

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique

Université Larbi Tébessi, Tébessa
Faculté des Sciences Exactes et des
Sciences de la Nature et de la Vie
Département des Êtres vivants



جامعة الشيخ العربي التبسي - تبسة
كلية العلوم الدقيقة وعلوم الطبيعة
والحياة قسم الكائنات الحية

Ecophysiologie des êtres vivants

(Aspect comportemental)

Cours destinés aux étudiants de deuxième année Master en Ecologie

Présenté par :

Dr. Noudjoud Benarfa

(Maitre de conférences B et chercheur à l'Université de Tébessa, Algérie)

E-mail : n.benarfa@hotmail.com

Table des matières

Liste des figures

Liste des tableaux

Avant-propos

Introduction	1
1. L'adaptation	1
2. Interaction biotope – biocénose	2
2.1. Le climat et les végétaux	3
2.2. Le climat et les animaux	4

Chapitre 1. Les réponses de l'organisme aux contraintes thermiques (La thermorégulation)

Partie 1 : Le monde animal

1. La thermorégulation chez les animaux	5
1.1 Les ectothermes	5
1.2 Les Endothermes	5
2. L'homéothermie	5
3. La régulation comportementale	6
3.1 Le changement de préférence thermique.....	6
3.1.1 Au sein d'un même biotope	6
a) Biotope terrestre	6
b) Biotope aquatique	6
3.1.2 Changement de biotope : les migrations	7
3.2 Le comportement des espèces sédentaires	9
3.2.1 Ceux qui restent actifs	9
3.2.2 Ceux qui entrent en léthargie	9
3.2.2.1 l'hibernation	9
a) Déterminisme de l'hibernation : le rôle de l'horloge interne	9
b) Hypothermie et diminution du métabolisme basal face au jeûne.	10
c) Résistance des structures cellulaires à l'hypothermie.....	11
3.2.2.2 l'estivation	11
3.2.2.3 la torpeur	12

Partie 2 : Le monde végétal

2. La thermorégulation chez les végétaux	13
2.1. Le Stress chez les végétaux	13
2.2 Différents types de Stress	13
2.2.1 Stress biotiques	13
2.2.2 Stress abiotiques	13
2.3 Réponses des plantes aux différents stress	13
2.4 Installation d'un état de stress hydrique	14
2.5 Impact d'un stress thermique sur une plante	15
2.5.1 Sur la photosynthèse et la respiration	15
2.5.2 Sur l'intégrité membranaire	15
2.5.3 Implication des protéines HSP dans la tolérance au stress thermique (résistance)	15
2.6 Comment les végétaux résistent-ils à la sécheresse ?	16
- Dispositifs d'adaptation contre la sécheresse	17
2.7 Comment les végétaux résistent-ils au froid ?	18
- Dispositifs d'adaptation contre le froid	18

Chapitre 2. Les réponses de l'organisme aux contraintes hydriques

Partie 1 : Le monde végétale

1. Influence de l'eau sur les végétaux	20
2. Le Stress Hydrique chez les végétaux	20
3. Réponses des végétaux au stress hydrique	21
4. Mécanismes d'adaptation à la contrainte hydrique	21
4.1. Eviter la contrainte hydrique	21
4.2. Tolérer la contrainte hydrique	21

Partie 2 : Le monde animal

5. Le Stress Hydrique chez les animaux	24
5.1. Les Mammifères	24
5.2. Les insectes	26

Chapitre 3. Les réponses de l'organisme au stress salin (L'osmorégulation)

Introduction	28
Partie 1. L'osmorégulation chez les animaux	28
1. Caractéristiques des différents milieux	28
2. Les réactions des organismes à une variation de la pression osmotique du milieu	30
3. L'osmorégulation dans les principaux milieux	32
3.1. L'osmorégulation en milieu marin	32
3.1.1 Les invertébrés	32
3.1.2 Les poissons	32
a) Les Raies et les Requins (Sélaciens)	32
b) Les poissons osseux (Téléostéens)	33
3.1.3. Autres adaptations	34
3.2. L'osmorégulation en eau douce	35
3.3 Les espèces migratrices	36
3.4. L'osmorégulation en milieu aérien	37
3.4.1. Les échanges d'eau au niveau des téguments	37
a) Les Insectes et les Arthropodes terrestres	37
b) Les Vertébrés	37
c) Les Amphibiens	37
3.4.2. Les pertes d'eau associées à la respiration	38
3.4.3. L'absorption de l'humidité de l'air	39
Partie 2. L'osmorégulation chez les végétaux	39
2.1. Effets de la salinité sur le sol	39
2.2. Effets de la salinité sur la plante	39
2.2.1 Stress hydrique	39
2.2.2 Stress ionique	39
2.2.3 Stress oxydatif	39
2.3. Effet de la salinité sur la germination	40
2.4. Effet de la salinité sur la croissance	40
3. Adaptation et Tolérance au stress salin	40
3.1. Ajustement osmotique	40
3.2. Redistribution des ions toxiques	40
3.3. Contrôle membranaire	41
3.4. Succulence	41

3.5. Dessalement des parenchymes assimilateurs	42
Références bibliographiques	43

Liste des figures

N° figure	Titre	Page
01	Répartition des principaux biomes (basés sur les formations végétales) à la surface de la Terre	3
02	Schéma intégré montrant le rôle du noyau suprachiasmatique et de la glande pinéale (via la mélatonine) dans la régulation des processus biologiques saisonniers	8
03	Représentation schématique de la molécule d'un phosphoglycéride	11
04	Facteurs affectant la réponse des plantes aux stress abiotiques	14
05	Système racinaire du Thym	16
06	Fragment de tige d'Ajonc	17
07	Photos des plantes Xérophytes citées dans le tableau 1	24
08	Les variations thermiques journalières et le changement de température chez un Chameau privé d'eau et un Chameau alimenté en eau	25
09	Représentation schématique de la circulation sanguine dans la tête de l'antilope Oryx	26
10	Des structures semblables permettant l'économie de l'eau chez les végétaux et les insectes	27
11	Osmorégulation en eau de mer	29
12	Osmorégulation en eau douce	30
13	Les trois principaux comportements des animaux face aux variations du potentiel osmotique du milieu extérieur	31

14	Osmodétection chez les poissons	33
15	Structure d'une glande nasale	34
16	Glande nasale chez quelques vertébrés	35
17	Adaptation du Saumon entre l'eau de mer et l'eau douce	36
18	Illustration schématique de l'aquaporine	41
19	Coupe transversale d'une feuille	42

Liste des tableaux

N° tableau	Titre	Page
01	Exemples d'Adaptations anatomiques et morphologiques de végétaux Xérophytes.	22

Avant-propos

Les êtres vivants (animaux et végétaux) sont vulnérables. Pour maintenir leur intégrité (structural et fonctionnelle), leur identité et assurer leur pérennité face à multiples agressions abiotiques : physiques (chaleur, froid, déshydratation, hyperhydratation, salinité, rayonnement solaire, etc.) et chimiques (malnutrition, dénutrition, anoxie, acidité, substances toxiques, etc.), ils développent une grande variété de stratégies défensives à large spectre d'action ou très spécifique de l'agression. Ces stratégies sont souvent analogues chez les animaux et les végétaux. Ce cours est destiné principalement aux étudiants de Master 2 en Ecologie. En fait, ce manuscrit est un support pédagogique permettant de présenter les réponses comportementales des organismes face à 3 grands types de contraintes : thermique, hydrique et salinité. Il répond aux questions suivantes :

Pour le monde animal :

- Comment les animaux d'un milieu donné s'adaptent-ils au fil des saisons aux variations climatiques ?
- Comment certains animaux peuvent-ils vivre deux parties de leur vie dans des milieux différents ?

Pour le monde végétal :

- Comment une plante s'adapte-elle au fil des saisons aux conditions du milieu ?
- Quelles spécificités ont les plantes qui s'adaptent à des milieux particuliers ?

Le document comprend trois chapitres ; (i) Les réponses de l'organisme aux contraintes thermiques, (ii) Les réponses de l'organisme aux contraintes hydriques, (iii) L'osmorégulation. Sa rédaction s'est principalement basée sur des diverses et nombreuses références collectées et synthétisées.

Introduction

Les facteurs abiotiques (les facteurs climatiques et édaphiques) jouent un rôle fondamental dans la distribution et la vie des êtres vivants. Le climat dépend de nombreux facteurs : température, précipitations, humidité, évaporation, vent, lumière, pression atmosphérique, relief et nature du sol, voisinage ou éloignement de la mer,...

La diversité biologique est par nature dynamique. L'environnement physique et biotique d'une espèce change en permanence: les climats varient, les concurrents envahissent le domaine, les sources de nourriture fluctuent, etc.

Les organismes sont aptes, dans certaines limites, à s'adapter aux changements du monde dans lequel ils évoluent. À long terme, les espèces se modifient en permanence sur les plans : génétique, biologique, ou du comportement.

Tout être vivant est caractérisé par ses capacités d'adaptation qui assurent sa survie, et sa reproduction. Cette adaptation de l'organisme aux conditions du milieu se fait grâce à trois modes : l'éthologie, la physiologie et la morphologie. L'adaptation physiologique correspond à la régulation interne répondant essentiellement aux variations climatiques. L'adaptation morphologique est la plus visible, elle modifie l'ensemble de l'organisme. Chaque organisme possède des capacités différentes à s'adapter à un ou plusieurs milieux. Une espèce qui supporte de faible variation de milieux est une espèce sténoèce alors qu'une espèce qui peut supporter de fortes variations est dite euryèce. La sensibilité des espèces à un facteur (température,...) dépend non seulement du lieu d'origine de l'espèce mais aussi du stade de développement (les jeunes étant généralement plus sensibles que les adultes).

1. L'adaptation

L'adaptation est un mécanisme fonctionnel qui permet aux espèces de faire face à la variabilité des conditions de leur milieu de vie. Cette capacité des êtres vivants est essentielle à leur survie.

L'adaptation biologique signifie l'aptitude génétique des êtres vivants à s'accommoder de milieux divers et changeants, on distingue deux types principaux d'adaptation :

- Les adaptations individuelles, encore appelées accoutumances ou accommodations, sont réalisées provisoirement chez l'individu sans apport conscient de celui-ci: il les subit sans aucune participation volontaire. Ainsi, la vie dans les altitudes élevées exige une augmentation du nombre des globules rouges transporteurs d'oxygène et une accélération de la circulation sanguine, qui se font grâce aux mécanismes régulateurs physiologiques.

- Les adaptations écologiques caractérisent un mode de vie donné et se retrouvent chez des plantes ou des animaux différents, mais menant un genre de vie identique. Selon le nombre et l'importance de ces adaptations, l'animal ou le végétal est plus ou moins bien adapté à une forme de vie définie.

Les adaptations écologiques sont utiles, mais non indispensables ; les modifications qu'elles entraînent sont héréditaires, définitivement établies, et s'effectuent progressivement, par voie génétique. Les adaptations importantes, qui ont profondément transformé les êtres, ont nécessité de très longues périodes, de l'ordre de centaines de millions d'années.

2. Interaction biotope - biocénose

Chaque milieu possède un peuplement spécifique car les êtres vivants sont adaptés à des moyens de vie appropriés, ils sont plus ou moins sensibles aux variations des différents facteurs du climat. Leur activité ou leur présence n'est pas le fait du hasard. Chacun de nous sait bien que les Escargots ne sortent que par temps de pluie et que le printemps et l'été sont des périodes favorables à la germination et à la croissance des végétaux.

À l'échelle mondiale, il suffit d'étudier une carte des grandes formations végétales sur le globe (figure 1) pour s'apercevoir que la distribution des forêts tempérées, des déserts, des steppes... est largement liée aux grands types de climats mondiaux, polaire, tempéré, désertique, tropical ou équatorial.

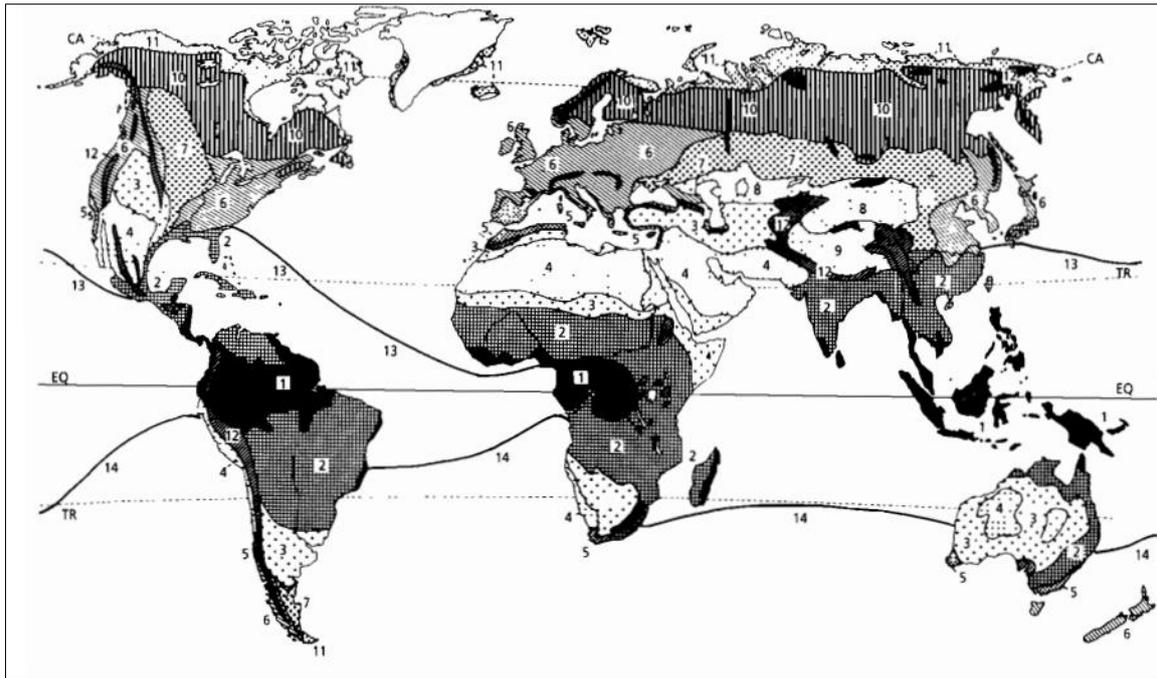


Figure 1. Répartition des principaux biomes (basés sur les formations végétales) à la surface de la Terre (d'après Ozenda, 2000).

1, Forêt pluviale équatoriale. 2, Forêt tropicale humide. 3, Savanes sèches et steppes. 4, Désert. 5, Forêt sclérophylle méditerranéenne. 6, Forêt caducifoliée tempérée. 7, Steppes continentales froides. 8, Déserts froids asiatiques. 9, Déserts d'altitude. 10, Forêt boréale de Conifères. 11, Toundra. 12, Écosystème montagnard. 13, Limite nord des récifs coralliens. 14, Limite sud des récifs coralliens.

2.1. Le climat et les végétaux

Le climat par ses différentes composantes intervient fortement sur la répartition des végétaux mais aussi sur leur croissance, leur métabolisme voire même leur reproduction. La lumière est l'élément moteur de la photosynthèse, du photopériodisme (réaction à la variation de la longueur du jour et de la nuit) et du phototropisme (réaction par rapport à la lumière). Les précipitations et la température entraînent par leurs variations une adaptation des plantes aux conditions extrêmes de sécheresse, de froid ou d'humidité, les vents dominants sont responsables du port des arbres dans certaines régions (Clos et Coupé 2001).

2.2. Le climat et les animaux

Même si l'effet de serre qui règne sur la planète entretient une température relativement clémente qui permet le maintien de la vie, on peut enregistrer de fortes variations climatiques selon les régions du globe. + 55 °C pour le Sahara, à - 72 °C pour la Sibérie.

À ces variations de la température s'ajoutent corrélativement celles du vent, de la pression atmosphérique, des précipitations et de l'hygrométrie.

Même dans les régions les mieux équilibrées du globe, les conditions climatiques varient au rythme des saisons. Cela n'empêche pas les animaux d'assurer les actes de leur survie : naître, se nourrir, croître, assurer leur métabolisme, se reproduire et nourrir leur progéniture.

Pour y parvenir, les organismes ont développés des modifications de leur morphologie, de leur anatomie et de leur physiologie, ils ont de plus l'avantage de pouvoir se déplacer par rapport aux végétaux. Leur adaptation est remarquée par la réduction des dépenses énergétiques, la bonne isolation de leurs corps (engraissement, pelage), diapause, migration (**Clos et Coupé 2001**).

Chapitre 1. Les réponses de l'organisme aux contraintes thermiques

(La thermorégulation)

Partie 1 : Le monde animal

1. La thermorégulation chez les animaux

On distingue dans le règne animal les Endothermes et les Ectothermes. La majorité des espèces animales sont des ectothermes.

1.1. Les ectothermes

Comme les reptiles, leur métabolisme est peu actif et, à cause d'une mauvaise isolation, ils sont très dépendants de l'environnement qui conditionne leur température interne. On ne peut toutefois pas les assimiler à des **hétérothermes** ou **poïkilothermes** (animaux à température variable) dans la mesure où ils peuvent maintenir par leur comportement une température corporelle relativement stable si l'environnement n'est pas trop défavorable (**Rieutort 2002**).

1.2. Les Endothermes

Comme les oiseaux et les mammifères qui présentent un métabolisme oxydatif élevé et sont relativement isolés de l'environnement, de sorte que leur température interne dépend essentiellement de leur propre production de chaleur. Leur température varie dans (1) l'espace (plus élevée et relativement constante dans le «noyau» constitué des muscles, foie, cœur et graisses, plus basse et très variable dans l'«enveloppe» formée par les téguments et les tissus sous-cutanés) et dans (2) le temps (hétérothermie transitoire des hibernants par exemple) (**Rieutort 2002**).

2. L'homéothermie

Ce terme ne s'applique strictement qu'au «noyau» et c'est sur lui que vont se focaliser les mécanismes thermorégulateurs. Le maintien de la température corporelle à un niveau relativement constant dépend d'un équilibre dynamique entre

- (1) les mécanismes producteurs (ou récupérateurs) de calories en réponse à un refroidissement du «noyau» par diffusion de chaleur vers un environnement plus froid que le corps et

- (2) les mécanismes de déperdition de chaleur (en réponse à un réchauffement du «noyau» dû à un excès de production, lié à l'exercice musculaire par exemple, ou à une diffusion de calories à partir d'un environnement plus chaud que le corps).

L'efficacité de ces mécanismes de diffusion de calories est proportionnelle au gradient thermique (différence de température entre le corps et l'environnement) et à la surface d'échange (la peau), mais inversement proportionnel à son épaisseur (**Rieutort 2002**).

3. La régulation comportementale

On distingue 2 grands types de comportement chez les Ectothermes et les Endothermes : les animaux qui se soustraient aux fluctuations thermiques et ceux qui les supportent.

3.1 Le changement de préférence thermique

3.1.1 Au sein d'un même biotope

a) Biotope terrestre

La plupart des Animaux ectothermes ayant une faible capacité de dissémination limitent la durée d'exposition au rayonnement solaire, particulièrement en zone tropicale, en menant une vie essentiellement, sinon exclusivement nocturne ou crépusculaire. Il en va de même pour certains Endothermes tels les petits rongeurs du désert pourtant bien adaptés, mais particulièrement désavantagés par leur grande surface relative (rapport surface/ poids élevé) et qui, de ce fait, restent confinés dans leur terrier aux heures les plus chaudes de la journée. Insectes, Reptiles et Amphibiens des régions tempérées se réfugient dans le sous-sol à l'abri du gel (**Clos et Coupé 2001**).

b) Biotope aquatique

En milieu océanique, et particulièrement dans les mers polaires, la température des eaux littorales en surface atteint le point de congélation de l'eau de mer (- 1,9 °C) et jusqu'à 30 m de profondeur, l'eau est chargée de nombreux cristaux de glace microscopiques. Ce milieu est donc léthal pour la plupart des Téléostéens marins dont le point de congélation est de - 0,8 °C. Certains restent dans ces eaux en évitant la congélation, d'autres s'y soustraient en migrant soit vers le large où le brassage des eaux superficielles et profondes limite le refroidissement en surface, soit en profondeur, au-delà de 100 m (**Clos et Coupé 2001**).

3.1.2 Changement de biotope : les migrations

Chez de nombreux endothermes (et particulièrement les Oiseaux, tels les Canards, Oies ou Étourneaux), les fluctuations de température conditionnent (en apparence) leur répartition géographique saisonnière, migrant vers le sud en automne, ou vers le nord au printemps, ils obéissent à une impulsion migratoire irrésistible régie par une horloge interne dont la périodicité est voisine de l'année. Ce rythme endogène circannuel est synchronisé par l'environnement, en particulier par les changements de la durée de la phase claire du nyctémère (apparition des jours courts et diminution corrélative des températures ; apparition des jours longs et augmentation corrélative des températures) (**Schmidt-Nielsen 1998**).

Ces fluctuations de la photopériode sont transmises à partir de la rétine via les voies optiques secondaires (ou rétino-hypothalamique directes) à l'une des structures majeures de l'horloge interne des Vertébrés, le noyau supra-chiasmatique (figure 2). Le message est ensuite véhiculé vers l'organe pinéal ou épiphyse ou 3^e œil qui, comme son nom l'indique, est directement sensible à la lumière à travers les os du crâne chez les oiseaux car il est constitué de photorécepteurs plus ou moins modifiés, mais ayant acquis une activité endocrine en libérant un vecteur majeur de l'information photopériodique, la mélatonine dont les cibles dans l'organisme sont multiples. Comme pour les Mammifères, elle contribue probablement à la régulation de processus corrélés à la migration proprement dite : constitution des réserves énergétiques, reproduction et mue, dans le cadre d'une homéostasie (**Schmidt-Nielsen 1998**).

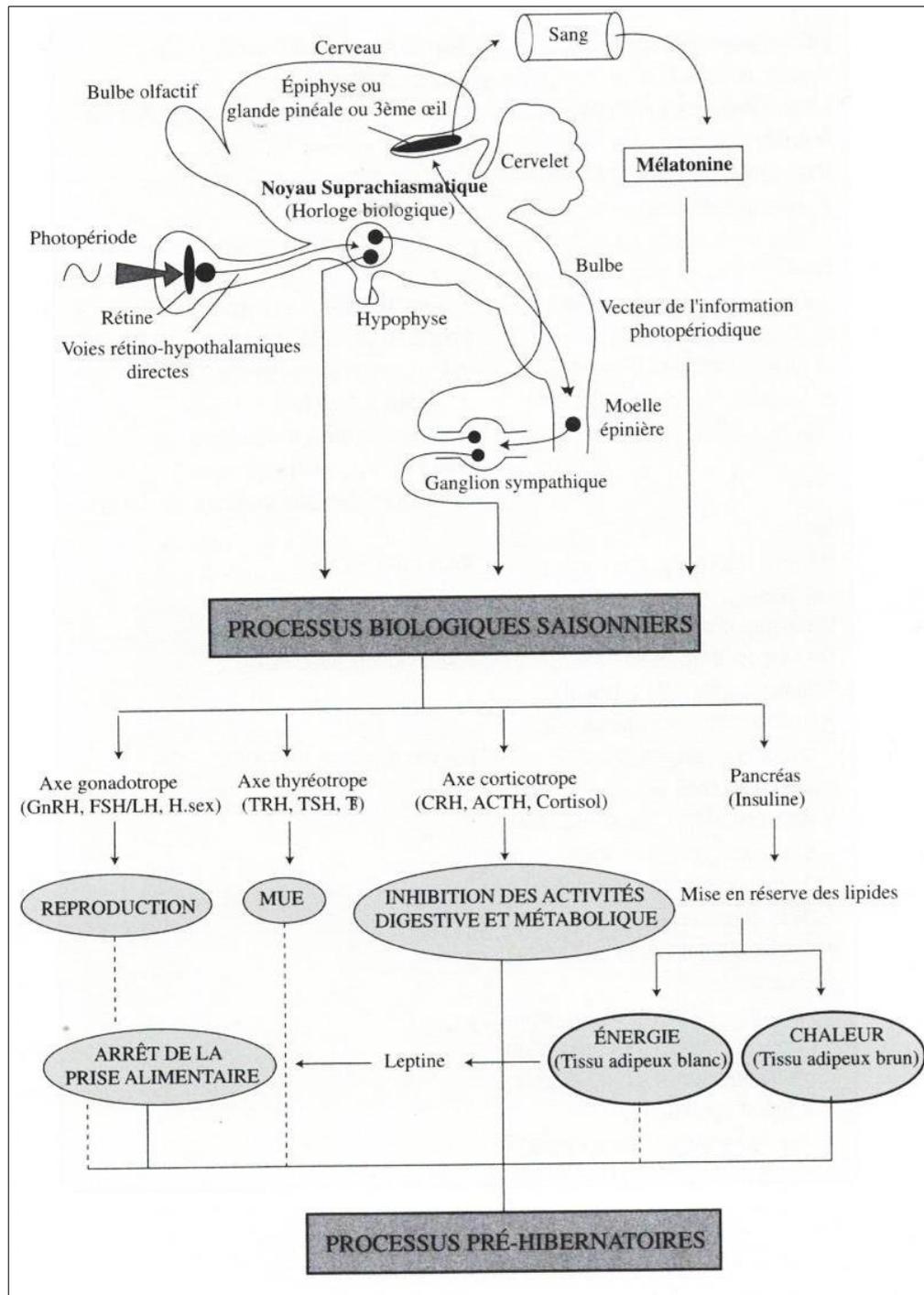


Figure 2. Schéma intégré montrant le rôle du noyau suprachiasmatique et de la glande pinéale (via la mélatonine) dans la régulation des processus biologiques saisonniers (D'après Clos et Coupé 2001).

Chez les Ectothermes terrestres, le seul exemple connu est le papillon Monarque qui se reproduit au nord des Etats-Unis et au sud du Canada à la bonne saison et passe l'hiver au Mexique ou aux Antilles.

3.2. Le comportement des espèces sédentaires

3.2.1 Ceux qui restent actifs

Hormis l'existence d'une acclimatation génétique l'adaptation aux fluctuations thermiques du biotope pour les espèces sédentaires a un coût énergétique difficile à supporter, particulièrement en hiver lorsque la nourriture est rare. Aussi, toutes ces espèces se constituent d'importantes réserves de graisse blanche sous-cutanées, ainsi qu'une fourrure ou un plumage spécifique et abondant à la bonne saison pour passer l'hiver sans dommages (Mammifères et Oiseaux polaires).

L'aspect « en boule » des mammifères en hiver et les « nurseries » des poussins du Manchot empereur contribuent de manière individuelle ou collective à réduire la surface corporelle exposée au biotope (Clos et Coupé 2001).

3.2.2 Ceux qui entrent en léthargie

3.2.2.1 l'hibernation

a) Déterminisme de l'hibernation : le rôle de l'horloge interne

Quand l'hiver approche, certains mammifères (en particulier beaucoup de Rongeurs de petite taille ayant un métabolisme élevé et nécessitant un gros apport alimentaire) luttent contre le froid et le manque de nourriture en hibernant (ce sont des endothermes hétérothermes saisonniers). On rencontre 3 grands types d'hibernants:

1° les hibernants saisonniers : ex. le Spermophile

En absence de tout stimulus extérieur, le cycle circannuel de l'hibernation du spermophile persiste et se reproduit de manière autonome avec toutefois une périodicité plus courte.

Il existe donc un rythme endogène de l'hibernation dont le siège pourrait être l'horloge interne siégeant dans l'hypothalamus (noyau supra-chiasmatic). Dans les conditions naturelles, ce rythme endogène est synchronisé par l'environnement dans lequel la photopériode apparaît comme l'élément déterminant.



Le spermophile
(D'après Wikipédia)

2• les hibernants obligatoires : ex. le Lérot

Entrant en léthargie à n'importe quel moment de l'année à partir du cours moment où la température ambiante diminue, grâce à une rythmicité endogène le prédisposant à l'hibernation pendant l'hiver.



Le lérot
(D'après Wikipédia)

3• les hibernants facultatifs : ex. le hamster doré

Dont l'entrée en léthargie est conditionnée par de nombreux facteurs (autres que la photopériode et température) : comportemental (accumulation de nourriture dans l'hibernaculum), physique (obscurité) et physiologique (régression des testicules, cause de l'hibernation chez les autres types d'hibernants).



Le hamster doré
(D'après Wikipédia)

Le noyau supra-chiasmatic joue un rôle majeur dans l'entrée en hibernation par :

- la constitution des réserves de graisses dans les tissus adipeux blanc et brun grâce à l'insuline,
- arrêt de la prise alimentaire grâce à la libération de molécules anorexigènes dans l'hypothalamus et inhibitrice des activités digestive et métabolique par les glucocorticoïdes.

b) Hypothermie et diminution du métabolisme basal face au jeûne

Chez les hibernants, la thermolyse devient supérieure à la thermogénèse et, très rapidement, la température corporelle diminue. Elle reste toutefois réglée car l'hypothalamus conserve ses capacités thermorégulatrices, mais la température est abaissée (Clos et Coupé 2001).

c) Résistance des structures cellulaires à l'hypothermie

Il est bien connu que les membranes plasmiques ont une fluidité thermo-dépendante. À basse température, elles sont dans l'état « gel » (forte interaction entre les acides gras des phospholipides), tandis qu'à haute température elles sont dans l'état « sol » (faible interaction). Pour éviter une « solidification » de la membrane sous l'effet d'une baisse de température, il suffit de modifier la composition lipidique de la membrane en augmentant la proportion d'acides gras insaturés (une ou plusieurs doubles liaisons), ce qui se traduit par une plus grande mobilité moléculaire des chaînes carbonées des acides gras et une plus faible interactivité (figure 3). Le raccourcissement des chaînes carbonées contribue également au maintien de cette fluidité. Les diverses observations faites sur les hibernants vont dans le sens d'une plus grande fluidité, sans exclure d'autres particularités (Clos et Coupé 2001).

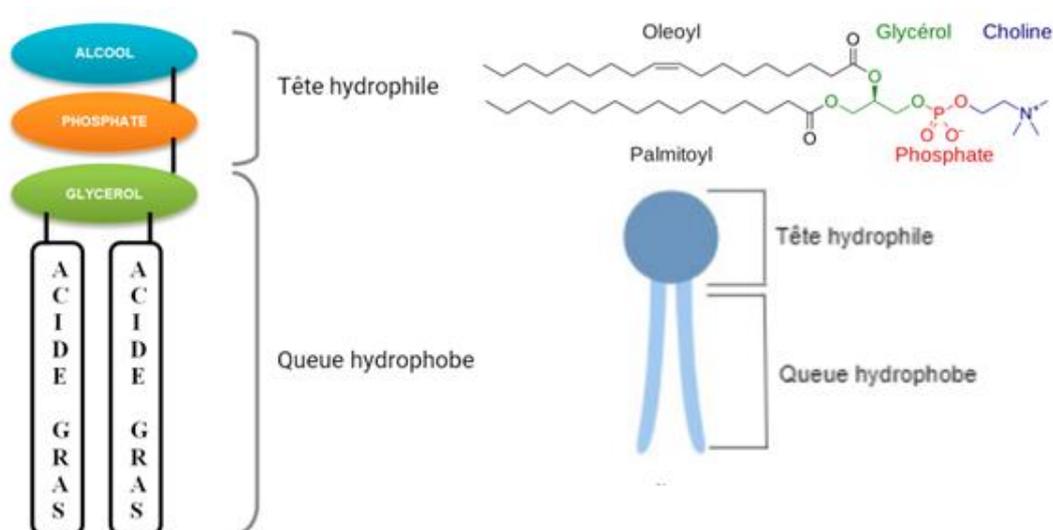


Figure 3. Représentations schématiques de la molécule d'un phosphoglycéride
(D'après Wikipédia)

3.2.2.2 l'estivation

À l'inverse de l'hibernation qui est une sorte de léthargie hivernale, l'estivation apparaît comme une léthargie estivale. Elle est pratiquée par quelques mammifères de régions très chaudes comme le spermophile de Colombie qui passe la partie la plus chaude de l'été endormi dans son terrier avec une température corporelle voisine de celle du milieu ambiant. Elle survient selon une rythmicité *circadienne* (heures les plus chauds de la journée) et *circannienne* (mois les plus chauds de l'année).

Outre la température, l'estivation des espèces sédentaire en zone tropicale est déterminée par la pluviométrie et la disponibilité en nourriture conditionnée par la progression du front intertropical humide vers le Nord, puis vers le sud et les migrations (par exemple, les Gnous). Lorsque la pluviométrie devient aléatoire (zone sahélienne), l'estivation peut durer une à plusieurs années. À la première goutte d'eau, les animaux reprennent leur vie d'origine et surtout la reproduction (**Clos et Coupé 2001**).

3.2.2.3 la torpeur

Lorsque la température extérieure diminue, différentes espèces de petites tailles, au métabolisme élevé, ne peuvent compenser leurs pertes caloriques. Elles entrent alors dans une phase dite de torpeur au cours de laquelle l'activité métabolique diminue largement. En même temps, la température corporelle peut descendre jusqu'à des valeurs proches de la température extérieure. La torpeur s'observe souvent sur une base journalière. Elle permet une économie d'énergie considérable. De nombreux animaux comme les Colibris et les Chauves-Souris, passent tous les jours de courtes périodes en état de torpeur avec une baisse de la température corporelle et du métabolisme, dans un état très voisin de l'hibernation, mais le phénomène ne dure que quelques heures au lieu de durer des semaines ou des mois (**Schmidt-Nielsen 1998**).

Les mécanismes impliqués dans les différentes phases de cet état restent à l'heure actuelle très mal connus.

Partie 2 : Le monde végétal

2. La thermorégulation chez les végétaux

2.1. Le Stress chez les végétaux

2.2 Différents types de Stress

On distingue les stress biotiques (causés par d'autres organismes) et les stress abiotiques (se présentant à chaque fois qu'il y a un excès ou un déficit dans l'environnement physique ou chimique de la plante). Le stress aussi bien biotique qu'abiotique, peut réduire la croissance et le développement de la plante, ainsi que les capacités reproductives de la plante (**Hopkins 2003**).

2.2.1 Stress biotiques

Ils sont nombreux et ont pour origine les virus, les organismes phytophages et les pathogènes.

2.2.2 Stress abiotiques

Parmi les conditions environnementales qui peuvent causer un stress abiotique, on distingue: les inondations, la sécheresse, les basses ou hautes températures, la salinité excessive des sols ou des eaux, la présence d'un minéral inadéquat dans le sol, cas des métaux lourds, l'excès de lumière qui stimule la photo-inhibition, le cas de faible éclaircissement, les produits oxydés formés à partir des réactions de pesticides.

La sécheresse, le froid et la salinité sont les stress les plus fréquents et les plus étudiés. Ils peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques et phénologiques (**Mâalem 2015**).

2.3 Réponses des plantes aux différents stress

Lorsqu'un stress arrive au niveau cellulaire, commence immédiatement la phase d'alarme qui débute par une déstabilisation d'un certain nombre de structures, en particulier membrane et protéines, et d'un certain nombre de fonctions, le catabolisme l'emporte sur l'anabolisme, puis la résistance s'organise, il apparaît très rapidement des processus de réparation, de restauration de l'état initial, c'est la réaction de récupération.

Si le facteur de stress continu la plante accentue ces processus de protection c'est la phase de résistance, il se produit une adaptation (figure 4). Cette phase peut être très longue. Mais si le facteur de stress, soit s'intensifie trop, soit continu trop longtemps on entre alors dans une phase d'épuisement avec apparition de gros dégâts (Shilpi et Narendra 2005).

Le stress peut déclencher plusieurs réponses à plusieurs niveaux de la plante comme suit :

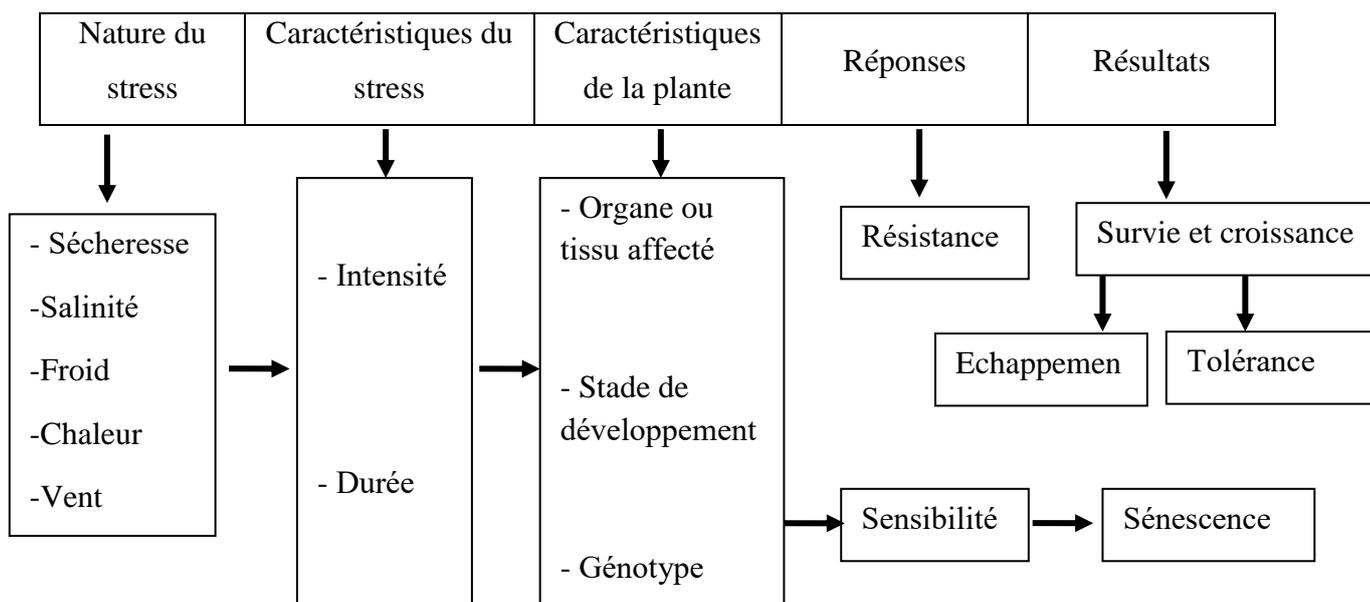


Figure 04. Facteurs affectant la réponse des plantes aux stress abiotiques (D'après Mâalem 2015).

Le Stress thermique chez les végétaux

Peu de plante survive à une température supérieure à 45°C, en revanche les tissus latents qui sont déshydratés (semence, bourgeon, pollen) supportent de températures bien plus élevés (Pollen Température >120°C avant la destruction).

2.4 Installation d'un état de stress hydrique

Certaines plantes, succulentes, sont adaptées à des conditions chaudes. Elles tolèrent des températures ambiantes de l'ordre de 60 à 65°C. Cette tolérance est basée sur le type photosynthétique qui ne transpire pas le jour. Leur adaptation repose sur le réémission des ondes IR (infra rouge). Chez d'autres plantes il y a des processus de régulation différents qui

repose essentiellement sur le refroidissement des feuilles via la transpiration stomatique. Pour ces plantes, quand les conditions environnementales induisent une réduction de l'ouverture des stomates, on observe une élévation thermique dans les feuilles (**Hopkins 2003**).

2.5 Impact d'un stress thermique sur une plante

2.5.1 Sur la photosynthèse et la respiration

Tous les deux sont inhibés par une augmentation de la température foliaire, mais avec des cinétiques très différentes. La photosynthèse est beaucoup plus sensible à ce stress que la respiration, d'autant plus que la respiration est tout d'abord stimulée avant d'être inhibée puisque la photosynthèse ne compense plus les pertes de carbone due à la respiration et photorespiration, donc les réserves carbonées diminuent (**Hopkins 2003**).

2.5.2 Sur l'intégrité membranaire

L'augmentation de la température foliaire accentue la fluidité des membranes d'où une perte de fonctions physiologiques liés à ces membranes (Fonction du photosystème et de transport d'électron dans les chloroplastes et les mitochondries). Pour certaines plantes, l'acclimatation à de fortes températures est associée à une accentuation des saturations des acides gras des lipides membranaires, aboutissant à une augmentation de la fluidité membranaire (**Hopkins 2003**).

2.5.3 Implication des protéines HSP dans la tolérance au stress thermique (résistance)

Les Heat Shock Protein, une partie sont synthétisée en réponse à des températures élevées ou à des chocs thermiques, et aide les cellules à supporter le stress. C'est une réponse ubiquitaire (Animaux, Végétaux, Micro-organismes). Quand la plante passe de 25°C à plus de 32°C, on observe la synthèse d'ARNm codant des HSP alors que la production de protéines communes est stoppée.

Il a été démontré *in vitro* que les protéines associées aux HSP montrent une forte stabilité à la chaleur ainsi qu'une accumulation de HSP dans les organes déshydratés surtout graine et bourgeon (**Hopkins 2003**).

2.6 Comment les végétaux résistent-ils à la sécheresse ?

Dans la région méditerranéenne, les plantes souffrent de la sécheresse pendant une grande partie de l'année et particulièrement pendant la saison estivale, caractérisée par une évaporation intense et de faibles précipitations. Pour franchir cette mauvaise saison, trois stratégies sont adoptées :

1) certaines plantes ont un cycle végétatif très court coïncidant avec les périodes où le sol est humide. Comme leur durée de vie est courte, ces plantes temporaires sont appelées pour cette raison des *éphémérophytes*.

2) quelques espèces peuvent subir une déshydratation importante de leur cytoplasme et retrouver dès les premières pluies une vie et une croissance normales. On les qualifie pour cela de plantes *reviviscentes*.

3) d'autres végétaux ont un appareil végétatif qui présente des adaptations morphologiques anatomiques et physiologiques leur permettant de résister à l'aridité du milieu : ce sont les *xérophytes*. On en distingue 2 catégories : les *sclérophytes* comme le Thym (figure 5) et les *plantes grasses* (succulentes qui font des réserves d'eau).

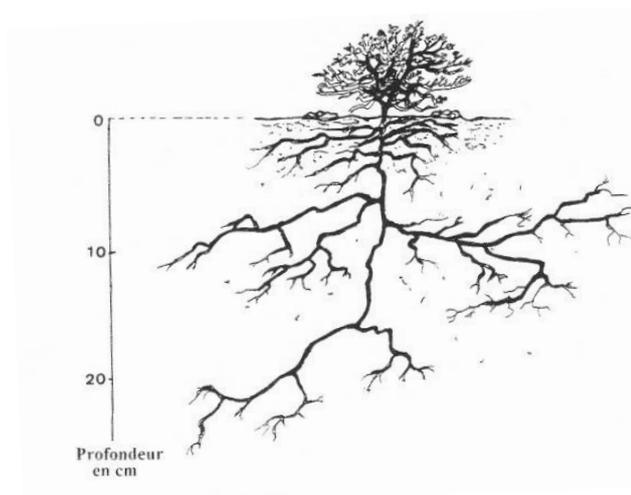


Figure 5. Système racinaire du Thym (D'après Wikipédia)

- Dispositifs d'adaptation contre la sécheresse

- Un système racinaire vertical et profond très étendu portant de nombreux poils absorbants. Cet appareil peut atteindre un volume plusieurs fois supérieur à celui des parties aériennes de la plante (les racines de la luzerne peuvent atteindre plusieurs mètres).

- À ce système s'ajoute un système horizontal et superficiel de racines pouvant absorber rapidement la moindre eau de pluie.

- la diminution de la perte d'eau par un système foliaire spécifique : les feuilles sont de petite taille (Thym et Romarin), en forme d'aiguilles comme chez l'Astragale, la Bruyère ou l'Asperge, rares comme chez l'Ajonc (figure 6) ou inexistantes comme chez l'Aphyllanthe.

- Tous ces végétaux possèdent un épiderme fortement cutinisé et souvent revêtu d'une couche de cire comme l'Olivier, l'Arbousier, le Chêne vert, le Pistachier...

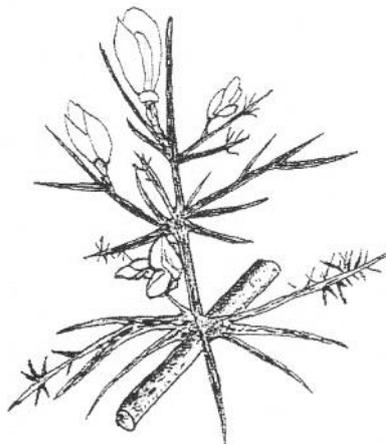


Figure 6. Fragment de tige d'Ajonc (D'après Wikipédia)

- Les stomates sont peu nombreux et la présence de glandes épidermiques qui sécrètent des essences volatiles dont l'évaporation produit un refroidissement ralentissant la transpiration. Exemple : les Labiées.

- La faculté pour les feuilles de se replier lorsque l'air est sec

- Les formes en coussinet ou en touffes, cela contribue à créer, sous ce feutrage, des conditions hygrométriques et thermiques particulières par rapport au climat local. Exemple : l'Astragale.

2.7 Comment les végétaux résistent-ils au froid ?

Aux basses températures, l'eau gèle et ne peut donc pas être absorbée. De plus, l'eau présente dans les plantes est un danger pour celles-ci quand il fait froid. En gelant, elle se transforme en glace qui augmente de volume et dégrade les tissus dont les cellules éclatent.

Pour survivre, les végétaux doivent donc, soit

- ✓ se débarrasser des organes aériens qui contiennent de l'eau,
- ✓ protéger au maximum les tissus contenant de l'eau par des mécanismes d'isolation.

- Dispositifs d'adaptation contre le froid

Sont pour la plupart visibles extérieurement sur les feuilles, les bourgeons, les tiges et les racines.

Les feuilles

On trouve les arbres qui perdent leurs feuilles et d'autres qui au contraire les gardent.

- ✓ La majeure partie des Angiospermes perdent leurs feuilles en automne. Ce sont les *caducifoliés* ou arbres à feuilles caduques. La chute des feuilles n'entraîne aucune perte pour l'arbre qui cicatrise le point d'attache de la feuille par un dépôt de liège. Les nouvelles feuilles ne se reformeront qu'avec les beaux jours au printemps.
- ✓ La plus grande partie des résineux (Gymnospermes) et quelques essences d'Angiospermes comme le Houx gardent leurs feuilles pendant l'hiver. Ce sont les *sempervirentes* ou arbres à feuilles persistantes.

Pour certains végétaux, la taille des feuilles est très réduite, c'est le cas des aiguilles de résineux en plus une épaisse cuticule (substance imperméable) isolant les tissus protège la feuille contre le gel.

Les bourgeons

Ces organes, souvent minuscules, renferment tout ce qui permettra à l'arbre de poursuivre son développement après l'hiver (futur tige, futur fleurs). Ils assurent une protection de la future pousse de l'extérieur par d'épaisses écailles recouvertes de propolis, une cire imperméable et à l'intérieur par un feutrage de poils formant une sorte de duvet.

Les tiges

Comme les feuilles possèdent une cuticule imperméable. Mais de plus, élabore une écorce isolante à savoir le liège, tissu imperméable de cellules inertes. C'est ce qui vaut au Chêne liège d'être exploité pour cette précieuse qualité.

Les racines

Beaucoup moins menacées que les tiges car elles sont enfouies plus ou moins profondément dans le sol.

Le résultat de ces adaptations morphologiques conduit évidemment à une raréfaction des liquides circulants dans les plantes ce qui évite la formation de cristaux de glace. Ainsi les plantes, évitent la mort en entrant en vie ralentie, c'est-à-dire en dormance.

Chapitre 2. Les réponses de l'organisme aux contraintes hydriques

Partie 1 : Le monde végétale

1. Influence de l'eau sur les végétaux

La matière vivante étant en grande partie constituée d'eau, les plantes ont un fort besoin en cet élément. Si l'eau est en quantité insuffisante, le végétal flétrit et ne se développe plus, les ions ne pouvant plus être absorbés. Il intervient dans la plante où la quantité d'eau transpirée se trouve supérieure à celle absorbée. Cependant, un excès d'eau est tout aussi néfaste puisqu'il rend le milieu :

- asphyxiant, accélérant son acidification, les propriétés biologiques du sol sont altérées, il devient impropre à l'activité des bactéries minéralisatrices.
- plus froid, la levée des grains est plus longue et plus tardive.
- favorable au développement des maladies cryptogamiques (comme la fusariose).

Certaines plantes ne poussent qu'en milieu humide, ce sont des *hygrophytes* qui ont besoin de beaucoup d'eau pour rester turgescents. D'autres espèces en revanche ne se trouvent qu'en milieu sec : ce sont des *xérophytes* plantes peu exigeantes en eau (Romarin, Lavandes). En fait la plupart des végétaux sont des *mésophytes* (Hopkins 2003).

2. Le Stress Hydrique chez les végétaux

Une plante est non seulement constituée d'environ 70 à 85% d'eau mais elle doit renouveler plusieurs dizaines de fois le volume d'eau qu'elle contient chaque jour. Ces besoins considérables sont liés à la transpiration qui est le moteur principal des mouvements d'eau pour la plante.

Deux situations extrêmes interviennent plus aux moins fréquemment et régulièrement dans la vie d'une plante. On peut soit ne pas avoir assez d'eau (stress de la sécheresse) soit en avoir trop (stress d'inondation).

3. Réponses des végétaux au stress hydrique

- une réduction de la surface foliaire et du nombre de feuilles.
- perte de toutes les feuilles pendant la sécheresse et récupération dès qu'il y a de l'eau en abondance (selon les espèces).
- une variation de la distribution des produits photosynthétiques entre les feuilles sources et les organes cibles surtout les racines, donc une augmentation de la croissance racinaire avec un enracinement plus profond.
- la fermeture des stomates pour minimiser les pertes d'eau.

4. Mécanismes d'adaptation à la contrainte hydrique

Dans les zones arides, les plantes ont développé des mécanismes de régulation assurant leur survie, en général aux dépens de la productivité. Ces mécanismes sont de nature différente chez les plantes cultivées des régions tempérées qui ont été sélectionnées pour leur productivité. Deux stratégies sont adoptées : la première consiste à « éviter » tout stress hydrique et la deuxième la capacité à le « tolérer » (Tableau 1 et figure 3).

4.1 Eviter la contrainte hydrique

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive (Echappement). L'esquive permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adaptation de son cycle de culture à la longueur de la saison des pluies. Le développement phénologique rapide avec une floraison précoce, permet à la plante d'éviter les périodes sèches. La deuxième façon d'éviter la sécheresse est la capacité de la plante à maintenir un état hydrique satisfaisant. La stratégie de l'évitement est principalement liée à

- ✓ la réduction de la transpiration principalement liée à la fermeture des stomates et la réduction de la surface foliaire,
- ✓ une optimisation de l'absorption d'eau par les racines, et
- ✓ une diminution des surfaces d'évaporation.

Par exemple chez l'arganier, en période de forte sécheresse, il perd complètement son feuillage; cet état peut durer quelques années. Les feuilles réapparaissent peu après le retour des pluies (Clos et Coupé 2001).

4.2 Tolérer la contrainte hydrique

La tolérance est la stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique. Le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates de maintenir le volume chloroplastique et de réduire le flétrissement foliaire. Cette aptitude confère à la plante un fonctionnement prolongé de la photosynthèse (Clos et Coupé 2001).

Tableau 1. Exemples d'Adaptations anatomiques et morphologiques de végétaux Xérophytes.

Mécanismes	Adaptations	Exemple
Limitation de la perte d'eau	Cuticule séreuse	<i>Opuntia</i> (1)
	Stomates : nombre réduit	<i>Opuntia</i> (1)
	Stomates engouties	<i>Pinus</i> (2)
	Stomate ouvert la nuit	<i>Carpobrotus edulis</i> (3) (Croc de sorcière)
	Duvet à la surface	<i>Sempervivum arachnoideum</i> (4) (Joubarbe à toile d'araignée)
	Feuilles incurvées	<i>Ammophila</i> (Ammophile) (5)
Stockage de l'eau	Feuille succulente	<i>Bryophyllum</i> (6)
	Tubercule charnue	<i>Raphionacme</i> (7)
	Tige succulente	<i>Caulanthus inflatus</i> (8)
Prise de l'eau	Système racinaire profond	<i>Acacia</i> (9)
	Directement à la nappe phréatique	<i>Nerium oleander</i> (10) Laurier rose
	Système racinaire étendu peu profond	<i>Nerium oleander</i> (10) Laurier rose
	Absorption de l'humidité de l'air	<i>Tillandsia</i> (11)



(1)



(2)



(3)



(4)



(5)



(6)



(7)



(8)



(9)

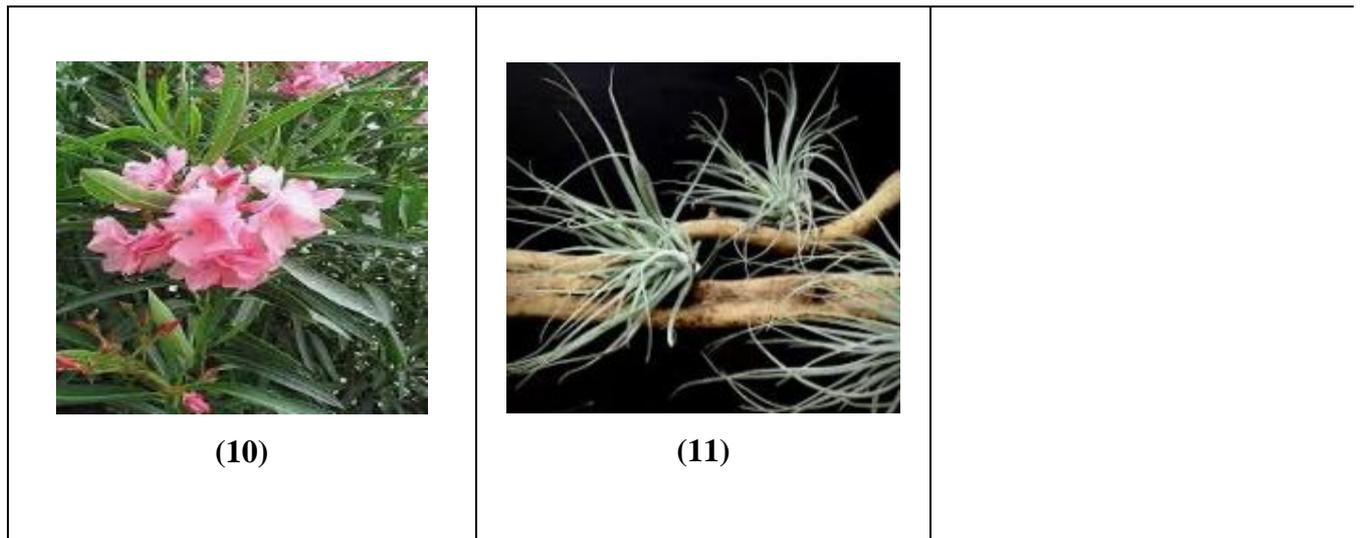


Figure 7. Photos des plantes xérophytes citées dans le tableau 1
(D'après Wikipédia).

Partie 2 : Le monde animal

5. Le Stress Hydrique chez les animaux

5.1. Les Mammifères

Le dromadaire peut fabriquer de l'eau par oxydation des graisses de sa bosse. Il peut aussi réduire son excrétion urinaire à 5 L par jour. Lorsqu'il mange des végétaux verts il peut rester 60 jours sans boire et, en été, il peut subsister trois semaines en mangeant uniquement des végétaux secs (figure 8). Deux particularités physiologiques lui permettent de rester sans boire. Il peut arrêter sa transpiration et supporter une élévation de sa température interne de 6,2 °C, ce qui lui permet d'économiser 5 L d'eau par jour. Il peut aussi perdre une quantité d'eau égale à 30% de son poids, alors que les autres Mammifères ne supportent pas une perte de 20 %. Quand il a de l'eau à sa disposition le dromadaire se réhydrate rapidement, ce que les autres Mammifères ne peuvent pas faire (**Schmidt-Nielsen 1998**).

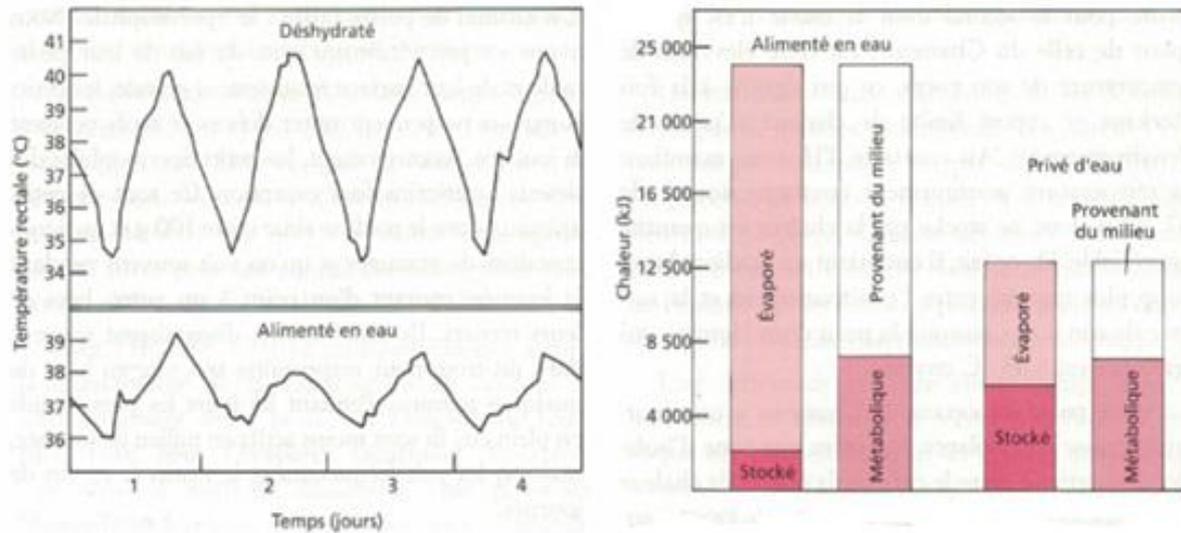


Figure 8. Les variations thermiques journalières et le changement de température chez un Chameau privé d'eau et un Chameau alimenté en eau (**Schmidt-Nielsen 1998**).

Chez certaines antilopes comme l'oryx qui survit au sud du Sahara dans un désert sec et chaud, il existe un réseau artériel carotidien situé sous le cerveau qui permet des échanges de chaleur, grâce à un contre-courant, entre le sang «chaud» venu du cœur et le sang «froid» qui a circulé dans les sinus nasaux irriguant le cerveau (figure 9). Ce système permet de maintenir le cerveau à une température légèrement inférieure à celle du corps. Exposé à une température de 40 °C le jour et de 22 °C la nuit, l'oryx a une température corporelle qui peut varier de plus de 6°C (de 35,7 à 42,1 °C) quand il est hydraté et qui peut dépasser 45°C pendant 8 heures quand il est déshydraté. La température de 42 °C est létale pour beaucoup de Mammifères (**Schmidt-Nielsen 1998**).

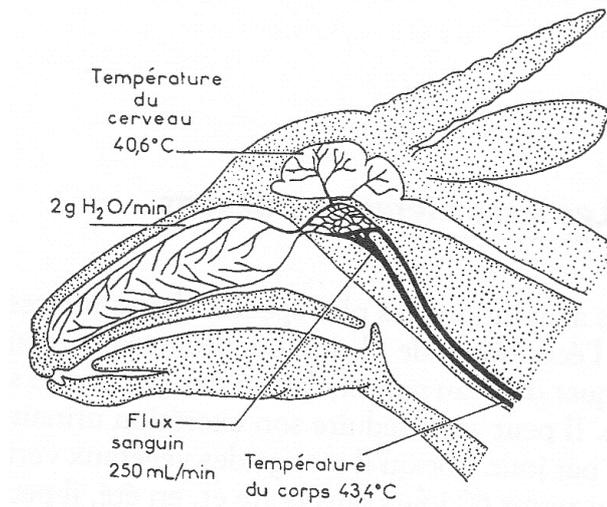


Figure 9. Représentation schématique de la circulation sanguine dans la tête de l'antilope Oryx (D'après Wikipédia).

5.2. Les insectes

Les insectes sont nombreux dans les déserts malgré les conditions de vie défavorables. Ils montrent des adaptations souvent remarquables.

Les Coléoptères de la famille des Ténébrionidés sont un élément caractéristique des déserts par leur grand nombre d'espèces. Ils montrent des adaptations remarquables permettant l'économie de l'eau et la protection contre les températures élevées. L'imperméabilité du tégument est assurée par la présence d'une importante couche de cire dans l'épicuticule (figure 6). Plusieurs espèces de Ténébrionidés peuvent même sécréter une couche de cire supplémentaire de couleur blanchâtre qui se dépose sur le tégument et qui contribue à réduire les pertes en eau ainsi que l'échauffement grâce au pouvoir réfléchissant de la cire vis-à-vis du rayonnement solaire. Cette couche de cire est renouvelable et disparaît lorsque l'humidité du milieu est élevée. Les stigmates abdominaux ne s'ouvrent pas directement à l'air libre mais dans un milieu tamponné, la cavité sous-élytrale dans laquelle l'humidité relative est supérieure à celle de l'air. Les fèces subissent une déshydratation poussée grâce à une structure particulière des tubes de Malpighi, le *cryptonéphridisme* (Beaumont & Cassier 1997).

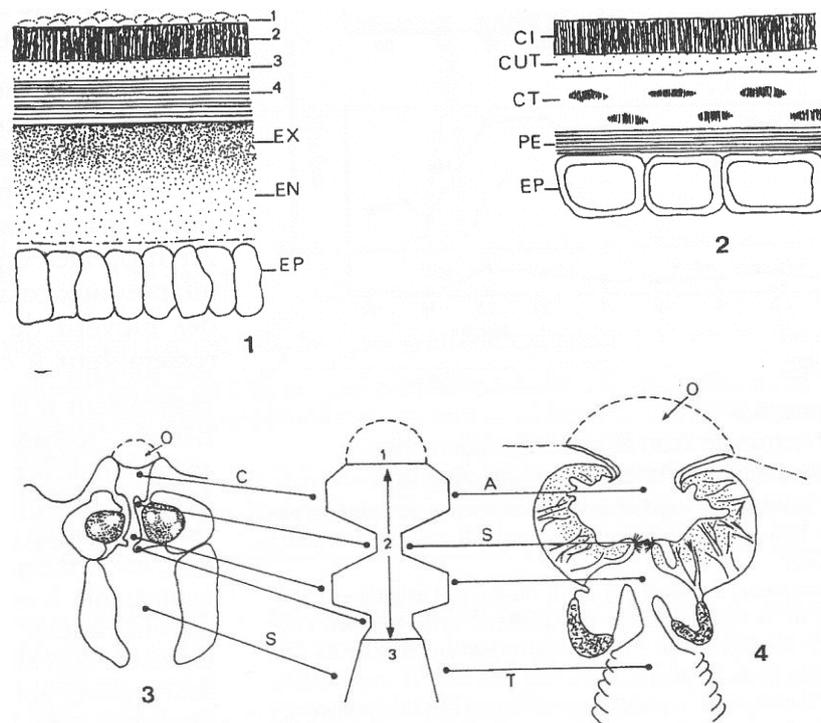


Figure 10. Des structures semblables permettant l'économie de l'eau chez les végétaux et les insectes (**D'après Beaumont & Cassier 1997 ; Wikipédia**).

1 : Le tégument des insectes comprend trois couches distinctes. L'endocuticule (EN) formée de lamelles de protéines et de chitine. L'exocuticule (EX) dans laquelle les protéines sont durcies par le tannage sous l'action de quinones. L'épicuticule, structure qui ne représente pas plus de 5 % de l'épaisseur du tégument mais qui comprend 4 couches : le ciment (1) ; une couche de lipides (2) ; la cuticuline (3) qui supporte la couche de lipides ; une couche de protéines (4) dense et homogène.

2 : Cuticule d'une plante. On distingue de l'intérieur vers l'extérieur la couche de cellules épidermiques (EP), une couche de pectine (PE), une couche cutinisée englobant des lentilles de cire (CT), une cuticule (CUT) et une couche de cires épicuticulaires (CI).

3 : Coupe schématique du stomate d'un végétal. O : Orifice du stomate ; C : Cavité sous-stomatale externe ; S : Cavité sous-stomatale interne.

4 : Coupe schématique du stigmate d'un insecte. O : Orifice du stigmate ; A : Atrium ; S : Rétrécissement conduisant au sous-atrimum ; T : Trachée.

Au milieu, entre **3** et **4**, schéma montrant l'identité de structure entre le stomate et le stigmate avec les variations de diamètre correspondant à des zones où la diffusion de la vapeur d'eau est réduite.

Chapitre 3. Les réponses de l'organisme au stress salin (L'osmorégulation)

Introduction

Tout processus vital nécessite un milieu aqueux et les cellules n'ont une activité métabolique normale qu'en présence d'eau. Par ailleurs, les substances dissoutes dans l'eau, et en particulier les ions, exercent dans leur ensemble, un potentiel osmotique non négligeable. Le maintien d'un milieu intérieur compatible avec la vie cellulaire nécessite donc le maintien d'un équilibre hydrominéral.

L'ensemble des processus physiologiques assurant la régulation du potentiel hydrique (et osmotique) du milieu intérieur des organismes constitue l'osmorégulation (**Beaumont et al. 2000**).

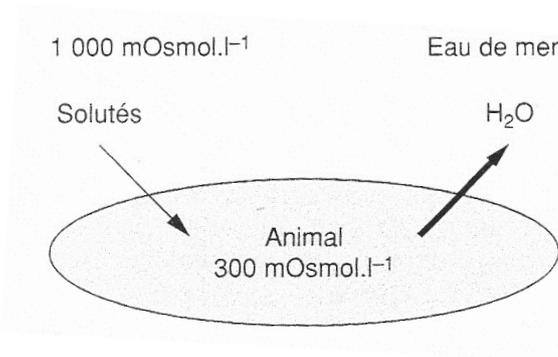
Partie 1. L'osmorégulation chez les animaux

En termes d'équilibre hydrominéral, les animaux sont confrontés à des milieux très différents, que l'on peut classer en trois grandes catégories :

- ✓ le milieu aqueux marin
- ✓ le milieu d'eau douce
- ✓ le milieu terrestre

1. Caractéristiques des différents milieux

Le milieu marin est généralement plus concentré que le milieu intérieur des organismes, lesquels ont donc tendance à perdre de l'eau et à gagner des sels. À l'opposé, l'eau douce est un milieu dans lequel les animaux tendent à perdre des sels et à s'hydrater. En milieu terrestre, l'eau ayant généralement tendance à s'évaporer, donc provoque une déshydratation de l'organisme. Les processus physiologiques osmorégulateurs sont donc très différents selon le milieu dans lequel vit l'animal (**Beaumont et al. 2000**).



Pour les Vertébrés, la pression osmotique du milieu intérieur est d'environ 300 mOsm.l⁻¹ (*milieu hypotonique*). Celle de la mer est de 1 000 mOsm.l⁻¹ (*milieu hypertonique*) et est due aux ions Na⁺, Cl⁻, Mg²⁺, SO₄²⁻, Ca²⁺, K⁺ (Figure 7).

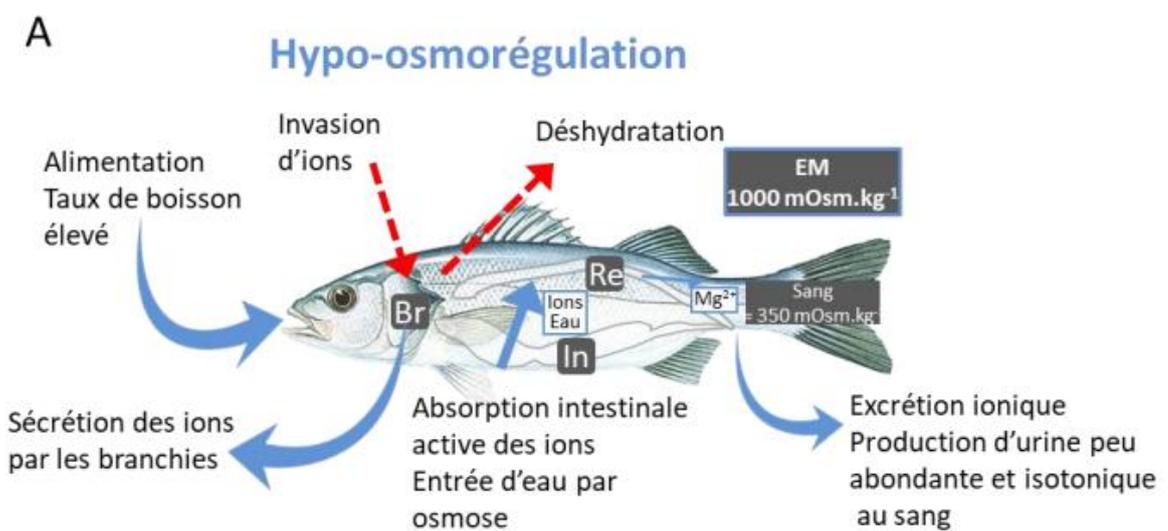
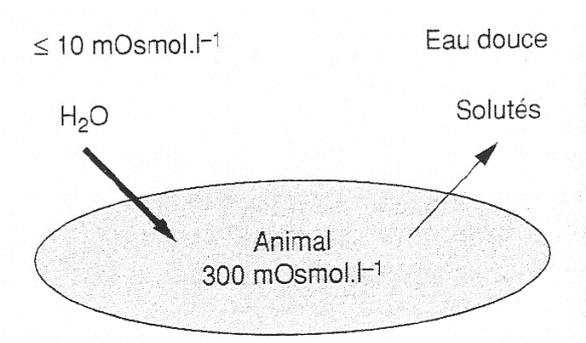


Figure 11. Osmorégulation en eau de mer (D'après Blondeau-Bidet 2020).

Les invertébrés marins sont souvent en équilibre osmotique avec l'eau de mer, il n'existe donc pas ou peu de régulation du milieu intérieur.



L'osmolarité de l'eau est de 0,1 à 10 mOsm.l⁻¹, donc très inférieure à celle des êtres vivants qui est de 300 mOsm.l⁻¹. L'eau a tendance à envahir les animaux qui perdent à l'inverse des solutés (Figure 8).

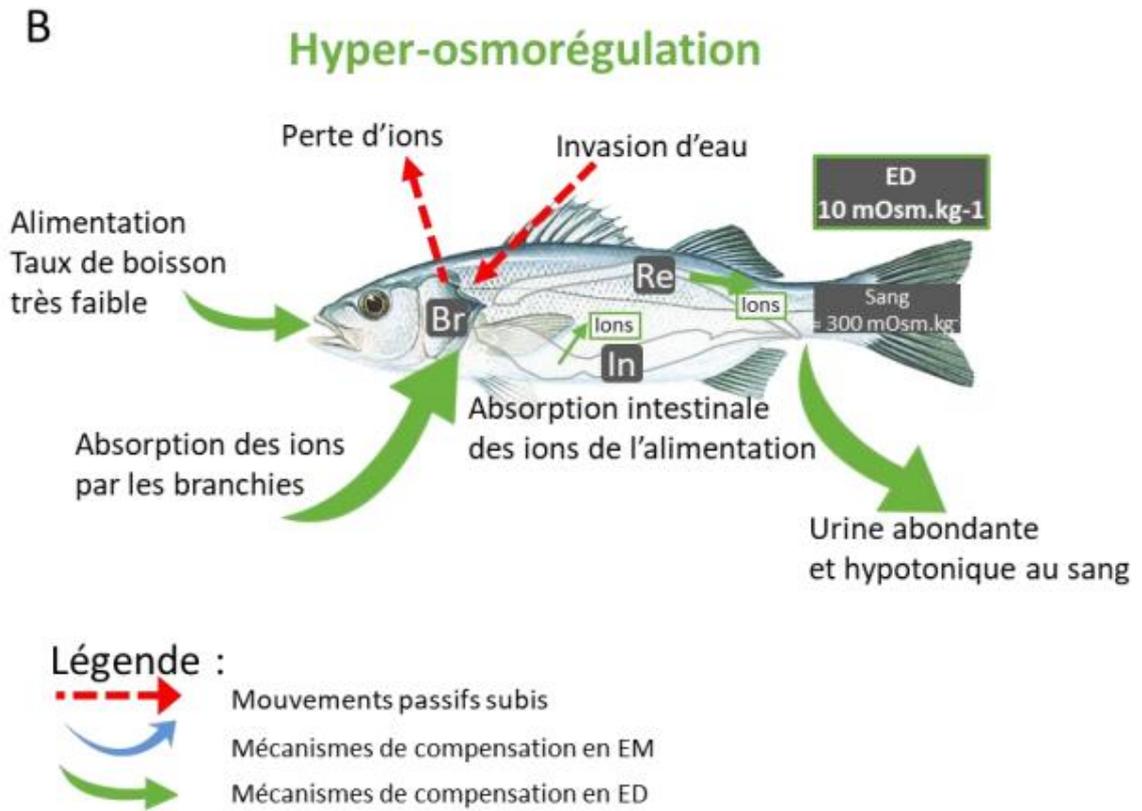


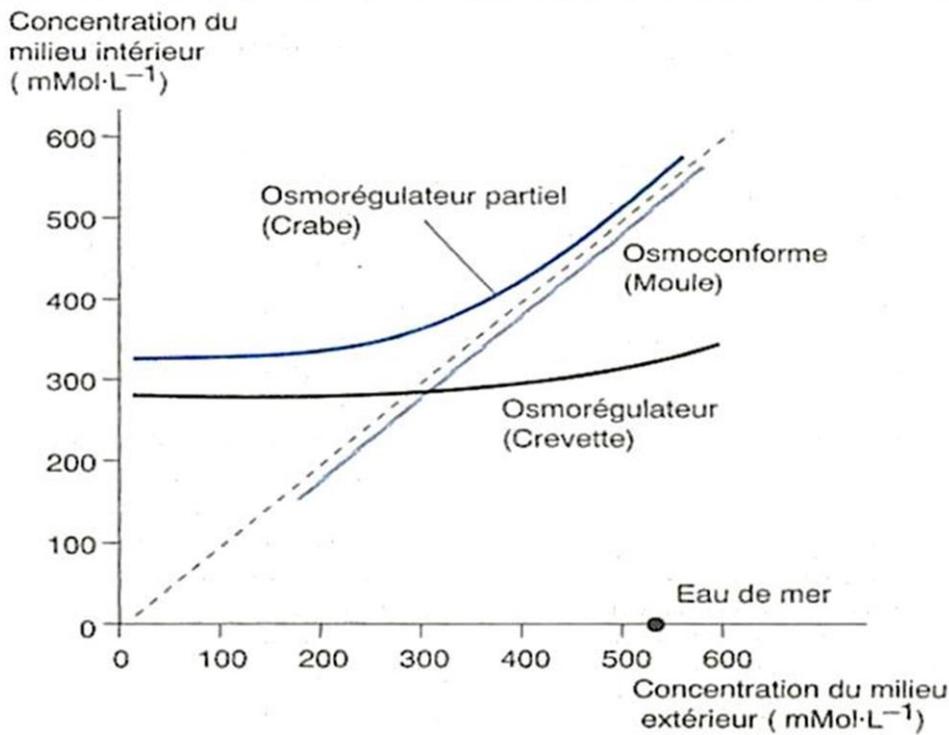
Figure 12. Osmorégulation en eau douce (D'après Blondeau-Bidet 2020).

2. Les réactions des organismes à une variation de la pression osmotique du milieu

Les conditions osmotiques des milieux aquatiques ne sont pas nécessairement constantes. Certains animaux sont qualifiés de

- ✓ *Sténohalins* : ne supportent que de faibles variations de salinité du milieu dans lequel ils vivent. Ils ne pourront donc survivre dans des milieux à concentration saline variable (comme les zones d'estuaire).
- ✓ *Euryhalins* : supportent des variations plus ou moins importantes du potentiel osmotique du milieu, ce qui leur permet de vivre dans ces mêmes milieux.

Certains invertébrés marins ont un potentiel osmotique interne identique à celui du milieu extérieur ils sont dits *iso-osmotiques*. D'autres, ont un potentiel osmotique interne qui suit celui du milieu extérieur lorsqu'il varie ; ce sont les *osmoconformes*. À l'opposé, d'autres gardent un potentiel osmotique interne constant, et sont dits *osmorégulateurs* (figure 9). De nombreux animaux sont osmorégulateurs dans certaines limites et plus ou moins osmoconformes en dehors de celles-ci (**Beaumont et al. 2000**).



Crabe



Moule



Crevette

Figure 13. Les trois principaux comportements des animaux face aux variations du potentiel osmotique du milieu extérieur (**D'après Beaumont et al. 2000**).

3. L'osmorégulation dans les principaux milieux

3.1. L'osmorégulation en milieu marin

3.1.1 Les invertébrés

En règle générale, les invertébrés aquatiques marins sont en équilibre osmotique avec l'eau de mer et les concentrations de leurs fluides corporels en Na^+ , Cl^- , Mg^{2+} et K^+ sont proches des concentrations de l'eau de mer dans laquelle ils vivent. Parmi ces invertébrés nombre d'entre eux sont osmoconformes, ce qui ne nécessite pas de mécanismes osmorégulateurs particuliers. Cependant, il faut noter qu'un animal ne peut être osmoconforme qu'à la condition de présenter une certaine tolérance osmotique cellulaire (Clos et Coupé 2001).

3.1.2 Les poissons

Chez les Vertébrés, le milieu intérieur est très différent du milieu marin, ces organismes ont donc une forte tendance à perdre de l'eau et à gagner des sels.

a) Les Raies et les Requins (Sélaciens)

Ils restent en équilibre osmotique en ajoutant, dans leurs liquides intérieurs de grandes quantités de composés organiques essentiellement de l'urée (l'urée est réabsorbée par le rein au lieu d'être sécrétée), ainsi la concentration osmotique totale du sang est égale ou légèrement supérieure à celle de l'eau de mer. La concentration sanguine en urée chez les sélaciens est 100 fois plus élevée que les mammifères (Beaumont et al. 2000).

Les concentrations de 300 à 400 mOsmol.l⁻¹ ainsi obtenues seraient toxiques pour d'autres espèces. Pour les Raies et les Requins, les ions Na^+ et Cl^- entrent dans l'animal par les branchies, le tube digestif et doivent être éliminés :

- ✓ par une glande rectale dont le produit de
- ✓ sécrétion est hypertonique par rapport à la mer ;
- ✓ par le rein ;
- ✓ par les branchies.



Raie (D'après Wikipédia)

b) Les poissons osseux (Téléostéens)

Un Téléostéen marin est osmotiquement plus dilué que l'eau dans laquelle il vit. À cause de la forte concentration du milieu extérieur, le Poisson perd constamment de l'eau principalement par sa surface branchiale; il en perd aussi dans l'urine. Il faut compenser par l'absorption de beaucoup d'eau de mer, ceci est équivalent, selon les espèces, à l'absorption de 5 à 33 l d'eau par jour pour un homme de 70 kg.

Parmi les ions ingérés, le sodium et le chlorure sont absorbés au niveau de l'intestin et éliminés par les branchies grâce à un transport actif ; le magnésium et le sulfate sont excrétés par le rein (**Beaumont et al. 2000**).



Poisson osseux (D'après Wikipédia)

Plusieurs osmodétecteurs reconnaissent les changements de salinité et activent un réseau de signalisation, qui à son tour amplifie et régule les mécanismes effecteurs responsables de l'acclimatation suite aux variations de salinité environnementale (Figure 10).

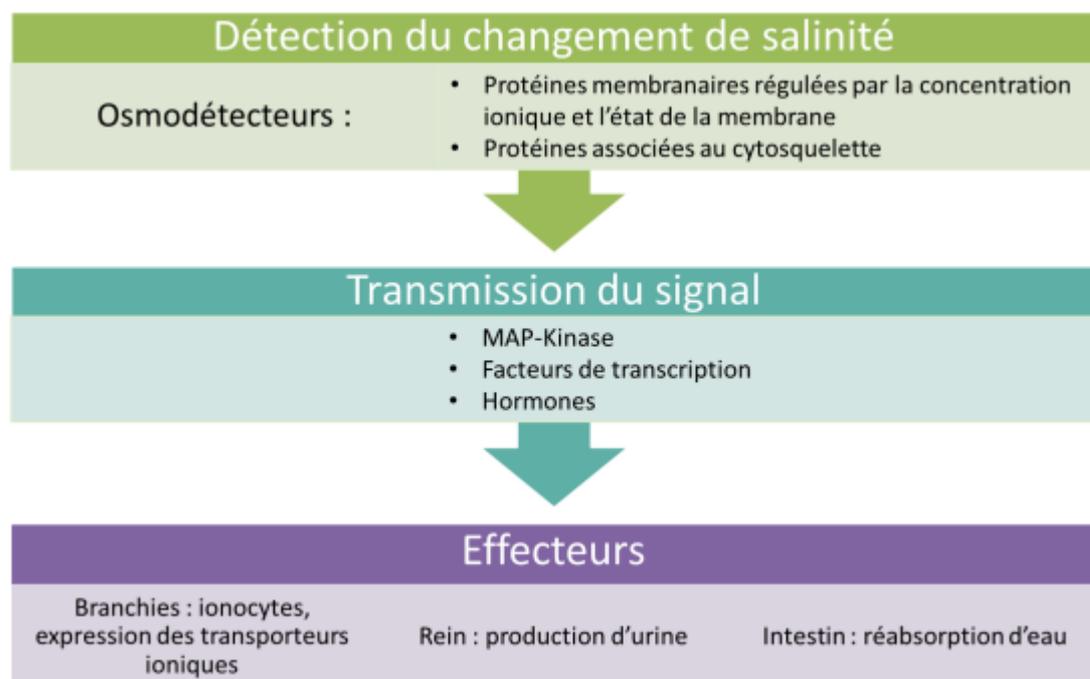


Figure 14. Osmodétection chez les poissons (D'après Blondeau-Bidet 2020).

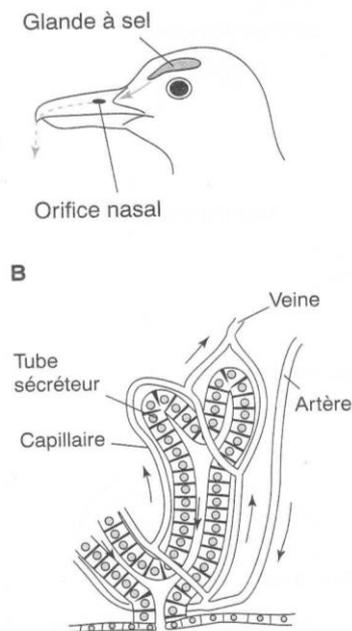
3.1.3. Autres adaptations

Certains vertébrés aériens montrent aussi une adaptation au milieu marin. En l'absence de branchies, les pertes d'eau se font par l'urine et par la respiration. Mais ils consomment aussi des sels par les aliments et par l'eau de mer qui est leur boisson.

Ces sels doivent être éliminés :

- par des glandes à sel pour les Reptiles et Oiseaux marins (Tortues de mer, Albatros, Pingouins, Manchots...) (Figure 15, 16);

- par l'urine très concentrée chez les Cétacés (Baleine, Dauphins) ou d'autres groupes (Phoques, Morse...).



L'excrétion de sels est réalisée essentiellement par des glandes à sel nasales. Ces glandes occupent généralement des dépressions superficielles du crâne, au-dessus des yeux. Les sels sécrétés passent à travers le bec et se vide dans les narines grâce à des pompes Na^+/K^+ abondantes, localisées dans la membrane basale des cellules épithéliales (Figure 15).

Figure 15. Structure d'une glande nasale (Beaumont et *al.* 2000).

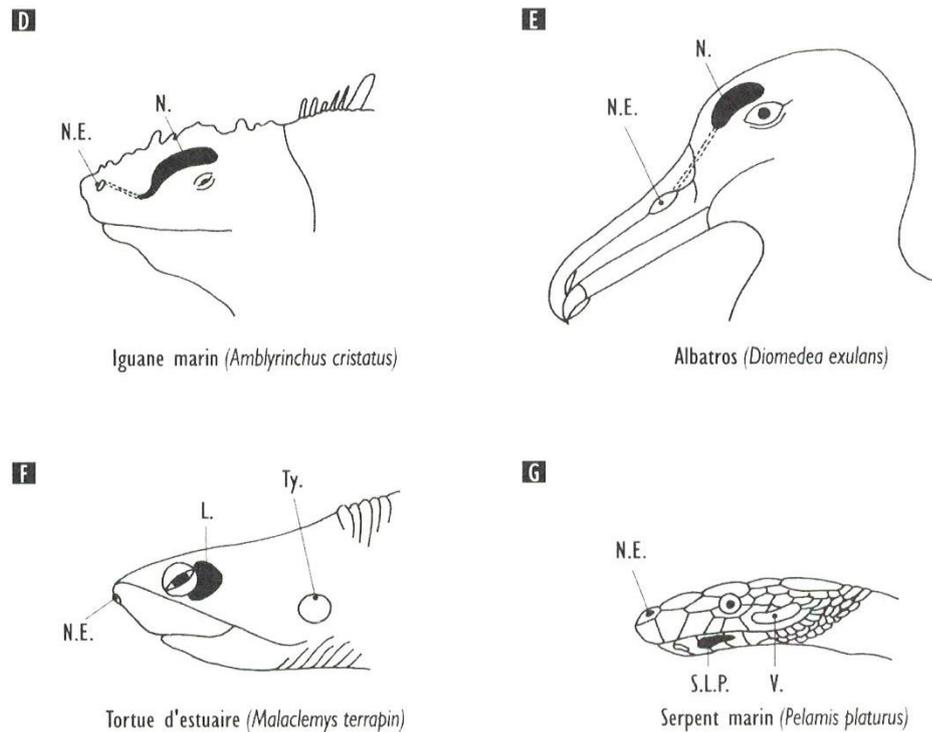


Figure 16. Glande nasale chez quelques vertébrés
(D'après Beaumont et al. 2000)

3.2. L'osmorégulation en eau douce

Les contraintes osmotiques du milieu aquatique d'eau douce sont schématiquement opposées à celles du milieu marin. Les animaux doivent à la fois éviter une entrée d'eau provoquée par le gradient osmotique et faire face à la perte de sels. Pour cela plusieurs stratégies sont adoptées :

- ✓ La pénétration de l'eau peut être partiellement compensée par excrétion de l'eau excédentaire, ce que réalise le rein des vertébrés en produisant une urine très diluée ;
- ✓ Ces animaux possèdent un tégument relativement imperméable à l'eau et boivent peu, ce qui limite les entrées d'eau ;
- ✓ La concentration plasmatique des sels utiles, KCl , $NaCl$, $CaCl_2$ et $MgCl_2$, est maintenue constante essentiellement par réabsorption de l'urine primitive. Néanmoins, une partie des sels est entraînée par le flux urinaire et éliminée. Les sels perdus sont remplacés par la nourriture ingérée et par transport actif au niveau des branchies chez les *Poissons* ou de la peau chez les *Amphibiens*.

- ✓ Chez les *Crustacés*, ce sont les branchies qui transportent activement les ions du milieu extérieur au liquide extracellulaire.
- ✓ Chez les *insectes* aquatiques, c'est dans le tube digestif, le rectum et les papilles anales que se font les absorptions actives de Na^+ , K^+ , Cl^- .

3.3. Les espèces migratrices

Chez les espèces migratrices, telles que le Saumon ou l'Anguille, qui passent alternativement de l'eau douce à l'eau de mer, le sens du transport des sels à travers l'épithélium branchial change en fonction de la salinité du milieu. Les sels sont ainsi activement récupérés dans l'eau douce tandis qu'ils sont activement sécrétés dans l'eau salée. Cette adaptation physiologique s'accompagne de changements dans la morphologie et le nombre des cellules à chlorures.

Chez le Saumon, ces changements sont contrôlés par une sécrétion accrue de *cortisol* lors du passage en eau de mer et de *prolactine* lors de l'entrée en eau douce (figure 17).

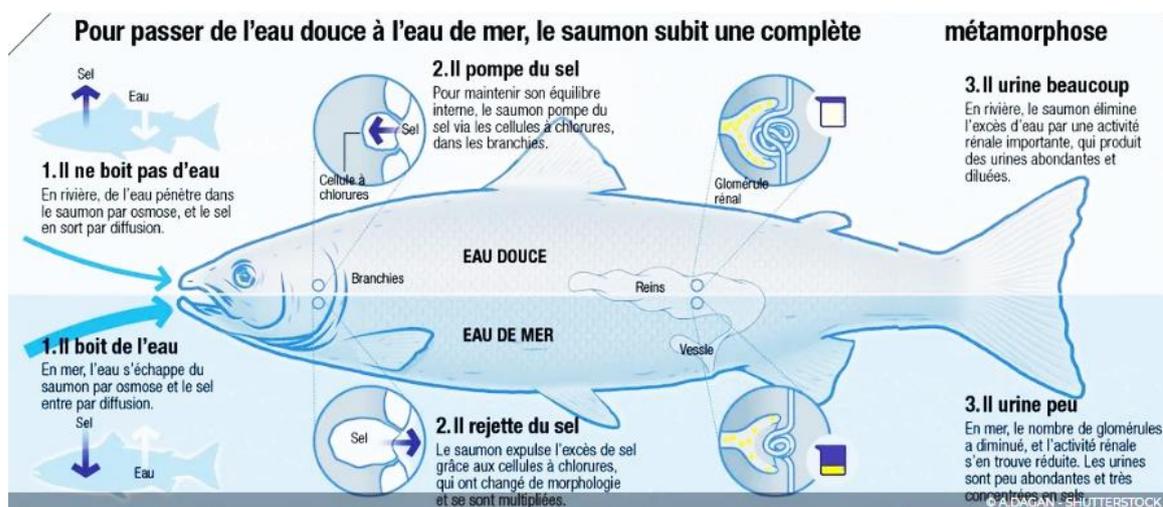


Figure 17. Adaptation du Saumon entre l'eau de mer et l'eau douce

(D'après Blondeau-Bidet 2020).

3.4. L'osmorégulation en milieu aérien

Le milieu aérien est, au plan de l'équilibre hydrominéral, un milieu dans lequel les animaux tendent à perdre aussi bien l'eau que les sels de constitution de leur milieu intérieur, le facteur prépondérant étant la déshydratation.

3.4.1. Les échanges d'eau au niveau des téguments

À 50 °C et pour une humidité relative nulle, les pertes en eau vont de 0,02 mg. cm². h⁻¹ chez le Scorpion, à 25,32 mg. cm². h⁻¹ chez l'Homme. La perméabilité du tégument des animaux terrestres est donc très variable **Beaumont et al. 2000**).

a) Les Insectes et les Arthropodes terrestres

En général, ces animaux ont un épiderme recouvert d'une cuticule hautement imperméable à l'eau (grâce à une couche de cire, de nature lipidique déposée sur la surface de l'exosquelette) (Figure 2), donc ils perdent très peu d'eau par évaporation tégumentaire (moins de 1 mg. cm². h⁻¹ à 30 °C et pour 0 % d'humidité relative).

b) Les Vertébrés

La perméabilité des téguments à l'eau varie très largement. Ceux des Reptiles, des Oiseaux et de nombreux Mammifères sont relativement imperméables. À l'opposé, les Amphibiens, ainsi que les Mammifères qui transpirent, ont un tégument relativement perméable à l'eau et peuvent se déshydrater lorsque le taux d'humidité diminue.

c) Les Amphibiens

Ont des comportements adaptés :

- ✓ la plupart des Grenouilles, Crapauds et Salamandres restent dans des espaces proches de points d'eau, dans lesquels ils pourront se réapprovisionner en eau.
- ✓ les Grenouilles et particulièrement les Crapauds, possèdent une vessie capable d'emmagasiner une quantité importante d'eau. En cas de déshydratation, l'eau se déplace par simple diffusion de la lumière de la vessie vers le fluide interstitiel et le sang.
- ✓ l'épithélium vésical est capable de transporter activement du NaCl depuis la lumière de la vessie vers le milieu intérieur afin de compenser les pertes de sels.

- ✓ possèdent des zones cutanées spécialisées de l'abdomen et des cuisses capables de récupérer des quantités d'eau pouvant atteindre trois fois leur poids corporel en une journée (cette perméabilité de la peau des Amphibiens est contrôlée par la vasopressine).
- ✓ Des espèces vivent dans le désert et sont capables de stocker le 1/3 de leur poids total en eau urinaire. Ces espèces vivent dans des terriers profonds et profitent de l'humidité de l'environnement en absorbant l'eau du sol à travers la peau (imbibition).

3.4.2. Les pertes d'eau associées à la respiration

Chez de nombreux Vertébrés, la perte d'eau respiratoire par expiration est réduite par un mécanisme découvert pour la première fois dans le nez du Rat kangourou (*Dipodomys*) animal des régions désertiques.

Ce mécanisme est un système qui, au cours de l'expiration, retient la majorité de la vapeur d'eau respiratoire par condensation dans les voies nasales plus fraîches que le reste du corps.



Dipodomys deserti
(D'après Wikipédia)

De tels mécanismes ont été identifiés dans les voies nasales de nombreux Mammifères comme le Chameau. Ainsi que nombreux Lézards et Oiseaux.

3.4.3. L'absorption de l'humidité de l'air

Quelques Arachnides (Tiques, Acariens), certains insectes aptères et des formes larvaires d'insectes sont capables d'extraire l'eau de l'humidité atmosphérique, même si l'humidité relative de l'air n'est que de 50 %. Cette particularité physiologique permet à ces espèces de vivre dans des habitats dépourvus d'eau ou presque.

Chez les Insectes, le rectum permet cette extraction, chez les Tiques, les tissus de la cavité buccale semblent participer à la récupération de l'humidité atmosphérique.

Partie 2. L'osmorégulation chez les végétaux

De l'ensemble des sols cultivés du monde, 23 % sont affectés par des problèmes de salinité. Les sols salins couvrent 397 millions d'hectares et les sols sodiques 434 millions d'hectares. Les ions des sels solubles retiennent l'eau et sont à l'origine de la pression osmotique qui s'élève lorsque leur concentration augmente.

2.1. Effets de la salinité sur le sol

L'excès de sel dans le sol modifie ces propriétés physico-chimiques et biologiques. Cette altération des conditions édaphiques constitue un stress indirect pour la croissance des plantes. Ces effets peuvent engendrer des conséquences graves, pouvant aller jusqu'à la stérilisation de la terre cultivée (Mâalem 2015).

2.2. Effets de la salinité sur la plante

2.2.1 Stress hydrique

Quand la salinité du sol augmente, l'eau a tendance à quitter les cellules de la plante, ce qui provoque un déficit hydrique et une perte de la turgescence provoquant ainsi, un état de sécheresse physiologique.

2.2.2 Stress ionique

L'un des effets de la salinité réside dans le déséquilibre nutritif qui s'installe suite à une perturbation du transport des solutés. En effet, la salinité limite l'absorption et le transport de K^+ , Ca^{2+} et d'autres nutriments nécessaires à la croissance des plantes comme le PO_4^{4-} et NO_3^- .

2.2.3 Stress oxydatif

Les plantes stressées activent les processus de neutralisation des radicaux libres d'oxygène par le biais des composés antioxydants (comme l'acide ascorbique) et des enzymes anti-oxydantes (comme la peroxydase et la catalase). Ces composés sont synthétisés en réponse, aussi bien, au stress salin qu'au stress hydrique

2.3. Effet de la salinité sur la germination

La germination des graines est le premier stade physiologique affecté par la salinité. La capacité d'une graine à développer un embryon viable dépend des conditions du milieu de germination et en particulier de sa teneur en sel ; une salinité excessive réduit la vitesse de germination. Alors il ya :

- ✓ ralentissement de la vitesse de germination,
- ✓ une limitation de l'absorption de l'eau nécessaire au déclenchement des processus métaboliques (effet osmotique)
- ✓ l'envahissement de l'embryon par les ions Cl^- et Na^+ (effet toxique).

2.4. Effet de la salinité sur la croissance

Le sel affecte négativement l'alimentation hydrique, minérale ainsi que les fonctions physiologiques des plantes, suivant leur degré de tolérance. Il réduit aussi leur croissance et développement en fonction de leur niveau de sensibilité ainsi que la transpiration.

3. Adaptation et Tolérance au stress salin

3.1. Ajustement osmotique

Par la modification des concentrations des solutés compatibles dans les tissus de façon à maintenir une concentration ionique plus élevée (hypertonique) dans le protoplasme que dans le milieu extérieur. Ces solutés compatibles ont une fonction osmoprotectrice et/ou osmorégulatrice, on retrouve parmi eux des éléments minéraux (tel que le K^+), des dérivés d'acides aminées (tel que, glutamate, proline), des sucres alcool ou polyols (tel que, glycérol et inositol), des sucres simples (glucose et saccharose) et des sucres complexes (raffinose).

3.2. Redistribution des ions toxiques

Cette redistribution contrôlée se fait essentiellement dans les vacuoles et éventuellement, à l'échelle de la plante entière, dans les organes les plus vieux ou les moins sensibles. Pour être contrôlé, le déplacement des ions au travers des membranes implique un transport actif, consommateur d'énergie, qui utilise différents transporteurs (en densité variable) à la surface des membranes cellulaires.

3.3. Contrôle membranaire

La modification des protéines trans-membranaires (aquaporines*) est un processus capable de modifier la conductivité hydraulique de la plante et de favoriser ou restreindre les mouvements d'eau (figure 18). Ainsi que la sélectivité des ions à l'entrée. Ce contrôle est assuré par les différents transporteurs membranaires (par exemple, antiport Na^+/H^+).

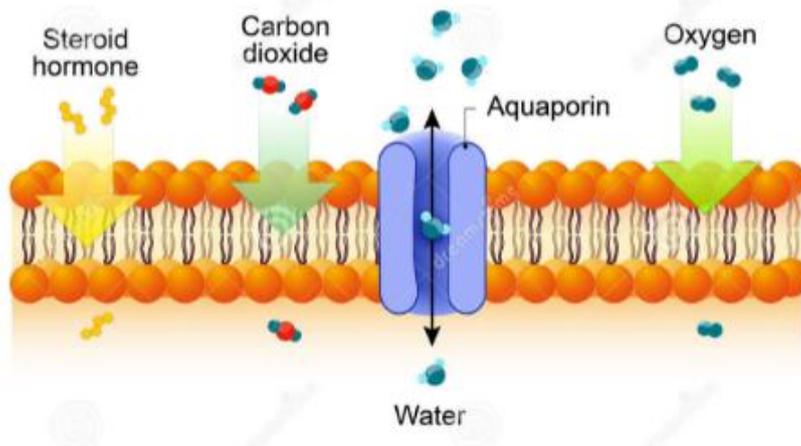


Figure 18. Illustration schématique de l'aquaporine (D'après Wikipédia).

* Les aquaporines expliquent la plus ou moins grande perméabilité des membranes cellulaires biologiques à l'eau. Elles permettent aux cellules des organes d'absorber, conserver ou excréter l'eau et jouent un rôle majeur dans le contrôle de l'hydratation des organismes vivants et dans la circulation de l'eau entre différents organes ou différentes parties d'une cellule. Elles permettent à l'eau d'entrer et/ou sortir d'une cellule, sans laisser passer d'autres molécules (toxiques à maintenir à l'extérieur des cellules, ou au contraire essentielles aux cellules et à maintenir dans celles-ci).

3.4. Succulence

La succulence permet la dilution des sels accumulés, elle aboutit à une plasticité accrue des parois cellulaires. Comme chez les *halophytes* et même chez certaines *glycophytes*. La succulence se caractérise chez les *Atriplex* par l'augmentation de la taille des cellules du parenchyme palissadique des feuilles, entraînant ainsi leur épaissement (figure 19). Alors que chez *Hedysarum*, qui est une *glycophyte*, l'épaissement touche les cellules du parenchyme lacuneux, dont les dimensions triplent (Mâalem 2015).

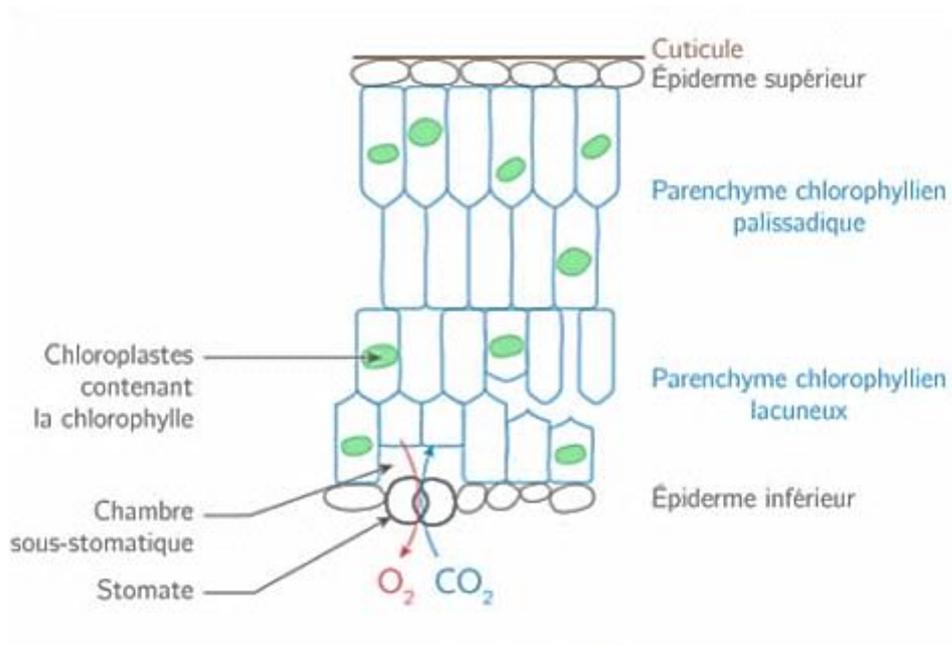


Figure 19. Coupe transversale d'une feuille (D'après Wikipédia).

3.5. Dessalement des parenchymes assimilateurs

Les halophytes sont capables d'accumuler puis d'excréter, de leurs feuilles, les sels en excès, grâce à deux structures distinctes, à savoir, les *trichomes* (poils vésiculeux) et *les glandes à sels*.

A titre d'exemple, chez les *Atriplex*, les ions accumulés dans les *trichomes* constituent environ le 1/3 du poids de la matière sèche de la feuille entière. La concentration des sels dans ces poils est 60 fois plus élevée que celle de la sève foliaire. Les trichomes sont très nombreux sur les deux faces de la feuille, ce qui leur donne un aspect métallisé.

Les halophytes, comme *Aegialitis*, *Tamarix*, *Limonium* et *Spartina* sont dotés de glandes à sels (Mâalem 2015).

Références bibliographiques

- 1- **Beaumont A., Cassier P. (1997).** Biologie Animale - Tome 2, Des Protozoaires Aux Métazoaires Épithélioneuriens. Edition Dunod Paris 969p.
- 2- **Beaumont A., Lahlou B., Mayer-Gostan N., Payan P. (2000).** Osmorégulation et excrétion. Edition Belin Paris 256p.
- 3- **Blondeau-Bidet E. (2020).** Caractérisation moléculaire des transporteurs ioniques impliqués dans les mécanismes d'acclimatation aux changements de salinité chez le loup de mer, *Dicentrarchus labrax*. Mémoire pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études en Sciences de la Vie et de la Terre. Université Montpellier 112p.
- 4- **Clos J., Coupé M. (2001).** Biologie des organismes 1. Intégrité, identité et pérennité des organismes animaux et végétaux face aux contraintes abiotiques. Ellipses Edition Marketing, Paris 318p.
- 5- **Hopkins, W. G. (2003).** Physiologie végétale. De Boeck Supérieur. 514p
- 6- **Mâalem S. (2015).** Polycopiés du cours : Physiologie Végétale de Stress (1^{ère} Année Master) Spécialité : Biotechnologies végétales. Option : Biotechnologies des plantes Médicinales 35p.
- 7- **Ozenda P. (2000).** Les végétaux. Organisation et diversité biologique (2^e édition). Éditions Dunod, Paris 248p.
- 8- **Rieutort M., Pichard D. (2002).** Physiologie animale, les grandes fonctions. 2^e édition de l'Abrégé Physiologie animale. Tome 2. Edition Masson, Paris 322p.
- 9- **Schmidt-Nielsen K. (1998).** Physiologie animale, Adaptation et milieux de vie. Edition Dunod, Paris 610p.
- 10- **Shilpi M, Narendra T. (2005).** Cold, salinity and drought stresses: an overview. Arch Biochem Biophys 444:139–158.