

## CHAPITRE XVIII

# TOLÉRANCE PROTOPLASMIQUE ET ACTIVITÉ DE LA PHOSPHOÉNOL PYRUVATE CARBOXYLASE FOLIAIRE DE CULTIVARS DE MIL SOUMIS À DES CONTRAINTES HYDRIQUES CONTRÔLÉES

P. LOUGUET, N. CANALE, S. DESAGHER  
D. CONTOUR-ANSEL et D. LAFFRAY

Laboratoire de Physiologie Végétale, Faculté des Sciences  
Université Paris Val de Marne. Avenue du Général De Gaulle  
94010 Créteil Cedex

Deux cultivars de Mil, résistant et sensible, ont été soumis à des contraintes hydriques en conditions contrôlées. Lors de la contrainte, l'activité de la phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPC) décroît, chez les témoins arrosés, de 20 à 30 % de sa valeur initiale (effet de sénescence) et de 50 à 60 % chez les stressés. La quantité d'enzyme dosée par immunotitration décroît également. Cependant, l'activité spécifique de la PEPC rapportée à la quantité d'enzyme diminue aussi. La réhydratation est suivie d'une récupération partielle et progressive des activités et des quantités de PEPC. Le pourcentage d'inhibition de l'enzyme par le malate chute de 50 à 20 % pendant la contrainte hydrique ce qui témoigne aussi d'une modification des propriétés de l'enzyme. L'intérêt du maintien de l'activité enzymatique pour la résistance à la sécheresse en présence d'une déshydratation cellulaire est discuté en s'appuyant sur la mesure des tolérances protoplasmiques des deux cultivars et grâce à une comparaison entre le Mil et le Sorgho.

## I - INTRODUCTION

La résistance globale à la sécheresse des végétaux dépend de la mise en oeuvre d'adaptations morphologiques et physiologiques qui sont classiquement décrites selon trois grandes catégories :

- L'esquive : Les plantes ne subissent pas la sécheresse en accomplissant leurs cycles de développement lorsque l'eau est disponible (cas des éphémérophytes).
- L'évitement : Les plantes subissent la sécheresse mais évitent une déshydratation cellulaire excessive en limitant la transpiration (chute des feuilles, fermeture des stomates, etc.) ou en augmentant l'absorption par un développement plus important du système racinaire par rapport à l'appareil aérien.
- La tolérance : Lorsque la sécheresse dure, l'évitement ne suffit plus et les tissus se déshydratent. L'aptitude des plantes à maintenir une activité métabolique de synthèse suffisante, malgré la diminution du contenu relatif en eau cellulaire, requiert la présence d'une tolérance protoplasmique se traduisant par une meilleure stabilité structurale et fonctionnelle des systèmes membranaires ainsi que des activités enzymatiques.

Pour les plantes cultivées, et c'est le cas des céréales en climat sahélien (Mil, Sorgho), il est clair que des propriétés de tolérance sont particulièrement avantageuses car elles autorisent le maintien partiel d'une activité de synthèse, et donc de production végétale, en présence d'une contrainte hydrique modérée, alors que la fermeture des stomates s'accompagne d'un arrêt de la fixation photosynthétique du carbone. Les génotypes sauvages présentent très généralement des "stratégies" d'esquive ou d'évitement de la sécheresse, ce qui leur permet de se reproduire dans leur milieu sans nécessité de produire une grande quantité de matière végétale. Les premières tentatives d'amélioration des végétaux cultivés à la sécheresse en milieu sahélien par les sélectionneurs ont porté principalement sur la diminution de la durée du cycle de développement afin d'augmenter la probabilité d'accomplir ce cycle à l'intérieur de la saison des pluies. L'obtention de ces cultivars a conduit inévitablement à une diminution du rendement consécutive au raccourcissement de la durée des activités de synthèse.

En conséquence, il apparaît que la durée du cycle de développement des cultivars doit coïncider avec la durée la plus probable de la disponibilité de l'eau pour un site géographique donné (Chapitre XIII de ce document). Compte tenu des aléas du début et de la fin de la saison des pluies au Sahel, ces cultivars devront présenter des capacités d'évitement pour faire face aux contraintes hydriques temporaires et de tolérance protoplasmique pour maintenir au mieux leur appareil métabolique pour des contraintes durables. La vitesse de récupération après la réhydratation tissulaire constitue un critère complémentaire de résistance à la sécheresse. Pour le Mil, assez peu d'études avaient été conduites pour comprendre les réponses physiologiques de la plante aux contraintes hydriques. De nombreux essais multilocaux ont été réalisés par les agronomes avec peu de succès. Ceci s'explique par l'extraordinaire diversité des conditions bioclimatiques et édaphiques dans les divers sites empêchant de reconnaître une hiérarchie claire et définitive dans la résistance des divers cultivars testés. Un facteur de complication supplémentaire réside dans la définition de la contrainte hydrique consécutive à une sécheresse climatique. Cette sécheresse peut survenir au début du cycle de développement, parfois au milieu frappant alors la floraison, ou en fin de cycle, au moment du remplissage des grains pour les céréales. Les mécanismes de réponse des plantes sont différents, selon ces trois grands types de contrainte et nous avons choisi d'étudier les effets de contraintes de fin de cycle, appliquées après la floraison, pour tenter de relier la production en grains à la capacité photosynthétique de la plante entière. On conçoit ainsi que la résistance à la sécheresse n'a pas de signification globale et que tout résultat ne peut être validé que pour un type de sécheresse donné dans des conditions écologiques parfaitement déterminées.

Enfin, l'étude des réponses physiologiques doit se faire sur le même matériel végétal à l'échelle agronomique sur le terrain, à l'échelle écophysiologique (parcelle) et à l'échelle physiologique dans les conditions contrôlées finement et reproductibles du laboratoire. Ce programme intégré a été mis en oeuvre sur le terrain à l'Institut des Radio-Isotopes de Niamey et sur le même matériel végétal à l'Université Paris 12 Val de Marne. Nous

avons conduit des expériences de contrainte hydrique contrôlées dans une enceinte phytotronique et avons corrélé les échanges gazeux respiratoires et photosynthétiques aux paramètres hydriques foliaires (potentiel hydrique, contenu relatif en eau, conductance stomatique). Simultanément, des prélèvements d'échantillons foliaires ont permis de suivre les variations de l'activité de la phosphoénolpyruvate carboxylase qui feront l'objet de cette publication.

## II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A - Matériel végétal, conditions de culture et d'expérimentation

Deux cultivars de Mil ont été étudiés, le cv ICMVIS 86330 (IC30) et le cv ICMVIS 85327 (IC27). Ils ont été sélectionnés par l'ICRISAT (Niger) car ils présentent des indices de résistance à une sécheresse de fin de cycle très différents (Bidinger *et al.*, 1987a, b). IC30 est présumé résistant, IC27 sensible. Il est utile cependant de souligner que cette sélection s'est effectuée en contre-saison chaude.

Les plantes sont cultivées dans des pots de 3 litres sur un mélange tourbe-vermiculite (2/3, 1/3) à raison d'une plante par pot. La densité de flux de photons au niveau moyen de la culture est de  $450 \text{ umoles m}^{-2}\text{s}^{-1}$  grâce à des lampes OSRAM HQI-E de 400 watts. La photopériode est de 12 heures, la température est en moyenne de 30°C le jour et de 25°C à l'obscurité; l'humidité relative est maintenue à 60% le jour et 80% la nuit. La contrainte hydrique est appliquée après l'épiaison environ 60 jours après la levée. Une solution nutritive équilibrée est apportée une fois par semaine. L'irrigation s'effectue au goutte à goutte par un système automatisé.

Pour chaque cultivar, deux lots de plantes sont retenus. L'un est arrosé en permanence, l'autre subit une contrainte hydrique par arrêt de l'arrosage. Cette contrainte dite "rapide" dure de 6 à 8 jours et elle est suivie d'une réhydratation complète lorsque le potentiel hydrique atteint un seuil critique de -2 à -2,5 MPa. Dans le cas d'une contrainte hydrique progressive, on apporte aux plantes des quantités d'eau contrôlées grâce à la pesée journalière des pots, de façon à ce que la diminution de H soit en moyenne de -0,1 MPa par jour. Le H minimum de -2 à -2,5 MPa est atteint en trois semaines en moyenne.

### B - Echantillonnage et mesure

Le potentiel hydrique est mesuré sur des morceaux de feuilles par une presse à membrane type J<sub>14</sub> ("Campbell instruments") étalonnée au préalable par une chambre à pression de Scholander. La mesure s'effectue lorsque l'équilibre hydrique est atteint et que les stomates ont un degré d'ouverture maximum et stabilisé. Les échantillons de feuilles pour la détermination de l'activité de la PEPC sont prélevés sur les mêmes feuilles et au même moment. Les bords des feuilles, la nervure centrale, et les parties non-chlorophylliennes sont rejetées.

Les échantillons fixés dans l'azote liquide sont lyophilisés. Les conditions d'extraction sont décrites par Canale (1982). L'activité PEPC est mesurée en suivant l'oxydation du NADH à 340 nm à 30°C en présence de MDH en excès (Lane *et al.*, 1969). Les protéines sont dosées selon la méthode de Bradford (1976). La quantité de PEPC dosée selon la technique d'immunotitration de Mancini *et al.* (1963). Les anticorps ont été purifiés par Cretin *et al.* (1983).

### III - RÉSULTATS

#### A - Contrainte hydrique rapide

L'évolution du potentiel hydrique des témoins arrosés et soumis à l'interruption d'arrosage des deux cultivars IC27 et IC30 est décrite Figure 1. L'activité de la PEPC des témoins diminue pendant la durée de l'expérience pour atteindre en moyenne 60 % de l'activité initiale au jour  $J_0$ . Chez les plantes contraintes, l'activité PEPC est plus fortement inhibée. L'évolution de l'activité de la PEPC en % du jour  $J_0$  est portée en fonction du potentiel hydrique foliaire (Figure 2a) pour les deux cultivars et les deux pH optimums d'activité de la PEPC. Les activités atteignent 20 % de leur valeur initiale à  $H = -2,4$  MPa et leurs relations avec  $H$  est grossièrement linéaire. En revanche, après réhydratation, la récupération totale de  $H$  et très partielle des activités PEPC, fait disparaître complètement cette relation.

La quantité de PEPC dosée par immunotitration diminue pour atteindre après dix jours, 60% de sa valeur initiale chez le cultivar IC27 témoin (Figure 3a) alors qu'elle chute jusqu'à 30 à 40% de la valeur initiale chez les plantes contraintes (Figure 3b). Le comportement du cv IC30 est tout à fait comparable. En conséquence, l'activité spécifique de la PEPC, rapportée à la quantité de PEPC, diminue faiblement chez les témoins (90% du jour  $J_0$ ) et chute jusqu'à 50% chez IC27 (Figure 4a) et IC30 (Figure 4b) contraints. L'activité spécifique mesurée à pH 8 subit une inhibition plus prononcée (30% de  $J_0$ ).

La réhydratation se traduit par une remontée très rapide de  $H$  à la valeur des témoins en quelques heures, alors que la récupération de l'activité spécifique PEPC est très partielle, 70 à 80 % de  $J_0$  après 3 jours (Figure 4). Le malate est un inhibiteur et un régulateur majeur de l'activité PEPC. Le pourcentage d'inhibition en présence de 5 mM de L-malate et 3mM de PEP est en moyenne chez les témoins de 55 % à pH 7,2 et 25 % à pH 8.

Les variations du rapport (R) du % d'inhibition pendant la contrainte rapporté à celui du jour  $J_0$ , sont décrites Figure 5. Ce rapport diminue (1 à 0,5) indiquant qu'au cours de la contrainte, l'inhibition par le malate diminue aux pH 7,2 et 8 ainsi que pour les deux cultivars IC27 et IC30. Après réhydratation, ce rapport retrouve progressivement les valeurs des témoins (0,9) qui sont restés élevées et pratiquement constantes pendant le même temps.

L'étude fine de la cinétique de réhydratation a été réalisée en prélevant régulièrement des échantillons foliaires chez les cultivars IC27 (Figure 6a) et IC30 (Figure 6b). La remontée du  $H$  est achevée dans les 15 à 20 heures mais l'activité remonte plus

progressivement, particulièrement chez IC30. Elle s'accompagne d'une augmentation de la quantité de PEPC chez les deux cultivars ; cependant, leurs activités spécifiques augmentent également (Figure 6c).

## **B - Contrainte hydrique progressive**

Afin de se rapprocher davantage des conditions du terrain pour lesquelles la sécheresse s'établit progressivement, la vitesse d'abaissement du potentiel hydrique a été limitée en moyenne à  $-0,1$  MPa par jour, par des apports d'eau contrôlés; le potentiel hydrique atteint  $-2,5$  MPa après trois semaines en moyenne. Dans ce cas, l'activité des témoins diminue davantage que pour les contraintes hydriques rapides décrites précédemment (30 % du jour  $J_0$ , Figure 7a), soit du même ordre de grandeur que pour les plantes contraintes (Figure 7b). L'évolution quasi-linéaire de la chute d'activité en fonction du H au cours de la contrainte reste conservée pour les deux cultivars et aux deux pH (Figure 8). En revanche, la réhydratation s'accompagne d'une augmentation de l'activité PEPC des plantes préalablement contraintes (Figure 7b).

Là encore, l'activité spécifique des témoins diminue faiblement au cours du temps pour atteindre après 3 semaines 80 % de la valeur initiale au jour  $J_0$ , alors que l'activité spécifique, toujours rapportée à la quantité de PEPC, chute jusqu'à 60 % de  $J_0$ . La réhydratation s'accompagne aussi d'une récupération partielle de l'activité spécifique. La sensibilité à l'inhibition par le malate de l'activité PEPC diminue chez les plantes contraintes uniquement, comme pour les contraintes rapides, et retrouve celle des témoins après la réhydratation. D'autres expériences ont permis de comparer l'évolution de l'activité PEPC des talles et du brin maître. Comme on l'observe sur le terrain, le talles se déshydrate avant le brin maître et son H s'abaisse plus rapidement (Figure 9a), expliquant une chute plus rapide de l'activité PEPC (Figure 9b).

## **IV - DISCUSSION**

### **A - Contrainte hydrique rapide**

L'activité PEPC est inhibée par la déshydratation des tissus et suit grossièrement une relation linéaire avec l'abaissement de H. La durée courte de l'expérience évite une diminution importante de cette activité chez les témoins qui peut être imputée à des processus de sénescence. La contrainte diminue la quantité de PEPC davantage que chez les témoins, cependant l'activité spécifique rapportée à la quantité d'enzyme reste relativement stable chez les témoins et s'abaisse fortement chez les contraints (50 %). En conséquence, la protéolyse ne peut expliquer à elle seule la diminution d'activité mesurée, il est nécessaire d'invoquer des changements des propriétés de l'enzyme. Ces changements sont différents de ceux provoqués par la sénescence puisque la réhydratation des plantes contraintes entraîne une reprise de l'activité PEPC très significative, à un niveau toutefois inférieur à l'activité initiale au jour  $J_0$  ; ceci pourrait être la conséquence de processus de sénescence fortement ralentis par la contrainte hydrique.

## B - Contrainte hydrique progressive

Elle permet d'expérimenter dans les conditions de déshydratation plus proches de celles observées sur le terrain au Niger en cultivant les plantes sur un substrat sableux dans des grands pots et en abaissant régulièrement le H de -0,1 MPa par jour en moyenne. L'effet de la sénescence après trois semaines provoque une baisse d'activité PEPC du même ordre que celle des témoins arrosés. Mais, là encore, la réhydratation provoque une reprise de l'activité spécifique de la PEPC. De plus, l'activité spécifique des témoins diminue faiblement alors que celle des plantes contraintes est plus élevée. Il est intéressant de souligner que, comme sur le terrain, les talles se déshydratent avant le brin-maître ce qui explique la chute plus rapide de l'activité PEPC des talles. Sur le plan fondamental, les mécanismes d'action de la déshydratation sur les propriétés de l'enzyme restent encore inconnus. Il n'est pas possible d'expliquer la chute et la reprise de l'activité PEPC uniquement par une protéolyse et une néosynthèse de l'enzyme. Les mécanismes de régulation de l'activité PEPC de plantes hydratées, sous l'effet de l'alternance lumière-obscurité, ont fait l'objet d'un certain nombre de publications (Jiao et Chollet, 1988 ; Mc Naughton *et al.*, 1989 ; Sipes et Ting, 1989 ; Thomas *et al.*, 1990 ; Wedding *et al.* 1990 ; Willeford *et al.*, 1990). La PEPC est un tétramère susceptible de se dissocier en dimères moins actifs. De plus, il a été démontré que l'activité PEPC est contrôlée par un mécanisme post-traductionnel de phosphorylation-déphosphorylation de l'enzyme. L'importance relative *in vivo* de ces deux possibilités de régulation reste encore controversée.

Pour ce qui concerne l'effet de la contrainte hydrique, on peut souligner que le malate inhibe fortement l'enzyme des témoins à pH 7,2 et beaucoup moins celle des plantes contraintes. Or, le malate déplace l'équilibre des formes moléculaires de la PEPC vers les dimères moins actifs d'où une moindre inhibition. Cette hypothèse est confortée par la faiblesse de l'inhibition à pH 8 qui déplace également la forme tétramérique de la PEPC vers le dimère. Notons à ce propos que l'enzyme est allostérique à pH 7,2 et quasi-michaélienne à pH 8. Cependant, la contrainte hydrique pourrait provoquer d'autres modifications de l'enzyme que celles déjà connues, des recherches ultérieures tenteront de clarifier ces points.

Pour améliorer la résistance à la sécheresse des plantes cultivées, nous avons déjà indiqué l'intérêt de l'augmentation de la tolérance à la déshydratation chez les cultivars. La comparaison des deux cultivars étudiés (IC27 et IC30) ne fait pas apparaître de différences de tolérance protoplasmique. D'autres expériences, avec des cultivars originaires du Burkina Faso, ont montré qu'un cultivar présumé résistant présente une stabilité plus grande de l'activité PEPC pendant la contrainte. La comparaison avec des cultivars de Sorgho, plus tolérants à la déshydratation cellulaire, a confirmé cette aptitude supérieure à maintenir l'activité métabolique sous contrainte. Les critères d'aptitude à l'endurcissement à la déshydratation et de vitesse de récupération après arrosage doivent être pris aussi en compte pour l'amélioration globale de la résistance à la sécheresse. En dehors de l'étude de l'activité d'enzymes-clés du métabolisme, il apparaît nécessaire de connaître aussi les compositions en lipides membranaires, notamment chloroplastiques, qui jouent un rôle majeur dans la conservation de l'intégrité structurale et fonctionnelle des membranes.

Pour conclure, si les deux cultivars de Mil ne semblent pas différer significativement dans les propriétés de leur PEPC, ils ont présenté des différences dans leur thermo-sensibilité et dans les vitesses de croissance de leur appareil racinaire. Ceci prouve une nouvelle fois que les problèmes de résistance à la sécheresse doivent être nécessairement abordés à l'échelle de la plante entière et que les critères physiologiques de résistance doivent être retenus aussi bien que les critères morphologiques, anatomiques ou phénologiques pour l'amélioration de la résistance des végétaux cultivés à la sécheresse.

### BIBLIOGRAPHIE

- BIDINGER (F.R.), MAHALAKSHMI (V.) and RAO (G.D.P.), 1987a. Assessment of drought resistance in Pearl Millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). I. Factors affecting yields under stress. *Aust. J. Agric. Res.* 38 : 37-48.
- BIDINGER (F.R.), MAHALAKSHMI (V.) and RAO (G.D.P.), 1987b. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.* 38 : 49-59.
- BRADFORD (M.M.), 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72 : 248-254.
- CANALE (N.), 1992. Etude des propriétés enzymatiques de la phosphoenolpyruvate carboxylase de cultivars de Mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) soumis à diverses contraintes hydriques en conditions contrôlées. Thèse de Doctorat de l'Université Paris XII Val de Marne. Créteil.
- CRETIN (C.), PERROT-RECHENMANN (C.), VIDAL (J.), GADAL (P.), LOUBINOUX (B.) and TABACH (S.), 1983. Study on plant phosphoenolpyruvate carboxylase : sensitivity to herbicides and immunochemical reactivity. *Physiol. Vég.* 21 : 927-933.
- JIAO (J.A.) and CHOLLET (R.), 1988. Light-dark regulation of maize leaf phosphoenolpyruvate carboxylase by *in vivo* phosphorylation. *Arch. Biochem. Biophys.* 261 : 409-417.
- LANE (M.D.), MARUYAMA (H.) and EASTERDAY (R.L.), 1969. Phosphoenolpyruvate carboxylase from peanuts cotyledons. *In* Lawenstein J.M., Ed. *Methods in Enzymology*, New York Academic Press 13 : 277-283.
- MANCINI (G.), VAERMAN (J.P.), CARBONARA (A.O.) and HEREMANS (J.F.), 1963. A single-radial-diffusion method for the immunological quantitation of proteins. *In* "Protides for the Biological Fluids", Peeters H. ed. Elsevier Publishing Company, Amsterdam 11 : 370-373.
- Mac NAUGHTON (G.A.L.), FEWSON (C.A.), WILKINS (M.B.), and NIMMO (H.G.), 1989. Purification, oligomerization state and malate sensitivity of maize leaf phosphoenolpyruvate carboxylase. *Biochem J.*, 261 : 349-355.
- SIPES (D.L.) and TING (I.P.), 1989. Kinetic Properties of Phosphoenolpyruvate carboxylase in *Peperomia camptotricha*. *Plant Physiol.*, 91 : 1050-1055.

- THOMAS (M.), CRETIN (C.), VIDAL (J.), KERYER (E.), GADAL (P.) and MONSINGER (E.), 1990. Light-regulation of PEPC mRNA in leaves of C<sub>4</sub> plants : evidence for phytochrom control on transcription during greening and for rythmicity. *Plant Science* 69 : 65-78.
- WEDDING (R.T.), BLACK (M.K.) and MEYER (C.R.), 1990. Inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylase by malate. *Plant Physiol.* 92 : 456-461.
- WILLEFORD (K.O.), WU (M.X.), MEYER (C.R.) and WEDDING (R.T.), 1990. The role of oligomerization in regulation of maize phosphoenolpyruvate carboxylase activity. Influence of Mg-PEP and malate on the oligomeric equilibrium of PEP carboxylase. *Biochem. Biophys. Res. Communication* 168 : 778-785.



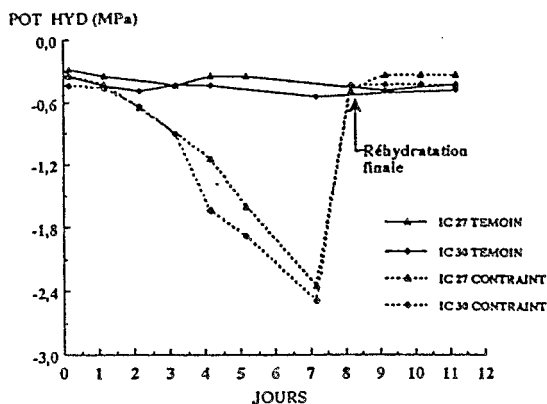


Figure 1

Evolution du potentiel hydrique foliaire, exprimé en mégapascals, des cultivars de Mils IC 27 et IC 30 témoins et contraints au cours du temps

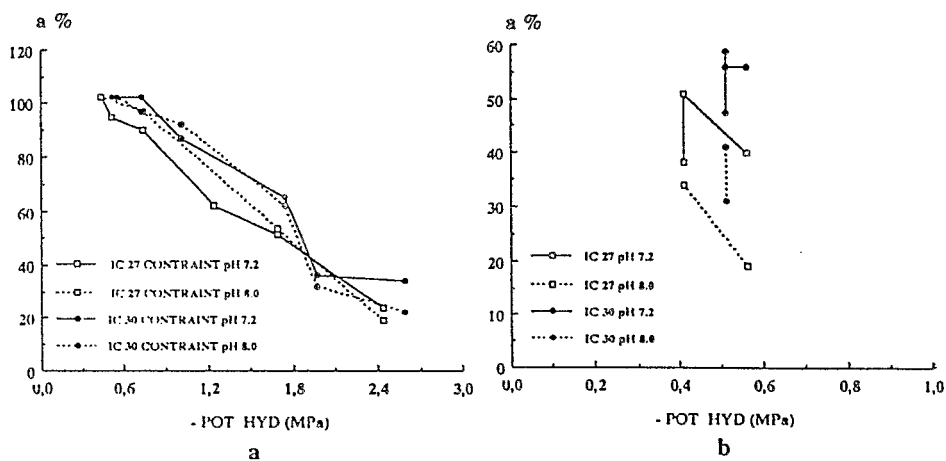


Figure 2

Evolution de l'activité moyenne de la PEPC des cultivars IC 27 et IC 30 contraints, à pH 7,2 et à PH 8, en fonction du potentiel hydrique, pendant la déshydratation (2a), et après la réhydratation finale (2b). L'activité est exprimée en pourcentage par rapport à celle du jour J0. (n = 3 ; 100 % = 200 ± 20 UI/gMS)

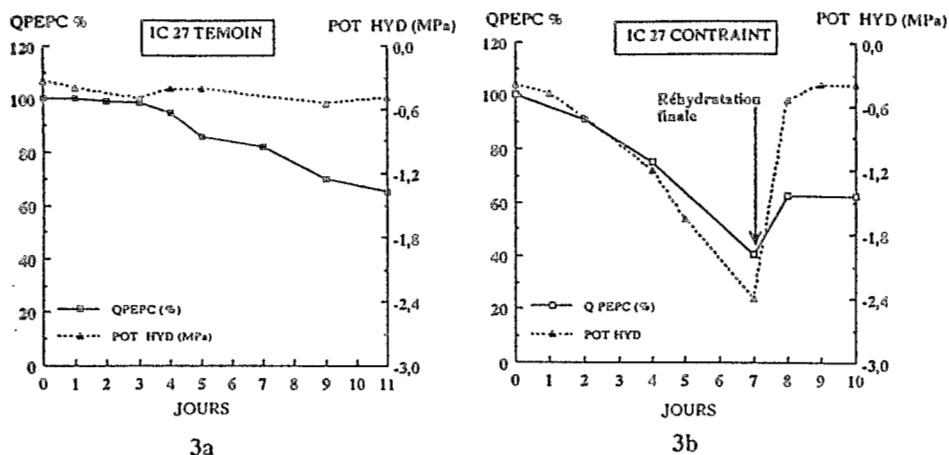


Figure 3

Evolution du potentiel hydrique et de la quantité moyenne de PEPC du cultivar IC 27 témoin (3a) et contraint (3b) au cours d'une contrainte hydrique rapide.

La quantité de PEPC est exprimée en pourcentage par rapport à celle du jour J0. (n = 3)

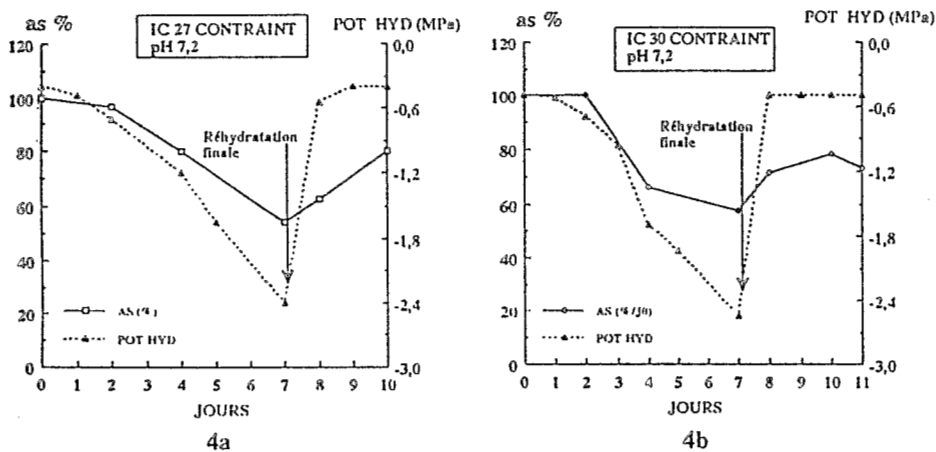


Figure 4

Evolution du potentiel hydrique et de l'activité spécifique moyenne de la PEPC à pH 7,2 des cultivars contraints IC 27 (4a) et IC 30 (4b) au cours d'une contrainte hydrique rapide.

La quantité et l'activité spécifique de la PEPC sont exprimées en pourcentage par rapport à celle du jour J0. (n = 3)

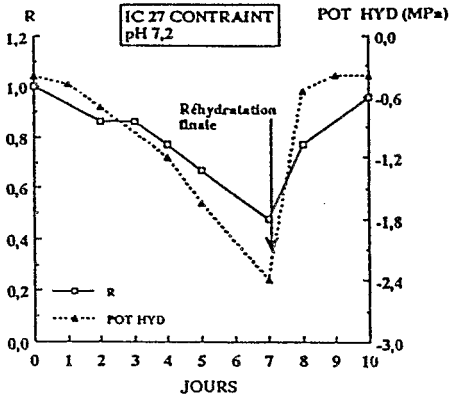


Figure 5

Evolution du rapport d'inhibition de l'activité PEPC, par 5mM de malate, en présence de 3 mM en PEP à pH 7,2, du cultivar IC 27 contraint au cours du temps.

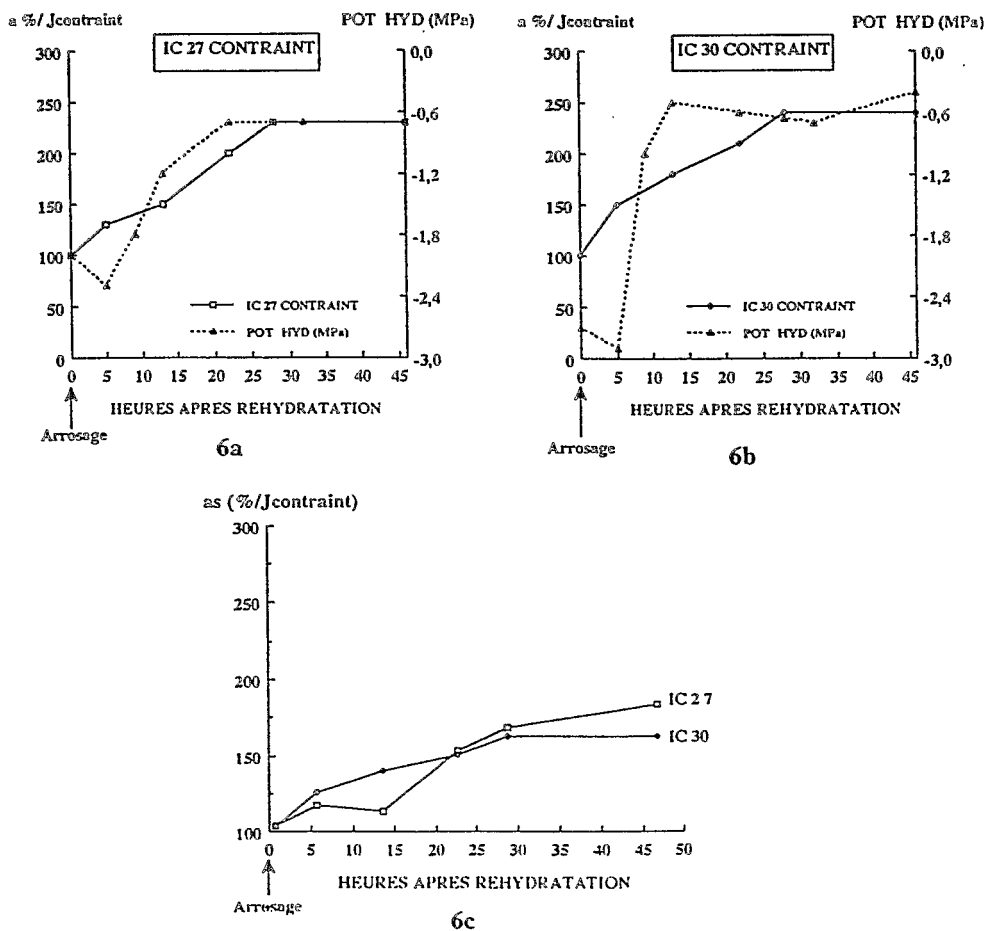


Figure 6

Evolution de l'activité moyenne de la PEPC des cultivars contraints IC 27 (6a) et IC 30 (6b) et de leur activité moyenne spécifique (6c) à pH 7,2 après la réhydratation finale. L'activité et l'activité spécifique sont exprimées en pourcentage par rapport à celle du jour de plus forte contrainte ( $n = 3$  ; 100 % d'activité =  $100 \pm 10$  UI/gMS)

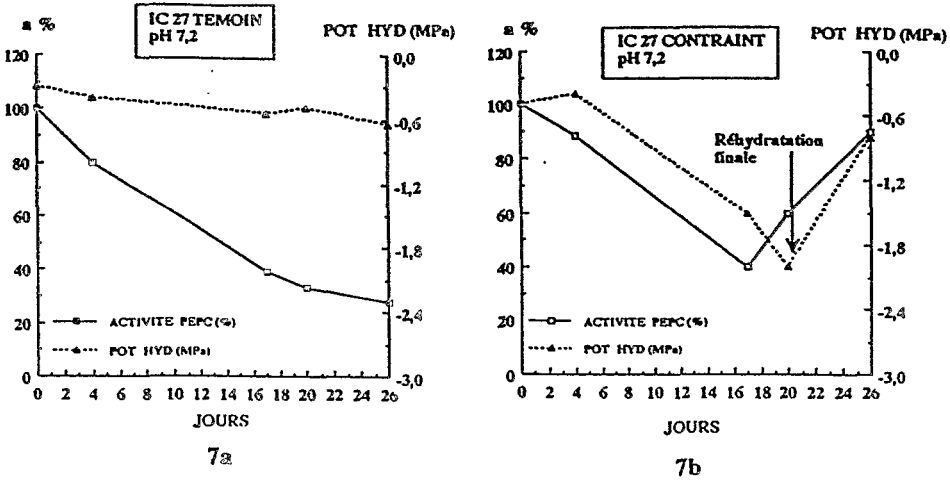


Figure 7

Evolution du potentiel hydrique et de l'activité moyenne de la PEPC à pH 7,2 du cultivar IC 27 témoin (7a) et contraint (7b) au cours d'une contrainte hydrique progressive.  
 L'activité est exprimée en pourcentage par rapport à celle du jour J0.  
 (n = 3 ; 100 % d'activité = 180 ± 10 UI/gMS)

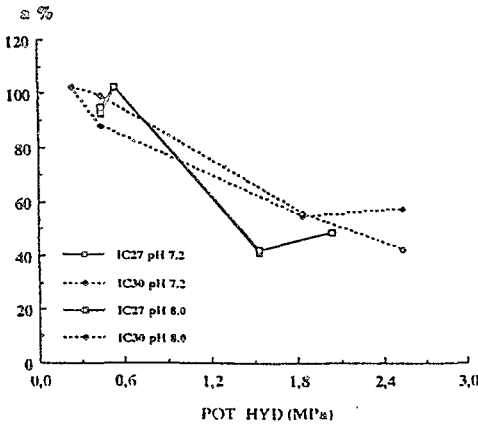


Figure 8

Evolution de l'activité moyenne de la PEPC des cultivars IC 27 et IC 30 contraints, à pH 7,2 et à pH 8, en fonction du potentiel hydrique au cours d'une contrainte hydrique progressive.  
 L'activité est exprimée en pourcentage par rapport à celle du jour J0.  
 (n = 3 ; 100 % d'activité = 180 ± 20 UI/gMS).

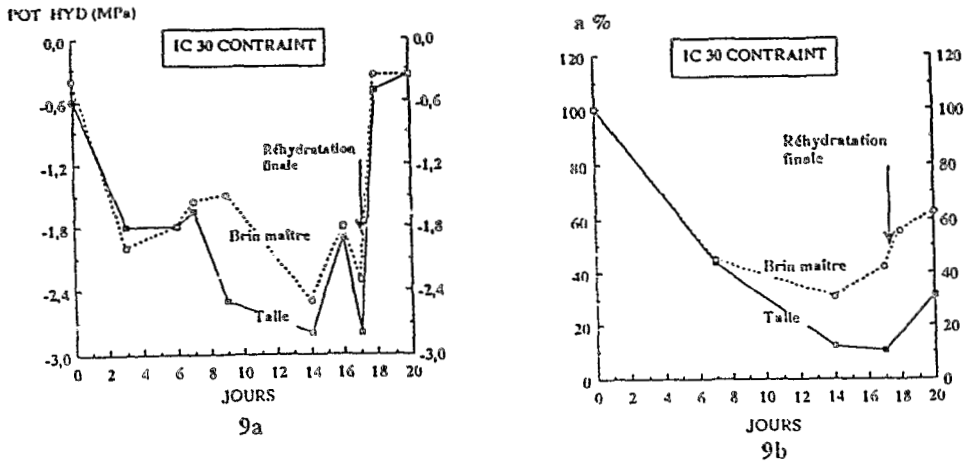


Figure 9

Evolution du potentiel hydrique (9a) et de l'activité moyenne de la PEPC à pH 7,2 (9b) du brin maître et du talle du cultivar IC 30 contraint, au cours d'une contrainte hydrique progressive. L'activité est exprimée en pourcentage par rapport à celle du jour J0. (n = 3 ; 100 % = 220 ± 30 UI/gMS).