



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE
ET POPULAIRE

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la
Recherche Scientifique

Université IBN KHALDOUN –Tiaret-

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département des Sciences de la Nature et de la Vie

2021-2022

*Polycopie des cours
d'écophysiologie
végétale
1 ère année master
biodiversité végétale
et écologie*

MOKHFI FATIMA
ZOHRA

AVANT PROPOS

L'écophysiologie est une discipline qui vise à comprendre les relations des plantes avec leur environnement. La plupart du temps cependant, on considère dans le domaine végétal que l'écophysiologie traite des problèmes de réponse aux fluctuations de paramètres abiotiques et l'adaptation des plantes aux contraintes du milieu.

L'objectif de la matière écophysiologie végétale vise à familiariser l'étudiant et à approfondir certains des processus physiologiques et biochimiques fondamentaux observés chez les plantes en situation de stress biotiques ou abiotiques, à établir leurs interrelations et à mesurer leur importance avec les conditions du milieu.

L'enseignement de cette matière est programmé pour les étudiants de 1^{ère} année master biodiversité végétale. Il est conçu pour compléter la matière biologie végétale programmée en 1^{ère} année Licence et physiologie végétale programmée en 2^{ème} année. Le programme de ce présent polycopié regroupe les réponses des plantes envers le stress hydrique, salin, thermique, oxydatif, le stress provoqué par les bio-agresseurs et les polluants. Ce polycopié est le résultat des enseignements que j'ai effectués dans le module d'écophysiologie végétale pour le niveau M1 biodiversité végétale.

Table des matières

1-Les stress biotique et abiotique	4
1.1.Effets des stress sur la physiologie de la plante	4
1.2. Mécanismes généraux de réponse des plantes aux contraintes de l'environnement ...	5
1.3.Terminologie et Concepts	5
1.3.1.Définition « historique » de Levitt : le « stress » provoque le « strain »	5
1.3.2.Définition du stress en biologie	6
1.3.3.D'autres termes et concepts	6
Acclimatation :	6
Adaptation :	7
1.3.4.Résistance, Evitement et Tolérance ?	7
1.3.4.1.Résistance (rusticité):	7
1.3.4.2.Tolérance :	7
1.3.4.3.Evitement :	8
1.4.Mécanismes de tolérance aux stress abiotiques	8
2. Le stress hydrique	9
2.1.L'eau du sol	9
2.2.L'eau dans la plante	10
2.3. L'effet de stress hydrique sur la physiologie de la plante	12
2.3.2.Effet du stress hydrique sur la croissance et le développement	12
2.3.3.Influence du stress hydrique sur le rendement	12
2.4.Réponses des plantes aux stress hydrique	12
2.4.1.Adaptation phénologique	12
2.4.2.Adaptations morphologiques	13
2.4.3.Adaptation physiologique	13
2.4.5.Les mécanismes d'adaptation au déficit hydrique	15
2.4.5.1.L'esquive	15
2.4.5.2.l'évitement	16
2.4.5.3.Capacité d'extraction de l'eau par le système racinaire	16
2.4.5.4.Régulation stomatique	16
2.4.5.5. Réduction de la surface transpirante	17
2.4.5.6. Tolérance à la déshydratation	17
2.4.5.7.Accumulation de proline	19
2.4.5.8. Accumulation des sucres solubles	20
3. LE STRESS SALIN	21
3.1.Effet de la salinité sur les plantes	21
3.1.1.Effet de la salinité sur l'eau dans la plante	21
3.1.2.Effet de la salinité sur la germination	22
3.1.3.Effet de la salinité sur la croissance et le développement	22
3.1.4.Effet de la salinité sur le comportement biochimique de la plante	22
3.1.5.Effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote	23
3.1.6.Effet de la salinité sur les processus physiologiques de la plante	23
3.1.6.7.L'Effet osmotique	23
3.1.8. Effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques	24
3.1.9.Effet de la salinité sur la morphologie des plantes	24
3.2.Mécanisme de la Tolérance à la salinité chez les végétaux	25

3.2.1. Classification des plantes selon leur tolérance à la salinité	25
3.3. La Résistance à la salinité	26
a) -L'exclusion	26
b)- La Sélectivité	27
c)- L'Excrétion	27
3.4. Les stratégies d'adaptation :	27
3.4.1. Homéostasie cellulaire :	27
3.4.2. Séquestration du sodium dans des vacuoles	28
3.4.3. Prélèvement de K^+	28
3.4.4. Biosynthèse d'osmoprotectants	28
3.4.5. Synthèse d'antioxydants	28
3.4.6. Régulation de croissance	29
4. STRESS THERMIQUE	29
4.1. Le stress provoqué par les températures élevées :	29
4.2. Le stress provoqué par le gel	30
4.3. Conséquences d'un choc thermique	30
4.3.1. Changements structuraux au niveau de la membrane thylacoïdienne	31
4.3.2. Altération de la composition lipidique du thylacoïde	32
4.3.3. Effet sur la photosynthèse	33
4.4. Réponses des plantes à un stress thermique	33
5. Le stress oxydatif chez les plantes	34
5.1. Le statut redox cellulaire	34
5.1.2. Les Espèces Réactives de l'Oxygène	34
5.1.2.1 Espèces Réactives de l'Oxygène ou radicaux libres ?	34
5.2. Les différents types d'ERO	35
5.2.1. Les ERO primaires	35
5.2.2. Les ERO secondaires	35
5.2.3. Les prooxydants	36
5.2.4. Définition d'antioxydant	36
5.3.1. effet du stress oxydatif sur la plante	37
5.3.1.1. Altérations de la structure des protéines	37
5.3.1.2. Altération de la structure des lipides	38
5.3.3. Altérations de la structure des acides nucléiques	38
6. Le stress provoqué par les polluants :	40
6.1. Métaux lourds	40
6.2. Pollution de l'air :	40
6.3. Réponse des plantes à la pollution atmosphérique	40
6.4. La réponse va dépendre du polluant	41
7. Le stress provoqué par les insectes et maladies	42
Les plantes ont développé des stratégies pour lutter contre les insectes et les maladies. Parmi ces stratégies :	42
7.1. Secrétions de métabolites	42
7.2. Réaction d'hypersensibilité	42
7-3- Résistance systémique acquise	43

1- Les stress biotique et abiotique

Les plantes sont exposées dans la nature à des conditions environnementales souvent défavorables. Contrairement aux animaux, la nature immobile (sédentaire) des plantes les oblige à développer principalement des mécanismes moléculaires uniques en leur genre, afin de prévenir leur extinction. Les plantes doivent s'adapter aux différents types de stress abiotiques affronté : le manque ou l'excès d'eau, les fortes ou faibles luminosités, la pollution de l'air, la salinité des sols, les températures extrêmes et le vent. Elles subissent également d'autres types d'agressions par des organismes vivants

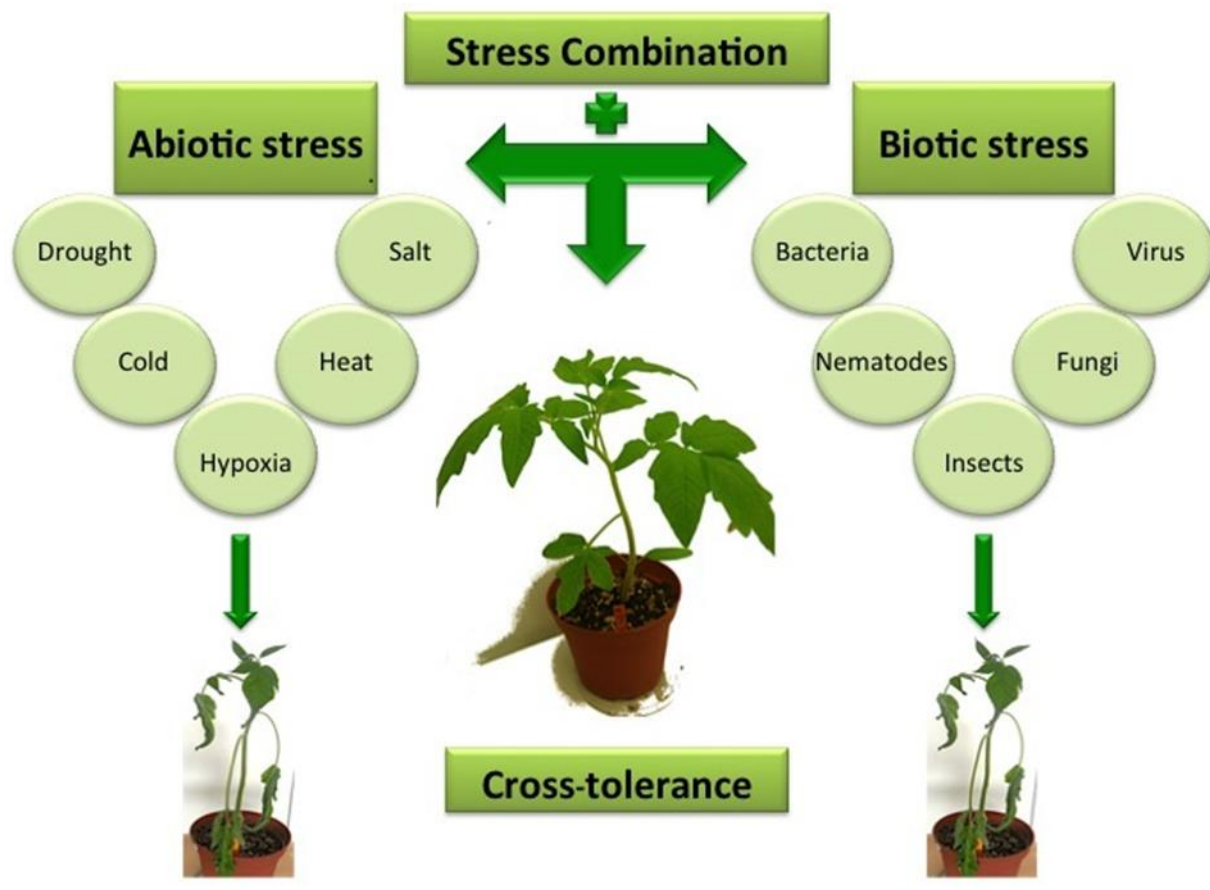


Fig 1 : Les différentes sources de stress chez les plantes

1.1. Effets des stress sur la physiologie de la plante

Les stress abiotiques affectent la croissance et la production des végétaux en perturbant leur métabolisme (la photosynthèse, la respiration, l'assimilation de l'azote, la synthèse des protéines et plusieurs autres processus ; Si le stress est assez sévère ou dure longtemps, il peut

conduire à une charge métabolique intolérable par les cellules conduisant ainsi à la réduction de la croissance et, dans les conditions extrêmes, à la mort de la plante.

1.2. Mécanismes généraux de réponse des plantes aux contraintes de l'environnement

La survie des plantes est déterminée par les mécanismes par lesquels elles perçoivent les signaux environnementaux et les transmettent à la machinerie cellulaire pour activer des mécanismes de réponses adaptées. La première étape physiologique par laquelle la plante met en place sa machinerie d'adaptation ou de réponse est la transmission ou transduction de signaux de stress constituée aux différents stress environnementaux. Ainsi, une voie de transduction d'un signal commence par la perception de ce signal au niveau de la membrane (par un senseur ou non), suivie par la production de seconds messagers et éventuellement, de facteurs de transcription. L'expression de gènes impliqués dans la réponse au stress est contrôlée par ces facteurs de transcription, en incluant des changements morphologiques, biochimiques et physiologiques à court et à plus long terme.

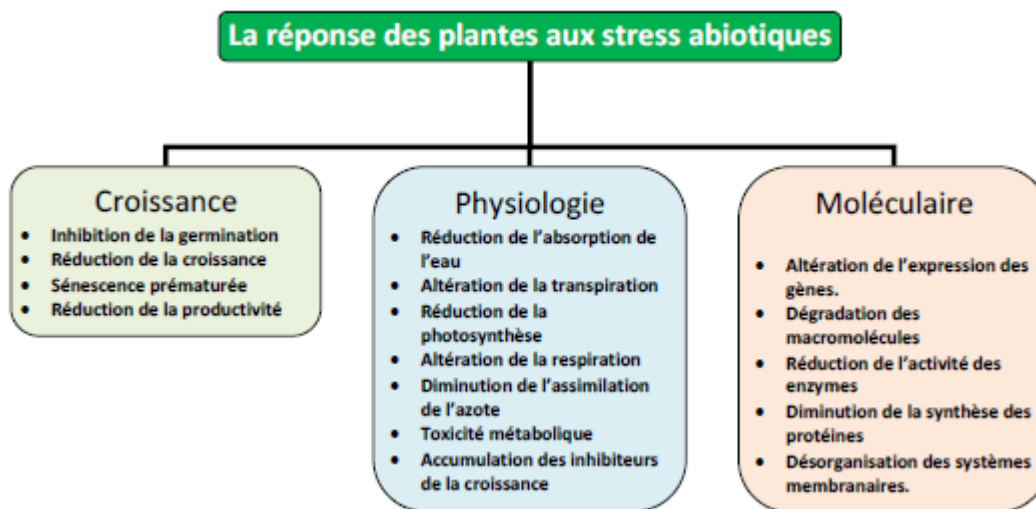


Fig 02 : Les réponses des plantes aux stress abiotique

1.3. Terminologie et Concepts :

1.3.1. Définition « historique » de Levitt : le « stress » provoque le « strain »

Le « stress » représente une force exercée sur une surface (donc le stress est exprimé en Pa) et se traduit par une « strain » dont la mesure correspond à la mesure de la déformation du

matériau soumis au « stress ». On peut distinguer une gamme de stress pour laquelle le rapport strain/stress est linéaire et la déformation est réversible, un point au-delà duquel la déformation devient irréversible et un point de rupture.

La transposition de la définition du stress proposée par Levitt au monde biologique est assez intéressante. Le ‘stress’ correspond aux variations environnementales susceptibles d’être défavorables, le ‘strain’ correspond aux modifications physiologiques et biochimiques. Parmi les stratégies possibles pour la plante : éviter le stress, éviter le « strain » ou tolérer le « strain ».

1.3.2. Définition du stress en biologie

Le stress, dans le sens biologique du mot, est : « *une force ou une influence hostile qui tend à empêcher un système normal de fonctionner* » (JONES, 1989 cité par HOPKINS, 2003).

Mais si on se réfère aux plantes, ça sera donc : « *un facteur environnemental qui tend à réduire la vitesse de certains processus physiologiques, de sorte qu’elle devient inférieure à la vitesse maximale que la plante pourrait soutenir dans des conditions non stressantes* ». (LAMBERS *et al.*, 2008).

1.3.3. D’autres termes et concepts

Les dissimilitudes entre les plantes quant à ces mécanismes de tolérance au stress est très importante. Même si certains traits morphologiques, chez certaines plantes, leurs permettent d’éviter le stress, cela ne peut pas être le cas pour toutes les plantes. Ainsi, pour faire face à un stress, une plante doit changer sa physiologie, son métabolisme, l’expression de ses gènes et ses activités de développement (High Developmental Plasticity).

Par ailleurs, vu le rôle clé que jouent les produits des gènes (protéines) dans les mécanismes de tolérance aux stress, il est devenu possible de améliorer cette réponse en modifiant la nature et/ou l’expression de ces gènes.

Acclimatation : c’est l’adaptation morphologique et physiologique des plantes «à l’état d’individu» pour compenser la baisse de la performance suite à la réponse initiale au stress.

L’acclimatation est une réponse aux changements environnementaux grâce à des changements dans l’activité ou la synthèse de nouveaux constituants biochimiques tels que des enzymes, souvent associés à la production de nouveaux tissus. Ces changements biochimiques, déclenchent alors une multitude d’effets observés à d’autres niveaux d’organisation, comme des changements dans le taux ou la sensibilité à l’environnement d’un processus spécifique (par

exemple, la photosynthèse), le taux de croissance des plantes entières, et la morphologie des organes ou de la plante entière.

L'acclimatation au stress se produit toujours dans la vie d'un individu, généralement dans un intervalle de quelques jours à plusieurs semaines ; comme elle peut être démontrée en comparant des plantes génétiquement semblables qui sont exposées à des environnements différents.

Adaptation : c'est la réponse évolutive résultant de modifications génétiques dans les populations qui tendent à compenser la baisse de rendement (performances) causée par le stress.

On remarque une similarité dans les mécanismes physiologiques de la réponse avec celles de l'acclimatation, parce que les deux exigent des changements dans l'activité ou la synthèse des constituants biochimiques et provoquer des changements dans les taux des différents processus physiologiques, le taux de croissance et la morphologie etc..

La différence entre le concept de l'adaptation et de l'acclimatation, est que l'acclimatation exige des changements génétiques dans les populations et par conséquent nécessite généralement de nombreuses générations pour se produire. l'adaptation peut être étudié en comparant des plantes génétiquement distinctes poussant dans un environnement identique.

1.3.4. Résistance, Evitement et Tolérance ?

Divers termes sont utilisés pour caractériser le comportement (réponse) des plantes en fonction des mécanismes et stratégies déclenchées chez celles-ci pour survivre dans des conditions environnementales extrêmes.

1.3.4.1. Résistance (rusticité) :

La résistance au stress est définie comme étant « *la capacité à endurer un stress appliqué à l'extérieur* ». Exemple, la capacité de survivre à un faible Ψ externe (Ψ = potentiel hydrique).

1.3.4.2. Tolérance :

La **tolérance** cependant est « *la capacité à supporter une contrainte interne engendrée par un stress appliqué à l'extérieur* ».

Autrement dit, elle correspond aux changements physiologique et biochimique qui réduisent l'impact de la contrainte sur le protoplasme ou réparent les dommages causés par le stress. Exemple, la capacité de survivre à une faible teneur en eau dans les cellules.

1.3.4.3. Evitement :

L'évitement est « *la capacité de prévenir un stress appliqué à l'extérieur de produire une contrainte interne équivalente* ». Exemple, la capacité à maintenir une forte teneur en eau cellulaire, même lorsque le Ψ externe est faible.

1.4. Mécanismes de tolérance aux stress abiotiques

Les plantes dans la nature, ne peuvent guère être totalement à l'abri des stress de l'environnement. Alors , elles doivent supporter la présence du stress. Pour ce faire, les plantes possèdent plusieurs mécanismes de résistance faisant intervenir beaucoup de molécules et de voies métaboliques ;

Bien que les mécanismes d'évitement qui, par des modifications morphologique et/ou anatomique, préservent les plantes contre les stress, ceux-ci ne peuvent être d'une grande importance dans l'amélioration des plantes. Par conséquent, les efforts ont été axés sur le développement des mécanismes de tolérance, car les plantes présentent une très grande diversité allélique et/ou génétique, non seulement entre les espèces mais aussi entre les variétés de la même espèce. Ces différences sont très importantes dans l'amélioration de la tolérance au stress chez les plantes.

- Activation des facteurs de signalisation
- Altération de l'expression génétique
- Accumulation des osmolytes
- Synthèse des protéines de stress
- Renforcement du métabolisme antioxydant
- L'homéostasie et la compartimentation ionique
- Faciliter le transport membranaire
- Accumulation des polyamines
- Ajustement de la balance hormonale

Fig 3 : les mécanismes les plus remarquables de tolérance aux stress abiotiques

2. Le stress hydrique

L'eau est un élément indispensable pour tous les organismes vivants et en particulier à la vie de la plante. Elle est l'élément originel et fondamental de tout processus biologique. Elle est très importante au sein de la cellule car elle fait partie de leurs structures des cellules et constitue les liquides cellulaires.

2.1. L'eau du sol

Un sol est un milieu complexe, constitué de particules solides (pierres, graviers, sables ou limons), de colloïdes et d'une phase liquide, dont la plante tire l'eau et les éléments nutritifs.

Les colloïdes sont des macromolécules très hydrophiles qui peuvent être d'origine minérale « Des argiles » ou d'origine organique « Les humus ».

Un complexe argilo-humique résulte de la combinaison de ces colloïdes. La phase liquide est directement accessible par les racines et constituée d'eau et de substances dissoutes. L'eau du sol n'est pas libre et plus le sol se dessèche, plus il est difficile d'en extraire de l'eau qui est liée aux constituants du sol par les forces osmotiques et les forces matricielles.

Les forces osmotiques sont dues à la concentration en ions et molécules organiques des solutions. Les solutés de deux solutions séparées par une membrane perméable –comme ceux du sol et ceux des racines- iront spontanément de la solution la plus concentrée vers la solution la moins concentrée. De la même manière les molécules d'eau iront de la solution où le potentiel chimique de l'eau est élevé vers celle où il est le plus bas. Le potentiel chimique représente

l'enthalpie libre d'une mole d'eau et dépend de la « concentration de l'eau ». En cas de sécheresse, la « concentration en eau » étant plus faible, celle des ions et molécules organiques est donc plus élevée. Les forces osmotiques peuvent alors atteindre 20 bars.

Les forces matricielles englobent les forces d'imbibition et les forces capillaires. Les forces d'imbibition ont pour origine les attractions électrostatiques entre les charges négatives des colloïdes et les charges positives des atomes d'oxygène des molécules d'eau. Lorsque le sol se dessèche les forces mises en œuvre atteignent plusieurs centaines de bar. Les forces capillaires sont liées à des phénomènes de tension superficielle et retiennent l'eau dans les interstices fins.

La notion de potentiel hydrique Ψ_w est couramment employée pour évaluer les capacités d'une plante à prélever de l'eau du sol.

Pour la plante, le potentiel hydrique dépend essentiellement du bilan de deux forces opposées : le potentiel osmotique Ψ_s qui dépend de l'osmolarité de la solution baignant les cellules des racines et la turgescence Ψ_p exercée par les parois cellulaires. Les flux hydriques résulteront de cet équilibre entre forces osmotiques et mécaniques.

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

Le potentiel hydrique d'un sol est égal mais de signe opposé, à l'énergie qu'il faut lui appliquer pour en libérer un gramme d'eau.

Pour maintenir un flux d'eau du sol vers les racines, la plante doit maintenir le potentiel hydrique des racines inférieur à celui du sol. Dans le cas contraire, il y a perte de turgescence et la plante perdra de l'eau. En situation de stress hydrique, le potentiel hydrique du sol s'abaisse, la plante doit alors répondre en abaissant également le potentiel hydrique des racines et peut pour cela, diminuer la pression mécanique exercée par les parois (début de plasmolyse) ou moduler la pression osmotique en augmentant l'osmolarité de la solution cellulaire par accumulation de solutés ou osmoticum, ce mécanisme est appelé osmorégulation.

2.2. L'eau dans la plante

L'ensemble des cellules et des espaces intercellulaires du végétal sera occupé par l'eau captée par les racines. La mesure de la teneur en eau relative, permet de connaître le niveau de saturation en eau ou de turgescence de la plante. Il est déterminé de la façon suivante : $RWC = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$

RWC=Teneur Relative en Eau

MF, MS, MT= Masse de Matière Fraîche, Sèche et Turgescente

Au niveau des racines, l'eau est rapidement focalisée dans le système conducteur xylémien composé de cellules différenciées en vaisseaux conducteurs et en trachéides s'arrêtant dans les organes foliaires. La circulation de l'eau s'effectue du sol vers les feuilles où elle va être évaporée sous l'action du rayonnement solaire. Les mouvements d'eau dans la plante sont donc globalement axiaux du sol à l'atmosphère. Un arbre évapore ainsi plus de 200 litres d'eau par jour. Cependant, sous l'action de la photosynthèse, les chloroplastes produisent des hydrates de carbone comme le saccharose. Ces assimilats gagnent un système conducteur phloémien formé de tubes criblés où circule la sève élaborée qui va alimenter l'ensemble de la plante. Le sens de circulation est principalement opposé à celui de la sève brute bien que la sève alimente également les zones de croissance active que sont les bourgeons.

La montée de l'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles à travers le système vasculaire demande un système de forces. Outre les pressions osmotiques, la principale est expliquée par la théorie de la tension-cohésion foliaire et la transpiration énoncée par Dixon et Joly en 1894 et reformulée par Zimmermann en 1983. Elle repose sur l'existence d'une continuité hydraulique entre le sol, la plante et l'atmosphère et d'autre part sur la forte cohésion des molécules d'eau entre-elles et avec les parois des trachéides et des vaisseaux. La plante peut être comparée à une colonne d'eau, l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles provoque un appel d'eau qui se transmet à toute la colonne et se traduit par une force de succion au niveau racinaire. Les parois des éléments vasculaires doivent donc supporter des tensions fortes et d'autant plus importantes que la disponibilité en eau du sol est faible. La résistance et les caractéristiques hydrauliques de ces parois auront une influence sur les propriétés de réponse à des situations de stress hydrique.

Les forces de cohésions supportent des tensions pouvant atteindre 20 bars mais la présence d'une rupture dans la colonne comme la présence d'une bulle d'air provoque une cavitation. L'élément conducteur se remplit d'air puis de vapeur d'eau et la circulation d'eau est stoppée.

2.3. L'effet de stress hydrique sur la physiologie de la plante

2.3.1. Au niveau biologique

Le déficit hydrique provoque des dommages membranaires et l'apparition de canaux remplis d'eau. Ces membranes deviennent très poreuses lorsqu'elles sont desséchées, une perte de sélectivité des membranes. Lorsque les membranes sont réhydratées, ces canaux permettent une fuite très importante de solutés entre les compartiments ou dans l'espace extracellulaire.

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

- D'abord la fermeture des stomates supprime normalement l'accès du chloroplaste à un apport de dioxyde de carbone d'origine atmosphérique.
- l'eau joue un rôle très important ; c'est un donneur primaire d'électrons pour le PSII.

Donc la photosynthèse diminue dans des conditions de stress hydrique et peut même s'annuler s'il devient sévère.

✓ Sous un stress hydrique, une diminution de la teneur en chlorophylle.

2.3.2. Effet du stress hydrique sur la croissance et le développement

Réduction de la croissance des organes préexistants. Ces modifications résultent d'une diminution de la vitesse de division des cellules constituant les tissus végétaux, Donc une situation de stress hydrique prolongée provoque la diminution de la surface foliaire.

2.3.3. Influence du stress hydrique sur le rendement

La sécheresse est une des causes principales des pertes de rendement

2.4. Réponses des plantes aux stress hydrique

2.4.1. Adaptation phénologique

L'esquive : pour fuir la contrainte, certaines plantes accomplissent leur cycle de développement avant l'installation de la contrainte hydrique.

L'évitement : permet de maintenir par divers mécanismes un statut hydrique élevé dans la plante. Il est peut être obtenu par la limitation de la transpiration par la fermeture des stomates ou par le phénomène d'enroulement foliaire.

2.4.2. Adaptations morphologiques

L'effet d'un déficit hydrique est variable et un manque du facteur eau peut engendrer des pertes de rendement plus au moins importantes selon l'intensité, la durée et le stade de développement durant lequel il intervient

Le déficit hydrique réduit la taille des feuilles. La feuille peut s'enrouler pour réduire sa transpiration et réduit ainsi sa surface foliaire exposée à la lumière mais cela entraîne une réduction de l'activité photosynthétique d'où chute du rendement. Par ailleurs, les feuilles contrôlent leurs pertes d'eau en modulant le degré d'ouverture des ostioles stomatiques par lesquels la vapeur d'eau sort des feuilles.

D'autre part, en situation de déficit hydrique, un signal d'origine racinaire entraîne une réduction supplémentaire de la croissance des feuilles. Le déficit hydrique réduit le nombre des racines principales, leur volume et le poids sec racinaire

2.4.3. Adaptation physiologique

Un stress hydrique affecte le métabolisme des composés organiques et peut provoquer une accumulation des sucres et autres composés organiques et une baisse globale de l'activité enzymatique et par conséquent une diminution des réactions de synthèse d'où la sénescence des tissus foliaires (parenchymes chlorophylliens).

Le stress hydrique réduit l'activité de la Cytokinine et augmente celle de l'acide abscisique « ABA » qui est élaborée dans les racines puis véhiculée vers les parties aériennes. Un déficit hydrique provoque la modification de la synthèse des hormones en particulier pour l'acide abscisique qui provoque la fermeture des stomates et la cytokinine qui provoque leur ouverture.

Le premier organe qui subit l'effet du déficit hydrique est le limbe (chez le blé). Il cesse sa croissance, s'enroule et après l'anthèse, accélère sa sénescence si le stress dure.

Il réduit la taille des feuilles, leur surface verte, la durée du cycle et par conséquent la capacité photosynthétique se déprime.

En général, la fermeture des stomates est l'origine de la diminution de la photosynthèse due au stress hydrique. Chez la fève, le taux de photosynthèse décroît quand le stress hydrique est de plus en plus important.

- ◆ L'acide abscissique (ABA) qualifié « hormone de stress » est synthétisée rapidement et semble avoir un rôle important dans la réponse au stress, dans l'inhibition de la photosynthèse et le ralentissement de la croissance des feuilles.
- ◆ Le déficit hydrique peut également diminuer la pression de la turgescence de la plante et par conséquent provoquer une perte d'eau du contenu cellulaire. Cette perte peut engendrer des effets physiologiques très importants. Ces réactions au déficit hydrique ont un rôle effectif dans l'acquisition de la tolérance.

La stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique est appelée tolérance. Le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates, de maintenir le volume chloroplastique et de réduire le flétrissement foliaire.

Cette aptitude accorde à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne. Elle permet un fonctionnement prolongé de la photosynthèse. Les produits carbonés peuvent alors être utilisés autant pour l'ajustement que la croissance racinaire.

Au niveau cellulaire, l'ajustement osmotique joue un rôle déterminant dans le maintien de la turgescence aux faibles potentiels hydriques foliaires.

La tolérance à la sécheresse est le résultat de mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires complexes.

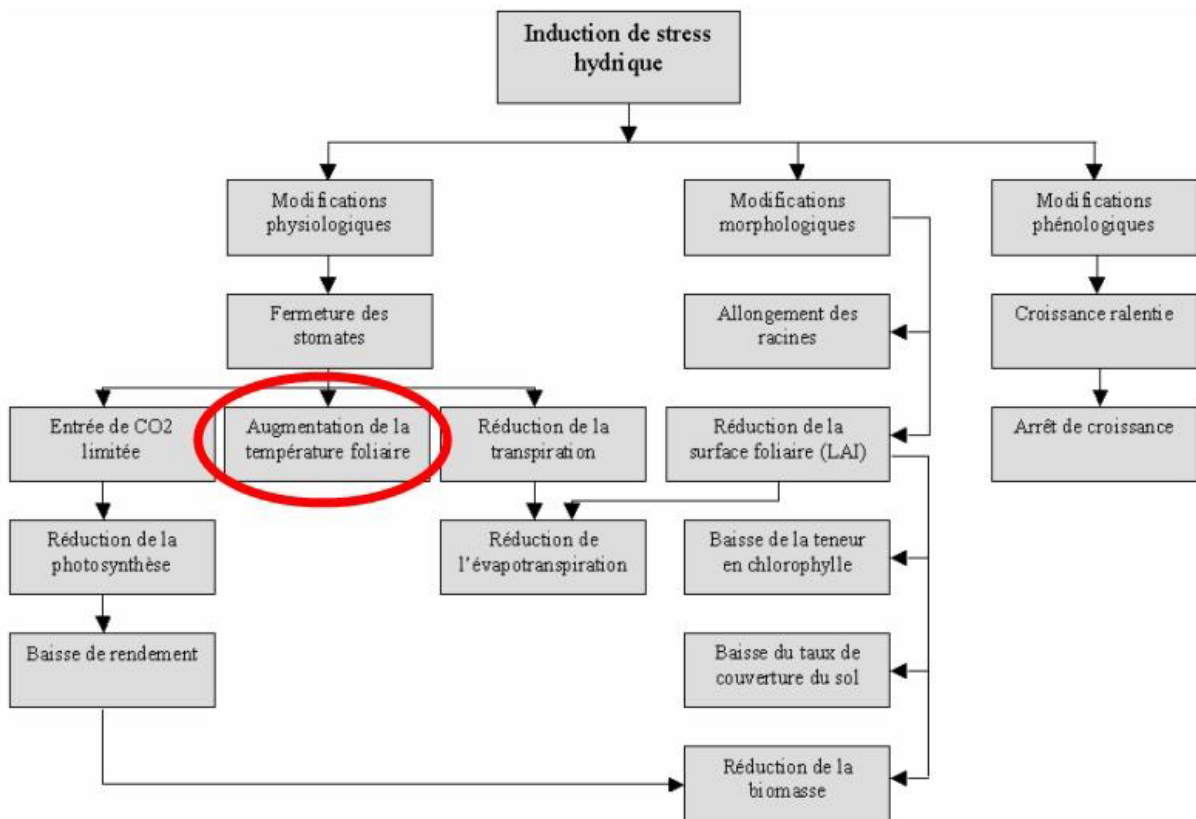


Fig 4. : Influence du stress hydrique sur les variables d'état de la plante.

2.4.5. Les mécanismes d'adaptation au déficit hydrique

En réponse au déficit hydrique, les végétaux développent plusieurs stratégies qui varient en fonction de l'espèce et des conditions du milieu.

L'adaptation à la sécheresse d'une plante cultivée, se définit comme la capacité de cette dernière à survivre et s'accroître du point de vue physiologique et du point de vue agronomique par l'obtention d'un rendement plus élevé que celui des plantes sensibles.

La résistance globale d'une plante à la sécheresse apparaît comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, anatomiques, morphologiques et biochimiques interagissant pour permettre le maintien de la croissance, le développement et de la production.

2.4.5.1. L'esquive

La stratégie la plus utilisée par les sélectionneurs pour identifier les variétés plus tolérantes aux stress est l'esquive par raccourcissement de la durée du cycle.

La précocité est la plus souvent accompagnée à une amélioration du rendement et de l'adaptation aux stress conduisant à la régularité de la production. Elle permet à la plante d'accomplir leur cycle de développement avant l'installation de la contrainte hydrique. Grâce à la précocité, le rendement a été amélioré chez les espèces, les légumineuses et chez les céréales. Elle est plus marquée par l'installation d'un déficit hydrique fréquent en fin de cycle.

2.4.5.2. L'évitement

L'évitement est défini comme la capacité d'une plante à supporter une sécheresse en évitant une déshydratation des tissus. Donc le maintien du potentiel hydrique interne satisfaisant en présence de contrainte hydrique. Ce mécanisme se fait selon deux réponses :

La première réponse est l'aptitude des racines à exploiter les réserves en eau du sol sous stress.

La seconde réponse est constituée par la réduction de surface foliaire, la régulation de l'ouverture et fermeture des stomates, la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire.

2.4.5.3. Capacité d'extraction de l'eau par le système racinaire

Un système racinaire capable d'extraire l'eau du sol est un facteur essentiel pour résister à la sécheresse. Cette caractéristique est un facteur de variabilité inter et interspécifique et considérée comme un paramètre d'adaptation dans des milieux caractérisés par un manque d'eau.

Un bon développement de l'axe principal racinaire permet au blé d'exploiter l'eau des horizons profonds du sol. Le poids des grains et le rendement chez le blé dur en zones semi-aride, sont conditionnés par le développement du système racinaire.

2.4.5.4. Régulation stomatique

Lorsqu'un déficit hydrique survient, la réduction de l'ouverture stomatique permet de préserver rapidement l'état hydrique de la plante. Une faible conductance stomatique est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse. Néanmoins, la fermeture stomatique réduit l'assimilation du CO₂ et conduit à une réduction de l'activité photosynthétique.

La fermeture des stomates est contrôlée par un signal hormonal, l'acide abscissique ou ABA en réponse à l'assèchement du sol. Par ailleurs, le mécanisme de fermeture des stomates peut être attribué au contrôle hormonal (acide abscissique, cytokinine).

Par exemple, l'obscurité entraîne généralement la fermeture des stomates sauf chez les plantes à métabolisme photosynthétique du type CAM, qui ouvrent leurs stomates la nuit et les ferment le jour. Il s'agit d'une adaptation de ces plantes aux conditions d'aridité.

2.4.5.5. Réduction de la surface transpirante

Le ralentissement de la croissance tissulaire, la sénescence et la chute des feuilles âgées sont souvent observés chez les espèces soumises à la sécheresse. Dans le sens où ils réduisent la surface transpirante, ces phénomènes sont des mécanismes d'évitement. Ils ont été observés chez le maïs, le sorgho, l'olivier et chez plusieurs autres espèces des régions arides, l'enroulement foliaire permet la réduction de la surface transpirante et le maintien d'un potentiel hydrique adéquat.

2.4.5.6. Tolérance à la déshydratation

Dans le cas d'abaissement du potentiel hydrique, s'exprime par un maintien de la turgescence, rendu possible grâce au phénomène d'ajustement osmotique. En condition de stress hydrique, il induit au niveau de la plante une baisse du potentiel par l'augmentation de la concentration des solutés intracellulaire d'une manière active.

Il aide dans le maintien de la turgescence cellulaire, qui est à la base de la préservation de plusieurs fonctions physiologiques, car elle permet d'empêcher la fermeture des stomates, donc de maintenir la photosynthèse, la transpiration, l'assimilation du carbone et l'élongation cellulaire dont la turgescence est la force motrice.

L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques. Par ailleurs, il apparaît comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Il a été observé chez différentes espèces végétales tel que l'olivier et les arbres fruitiers tel que la vigne chez certaines légumineuses, tel que le soja et le tournesol.

Les capacités d'ajustement osmotique sont variables chez les plantes et dépendantes de la variété, des modalités d'installation de déficit hydrique et l'âge de la feuille. De plus, il peut intervenir à tous les stades de développement.

La capacité d'ajustement osmotique d'un végétal est liée à sa capacité d'accumuler au niveau symplasmique certains solutés de manière active. Les solutés impliqués sont essentiellement des ions inorganiques, des sucres solubles, des acides aminés et organiques. C'est des composants majeurs de cet ajustement au niveau des feuilles de nombreuses espèces végétales. L'adaptation à des milieux aux régimes hydriques et thermiques est associée à l'ajustement osmotique à une plus grande production de biomasse racinaire et à un plus grand transfert des réserves d'assimilats vers le grain en plein croissance sous l'effet de stress.

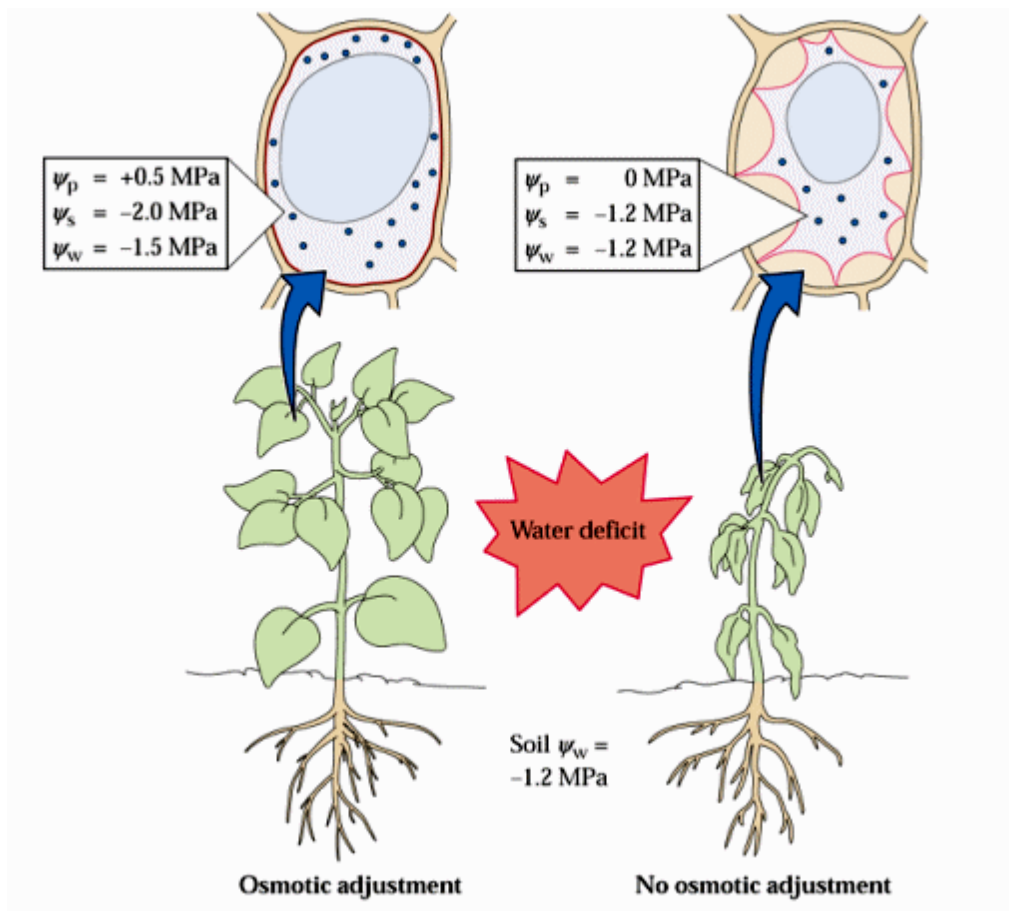
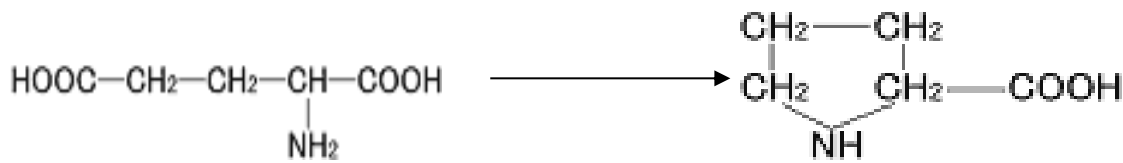


Fig0 5 : Mécanisme de l'ajustement osmotique (l'osmorégulation)

2.4.5.7. Accumulation de proline

La teneur foliaire en proline (amino-acide) augmente avec la sécheresse, la proline est oxydée au fur et à mesure de sa formation mais en condition de stress hydrique, cette oxydation est inhibée. Par ailleurs, la proline et les sucres accumulés sont des régulateurs osmotiques qui maintiennent une pression élevée lors d'un stress hydrique.

La proline ou acide pyrrolidine 2 carboxylique ($C_5 H_9 O_2 N$) de PM=115,13; entre dans la constitution des protéines. C'est un corps blanc soluble dans l'eau et dans l'éthanol qui s'oxyde avec le ninhydrine. L'accumulation de la proline résulte d'une biosynthèse élevée de proline à partir de l'acide glutamique.



ACIDE GLUTAMIQUE

PROLINE

Fig 06 :structure de la proline

Il existe d'autres osmolytes telle que la glycine bêtaïne qui est une glycoprotéine accumulée chez *Sueda Macrocarpa* et *Atriplex Spongiosa* et qui est positivement corrélée avec la résistance des plantes à la salinité. La glycine bêtaïne est : synthétisée dans le chloroplaste

Les teneurs en acides aminés augmentent de façon très significative chez le sorgho et le tournesol en cas de stress hydrique. la proline représente l'une des manifestations les plus remarquée des stress hydrique et osmotique.

Plusieurs sélectionneurs et physiologistes ont utilisé la capacité de l'accumulation de la proline dans le criblage des génotypes résistants au déficit hydrique sur le blé dur,

La particularité dans l'accumulation de la proline par les plantes hautement stressées peut être un des paramètres pour caractériser le développement de la tolérance à la salinité chez les glycophytes. L'accumulation de proline induite par les stress peut être le résultat de trois processus complémentaires : Stimulation de la synthèse, inhibition de son oxydation et/ou altération de la biosynthèse des protéines.

La synthèse de la proline peut être incluse dans la régulation du pH cytoplasmique. Par conséquent, elle aide dans la stabilisation des protéines membranaires et des protéines libres, ce qui lui confère un rôle osmoprotecteur, du fait qu'elle est le plus accumulée dans les plastides, les mitochondries et le cytosol et non dans les vacuoles. Ceci suggère que les chloroplastes et les mitochondries importent la proline et la vacuole a une activité exportatrice du moment que la concentration de la proline est faible à son niveau par rapport au cytosol au cours du stress.

2.4.5.8. Accumulation des sucres solubles

Le stress hydrique tend à augmenter la teneur en saccharose dans les feuilles .Une accumulation de la teneur en sucres a été également mise en évidence chez le sorgho et le blé

Elle pourrait contribuer à la réalisation d'une pression osmotique qui limite la transpiration. Le niveau d'ajustement osmotique réalisé par les légumineuses est modeste comparé à celui des céréales.

On remarque une augmentation très considérable des taux des sucres chez des plantes soumises aux différents types de stress, les principaux sucres accumulés sont le glucose, fructose et le saccharose. Elles jouent un rôle dans le maintien d'une pression de turgescence qui est à la base de différents processus contrôlant l'activité d'une plante.

3. LE STRESS SALIN

3.1. Effet de la salinité sur les plantes

La salinité du sol ou de l'eau est causée par la présence d'une quantité excessive de sels. Généralement un taux élevé de Na^+ et Cl^- provoque le stress salin. Le stress salin a un triple effet : il réduit le potentiel hydrique, cause un déséquilibre ionique ou des perturbations en homéostasie ionique et provoque une toxicité ionique. Cet état hydrique altéré conduit à une croissance réduite et limitation de la productivité végétale.

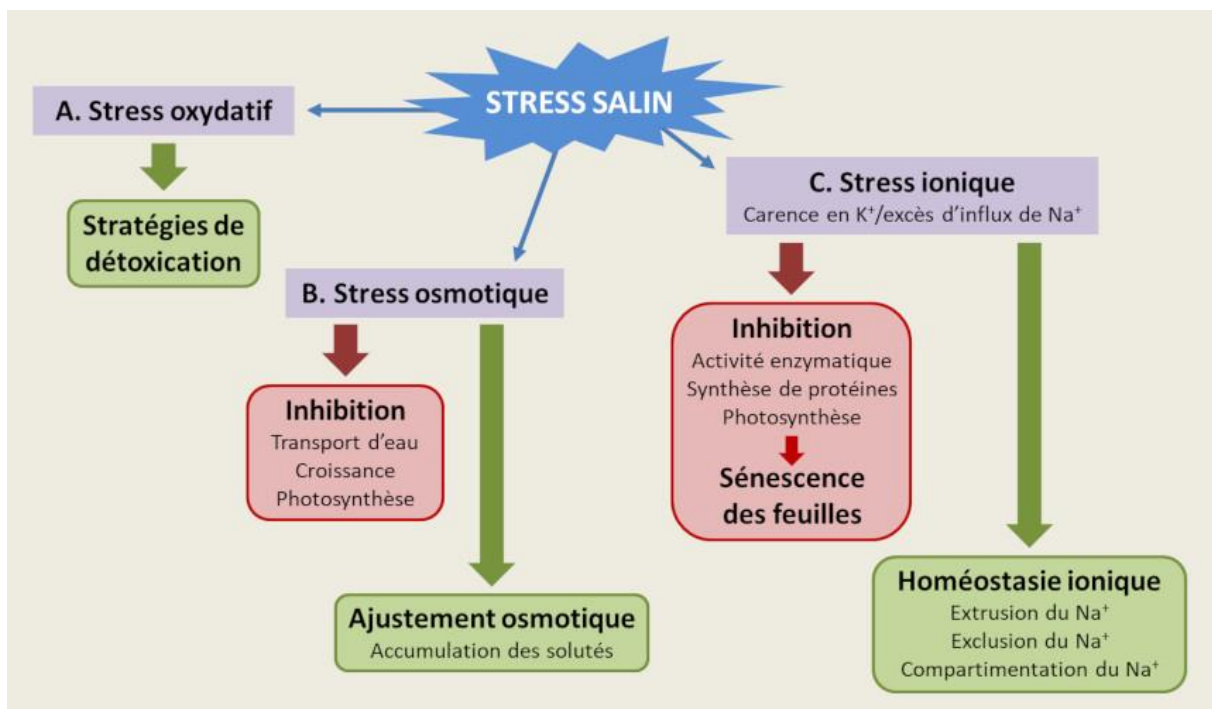


Fig 07 : les effets du stress salin sur la plantes

3.1.1. Effet de la salinité sur l'eau dans la plante

En milieu salin, la plante se trouve face à une difficulté d'assurer son apport en eau. Pour cela, il faut que la plante puisse ajuster la pression osmotique de ses tissus par rapport à la pression osmotique du sol. 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 chez l'halophyte *S. salsa* alors qu'il n'y a pas de changement dans le contenu relatif en eau

3.1.2. Effet de la salinité sur la germination

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

Le sel peut inhiber la germination soit :

- en empêchant l'absorption d'eau pour l'embryon ;
- Par empoisonnement de l'embryon dû à la toxicité de certains ions.

Les graines soumises à la contrainte du sel semble répondre par un retard de germination s'exprimant au niveau du métabolisme des sucres

3.1.3. Effet de la salinité sur la croissance et le développement

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

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 chez la tomate. 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 chez le coton

3.1.4. Effet de la salinité sur le comportement biochimique de la plante

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

Chez diverses espèces, plus ou moins résistantes, on a observé une augmentation des sucres totaux résultant d'un blocage de la glycolyse ou du saccharose provenant d'une forte hydrolyse

de l'amidon, l'accumulation des Sucres solubles est importante dans les feuilles des plantes stressées.

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

3.1.5.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 de sel Cl⁻ dans le milieu externe. Cet effet de Cl⁻ semble être dû à la réduction de l'absorption du NO₃⁻ et par conséquent une concentration réduite de NO₃⁻ dans les feuilles, bien que l'effet direct du Cl⁻ sur l'activité de l'enzyme qui ne peut être écarté.

Chez le maïs (*Zea mays*) ,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.

3.1.6. Effet de la salinité sur les processus physiologiques de la plante

Des perturbations fonctionnelles apparaissent au niveau de la photosynthèse par effet du sel dans le stroma des chloroplastes qui perturbe le transport des électrons quand la concentration en sel excède le niveau de tolérance de la plante. Par conséquent, la glycolyse et le cycle de Krebs sont aussi affectés. De même que l'acquisition de nutriments minéraux, comme le potassium, les nitrates ou le calcium est également réduite.

Si chez certaines halophytes, la croissance est stimulée par un apport modéré de sel, ce phénomène reste limité par un niveau de tolérance. Des stress extrêmes conduisent au nanisme et à l'inhibition de la croissance. Les feuilles deviennent sclérosées avant même d'avoir fini leur croissance, et l'organisme tout entier risque de dépérir assez vite.

3.1.6.7.L'Effet osmotique

La pression osmotique de la solution du sol accroit avec la salinité, plus la salinité augmente et plus la pression osmotique de la solution du sol sera élevée. La salinité a deux actions bien distinctes sur les plantes, qui peuvent se produire simultanément :

- La sécheresse physiologique qui inhibe l'absorption de l'eau et de sels par les plantes et qui entraîne un retard ou un arrêt de croissance.
- L'intoxication par la concentration de certains ions provoquant la mort des cellules, la modification des chloroplastes et des mitochondries des feuilles.

Les effets toxiques peuvent se produire sur la membrane plasmique ou dans le protoplaste après avoir traversé celle-ci, notamment le Cl^- et Na^+ .

3.1.8. Effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques

L'effet de la salinité sur la photosynthèse, est fonction de la concentration des sels de l'espèce et de la plante, La salinité réduit l'assimilation de CO_2 par des réductions de surface des feuilles, conductibilité des stomates, efficacité des enzymes photosynthétiques et le bon fonctionnement de photosystèmes. Sous les conditions de stress salin le taux de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles diminue généralement. Les feuilles les plus âgées commencent à développer une chlorose et finissent par tomber sous l'effet du stress salin.

3.1.9. Effet de la salinité sur la morphologie des plantes

La salinité affecte toute la plante mais elle freine davantage la croissance des parties aériennes que celle des racines.

- **Effet de la salinité sur les racines :** face à un stress salin, les racines sont les premières à réagir. L'excès de sel dans l'environnement racinaire provoque le nanisme des plantes. La masse racinaire est moins affectée par la salinité que les limbes, les tiges et les pétioles.
- **Effet de la salinité sur les tiges :** La longueur des tiges est réduite par l'excès de sel dans le sol. Pour le Tournesol, la réduction de la hauteur de la tige est de 30 cm
- **Effet de la salinité sur les feuilles :** Des concentrations élevées de sel tels que le Ca^{++} , Mg^{++} et les bicarbonates provoquent des nécroses sur les feuilles, des décolorations et la réduction de la chlorophylle.

3.2. Mécanisme de la Tolérance à la salinité chez les végétaux

Venant du grec halos (sel) et phyton (plante), le terme d'halophyte a été introduit en 1809 par Pierre Simon Pallas et attribué aux végétaux vivant sur des sols salés, ou sols avec solution trop riche en sels et par là impropres à recevoir des cultures. Toute plante qui est en contact par une partie de son organisme avec des concentrations fortes de sel (végétation marine, par exemple) est dite halophyte .

3.2.1. Classification des plantes selon leur tolérance à la salinité

La résistance d'une plante à la salinité s'exprime par sa capacité de survivre et de produire dans des conditions de stress salin. Cependant, les plantes ne sont pas égales face au stress salin et quatre grandes tendances ont été discernées :

- Halophytes vraies, dont la production de biomasse est stimulée par la présence de sel. Ces plantes présentent des adaptations poussées et sont naturellement favorisées par ces conditions : *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*.
- Halophytes facultatives, montrant une légère augmentation de la biomasse à des teneurs faibles en sel : *Plantago maritima*, *Aster tripolium*.
- Non-Halophytes résistantes, supportant de faibles concentrations en sel: *Hordeum sp.*
- Glycophytes ou Halophobe, sensibles à la présence de sel tels que *Phaseolus vulgaris L*, *Glycine max*.

Les plantes peuvent être regroupées dans des classes de tolérance : désignée par un niveau de tolérance (sensibles à tolérantes) et de salinité (CE de 2 à 12dS m⁻¹) sont regroupées les espèces dont la croissance est réduite de moins de 10%.

Ainsi, les plantes supérieures, incluant les glycophytes, n'ont pas un métabolisme tolérant aux excès de sel, même si certains organismes montrent une bonne croissance dans de l'eau de mer. L'avantage essentiel des halophytes sur les glycophytes réside dans la gestion des ions en excès dans l'organisme.

Halophytes ou plantes halophiles sont caractérisées par une morphologie et une structure particulière : généralement charnues, stomates peu nombreux et leur cuticule épaisse.

- Les tissus charnus des *Atriplex* leur permettent de diluer le sel dans leur vacuole ;

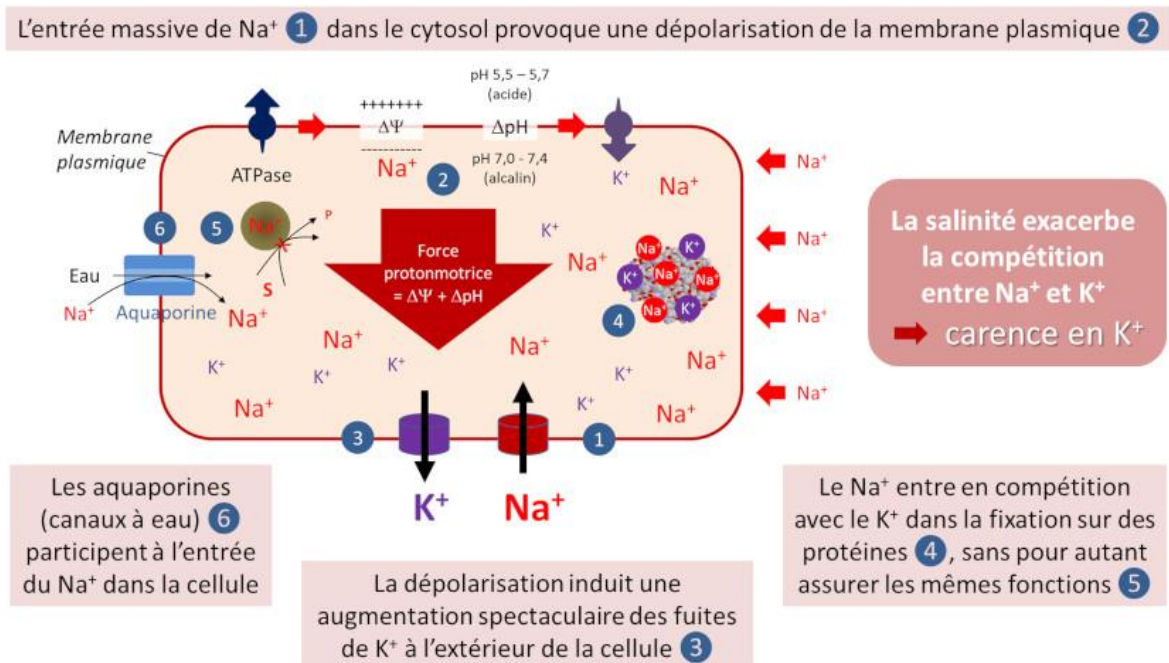
- le Tamaris Excrète le sel grâce à des glandes foliaires ;
- D'autres plantes stockent le sel dans leurs feuilles qui tombent en fin de végétation ;
- D'autre empêche le sel de pénétrer dans les cellules racinaires grâce aux membranes.

3.3. La Résistance à la salinité

a) -L'exclusion

Certain végétaux procèdent à l'accumulation d'éléments toxiques dans les organes souterrains afin d'éviter leur accumulation dans les organes aériens. Ce phénomène est très connu chez les halophytes qui secrètent de NaCl en forme de trémies à la surface des feuilles lors des jours ensoleillés.

Par exemple, l'orge possède une forte capacité d'exclusion car il a des transporteurs de K^+ et Cl^- et un transporteur externe de Na^+ dans le plasmalemme de ses racines, L'exclusion du Na^+ se fait selon un mécanisme qui limite l'absorption racinaire du Na^+ en diminuant la perméabilité des cellules racinaires au Na^+ et d'autre part, par l'exclusion du Na^+ par la membrane plasmique des tissus conducteurs lors de l'échange K^+ / Na^+ .



b)- La Sélectivité

Les tissus foliaires de *Avivennia marina* (halophytes) détiennent des différentes doses de K^+ et de Na^+ , à une concentration de 100mM, le taux d'absorption en K^+ augmente par rapport au témoin (10mM) et à une concentration de 500mM de sodium le taux d'absorption en K^+ est resté constant : c'est un mécanisme de sélectivité.

c)- L'Excrétion

Certaines plantes absorbent les éléments toxiques, puis les excrètent à la surface de leurs organes aériens sous forme des sels, telles que les plombaginacées, Tamarix et Sparte. L'appareil excréteur est sous forme de cellules épidermiques (cas des Thalassi), de glandes sécrétrices spécialisées (spartina) ou de poils sécréteurs (Atriplex).

3.4. Les stratégies d'adaptation :

Trois mécanismes de tolérance au sel :

- une homéostasie cellulaire (ionique et ajustement osmotique).
- un contrôle et une réparation des dommages causés par le stress ou détoxification,
- une régulation de la croissance.

3.4.1. Homéostasie cellulaire :

L'homéostasie ionique atteinte sous stress salin par:

- 1) exclusion des ions Na^+ des cellules par les canaux ioniques : anti-port Na^+/H^+ , ou bien par la limitation d'entrée des ions Na^+ .
- 2) compartimentation de Na^+ dans des vacuoles intracellulaire ;
- 3) la sécrétion de Na^+ et régulation du transport ionique.

3.4.2. Séquestration du sodium dans des vacuoles

Les plantes adoptent une stratégie très importante, « a compartimentation de Na^+ dans des vacuoles » permettant de maintenir ces ions à une faible concentration dans le cytoplasme et conserver un faible potentiel osmotique cellulaire. Cette est une stratégie très importante chez les plantes

L'exclusion de l'excès de sodium du cytoplasme nécessite la synthèse d'osmolytes compatibles avec la réduction du potentiel osmotique ; ce dernier est essentiel pour pouvoir prélever de l'eau dans des conditions de stress salin. Ce processus est coûteux en énergie pour la plante.

Des plantes transgéniques de tomate, accumulent du sodium dans leur feuilles mais pas dans les fruits ou les graines. Ces plantes se sont montrées extrêmement tolérantes au stress salin et conservent dans ces conditions des bonnes qualités de fruit chez la tomate et d'huile chez *Brassica napus*.

3.4.3. Prélèvement de K^+

Dans les conditions optimales, un haut ratio cytosolique K^+/Na^+ reste maintenue. Le stress salin diminue le ce ratio, du fait que les ions Na^+ sont en concurrence avec les ions K^+ , ce qui est défavorable pour les processus biochimiques cellulaires. Le prélèvement de K^+ est essentiel pour la turgescence cellulaire et le déroulement des processus biochimiques sous stress salin.

3.4.4. Biosynthèse d'osmoprotectants

Sous stress salin, les gènes impliqués dans la synthèse d'osmoprotectants sont surexprimés. En situation de stress salin , les plantes se protègent les osmoprotectants compatibles pour différents solutés par un ajustement osmotique, ce qui maintient la turgescence cellulaire par détoxification des espèces réactives d'oxygène (ROS : Reactive Oxygen Species), et par stabilisation de la structure (quaternaire) des protéines.

L'amélioration de la tolérance au stress salin chez des plantes transgéniques, est assurée par le processus d'accumulation de mannitol, de glycine, de bétaïne et de proline.

3.4.5. Synthèse d'antioxydants

En réponse à un stress salin, les plantes produisent des espèces d'oxygène actif nommés ROS (radicaux superoxide (O_2^-), peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), et radicaux hydroxyl (OH)). Les

ROS causent d'importants dommages dans des lipides membranaires, des protéines et acides nucléiques. L'élément clé de défense des plantes contre les stress abiotiques dont le stress salin est la détoxification des ROS.

3.4.6. Régulation de croissance

Le maintien d'une croissance racinaire est un caractère adaptatif dans un environnement de faible disponibilité en eau tel que le milieu salin. L'augmentation d'activité des enzymes impliquées dans la construction du cytosquelette : par exemple la xyloglucan endotransglycosylase et l'accumulation de proline provoquent l'allongement racinaire. Ces deux actions sont régulées par l'acide abscissique (ABA), qui est induit par le stress salin.

4. STRESS THERMIQUE

La croissance de certains organismes végétaux dans des conditions désertiques, à des températures très élevées a fasciné depuis longtemps les biologistes. Les plantes sont généralement sensibles à des changements de quelques degrés seulement au-dessus ou au-dessous de leur température de croissance qui est très élevée pour les plantes désertiques ou relativement plus faible chez les plantes retrouvées dans les régions tempérées. « Chaque espèce ou variété de plante possède une température minimale au-dessous de laquelle la croissance est impossible, une température optimale qui représente la température idéale de croissance, une température maximale au-dessus de laquelle la croissance est interrompue et qui peut même entraîner la mort de la plante. Si nous nous rapprochons de ces températures maximales, les espèces végétales seront dans des conditions de choc thermique ».

La biochimie des cellules reste influencée par une faible variation de température seulement, qui peut être considérée comme étant un stress thermique. D'un autre côté, des modifications au développement habituel de la plante sont entraînées par une augmentation de température de 10° à 15°C au-dessus de la température ambiante de croissance, et ceci sans être dans des conditions létales : cela constitue le stress thermique.

4.1. Le stress provoqué par les températures élevées :

Les températures élevées sont souvent suivies par de hautes radiations et des faibles humidités du sol, ce qui engendre une forte transpiration. Il est très difficile de connaître la part de chaque stress dans de telles conditions. L'adaptation, pour éviter la surchauffe est assurée généralement

par une position plus verticale des feuilles (cas des graminées), l'enroulement verticalement, la production de poils foliaire (pubescence). Le dépôt des cires sur les surfaces foliaires ce qui réfléchissent la lumière et le rayonnement, production de petites feuilles découpées pour réduire la perte d'eau par transpiration.

Les températures élevées inhibent la synthèse de la plupart des protéines ce qui agit sur le métabolisme de la plante, la synthèse d'autres protéines est actionnée : les protéines de choc thermique (heat shock proteins HSPs) et l'Ubiquitine.

4.2. Le stress provoqué par le gel

Les plantes réagissent différemment aux températures extrêmes. Certaines plantes sont capables de survivre au gel. La croissance et le développement de chaque plante exigent une gamme de température, dite « Température optimale de croissance et de développement ».

Ce n'est pas la basse température qui endommage les cellules végétales mais c'est la formation de glace qui provoque la rupture des structures cellulaires et entraîne inévitablement la mort de la plante. Les jours courts induisent l'acclimatation contrôlée par le **phytochrome**.

L'acclimatation se fait par :

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

4.3. Conséquences d'un choc thermique

La croissance des organismes végétaux est bouleversée par un changement de température ce qui peut causer une modification du métabolisme pour faire face à cette agression. La stratégie choisie par un organisme vivant pour s'adapter aux changements de température est fonction du temps pendant lequel se déroule la variation de température, soit le choc thermique. L'organisme développe une stratégie d'adaptation à long terme en cas de variation

graduelle, continue et relativement lente, : il peut changer la quantité de certaines enzymes, varier l'importance de certains pools métaboliques, modifier la constitution de ses biomembranes (autant lipidique que protéique), etc.

Sous des variations brusques, l'organisme ne peut mettre en jeu qu'un faible nombre de réactions d'ordre physico-chimique qui interviennent essentiellement au niveau des liaisons faibles changements dans la structure tertiaire et quaternaire des protéines, modifications de la fluidité des membranes, altérations des complexes pigmentaires et/ ou synthèse rapide de nouvelles protéines, appelées protéines du choc thermique (HSP).

4.3.1...Changements structuraux au niveau de la membrane thylacoïdienne

L'exposition de matériel végétal aux températures élevées a démontré des perturbations fonctionnelles et structurelles irréversibles à la membrane thylacoïdienne. En général, lors d'un choc thermique, il y a des changements dans la stabilité, la composition et la fonction du plasma et de la membrane thylacoïdienne.

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

Certaines études démontrent, comme conséquences physiologiques d'un choc thermique

- une diminution de l'activité photosynthétique du chloroplaste, tout en conservant par contre l'intégrité de l'enveloppe de cet organe.
- une diminution graduelle de la photosynthèse avec l'augmentation de la température. En général (tout dépend de l'espèce, il y a une certaine protection de l'activité photosynthétique allant jusqu'à des températures de 30°C.
- une diminution de l'activité photosynthétique en fonction de l'augmentation de la température et ainsi atteindre l'inhibition à 40°C.
- Sensibilité de la membrane thylacoïdienne (qui est le centre de l'activité photosynthétique) à l'exposition à la chaleur ;
- sous des conditions de stress thermique, les thylacoïdes isolés du chloroplaste amènent une inactivation totale du transport d'électrons ainsi que de la photophosphorylation cyclique.

Le premier site éprouvé par un choc thermique est la membrane thylacoïdienne et plus particulièrement le PSII, qui est le photosystème le plus sensible à l'effet de la chaleur Par

contre, le PSI est considéré comme résistant à toute élévation de température. La susceptibilité du PSII face à un traitement à la chaleur est provoquée par une inactivation du complexe de dégagement d'oxygène (incapacité de réaliser la photolyse de l'eau).

Les travaux de Sabat (1986), démontrent que le complexe de dégagement d'oxygène est relativement plus sensible à l'effet de la chaleur que la chaîne entière de transport d'électrons. Ainsi, par l'utilisation de donneurs artificiels d'électrons, comme le 1,5-diphenylcarbazine ou l'ascorbate, il est possible de rétablir le transport d'électrons malgré l'inhibition créée par un stress thermique. D'autres travaux sur le sujet indiquent que le complexe antennique du PSII est particulièrement susceptible aux dommages thermiques. Ces transformations de l'appareil photosynthétique au niveau du PSU sont étudiées par fluorescence de la chlorophylle. Il a été observé que la fluorescence émise par la chlorophylle décroissait lorsque les chloroplastes étaient traités à des températures allant de 20-48°C.

Le stress thermique est habituellement accompagné d'une combinaison d'autres stress comme le stress à la lumière (selon l'intensité lumineuse) ou encore le stress hydrique, comme on en retrouve dans certains climats désertiques.

4.3.2...Altération de la composition lipidique du thylacoïde

Les fluctuations thermiques créent des variations de la fluidité membranaire liées aux changements d'état physique (séparation de phases, transitions d'un état ordonné vers un état désordonné des lipides). Ces changements sont causés par le degré de saturation des lipides dans la membrane chloroplastique.

Un échauffement des membranes provoque :

- une augmentation de l'énergie cinétique moyenne des molécules,
- une rupture des liaisons hydrogènes,
- une transition de l'état de gel cristallin vers un état désordonné (fluide) des chaînes aliphatiques et un renforcement des liaisons hydrophobes.

Heureusement les membranes biologiques ne contiennent pas seulement qu'une espèce de lipide (ou phospholipide) mais plutôt plusieurs types de lipides qui se différencient par leurs têtes polaires et par leurs chaînes aliphatiques, ce qui permet l'intégrité possible de ces membranes. s'il y a diminution de l'activité photosynthétique durant un stress thermique c'est principalement dû à une réorganisation structurale de la membrane thylacoïdienne résultant d'un dés

empilement des grana (dissociation ainsi du complexe collecteur de lumière au niveau du PSII), suite aux modifications des lipides formant la structure membranaire.

4.3.3. Effet sur la photosynthèse

La photosynthèse est un processus très sensible au stress thermique, suite à la sensibilité de la membrane thylacoïdale. Le stress thermique endommage le photosystème II en supprimant les protéines favorisant l'émission de l'oxygène des thylacoïdes. Les dommages causés à la membrane thylacoïdale par le stress thermique induisent la perte de la chlorophylle, qui est mesurable facilement avec un chlorophylle mètre.

La sénescence foliaire prématurée et la réduction de l'activité photosynthétique sont un signe des effets des hautes températures. La réflectance spectroscopique est une technique qui permet d'évaluer rapidement la tolérance au stress thermique. La réflectance du spectre, dans la longueur d'onde visible (400-700 nm), est une fonction de la lumière absorbée par les chlorophylles, les caroténoïdes et les anthocyanines foliaires.

4.4. Réponses des plantes à un stress thermique

Les plantes soumises à des stress abiotiques développent des réactions défensives. La résultante de ces réactions est l'activation de plusieurs gènes, qui réduisent l'expression de certaines protéines et activent la synthèse d'autres, dites protéines de choc thermique. Ces changements dans l'expression des gènes et des protéines synthétisées suggèrent que les protéines de choc thermique jouent un rôle crucial dans la tolérance du stress thermique et particulièrement dans la protection du photosystème II.

La capacité des organismes à synthétiser les protéines de choc thermique, en réponse au stress thermique, est un système génétique très conservé chez plusieurs espèces de plantes. En effet, chez les plantes un choc thermique de 8 à 10°C au-dessus de la température normale de croissance, induit la synthèse des protéines de choc thermique.

La synthèse et l'accumulation des protéines de choc thermique sont accompagnées par une réduction de la synthèse des protéines produites en absence de stress (conditions normales de croissance). Ces protéines produites de novo, sous l'effet du stress thermique, sont bien corrélées avec l'acquisition de la tolérance du stress thermique.

5. Le stress oxydatif chez les plantes

5.1. Le statut redox cellulaire

Commencée il y a plus de 1,8 milliards d'années, l'augmentation progressive de la teneur en dioxygène dans l'atmosphère terrestre a permis le développement du métabolisme aérobie. L'apparition de ce métabolisme aérobie est une adaptation à une nouvelle contrainte environnementale. Il possède également un avantage important par rapport aux métabolismes anaérobies puisqu'il permet d'augmenter de façon très significative la quantité d'énergie (ATP) produite. L'évolution positive de l'efficacité du mécanisme de production énergétique a contribué au développement d'organismes multicellulaires complexes. Toutefois, le dioxygène n'est pas un gaz neutre, et sa réactivité conduit à la formation d'espèces réactives de l'oxygène pouvant réagir avec les composés biologiques et induire certains dommages.

5.1.2. Les Espèces Réactives de l'Oxygène

5.1.2.1 Espèces Réactives de l'Oxygène et radicaux libres

Les ERO sont souvent associées aux radicaux libres. Le terme de radical libre renvoie à n'importe quelle espèce capable d'une existence indépendante (d'où le terme de libre) contenant un ou plusieurs électrons non appariés. Un électron non apparié est un électron qui occupe seul, une orbitale atomique ou moléculaire. L'exemple le plus simple de radical libre est l'hydrogène qui possède un seul électron non apparié sur sa couche externe. Ainsi, si les radicaux libres ne sont pas forcément associés à des espèces dérivant de l'oxygène, la notion de réactivité n'est pas forcément relative aux radicaux.

Les ERO désignent à la fois des espèces radicalaires de l'oxygène (O_2 , $O_2^{\cdot-}$) et des espèces non radicalaires (O_2^{2-} , $^1O^2$).

Ainsi, tous les radicaux oxygénés sont des ERO, mais tous les ERO ne sont pas des radicaux.

La forme stable de dioxygène que nous connaissons, dite triplet, est un bi radical libre possédant deux électrons non appariés avec des spins parallèles. Sous cette forme, le dioxygène est un puissant agent oxydant. Cependant, en vertu des règles de restriction de spin de Wigner, et du fait de sa structure électronique, l'oxygène fondamental possède une forte inertie vis-à-vis des molécules biologiques, pour la plupart non radicalaires. Sa réactivité est limitée aux molécules capables d'apporter un ou deux électrons non appariés, et dont le spin est antiparallèle aux siens.

La réactivité des espèces chimiques qui dérivent de ce dioxygène est, elle aussi, relative. En effet, l'anion superoxyde ($O_2 \cdot^-$) et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) sont très sélectifs dans leurs réactions avec les molécules biologiques et ne vont, par exemple, interagir qu'avec quelques enzymes. Au contraire, le radical hydroxyle ($\cdot OH$) réagit avec toutes les molécules présentes à proximité.

5.2. Les différents types d'ERO

5.2.1. Les ERO primaires

Différents types d'ERO, plus réactifs que l' O_2 , peuvent être formés dans les organismes vivants. Certaines, directement dérivées de la molécule de dioxygène, sont appelées ERO primaires. Dans un premier temps, un apport énergétique réorganise les électrons de la molécule de dioxygène pour former une des deux formes du dioxygène singulet. Cependant, l'état singulet $^1\Sigma_g^+O_2$ est très instable et se transforme rapidement en $1\Delta_gO_2$. Cette dernière forme singulet qui peut se retrouver dans les tissus biologiques, est plus communément écrite sous la forme 1O_2 . Le passage à la forme singulet enlève la contrainte de restriction de spin, et 1O_2 peut réagir directement avec les composants cellulaires. La réactivité du dioxygène singulet étant très importante, sa concentration cellulaire peut être considérée comme négligeable.

5.2.2. Les ERO secondaires

Les ERO secondaires correspondent aux ERO formées par réactions entre les ERO primaires et les composés biochimiques de la cellule. Contrairement aux ERO primaires, produites de façon régulière et en quantité importante par les cellules végétales, les ERO secondaires sont seulement formées dans des conditions particulières. Mis à part certains peroxydes organiques, très peu d'études se sont intéressées à ces ERO, et leur importance biologique est discutable.

Ces espèces particulières, possédant à la fois des capacités oxydantes et nitrifiantes, devraient plutôt être dénommées Espèces Réactives de l'Oxygène et de l'Azote.

Espèces radicalaires	Espèces non radicalaires
ERO : Carbonate, CO ₃ ⁻ Peroxyl, RO ₂ Alkoxyl, RO. Radical dioxyde de carbone, CO ₂ ⁻	ERO : Acide hypobromeux, HOBr Acide hypochloreux, HOCl Peroxydes organiques, ROOH Peroxynitrite, ONOO Peroxynitrate, O ₂ NOO Acide peroxynitreux, ONOOH Peroxomonocarbonate, HCOOCO ₂ ⁻
ERA : Oxyde nitrique, .NO Dioxyde nitrique, .NO ₂ Radical nitrate, .NO ₃	ERA : Acide nitrique, HNO ₂ Cation et anion nitrosyle, NO ₊ et NO ⁻ Tétraoxyde et trioxyde d'azote, N ₂ O ₄ et N ₂ O ₃ Peroxynitrite, ONOO Peroxynitrate, O ₂ NOO Acide peroxynitreux, ONOOH ⁻

Tableau 1 : Présentation de quelques espèces réactives de l'oxygène (ERO) et de l'azote (ERA) radicalaires ou non (adapté d'après Halliwell, 2006).

5.2.3. Les prooxydants

De nombreuses sources cellulaires d'ERO sont localisées à divers endroits de la cellule végétale. Les chaînes de transport d'électrons (CTE) des chloroplastes et mitochondries, certaines enzymes comme les peroxydases et oxydases et les molécules photo-sensibilisatrices comme la chlorophylle sont les trois sources principales.

5.2.4. Définition d'antioxydant

Toute molécule qui, étant présente en une faible concentration par rapport à celle d'un substrat oxydable, retardant ou empêchant significativement l'oxydation de ce substrat est considéré comme antioxydante.

5.3. Définition du stress oxydatif

Selon Sies (1997), le stress oxydatif (ou oxydant) est définie comme une perturbation de la balance entre les prooxydants et les antioxydants, en faveur des premiers, conduisant à des dommages potentiels .Le stress oxydatif est la conséquence de :

- la diminution du niveau des antioxydants et/ou

- l'augmentation de la production d'ERO

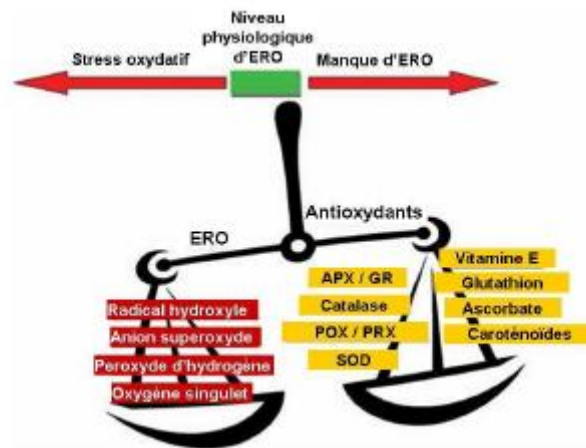


Figure 9: Schématisation de la balance entre les ERO et les antioxydants.

5.3.1. Effet du stress oxydatif sur la plante

Lorsque la quantité d'ERO générée dépasse les capacités antioxydante de l'organisme, la toxicité des ERO s'exprime par de nombreux aspects, et en particulier par la perturbation de nombreux processus physiologiques comme la photosynthèse. Cette toxicité s'explique par la réactivité des ERO, en particulier celle de l'.OH, envers les macromolécules biologiques.

5.3.1.1. Altérations de la structure des protéines

Les protéines sont particulièrement sensibles à l'action des ERO. Plusieurs mécanismes directs ou indirects de modifications sont connus. Les protéines les plus touchées sont celles comportant un groupement sulphydyle (-SH), comme c'est le cas pour de nombreuses enzymes et protéines de transport. Le peroxyde d'hydrogène, mais surtout le radical hydroxyle sont capables d'oxyder ces groupements, conduisant à l'inactivation de certaines enzymes. En particulier, la présence de radicaux hydroxyles est à l'origine de dégradations irréversibles des protéines, par la formation de groupements carbonyles sur la chaîne latérale de certains acides aminés. Ainsi, l'histidine, l'arginine, la lysine ou encore la proline sont des cibles privilégiées de ce processus d'altération oxydative. De nombreux autres acides aminés sont également susceptibles d'être oxydés par les ERO

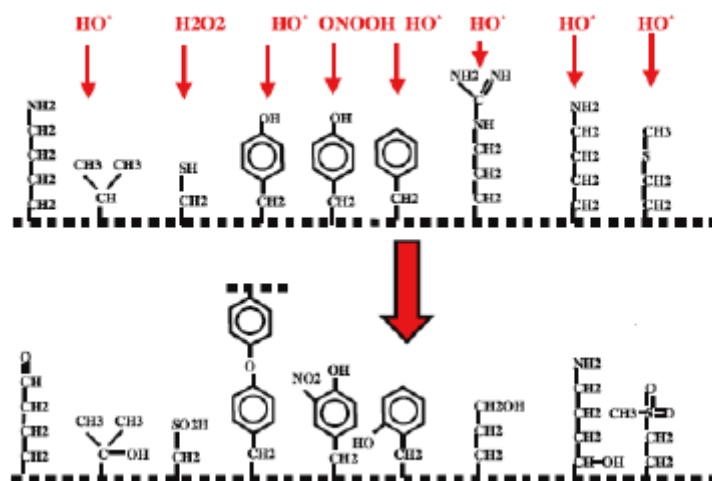


Figure 10 : Nature de quelques modifications des chaînes latérales d'acides aminés des Protéines après attaque radicalaire (d'après Favier, 2003).

Le stress oxydatif induit des cassures, ou conduit à la formation de réticulation, avec notamment la formation de ponts bi-tyrosine. Les protéines oxydées perdent leurs propriétés biologiques, et sont beaucoup plus sensibles à l'action des protéases. L'anion super oxyde a également la capacité de réagir avec les centres Fer-Soufre de certaines protéines, entraînant le relargage de fer dans le milieu. Cette action a une double conséquence, puisqu'elle induit l'inactivation de la protéine hémique ainsi que la formation potentielle de nouveaux radicaux hydroxyles, via la réaction d'Haber- Weiss. Enfin, les ERO induisent des modifications indirectes des protéines via la formation d'adduits par des aldéhydes dérivant de la peroxydation des lipides.

5.3.1.2. Altération de la structure des lipides

Les lipides, et principalement les acides gras polyinsaturés (AGPI) membranaires, sont la cible privilégiée des ERO. L'importance physiologique de la peroxydation lipidique induite par les ERO est très considérable, car une fois initiée, elle persiste un certain temps après la fin de la flambée oxydative. Ce phénomène est la conséquence de la capacité des AGPI oxydés à s'auto-oxyder.

5.3.3. Altérations de la structure des acides nucléiques

Les altérations oxydatives causées par les ERO sont considérées comme la source majeure de dommages spontanés sur l'ADN. Le spectre des dégâts causés par les ERO est large avec plus d'une centaine de lésions différentes. Ces dégâts sont regroupés en quatre grandes catégories :

- les coupures simples et doubles brins,
- la modification de bases,

- la formation de sites abasiques et les pontages ADN-protéines ; catégories auxquelles se rajoutent les adduits de dérivés oxydés.
- L'attaque au niveau des sucres du squelette de l'ADN conduit à des fragmentations, des pertes de bases et des cassures de brins.

Les systèmes de réparations entraînent des mutations comme dans le cas des polymérase- γ réparant les sites abasiques de l'ADN mitochondrial. Cette enzyme introduit systématiquement une adénine dans la chaîne d'ADN en cours d'élongation, en face du site abasique présent sur le brin d'ADN servant de matrice. Si la base, initialement présente au niveau de ce site abasique, n'était pas une thymine, l'incorporation erronée d'une adénine crée une mutation ponctuelle .

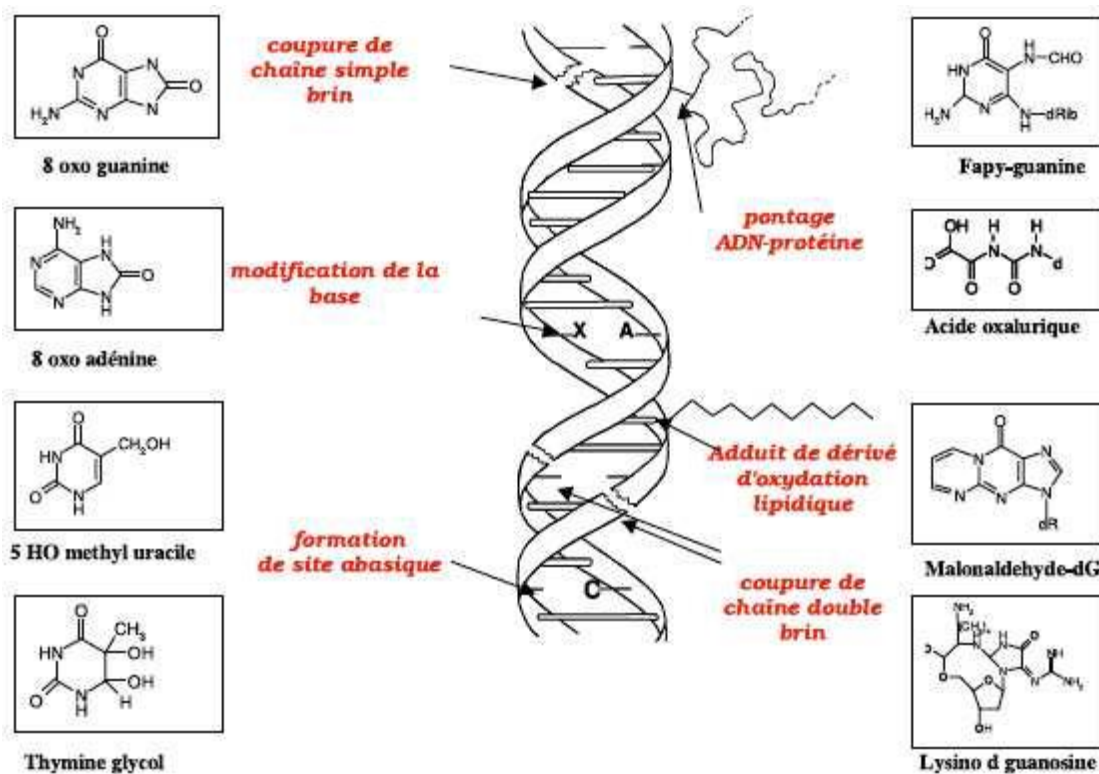


Figure 11 : Lésions de l'ADN formées suite à un stress oxydant (d'après Favier, 2003).

6. Le stress provoqué par les polluants :

6.1. Métaux lourds

Comme pour les autres stress la sensibilité des plantes aux métaux lourds varie d'une espèce à une autre. Souvent les métaux lourds ne sont pas absorbés par les racines du fait de la sélectivité des membranes des cellules des racines : C'est une forme d'évitement.

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

6.2. Pollution de l'air :

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

6.3. Réponse des plantes à la pollution atmosphérique

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

Après pénétration du polluant par les stomates, le polluant va entraîner à partir de son caractère agressif un stress de type oxydatif (production de radicaux hydroxyles et d'espèces oxygénées réactives), et, d'autre part, entraîner un stress spécifique lié à ses caractéristiques propres (perturbation du métabolisme du calcium dans le cas d'une pollution fluorhydrique (HF), perturbation de l'équilibre oxydo-réducteur des cellules dans le cas d'une pollution aux oxydes de soufre (SO₂).

Face à ces stress, la stratégie classique de défense de la plante consistera, pour limiter l'absorption du polluant d'un côté et pour augmenter la tolérance à celui-ci de l'autre, à mettre en œuvre d'une part des processus physiques (fermeture des stomates, chutes de feuilles...), et d'autre part des facteurs chimiques et biochimiques (fabrication de précipités insolubles, détoxification par émissions de formes réduites par les feuilles, dégradations enzymatiques par les P450, rôles des systèmes antioxydants...). Lors de l'installation d'un stress pollution, si un pool de processus de défense existe déjà dans la plante, celle-ci va plus ou moins rapidement mettre en place un nouvel ensemble de processus. C'est de la conjugaison entre le pool de processus déjà présent et le pool de ceux que la plante est capable de mettre en route suite à l'agression que va dépendre la résistance de la plante au polluant. Cela va expliquer par la suite que, pour chaque polluant, il existe une échelle spécifique de sensibilité des plantes. Il faut

signaler que lors de faibles pollutions *et/ou* lorsque les systèmes de défense de la plante sont suffisants pour limiter l'impact physiologique d'un polluant, cette résistance va tout de même avoir un coût physiologique, qui va se caractériser par des diminutions de taille, des baisses de rendement... On parle alors de « dégâts invisibles ».

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

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

6.4. La réponse va dépendre du polluant

De par leurs compositions chimiques propres, les polluants sont plus ou moins phytotoxiques, et à concentrations égales dans l'air, généralement les principaux polluants atmosphériques sont classés dans l'ordre de phytotoxicité décroissante suivant : Acide fluohydrique (HF) > ozone (O₃) > dioxyde de soufre (SO₂) > dioxyde d'azote (NO₂)

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

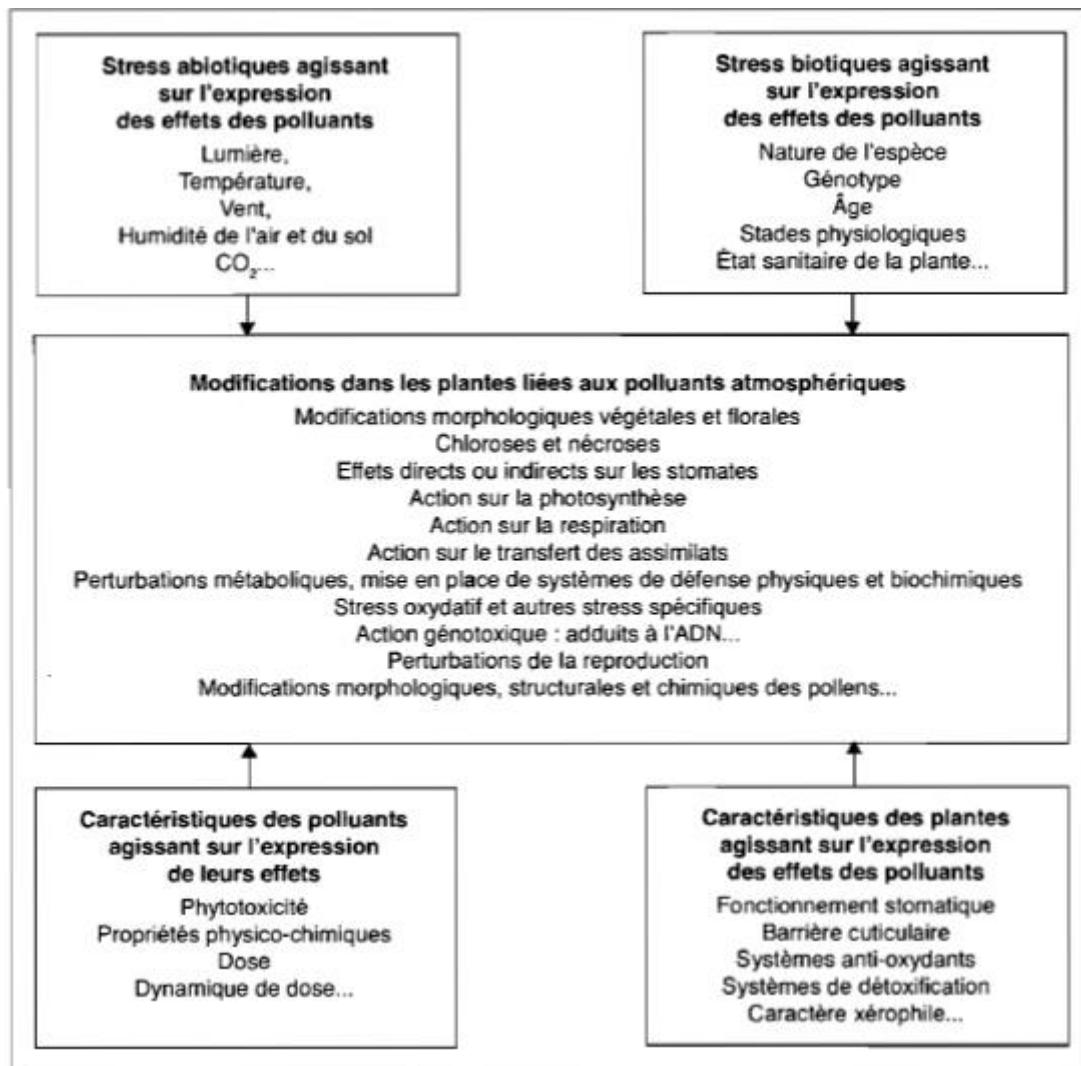


Figure 12 - Interférences de divers paramètres sur l'expression des effets des polluants atmosphériques chez les plantes.

7. Le stress provoqué par les insectes et maladies

Les plantes ont développé des stratégies pour lutter contre les insectes et les maladies. Parmi ces stratégies :

7.1. Secrétions de métabolites

Les flavonoïdes et d'autres métabolites secondaires appelés Phytoalexines qui aident les plantes à se défendre contre les insectes (bio agresseurs) et les maladies. Exemple : **Acide salicylique**.

7.2. Réaction d'hypersensibilité

Les virus, les bactéries, les champignons et les nématodes sont généralement les déclencheurs de cette réaction d'hypersensibilité. Les modifications de la composition et des propriétés physiques des parois cellulaires et la biosynthèse de métabolites secondaires qui ont la

caractéristique d'isoler et de disperser le pathogène constituent la réponse de la plante envers un telle stress

7-3- Résistance systémique acquise

Les métabolismes secrétés par la plante sont considérés comme un système d'alarme précoce contre les infections et maladies. Ces métabolismes envoient des signaux aux cellules pour se préparer à résister à l'infection en développant une capacité immunitaire générale. C'est ce qu'on appelle résistance systémique acquise (SAR).

Reference bibliographique

- Agastian P., Kingsley. S.J., Vivekanandan. M., 2000 : Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica* 38, 287-290.
- AI-Khatib, K., et Wiest, S.C. 1990. Heat-induced reversible and irreversible alteration in the structure of *Phaseolus vulgaris* thylacoid proteins. *J. Therm. Biol.*, Th 239-244.
- Foyer ,CH et Noctor , G .2005. "Redox Homeostasis and Antioxidant Signaling: A Metabolic Interface between Stress Perception and Physiological Responses." *Plant Cell* 17(7): 1866-1875.
- Batamouny. K., 1993 : Adaptation of plants to saline condition in arid regions, faculty of science CAIRO. University. Egypt Accad Publisher in Netherlands. PP13-20.
- Chartzoulakis. K., Klapaki. G., 2000 : Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci. Hortic.* 86, 247-260.
- Gounaris, K., Brain, A.P.R., Quinn, P.J., et Williams, W.P. Structural and fonctional changes assoeiated with heat-induced phase separations of non-bilayer lipids in chloroplast thylakoid membranes. *FEBS Lett.* 1983, 153, 47-52.
- Gounaris, K., Brain, A.R.R., Quinn, P.L., et Williams, W.P. Structural reorganisation of chloroplast thylakoid membranes in response to heat-stress. *Biochim. Biophys. Acta* 1984, 766, 198-208.
- Halliwell B et M Whiteman (2004). "Measuring reactive species and oxidative damage in vivo andin cell culture: how should you do it and what do the results mean?" *Brazilian Journal of Pharmacology* 142(2): 231-255.
- Hamli,S . 2015. Étude de la tolérance du blé dur (*Triticum turgidum* L. var. durum) au choc thermique: criblage des plantules et déterminisme génétique de la tolérance . These de doctorat sciences, univ ferhat abbes –setif , 116P .
- Havaux M., RJ.Strasser, H.Greppin.1991. A theoretical and experimental analysis of the qP and qN coefficients of chlorophyll fluorescence quenching and their relation with photochemical and nonphotochemical events. *Photosynth Res.*, **27**:41–55.
- Havaux ,M. Ernez, M., Lannoye ,R..1988. Correlation between heat tolerance and drought tolerance in cereals demonstrated by rapid chlorophll fluorescence tests. *Journal of Plant Physiology.*, **33**: 55-560.

Hernandez., J.A., A.Jimenez., P. Mullineaux et Sevilla., F.2000 : Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell Environ.*, 23 : 853-253.

Heller R., Esnault R., Et Lance C., 1998- Physiologie végétale 1- Nutrition, Edit édition. Edit. Dunod. 323 p.

Heller R., Esnault R. Et Lance C., 2000 - Physiologie végétale. II développement. 6 éditions. Edit. Dunod. 366 p.

Hopkins G W .2003 - Physiologie végétale / traduit de l'anglais par RAMBOUR S. Edit. De Boeck, pp 38-58; 451- 458.

Iba K., 2002. Acclimation response to temperature stress in higher plants. *Annu. Plant. Biol.*, **53**:225–245.

Claussen. K., Luthen. H., Blatt. M., Bottger. M., 1997 : Auxin induces growth and its linkage to potassium channels. *Planta* 201 : 227-234.

Krause, G.H., Santarius, K.A. Relative thermostability of the chloroplast envelope. *Planta*. 1975, 127, 285-299.

Krause,G.H. et Weis, E. 1984.Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II Interpretation of fluorescence signals. *Photosynth. Res.*, ~ 139-157.

Mazliak, P. 1981 .Régulation à court terme et à long terme de l'activité des enzymes membranaires par la température. *Physiol. Vég.*,12, 543-563.

Miller .N , 1993. "Expression d'une thermotolérance au niveau de la fonction du photosystème ii" ,Univ Quebec à trois rivières, 124p.

Munns. R., James. R. A., Lauchli. R., 2006: Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*; 57 (5): 1025-1043.

Ober. Es., Sharp. Re., 1994 : Proline accumulation in maize (*Zea Mays* L.) primary roots at low water potentials.I. requirement for increased levels of abscisic acid. *Plant Physiol* 105 : 981-987.

Parida. A.K et Das., 2005: Salt tolerance and salinity effects on plants: A.Rev.Ecotoxicol. environ. Safety, 60:324-349.

Pourrut .B .2008. Implication du stress oxydatif dans la toxicité du plomb sur une plante modèle,*Vicia faba*. Thèse de doctorat de l'université de toulouse, 281p .

Wang. Y., Nil. N., 2000 : Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase- oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 623-627.

Zhu. Jk., 2003 : Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinio in plant biology* 6 : 441-445.

Zhu, J.K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* 53, 247-273.

Halliwell, 2006).