

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université A. MIRA - Bejaia
Faculté des Sciences et de la Nature et de la Vie



Polycopié de cours

Physiologie du stress

Domaine : Science de la nature et de la vie

Filière : Science biologique

Spécialité : Biologie et physiologie végétale

Préparé par : Dr. DADACH Mohammed.

Maitre de conférences classe « B »

Année universitaire : 2018/2019.

Les étudiants concernés par le support : Troisième année licence BPV.

Préface :

Ce polycopié est spécialement destiné aux étudiants de troisième année spécialité biologie et physiologie végétale.

L'ouvrage contient quatre chapitres parfaitement agencés, le premier chapitre est intitulé aperçus général sur les facteurs environnementaux. Le second et le troisième chapitre traitent simultanément deux stress abiotiques majeurs qui sont respectivement le stress hydrique et salin. Alors qu'un dernier chapitre est dédié au stress biotique.

Un nombre important de références bibliographiques ont été utilisées pour l'élaboration du présent manuscrit. Chaque chapitre est élucidé par des schémas et des illustrations qui corroborent avec les approches entamés.

Je souhaite bien que ce polycopié serve comme un outil de travail précieux pour les étudiants phytobiologistes et agronomes de niveau licence.

Table des matières

Chapitre I : Aperçus général sur les facteurs environnementaux

1. Introduction	01
2. Environnement des végétaux	02
2.1. Atmosphère	02
2.2. Hydrosphère	03
2.3. Géosphère	04
2.4. Sol	04
2.5. Climat	06
2.6. Rayonnement	06
3. Faune et flore	07
4. Stress biotique	07
5. Stress abiotique	08
5.1. Le froid	08
5.2. La salinité	09
5.3. Sècheresse	09
5.4. La chaleur	09
5.5. Les toxines	10

Chapitre II : stress hydrique

1. Stress hydrique	11
2. Effet du stress hydrique sur la physiologie de la plante	11
2.1. La fermeture des stomates	12
2.2. Mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates	12
2.3. La photosynthèse sous le stress hydrique	13
2.4. Relation nutritionnelle	15
3. Les dommages oxydatifs	15
4. Effet du stress hydrique sur la synthèse des métabolites secondaires	16
5. Adaptation au stress hydrique	17
5.1. Les fonctions des gènes de réponse à la sècheresse	17
5.2. Adaptation moléculaire sous le stress hydrique	18
5.3. Ajustement osmotique	19
5.4. Elasticité de la paroi cellulaire	20
5.5. Adaptation morphologique au stress hydrique	22
5.5.1. Plantes qui évitent la dessiccation	22
5.5.2. Plantes qui tolèrent la dessiccation	23
5.5.3. Plantes dite «de résurrection»	24
5.6. Adaptations morphologiques des feuilles vis-à-visle stress hydrique	24

Chapitre III : stress salin

1. Stress salin	26
2. Origines et causes de la salinisation des sols	27
2.1. salinisations géologiques	27
2.2. salinisations par les eaux	27
2.3. Climatiques	28

3. Les types de salinisation	28
3.1. Salinisation primaire	28
3.2. Salinisation secondaire	28
4. Les effets de l'excès du sel sur les sols	29
4.1. Alcalinité	29
4.2. Altération physique	29
4.3. Effets sur la fertilité du sol	30
5. Effet de la salinité sur les plantes	30
5.1. Effet de la salinité sur la croissance	30
5.2. L'effet de la salinité sur l'eau dans la plante	32
5.3. L'effet de la salinité sur l'anatomie de la feuille	32
5.4. L'effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques et les protéines	32
5.5. L'effet de la salinité sur les lipides	32
5.6. L'effet de la salinité sur le taux des ions	33
5.7. L'effet de la salinité sur les enzymes antioxydantes	33
5.8. L'effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote	34
5.9. L'effet de la salinité sur l'ultrastructure du chloroplaste	35
5.10. L'effet de la salinité sur la photosynthèse	35
6. Adaptation des végétaux à la salinité	35
6.1. Exclusion	36
6.2. Inclusion	36
6.3. La réexcrétion	36
6.4. Extrusion	37
6.5. Ajustement osmotique	38
6.6. Ajustement de la proline	39
6.7. Sucres solubles	41
6.8. Glycine bêtaïne	41

Chapitre IV : Stress biotique

1. Stress biotique	43
2. Pathogènes des plantes	43
3. Stratégies d'attaque des agents pathogènes	44
4. Champignons phytopathogènes	45
4.1. Les grands groupes des champignons phytopathogènes	45
4.2. Stratégie d'attaque des champignons phytopathogènes	46
5. Les bactéries pathogènes des plantes (phytobactéries)	48
6. Virus des plantes (phytovirus)	52
6.1. Présentation	52
6.2. Stratégies de dissémination des virus	53
6.3. Les étapes de l'infection	54
7. Nématodes pathogènes des plantes	56
7.1. Cycle biologique	56
7.2. Les types de nématodes	58
8. Systèmes de défense des plantes	58

Chapitre I

**Aperçus général sur les
facteurs environnementaux**

1. Introduction

Tous les facteurs externes qui affectent un organisme peuvent être définis comme l'environnement. Ces facteurs peuvent être d'autres organismes vivants, mais aussi l'eau, le sol, le climat, la lumière ou le dioxygène.

L'environnement n'est jamais statique. Des forces physiques modifient continuellement la surface de la terre, que ce soit le climat, l'action des vagues ou des phénomènes naturels comme les volcans. En même temps, ces forces introduisent des gaz, des vapeurs et de la poussière dans l'atmosphère. Les organismes vivants jouent également un rôle dynamique par leur respiration, leurs excréments, leur mort et leur décomposition, qui recycle leurs éléments constitutifs dans l'environnement.

Comment font et feront les plantes pour faire face aux changements environnementaux globaux ? La température, le dioxyde de carbone et d'autres gazes de traces sont en augmentation à un taux sans précédent. L'urbanisation, avec l'extension et la destruction humaine continuent à impacter toutes les écosystèmes. Les phénomènes météorologiques extrêmes, comme les ouragans ou les typhons associés aux inondations, les gros gels et même des neiges profondes, les sécheresses les plus extrêmes jamais enregistré sont actuellement une partie de chaque jour, de chaque année et de chaque endroit. Et comme alarmant ses faits sont, la discipline de la physiologie du stress prospère, parce que c'est un champ de science qui va fournir quelque évidences critiques et des compréhensions fondamentales sur comment la variabilité des adaptations des plantes, dans le centre de leurs investigation, vont permettre au plantes de manipuler les conditions de l'Anthropocène.

La physiologie des plantes appartient aux sciences expérimentales qui cherchent à décrire les mécanismes physiologiques sous-jacents des observations écologiques. Dans d'autre part, les écophysiologistes adressent les questions écologiques sur le contrôle de la croissance, la reproduction, la survie, la mortalité, l'abondance et la distribution géographique des végétaux, comme ces processus sont affectés par les interactions entre les plantes et leur environnement physique, chimique et biotique.

Ces caractères et mécanismes écophysiologiques peuvent nous aidés à comprendre les fonctions significatives des traits spécifiques des plantes et leurs héritages historiques. Les études ecophysiologiques aussi nous procures à comprendre les mécanistes de regroupement des communautés et le fonctionnement des écosystèmes.

Les questions adressées par les écologistes sont dérivées d'un haut niveau d'intégration (de l'écologie elle-même) dans son large sens, en incluant l'agriculture, l'horticulture, la foresterie et les sciences environnementales. Toutefois, les explications écophysiologicals exigent souvent de comprendre des mécanismes des niveaux bas d'intégration (ex. physiologie, biochimie, biophysique, biologie moléculaire). Il est, cependant, quintessence pour un écophysiologicaliste d'avoir une appréciation des questions écologiques, biophysique, biochimique et les méthodes et processus moléculaires. En plus, plusieurs issues sociales, souvent appartiennent à l'agriculture, changement environnemental ou la conservation de la nature se bénéficie d'une perspective écophysiological. La physiologie du stress moderne exige une meilleure compréhension des aspects moléculaires des processus de la plante, la fonction de la plante intacte dans son contexte environnemental et liens du fonctionnement de la plante avec les vastes processus écologiques.

2. Environnement des végétaux

Notre environnement physique est, par convenance, divisé en atmosphère, hydrosphère, géosphère, biosphère, la faune et la flore.

2.1. Atmosphère

L'atmosphère (Fig.1) est l'enveloppe gazeuse qui entoure le corps solide de la planète. Bien que son épaisseur soit supérieure à 1100 Km, environ la moitié de sa masse est concentrée dans les 5,6 Km inférieurs.

- ✓ C'est une **couche protectrice** qui permet la vie sur Terre et la protège de l'environnement hostile de l'espace.
- ✓ Est la **source du dioxyde de carbone** nécessaire à la photosynthèse des plantes et de **l'oxygène** nécessaire à la respiration.
- ✓ Fournit le **diazote**, un composé essentiel des molécules de la vie, nécessaire aux bactéries fixatrices d'azote.
- ✓ **Transporte l'eau** des océans vers les terres, agissant donc comme un grand condensateur dans un distillateur géant, mu par l'énergie solaire.
- ✓ A des fonctions protectrices vitales, vu qu'elle **absorbe les rayonnements UV** nocifs du soleil et qu'elle **stabilise la température** de la planète.

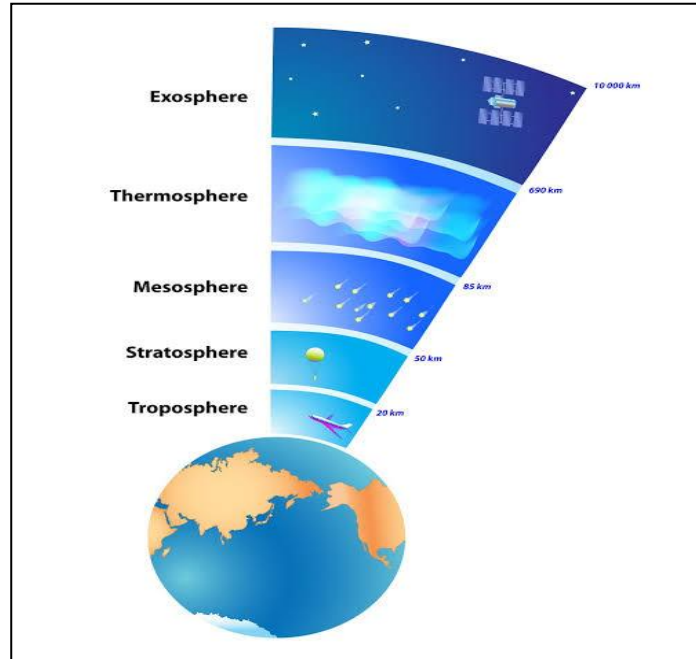


Figure 1. Les couches de l'atmosphère.

2.2. Hydrosphère

L'hydrosphère (Fig. 2) est la couche d'eau qui, sous la forme des océans, couvre approximativement 70,8% de la surface terrestre.

- ✓ Couvre environ **70%** de la surface de la Terre et plus de **97%** de cette eau se trouve dans les océans.
- ✓ Est présente dans toutes les **sphères de l'environnement** : océans, lacs, rivières, eau souterraine sous terre, vapeur d'eau dans l'atmosphère et sous forme de glace dans les calottes polaires.
- ✓ Est un **constituant essentiel** de tous les organismes vivants et est le milieu à partir duquel **la vie** a évolué et dans lequel la vie existe.
- ✓ **Transporte l'énergie et la matière** entre les différentes sphères de l'environnement.
- ✓ **Lessive** les constituants solubles des minéraux et les **transporte** jusqu'aux océans où les abandonne sous forme de **dépôts minéraux** à une certaine distance de leur source.
- ✓ **Transporte les nutriments du sol** dans le corps des plantes au travers de leurs racines.
- ✓ **Absorbe l'énergie solaire** dans les océans. Quand l'eau s'évapore des océans, cette énergie est transportée sous forme de chaleur latente et libérée à l'intérieur des terres. La libération de chaleur latente concomitante fournit une grande partie de l'énergie qui

est transportée des régions équatoriales vers les pôles et qui cause tempêtes et ouragans.

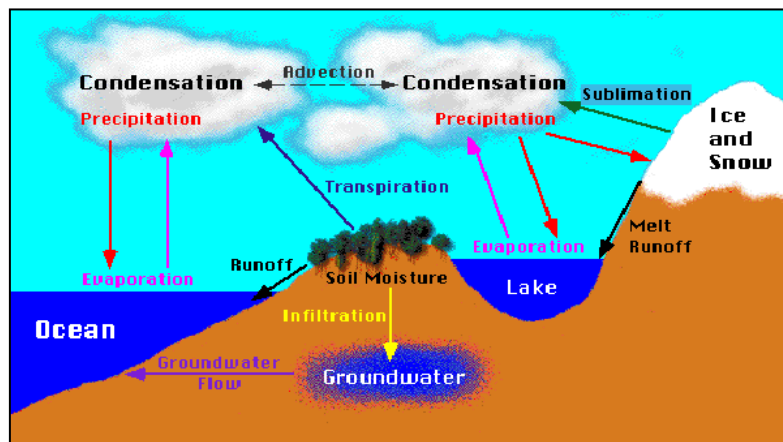


Figure 2. Les composants de l'hydrosphère (ex. les lacs, les eaux souterraines, les mers, etc.).

2.3.Géosphère

La géosphère(Fig. 3) est la partie de la Terre sur laquelle les humains vivent et à partir de laquelle ils extraient la majorité de leur alimentation, des minéraux et des carburants. Elle est divisée en plusieurs couches :

- ✓ Le **noyau interne** solide et riche en fer presque pur.
- ✓ Le **noyau externe** en fusion (fer fondu entre autre).
- ✓ Le **manteau inférieur**, plus dense que le **manteau supérieur** composé de péridotites.
- ✓ La **lithosphère** qui s'étend jusqu'à 100 Km de profondeur et comprend deux couches, la **croûte** et la partie supérieure du **manteau supérieur**.
- ✓ La **croûte continentale** peu épaisse, formée surtout de **roches granitiques**, et la **croûte océanique** peu dense et plus mince, formée essentiellement de roches basaltiques en surface.

2.4.Sol

Le sol (Fig. 4) constitue l'interface entre la surface de la terre et le socle rocheux. C'est un milieu complexe, structuré et hétérogène.

- ✓ Le sol abrite une grande diversité d'organismes vivants.
- ✓ Il provient de l'altération des roches et de la décomposition de la matière animale ou végétale qui peut subir différentes transformations, grâce à l'action d'une grande diversité d'organismes (vers de terre, bactéries, etc.).

- ✓ Il constitue le support de la végétation et permet la stabilité du milieu (lutte contre l'érosion).
- ✓ Il permet l'épuration (filtre contre la pollution) et la régulation des populations d'organismes.
- ✓ Il est partie prenante des grands cycles biogéochimiques (carbone, azote) en complément avec les plantes.

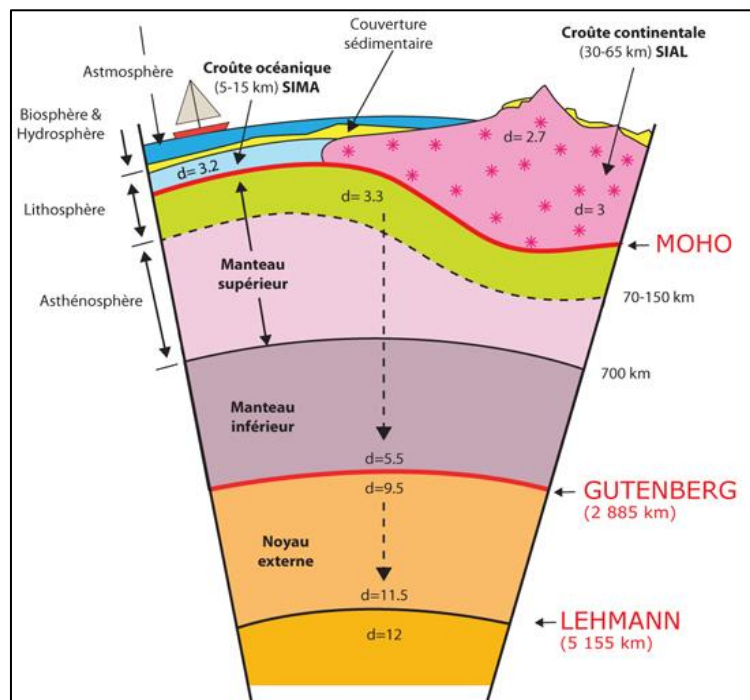


Figure 3. Les couches du géosphère.

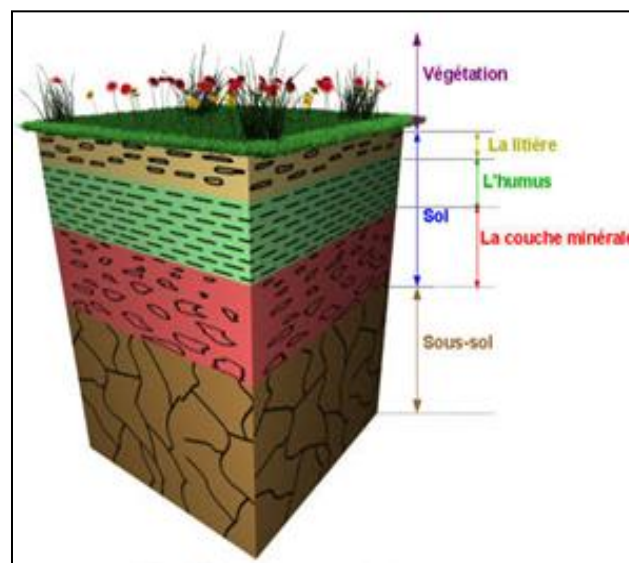


Figure 4. Schéma d'une coupe de sol.

2.5.Climat

Le **climat**(Fig. 5) est la distribution statistique des conditions de l'atmosphère dans une région donnée pendant une période donnée.La détermination du climat est effectuée à l'aide de moyennes établies à partir de mesures statistiques annuelles et mensuelles sur des données atmosphériques locales : température, pression atmosphérique, précipitations, ensoleillement, humidité, vitesse de vent.

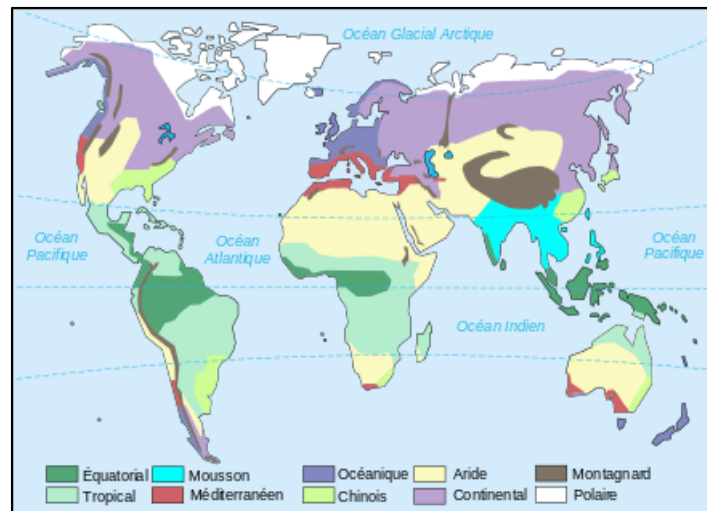


Figure 5. La distribution des climats dans le globe.

2.6.Rayonnement

Le **rayonnement solaire** est l'ensemble des ondes électromagnétiques émises par le soleil.

- ✓ Il est composé de toute la gamme des rayonnements, de l'UV lointain comme les rayons gamma aux ondes radio en passant par la lumière visible (Fig.6).
- ✓ Il est source d'énergie solaire qui rend possible la vie sur Terre d'une part par apport d'énergie thermique (chaleur, qui permet la présence d'eau à l'état liquide et de vapeur) et d'autre part en tant que source d'énergie lumineuse (lumière).
- ✓ Nécessaire à la photosynthèse et à l'origine de la quasitotalité des réseaux trophiques.
- ✓ Contribue à l'épuration chimique de l'eau et entretient la couche d'ozone.

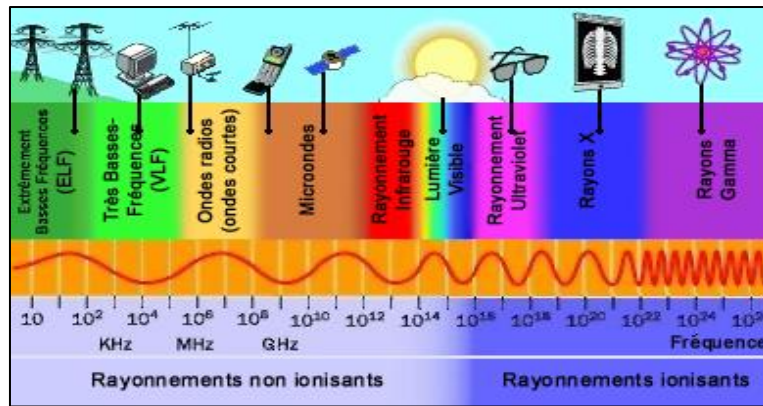


Figure 6. Les fréquences des ondes du spectre.

3. Faune et flore

La **faune** et la **flore** sont 2 termes collectifs pour désigner respectivement les **animaux** et les **plantes**.

- ✓ Les différentes sections de l'environnement interagissent continuellement avec la flore et la faune.
- ✓ L'écosystème est défini comme un ensemble d'organismes qui interagissent entre eux et avec leur environnement, dans lequel la matière est échangée de manière cyclique.
- ✓ L'habitat est l'environnement dans lequel vit un organisme en particulier.
- ✓ Toutes les parties de l'environnement sont sujettes aux changements drastiques causés par l'usage excessif des ressources naturelles par l'homme.

4. Stress biotique

Les plantes luttent contre différents genres de stress biotique causés par de multiples organismes vivants comme les champignons, les virus, les bactéries, les nématodes, les insectes etc. (Fig. 7). Ces agents de stress biotique causent plusieurs types de maladies, infections, dommages aux plantes et finalement affectent leur croissance et leur productivité. Cependant, des mécanismes différents ont été développés à travers des approches de recherche pour surmonter les stress biotiques. Ce dernier peut être allégé en étudiant les mécanismes génétiques des agents de stress. Les plantes génétiquement modifiées (OGM) ont prouvé une très grande tolérance contre les agents pathogènes en introduisant des gènes de résistances.

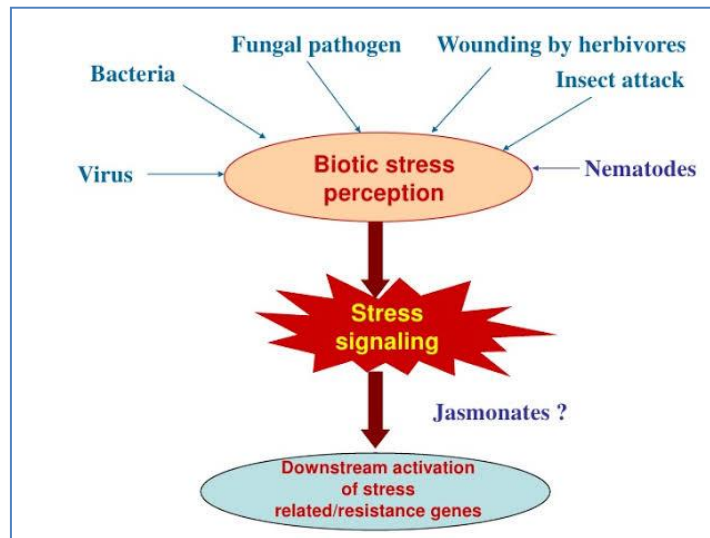


Figure 7. les stresses biotiques affectants la plante

5. Stress abiotique

Dans la nature, les plantes sont fréquemment exposées à des stresses abiotiques variés (Fig. 8), par exemple la sécheresse, les températures extrêmes, les inondations, taux élevé de salinité, métaux lourds, carence minérales et la toxicité, les plantes sont rarement exposées à un unique stress abiotique, mais sont le plus souvent sujettes à de multiple stresses. Pour l'instant, la haute température en concomitance avec la sécheresse sont communément rencontrées ensemble, et l'impact de ces deux stresses sur les plantes peut être aggravé par la toxicité de certains minéraux. Il a été signalé que les stresses abiotiques peuvent nuire sévèrement le rendement de jusqu'à 70% de cultures vivrières de base.

5.1. Le froid

Ce stress a été démontré comme étant le majeur stress abiotique qui affecte négativement la productivité des plantes en détériorant la qualité des cultures et leur stockage post-récolte. Les plantes étant immobiles et statiques dans la nature sont toujours dans l'optique de modifier les mécanismes qui les protègent du stress. Dans les régions froides, les plantes se trouvent souvent dans un environnement glacial qui est nocif pour la plante. Dans l'ordre de protéger soit même, les plantes acquièrent une tolérance au froids et au gel par un processus appelé acclimation. En revanche, beaucoup de cultures importantes restent inadaptées au froid par ce processus. Le stress abiotique, généré par les basses températures, nuit les fonctions de la cellule par différent aspects. Plusieurs vois de transductions du signales se déclenchent quand la plante se fait face au froid par exemple les espèces réactives d'oxygène (ROS),

protéine kinase, protéine phosphate, acide abscissique (ABA) et Ca^{2+} , etc. et parmi ces signaux l'ABA semble le plus performant.

5.2. La salinité

La salinité du sol pose une menace globale pour l'agriculture mondiale en réduisant le rendement et la productivité des plantes dans les sols affectés par le sel. Le stress salin réduit la croissance et le rendement par différentes façons. Deux effets négatifs primaires sont imposés sur les cultures par le sel ; un stress osmotique ou une toxicité ionique. Dans le cas de la salinité, la pression osmotique du sol dépasse celle de la cellule de la plante, ainsi limite l'habilité de la plante d'imbiber de l'eau et d'absorber les minéraux essentiels tels K^+ et Ca^{2+} . Cet effet primaire de la salinité induit quelques effets secondaires comme la production d'assimilats, la réduction de la taille de la cellule, nuire la fonction de la paroi de la membrane et réduit le métabolisme cytosolique.

5.3. Sècheresse

Actuellement le climat à changer radicalement dans tout le globe par une augmentation contenue de la température et par le niveau du CO_2 atmosphérique. La distribution des pluies est inégale due au changement climatique qui agit comme un important stress par le biais de la sècheresse. La disponibilité de l'eau dans le sol pour la plante chute graduellement due à la carence en eau et que peut causer, dans les cas extrême, la mort prématuré de la plante. La première influence de la sècheresse est l'arrêt de la croissance de la plante. De ce fait, précisément, la partie aérienne de la plante qui cesse de se croître à cause de la déficience de produire des métabolites primaires. Après assujettissement au stress hydrique, la plante synthétise des composés protectrices qui vont être impliqués ultérieurement dans l'ajustement osmotique.

5.4. La chaleur

L'augmentation de la température à travers le globe est devenue une préoccupation importante, qui n'affecte pas seulement la croissance de la plante mais aussi la productivité spécialement des plantes à intérêts agricole. Quand les plantes s'affrontent à la haute température, le pourcentage de la germination des graines, l'efficacité photosynthétique et le rendement se déclinent. Sous le stress thermique, durant la phase de la croissance, les cellules tapétales se perdent et une dysplasie des anthères est observée.

5.5. Les toxines

La dépendance augmentée d'agriculture aux fertilisants chimiques et à l'irrigation par les eaux usées traitées ont ajouté une toxicité métallique sur l'agriculture en causant des effets nocifs dans le système environnant aux plantes.

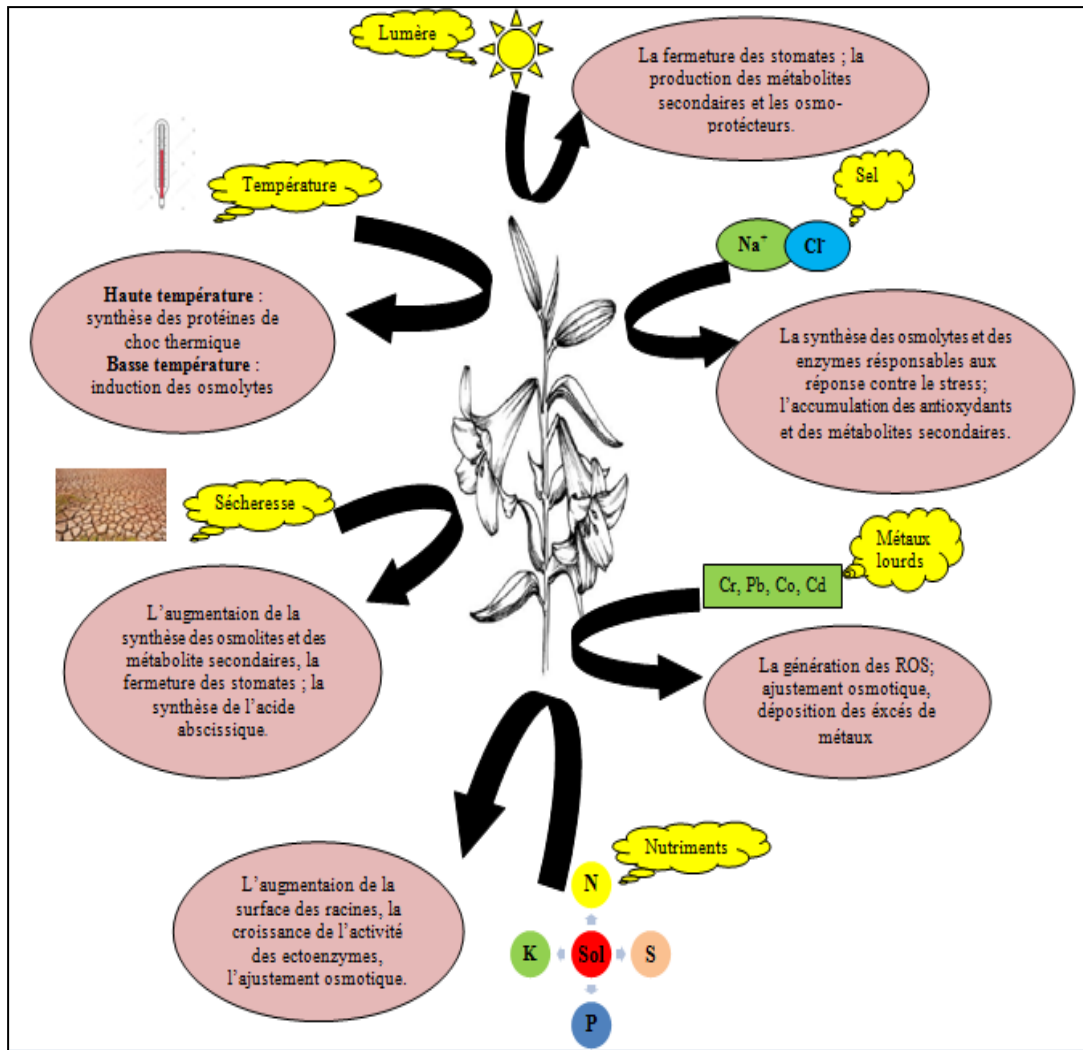


Figure 8. Les multiples mécanismes adaptatifs adoptés par la plante en réponse aux stressés abiotiques

Chapitre II

Stress hydrique

1. Stress hydrique

Le stress hydrique est un des principaux stress abiotiques, qui induit un changement dramatique dans la croissance et le rendement chez les plantes. Les conditions de ce stress arrivent quand la disponibilité de l'eau décline dans le sol. Il se produit aussi par des pluies insuffisantes et/ou une perte d'eau contenue par les processus de transpiration et d'évaporation. L'ampleur de la tolérance au stress hydrique varie d'une plante à une autre. Le stress hydrique est un facteur important qui limite la croissance des espèces végétales au premier stade de développement. Il affecte sévèrement la morphologie des plantes. La sécheresse réduit la longueur de la plante, la taille, le poids et la superficie de la feuille, le poids frais et sec des végétaux.

Le stress hydrique, causé le plus souvent par la sécheresse, est un trait complexe qui est gouverné par plusieurs gènes avec des interactions complexes ainsi que difficile à les investigués. De plus, l'utilisation des plantes sauvages apparentées à la plantes cultivées pour le développement d'espèces tolérantes à la sécheresse a été très long due à l'incompatibilité du croisement, la nature génétique complexe de la résistance à la sécheresse et une reproduction encombrante de produit phénotypique. Les avancées en génétique moléculaire ont révélé une cascade complexe des événements au niveau cellulaire qui contrôle l'adaptation des plantes au stress hydrique, et plusieurs gènes sont impliqués dans les réponses initiales au stress abiotique.

Ces gènes peuvent être divisés en trois catégories. Le premier groupe contient des gènes qui protègent directement les protéines essentielles et les membranes comme les osmoprotecteurs, les éliminateurs des radicaux libres, les protéines d'embryogenèse abondante tardive (LEA) et les protéines du choc thermique. Le deuxième groupe comprend des transporteurs membranaires et des canaux ioniques impliqués dans le captage de l'eau et des ions. Le troisième groupe contient des protéines régulatrices, en incluant les kinases et les facteurs de transcription qui sont impliqués dans la régulation transcriptionnelle des gènes liés au stress.

2. Effet du stress hydrique sur la physiologie de la plante

- La réponse visible à l'œil nu est la réduction de la croissance. Elle peut avoir 2 causes :

Cause directe : la faible turgescence et le manque d'eau va provoquer une inhibition de la croissance (Fig. 9).

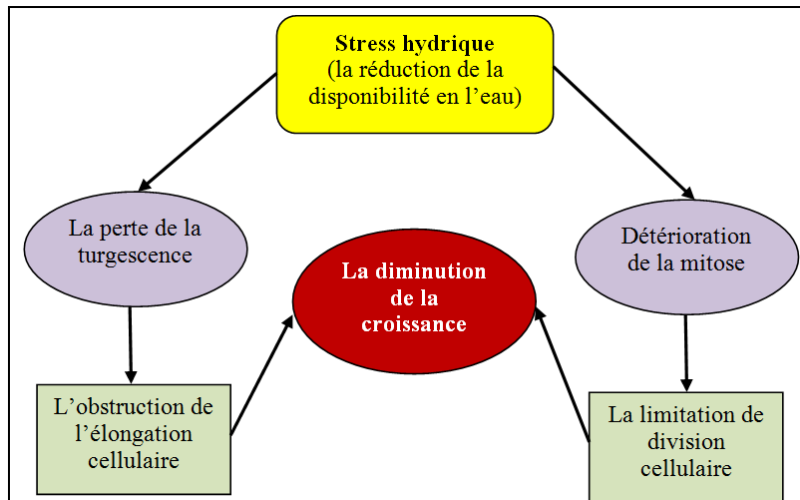


Figure 9. Description des mécanismes possible pour la réduction de la croissance végétale sous le stress hydrique.

Cause indirecte : le déficit hydrique induit la fermeture des stomates (diminution de la perte d'eau par transpiration) provoquant ainsi la diminution de la teneur en CO_2 , une diminution de la photosynthèse donc une chute de la biomasse.

2.1. La fermeture des stomates

Les cellules environnant les stomates (cellules de garde) jouent un rôle mécanique dans la régulation du degré d'ouverture du pore permettant ou non le contact entre l'atmosphère extérieure et celle de la chambre sous stomatique (Fig. 10).

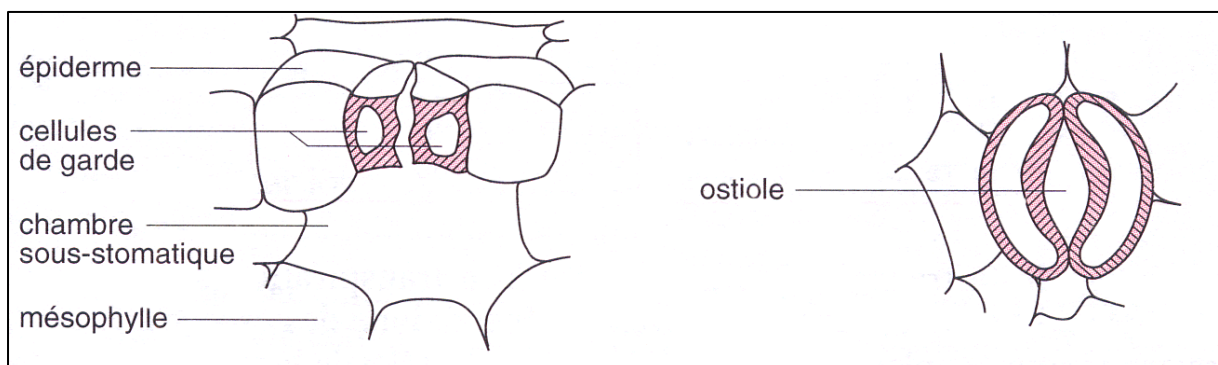


Figure 10. Structure d'un stomate

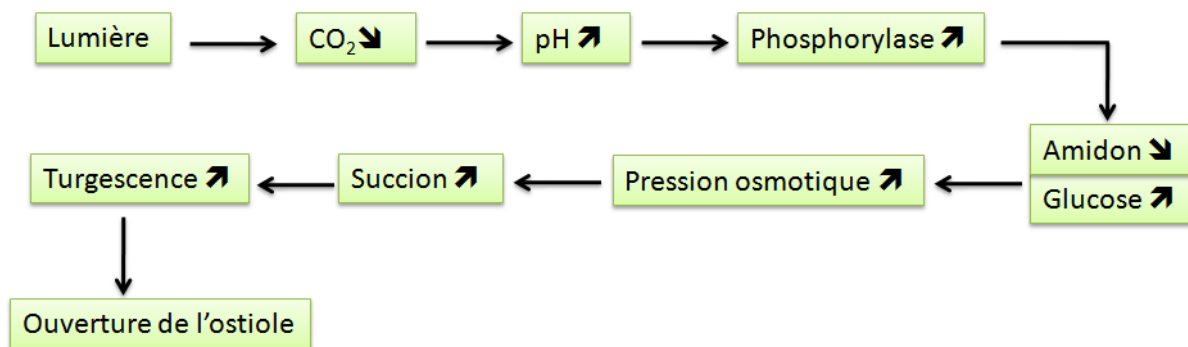
2.2. Mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates :

1) Sous influence de l'éclairement, une photosynthèse accrue dans les chloroplastes des cellules de garde.

2) Les teneurs intracellulaires en CO_2 et en H^+ diminuent ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$) et le pH augmente.

3) L'augmentation du pH, active une phosphorylase, qui hydrolyse l'amidon en glucose ($\text{Amidon} + n\text{H}_3\text{PO}_4 \rightarrow \text{Glucose}$).

4) Il y aurait alors abaissement du potentiel hydrique des cellules de garde par élévation de leur potentiel osmotique, l'entrée de l'eau dans les cellules alors turgescentes provoquerait l'ouverture de l'ostiole.



2.3. La photosynthèse sous le stress hydrique

Le stress hydrique perturbe la balance entre production des espèces réactives d'oxygène (ROS) et la défense des antioxydants, qui par la suite va causer l'accumulation de ROS en induisant un stress oxydative. Sous la réduction dans la disponibilité de l'eau, les plantes ferment leurs stomates (plausiblement par ABA), qui va réduire le flux de CO_2 . La réduction de ce gaz ne réduit pas directement la carboxylation seulement mais dirige aussi plus d'électrons pour former ROS (Fig. 11).

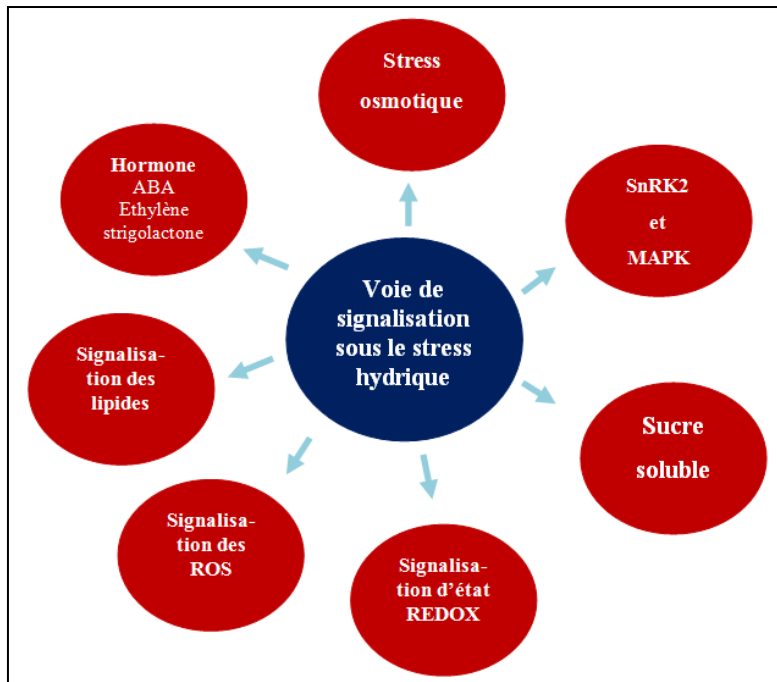


Figure 11. Voies de signalisation sous stress hydrique

SnRK2 : Sucrose non-fermenté 1-protéine kinase relié ; MAPK : protéine de mitogène kinase activée

Une sécheresse sévère limite la photosynthèse due au déclin de l'activité de ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (RuBisCo), phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPCase), enzyme NADP-malic (NADP-ME), fructose-1,6-bisphosphatase (FBPase) et pyruvate orthophosphatedikinase (PPDK). La chute de la quantité de l'eau dans les tissus aussi réduit l'activité des inhibiteurs de fixation de Rubisco. En outre, les transporteurs d'électrons non-cycliques sont réduits pour répondre aux exigences de la faible production de NADPH ainsi que celle de l'ATP (Fig. 12).

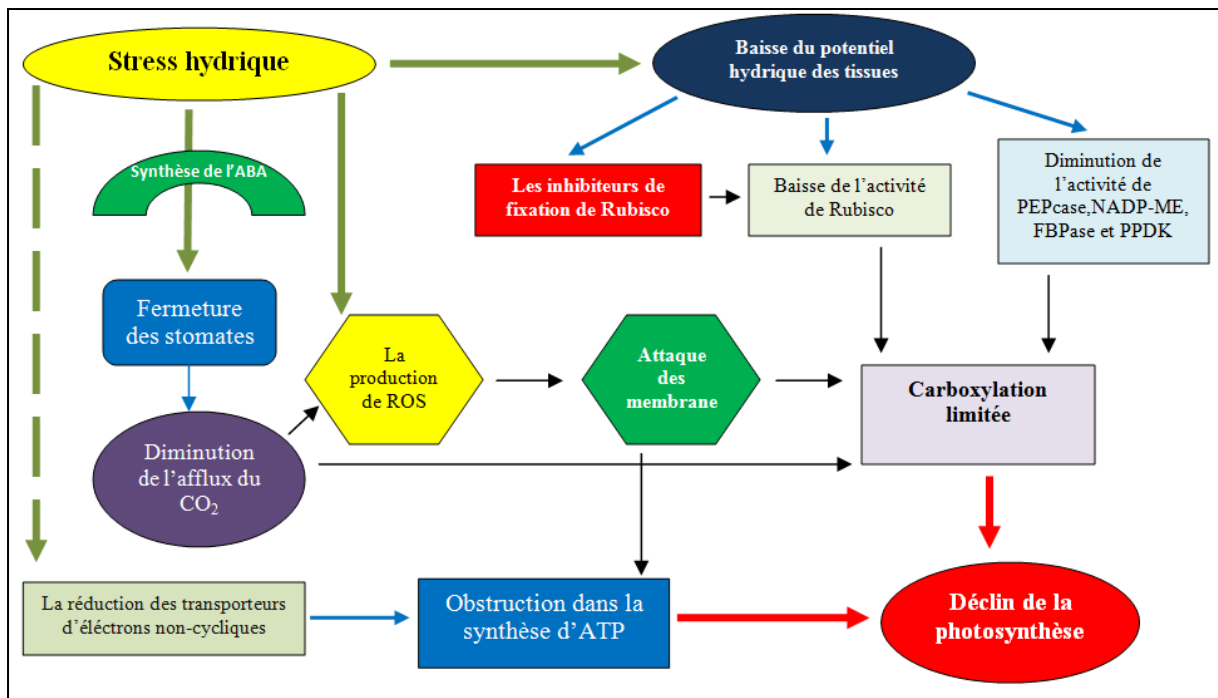


Figure 12. Les mécanismes possibles de réduction de la photosynthèse sous le stress hydrique.

2.4. Relation nutritionnelle

La diminution de la disponibilité en eau sous le stress hydrique généralement résulte une limitation dans l'absorption des nutriments et une carence au niveau tissulaire. Un effet important des déficiences en eau est dans l'acquisition des nutriments par les racines et leur transport dans la partie aérienne. La baisse dans l'absorption des nutriments inorganiques peut résulter de l'interférence dans la consommation des nutriments et le mécanisme d'exclusion et aussi la réduction de flux de transpiration. Ce pendant, les plantes peuvent varier dans leur réponse dans l'absorption minérale sous le manque d'eau. En général, le stress hydrique induit une augmentation en N, un déclin définitif en P et un effet non définitif sur K.

L'influence de la sécheresse sur la nutrition de la plante peut aussi être liée par la limitation de la disponibilité de l'énergie pour l'assimilation de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, PO_4^{3-} et SO_4^{2-} , qui doit être converties en processus dépendant de l'énergie avant que ses ions soient utilisés dans la croissance et le développement de la plante.

3. Les dommages oxydatifs

La soumission des plantes à certains stress environnementaux le plus souvent amène à la génération des espèces réactives d'oxygène (ROS), y compris le radical anion superoxyde (O_2^-), le radical hydroxyde (OH), peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), le radical alkoxy (RO) et le mono-oxygène ($^1\text{O}_2$). ROS peuvent réagir avec les protéines, les lipides et l'acide

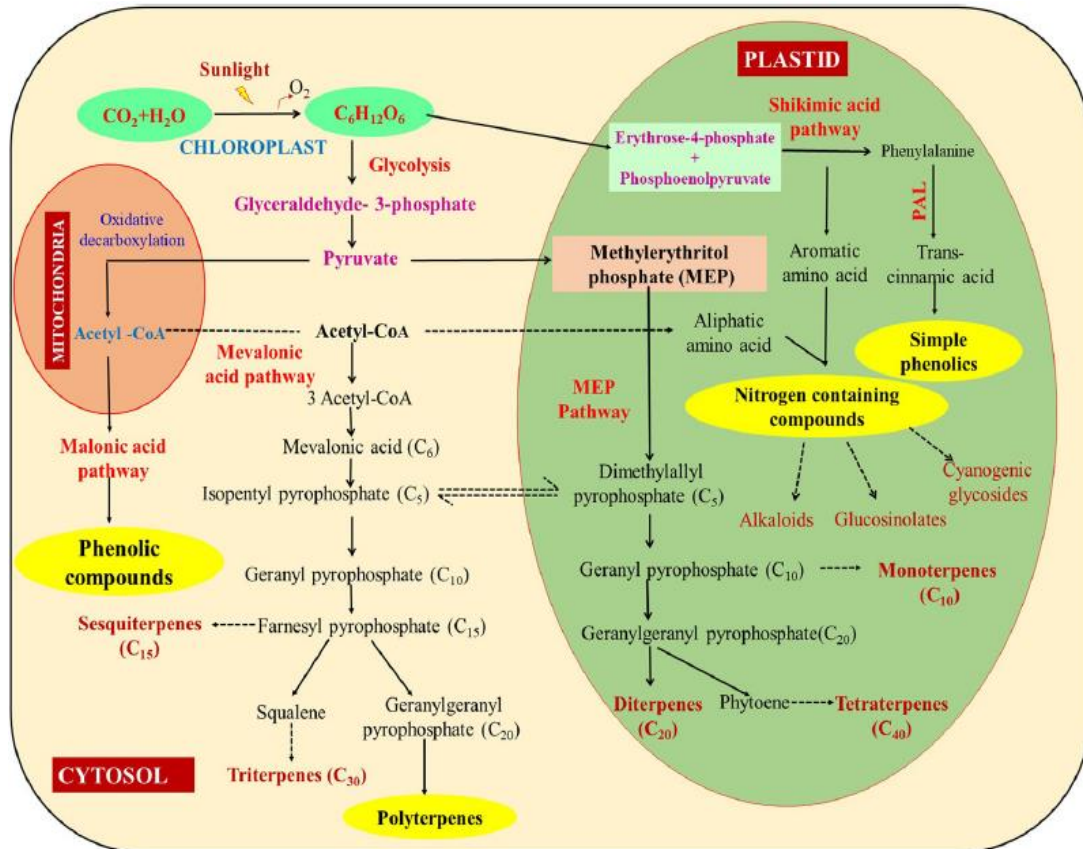


Figure 14. Voies de synthèses de principaux métabolites secondaires.

MEP : voie 2-méthylerythritol 4-phosphate ;PAL: Phénylalanine ammonia lyase.

5. Adaptation au stress hydrique

5.1. Les fonctions des gènes de réponse à la sécheresse

Sous le stress hydrique, le niveau d'expression, chez les plantes, des différents gènes sont sur ou sous-régulés via les voies dépendantes et indépendantes de l'ABA. Malgré le manque des informations suffisantes sur les gènes de réponse au stress hydrique, des études extensives ont révélé que plusieurs gènes sont importants dans la coordination des mécanismes régulateurs inclus dans la tolérance au stress. Parmi les gènes de réponse au stress hydrique, il y a ce qui code des protéines qui contribuent directement dans la tolérance contre le stress. Ces protéines minimisent les dommages cellulaires causés par le déficit hydrique. Elles incluent les enzymes qui sont responsables de la biosynthèse des osmolytes, comme la proline, les sucres, les chaperonnes, les protéines de choc thermique (HSP), les protéines abondantes de l'embryogénèse tardive (LEF) et les enzymes antioxydatives (Fig. 15).

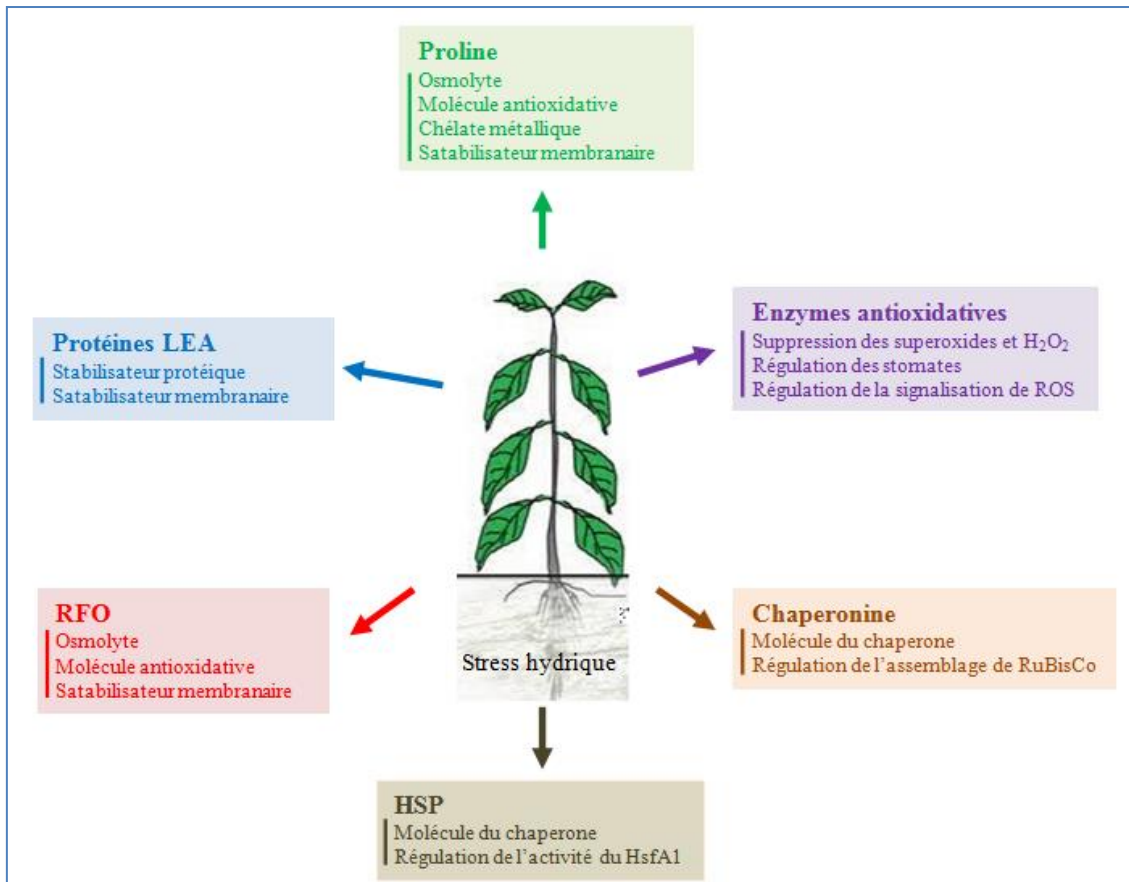


Figure 15. Le fonctionnement des molécules produites par des gènes de réponse au stress hydrique.

LEF : protéines abondantes de l'embryogenèse tardives ; **RFO :** famille des raffinoses oligosaccharides ; **HSP :** protéine de choc thermique.

5.2. Adaptation moléculaire sous le stress hydrique

La tolérance de la plante au stress hydrique est déclenchée par une voie de signalisation multi-composante complexe pour restaurer l'homéostasie cellulaire et promouvoir la survie. La phytohormone '**acide abscissique**' (ABA) joue un rôle dans la réponse de la plante contre la sécheresse et dans la tolérance au stress hydrique par l'activation des gènes de réponse au stress et la régulation de la conductance des stomates, ainsi que cette phytohormone a une fonction vitale comme un inhibiteur de croissance (Fig. 16).

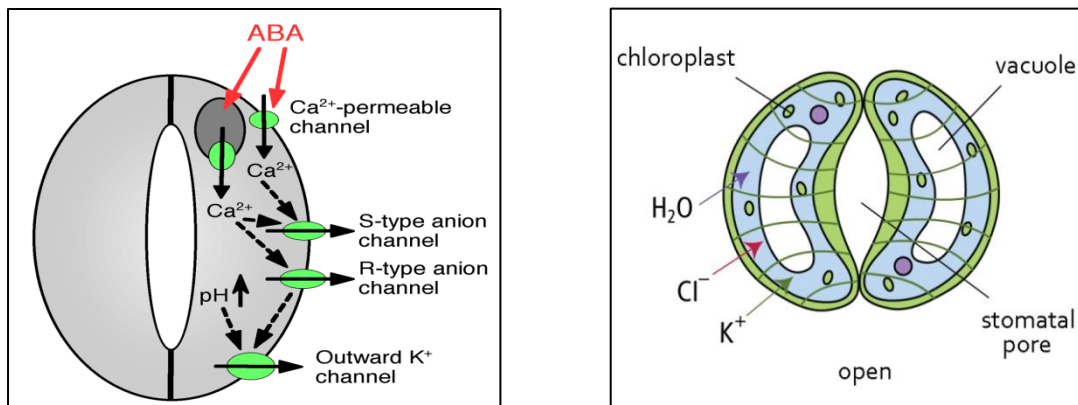


Figure 16. Rôle de l'ABA dans l'ouverture des stomates

L'ABA est synthétisé *de novo* en réponse au stress hydrique, qui va induire l'expression du gène 9-cis époxycarotenoidedioxygénase (NCED) impliqué dans la biosynthèse en *Arabidopsis*. Cette dernière mais transgénique, qui a une surexpression du gène AtNCED3, augmentait l'ABA interne, augmentait aussi la transcription des gènes inducibles de l'ABA, une réduction du taux de transcription au niveau des feuilles a été observée aussi, ce qui a finalement conduit à l'amélioration de la tolérance au stress. L'ABA déclenche les changements transcriptionnels dans les gènes liés au métabolisme des sucres et des lipides, indiquant sa fonction dans l'interface de la réponse de la plante au stress et le métabolisme cellulaire. L'application de l'ABA exogène peut effectivement enlever les dommages causés par les stress abiotiques multiples, sécheresse incluse, en induisant l'accumulation des osmoprotecteurs et les antioxydants, en gardant l'intégrité de la paroi cellulaire, en augmentant la photosynthèse et en conservant l'homéostasie ionique. Auparavant, on a pensé que l'ABA était un messager de longue distance de stress en allant des racines jusqu'aux feuilles. Cependant, des études plus récentes ont montré que l'ABA est produit dans les nervures des feuilles elles-mêmes, où elle agit de proche aux stomates, et plus précisément à côté des cellules de garde.

5.3. Ajustement osmotique

Quand le sol devient sec, cela cause un déclin dans le potentiel hydrique, les cellules vivantes peuvent ajuster leur potentiel hydrique par l'accumulation des osmolytes qui vont réduire le potentiel osmotique (ψ_{π}) ainsi que le potentiel hydrique (ψ_w). Parce qu'une augmentation dans la concentration des solutés osmotiques, les cellules auront une turgescence importante quand elles sont complètement hydratées, en maintenant la rigidité originale de la paroi cellulaire (Fig. 17). En plus, la cellule va perdre sa turgescence au potentiel hydrique plus négatif, qui va par la suite permettre à la plante d'acquiescer de l'eau à partir du sol malgré à

basse potentiel hydrique. Les solutés osmotiques dans la vacuole organite, qui constitue la plupart du volume de la cellule végétale, sont le plus souvent des ions inorganiques et des acides organiques. Tel composés réduit l'activité des enzymes cytoplasmiques et la plante par la suite tend de synthétiser d'autres solutés compatibles dans le cytoplasme (solutés qui n'affectent pas négativement le métabolisme cellulaire). Les principaux solutés compatibles sont glycinebétaine, sorbitol et proline.

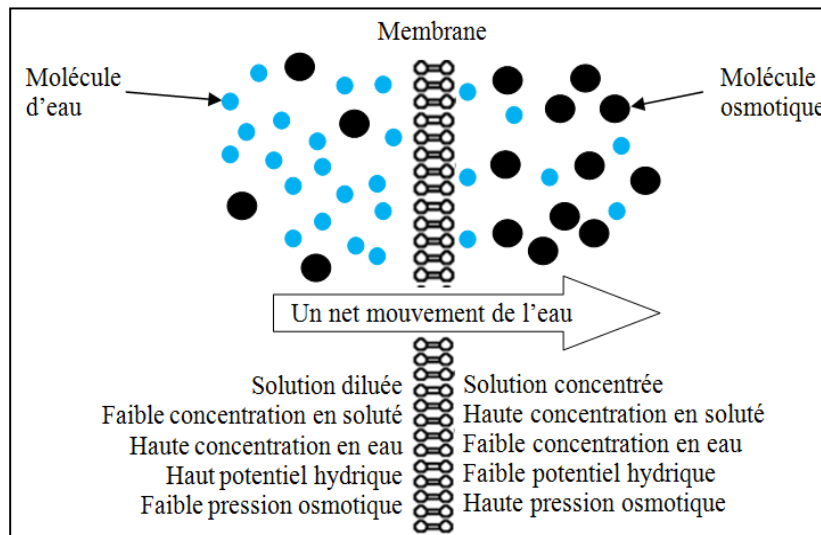


Figure 17. Le mouvement de l'eau à travers la membrane.

5.4. Élasticité de la paroi cellulaire

Quand les cellules perdent de l'eau, elles diminuent leur volume jusqu'à une perte complète de la turgescence. L'intensité à laquelle les cellules peuvent réduire leur volume, alors le point à lequel le potentiel hydrique chute jusqu'à la perte de la turgescence est atteint, dépend de l'élasticité des parois cellulaires. Les cellules avec une haute élasticité contiennent plus de l'eau dans l'état de pleine turgescence, alors que leur volume peut se décliner de plus avant que le point de la perte de la turgescence soit atteint. Il est a noté que l'élasticité des parois dépend des interactions chimiques entre les différents composantes de la paroi cellulaire.

La valeur de l'élasticité la plus importante est reflétée par la plus petit module d'élasticité, ϵ (MPa), qui décrit la somme par laquelle un fine changement dans le volume (ΔV , m^3) amène vers une modification dans la turgescence $\Delta\psi_p$ (MPa), à un certain volume initiale de cellule :

$$\Delta\psi_p = \epsilon \Delta V/V, \text{ ou } \epsilon = d\psi_p/dV.V$$

À une turgescence complète, la teneur relative en eau (TRE) = 100%. Le changement dans la turgescence induit par un changement en volume est plus important chez *Laurusnobilis* que ce d'*Oleaoleaster* (ϵ est plus grand chez le laurier). La plus grande élasticité des parois de

cellule des feuilles de *Oleaoleaster* issue des région sec, en comparaison avec les populations des régions fraîches, implique que leurs cellules perte plus d'eau avant d'atteindre le point de la perte de turgescence, elles ont des cellules qui rétrécies plus durant la période de sécheresse sévère (Fig. 18 et Tab. 1).

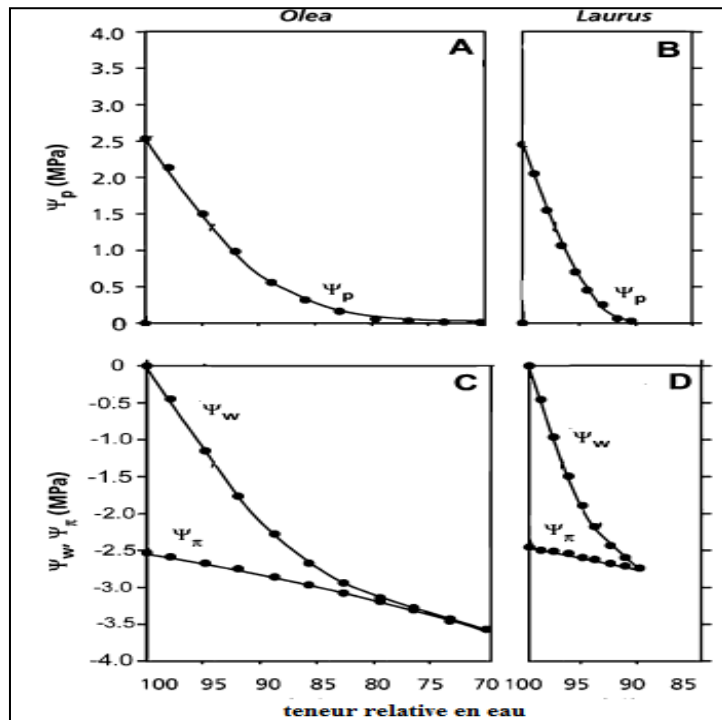


Figure 18.Diagrammes de Höfler, pression relative de turgescence (Ψ_p), potentiel osmotique (Ψ_π), potentiel en eau (Ψ_w) par rapport à la teneur relative en eau chez les feuilles de deux espèces d'arbres méditerranéennes (A, C) *Oleaoleaster* (olivier) et (B, D) *Laurusnobilis* (laurier). La masse de module élastique (ϵ) est la pente initiale de Ψ_p en rapport à la teneur en eau.

Tableau 1.Le module élastique des feuilles âgées d'une année de trois arbres sempervirents Méditerranéen, en poussant dans les mêmes conditions mais dans des locations qui diffèrent vis-à-vis la disponibilité en eau

Espèces	Module élastique, ϵ à une turgescence complète	
	Saison humide	Saison sèche
<i>Oleaoleaster</i>	19,5	19,3
<i>Ceratoniasiliqua</i>	20,5	24,5
<i>Laurusnobilis</i>	28,1	40,7

Oleaoleaster est le plus tolérant à la dessiccation suivit par *Ceratoniasiliqua*(caroubier) et enfin *Laurusnobilis* poussant dans des endroits plus ou moins humide, prêt de rives des

fleuves. Le module élastique était calculé en Mai (pour la saison humide) et septembre pour la période sèche.

5.5. Adaptation morphologique au stress hydrique

- ✓ Fuite de la sécheresse (*drought escape* ou *desiccation-avoidance*), plantes capables de terminer leur cycle de vie avant la saison sèche.
- ✓ Faculté de garder les tissus hydratés malgré le déficit hydrique.
- ✓ Tolérance à la dessiccation qui est la capacité à garder ses fonctions malgré la déshydratation.

5.5.1. Plantes qui évitent la dessiccation

Un nombre important de plantes de désert sont annuelles avec une tolérance à la dessiccation non-spécifique. Les graines de ses espèces peuvent germer seulement après des pluies torrentielles. Ses plantes croissent rapidement après la germination, la plus part du temps elles complètent le cycle de vie en 6 semaines ou moins (Fig. 19). Ses végétaux possèdent un taux rapide de photosynthèse, de transpiration et une superficie foliaire assez importante pour soutenir la croissance rapide.

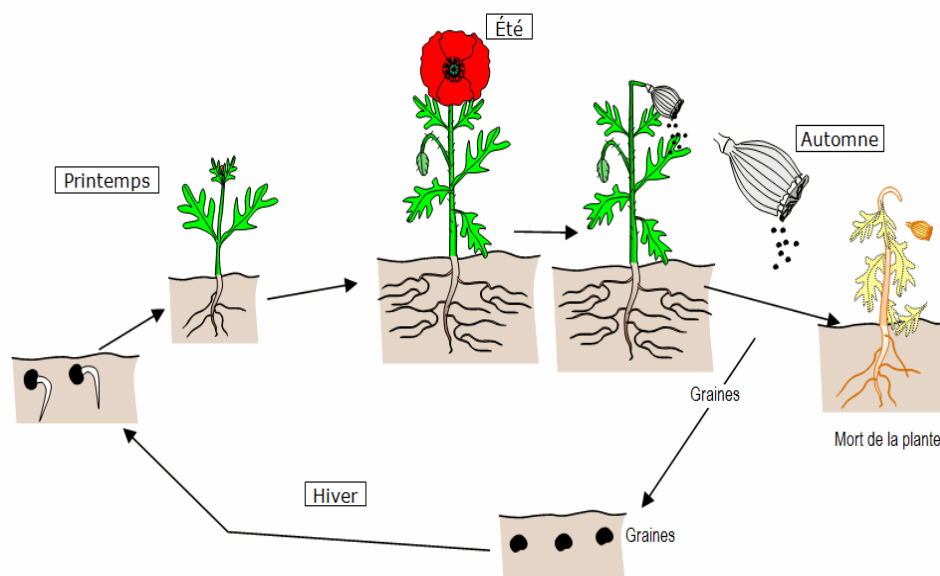


Figure 19. Cycle de vie d'une plante annuelle.

5.5.2. Plantes qui tolèrent la dessiccation

La plus part des arbres sont exposés au stress hydrique durant une partie de l'année, soit en été comme dans les régions méditerranéenne ou en hiver dans les climats froides ou les savanes. Une espèce relativement tolérante à la sècheresse, comme l'olivier, surmonte la baisse dans le potentiel hydrique avant le fermeture des stomates et avant même la perte de la turgescence, parce que elle possède une paroi relativement élastique et un grand résistance du xylème à l'embolisme.

Par ailleurs, certaines plantes des régions arides possèdent des racines soit profondes, superficielles ou dimorphiques « profondes et superficielles à la fois », car les premiers permettent à la plante d'atteindre des profondeurs assez importantes pour épuiser des eaux souterraines et les secondes pour en profiter des eaux de pluie rare dans ces régions (Fig. 20).

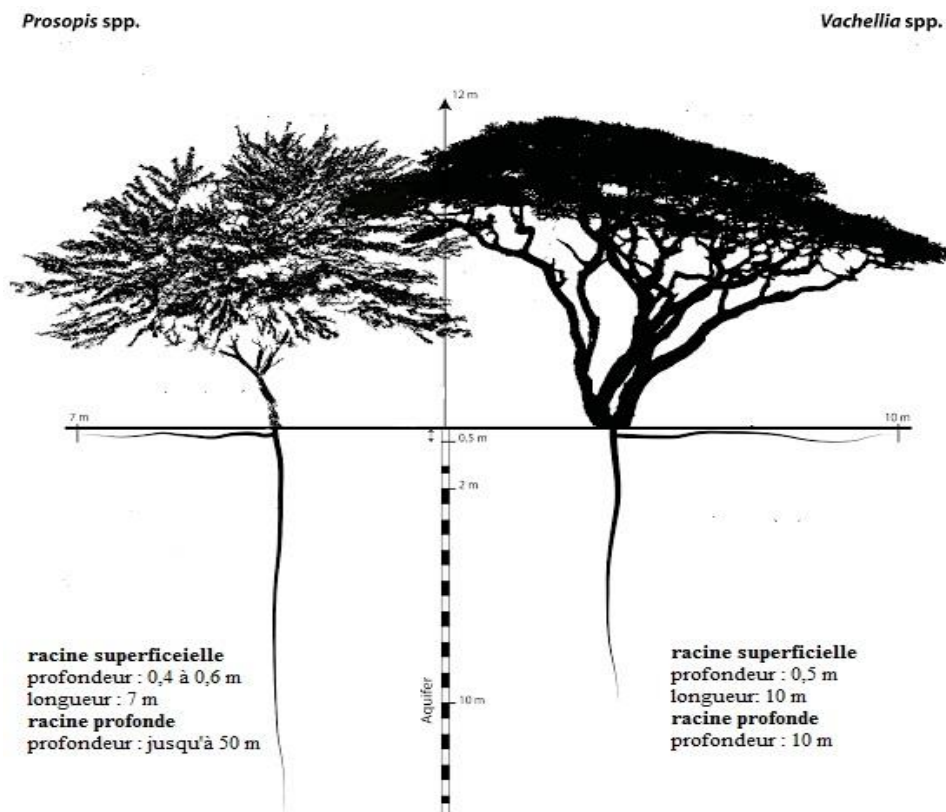


Figure 20. Morphologie racinaire de *Prosopis* spp. à gauche et *Vachellia* spp. à droite des régions arides.

5.5.3. Plantes dite «de résurrection»

Un cas extrême de la tolérance à la dessiccation de la plante entière est ce des plantes de résurrection ou poikilohydrique. Même après que leur protoplasme est séché dont le potentiel hydrique arrive à un taux d'équilibre avec l'air aride est sec (une humidité relative entre 40 et 20 %), les cellules sont susceptibles à restaurer leur activité physiologique. Les feuilles sec, fané et apparemment mortes regagne sa turgescence en moins de 24h après pluie cela rend le terme résurrection le plus approprié. Il y a deux stratégies de résurrection permis les angiospermes :

- Celles qui perdent ses chlorophylles et dégradent son propre chloroplaste (poikilochlorophyllous) ;
- Celles qui maintient quelques ou le tout de leurs chlorophylles et l'ultrastructure de leurs chloroplastes (homoiochlorophyllous).

5.6. Adaptations morphologiques des feuilles vis-à-vis le stress hydrique

1/ Changement de l'inclinaison des feuilles, tendance à être parallèle aux rayons du soleil plutôt que perpendiculaire.

2/ Augmentation de la réflectance des surfaces foliaires en augmentant la pubescence (feuille garnie de poils fins imitant le duvet).

3/ Limitation du nombre des feuilles et réduction des surfaces transpirantes par atrophie des feuilles (plantes aphylls ou bien feuilles réduites en écailles, en épines ou en lanières (Fig. 21).

4/ Emmagasiner l'eau dans des parenchymes de feuilles ou de tiges déformées, gonflée d'eau chez les espèces dites succulentes.

5/ Production d'une cuticule épaisse qui réduit la perte d'eau à travers l'épiderme + forte lignification des parois cellulaires.

6/ Protection des stomates dans des structures particulières (enfouissement dans des sillons ou des cryptes)

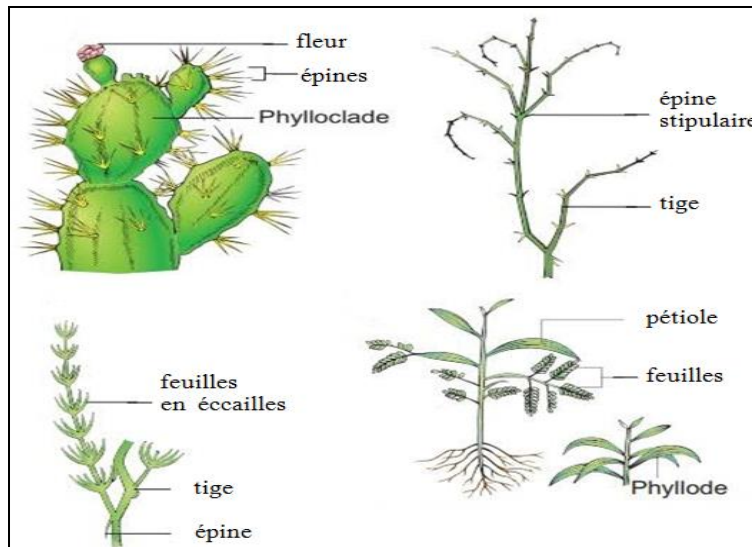


Figure 21. Adaptation de quelques xérophytes à la sécheresse.

Chapitre III

Stress salin

1. Stress salin

Le phénomène de la salinisation des sols affecte la production agricole et sa qualité au niveau des régions arides et semi-arides (Fig. 22). La salinisation des sols et des eaux demeurent pour ces régions un obstacle majeur à la croissance des végétaux, car les précipitations y sont limitées et insuffisantes ne permettant pas le lessivage des sols. Par contre, l'évapotranspiration de l'eau est importante laissant derrière elle des sels et autres substances dans un état plus concentré. Parmi ces sels, on peut citer le chlorure de sodium, le carbonate de sodium, le sulfate de sodium ou les sels de magnésium ; les sels les plus répandus dans la nature sont le chlorure de sodium et le sulfate de sodium ou alors un mélange des deux.

Les mécanismes d'adaptation qui permettent d'assurer la survie de la plante sont divers et complexes, les halophytes sont considérées comme des régulateurs de salinité. Certains de ces régulateurs n'absorbent pas le sel mais en excrètent des quantités considérables par leurs racines. D'autres régulateurs absorbent le sel mais en excrètent de grandes quantités dans des glandes à sel spécialisées des feuilles. On parle ici de deux mécanismes l'exclusion et l'inclusion.

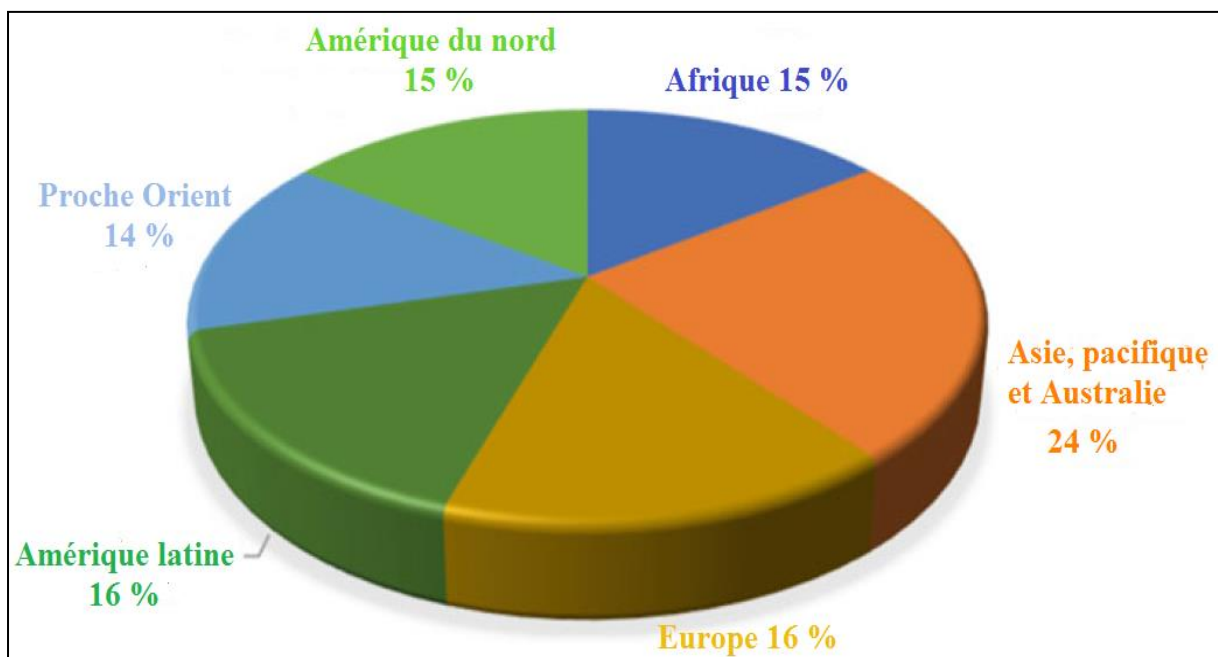


Figure 22.Distribution mondiale des sols affectées par le sel

2. Origines et causes de la salinisation des sols

Les causes de phénomène de salinisation des sols sont multiples. Cependant, le critère d'identification pour chaque mode de salinisation est évidemment son origine. En effet, la connaissance de l'origine de la salure du dynamisme de cette salure dans le sol et de la nature des composées chimiques qui la constituent restent nécessaires pour l'amélioration des terrains salés.

2.1.Salinisations géologiques

La source principale des sels dans le sol est les minéraux naturels de la croûte terrestre. En effet, durant le processus d'altération chimique, qui implique hydrolyse, hydratation, oxydation et carbonatation les sels sont libérés progressivement avant de subir une solubilisation. Cependant les causes premières de salure sont fréquemment éloignées dans l'espace du territoire prospecté. Dans la plupart des cas les sels sont apportés au sol par l'eau qui contient des sels solubles dont la nature et la concentration dépendent des matériaux géologiques avec lesquels l'eau a été en contact.

2.2.Salinisations par les eaux

Généralement, ce sont les eaux de surface et les eaux de nappe souterraine qui constituent les principales sources de sels affectant l'agriculture irriguée. Concernant l'eau d'irrigation, le degré avec lequel s'opère la salinisation dépend de deux facteurs:

- La composition de cette eau qui à son tour est en fonction de la teneur en sel du sol et des matériaux géologiques avec lesquels elle a été en contact.
- Le bilan entre l'apport d'eau d'irrigation à la surface du sol et le déplacement de l'eau de drainage de la limite intérieure du profil.

En outre, les nappes des zones arides et semi-arides véhiculent des eaux souvent chargées en sels solubles la source la plus importante de ces sels reste l'eau d'irrigation. Ainsi l'augmentation du niveau de la nappe phréatique due à l'irrigation favorise l'accumulation des sels en surface et ce, suite à une évapotranspiration intense. Cette remontée très rapide de la nappe fut observée sur plusieurs périmètres irrigués. Des irrigations sans contrôle rigoureuses des doses d'eau apportées et l'absence de drainage ont entraîné une accumulation importante de sels dans le profil par remonter capillaire de la nappe.

2.3. Climatiques

Les climats comportent deux caractéristiques qui s'ajustent parfaitement aux mécanismes de la mobilisation et de l'accumulation du salant :

Un régime irrégulier des précipitations avec une dominance des averses brutales qui sont séparées par des périodes de sécheresse : ce mécanisme de mobilisation du salant est assuré par les averses qui peuvent éventuellement détacher des matériaux solides salés, à partir des gisements originels et les transporter par ruissellement. Ces eaux vont par la suite, s'accumuler dans des zones de dépression et causer ainsi une remontée du niveau phréatique.

Une saison sèche prolongée pendant laquelle la chaleur et l'insolation provoquent une évaporation intense : ce mécanisme s'opérant en période sèche, il est le résultat d'une évaporation qui provoque l'ascension du salant par remonter capillaire.

3. Les types de salinisation

3.1. Salinisation primaire

Près de 80 % des terres salinisées ont une origine naturelle on qualifie alors la salinisation de «primaire». Dans ce cas, celle-ci est due à la formation des sels pendant l'altération des roches ou à des apports naturels externes :

- Dans les régions côtières intrusion de l'eau salée ou submersion des terres basses.
- Inondation périodique par de l'eau de mauvaise qualité.
- Remontée d'une nappe phréatique salée près de la zone racinaire.

3.2. Salinisation secondaire

Près de 20% des terres salinisées ont une origine humaine ou anthropique et sont qualifiées de «secondaires». L'irrigation est la principale cause anthropique de la salinisation des sols. Dans environ la moitié des situations le développement de l'irrigation s'est accompagné de l'apparition de processus de salinisation, sodisation ou alcalinisation des sols d'importance variable. Si les situations apparaissent très diverses en raison des caractéristiques du milieu naturel, des pratiques agricoles ou de la gestion de l'eau, ces dégradations ne sont pas inéluctables et apparaissent pour l'essentiel comme la résultante de mode de gestion inappropriée des ressources en sol et en eau. L'irrigation altère et le bilan hydrique du sol en générant un apport d'eau supplémentaire ; cet apport est toujours associé à un apport de sels. En effet, même une eau douce de la meilleure qualité contient des sels dissous et si la quantité

de sels apportée par cette eau peut sembler négligeable les quantités d'eau apportées au fil du temps entraînent un dépôt cumulé de sels dans les sols, qui peut s'avérer considérable.

4. Les effets de l'excès du sel sur les sols

L'excès du sel dans un sol modifie ses propriétés physico-chimiques. Cette altération des conditions édaphiques constitue un stress indirect pour la croissance des plantes.

4.1. Alcalinité

Lorsque les précipitations sont trop faibles, pour lessiver l'excès d'éléments minéraux hydrolysés, la concentration en électrolytes et le pH du sol augmentent. Un sol devient alcalin lorsque son pH dépasse 7. Les électrolytes de la solution du sol et du complexe adsorbant sont essentiellement Ca^{2+} , Mg^{2+} (alcalino-terreux bivalents), K^+ , Na^+ (alcalino-terreux monovalents). Ils sont appelés cations "non acides" ou "non hydrolysables", car ils ne libèrent pas de protons en réagissant avec l'eau. Ils ne libèrent pas non plus d'ions hydroxydes et sont donc neutres. Ce sont principalement les anions, et surtout les carbonates et les bicarbonates qui se comportent en bases. Ils génèrent des ions hydroxydes et provoquent l'augmentation du pH.

4.2. Altération physique

Les sols salins ont de mauvaises propriétés physiques (grande dispersion des colloïdes organiques et des minérales mauvaises perméabilités et faibles aération). Tant que la solution du sol contient des quantités importantes de sels solubles, le sol demeure imperméable et son pH est inférieur à 8,5. C'est le cas des sols sodiques qui contiennent des quantités excessives de l'ion sodium échangeable. Cette haute teneur en Na^+ cause le gonflement des particules d'argile et la dispersion du matériel colloïdal du sol, qui peut alors bouger et bloquer des pores ce qui peut affecter la perméabilité intrinsèque du sol, sa dispersion et causer ainsi la diminution de son aération. D'autre part, dans les sols salins les transformations chimiques peuvent avoir des répercussions notables au niveau des propriétés physiques. L'accumulation de sels dans le sol déplace l'équilibre chimique entre la fraction solide et la fraction liquide du sol. Les propriétés chimiques sont donc bouleversées qualitativement et quantitativement. Les cations Ca^{2+} ou Na^+ montrent le pouvoir floculant ou dispersant le plus important ; Mg^{2+} et K^+ se situent entre les deux K^+ étant plus dispersant que Mg^{2+} .

4.3.Effets sur la fertilité du sol

La faible fertilité des sols salés est généralement liée à la présence de sels solubles en particulier les sels de sodium. Des études ont montré qu'au-delà de 75 Mmol, la régénération des plantes est compromise du fait de la baisse de la production du sol et donc de sa fertilité.

L'étude de l'interaction entre la salinité et la fertilité sur la croissance, la composition minérale et le métabolisme de l'azote de la moutarde indienne a montré que la salinité diminue la fertilité du sol. Avec l'augmentation de salinité il y a une augmentation de la concentration de Na^+ échangeable et une baisse des concentrations de N P K.

La conductivité hydraulique qui dépend plus de la concentration totale en sels de l'eau d'irrigation que des cations échangeables du sol irrigué à l'eau salée décroît. Cette diminution devient très sensible quand le pourcentage de sodium échangeable se trouve entre 2,5 et 35%.

5. Effet de la salinité sur les plantes

La salinité du sol ou de l'eau est causée par la présence d'une quantité excessive du sel. Généralement un taux élevé du Na^+ et Cl^- cause le stress salin. Le stress salin a un triple effets: il réduit le potentiel hydrique cause un déséquilibre ionique ou des perturbations en homéostasie ionique et provoque une toxicité ionique (Fig. 23). Cet état hydrique altéré conduit à une croissance réduite et limitation de la productivité végétale. Depuis que le stress salin implique aussi bien le stress osmotique qu'ionique, l'arrêt de la croissance est directement relié à la concentration des sels solubles ou au potentiel osmotique de l'eau du sol. La salinité est un facteur environnemental très important qui limite la croissance et la productivité. Durant le début du développement du stress salin à l'intérieur de la plante tous les processus majeurs tels que : la photosynthèse, la synthèse des protéines, le métabolisme énergétique... sont affectés. La première réponse est la réduction de la vitesse d'extension de la surface foliaire suivie par l'arrêt de l'extension avec l'intensification du stress.

5.1.Effet de la salinité sur la croissance

La réponse immédiate du stress salin est la réduction de la vitesse de l'expansion de la surface foliaire ce qui conduit à l'arrêt de l'expansion 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 (Fig. 24). La salinité accrue est accompagnée par une réduction significative dans la biomasse racinaire la hauteur de la plante le nombre de feuilles par plante la longueur des racines et la surface racinaire. Le taux élevé de NaCl se manifeste par une croissance dans la

biomasse des racines, tiges et feuilles et une augmentation dans le ratio partie racinaire/partie aérienne.

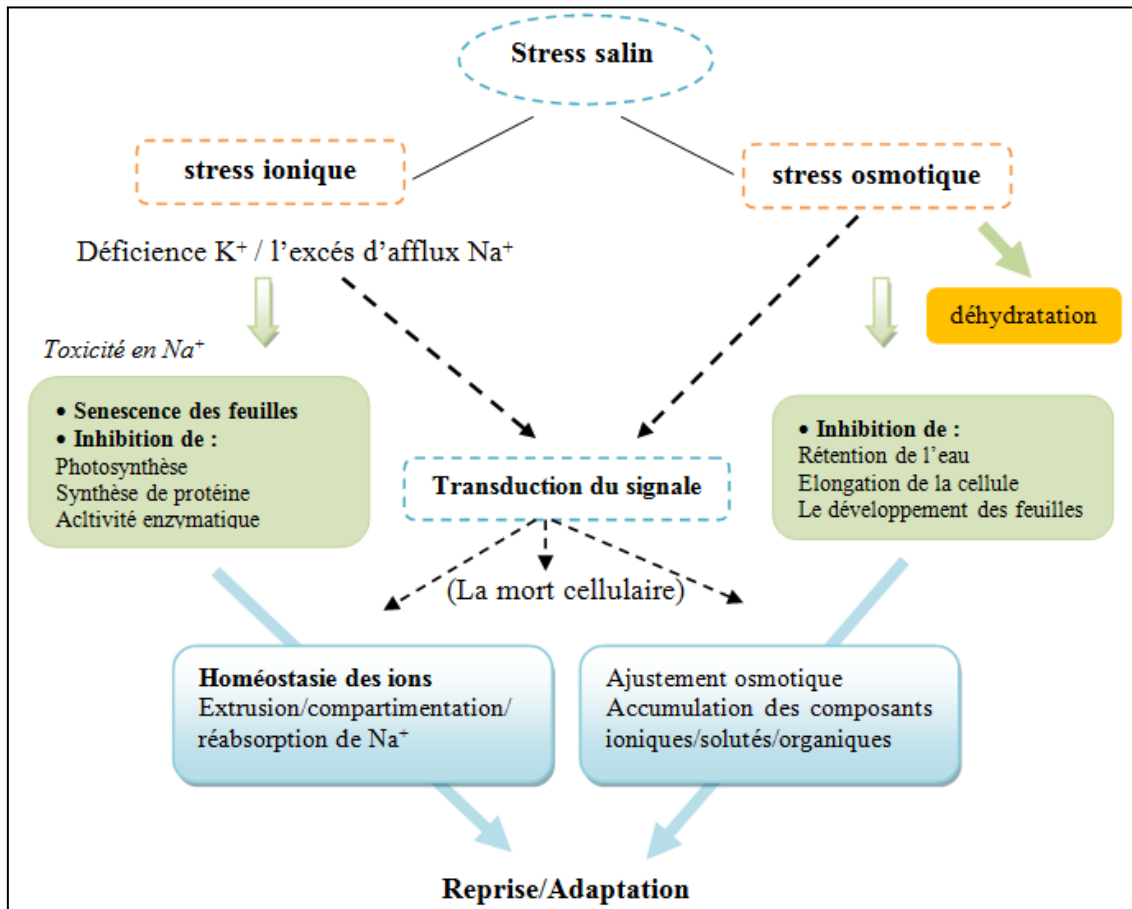


Figure 23. Effets de la salinité du sol sur la plante.

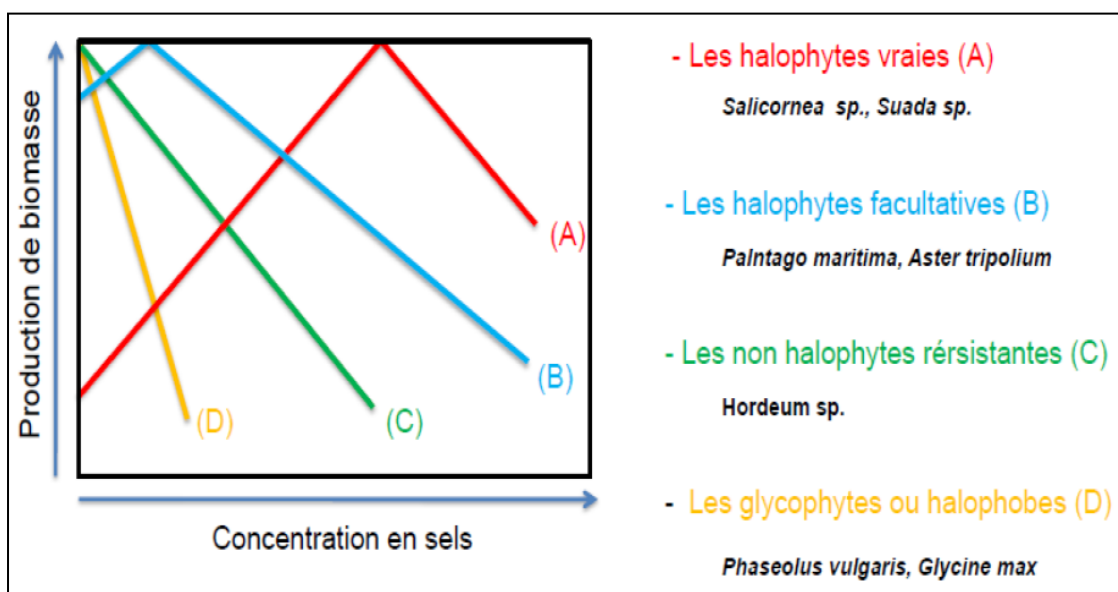


Figure 24. Production de biomasse de différents groupes de plantes suivant la salinité.

5.2.L'effet de la salinité sur l'eau dans la plante

Le potentiel hydrique et le potentiel osmotique des plantes deviennent de plus en plus négatifs avec l'augmentation de la salinité ainsi que la pression de la turgescence. Dans les conditions de concentrations élevées de salinité accrue le potentiel hydrique de la feuille et la vitesse d'évaporation diminuent significativement alors qu'il n'y a pas de changement dans le contenu relatif en eau.

5.3. L'effet de la salinité sur l'anatomie de la feuille

La salinité cause une augmentation de l'épaisseur de l'épiderme, l'épaisseur du mésophylle, la longueur des cellules palissadiques le diamètre des cellules palissadiques dans les feuilles de l'haricot, du coton et de l'atriplex. La salinité réduit aussi l'espace intercellulaire dans les feuilles. L'épaisseur du mésophylle et de l'épiderme ainsi que l'espace intercellulaire diminuent significativement dans les feuilles traitées avec le NaCl de la mangrove. Le stress salin cause (1) le développement de la vacuolisation et un gonflement partiel du réticulum endoplasmique, (2) le gonflement de la mitochondrie, (3) la vésiculation et la fragmentation du tonoplaste et (4) la dégradation du cytoplasme par le mélange de la matrice cytoplasmique et vacuolaire des feuilles.

5.4. L'effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques et les protéines

Le taux de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles diminue en général sous les conditions de stress salin. Les feuilles les plus âgées commencent à développer une chlorose et finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin. Par contre, Le contenu de la chlorophylle augmente sous les conditions de salinité. Chez *Grevilea*, la protochlorophylle, la chlorophylle et les caroténoïdes diminuent significativement sous le stress salin, mais la vitesse du déclin de la protochlorophylle, la chlorophylle est plus importante que celle de la chlorophylle *a* et les caroténoïdes. Les pigments anthocyanines augmentent significativement dans ce cas de stress salin. Le contenu des protéines solubles des feuilles diminue en réponse à la salinité. Les protéines solubles augmentent à des niveaux bas de salinité et diminuent en hautes concentrations de salinité chez les mûres.

5.5.L'effet de la salinité sur les lipides

Les lipides sont la source la plus efficace du stockage de l'énergie, ils fonctionnent comme des isolateurs des hormones et organes délicats et jouent un rôle important comme des

constituants des structures de la plupart des cellules membranaires. Ils ont aussi un rôle vital dans la tolérance à différents stress physiologiques chez une variété d'organismes comme les cyanobactéries. L'instauration des acides gras contrecarre le stress salin ou hydrique. Un changement de la composition des lipides soumis à un stress salin dans la membrane plasmique des racines on été observé et les pourcentages molaires des stérols et les phospholipides diminuent avec l'augmentation de la salinité, mais le ratio stérols/phospholipides n'est pas affecté par le NaCl.

5.6. L'effet de la salinité sur le taux des ions

L'absorption des hautes concentrations de NaCl engendre une compétition avec l'absorption d'autres ions spécialement le K^+ , ce qui conduit à une déficience en cette dernière. Le traitement accru de NaCl induit une augmentation dans le taux du Na^+ et Cl^- et une diminution dans le taux du Ca^{2+} , K^+ et le Mg^{2+} chez de nombreuses plantes. La salinité fait augmenter le contenu de Na^+ , Ca^{2+} et Cl^- chez *Vicia faba* et le rapport K^+/Na^+ diminue. Les effets nutritionnels de la salinité incluent les deux actions primaires du sel sur les plantes : la toxicité directe due à l'accumulation excessive des ions dans les tissus et un déséquilibre nutritionnel provoqué par l'excès de certains ions (Fig. 25). L'accumulation des ions Na^+ dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que K^+ et Ca^{2+} . Il y aurait une compétition entre Na^+ et Ca^{2+} pour les mêmes sites de fixation apoplasmique. L'accumulation des ions Na^+ affecte l'absorption de K^+ et ceci en fonction de la concentration du premier élément, cependant, la présence de Na^+ en faible concentration peut augmenter l'absorption de K^+ , tandis qu'une concentration élevée en Na^+ diminue l'absorption de K^+ chez le riz et la canne à sucre. Cette absorption peut même s'arrêter complètement chez le haricot et le laurier rose cultivés en présence de chlorure de sodium (NaCl) à 12 g l^{-1} .

5.7. L'effet de la salinité sur les enzymes antioxydantes

En cas de stress biotique ou abiotique on observe chez les plantes une production rapide et massive d'espèces réactives de l'oxygène. De nombreuses études ont été menées notamment chez les plantes, afin de préciser quels facteurs entraînent ce phénomène. De nombreuses conditions environnementales ont ainsi été définies : la sécheresse, les stress thermiques (hautes et basses températures), l'exposition aux métaux lourds, aux ultraviolets, aux polluants aériens tels que l'ozone et le SO_2 , les stress mécaniques, les carences en nutriments, les attaques des pathogènes, la salinité et les fortes expositions à la lumière.

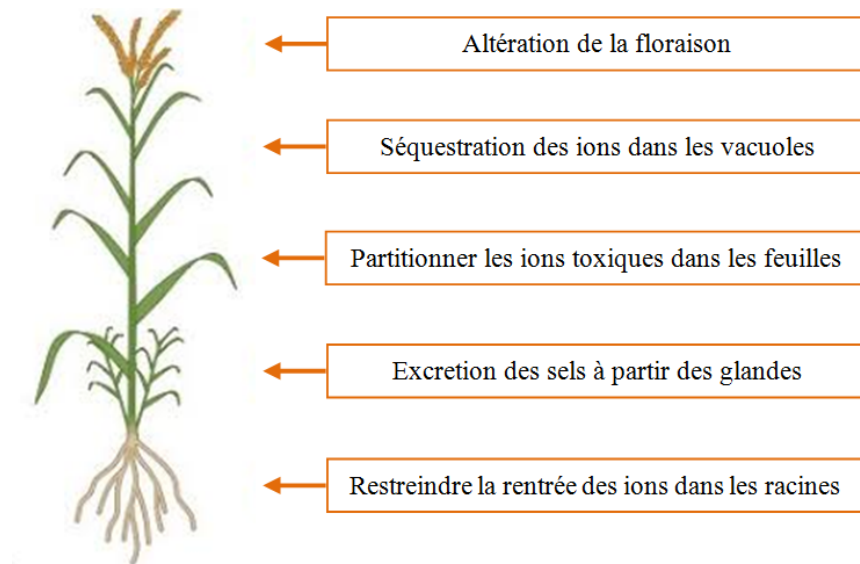


Figure 25.Le sort des ions chez la plante soumise au stress salin

Le stress salin cause un déficit hydrique comme conséquence à l'effet osmotique sur les activités métaboliques des plantes. Ce déficit hydrique cause un stress oxydatif à cause de la formation des espèces réactives de l'oxygène, comme les superoxydes, les radicaux hydroxyles et peroxyde. Les ROS qui sont le produit des stress hyperosmotique et ionique causent des dysfonctionnements dans la membrane et la mort cellulaire. Les plantes se défendent contre ces ROS par l'induction de l'activité de certaines enzymes antioxydantes comme la catalase, la peroxydase, la glutathion réductase et le superoxydedismutase qui éliminent ROS. L'activité des enzymes antioxydantes comme l'ascorbate peroxydase, la glutathion réductase, la monodéshydroascorbate réductase (MDHAR) et la déshydroascorbate réductase (DHAR) augmentent sous les conditions de stress salin chez le blé alors que l'ascorbate total et le contenu de la glutathion diminuent.

5.8.L'effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote

L'activité du nitrate réductase (NRA) diminue dans les feuilles de beaucoup de plantes pendant le stress salin. La première cause de la réduction de la NRA dans les feuilles est un effet spécifique associé à la présence du sel Cl^- dans le milieu externe. Cet effet de Cl^- semble être dû à la réduction de l'absorption du NO_3^- et par conséquent une concentration réduite de cette molécule dans les feuilles, bien que l'effet direct du Cl^- sur l'activité de l'enzyme qui ne peut être écarté. Chez le maïs (*Zeamays*) le taux des nitrates diminue dans les feuilles mais augmente dans les racines sous le stress salin et la NRA des feuilles diminue aussi dans la

salinité. L'exposition des racines nodulées à NaCl des légumineuses cause une réduction rapide de la croissance végétale.

5.9. L'effet de la salinité sur l'ultrastructure du chloroplaste

Chez les plantes traitées avec le NaCl la microscopie électronique a montré que la structure du thylacoïde du chloroplaste devient désorganisée le nombre et la taille des plastoglobules augmentent et le taux d'amidon diminue. Dans le mésophylle de la patate douce (*Ipomoea batatas*), les membranes des thylacoïdes sont gonflées et la plupart sont perdues sous un stress salin sévère.

5.10. L'effet de la salinité sur la photosynthèse

Le développement des plantes est le résultat de l'intégration et la régulation des processus physiologiques dont le plus dominant est la photosynthèse. La croissance du végétal autant que la production de biomasse est une mesure de la photosynthèse nette et comme les stress environnementaux affectent la croissance donc affectent la photosynthèse. Le stress salin cause des effets à long et à court terme sur la photosynthèse.

-Les effets à court terme se manifestent après quelques heures jusqu'à un à deux jours de l'exposition au stress et la réponse est importante ; il y a complètement arrêt de l'assimilation du carbone.

-L'effet à long terme s'exprime après plusieurs jours de l'exposition au sel et la diminution de l'assimilation du carbone est due à l'accumulation du sel dans les feuilles en développement, aussi la suppression de la photosynthèse sous les conditions d'un stress salin et qu'elle ne diminue pas mais plutôt stimulée par de petites concentrations de sel. La diminution de la vitesse photosynthétique est due à plusieurs facteurs : (1) la déshydratation des membranes cellulaires ce qui réduit leur perméabilité au CO₂, (2) la toxicité du sel, (3) la réduction de l'approvisionnement en CO₂ à cause de la fermeture hydroactive des stomates, (4) la sénescence accrue induite par la salinité et (5) le changement dans l'activité des enzymes causé par le changement dans la structure cytoplasmique.

6. Adaptation des végétaux à la salinité

La réponse des plantes au stress salin est très complexe. L'adaptation d'une plante au stress salin implique la mise en place de divers mécanismes qui vont lui permettre de limiter l'envahissement de ces cellules par le sel de lutter contre le dysfonctionnement de son métabolisme carboné et minéral...

Selon le degré de la salinité dans le milieu, les glycophytes en particulier sont exposées à des modifications de leur comportement morpho-physiologique, biochimique et minéral.

6.1. Exclusion

La plante empêche le sel de remonter dans la sève jusqu'aux feuilles (Fig. 26). La présence de l'endoderme dans les racines ainsi que le transport sélectif leur permet d'absorber les ions nutritifs utiles et de réexcréter les ions Na^+ .

Quelques halophytes peuvent empêcher l'absorption excessive de sel par exclusion du sel au niveau des racines et de la partie inférieure de la tige. Dans ce cadre la sortie de Na^+ des vaisseaux du xylème en échange d'une entrée de K^+ venant des cellules parenchymateuses du xylème et du parenchyme avoisinant joue un rôle important dans la tige et les racines.

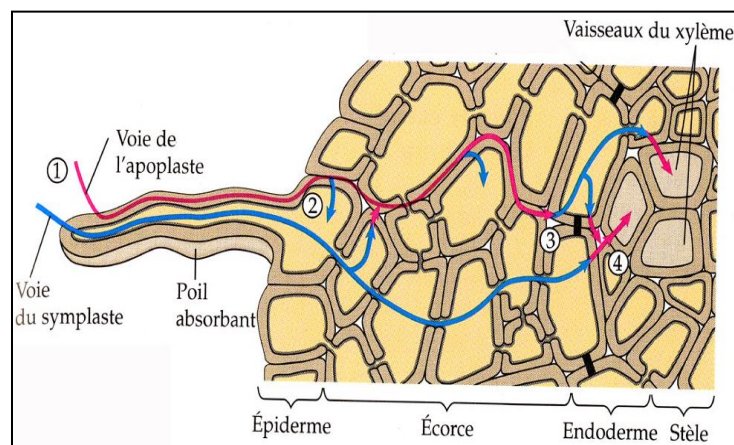


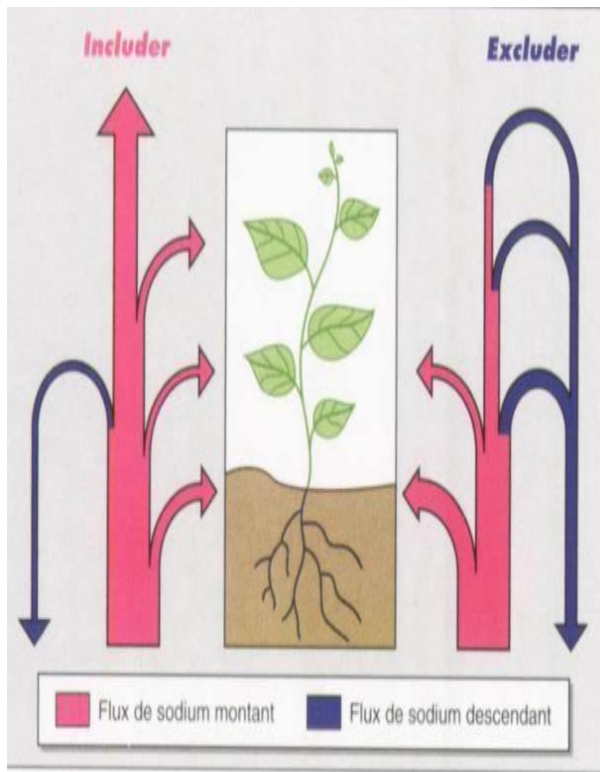
Figure 26. Forte imperméabilité des racines (couche de l'endoderme)

6.2. Inclusion

La plante retient le sel qui parvient aux feuilles au même titre que l'eau par le mouvement ascendant de la sève dans les vaisseaux. A l'intérieur des cellules le sel est alors stocké dans les vacuoles grâce à des systèmes de pompes moléculaires. Les vacuoles sont des compartiments fermés au sein de la cellule, le sel est ainsi isolé des constituants cellulaires vitaux ou excrété par des glandes vers l'extérieur. L'excrétion dans les glandes à sel est très spécifique ; d'abord Na^+ , Cl^- et HCO_3^- sont excrétés contre le gradient de concentration alors que des ions comme Ca^{++} , NO_3 , SO_4^- et H_2PO_4^- sont maintenus contre leur gradient.

6.3. La réexcrétion

La plante a la capacité de réexpédier aussitôt l'excès de sel parvenu jusqu'au feuilles vers ses racines par l'intermédiaire de sa sève descendante par le phloème. Les racines peuvent ensuite réexcréter le sel à l'extérieur et l'éliminer vers le sol (Fig. 27).



Chez les plantes de types *includeur*, les flux de sodium sont essentiellement ascendants (en rose) et le sel est accumulé dans les parties aériennes. Chez celles de type *excluser*, la plus grande partie du sodium véhiculé vers les feuilles est réexporté vers les racines via le phloème (en bleu). Les intensités relatives des flux sont symbolisées par la largeur des traits.

Figure 27. Schématisation du bilan de la circulation du sodium dans les plantes *includeur* ou *excluser*

6.4. Extrusion

Les espèces de mangroves (halophytes) les plus tolérantes possèdent des glandes (Fig 28) dans leurs feuilles assurant une sécrétion des sels représentés ici par une feuille d'*Avicenniagerminans* (Fig. 29).

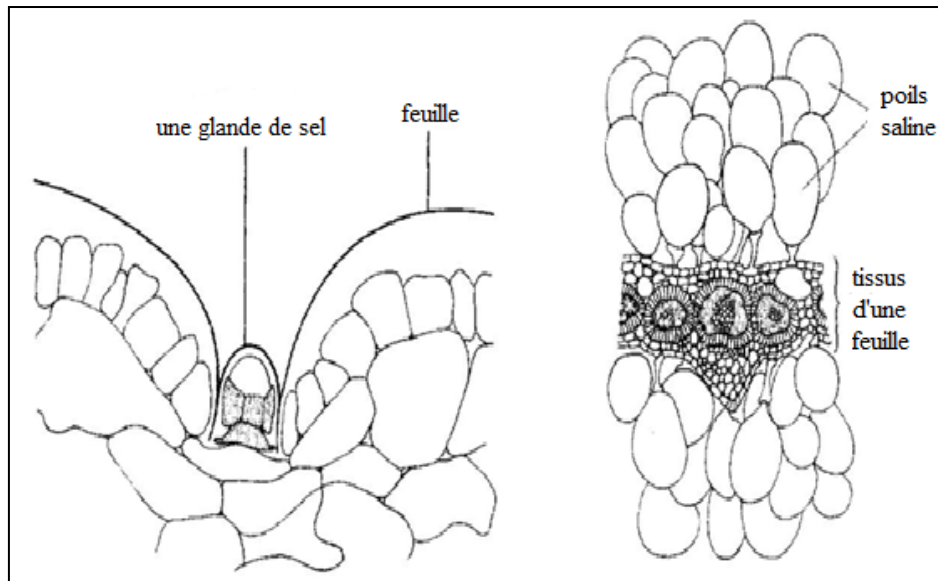


Figure 28. Glande épidermiques d'extrusion de sel d'*Aveccinea* (à gauche) et d'*Atriplex mollis* (à droite).

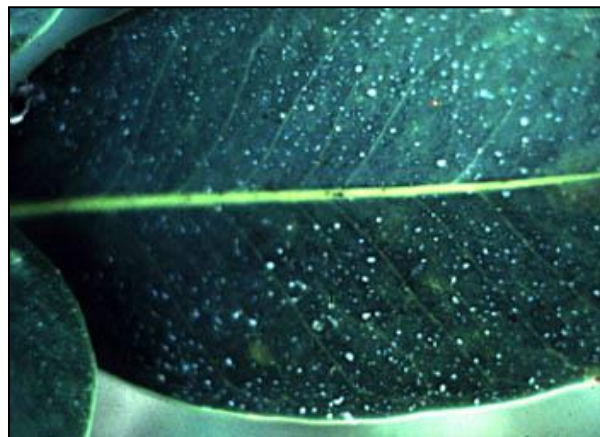


Figure 29. Feuille d'*Avicenniagerminans*

6.5. Ajustement osmotique

Les plantes réagissent à ces variations de la salinité dans le biotope soit par disparaître ou déclencher des mécanismes de résistances. Parmi ces mécanismes, l'ajustement osmotique joue un rôle crucial dans la résistance ou la tolérance de la plante à la contrainte. En effet la tolérance dans le cas d'un abaissement du potentiel hydrique s'exprime par un maintien de la turgescence grâce au phénomène d'ajustement osmotique.

En condition de la salinité, l'ajustement osmotique est l'un des mécanismes d'adaptation aux contraintes hydrique du milieu chez de nombreux halophytes et glycophytes dont les plantes cultivées.

Ce phénomène apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation au stress ionique et osmotique qui s'exprime par la capacité d'un végétal à accumuler au niveau symplasmique et de manière active des ions tel que, les K^+ et N^+ et Cl^- ou de composé organique tel le sucresolubleset certains amino-acide comme la proline.

L'ajustement osmotique permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance) et il peut intervenir à tout les stades du développement du végétal.

L'osmorégulation permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques surtout dans les organes jeunes et la proline semble jouer un rôle dans le maintient des pressions cytosol-vacuole et de régulation de pH.

L'ajustement osmotique protège donc les structures cellulaires et réduit les dommages oxydants provoqués par les radicaux libres produits en réponse à la salinité élevée.

6.6. Ajustement de la proline

Les plantes soumises aux contraintes engendrées par la salinité réagissent à cette agression par une modification de leur teneur en certains composés organique. Ces réactions d'adaptation sont destinées à rétablir l'équilibre hydrique dans la plante. Ces composés sont produits en quantité inhabituelle en s'accumulant dans les cellules.

Les composés qui s'accumulent le plus sont généralement la bétaine, la proline et la glycine bétaine bien que d'autres molécules puissent s'accumuler aux concentrations élevées dans certaines espèces. Il a été démontré que certains composés notamment les sucres solubles et la proline s'accumulent dans les tissus des plantes cultivées sous stress salin. Cependant, les éléments les plus souvent associés à la tolérance des plantes à la salinité sont des molécules azotées comme la glycine bétaine, les polyamines ou des acides aminés telle la proline.

La proline est l'acide aminé le plus communément retrouvé dans les tissus des halophytes poussant dans les environnements salés ou soumises à un stress salin, elle représente 80% du pool d'acides aminés dans les cellules du tabac (*Nicotiniatabacum*) adapté à la croissance sur un milieu 428 mMNaCl (4% des cellules non adaptées).

La proline est un soluté organique qui s'accumule chez les plantes exposées à des hautes concentrations de sel afin d'ajuster le potentiel osmotique dans le cytoplasme.

L'aptitude des plantes à la synthèse et à l'accumulation de la proline n'est pas spécifique aux halophytes, elle l'est aussi pour de nombreuses glycophytes

La proline accumulée chez les plantes en réponse au stress hydrique ou à la salinité est localisée en premier lieu dans le cytoplasme. Les lieux de l'accumulation de la proline au niveau organique varient d'une espèce à une autre. La plus part des travaux signalent que la proline migre vers les feuilles pour s'y localiser en conditions de stress salin. L'accumulation de la proline est considérée actuellement comme l'une des manifestations les plus remarquables des stress salin et hydrique. La teneur en proline vient renforcer les mécanismes impliqués dans le maintien et l'amélioration de la salinité des membranes cellulaires en réponse au stress salin (Fig. 30).

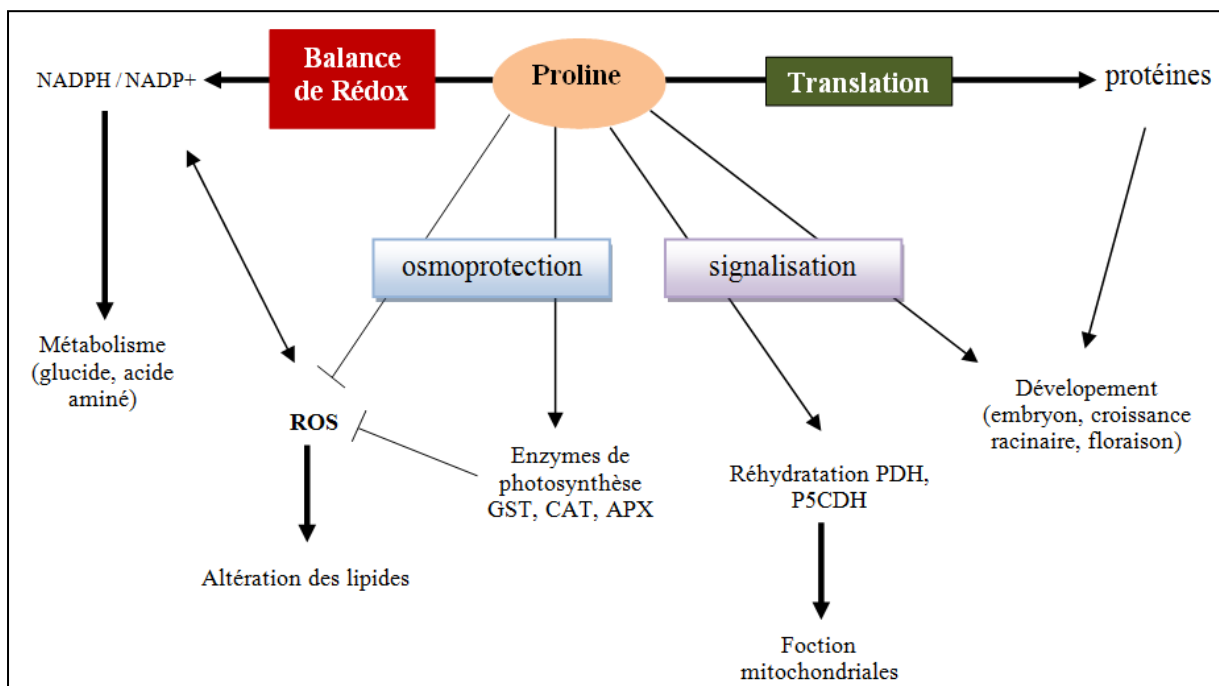


Figure 30.Rôle de la proline dans la protection de la plante

En condition salines l'accumulation de la proline est souvent liée à celle des ions Na^+ et K^+ . Le rôle osmoroprotecteur de la proline a été signalé par de nombreux auteurs. La proline a un rôle osmorégulateur dont le pouvoir de protège le système membranaire lors de la déshydratation des différents tissus.

Les précurseurs de la proline sont l'acide glutamique et les amides (Fig. 31). L'accumulation des composés d'osmolytes telle que la proline lors des stress salin implique la synthèse ou l'activation des enzymes de leur voie de biosynthèse et par conséquent l'induction des gènes correspondants en réponse à la contrainte.

Toutefois, il semble que la stimulation de la synthèse de la proline soit parallèle à une activation globale d'une voie métabolique partant du glutamate semi aldéhyde et conduisant à la proline, la première enzyme impliquée dans la voie de biosynthèse de la proline à partir du glutamate est la pyrroline 5 carboxylate synthétase (P5CS).

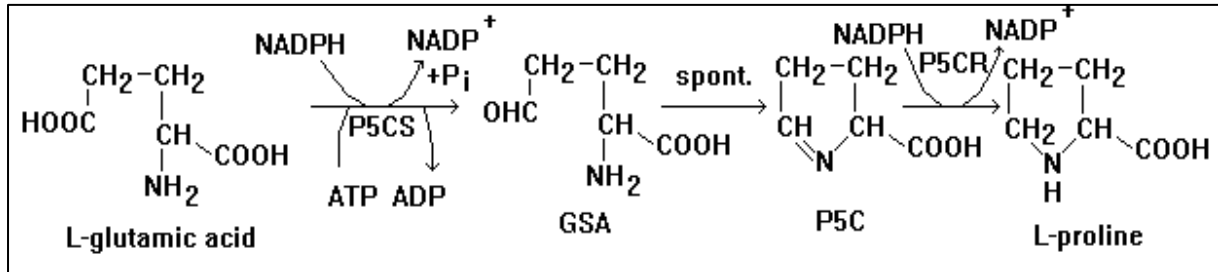


Figure 31. Voie de synthèse de la proline.

P5CS = Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthétase ; **P5CR** = Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate réductase.

6.7. Sucres solubles

D'autres espèces s'adaptent à la salinité en accumulant des sucres solubles produits par (blocage de la glycolyse) ou le saccharose (provenant de l'hydrolyse de l'amidon). Ces sucres sont abondants dans le cas de concentrations fortement salines et déshydratantes.

L'accumulation des sucres solubles est très prononcée chez les plantes soumises à la contrainte saline, ces sucres ont pour rôle l'établissement de l'équilibre osmotique.

6.8. Glycine bêtaïne

La betterave est à l'origine du nom bêtaïne car elle contient des quantités importantes. D'autres plantes cultivées accumulent aussi ces composés lorsqu'elles sont soumises à un stress salin ; c'est le cas de l'épinard, du tournesol, du blé et de maïs.

La glycine bêtaïne est issue de deux oxydations successives de la choline.

La glycine bêtaïne un composé quaternaire d'ammonium est un osmolyte stabilisant aidant à préserver des macromolécules de la déshydratation d'où son nom d'osmoprotectant (Fig. 32).

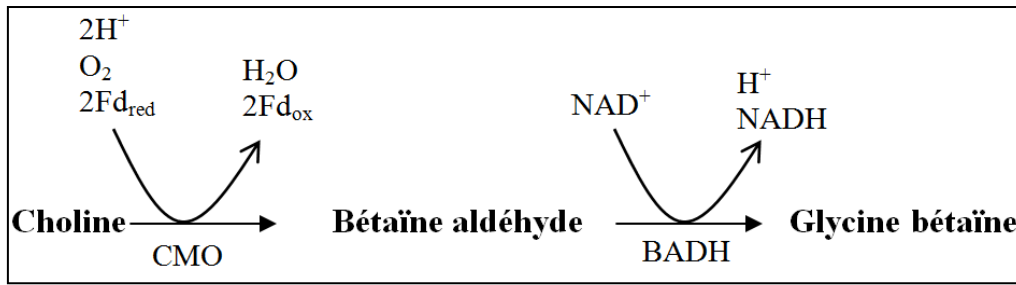


Figure 32. Voie de synthèse du Glycine bétaïne

COM : choline monooxygénase / **BADH** :bétaïne aldéhyde déhydrogénase / **Fd** : ferrédoxine / **NADH** :nicotinamide adénine dinucléotide.

Chapitre IV

Stress biotique

1. Stress biotique

Le stress biotique chez une plante est induit par des organismes vivants, généralement les virus, les bactéries, les champignons, les insectes ou les arachnides. Les agents du stress biotique privent directement le hôte de ses nutriments et finalement peut induire la mort de la plante. Malgré l'absence d'un système immunitaire adaptatif, les plantes peuvent contrer le stress biotique en évoluant certaines stratégies sophistiquées. Le mécanisme de défense qui agit contre ces stress est contrôlé génétiquement par des codes génétiques préservés dans le génome de la plante. Les gènes de résistance contre ce stress sont encodés en centaine. Le stress biotique est totalement différent du stress abiotique, causé par des agents non-vivants, aussi a un impact négatif sur la plante. C'est le climat qui joue un rôle dominant dans le contrôle de l'installation de l'agent qui inflige le stress biotique mais aussi la capacité de la plante à résister à ce type de stress. Beaucoup de stress biotiques affectent la photosynthèse, alors que les insectes phytophages réduisent la surface des feuilles ainsi que les virus infectent la photosynthèse par surface de feuille.

2. Pathogènes des plantes

Un agent pathogène des plantes est défini comme un organisme qui, pour compléter une partie ou la totalité de son cycle de vie, grandit à l'intérieur de la plante et, ce faisant, a un effet néfaste sur la plante.

Racines et tiges de toutes les plantes sont en contact avec ces agents pathogènes. Chaque agent pathogène va utiliser une voie spécifique pour envahir la plante :

- ✓ Pression mécanique sur les couches de surface
- ✓ Attaque enzymatique
- ✓ Ouvertures naturelles (stomates, lenticelles)
- ✓ Utilise des tissus déjà blessés

La plupart des agents pathogènes attaquent seulement une partie spécifique de la plante et produisent des symptômes caractéristiques : mosaïque, nécrose, tâches, flétrissement ou des racines élargies. Les plants de tomates, par exemple, sont attaqués par plus de 100 microorganismes pathogènes différents (Fig. 33).

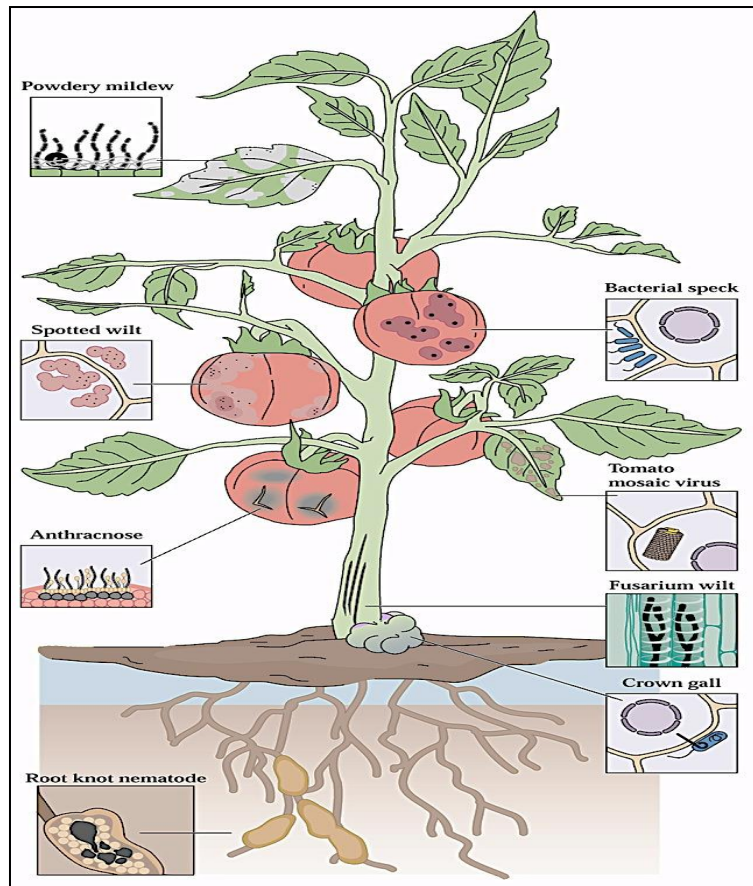


Figure 33. Différents pathogènes attaquant une plante de tomate (*Solanumlycopersicum*)

3. Stratégies d'attaque des agents pathogènes

Une fois à l'intérieur de la plante, l'une des trois principales stratégies d'attaque est déployée pour utiliser la plante hôte comme un substrat :

- ✓ Nérotrophie, où les cellules végétales sont tuées
- ✓ Biotrophie, où les cellules végétales restent vivantes
- ✓ Hémibiotrophie, où l'agent pathogène maintient au départ les cellules vivantes, mais les tue à des stades ultérieurs de l'infection.

Le succès de certains agents pathogènes des plantes peut être attribué à plusieurs facteurs :

- ✓ Rythme rapide et élevé de reproduction pendant la saison principale de croissance des plantes
- ✓ Mécanisme de dispersion efficace par le vent, l'eau ou des organismes vecteurs tels que les insectes
- ✓ Différents types de reproduction (souvent sexuelle) vers la fin de la saison de croissance de chaque plante pour produire un deuxième type de structure (spores, propagules) permettant la survie à long terme

- ✓ Forte capacité à générer de la diversité génétique
- ✓ Monoculture de plantes cultivées vs. génotypes pathogènes bien adaptés

4. Champignons phytopathogènes

4.1. Les grands groupes des champignons phytopathogènes

Les champignons à plasmode (*Plasmodiophoromycota*)

Les champignons à thalle unicellulaire ou filamenteux coenocytiques

Les *Ascomycota* et les *Deuteromycota*

Moins de **2%** sur environ **100.000** espèces fongiques connues sont capables de coloniser les plantes et provoquer des maladies. Les espèces nécrotrophes qui produisent des enzymes de dégradation des parois cellulaires ont tendance à attaquer un large éventail d'espèces végétales. Sporulation de *Botrytis cinerea* sur les grappes du raisin. Ce nécrotrophe sécrète des enzymes de dégradation des parois cellulaires et ainsi détruit les tissus végétaux. Les plantes infectées répondent à la dégradation de leur paroi cellulaire par la mise en place d'un système de défense comprenant entre autres, des enzymes qui dégradent à leur tour la paroi cellulaire du champignon.

Certains **nécrotrophes** produisent des HC-toxines (hôte-sélective) qui ne sont actives que chez quelques espèces de plantes (Fig. 34). Chaque toxine a un mode d'action très spécifique, inactivant juste une seule enzyme de la plante. D'autres champignons produisent des non HC-toxines.

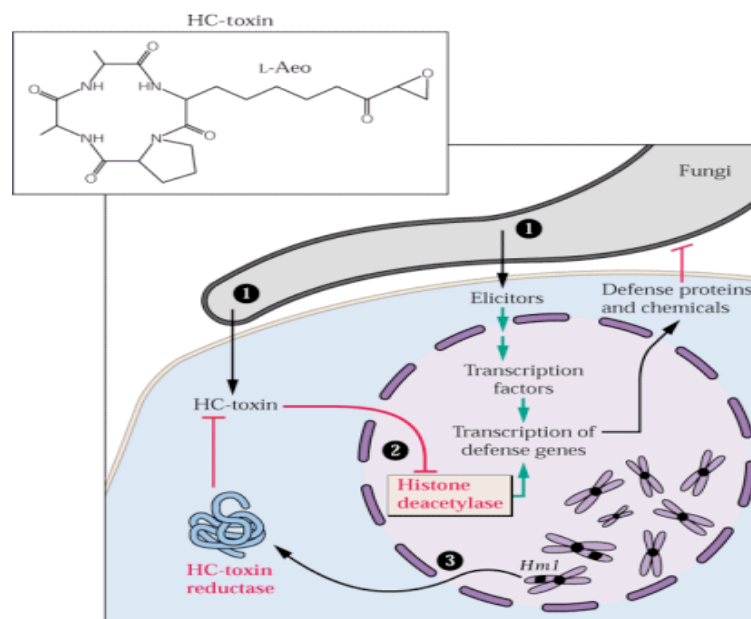


Figure 34. *Cochliobus carbonum* un pathogène du maïs sécrète une HC-toxine.

4.2. Stratégie d'attaque des champignons phytopathogènes

(1) Le champignon sécrète la HC-toxine

(2) La HC-toxine inhibe l'activité d'une histone déacétylase, ce qui interfère avec la transcription des gènes de défense de maïs et ainsi favorise la croissance fongique et le développement de la maladie

(3) Les plants de maïs résistants Hm1 produisent une HC-toxine réductase qui neutralise la HC-toxine

Les champignons biotrophes maintiennent en vie les cellules hôtes et présentent généralement un fort degré de spécialisation par espèce de plante (Fig. 35).

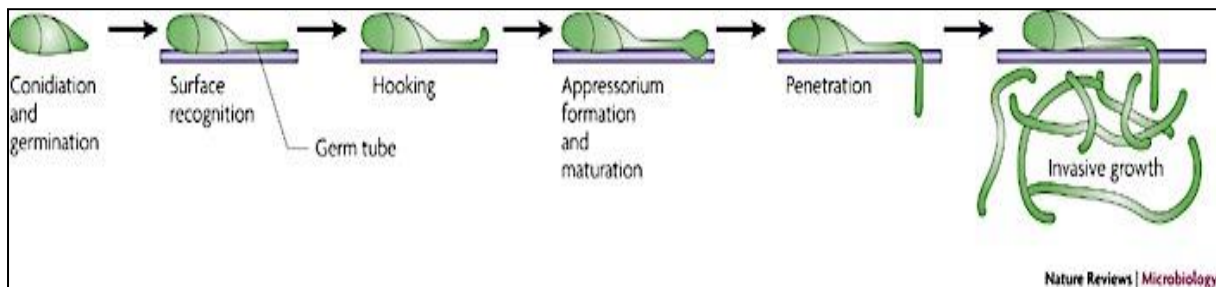


Figure 35. *Magnaporthe grisea*, agent pathogène du riz.

(1) Dans la nature, les **conidies** ou les **spores** de *M. grisea* sont disséminés par le **vent** ou la **pluie**, puis sont déposés sur les feuilles des plantes sensibles

(2) Sous un apport d'**eau**, les conidies germent et forment une sorte de **tubes allongés**, qui seront les **précurseurs des hyphes**

(3) Si le tube formé détecte une surface de contact «**inductive**» et appropriée, il **cesse sa croissance** et s'accroche

(4) Une structure spécialisée, l'**appressorium**, se charge d'eau et accumule du **glycérol** ainsi que d'autres solutés compatibles. La concentration en glycérol de l'appressorium étant supérieure à **3M** et, par conséquent, une **pression de turgescence extrêmement élevée** est générée

(5) Grâce à cette pression de turgescence élevée, un tube germinatif secondaire produit par l'appressorium exerce une force suffisante pour **rompre la cuticule** de la plante

(6) Une fois à l'intérieur des cellules de l'épiderme de la plante, les **hyphes** sont produits et se propagent de cellule à cellule, produisant les **lésions** caractéristiques de la pyriculariose du riz.

Une fois à l'intérieur de la cellule, le champignonbiotrophe forme un **haustorium**, induisant une invagination de la membrane plasmique (Fig. 36).

Cette structure spécialisée accroît le contact entre les deux organismes, pour profiter au mieux de l'eau et des éléments nutritifs de la plante et favoriser la croissance du champignon.

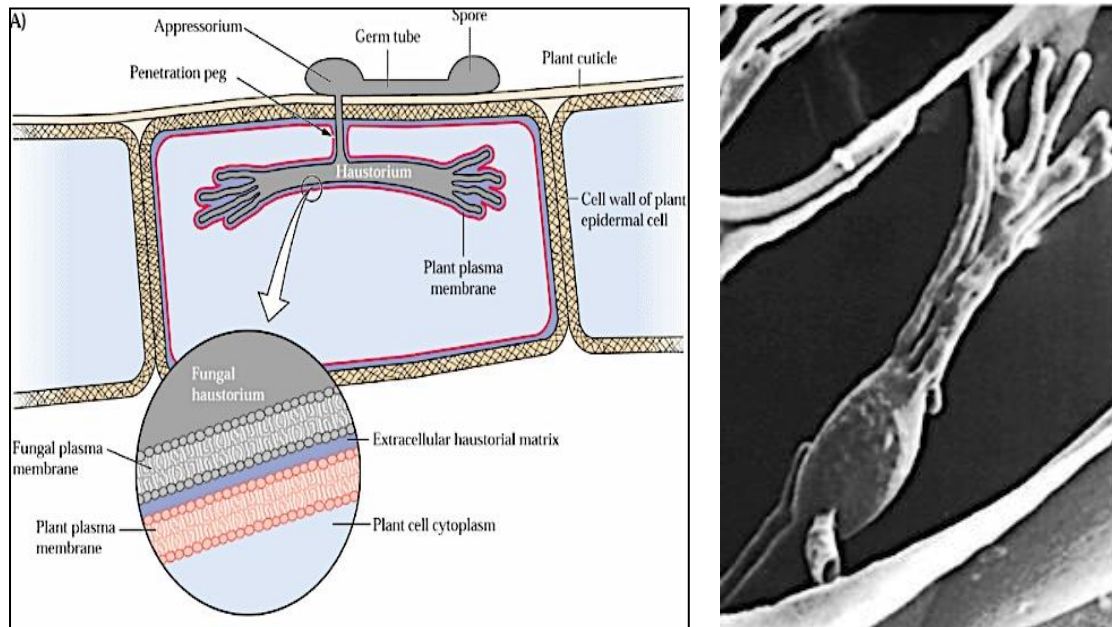


Figure 36.La pénétration d'un haustorium dans une cellule infectée

Le champignon **hémibiotrophe** déploie au départ un mode de nutrition **biotrophe**, ensuite un mode de nutrition **nécotrophe**.

Ce changement est habituellement déclenché par la demande en nutriments sans cesse croissante et l'augmentation de la biomasse fongique.

Comme exemple, *Phytophthora infestans*, qui est responsable de la maladie du mildiou de la pomme de terre. L'épidémie a été dévastatrice en Irlande en 1846 et 1847, entraînant une grande famine et l'émigration de plus de un million de personnes vers les États-Unis et vers d'autres pays. Jusqu'à aujourd'hui, ce champignon provoque toujours de grandes pertes de rendements annuels.

Le mode de vie de cet agent pathogène hémibiotrophe facilite sa progression de **l'infection** de la feuille à la **sporulation** en seulement **trois jours**.

Si les **conditions de l'environnement sont propices**, l'ensemble du feuillage d'un champ de pommes de terre peut être détruit **dans les deux semaines**.



Mildiouinfectant les feuilles de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*).



Helminthosporiose



La pyriculariose

5. Les bactéries pathogènes des plantes (phytobactéries)

Les bactéries pathogènes des plantes se sont spécialisées dans la colonisation des apoplastes, provoquant des tâches, des flétrissements vasculaires et des brûlures. La plupart sont des bactéries Gram négatif des genres *Pseudomonas*, *Xanthomonas* (Fig. 37) et *Erwinia*.

Deux traits caractérisent les relations bactérie – plante

(1) Au cours de leur vie parasitaire, la plupart des bactéries se retrouvent au niveau des espaces intercellulaires des différents organes de la plante ou dans le xylème.

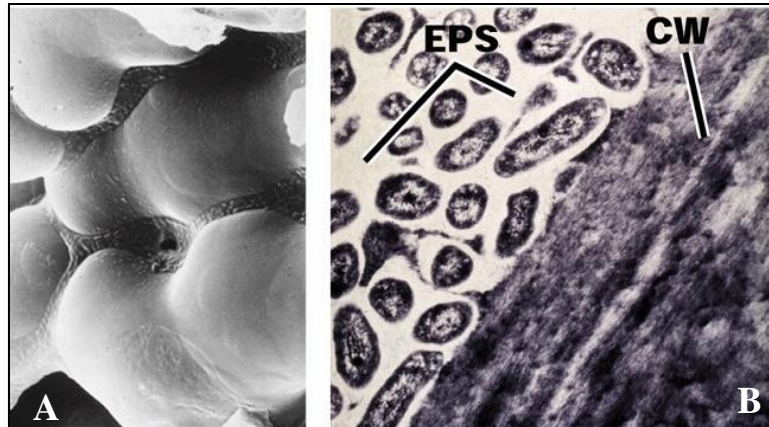


Figure 37. A : Les bactéries *Xanthomonas campestris* colonisent les espaces intercellulaires d'une feuille de *Brassica*.

B : D'ordinaire, les bactéries sont entourées d'un polysaccharide extracellulaire (EPS) et prolifèrent en contact étroit avec les parois de cellules végétales (CW).

(2) Un bon nombre de bactéries endommagent les tissus de la plante en sécrétant soit des toxines, soit des polysaccharides extracellulaires (EPSs), ou encore des enzymes qui dégradent les parois cellulaires.

Les EPS sécrétés, qui entourent complètement la colonie bactérienne, peuvent faciliter la virulence bactérienne - par exemple, en saturant les espaces intercellulaires avec de l'eau ou en bloquant le xylème, induisant des symptômes de flétrissement.

En réalisant des coupes qu'on place avec de l'eau claire, on peut voir des signes évidents d'infection. Un exsudat bactérien exsude depuis les extrémités des faisceaux vasculaires coupés.

Les bactéries qui déploient des enzymes pectiques, comme *Erwinia* (Fig. 38), clivent les polymères des parois cellulaires des plantes, soit par hydrolyse (polygalacturonases) ou par le biais des pectates ou des pectines lyases.

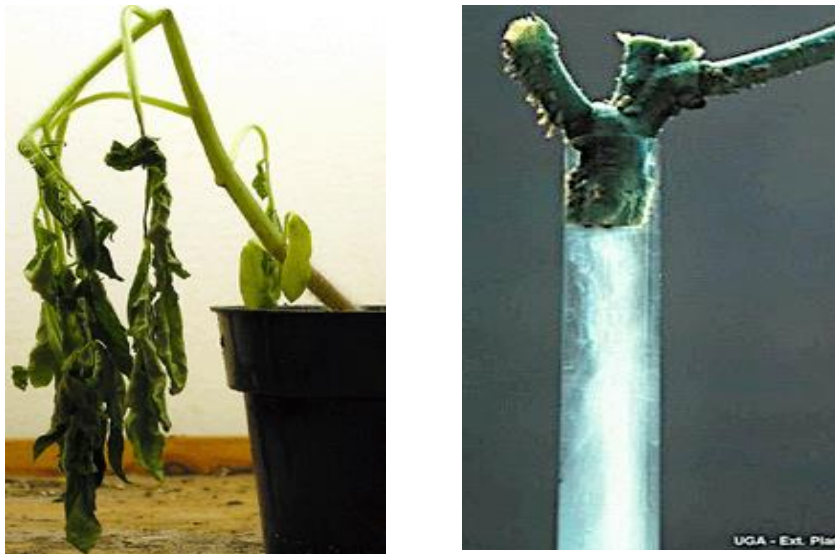


Figure 38.Clivage d'une tige infectée par *Erwinia*

Plusieurs gènes bactériens dans la **réponse d'hypersensibilité et de pathogénicité (*hrp*)**, sont **absolument** nécessaires pour la pathogénèse bactérienne. De nombreuses séquences de gène *hrp* provenant de bactéries de plantes sont très similaires aux gènes requis pour la pathogénèse dans les bactéries qui infectent les animaux. Une souche connue de *Pseudomonas aeruginosa* est capable de provoquer une maladie à la fois chez *Arabidopsis* et la souris (Fig. 39).

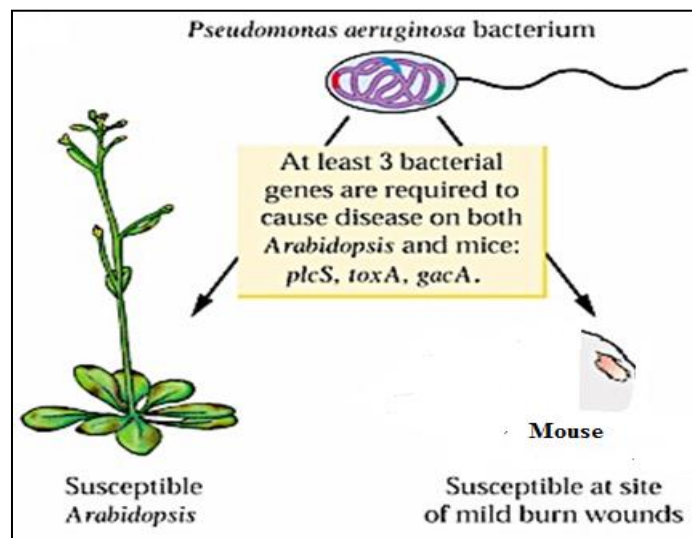


Figure 39.Une bactérie (*Pseudomonas aeruginosa*) infecte à la fois *Arabidopsis* et une souris.

Certaines bactéries (par exemple *Pseudomonas*) utilisent un **système de sécrétion de type III** pour libérer les facteurs de virulence au sein des cellules hôtes. Le matériel libéré est appelé «sécrétome» et vise principalement à supprimer l'immunité déclenchée par le modèle moléculaire associé à un agent pathogène (PAMP) (Fig. 40).

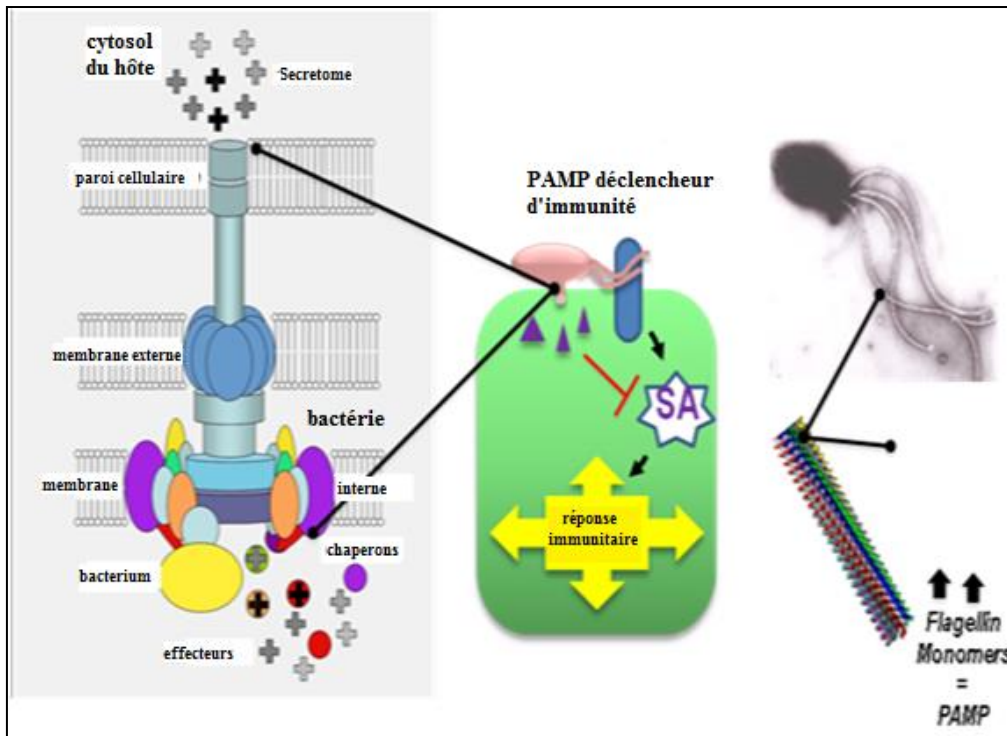


Figure 40. Voies de de sécrétion de type III

Cas particulier d'*Agrobacteriumtumefaciens*

Responsable de la maladie "galle du collet", qui se caractérise par le développement de tumeurs au niveau des racines et les parties inférieures des tiges (collet).

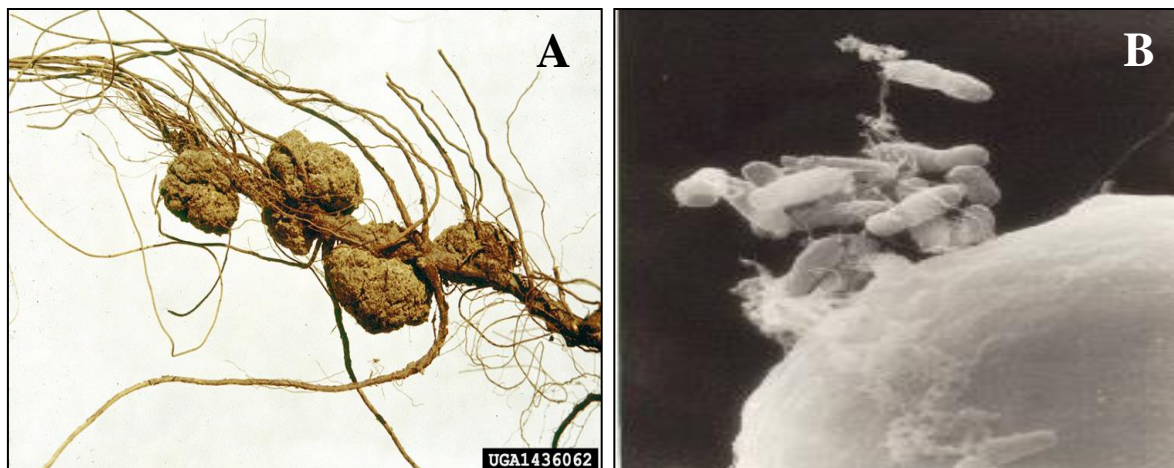


Figure 41.A :Galle provoquée par *Agrobacteriumtumefaciens* sur une racine de pacanier (*Carya illinoensis*)

B : *Agrobacteriumtumefaciens*commence à infecter une cellule de carotte

6. Virus des plantes (phytovirus)

6.1.Présentation

Les virus sont des toutes petites particules infectieuses composés d'une enveloppe protéique et d'un noyau d'acide nucléique dont l'information génétique est portée. Les virus n'ont pas d'autonomie : ce sont des parasites obligatoires. Ils se multiplient aux dépens de la plante qu'ils infectent et vont détourner à leur profit la machinerie cellulaire. Plus de 40 familles de virus des plantes sont connus. La plupart sont des virus d'ARN à simple brin, quoique d'autre forme d'acide nucléique ce présente tel que le double brin présenté par le virus de la mosaïque du chou-fleur (CaMV), qui a un intérêt scientifique important (Fig. 42).

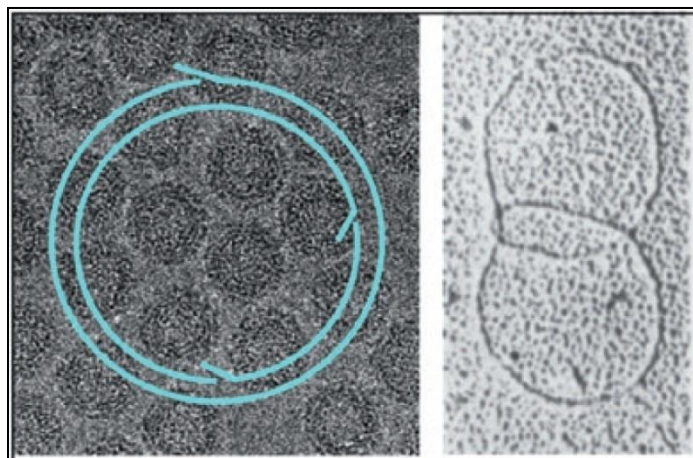


Figure 42. Virus de la mosaïque du chou-fleur ; à gauche ADN a double brin, à droite ADN noué

Les maladies à virus constituent chaque année, une menace grave pesant sur la réussite des cultures maraîchères ou horticoles dans de nombreuses régions du monde. On connaît aujourd'hui environ 1000 virus qui infectent les plantes. Quelques uns peuvent aussi se multiplier chez les insectes mais, fort heureusement, aucun n'attaque l'homme ou les animaux.

Les symptômes provoqués par les virus chez les plantes peuvent varier, selon le virus, la variété ou l'espèce atteinte, l'environnement et l'état physiologique dans lequel se trouvent les plantes. De nombreux virus provoquent sur le feuillage des symptômes de mosaïque, c'est à dire une coloration irrégulière bien visible au niveau des jeunes feuilles, parfois associée à des déformations (cloques, aspect filiforme ou gaufré, réduction de taille). D'autres maladies virales provoquent des jaunissements du feuillage, souvent plus marqués sur les feuilles âgées. Enfin certains virus induisent des nécroses plus ou moins généralisées sur les feuilles,

les fleurs, les fruits ou les tiges ; ces nécroses entraînent parfois un dépérissement de la plante. D'une manière générale, les maladies virales réduisent la croissance et donc le potentiel global de production d'une plante, mais dans le cas des fruits et des légumes elles peuvent aussi altérer l'aspect et donc la qualité commerciale de la récolte.

Les virus des plantes présentent trois caractéristiques principales qu'il faut connaître pour bien comprendre leur biologie :

- (1) Les virus des plantes provoquent le plus souvent des maladies généralisées. Ils infectent presque tous les organes d'une plante
- (2) Les maladies à virus sont incurables au champ
- (3) Comme tous les autres virus, les virus des plantes sont des parasites obligatoires

6.2.Stratégies de dissémination des virus

Les virus des plantes disposent de deux principaux moyens de dissémination dans la nature, une transmission dite verticale et une transmission dite horizontale.

La transmission **verticale** correspond à la transmission du virus à la descendance d'une plante infectée. Elle est très fréquente (et en fait presque systématique) chez les plantes à multiplication végétative. Ainsi, une pomme de terre infectée par le virus Y de la pomme de terre (*Potato virus Y*, PVY), produira des tubercules qui seront tous porteurs du PVY. Si ces tubercules sont plantés, ils donneront tous naissance à des plantes qui seront infectées par le PVY (Fig. 43).

Dans la grande majorité des cas, les virus ne sont pas transmis par les graines : ainsi un melon infecté par le virus de la mosaïque du concombre (*Cucumbermosaic virus*, CMV) produira des graines qui en germant, donneront naissance à des plantules qui seront toutes indemnes de CMV (Fig. 44).

La transmission **horizontale** permet aux virus de passer d'une plante à une autre et fait intervenir des 'intermédiaires' qui sont appelés les vecteurs de virus. Un vecteur de virus doit être capable de prélever (acquérir) le virus dans une cellule d'une plante malade et de l'introduire (inoculer) dans une cellule d'une plante saine. Ces vecteurs sont très variés, certains sont aériens (insectes, acariens) alors que d'autres se déplacent dans le sol (nématodes, champignons).

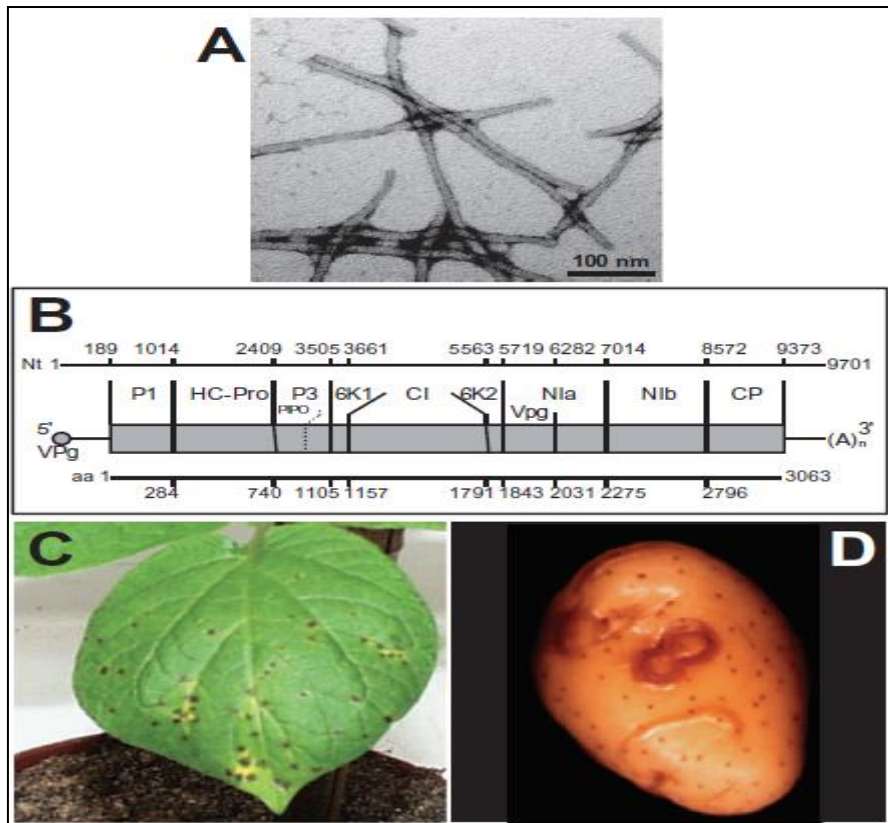


Figure 43.(A) : vue par microscope électronique des particules négativement tachetées du virus de la pomme de terre ; (B) : organisation du génome de PVY ; (C et D) symptôme sur *Solanumtuberosum*.

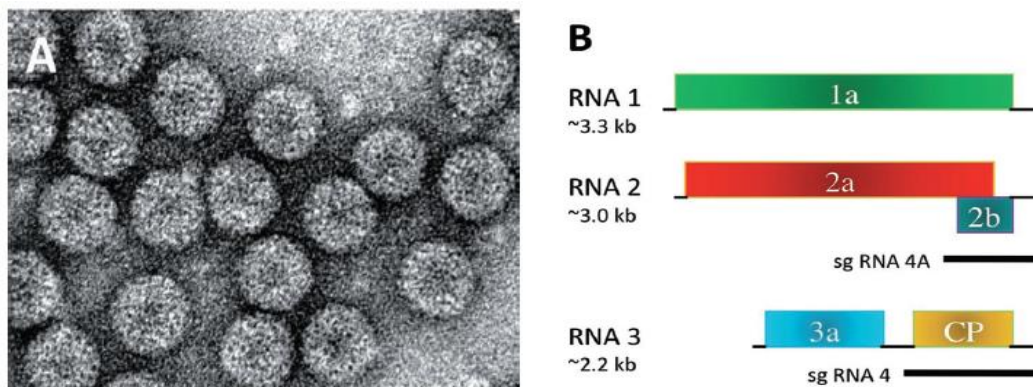


Figure 44. Virus de la mosaïque du concomre ; (A) : particules isométriques négativement tachetés ; (B) : organisation du génome.

6.3.Les étapes de l'infection

Dès l'entrée dans la cellule, le virus est désencapsidé. Une complexe réplicase permet la synthèse des ARN subgénomiques. Ceux-ci vont permettre la synthèse assez rapidement de la protéine de mouvement, qui permet au virus de bouger de cellules à cellules sous la forme d'un complexe nucléo-protéinique. Cette protéine exerce un effet sur la taille des

plasmodesmes pour faciliter le passage du virus. En se déplaçant de cellule à cellule, le virus est ainsi capable de suivre la voie symplastique et d'éviter la barrière constituée par le cadre de Caspary, pour rejoindre les éléments vasculaires de la plante (Fig. 45). Plus tard, le virus va produire la protéine de capsid et le virion sera assemblé. La protéine de capsid est impliquée dans le mouvement longue distance, par opposition au mouvement de cellule à cellule du virus. Ce mouvement est moins bien connu. Il est proposé un mouvement depuis les cellules du mésophylle vers les cellules compagnes du phloème, puis dans le phloème.

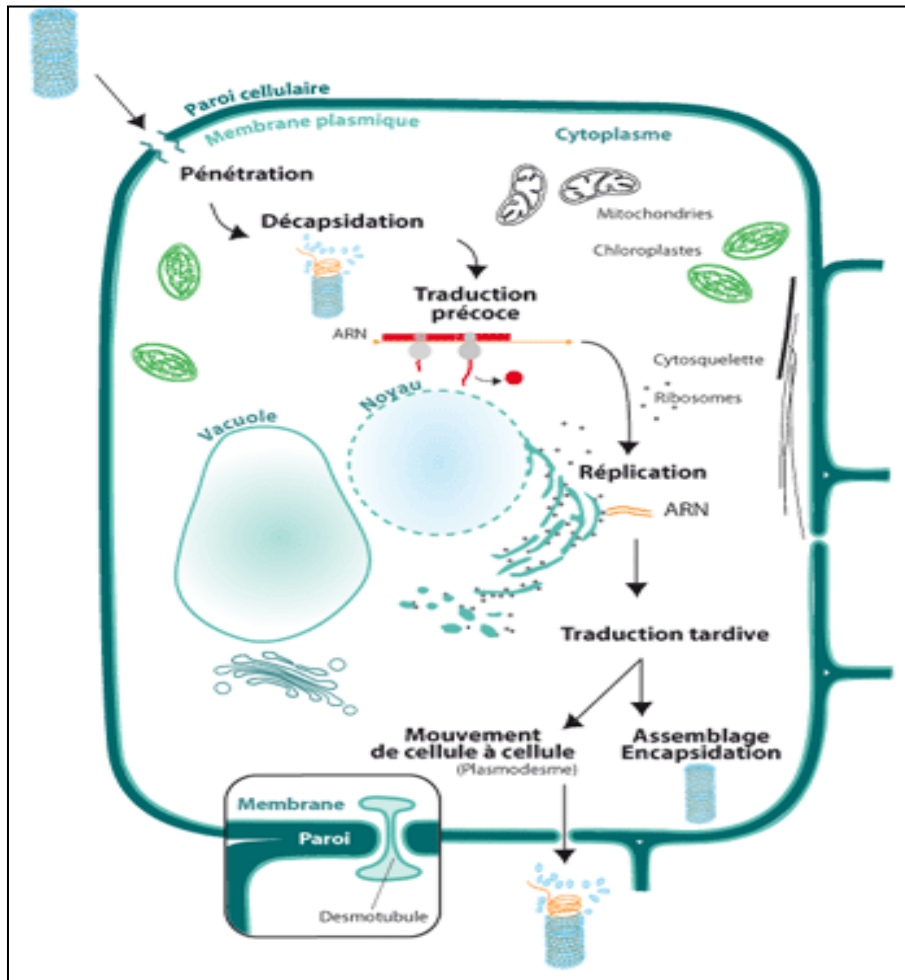


Figure 45. Cycle du virus de la mosaïque du tabac dans la cellule végétale.

Les stratégies de lutte contre les virus comportent trois composantes principales :

- (1) utiliser du matériel sain,
- (2) retarder les épidémies virales en réduisant les sources de virus et l'efficacité des vecteurs
- (3) rendre les plantes résistantes aux virus.

7. Nématodes pathogènes des plantes

Les nématodes sont des animaux vermiformes, les plus souvent microscopiques (Fig. 46). On les retrouve dans pratiquement tous les milieux, à la fois sous forme de parasites ou d'organismes libres. Ils sont généralement très petits, mais certains peuvent atteindre plusieurs mètres de longueur. Plus de 20 genres de nématodes sont phytopathogènes. Les infections provoquées par ces vers ronds (environ 1 mm de long) sont presque toujours confinées au niveau des systèmes racinaires des plantes.

Parce qu'ils sont difficiles ou impossibles à observer au champ, et parce que leurs symptômes sont le plus généralement non spécifiques, les dommages que les nématodes infligent aux cultures sont le plus souvent attribués à d'autres causes plus visibles. Agriculteurs et chercheurs souvent sous-estiment leurs effets. Cependant, il est globalement reconnu que les nématodes phytoparasites réduisent la production agricole d'approximativement 11%, soit une perte de récolte de plusieurs millions de tonnes chaque année.

Certains utilisent leurs sécrétions pour digérer les parois cellulaires des plantes et pénétrer ainsi la cellule hôte avec leur stylet.

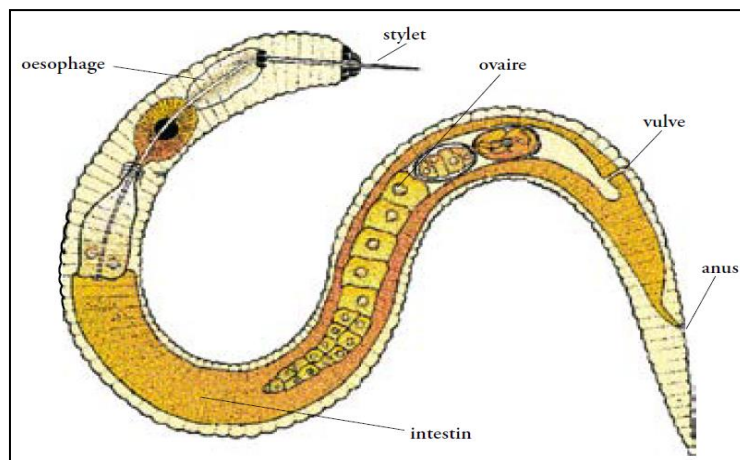


Figure 46. Structure typique d'un nématode

7.1. Cycle biologique

Le cycle de développement des nématodes est typiquement divisé en 6 : le stade oeuf, 4 stades juvéniles et le stade adulte (Fig. 47). La durée de chacun de ces stades et du cycle biologique complet diffère selon les espèces et dépend de facteurs comme la température, la teneur en eau et la plante hôte.

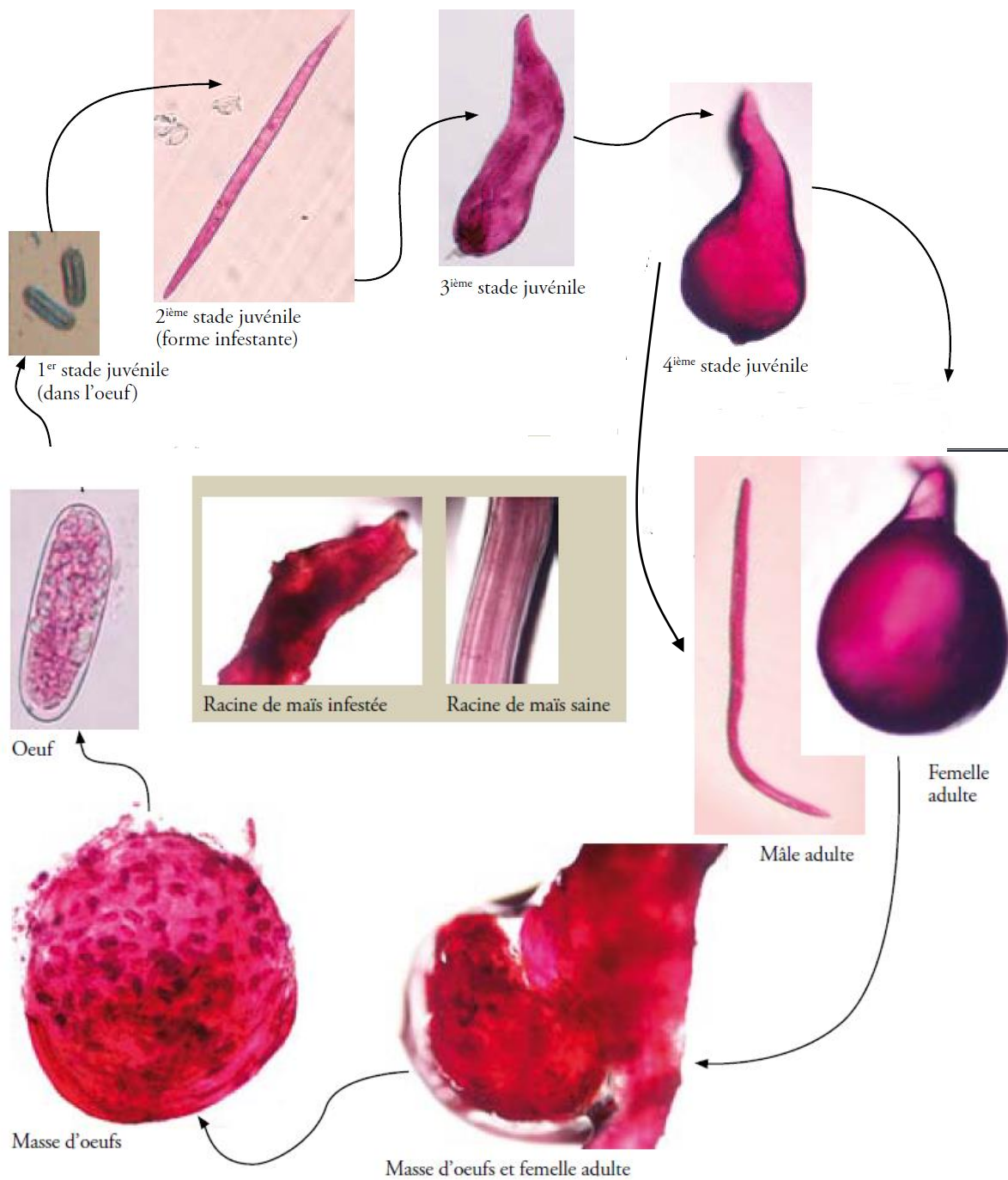


Figure 47. Cycle biologique d'un nématode. *Meloidogyne* est utilisé ici comme un exemple sur maïs, observé à travers le microscope. Tous les stades ne sont pas à la même échelle. Le cycle biologique d'un nématode endoparasite migrateur suit les mêmes étapes, cependant les femelles demeurent filiformes et ne produisent pas de masses d'œufs.

7.2. Les types nématode

Les nématodes phytoparasites peuvent être séparés en deux groupes, les nématodes des parties aériennes – ceux qui s'alimentent sur les parties aériennes des plantes – et les nématodes des parties racinaires – ceux qui s'alimentent sur les racines et tubercules souterrains.

Ils peuvent également être regroupés selon leur comportement alimentaire et leur mobilité en trois groupes principaux:

- Endoparasites migrants – des nématodes mobiles qui s'alimentent à l'intérieur des tissus racinaires des plantes.
- Endoparasites sédentaires – des nématodes qui, arrivés sur un site nourricier, cessent d'être mobiles et s'alimentent sur ce site nourricier.
- Ectoparasites – des nématodes qui s'alimentent à la surface des tissus racinaires des plantes.

8. Systèmes de défense des plantes

Seule une faible proportion des infections pathogènes sont susceptibles d'entraîner une maladie chez la plante. Quatre raisons principales expliquent les échecs des agents pathogènes à infecter les plantes :

- Les plantes attaquées sont incapables de supporter les exigences et les stratégies de vie d'un agent pathogène particulier
- Une plante possède des structures préformées (barrières) ou des composés toxiques qui sont des obstacles à la propagation de l'infection
- Des mécanismes de défense sont activés impliquant l'intervention d'hormones
- Des conditions environnementales défavorables réduisent les infections et les effets pathogènes

Bibliographies :

AOUAR L., 2012. Isolement et identification des actinomycètes antagonistes des microorganismes phytopathogènes. *Thèse de Doctorat en Sciences, Université Mentouri-Constantine.* 201 p.

Coyne D.L., Nicol J.M., Claudius-Cole B., 2010. Les nématodes des plantes: Un guide pratique des techniques de terrain et de laboratoire. *Secrétariat SP-IPM, Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA), Cotonou, Benin.* 82 p.

Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A., 2009. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 153-188.

Giri B., Varma A., 2019. Microorganisms in Saline Environments: Strategies and Functions. *Soil Biology. Springer Nature Switzerland AG.* 466 p. ISSN 1613-3382.

Hossain M.A., Wani S.H, SoumenBhattacharjee S., Burritt D.J., Tran L.S.P., 2016. Drought Stress Tolerance in Plants, Vol. 2 Molecular and Genetic Perspectives. *Springer International Publishing Switzerland.* 604 p. ISBN 978-3-319-32421-0.

Lambers H., Oliveira R.S., 2019. Plant Physiological Ecology, Third Edition. *Springer Nature Switzerland AG.* 736 p. ISBN 978-3-030-29638-4.

Lecoq H., Les virus de plantes, de redoutables ennemis des cultures qui sont bien difficiles à combattre. *INRA, Station de Pathologie Végétale.* 5 p.

Parvaiz A., Azooz M.M., Prasad M.N.V., 2013. Salt Stress in Plants Signalling, Omics and Adaptations. *Springer New York Heidelberg Dordrecht London.* 509 p. ISBN 978-1-4614-6107-4.

Scholthof K.B.G., Adkins S., Czosnek H., et al., 2011. Top 10 plant viruses in molecular plant pathology. *Molecular plant pathology.* 12(9), 938-954.

Shabala S., Ann Cuin T., 2012. Plant Salt Tolerance: Methods and Protocols. *Humana Press. Springer New York Heidelberg Dordrecht London.* 432 p. ISSN 1064-3745.

Todaka D., Takahashi F., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., 2009. ABA-responsive gene expression in response to drought stress: cellular regulation and long-distance signaling. *Advances in Botanical Research, Volume 92.* 31 p. ISSN 0065-2296.