maintien de la croissance cellulaire malgré la déficience en eau. Tous les mécanismes extériorisés par la plante afin d'éviter la déclaration du stress (déformation engendrée par le stress).

- **La tolérance du stress** : état de décharge lorsque la force de déformation (stress) dépasse par son intensité les limites d'évitement du stress et les limites d'évitement de la contrainte tout en continuant à fonctionner ; c'est ce qu'on appelle la tolérance au stress. Correspond à la capacité des plantes à supporter des niveaux de déficit hydrique élevés. Ce mécanisme est rendu possible par l'élévation de la viscosité du cytoplasme des cellules, par la protection des enzymes et des membranes par certains osmoprotectants et antioxydants, et par la modification de la composition phospholipidique des membranes cellulaires.

2.1.1. Les stress abiotiques

2.1.1.1. Le stress hydrique

Introduction :

Toutes les cellules végétales doivent être fonctionnaires en état de turgescence ou leur absence crée un déficit de saturation, car elle présente une paroi : siège de communication avec les autres cellules ou bien son environnement. Et donc toute substance pénétrant à la cellule doit trouver un système qu'il a à prendre en charge, ce système est composé d'une paroi et d'une membrane plasmique. En cas de déficit hydrique, la plante pourra être exposée d'abord à une perte de turgescence et ensuite à une perte de fonctions vitales (qui se font en environnement aqueux). Trois réponses de tolérance sont alors mises en place :

1. Fermeture des stomates en quelques minutes. Cela entraîne des contraintes secondaires – augmentation de la température de la feuille, carence minérale, baisse de la disponibilité en CO₂ (impactant par la même le cycle de Calvin). Cette réponse suit le processus générique de réponse aux signaux stress :

a. Perception du signal stress

La transmission ou transduction de signaux de stress constitue la première étape physiologique par laquelle la plante met en place sa machinerie d'adaptation ou de réponse aux différents stress environnementaux. Ainsi, une voie de transduction d'un signal commence par la perception de ce signal au niveau de la membrane (par un senseur ou non), suivie par la production de seconds messagers et, éventuellement, de facteurs de transcription. Perception du signal stress (ou des contraintes) conduisant à la synthèse d'acide abscissique. Comme chez les bactéries, ce sont des systèmes à deux composantes à chaque fois (histidine kinase) : ce sont des **osmosenseurs**. Un seul osmosenseur a été découvert dans la racine d'*A. thaliana*. Ces facteurs de transcription contrôlent l'expression de gènes impliqués dans la réponse au stress, incluant des changements morphologiques, biochimiques et physiologiques à court et à plus long terme.

b. Signalisation hormonale : Transduction du signal stress dépendant de l'hormone.

Les modifications de la balance hormonale concernent aussi bien l'auxine, les gibberellines et les cytokinines que les médiateurs plus classiques de la réponse au stress, comme l'acide abscissique (ABA), l'éthylène et le jasmonate. En règle générale, chez la plupart des espèces végétales, on assiste à une augmentation de la synthèse d'ABA et à une réduction de celle de cytokinine.

La sécheresse ou déficit hydrique inhibe la synthèse de la plupart des protéines, tandis que celle d'un ensemble restreint de protéines appelées « protéines de stress » est induite. Simultanément, la protéolyse est favorisée. Alors que l'activité de certaines enzymes diminue (comme la Rubisco1 et la PEPcase2), celle d'autres enzymes peut augmenter. C'est le cas, par exemple, des enzymes hydrolytiques comme l' α -amylase et les protéinases, ou d'enzymes catalysant la synthèse des composés de type « osmolyte compatible » et de glucides. Le déficit hydrique provoque aussi l'activation ou l'inhibition de très nombreuses autres enzymes.

Ils existent peut d'information concernant la transduction du Signal : à partir des signaux de sécheresse au niveau des promoteurs de gènes, il est bien établie que Ca^{++} et le 4,5-Triphosphate-inositols qui est libéré à partir de la membrane par un phospholipase qui sert comme messenger secondaire donnent lieu à la phosphorylation et disphosphorylation des protéines à un niveau inférieurs de transduction du signal. Il a été démontré que les MAR Kinase sont également impliqué dans la participation de la transduction du signal (**Fig. 7**).

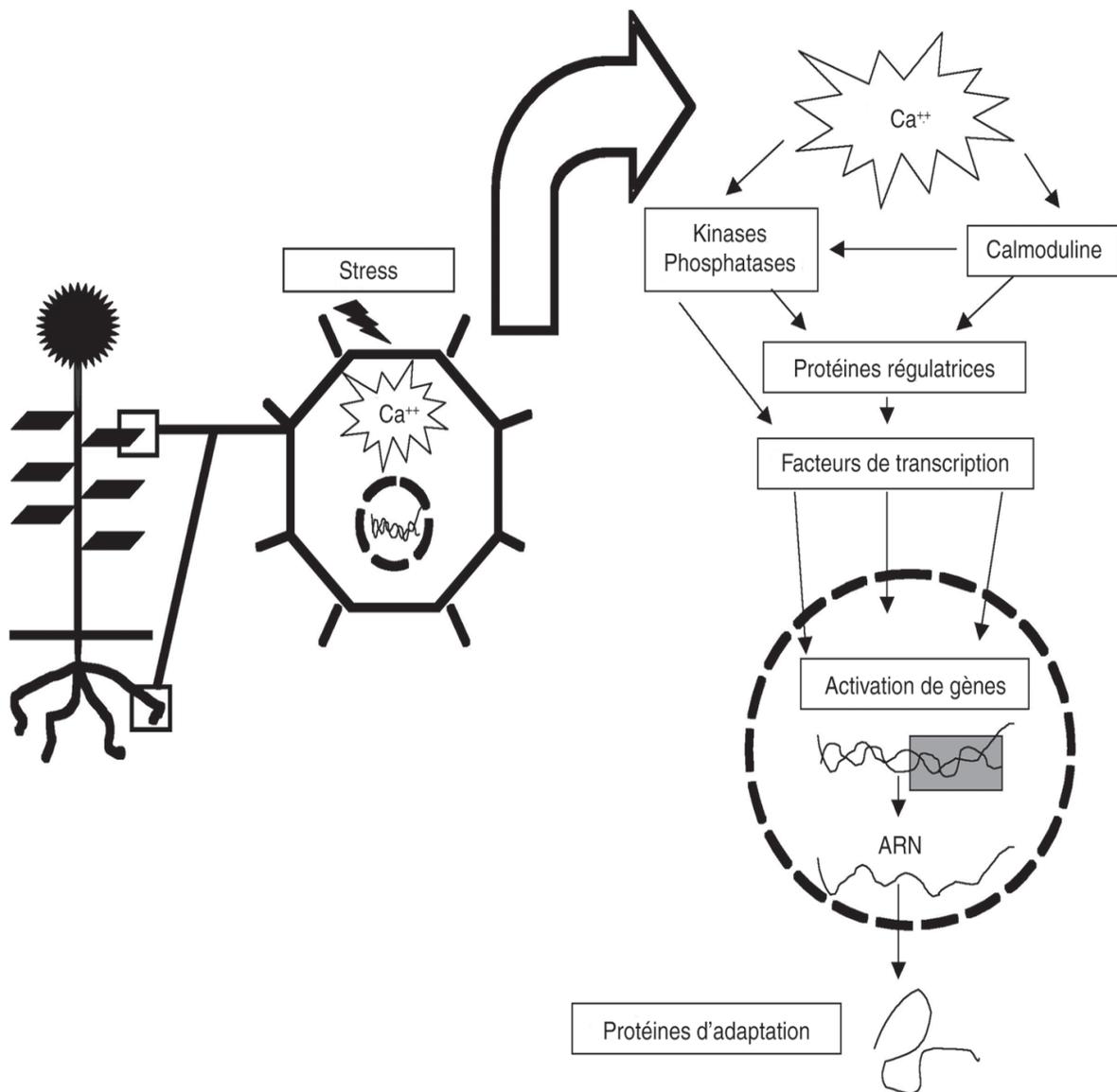


Figure 7. Schéma des mécanismes de perception du stress et de transduction du signal chez les plantes supérieures.

c. Réponses aux stress

- **Précoces** : activités enzymatiques, activation de transporteurs et canaux, synthèse de facteurs de transcription, microARN en quelques minutes. Dans notre cas, la plante voudra limiter la perte d'eau. Suite à la sortie de potassium, il y a sortie d'eau donc plasmolyse des cellules de garde, et fermeture

du stomate. A la suite de ça, une cascade métabolique permet l'inactivation des canaux potassiques sortants. En temps que réponse précoce, la plante peut aussi modifier sa balance ionique en détournant son métabolisme. Ces osmolytes, de faibles masses moléculaires, n'interfèrent pas avec les réactions biochimiques du cytosol (utilisation de choline pour donner de la glycine bêtaïne, un osmoprotectant, par exemple). Ce sont des molécules qui facilitent la rétention d'eau dans le cytosol, protègent les macromolécules, et favorisent la séquestration dans la vacuole ou l'apoplasme (ensemble de la paroi et l'espace intracellulaire). Cela permet de résister à des charges hydriques. On peut également se trouver dans le cas d'activation de facteurs de transcriptions. Dans ce type de réponse, tous les facteurs synthétisés sont des Leucine Zipper de la famille bZip.

- **Tardives** : induction de gènes permettant d'exprimer des gènes codant pour des protéines qui vont agir dans la protection directe ou indirecte. Les facteurs précités reconnaissent des motifs de façon spécifiques dans les promoteurs, les motifs ABRE (ABA responsive élément) pour la transduction dépendante de l'ABA, et des éléments de réponse à la déshydratation (DRE) pour la transduction indépendante à cette phytohormone. Ces protéines vont agir en synergie pour avoir la réponse la plus adaptée possible.

Un autre mécanisme qui intervient dans la régulation post-transcriptionnelle peut agir ici en temps que réponse au stress. Les micro ARN (miRNA) découverts pour la première fois chez les pétunias ou les silencing RNA (siRNA) permettant la synthèse de petits ARN qui vont interférer avec la séquence, conduisant soit à son inactivation, soit à sa dégradation pure et simple.

On dispose de plusieurs techniques d'étude des stress abiotiques. On peut bien sûr extraire les ARNm d'échantillons biologiques sous différentes conditions (avec ou sans stress) mais on peut aussi utiliser une puce à ADN ou bien séquencer le transcriptome.

2. L'accumulation des osmolytes durant le stress hydrique :

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique, (Farooq et al, 2009). Ils s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, Leur principal rôle étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant du dedans vers le dehors) d'eau de la cellule. Etant donné que

l'augmentation du potentiel osmotique peut s'accompagner d'une accumulation d'ions, les osmolytes vont alors assurer la stabilisation des protéines, la prévention de l'intégrité membranaire ainsi que l'élimination des radicaux libres, tout en évitant la déshydratation cellulaire (Tuteja, 2005) on cite parmi eux :

- **Le mannitol** : Le Mannitol est la forme réduite du mannose. Ce sucre alcool se retrouve très largement distribué chez les plantes. Son accumulation est souvent mise en évidence lors de stress salins. Cette accumulation entraîne la diminution du potentiel osmotique dans le cytoplasme, il s'ensuit d'une augmentation de l'habileté de ce dernier à retenir l'eau et par conséquent atténuer l'effet de sécheresse physiologique que cause le stress (Ykhlef, 2011).

- **Sucres et dérivés** : Si les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils ont également un rôle non énergétique d'osmorégulateur et d'osmoprotectant . En effet Ces osmotocums participent eux aussi au maintien de la balance de la force osmotique, pour garder la turgescence au niveau des feuilles de blé en conditions de stress (Najdjm., 2008). L'accumulation de sucres tels que saccharose, le tréhalose, les hexoses et les oligosaccharides de la famille du raffinoses et des polyols, est obtenue le plus souvent, par une hydrolyse accrue de l'amidon (Plessis., 2009), permettant aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

- **La proline** : La proline est certainement l'un des osmolytes le plus répandu, en effet l'accumulation de la proline constitue un mécanisme de tolérance à la sécheresse (Bensalem et al, 2005), elle semble jouer un rôle particulièrement important. On lui attribue un rôle d'osmoticum au niveau cytosolique et vacuolaire, mais aussi, un rôle dans la régulation du potentiel redox. (Bousba et al, 2009) En plus, de protéger les membranes et les enzymes contre les perturbations conformationnelles causées par les ions, mais l'origine de la proline accumulée sous stress, reste pas totalement éclaircie.

- **La glycine bétaine** : La glycine bétaine, est une petite molécule ultra soluble impliquée dans l'osmoprotection. Le terme bétaine est utilisé invariablement pour désigner les composés suivants: la glycine bétaine, la β -alanine bétaine et la hydroxyproline bétaine. La synthèse de la bétaine augmente considérablement lorsque l'organisme est exposé à des facteurs environnementaux qui modifient les conditions internes des cellules. Ces conditions

défavorables peuvent être créées par des stress tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse ... (Neffar, 2013). Les méthodes d'action de ces osmoprotecteurs ne sont pas encore toutes élucidées mais il est évident que, jusqu'à un certain point, la bétaïne agirait comme un "capteur d'eau" qui permettrait de stabiliser la conformation des protéines, leur permettant ainsi d'être fonctionnelles lorsque les conditions sont préjudiciables (Vinocur et Altman, 2005). Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, éthylène, le calcium ou autres. En effet, plusieurs gènes induits par les stress sont régulés par l'ABA. Ce dernier joue un rôle important dans la fermeture des stomates et l'induction de l'expression des gènes (Dubos, 2001).

3. Modification de l'architecture foliaire et racinaire en quelques jours

Les plantes peuvent s'adapter à la sécheresse. On pourra donc avoir des phénomènes d'acclimatation (poussée de très longues racines s'enfonçant dans le sol lorsque celui-ci est sec) mais également des adaptations évolutives (stockage d'eau chez les cactées, ou encore stratégies des éphémérophytes qui se développent très rapidement et sporadiquement à l'occasion des rares précipitations dans les déserts).

La conductance stomatique foliaire est rapidement affectée par le déficit hydrique, se manifestant par une fermeture des stomates évitant la déperdition d'eau. Cette fermeture est déclenchée par une augmentation de la teneur en ABA au voisinage des cellules de garde. Cette hormone peut être libérée par les racines ayant détecté un manque d'eau dans le sol, constituant ainsi un signal racinaire d'alerte (Davies et Zhang, 1991).

La fermeture des stomates entraîne à terme une baisse de l'activité photosynthétique de la plante. À moyen terme, la plante s'adapte au déficit hydrique par un ajustement osmotique « actif » des cellules. Ce mécanisme, qui participe au maintien des structures cellulaires et évite une déperdition d'eau, se manifeste par une accumulation d'osmolytes (des acides aminés [comme la proline], des polyamines, des acides organiques, des sucres [comme le saccharose], des amines quaternaires et des sels minéraux) dans les cellules (Delauney et Verma, 1993 ; Premachandra et al., 1992 ; Tarczynski et al., 1993).

À plus long terme, on assiste à des changements physiologiques et anatomiques comme une synthèse d'acides gras modifiant la perméabilité de la membrane plasmique des cellules, une réduction de la surface foliaire (ralentissement de l'émergence et accélération de la sénescence des feuilles), une augmentation de l'épaisseur des feuilles accompagnée d'un changement de la composition des cires cuticulaires et une augmentation importante du développement du

système racinaire.

Le stress hydrique peut également se manifester en cas d'inondation – c'est alors un stress anoxique. Auquel cas, la voie de biosynthèse de l'éthylène sera affectée au niveau de la transformation ACC _ Ethylène.

Les aquaporines.

Elles font partie d'une famille appelée « major intrinsic proteins » (MIPs) que l'on trouve bien réparties dans tout le règne vivant. Ces MIPs sont aussi impliquées dans le passage d'autres composés à travers les membranes, comme le glycérol, le CO₂, l'urée, la silice chez les graminées etc. Les aquaporines montrent une grande variété d'isoformes. Considérant les homologies de séquences on peut en distinguer 4 grands groupes :

Les PIPs (Plasma membrane intrinsic proteins) situées principalement sur la membrane plasmique.

- Les TIPs (Tonoplast intrinsic proteins) sur la membrane entourant les vacuoles (le tonoplasme).
- Les NIPs dans la membrane péri-bactéroïde (membrane entourant les rhizobium qui sont dans les nodules des légumineuses).
- Les SIPs qui sont des MIPs de petite masse moléculaire (Small intrinsic proteins).

PIPs et TIPs sont les aquaporines les plus abondantes. Leur masse moléculaire est de 30 kDa environ. Elles présentent 6 hélices α transmembranaires. Elles sont bien exprimées dans les organes en croissance où la pression de turgescence doit être maintenue élevée. Leur rôle dans l'alimentation en eau des plantes est certain lorsque l'on considère la circulation dans les racines. Leur rôle dans la circulation apoplastique de l'eau dans la feuille est très probable. Elles sont également présumées importantes dans le transfert du CO₂ lorsque ce dernier passe dans le cytoplasme des cellules du mésophylle, à travers le plasmalemma, et dans le chloroplaste, à travers la membrane chloroplastique. Leur activité peut être modulée *via* la régulation de la synthèse des transcrits ou de l'abondance des protéines. Une régulation rapide se fait en particulier par leur phosphorylation : leur activité s'abaisse quand leur phosphorylation diminue. Elles sont sans aucun doute importantes dans la régulation des flux dans les organes entre les tissus comme dans la croissance volumique des organes par exemple. Pour ce qui est du transport d'eau au sein du *continuum* sol - plante - atmosphère, elles pourraient jouer un rôle particulier dans les cas de flux faibles comme la réhydratation nocturne et l'absorption d'eau par de fines racines (MARTRE *et al.*, 2002).

2.1.1.2. Le stress salin

Dans la nature, le sel se trouve principalement sous différentes formes NaCl et CaSO₄, ils peuvent se produire à des concentrations qui sont souvent toxiques, même nécessaires en tant qu'osmomycins et les plantes sont en conséquence groupées en deux types glycophytes et Halophytes. La salinité du sol est un facteur environnemental important qui affecte la croissance des plantes et la productivité agricole. On parle de stress salin dans le cas de concentrations en sel supérieur à 100 mM dans le milieu extérieur. Le stress salin altère le statut hydrique et l'homéostasie de la plante, perturbant des processus majeurs comme la croissance, la photosynthèse, ou bien encore la synthèse de protéines.

Les causes de la salinisation des sols

La FAO (2005) estime que 7 % des terres agricoles dans le monde (920 millions d'hectares) sont affectées par les sels solubles. Cette situation est aggravée par une évaporation estivale intense qui favorise la remontée des sels en surface, notamment dans les régions arides et semi-arides (Lapeyronie, 1982). Ce problème est aussi très répandu dans les zones cultivées puisque toutes les eaux d'irrigations contiennent des sels dissous pouvant se concentrer dans le sol (**Tab 2**) (Wilson et al., 2000). En effet, la présence de sels solubles dans un sol à un certain niveau de concentration affecte les mécanismes physiologiques de la plante et limite la production végétale (Maggio et al., 2004).

Tableau 2 : Extension globale de la salinisation secondaire dans le monde. Superficie en million d'hectares (Ghassemi et al., 1995).

Continent	Salinité légère	Salinité modérée	Salinité forte	Salinité extrême	Total
Afrique	4.7	7.7	2.4	-	14.8
Asie	26.8	8.5	17.0	0.4	52.7
Amérique	2.1	1.8	0.5	0	4.4
Europe	1.0	2.3	0.5	0	3.8
Australie	-	0.5	-	0.4	0.9
Total	34.6	20.8	20.4	0.8	76.6

Le stress salin sur la plante

1. Effet osmotique

La présence d'une forte concentration de sels solubles dans le sol crée une pression osmotique élevée dans l'environnement racinaire qui réduit la disponibilité de l'eau du sol pour la plante; c'est ce qu'on appelle une sécheresse physiologique. Ce type de sécheresse ne touche que les plantes qui n'ajustent pas leurs concentrations, ou celles qui les ajustent insuffisamment. Lorsque l'ajustement osmotique n'est pas suffisant, l'eau a tendance à quitter les cellules, ce qui provoque la perte de la turgescence. Le sel entre en compétition avec les systèmes de transport des nutriments indispensables, et soumet les plantes à un déséquilibre osmotique qui peut aboutir à un déficit hydrique ; l'effet osmotique entraîne pour les plantes un accroissement de dépense d'énergie pour tirer l'eau du sol. Les halophytes, grâce à la présence de solutés organiques dans leurs cellules, modulent leur pression osmotique intracellulaire en fonction de la pression osmotique du milieu. Alors que, l'effet osmotique du sel est le principal facteur limitant de la croissance dans le cas des glycophytes.

Effets physiologiques

La présence du chlorure de sodium dans le sol diminue la transpiration des glycophytes et de nombreux halophytes. Le facteur principal de la diminution de la transpiration est l'augmentation de la résistance stomatique, dont on a montré récemment la dépendance vis à vis des teneurs foliaires en ABA (acide abscissique). Celles-ci augmentent au cours du traitement par le sel. La plante augmente sa respiration en conditions de stress salin ; l'accroissement de la respiration résulte de l'énergie nécessaire à l'absorption ionique produisant ainsi un effet néfaste sur la balance d'énergie disponible pour la plante. Chez les plantes incapables de réaliser un ajustement osmotique complet, probablement en raison d'une absorption insuffisante de sel, la turgescence s'effondre malgré la diminution de la transpiration. La photosynthèse est réduite chez les plantes cultivées en milieu salin, en conditions de stress salin et l'ouverture des stomates ne devient complète qu'une demi-heure après envoi de la lumière. Le NaCl diminue la synthèse des protéines et augmente leur hydrolyse chez quelques plantes cultivées.

Effets sur l'alimentation minérale

L'entrée du sel dans la plante provoque généralement un déséquilibre ionique, qui se traduit suivant les espèces par des carences ou excès en certains éléments. Selon la composition ionique de la solution saline, la toxicité ionique ou les déficiences nutritionnelles peuvent survenir à cause de la prédominance d'un ion spécifique ou à cause des effets compétitifs entre cations et anions.

Le sodium entre en compétition avec le potassium et le calcium ; le chlore et les sulfates entrent en compétition avec les nitrates et les phosphates. En milieu salin, les fortes concentrations en Na^+ entraînent une forte compétition pour les sites électro-négatifs avec l'ion K^+ les ions Na^+ perturbent l'absorption des cations (K^+ , Ca^{2+}) alors que l'accumulation excessive du chlore diminue l'absorption des anions indispensables à la croissance et au développement des végétaux en particulier les nitrates, les nitrites, les sulfates.

En général, l'antagonisme $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ est nettement plus marqué chez les glycophytes que chez les halophytes, qui paraissent dotées d'un système d'absorption efficace leur permettant d'assurer une alimentation correcte en NO_3^- même quand les concentrations de Cl^- dépassent plus de 100 fois celles de NO_3^- (Osmond et *al.*, 1980).

L'excès de sodium et de chlorure augmente la perméabilité membranaire, ce qui accélère la diffusion des électrolytes dans le milieu extérieur et réduit la sélectivité membranaire. Ainsi l'addition de Ca^{2+} à l'environnement racinaire a été suggérée comme moyen d'augmentation de la tolérance au stress salin. L'influence du Ca^{2+} sur l'absorption des cations et sur la protection de la plante dans un milieu riche en NaCl. Il a signalé que l'addition de Ca^{2+} à 5 mM dans un milieu contenant 150 mM de NaCl, entraîne une croissance presque normale.

Réponse des plantes à la salinité

La tolérance à la salinité est le degré avec lequel la plante ajuste sa pression osmotique en sacrifiant un minimum de son développement végétatif, ceci implique une accumulation d'éléments nécessaires pour maintenir la pression de turgescence. La tolérance à la salinité comme une accumulation des ions en absence d'effets négatifs sur la croissance et possèdent la capacité des cultures à résister aux effets excessifs des sels au niveau de la rhizosphère.

Les plantes peuvent résister et s'adapter à la salinité en ayant recours à divers mécanismes. Elles possédant des stratégies de tolérances, plus ou moins efficaces, contre le stress salin, sont dites glycophytes. Elles vont alors adopter une ou plusieurs des quatre stratégies de réponse :

1. **Exclusion** des excès de manière à limiter la concentration en sodium dans la cellule et la plante entière en maintenant le potassium élevé et le sodium bas dans le cytosol. Les phénomènes d'exclusions passent par des modifications de la paroi. les échangeurs Na^+/H^+ contrôleraient soit l'exclusion des ions sodium des cellules racinaires, soit leur séquestration (arrestation) dans la vacuole. Ces deux mécanismes sont probablement des déterminants majeurs de la tolérance des plantes au stress salin. Les racines sont dotées d'une couche interne de cellules qu'est l'endoderme, qui empêche le sel de remonter jusqu'aux feuilles.

D'une manière générale, les glycophytes sont des plantes exclusives, n'accumulant pas de sodium dans leurs feuilles, car elles sont incapables d'utiliser l'ion Na^+ pour l'ajustement osmotique de leurs limbes.

Accumulation : La plante capte le sel, qui parvient aux feuilles avec l'eau, par le mouvement ascendant de la sève dans les vacuoles. Les plantes tolérantes accumulent Na^+ dans leurs feuilles, mais non les plantes sensibles. Les racines des plantes sensibles sont moins efficaces pour introduire Na^+ dans le xylème et plus efficaces pour le retenir dans leurs tissus, que celles des plantes tolérantes. Les plantes tolérantes accumulent le sodium dans leurs feuilles, afin de l'utiliser pour l'ajustement osmotique dans leurs organes

Les halophytes utilisent les sels pour ajuster la pression osmotique de leurs cellules. Elles laissent donc monter les sels dans leurs parties aériennes pour les stocker dans les vacuoles et les isoler des constituants cellulaires vitaux, une fois vacuolisés, le Na^+ et le Cl^- en excès contribuent à l'ajustement osmotique sans altérer les processus métaboliques du végétal.

Sélectivité

Accumuler le sel de façon sélective (sélectivité) passant par des transports passifs **exergoniques** (diffusion simple, canaux, transporteurs) mais aussi actifs **endergoniques** (transporteurs secondaires ou pompes ATPases). Il y a donc une régulation de ce qui entre et sort pour chaque élément minéral essentiel à l'aide de systèmes de transports dédiés à chacun d'eux.

La notion de sélectivité chez les végétaux est évoquée lorsqu'on constate que dans les mêmes conditions de milieu, le contenu minéral des plantes varie largement d'une

espèce à une autre. Ainsi, de nombreuses espèces parmi les halophytes, comme chez certains glycophytes, sont capables de restreindre l'accumulation de Na^+ et Cl^- en milieu salé par le mécanisme de sélectivité (**Fig. 8**).

Compartmentation de manière à utiliser la paroi, le cytosol et les organites le mieux possible pour stocker ou ajuster l'osmolarité.

Créer une recirculation du sel afin de ne jamais avoir d'excès et de pouvoir utiliser ce système tout le temps.

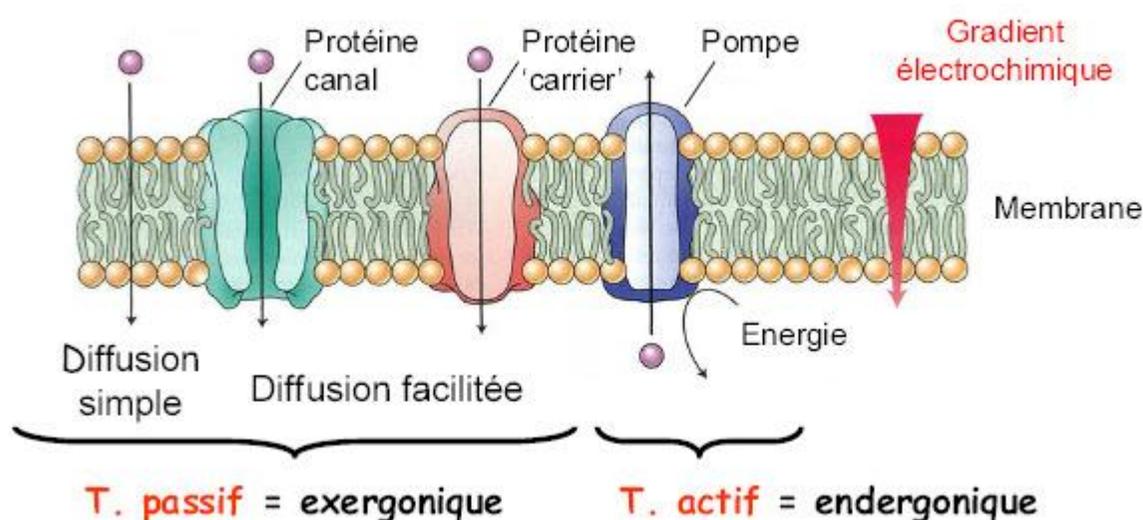


Figure 8. Transport passif et actif des molécules à travers les membranes

Il y a donc un contrôle coordonné et régulé de l'activité et de l'expression de canaux ioniques, transporteurs et pompes. Dans certaines structures végétales de l'endoderme, on retrouve la voie SOS. Lorsqu'un stress salin se fait sentir, on a alors :

- L'excès est capté par un transporteur Na^+ entrant, la protéine HKT1, qui n'a qu'une faible affinité. Devant une telle concentration en sel, elle va activer un système, probablement de type senseur/récepteur, conduisant à l'accumulation d'un messager secondaire, le calcium.
- Un senseur de Ca^{2+} , la protéine SOS3, va alors s'activer suite à cette accumulation, et aller activer une autre protéine, SOS2, qui est une kinase. Ensemble, ils vont avoir 4 effets :
- Activation de la protéine SOS1, un antiport Na^+/H^+ de la membrane plasmique, conduisant à un efflux de sodium.
- Inhibition de la HKT1, conduisant à un blocage de l'entrée de sodium.

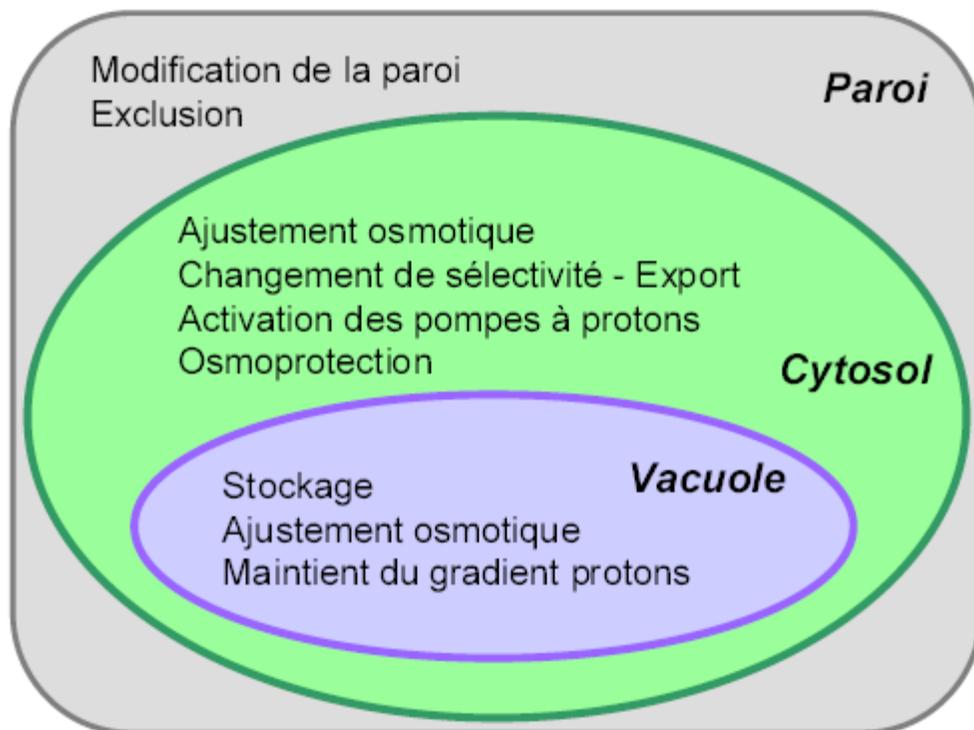
- Activation de la pompe $V\text{-Na}^+/\text{H}^+$ qui provoque le stockage de sodium déjà présent dans la vacuole.
- Lorsque le problème est résolu, l'activation de l'antiport $V\text{-Ca}^{2+}/\text{H}^+$ CAX1 permettra de retourner à une homéostasie du calcium.

La concentration en sodium cytosolique devient alors faible et il y a tolérance.

Certaines plantes sont capables d'adaptation à un très fort stress salin : ce sont les halophytes, qui peuvent adopter deux stratégies de réponse différentes :

- La compartimentation du sel (ce sont les includers). Dans ce cas, l'augmentation de la concentration en sodium provoque une augmentation de l'activité et de l'expression des antiports Na^+/H^+ vacuolaires. La spartine fait partie de ces plantes qui utilisent le sodium comme osmorégulateur.
- L'exclusion du sel (ce sont les excluders). Dans ce cas, l'augmentation de la concentration en sodium provoque une inhibition des antiports Na^+/H^+ vacuolaires.

Certaines espèces végétales sont halophytes facultatives, c'est-à-dire qu'un stress salin agira sur l'ABA pour induire un changement de leur métabolisme de type C3 à type CAM.



Parida and Das. 2004.

Figure 9. Etapes de l'accumulation du sel dans la cellule végétale

Rôle du calcium dans la résistance à la salinité

Le calcium est un constituant de la lamelle moyenne de la membrane squelettique (pectate de calcium) ; il a un rôle antitoxique à l'égard des excès de sodium que la plante est susceptible d'absorber. La résistance à la salinité apparaît associée au maintien d'un certain taux de calcium racinaire. Par ailleurs, La nocivité d'une eau d'irrigation salée est souvent liée au fait que cette eau appauvrit le sol en calcium assimilable. Ainsi l'addition de Ca^{2+} à l'environnement racinaire a été suggérée comme moyen d'augmentation de la tolérance au stress salin. Le calcium contribue dans l'ajustement osmotique en modifiant le rapport K^+/Na^+ intracellulaire.

En effet, cet élément rentre dans l'intégrité structurale et fonctionnelle de la membrane cytoplasmique, et sa présence peut régler l'absorption des ions en faveur du potassium

Adaptation des plantes à la salinité.

Adaptation morphologique

Parmi les nombreux effets de la salinité sur les végétaux il est important de distinguer tout d'abord la réponse qui précède la diminution de la croissance. Les plantes peuvent manifester des formes adaptatives par un faible allongement des organes et de leurs ramifications, un raccourcissement des entre-nœuds des tiges et une diminution de la surface foliaire.

Mécanismes biochimiques dans l'adaptation des végétaux à la salinité

Sous l'action des divers stress (hydrique, salin ou provoquée par le froid), les plantes réagissent par une modification de leur contenu biochimique. Ces modifications se traduisent souvent par une accumulation d'un certain nombre de composés organiques.

Ainsi des substances neutres, capables de jouer un rôle osmotique dans le cytoplasme, sont produites en quantités inhabituelles en présence de sel, de sécheresse ou de froid et peuvent s'accumuler dans les cellules ; il s'agit de sucres ou de composés azotés. Les plantes s'adaptent au stress salin par la synthèse de solutés organiques (proline, glycine bétaine, sucre solubles).

Accumulation des sucres

Les sucres solubles auraient un rôle majeur dans l'ajustement osmotique, leur participation à l'abaissement du potentiel osmotique en conditions de stress salin a été mise en

évidence par plusieurs auteurs. La synthèse des sucres est stimulée par le stress salin chez de nombreuses espèces soit par blocage de la glycolyse ou par hydrolyse de l'amidon. Le glucose est le sucre majoritairement accumulé dans les feuilles des plantes soumises au stress salin. Alors que, le tréhalose est considéré comme étant le sucre le plus efficace en terme d'osmoprotection et en terme de minimum de quantité requise pour obtenir un effet positif. Il protège les membranes et les protéines dans les cellules exposées au stress salin et hydrique.

Le saccharose peut agir en tant que composé soluble compatible et son accumulation peut limiter les dommages au niveau des structures cellulaires.

Accumulation des composés azotés

La vie en milieu salé se caractérise souvent par la formation et l'accumulation dans les tissus de composés azotés. C'est parmi ces composés qu'on trouve le plus de substances à molécules non toxiques, susceptibles de jouer un rôle osmotique dans le cytoplasme.

Le sel freine la protéogenèse et augmente la protéolyse. Ces perturbations entraînent une accumulation d'acides aminés libres. Parmi ces acides, c'est la proline qui est accumulée en quantités très importantes chez les halophytes, comme chez les glycophytes cultivés en présence du sel et c'est à cet acide qu'on attribue le plus souvent le rôle osmotique dans le cytoplasme. Cette hypothèse est appuyée par la corrélation étroite qui existe entre la teneur en proline et celle du chlorure de sodium et par la non toxicité aussi de cet acide.

Accumulation de la proline

La proline s'accumule fortement dans les plantes exposées au stress salin et varie dans les organes avec l'âge de la plante. La plupart des travaux signalent que la proline migre vers les feuilles et s'y localise sous contrainte saline.

Cependant, dans des conditions élevées de salinité, l'accumulation de la proline peut aller jusqu'à 100 fois la quantité normale qu'on retrouve dans les tissus. La particularité dans l'accumulation de la proline par les plantes hautement stressées peut être un des paramètres pour caractériser le développement de la tolérance à la salinité chez les glycophytes. L'accumulation de la proline est une simple élévation de son niveau dans les tissus du végétal.

Les plantes glycophytes sont des espèces que l'on ne rencontre pas naturellement sur un substrat salin mais peuvent tolérer plus ou moins une certaine concentration de sel dans le sol ; parmi ces espèces figurent alors les plantes sensibles et d'autres tolérantes à la salinité.

Les plantes halophytes ou halophiles sont des espèces qui se trouvent naturellement sur des sols salés. Elles sont adaptées au milieu salé, ils existent parmi ses espèces, les halophytes strictes (besoin d'une forte salinité) et les halophytes facultatives (elles peuvent vivre indifféremment en présence ou en absence de sel).

2.1.1.3. Le stress thermique

Le stress provoqué par les températures élevées :

Les températures élevées sont souvent accompagnées par de hautes radiations et des faibles humidités du sol, ce qui engendre une forte transpiration. L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température. Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température. De plus, de plus fortes températures s'accompagnent souvent d'un stress hydrique, surtout dans les environnements tropicaux et subtropicaux

L'adaptation, pour éviter la surchauffe se fait généralement par **une position plus verticale des feuilles** (cas des graminées), les feuilles s'enroulent verticalement, la production de poils foliaire (pubescence), les surfaces foliaires deviennent cireuses qui réfléchissent la lumière et le rayonnement, production de petites feuilles découpées pour réduire la perte d'eau par transpiration.

L'une des principales conséquences les plus remarquables de la hausse de température chez les plantes est l'inhibition de la photosynthèse. De hautes températures peuvent réduire l'efficacité du photosystème II, réduire l'activité de la rubisco, et causer des dommages dans les membranes thylakoïdes. Une hausse de température est souvent associée à une diminution de la biosynthèse de chlorophylle. La diminution de l'efficacité de la rubisco réduisant son affinité à lier le CO₂, est un des facteurs qui entraîne la réduction du taux de photosynthèse nette à haute température. La production d'amidon et de sucrose peut aussi être impactée négativement à plus haute température.

NB : La photosynthèse est particulièrement sensible à l'augmentation de température, pour les PS2, la RuBisCO, la Gal-3-PDH, PEPc, la température à laquelle ces enzymes sont inactivés est plus élevée que la température à partir de laquelle la photosynthèse commence à diminuer.

Mécanismes de la tolérance aux températures élevées

Parmi les mécanismes biochimiques de tolérance à la chaleur, il faut citer :

- La **transpiration**, un mécanisme simple et efficace qui met à profit l'énergie d'évaporation de l'eau pour refroidir les feuilles. La fermeture des stomates provoque des augmentations de température de plusieurs degrés.
- Le **métabolisme C4** : Avec l'élévation de la température, la solubilité du CO₂ diminue plus vite que celle de l'O₂. Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO₂ dans les plantes en C4 (maïs, canne à sucre...) permettent d'éviter cette contrainte.
- Chez les plantes adaptées aux milieux arides chauds (souvent des C4), on peut constater que de nombreuses **activités enzymatiques sont plus thermotolérantes** que chez des espèces proches mais adaptées à des milieux tempérés
- L'induction de **protéines de choc thermique** (Heat Shock Proteins), dont certaines jouent des rôles de chaperonnage d'enzymes clés du métabolisme en évitant leur dénaturation sous l'effet de la chaleur. D'autres HSP sont impliquées dans les processus de dégradation/réparation des macromolécules endommagées.
- La modulation des **proportions en acides gras membranaires saturés/insaturés**, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrêmes. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte chaleur.

Le stress provoqué par le froid :

Le froid est nécessaire au développement de plante. Il est notamment présent durant la période de dormance de la plante. Toutefois, un trop gros froid aurait un impact négatif sur la plante, du fait du gel des réserves en eau, et de la dégradation des lipides qui composent les membranes. Les plantes réagissent différemment aux températures extrêmes. Certaines plantes sont capable de survivre au gel.

La formation de glace provoque la rupture des structures cellulaires et entraîne inévitablement la mort de la plante. La principale conséquence du froid non gélif concerne la baisse de fluidité membranaire et son impact sur le fonctionnement des activités photosynthétiques et respiratoires. La principale adaptation connue concerne les ratios acides gras saturés/insaturés au niveau des lipides membranaires.

Mais la problématique majeure liée au froid concerne la **tolérance au gel** qui détermine largement la distribution géographique des espèces végétales.

Le mécanisme de tolérance le plus classique repose sur **l'évitement de la congélation** (évitement du strain) au niveau intracellulaire. Le refroidissement progressif des tissus ne provoque pas immédiatement la congélation du contenu cellulaire riche en solutés et pauvre en points de nucléation (maintien en **état de surfusion**), mais provoque dans un premier temps une congélation de l'apoplaste, pauvre en solutés et dont le point de congélation est souvent élevé (entre -10 et 0°C). Cette congélation a pour conséquence une élévation transitoire de température (premier exotherme) et une fuite d'eau cytoplasmique qui concentre les solutés cellulaires et abaisse encore le point de congélation intracellulaire. Si la descente en température se poursuit en dessous de ce point de congélation, **la formation de cristaux à l'intérieur des cellules provoquent des dommages irréparables.**

L'acclimatation est induite par les jours courts, contrôlé par le **phytochrome**.

L'acclimatation se fait par :

- Des modifications métaboliques sont enclenchées pour permettre à la plante de s'acclimater. On peut citer :
- Augmentation de la concentration de phosphates organiques et la conversion de l'amidon en glucides.
- Accumulation de **glycoprotéines** rendant le protoplasme plus résistant à la déshydratation.
- Accroissement de concentration de l'acide abscissique (ABA) et particulièrement pour certains organes de plantes herbacées.

Les plantes adaptées aux basses températures sont appelées les **psychrophiles** et les plantes adaptées aux hautes températures sont appelées les thermophiles mais les la pluparts des végétaux sont des **mésophiles**.

2.1.1.4. Le stress provoqué par les polluants :

La pollution est toute modification anthropogénique d'un écosystème se traduisant par un changement de concentration des constituants chimiques naturels, ou résultant de l'introduction dans la biosphère de substances chimiques artificielles, d'une perturbation du flux de l'énergie, de

l'intensité des rayonnements, de la circulation de la matière ou encore de l'introduction d'espèces exotiques dans une biocénose naturelle.

Classification des pollutions

On peut classer les pollutions à partir de nombreux critères.

- Selon la nature de l'agent polluant :

Physique : rayonnements ionisants, réchauffement artificiel du milieu ambiant dû à une source de chaleur technologique

· Chimique : substances minérales, organiques abiotiques ou encore de nature biochimique

· Biologique : microorganismes pathogènes, populations d'espèces exotiques invasives introduites artificiellement par l'homme.

Les causes actuelles de pollution de la biosphère

a) La production d'énergie, cause principale de pollution

b) La diversification des polluants chimiques et l'accumulation des déchets

c) Pollutions dues à l'agriculture et l'élevage intensif

Types de pollutions

3.1. Pollution de l'air

La pollution atmosphérique peut être définie comme la présence d'impuretés dans l'air pouvant provoquer un gêne notable pour les personnes et un dommage aux biens. La pollution atmosphérique est donc fortement influencée par le climat et tout particulièrement par le vent, la température, l'humidité et la pression atmosphérique.

3.2. Pollution des sols

La pollution du sol peut être diffuse ou locale, d'origine industrielle, agricole (suite à l'utilisation massive d'engrais ou de pesticides qui s'infiltrant dans les sols).

3.3. Pollution de l'eau

La pollution de l'eau peut avoir diverses origines parmi lesquelles :

· les exploitations agricoles industrielles: qui rejettent divers produits présents dans les engrais (comme

des ions nitrates : NO_3

· l'industrie: Il s'agit essentiellement de produits chimiques et d'hydrocarbures (dégazage).

· les eaux usées: C'est un milieu favorable pour la mise en place d'une microfaune bactérienne

(développement des bactéries) qui si elles ne sont pas traitées correctement peuvent être une source de pollution de l'eau.

Les principaux polluants menacent les plantes

1. Métaux lourds :

Comme pour les autres stress la sensibilité des plantes aux métaux lourds varie d'une espèce à une autre. Même si les plantes ont besoin de faibles concentrations de certains métaux lourds, de fortes concentrations d'ions métalliques lourds empoisonnent la plupart des plantes. Les métaux lourds désignent en général les métaux dont le poids atomique est supérieur à celui du fer. Ces métaux sont parfois également désignés par le terme de métaux traces ou d'éléments traces métalliques. On considère en général les métaux lourds suivants : Arsenic (As), Cadmium (Cd), Chrome (Cr), Cuivre (Cu), Mercure (Hg), Nickel (Ni), Plomb (Pb), Sélénium (Se), Zinc (Zn). L'exemple le plus connu est celui du **cadmium**, métal lourd toxique issu de l'activité industrielle, qui emprunte les canaux et transporteurs de métaux végétaux.

Les métaux lourds toxiques peuvent pénétrer les cellules par les canaux/transporteurs peu ou pas sélectifs des métaux essentiels de la plante. A la suite de processus géologiques normaux, certains sites deviennent naturellement riches en métaux lourds. Les pluies acides entraînent la libération dans le sol d'ions d'aluminium toxiques.

D'autres activités humaines, en particulier l'exploitation minière des minerais métalliques, laissent autour d'elles des régions (des haldes) où les concentrations en métaux lourds sont importantes et celles des nutriments faibles. De tels sites sont hostiles à la plupart des plantes, et les graines qui y tombent ne produisent généralement pas de plantes adultes.

Cependant, les haldes minières, riches en métaux lourds, ne sont généralement pas totalement dépourvues de vie. Il peut y pousser certaines populations de plantes génétiquement différentes des populations appartenant à la même espèce et poussant sur les sols normaux environnant.

Souvent les métaux lourds ne sont pas absorbés par les racines du fait de la sélectivité des membranes des cellules des racines : C'est une forme d'évitement.

D'autres espèces (Légumineuses comme *Astragalus*) tolérantes aux métaux lourds, accumulent les métaux, ce sont les espèces accumulatrices.

Comment ces plantes peuvent-elles survivre ? A l'intérieur de certaines espèces, quelques individus peuvent posséder des génotypes leur permettant de survivre dans des sols riches en

métaux lourds. Ces individus peuvent pousser avec difficulté sur ces sols par rapport à la façon dont ils pourraient croître sur des sols plus normaux, mais ils sont néanmoins capables de survivre.

Ces plantes peuvent même y prospérer car, la plupart des plantes ne pouvant pas survivre dans de tels habitats, la compétition y est beaucoup plus faible.

On a d'abord pensé que certaines plantes toléraient les métaux lourds en les excluant : en n'absorbant pas les ions métalliques, la plante pouvait éviter l'empoisonnement. Des mesures ont cependant montré que les plantes tolérantes poussant sur les haldes minières absorbent les métaux lourds, les accumulant à des concentrations qui tueraient la plupart des plantes.

Les plantes tolérantes doivent donc posséder un mécanisme pour combattre les métaux lourds qu'elles absorbent. Certaines plantes tolérantes pourraient être utiles comme agents de la réparation biologique permettant de diminuer les taux de métaux lourds de certains sols.

Le biologiste britannique D. Jowett fit une découverte intéressante à propos des plantes tolérant les métaux lourds. Au pays des Galles et en Ecosse, des agrostides (Agrostis) poussent au voisinage de nombreuses mines. D'une mine à l'autre, ce ne sont pas les mêmes métaux lourds qui sont présents dans le sol.

Des populations tolérantes peuvent évoluer et coloniser une région de façon étonnamment rapide. Aux alentours d'une mine de cuivre du pays de Galles pousse une population d'agrostides relativement abondante et résistante au cuivre, bien que l'enrichissement du sol en cuivre date d'exploitations minières remontant à la fin du dix-neuvième siècle, il y a seulement un siècle. Si des populations peuvent évoluer et venir à bout de sols toxiques, peuvent-elles aussi affronter de façon similaire des sols dans lesquels les nutriments sont rares ou mal équilibrés ?

Afin de contrer ça, la plante utilisera des stratégies de chélation (formation de complexes non-toxiques à l'aide de composés emprisonnant tels des acides aminés mais également le glutathion, la phytochélatine ou des dérivés des métallothionéines) et de séquestration dans la vacuole. Les plantes capables de s'adapter à des fortes concentrations en métaux lourds sont les **metallophytes**. Il s'agit de phénomènes de **phytoremédiation**.

2. Pollution de l'air :

La pollution atmosphérique se définit comme l'émission par l'homme, dans l'atmosphère, de composés pouvant être nocifs, à plus ou moins long terme. Les principaux polluants gazeux :

CO₂, CO, SO₂, NO₂. Ces derniers pénètrent dans les feuilles par les stomates. Les premiers à être touchés par ces polluants sont les chloroplastes (photosynthèse perturbée)

L'impact direct de la pollution de l'air sur les végétaux

La réponse physiologique des plantes à la pollution de l'air dépend à la fois des caractéristiques de la plante et de la nature de la pollution (**Fig. 10**).

Les polluants gazeux pénètrent dans la plante comme les autres gaz atmosphériques (CO₂, Oxygène,...), principalement par l'intermédiaire des stomates présents sur les surfaces foliaires. L'ozone, par exemple, est bien connu pour affecter des végétaux particulièrement sensibles. Cette pollution dite « photochimique » peut conduire à la formation de nécroses ou de taches sur la surface des feuilles et à la réduction de la capacité de fixation du CO₂ lors de la photosynthèse. A plus long terme, ces effets peuvent se traduire par une dégradation du métabolisme de la plante et une réduction de sa croissance, ce qui peut induire une perturbation de la chaîne alimentaire. Du point de vue économique, les pertes liées à la pollution à l'ozone sur les rendements agricoles en France ont été estimés à 15% pour le blé, 11% pour les pommes de terre, 22% pour les hêtres et 12% pour les chênes.

L'exposition de la végétation à l'ozone est surveillée grâce à l'« AOT40 ». Il s'agit d'un indicateur qui permet de quantifier l'exposition cumulée du végétal aux concentrations d'ozone supérieures à 40 ppb, pendant les heures de la journée, sur une période de 3 mois (mai à juillet) pour les cultures (cas de l'« AOT végétation »), et de 6 mois (avril à septembre) pour les arbres (cas de l'« AOT forêt »).

Parmi les autres polluants gazeux qui ont des effets sur les plantes, on peut également citer l'acide fluorhydrique (HF), qui perturbe le métabolisme cellulaire du calcium, ou le dioxyde de soufre (SO₂), qui perturbe le fonctionnement de l'appareil photosynthétique par dégradation de la chlorophylle.

Les polluants particuliers peuvent, dans une moindre mesure, impacter les végétaux, en constituant un dépôt sur leurs surfaces foliaires. Les conditions météorologiques comme le vent, le soleil et surtout la pluie (lessivage des feuilles, dissolution des particules inorganiques) influencent les caractéristiques de ce dépôt. Grâce à l'efficacité de la barrière cuticulaire des feuilles des plantes, ce dépôt n'est souvent à l'origine que d'une légère pénétration de polluants dans les feuilles et il a donc de faibles impacts physiologiques.

Certaines plantes peuvent être utilisées comme indicateurs de pollution atmosphérique (lichens sensibles au dioxyde de soufre, tabac à l'ozone, choux accumulant les métaux...) : c'est la biosurveillance.

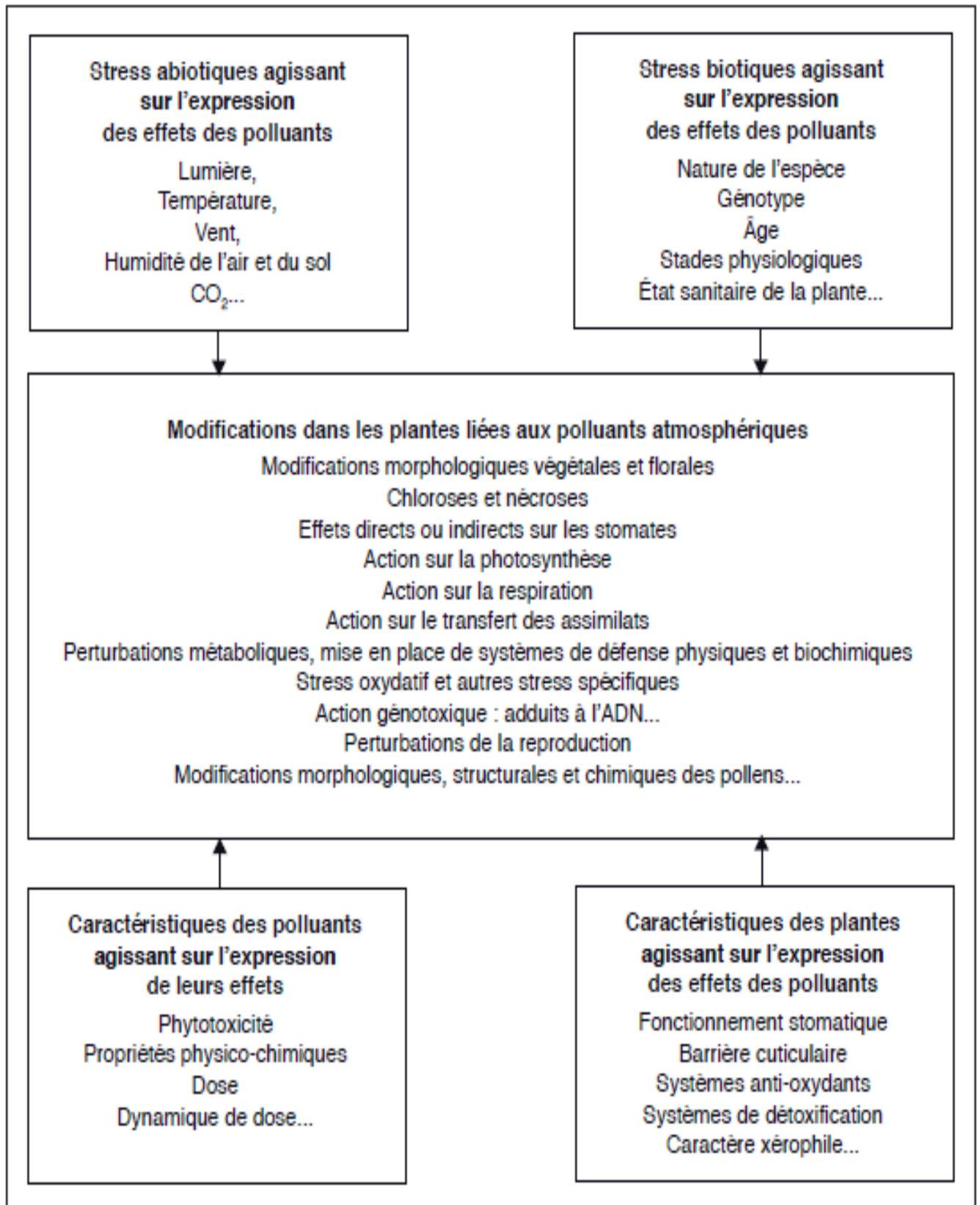


Figure 10. Interférences de divers paramètres sur l'expression des effets des polluants atmosphériques chez les plantes.

Réponse des plantes à la pollution atmosphérique

La réponse des plantes à la pollution atmosphérique va dépendre des deux parties qui sont en jeu : d'une part la plante, et d'autre part la nature de la pollution présente.

- **La réponse va dépendre de la plante**

Après pénétration du polluant dans la plante par l'intermédiaire des stomates, le polluant va, d'une part, comme la majorité des stress abiotiques, entraîner à partir de son caractère agressif un stress de type oxydatif (production de radicaux hydroxyles et d'espèces oxygénées réactives), et, d'autre part, entraîner un stress spécifique lié à ses caractéristiques propres (perturbation du métabolisme du calcium dans le cas d'une pollution fluorhydrique (HF), perturbation de l'équilibre oxydoréducteur des cellules dans le cas d'une pollution aux oxydes de soufre (SO₂...). Face à ces stress, la stratégie classique de défense de la plante consistera, pour limiter l'absorption du polluant d'un côté et pour augmenter la tolérance à celui-ci de l'autre, à mettre en oeuvre d'une part des processus physiques (fermeture des stomates, chutes de feuilles...) et d'autre part des facteurs chimiques et biochimiques (fabrication de précipités insolubles, détoxification par émissions de formes réduites par les feuilles, dégradations enzymatiques par les P450, rôles des systèmes antioxydants...).

Lors de l'installation d'un stress pollution, si un pool de processus de défense existe déjà dans la plante, celle-ci va plus ou moins rapidement mettre en place un nouvel ensemble de processus. C'est de la conjugaison entre le pool de processus déjà présent et le pool de ceux que la plante est capable de mettre en route suite à l'agression que va dépendre la résistance de la plante au polluant. Cela va expliquer par la suite que, pour chaque polluant, il existe une échelle spécifique de sensibilité des plantes.

Lors de fortes pollutions et/ou lorsque les systèmes de défense de la plante ne sont pas suffisants, des dommages irréversibles avec des morts cellulaires apparaissent (les nécroses foliaires entre autres). On parle alors de « dégâts visibles » liés à la pollution atmosphérique.

Mais la plante est un système biologique, et comme tous les systèmes biologiques, elle est sensible parallèlement aux facteurs abiotiques (température, humidité, lumière...) et aux facteurs biotiques (âge, maladies, génotypes...) de son environnement, qui vont avoir des répercussions positives (sécheresse, augmentation du CO₂...) ou négatives (maladies) sur sa

réponse à la pollution atmosphérique (Fig 11).

- **La réponse va dépendre du polluant**

De par leurs compositions chimiques propres, les polluants sont plus ou moins phytotoxiques, et à concentrations égales dans l'air on classe généralement les principaux polluants atmosphériques dans l'ordre suivant de phytotoxicité décroissante :

Acide fluohydrique (HF) > ozone (O3) > dioxyde de soufre (SO2) > dioxyde d'azote (NO2)

En plus de la phytotoxicité du polluant, la réponse des plantes à celui-ci va dépendre de la dose de polluant (concentration x temps) reçue. Mais il faut tout de suite signaler qu'à doses de polluant égales, celles-ci auront d'autant plus d'impact sur la plante qu'elles seront appliquées sur un temps court. On explique généralement cet effet pic par le fait que, sur de courtes périodes, la plante n'a pas le temps de mettre en route ses systèmes de défense.

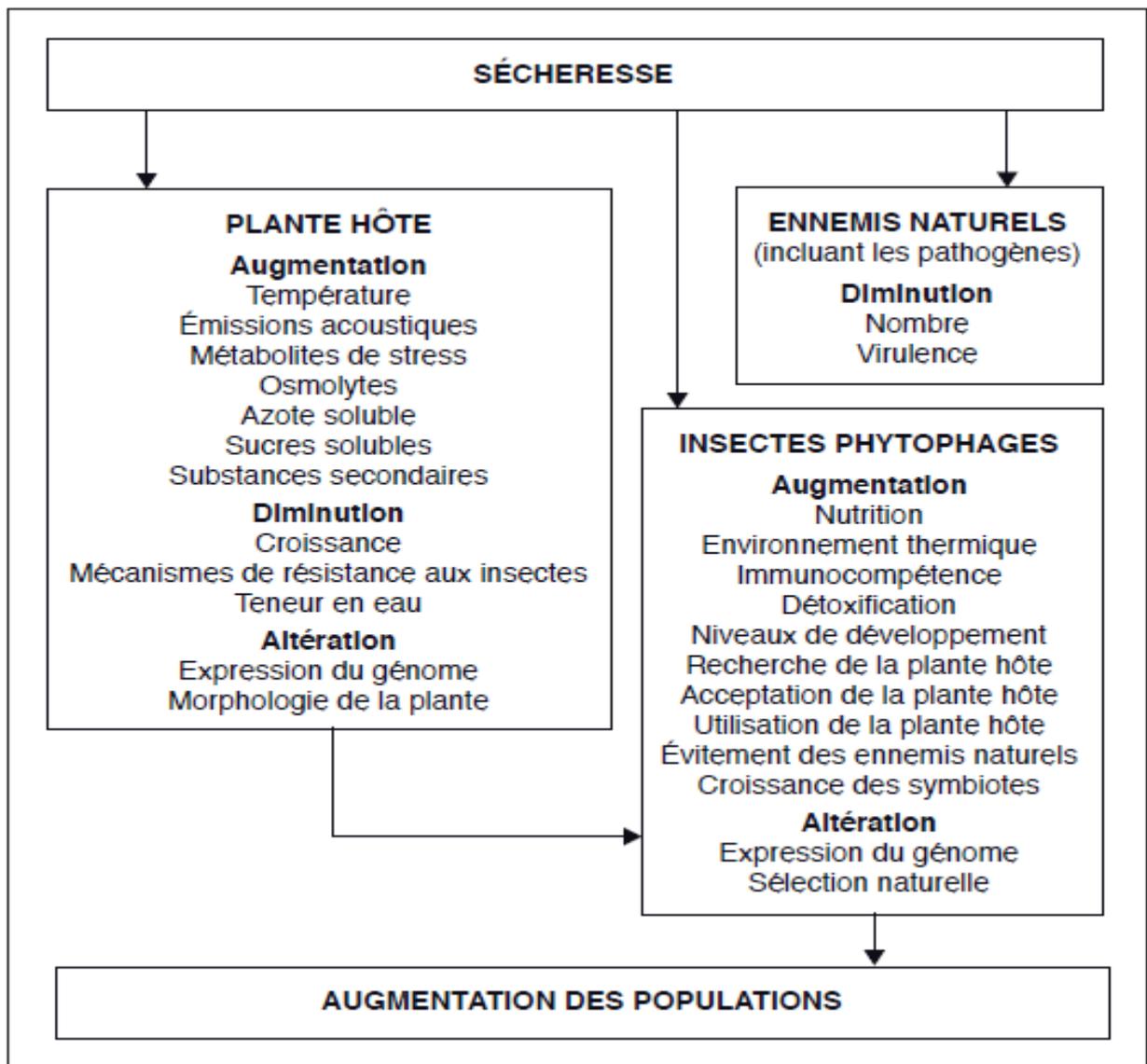


Figure 11. Schéma représentatif de l'influence de la sécheresse sur les plantes, les ennemis naturels et les phytophages provoquant in fine une augmentation des populations d'insectes (d'après Mattson et Haack, 1987).

Le phénomène des pluies acides

Les pluies acides correspondent à des précipitations anormalement acides (neiges, pluies, brouillards). Elles sont indirectement délétères pour la flore, par acidification des lacs et cours d'eau et appauvrissement des sols par perte des éléments minéraux nutritifs. Par ailleurs, les conifères peuvent être victimes de dépérissement suite à une exposition importante à ce type de précipitations.

L'expression « pluies acides » englobe non seulement les dépôts humides liés aux précipitations, mais aussi les dépôts secs de particules de sulfate et d'acide nitrique gazeux.

Les principales espèces chimiques en cause dans ce phénomène sont l'acide sulfurique et l'acide nitrique, produits dans l'atmosphère par oxydation de polluants préalablement émis dans l'atmosphère (respectivement le dioxyde de soufre et le dioxyde d'azote). L'acide nitrique et l'acide sulfurique peuvent retomber très loin des lieux d'émission de ces polluants : il s'agit d'une pollution sans frontière.

Responsables notamment du dépérissement des forêts, les pluies acides sont à l'origine de carences minérales des plantes, ce qui entraîne le jaunissement de leurs feuilles suite au lessivage des éléments minéraux (calcium, potassium, magnésium).

Par extension, les pluies acides menacent également la faune et la flore aquatique. L'appauvrissement de la biodiversité perturbe ensuite le fonctionnement général des écosystèmes.

2.1.2. Les stress biotiques

2.1.2.1. Réponses physiologiques de la plante aux agressions de micro-organismes

Les plantes ont élaboré des stratégies de défense envers les bioagresseurs leur permettant de résister à la plupart des agressions parasitaires. Bien que des barrières constitutives confèrent à la plante une résistance générale hautement efficace, l'induction de défenses plus adaptées à l'infection est nécessaire. Si les réponses sont tardives ou peu intenses, la plante sera sensible au parasite ; l'interaction est dite **compatible**. Si la défense active est rapidement induite avec une forte intensité, l'extension de la maladie est bloquée et la plante résiste. Si la résistance résulte de l'activation de gènes de résistance (R), l'interaction est dite **incompatible** et son phénotype est, dans la plupart des cas, une réaction d'hypersensibilité (RH).

Les pathogènes ont développé des mécanismes pour attaquer les plantes et les plantes ont développé des mécanismes de défense. Ces deux groupes de mécanismes reposent sur les substances chimiques fournissant des informations à l'adversaire.

Définition d'agent phytopathogène

Un agent phytopathogène est un bioagresseur ayant la capacité de développer des mécanismes moléculaires leur permettant d'infecter leur hôte. Ainsi, selon leur mode de nutrition et les molécules sécrétées, on distingue trois types d'agents pathogènes :

-Les agents pathogènes nécrotrophes : qui sécrètent des enzymes et des toxines (Tableau1). Les enzymes ont pour mission de dégrader la paroi cellulaire considérée comme source de carbone. D'ailleurs, des analyses récentes de séquençage génomique dans ce groupe ont

révélé plus de 100 gènes potentiels codant pour des enzymes actives capables de dégrader les polymères de la paroi des cellules végétales. Parmi ceux-ci, *B.cinerea* (*Botrytis cinerea*), un **champignon nécrotrophe**, est le plus étudié en raison de sa large gamme d'hôtes et de son potentiel à dégrader des glucides. Une fois la paroi cellulaire de son hôte détruite, les toxines sécrétées (Tableau 1) par ces agents entraîneront la mort de la cellule en interférant avec les voies de signalisation des plantes. Cette mort cellulaire permet ainsi aux agents **nécrotrophes** de puiser les éléments nécessaires à leur métabolisme. Cependant, certaines plantes possèdent la capacité de reconnaître les toxines sécrétées par ces agents pathogènes et ainsi les éliminer de son organisme.

-Les agents pathogènes biotrophes: contrairement aux nécrotrophes, ces agents pathogènes ne tuent pas leurs cellules hôtes, mais tirent profit des cellules vivantes. Ces agents pathogènes biotrophes possèdent une réserve d'enzymes hydrolytiques plus petite que celle rencontrée chez les agents pathogènes nécrotrophes, Ce qui est conforme à leur mode de vie biotrophique obligatoire (**Tab 3**). Ils ont ainsi développé des structures tels que les haustoria qui sont des hyphes leur permettant d'envahir leur hôte sans les tuer afin de profiter de leur métabolisme comme moyen de survie. De même, ils modifient les processus de signalisation chez l'hôte pour retarder la mort cellulaire qui est la stratégie de défense la plus efficace de la plante vis-à-vis des agents **pathogènes biotrophes**. C'est d'ailleurs le cas de l'agent pathogène oomycète *H. arabidopsidis* (*Hyaloperonospora arabidopsidis*) qui empêche la sécrétion d'hormones de défense chez *Arabidopsis*.

-Les agents héli-biotrophes : ceux-ci détiennent un mode de vie à la fois **biotrophe** et **nécrotrophe**. En effet, ces agents tirent leur énergie du métabolisme de la cellule végétale vivante comme le font **les biotrophes**. En plus ces pathogènes possèdent la capacité de détruire leur hôte grâce à des gènes codants pour des enzymes capables de dégrader la paroi cellulaire ; ceci faisant d'eux des agents **nécrotrophes**. Un exemple d'agent le plus cité dans la littérature est *P. syringae* (*Pseudomonas syringae*) reconnu pour sa capacité d'interactions diverses et spécifiques avec des plantes.

Tableau 3. Exemples de gènes de pathogénicité

Gènes de pathogénicité	Rôle chez l'hôte (plante)
Endopolygalacturonases	dégradent la paroi cellulaire
pectate lyase codée par pelB	Dégrade les parois cellulaires/ Inhibe les réactions de défense
AKT3-2	Hydratase / isomérase
CutA	Cutinase/ dégrade la cutine
Polygalacturonase	clive les liaisons α -1,4 de la pectine
AKTR - 2	Impliqué dans la biosynthèse de toxine AK
AMT	Peptide synthase/ impliquée dans la synthèse de la toxine AM
TOXC	sous-unité β d'acide gras synthase

Inspiré des auteurs Idnurm et Howlett (2001) AKT = AK-toxine ; AMT= AM-toxine ; TOXC = Toxine ; CutA= Cutinase

a. Les défenses mécaniques des plantes

Les parties externes des plantes sont protégés par des tissus *tels que l'épiderme ou le liège*, qui sont généralement recouverts de *cutine*, de *subérine* ou de *cires*.

L'une des premières réponses de défense est le dépôt rapide des polysaccharides contre les parois cellulaires, afin de former une barrière contre l'invasion par le pathogène.

Ces polysaccharides bloquent les plasmodesmes, limitant la capacité des pathogènes viraux à se déplacer de cellule en cellule.

Les polysaccharides servent également de support à la formation de la lignine dont les composants de la lignine sont toxiques pour certains pathogènes.

b. Les défenses chimique des plantes : Les plantes possèdent de puissantes défenses chimiques contre les pathogènes. Lorsqu'elles sont infectées par certains champignons et bactéries, les plantes produisent diverses molécules de défense parmi lesquelles se trouvent de petites molécules

appelées phytoalexines ainsi que des protéines plus grandes appelées *protéines PR* (liées au pathogène).

Ces phytoalexines sont toxiques pour beaucoup de champignons et bactéries. La production de phytoalexines peut également être exprimée par des blessures, des infections virales et même par certaines substances chimiques. Il existe plusieurs types de protéines PR. Certaines d'entre elles sont des enzymes qui peuvent détruire les parois cellulaires des pathogènes.

D'autres protéines PR peuvent servir des signaux d'alarme pour les cellules qui n'ont pas encore rencontré le pathogène. La réponse d'hypersensibilité associe plusieurs tactiques de défense. Les végétaux qui sont résistants aux maladies fongiques, bactériennes ou virales, doivent en général cette résistance à ce que l'on appelle la réponse d'hypersensibilité.

Au cours de cette réponse, des cellules entourant le site de l'infection microbienne produisent les phytoalexines ainsi que d'autres substances chimiques, puis meurent en laissant un « endroit mort » appelé lésion nécrotique, qui contient ce qui reste de l'invasion microbienne. Le reste de la plante n'est pas affecté par le microbe.

On se rend compte à l'heure qu'il est que toutes les plantes semblent contenir au moins une petite quantité d'acide salicylique (aspirine). Cette substance joue des rôles variés chez les plantes elles-mêmes (notamment dans la réponse d'hypersensibilité).

Les gènes de résistance (R) :

Les gènes R présentent des régions homologues comprenant des séquences répétées riches en leucine (LRR) et des sites de liaison nucléotidique (NBS), communs aux protéines végétales ou animales impliquées dans les interactions protéine-protéine et des mécanismes de transduction (McHale et al., 2006). D'autres caractéristiques structurales permettent de définir plusieurs sous-groupes : domaines « leucine zipper », sérine/thréonine kinase (Ser/Thr) ou de Toll/interleukine-1 (TIR). Ce dernier présente des homologies de séquence avec la protéine Toll de la drosophile et le récepteur de l'interleukine-1 (IL-R) de mammifère. Les protéines R perçoivent le signal émis par le parasite et coordonnent les stratégies de défense en modulant la transduction du signal. Elles semblent être localisées dans le cytoplasme, voire le noyau, et impliquées dans la reconnaissance de produits des gènes *avr*, dont l'activité nécessite une localisation intracellulaire.

Les produits des gènes R trans-membranaires possédant un domaine LRR extracellulaire confèrent la résistance à des champignons se développant dans l'apoplasme où ils libèrent leurs produits de gènes *avr*. Pour certains couples plantes-parasites, le modèle gène pour gène requiert non seulement les déterminants R et *avr*, mais également d'autres protéines hôtes

qui s'associent au binôme R/avr pour activer la résistance ; l'appellation « résistosome » a été proposée pour ce complexe protéique (Lahaye et Bonas, 2001).

Les déterminants de l'avirulence

Plus de trente gènes d'avirulence (avr) ont été isolés chez les micro-organismes et les virus. Mais leur fonction biologique n'est pas déterminée pour la plupart des parasites. D'une manière générale, les gènes avr codent soit des produits ayant une activité élicitrice directe des réponses de défense, soit des enzymes impliquées dans la synthèse d'éliciteurs. Chez les bactéries, ces gènes codent des protéines solubles intracellulaires, contrairement à celles codées par les gènes de champignons, qui sont extracellulaires. Ils ont une fonction structurale plutôt qu'enzymatique, et possèdent des domaines conservés ainsi que des domaines d'adressage nucléaire³. Le fonctionnement des gènes avr dépend de celui des gènes hrp (signifiant en anglais « hypersensitive reaction and pathogenicity »). Les protéines avr sont injectées dans le cytoplasme de la cellule végétale via un système de sécrétion. À ce stade, soit la protéine avr interagit avec la protéine de résistance R pour déclencher la RH, soit elle est transportée dans le noyau où elle reconnaît une protéine R pour activer la résistance. En l'absence de reconnaissance, elle active le transcriptome et induit le développement de la maladie.

2.1.2.2. Résistances systémiques et hormones de signalisation et de régulation de défense

Une résistance systémique s'exprime dans la plante entière pour résister non seulement à l'agresseur d'origine, mais aussi à une large gamme de parasites. Le développement d'une résistance systémique dépend d'un réseau complexe de communications intercellulaires. Une RH diffuse et atteint d'autres cellules qui déclenchent une réponse spécifique. L'acide salicylique (AS), l'éthylène et l'acide jasmonique (AJ) sont reconnus comme des signaux alertant les cellules non infectées, orientant leur métabolisme vers une résistance. La résistance systémique acquise (SAR) est contrôlée par l'AS, alors que la résistance systémique induite (ISR) implique l'AJ ou l'éthylène.

L'acide salicylique (AS)

L'AS est un composé phénolique dont la forme acétylée est un antalgique bien connu. Considéré comme une phytohormone, il joue un rôle majeur dans les mécanismes de défense des plantes. Sa production augmente localement et de manière systémique après infection par différents agents pathogènes.

Son implication dans la SAR a été démontrée par la génération de plants de tabac transgéniques et d'une autre espèce végétale du genre *Arabidopsis* exprimant le gène nahG de la bactérie *Pseudomonas putida* (*Pseudomonadaceae*) qui code une salicylate hydroxylase. Cette enzyme dégrade l'AS en catéchol, un phénol sans activité inductrice. L'AS méthylé peut conduire à l'expression de gènes de défense via une reconversion en AS. Cette molécule volatile pourrait induire des réactions de défense par voie aérienne. La relation entre l'AS et les formes réactives de l'oxygène (FRO) a été suggérée après isolement d'une catalase fixant l'AS avec une forte affinité. L'AS serait donc impliqué dans l'inhibition de la dégradation de H₂O₂, favorisant les réactions de défense H₂O₂-dépendantes. Celui-ci est considéré comme messager intercellulaire potentiel induisant la mort cellulaire et/ou la SAR.

L'éthylène

L'éthylène, C₂H₄, est une hormone volatile liée à plusieurs processus physiologiques dont la résistance des plantes (Guo et Ecker, 2004). Ses niveaux augmentent dans les cellules lors de l'infection par des parasites ou après traitements par des éliciteurs. Selon la plante, l'éthylène peut stimuler des enzymes des voies de biosynthèse de la lignine et/ou des phytoalexines. La voie de transduction de l'éthylène est relativement bien définie, notamment grâce à l'étude de mutants d'*Arabidopsis*. L'un des régulateurs des réponses à l'éthylène appartient à la famille des MAP6-kinases, ce qui suggère que ces réponses de défense soient activées via des facteurs de transcription. Cependant, le rôle de l'éthylène dans la résistance est controversé, puisque d'autres mutants d'*Arabidopsis*, insensible à l'éthylène, sont toujours résistants à une souche avirulente de bactéries du genre *Pseudomonas*.

L'ambiguïté du rôle de l'éthylène dans la défense est renforcée par le fait qu'il régule la réponse de sensibilité à des agents pathogènes virulents.

L'acide jasmonique (AJ)

L'AJ est un dérivé cyclique volatile produit à partir de 13-hydroperoxydes de l'acide linoléique ; il appartient à la famille des oxylipines. L'AJ et son ester méthylé, le méthyle jasmonate (MeJA), ne sont pas seulement impliqués dans la croissance et le développement de la plante, mais également dans la signalisation de réponses de défense. Régulateurs intra- et inter-cellulaires, ils assurent également la communication intra- et inter-plantes. Des mutants d'*Arabidopsis* qui ne peuvent pas accumuler l'AJ sont extrêmement sensibles à l'infection par le champignon du genre *Pythium* (*Pythiaceae*). À l'inverse, un pré-traitement de plantes par l'AJ augmente leur résistance vis-à-vis d'autres parasites. Le rôle de l'AJ comme molécule signal dans

la défense semble toutefois dépendre de l'espèce végétale et de la nature des réponses étudiées. Un modèle impliquant l'AJ et le MeJA dans la défense contre des insectes et des agents pathogènes a été proposé. La blessure provoquée par un insecte conduirait à la production d'un peptide, la systémine, ou d'oligogalacturonides pariétaux qui activeraient la voie de synthèse de l'AJ. Enfin, l'implication de l'AJ dans la RH a récemment été suggérée (**Fig 12**).

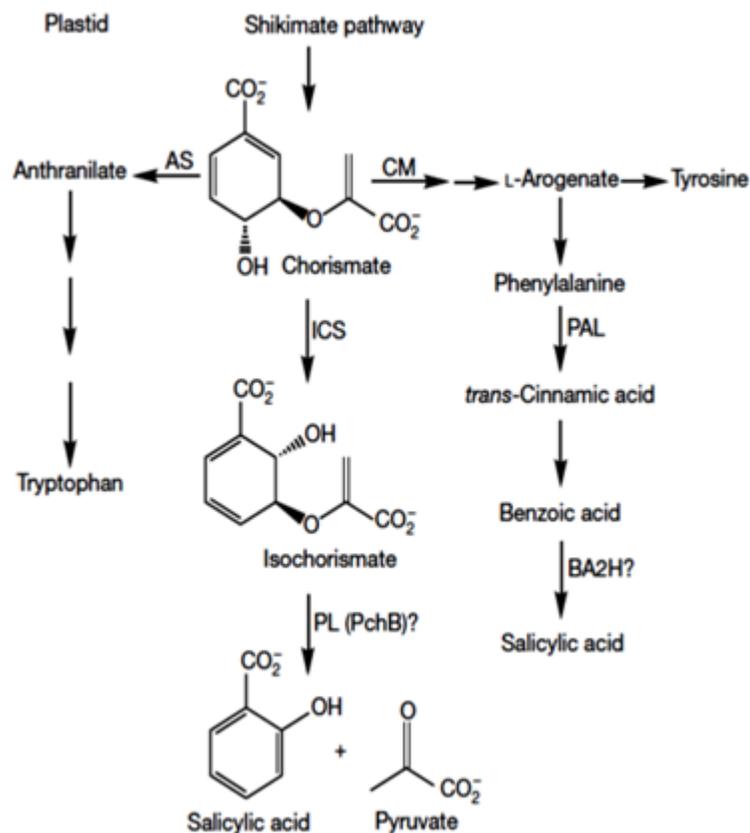


Figure 12. Différentes voies de synthèse de l'AS AS= anthranilate synthase (Wildermuth ;

BA2H= benzoic acidet al 2 hydrox ., 2001)

ylase ICS= isochorismate synthase ; CM= chorismate mutase ; PAL= phenylalanine ammonia lyase ; PL= pyruvate lyase.

2.1.3. Interaction du milieu et des êtres vivants

1-Le facteur limitant : Un facteur écologique est dit limitant lorsqu'il limite la manifestation d'un processus biologique (ex. la croissance) conditionné par plusieurs autres facteurs. La notion de facteur limitant s'applique aux éléments indispensables à la vie des êtres vivants. Un facteur écologique joue le rôle de facteur limitant lorsqu'il est absent ou réduit au dessous d'un minimum critique ou bien s'il dépasse le niveau maximum tolérable. Ex. le Bore est rare dans le sol, c'est un élément indispensable aux plantes lorsqu'il est épuisé par les plantes cultivées leur croissance s'arrête même lorsque les autres éléments sont fournis à ces plantes.

2-L'optimum écologique : Chaque organisme présente vis-à-vis des facteurs écologiques des limites de tolérance entre lesquelles se situe son optimum écologique. L'abondance de l'espèce est maximale au voisinage de son optimum écologique. Ex. Les crustacées syncarides vivent dans les eaux souterraines à températures très basses, le stade œuf est un stade très sensible, les œufs ne peuvent supporter des températures $> 13^{\circ}\text{C}$, ces crustacées sont retenus dans les eaux froides car ils sont éliminés des eaux à températures élevées où ils ne peuvent pas se reproduire.

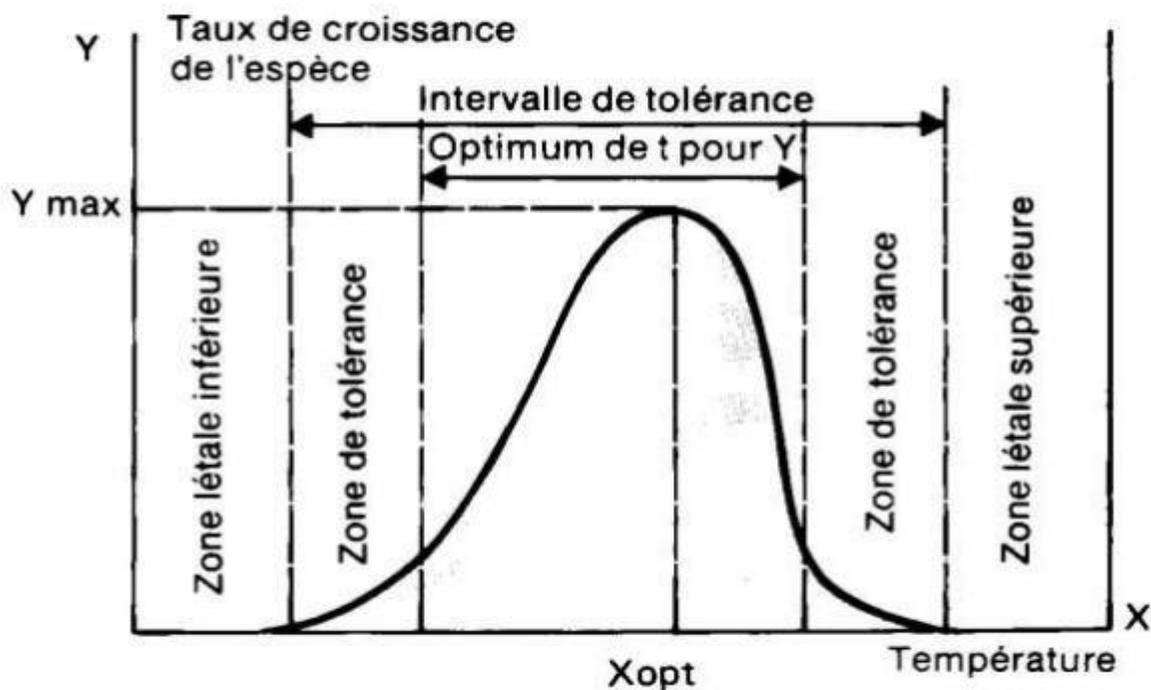


Figure. 13 Limites de tolérance des espèces en fonction de l'intensité du facteur écologique

3- Valence écologique : La valence écologique d'une espèce est la possibilité de cette espèce de peupler des milieux différents caractérisés par des variations plus ou moins grandes des facteurs écologiques. On distingue :

- **Des espèces euryèces** capables de peupler des milieux différents, ce sont des espèces à forte valence écologique comme la mouche, le pin d'Alep ou le renard

- **Ces espèces** ont une large distribution géographique elles sont dites des espèces **eurytopes**.

-**Des espèces sténoèce** qui ne peuvent pas supporter les grandes variations des facteurs écologiques, ce sont des espèces à faible valence écologiques et à distribution géographique limitées elles sont dites espèces Sténotopes comme le trématomus (poisson de l'océan glacial antarctique ne supportant qu'une eau entre -2,5 et +2 °C) et le Sapin de Numidie, arbre forestier limité à la forêt des Babors à sétif en Algérie.

Références

Claude Laberche J. 1999. Biologie végétale Ed. Dunod.

Danielle Laval-Martin et Paul Mazliak, 1995 - Physiologie végétale "Nutrition et métabolisme", volume I, Collection "Méthodes", Hermann / ISBN : 2 7056 6253 7

Epstein, E. and A.J. Bloom. 2005. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer, Sunderland, MA.

Heller R . Esnault R. Lance C. 2004. Physiologie végétale : Tome 1, Nutrition, 6e édition. Paris, Dunod , 324 p. ISBN 2100487108.

Heller, R., 1989, Abrégé de physiologie végétale, tome 1 : Nutrition en collaboration avec Esnault R. et Lance C, 4e édition refondue et augmentée, 288 p. ; tome 2 : Développement, 3e édition revue et mise à jour en 1985, 224 p. Collection "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris.

Hopkins W. Rambourg S. Evrard C-M 2003. Physiologie végétale. Paris, De Boeck, 514 p. EAN13 : 9782744500893.

Jean-Patrick LAFON. Catherine THARAUD-PRAYER. Gilles LEVY , 1998. Biologie des plantes cultivées tome 2 ed: techniques et documentation Lavoisier

Jean-François M, Christophe M, François M. 2017. Biologie végétale, Nutrition et métabolisme, 3e édition Dunod.

Prat R. 2007. Expérimentation en biologie et physiologie végétales. Paris, Hermann, Quae, 296 p. EAN13 : 9782705666903 http://biophile.free.fr/Cours_pdf/L2_PhysioV.pdf
<http://www.ebiologie.fr/cours/s/106/cours-de-physiologie-vegetale-ii>.

Le Guyader H. 1987, Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques. Biologie théorique, coll. "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris, 440 p.

Paul-André Calatayud, Jean-Pierre Garrec et Michel Nicole, 2013 Adaptation des plantes aux stress environnementaux, DOI: 10.4000/books.irdeditions.22422

Raven. Evert. Eichhorn, 2000, Biologie végétale, Debeock Université. 6ième édition.

Roger Dajoz. 2006. Précis d'écologie : Cours et questions de réflexion. 8ème édition. DUNOD. Paris.

Stéphanie Lacour, Cours de pollution atmosphérique, Ecole Nationale des Ponts et Chaussées.
Centre d'Enseignement et de Recherche sur l'Environnement Atmosphérique.

Références

Claude Laberche J. 1999. Biologie végétale Ed. Dunod.

Danielle Laval-Martin et Paul Mazliak, 1995 - Physiologie végétale "Nutrition et métabolisme", volume I, Collection "Méthodes", Hermann / ISBN : 2 7056 6253 7

Epstein, E. and A.J. Bloom. 2005. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, 2nd ed. Sinauer, Sunderland, MA.

Heller R . Esnault R. Lance C. 2004. Physiologie végétale : Tome 1, Nutrition, 6e édition. Paris, Dunod , 324 p. ISBN 2100487108.

Heller, R., 1989, Abrégé de physiologie végétale, tome 1 : Nutrition en collaboration avec Esnault R. et Lance C, 4e édition refondue et augmentée, 288 p. ; tome 2 : Développement, 3e édition revue et mise à jour en 1985, 224 p. Collection "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris.

Hopkins W. Rambourg S. Evrard C-M 2003. Physiologie végétale. Paris, De Boeck, 514 p. EAN13 : 9782744500893.

Jean-Patrick LAFON. Catherine THARAUD-PRAYER. Gilles LEVY , 1998. Biologie des plantes cultivées tome 2 ed: techniques et documentation Lavoisier

Jean-François M, Christophe M, François M. 2017. Biologie végétale, Nutrition et métabolisme, 3e édition Dunod.

Prat R. 2007. Expérimentation en biologie et physiologie végétales. Paris, Hermann, Quae, 296 p. EAN13 : 9782705666903 http://biophile.free.fr/Cours_pdf/L2_PhysioV.pdf
<http://www.ebiologie.fr/cours/s/106/cours-de-physiologie-vegetale-ii>.

Le Guyader H. 1987, Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques. Biologie théorique, coll. "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris, 440 p.

Paul-André Calatayud, Jean-Pierre Garrec et Michel Nicole, 2013 Adaptation des plantes aux stress environnementaux, DOI: 10.4000/books.irdeditions.22422

Raven. Evert. Eichhorn, 2000, Biologie végétale, Debeock Université. 6ième édition.

Roger Dajoz. 2006. Précis d'écologie : Cours et questions de réflexion. 8ème édition. DUNOD. Paris.

Stéphanie Lacour, Cours de pollution atmosphérique, Ecole Nationale des Ponts et Chaussées. Centre d'Enseignement et de Recherche sur l'Environnement Atmosphérique.