

**Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi B.B.A.
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre
et de l'Univers
Département des Sciences biologiques**

**POLYCOPIE
D'Ecophysiologie des organismes vivants.
Partie « Ecophysiologie végétale »**

Destinés aux étudiants de Master 1 : Biodiversité et Environnement

Préparé par : Dr. **Kelaleche Hizia**



1- Contraintes abiotiques de l'environnement et syndromes de stress et 2- Réponses de la plante aux stress

1. Le stress hydrique

I. Notion de stress

Le stress désigne à la fois l'action d'un agent agresseur et les réactions qu'il entraîne dans l'organisme agressé, une force qui tend à inhiber les systèmes normaux, ou encore une condition non optimale causée par un facteur qui tend à altérer l'équilibre des fonctions d'un organisme. La capacité d'un organisme à s'adapter à son environnement est d'une importance vitale, et la vie existe à travers le maintien d'un équilibre dynamique complexe de l'environnement interne appelé homéostasie qui constitue un défi constant face aux forces adverses intrinsèques ou extrinsèques appelés les agents stressants.

II. Le stress abiotique

Les stress biotiques majeurs sont la sécheresse, la salinité et le froid. Ces stress entraînent une diminution de 70% du rendement des plantes. Cette diminution du rendement est due à des altérations morphologiques, physiologiques et moléculaires.

1. Le stress hydrique

Les stress provoqués par un déficit en eau constituent une menace permanente pour la survie des plantes néanmoins beaucoup d'autres elles produisent des modifications morphologiques et physiologiques qui leur permettent de survivre dans des régions de faible pluviosité et dont la teneur en eau des sols est peu élevée.

Un stress hydrique peut se produire aussi bien sous l'effet d'un excès que d'un manque d'eau. Un exemple d'excès d'eau est l'inondation. Le stress provoqué par l'inondation est habituellement une réduction de l'apport d'oxygène aux racines. La réduction de l'apport d'oxygène limite à son tour la respiration, l'absorption de nutriments et d'autres fonctions racinaires cruciales.

Le stress provoqué par un déficit hydrique est bien plus fréquent de sorte que l'expression de stress de déficit hydrique est abrégée en stress hydrique.

II.1.1. L'effet de stress hydrique sur la physiologie de la plante

- Au niveau biologique :

Les dommages provoqués par un stress hydrique résultent de la dessiccation du protoplasme, le départ d'eau provoque une augmentation de la concentration des solutés,

lorsque le volume du protoplasme diminue entraînent à des conséquences sérieuses sur le plan structurel et sur le plan métabolique.

Le déficit hydrique provoque des lésions membranaires et rompt la structure normale de la bicouche lipidique et provoque aussi l'apparition de canaux remplis d'eau, et bordés par des groupements polaires des têtes des phospholipidiques. Autrement dit les membranes deviennent très poreuses lorsqu'elles sont desséchées

Lorsque les membranes sont réhydratées, ces canaux permettent une fuite très importante de solutés entre les compartiments ou dans l'espace extracellulaire.

-Ce type de stress qui affecte la bicouche lipidique, capable également de provoquer le déplacement des protéines membranaires, qui du fait de la fuite de solutés contribuent à une perte de sélectivité des membranes, une destruction généralisée de la compartimentation cellulaire ainsi qu'à une perte des enzymes membranaires. En plus de nombreuses études ont montré que les protéines cytoplasmiques et des organites peuvent subir d'importance pertes d'activités ou même être complètement dénaturées, lorsqu'elles sont déshydratées La conséquence de tous ces événements est une perturbation de métabolisme cellulaire lors de la réhydratation.

- Au niveau du métabolisme glucidique :

La photosynthèse est la fonction par laquelle les plantes vertes synthétisent de la matière organique, à partir du carbone minérale, du gaz carbonique dissous dans l'eau.

La photosynthèse est sensible aux stress hydrique elle peut affectée de deux manières :

- D'abord la fermeture des stomates supprime normalement l'accès du chloroplaste à un apport de dioxyde de carbone d'origine atmosphérique. Mais les effets directs de ce type de stress sur l'activité des chloroplastes provoquent une diminution de la demande en CO₂. Dont la concentration demeure relativement élevée à l'intérieur de la feuille.
- L'apparition dans les cellules de potentiels hydrique faible intervient directement sur l'intégrité de la machinerie photosynthétique par ce que l'eau joue un rôle très important ; c'est un donneur primaire d'électrons pour le PSII.

L'intensité de la photosynthèse qui est la voie de la synthèse glucidique diminue dans des conditions de stress hydrique et peut même s'annuler s'il devient sévère. Donc la fermeture des stomates et la diminution de l'apport de CO₂ imposent une diminution considérable de la photosynthèse et par conséquent une réduction dans le métabolisme glucidique.

D'un autre côté les potentiels hydrique faibles réduisent la pression de turgescence des cellules foliaires entraînant ainsi une réduction de l'étalement des feuilles. Donc un cas de stress hydrique prolongé provoque la diminution de la surface foliaire.

II-1-2-Réponses des plantes aux stress hydrique

Les plantes souvent soumises à de graves déficits hydrique dues à une chute brutale de l'humidité ou à une augmentation de température , quand l'air chaud et sec souffle dans leurs environnement , il peut en résulter une augmentation spectaculaire du gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air environnant par conséquent l'intensité de transpiration augmente . Un accroissement du gradient de pression de vapeur augmentera également le dessèchement du sol . comme l'évaporation se produit à la surface du sol , l'arrivée d'une masse d'air sèche à des conséquences importantes sur l'absorption d'eau par les plantes qui possèdent des racines superficielles.

Généralement les plantes répondent à de graves déficits hydriques en fermant leurs stomates de façon à régler la perte d'eau par la respiration des feuilles sur la vitesse d'absorption d'eau par les racines et par conséquent assure un équilibre hydrique à l'intérieur de la plante.

1-Equilibre du bilan hydrique

Le rôle essentiel du stomate est de permettre l'entrée de CO_2 dans la feuille afin de permettre le déroulement de la photosynthèse, alors que simultanément il doit éviter une perte excessive d'eau. En ce sens les mouvements de l'ouverture et la fermeture du stomates ont une fonction dans l'homéostasie puisqu'ils interviennent dans la stabilité de l'environnement interne de la feuille et la teneur en eau dans la plante.

Divers techniques comprenant des microsondes électroniques ainsi que des méthodes histochimiques spécifiques du K^+ ont confirmé que le contenu en K^+ des cellules de gardes de stomates fermés était faible comparé à celui des cellules annexes et des cellules épidermiques voisines . Lors de l'ouverture du stomates , de grandes quantités de K^+ migrent des cellules annexes et cellules épidermiques voisines vers les cellules de garde , par conséquent , il est admis que l'accumulation de K^+ dans les cellules de garde constitue le mécanisme général d'ouverture du stomate.

Chez toutes les plantes pratiquement étudiés jusqu'à présent qu'elles croissent dans des habitats désertiques, tempérés ou tropicaux , il a été montré que l'ouverture et la fermeture des stomates répondent à l'humidité ambiante . A la différence de cellules épidermiques qui les entourent , les cellules de gardes ne sont pas recouvertes d'une cuticule épaisse . Par conséquent les cellules de gardes perdent l'eau directement dans l'atmosphère . Si la vitesse de la perte d'eau par évaporation devient supérieur à la vitesse de fourniture d'eau par les cellules du mésophylles sous-jacentes , les cellules de garde et ostiole du stomate se fermera . Donc , les cellules de gardes peuvent répondre directement au gradient de

pression de vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère . La fermeture directe du stomate suite à une évaporation directe de l'eau des cellules de gardes est appelé fermeture hydropassive ; n'existe pas d'intervention métabolique.

- La fermeture des stomates pour maintenir l'équilibre du bilan hydrique dans la plante dans des conditions de déficit hydrique est également régulé par des processus hydroactifs ; la fermeture hydroactif est sous la dépendance du métabolisme et implique essentiellement une orientation des flux ioniques qui provoquent l'ouverture .

Cette fermeture active est déclenché par l'abaissement du potentiel hydrique dans les cellules du mésophylles , elle semble impliquer l'intervention de l'acide abscissique (ABA) , ainsi que d'autres hormones. Depuis la découverte de l'ABA à la fin des années 1960 il a été établie qu'il joue un rôle important dans la fermeture des stomates suite à un stress hydrique, augmentation de sa synthèse permet de prolonger la fermeture et par conséquent réduire les pertes d'eau par transpiration

2-L'ajustement osmotique

Une autre réponse forte que de nombreuses plantes apportent aux stress hydrique consiste en une diminution de potentiel osmotique provoqué par l'accumulation de solutés . ce processus est appelé ajustement osmotique . Alors qu'une certaine augmentation de concentration en solutés pourrait être considéré comme résultant de la déshydratation de la cellule est de la diminution de son volume , l'ajustement osmotique se rapporte spécifiquement à une augmentation nette de la concentration de solutés provoquée par des processus métaboliques déclenchés par le stress .

L'ajustement fait diminuer le potentiel hydrique qui devient donc plus négatif , permettant ainsi de maintenir le mouvement d'eau vers les feuilles et par conséquent leurs turgescences.

-Lors de l'ajustement osmotique , les solutés s'accumulent lentement et l'établissement du potentiel osmotique qu'en résulte ,est relativement faible . Le rôle des solutés dans le maintien du turgescence à des potentiels hydrique relativement bas , représente néanmoins une forme importante de l'acclimations des plantes aux stress hydrique , l'ajustement osmotique peut aussi jouer un rôle important en aidant des feuilles partiellement flétries à redevenir turgescences lorsque l'apport d'eau reprend en aidant la feuille à maintenir sa turgescence , l'ajustement osmotique permet aux plantes de garder leurs stomates ouvertes et prélever du CO₂ pour effectuer leur photosynthèse dans des conditions de stress hydrique modérés.

-Les solutés qui participent à l'ajustement osmotique , comprennent une série d'ions inorganiques (particulièrement K⁺) , des glucides et des AA, un acide aminés particulièrement sensible au stress est la proline , un grand nombre de plantes synthétisent

dans leurs feuilles de la proline à partir de glutamine , le sorbitol (u poly alcool) , et la bétaine sont d'autres solutés qui s'accumulent chez certains espèces dans des conditions de stress.

3-Régulation hormonale

Habituellement, l'effet exercé par un potentiel hydrique faible est attribué à une perte de turgescence des cellules de zones en croissances . Donc l'un des premiers effet provoqués par ce type de stress est une réduction de la croissance végétative qui est colorée par des doses précises en hormones . Donc les plantes s'orientent vers la synthèse des hormones qui favorisent l'adaptation aux conditions inhabituelles pour éviter et résister aux différents types de stress.

2-STRESS SALIN

2-1. La salinité du sol :

Plusieurs auteurs ont défini la salinité des sols comme étant la présence de concentration excessive de sels solubles, ou lorsque les concentrations en Na, Ca, Mg sous formes de chlorures, carbonates, ou sulfates sont présentes en concentrations anormalement élevées.

La salinité est actuellement un des facteurs qui affectent en grande mesure la fertilité et la productivité des sols, en diminuant le rendement des cultures, en particulier dans les zones méditerranéennes ou biens dans celles où les cultures dépendent de l'irrigation. Elle constitue un facteur limitatif majeur de la productivité agricole, ces charges en sels soumettent les plantes à un stress permanent.

2-2. Origine des sols salés :

la salinisation d'un milieu, implique la présence d'une source de sels qui peut être naturelle, dénommée primaire, et une salinisation anthropique, généralement liée à l'irrigation, que l'on appellera secondaire.

2-2.1. Salinisation primaire :

La Salinisation primaire liée à la présence naturelle relativement concentrée de sels à travers un long processus naturel de dégradation des roches salines et des apports éoliens des sels des mers et océans.

2-2.2. Salinisation secondaire :

Le phénomène de la salinisation secondaire lié à l'irrigation constitue une menace particulièrement grave mais très difficile à évaluer de manière correcte.

Cette salinisation liée à l'irrigation se traduit par une accumulation de sels avec des effets sur les propriétés chimiques, physiques (dispersion des argiles, instabilité de la structure) et biologiques (effet sur le développement des plantes par la pression osmotique

2-3. Le stress salin :

Le stress salin est défini comme une concentration excessive en sel. Le terme stress

salin s'applique surtout à un excès des ions, en particulier Na^+ et Cl^- (**Hopkins, 2003**). La salinité des sols constitue l'un des principaux stress abiotiques limitant la croissance des plantes cultivées. Cette salinité peut être naturelle ou induite par les activités agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation de certains types d'engrais.

2-4. L'effet de la salinité

2-4-1-sur la physiologie de la plante :

La salinité est l'un des facteurs limitant pour la croissance des plantes. Les effets de la salinité sont : l'arrêt de la croissance, le dépérissement des tissus sous forme de nécroses marginales, suivi par une perte de turgescence, par une chute des feuilles et finalement par la mort de la plante. La salinité provoque le plus souvent un retard dans le développement et d'une manière générale la hauteur, le diamètre des tiges des différentes espèces, ainsi que la grosseur des fruits,.

2-4.2. Effet de la salinité phénologie

a- sur la germination :

Le stade plantule est le plus altérable dans le cycle de vie de la plante, et c'est la germination qui détermine le temps et le lieu pour que la croissance de la plantule ébauche. Ce stade de germination est souvent limité par la salinité du sol et se montre le plus sensible que les autres stades.

les semences répondent au stress salin, en réduisant le nombre total des graines germées et en accusant un retard dans l'initiation du processus de la germination. Parmi les causes de l'inhibition de la germination en présence de sel, la variation de l'équilibre hormonal.

b. Effet de la salinité sur la croissance et le développement :

La réponse immédiate du stress salin est la réduction de la vitesse de l'expansion de la surface foliaire et cette expansion s'arrête si la concentration du sel augmente le stress salin résulte aussi dans la diminution de la biomasse sèche et fraîche des feuilles, tiges et racines.

2-4.3. Effet de la salinité sur la biochimie de la plante :

Dans les conditions salines, il y a un changement dans le modèle d'expression des gènes et des changements qualitatifs et quantitatifs dans la synthèse. Le stress salin induit une perturbation de la composition lipidique et protéique au niveau de la membrane cellulaire, affectant ainsi sa stabilité.

la proline est l'acide aminé le plus caractérisé des plantes soumises au stress salin. L'importance de la proline comme indicateur aux agressions semble jouer un rôle dans le maintien des pressions sol-vacuole, mais aussi dans la protection des membranes et des systèmes enzymatiques, ainsi qu'un régulateur de pH.

.

2-4.4. Effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote :

La nitrification est aussi touchée par la salinité. En effet, la vitesse d'oxydation

biologique de l'ammonium est ralentie en fonction du degré de salinité dans le sol ; il est de même de la vitesse d'apparition des nitrates NO_3^- , l'oxydation de l'ammonium est totalement inhibée en présence de salinité excessive, et il n'y a pas apparition de nitrate NO_3^-

2-4.5. Les effets de la salinité sur le rendement des plantes :

Les effets de la salinité se manifestent principalement par une diminution de la croissance de l'appareil végétatif, caractérisé par la faible ramification, le faible diamètre des organes, le nombre réduit des noeuds et les réductions du nombre des feuilles et de la longueur de la tige et par conséquent l'augmentation du rapport racine/tige. Une baisse des poids de matière fraîche et sèche.

La salinité provoque le plus souvent un retard dans le développement et d'une manière générale la hauteur, le diamètre des tiges des différentes espèces, ainsi que le gosseur des fruits, diminues d'une façon importantes avec l'augmentation de la salinité.

2-5. la repense de la plante au stress salin :

Deux grandes stratégies de résistance au sel étaient connues chez les plantes : limiter l'entrée de sodium au niveau des racines ou séquestrer le sodium au niveau des feuilles . La tolérance de la salinité est l'habilité des plantes à croître et compléter leur cycle de vie sur un substrat contenant une forte concentration de sel soluble. Les plantes développent un nombre important de mécanismes biochimiques et cellulaires pour faire face au stress salin.

2-5.1. La régulation ionique et compartimentation :

2-5.1.1. La compartimentation vacuolaire :

Consiste à évacuer du cytoplasme les ions Na^+ en excès vers la vacuole afin d'éviter leur effet toxique et inhibiteur à l'encontre des processus enzymatiques.

Ce mécanisme de compartimentation vacuolaire est assuré par l'action d'un antiport vacuolaire sodium/proton (Na^+/H^+) dont l'énergie est fournie par les pompes à proton ATPases.

Mais en réalité, du fait de l'existence des autres cations dans la cellule, l'accumulation de sodium dans la vacuole est réalisable contre son gradient de concentration seulement 4 à 5 fois plus élevé. Ainsi, grâce à ce processus de compartimentation de sodium au sein de la vacuole, la cellule parvient à maintenir une faible concentration de sodium dans le cytoplasme, minimisant ainsi son effet toxique, et d'autre part, l'augmentation concomitante de la concentration de sodium dans la vacuole va engendrer une forte pression osmotique qui va favoriser l'absorption d'eau et donc améliorer la turgescence des cellules

2-5.1.2. Exclusion des ions toxiques :

L'autre stratégie permettant aux plantes de survivre en condition de stress salin consiste à exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les

plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique. La régulation qualitative et quantitative du transport des ions permet de maintenir la concentration ionique dans une gamme de valeurs compatibles avec un métabolisme cellulaire normal. L'exclusion commence avec la sélectivité de la membrane racinaire, ce qui peut résulter d'une réduction de la perméabilité passive, de la présence de transporteurs sélectifs et d'un transport vers le milieu extérieur des ions déjà absorbés.

2-5.2. Ajustement osmotique et solutés compatibles dans les plantes

L'ajustement osmotique est un processus par lequel le potentiel hydrique de la plante peut être diminué sans être accompagné d'une baisse de la turgescence. On définit l'ajustement osmotique comme une accumulation active de solutés par la plante en réponse au déficit hydrique croissant dans le sol et/ou la plante, en maintenant la turgescence ou en réduisant le taux de perte de celle-ci, comme réponse à la baisse du potentiel hydrique. L'ajustement osmotique se produit alors à travers une compartimentation d'ions toxiques loin du cytoplasme dans la vacuole et/ou à travers l'accumulation de solutés organiques, tel que les solutés compatibles dans le cytosol.

Pour adapter l'équilibre ionique dans la vacuole, le cytoplasme accumule des composés de petite masse moléculaire nommés solutés compatibles parce que le point commun chez ces derniers est que ces composés peuvent être accumulés à des taux élevés sans perturber la biochimie intracellulaire. Ces solutés compatibles comprennent principalement :

2-5.2.1. La proline :

Les teneurs en proline s'accroissent rapidement chez de nombreuses mono- ou dicotylédones soumises à un stress salin.

La proline agit en tant que composé soluble compatible dans l'ajustement osmotique pouvant atteindre de fortes concentrations sans exercer d'effet toxique comme le cas des ions.

2-5.2.2. La glycine bêtaïne :

Les glycines bêtaïnes qui ont la particularité d'être méthylées, sont issues soit de la proline, soit d'autres acides aminés. Elles interviennent au niveau de l'ajustement osmotique, de l'osmoprotection et de la protection des enzymes. Elle joue une fonction vitale dans la protection des membranes thylakoïdes et par conséquent dans le maintien de l'efficacité photosynthétique.

2-5.2.3. Sucres et dérivés :

Plusieurs études physiologiques ont démontré que l'accumulation des sucres et des polyols, principalement suite à l'hydrolyse de l'amidon

L'augmentation de la concentration des polyols entraîne une augmentation du potentiel osmotique du cytoplasme, ce qui permet une plus grande compartimentation de sodium dans la vacuole. De plus, ces polyols agissent tant qu'osmoprotecteurs des membranes et des protéines,

2-5.3. Induction des hormones végétales :

La concentration élevée du sel déclenche une augmentation dans les taux des hormones végétales, comme l'ABA et les cytokinines. L'acide abscissique est responsable de l'altération des gènes induits par le stress salin. Il s'est avéré que l'ABA vient alléger l'effet inhibiteur du NaCl sur la photosynthèse, la croissance et la translocation des assimilats. L'ABA favorise la fermeture des stomates en changeant le flux des ions dans les cellules de gardes sous les conditions de stress salin. Il a été démontré que l'augmentation de l'absorption de Ca^{2+} est liée à l'augmentation de l'ABA dans le cas du stress salin et donc contribue au maintien de l'intégrité membranaire en

3- STRESS THERMIQUE

La sensibilité des plantes aux T extrême est très variable, certaines sont tuées par des baisses T, alors que d'autres acclimatées, sont capables de survivre au au gel à des dizaines de degrés inférieur de 0, mais chaque plante possède une T optimale de croissance et de développement qui ne peuvent se dérouler qu'entre des limites supérieures et inférieures, lorsque la T diminue de cette gamme : la croissance diminue et au delà elle s'annule

Surtout la T est variable durant la nuit et le jour et durant la saison et l'année, les plantes soumises à des écarts de T identiques donc la façon dont les plantes répondent à des températures excessives, nous classons trois types de T extrême qui peuvent causer des dégâts aux plantes: le froid, le gel, les T élevées.

3-1- Stress de froid

- 1- Stress au froid : Des plantes en particulier celles originaires de régions à climat chaud, sont endommagées par une exposition à des T basses mais supérieure de 0°C ex: des plantes comme le maïs, la tomate, le concombre, le cotonnier et le bananier. sont sensibles à des T inférieures à 10 ou 15°C, même certaines espèces des régions tempérées comme le pommier, la pomme de terre et l'asperge, présentent des lésions à des T légèrement supérieures à 0°C de (0 à 5°C).

Les signes de lésions externes:

Les signes de lésions extrêmes peuvent porter plusieurs formes, qui dépendent de l'espèce et de son âge, ainsi que de la durée de l'exposition au froid. De jeunes

plantules présentent des signes de réduction de la croissance des feuilles, de flétrissement et de chlorose. dans des cas extrêmes il apparait un brunissement et des zones des tissus morts (nécroses) et /ou la mort de la plante peut s'ensuivre. Chez certaines plantes le développement de l'appareil reproducteur est particulièrement sensible aux basses T, ex: une exposition de la plante de riz au froid, au moment de l'anthèse (ouverture des fleurs), entraîne la stérilité des fleurs.

Les signes de lésions internes:

Les symptômes des dommages causés par le froid sont le reflet d'un dysfonctionnement de toute une série de métabolismes, comme l'arrêt des mouvements de cyclose, la réduction de respiration, de la photosynthèse et de la synthèse protéique et une altération des profils de synthèse protéique, il semble en effet que dans les organes sensibles au froid peu de réactions biochimiques cellulaires ne soient pas touchées après une exposition au froid, dans les plantules sensibles au froid les T basse provoquent des modifications réversibles de l'état physique des membranes cellulaires; par conséquent le froid provoque des modifications des propriétés physiques des lipides et sur leurs effets sur le fonctionnement des membranes.

Les plantes qui sont sensibles aux basses T ont tendance à posséder une proportion importante d'acides gras saturés et par conséquent une T de transition élevée, dans les membranes mitochondriales d'une plante sensible au froid comme *vigna radiata* par exemple, la T de transition est de 14°C, les plantules de *vigna radiata* poussent mal en dessous de 15°C les espèces résistantes au froid ont au contraire, tendance à renfermer une proportion d'acides gras insaturés plus faible et par conséquent une T de transition plus basse, durant l'acclimatation au froid.

La proportion d'acides gras insaturés augmente et la température de transition diminue

L'effet net provoqué par le passage de la membrane de l'état liquide à l'état semi cristallin à des T basses, est similaire aux effets solutés, de plus l'assemblage des protéines qui constituent les systèmes respiratoires, les photosystèmes et les autres systèmes métaboliques localisés dans les membranes est déstructuré. Les membranes des plantes résistantes au froid ou acclimatées, sont capables de demeurer fluides à des températures plus faibles et par conséquent de protéger ces fonctions cellulaires essentielles contre un endommagement.

3-2- stress par le gel

Le stress provoqué par le gel est fréquemment rencontré chez les arbres et les plantes des régions tempérées, une espèce de mélèze survit dans la plupart des forêts de Sibérie (-65, -70).

La tolérance au gel est importante en agriculture, en effet la capacité à résister aux gelées printanières tardives automnales précoces peut conditionner le succès d'une culture. Afin de bien comprendre comment les plantes s'acclimatent à des T aussi basses il est utile de d'abord comprendre comment et où le gel survient dans les plantes et comment il provoque des dommages.

C'est la formation de glace et non pas la basse T en soi qui endommage les cellules végétales, des tissus déshydratés comme des graines ou des spores de champignon, par exemple peuvent résister sans dommages à des T proches de 0 absolu, de plus même des cellules totalement hydratées et non résistantes, peuvent survivre à une **congélation très rapide** comme lors d'une immersion dans l'azote liquide (-196 C°), ceci résulte d'une vitrification de l'eau, ce qui signifie que l'eau se solidifie sans former de cristaux de glace ou alors provoquer un dommage mécanique aux structures cellulaires, afin de pouvoir survivre, il est indispensable que toutes les cellules soient réchauffées simultanément, de façon à empêcher la formation ou le grossissement de cristaux de glace, lorsqu'elles reviennent à une T normale, le stockage dans l'azote liquide, appelé Cryoconservation est communément utilisé pour conserver des spores de champignon ou du sperme à des fins d'insémination artificielle.

Si la vitesse de congélation des cellules est faible, disons moins de 100/min de la glace se formera à l'extérieur des protoplastes, là où l'eau est la plus pure, l'eau du protoplasme migrera hors de la cellule et s'agglomèrera aux cristaux de glace extracellulaire, la glace qui est à l'extérieur des cellules végétales ne les tue pas et les tissus peuvent être réchauffés normalement sans dommage, à des vitesses de congélation intermédiaires (entre 10 et 100 Co) les cristaux de glace se forment dans les protoplastes, la formation de glace à l'intérieur des cellules provoque la rupture des structures cellulaires fines et entraîne la mort.

L'analyse thermique de la congélation:

Une façon commode de mesurer la congélation dans des tissus ligneux est l'analyse thermique, qui consiste à mesurer la chaleur dégagée (la chaleur latente de fusion) lorsque la glace se forme, l'analyse thermique s'effectue en insérant une petite sonde constituée d'un thermocouple, sous l'écorce d'un rameau ligneux humide. Habituellement un second thermocouple est inséré dans un échantillon d'un tissu ligneux sec, qui sert de témoin, la T de l'échantillon est enregistrée pendant que la T ambiante diminue de façon constante, le résultat de l'analyse thermique est représenté par une courbe de la T de l'échantillon en fonction de celle de l'air ambiant comme l'illustre (fig)/ Notez qu'au début, l'échantillon se refroidit atteignant des T nettement inférieures au point de congélation de l'eau sans qu'il n'y ait formation apparente de glace.

Cette propriété de ne pas former de glace à des T inférieures au point de congélation de l'eau, appelée Surfusion.

Premier exotherme : Environ de -6 à -8 Co on observe un accroissement brutale de la température de l'échantillon. Cette augmentation est appelé Exotherme correspond à la formation de glace dans l'espace apoplasmique c'est-à-dire le gel de l'eau extracellulaire des éléments et des espaces intercellulaires dans le cortex. L'écorce, le phloème. La glace se forme d'abord dans l'apoplasme parce que l'eau qu'il renferme. Contient relativement peu de solutés et son point de congélation n'est inférieur que de quelques dixième de degrés à celui de l'eau pure.

Second exotherme : comme la pression de vapeur de la glace est beaucoup plus basse que celle de l'eau liquide à la même T, la formation de glace dans l'apoplasme engendre un gradient de pression de vapeur entre l'apoplasme et les cellules environnantes, l'eau du cytoplasme, qui n'est pas gelée, migrera le long de ce gradient de la cellule vers l'apoplasme ou elle contribue à l'accroissement de la taille des cristaux de glace qui y sont présents il en résulte l'apparition d'un second exotherme.

La migration continue d'eau vers l'espace apoplasmique a deux conséquences importantes, d'abord la perte d'eau entraîne une augmentation de la concentration en solutés du cytoplasme, provoquant ainsi un abaissement de son point de fusion de 1 à 2 Co. ensuite la migration d'eau dans l'apoplasme provoque une déshydratation progressive du protoplasme en l'absence de formation de glace dans la cellule, les effets du stress provoqué par le gel deviennent donc très semblables à ceux provoqués par un stress hydrique.

Troisième exotherme: un troisième exotherme de basse T s'observe sur la courbe, représente la formation de glace intracellulaire.

L'acclimations des tissus ligneux:

les arbres et les arbustes à feuille caduque des régions boréales, comme le bouleau à papier, le peuplier tremble (Populus tremuloides) et le saule (salix sp). -Tous rencontrés jusqu'au cercle arctique- survivent parce qu'ils sont capables de s'acclimater à des T d'hivernales inférieures à la T de solidification de l'eau, durant leur période normale de croissance, ces plantes subiront des dommages ou même la mort si elle exposées au gel. Même un léger gel au printemps ou en été peut être l'étal pour des plantes qui sont en croissance active. Pourtant des tiges acclimatées de ces espèces peuvent survivre à des T de -196Co (T de l'azote liquide) sans dommage apparents, les tiges acclimatées de ces espèces ne sont pas sujettes à la surfusion accentuée et ne montrent pas le 3eme exotherme à basse T.

L'acclimations des organes ligneux au stress de gel est un phénomène commun dans la nature, mais le mécanisme précis de l'acclimations n'est pas bien compris, nous avons que l'acclimations des tissus ligneux s'effectue en deux étapes distinctes

Elle commence en automne lorsque la croissance décline mais avant que les feuilles n'aient commencé à entamer leur sénescence et ne tombent la première étape de l'acclimations est induite par les jours courts et semble être sous le contrôle du phytochrome, a ce stade l'acclimation peut être inhibée par des jours longs et des gelée précoces , la 1ere étape implique la synthèse, dans les feuilles d'un facteur inducteur d'endurcissement qui ensuite exporté dans les tige qui survivent à l'hiver. l'identité de ce facteur n'est pas connue, même si sur la base d'études effectuées sur des espèces herbacées on pense que ABA pourrait intervenir.

La 2eme stade de l'acclimation est déclenché par l'exposition des organes qui survivent à l'hiver. Aux T basses qui correspondent à la première gelée . a ce stade de nombreuses modifications métabolique ont été observées. des augmentations de la concentration de phosphates organiques et la conversion de l'amidon en glucides simples se produisent. des glycoprotéines s'accumulent et le protoplasme devient généralement plus résistant à la déshydratation. Des cellules complètement acclimatées résistant à la déshydratation, des cellules complètement acclimatées résistent à des T nettement inférieures à celles rencontrées habituellement dans la nature.

Acclimation au gel des tissus des plantes herbacées:

En cours de ces dernières années les recherches sur l'acclimation au froid s'est focalisé sur les plantes herbacées. L'acclimation au basses T exige de l'énergie produite par la lumière et la photosynthèse et implique apparemment des modifications de l'expression génique. Durant l'acclimations la synthèse protéique augmente et des modifications du profil des synthèse protéiques interviennent. Huites nouvelles protéines apparaissent lors de l'acclimation de la luzerne et trois lors de celles l'épinard, toutes proviennent de la traduction de nouveau ARN m.

Il existe de bonnes raisons de penser que l'ABA pourrait être impliqué dans l'acclimation d'organes des plantes herbacées.

Un accroissement de la concentration d'ABA endogène a été observé durant l'acclimation de plusieurs espèces et l'ampleur de l'augmentation et plus importante chez les variétés tolérante que chez les variétés sensibles au froid. De plus des niveaux élevés de tolérance peuvent être induits par une application d'ABA sur des plantes entières. chez des plantules intactes de luzerne comparée à un traitement normale d'acclimation par le froid, une application d'ABA exogène peut augmenter leur survie de 50 0à 60 %. L'ABA induit également la synthèse de nouvelles protéines chez la

luzerne, certaines des protéines induites sont spécifiques du traitement par l'ABA, mais certaines sont induites à la fois par un traitement par le froid et par l'ABA.

3-3- Stress de température élevée(stress des hautes températures)

3-3-1- Introduction

La température est l'un des principaux facteurs qui conditionne la productivité des plantes. Les plantes qui poussent dans des régions désertiques et dans des régions cultivées semi-arides sont soumises à des températures élevées en même temps qu'à des niveaux de radiations élevées, à des faibles humidités du sol et à des intensités potentiellement élevées de la transpiration.

3-3-2- Les effets de stress des hautes températures

✓ Effet sur les membranes et les enzymes

Les structures des macromolécules et les forces de cohésion assurant leur édifice et leur assemblage sont profondément modifiées par des variations de températures. Ceci concerne principalement les protéines et les lipides.

Les modifications d'activités enzymatiques peuvent concerner les enzymes solubles du cytoplasme, du stroma ou de toute solution colloïdale remplissant un compartiment cellulaire, mais aussi les enzymes fixés aux membranes.

✓ Effet sur la photosynthèse

L'assimilation photosynthétique du CO₂ chez les plantes supérieures s'annule généralement lorsque la température atteint 45-50°C. Parmi les causes possibles expliquant cette inhibition, la destruction des membranes cellulaires, une perte de la compartimentation cellulaire peut en effet inhiber le déroulement des grandes fonctions métaboliques. Il est vite apparu que la synthèse des chlorophylles était inhibée par la chaleur. Ainsi la synthèse de chlorophylle totale (a et b) est inhibée de 70% environ chez des plantules étiolées de concombre mises à la lumière dans une chambre de culture à 42°C.

✓ Changements structuraux au niveau de la membrane Thylacoïdienne

L'exposition de matériel végétal aux températures élevées a démontré des perturbations fonctionnelles et structurelles irréversibles à la membrane thylacoïdienne.

L'exposition à des températures élevées perturbe la structure du thylacoïde en diversifiant directement ou indirectement les protéines membranaires, en perturbant l'organisation lipidique et en déstabilisant les interactions lipide-protéine.

✓ Effet sur la transpiration

Le stress thermique par les hautes températures se trouve fréquemment associé au déficit hydrique, non seulement parce que les périodes chaudes sont souvent sèches, mais aussi à cause de l'augmentation de la transpiration. La température agit sur l'évaporation de l'eau cellulaire. Son augmentation entraîne l'ouverture des stomates et donc une augmentation de la transpiration.

✓ **Effet sur la respiration**

L'action de la température sur la respiration est analogue à celle que l'on rencontre pour tous les phénomènes métaboliques, avec une montée sensiblement grande de 0 à 40°C ou 50°C puis une brusque baisse qui traduit la dénaturation des protéines.

✓ **Autres effets**

L'élévation des températures entraîne généralement des modifications diverses, on peut citer:

- Le raccourcissement des cycles de végétation par diminution du temps disponible pour mettre en place la production ;
 - La diminution de la durée de croissance et de maturation des organes récoltables (exp : les graminées, légumineuses) ;
 - Le réchauffement favorise le développement de maladies cryptogamiques...etc;
 - Une réduction significative de la production de biomasse totale, concomitante à une réduction de la croissance en diamètre et en hauteur des tiges;

3-3-3- Réponses des végétaux face au stress des hautes températures :

De nombreuses plantes évitent la surchauffe en faisant adopter une position plus verticale aux feuilles, comme le cas des graminées, en provoquant l'enroulement des feuilles le long de leur grand axe. D'autres adaptations morphologiques comprennent la production de poils foliaires (pubescences) et de surfaces cireuses qui réfléchissent la lumière réduisant de ce fait l'absorption d'énergie, ou la production de feuilles plus petites et fortement découpées qui réduisent la couche d'air limite et permettent une perte maximum de chaleur par convection ou conduction (Hopkins, 2003). A coté de ces adaptations morphologiques, les plantes ont mis au point plusieurs mécanismes qui leur permettent de tolérer les hautes températures. Il existe quatre aspects majeurs de thermotolérance:

- (1) la dépendance thermique aux niveaux biochimique et métabolique;
- (2) la tolérance thermique en relation avec la stabilité membranaire;
- (3) la thermotolérance induite par une augmentation graduelle de température vis-à-vis de la production de protéines contre le choc thermique;
- (4) la photosynthèse et la productivité pendant un stress thermique élevé.

3-3-1-La stabilité thermique des membranes cellulaires

Une lésion aux membranes due à un stress soudain de chaleur peut provenir soit de la dénaturation des protéines membranaires soit de la fonte des lipides membranaires qui conduit à la rupture des membranes et à la perte du contenu cellulaire. Le stress thermique peut être oxydant. La peroxydation des lipides membranaires, un symptôme de

lésion cellulaire, a été observée à haute température. La synthèse renforcée d'un antioxydant par les tissus végétaux peut accroître la tolérance cellulaire à la chaleur mais aucun anti-oxydant de la sorte n'a été identifié de façon positive.

3-3-2– Les protéines du choc thermiques” Heat shock protéines”

La réponse à la chaleur se traduit par la production de protéines spécifiques que l'on appelle les « heat shock proteins » ou HSP. Le terme protéine de choc thermique désigne un groupe de protéines dont l'expression est augmentée suite à un stress, le premier de ces stress décrit étant le choc thermique. Elles sont généralement appelées selon l'abréviation anglaise HSP pour “Heat Shock Protein”. Elles sont classées selon leur masse moléculaire (en kDa) et l'on distingue selon Macario et al, 1999:

- HSP100 (Clp), les HSP90 (HtpG) 100 kDa ou plus,
 - HSP70 81-99kDa,
 - HSP60 65-80kDa,
 - HSP40 petites HSP 55-64kDa,
 - (sHSP) de faible masse moléculaire entre 35-54kDa (Low Molecular Weight HSP: LMW HSP).

***Accumulation des HSP chez les végétaux au cours d'un stress thermique**

Une corrélation entre la synthèse et l'accumulation de HSPs et la tolérance à la chaleur suggère, Une hypothèse est que la HSP70 participe aux réactions du déroulement ou d'assemblage/désassemblage d'une protéine dépendante de l'ATP et qu'elles empêchent la dénaturation protéinique pendant le stress.

D'autres HSPs ont été associées à des organelles particulières telles que les chloroplastes, les ribosomes et les mitochondries.

Toutefois des hypothèses ont été avancées : les protéines HSP 70 et HSP 90 joueraient un rôle dans la structure et l'assemblage des protéines au sein du cytoplasme et du réticulum endoplasmique ces protéines peuvent, d'autre part, participer au réassemblage des structures cellulaires endommagées par le choc de température.

4-Polluants atmosphériques.

Introduction

Les cultures agricoles peuvent être lésées par l'exposition à des concentrations élevées de polluants atmosphériques. Les dommages peuvent aller de marques visibles sur le feuillage à la mort prématurée du plant en passant par un ralentissement de croissance et une baisse de rendement. L'apparition et la gravité des dommages dépendent non seulement de la concentration du polluant en cause, mais aussi d'un certain nombre de facteurs dont la durée de l'exposition au polluant, l'espèce végétale affectée et son stade de croissance. Différents facteurs environnementaux influencent

aussi l'accumulation du polluant, la prédisposition des végétaux et la plus ou moins grande sensibilité ou résistance qu'ils affichent.

Problèmes de pollution de l'air

on peut généralement regrouper les polluants atmosphériques nuisibles à la végétation en deux catégories : les polluants locaux et les polluants de fond. Les polluants locaux proviennent de sources ponctuelles; leurs effets se manifestent dans une zone bien délimitée où la végétation est soit endommagée, soit contaminée. Les polluants locaux les plus courants sont l'anhydride sulfureux, les fluorures, l'ammoniac et les particules. Les polluants de fond sont essentiellement des « oxydants ». L'ozone, principal constituant des agents oxydants, est produit dans l'atmosphère au cours d'une réaction complexe à laquelle participent des oxydes d'azote et des hydrocarbures réactifs, issus des gaz d'échappement des automobiles et de la combustion des combustibles fossiles. Comme cette réaction ne se produit qu'en présence du rayonnement solaire, on parle de réaction photochimique. Les répercussions sur la végétation de l'accumulation d'oxydants dans l'atmosphère peuvent être constatées sur de vastes superficies allant jusqu'à des centaines de kilomètres carrés.

Effets de la pollution atmosphérique sur les végétaux

Les dommages causés par la pollution atmosphérique peuvent se manifester de plusieurs façons. Ils peuvent apparaître rapidement sur le feuillage, sous la forme de lésions nécrotiques (tissus morts). Ils peuvent aussi être lents à se manifester et entraîner le jaunissement ou la chlorose de la feuille. On peut aussi remarquer un ralentissement de croissance au niveau de différentes parties de la plante. Il arrive que les plants meurent tout de suite, mais la mort se produit habituellement après des attaques répétées.

Oxydants

L'ozone est le principal polluant dans un complexe de smog oxydant. La teneur en ozone de l'atmosphère varie considérablement au cours de la saison de végétation, les concentrations d'ozone locales contribuent à aggraver la situation encore davantage.



Figure 1. Dommages sur le feuillage du soya.

Les symptômes de la pollution par l'ozone (*figure 1*) se manifestent habituellement sur la face supérieure des feuilles. Des picots apparaissent ou le feuillage devient bronze ou décoloré. Même si des baisses de rendement sont habituellement associées à des

blessures foliaires visibles, il arrive qu'on subisse des pertes de récolte en l'absence de tout signe de stress attribuable à un polluant. D'un autre côté, il arrive aussi que certaines cultures souffrent de blessures foliaires sans que leur rendement ne soit affecté.

La sensibilité à l'ozone est influencée par de nombreux facteurs liés à l'environnement et à la croissance. Cette sensibilité est plus grande quand l'humidité relative est élevée, quand le sol renferme un niveau optimal d'azote et que l'eau est disponible.

Anhydride sulfureux

Les exploitations alimentées au charbon, surtout celles qui fournissent de l'électricité et de l'énergie pour le chauffage, sont les principales sources d'anhydride sulfureux. Les émissions d'anhydride sulfureux peuvent aussi provenir de la combustion du pétrole et de la fusion des minerais renfermant du soufre.

L'anhydride sulfureux pénètre dans les feuilles principalement par les stomates (ouvertures microscopiques). Il peut occasionner des blessures aiguës ou chroniques. Les blessures aiguës (*figure 2*) sont causées par l'absorption de fortes concentrations d'anhydride sulfureux en relativement peu de temps. Les symptômes se manifestent sous forme de lésions apparentes sur les deux faces des feuilles, habituellement entre les nervures et occasionnellement sur le pourtour des feuilles. La couleur de la zone nécrotique peut varier d'ocre clair ou presque blanc à rouge orangé ou brun, selon l'époque de l'année, l'espèce végétale et les conditions météorologiques. Les feuilles récemment déployées sont habituellement les plus sensibles aux blessures aiguës causées par l'anhydride sulfureux alors que les feuilles les plus jeunes et les feuilles les plus vieilles semblent y résister davantage.



Figure 2. Blessures aiguës causés à des feuilles de framboisiers par l'anhydride sulfureux

Les blessures chroniques sont causées par l'absorption prolongée d'anhydride sulfureux à des concentrations sublétales. Les symptômes se manifestent par le jaunissement ou la chlorose des feuilles et, occasionnellement, par la coloration bronze de la face inférieure des feuilles.

Fluorure

Les fluorures peuvent être rejetés dans l'atmosphère à la suite de la combustion du charbon, de la production de briques, de tuiles, d'émail, de céramique et de verre, de la fabrication d'aluminium et d'acier, et de la production d'acide fluorhydrique, de produits chimiques phosphatés et d'engrais.

Les fluorures absorbés par les feuilles sont transportés vers le bord des feuilles chez les dicotylédones (vignes), et vers l'extrémité des feuilles chez les monocotylédones (glaïeuls). Peu de dommages sont causés au point d'absorption. Par contre, les concentrations qu'atteignent les fluorures sur le pourtour ou à l'extrémité des feuilles sont suffisantes pour causer des dommages. La blessure (*figure 3*) se manifeste par une lésion aqueuse grise ou vert pâle qui prend peu à peu une coloration allant de l'ocre au brun rougeâtre. Sous l'effet d'une exposition prolongée, la zone nécrotique s'élargit et s'étale soit vers le milieu de la feuille jusqu'à la nervure médiane chez les dicotylédones, soit vers la base chez les monocotylédones.



Figure 3. Blessures occasionnées au feuillage du prunier par les fluorures.

Les études sur la sensibilité des espèces aux fluorures montrent que l'abricotier, l'orge (jeune), le bleuet, le fruit du pêcher, le glaïeul, la vigne, le prunier, le pruneautier, le maïs sucré et la tulipe sont les plus sensibles. Les plantes résistantes comprennent la luzerne, l'asperge, le haricot mange-tout, le chou, la carotte, le chou-fleur, le céleri, le concombre, l'aubergine, les pois, le poirier, le poivron, la pomme de terre, la courge, le tabac et le blé.

Ammoniac

Des accidents survenus en cours d'entreposage, de transport ou d'épandage d'engrais à base d'ammoniac anhydre ou d'ammoniaque liquide ont permis ces dernières années en Ontario d'observer à maintes reprises les dommages que l'ammoniac peut causer à la végétation. Ces accidents entraînent habituellement la libération dans l'atmosphère de grandes quantités d'ammoniac pendant des périodes relativement brèves et endommagent sévèrement la végétation environnante.

On doit habituellement attendre plusieurs jours avant que les symptômes ne soient complètement apparus sur la végétation atteinte. Ils prennent alors la forme de zones nécrotiques irrégulières et décolorées sur les deux faces des feuilles. On voit souvent sur

les graminées des stries nécrotiques internervales rougeâtres ou une décoloration sombre de la face supérieure des feuilles. Les fleurs, les fruits et les tissus ligneux ne sont généralement pas atteints. Dans le cas des arbres fruitiers, ces derniers peuvent se rétablir de blessures graves une fois que de nouvelles feuilles ont poussé (*figure 4*). Les espèces sensibles comprennent le pommier, l'orge, les haricots, le trèfle, le radis, le framboisier et le soya. Figurent parmi les espèces résistantes la luzerne, la betterave, la carotte, le maïs, le concombre, l'aubergine, l'oignon, le pêcher, la rhubarbe et la tomate.



Figure 4. Nouvelles feuilles apparues après la fumigation sur un pommier se remettant de dommages importants causés par de l'ammoniac.

Particules

Les particules, comme la poussière de ciment, la chaux dolomitique en poudre et la suie carbonique, qui se déposent sur la végétation peuvent nuire à la respiration normale et aux mécanismes de la photosynthèse à l'intérieur de la feuille. La poussière de ciment peut provoquer la chlorose et la mort des tissus foliaires par la combinaison d'une croûte épaisse et de la toxicité alcaline produite par temps humide. L'enduit de poussière (*figure 5*) peut aussi nuire à l'action normale des pesticides et autres produits chimiques agricoles qu'on pulvérise sur le feuillage. De plus, l'accumulation de poussières alcalines dans le sol peut élever le pH du sol à des niveaux dommageables pour la croissance des cultures.



Figure 5. Poussière de ciment recouvrant les feuilles et les fruits d'un pommier. La poussière n'a pas du tout endommagé les feuilles, mais a empêché un traitement de pré-récolte d'agir.