

THÈSE

présentée pour l'obtention du titre

de DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ

(mention Sciences)

à

l'UNIVERSITÉ Pierre et Marie CURIE

par

Jacques BONTE

Sujet de la Thèse :

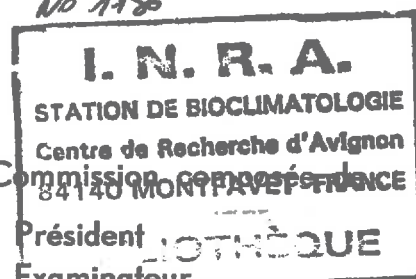
INTERRELATIONS ENTRE LA POLLUTION PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE ET LE MOUVEMENT DES STOMATES CHEZ LE PELARGONIUM

11 DEC. 1987

Soutenue le 28 Mai 1975 devant la Commission

MM. R. ULRICH
P. LOUGUET
R. MONEGER
L. de CORMIS

Président
Examinateur
Examinateur
Invité



A1 TH3

Monsieur ULRICH, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie, Directeur du Laboratoire de Physiologie des Organes Végétaux après récolte, a bien voulu accepter de présider notre jury, nous l'assurons de notre profonde reconnaissance.

Monsieur MONEGER, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie, a bien voulu accepter d'examiner ce travail, nous lui adressons nos vifs remerciements.

Ce travail a été effectué au Laboratoire Départemental d'étude de la Pollution Atmosphérique de Montardon placé sous la direction de Monsieur de CORMIS, Maître de Recherches à l'INRA. Nous sommes heureux de lui témoigner notre attachement et notre gratitude d'en avoir permis la réalisation.

Ce travail a été profondément inspiré des travaux de Monsieur LOUGUET, Professeur à l'Université Paris Val-de-Marne, Spécialiste des questions stomatiques; qu'il trouve ici le témoignage de notre reconnaissance pour l'aide précieuse qu'il nous a apportée. Nous le remercions d'avoir accepté de participer à ce jury.

Nos remerciements vont aussi à nos collègues des Laboratoires de Montardon et de Lagor pour l'aide qu'ils nous ont apportée dans la réalisation de ce travail.

Que ma femme si souvent mise à contribution trouve ici le témoignage de mon affection.

- TABLE DES MATIERES -

INTRODUCTION

CHAPITRE I - ETAT DE NOS CONNAISSANCES CONCERNANT L'INFLUENCE DE LA POLLUTION PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE SUR LA VEGETATION.

1 - PRINCIPALES MANIFESTATIONS DES EFFETS TOXIQUES DU DIOXYDE DE SOUFRE SUR LA VEGETATION

- 1 - 1 - Nécroses consécutives à une pollution importante de courte durée: effets aigus
- 1 - 2 - Nécroses consécutives à une pollution faible mais permanente: effets chroniques
- 1 - 3 - Action de SO₂ sur le métabolisme
- 1 - 4 - Action de SO₂ sur la transpiration et les mouvements stomatiques

2 - FACTEURS INTERVENANT DANS LA TOXICITE DU DIOXYDE DE SOUFRE

- 2 - 1 - Influence de la concentration et du temps d'exposition
- 2 - 2 - Importance du rôle des stomates, des conditions climatiques et du moment de la journée
- 2 - 3 - Variation de la sensibilité des plantes en fonction de l'âge des feuilles et du stade physiologique
- 2 - 4 - Influence de l'état hydrique du sol et de la nutrition de la plante
- 2 - 5 - Influence de l'état sanitaire des plantes

3 - ACTION DES VEGETAUX SUR LA DISPERSION DE SO₂ ET LA REDUCTION DE SA TENEUR DANS L'ATMOSPHERE

- 3 - 1 - Epuration de l'atmosphère par les végétaux
- 3 - 2 - Dispersion des polluants

4 - INTERACTION DE SO₂ AVEC D'AUTRES POLLUANTS - PHENOMENES DE SYNERGIE

- 4 - 1 - Synergie SO₂ - Oxydes d'azote
- 4 - 2 - Synergie SO₂ - Ozone
- 4 - 3 - Synergie SO₂ - Acide fluorhydrique

5 - VARIATION DE LA SENSIBILITE AVEC LES ESPECES ET AVEC LES CULTIVARS - SELECTION D'ESPECES RESISTANTES

5 - 1 - Variation de la sensibilité des espèces

5 - 2 - Variation de la sensibilité des cultivars

6 - TRANSFORMATION ET UTILISATION DU DIOXYDE DE SOUFRE ATMOSPHERIQUE DANS LA PLANTE, PARTICIPATION AU CYCLE DU SOUFRE

6 - 1 - Transformation du dioxyde de soufre

6 - 2 - Transport et répartition du soufre après absorption

CHAPITRE II - DESCRIPTION DES TECHNIQUES ET DU MATERIEL

1 - MISE AU POINT D'UNE TECHNIQUE PERMETTANT L'OBTENTION D'ATMOSPHERES POLLUEES.

1 - 1 - Description du dispositif permettant l'obtention d'atmosphères polluées

1 - 2 - Description du dispositif expérimental pour l'étude des effets du dioxyde de soufre sur les mouvements stomatiques

2 - TECHNIQUES DE MESURE DU DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES

2 - 1 - Choix d'une technique porométrique

2 - 2 - Principe de la technique et description de l'appareil

2 - 3 - Adaptation de cette technique pour l'emploi en atmosphère polluée

2 - 4 - Mode d'expression du degré d'ouverture des stomates

2 - 5 - Etude critique

3 - CONDITIONS GENERALES DE L'EXPERIMENTATION

3 - 1 - Maintien de l'éclairage

3 - 2 - Maintien de la température

3 - 3 - Maintien de l'humidité

4 - CHOIX DU MATERIEL VEGETAL ET CONDITIONS DE CULTURE

4 - 1 - Choix du matériel végétal

4 - 2 - Conditions de culture

5 - CONCLUSIONS GENERALES SUR LE MATERIEL ET LES TECHNIQUES
MISES EN PLACE

CHAPITRE III - DEMONSTRATION ET ANALYSE DU ROLE DES STOMATES
DANS LES EFFETS DE LA POLLUTION ATMOSPHERIQUE
PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE SUR LES VEGETAUX

1 - MISE EN EVIDENCE DU ROLE DES STOMATES DANS L'ABSORPTION
DE SO₂

1 - 1 - Corrélation entre les effets de la pollution
et la densité stomatique

1 - 2 - Démonstration qualitative par dosage du pro-
duit absorbé

1 - 3 - Démonstration qualitative par localisation des
échanges gazeux

1 - 4 - Conclusions partielles

2 - INFLUENCE DU DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES SUR LES EFFETS DE
LA POLLUTION ATMOSPHERIQUE PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE

2 - 1 - Conditions expérimentales

2 - 2 - Résultats

2 - 3 - Discussion

CHAPITRE IV - INFLUENCE DU DIOXYDE DE SOUFRE SUR LES MOUVEMENTS
STOMATIQUES: EFFETS DE LA TENEUR EN VAPEUR D'EAU
DE L'ATMOSPHERE A LA LUMIERE, DE L'ABSENCE DE GAZ
CARBONIQUE ET DE L'ANAEROBIOSE A LA LUMIERE ET A
L'OBSCURITE

1 - INFLUENCE DE SO₂ SUR LES MOUVEMENTS STOMATIQUES A LA LUMIERE
ET EN PRESENCE DE CO₂ 3.10⁻⁴.

1 - 1 - Influence de SO₂ sur les mouvements stomatiques
à la lumière en présence de CO₂ 3.10⁻⁴ et avec
une humidité relative de 35 ± 5 %

1 - 2 - Influence de l'air sec (HR ≈ 0%) et de l'air
humide (HR ≈ 100%) sur les réactions stomati-
ques en présence de SO₂

- 2 - INFLUENCE DE SO₂ SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES EN L'ABSENCE DE CO₂
 - 2 - 1 - A l'obscurité
 - 2 - 2 - A la lumière
- 3 - INFLUENCE DE SO₂ SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES EN ANAEROBIOSE
 - 3 - 1 - A la lumière
 - 3 - 2 - A l'obscurité
- 4 - DISCUSSION DES RESULTATS
 - 4 - 1 - Dans le cadre de la théorie dites classique
 - 4 - 2 - Dans le cadre de l'hypothèse de l'acide glycolique
 - 4 - 3 - Dans le cadre de l'hypothèse du rôle des cations

CHAPITRE V - ETUDE COMPAREE DU ROLE DES STOMATES DANS LA SENSIBILITE DE DIFFERENTS CULTIVARS A LA POLLUTION PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE.

- 1 - ETUDE COMPAREE DE LA SENSIBILITE DE DIFFERENTS CULTIVARS EN FONCTION DU NOMBRE ET DE LA DIMENSION DES STOMATES
 - 1 - 1 - Description du protocole expérimental
 - 1 - 2 - Résultats
 - 1 - 3 - Discussion
- 2 - ETUDE COMPAREE DE L'ACTION DE SO₂ SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES DE 2 CULTIVARS, L'UN RESISTANT, L'AUTRE SENSIBLE, EN AIR SEC ET EN AIR HUMIDE
 - 2 - 1 - En air sec
 - 2 - 2 - En air humide

3 - CONCLUSIONS

CONCLUSIONS GENERALES

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

PRINCIPALES ABREVIATIONS UTILISEES DANS CE MEMOIRE

| | |
|--------------------------------------|---|
| F_1, F_2, F_3, F_4 | : feuilles adultes de stade de développement équivalent appartenant à 4 plantes comparables 1 - 2 - 3 - 4 . |
| TT | : coefficient de perméabilité de la feuille aux gaz exprimé en cm. |
| ↓ | : une flèche dirigée vers l'axe des temps indique l'instant précis d'une intervention expérimentale. |
| TTi | : coefficient de perméabilité de la feuille à l'instant précis d'une intervention expérimentale. |
| + CO ₂ 3.10 ⁻⁴ | : fourniture d'air ayant une teneur en gaz carbonique de 3.10 ⁻⁴ en volume. |
| - CO ₂ | : suppression du gaz carbonique dans le mélange gazeux de balayage. |
| - O ₂ | : suppression de l'oxygène dans le mélange gazeux de balayage des feuilles. |
| + O ₂ | : fourniture d'oxygène au mélange. |
| + SO ₂ | : fourniture de dioxyde de soufre au mélange gazeux de balayage des feuilles. |
| - SO ₂ | : suppression du dioxyde de soufre. |
| + E | : exposition à la lumière |
| - E | : suppression de la lumière |
| H | : heure légale = temps universel + 1 heure |
| ΔTT_1 | : Accroissement ou diminution de TT après 1 heure de traitement. |
| $\Delta TT_{\frac{1}{2}}$ | : Accroissement ou diminution de TT après $\frac{1}{2}$ heure de traitement. |
| ppm | : partie par million = 1.10 ⁻⁶ en volume. |
| HR | : Humidité relative. |

- INTRODUCTION -

Rançon du développement industriel et du bouleversement technologique de ces dernières décennies, la pollution de l'environnement représente aujourd'hui une véritable menace pour notre civilisation.

S'il est techniquement possible d'éliminer en quasi - totalité les effluents gazeux ou solides de certaines industries, pour d'autres, au contraire, on ne connaît pas actuellement de moyens permettant de dépasser des rendements de captation de l'ordre de 85 à 90 %. Quand à la pollution urbaine où pourtant des progrès ont été réalisés, le problème reste entier surtout en ce qui concerne les gaz d'échappement des automobiles.

Particulièrement insidieuse, la pollution de l'air a déjà à son actif un certain nombre d'accidents spectaculaires ayant entraîné des morts humaines.

Les plantes, par leur nature même sont plus exposées que tous les autres êtres vivants; fixées, elles doivent s'adapter ou disparaître, et c'est en définitive à travers son incidence sur les plantes que l'homme souffre le plus de la pollution atmosphérique.

En dehors de l'importance de leur rôle dans l'absorption des polluants, des poussières et du bruit, et dans la dispersion des masses gazeuses, les espaces verts représentent un facteur primordial dans l'équilibre psychologique de l'homme.

L'aménagement de zones industrielles et la création d'espaces verts en milieu urbain doivent aujourd'hui tenir compte de la pollution atmosphérique; ils exigent le choix d'espèces végétales résistantes adaptables aux conditions locales et présentant un intérêt sur le plan agricole ou sur le plan purement décoratif.

C'est en 1961, avec les problèmes dûs à l'exploitation du gisement de gaz naturel de Lacq, que commencèrent en France des recherches précises concernant les effets de la pollution de l'air sur les végétaux. Depuis cette date, l'INRA a entrepris l'étude d'un certain nombre de problèmes parmi lesquels il faut signaler l'incidence de la pollution par le dioxyde de soufre sur la végétation.

En dehors de trouvailles empiriques, la recherche de plantes résistantes ne peut être menée à bien que dans la mesure où l'on connaîtra les mécanismes d'intoxication par les polluants et les modalités qui aggravent ou diminuent l'atteinte aiguë ou chronique. L'étude de l'absorption des polluants gazeux, à l'origine de toute intoxication, a retenu notre attention, car sa connaissance peut déboucher sur des moyens de protection des cultures. Nous nous sommes en premier lieu attachés à définir le rôle exact des stomates dans ce mécanisme.

Les cellules stomatiques se distinguent des autres cellules par la faculté de modifier leurs formes pour ménager entre elles un orifice de largeur variable, l'ostiole, par lequel s'effectue la plus grande partie des échanges gazeux nécessaires à la vie de la plante. Ces mouvements stomatiques permettent la régulation des échanges gazeux, CO_2 , oxygène, vapeur d'eau, et sont influencés par un grand nombre de facteurs extérieurs.

Dans les relations entre la plante et l'environnement les stomates occupent donc une situation privilégiée. La connaissance de leur comportement vis à vis des polluants peut être un précieux élément pour comprendre les mécanismes d'intoxication et tenter de les contrarier. Curieusement très peu d'études ont été entreprises sur ce sujet et celles que nous connaissons fournissent des résultats contradictoires.

- CHAPITRE I -

ETAT DE NOS CONNAISSANCES CONCERNANT L'INFLUENCE DE LA POLLUTION PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE SUR LA VEGETATION

Le soufre est un élément essentiel, il pénètre dans la plante normalement par le système racinaire sous la forme de sels dissous, sulfates principalement. Mais il peut être assimilé à différents degrés d'oxydation, sulfate, sulfite ou sulfure. Il était donc logique de penser que la plante pourrait satisfaire ses besoins en soufre à partir d'une forme gazeuse présente dans l'atmosphère, SO_2 .

En effet, certains auteurs se sont attachés à démontrer que des plantes carencées en soufre pouvaient retrouver une croissance normale lorsqu'on les plaçait dans une atmosphère contenant SO_2 à des concentrations judicieusement choisies, (THOMAS et al., 1943, FALLER et KUHN, 1970, COWLING et al., 1973). ROSS et PRINCE (1972) calculent qu'en dispersant suffisamment les fumées riches en soufre, l'industrie pourrait prévenir la carence des sols en cet élément aux alentours des complexes industriels. Cette étude est louable dans son but de favoriser la coexistence harmonieuse de l'agriculture et de l'industrie. Mais s'il est relativement facile de contrôler la concentration en SO_2 dans un espace restreint, lorsqu'il s'agit de disperser des centaines de tonnes dans l'atmosphère, on se heurte aux phénomènes météorologiques. L'expérience prouve que l'action simultanée d'un certain nombre de paramètres

défavorables peut provoquer une accumulation au niveau de la biosphère. Le seuil de concentration bénéfique est alors dépassé, la réponse de la végétation est rapide: en dehors de l'apparition de nécroses, qui est l'effet le plus grave de l'action de SO_2 , on peut observer l'altération de certains mécanismes métaboliques.

1 - PRINCIPALES MANIFESTATIONS DES EFFETS TOXIQUES DU DIOXYDE DE SOUFRE SUR LA VEGETATION.

Selon l'importance de la pollution et de sa durée, on distingue deux types de manifestations visibles de l'action de SO_2 sur les végétaux.

1 - 1 - Nécroses consécutives à une pollution importante de courte durée: effets aigus.

11 - 1 - Aspect morphologique:

Les nécroses apparaissent après la vague de pollution. Elles se présentent sous forme de plages flasques vert pâle, généralement internervaires, irrégulièrement réparties sur les feuilles. Dans les jours qui suivent la pollution, les nécroses se dessèchent et deviennent fragiles. Elles peuvent pour certaines plantes, tel le Tabac, se détacher en laissant une dentelle de tissus sains. Au cours de ce dessèchement, la couleur évolue graduellement vers une teinte ivoire ou brun clair selon les espèces.

Les parties saines des feuilles reprennent immédiatement leur activité après la pollution, et leur croissance, contrainte par les nécroses sèches, donne lieu à des déformations. Très vite la plante produit de nouvelles feuilles et son existence n'est pas compromise si cet incident ne se reproduit pas régulièrement.

11 - 2 - Aspect histologique:

Les différentes études s'accordent dans la description des symptômes. Dans le cas d'attaques faibles, les cellules sont légèrement rétractées et elles paraissent se détacher sous les stomates, les noyaux des cellules prennent une coloration rouge en présence d'un colorant à la safranine.

Les cas d'attaques fortes montrent que l'épiderme n'est pas détruit, mais qu'il y a un effondrement total du tissu cellulaire, (SOLBERG et ADAMS, 1956, MOREL-CLARET, 1966).

Les auteurs ayant étudié comparativement les nécroses du dioxyde de soufre et de l'acide fluorhydrique, concluent à l'impossibilité de caractériser les nécroses propres à un type de polluant.

1 - 2 - Nécroses consécutives à une pollution faible mais permanente: effets chroniques.

Ce type de pollution, fréquemment décrit aux Etats-Unis et en Tchécoslovaquie, où l'industrie dans des régions boisées utilise des tourbes riches en soufre, est assez rare en France. Les observations faites sur la végétation aux environs de Rouen font apparaître un dépérissement qui pourrait être dû au caractère permanent de la pollution. Il faut cependant noter que SO_2 n'est pas le seul polluant dans cette région.

Les dégâts apparaissent quelques semaines après le début de l'exposition. Ils se manifestent par l'apparition d'un jaunissement progressif, voire de chloroses qui entraînent une réduction du rendement et une sénescence précoce.

L'analyse des feuilles révèle une élévation importante de la teneur en soufre jusqu'à trois fois la valeur normale, ce qui conduit THOMAS (1963) à attribuer ces effets toxiques à l'accumulation de sulfates dans les tissus.

1 - 3 - Action de SO_2 sur le métabolisme

Le dioxyde de soufre est un composé très réactif, de plus il est extrêmement soluble dans l'eau (45 fois plus que CO_2 à 20°C). Contrairement à ce que pourrait laisser croire sa faible teneur dans l'air qu'il pollue (1 à 4 ppm), sa concentration dans la plante n'est pas négligeable. En effet son taux d'absorption par rapport à CO_2 est relativement élevé (1,6 mg de SO_2 / dm^2 / heure) pour des plantes ayant séjourné une heure dans une atmosphère contenant 2 ppm de SO_2 , contre 35 mg de CO_2 / dm^2 / heure pour des plantes se développant dans une atmosphère

normale, c'est à dire contenant 300 ppm de CO_2 ; le rapport des concentrations $\frac{\text{CO}_2}{\text{SO}_2}$ passe de 150 à l'état gazeux dans l'atmosphère, à 22 dans la plante à l'état dissous ou combiné. On conçoit donc aisément que sa présence dans l'atmosphère puisse modifier un certain nombre de mécanismes biologiques.

13 - 1 - Action de SO_2 sur la photosynthèse

Dès 1925, NOACK étudiant l'effet de SO_2 sur la végétation observe son action toxique sur les chloroplastes.

Cependant la première étude systématique concernant les effets de SO_2 sur la photosynthèse remonte à 1937 avec les travaux de THOMAS et HILL. Ils mettent en évidence une réduction de la photosynthèse apparente au cours de pollutions, puis un rétablissement à un niveau normal en quelques heures dès l'arrêt du traitement si celui-ci ne s'accompagne pas de lésions irréversibles.

Des analyses simultanées leur permirent de mettre en évidence une réduction significative de la concentration de chlorophylle dans le cas de pollutions entraînant des dégâts irréversibles, tandis que pour les plantes polluées sans qu'il y ait apparition de dégâts, la concentration de la chlorophylle reste normale.

RAO et LEBLANC (1966) décelèrent la présence de Magnésium et de Phéophytine dans des extraits de chlorophylle d'algues polluées par SO_2 . Cette phéophytinisation est favorisée par les pH bas. C'est le cas lorsque l'accumulation de SO_2 dans la plante a saturé le pouvoir tampon (PUCKETT et al., 1973, HILL D.J., 1971). Si ces observations permettent d'expliquer l'altération de la chlorophylle, elles ne permettent pas d'expliquer le rétablissement de la photosynthèse à un niveau normal à la suite des fumigations sans séquelles visibles.

Grâce aux progrès technologiques réalisés et à l'augmentation des moyens d'investigation, des études récentes montrent que la réduction de la photosynthèse apparente observée par THOMAS et HILL pouvait résulter de l'altération par SO_2 des différents mécanismes participant à la photosynthèse.

131 - 1 - Action de SO₂ sur les chloroplastes.

WELLBURN et al., (1972) signalent un gonflement des thylacoïdes à l'intérieur des chloroplastes de plantes traitées par SO₂, sans qu'aucun dommage n'apparaisse dans la cellule. Ce gonflement est réversible lorsque l'on supprime le polluant.

Cette modification temporaire des dimensions des thylacoïdes pourrait perturber les rapports entre les enzymes responsables de la fixation du carbone et expliquer ainsi la réduction de l'assimilation nette de CO₂.

131 - 2 - Action de SO₂ sur les chaînes de transfert électronique.

de CORMIS (1968 a) observe que SO₂ absorbé par les plantes est partiellement réduit à la lumière et réémis sous forme de H₂S. Cette réaction directement liée à la présence de lumière pourrait trouver une explication dans le travail de SCHMIDT et TREBST, (1969) qui montrent que la réduction des sulfites par une sulfite réductase peut être couplée au système de transfert électronique d'un extrait de chloroplaste à la lumière, et qu'elle se situerait au niveau de la ferredoxine.

Cependant, d'après PUCKETT et al. (1973), SO₂ pourrait aussi agir comme réducteur et faire office de donneur d'électrons. En effet, LIBERA et al. (1973) montrent que SO₂ stimule la photoréduction de K₃(Fe (CN)₆), ceci permettrait d'expliquer la stimulation de l'assimilation pour les faibles pollutions comme l'ont observée certains auteurs (THOMAS et HILL, 1937, COWLING et al., 1973).

131 - 3 - Action de SO₂ sur la fixation du carbone.

Un autre mode d'action de SO₂ pourrait avoir une conséquence directe sur l'assimilation de CO₂: ZIEGLER (1972) montre que SO₂ interviendrait au niveau de la fixation de CO₂ sur le ribulose 1,5 diphosphate en inhibant l'activité de la carboxydismutase.

Les auteurs observent une inhibition compétitive aux faibles teneurs en CO₂ et SO₂. Lorsque la concentration de HSO₃⁻ s'élève dans le milieu, une inhibition non compétitive prendrait place.

13 - 2 - Action de SO₂ sur la photorespiration

Il semble que CO₂ formé à la lumière ait pour origine une étape du métabolisme de l'acide glycolique, qui est lui même formé au cours de la photosynthèse.

L'exposition de Sinapis alba à une atmosphère contenant 6,5 mg. m⁻³ de SO₂ provoque une diminution de la photorespiration, (BURON, 1972).

Les α hydroxysulfonates dont la formule est voisine de celle du glycolate inhibent fortement la glycolate oxydase (ZELITCH, 1957). Ces composés peuvent être obtenus facilement par addition de sulfite sur un aldéhyde ou une cétone.

A la suite d'expériences réalisées avec des éléments marqués, TANAKA et al. (1972 a et b) suggèrent la formation de glyoxylate bisulfite dans des plantes exposées à SO₂. Ils expliquent ainsi l'inhibition de la glycolate oxydase et la réduction du taux de glycine et de sérine. SPEDDING D.J. et THOMAS W.J. (1973), soutenant l'hypothèse de TANAKA, proposent que l'augmentation des sucres phosphates et du glycolate ainsi que la diminution des sucres et des pigments dans des feuilles d'Orge traitées par SO₂, soient aussi dues à la formation d' α hydroxysulfonate.

13 - 3 - Action de SO₂ sur la respiration

La photosynthèse apparente est le résultat global de la photosynthèse, de la photorespiration et de la respiration. Sa modification par l'intervention de SO₂ ne permet pas de savoir lequel des trois métabolismes a été atteint.

En mesurant simultanément l'absorption d'oxygène à l'obscurité de feuilles polluées et non polluées, MOREL - CLARET (1966) met en évidence une nette inhibition de la respiration.

On notera cependant que les conditions de pollution 156 mg. m⁻³ pendant 20 mn sont extrêmement brutales et sont plus de 10 fois supérieurs aux concentrations normalement rencontrées dans les zones polluées.

Sensibilité relative des végétaux à SO₂

(de CORMIS, 1972)

Très sensibles

Anagallis arvensis
Avena sativa
Beta sp.
Cedrus atlantica 'Glauca'
Cichorium endivia
Corylus avellana
Daucus carota
Dianthus barbatus
Graminées fourragères
Lactuca sativa
Lathyrus odoratus
Légumineuses fourragères
Malva sp.

Mespilus germanica
Oxalis sp.
Pinus strobus
Pisum sativum
Plantago lanceolata
Prunus domestica
Pteris aquilina
Pyrus communis
Raphanus sativus
Salix sp.
Sequoia sempervirens
Stellaria media
Taraxacum dens-leonis

Sensibles

Allium porrum
Allium cepa
Allium sativum
Ampelopsis veitchii
Brassica sp.
Castanea sativa
Catalpa bignonioides
Cotinus coggygria
Gladiolus
Hordeum vulgare
Hypericum perforatum
Iris
Larix leptolepis
Populus x Euramericana 'Robusta'
Populus yunnanensis
Robinia pseudo-acacia
Rosa sp.
Solanum tuberosum
Spinacea oleracea

Lycopersicum esculentum
Paulownia tomentosa
Petroselinum sativum (Persil)
Phaseolus vulgaris
Picea abies (= *P. excelsa*)
Pinus nigra var. *laricio* (= *P. laricio corsicana*)
Pinus pinaster
Pinus silvestris
Pyrus malus
Platanus sp.
Populus alba 'Pyramidalis' (= *P. bolleana*)
Tilia platyphyllos
Tilia cordata
Tsuga heterophylla
Triticum sativum
Vitis vinifera

Résistants

Acer campestre
Betula verrucosa
Capsella bursa x Pastoris
Chamaecyparis lawsoniana
Chamaecyparis lawson. 'Fletcheri'
Cornus sanguinea
Cucumis sativus (Concombre)
Cucurbita papo (Courgette)
C. arizonica var. *bonita* (= *C. glabra*)
Cupressus macrocarpa 'Lutea'
Deutzia gracilis
Diospyros kaki
Fagus sylvatica
Hibiscus syriacus
Hydrangea macrophylla
Lagerstroemia indica
Ligustrum ovalifolium

Liquidambar styraciflua
Lonicera caprifolium
Picea sitchensis
Picea pungens 'Koster' ou *Picea pungens* 'Glauca'
Portulaca oleracea
Prunus cerasus
Prunus armeniaca
Prunus persica
Pseudotsuga menziesii (= *P. douglasii*)
Quercus robur (= *Q. pedunculata*)
Syringa vulgaris
Thuja plicata 'Atrovirens'
Viburnum opulus
Wisteria sinensis
Zea mays

1 - 4 - Action de SO₂ sur la transpiration et les mouvements stomatiques.

Bien qu'un grand nombre de publications signale l'importance des stomates dans les rapports entre les plantes et les polluants de l'atmosphère, peu de travaux ont été réalisés dans ce domaine, et on connaît mal les effets de SO₂ sur les mouvements stomatiques.

KATZ (1949) compte plus de stomates fermés ou partiellement fermés sur des feuilles de Luzerne polluées que sur des feuilles témoins. MENSER et HEGGESTAD (1966) mesurent une réduction significative du degré d'ouverture des stomates après une période de pollution. Cependant MANSFIELD et MAJERNIK (1970), MAJERNIK et MANSFIELD (1970 et 1971) en étudiant les réactions stomatiques des feuilles de Fève à l'aide d'un poromètre à résistance observent une augmentation du degré d'ouverture des stomates lorsque la plante est soumise à une atmosphère polluée. Cette modification du degré d'ouverture des stomates serait sensible à partir de 65 $\mu\text{g.m}^{-3}$. D'autres travaux confirment ce phénomène (MAJERNIK et MANSFIELD, 1972, UNSWORTH et al., 1972, BISCOE et al., 1973).

En soumettant des plants de Tabac à une atmosphère polluée contenant 5,2 mg.m^{-3} de SO₂ FISHER (1971) observe une réduction de la transpiration. Enfin, plus récemment BURON (1972) note une ouverture des stomates de feuilles de Moutarde blanche dans les premières minutes qui suivent leur exposition à une atmosphère contenant 6,25 mg.m^{-3} de SO₂ puis un mouvement de fermeture lorsque l'on prolonge la fumigation.

Devant ces contradictions, une étude systématique s'impose, ce sera l'objet de notre travail. Toutefois, compte tenu de la variabilité du matériel végétal, cette étude devra être reprise sur d'autres espèces. En effet, les contradictions relevées dans cette étude bibliographique peuvent être liées à l'utilisation par les auteurs d'espèces végétales différentes.

2 - FACTEURS INTERVENANT DANS LA TOXICITE DU DIOXYDE DE SOUFRE.

2 - 1 - Influence de la concentration et du temps d'exposition.

L'importance des nécroses et leur vitesse d'apparition sont fonction de la concentration du polluant dans l'atmosphère et du temps d'exposition des plantes à cette atmosphère. Certains chercheurs se sont attachés à définir une relation entre ces deux paramètres et la pollution des végétaux.

La relation de O'GARA (1922)

$$(C - C_R)t = K$$

dans laquelle C = concentration des polluants dans l'atmosphère

C_R = concentration supportable indéfiniment

t = temps d'exposition en heure

K = une constante

lui a permis de classer un grand nombre de plantes en fonction de leur sensibilité à la pollution.

En prenant comme plante de référence la Luzerne (plante réputée sensible) et en se plaçant dans des conditions de sensibilité maximum HR \simeq 100% la relation concentration - temps devient $(C - 0,33)t = 0,92$

Cela suppose que la Luzerne peut supporter indéfiniment une concentration de 0,33 ppm dans l'atmosphère et qu'au contraire une concentration de 1,25 ppm provoque des nécroses après une heure d'exposition.

THOMAS M.D. et HILL G.R. (1935) ont montré que pour des concentrations et des durées d'exposition extrême C_R et K prennent des valeurs différentes. Le produit C x t susceptible de déclencher l'apparition de lésions ne donne une courbe représentative de l'équation de O'GARA que dans des zones de variations de C limitées.

Pour la Luzerne ces auteurs proposent les équations suivantes correspondant à une sensibilité maximum (HR \simeq 100 %)

$$(C - 0,24)t = 0,94 \text{ traces de destruction de la feuille}$$

$$(C - 1,4)t = 2,1 \text{ destruction de la feuille à 50 \%}$$

$$(C - 2,6)t = 3,2 \text{ destruction de la feuille à 100 \%}$$

Avec les mêmes symboles, GUDERIAN et al. (1960) ont préféré une équation exponentielle

$$t = Ke^{-a(C - C_R)}$$

en effet lorsque C tend vers C_R , t ne tend plus vers l'infini mais vers une valeur finie K.

Cette relation comme celle de O'GARA et de THOMAS et HILL ne rend pas compte du fait que pour un même produit C.t le degré de lésion augmente avec la concentration.

De plus ces relations ont été obtenues dans des conditions expérimentales très précises et ne peuvent donc pas s'appliquer dans des conditions naturelles, où la sensibilité des plantes dépend de nombreuses influences et varie considérablement.

Enfin elles ne tiennent pas compte d'une limitation des échanges diffusifs dus à la résistance stomatique.

2 - 2 - Importance du rôle des stomates, des conditions climatiques et du moment de la journée.

22 - 1 - Importance du rôle des stomates

Bien qu'ils ne soient pas négligeables au travers de la cuticule, c'est surtout par les stomates que s'effectuent les échanges gazeux des feuilles.

L'étude du nombre et de la localisation des stomates sur les épidermes supérieurs ou inférieurs des feuilles pour un grand nombre d'espèces sensibles ou résistantes, montre qu'il n'y a pas de relation simple apparente entre ces caractéristiques et la sensibilité des plantes au dioxyde de soufre, (ZIMMERMAN et HITCHOCK, 1956).

Toutefois, la forme des nécroses, leur répartition sur la feuille et les conditions favorisant leur apparition semblent directement liées aux stomates et à leurs propriétés, ce qui souligne l'importance de leur rôle dans le comportement des végétaux vis à vis de la pollution.

En effet à l'appui de ces observations, on constate que tous les facteurs climatiques qui interviennent sur le degré d'ouverture des stomates, interviennent aussi sur la sensibilité des végétaux.

22 - 2 - Influence des conditions climatiques

La température:

Comme pour de nombreux polluants, l'effet toxique de SO_2 est réduit aux basses températures (les conifères sont réputés insensibles aux pollutions hivernales). La sensibilité des plantes augmente avec la température jusqu'à un seuil situé au voisinage de $20^\circ C$, au delà de cette valeur, on ne distingue pas de variations importantes avec l'augmentation de température.

L'humidité relative:

L'élévation de l'humidité relative peut favoriser l'ouverture des stomates et ralentit la vitesse de leurs mouvements, (LOUGUET, 1971). Elle favorise donc l'absorption des polluants et du dioxyde de soufre en particulier.

En effet, la sensibilité des plantes peut être multipliée par 10 lorsque l'humidité relative de l'atmosphère polluée croît de 0 à 100% (THOMAS et HENDRICKS, 1956)

Selon SPEDDING (1969), la vitesse de dépôt vg exprimée en $cm.s^{-1}$

$$vg = \frac{SO_2 \text{ absorbé par } cm^2 \text{ de surface foliaire par seconde}}{SO_2 \text{ par } cm^3 \text{ d'air}}$$

est fortement influencée par l'humidité relative. Elle passe de $0,0028$ à $0,011 cm.s^{-1}$ pour des feuilles d'Orge dont les stomates sont initialement fermés, lorsque l'humidité s'élève de 10 à 80%. A cette dernière valeur, l'ouverture des stomates multiplie par 6 la vitesse de dépôt, et l'élévation de l'humidité relative de 80 à 95%, stomates ouverts, porte la valeur de vg à $0,18 cm.s^{-1}$.

La lumière:

De tous les facteurs intervenant sur la sensibilité des plantes, la lumière semble le plus important. Pour les stomates elle provoque l'ouverture et favorise donc l'absorption. Elle active et déclenche toute une série de métabolismes qui amplifient les échanges gazeux. Par son action sur les stomates, la lumière tend à augmenter la sensibilité de la plante, mais le déclenchement de la photosynthèse et le dégagement de H_2S qui l'accompagne dans ces conditions de pollution sont peut être des moyens pour la plante d'amoindrir les effets de SO_2 , sa forme réduite étant beaucoup moins toxique.

Cependant, c'est bien le caractère aggravant qui l'emporte, car à la lumière, les plantes sont beaucoup plus sensibles qu'à l'obscurité.

Les études concernant cette variabilité de la sensibilité en fonction de la lumière sont déjà anciennes.

WELLS (1917) et O'GARA (1922) pensent que l'intensité lumineuse au-dessus d'un certain seuil n'a pas d'effet marqué sur la sensibilité des plantes.

Mais ceci est peut être dû au fait que les plantes reçoivent beaucoup plus de lumière que n'en réclame la photosynthèse dans les conditions optimales.

22 - 3 - Influence du moment de la journée sur les conséquences de la pollution.

Nous avons vu qu'à moins de descendre au-dessous d'un certain seuil, l'intensité lumineuse n'a pas d'effet particulier sur la sensibilité des plantes. Cependant, on observe une différence de sensibilité lorsque la pollution se produit à différentes périodes de la journée. THOMAS et al. (1950) pensent que l'augmentation de la résistance en fin de journée pourrait être due à une accumulation des sucres dans les plantes qui réduiraient la toxicité de SO_2 absorbé. En effet, SO_2 en solution est susceptible de réagir aisément avec les aldéhydes pour donner des composés bisulfiteux.

Néanmoins, l'observation des courbes de variation du degré d'ouverture des stomates sous un éclairage constant montre un maximum d'ouverture en début de matinée, puis une fermeture régulière au cours de la journée. Ce phénomène pourrait donc être encore attribué à l'activité des stomates.

2 - 3 - Variation de la sensibilité des plantes en fonction de l'âge des feuilles et du stade physiologique.

La sensibilité des plantes à SO_2 en fonction de leur âge et de leur stade physiologique est sujette à de nombreuses variations. En ce qui concerne l'âge et le stade de la plante, nous avons pu constater nous-mêmes que la sensibilité relative varie d'une espèce à une autre, exception faite pour le

stade de la fécondation pour lequel SO_2 semble avoir une action inhibitrice.

Par contre, en ce qui concerne l'âge des feuilles pour une plante donnée, on s'accorde à reconnaître une plus grande résistance aux très jeunes et aux vieilles feuilles, les feuilles adultes étant plus sensibles.

2 - 4 - Influence de l'état hydrique du sol et de la nutrition de la plante.

24 - 1 - Influence de l'état hydrique:

L'état hydrique du sol et la turgescence des feuilles au moment de la pollution ont une influence importante sur la sensibilité des plantes. On note une augmentation de la résistance quand l'humidité du sol approche du point de flétrissement.

SETTERSTROM et ZIMMERMAN (1939) montrent que cette résistance persiste encore quelques temps après rétablissement de l'état hydrique du sol. Ce phénomène peut être expliqué par la diminution du degré d'ouverture des stomates, car nous avons pu vérifier que le retour à un niveau normal des courbes de diffusion stomatique du Pelargonium au point de flétrissement, se faisait progressivement dans les jours qui suivent la réalimentation en eau des plantes.

24 - 2 - Influence de la nutrition:

SETTERSTROM et ZIMMERMAN (1939) ont montré l'incidence de la nutrition et de la fertilité du sol sur la sensibilité des plantes. D'une manière générale, les plantes normalement alimentées ou poussant sur un sol riche sont plus résistantes que les plantes sous - alimentées ou poussant sur un sol pauvre.

Emettant l'hypothèse que SO_2 une fois absorbé par la plante peut être neutralisé par certains cations lorsqu'ils sont présents en quantité suffisante, FALLER (1970) montre une augmentation significative des cations tels que K^+ , Mg^{++} et Ca^{++} chez les plantes polluées en permanence. En satisfaisant les besoins de la plante en ces éléments, en particulier le Potassium, on augmenterait donc sa résistance.

2 - 5 - Influence de l'état sanitaire des plantes

Peut être parce qu'ils affaiblissent la plante ou bien parce que les affections qu'ils provoquent favorisent la pénétration des polluants, les parasites diminuent la résistance des végétaux. En général, les plantes ayant un bon état sanitaire présentent une meilleure résistance à la pollution.

Il est donc possible au niveau de l'agriculteur de réduire ou du moins d'atténuer les conséquences de la pollution atmosphérique en préservant les plantes contre les parasites et en supprimant les risques de carences.

3 - ACTION DES VEGETAUX SUR LA DISPERSION DE SO₂ ET LA REDUCTION DE SA TENEUR DANS L'ATMOSPHERE.

3 - 1 - Epuration de l'atmosphère par les végétaux

HILL A.C. (1971) a mesuré le taux d'absorption de différents polluants par la Luzerne; ses résultats comparés à la solubilité des composés montrent l'importance de la capacité d'absorption de SO₂ par les plantes.

| Polluants à 5 "pphm" | Volume d'air épuré en L.mn ⁻¹ . m ⁻² | solubilité à 20°C cm ³ gaz / cm ³ H ₂ O |
|-------------------------|---|---|
| CO | 0 | 0,02 |
| NO | 3 | 0,05 |
| CO ₂ | 10 | 0,88 |
| O ₃ | 50 | 0,26 |
| NO ₂ | 57 | dismutation |
| Cl ₂ | 62 | 2,3 |
| SO ₂ | 85 | 39,4 |
| HF | 113 | 446 |

Cependant si l'on compare les modalités expérimentales de SPEDDING (1969) et de HILL, on s'aperçoit que les valeurs obtenues par HILL doivent cumuler les phénomènes d'absorption et d'adsorption.

Les végétaux représentent donc un filtre biologique dans la lutte contre la pollution. A titre d'exemple, nous rappellerons l'expérience de MARTIN et BARBER (1967) dont le travail

consistait à contrôler la pollution soufrée autour d'une centrale thermique. Certaines anomalies relevées dans les valeurs qu'ils avaient obtenues pour un poste de prélèvement placé contre une haie, leur ont permis de mettre en évidence l'influence de cette haie sur la concentration de SO_2 dans l'atmosphère dans son voisinage immédiat. Des études plus complètes (MARTIN et BARBER, 1971) montrent que cette influence dépend des conditions extérieures et qu'en particulier des conditions favorables à une forte activité biologique réduisent considérablement la teneur en SO_2 de l'atmosphère à proximité de cette haie.

3 - 2 - Dispersion des polluants

Dans la lutte contre la pollution atmosphérique, outre son rôle de filtre, le matériel végétal représente un outil de grand intérêt lorsqu'il est utilisé comme écran.

Ecran vivant doté de propriétés physiques et biologiques que l'on utilisera pour son effet protecteur dans son voisinage immédiat, et pour des polluants émis au sol, ou pour la rugosité introduite dans la topographie et dont l'effet favorise la dispersion des polluants émis au sol ou par une cheminée d'usine.

La forme de l'arbre, la densité du feuillage sont des éléments qui influenceront sur les propriétés de l'écran ou du filtre, et à condition que la plante soit adaptée au type de pollution à laquelle on compte la soumettre, il est possible de maîtriser l'écoulement du polluant et dans une certaine mesure de réduire sa concentration dans l'atmosphère.

4 - INTERACTION DE SO_2 AVEC D'AUTRES POLLUANTS, PHENOMENES DE SYNERGIE.

Il n'est pas rare lorsque la pollution est d'origine industrielle ou urbaine que SO_2 soit accompagné par d'autres polluants, moins toxiques en général si on les prend isolément, mais dont l'action combinée à celle de SO_2 sur la végétation donne naissance à des phénomènes de synergie.

On peut considérer deux types de synergie:

- Au niveau de l'atmosphère, la présence simultanée de plusieurs polluants dans des conditions climatiques particulières peut donner lieu à des réactions chimiques dont les produits for-

més sont beaucoup plus toxiques que les réactifs pris séparément. C'est le cas du smog oxydant de Los Angeles

Au niveau de la végétation, l'action simultanée ou conjuguée de plusieurs polluants conduit à l'apparition de dégâts, caractéristiques ou non des polluants présents, alors que leur concentration respective est insuffisante pour provoquer ces dégâts.

4 - 1 - Synergie SO₂ - Oxydes d'azote:

Des études ont été menées par TINGEY et al. (1971) concernant l'interaction de SO₂ et NO₂, les auteurs montrent qu'un mélange de ces deux composés à des concentrations dix fois plus faibles que la concentration correspondante pour chacun des gaz au seuil de réponse des végétaux, provoque des dégâts d'un aspect différent de ceux causés généralement par ces polluants pris séparément. Les concentrations toxiques de ces deux polluants agissant en mélange sont ainsi abaissées au niveau des concentrations couramment rencontrées dans les villes.

4 - 2 - Synergie SO₂ - Ozone:

En France, on ne connaît pas d'exemple de ce type de pollution, par contre aux Etats-Unis, où la pollution par l'Ozone est fréquente, MENSER et HEGGESTAD (1966) montrent que la présence de SO₂ et O₃ dans l'atmosphère provoque sur des plantes particulièrement sensibles, comme le Tabac, des nécroses du type ozone. Les dégâts observés suggèrent un phénomène de synergie à des concentrations de polluants très faibles, pour lesquelles les deux polluants pris individuellement sont sans effet.

Ces résultats ont été confirmés par Mac DOWALL et COLE (1971).

TINGEY et al. (1973) à la suite de pollutions artificielles avec un mélange des deux polluants, suggèrent que pour le Tabac, le Radis et la Luzerne, les dégâts sont plus importants que l'addition des dégâts causés par chacun des gaz pris individuellement, mais pour d'autres espèces, Chou et Tomate en particulier, les dégâts observés seraient le résultat cumulé des effets des deux polluants pris séparément.

4 - 3 - Synergie SO₂ - acide fluorhydrique:

MANDL (1972) a étudié les interactions possibles de ces deux polluants agissant en mélange sur différentes plantes. Pour le Pin Weymouth, les arbres exposés simultanément à SO₂ et HF sont légèrement plus marqués que ceux qui sont exposés à SO₂ seul. Par contre, après deux semaines de traitement, des nécroses d'un type nouveau se développent sur le Blé tandis que pour l'Orge les dégâts sont beaucoup plus importants que pour le traitement avec SO₂ seul. Le Haricot, en revanche ne semble pas sensible à l'action simultanée de ces deux polluants.

5 - VARIATION DE LA SENSIBILITE AVEC LES ESPECES ET AVEC LES CULTIVARS - SELECTION D'ESPECES RESISTANTES.

5 - 1 - Variation de la sensibilité des espèces

L'observation des manifestations de la pollution atmosphérique sur la végétation permet de distinguer des différences dans la sensibilité des espèces, en dehors de toute influence extérieure.

Ces différences ont permis d'établir des listes de plantes en classant les espèces dans diverses catégories, de très sensibles à très résistantes. Les listes établies empiriquement ont un grand intérêt pour le choix des plantes susceptibles de s'adapter dans une région particulière soumise à une pollution donnée, et inversement dans une région polluée de déterminer le type de polluant toxique pour la végétation.

La première liste concernant SO₂ remonte au début du siècle (O'GARA, 1922), d'autres sont venues la compléter (ZIMMERMAN et HITCHCOCK, 1956, THOMAS et HENDRICKS, 1956, de CORMIS, 1972).

5 - 2 - Variation de la sensibilité des cultivars

La variation de la sensibilité entre les espèces se retrouve aussi entre les cultivars, mais les études sur ce sujet sont plus rares, (BRENNAN et al., 1967, BRENNAN et LEONE, 1972, AEDIPE et ORMROD, 1972, DOCHINGER et al., 1972). Que ce soit pour des arbres ou des plantes ornementales, ces études montrent des différences de sensibilité significatives entre les cultivars

d'une même espèce.

A notre avis, cette différence de sensibilité entre les cultivars offre une voie de recherche privilégiée pour l'explication des mécanismes d'action de SO_2 sur les plantes. En effet, il est vraisemblable qu'entre deux cultivars, le comportement physiologique doit être très voisin. Il y est peut être plus facile de discerner le caractère particulier qui confère à l'un d'eux une meilleure résistance vis à vis de SO_2 .

6 - TRANSFORMATION ET UTILISATION DU DIOXYDE DE SOUFRE ATMOSPHERIQUE DANS LA PLANTE, PARTICIPATION AU CYCLE DU SOUFRE.

Nous venons de voir que SO_2 avait une action préjudiciable, cependant elle peut parfois être bénéfique pour la plante. Les effets toxiques ou bénéfiques dépendent de sa concentration dans l'atmosphère et vraisemblablement aussi de l'assimilation de ce composé par la plante. Néanmoins, quel que soit l'effet obtenu, la teneur en soufre des plantes exposées à une atmosphère riche en SO_2 augmente de façon significative avec la durée de l'exposition. Cette augmentation de la teneur en soufre total peut atteindre jusqu'à trois fois la valeur normale. Cependant, il n'y a pas de relation quantitative entre cette augmentation et l'intensité des dégâts causés aux plantes, sans doute parce qu'interviennent aussi le métabolisme de la plante et sa capacité de neutraliser le polluant, (de CORMIS et BONTE J. et C., 1968).

6 - 1 - Transformation du dioxyde de soufre

Le soufre absorbé ne reste pas sous la forme S^{+4} , il est rapidement oxydé ou réduit (WEIGL et ZIEGLER, 1962).

A l'aide d'éléments marqués, de CORMIS (1968,b) a pu montrer que l'on retrouvait rapidement le soufre de SO_2 atmosphérique dans les molécules de sulfates puis dans les acides aminés et les protéines soufrés, cependant qu'une quantité non négligeable était rejetée dans l'atmosphère sous forme de H_2S .

D'autre part, THOMAS et al. (1944) ont pu montrer que si l'on fournit à la plante du soufre sous forme de sulfate par les racines, ou sous forme de SO_2 par l'atmosphère, la répartition finale du soufre absorbé était sensiblement la même dans les deux cas.

La vitesse de transformation de SO_2 après son absorption par la plante a été étudiée par NIELSEN (1938). La quantité de sulfites dans la plante après absorption décroît avec le temps. A la lumière, la forme sulfite disparaît généralement en une heure ou deux. A l'obscurité elle pourrait persister 10 ou 12 heures.

6 - 2 - Transport et répartition du soufre après absorption.

SO_2 ainsi transformé peut être transporté vers d'autres parties de la plante, surtout chez les plantes carencées en soufre. THOMAS et HILL (1937), de CORMIS (1968, a) montrent qu'une certaine quantité de soufre peut être retrouvée dans les racines et dans la rhizosphère, ce qui constituerait un moyen d'élimination du soufre excédentaire.

- CHAPITRE II -

DESCRIPTION DES TECHNIQUES ET DU MATERIEL

1 - MISE AU POINT D'UNE TECHNIQUE PERMETTANT L'OBTENTION D'ATMOSPHERES POLLUEES

Pour aborder l'étude des effets de la pollution par les gaz de l'atmosphère sur les végétaux dans des conditions naturelles, il a été nécessaire d'obtenir et de reproduire des atmosphères contenant des concentrations connues de ces divers gaz, afin de traiter les plantes dans des enceintes climatisées.

Nous avons réalisé un dispositif qui nous permet l'obtention de très faibles débits de gaz avec une bonne maîtrise, et par conséquent de reproduire à volonté des atmosphères contenant de très basses concentrations de polluants gazeux (de l'ordre de 1.10^{-6}). Photographie n°2.

1 - 1 - Description du dispositif permettant l'obtention d'atmosphères polluées

Cet appareil comprend:

a) un dispositif qui permet de détendre le dioxyde de soufre d'un tube commercial (X) dans un réservoir (E) de 1 litre à une pression constante de quelques cm de mercure (fig. 1). Ce système basé sur le principe du manomètre à mercure comprend un tube en U (D) (détail fig. 2) muni de deux électrodes, dont une extrémité est en communication avec le circuit de gaz, l'autre étant ouverte à l'air libre.

Au départ, le mercure baigne les deux électrodes et établit le contact qui entraîne l'ouverture de l'électrovanne (C). Le gaz pénètre dans le circuit et repousse le mercure jusqu'à la rupture du contact qui commande la fermeture de l'électrovanne (C). Pour éviter la détente brutale du gaz contenu par l'électrovanne en plus du réservoir de détente (E), nous avons intercalé un capillaire (B) entre le détendeur (A) et l'électrovanne. Une baisse de pression dans le circuit entraînera de nouveau le contact mercure - électrode et sera compensée par une nouvelle ouverture de l'électrovanne.

Le tube manométrique peut être incliné grâce au rôdage sphérique, ce qui entraîne une variation de la hauteur de la colonne de mercure et par conséquent, de la pression que nous avons fixée à 1,5 cm de Hg. L'écart entre le maximum et le minimum n'excède pas 2 mm de Hg.

b) une pompe péristaltique (F) équipée de tube tygon qui à partir du réservoir, injecte des quantités réglables et constantes du composé gazeux dans un circuit ou dans une enceinte.

Ce dispositif initialement prévu pour réaliser des micro-concentrations dans des chambres à circulation, d'un volume important, destinées à la pollution des plantes entières, peut être adapté à une enceinte close qui servira de réservoir pour l'alimentation de petites chambres dans lesquelles on réalisera des pollutions au niveau d'une feuille.

Pour cela, à l'aide des contacts de fin de course de l'enregistreur, on asservit la pompe péristaltique à l'analyseur de gaz de telle sorte qu'une diminution de la concentration à l'intérieur de l'enceinte déclenche la mise en marche de la pompe qui rétablit la concentration fixée.

1 - 2 - Description du dispositif expérimental pour l'étude des effets du dioxyde de soufre sur les mouvements stomatiques.

Pour suivre simultanément les réactions stomatiques d'une plante polluée et d'une plante témoin, nous avons réalisé deux enceintes de 50 litres en chlorure de polyvinyl PVC, dans lesquelles

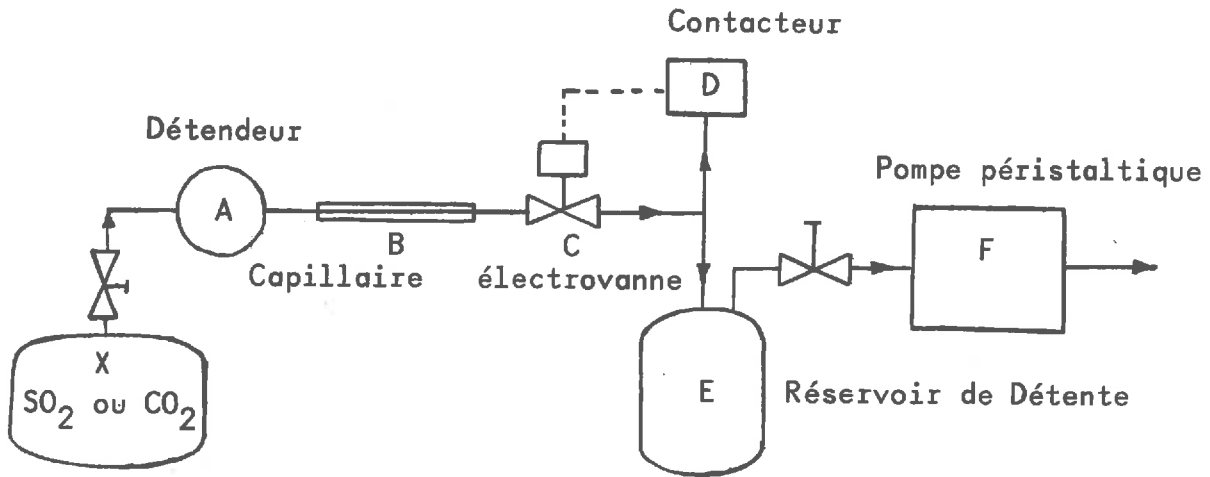


Fig. (1) Dispositif permettant le dégagement de faibles débits gazeux

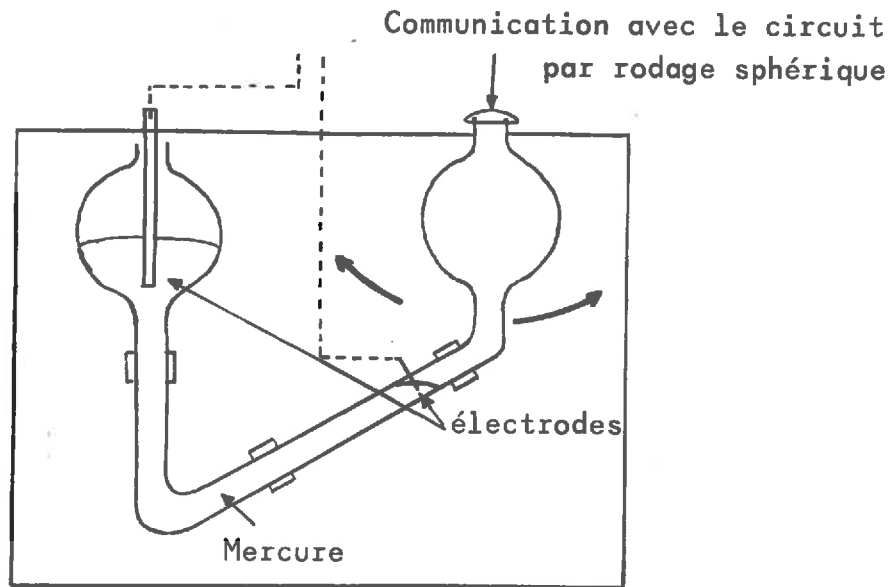


Fig. (2) Contacteur à mercure D permettant le maintien d'une pression constante dans E

les concentrations en CO_2 et en SO_2 sont maintenues constantes au niveau désiré.

12 - 1 - Dispositif permettant d'obtenir des concentrations constantes de CO_2

Le dispositif est représenté sur la figure (3)

L'analyseur utilisé est un analyseur IR non dispersif, (Schlumberger type ANIR 11) dont la sensibilité (1% de l'étendue de mesure) satisfait largement les exigences requises pour l'étude des mouvements stomatiques dans la gamme des concentrations de 0 à $5 \cdot 10^{-4}$.

Dans un premier temps, à l'aide de la pompe (Q) l'air de la chambre (1) est aspiré à travers l'électrovanne (L) (l'électrovanne M étant fermée) puis envoyé vers l'analyseur (K) en passant par le débitmètre à bille (I), sa teneur en CO_2 est mesurée et enregistrée. Lorsqu'elle est inférieure à la concentration choisie, l'enregistreur (J) transmet un signal au relais (H) qui déclenche la mise en marche de la pompe correspondante (F_1) jusqu'à ce que la concentration de CO_2 soit rétablie. Cette phase dure 1 mn 30, ensuite le programmeur (G) inverse le contact des électrovannes ainsi que celui des pompes, et c'est l'air de la chambre (2) qui est à son tour aspiré à travers l'électrovanne (M) (L étant fermée), et envoyé vers l'analyseur en passant par (I). Comme précédemment, si la concentration en CO_2 dans (2) est trop faible, l'enregistreur (J) transmet un signal au relais (H) qui déclenchera la mise en marche de la pompe (F_2).

(E) représente le réservoir de détente décrit dans le dispositif précédent dans lequel CO_2 est détendu à une pression constante de 1,5 cm de mercure.

12 - 2 - Dispositif permettant d'obtenir des concentrations constantes de SO_2

Dans la chambre (2) le dispositif représenté sur la figure (4) permet d'injecter SO_2 à un instant déterminé et de maintenir la concentration constante.

L'analyseur utilisé est un analyseur BECKMAN 906 A. Cet appareil (N) basé sur une technique coulométrique permet de mesurer en permanence la concentration de SO_2 dans (2) Lorsque le signal transmis à l'enregistreur est au dessous de la

concentration retenue, le relais (O) déclenche la mise en marche de la pompe (F_2SO_2) qui rétablit la concentration fixée. (E) représente le réservoir de détente dans lequel le dioxyde de soufre est maintenu à une pression constante de 1,5 cm de mercure.

Pour certaines manipulations, il a été nécessaire de diminuer les teneurs en CO_2 et en vapeur d'eau au dessous du niveau de celles de la salle d'expérimentation. Pour cela, nous avons injecté dans les enceintes de l'air appauvri en CO_2 et en vapeur d'eau par passage sur un lit de soude.

1 - 3 - Etude critique

Nous avons voulu nous placer aussi près que possible des conditions naturelles. Pour toutes les manipulations, à moins de spécification, nous avons maintenu la concentration en CO_2 à $3.10^{-4} \pm 5.10^{-6}$.

Les pollutions urbaines et industrielles ne dépassent que rarement 2.10^{-6} pour SO_2 sur quelques heures.

Nous avons étudié les variations des mouvements stomatiques dans des atmosphères contenant entre 0,25 et 2.10^{-6} avec des variations de $\pm 0,01 \cdot 10^{-6}$.

Le moyen de production de faibles débits gazeux, bien que nécessitant un appareillage assez onéreux, présente l'avantage de faire appel à l'électro-mécanique qui permet son automatisation et assure une grande précision pour les expériences longues qui demandent une régulation en absence de surveillance.

L'ensemble du dispositif peut être aisément utilisé pour étudier les effets d'autres polluants sur les mouvements stomatiques: l'Ozone (O_3), les oxydes d'azote (NO_x), l'oxyde de carbone (CO), l'acide fluorhydrique (HF), ou bien des mélanges de ces polluants que l'on rencontre très souvent dans les zones industrielles et urbaines.

BENARIE et BODIN (1974) présentent un système analogue au nôtre, la pression constante est obtenue à l'aide d'un piston flottant sur une colonne remplie de SO_2 et le débit, à l'aide d'un capillaire; toutefois l'application de cette technique à nos besoins nécessiterait un équipement électronique du système pour permettre un fonctionnement en continu.

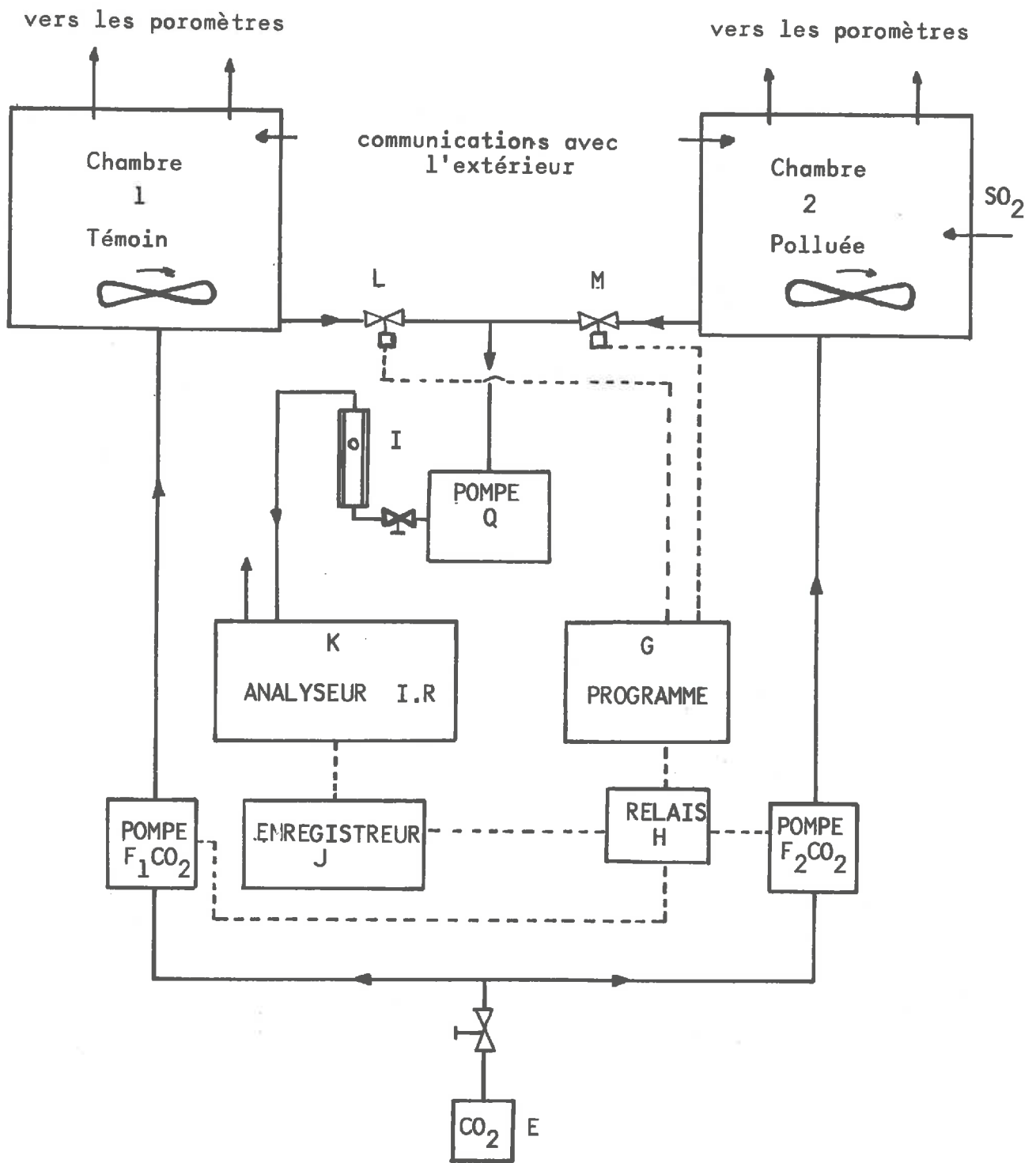


Fig (3) Dispositif de contrôle et de régulation des atmosphères en CO₂

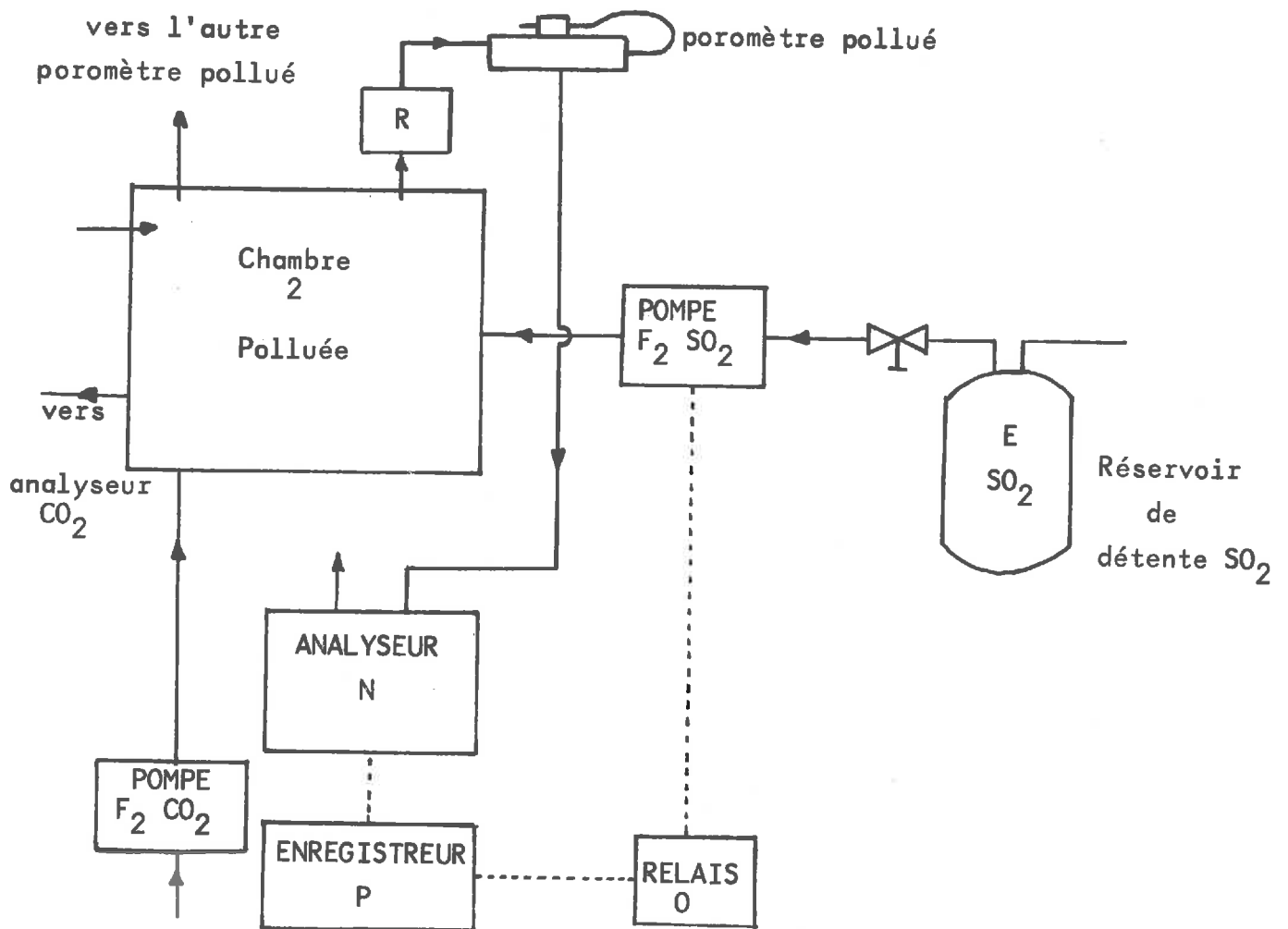


Fig.(4) Dispositif de contrôle et de régulation des atmosphères en SO₂

Il existe sur le marché des appareils basés sur la diffusion de SO_2 à travers une membrane de téflon (CHOVIN et ROUSSEL, 1973). Ils permettent d'obtenir des débits constants avec une grande précision mais ils sont très onéreux et leur faible débit limite leur utilisation à l'étalonnage des analyseurs.

2 - TECHNIQUES DE MESURE DU DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES

2 - 1 - Choix d'une technique porométrique

Il existe de nombreuses méthodes d'étude du mouvement des stomates, (MEIDNER et MANSFIELD, 1968, SLAVIK, 1972).

Nous avons retenu la technique utilisant la diffusion de H_2 à travers la feuille, mise au point par LOUGUET (1962), car elle présente les avantages suivants:

- non destructive, elle permet de suivre l'évolution des mouvements stomatiques d'une feuille pendant plusieurs jours voire plusieurs semaines.
- le poromètre nous permet d'étudier l'influence de SO_2 sur les stomates au niveau d'une seule feuille, ce qui permet un contrôle plus rigoureux des conditions expérimentales. En particulier, il est plus facile d'obtenir un écoulement gazeux homogène sur une feuille seule que sur une plante entière. De même, il est plus facile d'assurer un éclairage constant pour une feuille que pour un couvert végétal.
- c'est une méthode fine de laboratoire, la rapidité de mesure permet d'apprécier les plus légères variations d'ouvertures des ostioles.
- enfin, la technique ayant fait l'objet d'une étude poussée, en nous plaçant dans les mêmes conditions que l'auteur, nous pouvons ainsi tirer profit de son expérience et des résultats acquis.

2 - 2 - Principe de la technique et description de l'appareil

L'appareil conçu pour permettre la mesure de l'intensité des échanges gazeux diffusifs à travers une feuille est représenté sur la figure 5 .

La feuille plaquée contre le bord du tube (T) est fixée à l'aide de graisse Apiezon M, une encoche prévue dans le bord du

poromètre laisse passer le pétiole et permet ainsi une alimentation normale de la feuille.

L'étanchéité au niveau du pétiole et de la plaque obturatrice est assurée par de la graisse Apiezon L, le bouchon (A) est vissé sur le tube (T). On obtient ainsi deux chambres A et B séparées par une membrane poreuse formée par la feuille amphistomatée du Pelargonium.

La figure 6 montre le poromètre en période de balayage, une pompe à membrane assure la circulation de l'atmosphère préparée dans les enceintes.

La figure 7 montre le poromètre pendant la mesure: la chambre (B) est en relation avec un tube de verre horizontal dans lequel glisse un index d'eau, tandis que la chambre (A) est balayée par de l'hydrogène avec un débit de 1 l.mn^{-1} .

Selon la loi de GRAHAM régissant les débits gazeux des deux espèces moléculaires interdiffusant

$$\frac{QH_2}{Q \text{ air}} = \frac{M \text{ air}}{M H_2} \approx 3,8$$

l'air étant considéré comme formé d'une espèce moléculaire du point de vue de la diffusion car les masses moléculaires de O_2 et de N_2 sont très proches.

La différence entre les débits de diffusion $Q \text{ air}$ et $Q H_2$ entraîne une augmentation du volume dans (B) qui se traduit par un déplacement de l'index dans le tube de mesure horizontal.

La vitesse du déplacement de l'index mesurée à l'aide d'un chronomètre est proportionnelle au degré d'ouverture des ostioles dans la limite de 1 à 8μ selon la courbe représentée sur la figure 8, (LOUGUET, 1971).

2 - 3 - Adaptation de cette technique pour l'emploi d'atmosphère polluée

L'une des raisons du choix de cette technique est qu'elle peut être utilisée aisément pour l'étude des mouvements stomatiques en atmosphère polluée. En effet, à partir de l'atmosphère préparée dans les chambres (1) et (2), une pompe à membrane (R) alimente le poromètre dans lequel est installée une feuille (fig.9). Un débitmètre (S) placé en série après la pompe permet un contrôle visuel du débit (40 l/h^{-1}).

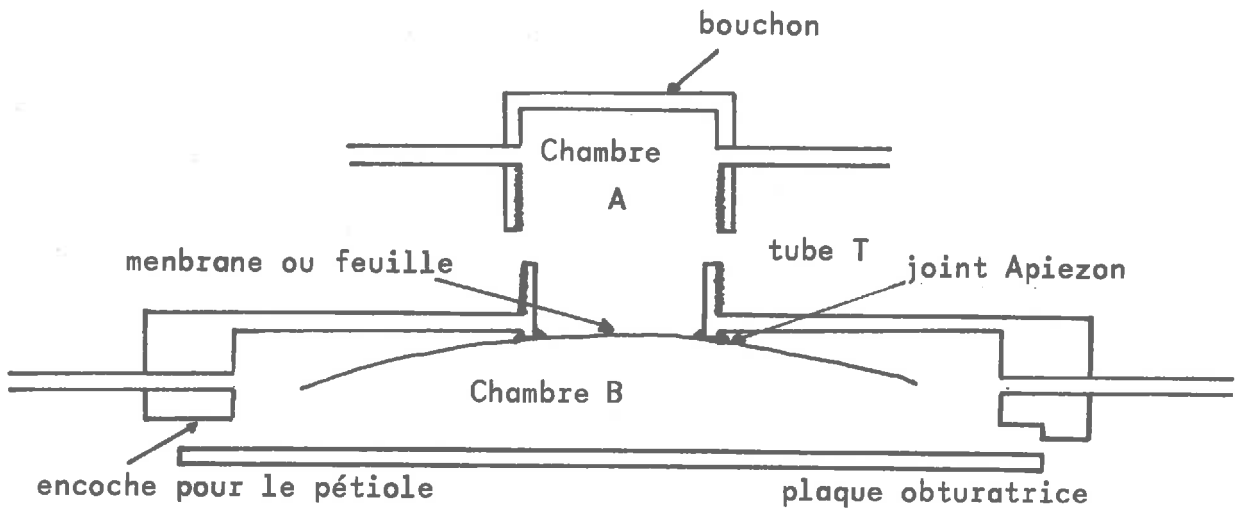


Fig. (5) Coupe diamétrale du poromètre

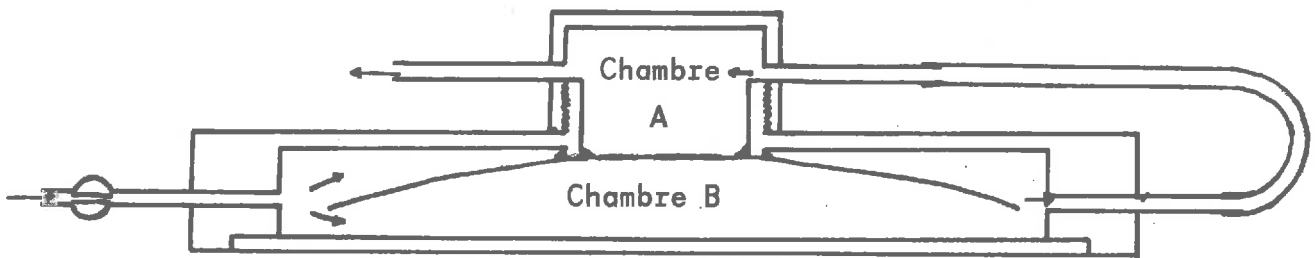


Fig. (6) Poromètre en période de balayage

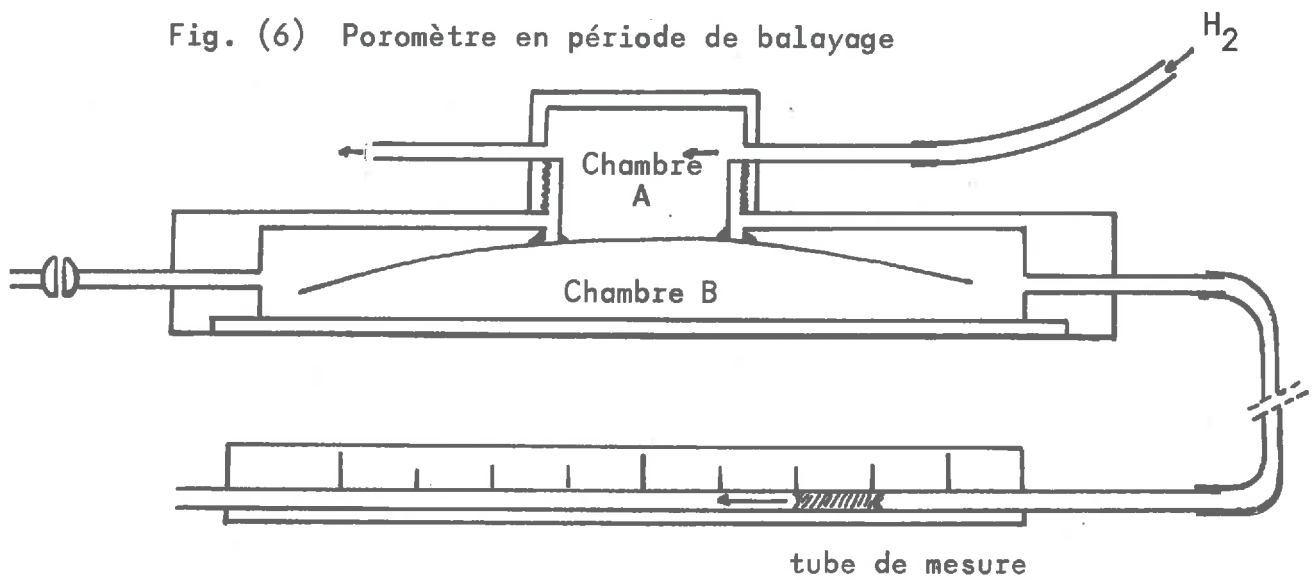
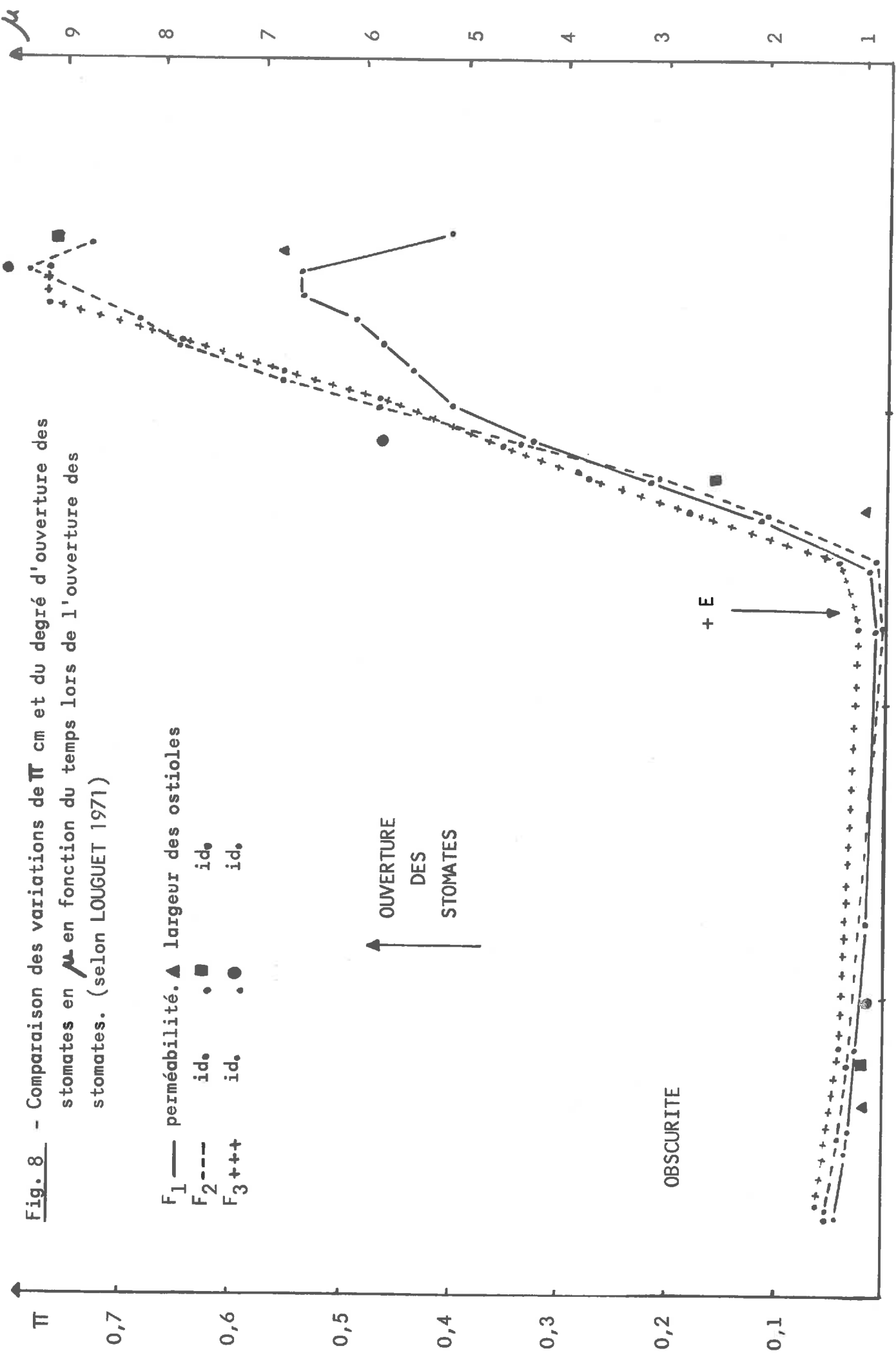


Fig. (7) Poromètre pendant la mesure

Fig. 8 - Comparaison des variations de π cm et du degré d'ouverture des stomates en μ en fonction du temps lors de l'ouverture des stomates. (selon LOUGUET 1971)

F₁ — perméabilité. **▲** largeur des ostioles
F₂ - - - id. **●** id.
F₃ +++ id. **○** id.



La figure 9 représente le schéma de montage de l'ensemble d'un poromètre sur l'une des deux chambres polluée ou non polluée. Pour éviter au maximum l'erreur sur la mesure due à l'adsorption de SO_2 dans le circuit, nous avons branché l'analyseur au niveau de la chambre porométrique. La photographie n°1 représente l'ensemble de l'installation. Les lettres représentées sur cette photographie correspondent aux différents éléments des dispositifs que nous avons décrits. Détail photo. n°3.

2 - 4 - Mode d'expression du degré d'ouverture des stomates

C'est la perméabilité globale Π d'une portion de la feuille à l'hydrogène qui exprime quantitativement le degré d'ouverture des stomates:

$$\Pi = \frac{U_0}{D_0 L n 3,8} \quad \text{en cm}$$

U_0 = débit en $\text{cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ mesuré grâce au déplacement de l'index et égal à débit H_2 - débit air.

D_0 = coefficient de diffusion binaire (H_2 - air) donné par les tables.

D_0 dépend de la température absolue selon la loi:

$$\frac{D_{0T}}{D_{0273}} = \left(\frac{T}{273} \right)^{1,75}$$

vérifiée expérimentalement dans la gamme des températures biologiques où $D_{0273} = 0,61$ selon JOST (1952)

2 - 5 - Etude critique

La technique décrite précédemment a été mise au point pour l'étude des mouvements stomatiques du Pelargonium, mais elle peut être adaptée à d'autres végétaux, (DUPAIGNE et LOUGUET, 1971). Grâce à sa sensibilité, elle présente l'avantage d'apprécier les mouvements des stomates peu ouverts.

Les conditions générales de l'utilisation de la méthode et la critique ont été faites par LOUGUET (1971).

3 - CONDITIONS GENERALES DE L'EXPERIMENTATION

Le dispositif expérimental d'étude des mouvements stomatiques en atmosphère polluée et l'élevage des plantes en conditions artificielles ont été réunis dans une pièce de 30 m³. Les plantes bénéficient ainsi de conditions constantes pendant leur croissance et au cours de l'expérimentation.

3 - 1 - Maintien de l'éclairement

L'intensité lumineuse est un facteur qui influence directement l'ouverture des stomates. Les plantes reçoivent un éclairement moyen de 6000 lux = 69 W.m⁻² fourni par des lampes mixtes à incandescence - vapeur de mercure (MLL Philips) dont le rapport énergétique des radiations rouges et bleues est de 1,23 (GESLIN, 1967).

Ces lampes fonctionnent de 8h 30 à 20h 30 chaque jour.

3 - 2 - Maintien de la température

L'application d'une technique d'étude des mouvements des stomates, basée sur la diffusion de H₂, nécessite une température d'expérimentation constante.

L'échauffement dû aux lampes et aux appareils de mesure est compensé par un groupe frigorifique qui maintient la température à 24° ± 1°C pendant la journée. La nuit, après l'extinction des lampes, la température descend à 18°C et y est maintenue à l'aide de plinthes chauffantes.

3 - 3 - Maintien de l'humidité

L'utilisation d'un groupe frigorifique assèche l'air de la salle et il est nécessaire de réajuster l'humidité relative. Un humidificateur du type DEFENSOR permet de maintenir l'humidité relative à 70 ± 5% pendant le jour, elle monte la nuit à 85%.

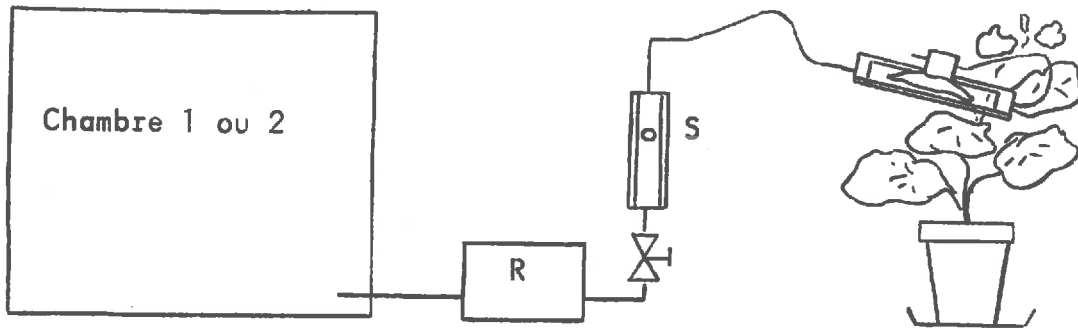
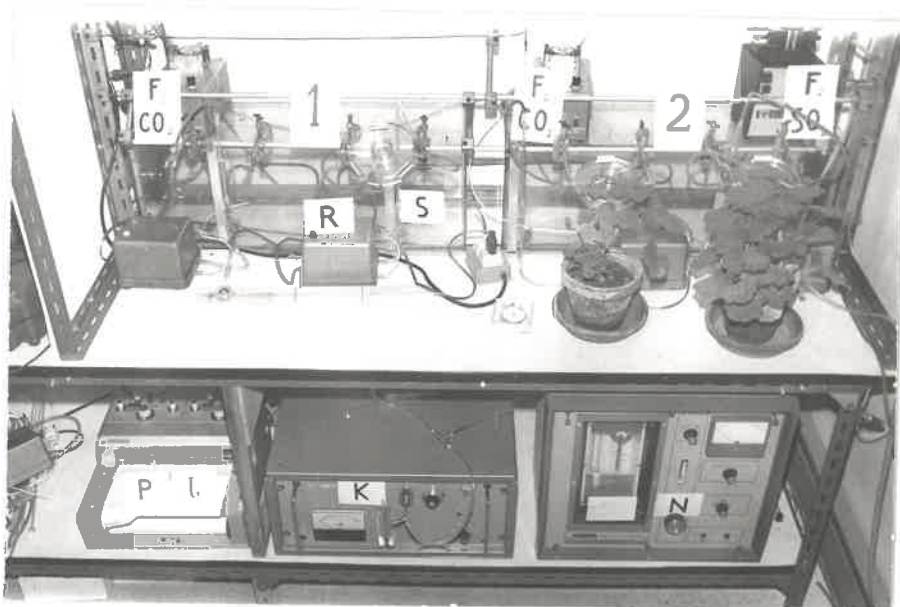


Fig. 9 Adaptation du poromètre à la Chambre polluée ou non



Photographie N°1 - Ensemble du dispositif expérimental



Photographie n°2 Dispositif permettant l'obtention de faibles débits gazeux



Photographie n°3: Détail du dispositif expérimental montrant l'adaptation du poromètre

4 - CHOIX DU MATERIEL VEGETAL ET CONDITIONS DE CULTURE

4 - 1 - Choix du matériel végétal

Nous avons choisi le Pelargonium X hortorum cultivar "Jardin des Plantes", pour respecter les conditions d'utilisation de la méthode porométrique et parce qu'il présente les avantages suivants:

- Facilité d'obtention en toutes saisons et particulièrement en conditions artificielles.
- Faible sensibilité aux variations hygrométriques
- Sensibilité moyenne au dioxyde de soufre
- Et surtout parce que ses réactions stomatiques sont bien connues.

4 - 2 - Conditions de culture

Les plantes sont cultivées en pot sur un mélange de terre et de terreau dont l'humidité est maintenue constante par arrosage régulier.

Les boutures se développent d'abord en serre, elles sont ensuite transférées dans la salle d'élevage. A partir de cet instant, les conditions sont les mêmes que celles du traitement que nous avons décrit précédemment.

Il faut laisser un délai minimum de quinze jours pour que les plantes élevées en milieu naturel s'adaptent à leurs nouvelles conditions; on ne procèdera aux manipulations qu'à la fin de cette période.

5 - CONCLUSIONS GENERALES SUR LE MATERIEL ET LES TECHNIQUES MISES EN PLACE

Bien que la méthode porométrique soit très simple dans sa conception, l'étude des mouvements stomatiques exige des conditions d'environnement bien définies. A fortiori, l'étude des effets de la pollution atmosphérique sur les mouvements stomatiques, pour laquelle il faut reproduire des atmosphères contenant des polluants à une concentration constante de l'ordre de 1.10^{-6} , demande un volume d'installation dont la réalisation et la mise au point peuvent être longues.

En revanche, l'ensemble du dispositif nous permet de

suivre avec précision les mouvements stomatiques en contrôlant les paramètres influants. L'entretien et les manipulations sont très simples et permettent des études sur des périodes de plusieurs jours. La méthode porométrique convient particulièrement bien à l'étude des effets des différents gaz sur les mouvements stomatiques et bien qu'elle soit limitée pour l'instant au cas du Pélargonium, on peut envisager aisément son application à d'autres végétaux pourvu qu'ils soient amphistomatés (Graminées).

- CHAPITRE III -

DEMONSTRATION ET ANALYSE DU ROLE DES STOMATES DANS LES EFFETS DE LA POLLUTION ATMOSPHERIQUE PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE SUR LES VEGETAUX

Nous avons montré Chapitre I § 1-4 que si de nombreux auteurs mettent en cause le rôle des stomates pour expliquer certains phénomènes de pollution sur les végétaux, très peu de chercheurs se sont réellement penchés sur ce problème et aucune étude systématique n'a été entreprise jusqu'ici.

1 - MISE EN EVIDENCE DU ROLE DES STOMATES DANS L'ABSORPTION DE SO₂

1 - 1 - Corrélation entre les effets de la pollution et la densité stomatique

Les stomates représentent la voie principale de passage des gaz de l'atmosphère dans la feuille. Les nécroses observées sur des végétaux exposés à une atmosphère contenant du SO₂ sont - elles dues à l'action toxique de ce gaz après pénétration par la voie stomatique?

11 - 1 - Mode opératoire

Deux portions de feuilles de même rang sont exposées simultanément à une atmosphère contenant du dioxyde de soufre,

l'une est exposée par la face inférieure, l'autre par la face supérieure. Pour cela, on ajuste sur chaque feuille une cloche cylindrique en PVC, on obtient ainsi une petite enceinte dont une base est l'une des faces de la feuille choisie. On assure l'étanchéité avec de la graisse Apiezon M (figures 10 et 11).

De part et d'autre de cette cloche, deux ajutages permettent la circulation de l'atmosphère polluée dans la chambre. Le débit de balayage dans les deux chambres est fixé à 40 l/h, et la concentration en SO_2 est maintenue constante à un niveau toxique.

11 - 2 - Résultats

Nous avons répété ces expérimentations sur des espèces dont la répartition stomatique présente un intérêt particulier, comme le montre le tableau 1. Les mêmes expériences réalisées à l'obscurité révèlent le même ordre d'apparition des nécroses, mais le temps nécessaire pour les obtenir est beaucoup plus grand.

11 - 3 - Discussion

L'examen du tableau 2 montre que l'apparition des nécroses se fait toujours sur la feuille dont la face pourvue de stomates est exposée à la pollution.

Pour Vitis vinifera on observe que les nécroses obtenues lorsque la face inférieure seule est polluée correspondent à un effondrement des deux épidermes si bien que la nécrose apparaît sur les deux faces (photographie n° 5).

De plus, l'observation des photographies 4 et 5 montre que la limite des tissus nécrosés correspond à la limite de la partie exposée.

Ceci laisse supposer que le SO_2 qui pénètre dans la plante diffuse perpendiculairement, et qu'il atteint rapidement toute l'épaisseur de la feuille.

Malgré l'importance des dégâts observés sur la photographie n°5, les feuilles exposées par la face dépourvue de stomates ne présentent aucune nécrose (photographie n° 4).

Il semble donc que les effets toxiques de SO_2 ne se manifestent qu'après son absorption par la feuille et que les stomates soient le lieu privilégié de cette absorption.

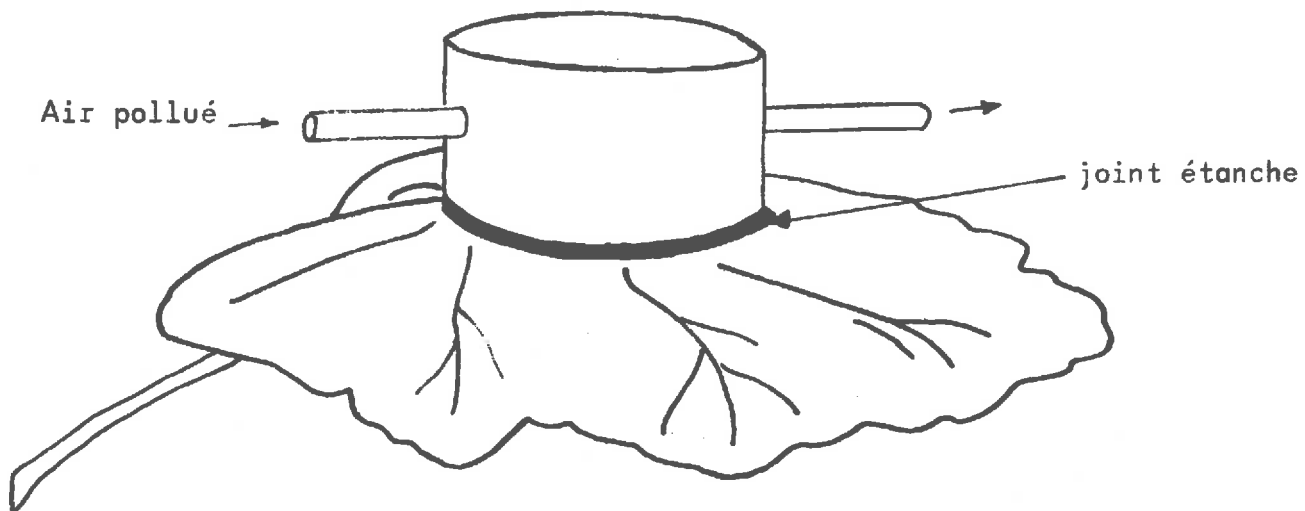


Fig. 10 Dispositif permettant de localiser la pollution sur la face supérieure

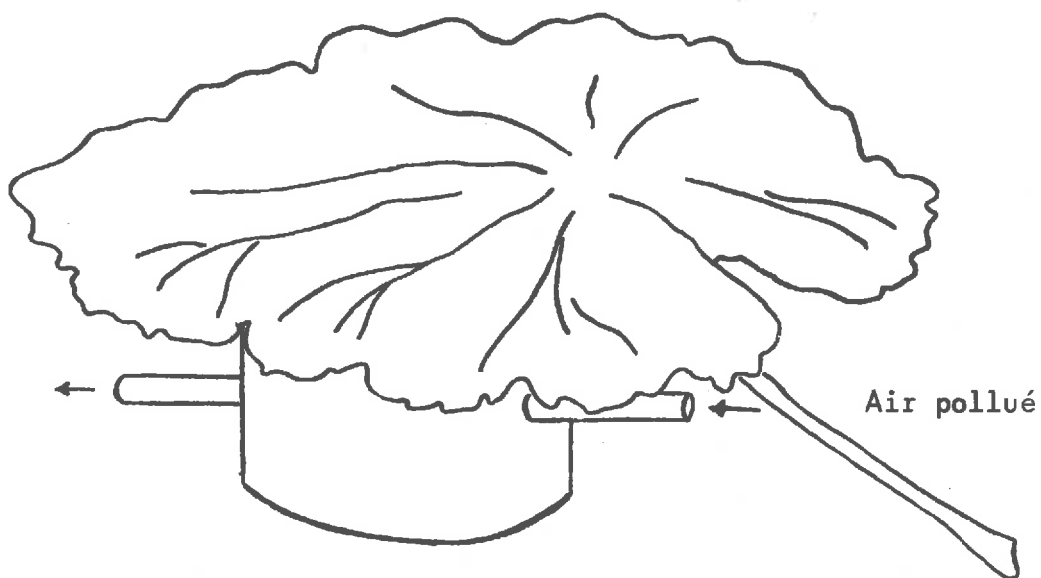


Fig. 11 Dispositif permettant de localiser la pollution sur la face inférieure



Photographie n°4: Conséquence d'une pollution de 4.10^{-6} pendant 2 heures, appliquée sur la face supérieure d'une feuille de vigne.



Photographie n°5: Conséquence d'une pollution de 4.10^{-6} pendant 2 heures, appliquée sur la face inférieure d'une feuille de vigne.

| Espèces | Face inférieure | Face supérieure |
|---|-----------------------------|-----------------------------|
| Iris | $92 \pm 3 . \text{mm}^{-2}$ | $96 \pm 3 . \text{mm}^{-2}$ |
| Vitis vinifera var. Petit Manseing | 250 ± 6 | 0 |
| Pelargonium X hortorum , Jardin des Plantes | 233 ± 6 | 29 ± 4 |

Tableau 1 : Répartition des stomates entre la face inférieure et supérieure des feuilles de végétaux étudiés.

| Espèces | Face polluée par SO ₂ | |
|---|----------------------------------|-----------------|
| | Face inférieure | Face supérieure |
| Iris $4.10^{-6}/2h$ | Nécroses | Nécroses |
| Vitis vinifera var. pt Manseing $4.10^{-6}/2h$ | Nécroses | Néant |
| Pelargonium X hortorum Jardin des Plantes $1,5.10^{-6}/4h$ | Nécroses | Néant |

Tableau 2 : Apparition des nécroses selon les faces traitées

1 - 2 - Démonstration qualitative par dosage du produit absorbé

Le soufre étant un élément naturel de la plante, il est difficile de prouver la présence d'une pollution soufrée dans l'atmosphère par l'analyse des végétaux.

Néanmoins, en suivant l'évolution de la teneur en soufre total des feuilles de végétaux poussant dans une zone où l'atmosphère est assez régulièrement polluée par SO_2 , nous avons pu démontrer qu'au cours de ces pollutions, SO_2 était absorbé en quantité importante, car l'analyse systématique des végétaux prélevés avant et après pollution révélait une augmentation significative de la teneur en soufre total (de CORMIS et al., 1968).

Dans l'expérience suivante nous allons rechercher si l'augmentation du taux de soufre est directement liée à la présence des stomates.

12 - 1 - Mode opératoire

Pour cette expérience, nous avons choisi une plante hypostomatée: le Haricot (*Phaseolus vulgaris* var. Triomphe de Farcy) qui possède au stade 2 feuilles environ 200 stomates sur la face inférieure.

Au stade cotylédonaire, les feuilles sont détachées et plaquées à l'aide d'un ruban adhésif sur un support comme le montrent les figures 12 et 13. Le pétiole est alimenté en solution nutritive grâce à un petit tube fixé sous la plaque. Les feuilles ainsi montées sont exposées pendant 30 mn dans une enceinte éclairée, dans laquelle est reproduite une atmosphère polluée par SO_2 à 1.10^{-5} .

On expose ainsi simultanément 10 feuilles par la face inférieure et 10 feuilles par la face supérieure, la face non exposée dans chacun des cas restant protégée par le support.

A la fin de l'exposition, les plantes sont découpées à la limite du ruban adhésif et séchées, puis broyées pour l'analyse.

La combustion d'un échantillon ainsi préparé, dans un four à induction LECO, assure une conversion complète des composés soufrés de la plante en SO_2 , dont le dosage iodométrique permet de calculer la teneur exprimée en soufre total.

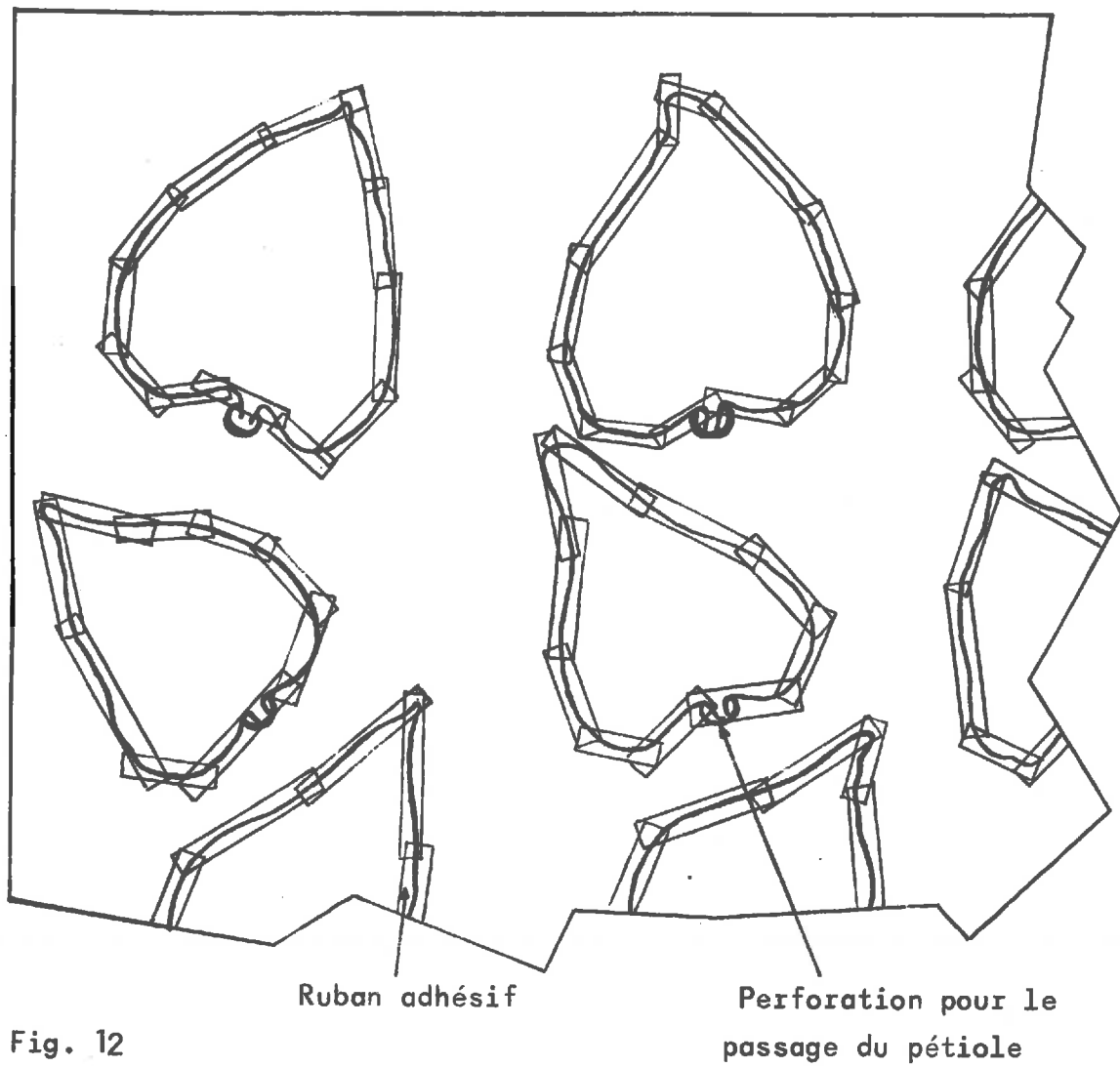


Fig. 12

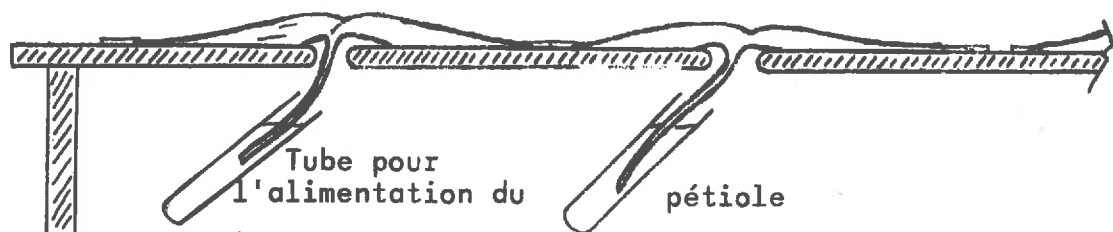


Fig. 13

Dispositif permettant l'exposition d'une seule face
des feuilles à la pollution

12 - 2 - Résultats

Les résultats de l'analyse des végétaux ainsi traités sont présentés dans le tableau 3:

| | |
|--|-----------------|
| Haricots Témoins | 2,1 < 2,4 < 2,6 |
| Haricots Traités par la face inférieure | 3,2 < 3,5 < 3,9 |
| Haricots Traités par la face supérieure | 2,4 < 2,8 < 3,2 |

Tableau 3: Variation de la moyenne des teneurs en soufre en⁰/₀₀ du poids de matière sèche et intervalle de confiance à P= 0,05.

On constate que les limites des intervalles de confiance ne se recouvrent pas pour les plantes traitées par la face inférieure et supérieure séparément, et que par conséquent, la différence est significative.

Par contre, l'application du test de STUDENT entre la valeur du témoin et celle des Haricots traités par la face supérieure, montre que la différence observée entre les moyennes n'est pas significative.

En effet, on trouve que: $t = 1,73$ pour $\nu = 40$,
 $t_{0,05} = 2,02$ et $t_{0,01} = 2,72$.

12 - 3 - Discussion

Bien que l'absorption de SO₂ par la face supérieure ne soit pas nulle, la majeure partie du dioxyde de soufre présent dans l'atmosphère pénètre dans la plante par la voie stomatique.

Les pollutions qui entraînent des augmentations semblables de la teneur en soufre des végétaux ne causent pas toujours des nécroses et elles n'ont d'influence sur le rendement que lorsqu'elles sont appliquées à des stades où la plante est particulièrement sensible "floraison, fécondation".

Cette expérience bien qu'éloignée des conditions naturelles, révèle l'importance du rôle de la végétation pour l'épuration de l'atmosphère.

Importance que l'on peut souligner par l'exemple suivant:

la Vigne présente un rapport moyen: $\frac{\text{poids sec}}{\text{surface foliaire}}$ de $0,53 \text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$

Une plante soumise à une pollution accidentelle de 2 h 00 avec une concentration moyenne de SO_2 de $2 \cdot 10^{-6}$ voit sa teneur en soufre passer de 0,23% à 0,53% pendant cette période, soit une augmentation de 0,3%, ce qui correspondrait à l'épuration de 300 l d'air/ dm^2 / heure.

Cet exemple rencontré dans une zone polluée correspond à un sinistre important entraînant des dégâts sur la végétation. Mais ce n'est pas le cas de notre expérience où les plantes ne montrent aucune nécrose après le traitement.

1 - 3 - Démonstration qualitative par localisation des échanges gazeux.

Le dioxyde de soufre absorbé par les plantes est partiellement réduit à la lumière et réémis sous forme de H_2S tandis qu'une certaine quantité est rejetée sans transformation (de CORMIS, 1968, de CORMIS et BONTE, 1970).

Puisque les stomates semblent représenter la principale voie de pénétration de SO_2 dans la feuille, les zones d'apparition préférentielle des nécroses sur cette feuille devraient correspondre aux zones d'absorption et d'échange de SO_2 et H_2S .

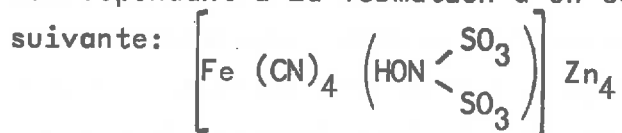
L'utilisation de papiers sympathiques devrait confirmer les résultats obtenus précédemment, et peut-être même fournir une image exacte de ces échanges.

13 - 1 - Mode Opératoire

Les feuilles de végétaux pollués sont détachées et appliquées contre une feuille de papier imprégné d'acétate de Zinc, on assure un contact étroit à l'aide d'une plaque de verre et on éclaire l'ensemble. Le pétiole des feuilles en place trempe dans une solution nutritive.

Après deux heures d'exposition, la feuille de papier imprégné est traitée:

- soit par pulvérisation d'une solution de nitroprussiate de sodium à 1% P/v et la présence des sulfites est révélée par une coloration rose caractéristique (BOURBON et MALBOSCQ) et correspondant à la formation d'un composé qui aurait la formule suivante:



- soit par pulvérisation d'une solution d'acétate de Pb à 5% P/v qui met en évidence la présence de sulfures par apparition d'une coloration brune de S Pb selon la réaction suivante: $(\text{CH}_3\text{COO})_2 \text{Pb} + \text{H}_2\text{S} \longrightarrow 2 \text{CH}_3\text{COOH} + \text{S Pb}$

Les empreintes colorées obtenues par révélation de H_2S ou de SO_2 sont toujours superposées. Nous n'avons souvent révélé que les sulfures dont la réaction avec $(\text{CH}_3\text{COO})_2\text{Pb}$ est nettement plus sensible; dans ce cas, la feuille de papier est directement imprégnée de ce sel, et l'empreinte se révèle au cours de la manipulation.

13 - 2 - Résultats

Si les rejets de SO_2 et H_2S sont observés lorsque SO_2 est fourni à la plante sous forme de sulfite de sodium SO_3Na_2 par absorption pétiolaire ou sous forme gazeuse par l'atmosphère, les résultats obtenus dans le deuxième cas sont plus intéressants, car ils représentent l'image même de l'activité de la feuille vis à vis de l'atmosphère polluée.

Nous avons pu faire la série d'observations suivantes:

N° 1: chez une plante hypostomatée, la Vigne, les réactions colorées consécutives aux rejets de SO_2 et H_2S n'apparaissent que lorsque le papier imprégné est en contact avec la face pourvue de stomates, (photographie 6).

N° 2: pour la Vigne et le Pelargonium, l'intensité maximum du dégagement est obtenue pour les feuilles intermédiaires.

Les zones de fortes colorations, donc d'activité importante, correspondent aux zones généralement nécrosées. Dans le cas particulier des très jeunes feuilles, on observe que le maximum des échanges est situé sur le pourtour de la feuille (photographie n°7).

N°3: si l'on projette sur un plan l'image des feuilles de la plante polluée, on constate, après répartition, que selon leur disposition, les feuilles peuvent former un écran protecteur qui se traduit par une diminution de l'absorption de la partie de feuille protégée (photographie n°7).

N°4: pour confirmer l'hypothèse émise dans la discussion 11 - 3 nous avons recommencé la même expérience 11 - 1 mais cette fois nous n'avons exposé que la face supérieure d'une feuille amphistomatée et d'une feuille hypostomatée. Dans les deux cas la face inférieure des feuilles est placée en contact du papier imprégné pendant le temps de l'expérience.

La pollution de la face supérieure d'une feuille amphistomatée entraîne l'apparition d'une empreinte sur le papier au contact de la face inférieure, (photographie n°8).

Au contraire dans le cas où la feuille polluée est hypostomatée aucune trace de dégagement n'est observée sur le papier.

N°5: si la feuille prélevée a été soumise à une pollution dépassant le seuil d'apparition des nécroses (photographie n°9) l'empreinte de la feuille obtenue dans ce cas comporte des plages sans S Pb exactement superposables aux plages nécrotiques qui apparaissent ultérieurement.

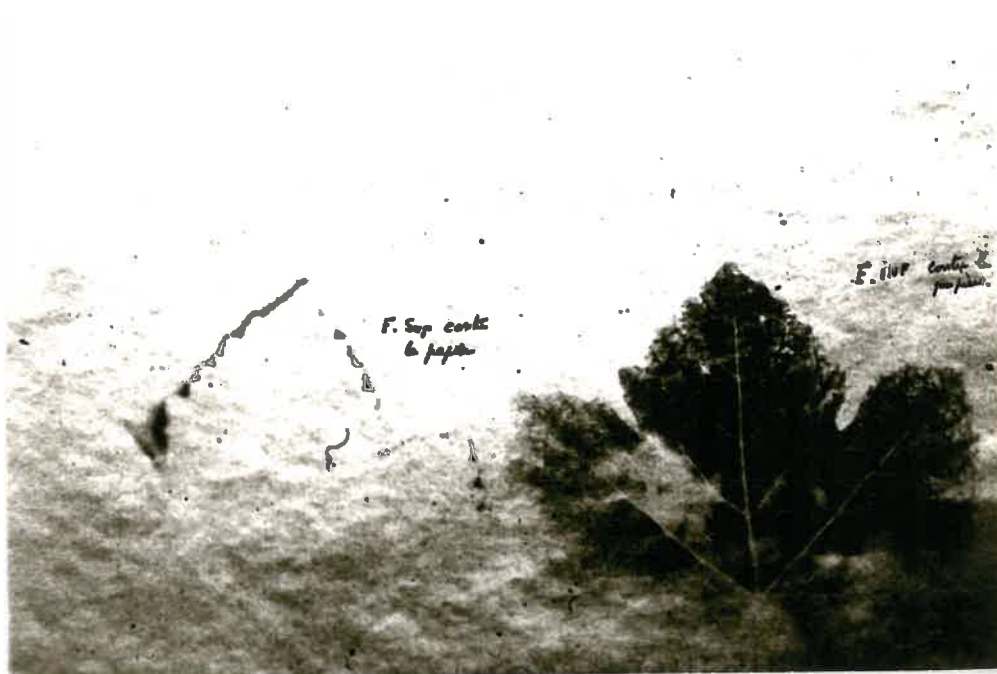
13 - 3 - Interprétation et Discussion:

N°1: bien qu'elles ne soient que l'image du rejet de SO_2 et H_2S , les empreintes obtenues montrent les zones d'échanges entre l'atmosphère et l'intérieure de la feuille.

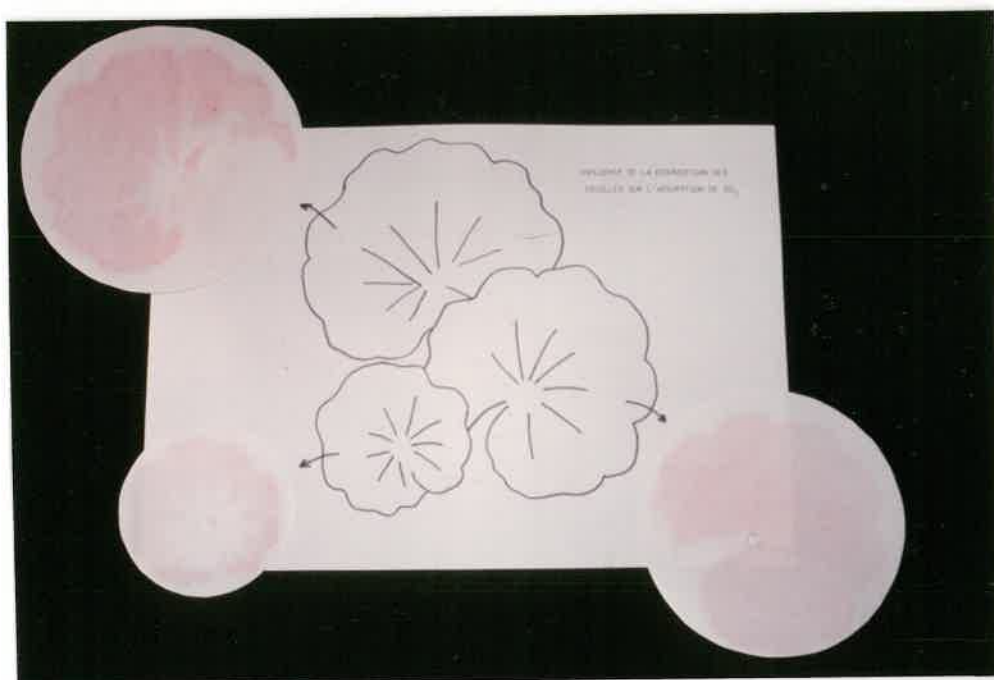
Nous avons montré chapitre I § 21 - 2 que SO_2 était extrêmement soluble dans l'eau, cette propriété lui confère la particularité de s'adsorber pratiquement sur tous les matériaux.

En dehors de tout phénomène d'absorption (pénétration dans la feuille) la surface foliaire représente un site particulièrement favorable à l'adsorption de SO_2 . Ce mécanisme physique est suivi d'une désorption très lente, en quelques jours, à moins qu'une transformation chimique n'intervienne entre temps ou bien, dans le cas des feuilles, que l'adsorption ne soit suivie d'une diffusion au travers de la cuticule.

Néanmoins dans les heures qui suivent la pollution,



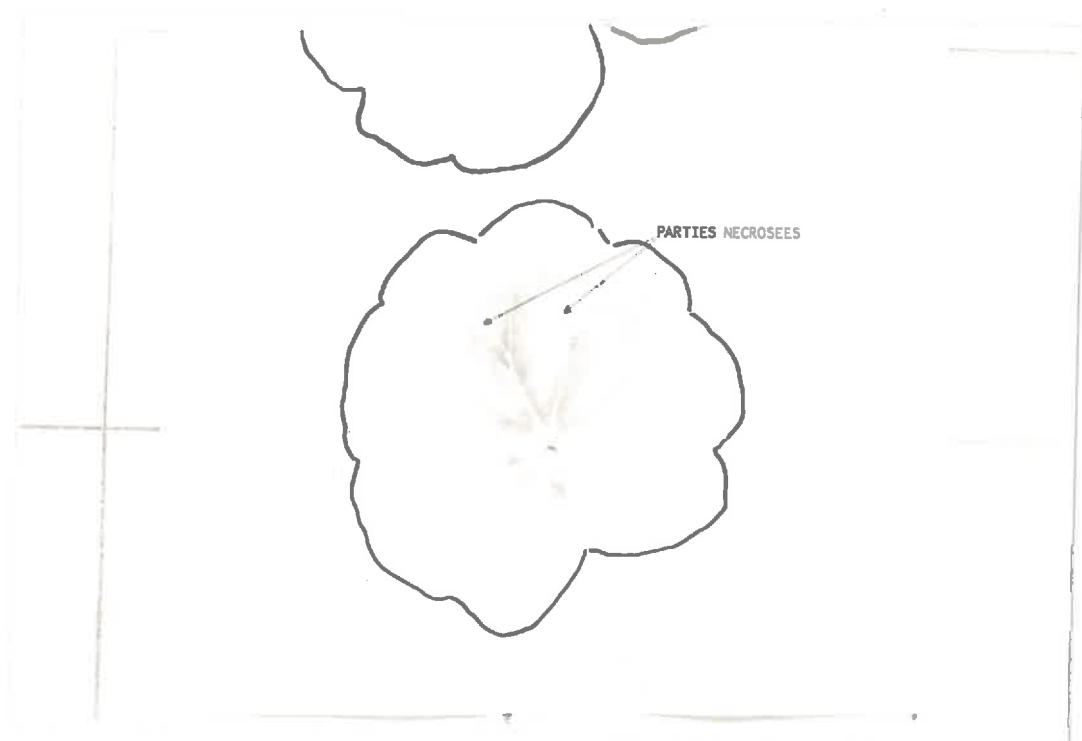
Photographie n°6: Empreintes consécutives au dégagement de H_2S , selon la face exposée contre le papier sympathique.



Photographie n°7: Mise en évidence de l'influence des effets d'écran sur les échanges de SO_2 entre la feuille et l'atmosphère; incidence de l'âge des feuilles sur ces échanges.



Photographie n°8



Photographie n°9: Incidence des parties nécrosées sur le dégagement de H₂S

nous n'observons aucune trace de rejet de produit soufré sur les feuilles de papier imprégné en contact avec les faces non pourvues de stomates.

Par contre, en ce qui concerne les faces inférieures pour lesquelles les phénomènes d'adsorption et d'absorption s'ajoutent, la réémission de SO_2 et H_2S relève vraisemblablement d'un mécanisme physiologique lié aux caractéristiques du suc cellulaire et à la tension de vapeur des produits (Loi de Henry).

N°2 : l'observation des dégâts causés à la végétation montre que ceux-ci affectent surtout les feuilles adultes. Un exemple typique est celui des nécroses en chevron que l'on observe chez la Fougère aigle (Pteridium aquilinum (L.)) (photographie n°10). Ce fait peut être expliqué par le rôle joué par les stomates. DJAVANCHIR (1971) montre que les feuilles très jeunes et les feuilles âgées ont, à éclaircissement égal, des résistances stomatiques plus élevées que les feuilles adultes.

Nous sommes en accord avec DJAVANCHIR en ce qui concerne le Pelargonium, pour lequel nous avons comparé les diffusions globales des feuilles de différents âges.

LOUGUET (1971) a montré pour cette plante que le vieillissement foliaire est précédé d'une altération des mouvements stomatiques. Les stomates des feuilles sénescents montrent une inaptitude à atteindre le maximum d'ouverture et ils ne peuvent plus se fermer à l'obscurité.

Chez les dicotylédones, la densité stomatique croît de la base vers le sommet et de la nervure principale vers les bords. La présence des nervures entraîne la diminution des stomates à leur niveau. Le cas des jeunes feuilles est particulier, car si la densité des stomates est très forte, tous ne sont pas bien différenciés et le pourcentage des stomates fonctionnels est plus important en bordure de la feuille, (CHAUSSERAY, 1963).

Cette description, de la répartition des stomates, correspond bien avec les empreintes que nous avons obtenues et particulièrement pour les jeunes feuilles; elle fournit une explication aux nécroses en couronne que nous avons observées.

De ces observations et des expériences précédentes, on

peut déduire que la localisation des nécroses, sur certaines régions particulières des feuilles exposées au dioxyde de soufre, ne serait pas due à une plus grande sensibilité des feuilles en ces endroits, mais qu'elle correspondrait à une zone de plus grande absorption de produit toxique.

Les principaux responsables de cette absorption seraient la répartition des stomates et leur degré d'ouverture.

L'étude de la sensibilité comparée des feuilles dont les stomates sont ouverts à différents degrés, devrait apporter des éléments en faveur de cette déduction.

N° 3 : cette expérience a été conduite pour tenter d'expliquer les phénomènes d'écrans observés dans des cas de pollution naturelle ou artificielle, et pour lesquels plusieurs explications peuvent être fournies.

1) La disposition des arbres, des feuilles, est susceptible de modifier l'écoulement du polluant et il se forme des espaces privilégiés où le niveau de pollution reste très bas.

2) La pénétration du polluant, par diffusion dans le massif alvéolé que représente un arbre ou une plante, peut être réduite par l'absorption de ce polluant par les parties les plus exposées. Il en résulte, comme dans la première explication, la préservation de certains espaces dans lesquels les feuilles ou les parties de feuilles sont indemnes. A l'appui de cette explication, nous avons montré précédemment que SO_2 s'adsorbait facilement.

3) Les phénomènes de protection sont dûs à l'ombre formée qui se traduit par une réduction de l'activité métabolique des plantes ou des parties de feuilles protégées. En effet, l'étude microscopique de lambeaux d'épidermes prélevés sur la partie ombrée et éclairée d'une même feuille montre une différence significative du degré d'ouverture des stomates.

Bien que notre expérience apporte des éléments en faveur de la troisième explication, elle ne permet pas de conclure, et il est vraisemblable que les phénomènes observés résultent de ces trois mécanismes.

Néanmoins, elle rappelle l'importance de l'activité du matériel biologique dans les calculs théoriques et montre qu'il faut éviter de considérer les plantes comme un matériel inerte, dans



Photographie n° 10: Incidence du stade foliaire sur l'apparition des nécroses.

l'élaboration des modèles de simulation pour les études de rugosité.

N°4: cette expérience apporte des arguments en faveur d'une diffusion libre de SO_2 au travers de la feuille. En effet, PENMAN (1942), montre que la résistance du mésophylle dans le sens perpendiculaire d'une feuille de Pelargonium, est négligeable par rapport à la résistance offerte dans le sens parallèle à la surface foliaire.

La diffusion serait donc limitée à l'épaisseur de la feuille et on pourrait ainsi expliquer, d'une part l'effondrement des deux épidermes, quelle que soit la face polluée et d'autre part la limitation des nécroses aux surfaces exposées.

A l'appui de ces observations, nous proposons le cheminement de SO_2 suivant:

Pour une feuille hypostomatée, immédiatement après passage à travers les stomates de l'épiderme inférieur, le polluant entre en contact avec le tissu lacuneux, il s'accumule dans les espaces intercellulaires, puis gagne le tissu palissadique et finalement atteint l'épiderme supérieur.

Cette diffusion s'accompagne d'une absorption par les cellules.

De la capacité du contenu cellulaire à tamponner, réduire, ou oxyder le polluant, dépend la gravité des dégâts.

Cette description confirme celle de SOLBERG et ADAMS, (1956) et nous répondons à leurs questions, en affirmant que pour les plantes hypostomatées, l'effondrement de l'épiderme supérieur est bien dû à une accumulation de SO_2 à l'intérieur de la feuille, plutôt qu'à une action extérieure.

N°5 : Nous avons rappelé dans le chapitre I, les différents modes d'action de SO_2 sur le métabolisme et sa transformation par la plante.

Dans la discussion précédente, nous avons évoqué l'existence d'une capacité de transformation du polluant, dont dépend la résistance de la plante.

D'après les résultats de cette expérience, il semble en effet qu'en ce qui concerne la réduction de SO_2 il existe un

seuil d'accumulation au de-là duquel la plante perd son activité réductrice, et que ce phénomène précède l'apparition de nécroses.

Cette réduction de SO_2 serait donc caractéristique du comportement de la plante saine et ne correspondrait pas à une étape de la dégradation de ses constituants cellulaires.

En valeur absolue, H_2S bien que connu comme inhibiteur de nombreux enzymes, est beaucoup moins toxique que SO_2 . Cette réduction devrait être bénéfique pour la plante, dans la mesure où elle réduit la concentration de SO_2 dans les cellules.

Ce phénomène qui pourrait être considéré comme un critère de résistance de la plante, mérite une étude approfondie.

1 - 4 - Conclusions partielles

Les résultats des paragraphes 1 - 1, 1 - 2, 1 - 3, nous ont apporté quelques éléments sur l'importance du rôle des stomates pour des plantes exposées à une atmosphère polluée. A la suite des expériences, il apparaît que les stomates sont directement concernés dans les variations de la sensibilité des végétaux. Leur présence sur une face est responsable de l'absorption importante de polluant, ce qui entraîne le développement des nécroses, tandis que leur absence détermine pour la feuille exposée une grande résistance.

Grâce à la technique des papiers sympathiques, nous avons pu cerner certains aspects de l'absorption de SO_2 , en particulier:

- que la résistance des feuilles en fonction de l'âge pouvait être attribuée à une différence d'absorption du polluant.

- que la répartition de l'absorption et par suite des nécroses, correspondait exactement à la répartition des stomates.

- que la diffusion de SO_2 au travers de la feuille pouvait être assimilée à celle des autres gaz, et nous avons proposé un modèle de cheminement dans la feuille.

- enfin, nous avons montré que les effets d'écran observés dans les cas de pollutions naturelles ou artificielles pouvaient être, dans une certaine mesure, attribués à une réduction du degré d'ouverture des stomates (et par suite de l'absorption du polluant) dûe à l'ombre projetée. Cette observation nous a conduit à envisager l'étude de l'influence du degré d'ouverture des stomates sur la sensibilité des plantes.

2 - INFLUENCE DU DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES SUR LES EFFETS DE LA POLLUTION ATMOSPHERIQUE PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE.

Les expériences que nous avons décrites précédemment ne fournissent aucune indication précise sur le degré d'ouverture des stomates au moment de la pollution. Nous avons supposé que les plantes avaient leurs stomates ouverts à la lumière et que le passage à l'obscurité provoquait leur fermeture.

Si à de rares exceptions près cette supposition est confirmée, l'examen microscopique de lambeaux d'épiderme fait apparaître une variabilité importante du degré d'ouverture des stomates, de 3 à 10 μ sur un même lambeau. Cette variabilité du degré d'ouverture des stomates pour une feuille existe entre les feuilles de même niveau et de même âge, sans qu'aucune manifestation physiologique ne la justifie.

L'étude des courbes de diffusion montre que cette variabilité se traduit par des perméabilités différentes de ces feuilles au gaz, et donc, en ce qui concerne les cas de pollution de l'atmosphère, par des pénétrations différentes de polluants.

Dans cette expérience, nous nous proposons d'évaluer les conséquences de la pollution pour des plantes dont les stomates présentent des degrés moyens d'ouverture différents.

2 - 1 - Conditions expérimentales

Les feuilles de Pelargonium X hortorum cultivar "Jardin des Plantes" ont été choisies à un niveau identique, en général la 4ème feuille, qui est une feuille adulte.

Cette feuille est montée dans le poromètre balayé par de l'air dont l'humidité relative est de l'ordre de 30 à 40 % à l'entrée et de 75 à 80 % à la sortie, la concentration en CO_2 est maintenue à $3 \cdot 10^{-4}$.

En nous référant à la courbe de LOUGUET, (fig. 8) les mesures de diffusion nous permettent d'évaluer le degré moyen d'ouverture des stomates. Cette valeur varie au cours de la journée; or, les observations sur la végétation en zone polluée montrent que la sensibilité des plantes dépend de l'heure à laquelle intervient la pollution. Nous avons choisi la période où la plante semble particulièrement sensible, c'est à dire en fin de matinée.

Au moment choisi, aussitôt la mesure de diffusion faite, on envoie en quelques minutes dans la chambre 2 une quantité de SO_2 correspondante à 1.10^{-6} , et l'on maintient cette concentration pendant 3 heures. Cette pollution moyenne est susceptible de provoquer l'apparition de nécroses sur les plantes sensibles et moyennement résistantes.

La vitesse d'apparition des nécroses augmente avec leur importance, les nécroses graves apparaissent immédiatement, les nécroses légères le lendemain matin seulement.

Pour mesurer l'importance des dégâts, on retire la feuille du poromètre et par des mesures planimétriques on évalue le pourcentage de surface foliaire détruit.

2 - 2 - Résultats

En répétant un grand nombre de fois cette expérience, nous avons pu polluer des feuilles dont le degré d'ouverture moyen des stomates se répartit dans toute la gamme des ouvertures possibles, c'est à dire de 1 à 10 μ et quelquefois au delà.

L'influence du degré d'ouverture des stomates sur la conséquence de la pollution apparaît dans le tableau 4.

| π | largeur des ostioles en μ | % de surface détruite | temps d'apparition des nécroses après le traitement |
|-----------|-------------------------------|-----------------------|---|
| 0 - 0,2 | 1 à 3 | 0 | le lendemain |
| 0,2 - 0,4 | 3 à 5 | traces non mesurables | |
| 0,4 - 0,6 | 5 à 7,5 | 1 à 10 % | le lendemain |
| 0,6 - 0,8 | 7,5 à 10 | 10 à 30 % | en fin d'après midi |
| > 0,8 | > 10 | 30 à 40 ou 90 % | en fin d'après midi ou immédiatement au cours du traitement |

Tableau 4 : Influence de π sur l'importance et le temps d'apparition des nécroses.

Pour les feuilles dont le degré d'ouverture des stomates était supérieur à 10μ , compte tenu de la variabilité des réponses, il a été nécessaire de distinguer deux types de réactions qui se produisent avec une fréquence comparable:

a) une réaction de même importance que pour les ouvertures moyennes (de $7,5$ à 10μ) avec un temps d'apparition des nécroses après le traitement à peu près identique.

b) une réaction très rapide concernant presque toute la surface foliaire, dont la destruction apparaît avant la fin du traitement.

2 - 3 - Discussion

Comme nous l'avons précisé précédemment, les degrés d'ouverture des stomates pour une feuille donnée sont loin d'être identiques. La mesure de Π qui permet d'apprécier le degré d'ouverture des stomates est-elle justifiée pour l'étude des mouvements stomatiques en atmosphère polluée?

Π est un critère géométrique indépendant de la température qui caractérise la perméabilité de la feuille à la diffusion libre des gaz. Il permet donc d'apprécier globalement et de manière directe la capacité de diffusion du gaz polluant dans la feuille, si le coefficient d'interdiffusion de ce gaz est connu. Pour déterminer la valeur de Π nous pouvons utiliser le coefficient d'interdiffusion binaire air - hydrogène car le polluant est présent à une très faible concentration dans l'atmosphère.

Bien qu'il y ait une interférence possible entre les chemins de diffusion des stomates adjacents, l'expérience montre qu'à un plus grand nombre de stomates ouverts correspond une plus grande capacité de diffusion. Cette technique de mesure semble donc bien adaptée pour le cas de SO_2 dont la phytotoxicité n'apparaît qu'après diffusion dans la feuille.

La lecture du tableau 4 nous montre une variation importante de la sensibilité des plantes en fonction du degré d'ouverture des stomates au moment de la pollution.

Ce degré d'ouverture des stomates que nous avons constaté avant chaque expérience correspond à une situation propre à chaque feuille. Il est vraisemblable qu'en modifiant les conditions d'environnement, nous pourrions intervenir sur ce degré d'ouverture et susciter une augmentation ou une diminution de la résistance des plantes à la pollution par SO_2 .

A fortiori dans des conditions naturelles, ces résultats nous permettent d'expliquer l'incidence des paramètres climatiques sur la sensibilité des plantes.

Aux très grandes ouvertures $\Pi > 0,8$, devant l'écart des réactions obtenues, nous avons été amenés à distinguer deux manifestations distinctes de l'action de SO_2 , cela suppose que pour ces ouvertures, il existe deux comportements possibles des stomates, dont l'un entraîne une plus grande résistance de la feuille.

L'étude des réactions stomatiques lorsque la plante est soumise à une atmosphère polluée, devrait nous permettre de vérifier l'hypothèse de la dualité de la réponse stomatique.

CONCLUSIONS

Dans la première partie de ce chapitre, nous nous sommes attachés à définir le rôle des stomates dans la pénétration de SO_2 dans la feuille et par conséquent leur importance dans le comportement des plantes face à la pollution.

La deuxième partie de ce chapitre, nous montre que les stomates en tant qu'organes de régulation des échanges gazeux, peuvent intervenir sur la gravité des dégâts.

Une large ouverture entraînerait une destruction importante des tissus, tandis qu'une faible ouverture susciterait une grande résistance des feuilles.

Ces observations très souvent suggérées trouvent ici une confirmation formelle, qui à notre connaissance n'avait jamais été apportée.

Dans ce chapitre, de nombreuses informations ont pu être obtenues grâce à la technique des papiers imprégnés.

Cette technique pourrait être éventuellement appliquée au couvert végétal, pour des études de circulation et d'absorption de fluides gazeux.

- CHAPITRE IV -

INFLUENCE DU DIOXYDE DE SOUFRE SUR LES MOUVEMENTS STOMATIQUES:
EFFETS DE LA TENEUR EN VAPEUR D'EAU DE L'ATMOSPHERE A LA LUMIERE,
DE L'ABSENCE DE GAZ CARBONIQUE ET DE L'ANAEROBIOSE A LA LUMIERE
ET A L'OBSCURITE.

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que pour le dioxyde de soufre comme pour les composés normaux de l'air, l'importance des échanges entre l'extérieur et l'atmosphère interne de la plante était réglée pour une part importante par les stomates, et nous avons montré l'influence directe de leur degré d'ouverture sur la gravité des dégâts. La dernière expérience nous a entraîné à leur attribuer un rôle actif au cours des périodes de pollution où les stomates peuvent apparaître comme des organes de défense vis à vis du polluant. La bibliographie sur ce sujet est pauvre et les résultats obtenus à ce jour sont contradictoires (chap. I, paragr. 1 - 4).

L'étude que nous envisageons dans ce chapitre doit nous permettre de proposer une explication des phénomènes observés dans l'expérience précédente.

1 - INFLUENCE DE SO_2 SUR LES MOUVEMENTS STOMATIQUES A LA LUMIERE ET EN PRESENCE DE CO_2 3.10^{-4} .

A l'aide de la technique porométrique, nous avons montré que le degré d'ouverture des stomates est très variable d'une feuille à l'autre, bien que les conditions extérieures soient constantes. Le but de cette expérience est de suivre la réaction des stomates ouverts à différents degrés lorsqu'ils se trouvent subitement en présence de SO_2 , et d'observer l'importance des nécroses qui en résultent.

1 - 1 - Influence de SO_2 sur les mouvements stomatiques à la lumière en présence de CO_2 3.10^{-4} et avec une humidité relative comprise entre 30 et 40 %

11 - 1 - Conditions expérimentales:

Les conditions expérimentales sont sensiblement les mêmes que pour l'expérience décrite chap. III, paragr. 2 - 1. Afin d'apprécier des modifications éventuelles dans la capacité de diffusion de la feuille, les mesures porométriques sont poursuivies régulièrement après l'injection du polluant et les résultats sont reportés sur un graphique.

11 - 2 - Résultats:

Les différents types de courbes obtenus pour les différents degrés d'ouverture sont reportés dans les figures 14 - 15 - 16 et 17.

Les courbes de la fig. 14 représentent la réponse des stomates faiblement ouverts d'une feuille soumise à la pollution. Bien que la réaction des stomates des feuilles polluées F_2 et F_3 ne soit pas très marquée, on note une légère fermeture par rapport à la feuille témoin F_1 . Ces manipulations ne s'accompagnent d'aucune manifestation apparente de la toxicité de SO_2 .

Les courbes de la fig. 15 correspondent à des stomates moyennement ouverts, la réaction de fermeture dès l'envoi de SO_2 est brutale. Dans les 30 mn qui suivent le début de la pollution, les stomates atteignent un degré de fermeture maximum puis on observe une réouverture à des degrés variables.

Pour un degré d'ouverture initial de l'ordre de 0,5 à 0,6 cm le traitement à ce taux de pollution (1.10^{-6}) provoque

Fig. 14 - Effet d'une pollution SO_2 $1 \cdot 10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates en présence de CO_2 $3 \cdot 10^{-4}$ et à la lumière

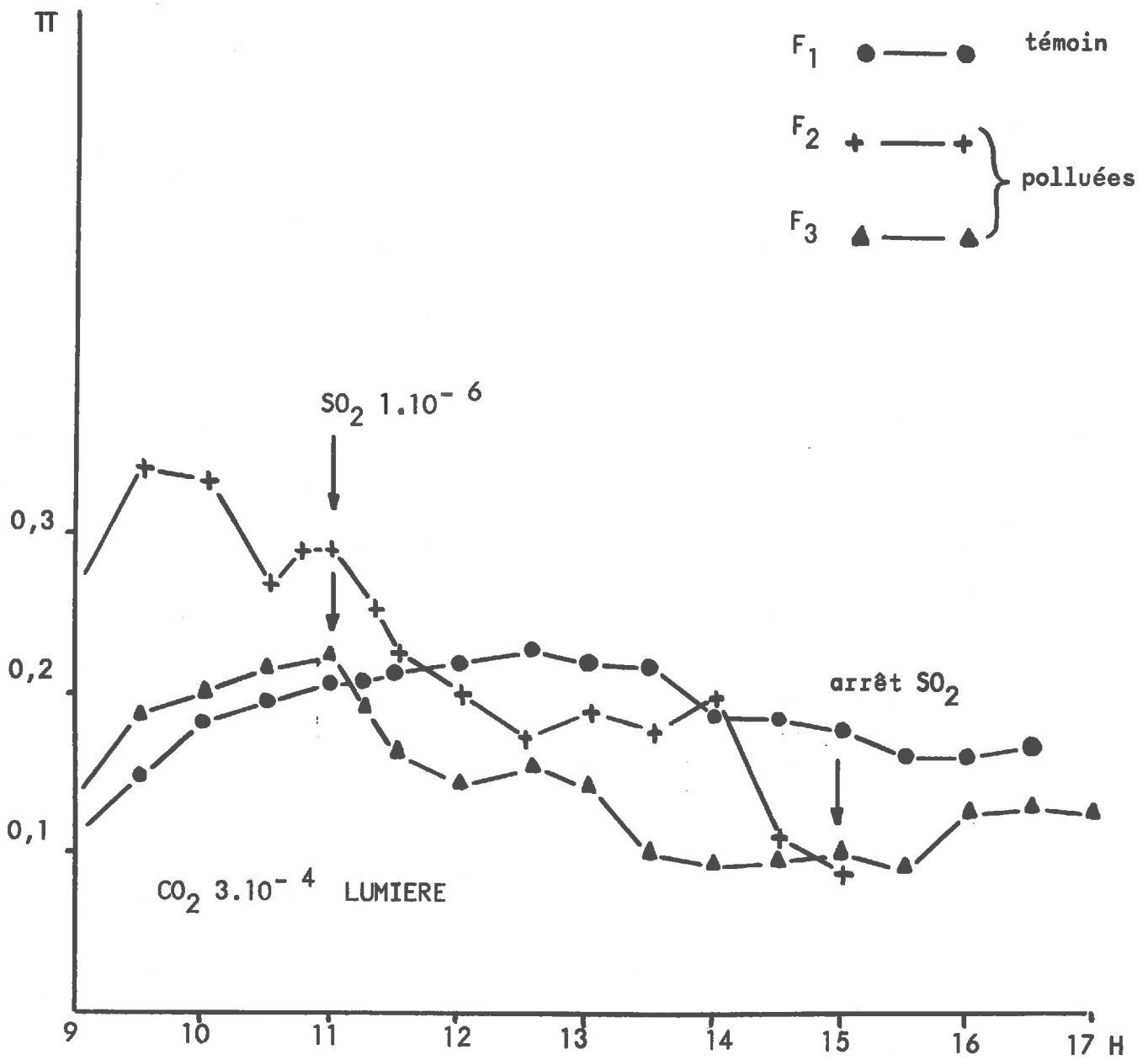
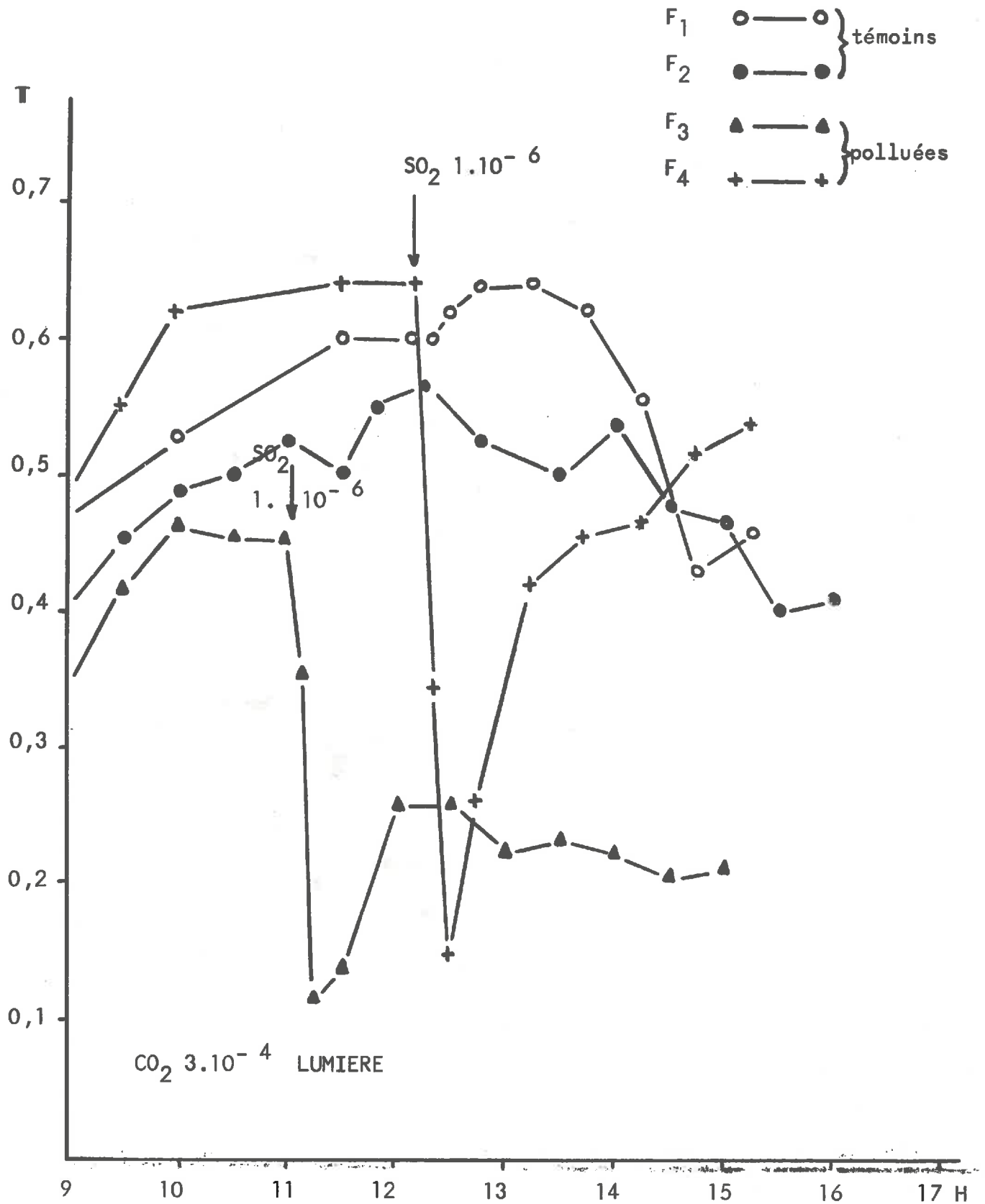


Fig. 15 - Effet d'une pollution $\text{SO}_2 \ 1.10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates en présence de $\text{CO}_2 \ 3.10^{-4}$ et à la lumière.



environ deux heures après le début de l'envoi de SO_2 , l'apparition de nécroses qui se développent sur 10 à 30% de la surface foliaire.

Les courbes des fig. 16 et 17 correspondent à des stomates ouverts très largement, on distingue à ce degré d'ouverture deux modes de réaction:

1) fig. 16: des réactions semblables à celles que l'on observe pour des stomates moyennement ouverts: une fermeture brutale à un niveau très bas dans la demi-heure qui suit le traitement, puis une réouverture le plus souvent à un degré moindre. Mais les nécroses apparaissent beaucoup plus vite et sont plus importantes, elles concernent 30 à 40% de la surface foliaire.

2) fig. 17: immédiatement après la fourniture de SO_2 , on observe ici une légère ouverture puis un mouvement de fermeture de faible amplitude suivi d'un mouvement de réouverture.

Les nécroses se développent très rapidement sur la presque totalité de la feuille.

11 - 3 - Discussion

En ce qui concerne l'apparition des nécroses, les résultats sont conformes en tous points avec ceux de l'expérience décrite dans le chapitre III § 2.

Dans le cas des stomates très ouverts au moment de la pollution, nous avons été amenés en raison de la variabilité de l'importance des nécroses à admettre deux modes de réaction de la plante dont l'un lui apporterait une meilleure résistance. L'examen des courbes des fig. 16 et 17 justifie cette déduction, le mouvement de fermeture des feuilles F_2 et F_3 de la fig. 16 est de nature à réduire sensiblement la pénétration de SO_2 alors que le maintien de l'ouverture importante F_2 et F_3 fig. 17, ne peut que la favoriser; en outre la fréquence de ces deux modes de réaction 50 - 50 % est comparable à celle du phénomène décrit précédemment.

Avant de rechercher l'origine des mouvements observés, il est nécessaire de rappeler la nature des deux grands mouvements stomatiques. LOUGUET (1971) distingue en effet des mouvements dit "actifs" lorsqu'ils s'accompagnent d'évènements métaboliques exigeant la fourniture d'énergie - des mouvements dit

"passifs" lorsqu'ils sont la conséquence de sortie ou d'entrée d'eau indépendamment de toute fourniture d'énergie d'origine métabolique.

Par son action sur un processus métabolique, SO_2 peut déclencher un mouvement actif, tandis que son action destructrice au niveau des structures membranaires pourrait être à l'origine de mouvements passifs.

Dans les fig. 15 - 16 et 17 on peut distinguer ainsi

1°) un mouvement d'ouverture bref (fig. 17)

2°) un mouvement de fermeture (fig. 15 et 16)

3°) un mouvement de réouverture (fig. 15 - 16 - 17)

Ces trois types de réactions peuvent a priori correspondre à des mouvements de type actif ou de type passif.

Ces trois types de mouvements pourraient - ils être passifs?

1er mouvement: l'altération brutale des cellules épidermiques adjacentes pourrait entraîner une diminution de leur turgescence et donc une ouverture passive.

2ème mouvement: il impliquerait une hyperhydratation des cellules épidermiques, ce qui paraît peu vraisemblable.

3ème mouvement: il pourrait avoir la même origine que le premier à condition d'admettre une perte de turgescence progressive des cellules épidermiques.

Selon LOUGUET (1971) les mouvements actifs sont inhibés en anaérobiose, il existe donc un moyen de trancher entre mouvement actif et mouvement passif.

La superposition des fig. 15 - 16 - 17 montre que le temps nécessaire pour observer la réouverture des stomates est sensiblement le même. Cependant dans le cas de F_2 et F_3 (fig. 17), le mouvement de fermeture est extrêmement réduit et paraît contrarié par le premier mouvement. Ceci laisse supposer que dans la plante, SO_2 , étant à une concentration proche du seuil de toxicité pour les mouvements stomatiques, pourrait chez certains individus particulièrement sensibles inhiber rapidement le mouvement de fermeture. Dans ces conditions, l'augmentation de la teneur en SO_2 au dessus de 1.10^{-6} devrait entraîner une fréquence supérieure de la réaction observée fig. 17. Il ne semble pas que cela soit le cas.

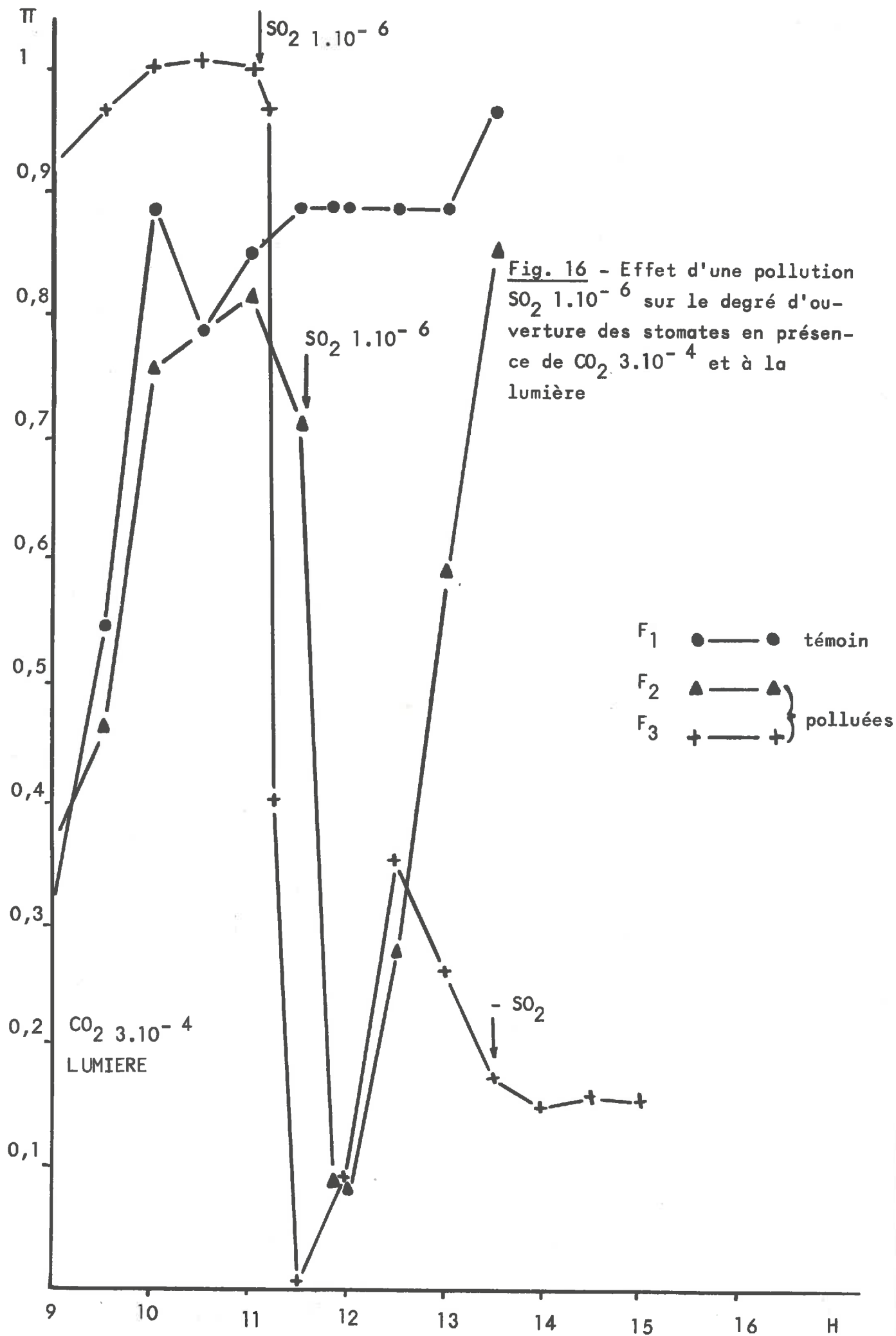
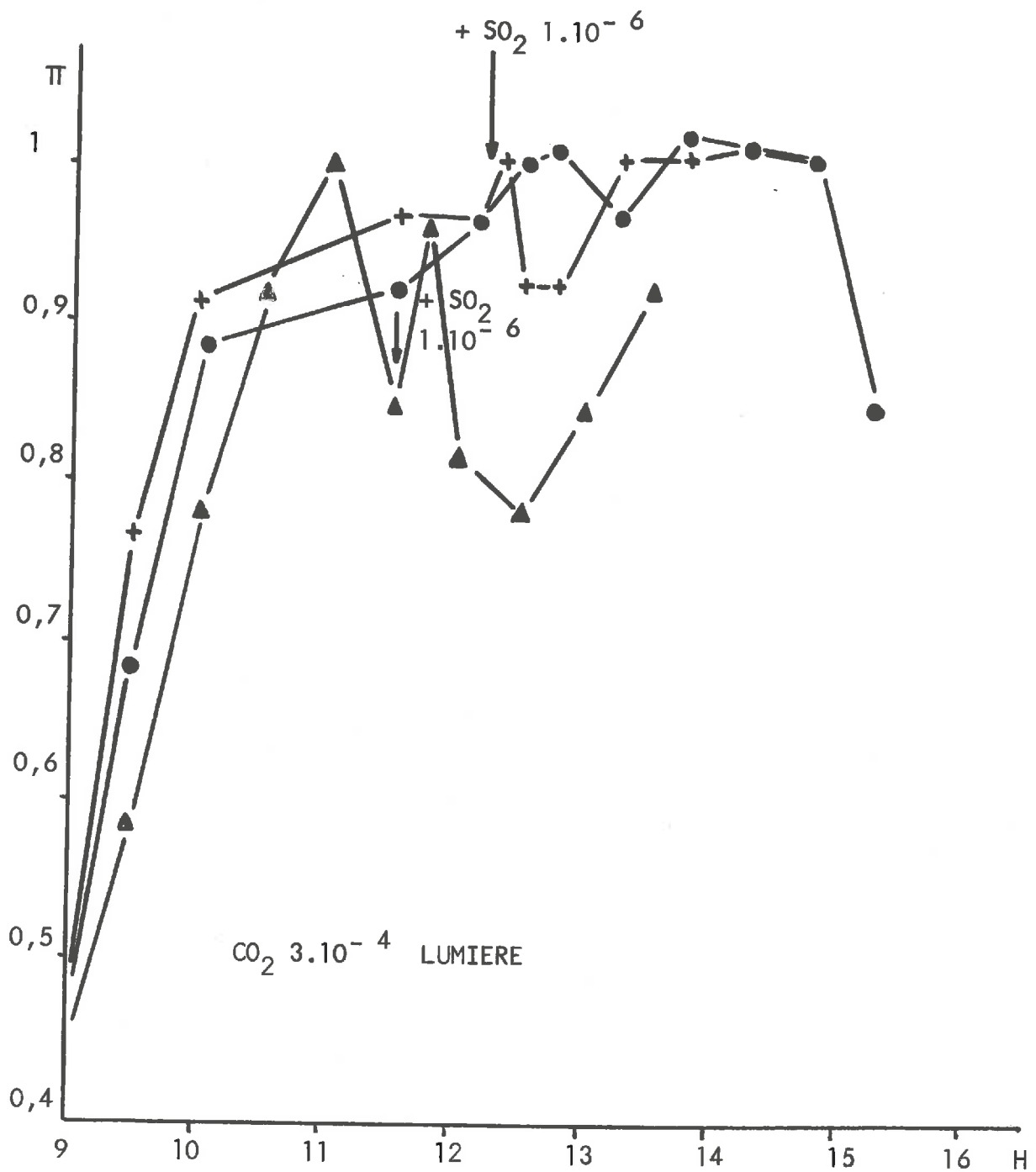


Fig. 17 - Effet d'une pollution SO_2 1.10^{-6} sur le degré d'ouverture des stomates en présence de CO_2 3.10^{-4} et à la lumière.

F₁ ● — ● témoin
 F₂ ▲ — ▲ } polluées
 F₃ + — + }



Nos résultats sont en désaccord avec ceux de MAJERNIK et MANSFIELD (1970) et UNSWORTH et al. (1972) qui montrent une stimulation de l'ouverture en atmosphère contenant du SO_2 . Dans une étude ultérieure, MANSFIELD et MAJERNIK (1970) mettent cependant en évidence deux types de réaction des stomates de *Vicia faba*, en fonction de l'humidité relative.

En atmosphère sèche $\text{HR} < 40\%$, ils observent une réaction de fermeture, alors qu'en atmosphère humide $\text{HR} > 40\%$ à 18°C , ils observent une réaction d'ouverture. Or, nous sommes dans le deuxième cas, l'humidité de l'air chargé en SO_2 qui sort des poromètres est $> 60\%$.

Les différences entre nos résultats et ceux des auteurs précités sont peut être dues à l'utilisation d'un matériel végétal différent.

Un fait est cependant surprenant: dans les expériences de MANSFIELD et MAJERNIK, les périodes d'exposition des plantes, à des concentrations de SO_2 telles que $1 \cdot 10^{-6}$ devraient provoquer des nécroses importantes chez des végétaux comme la Fève (qui fait partie d'une famille de plantes très sensibles au SO_2). Dans certaines manipulations, les plantes restent soumises 24h à ce traitement sans que les auteurs ne parlent d'altération des tissus, et les courbes ne semblent montrer aucune modification des mouvements stomatiques.

Dans le protocole expérimental nous avons défini les caractéristiques de l'air de balayage CO_2 $3 \cdot 10^{-4}$ température $20^\circ\text{C} \pm 0,5^\circ\text{C}$ - humidité relative 30 à 40%. Cependant nous avons précisé qu'à la sortie du poromètre par suite de l'émission d'eau en quantité variable par les feuilles, ce dernier paramètre pouvait s'élever jusqu'à 75-80% dans le cas des grandes ouvertures. Cette modification des conditions expérimentales due à la variabilité de l'intensité de la transpiration des feuilles, pourrait intervenir sur la sensibilité des plantes comme l'ont montré divers auteurs (Chap.I, § 21 - 2).

L'étude des réactions stomatiques en atmosphère sèche et en atmosphère humide devrait nous permettre de vérifier ces observations pour notre matériel et, si la variation de la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère est susceptible de modifier les

réactions stomatiques, d'expliquer les différences de comportement d'une feuille à l'autre.

Par contre, nos résultats sont en accord avec l'hypothèse émise par FISHER (1971) pour expliquer les variations de transpiration et de photosynthèse de plants de Tabac en atmosphère polluée. L'auteur enregistre les variations de paramètres climatiques et physiologiques à l'entrée et à la sortie d'une chambre où des plantes sont soumises à une atmosphère contenant $3,8 \cdot 10^{-6}$ de SO_2 .

Il observe à la sortie de la chambre dès l'envoi de SO_2 , une réduction de la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère et une augmentation de la concentration de CO_2 , puis des oscillations de ces deux paramètres, à un niveau toutefois inférieur au niveau initial. L'auteur suggère que ces variations de la photosynthèse et de la transpiration, sont liées à l'absorption de SO_2 par l'intermédiaire des stomates.

En effet, les mouvements de fermeture et d'ouverture que nous observons sur les fig.15 - 16 et 17 immédiatement après l'envoi de SO_2 , sont de nature à produire les variations observées par FISHER et donc à confirmer son hypothèse.

Les difficultés rencontrées par O'GARA (1922) THOMAS et HILL (1935), puis plus récemment par GUDERIAN et al. (1960) pour établir une relation entre la concentration et le temps d'exposition susceptible d'induire des nécroses, trouvent ici une explication. Les expériences représentées sur les fig.14 - 15 - 16 et 17 se sont déroulées dans des conditions identiques.

Si l'on ne considère que les manifestations visibles de la pollution, la sensibilité de ces plantes semblerait dépendre d'un facteur interne, aléatoire, qui fausserait toute prévision et n'obéirait à aucune équation mathématique.

Par contre, si l'on aborde le phénomène sous l'angle physiologique, l'interprétation du degré d'ouverture des stomates et de leurs mouvements permet d'expliquer la sensibilité des plantes et dans une certaine mesure de la prévoir.

Les expressions proposées par les auteurs précités supposent que l'absorption de SO_2 par la plante est constante, dans le temps et d'une plante à l'autre; il n'en est rien, d'une

part le degré d'ouverture des stomates varie considérablement d'une plante à l'autre, et d'autre part SO_2 provoque une réaction des cellules stomatiques liée au degré d'ouverture initial qui modifie l'intensité des échanges gazeux.

Ces observations nous ont amené à définir une nouvelle notion dont l'intérêt est de rendre compte du comportement des stomates et à travers eux, de la quantité de SO_2 réellement absorbée.

Le mode d'expression du degré d'ouverture des stomates, dans la technique porométrique utilisée, est obtenu, pour un couple d'espèces moléculaires interdiffusant donné et une température définie, à partir de la mesure du débit résultant de l'excès d'hydrogène diffusant à travers la feuille, sur l'air diffusant en sens opposé. Ce débit mesure la perméabilité de la feuille à la diffusion libre des gaz. Or SO_2 pénètre dans la feuille par diffusion libre. Toutefois, la seule mesure de la résistance à la diffusion libre ne permet pas de calculer les quantités de SO_2 qui pénètrent effectivement, car d'autres facteurs interviennent, notamment la vitesse de solubilisation de SO_2 et le problème de l'équilibre entre SO_2 dissous et gazeux, auxquels vient s'ajouter la réduction métabolique de SO_2 . Cependant il apparaît hautement probable que la résistance stomatique est le facteur principal régulant la diffusion de SO_2 dans la plante.

Dans ces conditions, l'intégration dans le temps des variations du débit mesuré par le poromètre, peut fournir une indication précieuse sur la quantité totale de SO_2 susceptible de pénétrer dans la feuille, ce qui peut s'exprimer ainsi:

$$V_a = \int_{T_1}^{T_2} \pi \, dT$$

Cette intégrale définie trouve une solution graphique aisée, puisque sa valeur est donnée par la surface comprise entre la courbe $\pi = f(T)$, l'axe des abscisses et les deux droites d'abscisse T_1 et T_2 . Des comparaisons pourront être faites, à condition de conserver toujours les mêmes échelles sur les deux axes de coordonnées. Les avantages d'une telle notion sont les suivants:

1°) Choix de nouveaux critères permettant d'exprimer la capacité de réduction des échanges gazeux. Nous disposons avec cette méthode porométrique d'un certain nombre de critères qui permettent d'exprimer quantitativement la particularité des mouvements stomatiques: vitesse maximale d'ouverture, accroissement ou diminution de Π une demi-heure ou une heure après le début du traitement, degré d'ouverture maximal, degré de fermeture maximal.

Ces critères utilisés dans l'étude des réactions stomatiques aux facteurs de l'environnement, ne rendent pas compte suffisamment de la réduction des échanges gazeux entraînée par la fermeture des stomates, facteur qui semble avoir une grande importance dans les rapports entre la plante et SO_2 .

Nous définirons de nouveaux critères représentés sur la fig. 18.

V_t = Volume théorique de T_1 à T_2 si l'on n'intervient pas sur l'évolution normale des stomates.

V_a = Volume des échanges gazeux de T_1 à T_2 .

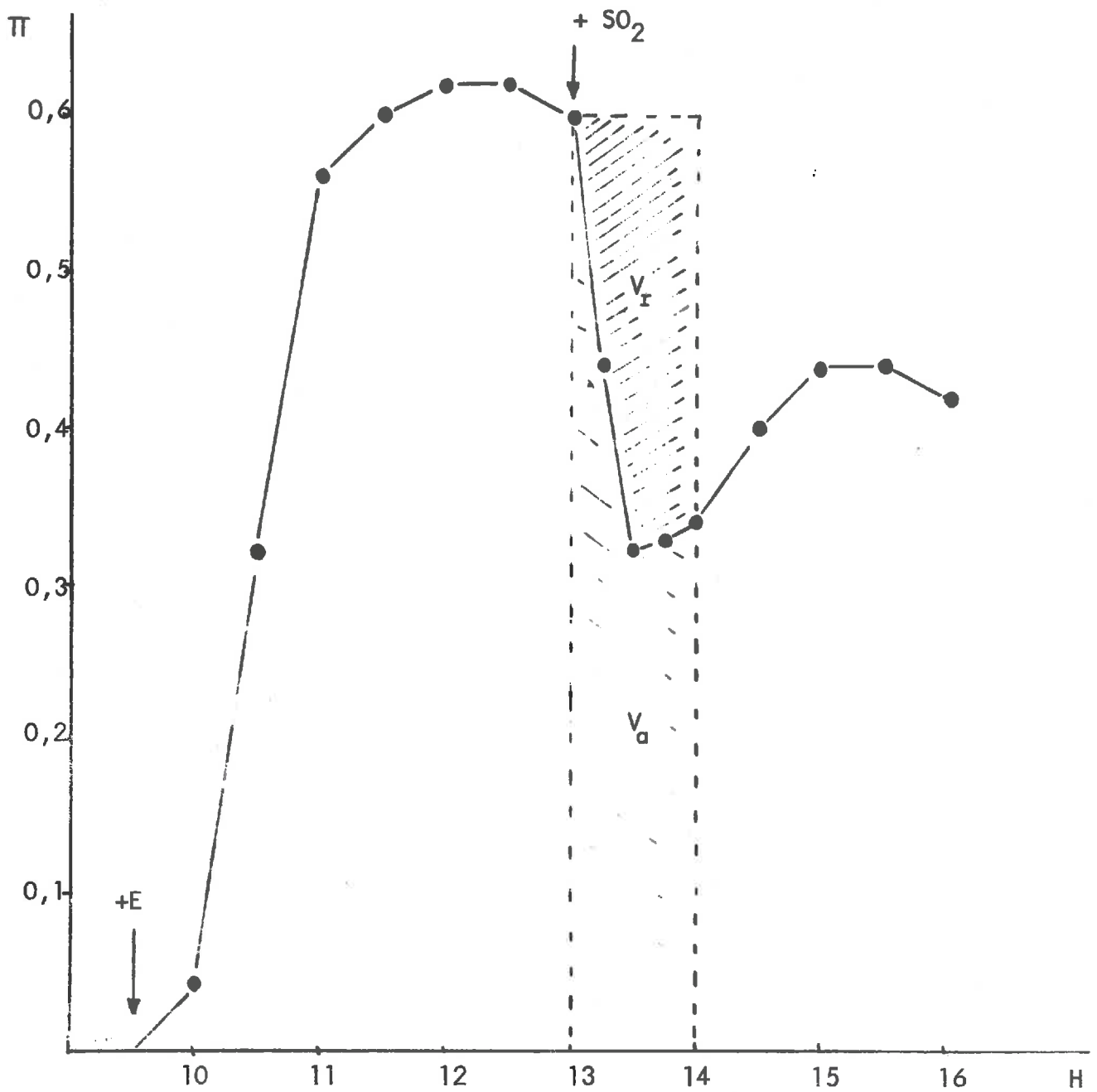
V_r = $V_t - V_a$ = Volume réduit de T_1 à T_2 représente la réduction du volume des échanges due à la réaction des stomates.

De même nous définirons V_{r1} et $V_{r\frac{1}{2}}$, ainsi que V_{a1} et $V_{a\frac{1}{2}}$, qui sont respectivement les volumes réduits et volumes des échanges gazeux, une heure ou une demi-heure, après le début du traitement.

On peut comparer les réactions de plusieurs feuilles en utilisant le rapport $\frac{V_r}{V_t} \times 100$ qui représente le pourcentage de réduction des échanges gazeux, mais ne tient pas compte de leur importance initiale.

2°) Détermination d'un nouveau critère pour définir le seuil de sensibilité des plantes. Si de nombreux auteurs s'accordent pour reconnaître que les dégâts causés aux plantes sont proportionnels à la quantité de SO_2 absorbée, la valeur V_a prend alors un intérêt particulier. On pourra donc envisager pour une concentration de SO_2 et un temps d'exposition donnés, de définir une valeur Q_a critique (Q_{ac}) au delà de laquelle des nécroses

Fig.18 - Représentation graphique des critères exprimant la capacité de réduction des échanges gazeux des plantes en présence de SO_2 .



apparaîtront.

$$Q_{ac} = C \int_{T_1}^{T_2} \pi dT$$

Q_{ac} = Quantité critique de SO_2 absorbé

C = Concentration de SO_2

T = Temps d'exposition

1 - 2 - Influence de l'air sec ($HR \simeq 0\%$) et de l'air humide ($HR \simeq 100\%$) sur les réactions stomatiques en présence de SO_2 .

Dans l'expérience précédente, nous avons étudié l'influence de SO_2 sur les réactions stomatiques pour une humidité relative moyenne de $35 \pm 5\%$. La littérature est riche d'observations concernant la sensibilité des plantes à SO_2 en fonction de l'humidité relative HR , et nous avons signalé Chap. I § 21 - 2 que l'accroissement de la teneur en vapeur d'eau de l'air augmente la sensibilité des végétaux.

La réaction des stomates en fonction de l'humidité relative a été étudiée par MANSFIELD et MAJERNIK (1970). Leurs résultats Chap. IV § 1 - 3 permettent d'expliquer l'importance des dégâts obtenus en atmosphère humide. Cependant, le désaccord entre leurs résultats et les nôtres nécessite une étude de l'influence des teneurs en vapeur d'eau dans l'atmosphère.

12 - 1 - Conditions expérimentales:

Nous comparons la réaction des stomates en air sec ($HR \simeq 0\%$) + SO_2 (1.10^{-6}) et la réaction des stomates en air humide ($HR \simeq 100\%$) + SO_2 (1.10^{-6}).

Les mesures de HR ont été faites à l'entrée du poromètre à l'aide d'un hygromètre à point de rosée AQMEL. A la sortie du poromètre dans le cas où l'air de balayage est sec, l'humidité relative varie de 30 à 40% selon le degré d'ouverture des stomates, et la température = $20 \pm 0,5^\circ C$. Les périodes de pollution sont les mêmes que pour l'expérience précédente, c'est à dire en

fin de matinée; et nous avons réduit le temps d'exposition à une heure pour éviter d'endommager les feuilles. Après avoir vérifié qu'une pollution de 1.10^{-6} pendant une heure, en air sec, n'avait pas de conséquence sur les mouvements stomatiques après la pollution (le lendemain les mouvements des stomates s'effectuent normalement) les expériences ont été conduites successivement sur les mêmes feuilles.

Le 1er jour les feuilles sont balayées par de l'air sec et l'on enregistre la variation des mouvements de leurs stomates au cours de la journée (air sec + CO_2 3.10^{-4}).

Le 2ème jour on reproduit les mêmes conditions que la veille mais on envoie dans l'air de balayage pendant une heure une quantité de SO_2 suffisante pour réaliser une pollution de 1.10^{-6} (air sec + CO_2 3.10^{-4} + SO_2 1.10^{-6}).

Le 3ème jour l'humidité relative est portée au voisinage de 100% par passage de l'air de balayage dans un saturateur et l'on enregistre les variations qu'apporte cette modification au mouvement des stomates (air humide + CO_2 3.10^{-4}).

Le 4ème jour on maintient les mêmes conditions que la veille mais à la même période on reproduit la même pollution que le 2ème jour (air humide + CO_2 3.10^{-4} + SO_2 1.10^{-6})

12 - 2 - Résultats:

En ce qui concerne l'allure générale des courbes témoins (fig. 19 et 21), nous remarquons une augmentation de la vitesse d'ouverture en air sec, bien que les degrés d'ouverture obtenus en air sec et en air humide soient peu différents.

En effet la moyenne des rapports des vitesses d'ouverture air sec sur air humide

$$\frac{\Delta \Pi \text{ s}}{\Delta \Pi \text{ h}} = 1,37$$

L'examen des courbes des figures 20 et 22 montre l'influence de l'humidité relative sur les réactions stomatiques suscitées par la présence de SO_2 dans l'atmosphère.

L'envoi et le maintien de 1.10^{-6} de SO_2 dans l'air de balayage provoque une réaction brutale de fermeture chez les plantes en atmosphère sèche, tandis que chez les plantes balayées par de l'air humide, la réaction est moins rapide et le degré d'ouverture reste important.

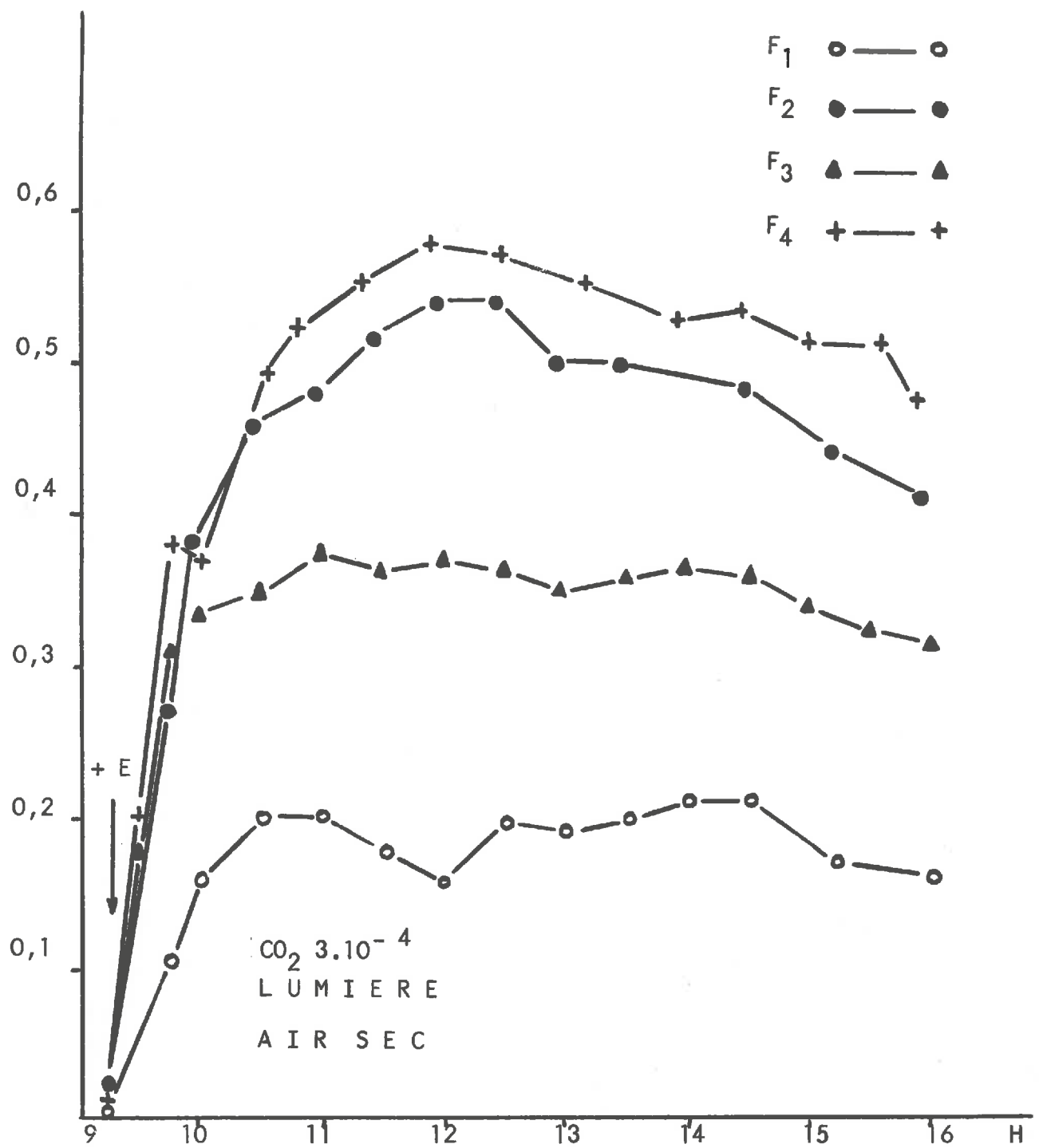


Fig. 19 - Courbes représentatives des variations du degré d'ouverture des stomates en air sec HR = 0%

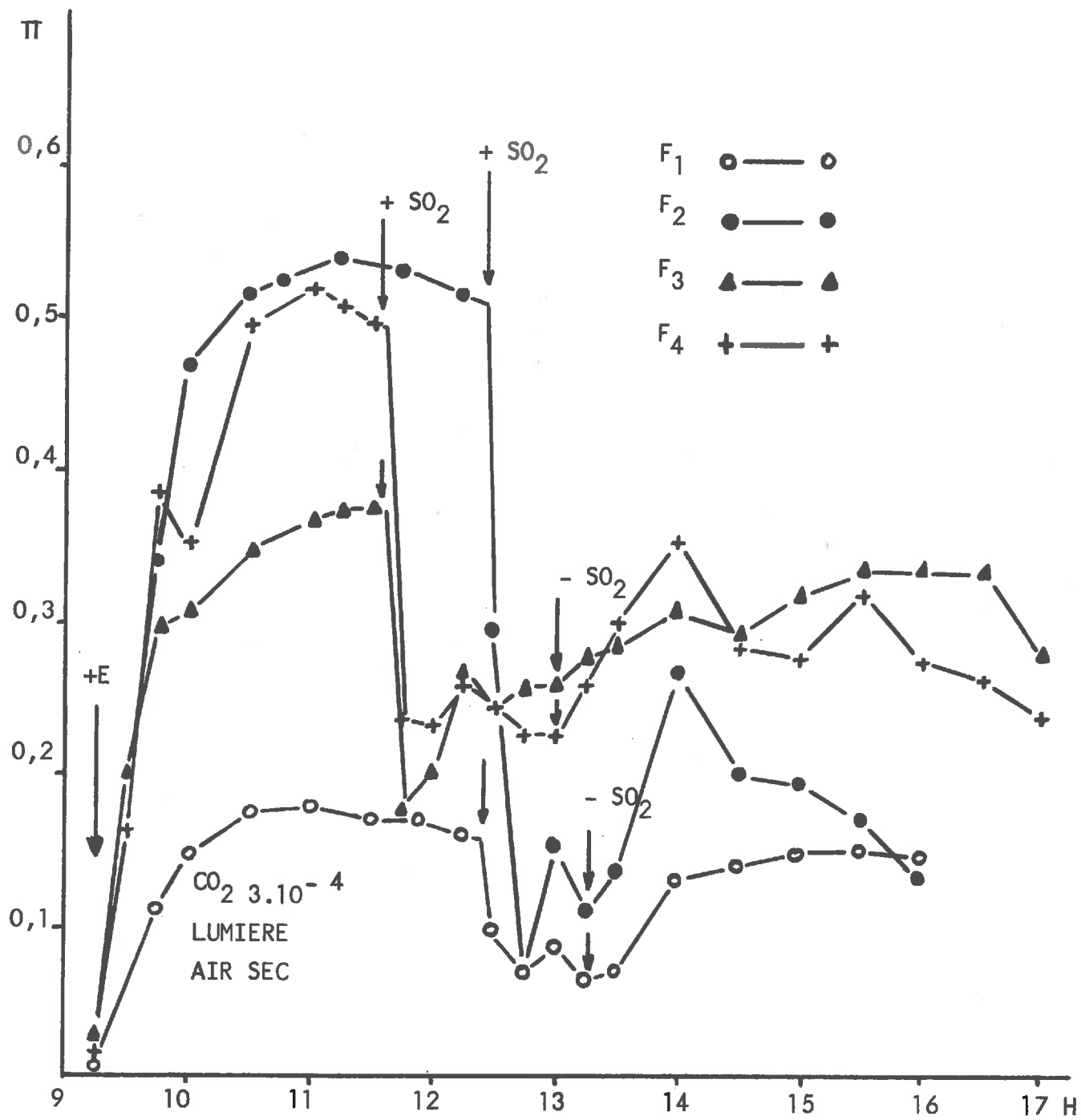


Fig. 20 - Effet d'une pollution SO₂ 1.10⁻⁶ sur le degré d'ouverture des stomates en air sec à la lumière + CO₂ 3.10⁻⁴

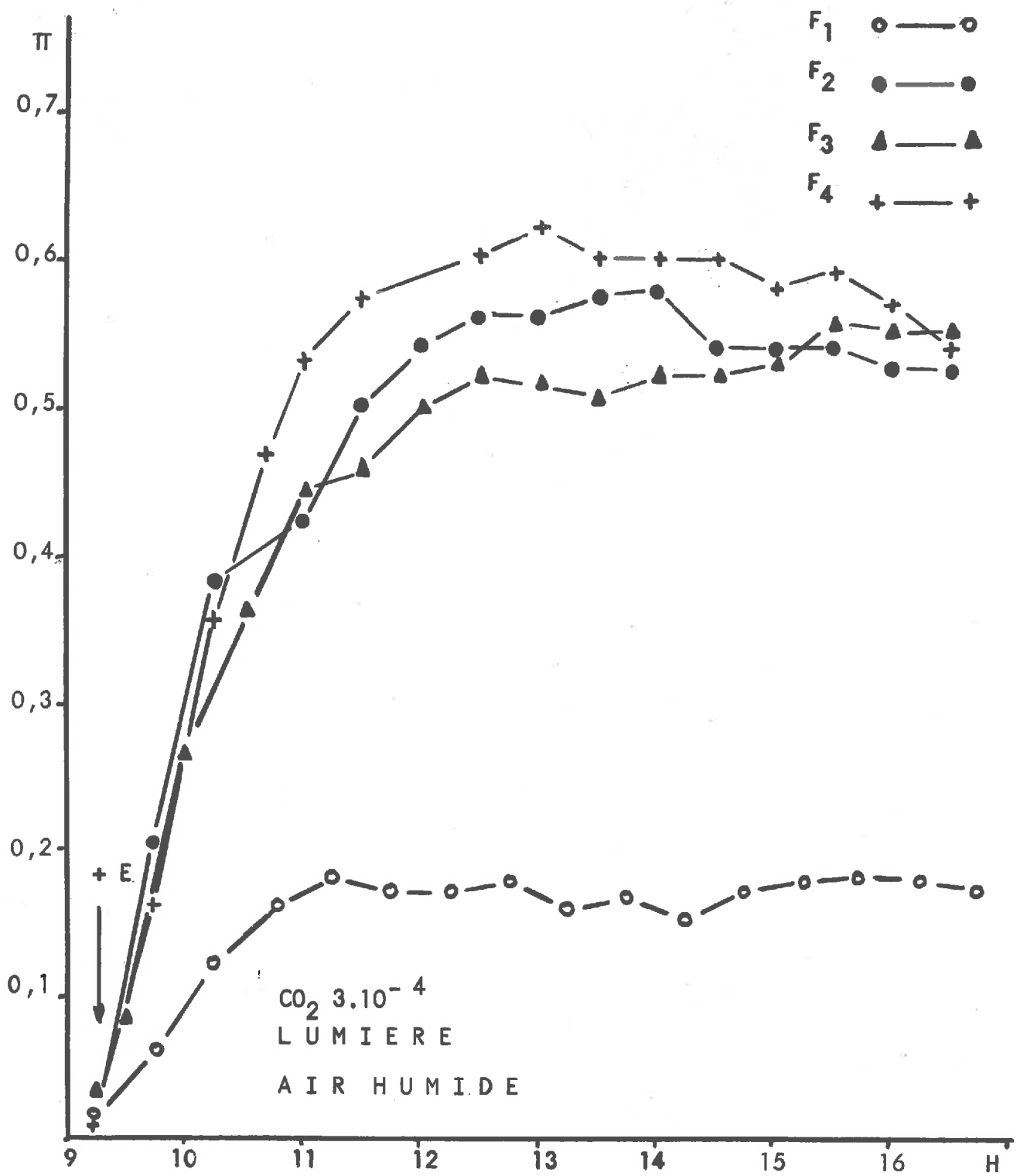


Fig. 21 - Courbes représentatives des variations du degré d'ouverture des stomates en air humide HR = 100%

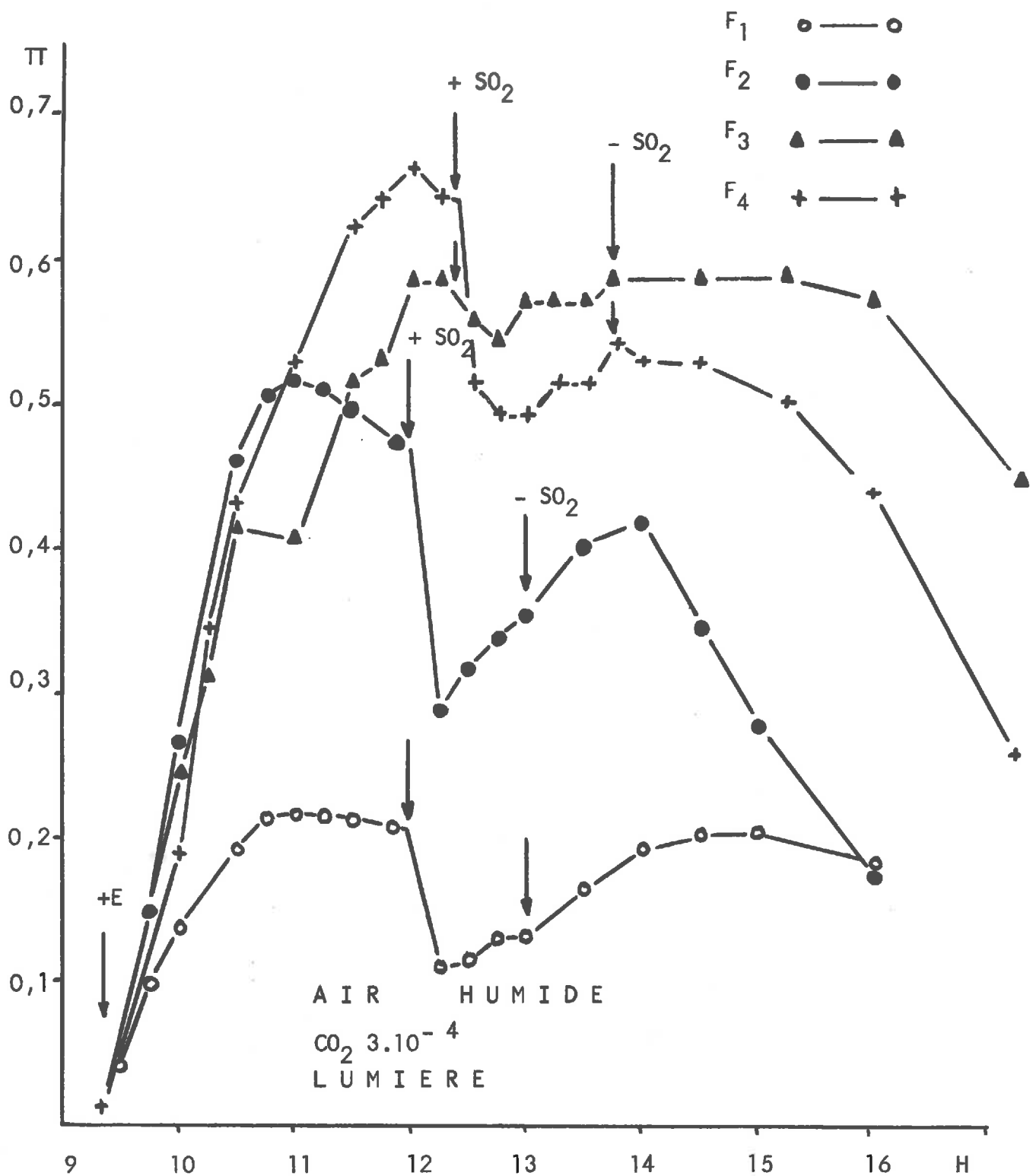


Fig. 22 - Effet d'une pollution SO₂ 1.10⁻⁶ sur le degré d'ouverture des stomates en air humide à la lumière + CO₂ 3.10⁻⁴

Comme dans l'expérience précédente, les mouvements de fermeture sont suivis d'une réouverture des stomates, mais dans le cas des plantes en atmosphère sèche ce mouvement est très réduit, si bien que le degré d'ouverture reste très faible, au contraire pour les plantes en atmosphère humide cette réouverture compense presque la fermeture, cas de F_3 fig.22.

La suppression de SO_2 dans l'air de balayage est suivie d'une réouverture des stomates des plantes en atmosphère sèche, tandis que pour les plantes en atmosphère humide dont le degré d'ouverture était peu différent de la normale, on observe un mouvement lent de fermeture, caractéristique du développement de nécroses sur les feuilles. L'ensemble de ces observations est très bien traduit par la comparaison des $\frac{V_{r1}}{V_{t1}}$ en air humide et en air sec.

En effet la moyenne des pourcentages de réduction du volume des échanges gazeux $\frac{V_{r1}}{V_{t1}} \times 100 = 44,8$ en air sec, tandis qu'en air humide $\frac{V_{r1}}{V_{t1}} \times 100 = 21$.

Enfin, le traitement en atmosphère humide entraîne l'apparition de nécroses supérieures à 20% de la surface foliaire, tandis que les plantes traitées en atmosphère sèche sortent indemnes de la période de pollution.

12 - 3 - Discussion

L'augmentation de la sensibilité des plantes au dioxyde de soufre en atmosphère humide est attribuée par certains auteurs (KATZ, 1949 - THOMAS, 1951), à une augmentation du degré d'ouverture des stomates, dont la conséquence est une plus grande absorption de polluant.

MAJERNIK et MANSFIELD (1970) distinguent deux réactions opposées des stomates en présence de SO_2 . Ces réactions dépendent de l'humidité relative pendant la période de pollution: un mouvement d'ouverture pour $HR > 40\%$ et un mouvement de fermeture pour $HR < 40\%$. Ces auteurs, en s'appuyant sur des travaux de WILSON (1948) et RASCHKE et KUHL (1969) qui démontrent que l'air sec seul n'est pas suffisant pour provoquer la fermeture des sto-

mates, proposent que SO_2 ait un effet direct sur le mécanisme stomatique et que les réactions entraînées dépendent de l'humidité relative, ainsi leurs résultats expliqueraient qu'en atmosphère dont l'humidité relative est $> 40\%$, SO_2 provoque l'ouverture des stomates et donc que sa pénétration soit facilitée, tandis qu'en atmosphère sèche HR $< 40\%$ l'effet contraire serait observé, ce qui augmenterait considérablement la résistance des plantes.

D'autres travaux sur les réactions des stomates aux facteurs de l'environnement confirment les résultats de WILSON (1948) RASCHKE et KUHLE (1969). HEATH (1950) et LOUGUET (1971) pour le Pelargonium, précisent que les vitesses d'ouverture et de fermeture sont considérablement augmentées en air sec, par rapport à ce qu'elles sont en atmosphère humide. De plus il semble que tout déficit hydrique augmente la sensibilité des stomates aux variations de CO_2 (MEIDNER et MANSFIELD, 1968).

L'étude des courbes de diffusion en air humide et en air sec du Pelargonium montre que ce matériel présente des réactions normales: en effet, nous retrouvons pour cette plante les phénomènes décrits par les auteurs précédemment cités.

Cependant, nous observons un mode de réaction des stomates en présence de SO_2 , différent de celui qui est observé par MAJERNIK et MANSFIELD sur la Fève.

Nous ne distinguons pas deux types de réaction, le comportement des stomates vis à vis de SO_2 est toujours le même, à cette différence près, qu'en atmosphère humide tous les mouvements sont ralentis, et la fermeture atténuée, tandis qu'en atmosphère sèche, les mouvements sont très rapides, et la fermeture plus importante.

Néanmoins, comme pour ces auteurs, les résultats obtenus sont de nature à expliquer les différences de sensibilité observées.

En effet, pour les plantes polluées en air sec le minimum d'ouverture des stomates est atteint 10 mn après le début du traitement (F_3 F_4 , fig. 20) et la réouverture est très faible, alors qu'en atmosphère humide les mêmes feuilles présentent des stomates encore largement ouverts.

Dans l'expérience précédente, l'humidité relative oscille entre 30 et 40% à l'entrée du poromètre, à la sortie elle peut varier de 40 à 90% selon le degré d'ouverture des stomates. De telles variations pourraient expliquer les réactions observées aux très grandes ouvertures (fig. 18); l'inhibition de la fermeture peut dans ce cas être due à une transpiration plus intense de certaines feuilles, ce qui modifie HR dans le poromètre, on obtient alors la réaction des plantes en atmosphère humide (fig. 22 - F₃).

Dans cette éventualité il y a quand même une perte d'eau importante de la feuille qui la place dans des conditions de deshydratation contrairement aux feuilles auxquelles on fournit un air humidifié.

2 - INFLUENCE DE SO₂ SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES EN L'ABSENCE DE CO₂.

2 - 1 - A l'obscurité

Les expériences précédentes nous laissent supposer que les stomates jouent un rôle prépondérant dans les rapports entre les plantes et le polluant. En effet nous avons montré que les plantes dont les stomates sont peu ouverts ou présentent une meilleure réaction stomatique de défense, résistent mieux aux atmosphères polluées; toutefois il est possible que cette résistance ne soit pas due exclusivement à la fermeture des stomates elle-même mais également aux phénomènes métaboliques qui l'accompagnent et qui sont à l'origine de cette fermeture.

L'absence de CO₂ à l'obscurité provoque l'ouverture des stomates. Si ce degré d'ouverture au moment de la pollution est seul responsable des dégâts causés par SO₂, en contrôlant son absorption par la plante, la pollution à l'obscurité, à condition que les stomates soient maintenus ouverts, devrait provoquer les mêmes nécroses que celles que l'on obtient à la lumière pour des ouvertures identiques.

Parmi les processus métaboliques perturbés par le SO₂ la photosynthèse est vraisemblablement celui qui a été le plus souvent étudié (Chap. I § 1 - 3). On sait que la présence de SO₂ dans l'atmosphère entraîne une réduction de l'assimilation de CO₂.

Cette inhibition est réversible et son importance dépend de la concentration de SO_2 dans l'air. Après la pollution, la plante retrouve en effet son activité normale si la surface foliaire n'a pas été détruite par des nécroses.

L'hypothèse classique qui tente d'expliquer les mouvements des stomates à la lumière en présence de CO_2 , fait jouer un rôle indirect à la photosynthèse, par abaissement de la concentration de CO_2 dans les cellules ce qui est confirmé par la similitude des courbes d'intensité de la photosynthèse et du degré d'ouverture des stomates en fonction du temps. Dans ce cas, les différentes réactions que nous avons observées au cours des expériences précédentes, pourraient être causées par l'inhibition de la photosynthèse et il ne s'agirait que d'un effet indirect. Les mêmes expériences à l'obscurité, stomates ouverts, ne devraient donc pas provoquer les mêmes réactions.

21 - 1 - Conditions expérimentales

Nous avons modifié les conditions standardisées de la salle d'expérimentation, afin de pouvoir manipuler dans la journée à l'obscurité, sans perturber le cycle des plantes.

La lumière est fournie de 16h à 4h. La température est maintenue constante à $20^\circ \pm 1$ et l'humidité à $70 \pm 5\%$ à la sortie du poromètre.

Pour l'expérimentation les feuilles sont balayées par de l'air sec contenant 3.10^{-4} de CO_2 . Le passage en air sans CO_2 provoque une ouverture. Lorsque le maximum d'ouverture est atteint environ 2 heures après l'envoi de l'air sans CO_2 , on observe alors une légère fermeture, puis un palier. Nous avons choisi d'envoyer le SO_2 à ce moment.

L'intérêt de l'expérience présente est de pouvoir comparer les réactions des stomates et les dégâts produits au cours de la période de pollution. Compte tenu du protocole de certaines manipulations, pour obtenir des nécroses il a été nécessaire d'élever le taux de pollution afin de réduire le temps d'exposition (O'GARA et THOMAS, 1956).

D'autre part les valeurs de Π obtenues à l'obscurité

sont toujours inférieures aux valeurs de Π obtenues à la lumière. L'arrivée de SO_2 sur les stomates peu ouverts entraîne des réactions semblables à celles de la figure 14. En utilisant une concentration de $2 \cdot 10^{-6}$ on obtient une réaction beaucoup plus nette, même aux faibles ouvertures.

21 - 2 - Résultats

A l'obscurité, en absence de CO_2 , on observe une ouverture des stomates (fig. 23). Cependant, le mode opératoire de nos expérimentations nous a obligé à maintenir les feuilles dans une atmosphère sans CO_2 pendant des périodes plus longues, et nous avons pu ainsi observer une réouverture significative des stomates après un temps d'exposition qui semble propre à la plante: généralement 5 à 6 heures après la suppression de CO_2 dans l'air de balayage (témoin F_5 fig. 24).

Le passage de l'obscurité à la lumière provoque une réouverture importante, généralement supérieure au degré d'ouverture obtenu à l'obscurité.

En ce qui concerne l'action de SO_2 à l'obscurité en absence de CO_2 , on observe un mouvement de fermeture comme à la lumière en présence de CO_2 . Cependant contrairement à ces expériences, on observe suivant les cas: pas de mouvement de réouverture ou une tendance à l'ouverture très atténuée et retardée.

La fourniture de lumière en présence de SO_2 dissous dans les cellules, s'accompagne d'un fort dégagement de H_2S à la sortie des poromètres. Nous avons pu vérifier que ce dégagement est encore sensible lorsque le passage obscurité - lumière intervient 3h après la fin de la pollution.

En ce qui concerne la sensibilité des plantes, on note une nette résistance par rapport aux expériences se déroulant à la lumière et en présence de CO_2 . En effet, les temps d'exposition sont tous très supérieurs à ceux qui sont nécessaires pour induire des nécroses à la lumière. De même le temps d'apparition est beaucoup plus important et les nécroses n'apparaissent que le lendemain; cependant il est nécessaire de préciser que l'évolution du degré d'ouverture des stomates après l'envoi de SO_2 est

différente de celle que l'on a observée à la lumière; elle est ici de nature à augmenter la résistance des plantes, en particulier le pourcentage de réduction des échanges gazeux est de $35 \pm 5\%$ à l'obscurité tandis que pour un niveau d'échange gazeux initial semblable mais à la lumière il n'est que de $20 \pm 8\%$. Pour vérifier que l'apparition des nécroses n'était pas liée à la fourniture de lumière peu après la fin de la pollution nous avons maintenu l'obscurité après le traitement (fig. 24). L'observation de nécroses le lendemain (l'obscurité ayant été maintenue 15h après la fin du traitement) montre que l'effet toxique de SO_2 se fait ressentir à l'obscurité comme à la lumière. En outre, comme pour les traitements à la lumière, l'importance des nécroses dépend du degré d'ouverture observé au moment de l'envoi de SO_2 .

21 - 3 Discussion

A l'heure actuelle, les modalités des effets de CO_2 sur les mouvements stomatiques sont bien connues. Dans la gamme des concentrations de CO_2 les réactions des stomates à l'obscurité sont très différentes.

Les teneurs inférieures à $3 \cdot 10^{-4}$ et les teneurs supérieures à $5 \cdot 10^{-2}$ provoquent une ouverture, (LOUGUET 1971) alors que les concentrations comprises entre $3 \cdot 10^{-4}$ et $1 \cdot 10^{-2}$ provoquent normalement une fermeture.

Nous apportons un nouvel élément qui n'a pas été signalé à notre connaissance, c'est le phénomène de réouverture des stomates après exposition longue à une atmosphère sans CO_2 .

Les conditions expérimentales amènent un certain nombre de changement dans l'allure des courbes et dans la sensibilité des plantes à la pollution. Si le mouvement de fermeture observé après l'envoi de SO_2 est ralenti par rapport à celui que l'on observe à la lumière, il existe néanmoins à l'obscurité, la fermeture n'est donc pas provoquée par une augmentation de concentration de CO_2 dans les cellules, liée à une inhibition de la photosynthèse. Par contre le mouvement de réouverture, lui, disparaît, il ne serait donc possible qu'en présence de lumière. L'observation du fort dégagement de H_2S dans les secondes qui suivent le passage de l'obscurité à la lumière montre que l'ouverture à l'obscurité s'accompagne de l'absorption d'une quantité

Fig. 23 - Influence de $SO_2 \cdot 2 \cdot 10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates à l'obscurité en l'absence de CO_2

F₁ ▲ ——— ▲ } polluées
 F₂ + ——— + }
 F₃ ● ——— ● } témoins
 F₄ ○ ——— ○ }

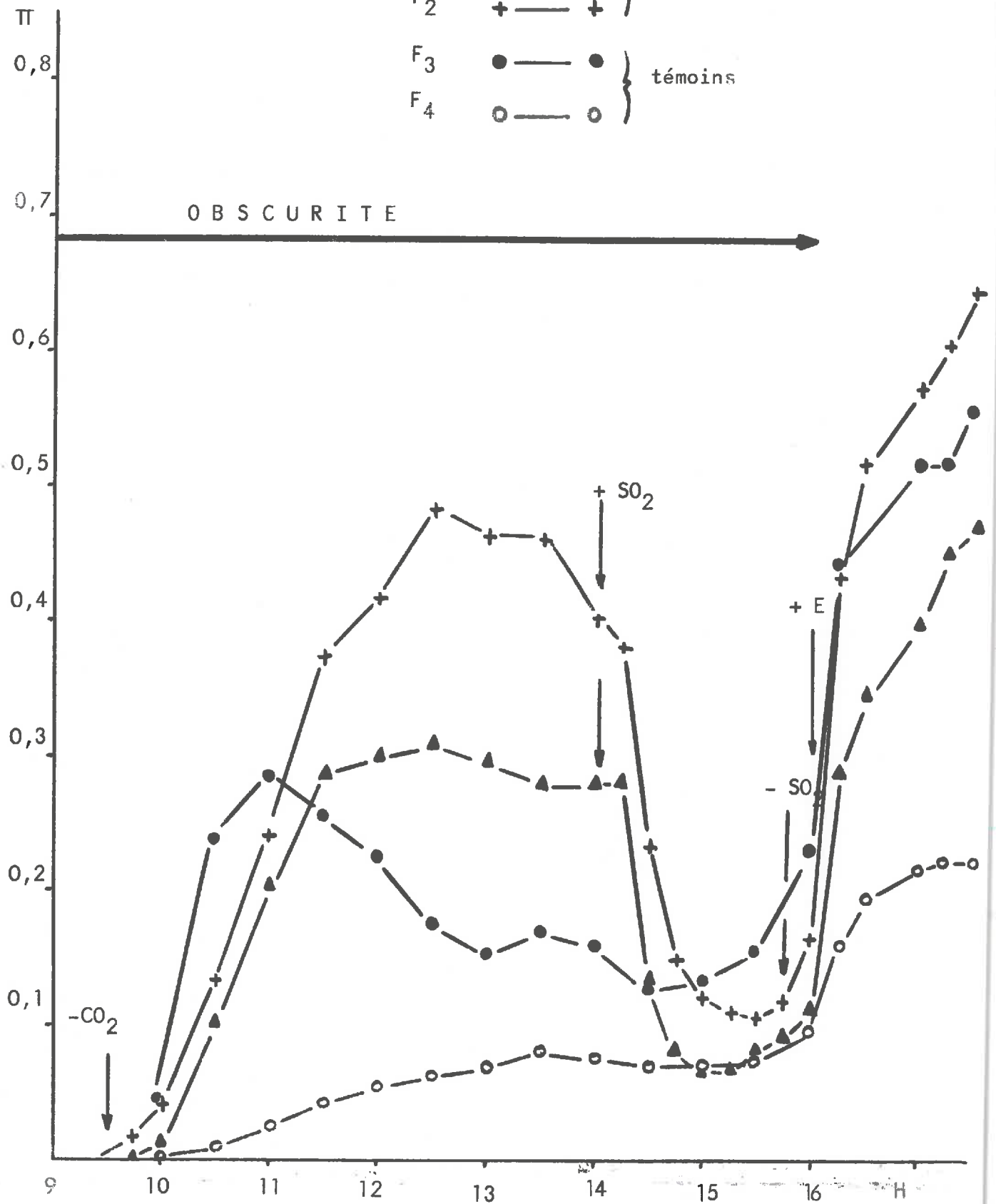
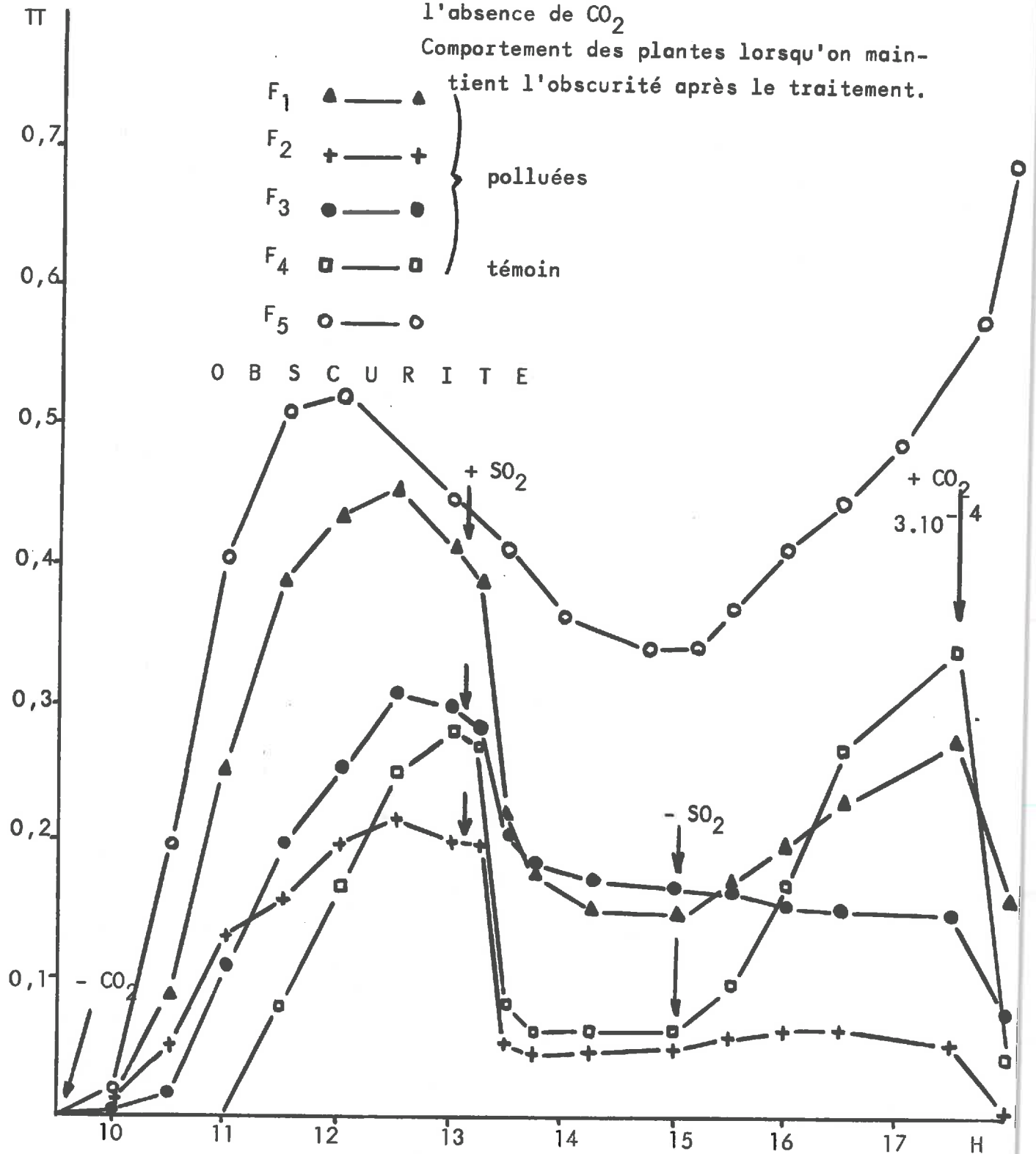


Fig.24 - Influence de $\text{SO}_2 \cdot 2 \cdot 10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates à l'obscurité en l'absence de CO_2

Comportement des plantes lorsqu'on maintient l'obscurité après le traitement.



importante de SO_2 . Ce SO_2 est vraisemblablement stocké sous la forme SO_3^- ou SO_3H^- , car seul l'excès de soufre sous cette forme donne lieu à des rejets de H_2S à la lumière (de CORMIS et BONTE, 1970). Cette observation confirme le travail de NIELSEN (1938) "La quantité de sulfite dans la plante après absorption décroît avec le temps. A la lumière la forme sulfite disparaît généralement en une heure ou deux, à l'obscurité elle pourrait persister 10 à 12 heures." En effet à la lumière le rejet de H_2S par les végétaux ne s'étend jamais au delà de deux heures après l'absorption de SO_2 par la plante (de CORMIS 1968, a). Or nous avons pu observer que le retour à la lumière 3 h après la fin du traitement entraînait un dégagement sensible de H_2S . Il semble donc, et cela mérite une étude approfondie, que le soufre absorbé à l'obscurité sous forme de sulfite soit en attente et que sa transformation, aussi bien en sulfure qu'en sulfate, soit liée à l'activité photosynthétique. D'autre part la décroissance observée à l'obscurité par NIELSEN pourrait être partiellement due à une désorption et non à une transformation (de CORMIS et BONTE, 1970).

D'après SCHMIDT et TREBST (1969) comme pour les nitrates, la réduction des sulfites se situerait au niveau de la ferrédoxine. Cette réduction qui détourne en sa faveur une certaine quantité d'électrons peut réduire l'assimilation de CO_2 .

Dans ce cas l'expérience réalisée à la lumière et en absence de CO_2 devrait donner lieu à une réduction importante de SO_2 par suppression d'une éventuelle compétition $\text{SO}_2 - \text{CO}_2$ et puisque la forme réduite H_2S n'est pas toxique pour les végétaux (toxique au sens de l'apparition des nécroses), on devrait donc observer une plus grande résistance de la feuille.

Nous venons de voir que la forme sulfite persiste mieux à l'obscurité, d'après de nombreux auteurs seule cette forme serait réellement toxique; THOMAS (1963) évalue que la toxicité des ions SO_3^- est 30 fois plus forte que celle des ions SO_4^- or à l'inverse des résultats que l'on pourrait attendre on ne constate pas d'augmentation de la sensibilité à l'obscurité. Toutefois la fourniture de SO_2 à l'obscurité n'en supprime pas entièrement la toxicité puisque nous avons obtenu des nécroses

et nous avons vu qu'elles pouvaient même se développer lorsqu'on prolongeait l'obscurité après le traitement, mais les effets les plus graves sont obtenus à la lumière en forte période d'activité. Les modifications que nous observons dans le comportement des végétaux, pourraient être dues aussi à l'absence de CO_2 qui nous permet d'obtenir l'ouverture des stomates à l'obscurité et qui serait en elle-même un facteur de résistance.

Il est donc nécessaire de reprendre cette expérience à la lumière pour vérifier si l'absence de CO_2 a une incidence sur le comportement des stomates et sur la sensibilité des plantes.

2 - 2 - A la lumière

La réduction du taux de CO_2 dans la feuille peut être le fait d'une activité photosynthétique intense et l'on devrait s'attendre à une réaction comparable à celles décrites fig.16 et 17, à moins que l'absence de CO_2 n'ait une influence directe sur la réaction des stomates ou sur la sensibilité des plantes, comme nous l'avons discuté dans l'expérience précédente.

22 - 1 - Conditions expérimentales

Les conditions expérimentales sont sensiblement les mêmes que pour l'expérience précédente. Les conditions normales de température et d'humidité sont rétablies et la lumière est fournie de 9h 15 à 21h 30.

Les feuilles sont balayées initialement par de l'air sec contenant 3.10^{-4} de CO_2 . La suppression de CO_2 lors du passage obscurité - lumière provoque une ouverture rapide. On injecte SO_2 environ 4 heures après la suppression de CO_2 .

22 - 2 - Résultats

Contrairement aux courbes de diffusion des stomates en présence de CO_2 , nous n'obtenons pas de maximum, l'ouverture ne cesse de croître dans le temps.

L'absence de CO_2 semble intervenir considérablement sur la sensibilité des plantes car, pour 75% des cas, dans les 45 mn qui suivent le début de la pollution des plages nécrotiques importantes se développent sur toute la surface de la feuille. Par là suite ces plages se rejoignent et les mesures deviennent alors sans objet, car la surface de diffusion comporte des parties où

la structure de la feuille est complètement effondrée.

En ce qui concerne la réaction des stomates à la suite de l'envoi de SO_2 dans l'air de balayage, on observe, lorsque la pollution qui en résulte ne donne pas lieu à l'apparition de nécroses (fig. 25) (c'est à dire que l'on peut considérer l'évolution de la courbe de diffusion des stomates comme celle d'une plante saine) une légère ouverture F_1 suivi d'un mouvement de fermeture relativement lent par rapport à ceux que l'on obtient dans des conditions normales ($\text{CO}_2 \ 3.10^{-4}$) et pour des Π de valeur comparable. Ce mouvement n'est jamais suivi de réouverture. Le retour à une atmosphère normale ($\text{CO}_2 \ 3.10^{-4}$) provoque un surcroît de fermeture.

Lorsque la pollution donne lieu à l'apparition rapide de nécroses (fig. 26) on observe dans les minutes qui suivent l'envoi de SO_2 une légère ouverture suivie d'un mouvement de fermeture de vitesse très faible.

Comme nous l'avons précisé précédemment dès la fin de la période de pollution les mesures n'ont plus de signification car les feuilles sont alors détruites.

En outre l'absence de CO_2 ne semble pas favoriser la réduction de SO_2 , en effet le dégagement de H_2S détecté à la sortie du poromètre ne semble pas plus important que dans des conditions normales.

22 - 3 - Discussion

En ce qui concerne la réaction des stomates à la suite de l'envoi de SO_2 dans l'air de balayage nous envisageons l'explication suivante: l'absence de CO_2 par une ou des modifications du métabolisme sensibiliserait la plante à SO_2 . Dès l'envoi du polluant dans l'air de balayage, les structures membranaires seraient immédiatement détruites et les réactions observées ne correspondraient plus aux réactions de la plante saine. En effet, pour F_2 fig. 26 la poursuite des mesures de diffusion montre que le retour en air de balayage contenant CO_2 ne provoque aucune modification de la courbe.

Par contre dans le cas où les nécroses n'apparaissent pas au cours du traitement nous obtenons une nouvelle information au sujet du mouvement de réouverture qui suit généralement le grand mouvement de fermeture.

En effet à l'obscurité en absence de CO_2 nous avons vu que ce mouvement était inhibé. Il semble que cette inhibition persiste à la lumière en absence de CO_2 . Ce mouvement ne serait donc pas lié à la photosynthèse mais, à la présence de CO_2 .

Contrairement à ce que nous attendions nous n'obtenons pas un dégagement de H_2S supérieur à celui que nous avons détecté pour les expériences se déroulant en présence de CO_2 et dans un grand nombre d'expériences les plantes montrent une grande sensibilité. En effet, la courbe F_1 (fig. 26) représente les variations de la diffusion d'une feuille dont les stomates sont ouverts $\approx 4 \mu$ selon LOUGUET. De telles feuilles dans des conditions normales, c'est à dire balayées par de l'air dont la concentration en $\text{CO}_2 = 3.10^{-4}$, n'auraient dû présenter des nécroses qu'après environ deux heures d'exposition à cette pollution, et des nécroses sans aucun rapport avec l'importance de celles-ci. De plus, des plantes dont le degré d'ouverture des stomates est maximum et vraisemblablement dont la concentration cellulaire en CO_2 est très faible ne présentent pas cette sensibilité.

Dans l'expérience précédente, nous avons montré qu'à l'obscurité l'absence de CO_2 provoque l'ouverture des stomates et que cette ouverture laisse pénétrer SO_2 dans la feuille. Mais ce phénomène ne présente pas un caractère toxique particulier, au contraire on note, par rapport à des feuilles dans des conditions normales à la lumière et au même degré d'ouverture des stomates, une augmentation de la résistance.

Il semble donc que l'absence de CO_2 en présence de lumière ait un effet sensibilisateur sur la végétation.

Nous n'avons jusqu'ici abordé la toxicité de SO_2 qu'à travers des phénomènes d'absorption, en supposant qu'il existait un seuil de concentration de SO_2 pour chaque espèce au delà duquel on observait l'apparition de dégâts; nous nous appuyons sur le fait que les facteurs influençant la sensibilité des plantes étaient des facteurs qui intervenaient essentiellement sur l'absorption du polluant. Cette expérience apporte des éléments en faveur de l'hypothèse émise par THOMAS (1963) concernant l'effet tampon joué par les sucres dans la plante. Cette hypothèse repose sur l'observation d'une plus grande résistance des plantes l'après

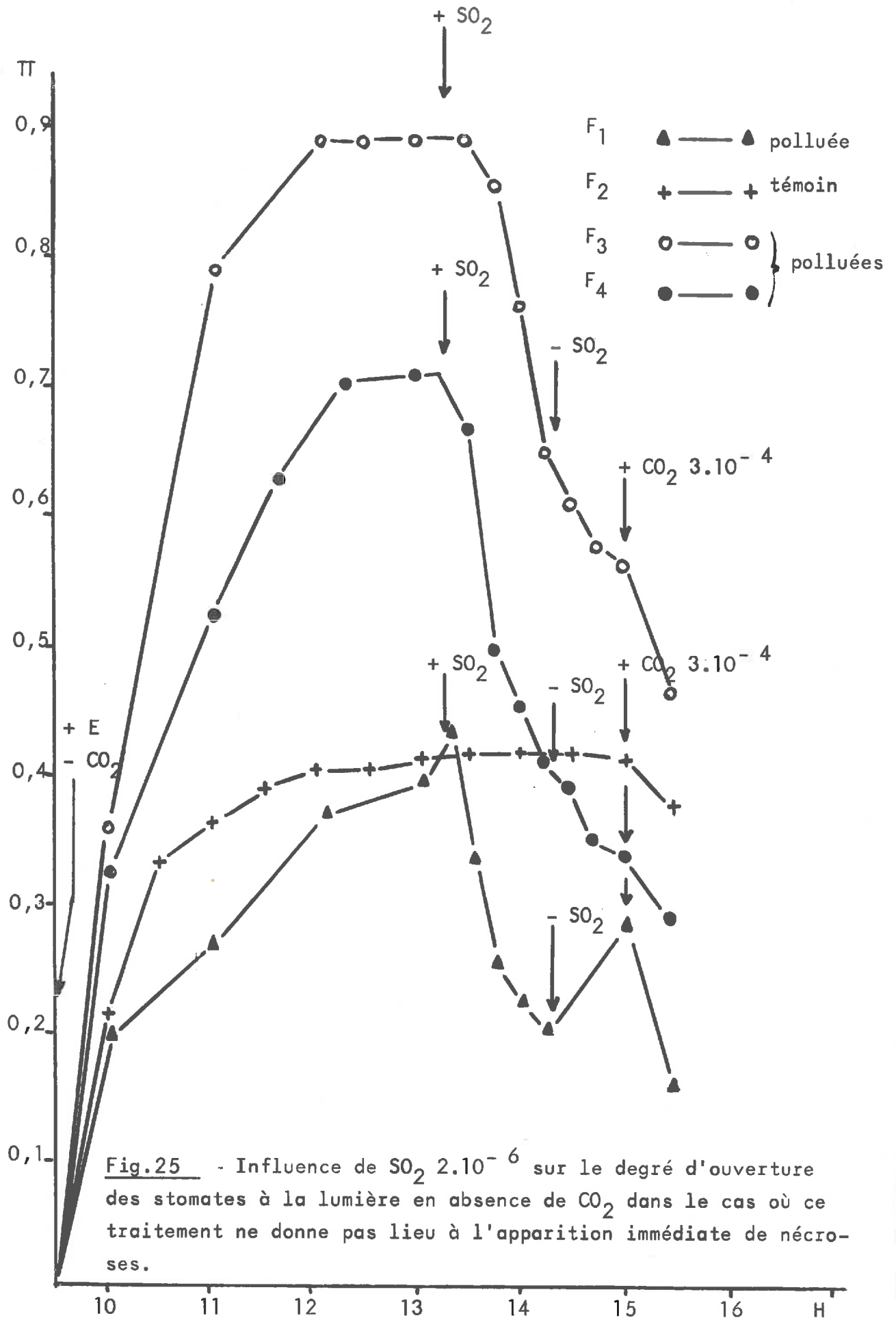
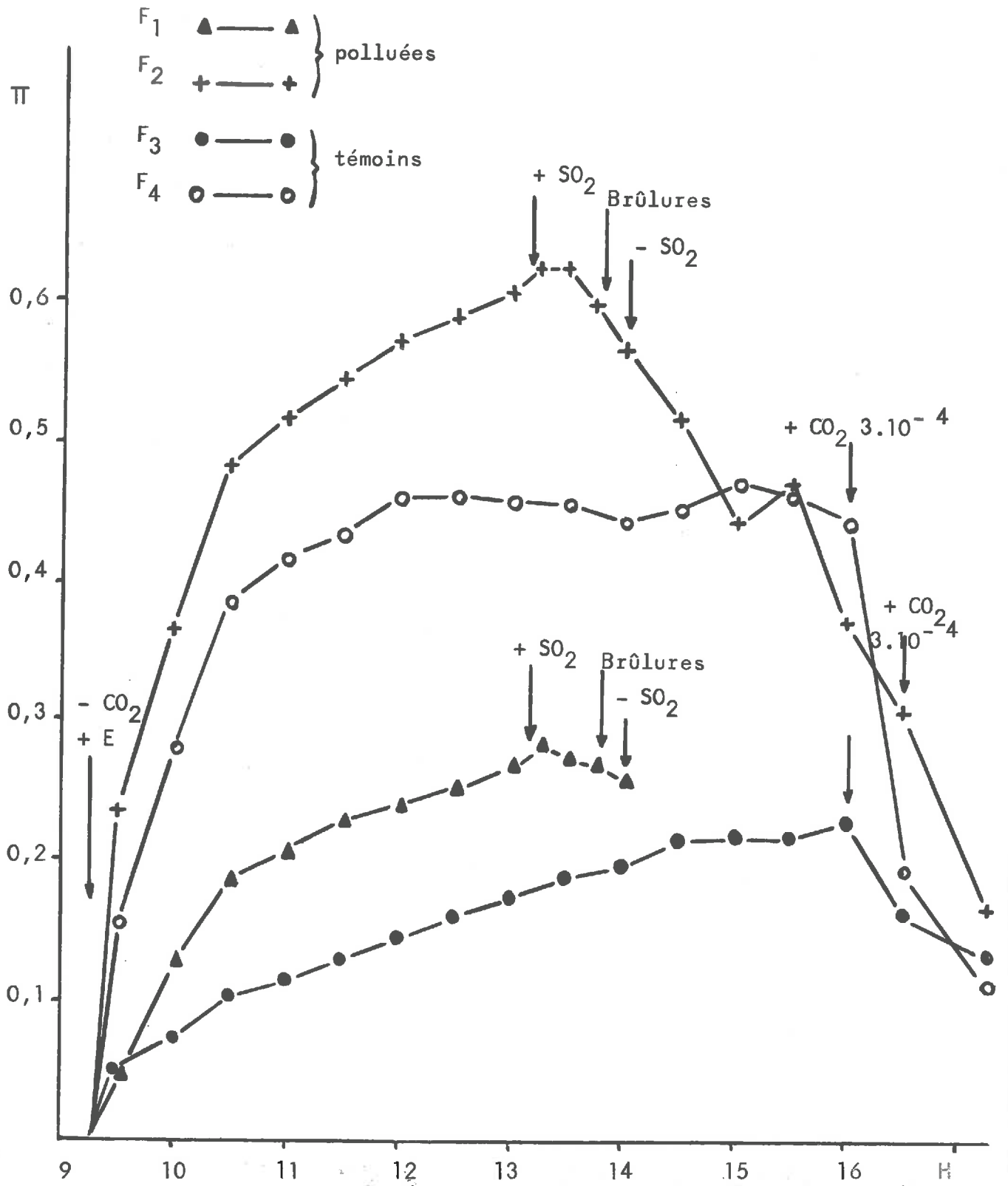


Fig.25 - Influence de SO₂ 2.10⁻⁶ sur le degré d'ouverture des stomates à la lumière en absence de CO₂ dans le cas où ce traitement ne donne pas lieu à l'apparition immédiate de nécroses.

Fig. 26 - Influence de $\text{SO}_2 \cdot 2 \cdot 10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates à la lumière en absence de CO_2



midi que le matin. En effet, dans les conditions de l'expérience, la fourniture de SO_2 intervient après une période de plus de 3 heures pendant laquelle la plante a été privée de CO_2 . Les sucres n'ont donc pas pu s'accumuler dans les cellules.

La réaction des bisulfites sur les aldehydes donne facilement naissance à un composé stable de la forme $\text{R} - \text{CHOH} - \text{SO}_3\text{H}$. Il est donc possible que la présence de bisulfite dans la plante entraîne la formation d' α hydroxysulfonates inhibiteurs des mouvements stomatiques (cf. Chap. I § 13 - 2), ces composés sont par la suite susceptibles de se décomposer lentement en régénérant l'aldéhyde de départ et le bisulfite.

L'absence des sucres pourrait donc être le facteur responsable de la sensibilisation de la plante à SO_2 et inversement la résistance serait proportionnelle au taux de sucre. Cette hypothèse se trouve renforcée par la découverte récente de composés de ce type dans du Riz en atmosphère polluée par SO_2 (TANAKA et al. 1972 a et b). D'autre part il est possible que l'absence de CO_2 annule une compétition avec SO_2 au niveau d'un accepteur (ZIEGLER, 1972). Cette sensibilité serait alors effectivement bien due à une augmentation de l'absorption du polluant. Mais dans ce cas on s'explique mal que le dégagement de H_2S ne soit pas stimulé.

Nous sommes, dans une certaine mesure, en accord avec MAJERNIK et MANSFIELD (1972) lorsqu'ils proposent qu'un enrichissement de l'atmosphère en CO_2 peut protéger les plantes des dommages causés par les polluants de l'air. (Cet enrichissement de l'air durant les périodes de pollution, étant d'ailleurs quelquefois appréciable surtout dans les centres urbains). Dans une certaine mesure, parce que nous arrivons à la même conclusion mais pas pour les mêmes raisons. Les auteurs montrent en effet une stimulation de l'ouverture des stomates en présence de SO_2 , stimulation contrariée par l'augmentation de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère.

3 - INFLUENCE DE SO_2 SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES EN ANAEROBIOSE.

3 - 1 - A la lumière

L'étude des mouvements stomatiques en anaérobiose est un moyen d'investigation qui a apporté des éléments précieux pour l'explication des mouvements d'ouverture et de fermeture.

Bien que les résultats soient souvent contradictoires un certain nombre d'observations se recoupent dans les différentes études et permettent de dégager les affirmations suivantes:

- l'anaérobiose inhibe l'ouverture des stomates à la lumière aussi bien qu'à l'obscurité.

- le manque d'oxygène n'induit pas un mouvement de fermeture chez les stomates déjà ouverts.

L'inhibition du mouvement de fermeture en absence d'oxygène est le point le plus discuté.

FUJINO (1967) et LOUGUET (1968) montrent une inhibition du mouvement de fermeture alors que précédemment HEATH et ORCHARD (1956) ainsi que WALKER et ZELITCH (1963) avaient conclu que l'absence d'oxygène n'empêchait pas la fermeture des stomates.

Nous reprenons ici l'expérience de LOUGUET et après avoir confirmé ses résultats nous l'utilisons pour déterminer l'origine des mouvements stomatiques observés en présence de SO_2 .

31 - 1 - Conditions expérimentales

Les feuilles sont d'abord balayées avec de l'air sec contenant CO_2 à la concentration de 3.10^{-4} . Les stomates s'ouvrent normalement quand on fournit la lumière. Lorsque l'équilibre est atteint, on remplace l'air de balayage par de l'azote et on ajuste le débit des pompes à CO_2 afin de maintenir la concentration à 3.10^{-4} . Après une heure de balayage on fournit du dioxyde de soufre à la concentration de 2.10^{-6} . Après une heure de ce traitement on rétablit le balayage par un air sec + SO_2 2.10^{-6} + CO_2 3.10^{-4} . Enfin on supprime SO_2 après une demi-heure.

La concentration de SO_2 a été choisie pour les raisons que nous avons exposées dans les conditions expérimentales de l'expérience du § 2 - 1.

31 - 2 - Résultats

En anaérobiose à la lumière, le dioxyde de soufre ne provoque aucune des réactions habituelles observées pour des concentrations identiques et à ce degré d'ouverture (fig. 27).

Le retour à des conditions normales est suivi de réactions variables.

Les nécroses apparaissent en anaérobiose comme en aérobie et le dégagement de H_2S peut être également détecté à la sortie du poromètre.

31 - 3 - Discussion

A la lumière les réactions stomatiques liées à la présence de SO_2 dans l'atmosphère sont inhibées en anaérobiose. L'ensemble des mouvements stomatiques observé lorsque la plante se trouve en présence de SO_2 serait de type " Actif ". La phosphorylation oxydative et la phosphorylation acyclique, ou l'une d'elles exclusivement, seraient donc requises pour ce mouvement de fermeture et l'action de SO_2 sur les cellules stomatiques produirait donc une altération du métabolisme responsable du mouvement d'eau entre les cellules de garde et les cellules épidermiques.

Pour expliquer le surcroît d'ouverture des stomates en présence de SO_2 , BISCOE et al. (1973) proposent que SO_2 agisse sur les cellules subsidiaires par lesquelles il serait préférentiellement absorbé. En causant une diminution de la turgescence de ces cellules il provoquerait l'ouverture des stomates.

Ce mécanisme est le type même du mécanisme passif décrit par LOUGUET (1971) et compte tenu de la grande sensibilité des stomates de Vicia faba au déficit hydrique cette hypothèse paraît possible mais ne peut expliquer les mouvements chez le Pelargonium. MAJERNIK et MANSFIELD (1970) observent deux réactions opposées selon le pourcentage de l'humidité relative au cours du traitement, le fait que les réactions stomatiques en présence de SO_2 nécessitent de l'énergie n'est pas incompatible. En effet Vicia faba est une plante dont les stomates sont très sensibles au déficit hydrique et les variations de l'humidité relative peuvent entraîner des variations de la teneur en eau de la plante

ce qui peut modifier certaines activités enzymatiques (STOCKER 1961, VIEIRA - DA - SILVA 1970)

D'après cette expérience, l'énergie nécessaire aux réactions stomatiques en présence de SO_2 pourrait avoir comme origine la phosphorylation oxydative. Une nouvelle preuve est apportée par l'étude des effets de SO_2 sur le mouvement des stomates en anaérobiose à l'obscurité.

3 - 2 - A l'obscurité

32 - 1 - Conditions expérimentales

Le balayage des poromètres par de l'air sec dépourvu de CO_2 provoque l'ouverture des stomates. Lorsque le degré d'ouverture est stable on balaie les poromètres par de l'azote, on estime que les plantes sont en anaérobiose complète après une heure à une heure et demi de ce traitement (LOUGUET, 1971).

Après cette période, CO_2 3.10^{-4} est de nouveau fourni. Après une période de stabilisation de 1 heure, on envoie SO_2 2.10^{-6} dans l'air de balayage pendant 1 h $\frac{1}{2}$. Enfin $\frac{3}{4}$ d'heure après l'arrêt de la pollution l'air est de nouveau fourni.

32 - 2 - Résultats

La fig. 28 montre les résultats obtenus pour une telle expérience. Compte tenu de l'aspect général des courbes de diffusion des stomates à l'obscurité en absence de CO_2 , le passage en anaérobiose ne provoque pas de variations importantes. Le rétablissement de la concentration normale de CO_2 3.10^{-4} n'entraîne pas la fermeture des stomates et nous confirme que l'anaérobiose est complète. La présence de SO_2 dans le mélange gazeux ne provoque aucune réaction brutale de fermeture. Dans des expériences similaires le retour en air normal air sec + CO_2 3.10^{-4} avant la fin de la période de pollution c'est à dire + SO_2 provoque exactement les mêmes réactions.

32 - 3 - Discussion

Dans le paragraphe précédent nous avons rappelé que pour le Pelargonium X hortorum les mouvements de fermeture à l'obscurité sont inhibés en anaérobiose.

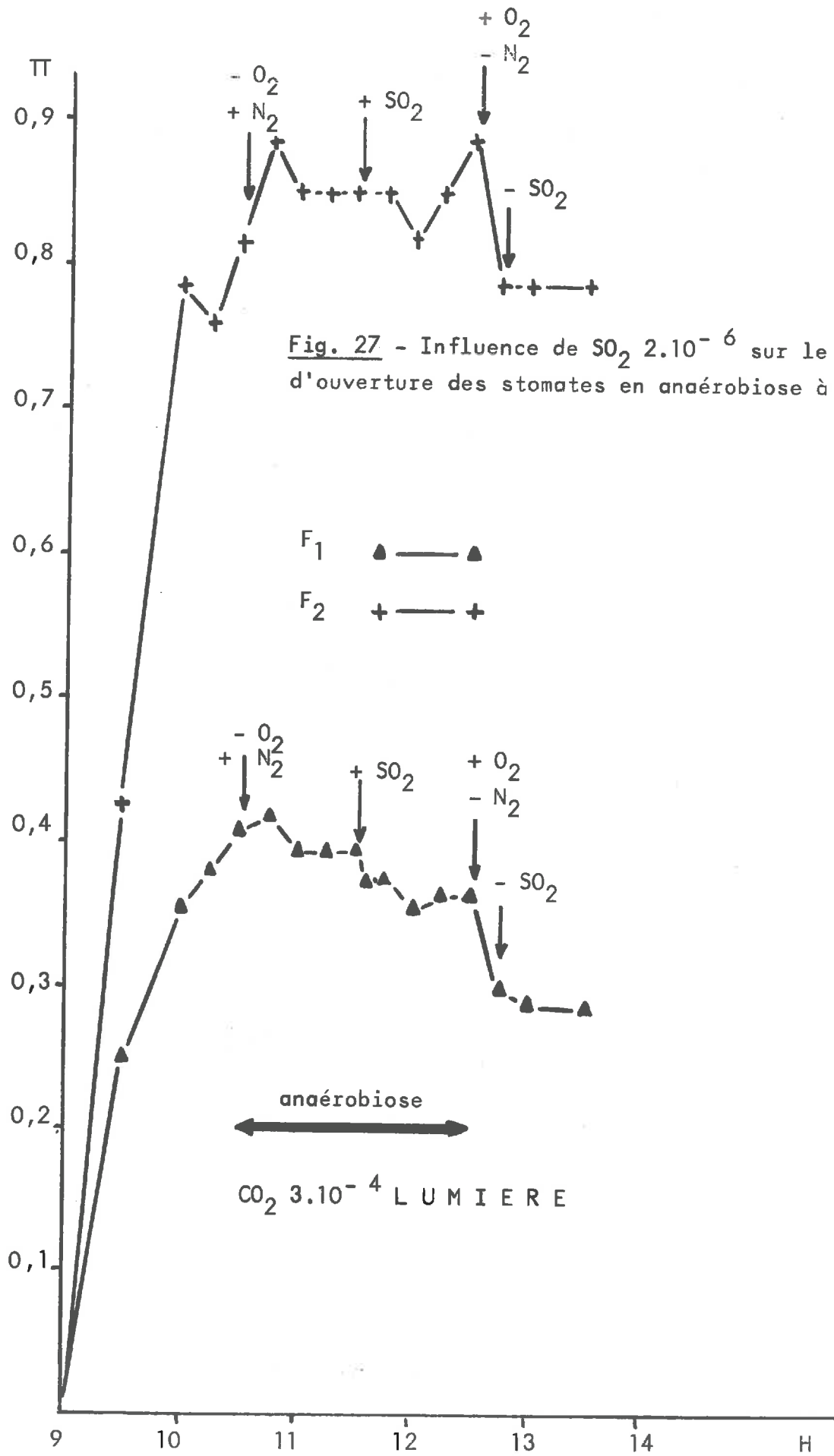
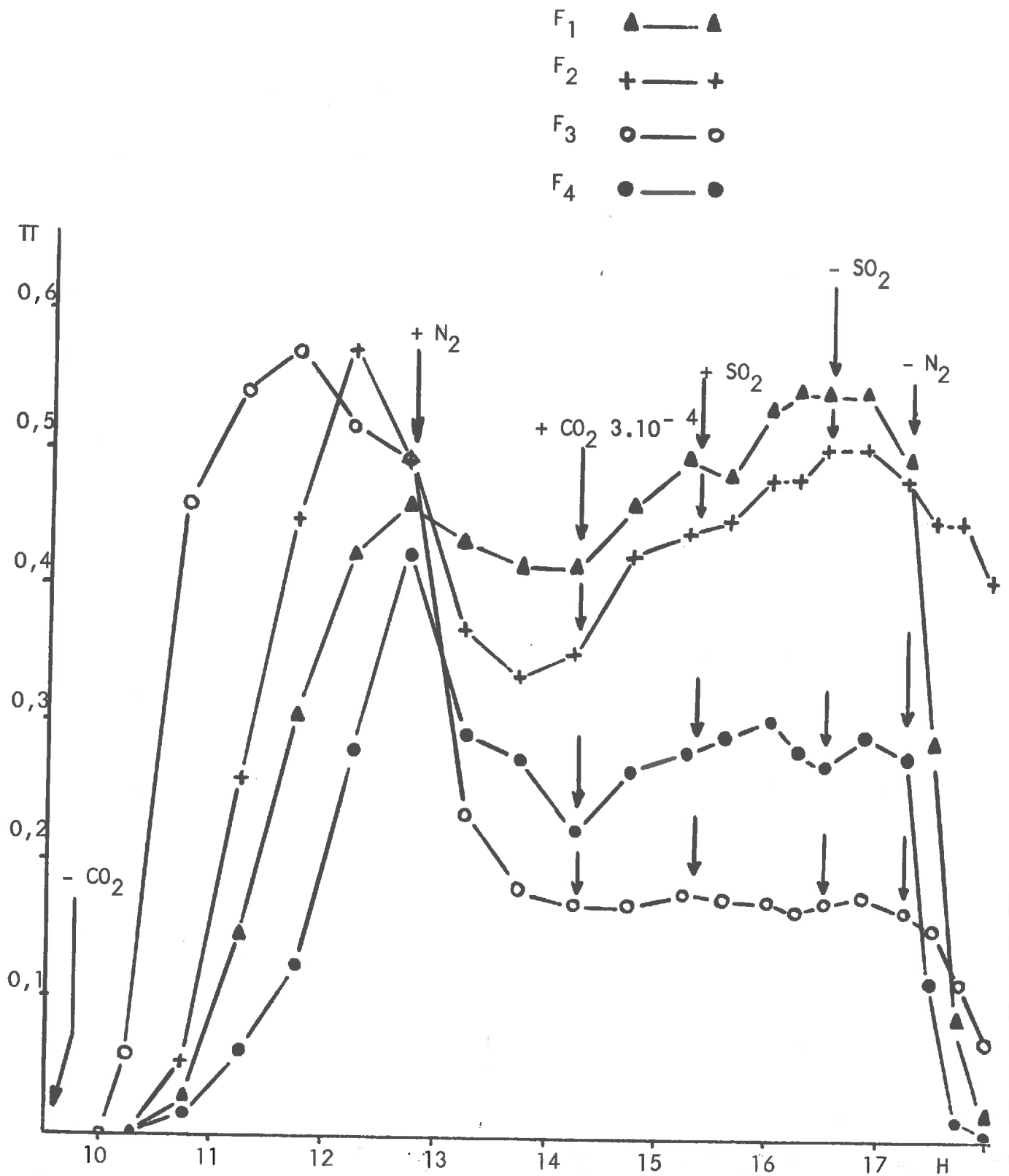


Fig. 27 - Influence de SO₂ 2.10⁻⁶ sur le degré d'ouverture des stomates en anaérobiose à la lumière

Fig. 28 - Influence de SO_2 $2 \cdot 10^{-6}$ sur le degré d'ouverture des stomates en anaérobiose à l'obscurité.



Cette expérience confirme les travaux de LOUGUET et nous permet de préciser l'origine du mouvement des stomates en présence de SO_2 . En effet dans les conditions expérimentales présentes tout mouvement des stomates exigeant l'énergie du métabolisme respiratoire serait inhibé. De même que la fourniture de CO_2 $3 \cdot 10^{-4}$ ne provoque aucune réaction, la présence de SO_2 $2 \cdot 10^{-6}$ dans l'air de balayage n'influe pas sur le degré d'ouverture des stomates.

Il semble donc que les mouvements provoqués par SO_2 soient des mouvements " actifs ", ce qui réfute l'hypothèse de mouvements " passifs " dûs à des variations de turgescence des cellules épidermiques compagnes, ou dûs à une " fuite " d'eau brutale des cellules stomatiques provoquée par l'altération de la perméabilité de la membrane plasmique des cellules stomatiques.

4 - DISCUSSION DES RESULTATS

L'étude des effets de SO_2 , sur les mouvements stomatiques de feuilles placées dans différentes conditions, nous a permis de préciser un certain nombre de faits que nous avons rassemblés dans le tableau (5).

On peut se demander si SO_2 agit directement ou indirectement par l'intermédiaire de H_2S produit à la lumière, il n'est pas impossible que H_2S puisse avoir un effet sur les mouvements stomatiques. Cependant H_2S n'est pas synthétisé à l'obscurité et pourtant SO_2 provoque la fermeture des stomates ; l'examen des effets de H_2S sur les stomates fera l'objet d'études ultérieures.

Au cours de cette discussion nous tenterons d'interpréter les différents mouvements des stomates, en nous appuyant sur les grandes hypothèses des mécanismes des mouvements stomatiques (LOUGUET, 1974).

4 - 1 - Dans le cadre de la théorie dite classique

Le pH des cellules de garde varie avec l'ouverture. Cette variation attribuée aux changements de concentration de CO_2 dans la cellule serait responsable de l'évolution de l'équilibre amidon \longleftrightarrow sucre, une élévation du pH favorisant l'activité d'une phosphorylase déplacerait l'équilibre vers la formation de sucre et élèverait donc la pression osmotique, tandis qu'une

diminution du pH produirait l'effet inverse. Cette théorie, schématisée sur la fig. 29, nous permet de rendre compte d'un certain nombre de faits apparus dans les différentes expériences de ce chapitre.

Dans le cadre de cette théorie SO_2 peut intervenir dans les mécanismes du mouvement des stomates.

41 - 1 - Par ses propriétés acides

En effet la solubilisation de SO_2 dans l'eau engendre l'acide sulfureux que l'on classe parmi les acides faibles, ce composé est cependant beaucoup plus acide que CO_3H_2

$$\text{pK}_A \text{ H}_2\text{SO}_3 = 1,9$$

$$\text{pK}_A \text{ H}_2\text{CO}_3 = 6,4$$

Dans le chapitre I § 1 - 3 nous avons montré que 1 dm^2 de surface foliaire pouvait absorber 1,6 mg de SO_2 par heure lorsqu'il était soumis à une pollution de $2 \cdot 10^{-6}$.

Si l'on assimile cette surface foliaire à un plan d'eau de même épaisseur que la feuille, on obtient une solution de H_2SO_3 dont le pH est voisin de 1,8 ; ce calcul ne tient pas compte des transformations de SO_2 ni du pouvoir tampon de la feuille, néanmoins il permet dans la mesure où les variations de pH observées lors du mouvement des stomates sont bien la cause et non la conséquence d'évènements métaboliques à l'origine de ces mouvements, d'expliquer la réaction de fermeture en présence de SO_2 . Il ne permet pas par contre d'expliquer le mouvement de réouverture qui apparaît lorsque $\Pi_i > 0,3 \text{ cm}$.

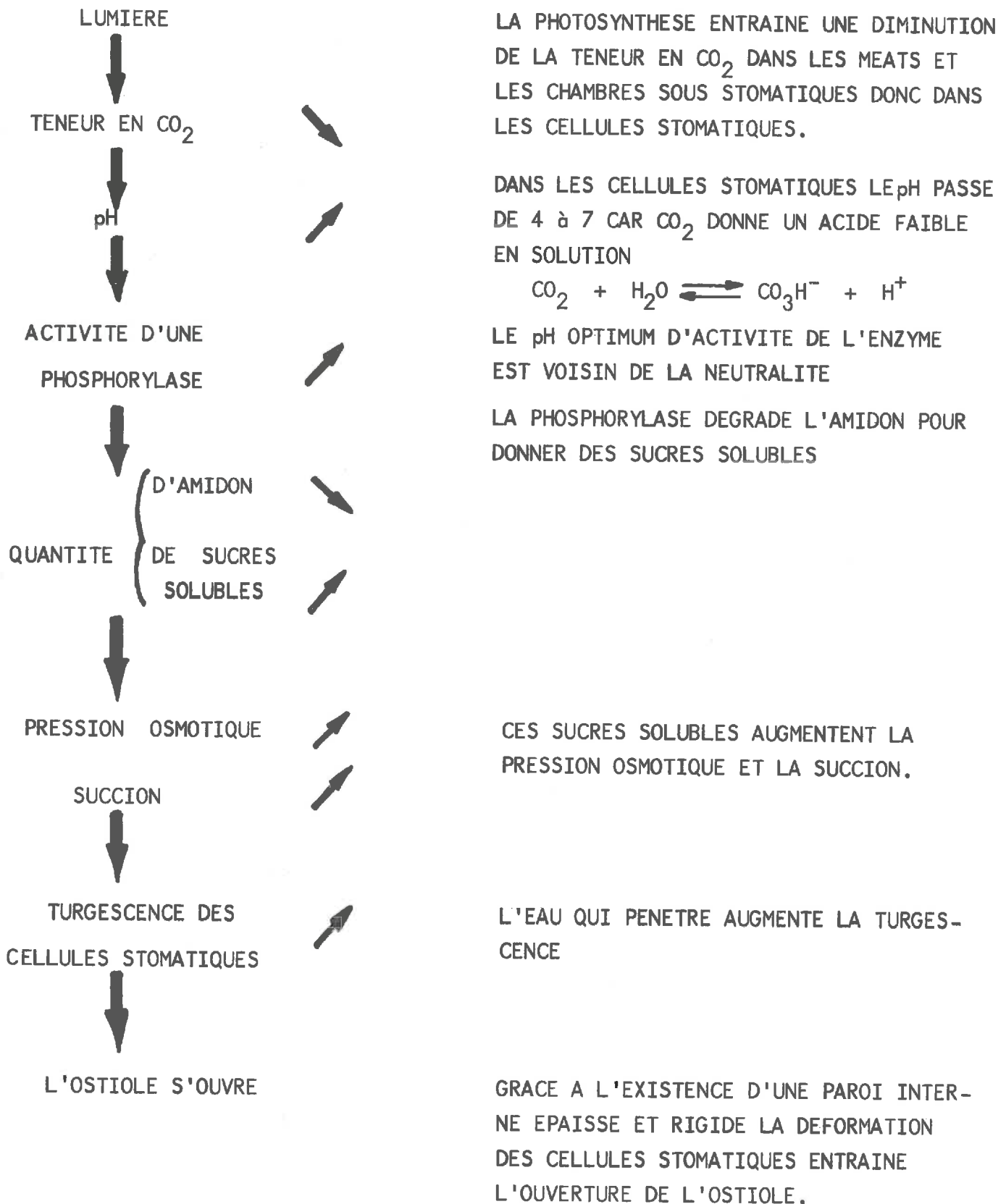
41 - 2 - Par son action sur la photosynthèse - sur le mouvement de fermeture

L'inhibition de la photosynthèse ne semble pas responsable de la fermeture des stomates, puisque ce mouvement persiste à l'obscurité. Cette déduction n'exclut pourtant pas sa participation à ce mouvement, car la comparaison des vitesses de fermeture à la lumière + CO_2 $3 \cdot 10^{-4}$ et à l'obscurité - CO_2 permet de relever entre ces deux valeurs une différence importante

$$\frac{-\Delta \Pi_{\frac{1}{2}} \text{ lumière} + \text{CO}_2}{-\Delta \Pi_{\frac{1}{2}} \text{ obscurité} - \text{CO}_2} = 2,65$$

Fig.29 LA THEORIE CLASSIQUE DU MOUVEMENT DES STOMATES

(LOUGUET, 1974)



| CONDITIONS EXPERIMENTALES | VITESSE DE FERMETURE | MOUVEMENT DE REOUVERTURE |
|--|--|--------------------------|
| Lumière + CO ₂ + SO ₂ | si $\pi_i < 0,3$ cm + si $\pi_i > 0,3$ cm +++ | si $\pi_i > 0,3$ cm |
| Obscurité - CO ₂ + SO ₂ | ++ | Absence |
| Lumière - CO ₂ + SO ₂ | ++ | Absence |
| Lumière + CO ₂ - O ₂ + SO ₂ | € | Absence |
| Obscurité - O ₂ + CO ₂ + SO ₂ | € | Absence |

Tableau 5 - Rappel des différents mouvements observés en fonction des Conditions
Expérimentales

+++ très rapide ++ rapide + lente € nulle

A la lumière pourrait donc se superposer une action liée à la photosynthèse qui accélérerait la fermeture des stomates. Cette observation trouve une explication dans les travaux de ZIEGLER (1972) En effet cet auteur met en évidence une inhibition compétitive de la ribulose 1,5 diphosphate carboxylase, dans laquelle comme CO_2 , SO_2 pourrait se lier à l'enzyme. La présence de SO_2 dans les cellules provoquerait donc une augmentation sensible de la concentration de CO_2 et aurait pour conséquence l'accélération du mouvement de fermeture.

Cette hypothèse reçoit deux arguments, l'un dans le fait que la vitesse de fermeture des stomates est liée au degré d'ouverture initial et à l'importance de la pollution, donc à la concentration cellulaire de SO_2 . L'autre est fourni par l'expérience réalisée à la lumière en absence de CO_2 . Dans les conditions expérimentales Lumière - CO_2 la compétition entre CO_2 et SO_2 est supprimée et la présence de SO_2 dans la feuille ne peut pas provoquer l'accumulation de CO_2 . En effet la vitesse de fermeture est réduite considérablement (tableau 5) et on retrouve un mouvement de fermeture semblable à celui que l'on obtient à l'obscurité - CO_2 . Cette observation est confirmée par la comparaison des vitesses de fermeture Lumière - CO_2 Obscurité - CO_2

$$\frac{-\Delta \Pi \frac{1}{2} \text{ lumière - } \text{CO}_2}{-\Delta \Pi \frac{1}{2} \text{ obscurité - } \text{CO}_2} = 0,96$$

sur le mouvement de réouverture à la lumière

Ce mouvement est prévisible dès que le degré d'ouverture initial des stomates dépasse un seuil voisin de 4μ , c'est à dire lorsque l'envoi de SO_2 dans l'air de balayage provoque un mouvement de fermeture rapide. Au dessous de cette valeur et pour les expériences se déroulant en absence de CO_2 , SO_2 provoque une fermeture progressive des stomates. Il semble donc que le mouvement de fermeture et le mouvement de réouverture soient liés et en particulier que la réouverture soit la conséquence du mouvement de fermeture rapide.

La fermeture rapide, dans le cadre de cette hypothèse, est liée à une augmentation de la concentration de CO_2 dans la feuille, il est vraisemblable que la réouverture des stomates soit

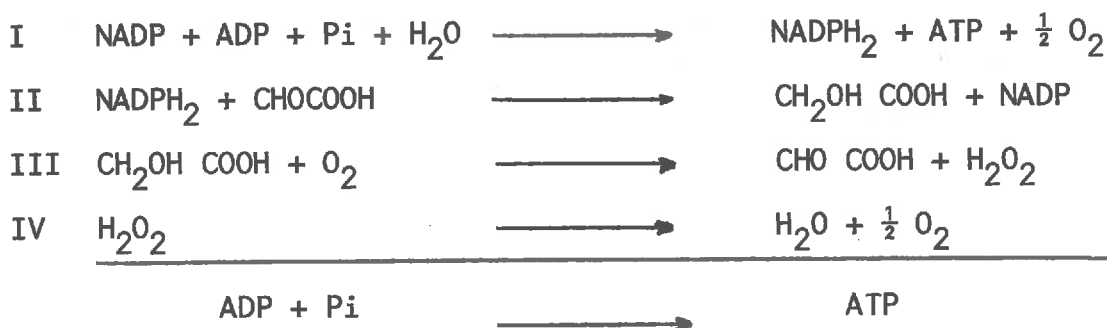
elle aussi liée à une diminution de concentration de CO_2 .

On peut envisager qu'après un mouvement de fermeture rapide la feuille dont les échanges avec l'extérieur sont réduits voir supprimés, contient une certaine quantité de CO_2 et de SO_2 . Leur assimilation par la plante en réduisant leur concentration, particulièrement celle de CO_2 , provoquerait le mouvement de réouverture des stomates.

4 - 2 - Dans le cadre de l'hypothèse du rôle de l'acide glycolique.

Cette hypothèse récente avancée par ZELITCH (1963) repose sur le fait que les α hydroxysulfonates de formule $\text{R} - \text{CHOH} - \text{SO}_3\text{H}$ inhibiteurs de la glycolate oxydase inhibent aussi l'ouverture des stomates.

En outre l'abondance de glycolate est inversement proportionnelle à la concentration de CO_2 , et l'énergie que réclament les mouvements des stomates pourrait être fournie par les réactions suivantes:



Lorsque la concentration en CO_2 est faible la photosynthèse est réduite et NADPH_2 s'accumule car il ne peut être oxydé. La présence du glycolate et de glyoxylate pourrait permettre l'oxydation de NADPH_2 (réaction II). L'ATP formé au total de I à IV serait disponible pour participer aux mécanismes demandant de l'énergie pour augmenter et maintenir les cellules de gardes turgescentes.

L'action de SO_2 sur la glycolate oxydase a été étudiée par TANAKA et al. (1972 a et b) et par SPEDDING et THOMAS (1973). Les premiers auteurs ont réussi à mettre en évidence la présence d'un composé de formule $\text{Na COO} - \text{CHOH} - \text{SO}_3\text{Na}$ qui bloquerait le cycle glycolate - glyoxylate.

Ces résultats permettraient d'expliquer le mouvement

de fermeture provoqué par la présence de SO_2 dans l'air de balayage, mais cette hypothèse très controversée est aujourd'hui pratiquement abandonnée, de plus elle ne permettrait pas de rendre compte de la réaction observée à l'obscurité.

Cependant les α hydroxysulfonates paraissent avoir un effet inhibiteur sur la photosynthèse. Dans ce cas la présence de ces produits pourrait expliquer l'accélération de la vitesse de fermeture à la lumière + CO_2 par inhibition de la photosynthèse, hypothèse que nous avons discutée dans le cadre de la théorie classique.

4 - 3 - Dans le cadre de l'hypothèse du rôle des cations

Des travaux récents (FUJINO, 1967 - FISHER et HSIAO, 1968, a et b., HUMBLE et HSIAO, 1969 et 1970) ont montré que l'ouverture des stomates s'accompagne d'un transfert de K^+ des cellules compagnes vers les cellules de garde et que la quantité de K^+ qui pénètre lors de l'ouverture est suffisante pour provoquer l'augmentation de pression osmotique nécessaire à cette ouverture. En outre les vitesses d'absorption de K^+ peuvent rendre compte de la vitesse d'ouverture stomatique.

Nous avons montré chapitre III § 1 - 1, 1 - 2, et 1 - 3 que SO_2 ne pénètre dans la plante que par l'intermédiaire des stomates. Dans ce cas, rapidement après le début du traitement, SO_2 doit s'accumuler dans les chambres sousstomatiques et l'on peut supposer que sa solubilisation puis sa pénétration dans les cellules qui forment la chambre n'est pas homogène. En particulier, si l'on observe la coupe transversale d'un stomate on note que les cellules de garde ne présentent à la chambre qu'une surface d'absorption réduite qui est de plus la partie épaisse de la paroi cellulaire. Par contre, les cellules compagnes, elles, présentent une surface importante et sont au contact des autres cellules.

On peut donc envisager qu'entre les cellules de garde et les cellules compagnes il existe un gradient de concentration temporaire qui pourrait provoquer un appel de K^+ . Ce flux hors des cellules de garde entraînerait une diminution de la pression osmotique et par suite une fermeture des stomates.

Cette hypothèse ne trouve guère d'éléments dans les résultats que nous avons obtenus; en effet ces échanges dûs aux différences de pression osmotique sont sans exigences énergétiques (passif) or nous avons montré que les mouvements observés sont actifs. De plus si l'on compare, pour des concentrations identiques l'action de SO_2 en tant que générateur d'anions SO_3^- et HSO_3^- à celle de NO_x générateur d'anions NO_2^- et NO_3^- dans les plantes, HILL et BENNETT (1970) montrent que ces composés provoquent une inhibition de la photosynthèse sans toutefois modifier le degré d'ouverture des stomates.

Les hypothèses actuelles s'orientent vers un échange K^+ - proton sous l'action d'une pompe métabolique exigeant de l'ATP (ATPase membranaire). Il semble donc dans le cadre de cette hypothèse que SO_2 interviendrait plutôt au niveau de la perméabilité membranaire.

CONCLUSIONS

En ce qui concerne la sensibilité des plantes à SO_2 les expériences réalisées dans des conditions naturelles nous ont montré que le degré d'ouverture des stomates et leurs réactions en présence du polluant (vitesse et efficacité de la fermeture) intervenaient directement sur l'importance des nécroses. Cependant en dehors du phénomène d'absorption et de ses modalités nous avons montré qu'il existe d'autres facteurs biologiques, tels que la lumière et la concentration de CO_2 dans l'atmosphère, qui modifient considérablement la sensibilité des plantes à SO_2 .

Est ce que la toxicité accrue de SO_2 à la lumière en absence de CO_2 est due: comme cela a été discuté dans l'expérience chapitre IV § 2 - 2 à un manque de substrat, (hypothèse de THOMAS) ou bien à une absorption massive de SO_2 , comme nous en avons discuté la possibilité dans le cas d'une compétition entre CO_2 et SO_2 .

Des expériences devront être menées afin de déterminer le rôle exact de CO_2 et de la lumière.

- CHAPITRE V -

ETUDE COMPAREE DU ROLE DES STOMATES DANS LA SENSIBILITE DE
DIFFERENTS CULTIVARS A LA POLLUTION PAR LE DIOXYDE DE SOUFRE

Les conditions extérieures influencent la sensibilité des plantes en présence de SO_2 (cf. Chap.I §2), en particulier nous avons montré, chapitre IV § 1 - 2, comment la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère pouvait intervenir en augmentant ou en diminuant leur résistance. Cependant, en dehors de l'influence des facteurs de l'environnement, un problème a été soulevé qui concerne la sensibilité relative des différentes espèces voire des différents cultivars (cf. Chap.I §5).

Nous avons montré dans les chapitres III et IV que la régulation stomatique représente un facteur prépondérant parmi ceux qui influencent la sensibilité des plantes au dioxyde de soufre.

Dans ce chapitre nous tenterons d'évaluer le rôle exact des stomates dans le comportement de cultivars dont la sensibilité au dioxyde de soufre est différente.

1 - ETUDE COMPAREE DE LA SENSIBILITE DE DIFFERENTS CULTIVARS EN FONCTION DU NOMBRE ET DE LA DIMENSION DES STOMATES

ZIMMERMAN et HITCHCOCK (1956) ont montré qu'il n'y avait aucune relation entre le nombre de stomates par unité de surface foliaire et la sensibilité d'un grand nombre de plantes à SO_2 .

Afin de vérifier si cette observation s'applique aussi pour les cultivars d'une même espèce nous avons entrepris l'étude de la sensibilité d'un groupe de Pelargonium dont les caractéristiques stomatiques sont sensiblement différentes.

1 - 1 - Description du protocole expérimental

11 - 1 - Détermination des dimensions et du nombre de stomates par unité de surface

111 - 1 - Technique de fixation pour l'observation des stomates

On effectue le prélèvement épidermique par arrachement à la pince. L'épiderme à examiner est fixé dans l'alcool absolu. L'observation est faite directement sans coloration préalable.

111 - 2 - Calcul de la densité stomatique

A l'aide d'un réticule avec quadrillage, préalablement étalonné, on totalise le nombre de stomates pour une surface correspondante à 30 carreaux. On effectue ainsi 30 comptages sur des lambeaux d'épiderme de feuilles au même stade de croissance (3^{ème} feuille en partant du sommet). La moyenne des valeurs ainsi obtenues est ramenée au mm^2 et l'on calcule l'intervalle de confiance à la moyenne.

111 - 3 - Détermination des dimensions des stomates

Pour mesurer la dimension des stomates on utilise cette fois un réticule linéaire préalablement étalonné. Les valeurs figurant sur le tableau 6 sont celles des dimensions extérieures en μ des stomates ouverts au maximum dans leur plus grande longueur et leur plus grande largeur.

11 - 2 - Technique de fumigation en plein champ

Afin de tester un nombre important de Pelargonium nous avons dû abandonner les conditions artificielles pour nous placer en plein champ.

Nous avons déterminé, à intervalles réguliers, 10 parcelles d'égale surface (2 X 2m), dans lesquelles 11 cultivars sont distribués au hasard (fig. 30). Ces plantes qui ont été transplantées au printemps, présentent pour la période d'expérimentation (Juillet 74) un volume végétal homogène.

Le système de fumigation est plus rudimentaire qu'en laboratoire. Les parcelles sont recouvertes d'une enceinte en PVC transparent, type Igloo des Ets Becker de 2,4 X 2,4 X 2m, munie d'un ventilateur pour faciliter l'homogénéisation de la teneur en SO₂ (fig. 31).

Après l'introduction d'une quantité constante de SO₂ (600 cm³ grâce à une seringue au niveau du ventilateur) l'enceinte est maintenue 45mn sur la parcelle. Le dispositif et les conditions de l'expérience entraînent à l'intérieur de l'enceinte une humidité relative élevée.

Les nécroses apparaissent généralement dans les heures qui suivent le traitement, l'évaluation des dégâts a lieu le lendemain lorsque les nécroses sont bien délimitées.

11 - 3 - Technique d'évaluation des dégâts

La classification des plantes, en fonction de leur sensibilité à un polluant atmosphérique, présente de nombreuses difficultés. Les listes établies chapitre I §5 sont très imparfaites. Elles résultent généralement d'observations dans des sites pollués et n'ont pas la rigueur expérimentale. En effet les observateurs ne maîtrisent aucun des paramètres extérieurs qui peuvent influencer différemment les espèces. Ces classifications reflètent donc la sensibilité d'un ensemble d'espèces pour une région donnée et pour un climat donné, ce qui explique les désaccords entre certains auteurs.

Si l'on souhaite établir une classification entre les cultivars d'une même espèce où les différences de sensibilité sont quelquefois très faibles il est nécessaire d'avoir recours à une méthode d'expression quantitative des dégâts.

DOCHINGER et al. (1972) ADEDIPE et ORMROD (1972) expriment l'importance des dégâts par le pourcentage de surface foliaire détruite. Cette méthode leur permet de classer avec précision

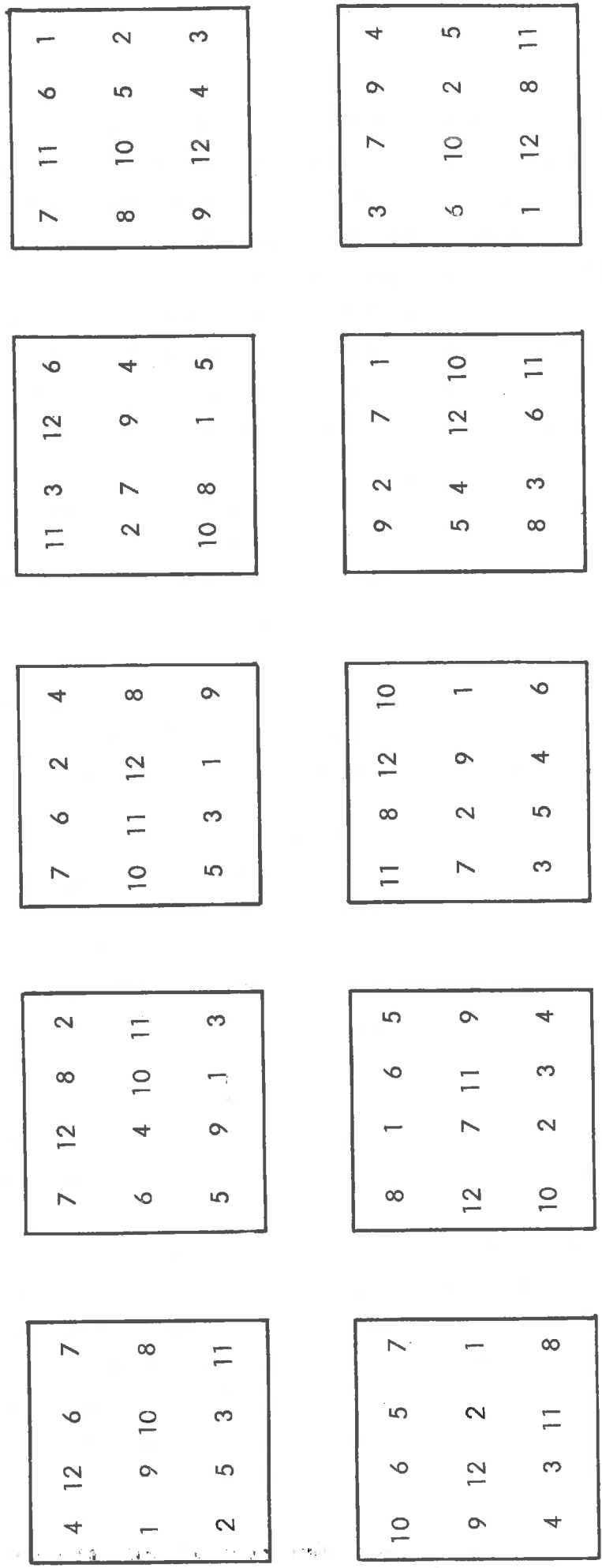
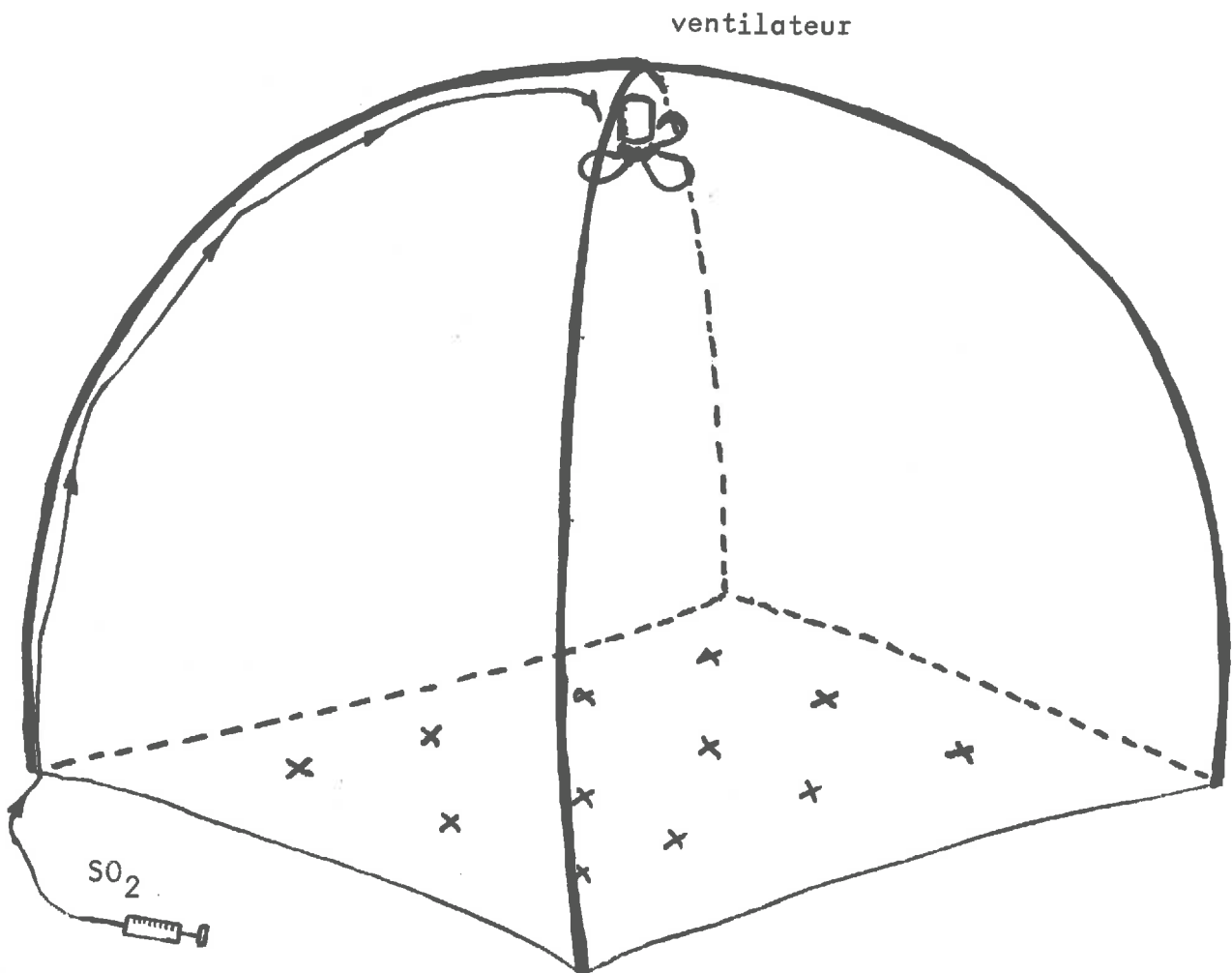


Fig. 30 - Distribution des cultivars et répartition des parcelles sur le terrain d'expérimentation.
 (Le Pelargonium n°12 a été abandonné en raison de sa disparition dans de nombreuses parcelles)

Fig. 31 - Dispositif de fumigation en plein champ



des cultivars entre eux. Cependant, pour des raisons que nous avons exposées dans le chapitre III §1 - 3, cette méthode peut introduire des erreurs chez des espèces à feuillage très dense comme le Pelargonium; et d'autre part, l'évaluation des surfaces détruites demande pour ces espèces un travail considérable qui réduit le nombre d'échantillons.

Nous proposons une méthode comparative qui cherche à limiter les variations dues à l'existence de zones préférentiellement exposées ayant pour conséquence une irrégulière répartition des dégâts en profondeur et à la surface des plantes.

On attribue à chaque cultivar une note de 0 à 10 qui est la moyenne de 4 notes correspondant à 4 critères différents.

1ère notation: pourcentage des feuilles atteintes par l'action de SO₂ sans discernement de l'importance des lésions.

| | | | | | | | | |
|---|----|---|------------|----|---|-------------|----|----|
| 0 | —— | 0 | de 0 à 10% | —— | 1 | de 50 à 60% | —— | 6 |
| | | | 10 à 20% | —— | 2 | 60 à 70% | —— | 7 |
| | | | 20 à 30% | —— | 3 | 70 à 80% | —— | 8 |
| | | | 30 à 40% | —— | 4 | 80 à 90% | —— | 9 |
| | | | 40 à 50% | —— | 5 | 90 à 100% | —— | 10 |

2ème notation: pourcentage de la surface foliaire détruite pour les 5 feuilles les plus atteintes par la pollution.

3ème notation: pourcentage de la surface foliaire détruite pour les 5 feuilles les moins atteintes par la pollution.

Avec la même correspondance que pour la première notation ces deux derniers critères fournissent une note de 0 à 10. Enfin 4ème notation où l'on retrouve le système de classification empirique qui consiste à noter de 0 à 10 les cultivars selon leur aspect général.

1 - 2 - Résultats

La liste des différents cultivars utilisés dans cette expérience figure dans le tableau 6. Ce tableau présente les dimensions et le nombre de stomates par mm² de surface foliaire des plantes.

La note correspondante à la sensibilité de chaque plante est la moyenne de 10 répétitions, elle nous a permis de les classer de 1 à 11 dans l'ordre de sensibilité croissante.

1 - 3 - Discussion

L'examen du tableau 6 montre qu'il existe entre les cultivars étudiés une grande variabilité du nombre, des dimensions des stomates et de leur répartition entre la face inférieure et la face supérieure des feuilles.

Comme ZIMMERMAN et HITCHOCK nous constatons que le nombre des stomates et leurs dimensions ne semblent pas intervenir dans la sensibilité des plantes, car il n'y a pas de relation apparente entre ces paramètres et la classification des sensibilités que nous avons obtenue. En effet le cultivar "Championnet" qui totalise 106 stomates au total par mm² de feuille est plus résistant que le cultivar "Marguerite Delayre" qui en totalise 111 de taille sensiblement plus importante. De même, parmi les Pelargonium X hortorum, nous trouvons le cultivar "Jardin des Plantes" avec 233 stomates sur la face inférieure et 23 sur la face supérieure, plus résistant que le cultivar "Tapis fleuri" qui possède 226 stomates sur la face inférieure et 9 sur la face supérieure; la taille des stomates de ces deux cultivars est en outre pratiquement la même.

On remarque cependant que les Pelargonium X hederifolium sont plus résistants que les Pelargonium X hortorum et que les notes obtenues pour ces trois cultivars sont nettement inférieures à celles des Pelargonium X hortorum, toutefois la perméabilité à la diffusion Π des deux hybrides est du même ordre de grandeur. Cette particularité ne semble pas propre au Pelargonium car TURNER et al. (1972) la signale pour différentes variétés de Tabac.

Il semble donc que la différence de sensibilité observée, entre les Pelargonium étudiés, ne peut être due qu'à une modification du métabolisme qui procure à la plante la capacité d'assimiler le polluant ou bien à une réaction différente des stomates en présence de SO₂ qui limite la pénétration du polluant. Dans ce

Tableau 6 : Sensibilité relative des différentes plantes testées en fonction du nombre et de la taille des stomates

| Code | PELARGONIUM | Classement | Nombre de stomates/mm ² | | Taille en μ | | Note Moyenne /10 |
|------|---------------------------------------|------------|------------------------------------|--------|-----------------|---------|------------------|
| | | | F.inf. | F.sup. | F.inf. | F.sup. | |
| 5 | X hederæfolium var. "Championnet" | 1 | 70 ± 2 | 36 ± 2 | 44 X 31 | 45 X 32 | 2,75 |
| 11 | X hederæfolium var. "Jeanne d'Arc" | 1 | 63 ± 2 | 18 ± 1 | 48 X 35 | 52 X 33 | 2,75 |
| 1 | X hederæfolium var. "Mme Crousse" | 3 | 50 ± 2 | 27 ± 1 | 46 X 36 | 45 X 36 | 2,90 |
| 9 | X hortorum var. "Jardin des Plantes" | 4 | 233 ± 3 | 23 ± 3 | 37 X 26 | 36 X 27 | 4,40 |
| 8 | X hortorum var. "Merveille" | 5 | 197 ± 4 | 25 ± 2 | 36 X 25 | 34 X 27 | 4,63 |
| 10 | X hortorum var. "Roi des rose" | 6 | 96 ± 1 | 21 ± 1 | 50 X 37 | 57 X 38 | 4,80 |
| 7 | X hortorum var. "Mr Hamelin" | 7 | 122 ± 2 | 24 ± 2 | 35 X 28 | 39 X 31 | 5,13 |
| 4 | X hortorum var. "Marguerite Delayres" | 8 | 93 ± 2 | 18 ± 1 | 52 X 36 | 53 X 34 | 5,15 |
| 6 | X hortorum var. "Tapis fleuri" | 9 | 226 ± 2 | 9 ± 3 | 35 X 26 | 36 X 28 | 5,30 |
| 3 | X hortorum var. " J.H. Laurens" | 10 | 131 ± 2 | 31 ± 2 | 42 X 34 | 47 X 33 | 5,65 |
| 2 | X hortorum var. " Mme Saugé " | 11 | 130 ± 8 | 26 ± 2 | 43 X 29 | 47 X 37 | 5,95 |

cas l'étude des réactions stomatiques des cultivars placés à chaque extrémité de l'échelle de sensibilité devrait nous permettre de préciser l'origine du facteur qui induit la résistance des plantes au dioxyde de soufre.

2 - ETUDE COMPAREE DE L'ACTION DE SO₂ SUR LE DEGRE D'OUVERTURE DES STOMATES DE DEUX CULTIVARS L'UN RESISTANT L'AUTRE SENSIBLE EN AIR SEC ET EN AIR HUMIDE.

Grâce à l'expérience précédente, nous disposons de deux cultivars dont la sensibilité à SO₂ s'est révélée nettement différente. A l'aide de la technique porométrie, nous allons vérifier si cette particularité s'accompagne d'une modification du comportement des stomates.

2 - 1 - En air sec

21 - 1 - Description du dispositif expérimental.

Le dispositif général décrit dans le chapitre II a été modifié afin de traiter un plus grand nombre de plantes. La chambre témoin a été supprimée, les quatre poromètres sont raccordés à la chambre 2 dans laquelle les concentrations de CO₂ et de SO₂ sont contrôlées par des dispositifs identiques à celui qui est schématisé sur la figure (4).

La lumière est fournie de 9h 30 à 21h 30. Les feuilles sont balayées par de l'air sec CO₂ 3.10⁻⁴, SO₂ est envoyé dans l'air de balayage vers 11 heures pour une période de 1 heure et le niveau de pollution est fixé à 1.10⁻⁶.

Les Pelargonium retenus pour cette expérience ont été choisis d'après les résultats de l'expérience précédente. Le Pelargonium X hortorum variété "Mme Saugé" a été retenu en raison de sa plus grande sensibilité au polluant, PS, tandis que le Pelargonium X hederæfolium variété "Championnet", PR, a été choisi de préférence au Pelargonium X hederæfolium variété "Jeanne d'Arc" tous deux classés résistants, en raison de son meilleur état sanitaire. Afin de comparer le comportement de ces deux cultivars dans des conditions identiques,

chaque lot de plantes expérimentées comprendra 2 Pelargonium X hederacifolium variété "Championnet" et 2 Pelargonium X hortorum variété "Mme Saugé".

21 - 2 - Résultats

Nous les avons rassemblés dans le tableau 7 ; et la figure 32 représente les réactions des stomates moyennement ouverts.

212 - 1 - Examen de la figure

L'examen des courbes représentatives d'une série de 24 manipulations montre les particularités des mouvements stomatiques de PR et PS en air sec + SO_2 1.10^{-6} . On retrouve les types de mouvements que nous avons observés sur le cultivar "Jardin des Plantes" dans le chapitre IV avec cependant des différences dans les vitesses et les degrés de fermeture.

Ces modifications peuvent être exprimées quantitativement par des critères tels que Π_i , $-\Delta\Pi$, V_t , V_r , toutefois la variabilité importante des résultats rend l'interprétation de ces valeurs difficile si l'on n'a pas recouru à l'analyse statistique des données.

212 - 2 - Examen du tableau

Les valeurs des différents critères sont fournies avec les limites des intervalles de confiance à la moyenne pour $P = 0,05$.

- Comparaison des moyennes des degrés d'ouverture au moment de la pollution : Π_i .

Ces valeurs sont très voisines, les limites des intervalles de confiance se chevauchent. On remarquera une plus grande variabilité de PS dont les limites des intervalles de confiance encadrent celles de PR.

Nous pouvons donc considérer qu'avant l'envoi de SO_2 dans l'air de balayage les Π_i ne sont pas significativement différents.

- Comparaison des moyennes des vitesses de fermeture
- $\Delta\Pi_1$ et - $\Pi_{\frac{1}{2}}$.

- $\Delta\Pi_1$: La limite supérieure de l'intervalle de confiance à la moyenne PS se situe au delà de la valeur moyenne - $\Delta\Pi_1$ de PR

| Critères | Cultivars | | | significatif pour P = 0,05 |
|------------------------------------|-----------------------|-----------------------|--|-------------------------------|
| | PR resistant | PS sensible | | |
| π_i | 0,400 < 0,520 < 0,640 | 0,350 < 0,500 < 0,650 | | non |
| $-\Delta\pi_1$ | 0,155 < 0,210 < 0,265 | 0,100 < 0,170 < 0,240 | | non |
| $-\Delta\pi_{\frac{1}{2}}$ | 0,110 < 0,185 < 0,260 | 0,020 < 0,060 < 0,100 | | oui |
| V_{r1} | 5,10 < 7,20 < 9,30 | 1,60 < 3,35 < 5,10 | | oui après test |
| $\frac{V_{r1}}{V_{t1}} \times 100$ | 24,90 < 30,90 < 36,90 | 6,60 < 14,00 < 21,40 | | oui |
| V_{a1} | 11,90 < 18,25 < 24,60 | 14,75 < 21,45 < 28,15 | | non |

Tableau 7 - Comparaison des moyennes des différents critères mesurant les réactions de fermeture de PR et PS en présence de SO₂ en air sec (V_r et V_a en cm²)

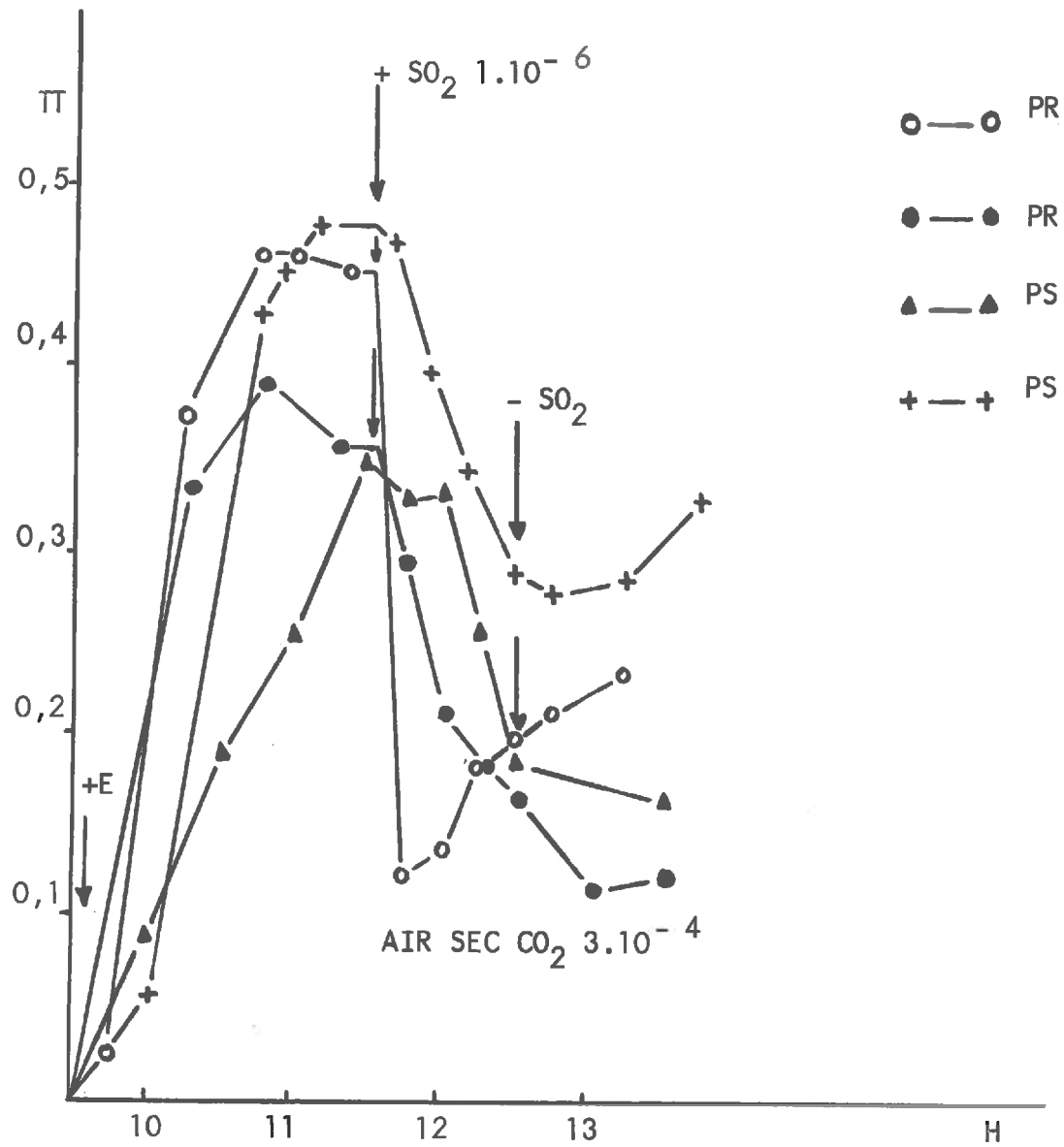


Fig. 32 - Courbes représentatives des réactions stomatiques de PR et de PS en air sec + SO₂ 1.10⁻⁶

Ces deux valeurs ne sont pas significativement différentes.

$-\Delta T_{\frac{1}{2}}$: Ces vitesses sont significativement différentes et le rapport $\frac{-\Delta T_{\frac{1}{2}} \text{ de PR}}{-\Delta T_{\frac{1}{2}} \text{ de PS}} \approx 2$

- Comparaison des moyennes des V_{r1}

Les valeurs de ce critère qui traduit la réaction de défense de la plante au cours du traitement sont significativement différentes. PR présente une meilleure réaction de fermeture stomatique que PS et en particulier $\frac{V_{r1} \text{ de PR}}{V_{r1} \text{ de PS}} = 2,1$

- Comparaison des moyennes des pourcentages de réduction des échanges gazeux au cours du traitement $= \frac{V_{r1}}{V_{t1}} \times 100$

Ces critères pour PR et PS sont significativement différents et le rapport $\frac{V_{r1}}{V_{t1}}$ de PR

$$\frac{\frac{V_{r1}}{V_{t1}} \text{ de PR}}{\frac{V_{r1}}{V_{t1}} \text{ de PS}} = 2,6$$

- Comparaison des moyennes des V_{a1}

Ce critère fournit une indication sur le volume des échanges gazeux diffusifs; les valeurs de ce critère pour PR et PS se chevauchent et l'application du test de Student montre que la différence entre les valeurs n'est pas significative.

21 - 3 - Discussion des résultats

Nous discuterons successivement les résultats du tableau 7 .

En ce qui concerne le critère $\overline{TT_i}$ nous obtenons les mêmes valeurs pour PR et PS. La comparaison des réactions stomatiques de PR et PS et des critères qui traduisent ces réactions sera donc parfaitement justifiée puisque le niveau des échanges gazeux initiaux est semblable. La différence (ΔT_{t1} de PR - ΔT_{t1} de PS) n'est pas significative. Cela implique qu'après une heure de traitement les degrés d'ouverture des stomates de PR et de PS sont semblables.

Par contre la différence ($\overline{\Delta \Pi}_1$ de PR - $\overline{\Delta \Pi}_1$ de PS), elle, est significative et la vitesse de fermeture pour PR est deux fois plus grande que pour PS. Si après une heure de traitement le degré d'ouverture des stomates est identique il semble que ce degré soit atteint beaucoup plus vite par PR que par PS. cette observation est confirmée par la comparaison des Vr_1 et des pourcentages de réduction des échanges gazeux diffusifs dont les valeurs sont significativement différentes d'un cultivar à l'autre. Cependant, les valeurs des échanges gazeux au cours de ce traitement Va_1 de PR et Va_1 de PS ne sont pas significativement différentes.

2 - 2 - En air humide

22 - 1 - Description du dispositif expérimental

Nous utilisons le même dispositif que celui que nous avons décrit dans l'expérience précédente. Mais l'air admis dans la chambre passe préalablement dans un saturateur qui permet d'obtenir un mélange gazeux où $HR \simeq 100\%$. Les cultivars PR et PS sont traités suivant le protocole expérimental de l'expérience précédente.

22 - 2 - Résultats

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 8, les courbes de la figure 33 sont représentatives d'une série de 20 manipulations.

En ce qui concerne $\overline{\Pi}_i$ les limites des intervalles de confiance à la moyenne se chevauchent, l'application du test de Student montre que ces deux valeurs sont significativement différentes.

Par contre $\overline{\Delta \Pi}_1$, $\overline{\Delta \Pi}_2$ et Vr_1 sont significativement différents et pour $\overline{\Delta \Pi}_1$ et $\overline{\Delta \Pi}_2$ il semble qu'en air humide les écarts entre les valeurs pour PR et PS soit plus importants. En effet:

$$\frac{\overline{\Delta \Pi}_1 \text{ de PR}}{\overline{\Delta \Pi}_1 \text{ de PS}} = 2,04 \text{ alors qu'en atmosphère sèche la}$$

différence entre ces valeurs n'était pas significative. Pour les $\overline{\Delta \Pi}_2$ le rapport $\frac{\overline{\Delta \Pi}_2 \text{ de PR}}{\overline{\Delta \Pi}_2 \text{ de PS}} = 3,45$

en atmosphère sèche ce rapport $\simeq 2$.

| Critères | Cultivars | | | significatif pour P = 0,05 |
|---|-----------------------|-----------------------|--|-------------------------------|
| | PR résistant | PS sensible | | |
| $\overline{\Pi i}$ | 0,490 < 0,600 < 0,710 | 0,315 < 0,425 < 0,535 | | oui après test |
| $-\overline{\Delta\Pi 1}$ | 0,090 < 0,150 < 0,210 | 0,050 < 0,075 < 0,100 | | oui après test |
| $-\overline{\Delta\Pi 2}$ | 0,060 < 0,130 < 0,200 | 0,015 < 0,040 < 0,065 | | oui après test |
| $\overline{Vr 1}$ | 2,5 < 4,5 < 6,5 | 0,7 < 1,4 < 2,1 | | oui |
| $\frac{\overline{Vr 1}}{Vt 1} \times 100$ | 9,1 < 16,1 < 23,1 | 4,0 < 8,2 < 12,4 | | non après test |
| $\overline{Va 1}$ | 20,1 < 25,7 < 31,3 | 14,10 < 19,95 < 25,80 | | non |

Tableau 8 - Comparaison des moyennes des différents critères mesurant les réactions de fermeture de PR et PS en présence de SO₂ en air humide .

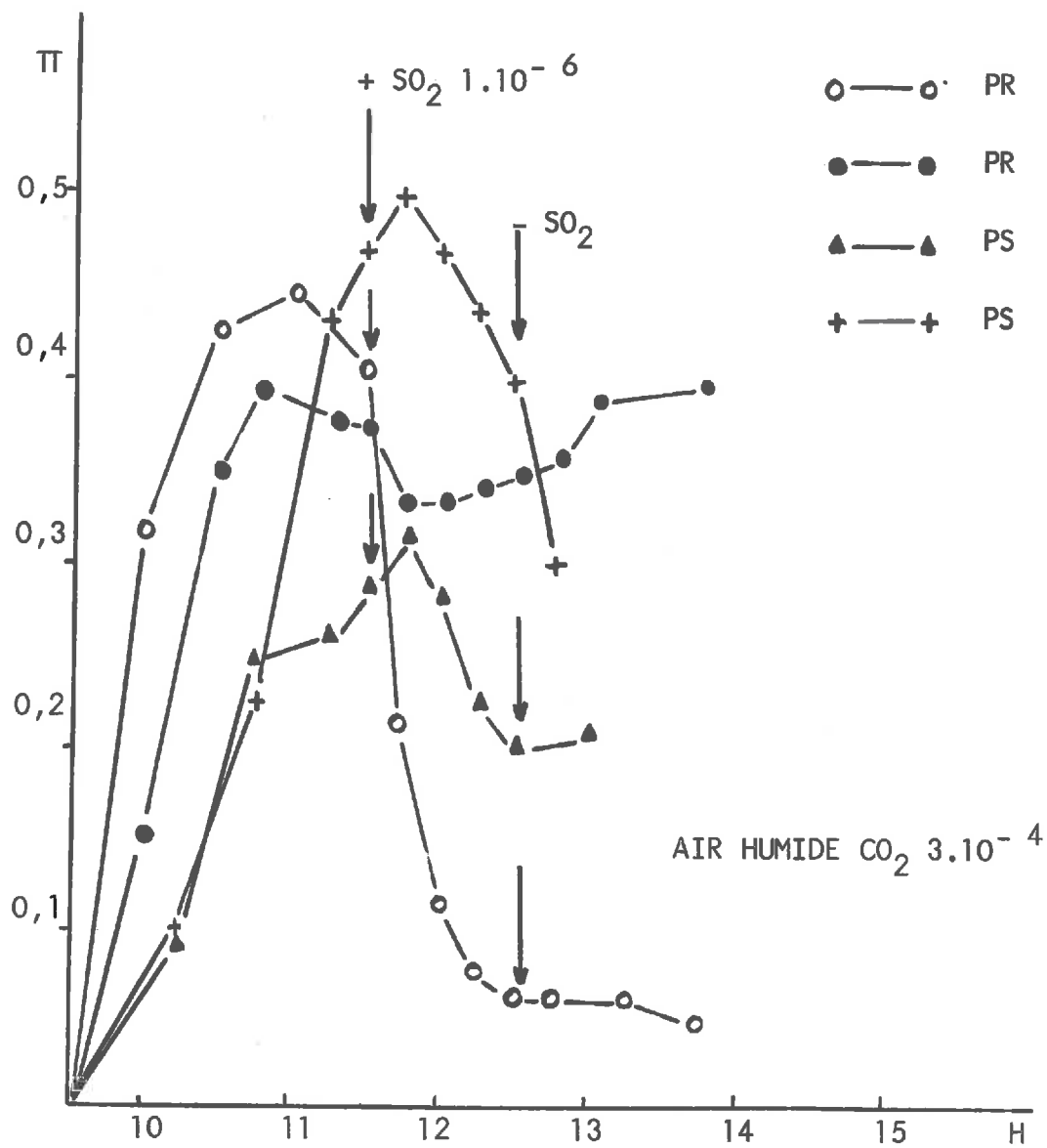


Fig. 33 - Courbes représentatives des réactions stomatiques de PR et de PS en air humide + SO_2 $1 \cdot 10^{-6}$

Ces écarts se confirment aussi au niveau des V_{r1} dont le rapport

$$\frac{\overline{V_{r1}} \text{ de PR}}{\overline{V_{r1}} \text{ de PS}} = 3,28$$

Cependant le rapport

$$\frac{\frac{\overline{V_{r1}}}{\overline{V_{t1}}} \text{ de PR}}{\frac{\overline{V_{r1}}}{\overline{V_{t1}}} \text{ de PS}} = 1,9$$

est lui plus faible qu'en air sec. En effet l'application du test de Student montre que les valeurs $\frac{\overline{V_r}}{\overline{V_t}}$ de PR et PS ne sont

pas significativement différentes et comme en atmosphère sèche, les valeurs V_{a1} ne sont pas significativement différentes.

22 - 3 - Discussion

Il semble que l'air humide intervienne de façon différente sur le degré d'ouverture des stomates de PR et de PS. En effet pour PR on observe un surcroît d'ouverture en air humide tandis que pour PS on note une légère diminution de Π_i , ce qui entraîne pour ces deux cultivars un degré d'ouverture initial des stomates significativement différent. Dans ce cas la comparaison des autres critères devient délicate, car les écarts observés entre le traitement en air sec et en air humide pourraient être simplement attribués à une absorption de polluant différente.

Si l'on compare le rapport $\frac{-\Delta \Pi_1 \text{ Air sec}}{-\Delta \Pi_1 \text{ Air humide}}$

et $\frac{\overline{V_{r1}} \text{ air sec}}{\overline{V_{r1}} \text{ air humide}}$ pour PR et PS.

| | $\frac{-\Delta \Pi_1 \text{ air sec}}{-\Delta \Pi_1 \text{ air humide}}$ | $\frac{\overline{V_{r1}} \text{ air sec}}{\overline{V_{r1}} \text{ air humide}}$ |
|----|--|--|
| PR | 1,4 | 1,6 |
| PS | 2,32 | 2,4 |

On remarque que l'humidité inhibe beaucoup plus la réaction de

fermeture chez PS que chez PR ce qui pourrait expliquer la plus grande sensibilité de PS à la pollution observée en air humide.

3 - CONCLUSION

Une expérience de pollution artificielle nous a permis de classer 12 cultivars dans l'ordre de sensibilité croissante.

Les résultats obtenus nous ont permis de constater qu'entre la sensibilité relative d'une plante au polluant la densité et les dimensions des stomates il n'existait aucune relation.

L'étude de la réaction des stomates de deux cultivars de sensibilité différente en présence de SO_2 montre des variations importantes dans les critères qui expriment l'efficacité de la réaction de défense tels que la vitesse de fermeture, le pourcentage de réduction des échanges gazeux.

Toutefois le volume des échanges gazeux V_a au cours du traitement ne montre pas de variation significative d'une plante à l'autre.

- Quelle est la représentativité de V_a ? Ce critère, qui théoriquement fournit une indication sur le volume des échanges gazeux, s'adapte-t-il aux problèmes de la pollution par SO_2 ?

Des expériences supplémentaires seront nécessaires dans lesquelles on tentera d'établir une relation entre V_a et la quantité de soufre effectivement absorbée.

Il semblerait cependant que la sensibilité de PS soit liée à l'inhibition plus marquée de la vitesse de fermeture en air humide. Il nous restera donc à vérifier la généralité de cette observation.

CONCLUSIONS GENERALES

Avant de rappeler les principaux résultats expérimentaux obtenus, il est nécessaire de préciser l'importance du rôle joué par les techniques mises en oeuvre dans cette étude. En effet l'étude du mouvement des stomates en atmosphère polluée entraîne, outre la mise au point d'une technique porométrique suffisamment fine, la préparation d'atmosphères où le composé polluant doit être présent à des taux de l'ordre du $\mu\text{g}/\text{m}^3$ et des paramètres biologiques tels que la concentration de CO_2 , la température, la teneur en vapeur d'eau, et l'éclairement doivent être rigoureusement constants.

Les difficultés ont été partiellement réduites par le choix d'une technique porométrique éprouvée, utilisant la diffusion de H_2 à travers une feuille isolée. Pour répondre aux conditions expérimentales imposées par cette technique et pour son adaptation aux problèmes de pollution nous avons réalisé un dispositif qui permet d'obtenir des microconcentrations de dioxyde de soufre et de gaz carbonique.

Après avoir vérifié que SO_2 comme les autres gaz de l'atmosphère pénètre dans la feuille principalement par la voie stomatique, nous avons montré que les effets toxiques ne se manifestaient qu'après son absorption par la feuille. A l'aide d'une technique utilisant des papiers sympathiques nous avons défini les modalités de cette absorption.

Nous intéressant plus particulièrement au degré d'ouverture des stomates nous avons montré que l'importance des nécroses était étroitement liée au diamètre des ostioles au moment de la pollution.

Une divergence dans les réactions obtenues aux grandes ouvertures nous a fait pressentir une réaction des cellules stomatiques en présence de SO_2 . En effet l'étude systématique des mouvements stomatiques au cours de la pollution nous a permis de mettre en évidence une réaction de fermeture. Cette réaction dépend du degré d'ouverture initial des stomates et de l'humidité relative.

L'étude des effets de SO_2 sur les réactions stomatiques en anaérobiose nous a montré que ces mouvements sont de type "Actif" c'est à dire qu'ils réclament de l'oxygène.

La persistance du mouvement de fermeture observé à l'obscurité, en l'absence de CO_2 , nous a permis de préciser l'incidence de l'inhibition de la photosynthèse par SO_2 sur les réactions stomatiques et nous avons montré que cette fonction pouvait néanmoins avoir une influence sur la vitesse de fermeture.

L'étude de la réaction des stomates de plantes polluées, en absence de CO_2 à la lumière, nous a permis de mettre en évidence une augmentation importante de la sensibilité des plantes dans ces conditions, phénomène dont l'origine reste à démontrer.

Enfin, considérant la réaction des stomates en présence de SO_2 comme une réaction de défense de la plante, nous avons émis l'hypothèse que les différences de sensibilité observées entre les espèces étaient liées à leur comportement stomatique.

Après avoir classé une série de cultivars selon leur résistance à la pollution nous avons constaté qu'il n'existait aucune relation entre leur sensibilité la densité et la dimension des stomates. Cependant l'étude systématique du Pelargonium le plus résistant et du Pelargonium le plus sensible montre qu'il existe au niveau de leur réaction stomatique en présence de SO_2 des variations qui pourraient expliquer la différence de sensibilité entre ces deux Pelargonium.

La nécessité de choisir des espèces résistantes pour les plantations au voisinage des zones industrielles ou dans les grandes villes est aujourd'hui hélas une réalité. Le dernier point de notre étude apparaît donc d'un intérêt particulier puisqu'il permet pour la sélection d'espèces résistante de retenir un critère à travers lequel on peut juger l'aptitude d'une plante à s'adapter au milieu pollué.

L'étude que nous avons entreprise a été influencée par les problèmes de pollution dans la région de Lacq, où l'exploitation du gisement de gaz naturel est à l'origine du rejet dans l'atmosphère de quantités importantes de dioxyde de soufre dont nous avons exposé les effets sur la végétation.

Le micro-climat de la vallée du gave de Pau à ce niveau est particulièrement défavorable à ce type de pollution:

- la région bénéficie d'un régime de vent calme, appréciable sous divers aspects, mais très mauvais pour la dispersion des polluants. Ce régime provoque d'autre part les phénomènes d'inversion qui sont à l'origine de la stagnation des polluants au niveau de la végétation. En outre la forte pluviosité et l'humidité relative élevée sous un climat très doux favorisent la végétation mais la sensibilisent aussi en cas de pollution.

Ces accidents épisodiques et localisés n'apparaissent que dans des conditions météorologiques particulières et ne correspondent pas à un dérèglement du fonctionnement de l'usine.

En outre la gravité des sinistres n'est pas forcément liée à la concentration de SO_2 dans l'atmosphère mais dépend de l'activité des plantes.

Ces observations ont amené les chercheurs à définir à l'aide de paramètres météorologiques les situations où les plantes "mises en conditions" risquaient de graves dégâts dans le cas où d'autres paramètres (vent, inversion de température) contribueraient à l'apparition du phénomène pollution (BAPSERES et MOLENAT, 1970). Ce système de prévision empirique s'est révélé efficace car de nombreux sinistres ont été largement réduits par rapport à ce qu'ils auraient été si l'usine non avertie n'avait pas réduit sa production.

L'étude de la physiologie des stomates nous permet d'expliquer le phénomène de " mise en condition " des plantes. A l'aide des résultats obtenus nous pouvons analyser quelques situations types ou prévoir les conséquences d'une pollution pour une situation donnée.

Les conditions météorologiques qui provoquent les phénomènes de pollution ne se rencontrent généralement que dans la

première partie de la journée. Nous avons rassemblé sur le tableau suivant les différentes situations rencontrées et le comportement des stomates qui peut en résulter en renvoyant aux courbes-types obtenues dans les diverses expériences.

| Conditions METEO. des journées précédentes | Conditions METEO. le jour de pollution | Types de réponses prévisibles |
|--|--|---------------------------------------|
| Passé récent favorable | temps humide | F ₃ F ₄ fig. 22 |
| | HR \approx 100% | F ₂ fig. 22 |
| | temps sec | F ₂ F ₄ fig. 20 |
| Passé récent défavorable | temps humide | F ₁ fig. 22 |
| | HR \approx 100% | F ₁ fig. 20 |
| | temps sec | |

passé récent favorable signifie que les conditions des jours qui ont précédé la journée de pollution ont été favorables à une forte activité métabolique, (bonne alimentation hydrique HR et t° élevées) les stomates présentent un cycle de mouvements passant par le maximum d'ouverture - (courbe de diffusion semblable à F₁ fig. 16 et fig. 17).

passé récent défavorable signifie que les conditions météorologiques des jours précédents la journée de pollution ont été défavorables à une activité métabolique (sous alimentation hydrique ou t° et HR faibles.) Les stomates présentent un cycle de mouvements atténués, le maximum n'est pas atteint et la fermeture est précoce dans la journée - (courbes de diffusion semblables à F₁ fig.14).

Nous précisons que le retour à des conditions climatiques favorables n'est pas immédiatement suivi du retour des mouvements stomatiques à un cycle normal mais qu'il faut attendre quelques jours avant que le degré d'ouverture des stomates passe de nouveau par le maximum.

On peut donc envisager un système de prévision introduisant le paramètre diffusion stomatique qui reflèterait la sensibilité des plantes en cas de pollution.

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Les résultats de cette étude ouvrent la voie à deux secteurs de recherche:

- un secteur de recherche où l'on essaiera de mieux comprendre l'effet de la pollution sur les mouvements des stomates, les progrès dans cette direction sont étroitement liés à l'avancement de nos connaissances sur les mécanismes biochimiques des mouvements des stomates.

- un secteur de recherche appliquée dans lequel nous exploiterons les résultats acquis.

Dans un premier temps nous vérifierons si l'incidence des réactions stomatiques sur la sensibilité des plantes existe aussi chez des espèces réputées particulièrement sensibles ou résistantes et, dans l'affirmative, qu'elle est son importance?

En ce qui concerne la sensibilité des plantes, l'étude de l'influence des pressions partielles de CO_2 paraît particulièrement importante. Elle pourrait être abordée par l'étude comparée des plantes dont le cycle de fixation de CO_2 est différent. En effet, les plantes dont le cycle de fixation de CO_2 fait intervenir des acides organiques dicarboxyliques présentent une bonne résistance à la pollution (Maïs - Sorgho).

Les polluants phytotoxiques de l'atmosphère pénètrent vraisemblablement par la même voie que SO_2 , il sera donc intéressant d'étudier l'influence de composés ou de mélanges de composés tels que NO_x , O_3 , F^- sur les mouvements stomatiques.

- B I B L I O G R A P H I E -

- ADEDIPE N.O. et ORMROD D.P., 1972 - Phytotoxicity and growth responses of ornamental bedding plants to ozone and sulfur dioxide. J. Amer. hortic. Sci., 97, 341-345
- BAPSERES P. et MOLENAT J., 1970 - Dispersion des polluants et Microclimat à Lacq. Annales des Mines, 11, 21-30.
- BENARIE M. et BODIN D., 1974 - Méthode simple pour la préparation de dilutions de gaz étalon dans le domaine du $\mu\text{g}/\text{m}^3$ au mg/m^3 . Atmosph. Environ., 8, 193-195.
- BISCOE P.V., UNSWORTH M.H., and PINCKNEY H.R., 1973 - The effects of low concentrations of sulphur dioxide on stomatal behaviour in Vicia faba. New Phytol., 72, 1299-1306.
- BOURBON P. et MALBOSQ R., Données non publiées INSERM U 57 Vigoulet d'Auzil 31.
- BRENNAN E., LEONE I.A. et DAINES R.H., 1967 - Characterisation of the plant damage problem by air in New Jersey. Plant Dis. Rep., 51, 850-854.
- BRENNAN E., LEONE I.A., 1972 - Chrysanthemum response to sulfur dioxide and ozone. Plant Dis. Rep., 56, 85-87.
- BURON A., 1972 - Les effets de l'anhydride sulfureux sur les échanges de CO_2 du Sinapis alba. Thèse de 3ème cycle présentée à l'Université de PARIS - sud Centre d'Orsay.
- CHAUSSERAY R., 1963 - Contribution à l'étude des stomates chez quelques Angiospermes. DEA Académie de Poitiers - Faculté des Sciences.
- CHOVIN P. et ROUSSEL A., 1973 - Physicochimie et physiopathologie des polluants atmosphériques. MASSON et Cie éditeurs PARIS.
- CORMIS de L., 1968 a. - Dégagement d'hydrogène sulfuré par des plantes soumises à une atmosphère contenant de l'anhydride sulfureux. C.R. Acad. Sci. PARIS, série D 266, 683-685.

- CORMIS de L., 1968 b. - Contribution à l'étude de l'absorption du soufre par les plantes soumises à une atmosphère contenant du dioxyde de soufre. Ann. Physiol. Vég. 10, 2, 99-112.
- CORMIS de L., BONTE J. et BONTE C., 1968 - Sur la variation de la teneur en soufre des plantes ayant séjourné en atmosphère polluée par SO₂. Phytiatr. Phytopharm., 2, 151-155.
- CORMIS de L. et BONTE J., 1970 - Etude du dégagement d'hydrogène sulfuré par des feuilles de plantes ayant reçu du dioxyde de soufre. C.R. Acad. Sci. PARIS série D 270, 2078-2080.
- CORMIS de L., 1972 - Influence de la pollution atmosphérique d'origine industrielle sur les végétaux adventices et cultivés. "L'arbre dans la ville" journée d'étude FNPHP PARIS 24/2
- COWLING D.W., JONES L.H.P., et LOCKYER D.R., 1973 - Sulphur dioxide Increased yield through correction of sulphur deficiency in Ryegrass exposed to sulphur dioxide. Nature, 243, 479-480.
- DJAVANCHIR A., 1971 - Mise au point d'une chambre de transpiration et son application à l'étude de la régulation stomatique. Thèse Ing. Dr. Orsay, Université de PARIS - Sud.
- DOCHINGER L.S., TOWNSEND A.M., SEEGRIST D.W., et BENDER F.W., 1972 - Responses of Hybrid Poplar trees to sulfur dioxide fumigation. A.P.C.A., 22, 369-371.
- DUPAIGNE F. et LOUGUET P., 1971 - Etude de la transmission des mouvements stomatiques d'une partie à l'autre de la feuille de Zea Mays au moyen d'une méthode porométrie utilisant la diffusion de l'hydrogène à travers la feuille. Physiol. Vég., 9, 129-136.
- FALLER N., 1970 - Effects of atmospheric SO₂ on plants. Sulphur Inst., 6, 5-7.
- FALLER N. et KUHN H., 1970 - SO₂ in the atmosphere and its role in sulphur nutrition of plants. Symposium international sur le soufre en agriculture - Annales agronomiques numéro hors série 1972.
- FISCHER R.A. et HSIAO T.C., 1968 a. - Stomatal opening in isolated epidermal strips of Vicia faba I. Responses to light and to CO₂ free air. Plant Physiol., 43, 1947-1952.
- FISCHER R.A. et HSIAO T.C., 1968 b. - Stomatal opening in isolated epidermal strips of Vicia faba II. Responses to Kcl concentration and the role of potassium absorption. Plant Physiol., 43, 1953-1958.

- FISHER K., 1971 - Chemische und physikalische Reaktionen SO_2 begaster Pflanzen und Blätter. Congrès de Vienne sur les Méthodes d'identification et d'estimation des pollutions de l'air dans les forêts. 92, 209-231.
- FUJINO M., 1967 - Role of adenosine triphosphate and adenosine triphosphatase in stomatal movement. Sc. Bull. Fac. educ. Nagasaki Univ., 18, 1-47 .
- GESLIN R.C., 1967 - L'éclairage des serres maraîchères. Coll. Maraîchage Industrie Nantes. 56-60.
- GUDERIAN R., VAN HAUT H. and STRATMANN H., 1960 - Probleme der Erfassung und Beurteilung von Wirkungen gasförmiger Luftverunreinigungen auf die Vegetation. Z.PflanzenKr. Pflanzensch. 67, 257-267.
- HEATH O.V.S., 1950 - Studies in stomatal behaviour. V - The role of carbon dioxide in the light response of stomata. Part 1 Investigation of the cause of abnormally wide stomatal opening within porometer cup's. J. exp.Bot., 1, 29-62.
- HEATH O.V.S. and ORCHARD B., 1956 - Studies in stomatal behaviour. VII - Effects of anaerobic conditions upon stomatal movement. A test of WILLIAM'S hypothesis of stomatal mechanism. J. exp. Bot., 7, 313-325.
- HILL A.C. et BENNETT J.H., 1970 - Inhibition of apparent photosynthesis by nitrogen oxides. Atmosph. Environ., 4, 341-348.
- HILL A.C., 1971 - A sink for atmospheric pollutants. A.P.C.A., 21, 341-345.
- HILL D.J., 1971 - Experimental study of the effects of sulphite on lichens with reference to atmospheric pollution. New Phytol., 70, 831-836.
- HUMBLE G.D. et HSIAO T.C., 1969 - Specific requirement of potassium for light activated opening of stomata in epidermal strips. Plant Physiol., 44, 230-234.
- HUMBLE G.D. et HSIAO T.C., 1970 - Light dependant influx of potassium of guard cells during stomatal opening and closing. Plant Physiol., 46, 483-487.
- JOST V.W., 1952 - Diffusion in solids, liquids, gases, A treatise Acad. Press. Inc. Pub. New-York.

- KATZ M., 1949 - SO_2 in the atmosphere and its relation to plant life. Ind. Eng. Chem., 11, 2450-2465.
- LIBERA W., ZIEGLER H. and ZIEGLER I., 1972 - Stimulation of Hill reaction and carbon dioxide fixation in isolated Spinach chloroplasts by low concentrations of SO_3^{--} . Planta, 109, 269-279.
- LOUGUET P., 1965 - Sur une méthode d'étude du mouvement des stomates utilisant la diffusion de l'hydrogène à travers les feuilles. Actes du Coll. International sur la méthodologie de l'écophysiologie végétale de Montpellier, Recherches sur la zone aride, XXV, 307-316.
- LOUGUET P., 1968 - Influence de l'anaérobiose sur le mouvement des stomates à l'obscurité chez le Pelargonium X hortorum. Physiol. Vég., 3, 345-353.
- LOUGUET P., 1971 - Recherches sur les mécanismes des mouvements stomatiques du Pelargonium X hortorum particulièrement à l'obscurité et sous l'action du gaz carbonique. Thèse de Doctorat d'état, Université PARIS VI.
- LOUGUET P., 1974 - Les mécanismes du mouvement des stomates: étude critique des principales théories classique et modernes et analyse des effets du gaz carbonique sur le mouvement des stomates du Pelargonium X hortorum à l'obscurité. Physiol. Vég., 12, 53-81.
- MAC DOWALL F.D.H. and COLE A.F.W., 1971 - Threshold and synergistic damage to Tobacco by Ozone and sulfur dioxide. Atmosph. Environ., 5, 553-559.
- MAJERNIK O. et MANSFIELD T.A., 1970- Direct effect of SO_2 pollution on the degree of opening of stomata. Nature, 227, 377-378.
- MAJERNIK O. et MANSFIELD T.A., 1971- Effects of SO_2 pollution on stomatal movements in Vicia faba. Phytopath. Z., 71, 123-128.
- MAJERNIK O. et MANSFIELD T.A., 1972- Stomatal responses to raised atmospheric CO_2 concentrations during exposure of plants to SO_2 pollution. Environ. Pollut., 3, 1-7.
- MANDL R.H., 1972 - Interactive effects of SO_2 and HF. Boyce Thompson institute. Annual Report.
- MANSFIELD T.A. et MAJERNIK O., 1970- Can stomata play a part in protecting plants against air pollutants. Environ. Pollut., 1, 149-154.

- MARTIN A. et BARBER F.R., 1967 - Sulphur dioxide concentrations measured at various distances from a modern power station. Atmosph. Environ., 1, 655-677.
- MARTIN A. et BARBER F.R., 1971 - Some measurements of loss of atmospheric sulphur dioxide near foliage. - Atmosph. Environ., 5, 345-352.
- MEIDNER H. et MANSFIELD T.A., 1968 - Physiology of Stomata Mc GRAW - HILL éditeur, 179 pages.
- MENSER H.A. et HEGGESTAD H.E., 1966 - Ozone and SO₂ synergism = Injury to Tobacco plants. Science, 153, 424-425.
- MOREL - CLARET C., 1966 - Diagnostic différentiel des nécroses provoquées par HF et SO₂. Thèse 3ème cycle Physiologie Végétale PARIS.
- NIELSEN J.P., 1938 - A study of the action of sulfur dioxide on growing plants, under various conditions. A Ph D Dissertation submitted to dept of Chem. Stanford University.
- NOAK K., 1925 - Über das Chloroplasteneisen. Z. Botan., 23, 957-966.
- O'GARA P.J., 1922 - Sulfur dioxide and fume problems and their solutions. Ind. Eng. Chem., 14, 744.
- O'GARA P.J., 1956 - Données publiées par THOMAS et al. dans Air Pollution Handbook. Magill Holden Ackley Mc GRAW-HILL
- PENMAN H.L., 1942 - Theory of porometer used in the study of stomatal movements in leaves.- Proc. Roy. Soc. London, B 130, 416-434.
- PUCKETT K.J., NIEBOER E., FLORA W.P. et RICHARDSON D.H.S., 1973- Sulphur dioxide: its effect on photosynthetic 14 C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity.- New Phytol., 72, 141-154.
- RAO D.N. et LE BLANC F., 1965 - Effects of SO₂ on the lichen algae, with special reference to chlorophyl. Bryologist, 69, 69-75.
- RASCHKE K. et KUHL U., 1969 - Stomatal responses to changes in atmospheric humidity and water supply: experiments with leaf sections of Zea mays in CO₂ - free air. Planta, 67, 224-241.

- ROSS F.F. et PRINCE R., 1972 - Sulphur in air and soil. Water, Air, soil Pollut., 1, 286-302.
- SCHMIDT A. et TREBST A., 1969 - The mechanism of photosynthetic sulfate reduction by isolated chloroplasts. Biochim. biophys. Acta (Amst.), 180, 529-535.
- SETTERSTROM C. et ZIMMERMAN P.W., 1939 - Factors influencing susceptibility of plants to sulphur dioxide injury. Boyce Thompson Inst. 10, 155-181.
- SLAVIK B., 1972 - Methods of studying plant water relations. A treatise Springer Verlag, Berlin - Heidelberg - New-York
- SOLBERG R.A. et ADAMS D.F., 1956 - Histological responses of some plant leaves to Hydrogen Fluoride and Sulfur Dioxide. Am. J. Bot., 43, 755-760.
- SPEEDING D.J., 1969 - Uptake of SO₂ by Barley leaves at low SO₂ concentrations. Nature, 224, 1229-1231.
- SPEEDING D.J. et THOMAS W.J., 1973 - Effect of sulphur dioxide on the metabolism of glycollic acid by Barley (Hordeum vulgare) leaves. Aust. J. Biol. Sci., 26, 281-290
- STOCKER O., 1961 - Les effets morphologiques et physiologiques du manque d'eau sur les plantes. Recherches sur la zone aride. XI - Echanges physiques des plantes en milieu aride ou semi aride. Unesco - PARIS 69 - 113.
- TANAKA H., TAKANASHI T., and YATAZAWA M., 1972 a. - Experimental studies on sulfur dioxide injuries in higher plants. I. Formation of glyoxylate bisulfite in plant leaves exposed to sulphur dioxide. Water, air, soil Pollut. 1, 205-211.
- TANAKA H., TAKANASHI T., KADOTA M. and YATAZAWA M., 1972 b. - Experimental studies on sulfur dioxide injuries in higher plants. II. Disturbance of amino acid metabolism in plants exposed to sulphur dioxide. Water, air, soil Pollut., 1, 343-346.
- THOMAS M.D. et HILL G.R., 1935 - Absorption of sulfur dioxide by Alfafa and its relation to Leaf Injury. Plant Physiol. 10, 291-307.

- THOMAS M.D. et HILL G.R., 1937 - Relation of sulphur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of Alfafa. Plant Physiol., 12, 309-383.
- THOMAS M.D., HENDRICKS R.H., COLLIER T.R. et HILL G.R., 1943 - The utilization of sulphate and sulphur dioxide for the sulphur nutrition of Alfafa. Plant Physiol., 18, 345-371.
- THOMAS M.D., HENDRICKS R.H., BRYNER L.C. et HILL G.R., 1944 - A study of the sulphur metabolism of Wheat, Barley and Corn using radioactive sulphur. Plant Physiol., 19, 227-44
- THOMAS M.D., HENDRICKS R.H. et HILL G.R., 1950 - Sulfur metabolism of plants - Effect of SO₂ on vegetation. Ind. Eng. Chem., 42, 2231-2235.
- THOMAS M.D., 1951 - Gas damage to plants. Ann.Rev. Plant Physiol., 2, 293-322.
- THOMAS M.D. and HENDRICKS R.H., 1956 - Effects of air pollution on plants. Air Pollution Handbook Mc GRAW - HILL Book Co. New-York., 9, 1-44.
- THOMAS M.D., 1963 - Les effets de la pollution de l'air sur les plantes. La pollution de l'air Monographie OMS (Genève)
- TINGEY D.T., REINERT R.A., DUNNING J.A. and HECK W.W., 1971 - Vegetation injury from the interaction of nitrogen dioxide and sulfur dioxide. Phytopath., 61, 1506-1511
- TINGEY D.T., REINERT R.A., DUNNING J.A. et HECK W.W., 1973 - Foliar injury responses of eleven plant species to ozone/ sulfur mixtures. Atmosph. Envir., 7, 201-208
- TURNER N.C., RICH S. et TOMLISON H., 1972 - Stomatal conductance, fleck injury, and growth of Tobacco cultivars varying in ozone tolerance. Phytopath., 62, 63-67.
- UNSWORTH M.H., BISCOE P.V. et PINCKNEY H.R., 1972 - Stomatal responses to sulphur dioxide. Nature, 239, 458-459
- VIEIRA - DA - SILVA J.B., 1970 - Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre Gossypium. II La variation de quelques activités enzymatiques Physiol. Vég., 8, 413-447
- WALKER D.A. and ZELITCH I., 1963 - Some effects of metabolic inhibitors, temperature and anaerobic conditions on stomatal movement. Plant Physiol., 38, 390-396.

- WEIGL J. und ZIEGLER H., 1962 - Die Räumliche Verteilung von ^{35}S und die Art der Markierten Verbindungen in Spinatblättern nach begasung mit $^{35}\text{SO}_2$. Planta, 58, 435-447.
- WELLBURN A.R., MAJERNIK O. et F.A.M. WELLBURN, 1972 - Effects of SO_2 and NO_2 polluted air upon the ultra-structure of chloroplasts. Environ. Pollut., 3, 37-49
- WELLS A.E., 1917 - Results of recent investigations of the smelter smoke problem. Indus. Eng. Chem., 9, 640-646.
- WILSON C.C., 1948 - The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. Plant Physiol. Lancaster, 23, 5-37.
- ZELITCH I., 1957 - α hydroxysulfonates as inhibitors of the enzymatic oxidation of glycolic and lactic acids. J. Biol. Chem., 224, 251-260.
- ZELITCH I., 1963 - Environmental and biochemical control of stomatal movement in leaves. Biol. Rev. 40, 463-482.
- ZIEGLER I., 1972 - The effect of SO_3^- on the activity of ribulose - 1,5 - diphosphate carboxylase in isolated Spinach chloroplasts. Planta, 103, 155-163.
- ZIMMERMAN P.W. and HITCHCOCK A.E., 1956 - Susceptibility of plants to HF and SO_2 gases. Boyce Thompson Inst., 18, 263-279

UNIVERSITÉ DE PARIS VI

4, Place Jussieu - 75230 PARIS-CEDEX 05

SERVICE DE LA SCOLARITE

Bureau des Enseignements du 3^e cycle

TÉLÉPHONE : 338-25-25 - 325-12-21

PERMIS D'IMPRIMER

UNIVERSITÉ
PIERRE ET MARIE CURIE

DOCTORAT : D'UNIVERSITE
THESE DE :

NOM : Monsieur PONTE
Prénoms : Jacques
né le 17 Décembre 19 43 à La Barre en Ouche Dép^t : Eure

1^{ère} THESE : " Inter-relations entre la pollution par le dioxyde de soufre et le mouvement des stomates chez le Pélargonium."

2^e THESE (Propositions faites par l'Université) :
" Influence du dioxyde de soufre sur la photosynthèse chez les végétaux."

IDENT. M. ULRICH
INATEURS. MM. MONÉGER
LOGUET
DE CORMIS

Vu et Approuvé
PARIS, le 4 JUIN 1975
Le Président
de l'Université de PARIS VI

