

LE BRUNISSEMENT DES OLIVES

par

Ph.J. COULOMB et J.M. LACOMBE

(Professeurs à la Faculté des Sciences d'Avignon)

PHYSIOLOGIE ET BIOCHIMIE DE LA PAROI

Selon l'AFIDOL le brunissement des olives est devenu un phénomène alarmant depuis 2002. En effet, la destruction de la récolte a atteint 80% pour certains vergers. Des études réalisées par Sébastien Le VERGE (Nouvel Olivier, 49, 2006) révèlent que des applications foliaires de chlorure et de nitrate de calcium n'ont donné aucun résultat.

Au regard des observations faites sur les drupes affectées par une nécrose qui se développe à partir de leur extrémité distale, il semblerait que les parois cellulaires subissent un dysfonctionnement nutritif qui diminue leur résistance structurelle et entraînent un mécanisme d'apoptose qui se généralise à l'ensemble du fruit. Afin de mieux appréhender le phénomène, il convient de cibler les mécanismes physiologiques et biochimiques qui assurent l'intégrité pariétale.

LA STRUCTURE PARIETALE

Chez les plantes, hormis quelques exceptions (gamètes et spores nageuses des Cryptogames, plasmodes des Myxomycètes...), la paroi (ne pas confondre avec la membrane cellulaire) est une formation constante qui leur confère des propriétés particulières. Elle délimite un véritable « milieu intérieur » dans lequel le cytoplasme puise diverses substances nécessaires à son métabolisme et rejette des composés (sécrétions, déchets) qu'il élabore.

Perméable à l'eau et aux métabolites, elle s'oppose à la pression osmotique interne. Les cellules jeunes sont capables de s'accroître (élongation qualitative et quantitative) rapidement de façon considérable. Tout ceci implique la mise en place de nombreux processus subtils de régulation.

Le rôle de la paroi est donc à la fois mécanique, physiologique et biochimique.

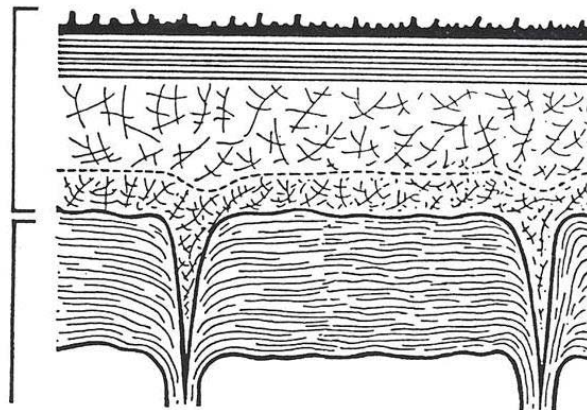
La microscopie photonique a permis de définir la structure générale d'une paroi cellulaire épidermique (voir ci-dessous) :

- La cuticule qui renferme de la cutine et des plateaux de cire qui rendent la paroi imperméable et résistante aux pathogènes,
- Sous cette couche se trouvent des polysaccharides et des pectines
- Enfin, la paroi pectocellulosique proprement dite (pectine et celluloses).

**CIRE EPICUTICULAIRE
CUTINE + CIRE**

**CUTINE +
CARBOHYDRATES +
PECTINES**

EPIDERME



Structure générale de la paroi cellulaire épidermique des plantes par JEFFRE & col.

La coupe transversale d'une feuille d'olivier (photo ci-dessous) révèle que les épidermes, supérieur et inférieur, présentent des différences importantes.

- L'épiderme supérieur, soumis aux ondes électromagnétiques et à la pluie, présente une cuticule épaisse imperméable et pas de stomates. Il est, en outre, revêtu de parasols clairsemés qui peuvent être parasités par le *Cycloconium* (champignon responsable de la maladie de l'œil de paon).
- L'épiderme inférieur a une cuticule très fine et possède des stomates impliqués dans les échanges gazeux. La densité des parasols est très importante (ils se recouvrent les uns les autres) car ils protègent les stomates. Ils donnent aux feuilles leur aspect gris-vert caractéristique. Ils ne sont jamais parasités par le *Cycloconium*.

**PARASOL (P)
CUTICULE (Cu)
EPIDERME SUPERIEUR (eps)**

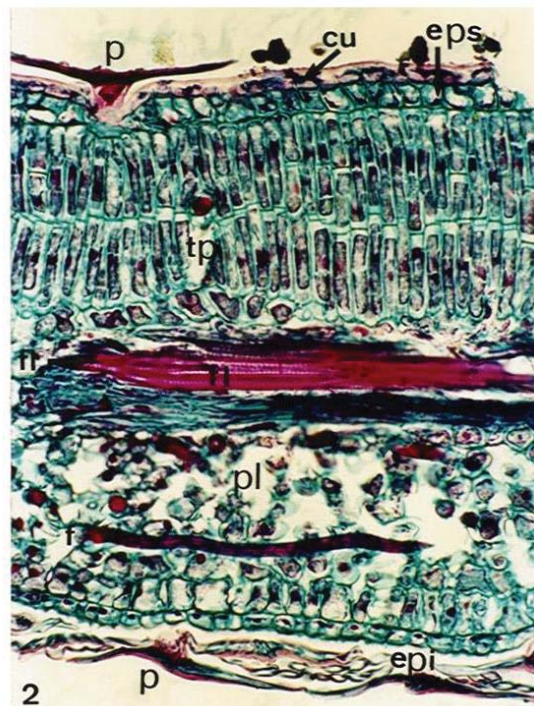
TISSU PALISSADIQUE (tp)

FIBRE LIGNEUSE (fl)

**PARENCHYME LACUNEUX
(pl)**

EPIDERME INFERIEUR (epi)

PARASOL

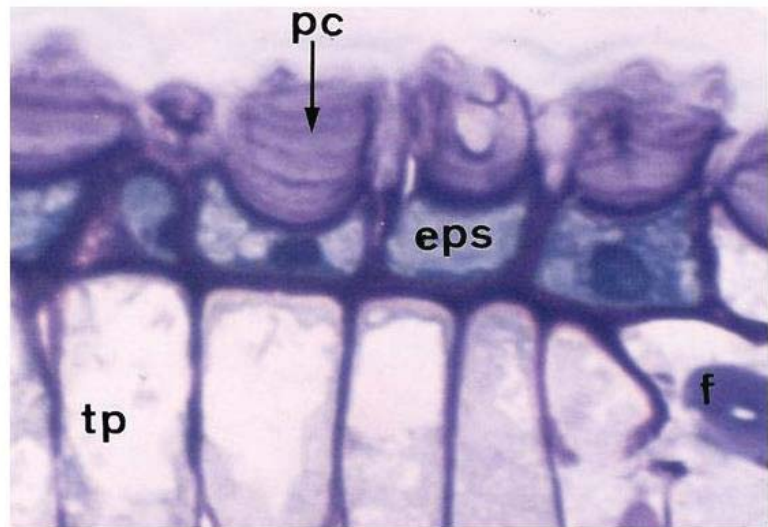


*Coupe transversale d'une feuille d'olivier (Microscopie photonique)
(Le nouvel Olivier, Ph.J. COULOMB & coll. N° 42, décembre 2004)*

**PLATEAUX DE CIRE
(pc)**

**EPIDERME
SUPERIEUR (eps)**

**TISSU PALISSADIQUE
(tp)**

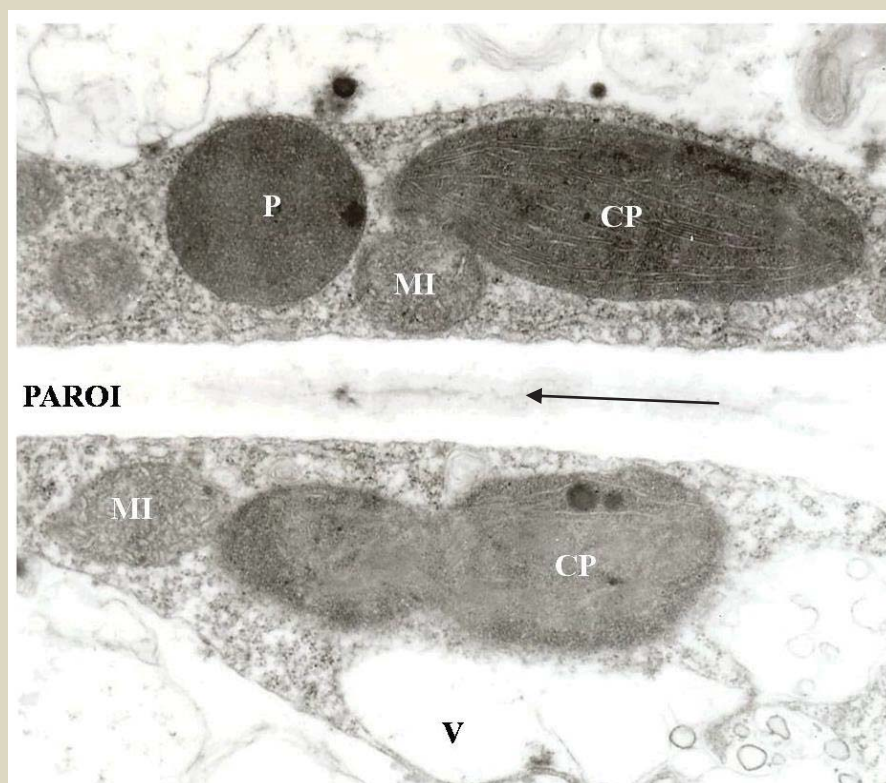


**6 à 7 plateaux de cire (p.c.) recouvrent chaque paroi de l'épiderme supérieur (eps) qui lui-même recouvre les cellules du tissu palissadique (tp).
(Le nouvel Olivier, Ph.J. COULOMB & coll.N° 42, décembre 2004)**

La paroi cellulaire épidermique a donc un rôle protecteur évident. Elle constitue le premier rempart des tissus vis-à-vis des agressions extérieures.

Dans les tissus, chaque cellule possédant une paroi, la cohésion est assurée par un ciment, la lamelle moyenne, constitué de polysaccharides acides.

Ci-dessous, deux cellules du tissu palissadique d'une feuille d'olivier sont « collées » par la lamelle moyenne (fibrilles grises au centre de la paroi, flèche).



*Feuille d'olivier : deux cellules adjacentes du tissu palissadique
Peroxysome (P), Mitochondrie (mi) ; Chloroplaste (CP) ; Vacuole (V)*

*Photo prise au microscope électronique (X 12 000)
Claude et Philippe Jean COULOMB*

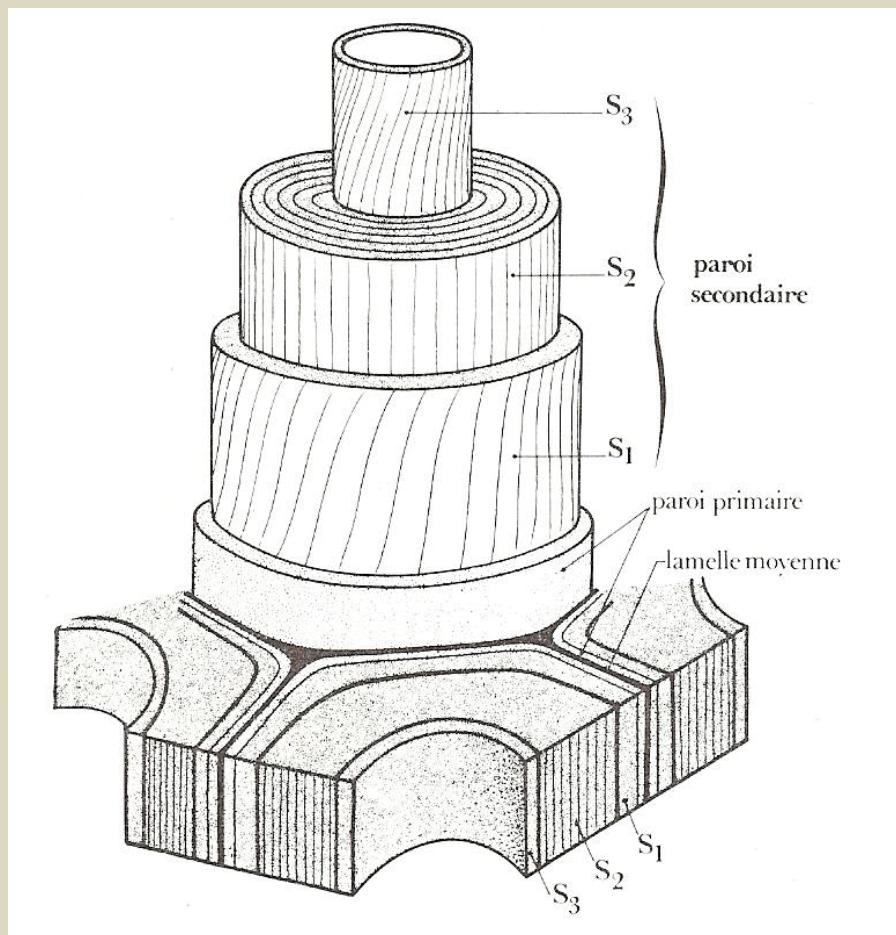
Dans ce cas les parois des deux cellules adjacentes sont séparées, mais unies, par un espace pariétal constitué par la soudure des parois de chacune des cellules.

Ce compartiment pariétal est très hydraté et permet la circulation de molécules hydrophiles, d'hormones et d'assimilats photosynthétiques.

La lamelle moyenne conditionne donc la cohésion cellulaire. Une phase fibrillaire est constituée de cellulose.

Une paroi primaire, très hydrophile, est formée de cellulose et d'hémicellulose. Chez les cellules jeunes elle confère à la paroi une propriété de plasticité.

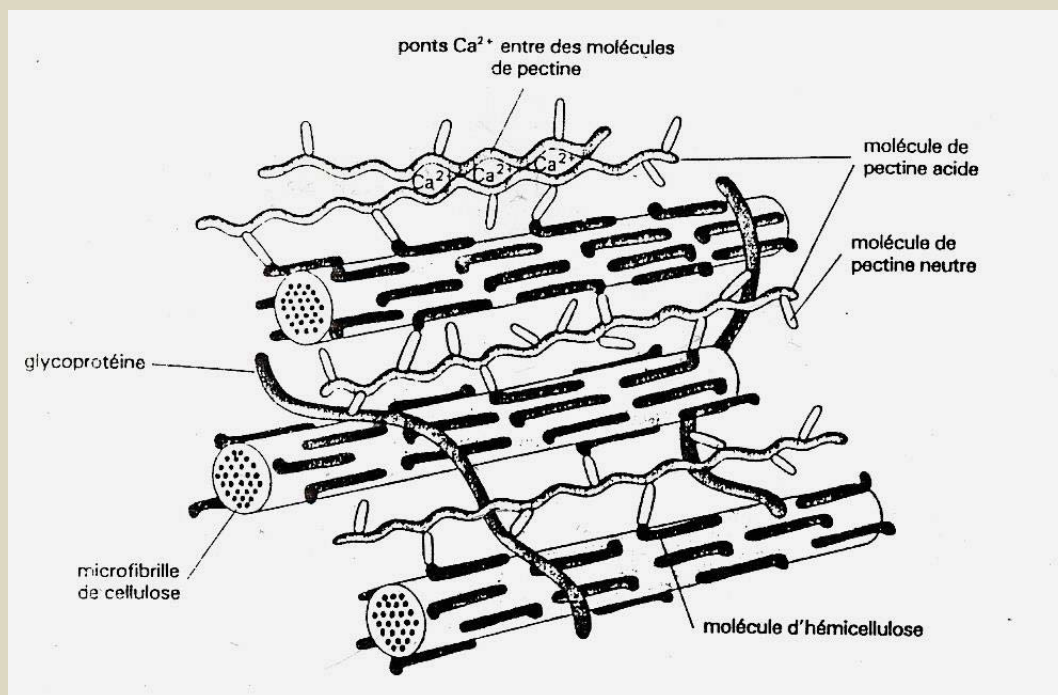
Quand la croissance cellulaire cesse, de nouvelles assises sont constituées, peu hydratées (20 % d'eau), présentant une lignification plus ou moins importante, et inextensibles : elles forment la paroi secondaire, la cellulose y est cristalline. Cette paroi secondaire est elle-même constituée, suivant l'orientation des fibres de cellulose de 3 régions : externe (S1), médiane (S2) et interne (S3).



*Vue perspective d'une paroi disséquée montrant les différents niveaux
(d'après Jean-Claude Roland ; les polymères végétaux Gauthier-Villars)*

STRUCTURE MOLECULAIRE D'UNE PAROI

- la **cellulose** est un polysaccharide non ramifié composé d'unités glucopyranose liées en β 1-4 et décalées alternativement de 180 °. Elle est insoluble dans l'eau et est constituée de fibres, elles-mêmes résultant d'association de microfibrilles.
- L'**hémicellulose** est constituée d'unités glucananes portant des xylanes (xyloglucanes et arabinogalactanes). Elle est reliée aux fibres de cellulose par des ponts hydrogène.
- Les **composés pectiques** sont des polymères de l'acide polygalacturonique. Les pectines acides sont liées aux hémicelluloses (arabinogalactanes) par l'intermédiaire de courtes molécules de pectines neutres.
- Des **ions calcium** se fixent sur les carboxyles des pectines acides produisant ainsi des pectates de calcium qui, établissant des ponts entre les pectines, réduisent l'extensibilité des parois et rigidifient leur structure.
- Les **glycoprotéines** de la paroi sont attachées aux pectines.



Structure tridimensionnelle moléculaire d'une paroi

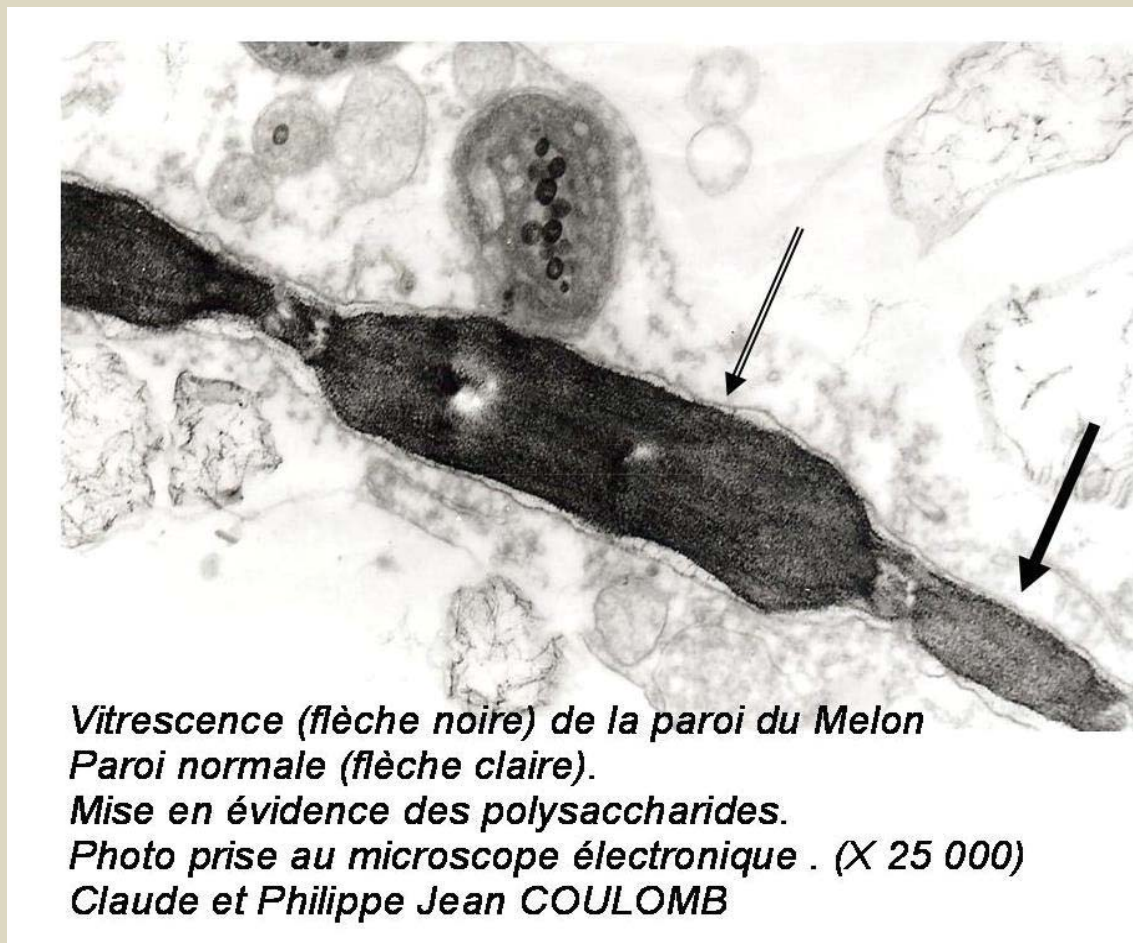
Rappelons que cette structure complexe est très hydratée. Des flux de molécules parcourent l'ensemble des parois, des échanges permanents sont également réalisés, par exo et endocytose, avec les cytoplasmes cellulaires.

C'est lors de ces échanges qualitatifs que se font les apports de **calcium** et de **bore**. Nous verrons plus loin l'importance de ce dernier élément dans la constitution des parois secondaires.

Il est à noter que la déficience en l'un de ces éléments peut entraîner des altérations pariétales qui peuvent provoquer le phénomène de **vitrescence**.

LE PHENOMENE DE VITRESCENCE

Des études, que nous avons réalisées à l'Université d'Avignon, sur la vitrescence du Melon, nous ont permis de visualiser, en microscopie électronique, des altérations pariétales dues, dans ce cas précis, à de mauvaises techniques culturales en serre. Dans la micrographie ci-dessous on observe que l'épaisseur de la paroi peut diminuer de moitié (voire plus) induisant ainsi une fragilisation qui conduit inéluctablement à des ruptures pariétales. En effet, la paroi devenant incapable de résister à la pression osmotique des cellules se fragmente entraînant de surcroît le déchirement de la membrane cellulaire et donc l'apoptose, c'est-à-dire la mort de la cellule.



LE PHENOMENE D'APOPTOSE

L'apoptose est un phénomène irréversible, aux causes multiples (agents pathogènes, déficience pariétale nutritionnelle, toxiques cellulaires, altérations membranaires, désordre lysosomal...) qui se traduit par la rupture de la membrane cellulaire et de celles des différents organites intracellulaires. Des hydrolases libérées par les vacuoles lysosomales digèrent aussitôt les structures organiques qui perdent leurs structures et leurs capacités fonctionnelles. Le tout conduit à une nécrose généralisée qui peut affecter quelques cellules, des tissus entiers et dans certains cas la totalité de l'organisme.

CAS PARTICULIER DU BRUNISSEMENT DE L'OLIVE

Une carence en calcium perturbe la formation de la paroi secondaire et diminue considérablement le taux des pectates de calcium responsables de la rigidité pariétale. Cette carence entraîne inévitablement des phénomènes de vitescence et d'apoptose. Toutefois, les apports en calcium dépendent de la concentration en bore.

Voyons donc le rôle de cet élément dans la biochimie pariétale.

LE BORE

Mobilité & transfert racinaire des éléments en traces

(Sylvie DENEUX-MUSTIN et col. 2003, Edit. Tech et Doc, 117-123)

Caractéristiques générales

B, masse atomique 11, métalloïde III-a.

Solide, noir brillant, le plus dur après le diamant.

Concentrations dans le sol :

500 mg.g⁻¹ ou plus dans les roches sédimentaires ou marines.

< 10 mg.g⁻¹ dans la plupart des sols.

Il est nécessaire à la croissance des plantes et des vertébrés (os et cerveau pour l'homme).

Dans la plupart des sols (4 < pH < 8) le bore est présent sous la forme d'acide borique B(OH)₃ et d'ions B(OH)₄⁻.

Il peut s'adsorber sur les carbonates, les argiles et les hydroxydes de fer et d'aluminium ou la matière organique. Sa fixation dépend de leur concentration dans le sol.

L'augmentation du pH favorise son adsorption sur les argiles et les oxydes et donc diminue sa mobilité. La baisse du pH par la sécrétion d'acides par les micro-organismes favorise sa mobilité.

Le Bore peut être entraîné par l'eau vers les zones profondes

Il est nécessaire au développement des micro-organismes.

Interprétation physiologique et biochimique

L'implication du bore dans l'élongation des parois cellulaires végétales est connue. Il circule dans l'espace periplasmique (pariétal) sous la forme d'acide borique B(OH)₃, ionisé B(OH)₄⁻.

Transfert aux plantes

Le Bore joue un rôle déterminant dans tous les processus d'élongations cellulaires (feuilles, racines, fruits...) et il intervient dans les processus de lignification. Les apex (racines, feuilles, tubes polliniques...) sont très sensibles à une carence en Bore. Quand il y a carence, le végétal s'affaiblit rapidement d'où une baisse importante du rendement des récoltes.

Dans la cellule il est pariétal sous forme d'acide borique soluble et insoluble lorsqu'il est associé aux rhamnogalacturonanes II des parois pectocellulosiques chez les plantes supérieures.

Sa concentration moyenne dans les plantes est comprise entre 10 et 100mg.kg⁻¹ de matière sèche.

Il est absorbé de façon passive à travers la membrane plasmique en fonction de la concentration cellulaire et des conditions hydriques du milieu.

Les adventices dicotylédones comme les crucifères (*Brassica*, *Raphanus*, *Diplotaxis*...) ou la betterave (*Beta vulgaris*) le concentrent très fortement, ils sont donc en compétition avec le système racinaire de l'olivier.

Les espèces qui contiennent le plus fort taux de pectines présentent les concentrations en Bore les plus élevées.

L'apport d'azote sous forme de nitrate d'ammonium et de calcium augmente la concentration du Bore en solution en inhibant son adsorption sur les oxydes de fer et d'aluminium.

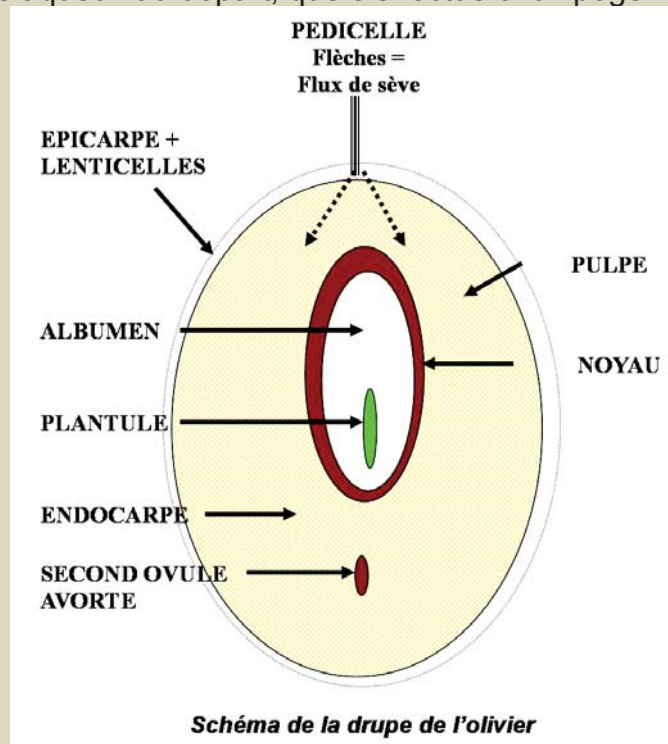
Les périodes froides diminuent l'absorption du Bore par les racines.

Rappelons que le Bore peut être entraîné par l'eau vers les zones profondes. Les vergers irrigués peuvent donc être sujets à de fortes carences de cet élément important.

LA NUTRITION DE LA DRUPE

La nutrition de la drupe se fait par le pédicelle par lequel passent les vaisseaux conducteurs qui apportent les assimilats photosynthétiques (Phloème), l'eau et les sels minéraux (Xylème).

Cette nutrition permet un développement harmonieux de la pulpe et du noyau. C'est dans ces tissus, très aqueux au départ, que s'effectuera la lipogenèse.

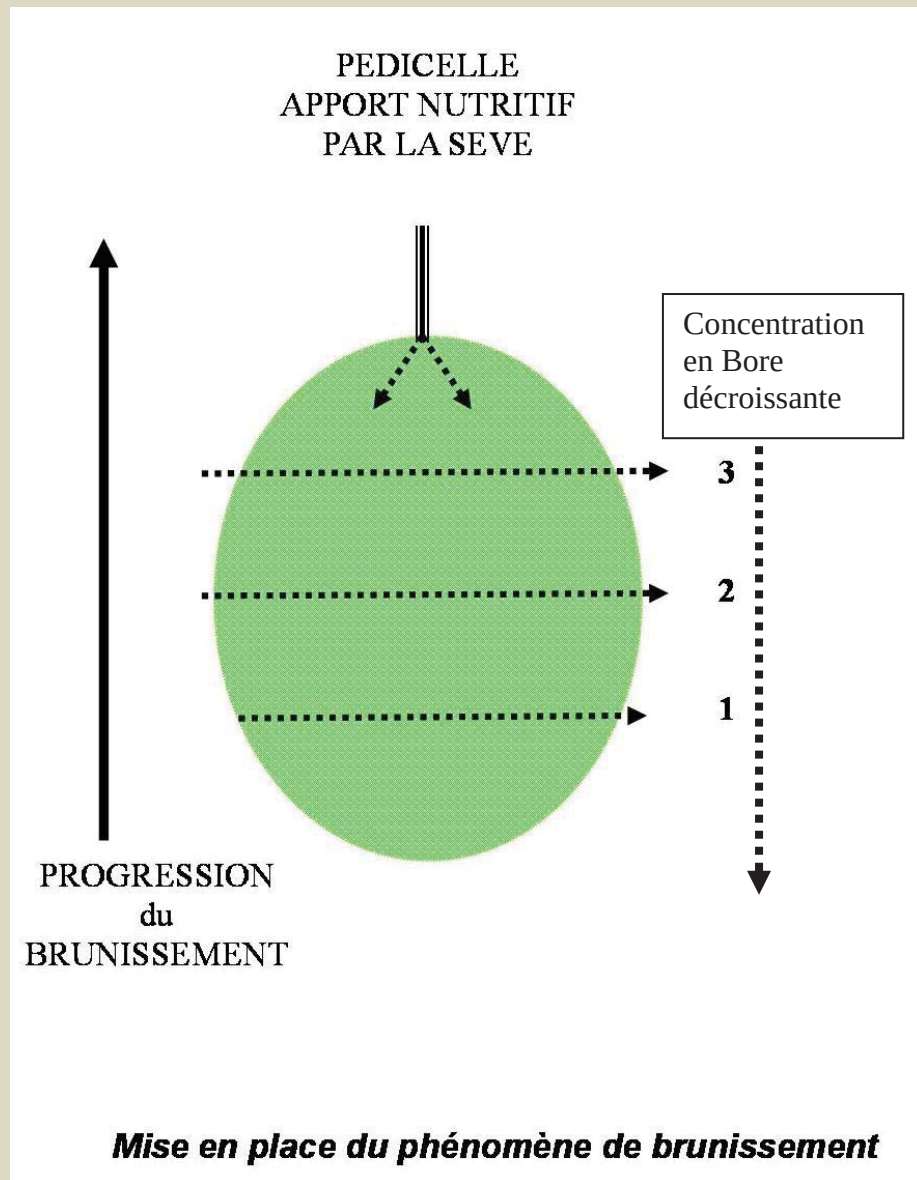


Le flux nutritionnel se faisant à partir du pédicelle de la drupe (flèches), les apports minéraux et les assimilats photosynthétiques auront une orientation proximo-distale, du pédicelle vers la base de la drupe.

Ce gradient alimentaire favorisera les différentes étapes de la croissance et de la maturation du fruit : édification de l'épicarpe, multiplication cellulaire et hydratation rapide de la pulpe, genèse et lignification du noyau, lipogenèse.

Tout dysfonctionnement entraînera une altération plus ou moins importante de la drupe.

Dans le cas du brunissement, on observe que la nécrose se développe à partir de l'extrémité distale de la drupe, zone 1, dans le schéma ci-dessous, puis gagne progressivement (zone 2) la partie proximale où se trouve le pédicelle (zone 3). La nécrose se développe donc du côté opposé au flux nutritif. Nous estimons qu'elle est due au développement de vitrescences pariétales résultant d'une déficience en calcium et en bore indispensables à la construction pariétale.



EN CONCLUSION

Nos connaissances sur la paroi végétale démontrent le rôle déterminant :

- du calcium avec la formation des pectates de calcium,
- du bore qui intervient dans les processus d'élongation.

Leur carence peut entraîner un phénomène de vitrescence pariétale qui conduit à la nécrose cellulaire (apoptose).

Il est probable que le « *brunissement des olives* » est le résultat d'un dysfonctionnement dans l'apport de ces deux éléments dans l'ensemble des parois de la drupe : carence de l'un ou de l'autre ou des deux à la fois. Cette carence peut résulter d'un sol lui-même carencé ou devenu pauvre en bore par lessivage. Elle peut également résulter d'un dysfonctionnement de l'acheminement de ces éléments à l'intérieur de l'olivier.

COMMENT COMBATTRE LE BRUNISSEMENT ?

Conseils préliminaires en attendant de nouveaux résultats :

- *Eviter les tailles trop fortes qui favorisent des poussées végétatives trop vigoureuses.*
- *Eviter les excès d'azote qui produisent le même effet et fragilisent la mise en place des parois cellulaires (déficiency de lignification des parois secondaires, déficiency de la mise en place des pectates de calcium...) et entraînent une sorte de vitrescence ou altération pariétale avant la maturité du fruit.*
- *Eviter une irrigation trop importante qui entraîne un lessivage du bore tellurique et donc une déficiency de son transport jusqu'aux parois de la drupe.*
- *Traiter la frondaison à l'aide d'une solution de SOLUBORE (3 litres par hectare) 4 fois : début juin, début juillet, début août et début septembre.*
- *Ne pas laisser s'installer la carence !*