



CRO 02466



Centre d'Etude Régional pour
l'Amélioration de l'Adaptation
à la Sécheresse - Thiès

Ecole *Nationale* Supérieure
d'Agriculture - Thiès
Sénégal

Université Cheikh Anta Diop
Faculté des Sciences
Dépt. B. V. - Dakar

FORMATION DIPLOMANTE SPECIALISEE SUR L'ADAPTATION DES PLANTES A LA SECHERESSE

**LE ROLE DE QUELQUES OSMOREGULATEURS DANS
L'INDUCTION DES MECANISMES DE TOLERANCE
A U DEFICIT HYDRIQUE.**

RAPPORT PRESENTE PAR :

Anatole Ntahimpera
Ingénieur industriel ISABU (Burundi)
Programme Défense des Végétaux

POUR L'OBTENTION DU
CERTIFICAT D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES (CESS)

SESSION DE **FEVRIER -- JUIN 2000**

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
L'AJUSTEMENT OSMOTIQUE	2
L'IMPORTANCE DE L'AJUSTEMENT OSMOTIQUE CHEZ CERTAINES PLANTES.....	4
L'OIIES DE BIOSYNTHESE DE DIFFERENTS SOLUTES IMPIQUES DANS L'OA	5
Abréviations des <i>intermédiaires</i>	6
Abréviations des enzymes (en <i>italique</i>).....	6
FORMULES CHIMIQUES DE QUELQUES OSMOREGULATEURS IMPORTANTS CHEZ LES VEGETAUX.....	8
L'OSMOREGULATION ET L'OUVERTURE DES STOMATES	13
CONCLUSION	10
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	11

INTRODUCTION

Comme tout être vivant, la plante a besoin d'eau pour assurer toutes fonctions physiologiques et ainsi pouvoir extérioriser son potentiel productif.

Ce processus, malheureusement, s'opère dans un environnement soumis aux diverses contraintes qui sont soit d'ordre biotique (maladies et ravageurs principalement), soit d'ordre abiotiques qui constituent l'environnement physique dans laquelle la plante se développe.

On peut souligner ici les différents stress qui sont :

- stress hydrique conduisant à la déshydratation cellulaire et dans de cas extrêmes provoquent la mort de la plante.
- stress dû à l'excès des températures (chaleur) ou de froid ;
- salinité et autres toxicités (alluminiques, ferriques) ;
- différentes carences conduisant aux malformations.

De tous ces stress, leur impact commun est qu'ils ont des retombées négatives sur la plante. Ces dernières affectent tous les stades de développement de la plante c'est-à-dire de la germination à la phase de reproduction et ainsi, la productivité de la plante est totalement compromise dans son ensemble.

Pour sa propre survie la plante développe des mécanismes de résistance ou de tolérance avant même que l'homme n'intervienne. Ces mécanismes qui sont de multiples adaptations se présentent de façon variée suivant le stress.

Ainsi par exemple en cas de sécheresse qui nous intéresse ici, la plante modifie son système racinaire, remodule sa formation foliaire, épaissit sa cuticule, et par l'intermédiaire des signaux, principalement l'acide abscissique, elle ferme ses stomates en cas de déficit hydrique.

D'autres réactions comme l'ajustement osmotique (AO) constitue un bel exemple de l'adaptation à la sécheresse. C'est un mécanisme par lequel on assiste à l'accumulation des solutés, inorganiques, essentiellement le K^+ et organiques notamment les sucres provenant de l'hydrolyse de l'amidon, et autres composés comme la proline...

Dans cette étude bibliographique, nous allons nous pencher sur ce mécanisme qui est lent mais en réponse à la déshydratation des tissus végétaux et constitue une acclimatation pour la tolérance à la sécheresse (Ledent, 2000)

L'AJUSTEMENT OSMOTIQUE

Une grande réponse cellulaire au déficit hydrique est l'accumulation osmotique active des composés qui permettent le rétablissement de la turgescence des cellules et extraire alors l'eau additive du sol.

L'ajustement osmotique peut avoir lieu à travers des solutés habituellement à pouvoir osmotique ou par dégradation des composés osmotiquement inactifs comme l'amidon. Par exemple, dans le cas des plantules, la tige accumule les sucres en réponse au stress hydrique (Creelnan *et al.*, 1990) cités par Hare *et al.* (1998).

Les effets de la sécheresse sur le développement de la plante peuvent dépendre davantage des modifications provoquées sur les composantes du potentiel foliaire plutôt que celles subies par le potentiel hydrique total lui-même.

Ainsi le rôle des solutés dans le maintien d'un état de turgescence favorable des tissus a été largement démontré chez de nombreuses espèces (Ferrerres *et al.* 1978) cités par Annerose, (1990).

La partie de non élancement des racines n'a pas cette capacité d'accumuler les sucres et la turgescence cellulaire est réduite comparativement à celle de la zone d'élancement.

Les plantules qui se développent dans des conditions hydriques satisfaisantes utilisent le carbone et l'azote contenus dans les réserves cotylédonaire pour sa croissance. Ces composés peuvent être temporairement stockés sous forme de protéines et d'amidon, et plus tard dégradés pour la croissance cellulaire.

Par contre les plantules qui se développent dans des conditions avec un taux d'humidité faible montrent une inhibition de la croissance de la tige et par là, les cellules de la zone d'élancement n'utilisent plus les assimilats pour leur croissance. Les sucres et d'autres composés s'accumulent en réponse au déficit hydrique. En plus, il est possible que les réserves stockées dans les cellules en activité de croissance puissent se dépolymériser pour un soutien à l'ajustement osmotique. Les composés pour l'ajustement osmotique dans les feuilles sont dérivés de la photosynthèse, c'est à dire l'amidon (ou réserves carbonées) et acides aminés (ou réserves protéiniques). De nombreuses plantes bien alimentées, en eau ont la capacité de retenir, d'absorber, ou de mobiliser les sucres cellulaires et acides aminés trouvés dans ces mêmes plantes. Cependant que d'autres ont la capacité d'induire la synthèse de nouveaux composés qui vont contribuer à l'ajustement osmotique. Exceptés le sodium et autres ions ces composés, à haute concentration, sont compatibles avec la fonction cellulaire enzymatique. Par exemple, les plantes vont accumuler la glycine bêtaïne (relativement des composés quaternaires d'ammonium) et polyols en réponse au déficit hydrique ou excès des sels. Quand le sol se dessèche, son potentiel matriciel devient de plus en plus négatif. Les plantes continuent à absorber de l'eau quand leur ψ_{H_2O} est plus négatif que celui du sol. L'ajustement osmotique ou l'accumulation des solutés dans les cellules est un processus qui permet de diminuer le ψ_{H_2O} sans diminuer la turgescence. Le changement de ψ_{H_2O} se fait alors via la composante osmotique ψ_{sol} (Taiz et Zeiger, 1998) cités par Ledent (2000)

$$\psi_{eau} = \psi_{plante} + \psi_{sol}$$

Cet ajustement ne doit pas être confondu avec l'augmentation de concentration en solutés qui se produit durant la déshydratation et le rétrécissement cellulaire.

Il s'agit ici d'une augmentation nette de la quantité de solutés par la cellule indépendamment des changements de volume dûs aux pertes d'eau.

La diminution du potentiel hydrique du sol est typiquement limité à 0,2 et 0,8 Mpa (sauf chez les plantes adaptées dans des conditions extrêmes sèches).

Les feuilles qui sont capables d'ajustement osmotique maintiennent leur turgescence cellulaire et facilitent le maintien d'une conductance stomatique plus élevée en conditions de potentiel hydrique très bas.

La plus grande partie de l'ajustement osmotique est expliquée par l'augmentation de concentration (nombre) d'une catégorie de solutés communs tels que les sucres, les acides organiques, et des ions spécialement K^+ .

L'accumulation se fait principalement dans les vacuoles ce qui permet d'éviter le contact avec le cytosol et les organites subcellulaires. Cette compartimentation requiert toutefois l'accumulation d'autres solutés dans le cytoplasme pour maintenir l'équilibre potentiel hydrique à travers la cellule. Ces autres solutés sont appelés solutés compatibles et sont des composés organiques qui n'interviennent pas avec la fonction des enzymes. Le plus communément accumulé est la proline, mais il y a aussi des glycoalcools, sorbitol et une amine quaternaire qui est la glycine bêtaïne.

En définitive, nous pouvons imaginer diverses voies d'ajustement osmotique chez une plante intacte : augmentation de l'absorption d'ions inorganiques, fournis par les racines ;

- modifications dans la translocation vers préférentiellement l'accumulation des molécules à faible poids moléculaire ;
- changement dans la synthèse orienté vers la formation des solutés osmotiquement actifs ;
- hydrolyse partielle ou complète des macromolécules.

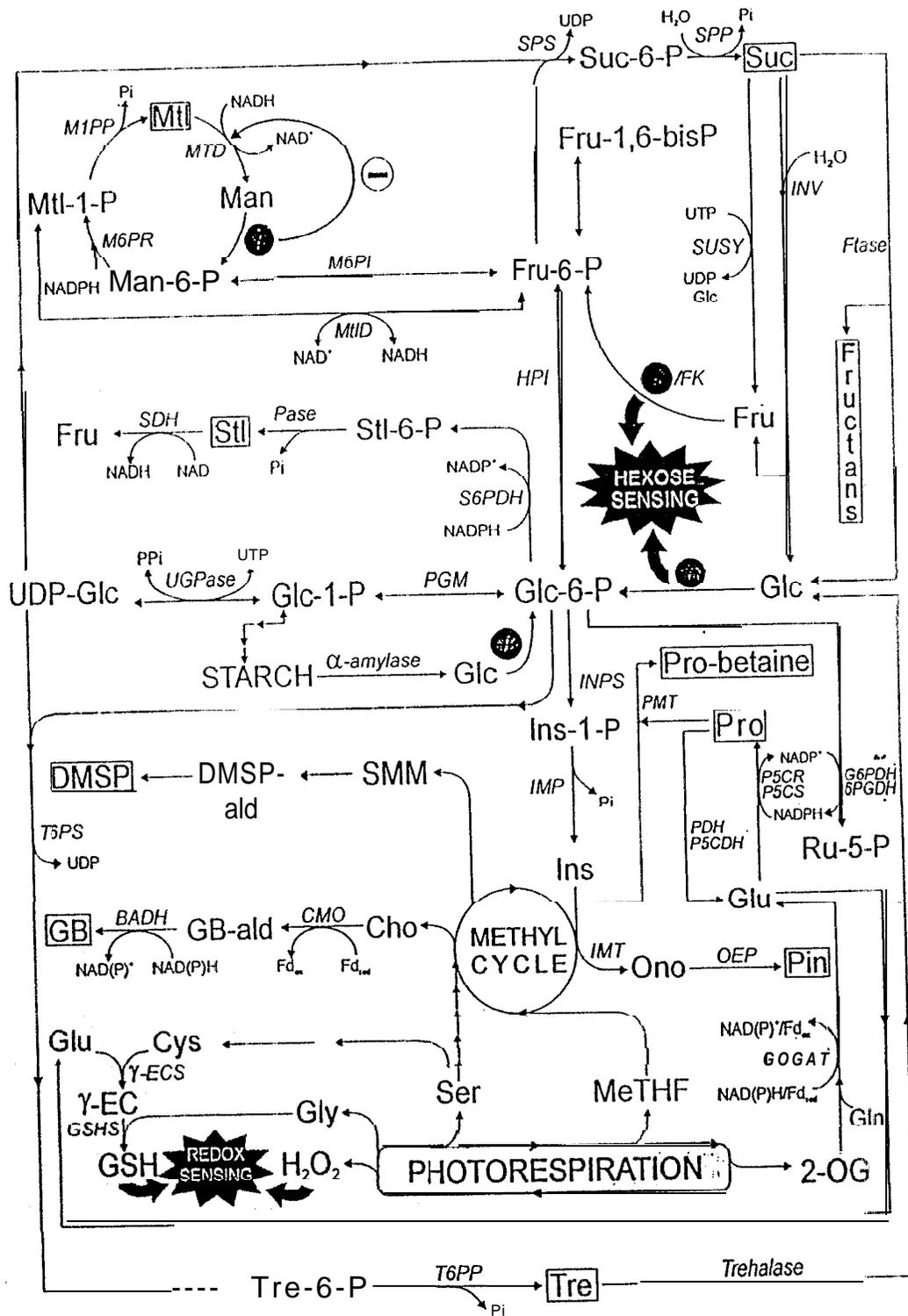
Il est indéniable que tous ces mécanismes pourraient contribuer à l'ajustement osmotique mais à des degrés divers suivant les différentes espèces, et même dans les différents compartiments d'une même cellule (Richter et Kikuta, 1987).

Divers gènes sont connus pour leur rôle dans le code des enzymes qui catalysent la formation des solutés compatibles. Pour illustrer cela, les gènes qui codent pour les enzymes nécessaires pour la synthèse de la bêtaïne sont activés en réponse au stress hydrique. Chez le pois, la déshydratation foliaire cause l'induction d'un gène qui code pour l'aldéhyde réductase qui pourrait être impliqué dans les phénomènes d'ajustement osmotique (Guerrero *et al.*, 1990) cités par Mullet et Whitsitt (1996). De la même manière, l'aldose réductase est induite au cours de la maturation de la graine chez l'orge (Barrettes *et al.* cités par Mullet et Whitsitt (1996).

L'IMPORTANCE DE L'AJUSTEMENT OSMOTIQUE CHEZ CERTAINES PLANTES

- * Dans le mécanisme de résistance à la sécheresse chez le sorgho, l'ajustement osmotique a été plusieurs fois reporté comme un meilleur moyen d'adaptation à la sécheresse (Martin, 1993) cité par Mullet et Whitsitt (1996).
- * Les travaux de Morgan en 1983 cités par Mullet et Whitsitt (1996) sur le blé ont confirmé le rôle avantageux de l'ajustement osmotique sous un déficit hydrique.
- 4. Après, Santamaria *et al.* (1990) cités par Mullet et Whitsitt (1996) ont mis en évidence le rôle de l'ajustement osmotique avant et après la floraison en relation avec la formation et la maturation du grain chez le sorgho en cas du déficit hydrique.
- * Chez l'arachide, il n'y a pas d'accumulation des molécules dans les feuilles d'arachide en conditions de sécheresse. On peut donc supposer que les molécules de régulation osmotique par accumulation de sucres n'est probablement pas important chez cette espèce (Annerose, 1990).
- * Différents résultats expérimentaux vont dans le sens de cette hypothèse : Benêt *et al.* (1951) cités par Annerose (1990), concluent à l'issue de leur étude des relations hydriques chez l'arachide que cette espèce ne présente pas une capacité particulière à maintenir des niveaux de turgescence élevés à des faibles potentiels hydriques foliaires.
- * Dans une étude effectuée par les mêmes auteurs, en mesurant le potentiel osmotique à pleine turgescence ; sont arrivés à mettre en évidence l'existence d'une régulation osmotique dont l'importance reste cependant très faible pour le maintien de la turgescence en conditions de sécheresse.
- * Le niébé ne présente pas d'ajustement Osmotique(Ledent, 2000).

VOIES DE BIOSYNTHESE DE DIFFERENTS SOLUTES IMPIQUES DANS L'OA



© 1998 Blackwell Science Ltd, *Plant, Cell and Environment*, 21, 535-553

Dans ce métabolisme des osmorégulateurs, les lignes brisées indiquent les différentes étapes intermédiaires. La réaction qui montre la synthèse du mannitol catalysée par mtlD est transgénique de source bactérienne, Karakas *et al.* (1997) cités par Hare *et al.* (1998). Dans ce cas, Mtl-1-p est métabolisée par une phosphatase non spécifique. La synthèse de Mtl via Man-6-p a lieu naturellement dans un nombre limité d'espèces de plantes Stoop *et al.* (1996) cités par Hare *et al.* (1998).

Les voies de synthèse de la choline et DMSP sont discutées par Rhodes et Hansen (1993) cités par Hare *et al.* (1998), BADH et DMSP-déshydrogénase pourraient être la même enzyme, Trossat et al. (1997) cités par Hare (1998).

La biochimie métabolique de la proline et son implication dans la régulation oxydative du pentose phosphate est discutée par Hare (1997). Pour des raisons de simplicité, l'implication des adénylates dans les inter-conversions métaboliques n'est pas indiquée.

Abréviations des intermédiaires

Cho, choline ; DMSP, 3-diméthylsulphoniopropionate ; DMSP-ald, DMSP aldéhyde γ -EC, glutamylcystéine ; Fd, ferredoxine ; Fru, fructose ; Fru-6-p, fructose-6-phosphate

Fru-1,6-bisP, fructose-1,6-biphosphate ; Glc-1-p, glucose-1-phosphate ; Glc-6-p, glucose-6-phosphate ; GB, glycine bétine ; GB-ald, glycine bétaine aldéhyde ;

Gln, glutamine ; Glu, glutamate ; GSH, glutathionine réduite ; Ins-1-p, myo-inositol ;

Man, mannose ; Man-6-p, mannose-6-phosphate ; Met, Méthionine ;

MeTHF, méthylène tétrahydrofolate ; Mtl-1-p, mannito-1-phosphate ; Ono, onositol ;

2-OG, 2-oxoglutarate ; Pin, pinitol ; Pro, proline ; Ru-5-p, ribulose-5-phosphate ; Ser, sérine ; SMM, S-méthylméthionine ; Suc, sucose ; suc-6-p, sucrose-6-phosphate ;

Srl-1-p, sorbitol-1-phosphate ; Tre, tréhalose ; tre-6-p, tréhalose-6-p ; UDPGlc, uridine 5-diphosphoglucose.

Abréviations des enzymes (en italique)

BADH, bétaine aldéhyde déshydrogénase ; CMO, choline monooxygénase ;

γ -ECS, γ -EC synthétase ; FK, fructokinase ; Ftase, fructosyltransférase (levansucrase) ; G6PDH, glucose-6-phosphate déshydrogénase ; GOGAT, glutamate synthétase ;

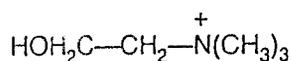
GSH S, GSH synthétase ; HK, hétérokinase ; HPI, hexose phosphate isomérase ; IMP, myo-inositol-phosphate monophosphatase ; IMT, myo-inositol-méthyltransférase ; INPS, myo-inositol-phosphate synthétase ; INV, invertase ; M6PI, mannose-6-phosphate isomérase ;

M6PR, mannose-6-phosphate réductase ; M1PP, mannitol-1-phosphate phosphatase ; mtlD, bacterial mannitol-1-phosphate 5-déshydrogénase ; plantmannitol-déshydrogénase ; ononitol épimérase OEP ; pasc, phosphatase ; PDH, proline déshydrogénase ; P5CDH, P5C déshydrogénase ; P5CR, P5C réductase ; P5CS, P5C synthétase ; PMT, proline méthyl transférase ; 6PGDH, 6-phosphogluconate déshydrogénase ; PGM, phosphoglucomutase ; SPS, sucrose-phosphate synthétase ; SPP, sucrose-6-

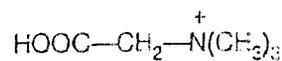
Le rôle de quelques osmorégulateurs dans l'induction des mécanismes de tolérance au déficit hydrique

phosphatase; SDH, sorbitol déshydrogénase ; S6PDH, aldose-6-phosphate réductase ; SUSY, sucrose synthétase; T6PP, tréhalose-6-phosphate phosphatase ; T6PS, tréhalose-6-phosphate synthétase ; UGPase; UDPGlc pyrophosphorylase.

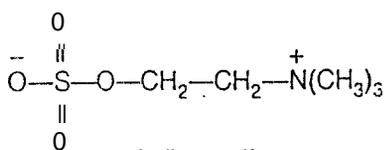
FORMULES CHIMIQUES DE QUELQUES OSMOREGULATEURS IMPORTANTS CHEZ LES VEGETAUX



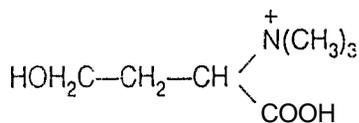
choline



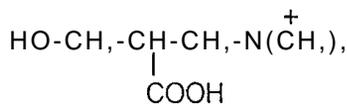
glycine-bétaine



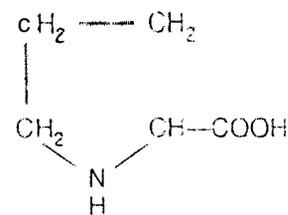
choline sulfate



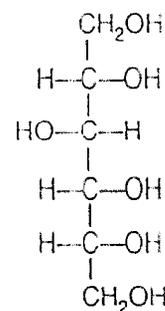
triméthylhomosérine



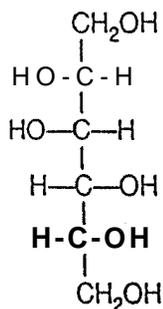
triméthyl-oxyméthylène-β-alanine



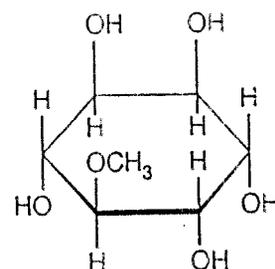
proline



sorbitol



mannitol



(+)-pinitol

L'OSMOREGULATION ET L'OUVERTURE DES STOMATES

L'ouverture des stomates est fortement corrélée à une entrée massive de potassium dans les cellules stomatiques. La fusicoccine qui a la propriété de stimuler la sortie des H^+ provoque une ouverture des stomates. A l'inverse, l'acide abscissique qui a la propriété d'inhiber la pompe à protons provoque une fermeture des stomates (Diallo, 2000).

Les modifications de l'état hydrique des racines sont souvent accompagnées d'une modification de la concentration des hormones qui sont impliquées dans la régulation stomatique. Par exemple, l'acide abscissique est considérée comme l'hormone qui transporte un signal de stress des racines aux stomates. Sa synthèse par les racines déshydratées augmente, puis elle est transportée via le flux du xylème vers les parties aériennes de la plante pour agir ensuite sur les stomates qui se ferment. Parallèlement, il y a une baisse de la teneur en cytoquinine (Diouf, 2000).

Au niveau des stomates, l'ABA provoque :

- l'efflux direct de K^+ et d'anions (malate) ;
- "augmentation rapide de la concentration cytoplasmique de Ca^{2+} ", qui a lieu avant les variations visibles du degré d'ouverture des stomates (Irving *et al.*, 1992) cités par Riga (1993)

Les origines de cette augmentation de la concentration en calcium sont l'action directe de l'ABA sur les canaux à calcium et la libération du calcium des organites avec l'intervention de la calmoduline (Penot *et al.*, 1991) cités par Riga (1993) ; et de l'inositol triphosphate issu de l'hydrolyse enzymatique des lipides phosphoinositols du plasmalemme. La variation de la concentration en calcium induit à son tour :

- le blocage de l'influx du potassium ;
- l'efflux de potassium et d'anions (malate) qui correspond à la voie indirecte ;
- "augmentation du pH cytoplasmique qui va agir sur la forme ionique de l'ABA en augmentant la forme ABA^- qui reste piégée.

Le flux de potassium est induit par la concentration en CO_2 , qui se trouve dans la chambre sous-stomatique. Cela s'accompagne du mouvement osmotique d'eau dans les cellules de garde qui deviennent turgescentes et les stomates restent ouverts à la lumière (Jensen *et al.*, 1984) cités par Eyletters (2000).

En cas de stress hydrique, c'est à dire que l'eau se perd plus qu'elle n'entre dans les racines, la plante réagit en envoyant un signal qui est l'acide abscissique ; qui induit le flux de K^+ des cellules de garde vers les cellules épidermiques, et l'eau suit osmotiquement avec la fermeture des stomates.

CONCLUSION

L'ajustement osmotique dans les feuilles et racines contribue à leur turgescence, au maintien de leur croissance, et par conséquent le maintien de la photosynthèse (Turner, 1986) cité par Eyletters (2000).

L'ajustement osmotique baisse ψ_{H_2O} et permet à la plante sans perte de turgescence, d'extraire de l'eau du sol plus fortement retenue mais celle-ci ne présente que de faibles quantités. Le coût pour la plante (par exemple le coût énergétique) de l'ajustement osmotique n'est pas nécessairement couvert par les avantages retirés (Ledent, 2000).

Les différences entre le niébé, une espèce qui ne présente d'ajustement osmotique, mais conserve son eau en fermant ses stomates, et la betterave qui présente un ajustement osmotique, ne se montrent que très faibles à l'avantage de la betterave en cas de stress pour la photosynthèse et la transpiration. La grande différence concerne le ψ_{H_2O} .

Ainsi l'ajustement osmotique promet la tolérance à la déshydratation mais n'a pas d'effet majeur sur la productivité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANNEROSE, D.J.M (1990). Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse, Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea*) cultivée au Sénégal. Doctorat en sciences naturelles. 247p.
- DIA LLO, N. (2000). Cours de physiologie végétale, CESS, formation diplômante, C ERAAS, Thiès (Sénégal), 21 p.
- EYI ETTERS, M. (2000). Cours de physiologie végétale, CESS, formation diplômante, C ERAAS, Thiès (Sénégal).
- HARE, P.D., CRESS, W.A. and VANSTADEN, J. (1998). Dissecting the rôles of osmolyte accumulation during stress in plant, cell and Environment. 21, p.535-553.
- RICHTER, H. and KI KUTA, S.B. (1989). Osmotic and elastic components of turgor adjustment in leaves under stress. *In* Structural and fonctional responses to environmental stresses: water shortage. Proceedings of Sytnposium session 6-38, Poster session 6-138 with some contributions of sessions 6-30, 6130 and 4-26 of the 14th international botanicaf congress, Berlin (West), Germany, 24 july to 1 hugust 1987. K.H. Kreeb, f-i. Richter and T.M. Hinckley, (eds). p. 129-137.
- LEDENT, J.F. (2000). Cours de Modélisation et stress hydrique, CESS, formation diplômante, C ERAAS. Thiès (Sénégal).
- DIOUF, M. (2000). Cours de physiologie végétale, CESS, formation diplômante. : Thiès (Sénégal) : CERAAS, ENSA, UCAD.
- MULLET, J.E and WHITSITT, M.S. (1996). Plant cellular responses to water deficit. *In* Drought toferance in higher plants, E. Belhassen (ed.). Dordrecht ; Boston, London : Kluwer Academic Pubfishers. p.41-46
- RIGA.P. 1993. Le rôle de l'acide abcissique dans l'induction des mécanismes phy siologiques de résistance au déficit hydrique. CERAAS. Bambey (Sénégal). 12p.