

# COURS ECOPHYUSIOLOGIE VEGETALE

## M1 : BIOTECHNOLOGIE VEGETALE

### INTRODUCTION

L'un des grands challenges scientifiques de ce siècle est de prévoir les conséquences directes des activités humaines sur l'environnement, comme la dégradation des écosystèmes ou la surexploitation des ressources, ou indirectes, à travers les changements climatiques liés à l'augmentation de l'effet de serre.

Parallèlement à la priorité actuelle donnée en biologie à l'approche « post génomique » - qui vise à déterminer les fonctions des gènes découverts dans l'étude du génome -, l'un des grands challenges scientifiques de ce siècle est d'évaluer l'impact que les changements environnementaux induits par l'homme auront sur les organismes vivants, et la capacité de ces derniers à s'adapter à ces changements. C'est précisément l'objet de l'écophysiologie, la discipline scientifique qui cherche à comprendre, en intégrant réponses comportementales et physiologiques, comment les populations humaines, animales et végétales, font face à ces contraintes.

### CHAPITRE 1 : CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT

#### 1. Cycle de développement :

Les végétaux sont des êtres vivants présentant un mode de fonctionnement, de croissance et de reproduction unique. Les plantes ont besoin de différents éléments pour vivre. - La lumière qui apporte l'énergie. - L'eau - La terre d'où sont tirés les nutriments. - L'air et en particulier le dioxyde de carbone.

La photosynthèse : Les végétaux captent l'énergie lumineuse. Elle est ensuite convertie en énergie chimique puis emmagasinée. Au cours de ce processus appelé photosynthèse, il y a fabrication de sucres (glucides) à partir de sels minéraux et d'eau puisés dans le sol et de dioxyde de carbone, il y a libération d'oxygène, le tout en présence de lumière. Les sucres sont ensuite transportés via la sève élaborée vers tous les organes de la plante.

La mise en réserve : Une partie des aliments fabriquées par la plante est mise en réserve a fin de permettre à la plante de passer l'hiver et de redémarrer au printemps. En général, les plantes stockent les sucres fabriqués en les transformant en amidon.

- L'eau et les sels minéraux sont prélevés dans le sol par les racines et circulent par la sève brute vers tous les organes de la plante.

- Le gaz carbonique provient de l'air qui entre dans les feuilles par des cellules spécialisées : les stomates.

La photosynthèse se déroule grâce à des pigments, dont le plus répandu est la chlorophylle contenue dans les chloroplastes qui donne la couleur verte des cellules végétales caractéristique des végétaux.

Les réserves peuvent se situer dans différents organes : - Dans les racines : carotte, betterave,... - Dans les tiges : pomme de terre, chou-rave,... - Dans les feuilles : choux-fleur,... - Dans les fruits et les graines : pois, haricots, céréales,...

## **2. LES PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES VEGETAUX**

### **1- LA DEPENDANCE PAR RAPPORT AU MILIEU :**

Les végétaux ne peuvent pas se déplacer de par leur paroi cellulaire de cellulose, leurs tissus de soutien (collenchyme et sclérenchyme), leurs molécules telles que la lignine qui rend les tissus rigides. Pour vivre, il leur est donc indispensable de pouvoir s'adapter au milieu dans lequel ils vivent car ils ne peuvent pas s'échapper des conditions défavorables contrairement aux animaux.

Les végétaux sont des organismes peu différenciés ce qui leur donne des propriétés importantes :

- Les plantes les plus évoluées ont des organes reproducteurs spéciaux et leur reproduction nécessite la rencontre de deux cellules. Par exemple, chez les plantes à fleur, les cellules de pollen arrivent au contact de l'ovaire de la fleur. Une graine va ensuite se former.

-Le rôle du système racinaire est de maintenir la plante dans le sol et l'absorption de l'eau et des sels minéraux par les extrémités : les radicelles. Il existe deux principaux types de racines : **Les racines pivotantes** : une racine principale s'enfonce dans le sol et reste de taille plus importante que les racines secondaires. Et **Les racines fasciculées** : un chevelu racinaire

-Une croissance potentiellement indéfinie, c'est-à-dire que contrairement aux animaux qui cessent de croître une fois adultes, leur durée de vie n'est pas limitée dans le temps. Ce sont les circonstances et les conditions extérieures qui peuvent limiter leur espérance de vie.

Une capacité de régénération importante. Cela se traduit par le fait qu'un fragment de tige, de feuille ou de racine, est capable de redonner un nouvel individu : c'est la totipotence des cellules végétales. Cependant, le pouvoir de régénération des végétaux leur donne la possibilité de se reproduire sans avoir recours à la sexualité puisqu'une partie de la plante est capable de redonner un nouvel individu « clone » de la plante-mère.

### **2- LA CROISSANCE**

#### **Définition**

La croissance est l'augmentation continue de toutes les dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse. Cette augmentation est mesurable dans le temps. La croissance d'une plante entière (ou d'un couvert végétal) fait intervenir en fait deux phénomènes

concomitants : • la croissance en dimension de chacun des organes après leur initiation : c'est la croissance au sens strict ;

• la multiplication du nombre de ces organes : c'est la liaison avec le développement.

### **3- LE DÉVELOPPEMENT**

#### **Définition**

Le développement représente l'ensemble des transformations qualitatives de la plante liée à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes. Contrairement à la croissance, le développement est un phénomène repérable dans le temps. Il s'agit d'événements discrets qu'on peut observer à un instant donné : germination des graines suite à leur imbibition, émergence des plantules, initiation florale, maturité des graines, mort du végétal.

Comme pour la croissance, on distingue la phase de développement végétatif et la phase de développement reproducteur. Durant la première phase et après la germination, la plante passe de l'état juvénile à un état où elle se ramifie et multiplie ses organes végétatifs (feuilles, tiges, racines). La phase de développement reproducteur est marquée par la fabrication d'organes d'accumulation de la matière sèche.

### **4- LA GERMINATION**

#### **A- La graine**

Lorsque la graine est arrivée à maturité, elle contient :

- a) un embryon a priori susceptible de se développer en une nouvelle plante,
- b) des réserves emmagasinées dans des tissus qui varient selon les types de graines (principalement dans l'embryon lui-même ou dans l'albumen),
- c) des téguments protecteurs (parfois doublés par le péricarpe du fruit).

Dans les régions où le climat est marqué par des saisons tranchées, la graine permet la survie de la nouvelle génération pendant la mauvaise saison. Pour cela, elle doit résister à la sécheresse et au froid, jusqu'aux moments favorables pour la germination.

Certaines caractéristiques physiologiques lui permettent cette résistance. En particulier, elle est très déshydratée. Cela lui permet de rester en vie ralentie et lui donne des propriétés de grande résistance et de grande longévité. Mais, plus encore, certains phénomènes d'inhibition et de dormance lui permettent de résister mieux aux variations aléatoires des facteurs du milieu.

#### **B- La germination**

La germination est le phénomène par lequel l'embryon contenu dans la graine sort de sa période de vie ralentie et se développe grâce aux réserves de la graine. C'est sur le plan métabolique que les changements les plus importants interviennent.

-En effet, s'ajoutant à sa fonction protectrice, la graine remplit également le rôle de garde-manger grâce aux substances de réserve qu'elle accumule au moment de sa formation, soit dans l'albumen, soit directement dans les cotylédons.

-La vitesse de germination est fonction de l'eau, l'oxygène et la température

-En absence d'eau, la graine reste sèche et peut être conservée longtemps sans changer d'état.

La germination traduit le fait que lorsqu'une semence viable est placée dans des conditions adéquates de lumière, de température, d'oxygène et d'humidité, elle donne lieu à une plantule qui émerge de la surface du sol, ou de tout autre médium utilisé dans les tests de germination

Pour la plupart des espèces cultivées et adventices qui se propagent par des graines. 7 à 30 jours après la germination, l'embryon puis la plantule sont entièrement dépendants, sauf pour l'eau, de la réserve d'éléments nutritifs stockés dans la semence (amidon, lipides, protéines et acides aminés, minéraux essentiels, etc.). Bien que toutes les semences contiennent des réserves, il existe une grande diversité d'organes de stockage : cotylédons dans le cas des légumineuses, endosperme dans le cas des céréales.

- On observe une grande variabilité de la faculté germinative des semences. La faculté germinative (ou pouvoir germinatif) est définie en % par le nombre de graines qui germent après une durée déterminée (généralement 7 jours pour beaucoup d'espèces) sur 100 graines mises à germer. Les différences de pouvoir germinatif peuvent être liées à des différences d'énergie germinative, de maturité physiologique, et de conditions de récolte et de conservation des semences.

Les processus métaboliques accompagnant la germination sont marqués par une activité enzymatique, respiratoire et hormonale accrue. Cette activité permet l'hydrolyse de l'amidon, des lipides et des protéides en substances directement assimilables par l'embryon, comme les sucres, les acides gras et les acides aminés.

L'embryon fabrique différents types d'hormones qui sont stockées dans l'endosperme ou dans les cotylédons, et qui jouent un rôle déterminant dans l'hydrolyse des réserves. Le rôle que joue l'acide gibbérellique dans la stimulation de l'activité  $\alpha$ -amylase est bien connu chez les céréales et les légumineuses. L'activité hormonale peut entraîner la production de substances promotrices ou inhibitrices de la germination.

La dormance est un phénomène très répandu dans la nature mais difficile à définir avec précision. Si, en conditions adéquates de germination, une semence ne germe pas, elle est soit morte soit dormante. La semence est dite dormante si, après un traitement qui lève la dormance, la germination a lieu. Si la germination n'a pas lieu, on dira que la semence est morte. La mort d'une semence résulte du fait que son embryon est détérioré par un choc mécanique, thermique ou autre.

Il existe plusieurs types de dormance : la dormance vraie ou dormance embryonnaire et/ou tégumentaire, la dormance induite et la dormance forcée.

Dans le cas de la dormance due aux inhibitions tégumentaires, la germination a lieu si l'embryon est dénudé. On parle alors de graines dures ou de dureté tégumentaire. La dormance tégumentaire dépend de la nature des enveloppes et de la localisation des substances inhibitrices dans ces enveloppes.

Concernant la viabilité, une semence est dite viable si, une fois la dormance levée et les graines placées dans des conditions adéquates de germination, la germination est normale. Sinon la semence est dite morte. Il existe des tests de viabilité qui donnent des résultats fiables.

La dormance peut être levée par un traitement thermique adéquat en jouant sur l'alternance de températures, par l'exposition à la lumière, par un traitement mécanique, ou scarification, permettant d'enlever l'inhibition tégumentaire, et par des traitements chimiques. Toutes ces techniques ont de larges applications agronomiques. Par ailleurs, la dormance revêt une signification écologique considérable dans la mesure où les plantes utilisent ce phénomène comme stratégie d'adaptation face à l'adversité de l'environnement.

### **C- Les phases de la germination**

-Un gonflement qui est dû à l'imbibition de la graine.

-Avec l'oxygène, on constate que les graines qui étaient en vie ralentie, se remettent à respirer.

-La vitesse de la germination est aussi en fonction de la température.

- Quant à la lumière, les graines pouvaient germer aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Certaines graines nécessitent de la lumière (elles sont photosensibles +), certaines ne peuvent germer qu'à l'obscurité (elles sont photosensibles -) et d'autres, comme le haricot, sont indifférentes.

Les graines photosensibles (-) ne pourront germer que si elles sont semées à une certaine profondeur à l'abri de la lumière. Les graines photosensibles (+) ne germeront que si elles sont en surface.

-La phase de germination = moment d'intense activité de transformation de la graine : les réserves de la graine sont transformées pour sa croissance,

-Les enzymes de croissance sont activés.

-La germination est accompagnée de certaines transformations où l'amidon (glucides) se décompose en sucres simples (ex. maltose), les protides en acides aminés, les lipides en acides gras et les vitamines en multiplication des vitamines

## **5- LES PHYTOHORMONES**

Comme les hormones, le pigment **phytochrome** participe à la régulation de nombreux processus.

Se sont Composés organiques qui, synthétisés dans une partie de la plante et transloqués dans une autre partie, On appelle hormone des substances régulatrices actives à de très faibles concentrations. Elles influencent de nombreux phénomènes de développementaux, comme la croissance des tiges et

la chute des feuilles à l'automne. Les hormones végétales comprennent les gibbérellines, les auxines, les cytokinines, l'éthylène et l'acide abscissique. Chaque hormone joue un rôle dans de nombreuses régulations, intervenant dans différents aspects du développement. Les interactions entre hormones sont souvent complexes.

#### **a) Les gibbérellines**

Sont synthétisées dans les apex racinaires. On les trouve aussi dans les semences, les jeunes feuilles et les tiges. Leur transport des racines aux parties aériennes se fait dans le xylème. Le transport des gibbérellines au niveau des parties aériennes se fait aussi de cellule à cellule et, au niveau des feuilles, il se fait dans le phloème.

Elles ont un effet sur le développement des plantes de nombreux effets autres que celui de déclencher la synthèse d'enzyme de digestion.

Les plantes produisent normalement des gibbérellines. Les plantes qui ne peuvent pas produire des quantités normales de gibbérellines sont naines : leurs tiges sont plus courtes que celles des plantes sauvages.

#### **b) L'Auxine**

C'est une hormone aux effets multiples : Le transport de l'auxine est souvent polarisé. Le mouvement latéral de l'auxine détermine les réponses des pousses et des racines à la lumière et à la gravité : il s'agit du phototropisme et du gravitropisme, respectivement. L'auxine intervient dans la formation des racines, l'abscission des feuilles, la dominance apicale et le développement des fruits parthénocarpiques. Certaines auxines synthétiques sont des herbicides sélectifs.

Les auxines sont essentiellement produites dans les méristèmes et régions de croissance active au niveau des parties aériennes. Elles se trouvent dans la plupart des tissus de la plante y compris dans les feuilles en sénescence. Le transport des auxines se fait dans le phloème, des parties aériennes vers les parties racinaires, mais également de cellule à cellule (transport orienté).

#### **c) Les Cytokinines :**

Des hormones actives de la graine à la sénescence. Celles-ci sont synthétisées dans les apex des racines, mais on les trouve aussi dans les parties aériennes, les semences et les fruits n'ayant pas atteint la maturité physiologique. Elles sont transportées dans le xylème depuis les racines jusqu'aux parties aériennes. Au niveau de celles-ci, les cytokinines circulent lentement de cellule à cellule

La première cytokinine, la kinétine, fut isolée à partir d'un échantillon détérioré d'ADN. La zéatine et l'isopentényladénine sont des cytokinines naturelles.

C'est tout d'abord leur effet favorisant la division des cellules végétales qui a été étudié, mais les cytokinines favorisent également la germination des graines chez certaines espèces, inhibent

l'élongation de la tige, favorisent le gonflement latéral des tiges et des racines, stimulent la croissance des bourgeons latéraux retarde la sénescence des feuilles et participent à la redistribution des substances à l'intérieur du corps de la plante.

#### **d) L'Éthylène :**

Celui-ci est produit par toutes les parties de la plante, plus particulièrement, dans les régions apicales en croissance active et au cours de la maturation des fruits. Étant donné sa nature volatile, son transport est peu connu, mais il circule des racines vers les parties aériennes.

Une hormone gazeuse qui favorise la sénescence et la maturation des fruits.

L'équilibre entre l'auxine et l'éthylène (une hormone gazeuse), contrôle l'abscission des feuilles.

La sénescence de parties de plantes ou de plantes entières n'est pas un phénomène aléatoire mais programmé ; il en est de même d'autres aspects du développement des végétaux. La sénescence et l'abscission sont cruciales à la survie, de nombreuses plantes.

L'éthylène provoque la formation d'un crochet apical protecteur chez les plantules qui n'ont pas vu la lumière ; il inhibe l'élongation des tiges, favorise leur gonflement latéral et provoque une perte de leur sensibilité gravi tropique.

#### **e) L'Acide Abscissique :**

La synthèse de l'acide abscissique se fait essentiellement dans la partie terminale des racines. On le trouve aussi dans les feuilles, les bourgeons, les semences, les fruits et tubercules. Cette hormone circule facilement au niveau des cotylédons, des feuilles et des racines. Le transport se fait de cellule à cellule dans les parties aériennes.

L'hormone de stress, semble maintenir la dormance hivernale des bourgeons terminaux. Il peut également contrôler d'autres effets en rapport avec la dormance, dans s'autres parties de la plante.

Par l'intermédiaire de ces effets sur l'ouverture des stomates, l'acide abscissique contrôle également les échanges d'eau et de gaz entre les feuilles et l'atmosphère. De plus, il inhibe l'élongation de la tige.

### **5.1. Régulation hormonale**

Il est bien établi que les phénomènes de croissance et de développement dépendent de l'équilibre hormonal au sein de la plante. Cet équilibre est régi par :

- des rapports de concentrations,
- des gradients de concentrations.

- La régulation hormonale de la croissance et du développement s'exerce aux niveaux suivants : - division cellulaire, expansion des cellules et leur différenciation, - germination et dormance des graines et des bourgeons, - initiation des feuilles, tiges, racines, - production de grains, fruits et leur maturation, - sénescence et mortalité des organes.

- Aux hormones de croissance (IAA, GA, CK) dont les effets, à concentration normale dans la plante, entraînent la promotion de la croissance, on oppose les hormones de stress (ABA, éthylène) dont les effets, à concentration élevée, entraînent l'inhibition de la croissance.

- A même concentration dans la plante, les hormones peuvent avoir des effets très contrastés sur les différents organes, en particulier sur la partie aérienne et racinaire

## CHAPITRE 2 : RELATION PLANTE- ENVIRONNEMENT

L'environnement peut varier de différentes façons. Ainsi on constate que les migrations végétales peuvent déjà porter les plantes très loin de leur milieu d'origine dans des environnements parfois totalement opposés (plantes exotiques). Mais ce n'est pas la seule manière par laquelle l'environnement peut varier : en effet, les changements climatiques dus ou pas à l'activité humaine (réchauffement climatique, ères glaciaires, etc.).

Pour s'adapter à un nouvel environnement, la plante a besoin de le percevoir. Or les chercheurs ont déjà identifié plusieurs « sens » des plantes. Ainsi la perception de la lumière se retrouve dans la plupart des organismes végétaux. Une sorte de « toucher » existe chez certaines plantes carnivores. Les plantes posséderaient une perception de l'équilibre et peut-être du champ magnétique terrestre.

Une fois une variation dans l'environnement détectée, la plante, pour s'adapter, doit pouvoir s'en servir.

### 1- Le stress

La plante dans son environnement est exposée aux différentes contraintes biotiques ou abiotiques. La contrainte abiotique est le résultat des différentes conditions environnementales que ce soit climatiques ou édaphiques défavorables à la croissance des plantes.

La plante du fait qu'elle ne peut pas se déplacer, elle doit s'adapter à ces conditions stressantes de manière à réduire leurs impacts sur son bon fonctionnement.

On désigne par le stress toute condition extrême qui affecte l'activité physiologique de la plante : la croissance, le développement ou la productivité d'une plante.

On distingue deux types du stress : biotiques (causé par d'autre organisme vivant : ils sont nombreux et ont pour origine les virus les organismes phytophages (insectes) et les pathogènes). Et Abiotiques (environnementaux) : chimiques, climatiques, et topographiques (lié au structure de la plante elle-même). Un stress peut déclencher plusieurs réponses à plusieurs niveaux de la plante.



Les stress environnementaux sont qualifiés d'abiotiques, par opposition aux stress biotiques induits par les organismes vivants. Leur impact sur les végétaux répond de la nature des contraintes physiques engendrées, lesquelles peuvent se recouvrir partiellement.

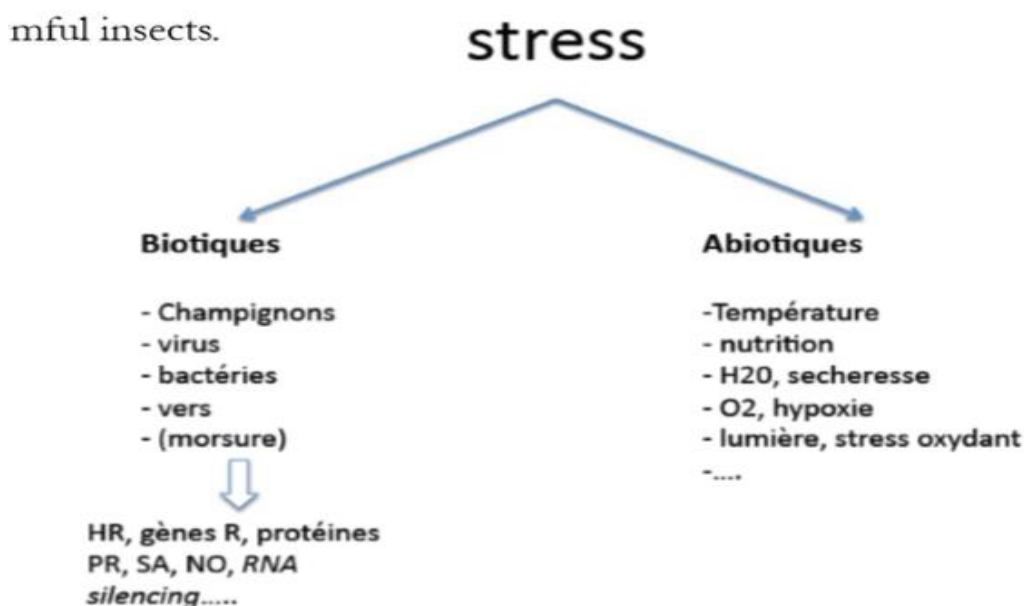


Figure 1 : Les types de stress

## 2- Adaptation des plantes aux contraintes abiotiques :

### A. Adaptation physiologique aux contraintes hydrique et saline

#### La capacité photosynthétique

La cinétique de la fluorescence chlorophyllienne est utilisée pour étudier les effets des stress abiotiques sur le rendement de la photosynthèse et principalement sur l'activité des photosystèmes PSII.

Les investigations basées sur des évaluations de la fluorescence chlorophyllienne ont prouvé que le PSII est tout à fait résistant au stress hydrique. Une grande partie du stress hydrique a été attribuée pour diriger les effets de la déshydratation sur les réactions biochimiques de la photosynthèse. Pendant que les teneurs en eau des feuilles diminuent, une diminution d'efficacité photochimique de PSII et du transport d'électron se produit. Ceci peut être dû aux dommages des centres de réaction de PSII, mais peut également être provoqué par la diminution de la capacité de transport d'électron de PSII.

La survie des plantes au manque d'eau est en partie dû à l'entretien de la capacité photosynthétique des feuilles, permettant le rétablissement rapide des plantes suite à une période de stress hydrique.

### La teneur en chlorophylle

Pour limiter les pertes en eau par évaporation et aussi l'augmentation de la résistance à l'entrée du CO<sub>2</sub> atmosphérique nécessaire à la photosynthèse, l'économie de l'eau se traduit par une turgescence relative moins affectée par le stress conduisant à une dilution de la chlorophylle. L'augmentation de la teneur en proline foliaire sous l'effet du stress suivi par un abaissement dans les teneurs en pigments chlorophylliens totaux (Chlorophylles a et b).

### La régulation stomatique

La réduction de la perte en eau par la fermeture stomatique est un moyen d'adaptation des plantes au stress hydrique. Cette diminution de la transpiration peut engendrer une réduction de la photosynthèse. Ainsi, les génotypes qui ont la capacité photosynthétique intrinsèque la moins affectée par le stress hydrique présentent une efficacité de l'utilisation de l'eau (photosynthèse/transpiration) plus élevée et une plus grande capacité de survie.

L'augmentation du nombre de stomates par unité de surface pourrait être un des facteurs de résistance au stress hydrique si elle est accompagnée par une bonne activité physiologique. L'accroissement de la densité stomatique peut augmenter l'assimilation nette du CO<sub>2</sub> et diminuer la perte en eau.

La régulation de l'état hydrique des parties aériennes de la plante par la fermeture des stomates est notamment déclenchée par un signal chimique racinaire, la molécule signal est une phytohormone, l'acide abscissique (ABA), synthétisé par les racines soumises à un stress hydrique et qui est véhiculé jusqu'aux feuilles par la sève brute. Cette régulation diffère d'ailleurs selon les espèces, leur capacité à maintenir un état hydrique presque constant étant variable.

### Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est généralement considéré comme un élément important dans la tolérance des plantes au stress hydrique. Cet ajustement implique l'accumulation, au niveau cellulaire, des sucres, d'acides aminés (exemple : la proline), d'ions ou d'autres solutés compatibles (c'est-à-dire non toxiques).

L'accumulation des osmolites permet de créer un influx d'eau dans la cellule ou tout du moins d'éviter un flux, en augmentant la force de rétention des molécules d'eau. Le maintien de cette quantité d'eau permet ainsi de conserver la turgescence nécessaire à la croissance des cellules. Il semblerait que cette accumulation d'osmolites soit liée au maintien de l'intégrité des protéines et des membranes.

Chez la plupart des végétaux, les métabolites impliqués dans cet ajustement sont assez variés. Des études menées sur l'osmorégulation indiquent que les acides aminés libres peuvent jouer un rôle significatif dans ce processus. Parmi les acides aminés pouvant être accumulés,

- La proline représente l'une des manifestations les plus remarquables des stress.

- Les sucres aussi ont été considérés par plusieurs auteurs comme des bons osmorégulateurs qui peuvent jouer un rôle important dans l'ajustement osmotique et l'adaptation des plantes au stress hydrique.
- Les composés inorganiques peuvent aussi avoir un effet dans la régulation osmotique et dans la tolérance au stress hydrique. Il semblerait même que ce type de molécule soit plus efficace que les composés organiques.

### **B. Stress oxydant**

Stress oxydatif une conséquence des stress environnementaux, comprenant le stress salin, est l'apparition du stress oxydatif, c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives d'oxygène (ROS) à des concentrations élevées, qui endommagent les structures cellulaires. Ces derniers sont à l'origine du dysfonctionnement de l'appareil photosynthétique et les autres troubles métaboliques.

La plupart d'entre eux sont des peroxydes d'hydrogène, des radicaux hydroxyles et des anions super oxyde. Des antioxydants nécessaires pour faire face au ROS et de maintenir leur concentration à faible niveau dans les cellules lors du stress.

### **C. Amélioration de la résistance aux stress environnementaux**

Le stress fait subir une perte importante d'eau au niveau des cellules, provoquant une tension entre la membrane plasmique et la paroi végétale, entraînant un dysfonctionnement de la photosynthèse, et donc une baisse de rendement, Pour y remédier la plante synthétise :

- Des osmoprotecteurs, comme la proline ou la glycine bêtaïne, qui permettent de maintenir l'équilibre d'eau des cellules végétales et son environnement extérieur ;
- Des protéines spécifiques ;
- Des acides gras afin de modifier la perméabilité de la membrane plasmique.

Les facteurs de stress abiotiques environnementaux comme la sécheresse, la salinité et les températures extrêmes sont des facteurs limitant la croissance de la plante et la productivité des cultures, Les organismes vivants dans ces habitats où ces facteurs sont prédominants développent des formes d'adaptation variées en accumulant des solutés organiques tels que les sucres, les alcools, et les acides aminés principalement la proline.

Études relatives aux mécanismes physiologiques impliqués dans la tolérance à la salinité ont montré que le maintien de la sélectivité entre le sodium et le potassium, les ajustements des métabolismes glucidiques et prolinique et l'aptitude à compartimenter les solutés accumulés sont parmi les conditions nécessaires à la survie en milieu salin.

Parmi les stratégies biochimiques il y a : Synthèse et accumulation de la proline, Accumulation de sucres.

### 3- Adaptation aux contraintes biotiques :

Les facteurs biotiques sont déterminés par la présence d'un être vivant de la même espèce ou d'espèces différentes, qui exercent une concurrence, compétition, prédation, ou un parasitisme.

#### A. Pathogenèse végétale

En pathologie végétale, un **symptôme** est la manifestation visible d'une maladie causée par une infection par des agents phytopathogènes ou d'un désordre physiologique dû à des facteurs abiotiques (toxicité, carence, etc.). Un symptôme se définit précisément par la différence entre le phénotype observé et le phénotype normal attendu dans des conditions d'environnement données.

##### ➤ Signes et symptômes

Les « **signes** » sont la présence physique externe, visible, de l'agent pathogène lui-même ou des structures qu'il a formées. Des signes facilement détectables sont par exemple :

- dans le cas d'une infection fongique les masses de mycélium et de spores observées sur les feuilles infectées. C'est le cas des urédosores rouge-brique et des téléutosores noirs de la rouille noire du blé, des spores de charbon (*Ustilago*) et des cloques blanches de rouille blanche (*Albugo*). Ces stades des agents pathogènes sont d'abord invisibles mais deviennent apparents à mesure que les spores mûrissent.
- dans le cas d'une infection bactérienne, le suintement bactérien observé par exemple dans la maladie des stries foliaires du riz due à *Xanthomonas*.

Les « **symptômes** » sont les changements visibles qui se produisent sur la plante-hôte en réponse à une infection par des agents phytopathogènes. Pour toute maladie chez une espèce de plantes donnée, il se produit une expression caractéristique des symptômes, apparaissant généralement dans une série séquentielle au cours de l'évolution de la maladie. Cette série de symptômes illustrant l'image de la maladie constitue le « syndrome de la maladie »<sup>4</sup>.

Les symptômes morphologiques peuvent être visibles sur toute la plante ou sur certains organes. On peut les classer en plusieurs types principaux<sup>5</sup> : changements de couleur, nécroses, anomalies de croissance, flétrissements, etc.

La relation entre les symptômes et les dégâts et les pertes est complexe. Des symptômes spectaculaires n'entraînent pas nécessairement des pertes importantes et, inversement, des symptômes insignifiants peuvent causer des pertes commerciales importantes.

## 1. Changement de couleur



Symptôme de chlorose sur feuille de Rubus ulmifolius/ de mosaïque jaune virale (Zucchini yellow mosaic virus) sur feuilles de courge

Les changements de couleur des tissus végétaux sont un symptôme courant des maladies des plantes. Ils affectent principalement les feuilles, mais aussi les fleurs, les fruits, les tiges et les racines. Le plus souvent, ils sont dus à un manque de chlorophylle, qui entraîne le jaunissement des tissus normalement verts, du fait de la prédominance d'autres pigments (carotène, xanthophylles). Comme on peut l'observer dans le cas de maladies virales comme celle de la mosaïque jaune du navet, ou d'un échec de la formation de la chlorophylle.

Une telle répression de la couleur des feuilles peut être totale ou partielle. Lorsqu'elle est totale, elle est connue sous le nom d'albinisme. Cependant, la répression partielle, la plus courante, produit une forme de chlorose.

Des taches de tissu vert clair ou vert foncé alternant avec des zones chlorotiques ou jaunâtres sont décrites comme une mosaïque, symptôme causé par de nombreux virus végétaux. En fonction de l'intensité et du motif de la décoloration, les mosaïques sont qualifiées différemment. Des taches irrégulières de zones claires et sombres, aux limites diffuses, prennent le nom de marbrure. Lorsque les limites de taches sont nettement définies, on parle de panachure. Les alternances de taches de couleurs différentes peuvent aussi former des motifs variés : striures, arabesques, mouchetures, taches annulaires, etc. Les taches annulaires, que l'on observe par exemple dans le cas des taches annulaires nécrotiques du gazon, sont des masses circulaires chlorotiques avec un centre vert.

La chlorophylle peut également se développer dans des tissus qui en sont normalement dépourvus, provoquant un symptôme de virescence. Ainsi, le tissu généralement blanc ou coloré devient vert. C'est notamment le cas des organes floraux transformés en feuilles vertes.

L'anthocyanose est due au surdéveloppement de l'anthocyane et entraîne l'apparition d'une coloration rougeâtre ou violacée. Les changements de couleur peuvent également avoir lieu dans les fleurs. Un exemple est celui des tulipes affectées par le virus de la panachure de la tulipe.

## 2. Nécrose

La « nécrose » est causée par la mort de cellules végétales. Le tissu végétal affecté vire généralement au brun et au noir. Les symptômes nécrotiques apparaissent souvent sur une zone réduite, par exemple sous forme de taches nécrotiques sur les feuilles, mais ils peuvent s'étendre à des organes dans n'importe quelle partie de la plante, tant dans les tissus verts ou les tissus ligneux, que dans les fruits et les organes de réserve<sup>10</sup>, voire se généraliser à toute la plante.



Les nécroses affectant les tissus végétatifs se présentent différemment selon la nature des symptômes et le type de tissu vert. Sur les feuilles, on peut observer des taches nécrotiques parfois de quelques millimètres de diamètre, qui peuvent entraîner des perforations par suite de la chute des tissus morts. On parle alors de « feuilles criblées » comme dans la maladie criblée des arbres fruitiers.

## 3. Dépérissement

La nécrose des tissus ligneux entraîne souvent divers types de symptômes de dépérissement, ou dépérissement terminal<sup>14</sup>, terme qualifiant la nécrose d'une pousse à partir de son sommet, ou de la cime d'un arbre, qui s'étend ensuite vers la base. Lorsque ce symptôme s'étend à un peuplement forestier, on parle de « dépérissement forestier ».



Lorsque les tissus ligneux sont malades, ils peuvent exsuder différents types de substances. Lorsque l'exsudat est gommeux, le symptôme est appelé « gommose », alors qu'il s'agit de

« résinose<sup>15</sup> » lorsqu'il est résineux. Si l'exsudat n'est ni gommeux, ni résineux, il est décrit comme un « saignement ».

#### 4. Pourriture



La mort des cellules dans les organes de réserve (tubercules, bulbes, etc.) se termine par une décomposition ou une décomposition appelée « pourriture ». Les pourritures peuvent être dues à des champignons ou à des bactéries. Deux types de pourriture sont identifiés dans ces organes : « pourriture sèche » et « pourriture humide ».

Les pourritures molles (humides) sont celles dont l'agent pathogène décompose très rapidement les parois des cellules-hôtes, libérant leur contenu (cytoplasme). L'organe devient pâteux ou pulpeux et une odeur nauséabonde se développe souvent en raison de la colonisation par des envahisseurs secondaires. De nombreux espèces de champignons et de bactéries provoquent des pourritures molles sur différents fruits et légumes. Les champignons des genres *Botrytis*, *Rhizopus*, et les bactéries gram-négatives des genres *Erwinia*, *Pectobacterium* et *Pseudomonas*, sont des exemples d'agents pathogènes qui provoquent fréquemment des pourritures molles.

Dans une pourriture sèche, l'organe de réserve devient dur et sec. Les champignons pathogènes progressent plus lentement à l'intérieur des tissus végétaux, la perte d'eau est rapide. C'est le cas par exemple de la pourriture fusarienne des bulbes de glaïeuls causée par *Fusarium oxysporum* f. *gladioli*. Dans certaines maladies, les organes infectés deviennent ratatinés, plissés et coriaces. Lorsque la pourriture sèche atteint ce stade on parle de « momification ».

#### 5. Croissance anormale

De nombreux symptômes de maladie résultent de changements du mode de croissance chez les plantes malades. Ces changements peuvent être causés soit par une croissance réduite (atrophie), soit par une croissance excessive (hypertrophie).

L'atrophie ou nanisme se manifeste par une taille inférieure à la normale des plantes, ou parties de plantes. Le nanisme peut être un symptôme secondaire à des symptômes primaires qui peuvent

être consécutifs à des causes variées biotiques (oomycètes, champignons, nématodes, virus, viroïdes et phytoplasmes) ou abiotiques (carences, toxicité par herbicides, environnement, etc.).

L'hypertrophie ou gigantisme peuvent résulter d'une croissance excessive soit des feuilles et des fruits, soit des tiges et des racines. Cela peut être dû à une augmentation excessive du nombre de cellules produites (hyperplasie), soit à l'augmentation anormale de la taille des cellules végétales (hypertrophie), entraînant dans les deux cas un surdéveloppement de la taille des plantes ou des organes végétaux

## 6. Flétrissement.



Le flétrissement, ou flétrissure, est dû à la perte de turgescence des tissus végétaux entraînant l'affaissement et la chute de parties de la plante. C'est un symptôme courant dans le cas des maladies dont l'agent pathogène, ou les métabolites toxiques qu'il produit, affecte les tissus vasculaires de la plante-hôte. C'est le cas des maladies appelées « trachéomycoses » et « trachéobactérioses ».

L'interférence dans le transport de l'eau provoquée par l'infection de ces agents pathogènes vasculaires conduit au flétrissement. Contrairement au flétrissement dû à une faible humidité du sol, le flétrissement dû à l'activité de ces agents pathogènes ne peut être surmonté en irriguant les plantes. Les plantes infectées finissent par mourir.

### **B. Mécanismes de défense des plantes**

On distingue deux types de défenses :

- **Défense passive** : Correspond à un processus constitutif, constant dans le temps
- **Défense active** : Induite lors d'un phénomène d'infection, de blessure

Chacune de ces défenses peut être divisées en 2 grands groupes de défense :

- **Défense chimique** : altère la croissance du pathogène
- **Défense structurale** : Renforcement des barrières aux pathogène



## ❖ Défense passive

### 1. Les métabolites secondaires

Les plantes sont riches en métabolites secondaires (métabolites pas forcément nécessaire à la plante). Ces métabolites peuvent être toxique pour le pathogène. On distingue plusieurs familles de métabolites secondaires :

- Composés phénoliques (dérivés de la désamination de la phénolphtaléine) : Ces acides phénoliques peuvent se complexer entre eux pour former des tanins.
- Alcaloïdes : Caféine, cocaïne, nicotine

La relation entre la présence des métabolites secondaires et la présence du pathogène n'a pas été spécifiquement montré. *Exemple* : La résistance du bulbe d'oignon face à *Colletotrichum circirans* grâce à la synthèse dans les écailles de deux composés phénoliques : Catéchol et l'acide protocatéchique. Ces composés de défense sont stockés de façon non-toxique dans la plante. L'attaque du pathogène, en cassant les cellules, met en contact le composé et une enzyme qui va le déglucosyler, on obtient alors un aglycone toxique pour le pathogène.

### 2. Les protéines toxiques

Des protéines antifongiques sont sécrétées lors de la germination Ces protéines inhibent les activités enzymatiques du pathogène, ce qui inhibe ainsi la croissance, et peut également détruire la paroi, ou encore inhiber la réplication des virus. Certaines de ces protéines se retrouvent aussi en défense active. Les notions actif/passif sont floues, soit un même gène est exprimé à des niveaux différents, soit ce sont des gènes répliqués ayant une régulation différente

## ❖ Défense active

### 1. Modification de la paroi

La première réponse au pathogène est la formation d'une papille :

Ce nouveau matériel pariétal peut être constitué de callose, lignine, La plante reconstruit de la paroi avec des éléments chimiquement différents en espérant que le champignon ne possède pas l'enzyme pour l'hydrolyser. Dans le cas des blessures, on a aussi la formation de papilles. On sait que le processus est actif, mais on doute de sa spécificité.

### 2. La réaction d'hypersensibilité

C'est une nécrose rapide des cellules entourant le point d'infection, ce qui limite le développement du pathogène. **Suicide cellulaire** On a la production de nombreux radicaux libres, donc une augmentation du métabolisme oxydatif. Cette hypersensibilité va s'accompagner de l'accumulation de composés toxiques ainsi que d'un épaissement de la paroi, des modifications membranaires qui vont empêcher le développement du pathogène.

### 3. Les phytoalexines

Les phytoalexines sont des métabolites secondaires lipophiles de faible poids moléculaire, et qui sont produites suite à l'interaction avec le pathogène.

La synthèse des phytoalexines est très rapide (12 à 24h après l'infection), dans le cas d'une interaction incompatible. Dans le cas d'une interaction compatible, les phytoalexines sont trop lentes pour stopper le développement du pathogène.

### 4. Les protéines de défense

On les a caractérisées en faisant des extraits protéiques d'une plante saine, et une plante parasitée.

#### c. La transduction du signal pathogène

##### 1. Reconnaissance locale

Quand on a la reconnaissance, on observe l'ouverture de canaux ioniques, ce qui induit un changement de potentiel membranaire, avec l'induction de messagers secondaires. On a d'autre part un stress oxydatif, qui correspond à la production d'O<sub>2</sub><sup>-</sup> et d'H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Cela génère des interactions au niveau de la paroi et permet la consolidation de celle-ci. Ce stress induit aussi une activité phospholipase, qui hydrolyse les lipides membranaires, ce qui conduit à la production d'acide jasmonique, qui active des gènes de mécanismes de défense au niveau du noyau. Cette poussée oxydative doit être régulée, car si elle est trop forte, on a une hypersensibilité, avec des nécroses ponctuelles, qui peuvent induire la mort de la plante.

##### 2. Résistance systémique

Les cellules ne se défendent pas de façon individuelle, une cellule blessée peut envoyer ces messages secondaires aux autres cellules saines.

##### a. *Résistance à la blessure*

Les réseaux de signalisation sont plus ou moins les mêmes qu'à l'attaque d'un herbivore. On a la production de ces inhibiteurs de protéines qui agissent contre les enzymes d'hydrolyses et s'accumulent aussi dans les feuilles saines.

Quand la plante est blessée, il y a synthèse d'un oligopeptide qui se déplace dans la plante : la systémine. Cette systémine se déplace très vite, comme le saccharose. On a un transport par le phloème. On a pu caractériser le gène codant pour la systémine. Ce gène est long, pourtant la systémine est un petit peptide. De ce fait, la protéine issue de ce gène est appelée prosystémine. Une enzyme couperait la prosystémine pour en faire de la systémine plus petite (16aa) quand la plante est blessée, ce qui permet un transport plus rapide. On a transformé le gène avec un promoteur fort. Quand on blesse la plante, on a une réaction de défense très importante. Si on transforme le gène pour qu'il y ait une sous-expression, on a une baisse de la défense. La prosystémine est nécessaire à la réponse

dans toute la plante. Cette systémine n'est pas le messager final qui induit la défense. C'est l'acide jasmonique. On a alors deux cas :

- L'acide jasmonique active directement les défenses si la cellule est blessée
- La systémine active la phospholipase, ce qui induit la production d'acide jasmonique, qui active les défenses de la cellule

### ***b. Résistance acquise aux pathogènes***

Il existe une défense qui dure dans le temps " pseudovaccination ". On parle de résistance systémique acquise (**SAR**). Elle protège la plante contre le pathogène. Ce mécanisme de défense va avoir un large spectre d'action. Si on greffe à une plante possédant une SAR pour un pathogène, un greffon qui n'en possède pas, et que l'on injecte un pathogène, le greffon se défend bien. **On a passage de la SAR à travers le greffon.** Le messager de la SAR est **l'acide salicylique**. Cette molécule peut induire des mécanismes de défense chez la plante, au même titre que l'acide jasmonique. On a eu confirmation avec l'étude de mutants qui ne développent pas de SAR, ils ont un déficit dans la production d'acide salicylique. On a pu transformer des plantes, avec des enzymes détruisant l'acide salicylique, résultat elle n'avait pas de résistance acquise. Quand on a un greffon très haut, l'acide salicylique ne peut pas parvenir à la cyme de l'arbre. Alors l'acide salicylique n'emprunte pas les tissus conducteurs, mais **il existe une forme gazeuse de cet acide : le méthyl-salicylate**. Ainsi la plante peut émettre de l'acide salicylique à son environnement proche par voie gazeuse. Ce qui amène à de nouvelle voie de recherche la communication entre les plantes.

**SAHLA MAHLA**  
المصدر الأول للطالب الجزائري



## **CHAPITRE 3 : RELATION PLANTE-MICROORGANISME**

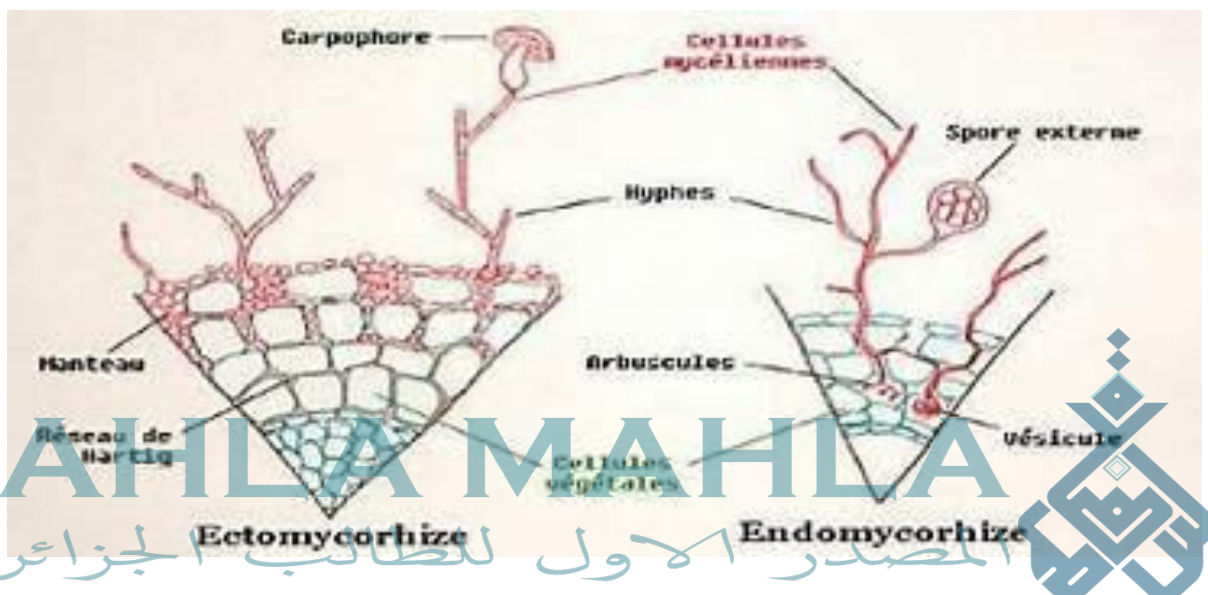
### **1- Introduction sur la symbiose racinaire**

La symbiose est une association réciproquement bénéfique entre deux organismes, qui souvent s'établie 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.

### **2- Les types de symbiose racinaire**

#### **a- La symbiose mycorhizienne**

Les mycorhizes résultent d'une union durable basée sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Elles constituent des composants essentiels dans la relation sol-plantes-microorganismes. En effet, certaines espèces végétales ne peuvent croître normalement sans s'associer à un partenaire fongique.



La diversité végétale est entre 220000 et 420000 espèces des plantes terrestres. Après examen de plus de 10000 espèces, en majorité des angiospermes, des structures mycorhiziennes ont été observées chez 86% d'entre elles.

Le nouvel organe mixte de l'association intime de la plante hôte et du champignon mycorhizien et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose. Les racines de plus de 80% des espèces de plantes vasculaires présentent ou sont susceptibles de présenter des structures mycorhiziennes au sein de leur système racinaire. La présence de mycorhizes est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les Brassicaceae , les Caryophyllaceae , les Cyperaceae , les Juncaceae , les Chenopodiaceae et les Amaranthaceae qui présentent très peu d'associations mycorhiziennes. Leur impact est primordial dans tout ou partie du cycle de la plante, surtout, mais non exclusivement, pour la nutrition. Le champignon profite des ressources carbonées synthétisées par la plante via la photosynthèse et qui sont indispensables à son métabolisme et à sa fructification. En retour, les hyphes fongiques améliorent la nutrition hydrique et

minérale du plan te hôte grâce à l'augmentation du volume de sol prospecté et à la production de divers enzymes extracellulaires (protéinases, phosphatases, etc.) susceptibles de mobiliser des éléments nutritifs à partir de composés complexes du sol.

#### - Les principaux types de symbioses

##### • Les ectomycorhizes

(Du grec ektos: à l'extérieur) où les champignons se développent essentiellement autour de la racine, en formant un manchon mycélien (le manteau) à partir de se développer des hyphes qui s'insèrent entre les cellules corticales de la racine (réseau de Hartig). Ce type d'association est principalement représenté chez les essences forestières des régions tempérées, méditerranéennes et boréales, mais il a été également décrit chez quelques espèces tropicales.

##### • Les endomycorhizes

(du grec endon: à l'intérieur) sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales. Sur rencontre:

Ces associations doivent leur nom aux structures fongiques résultant des hyphes intracellulaires qui se ramifient intensément à l'intérieur des cellules du cortex racinaire pour ancien des structures appelées arbuscules. Ces hyphes peuvent former des vésicules (Bonfante-Fasolo, 1984).

##### • Les ecto-endomycorhizes

Caractérisées à la fois par la présence du manteau mycélien et le développement d'hyphes inter et intracellulaires. Elles se rencontrent chez les Arbutacées, les Monotropacées et sont formées par des Basidiomycètes.

##### b- La symbiose fixatrice d'azote

Les bactéries de la famille des rhizobiacées peuvent infecter les racines des légumineuses entraînant la formation de structures appelés nodosités ou nodules. Par ces nodules, la plante hôte (la légumineuse) offre un micro habitat exceptionnellement favorable à la bactérie tout en lui procurant des substrats carbonés provenant de la photosynthèse. Le processus de la fixation, lui-même, consiste en la réduction de l'azote atmosphérique  $N_2$  sous forme ammoniacale. Cette réaction est catalysée par un complexe enzymatique appelé Nitrogénase d'origine bactérienne. Cette association à bénéfice réciproque entre la légumineuse et les bactéries est appelée symbiose fixatrice de l'azote atmosphérique.

Le site de fixation symbiotique est le nodule, le seul organe localisé sur la racine qui fonctionne pour la survie des bactéries et l'activité de la Nitrogénase. La formation des nodules est le résultat d'un dialogue moléculaire entre le micro symbionte et la plante hôte.

L'interaction commence avec la colonisation de jeunes poils absorbants par les rhizobia et un échange de molécules signales. 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-chitoooligosaccharides (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 qui traverse d'abord le poil absorbant et se ramifie ensuite dans les cellules corticales guidant ainsi les bactéries vers les couches cellulaires intérieures.

Simultanément à l'infection des poils absorbants, certaines cellules du cortex interne se différencient et se divisent à plusieurs reprises, formant un primordium nodulaire. Quand les cordons d'infection atteignent le primordium, certaines cellules arrêtent de se diviser et entrent dans des cycles répétés d'endoréplication

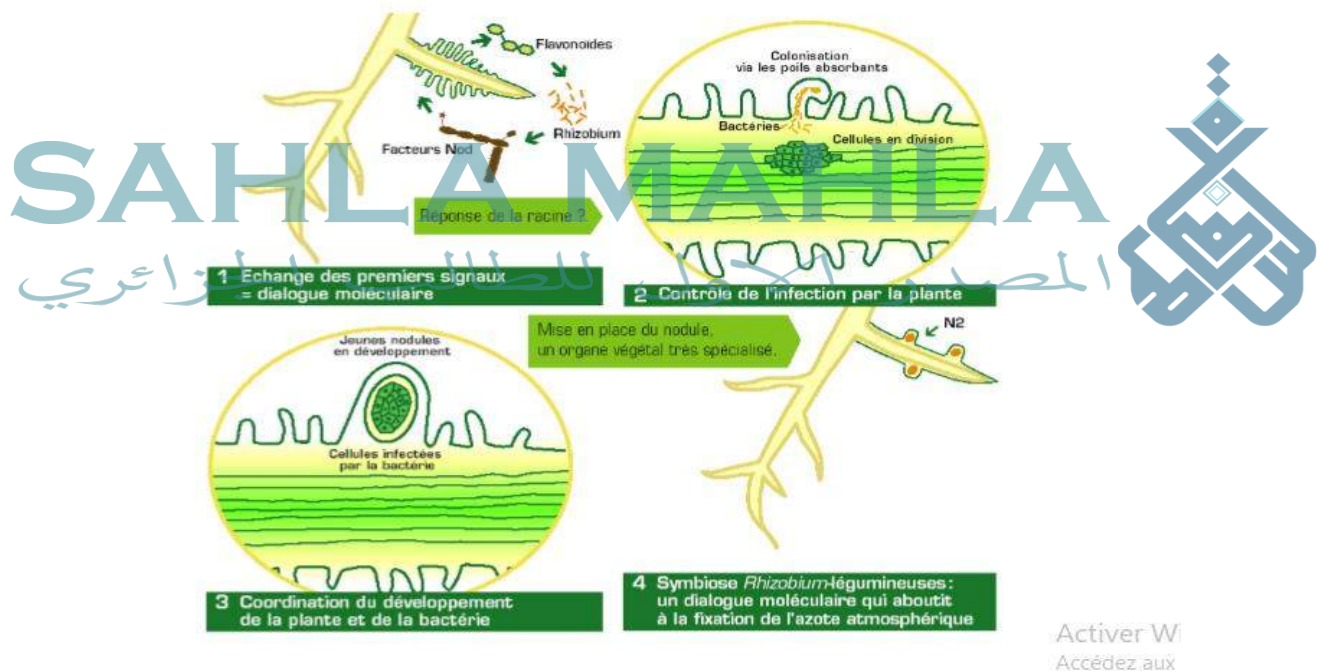


Figure : Dialogue moléculaire entre la plante et la bactérie lors de la mise en place d'une association symbiotique fixatrice d'azote.

### 3- Intérêt de la symbiose dans l'environnement

Utilisées en rotation ou en association dans les systèmes de culture, les légumineuses apportent une certaine contribution en azote en fixant et en intégrant une partie de l'azote

atmosphérique. Les résidus des légumineuses sont plus riches en azote et contribuent à enrichir le sol en cet élément. Les cultures succédant aux légumineuses peuvent aussi bénéficier indirectement de l'azote fixé par l'entremise des résidus laissés par la légumineuse.

Il est maintenant bien établi que les précédentes légumineuses augmentent généralement les rendements des cultures non fixatrices d'azote mais cet apport d'azote atmosphérique n'explique pas toujours les rendements souvent très élevés des cultures succédant aux légumineuses. D'autres effets bénéfiques des légumineuses semblent intervenir dans l'accroissement des rendements,

L'effet bénéfique des rotations est l'amélioration des propriétés physiques et biologiques des sols et à la capacité de quelques légumineuses à solubiliser des phosphates de calcium et le phosphore par leurs exsudats racinaires.

Les légumineuses non cultivées, en plus de leur contribution à la fixation symbiotique de l'azote, constituent un potentiel de reforestation et de contrôle de l'érosion des sols. Des associations symbiotiques avec ces légumineuses peuvent même fournir un couvert végétal pour les terres dégradées.

