

**ECOLE NATIONALE
SUPERIEURE DE
BIBLIOTHECAIRES**

**UNIVERSITE
CLAUDE BERNARD
LYON I**

**DIPLÔME SUPERIEUR
DE BIBLIOTHECAIRE**

**D.E.S.S. INFORMATIQUE
DOCUMENTAIRE**



**PROJET DE RECHERCHE
NOTE DE SYNTHÈSE**

**INFLUENCE DU FROID SUR LES PEROXYDASES
DES VEGETAUX SUPERIEURS:
ETUDE QUANTITATIVE ET QUALITATIVE.**

Isabelle BOGDANOWITCH

**Sous la direction de: Françoise PARROT,
Laboratoire de physiopathologie,
Université PARIS VI**

1990

1990
ID
4

INFLUENCE DU FROID SUR LES PEROXYDASES DES VEGETAUX SUPÉRIEURS : ETUDE QUANTITATIVE ET QUALITATIVE

BOGDANOWITCH Isabelle

RESUME : Modifications des peroxydases de végétaux herbacés et ligneux, consécutives à l'action du froid: observations faites, en particulier, chez des plantes génétiquement plus ou moins résistantes au froid. Interprétations quantitatives et qualitatives de ces modifications.

DESCRIPTEURS : Peroxidase; Froid; Variation saisonnière; Arbre forestier feuillu; Arbre fruitier; Plante fruitière; Plante céréalière; *Plante Fourragère; Plante ornementale.*

ABSTRACT : Effects of cold on peroxidases of woody and herbaceous plants: observations have been, particularly, carried out on plants that differed in cold hardiness. Qualitative and quantitative changes are explained.

KEYWORDS : Peroxidase; Cold; Seasonal variation; Hardwood forest tree; Fruit tree; Fruit crop; Cereal crop; *Fodder crop; Ornamental crop.*

1ère PARTIE

**METHODOLOGIE
DE LA
RECHERCHE
DOCUMENTAIRE**

SOMMAIRE

1.PRESENTATION DU SUJET

2.GENERALITES SUR LA DEMARCHE DE RECHERCHE BIBLIO- GRAPHIQUE

3.DEROULEMENT DE LA RECHERCHE AUTOMATISEE

3.1. Choix des bases de données interrogées

3.2. Stratégies d'interrogation

3.2.a. CHEMICAL ABSTRACTS SERVICE

3.2.b. PASCAL

3.2.c. BIOSIS

4.SYNTHESE DES RESULTATS ET CONCLUSIONS

1. PRESENTATION DU SUJET

A l'automne, au moment de la chute des feuilles, les pêchers peuvent être contaminés par une bactérie du genre *Pseudomonas*. Dans ce cas, les pêchers atteints développent, à la reprise de la végétation, une maladie se traduisant par la mort des branches, la chute du jeune fruit ou la dépréciation des fruits atteints.

L'étude de cette maladie a montré que les basses températures hivernales constituent l'un des principaux facteurs conditionnant l'importance des dégâts.

Les chercheurs du laboratoire de physiopathologie végétale (Université PARIS VI) ont été chargés par l'I.N.R.A. de l'étude des mécanismes moléculaires présidant au déclenchement et à l'évolution de la maladie du pêcher.

Sachant qu'il existe une relation entre le degré de résistance à une maladie de certaines plantes et leur contenu en peroxydases et, compte-tenu des observations précédemment citées, ces chercheurs ont supposé que le froid pouvait avoir une influence sur ces enzymes. Ainsi, en modifiant quantitativement et/ou qualitativement les peroxydases, le froid accentuerait la sensibilité du pêcher à la maladie.

Il était essentiel, en préambule des recherches expérimentales, de réaliser une étude bibliographique, guidée par cette hypothèse. Un entretien avec Madame Françoise PARROT, chercheur au laboratoire de physiopathologie végétale, m'a permis de cerner le sujet et de préciser la stratégie de recherche documentaire.

2.GENERALITES SUR LA DEMARCHE DE RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

Toute recherche bibliographique débute, comme le montre l'ordinogramme présenté à la page suivante, par une définition de sa nature : doit-elle être manuelle et/ou automatisée?

Le sujet proposé peut se définir par:

- son appartenance au domaine scientifique (physiopathologie végétale)
- son caractère "pointu".

D'autre part, Mme PARROT avait supposé que la littérature, relative à ce sujet, était peu abondante.

En conséquence, les informations susceptibles d'être sélectionnées, se trouveront en grande majorité dans des périodiques. En effet, les monographies scientifiques, qui couvrent un domaine souvent assez large, ne pourront répondre de manière satisfaisante au sujet.

Donc, compte-tenu de l'énoncé proposé, la recherche documentaire pourra se faire à partir de bibliographies imprimées, multi-disciplinaires ou spécialisés, qui couvrent le domaine de la biochimie végétale, telles que:

- le Bulletin signalétique du C.N.R.S./ Pascal THEMA
- Biological Abstracts
- Chemical Abstracts

Ces "outils-papier" proposent parfois des résumés qui sont les indicateurs de pertinence d'un document.

Toutefois, soulignons que cette recherche manuelle serait longue et fastidieuse. Il faudrait en effet, pour répondre au sujet, entreprendre une recherche rétrospective portant sur les 10 à 20 dernières années d'étude. La possibilité m'ayant été offerte d'accéder aux bases de données bibliographiques correspondant aux répertoires précédemment cités, il était plus judicieux d'optimiser la recherche documentaire par une interrogation en ligne.

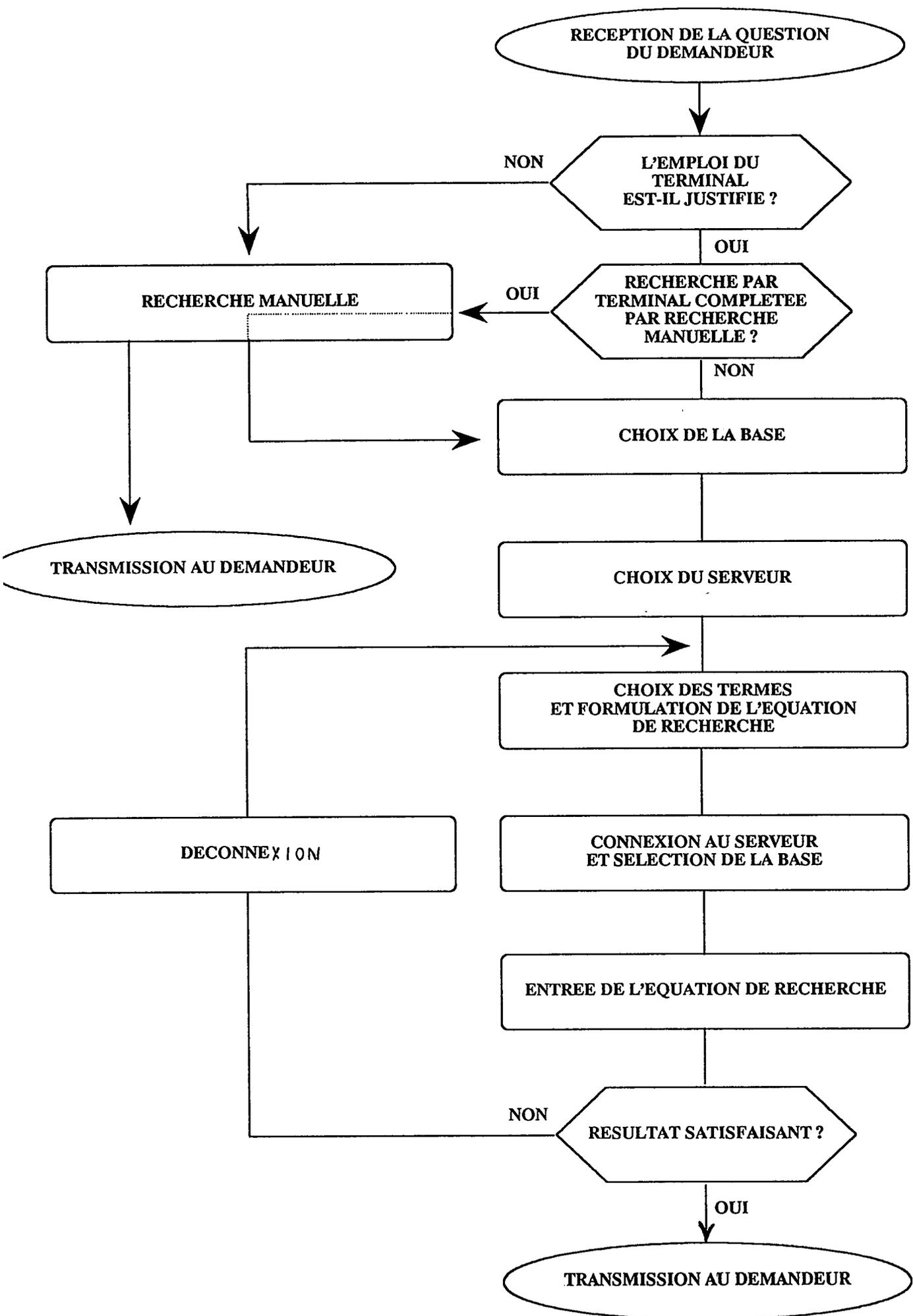


FIGURE 1: ORDINOGRAMME MONTRANT LA STRATEGIE DE RECHERCHE DOCUMENTAIRE

3. DEROULEMENT DE LA RECHERCHE AUTOMATISEE

3.1 Choix des bases de données interrogées

Après consultation du *répertoire des banques de données professionnelles 1989 (ADBS-ANRT)*, trois bases de données bibliographiques, susceptibles de répondre au sujet, ont été sélectionnées:

- PASCAL
- BIOSIS
- CHEMICAL ABSTRACTS SERVICE (C.A.S.)

Un serveur, offrant l'accès à chacune de ces bases, doit être sélectionné (voir ordiogramme de la figure 1 p.7)

Présentons, dans un tableau, les caractéristiques des trois bases interrogées et des serveurs choisis:

BASE DE DONNEES :	PASCAL	C.A.S.	BIOSIS
PRODUCTEUR	INIST/CNRS (FRANCE)	Chemical Abstract Service (U.S.A.)	Biosciences Information Service (U.S.A.)
DOMAINES COUVERTS	Sciences et Techniques: Physique, Chimie, Sciences de la vie,	tous les aspects de la chimie: biochimie en particulier	Biologie, méde- cine, agricul- ture, ...
NATURE	< ----- Références bibliographiques ----- >		
DONNEES	Analyse de tous les articles de périodiques majeurs français et étrangers, rapports, thèses, ... 6,5 Millions de réf., 430000 réf. par an.	700 titres des périodi- ques les + importants analysés dans BIOSIS, qqs centaines de titres cités dans le Beilstein, ... <i>7,3 Millions de réf., 400.000 réf par an</i>	articles de 9000 périod., actes de congrès, rap- ports de rech., brevets, ... 7,5 Millions de réf. 480000 réf/an.
DEBUT	1973	1967	selon serveur (<i>DIALOG 1969</i>)
MISE A JOUR	mensuelle	bimensuelle	mensuelle
SERVEUR (logiciel d'interrogation)	< -----TELESYSTEMES----- > (Questel +)		DIALOG (dialog)
COUT D'INTERROGATION	500 F/heure	800 F/heure	600 F/heure

3.2 Stratégies d'interrogation

La logique générale d'interrogation des bases de données est présentée sur l'ordino-gramme de la figure 1 (p.7).

Les stratégies d'interrogation sont présentées dans l'ordre chronologique des bases de données consultées. Les enseignements, tirés à l'issue de l'interrogation d'une base, ont été exploités pour l'amélioration de l'équation de recherche.

3.2.a. CHEMICAL ABSTRACTS SERVICE (chez TELESYSTEMES)

La base C.A.S. a été interrogée dans le cadre d'une journée de formation organisée par le serveur TELESYSTEMES.

- Choix des termes

La consultation du "*General subject index*" et de "*Chemical substances index*" a permis de sélectionner quelques mots appartenant au vocabulaire contrôlé.

Notons que si ces mots-clés se révèlent insuffisants pour formuler l'équation de recherche, il est possible d'interroger la base C.A.S. par du vocabulaire libre (mots du titre et mots du résumé fait par le producteur).

Notion à exprimer	Mots-clés retenus
VEGETAL	-plant*
FROID	-cold,biological effects -freezing -plant stress,cold
PEROXYDASE	-peroxidase et registry number correspondant (9003-99-0)

* Il est prudent, dans un premier temps, d'employer un terme assez général ("plant"). Si le nombre de références s'avère plus important que prévu, la nature des végétaux sera précisée (les plantes ligneuses intéressent tout particulièrement les chercheurs du laboratoire de physiopathologie).

- Equation de recherche

Questions	Réponses
1. PEROX?DASE?/C OU 9003-99-0	12297
2. COLD ET (BIOLOGICAL AV EFFECT?)	14054
3. 2 ET PLANT?/T	2292
4. 1 ET 3	38
5. PEROX?YDASE?/T PRG (FREEZ??/?/T ou COLD)	110
6. 5 ET PLANT?	40
7. 6 OU 4	52
8.(PLANT? AV STRESS) PRG COLD	631
9. 8 ET 1	10
10. 9 OU 7	52

- Discussion

A l'issue de la **question 4**, la visualisation en format test des 10 premières références permet de constater, d'après le titre, la pertinence de 6 d'entre elles.

Dans un second temps (**question 5 à 7**), la notion de froid a été élargie grâce à l'emploi de "freez...". D'autre part, l'équation a été précisée: l'action du froid sur les peroxydases étant au coeur de l'étude, il était important d'imposer la proximité des termes "froid" et "peroxidase" (utilisation de l'opérateur PRG). Cette deuxième équation permet d'obtenir 14 nouvelles références.

Enfin, la formulation d'une troisième équation de recherche (**question 8 à 10**), mettant en relief la notion de froid en tant que facteur de stress pour la plante, n'apporte aucune référence supplémentaire.

Sur les 52 documents correspondant aux références obtenues (format maximum):

- 24 soit 46% semblaient, d'après le titre et le champ d'indexation, très pertinents. Parmi ces 24 documents, 14 articles de périodiques en langue slave (russe, polonais, ukrainien et bulgare) n'ont pas été retenus. Parmi les 10 articles de périodiques pertinents, un article paru dans un périodique hongrois n'était pas disponible en France. La pertinence a été confirmée suite à la lecture des 9 documents obtenus.
- 10 soit 19% sont, d'après le titre et le champ d'indexation, plus ou moins proches du sujet. Ces documents, en langue slave, n'ont pas été retenus.
- 18 soit 35% sont inexploitable.

3.2.b. PASCAL (chez TELESYSTEMES)

PASCAL a été interrogée dans le cadre des cours, à l'E.N.S.B.

- Choix des termes

Le choix des termes à employer pour l'élaboration de l'équation de recherche a été guidé par le *lexique PASCAL*, liste alphabétique (bilingue français/anglais) de termes contrôlés.

Notion à exprimer	Mots-clés retenus
VEGETAL	-plante -arbre
FROID	-froid -gel -variation saisonnière
PEROXYDASE	-peroxidase

- Equation de recherche

Compte-tenu des résultats obtenus à l'issue de la première interrogation, il convient d'éliminer les références correspondant aux articles en langue slave.

Question	Réponses
1.PEROXYDASE?	12587
2. 1 ET (FROID OU GEL OU VARIATION SAISONNIERE)	273
3. 1 ET (FROID OU GEL OU (VARIATION? AV SAISON?IERE?))	277
4. 3 ET (PLANTE? OU ARBRE?)	37
5. 4 SAUF (RUS/LA OU UKR/LA OU POL/LA OU BUL/LA)	31
6.1 ET (FROID OU (VARIATION? AV SAISON?IERE?))	39
7. 6 ET (PLANTE? OU ARBRE?)	11

- Discussion

La première équation de recherche (Question 1 à 5) permet d'obtenir 31 références. La visualisation des premières références met en évidence un problème d'homonymie: les peroxydases, qui existent sous plusieurs formes (appelées isoperoxydases), sont souvent séparées par électrophorèse sur gel. Parmi les 8 premières références visualisées, 5 sont relatives à la séparation des isoperoxydases par cette technique analytique. Le froid, qui constitue une variable très importante pour notre étude, n'intervient pas dans ces 5 articles (ni même le gel).

Ce problème conduit à formuler une seconde équation de recherche (Question 6 à 7). Celle-ci reprend les mêmes éléments que précédemment, en excluant le terme "gel". Compte-tenu du faible nombre de références obtenues à l'issue de cette seconde équation de recherche, les éventuels documents en langue slave ne sont pas écartés.

Soulignons que la première équation de recherche conduisait à un taux de bruit au moins égal à $(37 - 11) / 37 = 70\%$!

Sur les 11 documents correspondant aux références obtenus:

- 7 soit 64% sont, d'après le titre, le champ d'indexation et le résumé lorsqu'il existe, très pertinents
- 2 soit 18% sont assez proches du sujet
- 2 soit 18% sont inexploitable

Ce fort taux de précision (64%) peut laisser supposer un taux de silence élevé. Pourtant, la recherche de synonymes n'a pas été négligée. Il était d'ailleurs judicieux d'employer les termes "variation saisonnière" (et non pas seulement "froid") ou encore "arbre" (et non pas seulement "plante") dans la mesure où certains documents, qui cadrent parfaitement avec notre sujet, ne sont indexés exclusivement qu'avec ces termes. En effet, l'indexation se faisant au terme le plus spécifique, un article dont l'étude porte par exemple sur l'eucalyptus sera indexé à "arbre forestier feuillu" et non à "plante ligneuse". Dans les articles relatifs à l'influence des variations saisonnières sur les peroxydases végétales, l'étude du froid est implicite. A ce titre, ces articles nous intéressent.

En conclusion, les 7 documents pertinents -6 articles de périodique et 1 thèse- (en anglais et en allemand) ont été analysés.

3.2.c. BIOSIS (chez DIALOG)

BIOSIS a été interrogée dans le cadre d'une journée de formation organisée par le producteur de la base.

- Choix des termes

Le choix des descripteurs et des codes de concept propres à la base BIOSIS a été guidé par le *BIOSIS search guide-BIOSIS previews*. Les termes retenus sont les mêmes que ceux employés lors de l'interrogation de la base PASCAL. La notion de froid existe dans le *BIOSIS-search guide* sous forme d'un "concept-code". Ce code numérique recouvre la notion de froid en tant que variable primaire.

- Equation de recherche

Questions	Réponses
1.PEROXIDASE?	37732
2. 1 AND CC= 10616	734
3. 2 AND (PLANT OR PLANTS OR TREE OR TREES)	29

Les références correspondant à des documents en langue slave (articles de périodiques essentiellement) n'ont pas été, d'emblée, éliminées car elles sont systématiquement accompagnées d'un résumé qui permet de juger de la pertinence du document. Ainsi, la recherche documentaire pourra être ultérieurement complétée -si les chercheurs l'estiment nécessaire- par ces articles en langue slave, sélectionnés par leurs résumés. Ces documents pourront être obtenus auprès d'organismes spécialisés dans la traduction des périodiques tels que la B.L.D.S.C. (British Library Document Supply Center). Si l'article n'a pas été traduit par un tel organisme, il sera possible de le faire traduire par l'I.N.I.S.T. du C.N.R.S.

Sur les 29 documents:

- 11 soit 38% sont, d'après les résumés, très pertinents
- 7 soit 24% ne répondent pas directement au sujet mais sont, selon Mme PARROT et ses collègues, intéressantes à exploiter dans le cadre de l'étude expérimentale (articles relatifs aux méthodes et techniques utilisées pour l'étude des peroxydases) ou dans le cadre d'études voisines.
- 11 soit 38% sont hors sujet:

Parmi les 11 documents inexploitable, certains appartiennent au domaine de la biologie animale. Ainsi, dans le résumé d'un article de physiologie rénale, en anglais, apparaît le terme "tree shrew" (tupaia, mammifère insectivore). L'expérience, utilisant ces animaux, impliquait par ailleurs des conditions de froid et était réalisée en présence de peroxydases.

Dans un autre de ces "documents parasites", le résumé précise que "la mesure de l'activité des peroxydases des cellules sanguines humaines a été conduite dans les mêmes conditions que lors de l'expérience conduite par M^r X sur du matériel végétal ("plant material").

Ces deux exemples illustrent les limites de l'interrogation automatisée. Ce type de bruit est inévitable.

En conclusion, parmi les 11 documents très pertinents -tous articles de périodiques-, seuls, les 5 documents en langue non slave ont été retenus pour la synthèse.

Trois références, obtenues au laboratoire de physiopathologie et correspondant à des articles de périodiques, ont complété l'ensemble des articles obtenus par interrogation des bases de données.

En outre, la recherche documentaire s'est achevée par l'examen de la bibliographie des documents précédemment cités. 3 nouveaux articles ont été sélectionnés.

4. SYNTHÈSE DES RESULTATS ET CONCLUSION

Les bases interrogées se révèlent complémentaires (pour notre sujet). Seules, 1 référence est commune à 3 bases et 1 l'est à 2 bases (voir Figure 2 ci-dessous). Dans le domaine de la physiologie végétale et, plus précisément, en ce qui concerne le sujet mis en équation, les producteurs des bases C.A.S., PASCAL et BIOSIS sélectionnent des articles, en grande majorité, différents (certains périodiques sont communs mais les critères de sélection des articles sont vraisemblablement différents).

En conséquence, si une interrogation en ligne doit être renouvelée, il sera indispensable, compte-tenu de cette complémentarité, d'interroger ces 3 bases.

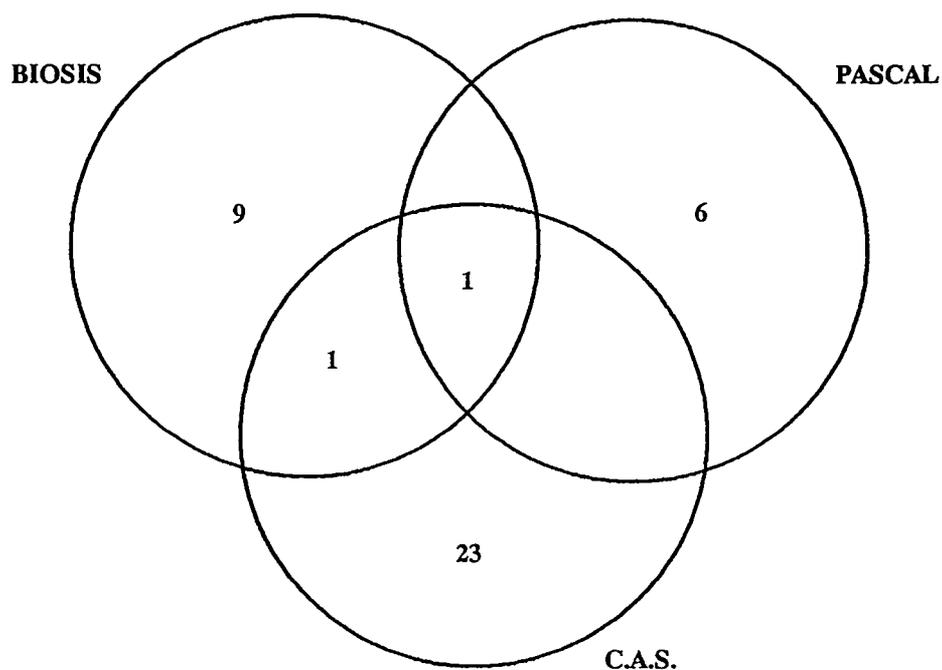


FIGURE 2: NOMBRE DE REFERENCES PERTINENTES DANS LES DIFFERENTES BASES

Le taux de précision peut varier de manière considérable en fonction de l'équation de recherche. Ainsi, la suppression d'un terme, qui désigne des notions ou objets différents, dans une des équations de recherche peut faire augmenter considérablement ce taux.

Un taux de précision très faible peut donc laisser supposer l'interférence d'un homonyme et doit conduire à la reformulation de l'équation de recherche.

Lorsque ce taux est très élevé, il implique un taux de silence également élevé. L'équation de recherche doit, dans ce cas aussi, être reformulée (en augmentant le nombre de synonymes employés ou en supprimant des opérateurs de proximité qui préciseraient de façon trop étroite le sujet).

Il semblerait que, de manière globale, l'interrogation ait laissé peu de place au silence. En effet, sur la totalité des références bibliographiques citées par les auteurs des articles obtenus par interrogation en ligne, seules, 6 références supplémentaires se sont révélées correspondre à des articles pertinents (Parmi ces 6 articles figurent les 3 articles dont les références ont été obtenues au laboratoire). Dans l'hypothèse -la plus pessimiste- selon laquelle ces 6 articles se trouvaient dans les bases interrogées, le taux de silence peut être estimé à $6/(6 + 42) = 12,5\%$ (42 étant le nombre total de documents pertinents obtenus).

L'interrogation de ces 3 bases a donc permis de couvrir le sujet, de la période 1967 à 1989, de manière quasi exhaustive.

2ème PARTIE

**SYNTHESE
BIBLIOGRAPHIQUE**

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION

2. LES MODIFICATIONS DE L'ACTIVITE PEROXYDASIQUE CONSECUTIVES A L'ACTION DU FROID : quelques constats

2.1. Chez les plantes herbacées: étude de l'influence de la température seule

2.2. Chez les plantes ligneuses: étude des variations saisonnières

3. INFLUENCE DE LA RESISTANCE GENETIQUE AU FROID DANS LA REPOSE A L'ACTION DES BASSES TEMPERATURES

4. INTERPRETATIONS DES CHANGEMENTS QUANTITATIFS ET QUALITATIFS

4.1. Chez les plantes herbacées

4.1.a. Intensification de la biosynthèse et modifications conformationnelles des peroxydases

4.1.b. Suppression d'un élément cellulaire réprimant l'action des peroxydases

4.1.c. Biosynthèse de nouvelles isoperoxydases

4.2. Chez les plantes ligneuses

1. INTRODUCTION

Les peroxydases sont des enzymes assez répandues dans les tissus végétaux. Elles existent sous une grande diversité de formes moléculaires, les isoenzymes qui interviennent dans le métabolisme oxydatif.

Les modifications de l'activité peroxydasique en relation avec les conditions de l'environnement - le froid en particulier- ont été étudiées d'un point de vue quantitatif et/ou qualitatif:

- L'étude purement quantitative consiste à mesurer l'activité peroxydasique totale d'extraits provenant d'un organe de la plante (feuille le plus souvent).
- Certains chercheurs réalisent des études plus fines grâce à une analyse qualitative , souvent associée à une étude quantitative. L'étude qualitative peut revêtir plusieurs formes. La plus répandue consiste à soumettre un extrait protéique à une électrophorèse sur un gel imprégné d'un substrat spécifique de l'enzyme. Un ensemble de bandes colorées apparaît (constituant le zymogramme), chaque bande correspondant à une espèce moléculaire active. Les variations d'intensité de coloration des bandes traduisent des modifications quantitatives de l'activité peroxydasique de l'isoenzyme considérée.

Précisons que la notion de froid a été associée à des températures inférieures à 10°C. Les expériences présentées dans les documents exploités vérifient donc tous cette condition.

La présente synthèse vise à faire le point des modifications quantitatives et qualitatives survenues aux peroxydases suite à une action par le froid. Après l'exposé de quelques observations et l'étude de l'influence de la résistance génétique au froid dans la réponse à l'action des basses températures, quelques interprétations des modifications observées seront fournies.

2. LES MODIFICATIONS D'ACTIVITE PEROXYDASIQUE CONSECUTIVES A L'ACTION DU FROID : quelques constats.

La synthèse des observations prendra en compte la nature de la plante. La distinction entre plantes ligneuses et plantes herbacées s'impose car, comme le soulignent certains chercheurs, la différence de matériel végétal utilisé peut expliquer la différence de résultats obtenus.

2.1. Chez les plantes herbacées : étude de l'influence de la température seule

Faisant subir à des plantes herbacées un choc artificiel de froid, de nombreux auteurs constatent une augmentation de l'activité peroxydasique totale. En outre, certains chercheurs mettent en évidence des changements qualitatifs dans la composition et la structure des isoperoxydases.

DHAWAN AK. et al. (1986) étudient les effets d'un durcissement -3 ou 6 cycles à 3 + 1°C pendant 21 heures dans l'obscurité et 15 + 1°C pendant 3 heures à la lumière- sur de jeunes plants de *Brassica juncea*. Les extraits obtenus à partir des feuilles de ces plants présentent une activité peroxydasique totale deux fois plus importante que les plants témoins (plants n'ayant pas subi le traitement d'endurcissement).

Les résultats obtenus par DE JONG DW.(1973) vont dans le même sens: ce chercheur transplante de jeunes plants de tabac de 1 mois dans une chambre à 10-15°C et en recueille les feuilles 2 mois après. L'analyse des extraits foliaires montre que l'exposition du végétal au froid entraîne une augmentation d'activité peroxydasique et met en évidence 3 groupes d'isoperoxydases représentant au total 18 bandes dont le profil est modifié suite à l'action du froid. En outre, l'auteur montre que l'âge de la feuille a une influence notable sur le profil obtenu.

- TRAN THAN VAN M. et TRIPPI V. (1969), qui s'intéressent aux effets du froid sur *Geum urbanum* font des observations similaires à celles des chercheurs pré-cités. Des feuilles témoins, à différents stades d'évolution, sont prélevées sur des rosettes cultivées à 24 + 2°C. D'autres feuilles proviennent de rosettes ayant été soumises à 5 + 2°C pendant 10 semaines. L'activité peroxydasique totale des feuilles réfrigérées, en active extension d'une part et dont la croissance est achevée d'autre part, est 150 fois supérieure aux témoins. Outre ce changement quantitatif, les chercheurs font état de modifications qualitatives: chez ces même feuilles réfrigérées, 2 nouvelles bandes additionnelles apparaissent du côté anodique, 1 bande additionnelle du côté cathodique. En revanche, chez des feuilles jeunes au limbe encore replié, ni l'activité totale, ni la proportion relative des bandes ne changent de manière significative. Les auteurs mettent ainsi en évidence l'importance du stade de développement de la plante (ou de l'organe) sur les modifications observées suite à un choc de froid.

ROBERTS DWA. (1968) étudie les isoperoxydases de différentes variétés de plants de blé, certains ayant été cultivés à 20°C, d'autres à 6°C. Comme les auteurs pré-cités:

il observe une activité plus intense d'une des isoenzymes peroxydasiques dans les feuilles ayant poussé à 6°C. Il note toutefois peu de différences qualitatives : 2 nouvelles bandes apparaissent chez seulement 2 variétés de plants de blé cultivés à basse température. En outre, l'auteur constate une modification du spectre isozymique des peroxydases au cours de l'ontogénèse chez l'ensemble des variétés étudiées.

Chez les jeunes feuilles (2 semaines à 6°C ou 5-7 jours à 20°C), il n'observe qu'une seule bande, la seconde bande n'apparaissant que lorsque les feuilles deviennent matures.

Enfin, KERMASHA S. et al. (1988), qui s'intéressent à la conservation de la graine de haricot, constatent une augmentation de l'activité peroxydasique dans cette graine suite à une conservation dans des conditions draconiennes de température ($t^{\circ} = - 18^{\circ}\text{C}$)

Toutes ces observations sont faites dans des conditions de froid contrôlées. Des chercheurs font des observations similaires lorsqu'ils étudient l'influence des conditions naturelles du froid sur les plantes herbacées, extrayant le contenu protéique (peroxydases en particulier) des feuilles mais aussi des tiges ou des racines.

Par exemple, MACCOWN BH. et al. (1969c) analysent le contenu peroxydasique de tiges de *Sedum acre* et de *Mitchella repens* ayant survécu aux conditions hivernales du Wisconsin. Les plantes sont prélevées dans un champ, en novembre, après la période d'endurcissement. Les chercheurs constatent l'apparition de nouvelles isoenzymes dont le nombre varie en fonction de l'espèce. Chez le *Sedum*, une nouvelle bande apparaît ; chez *Mitchella*, 3. De plus, les auteurs relèvent des changements dans l'intensité des différentes bandes. L'augmentation d'intensité d'une bande chez le *Sedum* et de deux bandes chez *Mitchella* apparaît évidente.

Cependant, il faut, noter quelques travaux qui vont à l'encontre du courant général observé:

OMRAN RG. (1980), qui étudie l'influence du froid sur de jeunes plants de concombre, ne constate aucune différence importante - entre les plants soumis à 5°C et les témoins cultivés à 25°C- dans l'activité des peroxydases extraites des cotylédons. [Peut-être le résultat, qui diffère du courant général, est-il à mettre en relation avec la faible maturité des feuilles sur lesquelles le chercheur travaille ?]. De même, DEL RIO L.A. et al. (1977) ne notent aucune variation statistiquement significative du niveau des peroxydases extraites des feuilles, des tiges et des racines de plants de *Pisum sativum*, après action du froid. Les plants de pois de 40 jours sont conservés à 0°C et l'extraction protéique est faite après 1, 2, 3 et 4 jours.

2.2. Chez les plantes ligneuses: étude des variations saisonnières

Les données de la littérature relatives aux plantes ligneuses sont, en ce qui concerne le sujet étudié, moins abondantes que les études relatives aux plantes herbacées.

Les modifications du contenu en peroxydases chez les ligneux ont souvent été étudiés en fonction des saisons et d'un point de vue essentiellement quantitatif. Les végétaux utilisés pour l'expérimentation sont donc soumis à des conditions naturelles de culture, qui impliquent l'intervention de nombreux facteurs du milieu. Il est important de préciser que le froid, qui constitue un facteur essentiel dans les modifications de l'activité peroxydasique, n'est donc pas le seul facteur en jeu (IMBERTY A. 1984).

MIIDLA H. et al. (1985) s'intéressent à l'activité peroxydasique totale du cambium et du xylème de tiges d'un an, provenant d'un pommier âgé de 15 ans. Des échantillons sont prélevés au cours de la vie végétative. Les auteurs montrent qu'au mois de juin, l'activité de l'ensemble des isoperoxydases est relativement faible, tant dans le xylème que dans le cambium. A cette période, la croissance des tiges et la division des cellules du cambium est très intense. L'activité des peroxydases augmente au cours de l'été pour atteindre un haut niveau en automne. Enfin, d'octobre à décembre, l'activité décroît.

Les analyses effectuées par NAKAGAWARA S. et SAGISAKA S. (1984) recourent celles de MIIDLA H. et al. (1985). Les chercheurs japonais étudient les modifications saisonnières de l'activité enzymatique liée à l'oxydation et à la réduction de l'ascorbate et en particulier, l'activité de l'ascorbate peroxydase. L'extrait enzymatique provient de l'écorce et du xylème de peupliers de 1 à 2 ans, cultivés dans un champ. Les auteurs font état d'une augmentation de l'ascorbate peroxydase à partir d'août pour atteindre un maximum à la fin du mois de septembre. Puis, cette activité décroît. Ainsi, le métabolisme peroxydasique fonctionne au ralenti en été. En automne, alors que la croissance commence à cesser, l'activité peroxydasique totale augmente.

SCHAEFER H. (1983) observe les modifications de l'activité peroxydasique au cours des saisons chez plusieurs variétés de vigne (*Vitis vinifera*). Le chercheur constate l'augmentation de cette activité en automne, un maximum apparaissant entre fin novembre et fin décembre. Ensuite, l'activité décroît, le minimum se produisant en été, à l'époque où la croissance est forte.

EBERMANN R. et STICH K. (1985) étudient la distribution de l'activité peroxydasique selon une section transversale d'un tronc de chêne (*Quercus robur*) en fonction des variations saisonnières. Les chercheurs constatent un maximum d'activité dans la zone de jonction du cœur et de l'aubier. D'autre part, l'augmentation d'activité peroxydasique est observée au cours de l'hiver et les maxima se situent en décembre, janvier et février.

En résumé, tous ces chercheurs constatent une augmentation d'activité peroxydasique qu'ils situent différemment dans le temps : en automne ou en hiver, le maximum d'activité étant observé de la fin du mois de septembre au mois de février.

Contrairement aux chercheurs précédemment cités, MACCOWN et al. (1969c) étudient les peroxydases d'un point de vue quantitatif mais aussi qualitatif. Ils cultivent des plantes ligneuses dans un champ : *Cornus stolonifera* (arbuste à feuilles caduques) et *Salix fragilis* (arbre à feuilles caduques). Ces ligneux sont prélevés en novembre et les peroxydases des tiges font l'objet d'une analyse qualitative. Chez *Salix*, 3 nouvelles bandes apparaissent tandis que la diminution d'intensité de 2 bandes est nette. Chez *Cornus*, aucune nouvelle bande n'est formée; Le nombre d'isoenzymes décroît même remarquablement tandis qu'une augmentation d'intensité des isoenzymes restantes est notée.

L'aspect qualitatif est également pris en compte par WITT W. et al. (1988). Ces chercheurs étudient les effets d'un traitement de froid contrôlé sur les zymogrammes électrophorétiques des peroxydases de citronniers. Ils concluent à l'absence d'effet des basses températures sur le profil des isoenzymes peroxydasiques. Les observations de ces deux groupes de chercheurs ne se rejoignent pas tout à fait. Il faut souligner néanmoins qu'ils ne soumettent pas leur matériel végétal à des conditions de froid identiques. des conditions naturelles, peut impliquer de nombreux autres facteurs que le froid lui-même.

3. INFLUENCE DE LA RESISTANCE GENETIQUE AU FROID DANS LES EFFETS DES BASSES TEMPERATURES SUR LES PEROXYDASES

Les modifications observées, tant chez les plantes herbacées que ligneuses, pouvaient laisser supposer aux chercheurs l'implication des peroxydases dans le processus de résistance, d'adaptation au stress que constitue le froid. Cette hypothèse était susceptible d'être vérifiée par l'étude des effets des basses températures sur les peroxydases en fonction du degré de résistance génétique au froid de la plante. Autrement dit, les modifications du contenu en peroxydases consécutives à l'action du froid peuvent-elles être corrélées aux divers degrés de résistance ?

Quelques chercheurs ont testé l'influence du froid sur l'activité peroxydasique chez des variétés naturellement plus ou moins résistantes au froid. Ces études ont porté sur des végétaux herbacés. Les résultats obtenus sont assez contrastés mais les conditions expérimentales (température notamment) ne sont jamais strictement identiques.

ROBERTS DWA. (1968) étudie les isoenzymes peroxydasiques de 7 variétés de blé ayant des degrés de résistance au froid variable. Les plantes sont cultivées dans des conditions contrôlées de température à 6°C ou 20°C. La comparaison des spectres isozymiques des peroxydases ne met pas en évidence de différences qualitatives entre variétés. D'autre part, l'augmentation de concentration peroxydasique consécutive à la croissance à basse température n'est pas corrélée au degré de résistance au froid. Ces résultats sont en accord avec ceux de GERLOFF ED. et al. (1967) qui ne mettent en évidence que de très faibles différences entre la variété résistante et la variété sensible au froid. Ces chercheurs étudient l'influence du froid sur des variétés d'alfafa (*Medicago sativa*) qui présentent des degrés divers de résistance au froid. 500 à 1000 racines de chaque variété sont prélevées en août, octobre, novembre et décembre. Les racines prélevées en hiver (novembre et décembre) sont placées dans un freezer à -2,5°C pendant 1 mois afin de faire apparaître un haut degré d'endurcissement. Il se produit une augmentation d'activité peroxydasique d'août à décembre. Les résultats mettent en évidence que seule, la variété résistante au froid est capable d'atteindre un maximum d'activité peroxydasique dès octobre mais la variété moyennement résistante manifeste, en décembre, une activité enzymatique supérieure à celle de la variété résistante et de la variété sensible. Ainsi, la seule différence dans le degré de résistance au froid résiderait dans la capacité de la variété résistante à induire plus précocement des modifications de son contenu peroxydasique.

McCOWN et al. (1969) étudient 3 cultivars de *Dianthus*, cultivés dans les champs (sans aucune protection en hiver): 2 cultivars sont résistants au froid (P et W), l'autre est sensible. Des plants sont prélevés en été et en hiver. Le contenu protéique hydrosoluble provient des tiges et des feuilles. L'étude des chercheurs américains montre que de nouvelles isoenzymes apparaissent dans les échantillons prélevés l'hiver et provenant des tiges des 3 cultivars étudiés. L'induction d'isoperoxydases d'adaptation se produit, chez le clone résistant P bien avant que le froid n'ait agi. Les extraits de tige de cette variété résistante contiennent des

isoperoxydases "d'adaptation" dès la fin du mois de juillet; l'intensité de ces bandes augmente régulièrement pendant la période d'endurcissement jusqu'en novembre où elles sont aussi intenses que les bandes des isoperoxydases constitutives. Les isoperoxydases adaptatives du clone W apparaissent plus tard que celles du clone P dans les extraits de tiges et augmentent d'intensité à mesure que le froid agit. La "bande adaptative" du clone sensible au froid apparaît en novembre mais ne devient jamais aussi intense que les "bandes constitutives". Ainsi, l'induction de peroxydases adaptatives se produit plus précocement chez les clones les plus résistants. Quant au tissu foliaire, il ne présente pas de complexe peroxydasique bien que la plupart des feuilles de cultivars résistants survivent aux rudes conditions de l'hiver. Les auteurs constatent toutefois que les tiges survivent à l'hiver sans blessure tandis qu'apparaît sur les feuilles un blanchiment notoire au printemps.

KRASNUK M. et al. (1975) cultivent en été et en hiver 2 cultivars de luzerne (*Medicago sativa*), l'un résistant, l'autre sensible au froid. Ils montrent que les principales différences résident dans des changements quantitatifs de chacune des isoperoxydases. Les 2 cultivars manifestent une activité peroxydasique accrue en hiver mais le cultivar résistant présente une activité plus importante que le cultivar sensible au froid. D'autre part, les auteurs notent l'apparition d'une bande supplémentaire, peu discernable, détectée chez le cultivar résistant. Enfin, les chercheurs constatent que, malgré l'augmentation d'activité peroxydasique observée chez les 2 cultivars en décembre, les différences d'activité sont plus importantes en été. Et, comme les 2 cultivars produisent des formes d'isoperoxydases équivalentes, la différence d'activité entre ceux-ci peut être due à des différences quantitatives de chacune des isoenzymes ou à des différences dans la spécificité du substrat (ou les 2). Relativement à cette seconde hypothèse, les auteurs montrent que les peroxydases de la variété résistante sont capables d'utiliser divers substrats plus efficacement que les peroxydases de l'espèce sensible. Les auteurs soulignent l'importance de cette capacité pour le métabolisme de la plante au cours de périodes de stress. Ainsi, lorsque l'environnement se modifie, des besoins en certains composés ou l'élimination de divers produits peuvent constituer des phases critiques et le cultivar disposant des isoenzymes indispensables à ces réactions critiques détient un avantage métabolique.

KOVACS I. et al. (1978) étudient les changements du contenu en peroxydases, induits par le froid chez des cultivars de blés résistants et sensibles au froid. Ils placent des jeunes plants pendant 5 jours à 0°C dans un réfrigérateur et en extraient le contenu protéique. Chez le cultivar résistant, 12 bandes correspondant à une activité peroxydasique ont été détectées à la température d'incubation de 35°C et, parmi celles-ci, 9 sont actives à 5°C. De plus, 5 bandes, n'ayant une activité peroxydasique qu'à la température d'incubation de 5°C, sont détectées. Chez le cultivar sensible au froid, 14 bandes correspondant à une activité peroxydasique ont été détectées et, hormis 4 bandes, elles sont actives aussi à basse température. Cependant, le groupe d'enzymes actifs à basse température seulement, détecté chez le cultivar résistant au froid, n'existe pas chez les plantes sensibles. Enfin, notons que l'effet principal du choc de froid est la diminution d'intensité de chaque bande. En résumé, les résultats de KOVACS I. et al. mettent en évidence l'existence de 2 groupes d'isoperoxydases ayant des températures de fonctionnement optimales différentes et capables d'agir efficacement chez les cultivars de blés résistants au froid. La résistance au froid serait liée, selon ces chercheurs, à l'activité de formes enzymatiques actives seulement à basses températures.

En conclusion, les résultats sont contrastés mais pas contradictoires. En effet, là encore, les conditions expérimentales influencent les résultats . Comme le montre l'étude de KOVACS I. et al., la température à laquelle se déroule la réaction enzymatique influent sur les conclusions des chercheurs à savoir l'établissement d'une relation entre la résistance au froid et la nature des isoperoxydases. Ou encore, l'utilisation de divers substrats (étude de KRASNUK M. et al.) peut révéler des différences au sein d'isoperoxydases apparemment équivalentes et infléchir par là même les conclusions. Cette précision étant apportée, l'ensemble des résultats permet d'avancer que le système peroxydasique intervient dans le mécanisme de résistance au froid.

4. INTERPRETATIONS DES CHANGEMENTS QUANTITATIFS ET QUALITATIFS

4.1. Chez les herbacées

En 1969, MACCOWN B.H. et al. (1969a) soulignent l'importance du système de contrôle des peroxydases au cours de l'hiver dans la prévention de l'altération des membranes, proposant ainsi une interprétation du rôle du métabolisme peroxydasique lors d'un stress de froid. Ces auteurs (1969b) supposaient en outre une augmentation de la perméabilité membranaire.

Plus récemment, quelques chercheurs ont tenté de donner une interprétation moléculaire des changements précédemment exposés.

Les changements quantitatifs (augmentation de l'activité peroxydasique) sont expliqués par une intensification de la biosynthèse des peroxydases existantes ou découlent de changements qualitatifs tels que :

- modifications conformationnelles d'isoperoxydases.
- suppression d'un élément cellulaire réprimant leur action.
- biosynthèse de nouvelles isoperoxydases.

4.1.a. Intensification de la biosynthèse et modifications conformationnelles des peroxydases

ALEKSEEV VG. et al. (1983) étudient les tissus de jeunes plants de blé étiolés depuis trois jours. Après avoir effectué une purification poussée des peroxydases, les chercheurs mesurent les modifications d'activité peroxydasique d'une part et la concentration en sites actifs d'autre part à la suite d'une adaptation de différents génotypes aux conditions extrêmes de froid. Ils observent une différence d'un facteur 1.3 à 1.8 du contenu en peroxydases dans la cellule entre la forme la moins adaptée et la plus adaptée au froid. Compte-tenu de leurs résultats, les auteurs retiennent l'interprétation suivante : cette augmentation d'activité peroxydasique totale est le résultat d'une intensification de la biosynthèse de l'enzyme ou une décélération des processus de dégradation in vivo. Les auteurs précisent que l'intensification de la biosynthèse constitue le mécanisme adaptatif le plus rapide et le plus efficace. Comme GERLOFF E.D. et al. (1967) le soulignent, la plante doit s'adapter rapidement pour survivre au froid, tout particulièrement lorsque le changement de température est brutal. ALEKSEEV VG. et al. soulignent que le niveau d'adaptation enzymatique aux changements de température est déterminé non seulement par des changements quantitatifs mais aussi, et dans une grande mesure, par des changements qualitatifs de l'enzyme c'est-à-dire des changements de sa structure. Pour interpréter ces modifications, les auteurs étudient les propriétés catalytiques et physico-chimiques des peroxydases. Les résultats indiquent un conservatisme dans la conformation du site actif. Toutefois, la conformation du secteur où se fixe le substrat est relativement mobile, cette observation étant corroborée par les modifications de K_M avec deux substrats. D'autre part, ils constatent une

augmentation importante dans la mobilité conformationnelle de la protéine globulaire au cours du processus d'adaptation du blé au froid, dans un intervalle de température variant entre 4°C et 20°C. Cette souplesse conformationnelle est liée à une diminution du nombre d'interactions faibles stabilisant le globule protéique. Ainsi, l'augmentation de flexibilité conformationnelle de la peroxydase associée à l'augmentation du contenu enzymatique, est la manifestation du mécanisme d'adaptation enzymatique des plantes aux conditions extrêmes du nord. Ces résultats sont confirmés par :

- DE JONG D. (1973) qui note qu'un changement de température peut impliquer un ajustement de structure moléculaire des différentes isoenzymes pour permettre un contrôle plus précis des mécanismes d'oxydo-réduction.
- KRASNUK M. et al. (1975) qui soulignent l'importance des changements qualitatifs survenus aux peroxydases des plants résistants de luzerne. Les modifications survenues permettent de contrôler des phases critiques dans le métabolisme des plants, phases déterminantes au cours d'une période de stress.

4.1.b. Suppression d'un élément cellulaire réprimant l'action des peroxydases

Comme ALEKSEEV VG. et al. (1983), KACPERSKA-PALACZ A. et ULIASZ M. (1974) mettent en exergue l'importance des changements qualitatifs et approfondissent cet aspect en étudiant les peroxydases à différentes températures d'incubation.

Ces chercheurs font subir à des plants de colza d'hiver âgés de 5 semaines (ayant poussé à 25°C), aux feuilles complètement développées, un traitement de froid à 5°C pendant 2 semaines. Les plantes témoins restent à 25°C. L'analyse des protéines solubles totales et des peroxydases en particulier est faite à partir d'extraits de feuilles. Le traitement par le froid entraîne une augmentation d'un facteur 3 des protéines solubles tandis que l'activité spécifique des peroxydases extraites des feuilles endurcies est environ 10 fois supérieure aux plantes témoins. Cette activité peroxydasique supérieure chez les tissus ayant été soumis au froid semble être due à la fois à l'augmentation du contenu en peroxydases et à la diminution de l'énergie d'activation de la réaction (le coefficient de température Q_{10} est inférieur). Les auteurs approfondissent l'étude des modifications qualitatives en examinant l'effet de la température d'incubation (37°C, 30°C, 21°C et 4°C) sur la cinétique des réactions catalysées par les peroxydases provenant des feuilles témoins d'une part, des feuilles ayant subi l'endurcissement au froid d'autre part. Les résultats montrent que l'abaissement de température d'incubation tend à prolonger, chez les témoins, la phase de latence c'est-à-dire la phase précédant le démarrage de la réaction enzymatique. Au contraire, la température d'incubation n'a pratiquement pas d'influence sur le démarrage des réactions catalysées par les peroxydases provenant des tissus réfrigérés : il n'y a pas de phase de latence. L'absence de celle-ci indique que le traitement d'endurcissement supprime une entrave "spatiale" ou "chimique" à l'action des peroxydases, entrave qui existe dans les tissus témoins et dépend de la température.

Enfin, les études électrophorétiques ont montré l'absence de nouvelles isoperoxydases suite au traitement par le froid. D'autre part, toutes les fractions provenant des feuilles acclimatées au froid, sauf une, ont une activité peroxydasique supérieure à celle des témoins. Faisant exception, l'activité d'une fraction est presque constante à toutes les températures testées lorsqu'elle provient du tissu acclimaté au froid. L'activité de la fraction extraite du matériel

témoin décroît en revanche rapidement lorsque la température d'incubation diminue. Cette fraction a du donc subir un changement au cours de l'endurcissement au froid.

Les auteurs expliquent que les modifications de caractéristiques des enzymes peuvent être dues aux changements de conformation de la protéine, à des modifications des conditions d'action de l'enzyme à l'intérieur de la cellule ou encore à une modification de la synthèse de l'enzyme. En ce qui concerne la faible sensibilité de l'enzyme aux basses températures, l'explication la plus satisfaisante selon les auteurs correspondrait à la deuxième proposition. Ces chercheurs apportent donc aux interprétations possibles un élément nouveau en supposant que le froid a une action indirecte sur les peroxydases.

4.1.c. Biosynthèse de nouvelles isoperoxydases

Les changements qualitatifs observés par SAVITCH IM. et THAZHIBAEVA TL. (1989) ne correspondent pas à de simples modifications de la structure tertiaire des isoperoxydases constitutives : ces changements mettent en jeu l'apparition de nouvelles formes.

Ces chercheurs acclimatent progressivement de jeunes plants hybrides de maïs et des cultivars de blé d'hiver à des températures froides. Les plants sont soumis le premier jour à des températures comprises entre 8°C et 10°C, le deuxième jour entre 3°C et 5°C, du troisième au cinquième jour à 0°C et le sixième jour entre -7°C et -5°C. Des extraits de feuilles servent à l'analyse des peroxydases. La détermination de l'activité spécifique de chaque isoperoxydase, avant et après traitement, fait apparaître 2 groupes d'enzymes. Le premier, le plus important, correspond à des isoenzymes stables, dont l'activité spécifique est peu affecté par un stress de froid. Le deuxième groupe concerne des isoperoxydases dont l'activité spécifique se trouve multipliée par 2 à 3 sous l'influence des basses températures. Les auteurs montrent que l'augmentation d'activité spécifique de ce groupe d'isoperoxydases est associée à une modification conformationnelle de la molécule portant sur sa totalité ou sur le site actif, dans la région où se fixe le substrat. Cette augmentation correspondrait, selon ces chercheurs, à la biosynthèse de nouvelles isoperoxydases qui diffèrent nettement, par leur activité spécifique, de celles des feuilles de plants témoins (ayant été cultivés dans des conditions de température optimales). SAVITCH IM. et al. insistent ainsi sur le fait qu'un stress de froid n'implique pas seulement des changements purement quantitatifs : le choc de froid conduit à des modifications qualitatives des isoperoxydases, prises individuellement, l'augmentation de leur activité spécifique en étant la manifestation. Rappelons enfin que MACCOWN BH. et al.(1969) observent également l'apparition de nouvelles bandes correspondant à des isoperoxydases d'adaptation.

4.2. Chez les plantes ligneuses

En s'appuyant sur un ensemble de résultats expérimentaux, MIIDLA H. et al.(1985) concluent que les changements d'activité peroxydasique au cours de la période végétative - niveau bas en été puis haut en automne- jouent un rôle primordial dans la régulation de la différenciation et la lignification des cellules du xylème. En effet, la différenciation des cellules au cours du développement de la plante est liée à diverses enzymes et en particulier, aux modifications d'activité des différentes formes de peroxydases. Quant à la lignification des parois cellulaires végétales, elle implique la condensation oxydative de divers phénols. Or, la polymérisa-

tion de ces phénols est initiée par la formation de radicaux phénoxy, laquelle est dépendante des peroxydases.

EBERMANN R. et STICH K.(1985), qui constatent un maximum d'activité en hiver, confirment l'importance du rôle des isoenzymes dans les processus de polymérisation oxydative participant à la formation du bois et à la lignification.

En résumé, les modifications du contenu en peroxydases sont interprétées, chez les plantes herbacées, comme réponse adaptative au stress que constitue le froid. Chez les plantes ligneuses, ces changements, observés à la saison froide, sont liés à des processus physiologiques de croissance.

5. CONCLUSION

Le froid joue un rôle incontestable sur la composition en peroxydases des plantes herbacées et ligneuses. Nombreux sont les auteurs qui mettent en évidence une augmentation d'activité peroxydasique consécutive à l'action du froid. Cette augmentation est souvent la conséquence des modifications qualitatives telles que des modifications conformationnelles des isoperoxydases, la suppression d'un élément cellulaire réprimant leur action ou la biosynthèse de nouvelles isoenzymes. L'étude de l'influence du froid sur les peroxydases *in vitro* de tournesol (JUDEL GK. 1975) montre l'absence de modification de leur activité. Cette observation tend à accréditer les travaux réalisés sur les peroxydases *in vivo*. De nombreux chercheurs montrent en effet que, dans ces conditions, l'action du froid sur ces enzymes est indirecte.

Les tissus en culture *in vitro*, qui constituent souvent un matériel de premier choix pour les chercheurs en biochimie végétale, n'ont été utilisés que par MACCOWN et al. (1970). Toutefois, comme le précisent ces chercheurs, les différences de métabolisme cellulaire entre les tissus cultivés *in vitro* (cals en particulier) et la plante elle-même peuvent être telles que la comparaison devient osée.

En bref, la synthèse des documents étudiés permet de dégager un ensemble de résultats communs aux plantes herbacées d'une part, aux plantes ligneuses d'autre part. Certains résultats, sans être identiques, n'apparaissent pas contradictoires si l'on tient compte des conditions expérimentales choisies.

Compte-tenu des enjeux agronomiques, les chercheurs poursuivent les études des modifications, sous l'action du froid, du système peroxydasique végétal, dont la complexité reste à éclaircir.

3ème PARTIE

BIBLIOGRAPHIE

ALEKSEEV, VG., KERSHENGOLTS, BM. et POPOV, AA. Nature of changes in properties of peroxidase during adaptation of plants to extreme conditions of north. **Soviet plant physiology**, 1983, vol.30, n°1, p.834-840.

DE JONG, DW. Effect of temperature and daylength on peroxidase and malate(NAD) deshydrogenase isozyme composition in tobacco leaf extracts. **American journal of botany**, 1973, vol.60, n°9, p.846-852.

* DEL RIO, AA., GOMEZ, M. et LOPEZ-GORGE, J. Catalase and peroxidase activities, chlorophyll and proteins during storage of pea plants at chilling temperatures. **Revista española de fisiología**, 1977, vol.33, n°2, p.143-148.

DHAWAN, AK., HOODA, A. et GOYAL, RK. Effect of low temperature, short days, water stress and dimethyl sulphoxide on frost tolerance of *brassica juncea*. **Annals of botany**, 1986, vol.58, n°2, p.267-272.

EBERMANN, R. et STICH, K. Distribution and seasonal variation of wood peroxidase activity in oak (*Quercus robur*). **Wood and fiber science**, 1985, vol.17, n°3, p.391-396.

GERLOFF, ED. et STAHMANN, MA. Soluble proteins in alfalfa roots as related to cold hardiness. **Plant physiology**, 1967, vol.42, n°7, p.895-899.

IMBERTY, A. Identification et propriétés des isoperoxydases impliquées dans la lignification : étude histochimique et biochimique des tissus lignifiés du Sycomore et du peuplier. Thèse 3^{ème} cycle: Paris VI, 1984. 118p.

JUDEL, GK. Einflub von pH und Temperatur on the activity of phenol Oxidase and Peroxidase aus Sonnenblumen. **Biochemie und Physiology der Pflanzen**, 1975, vol.167, n°3, p.243-251.

KACPERSKA-PALACZ, A., ALLI, I. et METCHE, M. Cold induced changes in peroxidase activities in the winter rape leaves. **Physiologie végétale**, 1974, vol.12, n°4, p.561-570.

KERMASHA, S., ALLI, I. et METCHE, M. Changes in peroxidase activity during the development and processing of *Phaseolus vulgaris* cv, haricot seed. **Journal of food science**, 1988, vol.53, n°6, p.1753-1755.

KOVACS, I., FEJER, O. et DEVAY, M. Cold induced changes in the peroxidase multiple enzyme pattern in winter wheat cultivars during the hardening period. **Biochemie und Physiologie der Pflanzen**, 1978, vol.173, n°4, p.327-332.

KRASNUK, M., JUNG, GA. et WITHAM, FH. Electrophoretic studies of the relationship of peroxidases, polyphenol oxidase and indolacetic acid oxidase to cold tolerance of alfalfa. **Cryobiology**, 1975, vol.12, n°1, p.62-80.

MACCOWN, BH., BECK, GE. et HALL, TC. The hardening response of three clones of *Dianthus* and the corresponding complement of isoperoxydase isoenzymes. **American journal of horticultural science**, 1969, vol.94, n°6, p.691-693.

MACCOWN, BH., HALL, TC. et BECK, GE. Plant leaf and stem proteins. II. Isoenzymes and environmental change. *Plant physiology*, 1969a, vol.44 , n°2, p.210-216.

MACCOWN, BH., HALL, TC., BECK, GE. et al. A hypothesis of the role of several enzymes in the adaptation of plant stress. *Cryobiology*, 1969b, vol.6, n°3, p.275-276.

MACCOWN, BH., MACCOWN, DD., BECK, GE. et al. Isoenzyme complements of *Dianthus* callus cultures: influence of light and temperature. *American journal of botany*, 1970 , vol.57, n°2, p.148-152.

MACCOWN, BH., MACLEESTER, RC., BECK, GE. et al. Environment-induced changes in peroxidase zymograms in the stems of deciduous and evergreen plants. *Cryobiology*, 1969c, vol.5, n°6, p.410-412.

MIIDLA, H., PADU, E., VAHEMETS, H. et al. Seasonal changes in C₆-C₃ acids and the activity of different forms of peroxidases during the vegetative growth of shoots of the apple-tree. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 1985, vol.180, n°6, p.449-457.

NAKAGAWARA, S. et SAGISAKA, S. Increase in enzymes activities related to ascorbate metabolism during cold acclimatation in poplar twigs. *Plant and cell physiology*, 1984, vol.25, n°6, p.899-906.

OMRAN, RG. Peroxide levels and the activities of catalase, peroxidase and indolacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings. *Plant physiology*, 1980, vol.65, n°2, p.407-408.

→ * RIO, AA. DEL , ...

ROBERTS, DWA. A comparison of the peroxidase isozymes of wheat plants grown at 6°C and 20°C. *Canadian journal of botany*, 1968, vol.47, n°2, p.263-265.

SAVITCH, IM. et TAZHIBAEVA, TL. Effect of cold stress on corn and wheat seedlings isoperoxidases with different isoelectric points. *Soviet plant physiology*, 1989, vol.35, n°5, p.644-650.

SCHAEFER, H. Jahreszeitlichen verlauf und vermutliche Bedeutung der Peroxidase in verholzten Organen von *Vitis*. *Vitis*, 1983, vol.22, n°1, p.1-8.

TRAN THANH VAN, M. et TRIPPI, V. Composition et activité des peroxydases chez le *Geum urbanum*(L.) en relation avec les traitements réfrigérents. *Comptes-rendus de l'Académie des sciences*, 1969, vol.269, n°13, p.1179-1182.

WITT, W., MAUK, CS., YELENOSKY, G. et al. The physiology of cold hardiness in *Citrus* genotypes. Effect of cold hardening temperatures and plant growth regulators on glycoptotein and isoenzymes profiles. *Angewandte Botanik*, 1988, vol.62 , n°5/6 , p.311-323.



BIBLIOTHEQUE DE L'ENSSIB



8016734