CARACTÈRES ANATOMIQUES ADAPTATIFS DE LA FEUILLE DE VIGNE DANS LE SUD TUNISIEN

ADAPTATIVE ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF GRAPEVINE LEAF IN THE SOUTH OF TUNISIA

Asma BEN SALEM-FNAYOU[1], Mohsen HANANA[1], Noureddine FATHALLI[1], Imène SOUID[1], Hassène ZEMNI[1], Roger BESSIS[1] et Abdelwahed GHORBEL[1]

1 : Laboratoire de Physiologie Moléculaire de la Vigne, Institut National de Recherche Scientifique et Technique, B.P. 95-Hammam-Lif, 2050 Tunisie
2 : Institut Jules Guyot, Institut Universitaire de la Vigne et du Vin, Dijon, France

Résumé : Les qualités adaptatives de variétés de vigne locales (Razegui et Asli) et introduites (Cardinal) ont été évaluées sur le plan anatomique et ultra-structural et ce, à travers un essai expérimental conduit dans le Sahara tunisien (Rjim-Mâatoug), caractérisé par des conditions environnementales très sévères. Les coupes histologiques de feuilles ont montré une différence significative d'épaisseur du limbe entre les vignes cultivées dans le nord et dans le sud, dans le cas de la variété Cardinal. Par ailleurs, l'observation des surfaces foliaires en microscopie électronique à balayage a révélé une différence remarquable entre les formes des cellules épidermiques foliaires en fonction des conditions du nord ou du sud et ce, indépendamment de la variété. Nous montrons que ces différences sont liées à des accumulations abondantes de cires épicuticulaires en plaques cristalloïdes sur les contours cellulaires des échantillons du nord. D'autre part, les feuilles des vignes du sud présentent un ensemble « cuticule et paroi externe des cellules épidermiques » plus épais que dans le nord. Les observations réalisées par microscopie électronique à transmission ont permis d'attribuer cet épaississement de la face externe de l'épiderme supérieur principalement à celui de la paroi pectocellulosique, simultanément avec un dépôt de cires intra-cuticulaires.

Abstract : The adaptation qualities of local (Razegui, Asli) and introduced (Cardinal) grapevine cultivars were evaluated through an experimental test carried out in the Tunisian Sahara (Rjim-Mâatoug), characterized by severe environmental conditions (temperature, light intensity, sirocco and salinity). These adaptation qualities were evaluated on an anatomical and ultrastructural scale.
Thus, the histological study showed a significant difference in vine leaf blade thickeness between the north and the south, in Cardinal cultivar. The Scanning Electron Microscope results showed a remarkable difference in the leaf epidermic cell shapes between the north and the south-cultivated varieties. We think that this difference is due to abundant epicuticular wax deposits observed as irregular crystalloid plates which are definitely more abundant in the northern leaf samples than in the southern. In parallele, the transverse leaf blade section showed thicker « cuticle and outer epidermal cell wall » in the southern leaf samples than in the northern. Besides, the transmission microscopy observations confirmed the thickening of the abaxial epidermis surface, which is mainly attributed to the cell wall simultaneously with a wax accumulation across the cuticule, in the Sahara.

Mots clés : vigne, température extrême, feuille, cire, cuticule.

Key words : vine, high temperature, leaf, wax, cuticule.

*Corresponding author: Bensalem_f@yahoo.com

J. Int. Sci. Vigne Vin, 2005, **39**, n°1, 11-18

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

INTRODUCTION

La Tunisie dispose d'un patrimoine viticole comptant non moins d'une soixantaine de variétés autochtones. Cependant, malgré cette richesse variétale, l'attention de l'agriculteur, guidée certes par les préférences du consommateur, a été toujours orientée vers les variétés introduites jugées commercialement plus intéressantes. Cet état de fait a largement contribué au délaissement progressif des variétés locales, engendrant parfois la rareté de certaines d'entre-elles. Pourtant, eu égard à leur localisation géographique et conditions de culture, les variétés autochtones semblent présenter des capacités d'adaptation et d'acclimatation qui seraient supérieures à celles des vignes introduites. Elles se distingueraient par leur résistance aux conditions pédoclimatiques stressantes (sécheresse, sols calcaires, températures extrêmes, embruns marins).

Parmi les caractères d'adaptation que montre la plante face aux conditions climatiques stressantes (en particulier les températures élevées) figurent les modifications des caractéristiques structurales foliaires. En effet, ces dernières peuvent subir des changements ou présenter certains aspects particuliers en guise de réponse ou d'adaptation à ces contraintes imposées par le milieu.

Le présent travail vise à mettre en évidence de telles modifications et à mettre en valeur leur rôle d'acclimatation et d'adaptation face aux températures et luminosités extrêmes du sud tunisien sur trois variétés de vignes tunisiennes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I - MATÉRIEL VÉGÉTAL ET LOCALISATION DES ESSAIS

Trois variétés ont été choisies 1) Razegui : variété de table locale, blanche et très répandue en Tunisie, 2) Asli : variété locale à feuilles cotonneuses, à double usage (cuve et table), blanche, essentiellement cultivée à Kerkennah, et 3) Cardinal : variété de table introduite, noire et précoce. Les trois variétés sont cultivées en plein champ dans le nord de la Tunisie, au Cap Bon (étage bioclimatique semi-aride), à une densité de plantation de 1600 plants. h^{-1}. Elles sont conduites en pergolette et bénéficient d'une irrigation localisée régulière. Les mêmes variétés sont cultivées dans le sud du pays : 1) à Mahress (Sud-Est, étage bioclimatique aride) dans le cas de la variété Asli conduite en gobelet et en sec dans un jardin privé et 2) à Rjim-Mâatoug (Sahara supérieur, conditions environnementales difficiles) dans le cas de Razegui et Cardinal. La région de Rjim-Mâatoug est caractérisée par une multitude de stress abiotiques notamment la salinité, occasionnée par la remontée de la nappe phréatique, le sirocco et surtout les températures estivales excessives (tableau I) et l'insolation qui affectent directement les tissus foliaires. Dans le vignoble de Rjim-Mâatoug, les variétés Razegui et Cardinal sont conduites en gobelet, à une densité de plantation de 1000 plants.ha^{-1} et sont régulièrement irriguées à la cuvette.

Deux régions de culture seront finalement considérées pour les trois variétés Razegui, Cardinal et Asli: 1) le nord (Cap Bon) et 2) le sud (aussi bien Mahress que Rjim-Mâatoug).

II - ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Des portions rectangulaires ont été prélevées au niveau de la région médiane sur trois feuilles adultes, du 6e nœud, issues de trois pieds de vigne de chaque variété. L'exposition des feuilles (ensoleillée, ombragée) ainsi que le moment et l'horaire du prélèvement ont été considérés dans cette expérimentation aussi bien au nord qu'au sud.

La technique histologique appliquée a été décrite par GABE (1968). Les fragments de tissu foliaire sont fixés dans le FAA (5 ml de formol, 5 ml d'acide acétique, 90 ml d'éthanol 50°). La fixation est suivie d'un lavage sous l'eau courante puis d'une déshydratation par des bains d'éthanol successifs à concentrations croissantes. Puis, un traitement au xylène est réalisé afin d'éliminer l'éthanol et d'éclaircir les tissus. L'inclusion est effectuée dans la paraffine et des coupes d'une épaisseur de l'ordre de 10 µm sont réalisées (GABE, 1968 ; NEZELOF *et al.*, 1972) au moyen d'un microtome « Bright 5030. Les

Tableau I - Caractéristiques météorologiques des sites nord (Cap Bon) et sud (Rjim-Mâatoug) : moyennes mensuelles des températures maximales et minimales et de la pluviométrie durant la période estivale (sur trois années).

Meteorologic characteristics of north (Cap Bon) and south (Rjim-Mâatoug) sites : monthly mean maximum and minimum temperatures and rainfall during summer (over 3 years).

	Juin		Juillet		Août	
	Nord	Sud	Nord	Sud	Nord	Sud
Température maximale moyenne (°C)	31.5	37.6	34	41.5	35.5	41.4
Température minimale moyenne (°C)	19.4	21.2	21.9	24.1	23.3	25.3
Pluviométrie (mm)	19.5	0	7.3	0	0.8	0.7

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

coupes sont enfin colorées au vert de méthyle et observées au microscope optique « Olympus».

III - MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE (MEB)

Lors de la préparation des tissus, deux techniques de fixation ont été adoptées :

- La première consiste à placer les tissus dans un fixateur composé de (1v) glutaraldéhyde, (1v) eau distillée et (2v) tampon cacodylate (pH 7.4) pendant 4 heures à 4 °C. La fixation est suivie de trois lavages avec le tampon cacodylate, d'une heure chacun. Les échantillons sont ensuite déshydratés par des passages successifs dans des bains d'éthanol (50°, 80°, 95° et éthanol absolu) d'une heure chacun, avant leur trempage dans deux bains consécutifs d'acétone pur, d'une heure chacun.

- La seconde méthode consiste en une congélation suivie d'une lyophilisation : dès leur prélèvement, les échantillons sont immergés dans l'azote liquide (-192 °C). Ainsi congelés, les échantillons subissent ensuite une lyophilisation pendant 24 à 36 heures.

Avant leur observation au microscope électronique à balayage (MEB), les échantillons préparés selon ces deux méthodes subissent une métallisation à l'or. Les observations sont faites au moyen d'un MEB "PHILIPS XL 30" sous une tension d'accélération allant de 10 à 25 kV.

IV - MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À TRANSMISSION (MET)

Les fragments de feuilles sont trempés dans un fixateur composé de (1v) glutaraldéhyde, (4v) tampon cacodylate (pH 7.4) et (3v) eau ; les mêmes fragments sont ensuite post-fixés au tétroxyde d'Osmium 4 %. Après lavage, déshydratation par passages successifs dans des bains d'éthanol (70°, 95° et absolu) de 30 minutes chacun et inclusion dans de la résine (époxy), des coupes ultra-fines d'une épaisseur de 70 nm sont réalisées et colorées à l'acétate d'uranyle avant d'être observées au moyen d'un microscope électronique à transmission (JEOL 1010).

RÉSULTATS

I - CARACTÈRES ANATOMIQUES DE LA FEUILLE

Les caractères généraux de l'anatomie foliaire sont conservés dans les deux régions de culture (nord et sud), quelle que soit l'exposition de la feuille et pour toutes les variétés étudiées. En effet, les coupes histologiques ont montré que l'ensemble des tissus (protecteurs, conducteurs, de soutien et parenchymateux) de la feuille est préservé.

L'étude statistique de l'épaisseur du limbe a révélé une différence significative entre le nord et le sud et ce, dans le cas de la variété Cardinal (tableau II). La variété Razegui a présenté quant à elle la plus faible épaisseur foliaire dans le sud, sous une exposition ombragée (tableau II).

Quant à l'analyse de l'épaisseur des parenchymes, la variété Cardinal a manifesté une différence significative dans l'épaisseur des parenchymes palissadique et lacuneux entre les régions de culture (tableau II). En effet, une augmentation significative de l'épaisseur du parenchyme lacuneux (exprimée en pourcentage de l'épaisseur du limbe) a été enregistrée dans le sud au soleil (46.3 %) simultanément avec une diminution significative de l'épaisseur du parenchyme palissadique (33.1 %).

La variété Razegui n'a par contre pas présenté de différences significatives quant aux épaisseurs du limbe, des parenchymes palissadique et lacuneux entre le nord et le sud (tableau II).

II - DENSITÉ STOMATIQUE

Les échantillons fixés au glutaraldéhyde ont été observés au microscope à balayage L'observation des surfaces foliaires a montré, à des grossissements variables (x 240-x 1000), des cellules épidermiques bien structurées sur les faces supérieure et inférieure, ainsi que des stomates bien discernables sur la face inférieure et constitués de deux cellules de garde et d'un ostiole (figure 1). Ces observations ont permis de calculer conséquemment la den-

Tableau II - Comparaison des moyennes des épaisseurs du limbe L (mm), du parenchyme palissadique PP et lacuneux PL (en % de l'épaisseur du limbe) des variétés Cardinal et Razegui dans les différentes régions de culture (Test Duncan, p<0.05). Moyennes de 13 valeurs.

Mean comparaison of blade L (mm), palissade PP and spongy PL parenchyma thickenesses (% blade thickeness) of Cardinal and Razegui varieties in the different cultivation regions (Duncan Test, p<0.05). Means of 13 values.

Région de culture	Cardinal			Razegui		
	L (mm)	PP (%)	PL (%)	L (mm)	PP (%)	PL (%)
Nord (soleil)	0.16b	41.63a	38.76b	0.17a	36.23a	42.92a
Sud (soleil)	0.19a	33.15b	46.31a	0.18a	39.9a	38.66a
Sud (ombre)	0.15b	35.44b	42.31ab	0.14b	36.9a	40.4a

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

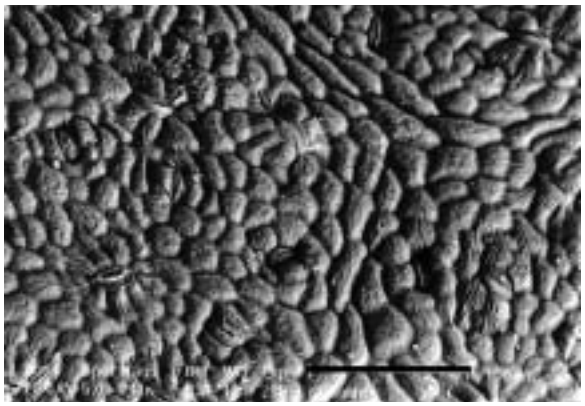


Figure 1 - Organisation des cellules épidermiques et stomates sur la surface foliaire inférieure de la variété Razegui. Barre : 100 µm

Epidermal cells and stomata on the abaxial leaf surface of Razegui. Bar : 100 µm

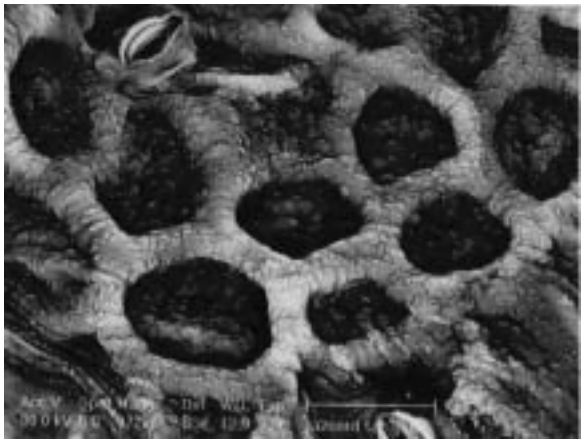


Figure 2 - Surface foliaire inférieure de Razegui au nord (exposition ensoleillée). Barre : 20 µm

Abaxial leaf surface of Razegui in the north (sunny exposure). Bar : 20 µm

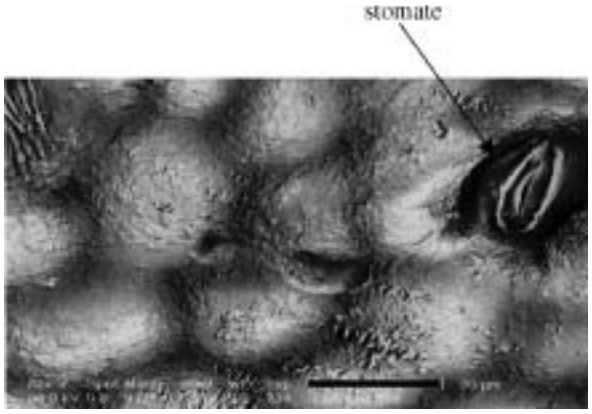


Figure 3 - Surface foliaire inférieure de Razegui au sud (exposition ensoleillée). Barre : 20 µm

Abaxial leaf surface of Razegui in the south (sunny exposure). Bar : 20 µm

sité stomatique. Les résultats obtenus montrent que les variétés étudiées présentent de manière comparable une densité stomatique moyenne de 220 stomates.mm^{-2} approximativement.

Les densités stomatiques de Razegui et de Cardinal ne sont pas significativement différentes entre le nord et le sud bien qu'une tendance à la diminution soit notée dans le sud (tableau III).

III - ULTRASTRUCTURE FOLIAIRE

Les échantillons foliaires fixés au glutaraldéhyde ont été observés au microscope à balayage et photographiés. En comparant les différentes situations (ensoleillée du nord et du sud et ombragée du sud) des variétés, des différences structurales, particulièrement de la forme cellulaire, apparaissent au niveau des cellules épidermiques inférieures : les variétés Razegui, Cardinal et Asli cultivées au nord (soleil), ont en effet toujours présenté des cellules épidermiques de forme « concave », avec une forte mise en relief des parois cellulaires (figure 2). Par contre, dans le sud, les cellules épidermiques de ces mêmes variétés sont plus volumineuses, et présentent une forme « convexe », laissant apparaître un relief cellulaire « bombé » classique (figure 3).

Les échantillons des variétés, cultivées dans le sud mais ombragées (palmeraie), ont laissé apparaître les deux formes de cellules épidermiques: des cellules « convexes » et « concaves » donnant un aspect intermédiaire entre les situations exposées du nord et du sud du pays (figure 4).

Par ailleurs, la face supérieure des feuilles, observée en microscopie à balayage, montre des cellules épidermiques volumineuses et bien conservées. Aucune différence structurale des cellules épidermiques supérieures n'a été remarquée entre les variétés dans les différents sites étudiés (figure 5).

IV - CIRES ÉPICUTICULAIRES

La technique de congélation à l'azote liquide au vignoble, suivie de la lyophilisation, a permis de visualiser les cires épicuticulaires. Les photographies obtenues montrent toujours des dépôts considérables de cires couvrant entièrement les cellules épidermiques supérieures et inférieures. Ces dépôts de cires s'amenuisent au niveau des stomates. À fort grossissement, les variétés observées montrent des plaques cristalloïdes irrégulières de cires épicuticulaires verticales et horizontales aussi bien au niveau de la cuticule supérieure qu'inférieure (figure 6). Les plaques de cire observées dans notre étude sont relativement bien réparties dans les échantillons foliaires du nord. Dans le sud cependant, il semble y avoir moins de cires épicuticulaires en plaques (figure 7).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

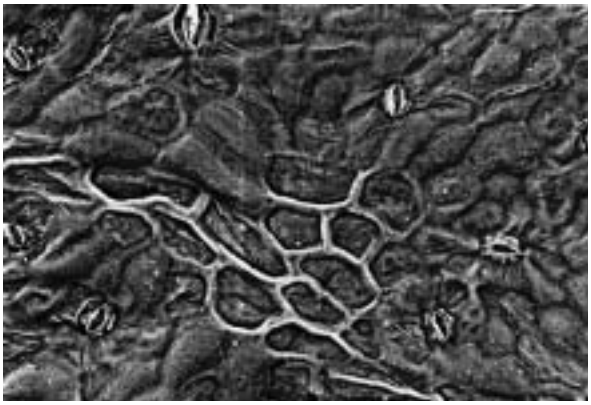


Figure 4 - Surface foliaire inférieure de Razegui au sud (exposition ombragée). Barre : 100 µm.

Abaxial leaf surface of Razegui in the south (shaded exposure). Bar : 100 µm

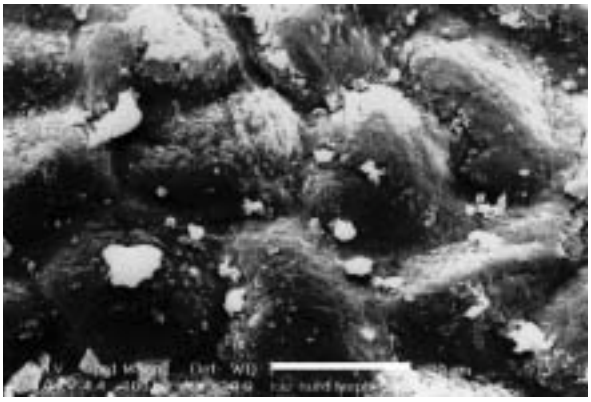


Figure 5 - Surface foliaire supérieure de Razegui au sud (exposition ensoleillée). Barre : 20 µm

Adaxial leaf surface of Razegui in the south (sunny exposure). Bar : 20 µm

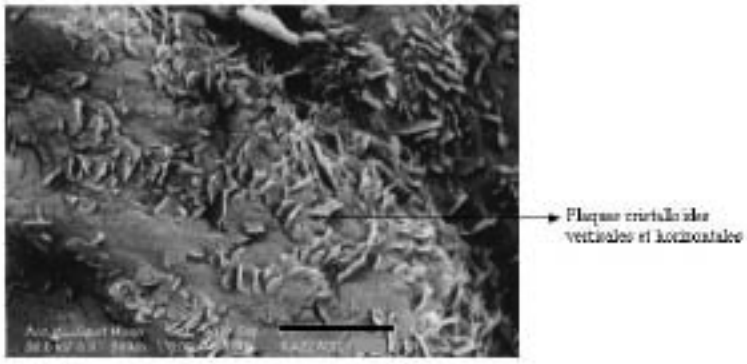


Figure 6 - Cires épicutilaires en plaques cristalloïdes irrégulières sur la surface foliaire inférieure de Razegui au nord (exposition ensoleillée). Barre : 5 µm

Irregular cristalloid plates of epicuticular waxes on the abaxial leaf surface of Razegui in the north (sunny exposure). Bar : 5 µm

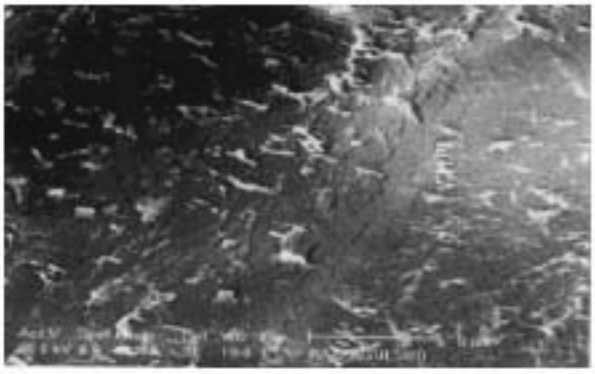


Figure 7 - Alterations des cires épicuticulaires sur la surface foliaire inférieure de Razegui au sud. Barre : 5 µm

Epicuticular wax alteration on the abaxial leaf surface of Razegui in the south. Bar : 5 µm

V - ÉPAISSEURS DE L'ENSEMBLE « CUTICULE ET PAROI EXTERNE DE L'ÉPIDERME SUPÉRIEUR»

Les photographies obtenues à partir des échantillons foliaires lyophilisés et observés en coupe transversale montrent, à fort grossissement, un épaississement prononcé de l'épiderme foliaire supérieur « cuticule et paroi externe » dans le cas des deux variétés étudiées (RAZEGUI et ASLI). En comparant les différentes régions de culture, l'épaisseur de cet ensemble apparaît plus importante pour les échantillons du sud (figure 9) que pour ceux du nord (figure 8).

VI - ÉPAISSEURS DE LA PAROI ET DE LA CUTICULE

Le recours à la microscopie électronique à transmission a été indispensable afin de contourner les limites de la microscopie à balayage et mieux observer l'ultrastructure des parois cellulaires. Les premières observations effectuées au MET, sur quelques coupes ultra-fines, ont permis de distinguer trois assises représentant les cires épicuticulaires (Ce), la cuticule interne (Cu) et la paroi pectocellulosique (Pa). La comparaison préliminaire des photographies obtenues a permis de noter un épaississement au niveau de la paroi pectocellulosique supérieure de l'épiderme dans les échantillons du sud (figure 11) et ce, quelque soit la variété. Par contre, la cuticule observée dans les mêmes échantillons du sud semblerait être d'épaisseur et de densité comparables à celle visualisée dans les échantillons du nord (figure 10).

DISCUSSION

Les observations anatomiques ont permis de constater des modifications notamment au niveau de l'épaisseur des tissus, selon le site de culture. De tels

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

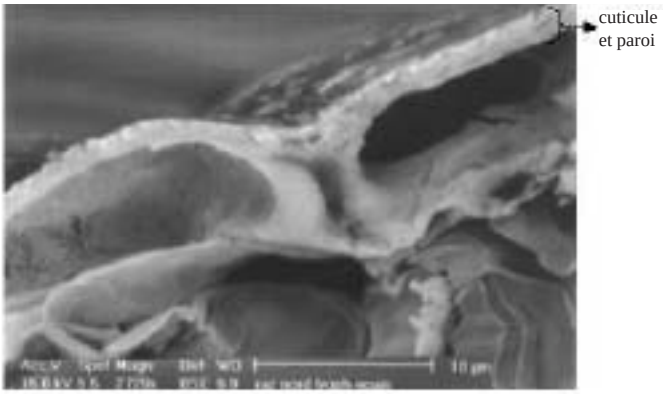


Figure 8 - Coupe transversale du limbe de Razegui au nord : cuticule et paroi externe de l'épiderme supérieur. Barre : 10 µm
Leaf blade cross section of Razegui in the north : cuticle and outer wall of upper epidermis. Bar : 10 µm

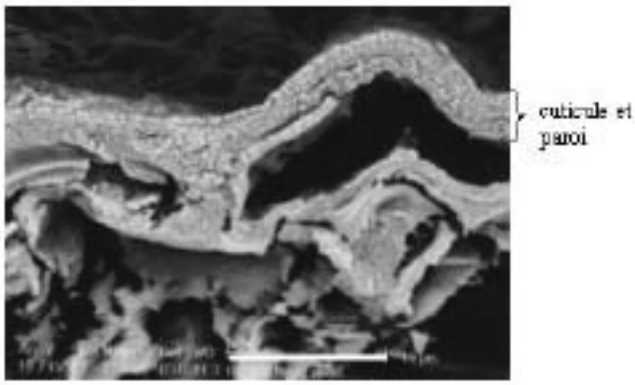


Figure 9 - Coupe transversale du limbe de Razegui au sud : cuticule et paroi externe de l'épiderme supérieur. Barre 10 µm
Leaf blade cross section of Razegui in the south : cuticule and outer wall of upper epidermis. Bar : 10 µm

Tableau III - Comparaison des moyennes des densités stomatiques (mm^{-2}) des variétés Cardinal et Razegui dans les différentes régions de culture (Test Duncan, $p<0.05$). Moyennes de 10 valeurs.
Mean comparaison of stomata densities (mm^{-2}) of Cardinal and Razegui in the different cultivation regions (Duncan Test, $p<0.05$). Means of 10 values.

Région de culture	Cardinal	Razegui
Nord (soleil)	234.7a	236.5a
Sud (soleil)	235.6a	211.1a
Sud (ombre)	200.8a	185.6a

réarrangements structuraux pourraient avoir un effet considérable sur le caractère adaptatif et de tolérance face à une multitude de stress abiotiques, essentiellement les températures estivales excessives et l'insolation qui sévissent dans le sud du pays.

Paradoxalement, c'est la variété Cardinal qui a développé sa plus grande épaisseur foliaire dans le sud sous une exposition ensoleillée (0.19 mmm). SCHUEPP (1993) a d'ailleurs noté dans ce contexte que les feuilles ensoleillées sont généralement plus épaisses que les feuilles ombragées, et ressemblent aux feuilles des habitats arides. L'épaississement du limbe contribuerait, en effet, à une réduction de la transpiration ainsi qu'à une limitation du flux thermique au sein de l'appareil photosynthétique foliaire. Ce phénomène permettrait non seulement une grande économie d'eau, mais aussi la préservation des structures chlorophylliennes au niveau de tout l'appareil végétatif aérien.

L'épaississement du limbe noté chez la variété Cardinal, cultivée sous des conditions de température élevée et d'insolation, est principalement dû au rétrécissement du parenchyme palissadique simultanément avec un épaississement du tissu lacuneux (tableau II). Dans ces conditions, l'épaississement du parenchyme lacuneux conduit à la limitation de la diffusion du gradient de température au sein de la feuille et la protection des structures et organites cellulaires. C'est une étape de la stratégie d'adaptation qui semble être adoptée par la variété Cardinal face aux contraintes environnementales.

Un comportement similaire est remarqué chez la tomate (*Lycopersicon esculentum* L.), mais exposée à un stress hydrique. HASSAN *et al.* (1984) ont, en effet, noté une diminution de l'épaisseur du parenchyme palissadique, avec l'augmentation du stress hydrique.

Contrairement au Cardinal, la variété autochtone Razegui semble recourir à d'autres stratégies afin de tolérer les stress imposés dans le sud.

Par ailleurs, l'aspect bien conservé des formes cellulaires épidermiques des faces inférieures, observé dans les échantillons du sud (figure 3), en comparaison avec ceux du nord, pourrait être expliqué par la présence de parois cellulaires très rigides, lesquelles permettraient aux cellules de garder leur forme. D'autres adaptations morphologiques pourraient intervenir telles que des revêtements épais de cires cuticulaires. Ces dépôts constitueraient également une barrière efficace contre les pertes d'eau par transpiration.

L'observation des cires épicuticulaires de prés a permis de noter dans le nord une structure en plaques cristalloïdes irrégulières (BARTHLOTT *et al.*, 1998) verticales et horizontales aussi bien au niveau de la cuticule supérieure qu'inférieure (figure 6) et indépendamment de la variété. PALLIOTTI *et al.* (2000) ont observé des cires épicuticulaires ayant en majorité une structure

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

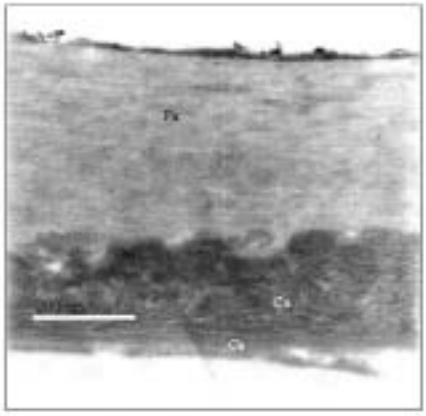


Figure 10 - Structure de la cuticule et de la paroi externe de l'épiderme supérieur du limbe de Razegui au nord. Barre : 200 nm

Structure of the cuticule and outer wall of upper epidermis of Razegui in the north. Bar 200 nm

Pa : paroi, cell wall - Cu : cuticule interne
Ce : cires épicuticulaires, epicutilar wax

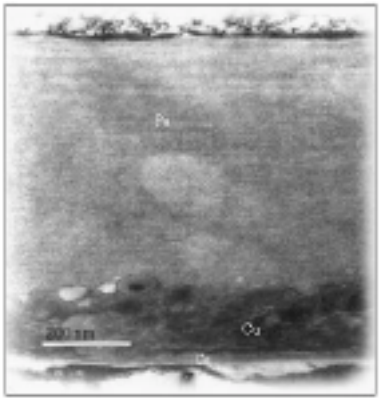


Figure 11 - Structure de la cuticule et de la paroi externe de l'épiderme supérieur du limbe de Razegui au sud. barre : 200 nm

Structure of the cuticle and outer wall of upper epidermis of Razegui in the south. Bar : 200 nm

Pa : paroi, cell wall - Cu : cuticule interne - Ce : cires épicuticulaires, epicuticular wax

granulaire sur deux variétés de vigne : Cabernet Franc et Trebbiano Toscano.

Les plaques de cire observées dans notre étude sont relativement bien réparties dans les échantillons foliaires du nord. Dans le sud cependant, il semble y avoir moins de cires épicuticulaires en plaques (figure 7), peut-être sous l'effet de la forte insolation, des températures élevées et du vent de sable (GARREC, communication personnelle). En effet, selon JUNIPER et JEFFREE (1983), les vents violents, particulièrement ceux de sable, altèrent non seulement les cires épicuticulaires, mais aussi la cuticule. Ces échantillons présenteraient plutôt une accumulation de cires intracuticulaires indécelable par microscopie à balayage. Ceci a été prouvé suite à l'observation des coupes transversales au MEB en effet, une augmentation de l'épaisseur de l'ensemble « cuticule et paroi externe de l'épiderme supérieur » a été remarquée dans le sud ; cet épaississement pourrait être dû à celui 1) de la cuticule d'une part ou 2) de la paroi épidermique d'autre part ou 3) aux deux phénomènes simultanément. BERNARD (1978) a d'ailleurs noté que l'épiderme supérieur de la vigne comporte des cellules à parois épaissies, principalement du côté externe.

L'épaississement de l'ensemble « cuticule et paroi externe de l'épiderme supérieur », noté chez les variétés Razegui et Asli, pourrait être attribué à la température et à la luminosité extrêmes du sud tunisien et à la sécheresse, respectivement. En effet, selon El AYEB (1995), les espèces adaptées aux conditions arides et semi-arides développent des dépôts de cires exceptionnellement importants afin de limiter les pertes d'eau par transpiration. PALLIOTTI *et al.* (2000) confirment dans ce contexte, que la quantité de cires épicuticulaires extraites à partir de feuilles ombrées de la variété de vigne Trebbiano Toscano est nettement inférieure à celle de feuilles exposées au soleil de la même variété. Les feuilles de vigne augmentent ainsi leur revêtement en cires épicuticulaires en réponse à l'augmentation de l'intensité lumineuse pendant la croissance (PALLIOTTI *et al.*, 2000).

La comparaison de la variété Razegui cultivée en irrigué à Rjim-Mâatoug et Asli, conduite en sec à Mahress, sur le plan ultrastructural, permet de constater quelques ressemblances entre les dimorphismes soleil/ombre et tolérance à la sécheresse/non tolérance à la sécheresse.

Les observations des mêmes coupes transversales au MET a permis de distinguer une structure pariétale relâchée qui favorise la visualisation des fibres de cellulose ; celles-ci se présentent en sous-couches de même orientation et de même densité reconnaissables à travers la différence de contraste (figure 10). Une structure pariétale similaire a été observée par MET dans les cellules épidermiques des baies mûres de Sauvignon (PRUDET, 1994). Par ailleurs, l'observation de la face externe de l'épiderme supérieur a permis de noter un épaississement important de la paroi pectocellulosique supérieure de l'épiderme dans les échantillons du sud ainsi qu'une condensation de la cuticule interne (figure 11) et ce, en comparaison avec les échantillons du nord (figure 10) et indépendamment de la variété étudiée. Ce résultat préliminaire quant à l'épaississement pariétal serait justifié dans les conditions du sud. JUNIPER et JEFFREE (1983) indiquent dans ce contexte que chez les espèces végétales soumises aux contraintes climatiques sévères (aridité), l'épiderme est souvent épaissi ou présente plusieurs

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

assises, tandis que la paroi cellulaire est dense et cutinisée, afin de diminuer la perméabilité des cellules à l'eau.

CONCLUSION

Cette étude structurale et ultrastructurale des variétés de vigne Razegui, Asli et Cardinal a permis de découvrir certaines phases de la stratégie de tolérance adoptée par la vigne afin de faire face aux contraintes environnementales sévissant dans le sud tunisien (température excessive, insolation, sirocco…). Ainsi, dans de telles conditions et indépendamment de la variété, la vigne semble avoir recours à certaines modifications ultrastructurales telles que les épaississements de la cuticule et probablement de la paroi pectocellulosique des cellules épidermiques. Bien qu'introduite, la variété Cardinal s'est révélée dotée de capacités remarquables d'adaptation aux contraintes environnementales imposées.

Le recours à la microscopie à transmission est envisagé dans un travail futur, afin d'étudier l'épaisseur de la pellicule des baies de raisin chez les variétés du sud.

Par ailleurs, considérant l'importance de l'assainissement viral de la vigne *via* la thermothérapie, les répercussions des températures caniculaires sur quelques variétés seront aussi détaillées sur le plan sanitaire.

Enfin, bien que cette étude mette en évidence l'effet des conditions environnementales extrêmes sur les caractères structuraux et ultra-structuraux de la plante, les régulations biologiques et les processus métaboliques mis en œuvre dans ces conditions restent à découvrir et à maîtriser pour certains, afin d'agir sur la vigne et de la mettre en condition de mieux supporter certains stress environnementaux.

Remerciements : Les auteurs sont fort reconnaissants à Mme O. Hachicha (Ecole Nat. Ing. Sfax) et aux Professeurs N. Drira (Fac. Sci. Sfax) et W. Chaïbi (Fac. Sci. Tunis) pour leur apport scientifique lors des observations en Microscopie Électronique à Balayage. Ils remercient vivement Mr. Le Professeur J.P. Garrec pour son aide scientifique et technique concernant les observations des cires. Ils sont également reconnaissants à Mlle A. Ben Ammar (Fac. Méd. Tunis) pour sa patience et son soutien technique en Microscopie Électronique à Transmission.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALBOUCHI A., 1997. Effets du préconditionnement à la carence en eau sur certaines manifestations de l'endurcissement à la sécheresse chez *Acacia cyanophylla* L. : Croissance, comportement hydrique et accumulation active de solutés. *Thèse Doctorat*. Université de Tunis II.

BARTHLOTT W., NEINHUIS C., CUTLER D., DITSCH F., MEUSEL I., THEISEN I. and WILHELMI H., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical J. Linnean Society*, **126**, 237-260.

BERNARD A.C., 1978. Évolution de la structure histologique du limbe de *Vitis vinifera* cv. Carignan au cours du cycle végétatif. *France viticole*, **10**, 72-185.

BESSIS R. et ADRIAN M., 2000. Alimentation hydrique de la vigne : un facteur de l'expression du terroir. *Progrès Agricole et Viticole*, **117**, 345-350.

El AYEB N., 1995. Résistance à la sécheresse chez le caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) : caractérisation des cires cuticulaires foliaires. D.E.A. d'Écophysiologie Végétale- Faculté des Sciences de Tunis.

GABE M., 1968. *Techniques histologiques*. Masson et Cie, éditeurs, Paris.

HASSAN S.H., TAHA ES.M., EL-BELTAGY A.S., GOMAA H.M. and MAKSOUD M.A., 1984. Effect of different water regimes on tomato. Water saturation deficit, pigments and leaf anatomy. *Annals Agric. Sci*., **29**, 957-97.

JUNIPER B. E. and JEFFREE C. E., 1983. *Plant Surfaces*. Edward Arnold, London.

NEZELOF C., GALLE P. et HINGLAIS N., 1972. *Les examens de Laboratoire: Techniques microscopiques*. Flammarion et Cie, éditeurs, France.

PALLIOTTI A., CARTECHINI A. and FERRANTI F., 2000. Morpho-anatomical and physiological characteristics of primary and lateral shoot leaves of Cabernet Franc and Trebbiano toscano grapevines under two irradiance regimes. *Am. J. Enol. Vitic*., **51**, 122-130.

PRUDET S., 1994. Contribution à l'étude du rôle du complexe pelliculaire dans la résistance de la baie de raisin à *Botrytis cinerea* Pers., agent de la pourriture grise de la vigne. *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux II.

SCHUEPP H., 1993. Leaf boundary layers. *New Phytol*., **125**, 477-507.

Manuscrit reçu le 27 mai 2004 ; accepté pour publication, après modifications le 8 mars 2005

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)