

Caractéristiques morphologiques, anatomiques et physiologiques de tolérance à la sécheresse du pêcher, du poirier et du pommier

Mounir Denden¹
Béchar Ben Tiba²
Wassila Hlaoua¹

¹ Laboratoire d'agronomie,
Institut supérieur agronomique,
40-42 Chott-Mariem,
Tunisie
<dendenmounir@yahoo.fr>

² Laboratoire de botanique
et de phytoécologie,
Institut supérieur de biotechnologie
de Monastir,
2, rue Ibn Arafa, 4021 - Kalaa Sghira,
Tunisie
<btifredj@yahoo.fr>

Résumé

Trois espèces arboricoles – le pêcher, le poirier et le pommier – ont été retenues pour déterminer leur tolérance à la sécheresse à partir de leurs caractéristiques morphologiques, anatomiques et physiologiques. Cette étude montre que le pommier est une espèce exigeante en eau alors que le pêcher et le poirier le sont moins et apparaissent plus tolérants à la sécheresse.

Mots clés : malus ; *Prunus persica* ; Pyrus ; résistance à la sécheresse ; stomate ; transpiration.

Thèmes : climat ; métabolisme ; productions végétales.

Abstract

Morphological, anatomical and physiological characteristics of tolerance to drought for peach, pear and apple trees

Peach, pear and apple trees were selected to determine their tolerance to drought on the basis of their morphological, anatomical and physiological characteristics. This study showed that apple tree is a water demanding species whereas peach and pear are less water demanding and more drought-tolerant.

Key words: drought resistance; malus; *Prunus persica*; pyrus; stomata; transpiration.

Subjects: climate; metabolism; vegetal productions.

L'eau, élément précieux, n'est pas toujours disponible en quantité suffisante pour les plantes qui poussent en régions arides et semi-arides. Ainsi, le peuplement végétal naturel est classé, selon les exigences en eau des espèces, en trois types distincts : les plantes hygrophytes adaptées au bioclimat humide, les mésophytes aux bioclimats subhumide à semi-aride et les xérophytes au bioclimat aride. Pour Levitt (1980), les xérophytes sont divisées en fait en deux groupes : d'une part, les éphémérophytes désertiques qui ne développent aucun mécanisme de résistance à la sécheresse et dont l'adaptation se manifeste par le développement d'un cycle végétatif court, limité à la période la moins sèche de l'année ; d'autre part, les xérophytes physiologiquement actives qui résistent à la sécheresse par des transformations

physiologiques, biochimiques, morphologiques, et anatomiques. Elles évitent la déshydratation de leur tissu par le maintien d'un potentiel hydrique élevé (Boyer, 1983 ; Dias Da Silva, 1990), la réduction des pertes d'eau transpiratoire (Girona *et al.*, 2002) par l'épaississement de la cuticule (Rejeb, 1992), l'augmentation de la pubescence (Monneveux, 1989), le développement d'un système racinaire puissant, l'enroulement des feuilles, l'enfoncement des stomates dans l'épiderme, la transformation des feuilles en aiguilles et ou écailles ou encore en épines (Heller, 1978) et la diminution de la conductance stomatique (Girona *et al.*, 2002).

Les espèces végétales cultivées, tolérantes à la sécheresse, résistent à la sénescence par l'acquisition de certaines caractéristiques génotypiques d'adaptation. Dans cette étude, nous avons cherché à

extérioriser ces manifestations, en comparant les caractéristiques morphologiques et anatomiques d'adaptation à la sécheresse de trois espèces végétales très cultivées en Tunisie.

Matériel et méthode

Matériel végétal

Trois espèces arboricoles sont retenues dans cette étude : le pêcher, le pommier et le poirier. Pour chaque espèce, trois arbres âgés de 2 ans sont utilisés. Les caractéristiques des espèces et les hauteurs des plantes à la plantation sont reportées dans le *tableau 1*.

Milieu de culture

L'essai a été conduit sous un abri recouvert de polyéthylène simple paroi. Les arbres sont cultivés dans des pots en plastique de 24 cm de diamètre et 26 cm de hauteur, remplis de tourbe. La tourbe noire utilisée renferme 90 % de matière organique et a une capacité de rétention de l'eau de 60 à 70 %. Les plantes sont maintenues dans des conditions hydriques non limitantes.

Mesures effectuées

Densité stomatique

Les espèces utilisées sont de type hypostomatiques. Les stomates sont localisés sur la face inférieure des feuilles. La densité stomatique (nombre de stomates par millimètre carré) est obtenue à partir des impressions épidermiques foliaires extraites par un ruban adhésif incolore et collées sur une lame. Le comptage des stomates se fait au microscope sur des lamelles graduées en millimètres. La densité stomatique a été déterminée sur trois plantes de chaque espèce et pour chaque plante, trois mesu-

res sont relevées à partir d'une feuille moyennement âgée pour obtenir une valeur moyenne représentative.

Longueur de diffusion stomatique

La mesure a été effectuée au microscope (Nikon 104) muni d'un oculaire gradué en micromètre (μm). Des coupes minces des feuilles ont été préparées et leur contenu cellulaire a été détruit par l'hypochlorite de sodium. Les coupes ont subi une double coloration par le carmin aluné et le vert d'iode pour distinguer les différentes cellules. Pour chaque espèce, trois plantes ont été utilisées et, pour chaque plante, la longueur de diffusion stomatique ou la longueur de l'ostiole a été mesurée en moyenne sur cinq coupes.

Résistance stomatique

Parlange et Waggoner (1970) ont développé l'équation suivante pour calculer la résistance stomatique des pores elliptiques des stomates :

$$R_s = [L/\pi cb + \text{Log}_e(4c/b)/\pi c] 1/D_y n$$

Avec :

- R_s : résistance stomatique (s/m) ;
- c : demi-longueur du pore stomatique (m) ;
- b : demi-largeur du pore stomatique (m) ;
- L : longueur de diffusion du pore (longueur de l'ostiole) (m) ;
- n : densité stomatique (nombre de stomates par m^2) ;
- D_v : diffusivité de vapeur d'eau dans l'air (m^2/s).

Les plantes sont exposées à plusieurs intensités lumineuses et pour chaque intensité, on prélève des fragments épidermiques pour déterminer au microscope, les dimensions des pores stomatiques (dimensions des ouvertures stomatiques).

Longueur vaisseaux-cuticule et épaisseur de la cuticule

Les mêmes préparations appliquées pour la détermination de la longueur de diffu-

sion stomatique ont été utilisées. Pour chaque espèce, trois plantes sont retenues et pour chaque plante cinq coupes sont observées au microscope (Nikon 104).

Transpiration cuticulaire

Les plantes sont placées durant plusieurs minutes dans une chambre noire à l'obscurité totale pour empêcher toute transpiration stomatique. Pour éviter l'évaporation de l'eau du substrat de culture, les pots sont enveloppés dans du plastique. Par différences de pesées rapportées à l'intervalle de temps utilisé et à la surface foliaire de la plante, on obtient les pertes d'eau transpiratoires cuticulaires.

Transpiration stomatique

Les plantes sont soumises à des intensités lumineuses variables. La source lumineuse (projecteur thermique 100 W) peut coulisser le long d'un support et être fixée à des positions différentes. Pour chaque position (hauteur), trois plantes de la même espèce végétale reçoivent durant une heure une intensité lumineuse bien déterminée. Ainsi, par différence de poids projetée à la surface foliaire, on peut déterminer la transpiration stomatique de chaque espèce et pour chaque intensité lumineuse.

Mesure du rayonnement

L'intensité lumineuse a été mesurée à l'aide d'une photopile (LI 1600) et exprimée en micromoles de photons par mètre carré et par seconde ($\mu\text{ moles}/\text{m}^2/\text{s}$).

Résultats

Épaisseur de la cuticule et transpiration cuticulaire

L'épaisseur moyenne de la cuticule est de $0,48 \pm 0,06 \mu\text{m}$ et $0,5 \mu\text{m}$ respectivement chez le pêcher et le poirier. Le pommier a

Tableau 1. Identification et hauteur moyenne des arbres ; épaisseur de la cuticule (μm).

Table 1. Identification and mean height of the scions; mean thickness of the cuticle (μm).

Espèce	Variété	Porte-greffe	Hauteur moyenne des plantes (cm)	Arbre 1	Arbre 2	Arbre 3	Moyenne
Pêcher	Spring Crest	GF 677	59,9	0,5	$0,45 \pm 0,11$	0,5	$0,48^a \pm 0,06$
Poirier	Meski Ahrech	BA 29	91,8	0,5	0,5	0,5	$0,5^a$
Pommier	Lorka	MM 106	99,4	0,5	$0,35 \pm 0,13$	$0,4 \pm 0,1$	$0,36^a \pm 0,12$

Les valeurs moyennes ayant la même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan au seuil 1 %. Le poirier n'a pas montré une variation de son épaisseur cuticulaire.

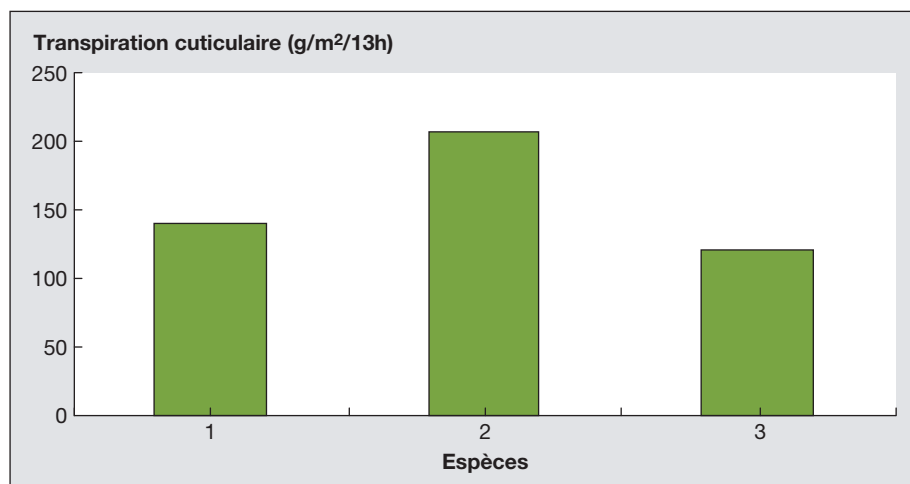


Figure 1. Transpiration cuticulaire.

Figure 1. Cuticular transpiration.
1 : pêcher ; 2 : pommier ; 3 : poirier.

l'épaisseur la plus faible : elle est de $0,36 \pm 0,12 \mu\text{m}$ (tableau 1). En revanche, la transpiration cuticulaire (figure 1) la plus élevée est observée chez le pommier et la plus faible chez le poirier. Les différences entre les épaisseurs moyennes de la cuticule sont de $0,02 \mu\text{m}$ entre le poirier et le pêcher, $0,12 \mu\text{m}$ entre le pêcher et le pommier, et $0,14 \mu\text{m}$ entre le poirier et le pommier, mais ne sont pas significativement différentes. Les différences entre les transpirations cuticulaires horaires moyennes, calculées sur 13 heures, sont de 21 g/m^2 entre le pêcher et le pommier et 86 g/m^2 entre le pommier et le poirier. L'augmentation de l'épaisseur cuticulaire n'est pas proportionnelle à la diminution de la transpiration cuticulaire.

Longueur vaisseaux-cuticule

La longueur depuis les vaisseaux jusqu'à la cuticule représente le trajet parcouru par l'eau pour passer à l'air extérieur par

la voie de la transpiration stomatique ou par la voie de la transpiration cuticulaire. Lorsque le trajet est long, l'eau trouve une résistance plus élevée pour sortir à l'air extérieur. La longueur la plus faible est de $7,4 \pm 1,2 \mu\text{m}$ (chez le pommier) et la plus élevée est chez le poirier de $9,6 \pm 1,9 \mu\text{m}$ (tableau 2). La différence entre ces deux valeurs limites est de $2,2 \mu\text{m}$ ou de 23 %. La différence observée la plus faible entre les longueurs les plus proches (pêcher et pommier) est de $0,73 \mu\text{m}$ ou 9 %.

Résistance stomatique et transpiration stomatique

La densité stomatique moyenne est de 131 chez le pêcher, 127 chez le poirier et 330 chez le pommier (tableau 2). Les deux espèces pêcher et poirier ont des densités stomatiques moyennes très proches, le pommier présentant une densité stomatique moyenne significativement plus élevée que celles des deux autres espèces.

Au cours de la transpiration stomatique, la vapeur d'eau passe des chambres sous-stomatiques, à l'air extérieur en parcourant la longueur de l'ostiole (la longueur de diffusion stomatique). Celle-ci dépend de l'espèce végétale. Elle est de $1,9$ et de $2,0 \mu\text{m}$ respectivement pour le pêcher et le poirier alors que pour le pommier, elle est plus faible ($1,3 \mu\text{m}$) (tableau 2).

Le pommier a une densité stomatique élevée et une longueur de diffusion de vapeur d'eau courte, sa résistance stomatique étant alors plus faible que celles des deux autres espèces. La figure 2 montre qu'aux faibles éclairissements, le poirier présente la résistance stomatique la plus élevée alors qu'aux forts éclairissements, les valeurs du pêcher sont légèrement plus élevées. Le pommier montre les valeurs les plus faibles pour toutes les intensités d'éclairissement. Pour les trois espèces, la résistance stomatique est dépendante de la lumière.

Pour les trois espèces, la figure 2 fait apparaître que la transpiration stomatique varie en fonction de la lumière. Aux faibles éclairissements, le poirier a la transpiration stomatique la plus faible et aux forts éclairissements (à partir de $440 \mu\text{moles de photons/m}^2/\text{s}$) c'est le pêcher qui donne les valeurs de transpiration stomatique les plus faibles. Sur toute la gamme lumineuse utilisée, le pommier a la transpiration la plus élevée ; elle dépasse largement celles des deux autres espèces ; cette espèce est consommatrice d'eau. À l'intensité lumineuse moyenne $327 \pm 173 \mu\text{moles de photons/m}^2/\text{s}$, les transpirations stomatiques moyennes sont très faibles pour le pêcher et le poirier ($44 \pm 6,63 \pm 40$ respectivement) et beaucoup plus élevées $574 \pm 637 \text{ g/m}^2/\text{h}$ pour le pommier. Dans les mêmes conditions de cette expérience, le pommier a présenté des déperditions hydriques transpiratoires plus élevées que celles du pêcher et du poirier.

Tableau 2. Longueur moyenne des vaisseaux jusqu'à la cuticule (μm), densité stomatique moyenne (nombre de stomates par mm^2) et longueur moyenne de diffusion stomatique (μm).

Table 2. Mean length from vessels to cuticle (μm), mean stomatal density (number of stomata per mm^2), mean length stomatal diffusion (μm).

Espèce	Longueur moyenne des vaisseaux jusqu'à la cuticule (μm)	Densité stomatique moyenne (nombre de stomates par mm^2)	Longueur moyenne de diffusion stomatique (μm)
Pêcher	$8,1^a \pm 2,0$	$131^a \pm 15$	$1,9^a \pm 0,3$
Poirier	$9,6^b \pm 1,9$	$127^a \pm 6$	$2,0^a \pm 0,4$
Pommier	$7,4^a \pm 1,2$	$330^b \pm 13$	$1,3^b \pm 0,3$

Les moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement selon le test de Duncan au seuil 1 %.

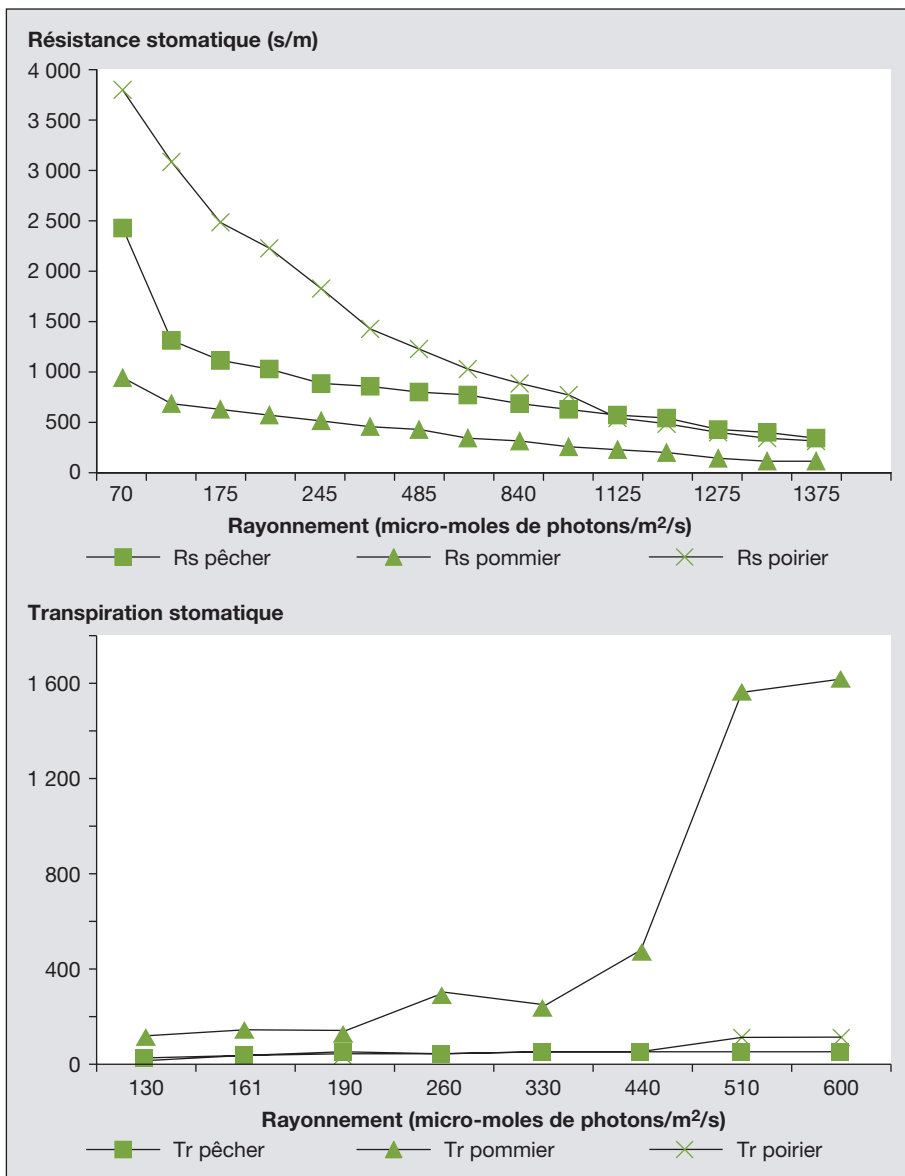


Figure 2. Variation de la résistance stomatique et de la transpiration stomatique ($g/m^2/h$) en fonction de la lumière.

Figure 2. Variation of stomatal resistance and stomatal transpiration ($g/m^2/h$) with shortwave radiation.

Discussion et conclusion

La plante vasculaire est toujours placée dans un compromis entre la photosynthèse et la transpiration. Pour élaborer la matière sèche, la plante perd d'une façon concomitante l'eau par la transpiration. Dans les régions déficitaires en eau de pluie, pour ajuster le niveau de la production agricole aux besoins en eau, il est impératif de pratiquer l'irrigation. Néanmoins, les ressources en eau sont limitées

et les demandes sont sans cesse en augmentation parallèlement aux superficies croissantes des espèces cultivées. Ainsi, un des aspects de la recherche est attaché à la détermination des variétés performantes adaptées ou tolérantes à la sécheresse, capables d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau en cultures irriguées ou sèches. Physiologiquement, la diminution de l'eau dans le sol se manifeste par une régulation stomatique dans les feuilles (Clavet, 2000) caractérisée par une diminution de la conductance stomatique (Girona *et al.*, 2002 ; Pervical *et al.*, 1998) qui se fait évidemment aux dépens

d'autres processus physiologiques comme la photosynthèse (Shagguan *et al.*, 2000). Face à la sécheresse, les plantes qui tolèrent le manque d'eau, résistent à la sénescence et ajustent leur production aux conditions du milieu. Mettant à profit cette forme d'adaptation, il n'est pas nécessaire d'apporter toute l'eau d'irrigation exigée par les cultures. Parmi les trois espèces étudiées, le pommier paraît une espèce exigeante en eau, ses caractéristiques anatomiques comme l'épaisseur de la cuticule, la longueur vaisseaux-cuticule, la densité stomatique et la longueur de diffusion favorisant une transpiration élevée. En revanche, le pêche, présente des caractéristiques anatomiques représentées par l'épaisseur de la cuticule, la longueur vaisseaux-cuticule, la densité stomatique et la longueur de diffusion qui réduisent les pertes d'eau transpiratoires. Pour Girona *et al.* (2002), face à la sécheresse, le pêche a une régulation stomatique qui permet de réduire davantage les déperditions hydriques transpiratoires.

Le poirier, qui est souvent comparable au pommier, paraît différent sur le plan anatomique. L'épaisseur de sa cuticule ($0,5 \mu m$), sa longueur vaisseaux-cuticule, sa densité stomatique et sa longueur de diffusion abaissent la transpiration stomatique ou cuticulaire. Pour Denden *et al.* (2005), l'épaisseur de la cuticule n'a pas d'effet sur la transpiration cuticulaire alors que le trajet de diffusion de l'eau entre les vaisseaux et la cuticule agit sur la transpiration stomatique. Selon Tranquillini (1976), la régulation de la perméabilité cuticulaire dépend beaucoup plus de sa composition que de son épaisseur. Pour Gorico (1985), les conditions du milieu et le génotype de la variété de la même espèce végétale représentent la résultante de l'ensemble des modifications morphologiques, anatomiques, physiologiques et biochimiques manifestées par les plantes en conditions sèches. Ainsi, parmi les trois espèces arboricoles – pommier, poirier et pêche – le pommier est classé comme une espèce exigeante en eau. Dans les conditions où l'eau d'irrigation est limitée, il est nécessaire de cultiver le pêche ou à la rigueur le poirier.

La méthode classique de sélection de plantes adaptées aux milieux arides basée sur la croissance végétative des plantes ne donne que peu de résultats après plusieurs années de recherche. La tendance actuelle est orientée à l'utilisa-

tion de méthodes plus rapides basées sur l'observation des caractéristiques morphologiques, anatomiques et physiologiques des plantes comme dans l'étude abordée par Denden *et al.* (2005). De même, l'étude du mode de fonctionnement des plantes en condition de stress hydrique par l'observation de la fluorescence chlorophyllienne constitue également une méthode de recherche intéressante ; une telle méthode a été utilisée par exemple par Kasraoui *et al.* (2006). Cependant, cette méthode de laboratoire doit être comparée avec celle de plein champ pour déterminer la part de chaque facteur biotique à la tolérance des plantes à la sécheresse et déduire en conséquence les facteurs de sélection les plus importants. ■

Références

- Boyer JS. Subcellular mechanisms of plant response to low water potential. *Agricultural Water Management* 1983 ; 7 : 239-48.
- Clavet JC. Investigating soil and atmospheric plant water stress using physiological and micrometeorological data. *Agric For Meteo* 2000 ; 103 : 229-47.
- Denden M, Bouzlama M, Slimi H, Bouaouina T. Action du trajet foliaire de diffusion de l'eau et de l'épaisseur de la cuticule sur la transpiration. *Sécheresse* 2005 ; 16 : 125-9.
- Dias Da Silva JC. *Étude des variations de quelques paramètres physiologiques de deux variétés de Mill et de Sorgho lors d'une contrainte hydrique contrôlée*. DEA de biologie végétale tropicale, université de Paris VII, 1990.
- Girona J, Mata M, Fereres E, Gholdhames DA, Cohen M. Evapotranspiration and soil water dynamics of peach trees under water deficits. *Agricultural Water Management* 2002 ; 54 : 107-22.
- Gorico RK. Résistance stomatique et transfert hydrique dans les organes aériens de l'aubergine (*Solanum melongina*). *Revue Ezzaitouna* 1985 : 2-5.
- Heller R. *Physiologie Végétale II. Développement*. Paris : Masson, 1978.
- Kasraoui MF, Braham M, Denden M, *et al.* Effet du déficit hydrique au niveau de la phase photochimique du PS II chez deux variétés d'olivier. *CR Biologies* 2006 ; 329 : 98-105.
- Levitt J. *Responses of plants to environmental stress. Water, radiation, salt and other stresses*. 2nd ed. New York : Academic Press, 1980.
- Monneveux P. *Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver*. In : Amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Deuxième journée scientifique du réseau « Biotechnologies végétales », Tunis, 4-9 décembre. 1989.
- Parlange JY, Waggoner PE. Stomatal dimensions and resistance to diffusion. *Plant Physiol* 1970 ; 46 : 337-42.
- Pervical DC, Proctor JTA, Privé JP. Gaz exchange stem water potential and leaf orientation of *Rubus idaeus* L are influenced by drought stress. *J Horticult Sci Biotechnol* 1998 ; 6 : 831-40.
- Rejeb MN. *Étude des mécanismes de résistance à la sécheresse du Caroubier (Ceratonia siliqua L.) en Tunisie*. Thèse ès sciences, faculté des sciences de Tunis, 1992.
- Shagguan ZP, Saho MA, Dykmans J. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *J Environ Exp Bot* 2000 ; 44 : 141-9.
- Tranquillini W. Water relations and alpine timberline. In : Lange O, Knappen L, Schulze ED, eds. *Water and plant life*. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer Verlag, 1976.