

Effet de fortes concentrations d'O₃ et de CO₂, seuls ou en combinaison sur les ligneux: Exemple de l'Érable à sucre.

**Gaucher,C^{1,2},Costanzo,N.³, Afif,D.², Botton,B.², Chevrier,N.¹, Dizengremel,P.²,
Gérant,D.², Mauffette,Y.¹, Renaud,J.P.⁴ et Widden,P.³**

1) *Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succ Centre-Ville, Montréal, CANADA H3C 3P8.*

2) *Laboratoire de Biologie Forestière, UA INRA, Université Nancy I, B.P. 239, 54506 Vandoeuvre, FRANCE.*

3) *Department of Biology, Concordia University, Montreal, CANADA.*

4) *MAPAQ, 1140 rue TAILLON, QUÉBEC, CANADA*

1- Introduction

La composition de l'atmosphère terrestre subit depuis la révolution industrielle des changements majeurs. Les niveaux de gaz à effet de serre, comme le gaz carbonique (CO₂), le méthane, les oxydes d'azote et l'ozone troposphérique (O₃) augmentent suite à l'activité humaine (combustion d'énergies fossiles, déforestation). Les concentrations d'O₃ troposphérique ont augmenté dans l'Ouest de l'Europe de 10 ppb en 1880 à 50 ppb en 1990. Actuellement, la concentration d'O₃ augmente de 1 à 2 % par année (Volz et Kley 1988). Les concentrations de CO₂ atmosphérique croissent en parallèle, avec une augmentation de 25% entre 1880 (280 ppm) et 1990 (355 ppm) et il est prévu un doublement de la concentration actuelle d'ici à la fin du siècle prochain (Conway *et al.* 1988). La moitié du CO₂ relâché par les industries et les autres sources est absorbée par des réservoirs naturels, principalement les océans et la biosphère. L'autre moitié s'accumule dans l'atmosphère (Van Oosten et Besford 1996). Les augmentations d'O₃ et de CO₂ renforceront l'effet de serre, conduisant à un réchauffement global moyen de 1,5 à 4°C d'ici 2100. De nombreuses études ont été réalisées dans le but d'évaluer les impacts de ces changements sur les ligneux et les plantes de culture.

Effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique

Le doublement prévu de la concentration du CO₂ atmosphérique pourrait être bénéfique aux végétaux. Lors d'expositions à court terme à de fortes concentrations de CO₂, on observe chez les plantes en C₃ une augmentation du taux de photosynthèse même si l'activité de la Rubisco peut diminuer (Van Oosten *et al.*, 1992 ; George *et al.*, 1996). Cette stimulation est souvent accompagnée d'une augmentation de la production de biomasse (Allen 1990; Dippert *et al.* 1995; Vivin *et al.* 1996). Mais lors d'expositions à plus long terme, des signes de stress peuvent être perçus (par exemple, une sénescence précoce, Houpin *et al.* 1988). La stimulation initiale de la photosynthèse n'est pas maintenue et celle-ci diminue parfois en dessous du niveau du témoin (Yelle *et al.* 1989). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cette diminution du taux de photosynthèse. Par exemple, Tissue *et al.* (1993) proposent une limitation de la photosynthèse par un apport inadéquat d'éléments nutritifs, alors que Yelle *et al.*

(1989) montrent chez la tomate que la diminution de l'activité totale de la rubisco serait le principal responsable.

Pollution par l'O₃ en zones rurales

La formation de l'O₃ dans la troposphère résulte de la photolyse du NO₂, comme source d'oxygène atomique, qui réagit avec l'O₂. L'augmentation de la concentration d'O₃ est associée à l'augmentation des émissions anthropiques de NO_x. Il n'est pas rare de trouver des concentrations d'O₃ plus élevées à la campagne qu'en zone urbaine. La concentration varie aussi saisonnièrement, avec des pics de concentration à la fin du printemps et en été (figure 1).

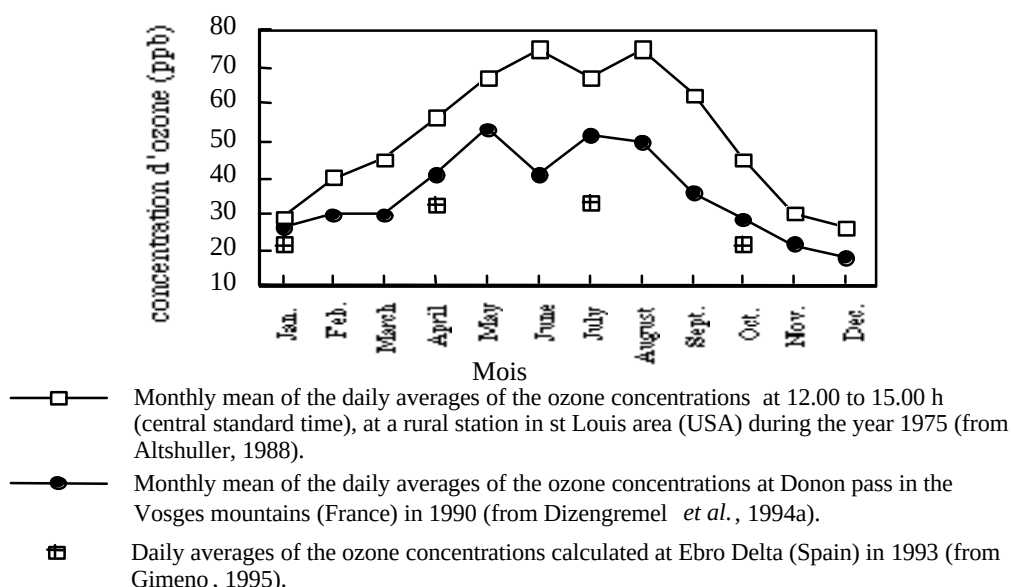


Figure 1: Variations saisonnières des teneurs en O₃ dans différentes zones rurales en Europe et aux États-Unis.

Principaux effets de l'O₃ sur les ligneux

Un modèle de simulation (TREGRO) a été mis au point au Boyce Thompson Institute afin d'établir les effets de l'O₃ sur la physiologie de l'érable à sucre mature (Retzlaff *et al.* 1997). Plusieurs autres études ont montré qu'une exposition à l'O₃ entraînait des pertes de rendement chez les espèces forestières et les plantes de culture. Il est généralement admis que le taux de photosynthèse est réduit lors d'une exposition chronique à l'O₃ (Miller 1988; Sasek et Richardson 1989; Baker *et al.* 1994). En utilisant des doses cumulatives d'O₃ (parties par million-heures), Reich et Amundson (1985) comparent différentes espèces et concluent que les herbacées sont les plus sensibles à l'O₃, de même que le peuplier, alors que l'érable à sucre serait moins sensible et le chêne rouge et le pin blanc plutôt résistants. Plusieurs auteurs

suggèrent que la diminution de la capacité photosynthétique de plants exposés à l'O₃ est reliée à la détérioration des processus de carboxylation plutôt qu'à une augmentation de la limitation stomatique (Sasek and Richardson 1989 ; Matyssek *et al.* 1991 ; Pell *et al.* 1992). Chez les plantes herbacées comme chez les ligneuses, la diminution de la photosynthèse induite par l'O₃ est due, entre autres, à une diminution de l'activité de la rubisco (Pell *et al.*, 1992; Dizengremel et Petrini, 1994; Pell *et al.*, 1994).

Lors d'une exposition à l'O₃, on observe souvent une augmentation de la respiration (Black, 1984; Dizengremel et Citerne, 1988; Darrall, 1989; Dizengremel et Petrini, 1994) qui serait liée à l'augmentation de l'activité de plusieurs enzymes des voies de dégradation des sucres. L'activité de la PEPc, une enzyme capable de re-fixer le CO₂ respiratoire chez les C₃, augmente. Ce pourrait être un moyen de contrebalancer la diminution de l'activité de la rubisco. La voie des pentoses-phosphate semble généralement plus stimulée que la glycolyse, ce qui peut indiquer une augmentation de son utilisation pour la production de composés secondaires et de pouvoir réducteur nécessaires à la détoxification et la réparation (Dizengremel *et al.*, 1994 b; Scandalios, 1994).

Effets d'une combinaison d'O₃ et de CO₂.

Alors que le CO₂ semble avoir un effet positif sur le taux de photosynthèse et la production de biomasse (du moins à court terme), l'O₃ a un effet contraire. Des études ont montré que les ligneux poussant en atmosphère enrichie en O₃ et en CO₂ ont une croissance supérieure à celle des ligneux exposés à l'O₃ en atmosphère ambiante en CO₂ (Noble *et al.* 1992; Volin et Reich 1996; Gaucher *et al.* 1998). Les plantes exposées à un stress oxydatif en atmosphère enrichie en CO₂ ont une capacité accrue à tolérer les stress oxydatifs (Rao *et al.* 1995). Une forte concentration de CO₂ entraîne la fermeture des stomates de 10 à 20% mais cette diminution ne suffit pas à expliquer la diminution de la toxicité de l'O₃ (Allen 1990). Rao *et al.* (1995) montrent une plus grande efficacité de la glutathion reductase (GR) et de tout le cycle de détoxification due à un plus grand apport de NADPH. De plus, la teneur en antioxydants augmente. Des changements dans la composition des isoformes de la superoxyde dismutase (SOD), de l'ascorbate peroxydase (APX) et de la glutathion réductase (GR) s'observent aussi en réponse à une exposition au CO₂ et à l'O₃, menant notamment à une diminution du Km de la GR pour le glutathion oxydé (Edwards *et al.* 1994; Rao *et al.* 1995).

2- Effets de fortes concentrations d'O₃ et de CO₂, seuls ou en combinaison, sur des semis d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.).

L'érable à sucre est une essence d'une importance capitale pour l'économie du Québec. Afin de déterminer les effets de l'O₃ et du CO₂ et de leur combinaison chez l'érable à sucre, deux approches ont été utilisées:

- la première approche a consisté à utiliser des chambres à ciel ouvert. Par ce mode d'expérimentation, on ne contrôle que les concentrations du ou des polluants à l'étude, tous les autres paramètres environnementaux sont non contrôlés. Cette étude s'est déroulée durant deux saisons de croissance (printemps-été 1995 et 1996) au

centre de recherches acéricoles du MAPAQ à Tingwick, dans les Bois-Francs. Dans cette région, les concentrations d'O₃ sont parmi les plus élevées au Québec et l'essence feuillue dominante est l'érable à sucre.

Des résultats préliminaires de ces études en chambre à ciel ouvert montrent une tolérance des plants d'érable à sucre de 2 ans exposés à 90 ppb d'O₃ durant une saison: l'activité de la glutathion réductase, une enzyme du cycle de détoxication, semble suffisamment élevée pour supporter le stress oxydatif appliqué (Gaucher 1995). D'autre part, la teneur naturellement élevée en phénols chez l'érable pourrait participer à la détoxication des dérivés toxiques de l'oxygène libérés lors de la dégradation de l'O₃ (Gaucher 1995).

On a observé une diminution de la croissance des plants de 2 ans à mesure que la concentration d'O₃ augmente. Pour cette étude en 1996, 6 chambres ont été utilisées, avec chacune une concentration d'O₃: 0, 50, 100, 150, 200 et 300 ppb d'O₃. Des chloroses et des nécroses foliaires sont observées sur les érables exposés à plus de 150 ppb durant une saison. Suite à une exposition à 300 ppb, certains érables présentent une sénescence foliaire précoce.

Durant l'été 1995, seulement 50% des plants exposés à 30 ou 90 ppb d'O₃ développent une deuxième pousse durant le mois de juillet. Par contre, lorsque la concentration de CO₂ est élevée dans les chambres (650 ppm), en présence de 30 ou 90 ppb d'O₃, le pourcentage de plants à former une deuxième pousse est plus élevé (respectivement 87,5% et 75%).

- la deuxième approche a consisté à utiliser des chambres phytotroniques, dans lesquelles tous les paramètres environnementaux sont contrôlés. Les chambres sont installées à l'Université Henri Poincaré - Nancy 1, en France. Une partie des résultats obtenus est présentée ici.

Expérience en chambres phytotroniques sur des semis d'érable à sucre d'un mois.

Cette étude s'intéresse particulièrement aux effets induits par les 2 polluants, seuls ou en combinaison, sur la physiologie de semis d'érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). Nous présentons ici des résultats concernant la réponse de la photosynthèse (intensité, activité et quantité de rubisco) et la croissance des semis. Une combinaison des 2 polluants a également été étudiée afin de déterminer si une forte concentration en CO₂ pouvait amoindrir les effets néfastes de l'O₃ chez l'érable à sucre.

Matériel et méthodes

Des germinations d'érable à sucre récemment germées (104) sont mises en terre dans des pots de 512 cm³ contenant un mélange 2:1 de terre organique commerciale et d'inoculum mycorhizien. Vingt-six semis sont installés dans chacune des quatre chambres phytotroniques et sont laissés pour acclimatation pendant un mois (photopériode de 16 hrs, température = 24°C jour, 20°C nuit, PAR = 250 à 300 µmol/m²/s, HR = 75%). Après un mois d'acclimatation, tous les semis ont une paire de feuilles, que l'on appelle vieilles feuilles (VF). Les traitements suivants sont administrés pendant 61 jours:

- traitement témoin = 10 ppb d'O₃ + 350 ppm de CO₂
- traitement ozone = 200 ppb d'O₃ + 350 ppm de CO₂
- traitement enrichi en CO₂ = 10 ppb d'O₃ + 650 ppm de CO₂
- traitement O₃ + CO₂ = 200 ppb d'O₃ + 650 ppm de CO₂

Pendant le traitement, chaque semis développe une deuxième pousse de 2 à 4 paires de feuilles que l'on appelle nouvelles feuilles (NF).

Résultats

Activité Rubisco

L'activité totale de la rubisco est mesurée spectrophotométriquement à 340 nm pour 6 semis par chambre au jour 61 selon la méthode de Lilley et Walker (1974), modifiée par Van Oosten *et al.* (1992) (figure 2). L'activité spécifique de la rubisco des feuilles exposées aux différents traitements ne diffère pas significativement de celle du témoin. Nos résultats sont en accord avec l'activité rubisco estimée à partir de la pente de la courbe de réponse au CO₂ obtenue par Noble *et al.* (1992). Dans cette étude, des semis d'érables à sucre de 35 à 77 jours ont été exposés à 400 et 800 ppm de CO₂ avec 50 et 150 ppb d'O₃ et les auteurs n'observent pas de différence significative entre les traitements. L'utilisation d'anticorps contre la rubisco d'épinard (don du Dr. B. Ranty, Université de Toulouse, France) a montré, par slot-blot, que la quantité de rubisco dans les VF pour le jour 61 est réduite de 25% pour les semis du traitement à l'O₃, faiblement diminuée sous fort CO₂ (pas plus de 10%) et réduite de 20% pour les semis du traitement O₃ + CO₂ (résultats non présentés).

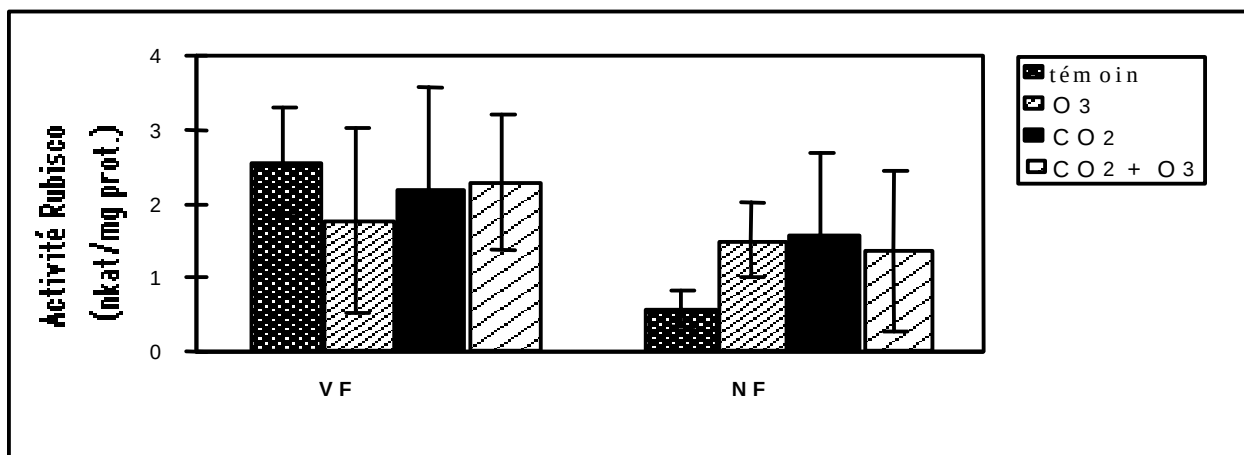


Figure 2: Activité totale de la Rubisco chez l'érable à sucre après 61 jours de traitement.

Photosynthèse nette

La photosynthèse nette est mesurée à l'aide d'un Li-Cor 6200, 41 et 55 jours après le début des traitements. Les mesures sont réalisées sur 15 semis dans chacune des chambres (tableau 1). Dans le cas des traitements à l'O₃ et à l'O₃ + CO₂, 4 semis sont utilisés pour les NF. L'O₃ diminue le taux de photosynthèse nette des semis. Cette diminution est faible pour les

VF du traitement enrichi en O₃. Par contre, la diminution est importante pour les NF à la fois pour le traitement enrichi en O₃ et pour le traitement enrichi en O₃ et en CO₂. Il a été montré que les nouvelles feuilles qui se développent pendant un stress oxydatif sont plus sensibles que les feuilles qui sont déjà matures quand le stress commence (Pell *et al.* 1992). La figure 2 montre que l'activité de la rubisco reste inchangée dans les VF et NF durant le traitement à l'O₃, alors que les mesures *in vivo* de la photosynthèse nette montrent des effets importants du stress (tableau 1). Pour les semis exposés à l'O₃ et à l'O₃ + CO₂, la concentration en CO₂ intercellulaire est plus élevée que celle du témoin. Ceci indique que la teneur en CO₂ interne n'est pas limitante pour la photosynthèse. Différents facteurs, comme la régénération du RuBP, le taux de phosphorylation, pourraient causer la diminution de photosynthèse nette observée.

Pour les semis exposés au fort CO₂, les taux de photosynthèse nette des VF et NF sont identiques à ceux des témoins. L'augmentation des taux de photosynthèse avec l'augmentation des niveaux de CO₂, qui a été observée par de nombreux auteurs sur des plantes de culture ou forestières (Campbell *et al.* 1988, Ziska *et al.* 1991, Tissue *et al.* 1993, Tissue *et al.* 1995) n'est pas observée dans cette étude. Malgré l'augmentation de la disponibilité en CO₂ dans les espaces intercellulaires, il n'y a pas de stimulation de l'activité de la rubisco.

Tableau 1: Photosynthèse nette (PSn, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), concentration ambiante (Ca, $\mu\text{L/L}$), et interne de CO₂ (Ci, $\mu\text{L/L}$), pour des vieilles feuilles (VF) et des nouvelles feuilles (NF) de semis d'érable à sucre aux jours 41 et 55. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au niveau de probabilité de 0,05.

VF								
	jour	témoin		O ₃		CO ₂		CO ₂ + O ₃
PSn	41	0.70±0.40	ab	0.49±0.20	a	0.80±0.35	ab	0.806±0.49 b
	55	0.73±0.42	b	0.31±0.15	a	0.77±0.44	b	0.66±0.45 b
Ca	41	358.18±11.12		371.31±4.95		764.46±16.64		733.36±5.51
	55	377.32±33.41		379.66±6.92		751.03±19.51		691.21±11.32
Ci	41	232.85±16.28		303.50±24.20		598.08±45.98		nd
	55	nd		296.30±40.30		509.70±92.37		499.05±43.05
NF								
	jour	témoin		O ₃		CO ₂		CO ₂ + O ₃
PSn	41	0.51±0.24	b	0.05±0.02	a	0.43±0.17	b	0.13±0.05 a
	55	0.37±0.18	bc	0.04±0.03	a	0.44±0.03	c	0.17±0.18 ab
Ca	41	358.18±11.12		371.31±4.95		764.46±16.64		733.36±5.51
	55	377.32±33.41		379.66±6.92		751.03±19.51		691.21±11.32
Ci	41	246.82±30.88		333.01±11.10		670.56±30.85		nd
	55	nd		307.96±54.42		631.36±65.71		600.23±58.30

nd : non déterminé.

Sucres solubles

La teneur en sucres solubles est estimée pour chacun des traitements sur 9 racines, 16 VF, NF et tiges au jour 61 (tableau 2). La méthode spectrophotométrique de Savouré (1980) est utilisée pour mesurer la teneur en sucres solubles. Il n'y a pas de différence significative entre les traitements pour les NF et les racines. Dans les VF, les semis traités à l'O₃ ont un niveau de sucres solubles significativement inférieur à celui des autres traitements. Une explication possible serait que le faible taux photosynthétique observé sous O₃ conduit à une diminution de l'assimilation, limitant alors l'accumulation de sucres. D'autre part, il n'y a pas de différence significative entre les traitements dans les NF. Les NF des semis exposés à l'O₃, dont les taux de photosynthèse mesurés sont très faibles, agiraient comme des puits et puiseraient des sucres dans les VF. Ceci contribuerait aussi à expliquer pourquoi la teneur en sucres solubles dans les VF des semis exposés à l'O₃ est significativement inférieure à celle des semis témoins.

Tableau 2: Sucres solubles (mg/gPS, moyenne±écart-type) au jour 61 pour chaque partie des semis. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes au niveau de probabilité de 0,05.

sucres solubles (mg/gPS)				
	témoin	O ₃	CO ₂	CO ₂ + O ₃
VF	116.61±25.00 b	84.17±21.94 a	128.09±38.08 b	116.24±32.19 b
NF	54.31±27.99 a	56.29±20.58 a	56.39±24.08 a	62.90±25.17 a
Tiges	87.34 ±19.24 a	77.92±17.70 a	86.92±16.86 ab	95.35±15.75 b
Racines	41.05 ±7.54 a	42.11±8.76 a	42.95±13.50 a	41.93±11.97 a

Biomasse

Les mesures de biomasse sont prises au jour 61 pour 20 semis de chacun des 4 traitements (figures 3 et 4). Les mesures consistent à peser séparément les VF, NF, tiges et racines après séchage. Les semis exposés à l'O₃ ont une biomasse significativement inférieure à celle des semis témoin pour chacune des parties de la plante. La faible biomasse pourrait être expliquée par une réduction de la photosynthèse. De plus, le peu de carbone présent pourrait aussi avoir été utilisé pour la détoxification plutôt que pour la croissance. Les semis exposés à la fois à l'O₃ et au CO₂ ont une biomasse totale similaire à celle des semis témoin. Le fort CO₂ semble prévenir une partie du stress oxydatif qui affecte le semis. Le fort CO₂ provoque une augmentation de biomasse totale de 10% par rapport au témoin, qui se retrouve principalement dans les NF. Bazzaz *et al.* (1990) observent des tendances similaires et montrent qu'après 100 jours d'exposition à 700 ppm de CO₂, des semis d'érable à sucre âgés d'1 an ont une biomasse 2 fois supérieure à celle du témoin.

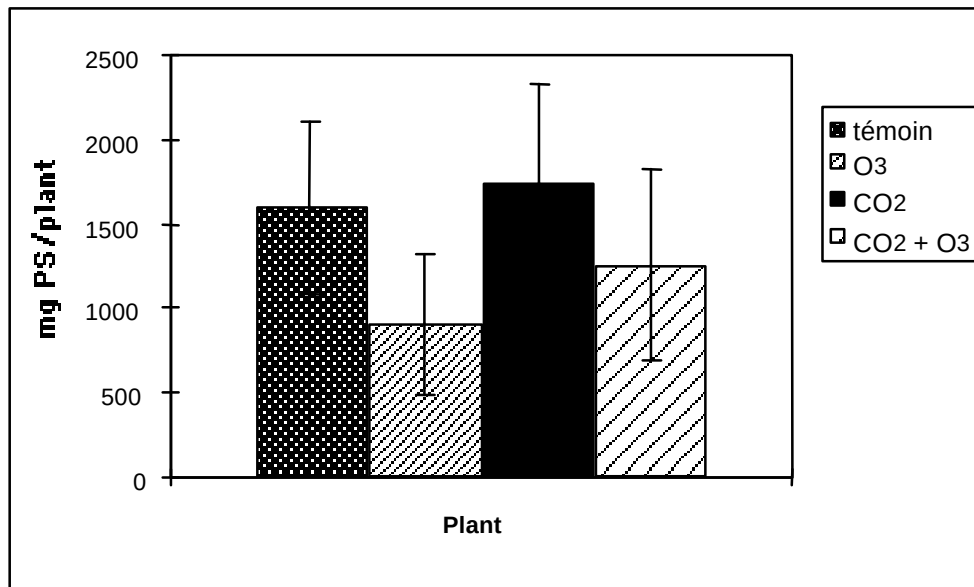


Figure 3: Biomasse totale de semis d'érable à sucre après 61 jours de traitement.

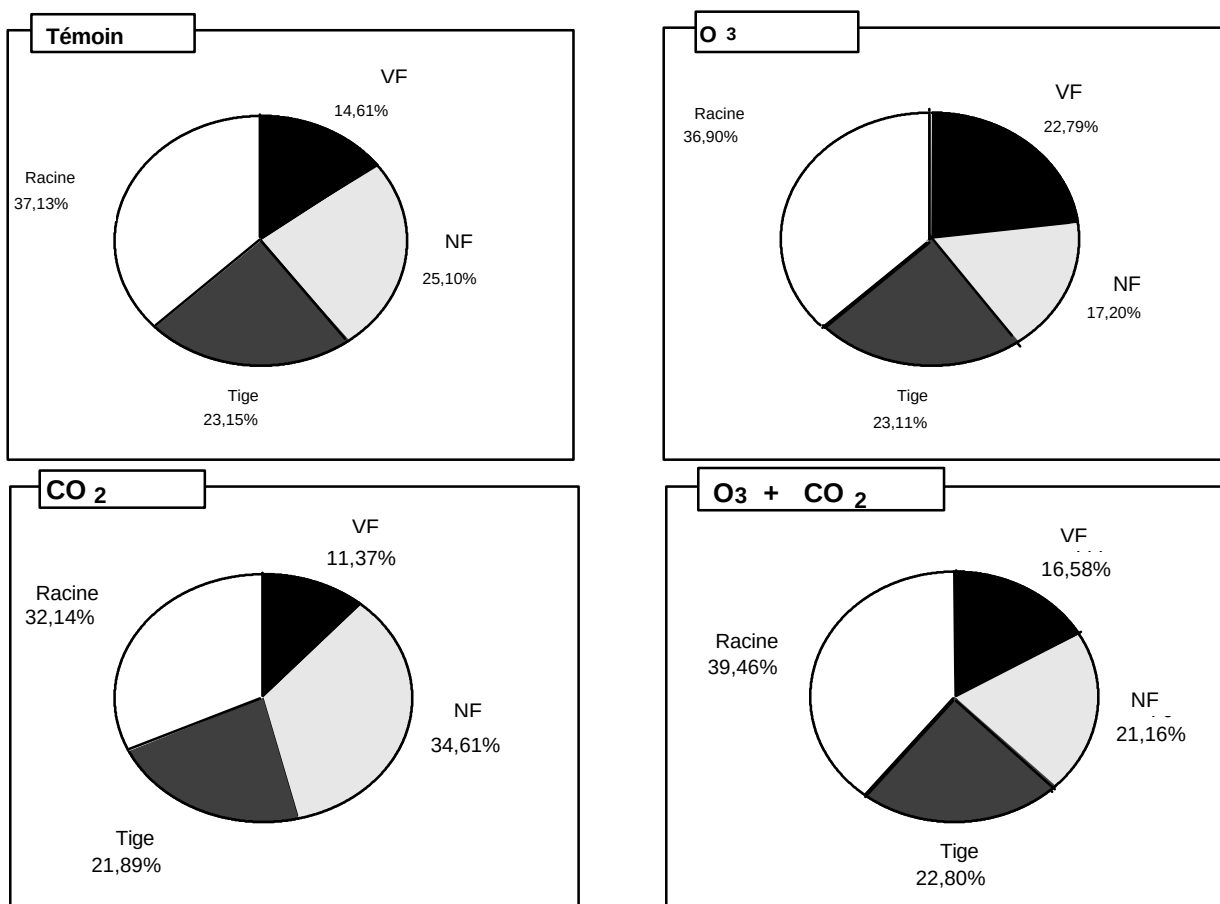


Figure 4: Répartition de la biomasse après 61 jours de traitement.

Activité de dégradation des sucres

Au cours de cette expérience, l'activité de la G6PDH est stimulée par le stress oxydatif, permettant probablement d'augmenter la production de NADPH nécessaire au cycle de détoxification. En parallèle, l'activité de la PEPc augmente, ce qui permet une refixation du CO₂ respiratoire, comme il a déjà été observé chez différentes espèces ligneuses (tableau 3). Cette augmentation de la fixation du CO₂ par la PEPc pourrait compenser, au moins en partie, la diminution de la fixation du CO₂ résultant de la diminution de l'activité rubisco. Les mesures des activités de la catalase, de la SOD, de la GR et de l'APX réalisées par le Dr Ewa Niewiadomska nous permettront une interprétation plus complète du comportement des semis d'érable à sucre dans les conditions de stress auxquelles ils ont été soumis.

Tableau 3: Comparaison entre espèces des effets de l'O₃ et du CO₂ (650 ppm), seuls ou en combinaison, sur l'activité de la PEPc. Les travaux ont été réalisés au laboratoire de Biologie forestière de l'Université Henri Poincaré - Nancy 1.

Espèce	activité témoin	O ₃	CO ₂	CO ₂ +O ₃	Conditions
épicéa	0,45±0,11	+1200%	+20%	+487%	GC, 200 ppb ^x 14h*84j
épicéa	0,75±0,14	-	-37%	-	OTC, 4 ans, aig 1 an
pin d'Alep	0,56±0,19	+244%	-	-	GC, 200 ppb ^x 14h*90j
peuplier	0,40±0,15	+200%	-	-	GC, 120 ppb ^x 14h*34j
chêne	0,70±0,11	-	+4%	-	GC, 11 sem, 3 ét
hêtre	1,33±0,34	+36%	-8%	+38%	GC
érable à sucre	0,75±0,39	+130%	+32%	+16%	2*amb*3mois GC 200 ppb^x 14h*61j

Activité témoin exprimée en nkat/mg prot, GC = growth chamber, aig=aiguilles - = non déterminé

Conclusion

Dans la littérature, l'érable à sucre est souvent considéré comme une espèce résistante à l'O₃ (Runeckles et Chevone 1991). Dans notre étude, les VF semblent être résistantes mais des effets importants de l'O₃ sont observés chez les NF qui se développent au cours l'exposition au stress. Le taux de photosynthèse nette et la teneur en sucres sont nettement affectés par l'O₃. Nous avons aussi observé un effet de fertilisation du CO₂ sur les semis après l'exposition de 2 mois. Si le CO₂ est appliqué durant le stress à l'O₃, il permet de minimiser les dommages oxydatifs. Les effets du fort CO₂ à long terme sont toujours inconnus. Néanmoins, même si ces effets fertilisateurs ne se produisent qu'à court terme, ils peuvent être suffisamment bénéfiques pour favoriser les premiers stades de développement des plantules dans des conditions oxydantes.

Références

- Allen, L.H. 1990. Plant response to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. *J. Environ. Qual.* 19, 15-34.
- Altshuller, A.P. 1988. Dans : Assessment of crop loss from air pollution. Ed : W.W. Heck, O.C. Taylor et D.C. Tingey. Elsevier Applied Science, Londres et New York, pp. 65-89
- Baker, N.R., Nie, G.Y. et Tomasevic, M. 1994. dans: Plant responses to the gaseous environment, R. Alscher et A.R. Wellburn, eds. Chapman et Hall, pp 219-238.
- Bazzaz, F.A., Coleman, J.S. et Morse, S.R. 1990. Growth responses of seven major co-occurring tree species of the northeastern United States to elevated CO₂. *Can. J. For. Res.* 20, 1479-1484.
- Black, V.J. 1984. dans: Gaseous Air Pollutants and Plant Metabolism, ed : M.J. Koziol & F.R. Whatley. Butterworths Scientific, Londres, pp. 231-248.
- Campbell, Allen, L.H., Jr et Bowes, G. 1988. Effects on CO₂ concentration on rubisco activity, amount and photosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiol.* 88, 1310-1316.
- Conway, T.J., Tans, P., Waterman, L.S., Thoning, K.W., Masure, K.A. et Gammon, R.H. 1988. Atmospheric carbon dioxide measurements in the remote global troposphere, 1981-1984. *Tellus*, 40b, 81-115.
- Dippert, J.K., Tissue, D.T., Thomas, R.B. et Strain, B.R. 1995. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals: 1. Growth and biomass allocation. *Oecologia*, 101, 13-20.
- Dizengremel, P. et Citerne, A. 1988. dans: Air Pollution and Plant Metabolism, ed. S. Schulte-Hostede, N.M. Darrall, L.W. Blank et A.R. Wellburn. Elsevier Applied Science, Londres et New York, pp. 169-188.
- Dizengremel P. et Petrini M. 1994. dans: Plant Responses to the gaseous environment, R. Alscher et A.R. Wellburn, eds, Chapman et Hall, pp 255-277.
- Dizengremel, P., Gérant, D., Afif, D., Petrini, M., Cornu, S., Morabito, D. et Sehmer, L. 1994 a. Actes du colloque ADEME/CNRS. pp 185-194.
- Dizengremel P., Sasek T.W., Brown K.J. et Richardson C.J. 1994 b. Ozone-induced changes in primary carbon metabolism enzymes of loblolly pine needles. *J. Plant Physiol.*, 144, 300-306.
- Edwards, E.A., Enard, C., Creissen, G.P. et Mullineaux, P.M. 1994. Synthesis and properties of glutathione reductase in stressed peas. *Planta*. 192, 137-143.
- Gaucher, C., Costanzo, N., Afif, D., Botton, B., Chevrier, N., Dizengremel, P., Mauffette, Y., Renaud, J.P. et Widden, P. 1998. The impact of elevated ozone and carbon dioxide on *Acer saccharum* seedlings. Dans: Responses of Plant Metabolism to Air Pollution, ed : L.J. De Kok et I. Stulen. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 305-308
- Gaucher, C. 1995. Effets physiologiques de l'O₃ sur le métabolisme du glutathion chez l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). Mémoire de Maîtrise. UQAM.
- George, V., Gérant, D. et Dizengremel, P. 1996. Photosynthesis, Rubisco activity and mitochondrial malate oxidation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings grown under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Annales des Sciences Forestières* 53: 469-474.
- Gimeno, B.S. 1995. Annual CEC Report EV5VCT930263.

- Houpis, J. L. J., Surano, K.A., Cows, S. et Shinn, J.H. 1988. Chlorophyll and carotenoid concentration in two varieties of *Pinus ponderosa* seedlings subjected to long-term elevated carbon dioxide. *Tree Physiology*. 4, 187-193.
- Lilley, R.C. et Walker, D.A. 1974. An improved spectrophotometric assay for ribulose phosphate carboxylase. *Biochim. Biophys. Acta*. 358, 226-229.
- Matyssek, R., Günthardt-Georg, M.S., Keller, T. et Scheidegger, C. 1991. Impairment of gas exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations. *Trees*, 5, 5-13.
- Miller, J.E. 1988. dans: *Assessment of crop loss from air pollution*, ed.: W.W. Heck, O.C. Taylor et D.C. Tingey. Elsevier Applied Science, Londres et New York, pp. 287-314.
- Noble, R., Jensen, K., Ruff, B. et Loats, K. 1992. Response of *Acer saccharum* seedlings to elevated carbon dioxide and ozone. *Ohio J. Sci.* 3, 60-62.
- Pell, E.J., Eckardt, N. et Enyedi, A.J. 1992. Timing of ozone stress and resulting status of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase and associated net photosynthesis. *New Phytol.* 120, 397-405.
- Pell E.J., Landry L.G., Eckardt N.A. et Glick R.E. 1994. dans: *Plant Responses to the gaseous environment*, R. Alsher et A.R. Wellburn, eds, Chapman and Hall, pp 239-253.
- Rao, M.V., Hale, B.A. et Ormrod, D.P. 1995. Amelioration of O₃-induced oxidative damage in wheat plants grown under high carbon dioxide. Role of antioxidant enzymes. *Plant Physiol.* 109, 421-432.
- Retzlaff, W.A., Weinstein, D.A., Laurence, J.A., Gollands, B. 1997. Simulating the growth of a 160-year-old sugar maple (*Acer saccharum*) tree with and without ozone exposure using the TREGRO model. *Can. J. Fo. Res.* : 27, 783-789.
- Reich, P.B. et Amundson, R.G. 1985. Ambient levels of ozone reduce net photosynthesis in tree and crop species. *Science*. 230, 566-570.
- Runeckles, V.C. et Chevone, B.I. 1991. Crop responses to ozone. pp. 189-270. Tree responses to ozone. pp. 271-324. Dans: *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*. Lefohn, A.S. (ed.). Lewis publishers, inc.
- Sasek, T.W. et Richardson, C.J. 1989. Effects of chronic doses of ozone on loblolly pine: photosynthetic characteristics in the third growing season. *For. Sci.* 35, 745-755.
- Savouré, B. 1980. *Manipulations pratiques en physiologie végétale*. Masson. Paris. pp 194-200.
- Scandalios J.G., 1994. dans: *Plant Responses to the gaseous environment*, ed : R. Alsher et A.R. Wellburn, Chapman et Hall, pp 147-164.
- Tissue *et al.* 1993. Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and rubisco in Loblolly pine seedlings. *Plant, Cell and Environment*. 16, 859-865.
- Tissue, D.T., Griffin, K.L., Thomas, R.B. et Strain, B.R. 1995. Effects of low and elevated CO₂ on C3 and C4 annuals. II: Photosynthesis and leaf biochemistry. *Oecologia*. 101, 21-28.
- Van Oosten, J.J. et Besford, R.T. 1996. Acclimatation of photosynthesis to elevated CO₂ through feedback regulation of gene expression: climate of opinion. *Photosynthesis Research*. 48, 353-365.
- Van Oosten, J-J. Afif, D. et Dizengremel, P. 1992. Long-term effects of a CO₂ enriched atmosphere on enzymes of the primary carbon metabolism of spruce trees. *Plant Physiol. Biochem.* 30(5), 541-547.

- Vivin,P., Martin,F. et Guehl,J.M. 1996. Acquisition and within-plant allocation of ^{13}C and ^{15}N in CO_2 -enriched *Quercus robur* plants. *Physiol. Plant.* 98, 89-96.
- Volin,J.C. et Reich,P.B. 1996. Interaction of elevated CO_2 and O_3 on growth, photosynthesis and respiration of three perennial species grown in low and high nitrogen. *Physiol. Plant.* 97, 674-684.
- Volz,A. et Kley,D. 1988. Evaluation of the Montsouris series of ozone measurements made in the nineteenth century. *Nature.* 332 (17), 240-242.
- Yelle,S., Beeson,R.C.Jr., Trudel,M.J. et Gosselin,A. 1989. Acclimatation of two tomato species to high atmospheric carbon dioxide:II. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol.* 90,1473-1477.
- Ziska, Hogan,K.P., Smith,A.P. et Drake,B.G. 1991. Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-term exposure to elevated carbon dioxide. *Oecologia.* 86, 383-389.