

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de L'enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Centre Universitaire Abdelhafid Boussouf-Mila
Institut Sciences et Technologie
Département des Sciences de la Nature et de la Vie

POLYCOPIE DU COURS

**«Interactions
Plantes /Environnement/Microorganismes»**

DESTINE AUX ETUDIANTS DE PREMIÈRE ANNEE
MASTER EN BIOTECHNOLOGIE VÉGÉTALE

Réalisée par Dr. Himour Sara

2020/2021

Partie I : Aspects moléculaires et cellulaires des réponses de plantes aux changements des conditions environnementales

I. Stress hydrique	1
I.1. Définition de stress hydrique	2
I.2. Réponses des plantes au stress hydrique	2
I.2.1. Au niveau des stomates	2
I.2.2. Au niveau cellulaire	4
I.2.2.1. Dégâts mécaniques lié à la perte de turgescence	4
I.2.2.2. Synthèse des osmolytes	4
II. Stress salin	6
II.1. Définition de stress salin	6
II.2. Conséquences de la salinité sur la plante	6
II.3. Mécanismes de résistance à la salinité	9
II.4. Mécanismes d'adaptation à la salinité	10
III. Stress aux rayonnements UV	12
III.1. Définition et différents types de rayonnements UV	12
III.2. Effets de la hausse du rayonnement UV-B à la surface terrestre sur les cultures	13
III.2.1. Les UV et leur effet sur la croissance	13
III.2.2. Les UV et leur effet la morphologie des plantes	14
III.2.3. Au niveau moléculaire	14
III.2.4. Les UV et le comportement des barrières de protection	15
IV. Stress oxydative	15
IV.1. Définition du stress oxydant	15
IV.2. Origine du stress oxydant	16
IV.3. Radicaux libres de la biologie	16
IV.4. Conséquences biochimiques	17
V. Les métaux lourds	19
V.1. Définition	19

V.2.	Origine de la contamination des sols par les métaux lourds	20
V.3.	Mobilité et biodisponibilité des métaux lourds	20
V.3.1.	Les argiles	21
V.3.2.	Le pH	21
V.3.3.	Le potentiel redox	21
V.3.4.	L'activité biologique	22
V.4.	Tolérance aux métaux lourds chez les végétaux	22
V.5.	Voie principale d'absorption des métaux	23
V.5.1.	Absorption racinaire	23
V.5.2.	Translocation	23
V.5.3.	Accumulation	24
V.5.4.	Toxicité et tolérances	24
V.6.	Effet des métaux lourds dans la plante (exemple de stress par Cadmium)	24
VI.	Stress aux herbicides	26
VI.1.	Définition des herbicides	26
VI.2.	Modes d'action des herbicides	26
VI.3.	Facteurs du milieu et comportement des herbicides	27
VI.4.	Modes d'action des herbicides	27
VI.4.1.	Action sur la photosynthèse	27
VI.4.2.	Action sur perturbations de croissance	28
VI.4.3.	Action sur les voies métaboliques	28
VI.4.4.	Action sur la biosynthèse des protéines et des acides nucléiques	28
VI.4.5.	Action sur la division cellulaire	28

Partie II Aspects moléculaires et cellulaires des interactions entre les plantes et différents microorganismes

I. Mycorhize	29
I.1. Définition de mycorhize	30
I.2. Types des mycorhizes	30
I.2.1. Endomycorhizes	30
I.2.2. Ectomycorhizes	31
I.3. Fonctionnement des mycorhizes	32
I.4. Symbiose des mycorhizes (relation entre les plantes et les mycorhizes)	32
I.5. Développement de la symbiose (MA) :	33
I.5.1. Phase pré-symbiotique	33
I.5.1.1. Réponse du champignon aux signaux d'origine végétale	33
I.5.1.2. Réponses de la plantes aux signaux dérivés du champignon	34
I.5.2. Première phase symbiotique	34
I.5.2.1. Développement d'appressorium	34
I.5.2.2. Pénétration du champignon Mycorhizien	34
I.5.3. Phase symbiotique d'âge mûr (Développement des arbuscules)	34
I.6. Intérêt des mycorhizes	35
II. Symbiose Légumineuse-Rhizobia	37
II.1. Partenaire végétal : les Légumineuses	37
II.2. Partenaire microbien : Les Rhizobia	37
II.3. Etapes de mise en place de la nodulation	38
III. Phytopathologie	41
III.1. Maladies des plantes	41
III.2. Définition d'une maladie de plante	42
III.3. Triangle de la maladie	42
III.4. Types de maladies	43

IV. Les agents pathogènes	44
IV.1. Caractères généraux	44
IV.2. Agents subcellulaires :	44
IV.3. Agents cellulaires :	45

Référence bibliographique

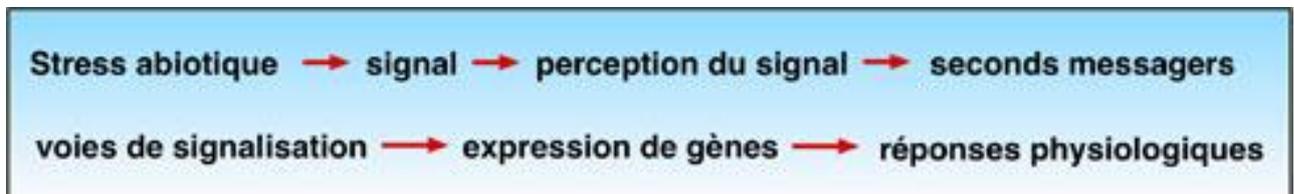
Liste des figures

Figure 1: Potentiel hydrique en Méga-Pascal (MPa) des différents partenaires	2
Figure 2: Ouverture et la fermeture des stomates	3
Figure 3: Influence du stress hydrique sur les variables d'état de la plante.	3
Figure 4: Rôle de proline dans le stress hydrique	5
Figure 5: Phénomène D'exclusion	9
Figure 6: Phénomène d'inclusion	10
Figure 7: Schématisation de la balance entre prooxydants et antioxydant	15
Figure 8: Origine des différents radicaux libres oxygénés et espèces réactives de l'oxygène impliqués en biologie.	17
Figure 9: Mécanisme en chaîne de la peroxydation des acides gras polyinsaturés et nature des produits terminaux formés.	18
Figure 10: Lésions de l'ADN formées par attaque radicalaire du patrimoine génétique des cellules	19
Figure 11: origine des métaux lourds dans le sol	20
Figure 12: Schéma illustrant la mobilité de métaux lourds	22
Figure 13: Différents effets de l'herbicide atrazine sur les plantes	29
Figure 14: Types des mycorhizes	31
Figure 15: Relation entre la plantes et mycorhizes	33
Figure 16: Différentes phases d'établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire	35
Figure 17: Représentation schématique du dialogue moléculaire Rhizobia-Légumineuse	38
Figure 18: Processus d'infection de la racine et mise en place du nodule chez <i>M. truncatula</i> ...	40
Figure 19: Le triangle de la maladie	43

Partie I : Aspects moléculaires et cellulaires des réponses de plantes aux changements des conditions environnementales

Les stress environnementaux nés de la fluctuation des facteurs abiotiques (sécheresse, salinité, basses températures) affectent les conditions de croissance et le rendement végétal. Contrairement aux animaux qui peuvent se déplacer lorsque les conditions de vie deviennent défavorables, les plantes ont développé des stratégies d'adaptation fondées sur le contrôle et l'ajustement de leurs systèmes métaboliques.

Les végétaux perçoivent les signaux environnementaux et les transmettent à la machinerie cellulaire pour activer des mécanismes de réponses. La connaissance de ces réponses, basées sur la transduction [des signaux de stress, est donc la base des études visant à améliorer la réponse des plantes cultivées aux différents stress. La voie de transduction du signal commence par sa perception au niveau de la membrane végétale, suivie par la production de seconds messagers et de facteurs de transcription. Ces facteurs de transcription contrôlent alors l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress, incluant des changements morphologiques, biochimiques et physiologiques.



I. Stress hydrique

L'eau absorbée dans le sol par les racines est conduite dans toutes les parties de la plante. Une partie est éliminée dans l'atmosphère par la transpiration. A droite, sont notées les valeurs du potentiel hydrique en Méga-Pascal (MPa) des différents partenaires (Fig 1)

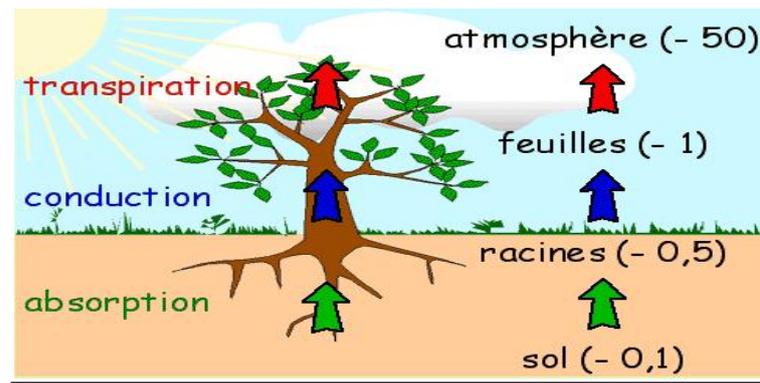


Figure 1: Potentiel hydrique en Méga-Pascal (MPa) des différents partenaires (Roger Prat, 2016)

I.1. Définition de stress hydrique

Le stress hydrique peut se définir comme le rapport entre la quantité d'eau nécessaire à la croissance de la plante et la quantité d'eau disponible dans son environnement, sachant que la réserve d'eau utile pour la plante est la quantité d'eau du sol accessible par son système racinaire. La demande en eau de la plante est quant à elle déterminée par le niveau de transpiration ou évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol.

Durant la journée, la plante est soumise à une charge énergétique importante qui correspond principalement à la captation de l'énergie lumineuse du soleil au niveau de ses feuilles. Une partie de cette énergie est utilisée pour réaliser la photosynthèse, l'autre partie de cette énergie devant être dissipée par la plante pour réguler sa température (homéostasie). Si une partie de ce « surplus » énergétique est directement rejetée sous forme de chaleur, la majorité doit être dissipée par le biais de la transpiration. Cette dernière correspond à la transformation de l'eau liquide en vapeur au niveau des feuilles, processus permettant le transfert d'une quantité importante d'énergie, des cellules de la plante vers les molécules d'eau expulsées.

I.2. Réponses des plantes au stress hydrique

I.2.1. Au niveau des stomates

En situation de déficit hydrique les racines synthétisent une hormone (acide abscissique). Celle-ci est par suite véhiculée via les vaisseaux conducteurs, avec l'eau destinée à la transpiration, jusqu'aux feuilles où elle déclenche alors la fermeture des stomates pour réduire ses pertes en eau. Cette fermeture va entraîner des modifications physiologiques, morphologiques et phénologiques.

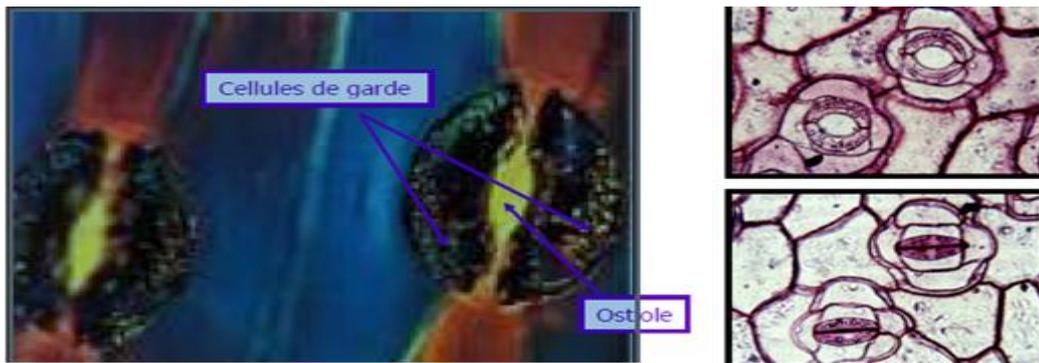
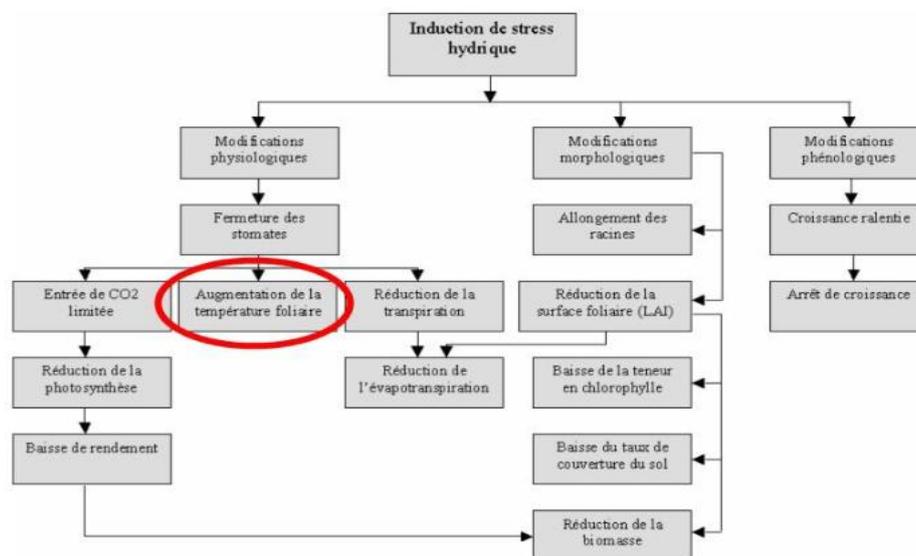


Figure 2: Ouverture et la fermeture des stomates

L'entrée du CO₂ est perturbée voire entravée lors de cette fermeture, entraînant une perturbation de l'activité photosynthétique. La fermeture emprisonne une bonne part de l'énergie destinée à être dissipée par transpiration, ce qui a pour conséquence l'augmentation de la température foliaire. Le stress hydrique a ainsi un effet direct sur la température de la végétation. Selon son intensité et son apparition dans le développement de la plante, le stress hydrique peut entraîner ou non une perte de qualité et de rendement dans la production. La figure.3 montre l'influence du stress hydrique sur les variables d'état de la plante.



Figur

e 3: Influence du stress hydrique sur les variables d'état de la plante.(Tardieu et Dreyer,1997)

I.2.2. Au niveau cellulaire

I.2.2.1. Dégâts mécaniques lié à la perte de turgescence

A mesure que la transpiration augmente au niveau des feuilles, le potentiel hydrique foliaire diminue. C'est à dire que l'eau restante devient de moins en moins libre à mesure que la concentration augmente, que le coût énergétique de son appropriation est élevé. Si de l'eau est disponible au niveau du sol (potentiel hydrique fort) alors le courant d'eau ainsi créé depuis le sol jusqu'aux feuilles compense les pertes en eau de la transpiration. Mais lorsque la quantité d'eau au niveau du sol diminue (potentiel hydrique faible), le potentiel hydrique foliaire nécessaire à provoquer le mouvement d'eau ascendant doit alors être d'autant plus faible. D'où la nécessaire augmentation des concentrations (ions, molécules) dans les cellules foliaires de sorte à maintenir la différence de potentiel entre le sol et les feuilles.

Les cellules des plantes stockent des matières dissoutes (des solutés tels que des ions minéraux, sucres, acides aminés...) en concentration très importante dans leur vacuole. Un tel stockage implique la formation d'un potentiel osmotique déterminant le niveau d'eau entrant dans la cellule afin de rétablir le nécessaire équilibre des concentrations.

La cellule végétale étant fermée par une membrane rigide laissant circuler les molécules d'eau, dans une solution externe hypotonique, les cellules peuvent donc récupérer de l'eau jusqu'à égalisation des concentrations externe et interne (hypertonique)

Turgescence et transpiration sont donc cruciales pour les plantes soumises à des stress hydriques. La turgescence de la plante peut être maintenue à un potentiel hydrique fort en extrayant une plus grande quantité d'eau du sol ou bien en augmentant la quantité de solutés accumulés dans les feuilles (ajustement osmotique), ou encore en fermant les stomates pour réduire la transpiration.

I.2.2.2. Synthèse des osmolytes

Il existe des mécanismes cellulaires de défense contre stress hydrique. Parmi les mécanismes de défense ou résistance ou tolérance aux stress des cellules, l'un des plus universels est une modification du profil d'expression des gènes codant des protéines spécialisées. En particulier, il existe une réponse appelée "réponse au choc thermique" (dénomination historique qui s'applique à tous les types de stress et pas seulement à la chaleur). Il en résulte une augmentation de la synthèse de protéines particulières protectrices parmi lesquelles :

- Les LEAP : "*Late Embryogenesis Abundant Proteins*" - là aussi, dénomination historique
- Les HSP : "*Heat Shock Proteins*" - protéines de choc thermique

Des osmoprotectants s'accumulent lors d'un stress lié à la sécheresse :

- Des sucres tels les oligosaccharides de la famille du raffinose (stachyose - galactinol), le sucrose, le tréhalose, le sorbitol, l'ononitol, le mannitol, les fructanes
- Des acides aminés : la proline en particulier
- Des amines telles la glycine bêtaïne et les polyamines (putrescine - spermidine - spermine)

La proline a de très nombreuses fonctions chez les plantes :

- Synthèse protéique
- Osmolyte
- Maintien du pouvoir rédox
- Régulation du développement
- Acteur du réseau de signalisation métabolique contrôlant le fonctionnement

mitochondrial

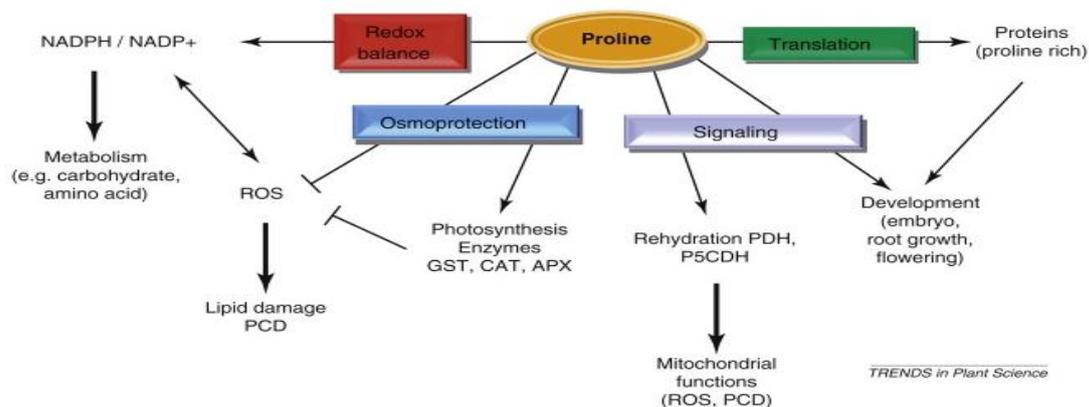


Figure 4: Rôle de proline dans le stress hydrique (Szabados et Savouré ,2010)

Plusieurs molécule également seront synthétisé par la plante dans les conditions de stress hydrique comme

- Une molécule extrêmement simple comme l'oxyde nitrique (NO)

- La thiamine diphosphate (ou vitamine B1) a un rôle fondamental comme cofacteur enzymatique dans de nombreuses voies métaboliques (glycolyse, voie des pentose phosphates, pyruvate déshydrogénase, cycle de Krebs).
- Le calcium et le complexe calcium/calmoduline (CaM)

II. Stress salin

II.1. Définition de stress salin

Le stress salin est un excès d'ions, en particulier, mais pas exclusivement, aux ions Na^+ et Cl^- . Le stress salin est dû à la présence de quantités importantes de sels potentiels hydriques. Il réduit fortement la disponibilité de l'eau pour les plantes, on parle alors de milieu "physiologiquement sec" la quantité de sels dans le sol que les plantes peuvent supporter sans grand dommage pour leur culture, varie avec les familles, les genres et les espèces, mais aussi les variétés considérées. , les conséquences d'un stress salin peuvent résulter de trois types d'effets que le sel provoque chez les plantes

II.2. Conséquences de la salinité sur la plante

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

D'une façon générale, la tolérance au sel n'est pas constante pour une même espèce ou variété. Elle peut changer en fonction de l'espèce, du génotype, de l'âge et de l'état physiologique de l'organe. A titre d'exemple, l'orge et le blé sont particulièrement résistants à la salinité après la germination).

a. Effet de la salinité sur la germination

Les semences des glycophytes et des halophytes répondent de la même manière au stress salin, en réduisant le nombre total des graines germées et en accusant un retard dans l'initiation du processus de la germination. Parmi les causes de l'inhibition de la germination en présence de sel, la variation de l'équilibre hormonal a été évoquée. A titre d'exemple ; le taux de germination du cotonnier chute de 70% en présence de 12 g/l de chlorure de sodium (NaCl) et la germination des

tubercules de pomme de terre peut être retardée de 3 à 7 jours selon le degré de salinité du sol . La luzerne qui voit sa germination affectée négativement par la présence du sel et peut être inhibée complètement à des concentrations supérieures à 15 g/l de NaCl.

La germination des plantes, qu'elles soient halophytes ou glycophytes, est affectée par la salinité. Selon l'espèce, l'effet dépressif peut être de nature osmotique ou toxique.

➤ Les effets osmotiques se traduisent par l'inaptitude des graines à absorber des quantités suffisantes en eau pour les ramener à leur seuil critique d'hydratation, nécessaire au déclenchement du processus de germination,

➤ Les effets toxiques sont liés à une accumulation cellulaire de sels qui provoquent des perturbations des enzymes impliquées dans la physiologie des graines en germination, empêchent la levée de dormance des embryons et conduisent à une diminution de la capacité de germination.

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

Le stress salin entraîne des modifications morphologiques, mais c'est le poids de la matière végétale sèche et la longueur des tiges qui rendent compte du milieu de la tolérance ou de sensibilité des plantes au sel ,une augmentation brutale de la salinité du sol se traduit par une réduction immédiate de la croissance foliaire. Un retard de croissance important est signalé chez la plupart des glycophytes dès 50mM/l de NaCl dans la solution du sol. Par contre chez les halophytes leur croissance ne semble diminuer que pour des concentrations beaucoup plus élevées; par exemple chez *Atriplex halimus* L. c'est à partir de 480 mM/l de NaCl que sa production diminue

Parmi les manifestations morphologiques des plantes au stress salin, on distingue:

- Une faible ramification, une diminution de la longueur de diamètre, du poids sec des tiges, racines constatés sur les tomates;
- Un raccourcissement des entre-nœuds et une diminution du nombre de nœuds;
- Une réduction du nombre de feuilles et de la surface foliaire

La salinité influence également la croissance et la qualité des fruits dont l'aspect (fruits plus petites et nécrosés) et la qualité organoleptique sont modifiés, et dont la valeur marchande devient médiocre

Le ralentissement de la croissance peut résulter de plusieurs facteurs, à savoir :

- La perte de turgescence des cellules, due au stress osmotique, induit par les solutés externes
- L'utilisation des composés carbonés et azotés à des fins de protection et d'osmorégulation, aux dépens de leur implication dans la production de biomasse
- L'accumulation excessive d'électrolytes dans les tissus de la plante, entraînant un effet de toxicité
- Le déséquilibre nutritionnel causé par l'absorption réduite des ions essentiels comme K^+ , Ca^{++} ou NO_3^- en liaison avec cette accumulation excessive

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

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

La présence du sel en forte concentration inhibe principalement le métabolisme cellulaire et la photosynthèse (par l'imposition d'un stress osmotique) sur la cellule et par la toxicité du sodium et du chlorure dans le cytoplasme. 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.

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

Un excès de sel dans le protoplasme conduit à des modifications dans la balance ionique, des perturbations des enzymes, membranes et autres macro-molécules. Ces perturbations entraînent une faible production d'énergie par la phosphorylation et la photorespiration, une assimilation de l'azote est perturbée, et un dérèglement de nombreuses voies métaboliques. Si la concentration en sel excède le niveau de tolérance 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. La glycolyse et le cercle de Krebs sont aussi affectés. L'acquisition de nutriments minéraux, comme le potassium, les nitrates ou le calcium est également réduite. La plante montre alors des signes de stress par la production d'anthocyanes ou la destruction de la chlorophylle. 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.

II.3. Mécanismes de résistance à la salinité

La résistance d'une plante à la salinité s'exprime par sa capacité à survivre et à produire dans des conditions de stress salin. Les plantes développent plusieurs stratégies pour limiter le stress salin. Chez les plantes sensibles au NaCl, le Na^+ s'accumule dans les racines, puis est exclu des feuilles, ces plantes sont dites « excluser ». A l'inverse, les plantes tolérantes au NaCl, sont dites « incluser » car elles ont en général des feuilles plus chargées en Na^+ que les racines lorsqu'elles sont cultivées en présence de sel.

- **Exclusion**

La plante empêche le sel de remonter dans la sève jusqu'aux feuilles. 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^+ .

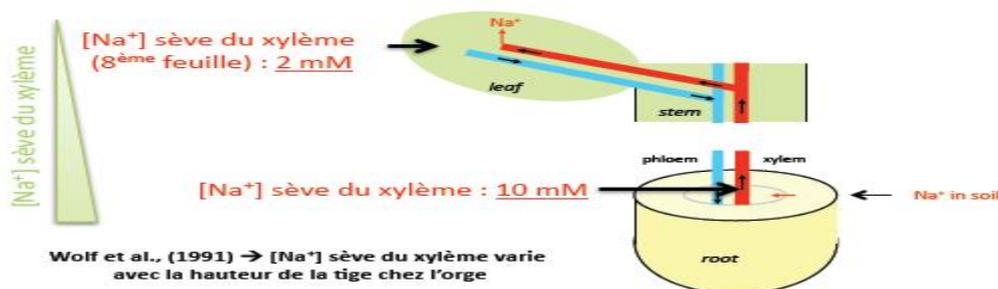


Figure 5: Phénomène D'exclusion

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.

- **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 HCO₃⁻ - sont excrétés contre le gradient de concentration, alors que des ions comme Ca⁺⁺, NO₃⁻, SO₄⁻ et H₂PO₄⁻ - sont maintenus contre leur gradient.

Stress salin = stress osmotique + stress ionique

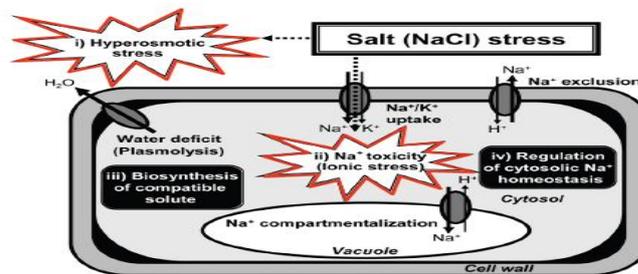


Figure 6: Phénomène d'inclusion

- **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.

II.4. Mécanismes d'adaptation à la salinité

- **Adaptations morphologiques**

La succulence, qui se traduit par une accumulation d'eau dans les cellules constitutives des tissus des organes aériens, est l'un des caractères les plus communs aux halophytes. La succulence des cellules foliaires augmente, se traduisant par une augmentation de l'épaisseur des feuilles sont l'une des modifications qui apparaît de façon plus importante chez les espèces les plus tolérantes. On note de plus la réduction de la surface foliaire, par exemple chez *Cressa cretica* et *Tamarix gallica* la présence d'une cuticule épaisse et l'apparition plus précoce de la lignification de quelques organes à la fin de leur cycle de vie

- **Adaptations anatomiques**

Des modifications anatomiques apparaissent au niveau des différents organes lors d'un stress salin.), on observe des modifications du cortex qui, chez les halophytes est constitué de deux à trois couches de cellules seulement, ainsi qu'une diminution du diamètre de la stèle au niveau des racines du blé et chez la tige de la tomate, où le cortex devient épais alors que le nombre de vaisseaux conducteurs diminue. D'autres modifications s'observent sous l'effet de la salinité

comme la raréfaction des stomates, la présence de tissus de soutien et l'abondance du parenchyme aquifère

Certaines plantes peuvent développer différentes stratégies qui leur permettent de réguler les concentrations internes en ions. Lors d'un stress salin, les halophytes sont capables de compartimenter les ions Na^+ et Cl^- au niveau vacuolaire. Certaines halophytes possèdent des structures spécialisées, appelées « glandes à sel », constituées d'une à plusieurs cellules, sont souvent protégées par une mince cuticule perforée de pores, situées au niveau des cellules épidermiques des feuilles et des tiges, ayant pour rôle d'excréter le sel, lorsque la charge minérale des tissus est excessive c'est le cas du tamarix.

- **Ajustement osmotique et relations hydriques dans la plante**

Les halophytes accumulent les ions jusqu'à 800 mM. Les glycolphytes le font entre 300 et 600 mM selon leur degré de résistance

L'intégration de ces ions dans l'organisme est complexe et fait intervenir des mécanismes d'absorption et de répartition dans les tissus de la plante. Cette intégration repose sur des processus de transport actif et sélectif d'ions contre les gradients de concentration. Par exemple, chez l'orge (*Hordeum vulgare*) comme chez la plupart des glycolphytes, la sensibilité au sel est tributaire de la capacité de rétention du Na^+ dans les racines et les tiges, et du transport préférentiel d'ions K^+ dans les feuilles. En outre, la présence d'ion calcium joue un rôle important dans la réponse à la salinité puisqu'il augmente la sélectivité du potassium aux dépens du sodium. Le Ca^{++} externe permet ainsi l'exclusion du Na^+ et aide à maintenir la concentration en K^+ des tissus racinaires des plantes non halophytes, surtout au niveau de la zone en croissance

Le calcium pénètre dans la cellule de façon passive par des canaux ioniques L'entrée des ions Na^+ dans la cellule peut, en effet, être limitée par l'intermédiaire des ions Ca^{++} qui régulent la perméabilité membranaire

Dans la plante, les ions peuvent être séquestrés dans des organes spécialisés tels des poils vésiculeux, similaires à ceux de *Atriplex halimus*

Les ions peuvent également s'accumuler préférentiellement dans des cellules ou des tissus spécialisés de la racine, de la tige ou de la feuille, comme chez le sorgho (*Sorghum bicolor*) exposé au NaCl , qui concentre les ions Cl^- dans les cellules parenchymateuses de la gaine foliaire

- **Synthèse d'osmoticum**

Pour surmonter le stress, les plantes développent d'autres mécanismes, complexes qui contribuent à l'adaptation aux contraintes de l'environnement. Ces mécanismes incluent l'ajustement osmotique faisant suite à l'intervention d'ions inorganiques et aussi l'accumulation de solutés compatibles comme les osmoprotecteurs.

L'ajustement du potentiel hydrique du cytoplasme peut être réalisé par la synthèse d'osmoticum, c'est-à-dire de composés à fort pouvoir osmotique. Ces composés sont:

- Soit des colloïdes fortement hydrophiles qui diminuent le potentiel matriciel;
- Soit des substances neutres qui abaissent le potentiel osmotique du cytoplasme
- Les composés azotés sont les plus importants car ce sont de petites molécules non toxiques qui jouent un rôle principal dans l'ajustement osmotique du cytoplasme chez les plantes, en réponse au stress osmotique
- La glycine bêtaïne (composé d'ammonium quaternaire méthyle) est synthétisée dans le chloroplaste et contribue à l'ajustement osmotique du chloroplaste durant le stress salin et hydrique. Elle est retrouvée particulièrement chez les halophytes
- Les acides aminés peuvent s'accumuler par blocage de la protéogenèse ou hydrolyse des protéines. La proline est l'acide aminé le plus communément retrouvé dans les tissus des halophytes et glycophytes soumises à un stress. Le rôle de la glycine bêtaïne pour l'ajustement osmotique sous stress salin a été confirmé par plusieurs travaux, mais la signification de l'accumulation de la proline dans l'ajustement osmotique demeure encore peu claire et varie selon les espèces.

III. Stress aux rayonnements UV

III.1. Définition et différents types de rayonnements UV

Les rayonnements ultraviolets (UV) sont des rayonnements électromagnétiques émis par le soleil ou par une source artificielle. Leur domaine spectral s'étend de 100 à 400 nm, dans la gamme des rayonnements optiques invisibles pour l'œil humain. Trois types de rayonnements UV ont été distingués selon leurs activités biologiques et leur pouvoir de pénétration dans la peau. Ils correspondent à trois plages de longueurs d'ondes:

- **UV-A**, de longueurs d'ondes 315 à 400 nm, représentent 95% des rayons ultraviolets qui atteignent la surface de la terre.

-**UV-B**, de longueurs d'ondes 280 à 315 nm, sont, en grande partie, arrêtés par la couche d'ozone, mais ceux qui la franchissent sont responsables de dommages à court terme, tels que les coups de soleil.

- **UV-C**, de longueurs d'ondes 100 à 280 nm, sont les plus dangereux, mais ils sont absorbés en totalité par la couche d'ozone.

III.2. Effets de la hausse du rayonnement UV-B à la surface terrestre sur les cultures

III.2.1. Les UV et leur effet sur la croissance

Les rayonnements UV-A sont moins néfastes que les rayonnements UV-B et UV-C sur les plantes. La dose ou fluence, qui s'obtient simplement en multipliant la puissance par le temps, dépend de la puissance des lampes et du temps d'exposition. Quoiqu'elles constituent un composant mineur du spectre solaire, les longueurs d'ondes UV-B sont biologiquement actives, mais elles sont aussi les plus agressives. Bien que les UV-B ne représentent qu'une fraction mineure (1 à 5 %) du spectre électromagnétique, une augmentation de ces rayons a des effets biologiques importants à cause de leur absorption par l'ADN et par les protéines. Une des conséquences de l'application des rayons UV sur les plantes, est la génération du stress oxydatif suite à la formation des espèces réactives oxygénées qui peuvent altérer les lipides, les pigments, les protéines et même les acides nucléiques.

Cette absorption va entraîner des dommages photochimiques. Chez les plantes, les radiations UV-B peuvent interférer avec la croissance, le développement, la photosynthèse, la floraison, la pollinisation et la transpiration, la reproduction des plantes, le développement, la production du fruit, l'activité des pollinisateurs, la viabilité du pollen et la germination, ainsi que la reproduction végétative. Outre ces effets, les radiations UV-B induisent des modifications morphologiques au niveau de la feuille et au niveau de la plante entière. Par exemple, l'enroulement des feuilles, afin de réduire la surface foliaire touchée par ces rayonnements, est une réponse photo-morphogénique qu'on observe à des doses faibles d'UV-B. L'épaississement de la feuille est une autre stratégie de protection qui peut être accompagnée d'une redistribution de la chlorophylle de sa surface adaxiale.

III.2.2. Les UV et leur effet la morphologie des plantes

Les UV-B peuvent aussi être à l'origine de changements dans la machinerie photosynthétique.

En effet, chez les plantes, les rayonnements UV-B exercent leurs effets nocifs au niveau de plusieurs sites cellulaires, notamment au niveau des chloroplastes qui constituent le siège de la synthèse de la chlorophylle et celui de la photosynthèse. Plusieurs composants de la membrane thylacoïdale sont affectés par ces rayonnements. Il a été noté, par exemple, une diminution de l'activité de l'ATP synthase et un dysfonctionnement irréversible de l'activité du photosystème II, ainsi qu'une perturbation de l'activité de 1,5 Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase

III.2.3. Au niveau moléculaire

Il a été démontré chez d'autres espèces que le stress UV-B stimulait la biosynthèse des flavonoïdes. Des études sur différentes espèces comme *Ligustrum vulagre*, *Vitis vinifera*, *Petunia* et *Arabidopsis thaliana* ont fourni de nouvelles preuves que les UV-B induisaient la synthèse de flavonoïdes

Les radiations solaires UV-B sont connues par leur stimulation de la PAL (Phénylalanine Ammonium Lyase) qui est l'enzyme responsable de la transformation de la phénylalanine en acides trans-cinnamiques générant la formation de composés phénoliques comme les flavonoïdes, les tanins et les lignines, et la CHS (Chalcone Synthase) et d'autres enzymes qui sont impliquées dans la voie de synthèse de ces composés. Les flavonoïdes et les composés phénoliques absorbent les UV-B et constituent, de ce fait, un filtre protégeant la plante contre les dégâts que peuvent engendrer ces rayonnements nocifs. Ils forment ainsi une première ligne de défense qui protège les tissus photosynthétiques. En effet, les pigments localisés dans les cellules épidermiques, spécialement les flavonoïdes et les anthocyanes, réduisent la traversée de l'épiderme par les rayonnements UV-B, ce qui assure la protection des tissus internes et limite ainsi leur effet sur la photosynthèse que les niveaux d'UV-B à la surface terrestre ne sont que des parties du système d'ensemble des processus atmosphériques et de leurs produits.

Par ailleurs bien que les UV-B ne représentent seulement qu'une fraction mineure (1 à 5%) du rayonnement solaire total atteignant la surface terrestre, une augmentation des UV-B a des effets biologiques importants à cause de leur absorption par l'ADN et par les protéines.

Cette absorption va entraîner des dommages photochimiques et altérer en particulier les acides nucléiques. Parallèlement, dans les cellules, les UV-B vont produire à partir de l'oxygène des radicaux libres (radical hydroxyl OH⁻, anions super oxyde O₂⁻) qui peuvent être à l'origine d'un stress oxydatif

- en provoquant des cassures et des mutations de l'ADN
- en inactivant des protéines et des enzymes
- en oxydant les pigments, les sucres ...
- en induisant des processus de peroxydation lipidique au sein des acides gras polyinsaturés des lipoprotéines ou de la membrane cellulaire

III.2.4. Les UV et le comportement des barrières de protection

Outre sa fonction de barrière de protection mécanique, l'épiderme des feuilles joue un rôle assez important dans la protection du mésophylle chlorophyllien sous-jacent contre les effets induits par des rayonnements UV. Ce rôle de filtre de l'épiderme est réalisé grâce aux composés phénoliques, aux flavonoïdes et aux acides hydroxycinamiques. Les flavonoïdes peuvent être présents sous forme de glycosides dans les vacuoles des cellules épidermiques.

IV. Stress oxydative

IV.1. Définition du stress oxydant

Dans les systèmes biologiques, le stress oxydant est la conséquence d'un déséquilibre entre la production d'espèces réactive oxygénées(ERO) et leur destruction par le système de défense antioxydants, l'apparition de dégâts souvent irréversibles pour la cellule. dans les condition quotidienne normal , les espèces réactives oxygénés (ERO) sont produites en faible quantité comme des médiateurs tissulaire ou des résidus des réaction énergétique ou des défense et cela sont le contrôle de systèmes de défense adaptatif par rapport au niveau de radicaux présents. Dans ces condition on dit que la balance pro-oxydant /antioxydant est équilibré.

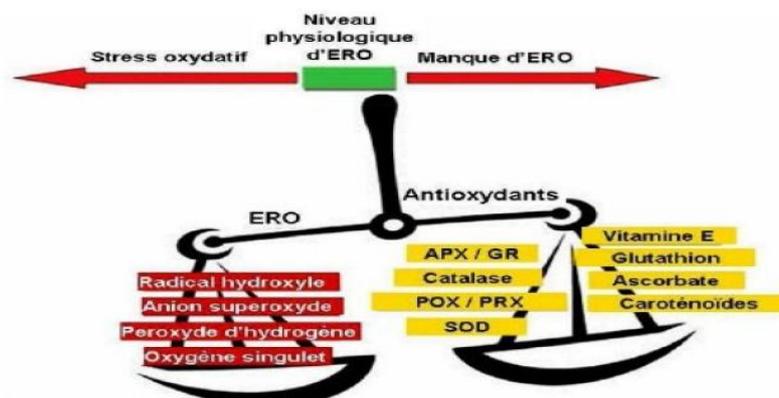


Figure 7: Schématisation de la balance entre prooxydants et antioxydant (pourrut ,2008)

IV.2. Origine du stress oxydant

La découverte d'espèces chimiques radicalaires présentes normalement dans l'organisme a bouleversé notre compréhension des mécanismes biologiques. Ces radicaux libres sont produits par divers mécanismes physiologiques car ils sont utiles pour l'organisme à dose raisonnable ; mais la production peut devenir excessive ou résulter de phénomènes toxiques exogènes et l'organisme va devoir se protéger de ces excès par différents systèmes antioxydants.

Dans les circonstances quotidiennes normales, des radicaux libres sont produits en permanence en faible quantité comme les médiateurs tissulaires ou les résidus des réactions énergétiques ou de défense, et cette production physiologique est parfaitement maîtrisée par des systèmes de défense, d'ailleurs adaptatifs par rapport au niveau de radicaux présents. Dans ces circonstances normales, on dit que la balance antioxydants/prooxydants est en équilibre. Si tel n'est pas le cas, que ce soit par déficit en antioxydants ou par suite d'une surproduction énorme de radicaux, l'excès de ces radicaux est appelé « stress oxydant ».

IV.3. Radicaux libres de la biologie

Parmi toutes les espèces radicalaires susceptibles de se former dans les cellules, il convient de distinguer un ensemble restreint de composés radicalaires qui jouent un rôle particulier en physiologie et que nous appellerons radicaux primaires. Les autres radicaux libres, dits radicaux secondaires, se forment par réaction de ces radicaux primaires sur les composés biochimiques de la cellule. Ces radicaux primaires dérivent de l'oxygène par des réductions à un électron tels l'anion superoxyde $O_2^{\cdot-}$ et le radical hydroxyle OH^{\cdot} , ou de l'azote tel le monoxyde d'azote NO^{\cdot} . D'autres espèces dérivées de l'oxygène dites espèces actives de l'oxygène, comme le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) ou le nitroperoxyde ($ONOOH$), ne sont pas des radicaux libres, mais sont aussi réactives et peuvent être des précurseurs de radicaux. L'ensemble des radicaux libres et de leurs précurseurs est souvent appelé espèces réactives de l'oxygène (fig8).

Il ne faut pas penser que tous les radicaux de l'oxygène sont extrêmement réactifs, cette réactivité étant très variable selon la nature du radical. Ainsi parmi les radicaux formés chez les plantes, l'anion radicalaire superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) comme le monoxyde d'azote (NO^{\cdot}) ne sont pas très réactifs, mais constituent des précurseurs d'autres espèces plus réactives. La faible réactivité de ces deux radicaux permet d'ailleurs leur utilisation par l'organisme comme médiateurs régulant des fonctions biologiques telles la vasodilatation capillaire, la prolifération. En revanche, des radicaux comme les radicaux peroxydes (ROO^{\cdot}) ou surtout le radical hydroxyle (HO^{\cdot}) sont extrêmement réactifs, et ce avec la plupart des molécules des tissus. Ces radicaux libres de

l'oxygène ou de l'azote, même réactifs, ne sont pas uniquement toxiques ; au contraire, ils sont produits par divers mécanismes physiologiques afin de détruire des bactéries au sein des cellules ou pour réguler des fonctions cellulaires létales telle la mort cellulaire programmée ou apoptose.

Les plantes trouvent leur énergie dans la chloroplaste et la mitochondrie dont la dernière étape réduit par quatre électrons la molécule d'oxygène sans libérer d'espèces radicalaires. Toutefois, au contact entre l'oxygène et certaines protéines du système de la respiration, une production d'anions superoxydes

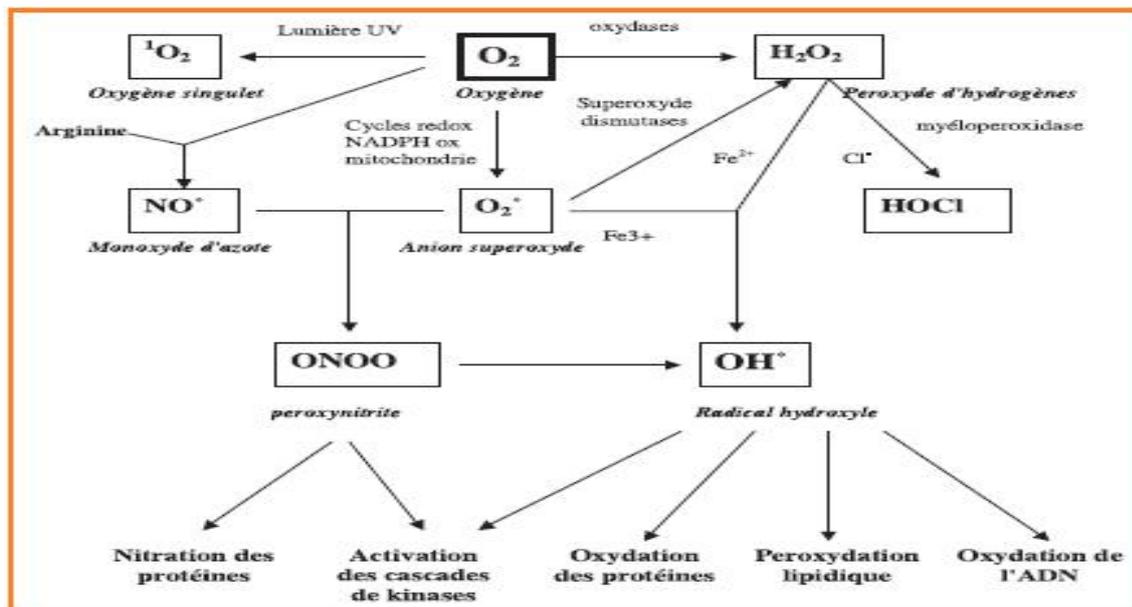


Figure 8: Origine des différents radicaux libres oxygénés et espèces réactives de l'oxygène impliqués en biologie.

IV.4. Conséquences biochimiques

Les lipides et principalement leurs acides gras polyinsaturés sont la cible privilégiée de l'attaque par le radical hydroxyle capable d'arracher un hydrogène sur les carbones situés entre deux doubles liaisons, pour former un radical diène conjugué, oxydé en radical peroxyde. Cette réaction appelée peroxydation lipidique forme une réaction en chaîne car le radical peroxyde formé se transforme en peroxyde au contact d'un autre acide gras qui forme un nouveau radical diène conjugué. Le radical peroxyde, après évolution en un peroxyde cyclique et coupure de la molécule, peut libérer différentes aldéhydes toxiques dont le malonaldaldéhyde ou l'hydroxynonenal. La transmission en chaîne de la réaction de peroxydation lipidique est stoppée par la vitamine E intercalée dans la bicouche lipidique des membranes (fig 9) Cette attaque des lipides peut concerner les lipoprotéines circulantes ou les phospholipides membranaires.

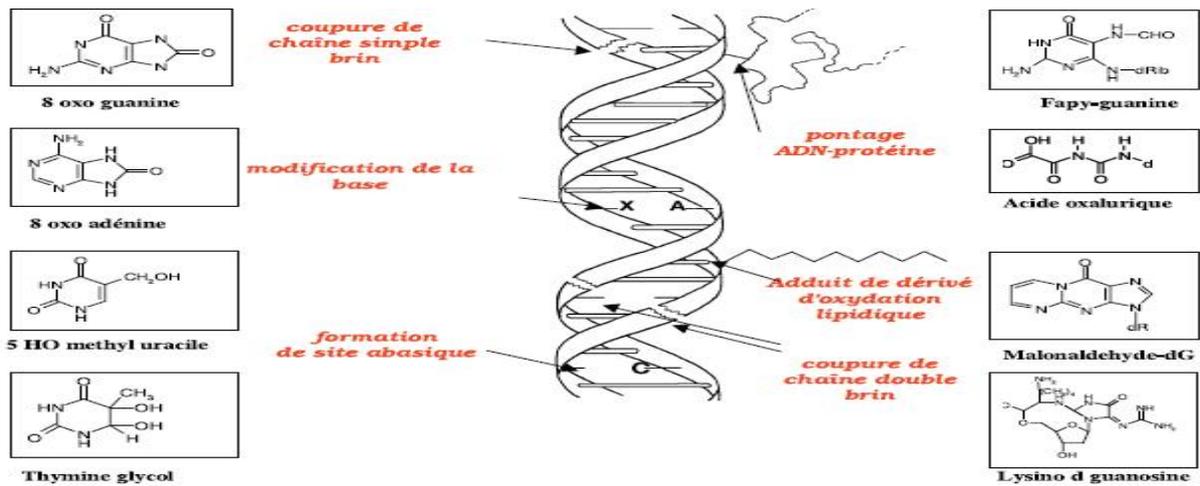


Figure 10: Lésions de l'ADN formées par attaque radicalaire du patrimoine génétique des cellules

Les conséquences biologiques du stress oxydant seront extrêmement variables selon la dose et le type cellulaire. De légers stress augmenteront la prolifération cellulaire et l'expression de protéines d'adhésion, des stress moyens faciliteront l'apoptose, alors que de forts stress provoqueront une nécrose et des stress violents désorganiseront la membrane cellulaire, entraînant des lyses immédiates. De nombreuses autres anomalies biologiques sont induites par le stress oxydant : mutation, carcinogénèse, malformation dépôt de protéines anormales, brose, formation d'auto-anticorps, dépôt de lipides oxydés, immuno suppression.

V. Les métaux lourds

V.1. Définition

D'un autre point de vue biologique, on en distingue deux types en fonction de leurs effets physiologiques et toxiques : métaux essentiels et métaux toxiques.

Parmi l'ensemble des métaux lourds, une vingtaine d'entre eux sont indispensables aux processus physiologiques majeurs, en particulier la respiration, la photosynthèse ou l'assimilation des macros nutriments (*e.g.* azote, soufre... Nombre de ces métaux, Cu, Zn, Ni, Fe, Co, Se et Ba sont aussi impliqués au niveau de processus moléculaires tels que le contrôle de l'expression des gènes ; la biosynthèse des protéines, des acides nucléiques, des substances de croissance, de la chlorophylle et des métabolites secondaires ; le métabolisme lipidique ou la tolérance au stress .En outre, certains éléments trace peuvent se présenter sous différents états d'oxydation ($\text{Cu}^{2+} + e^- \rightarrow \text{Cu}^+$). Ils jouent ainsi un rôle d'accepteurs ou de donneurs d'électrons, très important dans les multiples systèmes enzymatiques mettant en jeu des réactions

d'oxydoréduction. Pour autant, les métaux lourds n'ont pas tous une fonction connue à ce jour dans le métabolisme de la plante, et malgré la grande diversité des besoins et des niveaux de tolérance aux métaux lourds chez les plantes, certains restent considérés comme des poisons cellulaires pour lesquels les doses admissibles sont très faibles. On retrouve parmi les plus toxiques, Hg, Cr, Ni, Pb et Cd.

V.2. Origine de la contamination des sols par les métaux lourds

Les métaux sont des constituants naturels des roches et des sols. Ces métaux sont présents à l'état de trace d'où le nom "éléments traces métalliques". Leurs sources d'émission dans l'environnement sont très nombreuses et difficiles à limiter, les plus importantes sont d'origine anthropique (industries, fonderies, engrais chimiques...). Les engrais chimiques, en particulier les fertilisants phosphatés sont des produits non purifiés et contiennent de ce fait des quantités variables d'impuretés parmi lesquelles les métaux lourds occupent une place de premier plan. Les boues résiduaires d'origine urbaine constituent une autre source de contamination des zones agricoles par les métaux lourds.

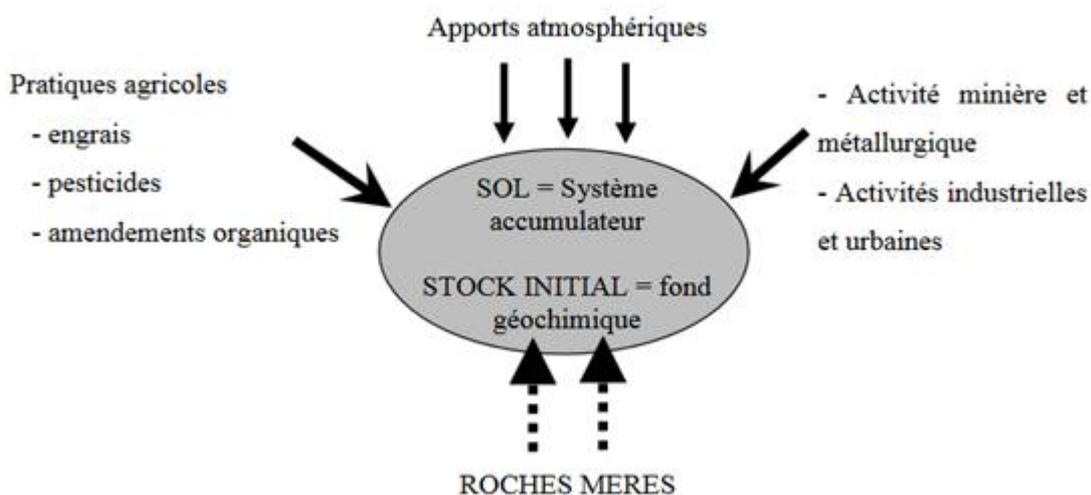


Figure 11: origine des métaux lourds dans le sol

V.3. Mobilité et biodisponibilité des métaux lourds

Les minéraux des sols sont hérités de la roche mère sous-jacente. On distingue les minéraux primaires, hérités sans modification de la roche mère, et les minéraux secondaires, issus de la pédogénèse par des phénomènes d'altération physico-chimiques, mais aussi biologiques. Aux constituants vient s'ajouter une fraction organique héritée de l'activité des organismes vivants.

L'ensemble de ces éléments forme la phase de rétention des métaux, en équilibre dynamique avec l'eau du sol., la mobilité est influencé par plusieurs facteurs comme

V.3.1. Les argiles

Les argiles se caractérisent par une surface électrique non neutre, qui détermine leurs capacités d'échanges ioniques. Ces minéraux portent en fait deux types de charge.

La première, de signe négatif, est structurelle et non modifiable. Elle est liée aux substitutions Al^{3+} - Si^{4+} ou Mg^{2+} , Fe^{2+} - Al^{3+} dans les feuillets de l'argile. La seconde, liée aux réactions chimiques qui se produisent à la surface des minéraux, est une charge de surface variable en fonction du pH du milieu. Pour un pH bas, les ions H^+ majoritaires se lient à l'argile plus que les OH^- . Il en résulte une charge globalement positive et l'argile se caractérise par une capacité d'échange anionique. Pour un pH élevé, les ions OH^- dominants conduisent au phénomène inverse, et l'argile développe une capacité d'échange cationique (CEC).

V.3.2. Le pH

Le pH constitue un facteur dont le rôle est crucial pour la mobilité des ions métalliques, car il influence le nombre de charges négatives pouvant être mises en solution. Les protons proviennent majoritairement de la respiration végétale et microbienne, ainsi que de l'oxydation des sulfures. A l'inverse, ils sont consommés par l'hydrolyse des minéraux altérables. D'une façon générale, lorsque le pH augmente, les cations sont moins solubles et les anions sont plus solubles. De plus, l'augmentation de pH induit souvent la formation d'espèces précipitées qui peuvent limiter la solubilité et la biodisponibilité de toutes les espèces ioniques

V.3.3. Le potentiel redox

Le potentiel redox (Eh) permet de caractériser les échanges d'électrons entre les espèces chimiques. Ainsi, les formes oxydées prédominent pour un potentiel redox élevé, alors que les faibles valeurs favorisent l'apparition d'espèces réduites. Les valeurs les plus courantes du potentiel redox dans les sols naturels sont comprises entre -200 et 400 mV, domaine de potentiel qui recouvre des degrés d'oxydation variés de nombreuses espèces en solution, influant ainsi directement ou indirectement sur la mobilité des métaux qui constituent ces espèces minérales. Le Cr^{3+} peut ainsi subir une oxydation directe en Cr^{6+} , plus mobile et plus toxique.

V.3.4. L'activité biologique

La compréhension globale des phénomènes biologiques jouant sur la solubilité des métaux lourds dans les sols est rendue difficile par la multiplicité des actions et interactions à tous les niveaux. Les végétaux supérieurs étant au centre de notre étude, et les microorganismes ayant une influence sur l'ensemble du milieu aux échelles de temps et d'espace considérées, nous nous attacherons à développer principalement l'action des microorganismes et des plantes. Parmi les microorganismes on retrouve de nombreuses populations bactériennes et fongiques dont les activités métaboliques influencent la mobilité des métaux lourds.

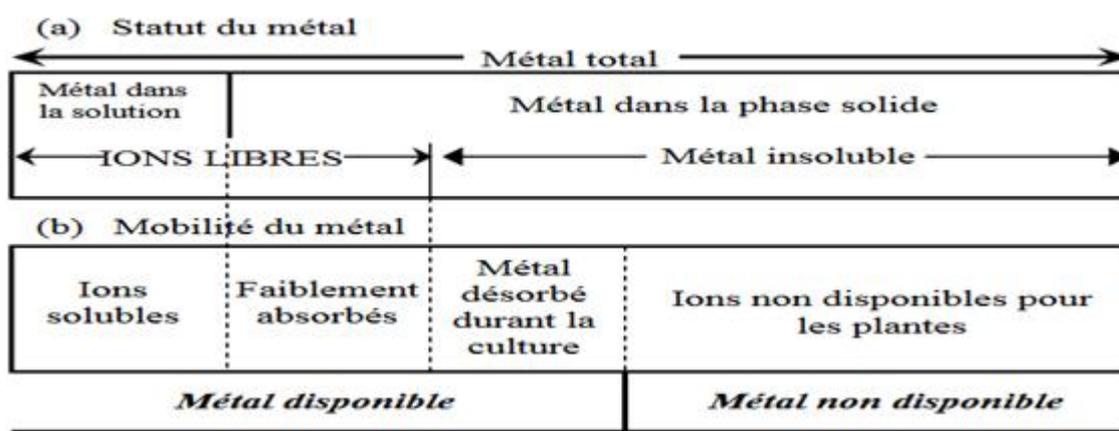


Figure 12: Schéma illustrant la mobilité de métaux lourds

V.4. Tolérance aux métaux lourds chez les végétaux

Deux stratégies principales sont impliquées dans ce phénomène de résistance :

- **Stratégie d'évitement** par laquelle les plantes se protègent du stress métallique en limitant leur absorption ;
- **Stratégie de tolérance** (terme qui sera utilisé dans la suite de ce travail comme étant synonyme de résistance) qui fait référence aux réactions permettant de limiter les effets néfastes des métaux dans l'organisme.

Parmi les végétaux tolérants, il est possible de caractériser trois grands types différents de stratégies vis-à-vis des contaminants métalliques, basées sur les rapports entre les teneurs en métaux lourds du sol et celles des organes aériens des plantes considérées (Baker, 1981). On définit alors :

- **Les accumulateurs** pour lesquels les métaux sont concentrés, souvent préférentiellement dans les parties aériennes, quelle que soit la concentration métallique dans le sol.
- **Les « excluders »** qui présentent une faible concentration foliaire, maintenue constante par régulation du transport depuis les racines tant que la concentration dans le sol reste relativement peu élevée. Dans le cas contraire, le mécanisme de régulation est dépassé et une accumulation importante a lieu entraînant la mort de l'individu.
- **Les indicateurs** ne présentent aucun contrôle de la translocation (cf. § III.1.2). Par conséquent, les concentrations racinaires et foliaires sont en équilibre, et proportionnelles aux teneurs du sol. C'est le cas, par exemple, du pissenlit (*Taraxacum officinale*) qui accumule divers métaux lourds en fonction de la pollution environnementale

V.5. Voie principale d'absorption des métaux

V.5.1. Absorption racinaire

La voie principale d'absorption des métaux se fait par simple diffusion au travers de l'apoplaste du cortex racinaire et de l'endoderme (voie apoplastique). Le transport des éléments métalliques à travers la paroi cellulaire se fait passivement (non métabolique et donc dans le sens du gradient de concentration) par les pores du réseau de la cellulose, de l'hémicellulose et des glycoprotéines. Cependant, une partie des ions peut être adsorbés par les charges négatives de surface de l'acide polygalacturonique des pectines, qui agissent comme des échangeurs d'ions. Puis au niveau de l'endoderme, le transport peut devenir actif au niveau de la membrane plasmique des cellules de la bande de Caspary (voie symplastique), autorisant cette fois un transfert contre le gradient de concentration. Par ailleurs, bien que le transport actif soit en principe spécifique, certains cations toxiques (Cs (césium), Cd, Pb ou Cr) sont des compétiteurs potentiels vis-à-vis des cations essentiels. Par exemple, le cadmium semble être un compétiteur connu du calcium en empruntant les canaux calciques membranaires. Une partie des métaux apoplastiques peut donc rejoindre la voie symplastique puis le xylème par les plasmodesmes.

V.5.2. Translocation

Après leur absorption, le transport des éléments dans le xylème de la plante vers les parties aériennes, appelé « translocation », peut nécessiter ou non la prise en charge des éléments par des agents complexants, tels que les acides organiques, les acides aminés et divers peptides : le fer est pris en charge par le citrate ; le zinc peut être transporté par un complexe anionique, le cadmium est transporté sous forme libre

V.5.3. Accumulation

Certaines plantes accumulent des quantités inhabituelles d'éléments métalliques ; 100 mg/kg de matière sèche pour le Cd, 1000 mg/kg pour le Ni, le Cu, le Co ainsi que 10 000 mg/kg pour le Zn et le Mn. Ces espèces sont alors qualifiées de plante « hyperaccumulatrice » (e.g. *Alyssum bertolonii*, *Sebertia acuminata*, *Silene cobalticola*, *Thlaspi caerulescens*, *Brassica napus*, *Pteris vittata*) (Brooks, 1998). Ainsi, plus de 400 espèces hyperaccumulatrices sont recensées, dont plus de 300 pour le nickel et seulement une pour le cadmium. A part une possible résistance à la sécheresse et aux herbivores (Boyd, 1998), il est encore impossible d'attribuer ce phénomène à un avantage sélectif quelconque. Dans la cellule, les métaux ayant pénétré dans le cytoplasme sont pris en charge par diverses molécules afin de les stocker ou d'éviter tout dommage cellulaire

V.5.4. Toxicité et tolérances

Le premier effet des métaux lourds observable chez les végétaux est une inhibition de la croissance. Celle-ci s'accompagne très souvent de nombreux autres indices de dysfonctionnement : chlorose foliaire, importantes lésions nécrotiques, jaunissement progressif, repliement ou dessèchement du feuillage... A l'heure actuelle, les bases moléculaires de ces perturbations sont encore mal connues, mais on admet généralement qu'elles résultent d'un stress oxydatif, dû à la production d'espèces réactives de l'oxygène ou « Réactive Oxygen Species » (ROS). Les ROS altèrent toute une série de substrats biologiques importants, avec comme conséquence la modification des domaines fonctionnels des biomolécules : inhibition de l'activité enzymatique, perturbation du métabolisme végétal (notamment la photosynthèse et la respiration), oxydation de protéines, altération des membranes cellulaires via l'induction de phénomènes de peroxydation lipidique, apparition de cassures au sein de l'ADN, pouvant conduire à la mort cellulaire

V.6. Effet des métaux lourds dans la plante (exemple de stress par Cadmium)

- **Effets des métaux lourds sur la croissance**

Dans les conditions environnementales, les métaux lourds pénètrent par les racines où ils causent les premiers dommages. Le Cd peut causer une réduction de la croissance des racines et des parties aériennes, un enroulement des feuilles, une chlorose foliaire et un brunissement racinaire. La croissance racinaire est très sensible au traitement par le Cd. Des chercheurs ont montré que des concentrations de 5 et 50 μM de Cd induisent une réduction de 20% et 90% respectivement de l'élongation racinaire chez *Pinus sylvestris* suite à une exposition de 12 h. Une prolongation de la durée du traitement des racines en présence de 50 μM de Cd a montré un arrêt

de la croissance. Ceci est corrélé avec la forte accumulation de ce métal au niveau du système racinaire de la plante.

L'inhibition de la croissance racinaire peut résulter de l'interférence du Cd avec la division cellulaire et/ou l'élongation cellulaire. Parmi ces mécanismes, on peut noter la diminution de la plasticité cellulaire, la stimulation de la synthèse de l'acide abscissique (ABA) et de l'éthylène, la diminution du pool de GSH, l'inhibition de la polymérisation des microtubules,

- **Sur la photosynthèse**

L'effet des métaux lourds sur la photosynthèse et la synthèse de la chlorophylle est largement documenté. L'inhibition de la photosynthèse causée par le Cd est due à un désordre de l'ultra structure des chloroplastes, la diminution de synthèse de la chlorophylle, de la plastoquinone, des caroténoïdes, le transport des électrons, l'inhibition de l'activité des enzymes du cycle de Calvin et la déficience en CO₂ due à la fermeture des stomates. Le Cd altère le transport des électrons du PSII. Ceci est dû probablement au changement structural et fonctionnel des thylacoïdes et la réduction de l'activité de la ferredoxine-NADP⁺réductase.

- **Sur la nutrition minérale**

La présence de Cd dans la solution nutritive peut agir sur l'absorption et l'accumulation des éléments nutritifs essentiels pour la croissance des plantes. Dans la plupart des cas, le Cd inhibe l'absorption des cations K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, Mn²⁺, Zn²⁺, Cu²⁺ et Fe³⁺ et des anions NO₃. Certains signes de toxicité des plantes par le Cd ont été attribués à des perturbations d'origine nutritionnelle. Une étude a montré que les plantules de *Beta vulgaris*, traitées par le Cd, développent des racines latérales courtes. Les mêmes auteurs ont supposé que ces signes sont dus à une carence en approvisionnement calcique. La réduction des teneurs en calcium en présence d'un stress cadmique a été montrée aussi chez le pois.

D'autres travaux ont montré que les chloroses et les nécroses qui se manifestent suite au traitement par le Cd sont corrélées à des déficiences en oligoéléments tels que : Fe, Cu et Mn

- **Induction des espèces réactives de l'oxygène**

Les ions métalliques peuvent être très toxiques en activant les formes réduites de l'oxygène aboutissant à la formation accrue des espèces réactives de l'oxygène ou ROS. Ces dernières réagissent avec les macromolécules tels que les lipides, les protéines et les acides nucléiques. Les ROS altèrent la composition lipidique des membranes plasmiques ce qui est à l'origine d'une peroxydation membranaire. Ils sont à l'origine d'une activation ou une désactivation de plusieurs enzymes tels que les enzymes intervenant dans le métabolisme

oxydant. Au niveau du noyau, les ROS entraînent des dommages au niveau de l'ADN d'où une stimulation de la synthèse des poly (ADP-ribose) et une modification de l'expression de gènes.

VI. Stress aux herbicides

VI.1. Définition des herbicides

Les herbicides sont appelés parfois désherbants, notamment en horticulture. Ce sont des matières actives ou des produits formulés ayant la propriété de tuer les végétaux. Cette définition peut sembler banale, mais son importance apparaîtra dans la suite du texte.

VI.2. Modes d'action des herbicides

Les herbicides se distinguent par rapport à leur voie de pénétration dans les végétaux et à leur déplacement dans la plante :

- herbicides à pénétration racinaire : appliqués sur le sol, ils pénètrent par les organes souterrains des végétaux (racines, graines, plantules) ; ce sont les traitements herbicides de pré-levée, effectués avant la levée de la plante considérée (culture ou mauvaise herbe) ;
- herbicides à pénétration foliaire : appliqués sur le feuillage, ils pénètrent par les organes aériens des végétaux (feuilles, pétioles, tiges) ; ce sont les traitements herbicides de post-levée, effectués après la levée de la plante considérée (culture ou mauvaise herbe) ;
- herbicides de contact : herbicides qui agissent après pénétration plus ou moins profonde dans les tissus, sans aucune migration d'un organe à un autre de la plante traitée ;
- herbicides systémiques : herbicides capables d'agir après pénétration et migration d'un organe à un autre de la plante traitée.

Parmi les produits les plus employés, on peut citer les exemples suivants, dans les quatre catégories :

1 - herbicide de contact à pénétration racinaire : le métolachlor applicable en culture de cotonnier ou de maïs ;

2 - herbicide systémique à pénétration racinaire : l'atrazine en culture de maïs ;

3 - herbicide de contact à pénétration foliaire : le paraquat en désherbage total ;

4 - herbicide systémique à pénétration foliaire : le glyphosate, herbicide contre les espèces vivaces.

Les herbicides agissent sur différents processus de croissance et de développement des plantes : ils perturbent le fonctionnement de

- la physiologie de la plante : la photosynthèse ou la perméabilité membranaire ;
- la croissance : la division cellulaire, l'élongation, etc... ;
- la bio-synthèse des constituants cellulaires : lipides, pigments caroténoïdes, acides aminés, etc...

L'efficacité d'un herbicide dépend de la dose épanchée : on définit une dose limite d'efficacité qui peut varier en fonction de la plante ciblée et de la période d'application. Le *spectre d'efficacité* correspond à l'ensemble des espèces maîtrisées par un produit à une dose donnée.

VI.3. Facteurs du milieu et comportement des herbicides

Les facteurs du milieu influencent l'efficacité des herbicides et la réussite des pulvérisations, mais également leur sélectivité : tout facteur qui améliorera l'efficacité d'un produit ou d'une pulvérisation, en réduira du même coup la sélectivité. Quatre éléments peuvent être pris en considération : le climat, le sol, la plante traitée et les techniques d'application.

VI.4. Modes d'action des herbicides

VI.4.1. Action sur la photosynthèse

Spécifique des végétaux verts, elle peut être perturbée dans son déroulement par inhibition de la première phase (PS I) au cours de laquelle le transfert des électrons est bloqué au niveau des thylakoïdes par des substances actives comme les amides, les phényl-carbamates, les triazines, les uraciles et les urées substituées. La photosynthèse peut aussi être bloquée au cours de la deuxième phase (PS II) par des dérivés du noyau bipyridilium (diquat et paraquat) qui détournent les électrons et le complexe obtenu, très instable, se réoxyde au contact de l'oxygène en donnant de l'eau oxygénée très toxique. Le processus photosynthétique peut aussi être altéré par des inhibiteurs de la synthèse de la chlorophylle que sont les diphényl-ethers, les phénylphtalamides, les oxydiazoles et les triazolinones ou de la formation du plaste (amitrole) avec comme conséquence commune des végétaux décolorés dépourvus de photosynthèse. Ces substances empêchent la synthèse de molécules organiques à partir du CO₂ de l'air, de l'eau et du sol grâce à la transformation en énergie chimique de l'énergie lumineuse captée par la plante.

VI.4.2. Action sur perturbations de croissance

Il s'agit essentiellement sur la perturbation de la régulation de l'auxine AIA (acide indolacétique) par certaines molécules comme les acides phénoxy-alcaloïques, les aryloxyacides, les acides benzoïque, picolinique et quinoléique, le transport auxinique inhibé par les acides phtaliques et la synthèse de la cellulose bloquée par les acides quinoléiques, les benzamides et les benzonitriles.

VI.4.3. Action sur les voies métaboliques

Bon nombre de voies métaboliques des organismes végétaux peuvent constituer des cibles pour de nombreuses substances phytosanitaires qui perturberont l'ensemble des métabolismes glucidique, lipidique et protéique. La plupart de ces molécules inhibent des enzymes qui sont les clés de voûte des voies métaboliques qu'elles contrôlent ; glycolyse, cycle de Krebs et cycle des acides tricarboxyliques, voies des pentoses, métabolisme des acides gras et des acides aminés.

Concernant le métabolisme des lipides chez les végétaux, certaines substances peuvent inhiber les processus de biosynthèse des acides gras, triglycérides, phospholipides et lipides complexes en intervenant sur diverses enzymes.

VI.4.4. Action sur la biosynthèse des protéines et des acides nucléiques

Les relations fonctionnelles entre l'ADN, l'ARN et la synthèse des protéines au travers de mécanismes de répllication, de transcriptio et de traduction peuvent être affectés à tous les niveaux et chez tous les organismes. Sur l'ADN, les dommages peuvent concerner une ou plusieurs bases azotées, les liaisons et pontages entre les bases, les ruptures de chaîne, la formation d'adduits et les intercalations.

Des herbicides (prophame, chlorprophame, barbane, 2,4-D) agiraient ainsi sur le noyau ; le 2,4-D, l'ioxynil, le propanil et le chlorprophame bloqueraient le mécanisme de la répllication (ex. ARN polymérase).

VI.4.5. Action sur la division cellulaire

Plusieurs herbicides peuvent perturber cette fonction essentielle par divers mécanismes : combinaison puis blocage de la tubuline des tubules et microtubules comme le font le les herbicides comme les toluidines et les benzamides ; blocage des MTOCH au niveau du fuseau achromatique (herbicides carbamates), inhibition de la synthèse de l'acide folique (herbicides,

carbamate).

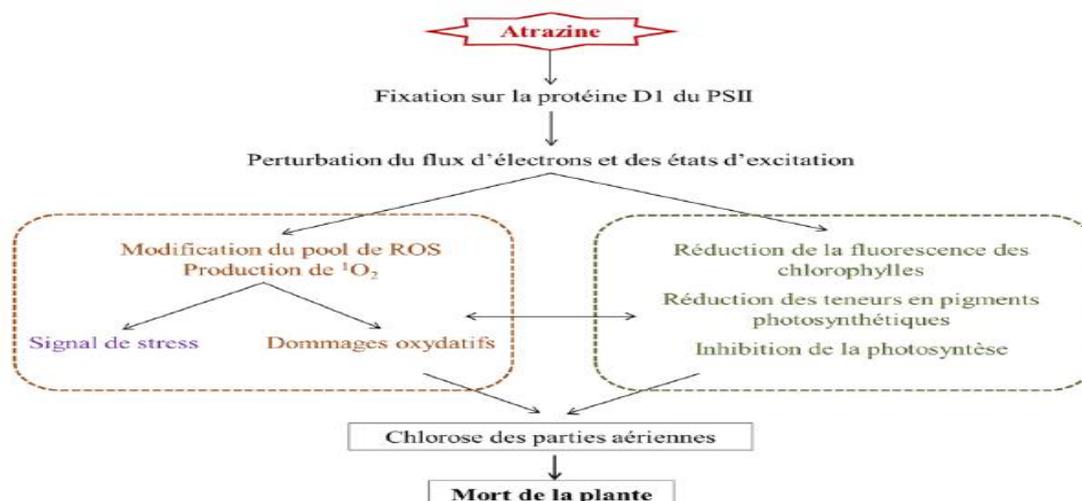


Figure 13: Différents effets de l'herbicide atrazine sur les plantes

Partie II Aspects moléculaires et cellulaires des interactions entre les plantes et différents microorganismes

La symbiose est une association réciproquement bénéfique entre deux organismes, qui souvent s'établit entre un partenaire autotrophe et un partenaire hétérotrophe. Les symbioses fixatrices d'azote les plus connues font intervenir la famille des Légumineuses avec ses symbiontes bactériens, les Rhizobia. D'autres bactéries fixatrices d'azote sont capables d'interagir avec les plantes, comme les actinomycètes. Dans les deux cas, la symbiose avec les bactéries aboutit à la formation d'un nouvel organe au niveau des racines (et/ou tiges), le nodule fixateur d'azote. Dans les nodules, les bactéries, protégées et nourries par la plante, lui fournissent en échange de l'azote fixé.

VII. Mycorhize

Les plantes établissent des relations complexes avec leur environnement biotique, ces relations permettent à la plante d'être protégée et de développer sa croissance, Sur notre planète presque toutes les plantes vivent en symbiose avec les champignons, un phénomène appelé mycorhize, Cette type de relation 'gagnant-gagnant' se noue le plus souvent grâce à l'interconnexion des racines des plantes et des champignons. Elle permet un échange favorisant la croissance L'étude montre que les forêts boréales (que l'on trouve principalement au Canada et en Russie) sont presque 100% ectomycorhiziennes, les forêts tempérées possèdent, elles, entre 50 et 80% de plantes ectomycorhiziennes et la majorité des forêts tropicales et subtropicales en abritent jusqu'à 50%. Sous le terme un peu barbare de mycorhize se cache une réalité très concrète.

VII.1. Définition de mycorhize

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques contractées par les racines des végétaux avec certains champignons du sol. C'est une relation naturelle entre la plante et le champignon à bénéfice réciproque. La mycorhization est indispensable pour 80 % des plantes à racines. Les mycorhizes favorisent l'absorption par les racines des éléments minéraux de la rhizosphère et du sol, et améliorent ainsi la nutrition de la plupart des espèces végétales et permettent de mieux absorber l'eau et de résister aussi au stress hydrique ainsi qu'aux maladies

VII.2. Types des mycorhizes

Mycorhize est une des composantes majeures de l'ensemble des organismes vivants des sols. On distingue deux grands types de mycorhize :

VII.2.1. Endomycorhizes

Sont des champignons microscopiques, sous forme de spores, infiltrent leurs hyphes à l'intérieur même des cellules des racines, où elles développent des structures appelées arbuscules ou, plus rarement, d'autres structures appelées vésicules en raison de leur forme. Les endomycorhizes concernent les arbres résineux : Cupressacées (Juniperus, Chamaecyparis, Cupressus...), Taxodiacees (Cryptomeria japonica, Sequoia, Metasequoia), Taxacées (Taxus...), Podocarpacees (Podocarpus...)etc ainsi que les arbres feuillus : Rosacées (Chaenomeles, Cotoneaster, Crataegus, Potentilla, Pyracantha, Pseudocynia, Malus, Prunus, Pyrus...), Aceracées(Acer), Oléacées (Fraxinus, Olea...), Ulmacées (Ulmus, Zelkova, Celtis...) et les arbres tropicaux. Il existe plusieurs types d'endomycorhizes, les plus courantes sont :

- **Endomycorhizes à arbuscules** : sont les plus répandues, elles colonisent environ 80% des plantes vasculaires terrestres. Elles sont pourtant peu nombreuses, moins de 300 espèces à mycorhizer plus de 400.000 espèces de plantes. Les endomycorhizes arbusculaires sont représentées par la division des Glomeromycota. Elles ont un potentiel d'adaptation et une large diversité génétique afin de leur permettre de s'adapter aux différentes conditions environnementales.

- **Endomycorhizes à pelotons intracellulaires ou orchidoïdes** : impliquent des Basidiomycota en symbiose avec les Orchidaceae. Les hyphes du champignon pénètrent à travers la paroi des cellules à l'intérieur des cellules du cortex racinaire en repoussant la membrane plasmique. La paroi des hyphes est en contact direct avec la paroi de la membrane plasmique sans la traverser et forme des arbuscules pour augmenter la surface de contact.

- **Endomycorhizes éricoïdes** : impliquent des Basidiomycota et Ascomycota en symbiose avec les Ericales (myrtilles, rhododendrons). Les hyphes forment des pelotons dans des racines de faible diamètre.
- **Ectendomycorhizes** : les hyphes forment des pelotons intracellulaires et un manteau autour de la racine.

VII.2.2. Ectomycorhizes

Sont une forme de symbiose mycorhizienne entre certaines espèces de champignons et environ 10 % des espèces végétales vasculaires les champignons forment autour de la racine un manchon ou manteau, tout en insérant des hyphes entre les cellules de l'écorce racinaire (=réseau de Hartig) ; dans des conditions favorables, le mycélium va fructifier et développer de manière éphémère un carpophore (ou sporophore), appareil reproducteur que nous appelons communément champignon : cèpe, girolle, chanterelle, morille, truffe, amanite. Les ectomycorhizes se rencontrent principalement chez les arbres forestiers, que ce soient les feuillus -Fagacées (Fagus, Quercus, Castanea...), Bétulacées (Carpinus, Betula, Alnus...), Tiliacées (Populus, Tilia...), Salicacées (Salix...) ou les résineux appartenant aux Pinacées (Pinus, Cedrus, Larix, Pseudolarix, Abies, Tsuga, Picea...).

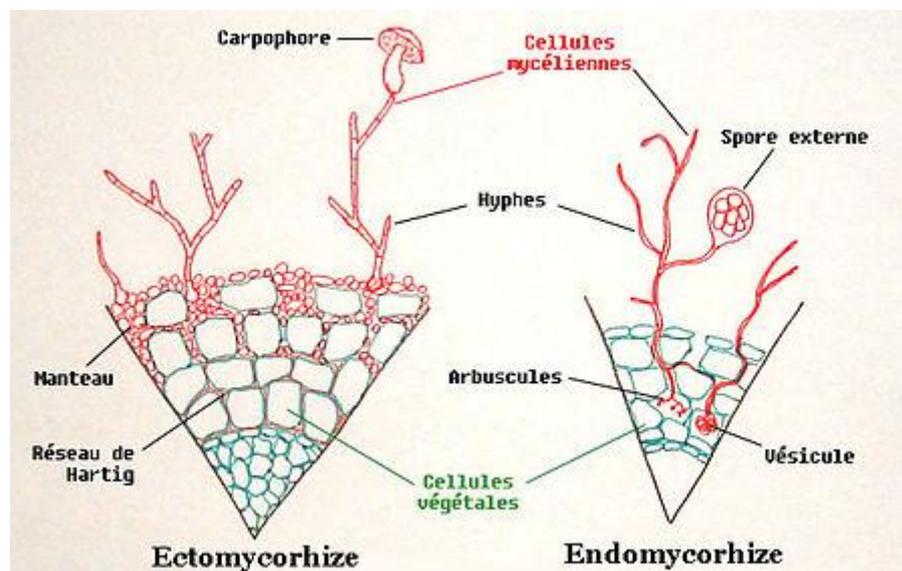


Figure 14: Types des mycorhizes

VII.3. Fonctionnement des mycorhizes

Pour commencer, il faut savoir que les mycorhizes sont extrêmement courants. Les racines de la plupart des plantes en sont porteuses, et les champignons mycorhizes (c'est-à-dire ceux qui peuvent former des mycorhizes : ils sont nombreux) ne nous sont pas forcément inconnus : cèpes, girolles, chanterelles, truffes sont les fructifications de mycéliums capables de créer des mycorhizes avec les espèces végétales pour les quelles ils ont une affinité (raison pour laquelle on dit qu'on trouve tel champignon préférentiellement au pied de tel ou tel arbre). Ensuite, les plantes développent des mycorhizes avec généralement plusieurs espèces de champignons, soit de façon séquentielle, soit de façon simultanée. Certains groupes de plantes ne forment des mycorhizes qu'avec certains groupes de champignons bien précis, inversement, d'autres champignons ont la faculté de coloniser les racines de presque toutes les plantes. Les mycorhizes se forment de la manière suivante : le mycélium "explore" le sol à la recherche d'une racine qui lui convient, et une fois qu'il a repéré sa présence grâce aux hormones végétales sécrétées par la racine, il développe un réseau très ramifié de filaments en direction de la racine, et en colonise la surface avant de pénétrer à l'intérieur du cortex racinaire.

VII.4. Symbiose des mycorhizes (relation entre les plantes et les mycorhizes)

Les mycorhizes sont fabriqués par des organismes appartenant au règne fongique, autrement dit des champignons mycorhizes. Ces cellules ont pour principale particularité de vivre en parfaite symbiose avec les plantes et les arbres dont elles colonisent les racines. Le mycorhize naît de la rencontre entre un champignon (du grec mukês) et d'une racine (rhiza). Cette association se traduit par un échange de bons procédés. Le champignon emmaillote un réseau d'hyphes autour de l'extrémité des radicelles. Ces hyphes se développent sous la forme d'un épais tissu de filaments communément appelé le mycélium. Les hyphes d'une longueur sans commune mesure avec les racines permettent aux plantes d'aller puiser des nutriments sur des distances beaucoup plus longues. L'échange symbiotique de matières se fait au niveau intercellulaire. Les hyphes s'infiltrer dans les racines. Les cellules sont entourées sans être pénétrées. Ce réseau serré permet des échanges réciproques. L'arbre ou la plante fournit au champignon des sucres issus de la photosynthèse tandis que le champignon apporte à l'arbre ou la plante des éléments nutritifs divers comme l'azote ou le phosphore et de l'eau. En plus de leurs échanges.

VII.5. Développement de la symbiose (MA) :

La mise en place de la symbiose MA peut être envisagée comme une séquence programmée de changements phénotypiques, correspondant à des événements de reconnaissance distincts qui conduisent les deux partenaires, plante hôte et symbiote fongique, à un degré élevé d'intégration morphologique et physiologique. La phase de la symbiose peut être divisée en trois étapes :

VII.5.1. Phase pré-symbiotique

VII.5.1.1. Réponse du champignon aux signaux d'origine végétale

Pour les deux symbiotes, la période avant le contact physique (formation d'appressorium) implique la reconnaissance et l'attraction des partenaires appropriés et autres manifestations visant à promouvoir une alliance. Il a été démontré que le champignon et la plante commencent à se reconnaître mutuellement longtemps avant que les premières structures de colonisation sur l'épiderme racinaire apparaissent. Les spores de CMA persistent dans le sol et peuvent germer spontanément, indépendamment des signaux d'origine végétale. Elles sont capables de germer en l'absence de l'hôte, mais sont incapables de produire des mycéliums extensifs et à compléter leur cycle de vie, sans établir une symbiose fonctionnelle avec une plante hôte.



Figure 15: Relation entre la plantes et mycorhizes

racine. Dans de nombreuses interactions plante-microorganismes, le dialogue entre les deux symbiotes est déclenché par la présence de substances phénoliques végétales telles que les flavonoïdes. Il est probable que d'autres signaux tels que des signaux thigmotropiques de la

surface de la plante ou des métabolites secondaires produits dans des plantes après la perception du champignon, soient nécessaires pour la formation de l'appressorium et la progression de la symbiose. Ces signaux chimiques et thigmotropiques exsudés par la plante sont éventuellement reconnus par des récepteurs protéiques liés à la membrane plasmique fongique

VII.5.1.2. Réponses de la plantes aux signaux dérivés du champignon

La nature et la fonction des facteurs de la mycorhization constituent encore une énigme. Ces facteurs seront probablement composés de dérivés solubles des champignons qui déclenchent l'expression de gènes mycorhiziens sensibles et des changements structurels dans les racines de l'hôte. Lorsque le contact est établi et une zone précise de la pénétration et de la colonisation est établie, l'expression du gène, GUS : β -glucuronidase, est limitée aux cellules en un contact direct avec le champignon pénétrant. Ensuite, ce contact va se développer plus ou moins intensément dans les sections profondes adjacentes à la ramification des hyphes.

VII.5.2. Première phase symbiotique

VII.5.2.1. Développement d'appressorium

Le début de la symbiose est marqué, morphologiquement, par la formation de l'appressorium (lieu de contact cellule-à-cellule entre le champignon et la plante) qui est le site de la pénétration fongique dans la racine de l'hôte. La formation de l'appressorium est l'un des premiers signes morphologiques que la reconnaissance entre la plante et le champignon. Le développement de l'appressorium peut être considéré comme le résultat réussi d'événements de reconnaissance présymbiotique dans l'interaction entre plante et champignon MA

VII.5.2.2. Pénétration du champignon Mycorhizien

Les champignons semblent coloniser les tissus des racines de la plante hôte par l'intermédiaire d'une combinaison de processus mécaniques et enzymatiques et la participation coordonnée de la cellule hôte, ce qui facilite la pénétration des champignons mycorhiziens dans le cortex de la racine par l'action d'enzymes qui dissolvent les parois cellulaires

VII.5.3. Phase symbiotique d'âge mûr (Développement des arbuscules)

Il existe deux principaux types morphologiques de symbioses avec des interfaces structurellement différentes. Le mycorhize est caractérisé par des enroulements intracellulaires des hyphes du champignon qui croissent directement de cellule à cellule. Dans d'autres types, il y a une structure arborescente intracellulaire et hautement ramifiée connue sous le nom d'arbuscule est

formée, sous-tendu par les hyphes intercellulaires. Les arbuscules sont l'élément clé de la symbiose MA, car ils représentent une forme extrême de l'intimité et de la compatibilité et sont considérés comme le site de transfert des éléments nutritifs du champignon vers la plante hôte. Le développement des arbuscules est au moins partiellement sous le contrôle du programme génétique de l'hôte. Suite à la colonisation de la cellule hôte par les arbuscules, l'architecture de la cellule hôte subit des changements remarquables. L'initiation de la disparition de l'arbuscule peut être causée par une signalisation endogène dans le champignon. Après leur résorption, il se forme de nouvelles structures de réserve appelées « vésicules », ces structures p

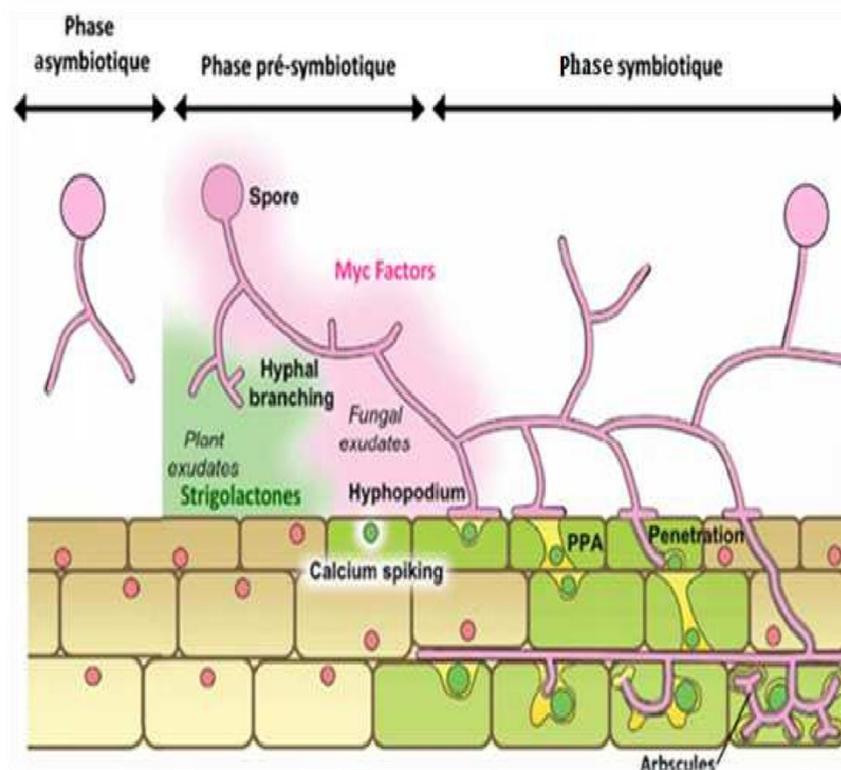


Figure 16: Différentes phases d'établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire (Bonfante et Genre, 2010.)

VII.6. Intérêt des mycorhizes

Les champignons mycorhizes permettent aux plantes d'absorber plus de nutriments et d'eau contenus dans le sol. Ils augmentent aussi la tolérance aux différents stress environnementaux. De plus, ces champignons jouent un rôle majeur dans le processus d'agrégation des particules du sol et stimulent l'activité microbienne. Selon l'espèce, les pratiques et les conditions de culture, la mycorhization procure des avantages aux végétaux et à l'environnement :

- Produit des végétaux plus vigoureux et en santé

- Augmente l'établissement des plantes et leur survie lors du semis ou de la transplantation
- Accroît le rendement et la qualité des récoltes
- Améliore la tolérance à la sécheresse, permettant la réduction des arrosages
- Améliore la floraison et la fructification
- Optimise l'utilisation des fertilisants, spécialement du phosphore
- Accroît la tolérance à la salinité du sol
- Réduit l'apparition de maladies
- Contribue au maintien de la qualité du sol et du cycle des éléments nutritifs
- Contribue au contrôle de l'érosion du sol
- **Absorption des éléments minéraux** C'est la fonction première des mycorhizes, notamment le phosphore, le cuivre, le calcium, le potassium, le magnésium, le zinc, etc..Les champignons mycorhiziens interviennent également dans la décomposition de matières organiques, qu'elles soient végétales ou animales ; et ainsi donnent accès aux plantes à d'autres minéraux, l'azote en premier. Les mycorhizes s'associent à des bactéries du sol pour dissoudre des minéraux et rendre accessible le phosphore aux plantes.
- **Absorption de l'eau** C'est la seconde fonction des mycorhizes. L'augmentation de la surface d'absorption permet l'accès à l'eau dans les plus petits interstices du sol et ainsi de protéger la plante des stress hydriques.
- **Protection des racines contre les substances toxiques** Les racines sont fréquemment en contact avec des substances toxiques qui peuvent perturber leur fonctionnement, allant jusqu'à entraîner la mort de la plante.
- **Régulation de la croissance**

VIII. Symbiose Légumineuse-Rhizobia

La symbiose **Bactéries Nodulant Légumineuses**, décrite pour la première fois par Frank (1889), présente un modèle d'étude d'association entre eucaryote et procaryote. Elle présente un intérêt agronomique considérable. La symbiose permet l'enrichissement naturel du sol en azote et la réduction des apports d'engrais. L'azote fixé par la symbiose est restitué au sol après la décomposition de la matière végétale (racines, nodules, parties aériennes), ou via les déjections des animaux ayant pâture.

VIII.1. Partenaire végétal : les Légumineuses

Les Légumineuses (ou *Fabaceae*) représentent une large famille chez les Angiospermes, comprenant plus de 650 genres et 18000 espèces. Les *Fabaceae* sont divisées en trois sous-familles : la sous-famille des *Caesalpinioideae*, la sous-famille des *Mimosoideae* et la sous-famille des *Papilionoideae*.

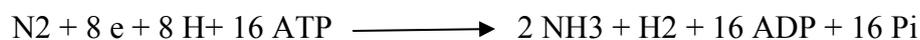
VIII.2. Partenaire microbien : Les Rhizobia

Les Rhizobia sont d'abord définis par leur aptitude à induire la formation de nodules fixateurs d'azote sur les racines ou les tiges des Légumineuses et à réduire l'azote atmosphérique en ammonium assimilable par la plante. Cette réaction est catalysée par un complexe enzymatique :

La *Nitrogénase/Hydrogénase*

La réaction, réalisée par les fixateurs biologiques, exige:

- 8 électrons et 8 protons pour la réduction,
- 16 ATP pour la fourniture de l'énergie d'activation et la réaction globale devient :



Tous les Rhizobia caractérisés sont des bactéries Gram-négatives (au contraire des actinomycètes), en forme de bâtonnets à l'état libre, non sporulantes et généralement mobiles grâce à la présence d'un ou plusieurs flagelles, présentes dans le sol et appartenant aux sous-classes α et β protéobactéries. Quatre genres d' α -protéobactéries.

VIII.3. Etapes de mise en place de la nodulation

Le nodule est un nouvel organe produit par la plante hôte au sein duquel les bactéries, différenciées en bactéroïdes, fixent l'azote atmosphérique. Pour permettre une activité optimale de la nitrogénase, enzyme irréversiblement inactivé par l'oxygène, la plante maintient les nodules en condition de micro-oxye grâce au parenchyme nodulaire pendant que la leghémoglobine transporte et régule la concentration d'oxygène indispensable à la respiration.

La symbiose Rhizobia-Légumineuse est le résultat d'interactions complexes entre la bactérie et son hôte. Ces interactions débutent par une reconnaissance mutuelle faisant intervenir un dialogue moléculaire entre les deux partenaires. Le dialogue moléculaire débute par l'exsudation, via les racines des Légumineuses, de composés phénoliques pouvant être des flavonoïdes. Ces composés sont reconnus spécifiquement par des protéines régulatrices bactériennes, majoritairement les protéines NodD. Cette reconnaissance représente un premier niveau de spécificité de la symbiose. L'activation des protéines régulatrices bactériennes conduit à l'expression coordonnée des gènes de la nodulation qui sont directement responsables de la courbure des poils absorbants racinaires, de l'induction d'un méristème, de la formation des nodules chez la plante (Fig16) La reconnaissance du facteur Nod par la plante représente un second niveau de spécificité de la symbiose

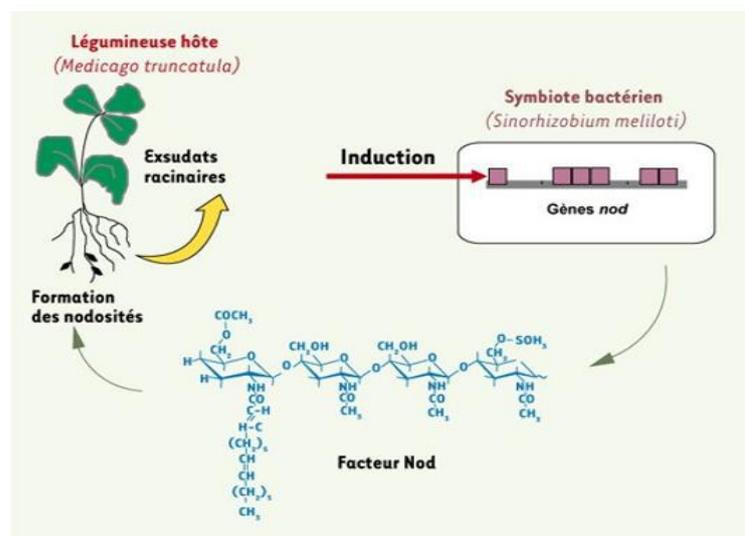


Figure 17: Représentation schématique du dialogue moléculaire Rhizobia-Légumineuse

- **Etape 1 : reconnaissance des partenaires**

L'interaction commence avec la colonisation de jeunes poils absorbants par les Rhizobia et un échange de molécules signaux. Les bactéries reconnaissent des flavonoïdes qui sont sécrétées par la plante hôte. Ces molécules induisent la production de facteurs NOD par les Rhizobia. Les facteurs NOD sont des lipo-chitooligosaccharides (LCO) émis par la bactérie, à l'origine de la reconnaissance spécifique entre les deux symbiotes et du déclenchement du programme d'organogenèse nodulaire chez le végétal par une cascade d'expression de gènes spécifiques.

Les facteurs NOD agissent essentiellement sur deux types de cellules au niveau de la racine : Les cellules épidermiques et corticales. Au niveau des cellules épidermiques, les facteurs NOD induisent une dépolarisation de la membrane plasmique, une oscillation du flux de Ca^{2+} , une induction de l'expression de gènes spécifiques et une modification de la croissance polaire des poils absorbants formant une structure dite en «crosse de berger» qui enferme les Rhizobia. A partir de cette niche, les Rhizobia pénètrent la cellule végétale par la formation d'un cordon d'infection.

- **Etape 2 : Le processus d'infection de la racine**

L'infection passe par plusieurs étapes

- 1- Attachement d'une cellule rhizobienne (en vert) à un poil absorbant de type I et activation des cellules corticales sous-jacentes en réponse aux facteurs Nod.
- 2- Croissance continue du poil qui atteint le type II
- 3- Déformation du poil de type II en crosse de berger sous l'influence des facteurs Nod et croissance de la microcolonie rhizobienne dans le creux du poil. Dans Les cellules du cortex externe, formation des ponts cytoplasmiques ou Pré-Infection-Threads (PITs) se sont formes (en gris).
- 4- Initiation du cordon d'infection.
- 5- Croissance du cordon d'infection vers la base du poil absorbant. Le noyau descend en avant du cordon d'infection. Fusion du cordon d'infection avec la paroi de la cellule épidermique et croissance des bactéries dans l'espace intercellulaire entre la cellule épidermique et la cellule corticale sous-jacente.
- 6- Croissance du cordon d'infection au travers des PITs des cellules du cortex externe.
- 7- Grossissement du poil absorbant

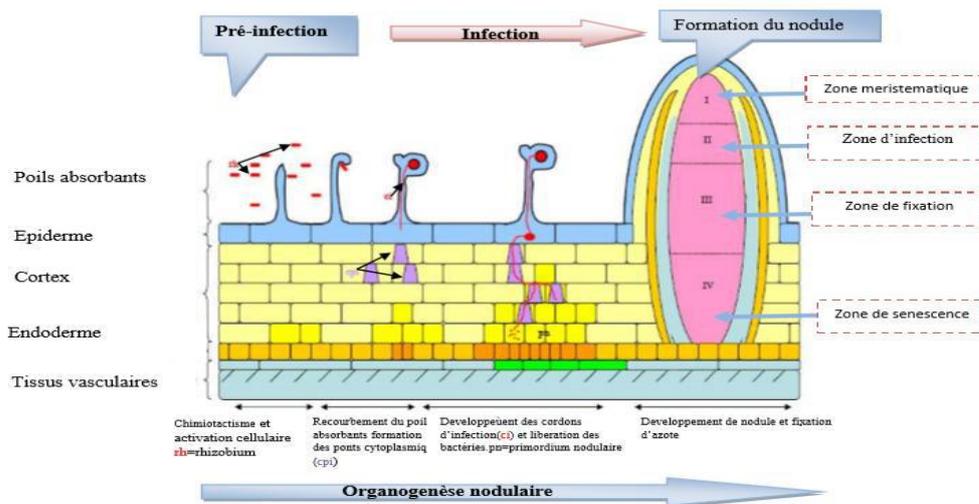


Figure 18: Processus d'infection de la racine et mise en place du nodule chez *M. truncatula*

- **Etape 3 : organogenèse du nodule**

De manière concomitante à l'infection dans les poils absorbants, les cellules du cortex racinaire se dédifférencient et subissent des cycles de mitoses menant à la formation d'un primordium nodule

Il existe deux types majeurs de morphologie nodulaire chez les Légumineuses. Les Légumineuses tempérées (pois, luzerne, trèfle...) forment généralement des nodules indéterminés alors que les Légumineuses tropicales (soja, haricot...) forment des nodules déterminés

En effet, l'azote de la fixation symbiotique a une contribution plus importante pour la croissance des plantes par rapport à celui des engrais azotés appliqués dans l'agriculture des pays en développement. L'azote fixé dans l'atmosphère contribue pour 50 à 60 % du N des légumineuses à graines, 55 à 60 % du N des arbres fixateurs d'azote, 70 à 80 % du N des légumineuses fourragères. Cette réserve d'azote, étant stockée dans les feuilles, les nodules ou bien les autres organes, reste plus longtemps disponible dans les sols comparativement à l'azote minéral fortement lessivé par les eaux.

A l'heure actuelle, les possibilités de fourniture d'azote par les légumineuses sont sous-utilisées dans l'agriculture Algérienne. Il existe différentes techniques pour mettre en valeur ce potentiel, en utilisant les légumineuses comme précédent cultural (cad d'alterner différentes cultures dans un même sol, pour le nourrir, le protéger et dans le cas des légumineuses pour le gorger d'azote naturel) ou en association avec la culture. Les précédents culturaux «prairie

temporaire» et «légumineuses à graine» apportent à la culture suivante entre 10 et 60 kg de N/ha. La rotation des cultures avec les Légumineuses permet d'économiser les engrais azotes, très coûteux en énergie fossile et contribuant à l'effet de serre via l'émission de grandes quantités d'oxyde nitrique.

IX. Phytopathologie

L'étude des différents accidents ou maladies atteignant les plantes en cours de croissance et, après récolte, les altérations de leurs produits, constitue la Pathologie Végétale. Le terme de Phytopathologie, couramment employé, comprenait autrefois, outre les maladies proprement dites, les dégâts causés par les insectes et les ravageurs, possédant un sens plus restreint aujourd'hui, il est spécialement réservé aux troubles causés par l'action d'êtres vivants (maladies parasitaire), de virus (viroses), d'agents externes (maladies non parasitaires) ou ceux résultant d'un défaut de fonctionnement de la plante elle-même (désordres physiologiques). Donc, la phytopathologie se définit comme étant l'étude des micro-organismes et des facteurs environnementaux qui induisent des maladies chez les plantes, les mécanismes par lesquels ces différents éléments agissent et les méthodes de prévention ou de contrôle des maladies. En général, les maladies causées par les insectes et les animaux supérieurs ne font pas partie de la phytopathologie. Le mot phytopathologie vient du grec phyto, qui signifie plante, pathos, qui signifie maladie et Logos qui signifie étude. À l'intérieur de la pathologie, on distingue souvent l'étiologie, qui étudie les causes des maladies, et l'épidémiologie, qui traite de leur développement. L'absence de contrôle sur une maladie de plante peut avoir des conséquences dramatiques sur la production et la qualité des produits. Elle en résulte souvent une augmentation des prix, la possible apparition de toxicité, le bouleversement d'un écosystème qui se répercutent obligatoirement sur l'économie.

IX.1. Maladies des plantes

Les maladies des plantes sont causées par des agents à la fois infectieux et non infectieux. L'organisme parasite qui cause la maladie est appelée un agent pathogène et la plante envahie par l'agent pathogène et lui servant de source de nourriture est désigné comme un hôte. Un environnement favorable est d'une importance cruciale pour le développement de la maladie, même les plantes les plus sensibles qui sont exposées à des quantités énormes d'un inoculum de l'agent pathogène ne vont pas développer la maladie à moins que les conditions environnementales soient favorables.

Des pathogènes peuvent avoir comme spectre d'hôte quelque dizaines voire centaines d'espèces végétales. Les maladies des plantes sont parfois regroupées par types de symptômes (pourriture racinaire, flétrissements, taches foliaires, rouilles, brouissures, niellure), par types d'organes qu'elles affectent (maladies racinaires, maladies des tiges, maladies foliaires), par type de plantes affectées (herbacées, maraîchères, ...etc.), mais le critère le plus utile reste la classification par le pathogène responsable de la maladie

IX.2. Définition d'une maladie de plante

Une maladie de plante peut-être définie par une succession de réponses invisibles et visibles des cellules et des tissus d'une plante, suite à l'attaque d'un micro-organisme ou à la modification d'un facteur environnemental qui provoquent des bouleversements de forme, de fonction ou d'intégrité de la plante. Ces réponses peuvent induire une altération partielle voire la mort de la plante ou de certaines de ses parties.

IX.3. Triangle de la maladie

Pour que la maladie se manifeste;

- Tout d'abord, il doit y avoir un hôte qui est susceptible (prédisposé) à devenir malade. Par exemple, certains champignons pathogènes des plantes principalement attaquent les jeunes racines et plants, donc nous pouvons dire que les plantes plus âgées ne sont pas susceptibles à la maladie.
- Deuxièmement, il doit y avoir un agent pathogène, que nous appelons parfois «l'agent causal», qui est capable d'attaquer la plante.
- Troisièmement, l'interaction entre l'agent causal et la plante doit se produire dans un environnement qui est favorable (propice). Nous pouvons illustrer l'importance de ces trois facteurs avec un modèle appelé « le triangle de la maladie»

Le triangle de la maladie fournit également un moyen de penser à lutter contre les maladies des plantes, car si nous pouvons éliminer ou réduire l'importance de l'une quelconque des trois côtés du triangle, nous pouvons éliminer ou réduire la maladie. Sauf les trois côtés du triangle sont présents, la maladie ne se produira pas. Par exemple, pour un champignon pathogène, l'application d'un fongicide peut tuer l'agent pathogène et éliminer le côté du triangle "pathogène virulent". Or, si nous plantons des cultures avec une résistance génétique à un agent pathogène («résistance» est le contraire de «susceptibilité»), nous pouvons éliminer ou réduire le côté du triangle de la maladie étiqueté «hôte sensible». Comme autre exemple, certains agents pathogènes

des plantes ont besoin d'eau pour attaquer les racines des plantes, nous pouvons éliminer l'«environnement favorable» en drainant l'eau du sol, ou en plantant lorsque le sol est sec. Pour toutes les maladies des plantes, nous pouvons penser à des façons d'utiliser le triangle de la maladie pour découvrir des mesures de lutte contre la maladie.

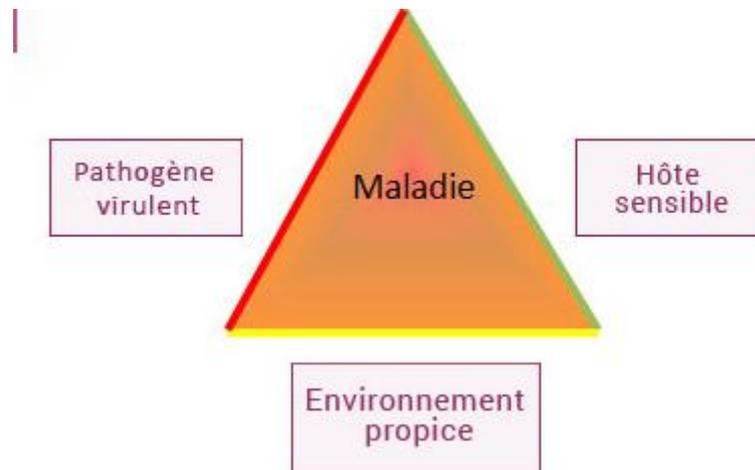


Figure 19: Le triangle de la maladie

Le triangle de la maladie fournit également un moyen de penser à lutter contre les maladies des plantes, car si nous pouvons éliminer ou réduire l'importance de l'une quelconque des trois côtés du triangle, nous pouvons éliminer ou réduire la maladie. Sauf les trois côtés du triangle sont présents, la maladie ne se produira pas. Par exemple, pour un champignon pathogène, l'application d'un fongicide peut tuer l'agent pathogène et éliminer le côté du triangle "pathogène virulent". Or, si nous plantons des cultures avec une résistance génétique à un agent pathogène («résistance» est le contraire de «susceptibilité»), nous pouvons éliminer ou réduire le côté du triangle de la maladie étiqueté «hôte sensible». Comme autre exemple, certains agents pathogènes des plantes ont besoin d'eau pour attaquer les racines des plantes, nous pouvons éliminer l'«environnement favorable» en drainant l'eau du sol, ou en plantant lorsque le sol est sec. Pour toutes les maladies des plantes, nous pouvons penser à des façons d'utiliser le triangle de la maladie pour découvrir des mesures de lutte contre la maladie.

IX.4. Types de maladies

On peut donc classer les maladies de plantes comme suit

- **Maladies infectieuses (biotiques)** Causées par : -des champignons et oomycètes -des procaryotes (bactéries et molécules).-des virus et viroïdes

- **Maladies non infectieuses (abiotiques)** Causées par : -températures trop basses ou trop hautes, -manque ou excès d'humidité. -manque ou excès de lumière. -manque l'oxygène. -pollution atmosphérique. -déficiences nutritionnelles. -toxicité minérale. -acidité ou alcalinité du sol. -toxicité des pesticides.-mauvaises pratiques culturales.

X. Les agents pathogènes

X.1. Caractères généraux

Avant d'envisager une lutte contre une maladie de plante, il est nécessaire d'identifier le pathogène responsable et de connaître son écologie, son cycle de développement et ses modes de dissémination et de maintien dans l'environnement. Il faut cependant garder à l'esprit que plusieurs pathogènes peuvent infecter une plante.

X.2. Agents subcellulaires :

2.1. Prions : ils n'ont pas encore été isolés chez les végétaux.

2.2. Viroïdes Ce sont des parasites intracellulaires stricts constitués d'ARN mono caténaire circulaire de 250 à 375 nts, sans capacité codante, sans propriété antigénique. Leur réplication et multiplication dépend de la machinerie cellulaire de l'hôte. Leur mode d'action est encore inconnu. On suppose qu'ils provoquent des interférences sur le métabolisme des ARN cellulaires. Les viroïdes induisent des nanismes, des déformations, des dépérissements. Leur identification n'est possible que par hybridation moléculaire. Leur transmission est essentiellement mécanique et certains insectes peuvent éventuellement servir de vecteur sans spécificité.

2.3. Virus Ce sont des parasites intracellulaires stricts, Leur acide nucléique peut être du DNA (minorité) ou du RNA mono ou bi caténaire, circulaire ou linéaire, de polarité positive ou négative. Le génome peut être divisé et permet l'expression de protéines non structurales pour la réplication virale et le mouvement de cellule à cellule et de protéines structurales (capside). La taille des génomes varie de 1500 à 15-20000 nts avec une capacité codante de 4 à 10 gènes. Leurs modes d'action sont souvent peu connus. Les infections virales provoquent de nombreux types de symptômes (nanisme, chloroses, nécroses, mosaïques, rabougrissements, jaunisses, qui sont parfois exploités en horticulture pour leur propriétés ornementales (zébrures, taches sur feuilles et pétales de variétés horticoles).. La transmission des virus se fait par contact physique (greffe, blessure) ou par des vecteurs (insectes, champignons, nématodes) selon un mode persistant ou non, avec une grande spécificité.

X.3. Agents cellulaires :

3.1. Bactéries : Procaryotes de 0,8 à 2 µm. Génome porté par un chromosome bactérien appelé nucléoïde (10⁶ Pb, circulaire) et par des plasmides (ADN circulaire, n x 10⁶ Pb) pouvant être transmis horizontalement entre individus d'espèces identiques ou non (transmission de gènes de résistance). Les plasmides portent parfois les gènes impliqués dans l'interaction du pathogène et de la plante (*Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Pseudomonas*). Les mécanismes de pathogénèse sont très variés : synthèse de toxines (certaines *Corynebactéries*), d'antibiotiques, hormones et régulateurs de croissance (*Agrobacterium*, *Corynebacterium*), enzymes lytiques (pectate lyase et méthylestérases d'*Erwinia carotovora*), transfert d'ADN dans la cellule végétale (*Agrobacterium*). Les infections bactériennes provoquent des symptômes variés (déperissements, pourritures, tumeurs, nécroses, chancres, flétrissements). Six genres bactériens sont principalement impliqués dans les maladies de plantes : *Agrobacterium* - *Erwinia* - *Pseudomonas* - *Xanthomonas*. *Streptomyces* *Corynebacterium*

La transmission et la conservation des bactéries se fait par les débris et les organes végétaux morts et souillés. Les pratiques culturales (tailles, récoltes, irrigation, ...), les échanges internationaux (semences et organes de propagation végétative), les insectes, les nématodes, la pluie et le vent sont autant de sources possibles de dissémination des bactéries phytopathogènes.

3.2. Mollicutes : Procaryotes strictement endophytes (liber). Il s'agit de bactéries ayant subi une évolution régressive à partir de bactéries à Gram positif ayant perdu la capacité de former une paroi par réduction du génome (0,65 à 1.10⁶ Pb). Il en existe quatre types :

- les phytoplasmes ou mycoplasma-like organisms (MLO) non cultivables pour l'instant.
- les spiroplasmes (*S. citri*), cultivable. deux types de Rickettsia-like organism (RLO) spécifiques du xylème ou du phloème.

Nanisme, balais de sorcières, proliférations, jaunisse : les symptômes provoqués étaient souvent attribués à des infections virales avant l'identification des mollicutes qui reste difficile en particulier pour les espèces non cultivables. Certains outils moléculaires et immunologiques sont disponibles. La transmission des mollicutes se fait par greffes ou par des insectes vecteurs (*Cicadelles*) qui se nourrissent de la sève du liber. Ces vecteurs sont aussi source d'amplification des mollicutes qui s'y développent dans différents organes.

3.3. Champignons Ce sont des eucaryotes présentant une très grande variété taxonomique du fait de l'organisation complexe de l'appareil végétatif et de leur mode de reproduction. Une

classification simplifiée (ordre, familles et genres cités à titre d'exemple) peut être réalisée comme suit : Mastigomycetes (zoospores uni ou bi flagellées, thalle non cloisonnée),

- 1) Thalle de type plasmode
- 2) Absence de plasmode, Thalle non cloisonnée
- 3) Thalle en forme de filaments non cloisonnés,
- 4) Filaments généralement cloisonnés

Les champignons se nourrissent de la matière organique à leur disposition et sont hétérotrophes vis à vis du carbone. Leur écologie est complexe et très variée :

- saprophytes : décomposition de la matière organique.
- symbiotique : mycorhiziens ou lichens.
- parasitique : bioû-ophe ou nécrotrophe.

La grande majorité des champignons se reproduisent de manière sexuée et asexuée. Leur cycle de multiplication intègre ces deux processus à des moments précis. Les spores, produites en très grande quantité et issues de la reproduction asexuée assurent la dissémination spatiale de l'espèce. La reproduction sexuée, lorsqu'elle est observée assure un brassage génétique fondamental dans les processus d'adaptation et de contournement de traitements antifongiques ou de gènes de résistance de plantes protégeant momentanément les végétaux. Un cycle de multiplication fongique, pénétration, infection, dissémination, peut s'étendre sur quelques semaines, une saison culturale ou plusieurs années. Les symptômes observés sont multiples, variés et atteignent tous les organes du végétal : pour Titures, nécroses, des fleurs, des fillits, des tiges, des feuilles ; chancres sur les tissus de protection ; dépérissements, flétrissements des vaisseaux du bois. Les champignons sont à eux seuls responsables de 70% des pathologies végétales.

3.4. Protozoaires On connaît quelques protozoaires phyto pathogènes qui appartiennent au genre Phythormones et provoquent des maladies en zone tropicales (flétrissement létal du cocotier, nécrose du phloème du caféier...

3.5. Nématodes Ce sont des eucaryotes pluricellulaires à reproduction sexuée ou parthénogénétique, vivant dans le sol ou dans l'eau. En conditions optimales, leur cycle de développement dure environ 3 semaines. Leur sécrétions salivaires dans les tissus végétaux sont responsables de nécroses, déformations, tumeurs.

3.6. Phanérogames Ce sont des mauvaises herbes parasitant d'autres plantes (gui, cuscute, striga, En plus du parasitisme, il faut tenir compte des possibles compétitions que peuvent exercer les phanérogames sur les plantes cultivées. De plus, ces parasites peuvent constituer un réservoir de pathogènes.

Référence bibliographique

Anne-Antonella S. 2015. Réponses éco physiologiques et moléculaires des plantes aux stress xénobiotiques complexes de faible intensité : implications dans les capacités de protection environnementale des bandes enherbées, Biologie végétale, Université Rennes 1, 2015, Français, pp. 28-45.

Badache H. ; 2015. Modifications physiologiques et biochimique observées chez les plantes en C4 soumises à un stress métallique. Thèse de doctorat : Biologie végétale. Université badji Mokhtar –Annaba-, 105P

Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhriss, M. and Ben Abdullah, F. 2010. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. Journal of Agricultural and Food Chemistry 58(7): 4216-4222.

Berg LR, Raven PH, Hassenzahl DM. 2009. Environnement. Edition de Boeck ; 687 p.

Bonfante, P., Genre, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. Nature Communications 1: 48.

Caetano-Anolles, G., and Gresshoff, P.M. 1991. Plant genetic control of nodulation. Annu Rev Microbiol 45, 345-382.

Chantelot E (2003), Activité biologique des sols «Méthode d'évaluation», Fiche rédigée à partir du document sur les méthodes d'évaluation de l'activité biologique de l'ITAB.

Compant, S., Clement C, Sessitsch A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. Soil Biol Biochem 42, 669-678.

Dazzo M., Martinez-Molina, E. 2002. A new species of *Devosia* that forms a unique nitrogen-fixing root-nodule symbiosis with the aquatic legume *Neptunia natans* (L.f.) Druce. Applied and Environmental Microbiology 68, 5217-5222.

De Angeli A. 2020. Mécanismes de régulation de l'ouverture des stomates chez *Arabidopsis* : dynamique intracellulaire des ions dans les cellules de garde (Mechanisms regulating stomata aperture in *Arabidopsis*: cytosolic ion dynamics in guard cells). INRA / Montpellier SupAgro.

Favier, A. (2003). Le stress oxydant Intérêt conceptuel et expérimental dans la compréhension des mécanismes des maladies et potentiel thérapeutique. AC.: 108-115.

Gec Amatrop C C .2000. Les herbicides .Document obtenu sur le site Cirad du réseau <http://agroecologie.cirad.fr>.

Jabnoue ,M.2008. Adaptation des plantes à l environnement Stress salin thèse pour obtenir le grade de docteur en physiologie végétale et biologie moléculaire. umr 5004 cnrs/inra/supagro/université montpellier ii2 place viala 34060 montpellier cedex 1.

Kim T.H., Bohmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I. 2010. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. Annual Review of Plant Biology 61:561-91.

Lamia Hamrouni.2011. Exclusion du chlorure et inclusion du sodium : deux mécanismes concomitants de tolérance à la salinité chez la vigne sauvage *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (var. 'Séjnéne'. BASE - Volume 15 (2011) numéro 3 .

László S, Arnould S .2009. Proline: a multifunctional amino acid .; Elsevier 15(2):89-97. doi: 10.1016/j.tplants.2009.11.009. Epub 2009.

Laurent K, Michelle K-P, Christophe R and Jean-M. 2016. Biology and evolution of arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of genomics. New Phytologist(2017)213:531–536531www.newphytologist.com.

Lepoivre P.2003.Phytopathologie. Edition de Boeck ; 427 p.

Lydie S.2015.les végétaux des symbioses pour mieux vivre .edition Quae.55P

Lydie S.2015.les végétaux les relation avec leur environnement . edition Quae.55P.

Migdal C et Serres M.2011. Espèces réactives de l'oxygène et stress oxydant. Reactive oxygen species and oxidative stress. Med Sci (Paris), 27 4 (2011) 405-412.

Monneveux P, 1997. Sécheresse. La génétique face aux problèmes de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse: Espoirs et difficultés. pp.29-3.

Nanson A. 2004. Génétique et amélioration des arbres forestiers, in: L. p. a. d. Gembloux (Ed.).

Nathalie O, Jean-Marc T.2020. Stress hydrique et adaptation au changement climatique pour la viticulture et l'oenologie: le projet LACCAVE. Innovations Agronomiques, INRAE, 2014, pp.131-141.hal-02633121.

Nicole B.2009.La Résistance chez les plantes principe de la stratégie défensive et application agronomique .édition TEC et doc .368p.

Periquet A et al.2004., Pesticides, Risques et sécurité alimentaires, Paris,pp 7-11 et pp 20-25.

Pourrut, B. 2008.*Implication du stress oxydatif dans la toxicité du plomb sur une plante modèle, Vicia faba.* PhD, Institut National Polytechnique de Toulouse,

R'him T., Tlili I., Hnan I, Ilahy R , Benali A et Jebari H.2013. Effet du stress salin sur le comportement physiologique et métabolique de trois variétés de piment (*Capsicum annum* L.). Journal of Applied Biosciences 66:5060–5069ISSN 1997–5902.

Rasio A. Sorrentino G. Cedola M.C. Pastore D. & Wittner G, 1987.Osmotic and elastic adjustment of durum wheat leaves under stress conditions. Genetic Agr. 41: 427 -436 p.

Robert et Juste,1999). complemented by a three-year study of acetic acid and EDTA extractable metal content. J Environ Monit.

Roger Prat,2016.Dossier - Adaptations des plantes aux climats secs. <https://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/climatologie-adaptations-plantes-climats-secs-476/page/2/>.

Rubio F., Gassmann W. et Schröder J.I. (1995). Sodium driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. Science270:1660-1663.

Rubio F., Santa-Maria GE. et Rodriguez-Navarro A.(2000). Cloning of Arabidopsis and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. Physiol. Plant. 109: 34-43

Serra A, Alberto D, Sulmon C, Gouesbet G & Couéi I . 2016.Implications des communautés végétales péri-agricoles dans la dynamique environnementale des pollutions par les pesticides. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 71 (3), 2016 : 203-221.

Stolt J. P., Sneller F. E. C., Bryngelsson T., Lundborg T. And Schat H., 2003. Phytochelatin and Cadmium accumulation in wheat. *Environmental and experimental botany*, 49: 21-28.

Tardieu F et Dreyer E, 1997. Régulation des échanges gazeux par les plantes soumises à la sécheresse. In : *L'eau dans l'espace rural. Production végétale et qualité de l'eau.* Ed.INRA. France. 41-59 p.

