MG-BIO/021 (6)

N° d'ordre.....
N° de série.....

UNIVERSITE KASDI MERBAH-OUARGLA

FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE ET DE LA TERRE ET DE L'UNIVERS

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

المكتبة

Mémoire

En vue de l'obtention du Diplôme de

MAGISTER

en biologie

Option : **Biochimie et analyse des biproduits**

Par ANNOU Ghania

THÈME

Mécanismes adaptatifs de quelques halophytes spontanées sous deux régimes hydriques (continu et discontinu) de la cuvette de Ouargla

Soutenu publiquement le 17 / 06 /2009

Devant le jury :

MCa	Mme BISSATI Samia	**Présidente**	Univ. de Ouargla
Professeur	Mr BELKHOUDJA Moulaye	**Examinateur**	Univ. d'Oran
Professeur	Mr OULD EL HADJ Mohamed Didi	**Examinateur**	Univ. de Ouargla
MCa	Mme OULD EL HADJ-KHELIL Aminata	**Encadreur**	Univ. de Ouargla

REMERCIEMENTS

*Louange à **DIEU** tout puissant pour tout ce qu'il m'a donné afin que je puisse suivre mes études et préparer ce travail.*

Mes vifs remerciements et ma profonde gratitude s'adressent à ma promotrice Mme OULD EL HADJ-KHELIL Aminata Maitre de conférences à l'université de Ouargla d'avoir proposé et dirigé ce travail, je vous remercie infiniment pour vos conseils judicieux et votre attention que vous m'avez a apporté et pour l'ambiance sympathique que vous a créé pour la réalisation de ce mémoire.

C'est avec un grand plaisir que j'adresse mes vifs remerciements à Mme BISSATI Samia Maître de conférences et chef de département de Biologie à l'université de Ouargla, pour l'honneur que vous me faite en acceptant de présider cette soutenance.

A Mr BELKHOUDJA Moulaye, Professeur à l'université d'Oran, vous qui me fait l'honneur d'examiner ce travail, je vous exprime mes sincères remerciements et ma profonde gratitude. Votre longue expérience sur les halophytes me sera très profitable.

Que Mr OULD EL HADJ Mohamed Didi, Professeur à l'université de Ouargla, soit assuré de ma profonde reconnaissance pour avoir accepté d'examiner ce travail et pour vos services qui m'ait apporté tout au long de nous formation. Je vous remercie infiniment.

Mes profondes gratitudes vont aussi à M^eur^ HANNACHI S. et M^eur^ KAMASSI A.A. pour leur aide technique.

Je remercier également tout le personnel du laboratoire de protection des écosystèmes en zones arides et semi-arides, particulièrement Melle BOUGHABA L., Mme IDDER S., Mr IDDER A.H., ainsi que personnel du laboratoire interne de l'hôpital Mohamed Boudiaf surtout Mr DADAMOUSSA K. et Mr BAHI B., sans oublier le personnel du laboratoire pédagogique et de la bibliothèque de l'université de Ouargla.

Enfin à tous ceux qui ont contribué de prés ou de loin à l'élaboration de ce modeste travail.

Abréviations

Ap	Après irrigation à l'exploitation
Av	Avant irrigation à l'exploitation
CAH	Classification ascendante hiérarchique
Ch	Chott Ain El Beida
Fb	Feuilles basale
Fj	Feuilles jeunes
GB	Glycine bétaïne
Li	*Limonium délicatulum*
MF	Matière fraiche
MS	Matière sèche
Ph	*Phragmites communis*
R	Racines
Sa	*Salicornia fructicosa*
Sacch	Saccharose
Su	*Suaeda mollis*
SR	Sucres réducteurs
TE	Teneur en eau

Liste des figures

Figure 1 : Production de biomasse chez différents groupes de plantes suivant la salinité 7

Figure 2 : Glande à sel chez l'espèce *Limonium volgare*..... 11

Figure 3 : Poils sécréteurs de sel chez l'espèce *Atriplex Sp* 11

Figure 4 : Mécanisme d'exclusion des sels par les racines 13

Figure 5 : a.Sécrétion de sel par les glands épidermique des feuilles de l'espèce *Aluropus littoralis* traité par des concentrations d' NaCl : 0,200, 400, 600, 800 mM. Observés sous la loupe. **b.** micrographie des cristaux de sel observés à la surface des feuilles traités par une concentration d' NaCl 400 mM. **c.** La surface de feuilles traitées par 400 mM d'NaCl observées après 2 heurs de lavage 15

Figure 6 : Transporteurs primaire et secondaire lors de la compartimentation cellulaire..... **17**

Figure 7 : Principales cibles cellulaires de la réponse des plantes au stress salin **17**

Figure 8 : Perturbation de la structure active des protéines par les ions toxique, et l'effet Protectrice des osmolytes sur ces protéines..... .... **23**

Figure 9 : Biosynthèse de la proline..... **27**

Figure 10 : vue générale des stations d'étude. **A** : chott Ain el Beida, **B** : exploitation agricole de l'université..... **35**

Figure 11 : Teneur en ions des rhizosphères des espèces étudiées dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott..... ... 46

Figure 12 : Teneur des espèces en eau dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott..... ..... **49**

Figure 13 : Teneur des espèces en ions Na^+, K^+, Ca^{++} et Cl^- dans les différentes stations: Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott..... ..... **53**
.....

Figure 14 : Teneur des espèces en glucides solubles totaux dans les différentes stations: Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott..... **60**

Figure 15 : Teneur des espèces en sucres réducteurs et saccharose dans les différentes station: Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott.s..... **64**

Figure 16 : Teneur des espèces en amidon dans les différentes stations: Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott **68**

Figure 17 : Teneur des espèces en proline dans les différentes stations: Exploitation avant irrigation,

Exploitation après irrigation et chott..... 72

Figure 18 : Chromatographie sur couche mince des acides aminées :proline, glycine bétaine et alanine des espèces étudies dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott..... 77

Figure 19 : Teneur des espèces en protéines solubles totales dans les différentes stations: Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott 79

Figure 20 : Cercle de corrélation des variables étudiées dans le plan factoriel 1-2 83

Figure 21 : Présentation des espèces (individus) sur le plan factoriel 1-2 85

Figure 22 : Présentation superposée des individus et des variables (biplot) sur le plan factoriel 1-2..... 85

Figure 23: Dendrogramme des individus étudiés... 87

Liste des tableaux

Tableau 1 : Classement des sols selon leur C.E de l'extrait aqueux au 1/5..... 6

Tableau 2 : Principales protéines haloinduites identifiées..... 30

Tableau 3 : Classification et principales caractéristiques des halophytes étudiées. 37

Tableau 4 : pH et CE des rhizosphères des plantes étudiées..... 45

Tableau 5 : les valeurs des rapports K+/Na+ des espèces étudiées..... 55

Liste des annexes

Annexe 1 : Les valeurs des ions Na^+, K^+, Ca^{++},Cl^- chez les espèces étudiées..... 103

Annexe 2 : les noms et les familles des halophytes collectés du Seyfe Lake Basin (Turke) et leurs teneurs en composés minérales et organiques..... 105

Annexe 3 : Matrice de corrélation de l'analyse en composantes principales (ACP)..... 108

Annexe 4 : Protocoles expérimentales de dosage des composés organiques..... 109

Sommaire

Introduction 1

Partie I. Etude bibliographique 4

I. Salinisation des sols 4
1. Définition des sols salés 4
2. Répartition des sols salés 4
3. Genèse de la salinité 5
4. Classification des sols salés 5
4.1. Sols salins 5
4.2. Sols salés à alcalis 5
4.3. Sols alcalins 6
5. Propriétés physico – chimiques 6
5.1. Conductivité électrique 6
5.2. pH du sol 6
6

II. Les végétaux face au stress salin 10

III. Mécanismes adaptatifs à la contrainte saline 10

1. aspect morphologique et anatomique de la résistance au sel 10

1.1. Aspect morphologique 10
1.2. Aspect anatomique 10
1.2.1. Modifications anatomiques 10
1.2.2. Réponse stomatique 11
1.2.3. Glandes à sel 11
2. Aspect physiologique de la résistance au sel 14

2.1. L'absorption de l'eau 14
2.2. Transport ionique 14
2.2.1. Sensibilité au sodium (Na^+) 14
2.2.1.1. Les espèces exclusives « *excluder* » 14
2.2.1.2. Les espèces inclusives « *includer* » 15
2.2.2. Sensibilité au chlore (Cl^-) 15
2.2.3. Sélectivité au potassium (K^+) 18
2.3. Mécanisme de transport ionique 18
2.4. L'homéostasie ionique 19
2.5. Effet de la salinité sur l'intégrité des structures membranaires 20
2.6. Effet de la salinité sur la croissance 21
3. Aspect biochimique de la résistance au sel 21

3.1. Métabolismes..... 21
3.1.1. Métabolisme carboné..... 21
3.1.2. Métabolisme azoté..... 22
3.1.3. Métabolisme lipidique..... 22
3.2. Osmorégulation..... 24
3.2.1. Définition des osmolytes..... 24
3.2.2. Principaux osmolytes accumulés..... 25
3.2.2.1 Carbohydrates..... 25
3.2.2.1.1. Les glucides solubles..... 25
3.2.2.1.2. Sucres alcools..... 26
3.2.2.1.3. Acides organiques..... 26
3.2.2.2 Acides aminés et dérivés..... 28
3.2.2.2.1 Proline..... 28
3.2.2.2.2 Glycine betaine..... 29
3.2.2.3. Protéines haloinduites..... 30
3.3. Coordination de la réponse à longue distance..... 30
4. Aspect moléculaire de la résistance au sel..... 31

4.1. La levure comme modèle d'étude..... 32
4.2. Les plantes comme modèle d'étude..... 32

Partie II. Matériel et méthodes..... 34

1. Présentation de la région d'étude..... 34

1.1. Situation géographique..... 34
1.2. Données climatiques..... 34
1.3. Présentation des stations d'étude..... 34
1.3.1. Exploitation agricole de l'université..... 36
1.3.2. Chott Ain El- Beida..... 34
2. Matériel biologique et échantillonnage..... 36

2.1. Matériel biologique..... 36
2.2. Echantillonnage..... 38

3. Méthodes..... 38

3.1. Analyses physico-chimiques du sol..... 38
3.1.1. Le pH des extraits aqueux..... 38
3.1.2 La conductivité électrique..... 39
3.1.3 Dosage des anions et des cations hydrosolubles..... 39
3.2. Analyses des composés minérales et organiques des plantes..... 39
3.2.1. Détermination de la teneur en eau (TE)..... 39
3.2.2. Extraction et dosage des métabolites et des ions hydrosolubles..... 40
3.2.2.1. Extraction des métabolites et des composés minéraux..... 40
3.2.2.2. Dosage du sodium, du potassium, du chlorure et du calcium hydrosolubles 40
3.2.2.3. Dosage des métabolites..... 40
3.2.2.3.1. Dosage colorimétrique..... 40
3.2.2.3.1.1. Glucides solubles totaux (GST) et amidon..... 40

3.2.2.3.1.2. Sucres réducteurs..... 41
3.2.2.3.1.3. Saccharose..... 41
3.2.2.3.1.4. Proline..... 42
3.2.2.3.1.5. protéines..... 42
3.2.2.3.2. Chromatographie sur couche mince des acides aminés..... 43
3.3. Analyse statistique..... 43
3.3.1. Analyse en composantes principales (ACP)..... 43
3.3.2. Classification ascendante hiérarchique (CAH)..... 44

Partie III. Résultats et discussion..... 45

I. Caractéristiques physico-chimiques du sol..... 45
1. Résultats..... 45
1.1. Potentiel Hydrogène (pH)..... 45
1.2. Conductivité électrique (CE)..... 45
1.3. Statut ionique..... 47
2. Discussion..... 48

II. Composition minérale et organique des plantes..... 50

1. Composition minérale. 50
1.1. Statut hydrique..... 50
1.1.1. Résultats..... 50
1.2. Statut ionique..... 54
1.2.1. Résultats..... 54
1.2.2. Discussion..... 57
2. Composition organique des plantes..... **61**
2.1. Évaluation du contenu glucidique..... 61
2.1.1. Contenu en glucides solubles totaux..... 61
2.1.1.1. Résultats..... 62
2.1.1.2. Discussion..... 65
2.1.2. Contenu en sucres réducteurs et en saccharose..... 65
2.1.2.1. Résultats..... 65
2.1.2.2. Discussion..... 66
2.1.3. Contenu en amidon..... 69
2.1.3.1. Résultats..... 69
2.1.3.2. Discussion..... 70
2.2. Evaluation du contenu prolinique des plantes..... 73
2.2.1. Résultats..... 73
2.2.2. Discussion..... 74
2.3. Caractérisation qualitative de quelques acides aminés..... 78
2.3.1. Résultats..... 78
2.3.2. Discussion..... 78
2.4. Contenu en protéines solubles totales..... 80
2.4.1. Résultats..... 80
2.4.2. Discussion..... 81

III. Etude statistique des résultats..... 84

Conclusion..... 86

Références bibliographiques..... 92

Annexes 104

INTRODUCTION

Annexe 1. **Les teneurs en ions Na^+, K^+, Ca^{++}, Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez les espèces étudiées.**

Tableau 1. Les teneurs ions Na^+, K^+, Ca^{++},Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez l'espèce *Suaeda mollis*

		Suaeda mollis									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Exploitation avant l'irrigation	FB	0.3 ±0.01	0.04 ±0.0	0.002 ±0.0	0.38 ±0.01	0.13	0.52 ±0.1	0.02 ±0.0	0.002 ±0.0	0.48 ±0.02	0.03
	FJ	0.24 ±0.02	0.045 ±0.0	0.0002 ±0.0	0.15 ±0.01	0.18	0.35 ±0.02	0.058 ±0.01	0.0014 ±0.0	0.4 ±0.01	0.16
	R	0.12 ±0.03	0.06 ±0.0	0.003 ±0.0	0.19 ±0.02	0.5	0.21 ±0.03	0.06 ±0.01	0.003 ±0.0	0.4 ±0.1	0.28
Exploitation après l'irrigation	FB	0.18 ±0.01	0.057 ±0.01	0.001 ±0.0	0.27 ±0.01	0.31	0.46 ±0.02	0.05 ±0.02	0.0006 ±0.0	0.4 ±0.02	0.12
	FJ	0.108 ±0.02	0.07 ±0.01	0.0002 ±0.0	0.09 ±0.01	0.64	0.33 ±0.06	0.09 ±0.0	0.0006 ±0.0	0.35 ±0.06	0.27
	R	0.09 ±0.01	0.08 ±0.03	0.001 ±0.0	0.16 ±0.01	0.88	0.28 ±0.01	0.23 ±0.0	0.02 ±0.0	0.56 ±0.04	0.82
Chott Ain El Beida	FB	0.36 ±0.1	0.028 ±0.01	0.008 ±0.0	0.43 ±0.09	0.06	0.72 ±0.1	0.03 ±0.01	0.002 ±0.0	0.54 ±0.03	0.04
	FJ	0.28 ±0.05	0.03 ±0.02	0.0013 ±0.0	0.18 ±0.0	0.1	0.62 ±0.1	0.04 ±0.0	0.001 ±0.0	0.43 ±0.02	0.06
	R	0.18 ±0.07	0.04 ±0.01	0.003 ±0.0	0.36 ±0.02	0.22	0.56 ±0.3	0.04 ±0.02	0.01 ±0.0	0.6 ±0.02	0.07

Tableau 2. Les teneurs en ions Na^+, K^+, Ca^{++} et Cl^- en méq/g MF et le rapport K^+/Na^+chez l'espèce *Phragmites communis*

		Phragmites communis									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Exploitation avant l'irrigation	FB	0.068 ±0.1	0.1 ±0.03	0.04 ±0.01	0.18 ±0.01	1.47	0.08 ±0.0	0.276 ±0.01	0.015 ±0.0	0.704 ±0.02	3.45
	FJ	0.05 ±0.1	0.10 ±0.1	0.01 ±0.0	0.168 ±0.02	2	0.058 ±0.0	0.29 ±0.01	0.009 ±0.0	0.46 ±0.03	5
	R	0.11 ±0.02	0.058 ±0.0	0.01 ±0.0	0.22 ±0.01	0.52	0.16 ±0.03	0.07 ±0.02	0.02 ±0.0	0.53 ±0.02	0.43
Exploitation après l'irrigation	FB	0.05 ±0.0	0.167 ±0.0	0.015 ±0.0	0.09 ±0.02	3.34	0.06 ±0.01	0.34 ±0.01	0.014 ±0.0	0.384 ±0.01	5.66
	FJ	0.044 ±0.0	0.174 ±0.01	0.008 ±0.0	0.073 ±0.01	3.95	0.048 ±0.0	0.4 ±0.02	0.007 ±0.0	0.304 ±0.02	8.33
	R	0.083 ±0.02	0.056 ±0.02	0.01 ±0.0	0.13 ±0.03	0.67	0.09 ±0.02	0.054 ±0.01	0.01 ±0.0	0.18 ±0.03	0.6
Chott Ain El Beida	FB	0.72 ±0.1	0.076 ±0.02	0.007 ±0.0	0.22 ±0.01	0.1	0.93 ±0.1	0.07 ±0.01	0.03 ±0.0	0.70 ±0.1	0.07
	FJ	0.6 ±0.02	0.08 ±0.01	0.004 ±0.0	0.19 ±0.02	0.13	0.9 ±0.01	0.09 ±0.0	0.02 ±0.0	0.46 ±0.04	0.1
	R	0.167 ±0.01	0.027 ±0.01	0.005 ±0.0	0.27 ±0.01	0.16	0.57± 0.02	0.1 ±0.02	0.007 ±0.0	0.60 ±0.09	0.17

Tableau 3. Les teneurs en ions Na^+, K^+, Ca^{++} et Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez l'espèce *Limonium delicatulum*

		Limonium delicatulum									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Exploitation avant l'irrigation	FB	0.18 ±0.01	0.03 ±0.0	0.008 ±0.0	0.3 ±0.01	0.16	0.22 ±0.04	0.047 ±0.0	0.01 ±0.0	1.13 ±0.06	0.21
	FJ	0.10 ±0.00	0.03 ±0.0	0.003 ±0.0	0.20 ±0.02	0.3	0.176 ±0.01	0.05 ±0.0	0.01 ±0.0	1 ±0.1	0.28
	R	0.14 ±0.00	0.049 ±0.01	0.006 ±0.0	0.508 ±0.04	0.35	0.2 ±0.02	0.049 ±0.0	0.01 ±0.0	1.26 ±0.09	0.22
Exploitation après l'irrigation	FB	0.156 ±0.02	0.04 ±0.0	0.007 ±0.0	0.27 ±0.0	0.25	0.16 ±0.0	0.049 ±0.01	0.01 ±0.0	0.45 ±0.0	0.30
	FJ	0.06 ±0.00	0.04 ±0.0	0.001 ±0.0	0.168 ±0.0	0.66	0.14 ±0.02	0.052 ±0.02	0.009 ±0.0	0.35 ±0.01	0.35
	R	0.125 ±0.01	0.03 ±0.01	0.004 ±0.0	0.206 ±0.01	0.24	0.2 ±0.01	0.05 ±0.0	0.007 ±0.0	1.26 ±0.01	0.25

Tableau 4. Les teneur en ions Na^+, K^+, Ca^{++}, Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez l'espèce *Salicornia fructicosa*

		Salicornia fructicosa									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Chott Ain El Beida	FB	0.54 ±0.06	0.038 ±0.0	0.006 ±0.0	0.511 ±0.02	0.07	0.768 ±0.1	0.022 ±0.0	0.01 ±0.0	0.64 ±0.1	0.028
	FJ	0.40 ±0.08	0.06 ±0.01	0.003 ±0.0	0.038 ±0.0	0.15	0.54 ±0.05	0.04 ±0.01	0.006 ±0.0	0.51 ±0.06	0.07
	R	0.16 ±0.01	0.041 ±0.0	0.003 ±0.0	0.26 ±0.01	0.25	0.35 ±0.04	0.038 ±0.0	0.003 ±0.0	0.39 ±0.01	0.10

Tableau 3. Les teneurs en ions Na^+, K^+, Ca^{++} et Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez l'espèce *Limonium delicatulum*

		Limonium delicatulum									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Exploitation avant l'irrigation	FB	0.18 ±0.01	0.03 ±0.0	0.008 ±0.0	0.3 ±0.01	0.16	0.22 ±0.04	0.047 ±0.0	0.01 ±0.0	1.13 ±0.06	0.21
	FJ	0.10 ±0.00	0.03 ±0.0	0.003 ±0.0	0.20 ±0.02	0.3	0.176 ±0.01	0.05 ±0.0	0.01 ±0.0	1 ±0.1	0.28
	R	0.14 ±0.00	0.049 ±0.01	0.006 ±0.0	0.508 ±0.04	0.35	0.2 ±0.02	0.049 ±0.0	0.01 ±0.0	1.26 ±0.09	0.22
Exploitation après l'irrigation	FB	0.156 ±0.02	0.04 ±0.0	0.007 ±0.0	0.27 ±0.0	0.25	0.16 ±0.0	0.049 ±0.01	0.01 ±0.0	0.45 ±0.0	0.30
	FJ	0.06 ±0.00	0.04 ±0.0	0.001 ±0.0	0.168 ±0.0	0.66	0.14 ±0.02	0.052 ±0.02	0.009 ±0.0	0.35 ±0.01	0.35
	R	0.125 ±0.01	0.03 ±0.01	0.004 ±0.0	0.206 ±0.01	0.24	0.2 ±0.01	0.05 ±0.0	0.007 ±0.0	1.26 ±0.01	0.25

Tableau 4. Les teneur en ions Na^+, K^+, Ca^{++}, Cl^- et le rapport K^+/Na^+ chez l'espèce *Salicornia fructicosa*

		Salicornia fructicosa									
		Premier échantillonnage					Deuxième échantillonnage				
		Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+	Na^+	K^+	Ca^{++}	Cl^-	K^+/Na^+
Chott Ain El Beida	FB	0.54 ±0.06	0.038 ±0.0	0.006 ±0.0	0.511 ±0.02	0.07	0.768 ±0.1	0.022 ±0.0	0.01 ±0.0	0.64 ±0.1	0.028
	FJ	0.40 ±0.08	0.06 ±0.01	0.003 ±0.0	0.038 ±0.0	0.15	0.54 ±0.05	0.04 ±0.01	0.006 ±0.0	0.51 ±0.06	0.07
	R	0.16 ±0.01	0.041 ±0.0	0.003 ±0.0	0.26 ±0.01	0.25	0.35 ±0.04	0.038 ±0.0	0.003 ±0.0	0.39 ±0.01	0.10

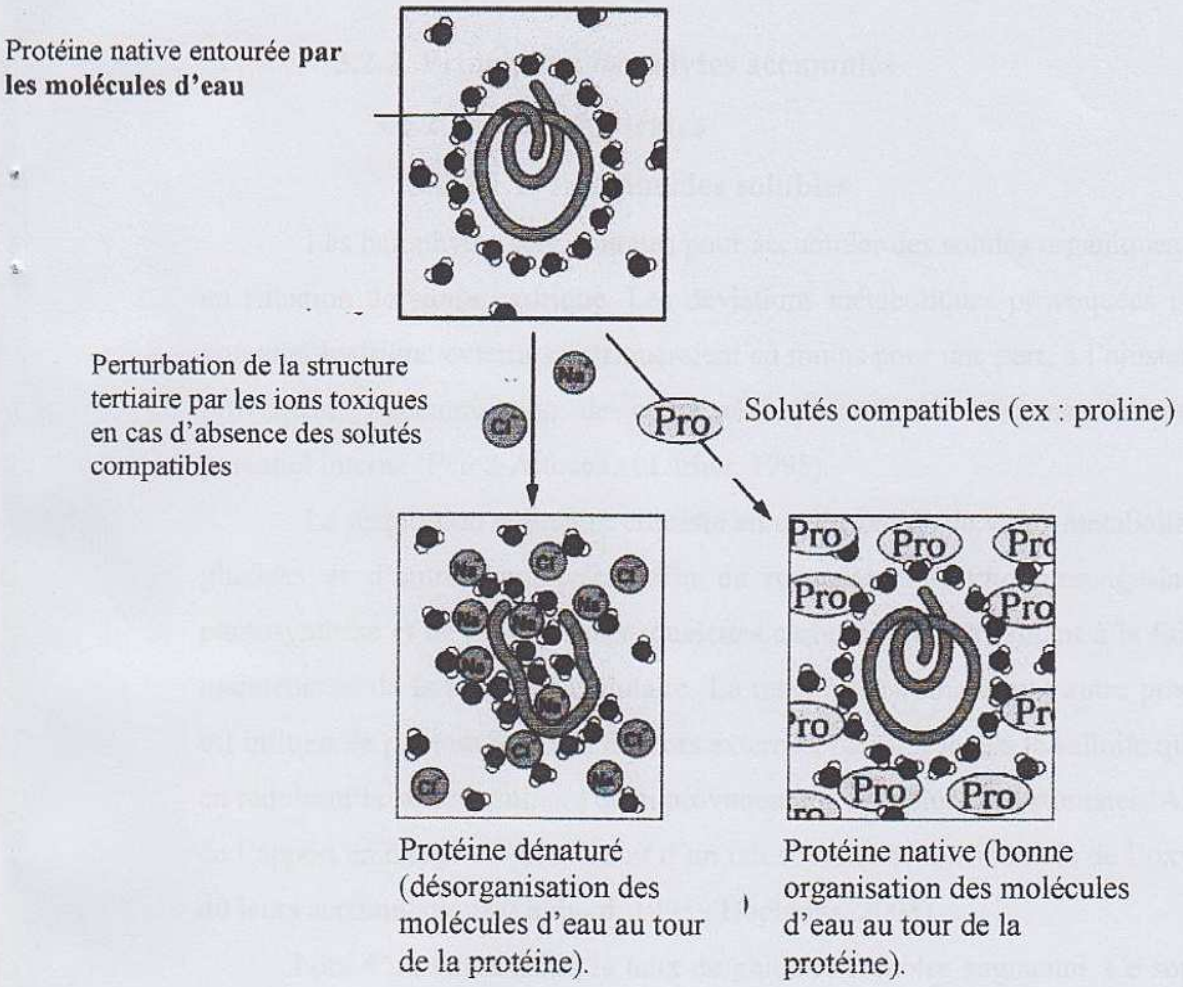


Figure 8 : Perturbation de la structure active des protéines par les ions toxiques, et l'effet protecteur des osmolytes sur ces protéines (Barhoumi *et al.* 2007)

Introduction

Le concept biologique du stress chez les plantes apparaît avec des significations différentes, qui convergent principalement en attribuant le stress à n'importe quel facteur environnemental qui limite la productivité c'est-à-dire le gain de carbone en deçà de la potentialité génétique d'une plante (Levitt, 1980 ; Lichenthaler, 1996 ; Hophkins, 2003).

La salinité est l'un des stress environnementaux les plus importants, affectant la productivité agricole autour du monde. Il occupe et continuera d'occuper une très grande place dans les chroniques agro-économiques (Broyer et Meyer, 1980).

La salinisation des sols représente l'étape ultime et difficilement réversible de la dégradation des écosystèmes secs (Mainguet, 1995). Cette salinisation n'est pas seulement d'origine naturelle mais elle est aussi liée à l'Homme qui, pour des raisons économiques a développé une agriculture intensive souvent mal contrôlée en pratiquant des techniques d'irrigation inadéquates. Ainsi, il est noté que sur les 91 millions d'hectares des terres irriguées sur le globe, de 30 à 50% sont devenues stériles par la salinisation (Mainguet, 1995). Ce problème affecte particulièrement les zones arides et semi-arides. La salinité des sols et des eaux demeure pour ces régions, un obstacle majeur à la croissance des végétaux (Levy, 2000 ; Belkhodja et Bidai, 2004).

L'eau est une ressource indispensable pour les végétaux. Sa présence est une condition incontournable pour que toute plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales. Cependant, cette ressource n'est pas toujours facile d'accès dans le sol, suivant le milieu naturel. Ainsi, les plantes présentes sur les surfaces sèches ou salées vont se retrouver exposées à un stress hydrique important, contre lequel elles devront lutter pour survivre (Zhu, 2001).

Dans le cas de stress salin, une double problématique se pose à l'organisme végétal : d'un coté, la présence de sel, en abaissant le potentiel hydrique du sol, menace l'approvisionnement en eau de la plante. De l'autre, l'absorption de sel dans les tissus, menace le bon fonctionnement physiologique des cellules. Face à ce danger, toutes les plantes ne sont pas égales. Certaines, nommées glycophytes, ne sont pas capables de supporter la présence de sel. Les halophytes au contraire, ont développé des réponses physiologiques pour assurer leur approvisionnement en eau tout en préservant leur métabolisme (Zhu, 2001). Mais, il existe entre les halophytes et les

glycophytes toute une série de plantes intermédiaires dont dépend la mise en culture dans le sol (Binet, 1985)

Du point de vue biochimique, les halophytes se caractérisent en général par une forte richesse de leurs tissus en sels. Une grande partie de ces sels étant dissoute dans le suc vacuolaire. Il en résulte une pression osmotique élevée. L'absorption de l'eau reste donc possible (Binet, 1985 ; Heller *et al.*, 2004).

La principale caractéristique des halophytes est de posséder une matière vivante capable de fonctionner activement en présence de fortes concentrations salines. C'est là l'aspect essentiel de leur résistance au sel (Binet, 1985 ; Hasegawa *et al.*, 2000). Cette matière vivante est représentée essentiellement par les glucides solubles principalement le glucose, le fructose et le saccharose mais aussi les sucres alcools et les acides organiques qui semblent jouer un rôle très important dans le maintien d'une pression de turgescence qui est à la base des différents processus contrôlant la vie d'une plante (Pérez-Alfocea *et al.*, 1993 ; Hare et Cress, 1997).

Les acides aminés et leurs dérivés interviennent aussi dans l'ajustement osmotique. Ils sont localisés dans le cytosol mais aussi dans la vacuole. La proline, l'alanine, la β-alanine et la glycine bétaïne, sont les plus connus (Nuccio *et al.*, 1999 ; Hasegawa *et al.*, 2000).

En comparant l'action du chlorure de sodium sur le comportement biochimique des espèces résistantes, il semble ressortir que chez les halophytes, les acides nucléiques, dont dépend la synthèse des protéines enzymatiques, donc celle de la matière vivante, sont peu touchés par la présence des ions tels que le sodium, alors que chez les autres végétaux, la présence de ces ions déclenche une rapide destruction des acides nucléiques. La résistance au sel se pose donc à l'échelle moléculaire (Binet, 1985 ; Hurkman, 1993 ; Hasegawa *et al.*, 2000).

Yeo et Flowers (1989) proposent trois solutions pour faire face à l'avancée de la salinisation:

-Protéger et restaurer les terres cultivées en améliorant les pratiques agricoles et en réhabilitant les sols déjà atteints par la salinisation ;

-remplacer les espèces cultivées actuelles par les espèces résistantes au sel ;

-améliorer la résistance des espèces actuellement cultivées, ce qui signifie une modification de leur génotype par apport d'informations génétiques nouvelles. Pour ceci, une meilleure compréhension des mécanismes liés à la résistance des plantes à la contrainte saline est nécessaire.

Partie I. Etude bibliographique

I. Salinisation des sols

1. Définition des sols salés

A la surface du globe terrestre, il existe de vastes zones où une salinité élevée fait naturellement partie de l'environnement (Fitter et Hay, 1987). La salinisation des sols représente l'étape ultime et difficilement réversible de la dégradation des écosystèmes secs (Mainguet, 1995). Elle est liée à un excès d'évaporation par rapport aux précipitations ; lorsque le potentiel de rapport précipitations/évapotranspiration est inférieur à 0,75 les risques sont élevés (Hophkins, 2003).

Les auteurs s'accordent pour considérer qu'un sol ou une eau d'irrigation ou encore une solution nutritive est salée lorsque les concentrations en Na^{+}, Ca^{++} et Mg^{++} sous formes de chlorures, carbonates ou bicarbonates, ou sulfates, sont présentes en concentrations anormalement élevées (Bernstein, 1964 ; Chapman, 1975 ; Doneen, 1975 ; Peck, 1975 et Shainberg 1975 *in* Asloum,1990). Cependant, dans l'usage courant, le terme " salé " correspond souvent à une prédominance de NaCl (Heller, 1969).

2. Répartition des sols salés

A l'échelle mondiale, les sols salés occupent des surfaces étendues et constituent un grand problème pour l'agriculture. Ils représentent environ 24% des terres agricoles (FAO, 1984). Leur distribution géographique se superpose presque entièrement à celle des zones arides et semi arides du globe et des zones côtières (Durant, 1983).

En Algérie, les soles agricoles sont dans leur majorité, affectés par la salinité ou susceptibles de l'être (Durand, 1983). Les sols salins sont très répondus dans les basses plaines d'Oranie, dans la vallée de Mina prés de Rélizane, sur les hautes plaines au sud de Sétif et de Constantine et aux bords des chotts. Ils ont aussi une grande extension dans les régions sahariennes au sud de Biskra jusqu'à Ouargla et au-delà (Durant, 1983).

3. Genèse de la salinité

La formation d'un sol salin résulte généralement de l'accumulation de sels dans les horizons de surface. Ce processus dépend essentiellement du régime hydrique du sol et des sources de sel (Keren, 2000 ; Levy, 2000 ; Brady et Weil, 2002 ; Essington, 2004).

4.3. Sols alcalins

Les sols alcalins se caractérisent par la présence d'une quantité importante de sodium qui dépasse les 15 % de la C.E.C. Leur conductivité électrique (C.E) ne dépasse pas 4 ds/m à 25 °C et leur pH est supérieur à 8,5 (Aubert, 1978).

5. Propriétés physico – chimiques

5.1. Conductivité électrique

La salinité est mesurée par la C.E de l'extrait de pâte saturée ou l'extrait diluée du sol. Elle est exprimée en ds/m à 25 °C.

Un sol est considéré comme étant salé lorsque la C.E de l'extrait aqueux au 1/5 à 25 °C, est supérieure ou égale à 2,4 ds/m (Tableau 1) (Aubert, 1983).

Tableau 1 : Classement des sols selon leur C.E de l'extrait aqueux au 1/5 (Aubert, 1983).

C.E (ds/m à 25 °C)	Degré de salinité
≤ 0,6	Sol non salé
0,6 ≤ CE ≤ 2	Sol peu salé
2 < CE ≤ 2,4	Sol salé
2,4 < CE ≤ 6	Sol très salé
> 6	Sol extrêmement salé

5.2. pH du sol

La notion de pH du sol permet de façon commode et précise de désigner la réaction du sol. Les sols salés ont un pH supérieur à 7. Il augmente en corrélation avec le rapport Na^+/C.E.C (Duchaufour, 1977).

II. Les végétaux et au stress salin

Des concentrations élevées en sel dans la rhizosphère provoquent un stress pour les plantes et entraînent des modifications dans leurs physiologie, responsables d'une diminution de la production agricole (Silver et Defries, 1992 ; Hophkins, 2003).

Le stress salin qui exprime de façon générique les effets de l'excès de sel sur la plante comporte trois composantes :

- Un stress hydrique lié à la baisse du potentiel hydrique externe,

- un stress ionique (toxicité ionique) lié à l'excès de Na^+ et Cl^- et
- un stress nutritionnel dont l'origine réside dans le déséquilibre ionique introduit par la présence de Na^+ et Cl^- à fortes concentrations (Rains, 1989 ; Torrecillas *et al.*, 1994).

De plus, la salinité altère la structure des sols. Comme la porosité des sols est diminuée, leur aération et leur conductance hydrique peuvent être affectées. Cette altération des conditions édaphiques constitue un stress indirect pour la croissance des plantes, par dispersion des colloïdes et le déséquilibre nutritionnel (Grégory, 2005).

Certaines plantes, nommées halophytes ont la capacité de germer, de grandir et d'accomplir leur cycle de façon normale sous de telles conditions sévères (Tipirdamaz *et al.*, 2005).Ces plantes ont acquis par évolution, des mécanismes qui leur permettent de supporter des concentrations élevées en NaCl (Raven *et al.*, 2003).

Quelques halophytes, bien que pouvant résister à d'importantes accumulations de sel dans le milieu extérieur, se comportent normalement sur des sols non salés, ce sont donc des **halophytes facultatives**. Par contre, d'autres plantes halophiles ne peuvent se développer complètement qu'en présence de fortes concentrations salines, ce sont des **halophytes obligatoires**. Ces plantes présentent des adaptations poussées et sont naturellement favorisées par ces conditions. C'est le cas de *Salicornia* et *Suaeda* qui sont susceptibles de croître dans des sols dont la teneur en sodium peut excéder 5% en période de sécheresse estivale (Levitt, 1972 ; Grouzis, 1977 ; Rammade, 2002).

Hophkins (2003) mentionne que les halophytes, même les plus résistantes, ne sont par des halophytes obligatoires, car pratiquement toutes les plantes étudiées jusqu'à ce jour, croissent bien dans des environnements peu salés.

A l'opposé des halophytes, Les glycophytes se caractérisent par une sensibilité au sel, qui se traduit par une diminution ou un arrêt de la croissance. Les concentrations en sels élevées leurs sont toxiques (Tipirdamaz *et al.*, 2005).

Les halophytes s'opposent aux glycophytes, par leur morphologie (feuilles, tiges, racines) et leurs caractères physiologiques vis-à-vis du sel. Heureusement, il existe entre ces deux catégories, toute une série de plantes intermédiaires dont dépend la mise en culture dans le sol (Fig. 1) (Binet, 1985).

Les plantes peuvent être regroupées dans des classes de tolérance telles que décrites par Brady et Weil (2002). Dans chaque classe, désignée par un niveau de tolérance (sensibles à tolérantes) et de salinité (CE de 2 à 12 ds m^{-1}) sont regroupées les espèces dont la croissance est

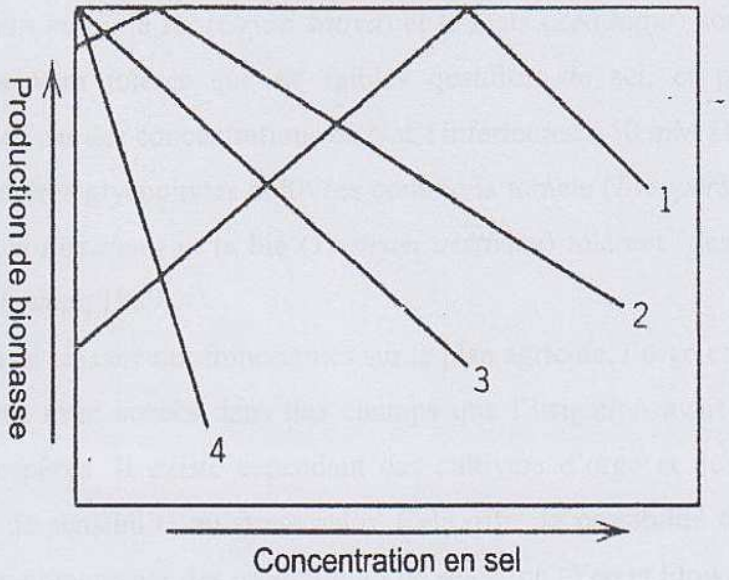


Figure 1. Production de biomasse chez différents groupes de plantes suivant la salinité. (1) : Halophytes vraies, (2) : Halophytes facultatives, (3) : Non-halophytes résistantes, (4) : Glycophytes. (Hagemeyer, 1996).

réduite de moins de 10%. Sur cette échelle, les pins (*Pinus* spp.) sont sensibles (2 $ds.m^{-1}$) alors que les peupliers sont modérément tolérants (8 $ds.m^{-1}$).

Beaucoup d'espèces cultivées importantes comme les haricots (*Phaseolus vulgaris*), le soja (*Glycin max*), le riz (*Oryza sativa*) et le maïs (*Zea mays*) sont des glycophytes obligatoire qui ne peuvent tolérer que de faibles quantités de sel, et peuvent subir des dommages irréparables par des concentrations de NaCl inférieures à 50 mM (Yeo et Flowers, 1989).

D'autres glycophytes cultivées comme la tomate (*Lycopersicon esculentum*), le cotonnier (*Gossypium hirsutum*) et le blé (*Triticum aestivum*) tolèrent des quantités de sel plus élevées (Yeo et Flowers, 1989).

Parmi les céréales importantes sur le plan agricole, l'orge est la plus tolérante au sel, elle a été cultivée avec succès dans des champs que l'irrigation avait rendu impropres à la culture d'autres espèces. Il existe cependant des cultivars d'orge et de blé, qui montrent des degrés variables de sensibilité au stress salin. Cela offre la possibilité qu'une tolérance accrue au sel puisse être obtenue par des programmes de sélection (Yeo et Flowers, 1989).

Ainsi, il a été démontré que les plantes supérieures, incluant les glycophytes et les halophytes, n'ont pas un métabolisme tolérant aux excès de sel, même si certains organismes montrent une bonne croissance dans de l'eau de mer (Flowers *et al*, 1977 ; Greenway et Munns, 1980). Tout les systèmes cellulaires sont supposés à exposer la très haute ressemblance entre les halophytes et les glycophytes (Tipirdamaz *et al.*, 2005).

Ainsi, il est reconnu que la tolérance à la salinité de certaines enzymes essentielles (*ex.* malate déshydrogénase) est similaire chez les glycophytes et les halophytes (Flowers *et al*, 1977 ; Munns, 1993).

L'avantage essentiel des halophytes sur les glycophytes réside dans la gestion des ions en excès dans l'organisme (Grégory, 2005). Avec une magnitude différente de la réponse adaptative (Tipirdamaz *et al.*, 2005).

III. Mécanismes adaptatifs à la contrainte saline

1. aspect morphologique et anatomique de la résistance au sel

1.1. Aspect morphologique

La plupart des halophytes sont herbacées (salicorne, obinone, spartine, diverses graminées) et présentent des organes aériens charnus. Cette succulence est due soit à une hypertrophie de certaines cellules qui, gorgées d'eau, forment un tissus aquifère, soit à la formation d'un grand nombre d'assises cellulaires, soit aux deux phénomènes à la fois (Poljakoff-mayber, 1975). L'augmentation de la succulence des cellules peut être considérée comme un mécanisme compensatoire pour réguler la concentration interne en sel par dilution (Poljakoff-mayber, 1975; Flowers et *al.*, 1977). Cette succulence cellulaire indique probablement la capacité d'une bonne compartimentation cellulaire et les auteurs proposent ce caractère comme critère de sélection pour la tolérance au sel (Zid et Grignon, 1991 ; Hasegawa *et al.*, 2000).

Certaines autres halophytes possèdent la particularité de présenter des dépôts de sel sous forme de cristaux salins. Ces cristaux sont sous forme de sphères à aspect farineux pour *Limonium sp* et *Tamarix sp*, ou sous forme de cristaux transparents brillants chez *Cressa sp* sur leurs surfaces foliaires et sur leurs tiges (Nultsch, 1998).

Chez les halophytes, on note de plus, la réduction de la surface foliaire et la présence d'une cuticule épaisse pour minimiser l'évaporation d'eau, en vue de l'économiser par sa mise en réserve à l'intérieur des cellules et en maintenant l'équilibre osmotique (Poljakoff-mayber, 1975).

1.2. Aspect anatomique

1.2.1. Modifications anatomiques

Des modifications anatomiques apparaissent au niveau des différents organes lors d'un stress salin. Deysson (1967) montre que les cellules parenchymateuses des halophytes présentent une paroi mince de nature cellulosique et à vacuole volumineuse, riche en sel, ou en acide organique chez les Chénopodiacées (*Salicornia sp* et *Suaeda sp*). Ces cellules ont le pouvoir d'emprisonner l'eau longtemps au sein de l'organe (Kentour et Amrassi, 1999).

Au niveau des racines, on observe des modifications du cortex qui, chez les halophytes, est constitué de deux à trois couches seulement (Poljakoff-Mayber, 1975).

Des modifications apparaissent également dans les tiges sous l'effet de la salinité chez le Cotonnier et la Tomate, où le cortex s'épaissit alors que le diamètre des vaisseaux conducteurs diminue (Poljakoff-Mayber, 1975). Chez *Salicornia herbacea,* une halophyte, le développement

des tiges est au contraire normal en présence de NaCl, alors qu'en absence de sel les vaisseaux conducteurs sont moins développés (Stogonov, 1964).

De toutes ces modifications induites par la salinité, il est toutefois difficile de distinguer celles qui sont d'origine adaptative et celles qui correspondent à des altérations (Hernandez, 1997). Ould El Hadj-Khelil, (2001) signale des lésions au niveau de la moelle des tiges de Tomate traitée avec 100 mM NaCl.

1.2.2. Réponse stomatique

Généralement, les plantes répondent à de grave déficits hydriques résultant de stress hydrique ou salin, en fermant leurs stomates, de façon à régler la perte d'eau par la transpiration des feuilles sur la vitesse d'absorption d'eau par les racines. Le stress salin stimule la synthèse de l'acide abscissique et celui-ci joue un rôle important dans la fermeture des stomates (Hopkins, 2003).

Les cytokinines interviennent aussi dans le control de la réponse stomatique, car la réduction de transport des cytokinines inhibe l'ouverture des stomates (Rudish et Lichinssky, 1986).

Les feuilles des halophytes ont en général un nombre de stomates par unité de surface inférieur à celui des glycophytes, avec une répartition inégale entre les deux faces (Chapman, 1966).

Les résultats d'une étude anatomique sur l'espèce halophile *Raphanus sativus* montrent que plus l'espèce est exposée aux fortes concentrations salines, plus le nombre et le volume des cellules stomatiques diminuent (Shaddad, 1999).

1.2.3. Glandes à sel

Certaines halophytes possèdent des structures spécialisées, les glandes à sel, situées au niveau des cellules épidermiques des feuilles et des tiges et ayant pour rôle d'excréter le sel lorsque la charge minérale des tissus est excessive (Fig. 2) (Thomson, 1975).

Les glandes à sel permettent d'excréter les ions tels que Na^+,Cl^-, HCO_3^-,Ca^{++}, NO_3^- , SO_4, $H_2PO_4^-$, et parfois des composés organiques. Elles contribuent ainsi à la tolérance au sel à l'échelle de la plante (Serrano *et al.*, 1996).

Certaines plantes, comme l'Atriplex, ont des vésicules qui grandissent avec l'accumulation de sel et finissent par éclater (Fig. 3) (Raven *et al.*, 2003).

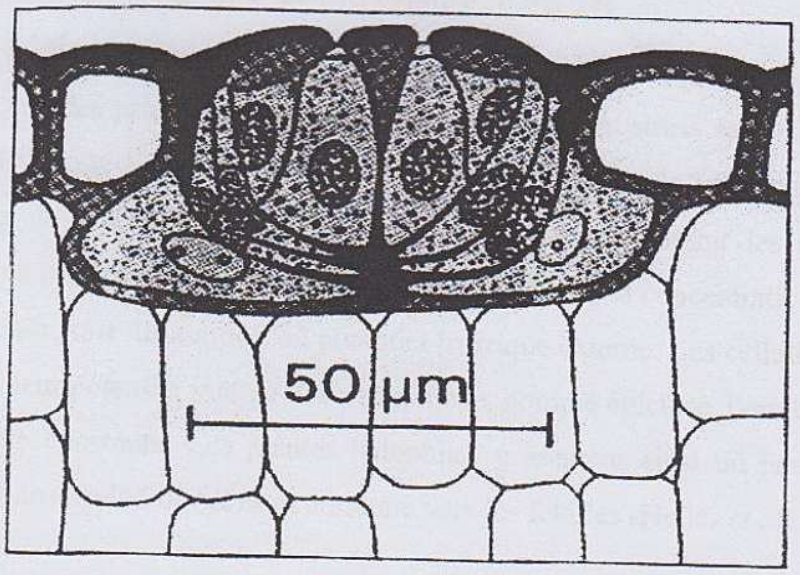


Figure 2 : Glande à sel chez l'espèce *Limonium volgare* (Luttge *et al.*, 1992).

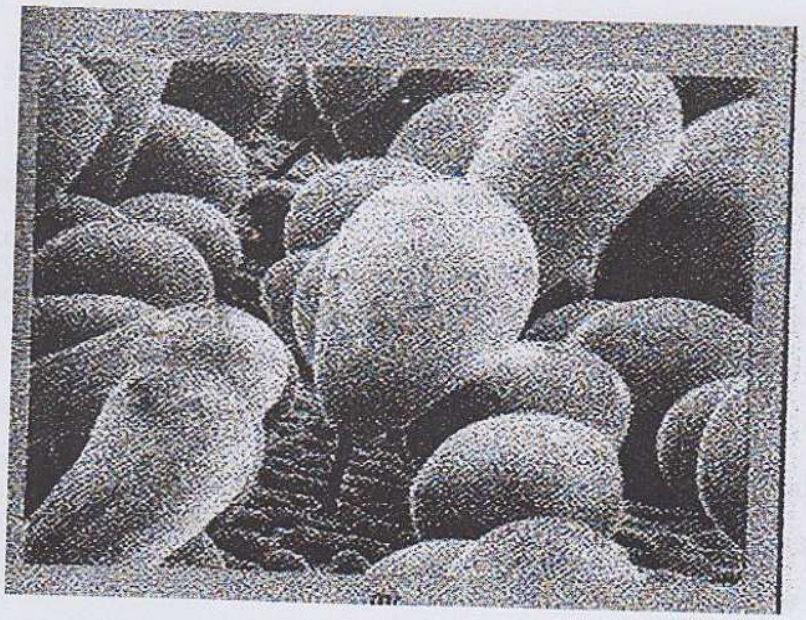


Figure 3 : Poils sécréteurs de sel chez l'espèce *Atriplex sp* (Raven *et al.*, 2000)

2. Aspect physiologique de la résistance au sel

2.1. L'absorption de l'eau

L'une des principales réponses physiologiques au stress salin consiste en l'ajustement osmotique. Pour que les cellules restent turgescentes, il faut que leur potentiel hydrique interne soit inférieur au potentiel hydrique externe, de façon à maintenir les mouvements d'eau de l'extérieur vers l'intérieur des cellules. Or l'augmentation de la concentration en sel dans le milieu extérieur entraîne une diminution du potentiel hydrique externe. Les cellules devront donc réagir en diminuant leur potentiel interne. Ce phénomène, nommé épictèse, permet à la plante d'assurer une hypertonie constante. Les plantes halophiles présentent ainsi un haut pouvoir d'épictèse, renforcé par l'absorption de sel et sa conduite vers les feuilles (Heller *et al.*, 2004).

2.2. Transport ionique

2.2.1. Sensibilité au sodium (Na^+)

Il existe deux grands schémas de comportement concernant la distribution de Na^+, permettant de classer les espèces.

2.2.1.1. Les espèces exclusives « *excluder* »

Les espèces incapables de transporter facilement le Na^+ dans leurs feuilles sont nettement plus sensibles au sel que les autres, car leur inaptitude à exporter le Na^+ reflète une déficience dans la compartimentation cellulaire. L'incapacité à débarrasser le cytoplasme de Na^+ a pour conséquence que cet ion est facilement transporté dans le phloème (sève descendante) chez ces plantes, grâce à une protéine de transport membranaire, codée par un gène dénommé ATHKT1. L'excès de sel est donc continuellement ramené vers les racines et se relâche dans le sol (Fig. 4), ce qui se traduit par le comportement classique d'exclusion. Ce système n'est évidement efficace que si le niveau de salinité du sol reste faible. Mais tant que cette condition est respectée, la tolérance au sel est d'autant meilleure que moins de Na^+ est exporté vers les parties aériennes. C'est la raison pour laquelle, à l'intérieur d'une espèce construite sur ce modèle, les comparaisons variétales montrent que les meilleures tolérances correspondent aux génotypes qui confèrent au système racinaire une bonne efficacité pour limiter l'accès de Na^+ aux feuilles (Zid et Grignon, 1991).

Quelques halophytes excluent le Na^+ et Cl^- à travers des glandes et des vésicules, qui sont des structures épidermiques spécialisées, situées sur les tiges et les feuilles des pousses qui

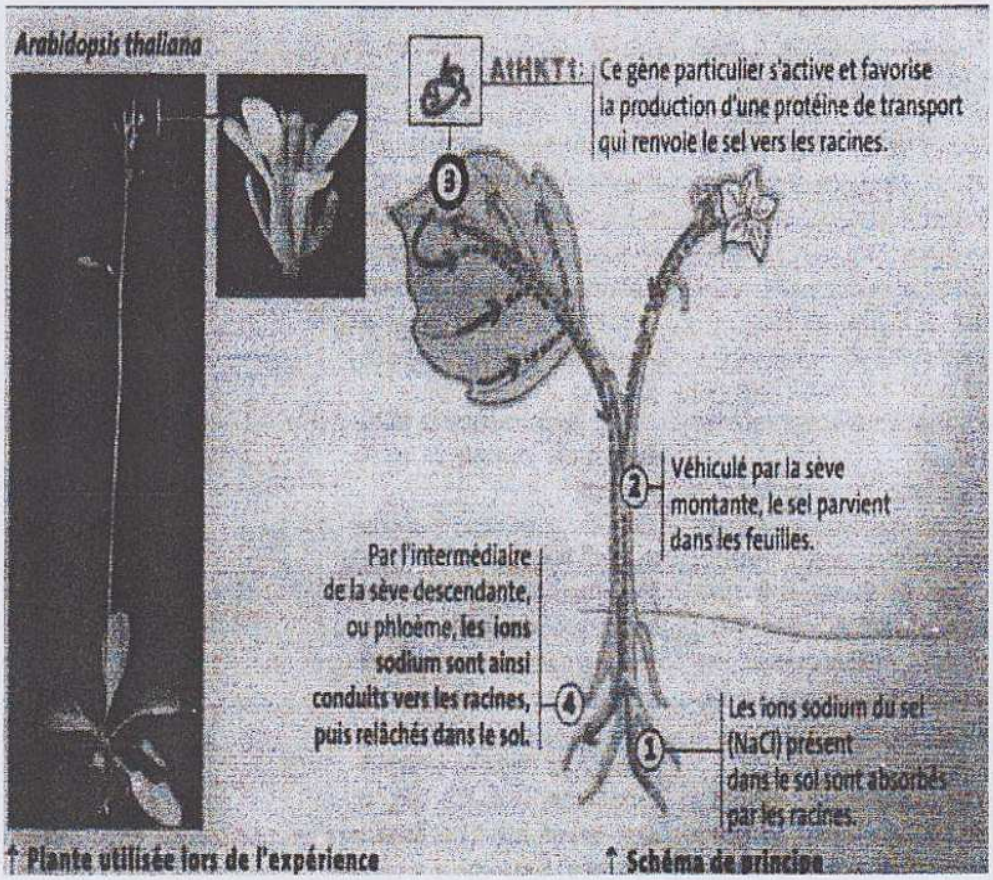


Figure 4 : Mécanisme d'exclusion des sels par les racines (Zid et Grignon, 1991)

sécrètent la sève salée régulièrement, afin de dessaler les fluides internes (Fig.5) (Zahrane, 1995 et Rammade, 2002).

L'exclusion est également effectuée par les mécanismes intercellulaires de transport (pompes) déplaçant les ions excessifs de sel à l'extérieur de la feuille ou de la tige, laissant les dépôts évidents de cristal une fois que l'eau est évaporée. L'excrétion est peut être le comportement autorégulateur le plus aisément observable, qui paraisse être une invention évolutive et tardive par quelques halophytes qui gagnent un bord sur les glycophytes (Zid et Grignon, 1991).

2.2.1.2. Les espèces inclusives « *includer* »

Les espèces inclusives ont l'aptitude à transporter de grandes quantités de NaCl dans leurs feuilles. Il semble que ce comportement résulte d'une bonne compartimentation cellulaire de Na^+. Ce schéma de tolérance suppose évidement un contrôle des quantités accumulées dans les feuilles, qui ne doivent pas perturber l'équilibre osmotique. Ceci explique que dans une espèce « *includer* » les variétés les plus tolérantes soient celles qui sont les plus aptes à contrôler le transport de NaCl dans les parenchymes assimilateurs (Rush et Epstein, 1981).

Bien que l'accumulation de Na^+ dans les feuilles soit la marque caractéristique des espèces les plus tolérantes, au niveau variétal, le degré de résistance au sel est défini par le contrôle exercé sur cette accumulation : pour une espèce donnée, les variétés les plus tolérantes sont celles qui limitent le plus efficacement le transport de Na^+ dans les feuilles (Rush et Epstein, 1981).

2.2.2. Sensibilité au chlore (Cl^-)

Chez un certain nombre d'espèces cultivées (soja, orge, citrus), la résistance au sel est associée à l'exclusion de Cl^- des parties aériennes, alors que les espèces les plus sensibles, absorbent et accumulent d'importantes quantités de Cl^- dans ces organes. Par exemple, l'espèce *Lime rangpur* résistante au sel, maintient une faible concentration foliaire de Cl^- (68 mM), contrairement au citronnier, sensible, chez lequel la concentration de Cl^- atteint 416 mM dans les feuilles (Walker et Douglas, 1983).

Sous un même genre, il existe de différences marquées entre génotype dans la capacité d'exclusion du Cl^- des feuilles, ainsi que d'une relation satisfaisante entre la réduction de croissance en milieu salé et la teneur foliaire en Cl^- (Zid et Grignon., 1991).

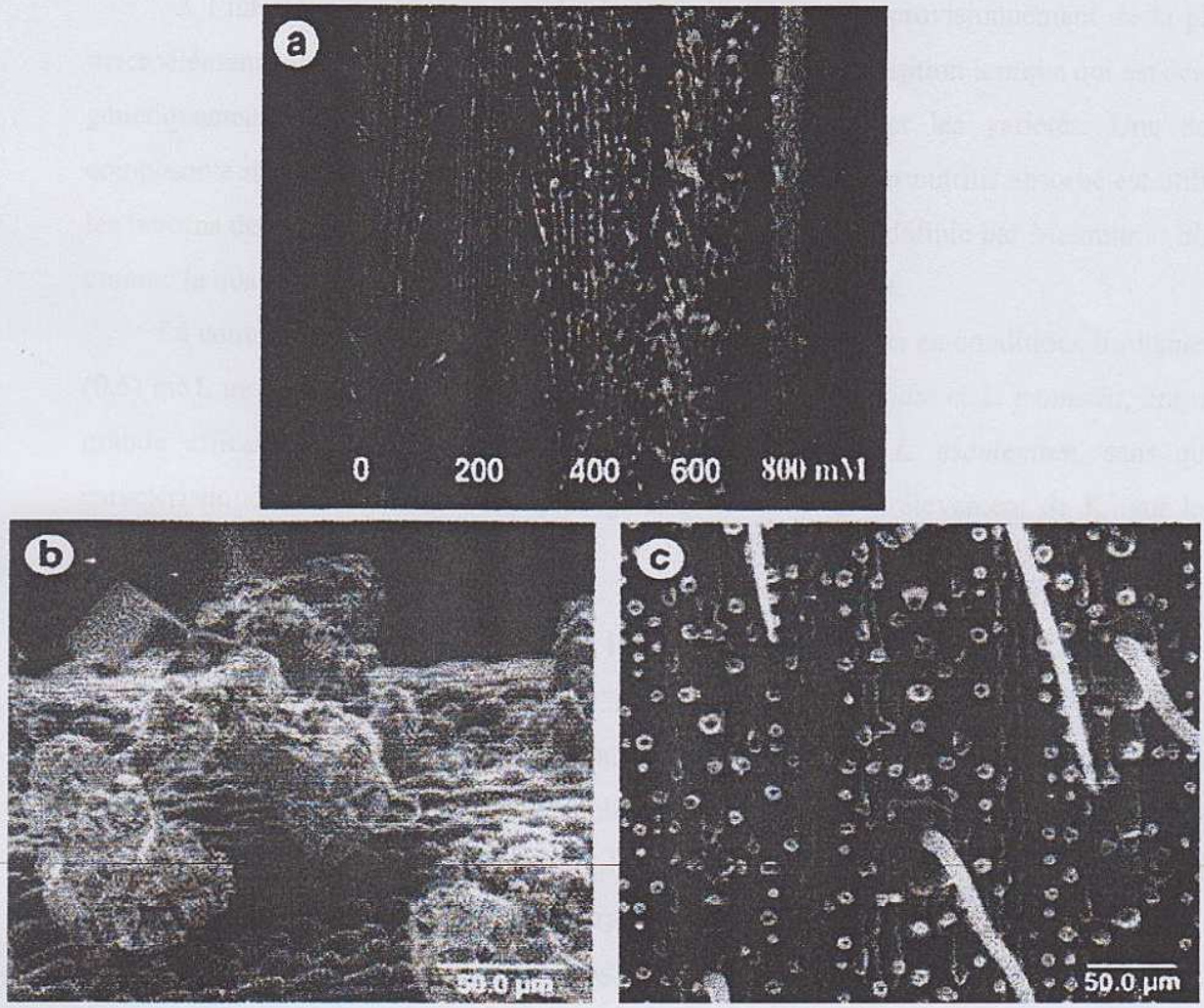


Figure 5 : a. Sécrétion de sel par les glands épidermique des feuilles de l'espèce *Aluropus littoralis* traité par des concentrations d' NaCl : 0,200, 400, 600, 800 mM. Observés sous la loupe. **b.** micrographie des cristaux de sel observés à la surface des feuilles traités par une concentration d' NaCl 400 mM. **c.** La surface de feuilles traitées par 400 mM d'NaCl observées après 2 heurs de lavage (Barhoumi *et al.*, 2007).

2.2.3. Sélectivité au potassium (K^+)

A l'interface racine/sol, l'excès de sel peut limiter l'approvisionnement de la plante en macroéléments essentiels tels que le K^+. Mais la capacité d'absorption ionique qui est déterminée génétiquement, diffère considérablement avec les espèces et les yariétés. Une deuxième composante nutritionnelle est l'efficacité avec laquelle l'élément nutritif absorbé est utilisé pour les besoins de la croissance. L'efficacité d'utilisation de K^+ est définie par Makmur *et al.* (1978) comme la quantité de biomasse produite par unité de K^+ absorbée.

La comparaison de différentes espèces de tomate, cultivées en conditions limitantes de K^+ (0,5) mM, montre que les espèces tolérantes au sel, *L. peruvianum* et *L. pennellii*, ont une plus grande efficacité d'utilisation de K^+ que l'espèce sensible *L. esculentum*, sans que cette caractéristique soit associée à une plus grande efficacité de prélèvement de K^+ sur le milieu (Taleisnik-Gertel et Tal, 1986).

2.3. Mécanismes de transport ionique

Quand la concentration en NaCl augmente dans le milieu extérieur, les ions Na^+ pénètrent dans la cellule en suivant le gradient électrochimique créé par les pompes H^+-ATPase, qui entretiennent l'activité du système antiport Na^+/H^+ situé à l'interface xylème/symplasme au niveau racinaire (Hasegawa *et al.*, 2000). Un autre système situé sur le plasmalemme permet de maintenir le sodium à de faible concentrations dans le cytosol chez les plantes sensibles, une pompe Na^+-ATPase qui expulse les ions Na^+ à l'extérieur de la cellule (Fig. 6) (Serrano et Gaxiola, 1994).

Le stockage du sodium dans la vacuole permet également de diminuer la concentration de Na^+ du cytosol. C'est aussi un système antiport Na^+/H^+ présent sur les tonoplastes qui réalise l'influx de Na^+ dans la vacuole. Le gradient électrochimique est réalisé par une pompe H^+-ATPase et par une H^+-PPase. Le système Na^+/H^+ est stimulé par le K^+ des cellules racinaires mais aussi par les anions présentes dans le xylème (Hasegawa *et al.*, 2000).

L'absorption de K^+ est réalisée grâce à un système symport K^+/H^+ et un canal ionique (Niu *et al*, 1995 ; Ashraf et Ali, 2008). Les ions Cl^- peuvent être absorbés de façon active par un système symport Cl^-/H^+, et de façon passive si l'influx de Na^+ est suffisant pour dépolariser la membrane plasmique (Fig. 7) (Serrano et Gaxiola, 1994).

La principale adaptation des halophytes au stress salin est leur grande capacité d'absorption ionique pour assurer leur ajustement osmotique. Elles accumulent des quantités de

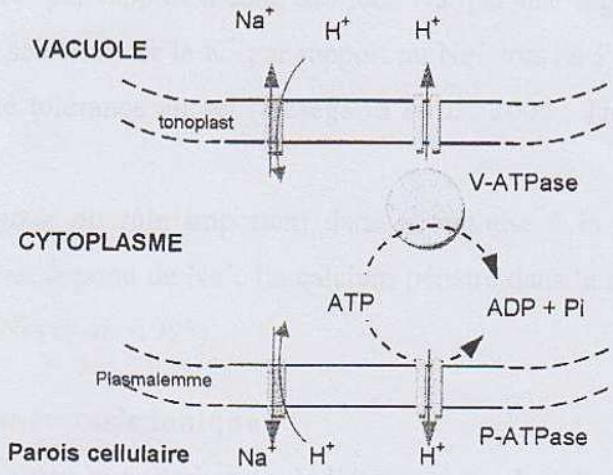


Figure 6 : Transporteurs primaire (H^+-ATPase) et secondaire (Na^+/H^+) permettant l'efflux de Na^+ hors de la cellule et l'influx de Na+ dans la vacuole lors de la compartimentation cellulaire (Dupont, 1992).

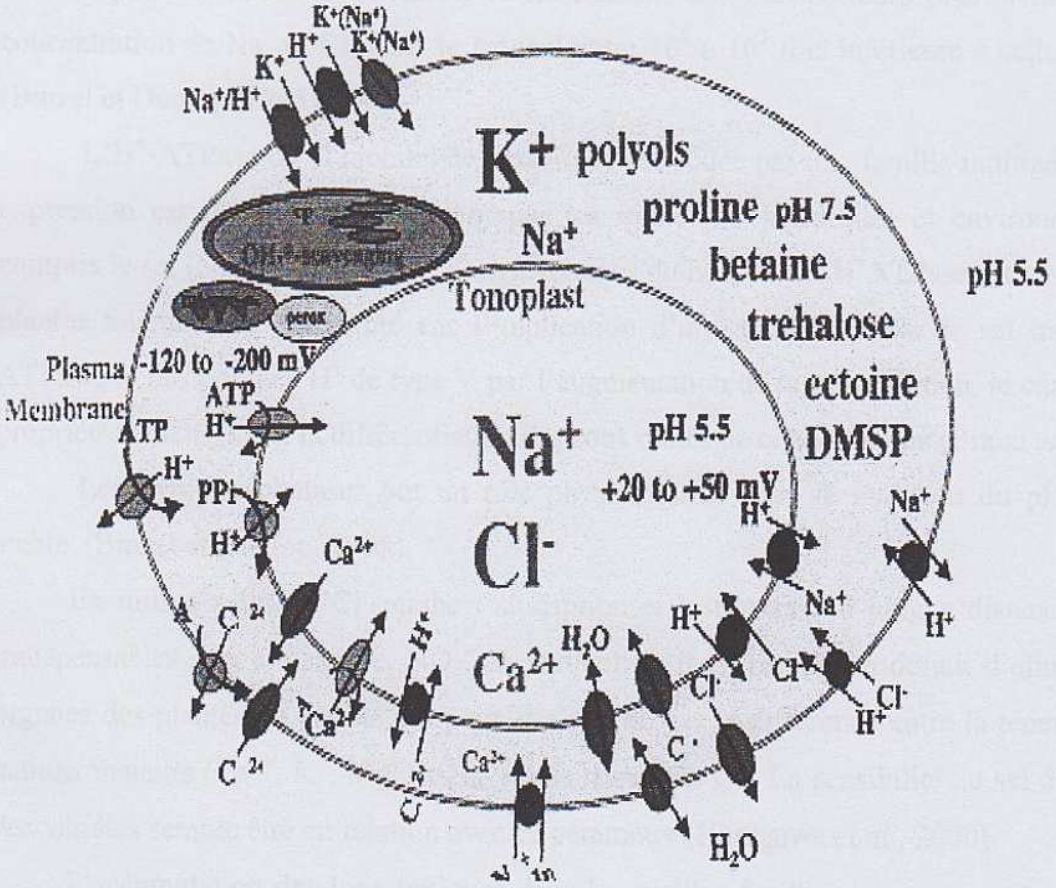


Figure 7 : Principales cibles cellulaires de la réponse des plantes au stress salin (Hasegawa *et al.*, 2000).

Na^+ et Cl^- qui seraient toxique pour les glycophytes. Ces dernières vont au contraire favoriser l'entrée des ions K^+ par rapport à celle des ions Na^+ par une régulation au niveau des canaux à K^+. La capacité à sélectionner le K^+ par rapport au Na^+ lors de l'absorption a été décrite comme étant un critère de tolérance au sel (Hasegawa *et al.*, 2000 ; Tiprdamaz, 2005 ; Ashraf et Ali, 2008).

Le Ca^{++} joue un rôle important dans la réponse à la salinité puisqu'il augmente la sélectivité sur K^+ au dépond de Na^+. Le calcium pénètre dans la cellule de façon passive par des canaux ioniques (Niu *et al.*, 1995).

2.4. L'homéostasie ionique

La salinité cause la perturbation de l'état ionique des plantes (Hasegawa *et al,* 2000). Le sodium externe affecte négativement l'afflux intracellulaire de potassium, en atténuant l'acquisition de cet élément nutritif essentiel par les cellules. L'homéostasie des ions dans un environnement salin dépend des protéines transmembranaires transporteuses, dont les plus importantes sont : les H^+-ATPases (de type V), les pyrophosphatases (PPase), les Ca^{2+}-ATPaes, les transporteurs actifs secondaires, et les canaux. Ces transporteurs pourraient maintenir la concentration de Na^+ et Cl^- dans le cytosol entre 10^2 à 10^3 fois inférieure à celle de la vacuole (Binzel et Dunlop, 1995).

L'H^+-ATPase de la membrane plasmique est codée par une famille multigènique, et leur expression est réglée spécifiquement par les inducteurs chimiques et environnementaux, y compris le sel (Niu, *et al.*, 1995). L'augmentation du nombre de H^+ATPase est un caractère des plantes tolérantes à la salinité car l'implication d'un traitement par le sel induit l'activité ATPasique des pompes H^+ de type V par l'augmentation de la transcription, le changement des propriétés cinétiques et la différentiation des sous unités de cette protéine (Braun *et al.*, 1986).

Les pyrophosphatases ont un rôle physiologique dans le maintien du pH cytosolique stable (Binzel et Dunlop, 1995).

En milieu salin, le Cl^- inhibe l'absorption et le transport à longue distance des anions indispensables à la croissance, NO_3^- en particulier. Il en résulte un déficit d'alimentation des organes des plantes en anions qui peut être estimé par la différence entre la teneur globale en cations majeurs (Ca^{++}, K^+, Mg^+ et Na^+) et la teneur en Cl^-. La sensibilité au sel des espèces et des variétés semble être en relation avec ce paramètre (Hasegawa *et al.*, 2000).

L'accumulation des ions toxiques dans les vieilles feuilles est souvent observée sous le stress salin. Les vieilles feuilles peuvent restreindre la déposition des ions dans leurs tissus

méristimatique, protégeant ainsi les jeunes feuilles contre les effets nocifs de ces ions. Les variétés sensibles en revanche, laissent rapidement envahir leurs tissus en croissance par le Na^+. (Binze *et al.*, 1988 ; Ould El Hadj-Khelil, 2001 ; Khelil *et al.*, 2007).

2.5. Effet de la salinité sur l'intégrité des structures membranaires

De nombreuses études ont montré le rôle des membranes cellulaires dans la résistance des végétaux à la salinité (Vieira Da Silva, 1976 ; Phama Thi *et al.*, 1985).

Dans le cas de certaines espèces sensibles à la salinité, l'organisation générale de la cellule peut être affectée, dans la mesure où la déshydratation conduit à une perte de la compartimentation, et à une destruction de certains organites cellulaires. Le tonoplaste se scinde en petites vacuoles, les crêtes mitochondriales se dégradent et les chloroplastes perdent leur organisation moléculaire. Ces modifications ultrastructurales pourraient perturber les processus primaires de la photosynthèse et altérer les principaux composants membranaires. Ces altérations résultent des réactions chimiques, enzymatiques et des destructions mécaniques par plasmolyse (Vieira Da Silva, 1976).

En condition de stress hydrique, l'activité de plusieurs enzymes s'intensifie. C'est le cas de l'invertase, des amylases, de la ribonucléase, des phosphatases acides et des lipases alcalines. Ce phénomène pourrait être à l'origine de la perméabilité des différentes membranes cellulaires et de la perte des électrolytes du milieu intra vers le milieu extracellulaire (Vieira Da Silva, 1976 ; Rodriguez-Rosales, 1999).

La dégradation des lipides membranaires, tout comme celle des protéines, perturbe fortement le fonctionnement cellulaire et provoque une réduction de la perméabilité sélective, ce qui influence les échanges moléculaires intra et inter-cellulaires et le transport d'électrons (Vieira Da Silva, 1976).

La tolérance cellulaire à la déshydratation implique que les attaques chimiques et enzymatiques dirigées contre les systèmes membranaires soient peu efficaces et/ou que les composantes (lipides et protéines) soient peu sensibles à ces attaques du fait de leur composition ou encore qu'ils soient efficacement protégés contre la dégradation (Bennaceur, 1994).

La mesure du degré d'intégrité des structures membranaires en conditions de stress hydrique et salin équivaut à la mesure du degré de tolérance cellulaire (Blum, 1989).

2.6. Effet de la salinité sur la croissance

L'effet le plus commun des stress abiotiques sur la physiologie des plantes est la réduction de la croissance (Zhu, 2001). En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour combattre le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages sont irréversibles. Dans le cas d'un stress salin ou hydrique, la disponibilité de l'eau du sol est réduite. Or, une plante pour survivre et croître, doit faciliter le flux d'eau en augmentant la conductivité hydraulique (composition membranaire) ou en effectuant un ajustement osmotique (contrôle des concentrations en solutés). Ces stratégies mises en œuvre pour maintenir l'homéostasie sont consommatrices d'énergie et de ressources qu'elles détournent au dépend de la croissance (Hasegawa *et al.*, 2000 ; Zhu, 2001).

3. Aspect biochimique de la résistance au sel

3.1. Métabolismes

3.1.1. Métabolisme carboné

Certaines plantes halophiles, ont la capacité en présence de sel de changer le mode d'assimilation du CO_2, en passant d'un métabolisme de type C3 au type CAM (Hukman, 1993). Les plantes CAM comme les plantes en C4, utilisent aussi bien la voie en C4 que la voie en C3. Cependant il existe chez ces plantes une séparation temporelle entre la fixation de CO_2 et la photosynthèse. Elles ont une fixation nocturne de CO_2 (grâce à l'activité de la PEP carboxylase dans le cytosol), parce que leurs stomates sont fermés durant la journée, pour minimiser les pertes d'eau. Ceci représente un avantage évident dans les conditions de stress hydrique et salin (Raven *et al.*, 2003).

Le produit initial de la carboxylation est l'oxaloacétate, qui est immédiatement réduit en malate. Ce dernièr est transformé en sels d'acide malique et emmagasiné dans la vacuole en provoquant leur acidification (pH de 3,5 à 4). Au cours de la période claire suivante, l'acide malique est récupéré hors de la vacuole, décarboxylé, et le CO_2 est transformé en RuDP du cycle de Calvin (Raven *et al*, 2003). La diminution importante de l'activité et de la quantité de la RubisCO pourrait être liée à une hydrolyse de ses sous unités (Castrillo et Calcagno, 1989). La sensibilité de la RubisCO aux ions Cl^- est également reconnue (Serrano et Gaxiola, 1994).

Mise à part l'économie d'eau, la photosynthèse en CAM représente également un mécanisme d'adaptation par la synthèse et l'accumulation d'acide organique (malate et

oxaloacététe), anions qui permettent de contre balancer l'accumulation des cations d'origine saline (Flowers *et al*, 1977).

3.1.2. Métabolisme azoté

L'augmentation de l'activité de la glutamine synthétase et de la nitrate réductase au niveau racinaire lors d'un stress salin a été montrée par Gao et *al* (1996). Ces deux enzymes sont impliquées dans la réponse prolinique car le glutamate qui est le produit d'assimilation de l'ammonium *via* la glutamine est le principal précurseur de la proline, et lors d'un stress osmotique le système glutamine synthétase/glutamine-2-cétoglutarate-aminotransférase (GS-GOGAT) constitue la principale source de glutamate (Bertli *et al.*, 1995). En effet, lors d'un stress salin le chargement du NO_3^- dans la sève xylémienne est réduit. Sa réduction et son assimilation s'effectue alors essentiellement dans les racines, augmentant l'activité de la glutamine synthétase (GS) et de la nitrate réductase (NR) (Gao *et al.*, 1996).

3.1.3. Métabolisme lipidique

Lors d'un stress salin, une augmentation de la production des espèces oxygénées radicalaires «*reactive oxygen species* » (ROS) est marquée avec une accumulation des produits de peroxydation des lipides. Les ROS sont produits par le déséquilibre du système redox causé par la salinité en faveur de la forme oxydée, créant un stress oxydatif qui peut endommager l'ADN, désactiver les enzymes et causer la peroxydation des lipides (Rodriguez-Rosales *et al*, 1999). Pour éliminer les radicaux toxiques, les cellules ont développé un système antioxydant complexe spécifique aux enzymes synthétiques de chaque type de ROS, qui ont des emplacements subcellulaires spécifiques. Ce système antioxydant paraît jouer un rôle important dans la tolérance à la salinité (Gossett *et al.*, 1996 ; Hasegawa *et al.*, 2000 ; Poormohammad kiani, 2007).

Dans les cellules du citrus, l'hydroperoxyde formé par action de lipooxygenase (LOX) sur les deux acides gras : a-linoléique et a-linolénique mène aux changements dans la fluidité et la perméabilité de la membrane, menant ainsi au déséquilibre de la balance lipidique. Ces hydroperoxydes sont aussi des précurseurs de molécules, tel que l'acide jasmonique, qui peut avoir des rôles régulateurs dans l'expression des protéines haloinduites (Rodriguez-Rosales *et al*, 1999).

Les changements induits par le sel sur la composition des lipides membranaire, résultent d'une modulation d'enzymes liées à la membrane et plus particulièrement les protéines transporteuses (Rodriguez-Rosales *et al.*, 1999).

3.2. Osmorégulation

L'augmentation de la pression osmotique vacuolaire risque d'entraîner une succion importante sur le cytosol, dont la déshydratation nuirait au fonctionnement du métabolisme en désorganisant la structure tertiaire des protéines, leur faisant ainsi perdre leur activité (Zhu, 2001). Les halophytes, et occasionnellement les glycophytes sont capables de lutter contre ce phénomène en produisant des composés dits osmoprotecteurs ou solutés compatibles. Ces composés par leur concentration assurent l'ajustement osmotique entre le cytosol et la vacuole (Hasegawa *et al.*, 2000).

Les osmolytes peuvent être d'origine interne : (métabolites) ou externe : (ions). On suppose que l'accumulation des premiers représente un coût plus élevé en énergie et en ressources minérales, alors que les seconds sont à l'origine du stress (Niu *et al.*, 1995)

3.2.1. Définition des osmolytes

La dénomination "solutés compatibles" ou osmoprotecteurs centre sur des caractères biophysiques et physiologiques. Elle signifie que les solutés n'inhibent pas les réactions métaboliques ordinaires (Browen et Simpson, 1972). L'accumulation de ces osmolytes a pour fonction de faciliter l'ajustement osmotique par l'abaissement du potentiel osmotique interne et de contribuer ainsi à la tolérance (Delauney et verma, 1993 ; Louis et Galinski, 1997).

Les solutés compatibles, de poids moléculaire bas, typiquement hydrophiles, à pH neutre, non enzymatiques et espèce-spécifiques, sont suggérés pouvoir remplacer l'eau à la surface des protéines ou des membranes (Hasegawa *et al.*, 2000).

Les composés non compatibles tendent à être exclus de la sphère d'hydratation des protéines, ce qui stabilise leur structure (Fig. 9). Leur taux d'accumulation est proportionnel au degré de changement d'osmolarité externe (Hasegawa *et al.*, 2000).

Les solutés compatibles à hautes concentrations peuvent réduire les effets inhibiteurs des ions sur les activités enzymatiques en augmentant la stabilité thermodynamique des enzymes (Galinski, 1993). Ils empêcheraient aussi la dissociation des complexes enzymatiques, tel que, le complexe de transport d'oxygène du photosystème II (Papageorgiou, 1995).

détérioration des processus métaboliques (forte dépolarisation des structures cellulaires, affecte l'intégrité membranaire, l'activité enzymatique, le fonctionnement nucléaire, l'absorption de nutriments ainsi que le fonctionnement de l'appareil photosynthétique). Les halophytes, et occasionnellement les glycophytes sont capables de lutter contre ce phénomène en produisant des composés dits osmoprotecteurs ou solutés compatibles. Ces composés par leur concentration protègent les composés cellulaires et assurent l'ajustement osmotique entre le cytosol et la vacuole (Hasegawa *et al.*, 2000 ; Zhu, 2001).

3.2.2. Principaux osmolytes accumulés

3.2.2.1. Carbohydrates

3.2.2.1.1. Les glucides solubles

Les halophytes sont connues pour accumuler des solutés organiques comme les glucides en situation de stress hydrique. Les déviations métaboliques provoquées par l'abaissement du potentiel hydrique externe contribueraient au moins pour une part, à l'ajustement osmotique car, provoquant l'accumulation de composés hydrosolubles responsables de l'abaissement du potentiel interne (Perez-Alfocea et Larher, 1995).

La respiration cellulaire consiste en un ensemble de voies métaboliques qui oxydent les glucides et d'autres molécules, afin de récupérer l'énergie emmagasinée au cours de la photosynthèse et de produire des squelettes carbonés qui permettent à la fois la croissance et la maintenance de la structure cellulaire. La respiration comme tout autre processus métabolique, est influencée par une foule de facteurs externes, parmi lesquels la salinité qui a un effet indirect, en réduisant la surface foliaire et en provoquant la fermeture des stomates. Alors, une diminution de l'apport en oxygène qui s'ensuit d'un ralentissement considérable de l'oxydation des glucides dû leurs accumulations (Gerhard, 1993 ; Hophkins, 2003).

Lors d'un stress salin, le taux de glucides solubles augmente. Ce sont principalement le glucose, le fructose et le saccharose qui semblent jouer un rôle très important dans le maintien d'une pression de turgescence qui est à la base des différents processus contrôlant la vie d'une plante (Pérez-Alfocea *et al.*, 1993 ; Hare et Cress, 1997)

Le saccharose est le sucre prédominant chez les plantes supérieures. Chez beaucoup d'entre elles, il constitue la forme majeure de transport de carbone réduit. On peut aussi lui attribuer un rôle dans la mise en réserve du carbone réduit au moins dans certains organes et une fonction d'osmoprotecteur (Frommer et Sonnewald, 1995).

L'enzyme de biosynthèse de ce composé est la saccharose phosphate synthase (SPS). L'activité SPS a été utilisée comme un indicateur de l'aptitude à l'exportation du saccharose à partir des tissues sources. Cette activité augmente dans les feuilles âgées suite à leur conversion d'organe puits en organes sources (Giaquinta, 1979 ; Lawlor, 1995).

L'accumulation de l'amidon dans les racines et les feuilles semble indicatrice du degré de résistance à la salinité (Zid et Grignon, 1991).

Des sucres complexes tels que le fructusane (polymère composé d'un nombre variable de molécules de fructose qui sont liée à la molécule de fructose du saccharose), le tréhalose (un

diholoside non-réducteur naturel composé de deux molécules de glucoses reliées entre elles par une liaison α,α-1,1 particulièrement stable) et le raffinose sont également accumulés lors d'un stress salin (Hasegawa *et al.*, 2000).

Il est possible que les modifications dans les teneurs en sucres, induites par le sel, constituent un test commode de prédiction de la résistance au sel (Zid et Grignon, 1991).

3.2.2.1.2. Sucres alcools

Les sucres alcools sont des produits fondamentaux de la photosynthèse. Ils représentent des composants majeurs de la fraction des carbohydrates. Ces polyols jouent le rôle de transporteurs de carbone réduit et son stockage chez plusieurs espèces. Présents à de fortes concentrations, les sucres alcools sont considérés comme des osmoprotecteurs. Ce sont des molécules hautement hydroxylés qui peuvent imiter la structure de l'eau et maintenir une sphère artificielle d'hydratation autour des macromolécules, en rehaussant leur protection sous le stress salin et la sécheresse (Nelson, 1999 ; Hasegawa, 2000). Les plus répondus sont le glycérol, le mannitol, le sorbitol et le *myo*-inositol (Nelson, 1999).

Le *myo*-inositol peut constituer une réserve de carbone intervenant dans la construction de parois cellulaires de l'hypocotyl et des racines après sa conversion en acide uronique puis en pentoses *via* la voie d'oxydation du *myo*-inosytol (Sassaki et taylor, 1986).

Le *myo*-inositol a aussi été décrit comme jouant un rôle vital dans la transition de la plante de résurrection de la forme sensible à la forme tolérante au sel (Nelson, 1999).

3.2.2.1.3. Acides organiques

L'augmentation de la concentration des acides organiques est l'une des conséquences de stress salin et hydrique, notamment chez les crassulacées (Venekamp *et al.*, 1989). Les acides organiques représentent une source de carbone pour la biosynthèse de proline *via* l'α-cétoglutarate intermédiaire de cycle de Krebs qui donne par transamination la glutamate précurseur de la proline. Les acides organiques tels que l'acide malique, l'acide succinique, l'acide citrique et l'oxaloacétate, permettent de contre balancer l'accumulation des cations d'origine saline (Flower *et al.*, 1977).

diholoside non-réducteur naturel composé de deux molécules de glucoses reliées entre elles par une liaison α,α-1,1 particulièrement stable) et le raffinose sont également accumulés lors d'un stress salin (Hasegawa *et al.*, 2000).

Il est possible que les modifications dans les teneurs en sucres, induites par le sel, constituent un test commode de prédiction de la résistance au sel (Zid et Grignon, 1991).

3.2.2.1.2. Sucres alcools

Les sucres alcools sont des produits fondamentaux de la photosynthèse. Ils représentent des composants majeurs de la fraction des carbohydrates. Ces polyols jouent le rôle de transporteurs de carbone réduit et son stockage chez plusieurs espèces. Présents à de fortes concentrations, les sucres alcools sont considérés comme des osmoprotecteurs. Ce sont des molécules hautement hydroxylés qui peuvent imiter la structure de l'eau et maintenir une sphère artificielle d'hydratation autour des macromolécules, en rehaussant leur protection sous le stress salin et la sécheresse (Nelson, 1999 ; Hasegawa, 2000). Les plus répondus sont le glycérol, le mannitol, le sorbitol et le *myo*-inositol (Nelson, 1999).

Le *myo*-inositol peut constituer une réserve de carbone intervenant dans la construction de parois cellulaires de l'hypocotyl et des racines après sa conversion en acide uronique puis en pentoses *via* la voie d'oxydation du *myo*-inosytol (Sassaki et taylor, 1986).

Le *myo*-inositol a aussi été décrit comme jouant un rôle vital dans la transition de la plante de résurrection de la forme sensible à la forme tolérante au sel (Nelson, 1999).

3.2.2.1.3. Acides organiques

L'augmentation de la concentration des acides organiques est l'une des conséquences de stress salin et hydrique, notamment chez les crassulacées (Venekamp *et al.*, 1989). Les acides organiques représentent une source de carbone pour la biosynthèse de proline *via* l'α-cétoglutarate intermédiaire de cycle de Krebs qui donne par transamination la glutamate précurseur de la proline. Les acides organiques tels que l'acide malique, l'acide succinique, l'acide citrique et l'oxaloacétate, permettent de contre balancer l'accumulation des cations d'origine saline (Flower *et al.*, 1977).

3.2.2.2. Acides aminés et dérivés

Les tissus des plantes halophiles accumulent de grandes quantités d'acides aminés et leurs dérivés dans le cytosol mais aussi dans la vacuole. La proline, l'alanine, la β-alanine et la taurine sont les plus connus (Hasegawa, *et al.,* 2000). Des ammoniums quaternaires comme la glycine bétaïne, β-alanine bétaïne, la choline-O-sulfate et la glycerophosphorylcholine ainsi que des sulphoniums tertiaires comme le 3-dimethylsulfoniopropionate (DMSP) et l'ectoine sont également rencontrés chez les halophytes (Hasegawa *et al.,* 2000 ; Nuccio *et al.*, 1999).

3.2.2.2.1. Proline

L'accumulation de la proline est l'une des manifestations les plus remarquables du stress salin et hydrique. Le précurseur privilégié de la proline dans les situations de stress est le glutamate alors qu'en situation normale, la voie de l'ornithine apporte aussi une contribution à la synthèse de cet acide aminé (Yoshiba *et al.*, 1995). La synthèse a lieu dans le cytoplasme et fait intervenir deux enzymes, la pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS) et la pyrroline-5-carboxylase réductase (P5CR) (Zhang *et al*, 1995),

La P5CS présente deux activités enzymatiques, une activité glutamate Kinase, rétroinhibée par la proline (Zhang *et al*, 1995), responsable de la synthèse du γ-glutamyl phosphate, celui-ci étant converti en acide γ-semi-aldéhyde glutamique (GSA) grâce à l'activité déshydrogénase de la P5CS (Fig. 10) (Zhang *et al*, 1995).

Après cyclisation spontanée du GSA en acide Δ^1pyrroline-5-carboxylique (P5C) plus stable, la proline est obtenue par réduction grâce à l'activité catalytique de la P5CR. L'étape catalysée par la P5CS constitue le facteur limitant de l'accumulation osmoinduite de proline (Sudhakar, 1993 ; Zhang *et al*, 1995).

Lors d'un stress osmotique, l'effet rétroinhibiteur de la proline sur la P5CS est levé et l'activité catalytique de l'enzyme est fortement accrue (Yoshiba *et al*, 1995). En revanche, lors du passage de conditions hyperosmotiques à des conditions hypo-osmotiques, l'activité de la P5CS est réduite alors que l'activité catabolique vis-à-vis de la proline est augmentée (Verbruggen *et al,* 1996).

La dégradation de la proline est catalysée par la proline oxydase/déshydrogénase (PDH) (Horton, *et al.*, 1994).

La proline peut être considérée comme un osmoticum dont l'accumulation cytoplasmique permet de neutraliser les effets ioniques et osmotiques de l'accumulation de sel dans la vacuole (Zid et Grignon, 1991).

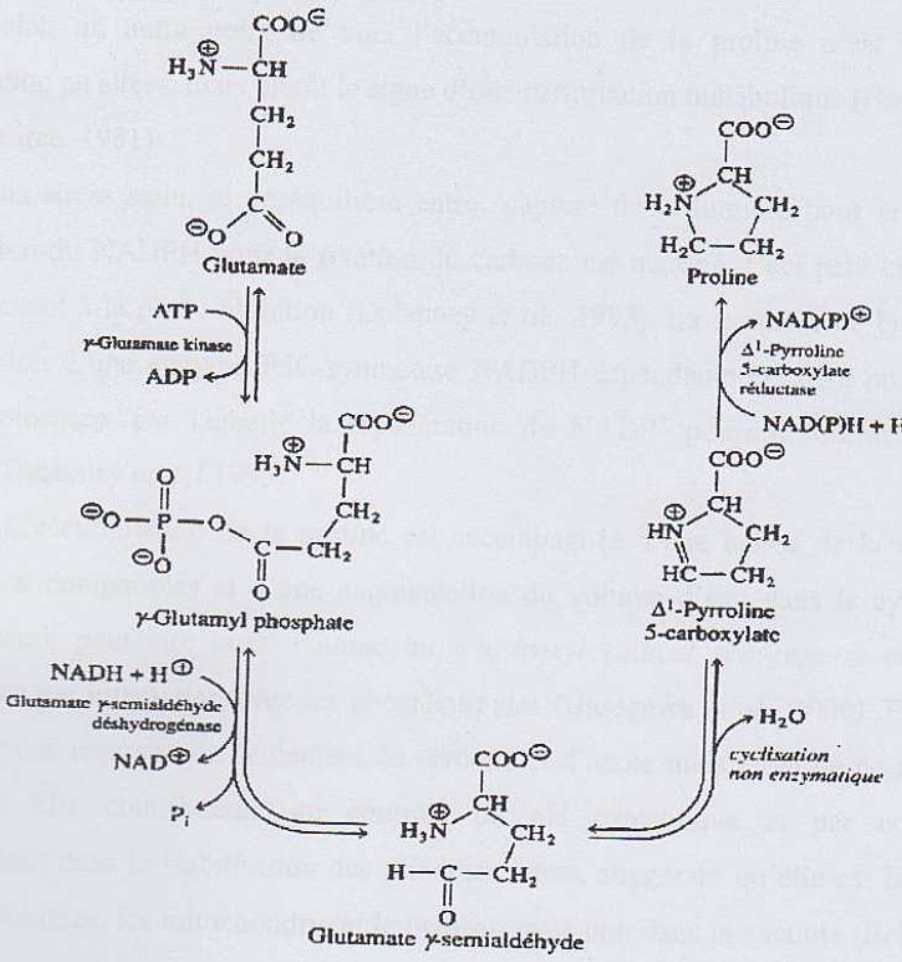


Figure 9 : Biosynthèse de la proline (Horton *et al.*, 1994)

Selon un autre point de vue, l'accumulation de la proline n'est pas une réaction d'adaptation au stress, mais plutôt le signe d'une perturbation métabolique (Hanson *et al.*, 1977 ; Dix et Pearce, 1981).

Sous stress salin, le déséquilibre entre capture de la lumière pour la photosynthèse et l'utilisation du NADPH pour la fixation du carbone est marqué. Ceci peut changer le système redox menant à la photoinhibition (Delauney *et al.*, 1993). La synthèse de la proline, active la transcription d'une enzyme P5C-synthetase NADPH-dépendante (P5CS), pouvant fournir une valve protectrice, par laquelle la régénération du $NADP^+$ pourrait fournir l'effet protecteur observé (Delauney *et a.,l* 1993).

L'accumulation de la proline est accompagnée d'une baisse de la concentration des solutés non compatibles et d'une augmentation du volume d'eau dans le cytosol. La proline fonctionnerait peut être aussi comme un « *hydroxyl radical scavenger* » et stabiliserait les membranes par interaction avec les phospholipides (Hasegawa *et al.*, 2000). Elle pourrait aussi constituer une réserve non seulement de carbone et d'azote mais aussi de pouvoir réducteur et d'énergie. Elle contribuerait au contrôle du pH cytosolique et par conséquence, elle interviendrait dans la stabilisation des protéines libres, suggérant qu'elle est la plus accumulée dans les plastides, les mitochondrie et le cytosol, mais non dans la vacuole (Bellinger et Larher, 1987).

3.2.2.2.2. Glycine bétaïne

La glycine bétaïne (GB) est l'un des solutés compatibles le plus accumulé dans le cytoplasme des halophytes, typiquement la famille des chénopodiacées (Stewart et Larher, 1980).

La synthèse de la GB exige deux enzymes : la Choline mono-oxygénase (CMO) localisée dans les chloroplastes et la bétaïne aldéhyde déshydrogénase (BADH) localisée dans les chloroplastes et dans le cytoplasme (Kent et Hanson, 1990).

La synyhèse de la GB exige un coût énergique. Elle est utilisée pour l'ajustement métabolique dans les cas les plus cruciaux (grande charge de la vacuole en sel) (Kent et Hanson, 1990).

À de basses concentrations, la GB protège les thylakoïds et les membranes plasmiques des effets des stress salin et hydrique (Hasegawa *et al.*, 2000).

3.2.2.3. Protéines haloinduites

Les protéines induites lors d'un stress salin sont caractérisées par électrophorèse bidimensionnelle sur gel de polyacrylamide, qui montre l'augmentation, la diminution, l'apparition ou la disparition de ces protéines (Hurkman, 1993).

Les modifications du profil de la synthèse protéique sous le stress salin, suggèrent que de nouveaux gènes puissent être transcrits ou du moins, que les concentrations des produits de certains gènes augmentent alors que d'autres diminuent (Hophkins, 2003).

L'osmotine, d'un PM de 26 KDa est la protéine la mieux caractérisée. Elle a été isolée dans des cellules du tabac, de la tomate et autres Solanacées, ou encore chez le soja, et le liseron. Lors d'un stress salin, elle peut s'accumuler jusqu'à des teneurs représentant 12% des protéines totales, et son expression est régulée par l'acide abscissique (Hurkman, 1993).

Le tableau **2** montre les principales protéines haloinduites identifiées (Serrane et Gaxiola, 1994).

Tableau 2 : Principales protéines haloinduites identifiées (Hernandez, 1997).

Proteine	Fonction
Osmotine	Antifongique
Phosph-énol-pyruvate carboxylase (PEPc)	Métabolisme en CAM
Aldose réductase	Synthèse de sorbitol
Méthyle tranferase	Synthèse de pinitol
Bétaïne aldéhyde déshydrogénase	Synthèse de betaine
Pyrroline-5-carboxylase réductase	Synthèse de proline
Catalase, Fe/Mnsuperoxydedismutase, ascorbate peroxydase,glutathion S-transferase, glutathion peroxydase, γ-glytamylcysteine synthetase	Detoxification des « *reactive oxygen species* »
Oleosines	Stabilisation des corps lipidique
Acide gras desaturases	Fluidité membranaire
Proteine phosphtase, inositol kinase, MAP kinase	Transduction de signal

3.3. Coordination de la réponse à longue distance

Le fonctionnement cellulaire pendant le stress salin est modifié pour servir la stratégie d'adaptation à l'échelle de la cellule comme de la plante entière. Le degré de salinité est perçu au niveau des membranes en contact avec la solution saline et dans tout l'organisme par la perte de turgescence (Xiong *et al.*, 2002).

Des signaux de transduction sont alors émis. L'ensemble de ces signaux contrôle le rétablissement de l'homéostasie ionique et hydrique des cellules, la réparation et la prévention des dommages et la croissance cellulaire (Zhu, 2002).

En réponse à la réduction du potentiel osmotique externe, des signaux à base de Ca^{++} vont activer des protéines kinases dont dépend la suite de la réponse en aval (Xiong *et al,* 2002 ; Zhu 2002). Cette information va éventuellement se transmettre *via* l'émission d'hormones de stress (signal de longue distance) tel que l'ABA qui est largement impliquée dans les relations hydriques et la tolérance au stress des végétaux. Cette hormone contrôle la fermeture stomatique, stimule l'absorption d'eau au niveau des racines et modifie la croissance (stimule la formation de racines latérales et de poils absorbants) (Hartung et Jeschke, 1999 ; Itai, 1999 ; Xiong *et al.,* 2002).

Plusieurs autres composés sont inclus dans la coordination de la réponse. Ce sont principalement les cytokinines, les auxines, l'inositol, le trehalose, l'ectoine et également certaines enzymes telles que l'invertase, l'oxalate oxydase, la glutathion-S-transferase et l'oxydoréductase (Hasegawa *et al.,* 2000).

4. Aspect moléculaire de la résistance au sel

L'identification des gènes impliqués dans l'adaptation au sel est essentielle pour entamer des programmes d'amélioration génétique d'espèces cultivées pour leur tolérance au sel (Hurkman, 1993).

De nombreux outils moléculaires sont actuellement à la disposition des biologistes afin d'isoler et de déterminer la fonction d'un gène.

L'identification d'un gène qui confère une résistance à la salinité peut être obtenue par l'approche qui consiste, après avoir isolé ce gène par sa fonction, à rechercher son rôle dans les processus de résistance grâce à des organismes transgéniques, soit en surexprimant ce gène, soit par l'utilisation d'ARNm anti-sens. L'utilisation des cartes RFLP (Restriction Fragment Lengh Polymorphism) peut permettre de localiser des gènes sur les chromosomes mais aussi de fournir des marqueurs moléculaires liés à la tolérance au sel (Hurkman, 1993).

L'étude des mécanismes induits lors d'un stress salin tels que la séquestration d'ions dans la vacuole, l'exclusion de Na^+ et Cl^- de la cellule ou encore la synthèse des solutés compatibles peut être menée sur des organismes unicellulaires afin de s'affranchir des processus de régulation existant à l'échelle de la plante entière. Ainsi, de nombreux travaux ont été réalisés sur les algues unicellulaires, les bactéries ou les levures (Gaxiola *et al.*, 1992).

4.1. La levure comme modèle d'étude

Le premier gène identifié chez les eucaryotes intervenant dans la résistance à la contrainte saline est le gène *HAL1* de levure. Ce gène a été obtenu par transformation de levures puis sélection de celles-ci par leur résistance au sel. Sous de fortes concentrations en NaCl, en KCl ou en sorbitol dans le milieu de culture, l'expression de ce gène augmente. Si par transgènese on surexprime ce gène, on constate que les cellules ainsi transformées ont une croissance lors d'un stress salin, supérieure à celle non transformées. De plus, si on inactive le gène par une mutation on diminue la tolérance au sel (Gaxiola *et al.*, 1992).

La protéine exprimée semble être en relation avec le système qui détermine l'homéostasie de l'ion K^+, car sa surexpression entraîne une augmentation de la concentration en K^+ et une légère diminution de celle de Na^+ (Gaxiola *et al.*, 1992).

Les plantes possèdent également le gène *HAL1* qui est très conservé. De plus une augmentation de la discrimination de K^+ sur Na^+ est corrélée, tout comme chez les levures, avec la tolérance au sel ; ceci suggère que les levures peuvent servir de modèle pour l'étude des mécanismes de la régulation ionique (Gaxiola *et al.*, 1992).

4.2. Les plantes comme modèle d'étude

Arabidobsis thaliana et *Thellungiella halophila* sont deux brassicacées. Elles ont une morphologie proche, *A. thaliana* est une glycophyte, *T. halophila* une halophyte. Ces deux végétaux présentent une forte proximité génétique : 95,76% des séquences d'ADN complémentaire comparées sont identiques, avec certainement des arrangements similaires. L'application du modèle d'*A. thaliana* a cédé un processus régulateur de l'homéostasie ionique sous le stress salin. Celui-ci a été découvert par le clonage du gène SOS (Salt Overly Sensitive). Le processus débute avec SOS_3 qui réagit réciproquement avec la protéine SOS_2, qui est une sérine/thréonine kinase. La cible du complexe SOS_3/ SOS_2 est la protéine SOS1, un transporteur membranaire Na^+/H^+ (antiport), qui exporte les ions sodium hors de la cellule. L'expression des gènes SOS est régulée par la présence de sel chez *A. Thaliana*, et la régulation de l'homéostasie en présence de sel est réduite par les mutations de SOS_2 et SOS_3 (Zhang *et al.*, 1999).

A partir de la création d'une banque d'ADNc issue des ARNm de *T. halophila* en milieu salé, il a été possible de réaliser un séquençage de ces ADNc et de les comparer à une banque d'ADNc d'*A. thaliana.* Le protocole suivi permet d'étudier le transcriptome de *T. halophila* en milieu salé et ainsi, de mettre en évidence des gènes transcrits dans ces conditions. 65.76% des

expressions tags (EST) ainsi obtenus sont identiques à *A. thaliana*, et au moins huit classes de gènes ont été reliés à la tolérance au sel, correspondant à 18,89% des séquences EST (Zhang *et al.*, 1999). Ce travail ayant permis la mise en évidence de l'expression d'enzymes qui éliminent les ROS (scavenging enzymes) comme la L-ascorbate peroxidase, la catalase ou encore la glutathion peroxydase, suggère la présence d'un système de détoxification en présence de sel chez *T. halophila*.

Des ADNc codant pour des enzymes de biosynthèse d'osmorégulateurs sont aussi obtenus. Ces résultats confirme que *T. halophila* peut être adoptée comme modèle de comparaison avec *A. thaliana* pour l'étude moléculaire de la réponse au stress salin, et ouvre la voie à de nombreuses études ultérieures (Zhu, 2001).

La protéine (MAP) kinase (protein mitogen activated kinase), est un autre bon exemple; Cette kinase joue un rôle important dans la coordination des réponses contre le stress oxydatif. Les mutants de l'*Aradobsis* (pst 1) qui sont très résistants au stress salin sont caractérisés par une teneur élevée en cette protéine (Zhu, 2001).

Une autre protéine très importante, CBF/DREBs codée par le gène HVA1 est décelée dans l'orge. Les plantes transgéniques produites par la surexpression de cette protéine sont très résistantes non seulement au stress salin mais aussi au gel, à la sécheresse et au stress thermique (Xu *et al.*, 1996 ; Liu *et al.*, 1998).

MATERIEL ET METHODES

Partie II. Matériel et méthodes

1. Présentation de la région d'étude

1.1. Situation géographique

Ouargla, l'une des principale oasis du Sahara algérien est située au sud est du pays, au fond d'une large cuvette de la vallée d'Oued M'ya avec une superficie de 163233 km^2, à environ 800 Km de la capitale Alger. Elle est située à une altitude de 157 m, à 31°58' latitude nord et 5°20' longitude est et limitée au nord par les Wilaya de Djelfa et d'El Oued, à l'est par la Tunisie, au sud par les Wilayat d'Illizi et de Tamanrasset et à l'oust par la Wilaya de Ghardaïa. Elle couvre et demeure une des collectivités administratives les plus étendues du pays (Ozenda. 1983).

1.2. Données climatiques

Le climat de Ouargla est particulièrement contrasté malgré la latitude relativement septentrionale (Rouvillois-Brigol, 1975). La température moyenne annuelle selon l'O.N.M. (2007) est d'environ 23,48 °C avec 34,71 °C en juillet pour le mois le plus chaud et 11 ,86°C en janvier pour le mois le plus froid. Les précipitations sont très réduites et irrégulières à travers les saisons et les années. Leur répartition est marquée par une sécheresse presque absolue du mois de mai jusqu'au mois d'août. Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 3.03 mm avec un maximum de 7,93 mm pour le mois de janvier (ONM, 2007).

Les vents de sable sont fréquents, surtout au mois de mars et de mai, avec un maximum de vitesse de 5,58 m/s (ONM, 2007). L'humidité relative de l'air varie d'une saison à l'autre, mais elle reste toujours faible. L'évaporation est très intense renforcée par les vents chauds (Ozenda, 1991).

1.3. Présentation des stations d'étude

L'étude portée sur les halophytes spontanées de la région de Ouargla est réalisée au niveau de deux stations caractérisées par leurs régimes hydriques différents : chott Ain El-Beida caractérisé par un régime hydrique permanant et l'exploitation agricolede l'université de Ouargla caractérisé par un régime hydrique discontinu.

1.3.1. La station du chott Ain El- Beida

Les chotts sont des dépressions salées des zones arides et semi-arides. Ils sont alimentés par la nappe phréatique et aussi par les nappes artésiennes profondes arrivant jusqu'en surface

par des sources et/ou des suintements et seraient de véritables « machines évaporatoires » (Coque, 1962 ; Pouget, 1971).

En période pluvieuse, une couche d'eau saturée en sel (300-400g/l) recouvre la surface. Quelques mois après, l'évaporation très forte assèche complètement la surface laissant des dépôts de chlorure de sodium (Pouget, 1971).

Le chott Ain El- Beida est situé entre la palmeraie de Ouargla à l'ouest et au sud et la palmeraie de Ain El- Beida à l'est. C'est le point le plus bas de la ville de Ouargla. Il couvre une superficie de 1000 hectares (Anonyme, 2009).

La végétation du chott Ain El- Beida se caractérise par une dominance d'espèces halophiles vivaces (Ex : *Suaeda sp, Phragmites sp*, *Salicornia sp, Tamarix sp*...) répartissent à la périphérie du chott. En s'éloignant vers l'extérieur, ces halophytes cèdent la place à un couvert représentatif des sols sableux ou limoneux-argileux à structure grossière et fine.

1.3.2. Exploitation agricole de l'université

L'exploitation agricole est située à six kilomètres au sud ouest de la ville de Ouargla, elle couvre une superficie de 28.8 hectares. Prés de 14.4 hectares sont occupés par le palmier dattier, elle est caractérisée également par la dominance des espèces halophiles spontanées (Ex : *Suaeda sp, Limonium sp, Phragmites sp*, *Cynodon sp, Tamarix sp*...).

Le sol de la palmeraie a une texture le plus souvent limono-sableuse. La palmeraie est irriguée hebdomadairement par une eau chargée en sel du Miopliocène à l'origine d'une salinisation secondaire du sol, processus lié à l'action anthropique de l'irrigation suivie d'un drainage insuffisant pour évacuer la quantité d'eau lessivée. L'évaporation intense participe aussi à la salinisation du sol.

2. Matériel biologique et échantillonnage

2.1. Matériel biologique

Dans les deux stations choisies, nous avons noté la présence d'espèces classées par les auteurs comme étant des plantes halophiles.

Sur la base de la représentativité, indiquant la présence de plusieurs individus d'une même espèce à un même endroit nous avons choisis deux espèces communes aux deux stations d'étude, *Suaeda mollis* et *Phragmites communis* et deux autres spécifique à chacune des

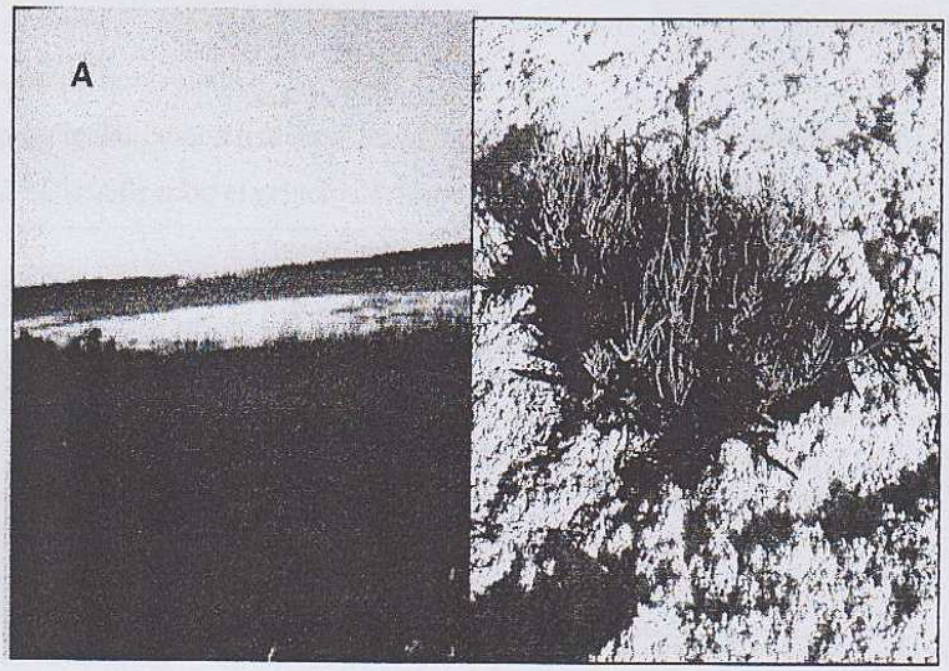
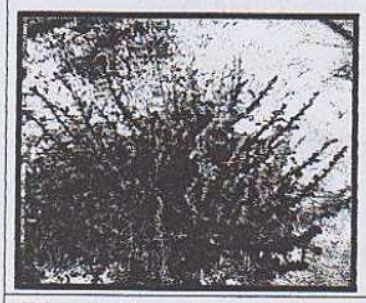
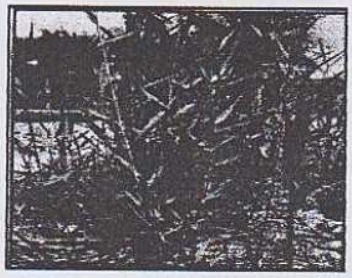
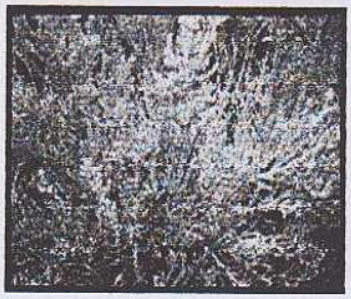


Figure 10 : vue générale des stations d'étude. **A** : chott Ain el Beida, **B** : exploitation agricole de l'université

stations, *Salicornia fructicosa* pour le chott Ain El- Beida et *Limonium délicatulum* pour l'exploitation de l'université.

Les principales caractéristiques des halophytes choisies sont consignées dans le tableau 3.

Tableau 3 : Classification et principales caractéristiques des halophytes étudiées.

Espèces	Classification et principales caractéristiques
Suaeda mollis 	Classe des Dicotylédones, famille des Amaracées (Chénopodiacées). Cycle de vie annuelle. Plante très rameuse à feuilles charnues, courtes et ovoïdes et portant à leur aisselle de petites fleurs vertes (Ozenda, 1983). Possède le bétacyan (pigment rouge typique pour les Chénopodiacées et a un métabolisme de type CAM (El-halli et El-mani, 1989 ; Raven *et al*, 2003)
Phragmites communis 	Classe des Monocotylédones, famille des Poacées. cycle de vie annuelle. Les tiges à prolongation verticale et / ou horizontale terminée par des inflorescences, forme un chaume dressé. Les tiges ont une écorce rigide et dure, bien qu'elles soient vertes. De nombreuses racines naissent sous les nœuds des rhizomes. Les feuilles sont enroulées suivant leur longueur en prenant la forme d'un cylindre creux et les stomates se trouvent localisés sur l'épiderme supérieur, celui-ci étant devenu interne (Dajoz, 1982).
Limonium délicatulum	Classe des Dicotylédones, famille des Plombaginacées. cycle de vie annuelle. Les feuilles toutes à la base, en forme de spatule, longuement pétiolées et coriaces. Elle possède la particularité de présenter des dépôts de sel sous forme de cristaux salins à aspect farineux sur leurs surfaces foliaires, formés par la sécrétion de sève salée par les glandes épidermiques situées sur les feuilles des pousses (Ozenda, 1983).
Salicornia fructicosa 	Classe des Dicotylédones, famille des Amaracées (Chénopodiacées). cycle de vie annuelle. Plante très rameuse, rameaux charnus d'un vert sombre, souvent retombant ou couché, formé par des renflements successifs terminés par des épis floraux étroits et allongés, ces épis sont terminées par un mamelon saillant dit "corne de sel". Possède le bétacyan (pigment rouge typique pour les Chénopodiacées) (El-halli et El-mani, 1989). Métabolisme de type CAM (Raven *et al*, 2003)

2.2. Echantillonnage

Au cours de nos échantillonnages, nous avons pris en considération que les écotypes destinés aux études biochimiques ne doivent présenter aucune anomalie (déformations, dépigmentations,.....), poussant dans les mêmes conditions (même endroit) et ayant le même âge (ceci est exécuté par des mesures biométriques).

Nous avons réalisé deux échantillonnages : Le premier pendant la période hivernale, au mois de février et le second, pendant la période estivale, au mois de juin.

Au niveau de la palmeraie de l'université, l'échantillonnage à été effectué en deux temps avant et après irrigation pour chaque période. Il est réalisé une seule fois par période au niveau du chott vu qu'il s'agit d'un régime hydrique permanent.

Les plantes prélevées en triplicata, sont fractionnées en parties aériennes (feuilles basales FB et feuilles jeunes FJ) et racinaires.

Après lavage à l'eau distillée et essuyage, une aliquote de chaque fraction est conservé dans l'éthanol avant l'extraction des composées hydrosolubles et le reste est aussitôt pesé et séché à l'étuve.

Les échantillons des rhizosphères des plantes ont aussi été prélevés afin d'effectuer leurs analyses physico-chimiques.

3. Méthodes

3.1. Analyses physico-chimiques du sol

Les analyses physico-chimiques des échantillons de sol prélevées au contact des plantes sont celles en relation avec la salinité à savoir la CE, le pH et teneur en ions dans les extraits dilués de pâte saturée avec un rapport sol sec/eau : 1/5 (Aubert, 1978).

3.1.1. Le pH des extraits aqueux

Le pH indique la prédominance des sels acidifiants (ex : Na_2SO_4), alcalinisants (ex : Na_2CO_3) ou sans effets surtout dans les sols non calcaires (Aubert, 1978). La mesure se fait à l'aide d'un pH mètre.

3.1.2. La conductivité électrique

Le niveau de salinité d'un sol est caractérisé par la conductivité électrique (CE) d'un extrait de pâte saturée. La mesure de la CE est réalisée à l'aide d'un conductimètre. La conductivité électrique correspond au mouvement de particules chargées à travers un matériau sous l'action d'un champ électrique. La conductance du liquide créant le contact entre les deux cellules est directement proportionnelle à la quantité de sels en solution et définit la CE de la solution. La mesure doit être présentée en ds m^{-1} (1 mmhos cm^{-1} = 1 ds m^{-1}). (Kalra et Maynard 1992 ; Brady et Weil, 2002 ; Essington, 2004).

3.1.3. Dosage des anions et des cations hydrosolubles

L'analyse des ions Na^+, K^+, Cl^-, Ca^{++} est faite par l'ionogramme ESCHEILER au niveau du laboratoire interne de l'hôpital M. Boudiaf. L'ionogramme, est une formule permettant de connaître la concentration des ions de n'importe quel liquide. Les résultats sont exprimés en méq/l.

Un ion est une substance qui, quant elle est mise dans une solution, possède la propriété de se dissocier en libérant ainsi un radical hydrogène (H^+), ou un hydroxyle (OH^-). Si l'on met des électrodes positives et négatives dans un liquide contenant plusieurs ions de différentes charges, les anions sont attirés par l'anode et les cations sont attirés par la cathode. Les concentrations sont affichées directement sur un petit écran de l'appareil en méq/l.

3.2. Analyses des composés minéraux et organiques des plantes

3.2.1. Détermination de la teneur en eau (TE)

La teneur en eau est obtenue par la différence entre la masse de matière fraiche (MF) et la masse de matière sèche (MS). Elle est rapportée au gramme de matière fraiche et exprimée en pour-cent selon l'expression :

TE = [(MF- MS)/MF] x100

TE : teneur en eau.

MF : matière fraiche.

MS : matière sèche

La masse sèche est obtenue après dessiccation sous vide du matériel végétal à 105°C jusqu'à l'obtention d'un poids constant (Audigie *et al.*, 1984)

3.2.2. Extraction et dosage des métabolites et des ions hydrosolubles

3.2.2.1. Extraction des métabolites et des composés minéraux

L'extraction est réalisée dans l'éthanol qui déstabilise les membranes végétales ce qui permet d'extraire les glucides, la proline, d'autres acides aminés libres, les protéines, et une fraction importante des composés minéraux.

Pour cela on ajoute 4 ml d'éthanol à 95 % dans des tubes à essais contenants un gramme de matériel végétal frais et découpé finement. On agite vigoureusement puis on place les tubes dans un bain marie à 95°C jusqu'à évaporation totale de l'alcool. Les échantillons sont refroidis puis rincés trois fois avec de l'eau distillé, à chaque fois on agite vigoureusement et on récupère le surnageant, les trois fractions réunis sont centrifugées 10 mn à 4000 rpm, puis le surnageant est récupéré et conservé à -20°C jusqu'à utilisation pour les dosages.

Les culots sont lavés trois fois puis repris dans de l'eau distillée. Ils sont portés au bain marie à 95°C pendant 30 mn de façon à extraire l'amidon sous forme d'empois.

3.2.2.2. Dosage du sodium, du potassium, du chlorure et du calcium hydrosolubles

Les cations Ca^{++}, Na^{+} et K^{+} et l'anion Cl^{-} ont été dosés tel que décrit dans le dosage des ions hydrosolubles des extraits des sols.

3.2.2.3. Dosage des métabolites

3.2.2.3.1. Dosage colorimétrique

3.2.2.3.1.1. Glucides solubles totaux (GST) et amidon

Les glucides solubles totaux et l'amidon sont quantifiés *via* la réaction colorée en milieu acide concentré (acide sulfurique à 70%) avec le mélange anthrone (0,092% p/v) et thiourée (0,092% p/v) (Roe, 1955).

Ce dosage est basé sur les réactions furfuraliques des oses : en milieu fortement acide et a chaud, les oses sont déshydratés en furfural. Le furfural et ses dérivés se condensent avec de

nombreuses substances, principalement des phénols et des amines cycliques, en donnant des produits colorés. Lorsque la coloration est stable, les réactions furfuraliques peuvent être adaptées à un dosage colorimétrique (Audigie *et al.* 1984).

Le dérivé furfuralique formé se condense avec l'anthrone et forme un chromogène bleu, l'intensité de la coloration est proportionnelle à la concentration en glucides dont le maximum d'absorption se situe à 625 nm (Roe, 1955).

L'étalonnage est réalisé avec du D-glucose, les valeurs obtenues sont donc exprimées en µmoles d'équivalent glucose.g^{-1} MF (Annexe 4.1).

3.2.2.3.1.2. Sucres réducteurs

La teneur des extraits en sucres réducteurs est déterminée par une méthode cuprimétrique basée sur la réduction d'une liqueur cupro-alcaline. En milieu alcalin et chaud, les oses et osides réducteurs présentent des propriétés réductrices vis-à-vis de l'ion cuivrique Cu^{2+}.

$$\begin{cases} 2Cu^{2+} + 2HO^{-} + 2e^{-} \longrightarrow Cu_2O + H_2O \\ \text{Sucres réducteurs} \longrightarrow \text{produits d'oxydation} + n\,e^{-} \end{cases}$$

La liqueur cupro-alcaline est un complexe cuivrique' sous forme d'une solution contenant du sulfate de cuivre, de la soude additionnée d'un complexant constitué de sel de seignette et de tartrate double de sodium et de potassium. La liqueur réagit avec les sucres réducteurs en milieu chaud produisant un précipité rouge brique. Le réactif molybdique est ajouté afin de remettre le précipité en solution. La lecture est effectuée à 700 nm

L'étalonnage est réalisé avec du D-glucose, les valeurs obtenues sont donc exprimées en µmoles d'équivalent glucose.g^{-1} MF (Audigie, 1984) (Annexe 4.2).

3.2.2.3.1.3. Saccharose

La quantité de saccharose est déterminée par l'équation suivante :

Saccharose = (sucres solubles totaux – sucres réducteurs) x 0.95

Où le facteur 0.95 est donné par l'équation :

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6$$

Saccharose + eau $\longrightarrow$ glucose + fructose

342g de saccharose produit 360 g de suces réducteurs, soit :

342 /360 = 0.95 (Dawson, 1963)

3.2.2.3.1.5. Proline

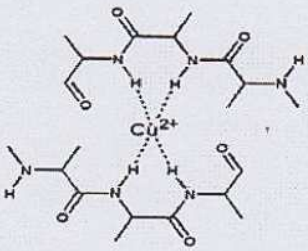
La teneur en proline libre est déterminée selon la méthode de Troll et Lindsey (1954) améliorée par Bates *et al,* (1973) puis par Magné et Larher (1992). Dans ce cas, la ninhydrine (hydrate de tricétohydrindène) (1 % p/v) dans 60% d'acide acétique glacial réagit spécifiquement en milieu acide et à chaud avec la proline pour former un chromogène rouge orangé constitué de deux molécules de ninhydrine liées par l'azote de la proline. Celui-ci est extrait par du toluène puis dosé au spectrophotomètre à 520 nm.

L'étalonnage est réalisé avec de la L-proline, les résultats sont exprimés en µmoles de proline.g^{-1} MF. (Annexe 4.3)

3.2.2.3.1.6. Protéines

La teneur de nos extraits en protéines solubles totales est déterminée par la méthode de Lowry *et al.* (1951). C'est une méthode colorimétrique permettant de doser les protéines natives et dénaturées. Elle est basée sur la réaction d'agent chromophore avec les liens peptidiques ou avec certains acides aminés des protéines. Le maximum d'absorption est situé à 750 nm dont l'intensité est directement proportionnelle à la concentration de la protéine.

Le principe de la méthode est basé sur la complication d'ions Cu^{2+} avec les atomes d'azote des liens peptidiques de la protéine dans des condition de pH alcalin. Le Cu^{2+} est ainsi réduit en Cu^{+}



$$Cu^{2+}/OH^{-} + \text{protéine} \longrightarrow \text{complexe } [Cu^{2+}\text{-protéine}]$$

$$Cu^{2+} + (\text{acides aminés polaires, Trp, Tyr})_{red} \longrightarrow Cu^{+} + (\text{acides aminés})_{ox}$$

Les ions Cu^{+} et les radicaux du Trp, Tyr et Cys réduisent le complexe acide phosphotungstique et l'acide phosphomolybdique (couleur jaune) contenus dans le réactif Folin-Ciocalteau ($Na_2MoO_4 + Na_2WO_4 + H_3PO_4$), produisant ainsi une couleur bleue

$$Cu^{+} + (F\text{-}C)_{ox} \longrightarrow Cu^{2+} + (F\text{-}C)_{red}$$

L'étalonnage est réalisé avec du sérum albumine bovin (BSA) et les résultats sont exprimés en $\mu g.g^{-1}MF$ (Lowry, *et al.*, 1951) (Annexe 4.4).

3.2.2.3.2. Chromatographie sur couche mince (CCM) des acides aminés

On procède à un dosage qualitatif de quelques acides aminés et dérivés par chromatographie d'adsorption sur couche mince afin de confirmer l'intervention de ces produits dans le processus de l'ajustement métabolique. La phase stationnaire, solide et polaire est constituée de gel de silice. La phase mobile est un mélange monophasique constitué de butanol/ acide acétique / eau distillée de rapport 1/1/2. Les témoins utilisés sont la proline, l'alanine et la glycine bétaïne 0.5%.

Les composés se séparent par migration différentielle ; chacun d'eux est suomis à une force de fixation qui est l'affinité pour la phase stationnaire et une force d'entraînement par la phase mobile. La distance de migration dépend du poids moléculaire et de la polarité des composés à séparer.

Les chromatogrammes sont révélés par un réactif alcoolique de ninhydrine 1% (Randerath, 1971).

Les composées sont déterminées en comparant leurs facteurs de rétention (R_f) avec ceux des témoins.

$$R_f = \frac{\text{Distance parcourue par le soluté}}{\text{Distance parcourue par le solvant}}$$

3.3. Analyses statistiques

Deux outils statistiques ont été utilisés lors de notre étude il s'agit de l'analyse en composantes principales (ACP) et classification ascendante hiérarchique (CAH)

3.3.1. Analyse en composantes principales (ACP)

Cette méthode est adoptée aux variables quantitatives, en projetant les individus et les variables sur le même graphe. C'est une méthode d'analyse multiparamétrique. Elle nous permet de mettre en évidence de manière plus fine, les variables les plus déterminantes des individus. Cette méthode passe par des étapes telles que :

- Présentation de la matrice de corrélation entre toutes les variables (annexe 3).
- Présentation du cercle de corrélation entre les variables.
- Présentation de la dispersion des individus entre les deux axes factoriels.
- Présentation superposée (Biplot) des individus et des variables sur le même graphe.

On interprète cette méthode comme suit :

- On définit le pourcentage de variance (inertie) des projections sur des points sur les axes factoriels choisis qui doit être grande.
- Deux variable proche sur le cercle de corrélation sont liée, et plus elles se situent prés du centre du graphique, moins elles sont discriminantes et inversement.
- Deux individus proches sur la représentation sont semblables vis-à-vis de certaines ou toutes les variables (Laâlame, 2004).

3.3.2. Classification ascendante hiérarchique (CAH)

La classification des objets résultant de regroupement par méthodes hiérarchique produit plusieurs partitions. Cette hiérarchie des partitions est représentée sous la forme d'une arborescence. Chaque branche de l'arbre symbolise l'agrégation binaire de deux objets (ou deux groupe d'objets) distribués selon une échelle de dissemblance. Les objets les plus semblables sont regroupés au bas de l'échelle et représentent les valeurs les plus fortes. Par contre, plus les groupements sont élevés dans l'échelle et de faible valeur, plus les objets (ou groupe d'objets) réunis présentent des caractéristiques divergentes. De telles représentations graphiques sont nommées «Dendrogramme».

Pour réaliser ces deux méthodes nous avons fait appel à l'outil informatique XLSTAT.

RESULTATS ET DISCUSSION

Partie III. Résultats et discussion

I. Caractéristiques physico-chimiques rhizosphères des plantes étudiées

1. Résultats

Le tableau 4 ci-dessous, regroupe les valeurs de pH et de la CE des extraits aqueux 1/5 des rhizosphères des plantes étudiées.

Tableau 4. pH et CE des rhizosphères des plantes étudiées.

Stations	Espèces	pH		CE (dS/m)	
		1ère récolte	2ème récolte	1ère récolte	2ème récolte
Exploitation avant l'irrigation	*Suaeda mollis*	7.64 ± 0.3	7.65 ± 0.16	6.51 ± 0.6	8.17 ± 0.06
	Phragmites communis	7.6 ± 0.62	7.84 ± 0.19	7.38 ± 1.05	8.51 ± 1.22
	Limonium delicatulum	7.69 ± 1.8	7.5 ± 0.24	7.37±1. 38	8.86 ± 0.8
Exploitation après l'irrigation	*Suaeda mollis*	7.44 ± 0.2	7.75 ± 0.81	2.66 ± 0.82	3.77 ± 1.13
	Phragmites communis	7.34 ± 0.39	7.68 ± 1.12	3.85 ± 0.4	4.75 ± 0.70
	Limonium delicatulum	7.62 ± 1.04	7.71 ± 0.5	4.41 ± 0.2	6.85 ± 1.66
Chott Ain El Beida	*Suaeda mollis*	7.72 ± 1.2	7.86 ± 0.03	8.32 ± 1.1	10.01 ± 0.56
	Phragmites communis	7.57 ± 1.3	7.62 ± 0.27	4.53 ± 0.6	5.27 ± 0.2
	Salicornia fructicosa	7.84 ± 0.12	7.9 ± 0.19	9.44 ± 0.78	11.75 ± 2.3

1.1. Potentiel Hydrogène (pH)

Le pH des rhizosphères des plantes étudiées est caractérisé de basique, variant entre 7.34 et 7.9 au niveau des deux stations et pendant les deux périodes de récolte (tableau 4).

Au niveau de l'exploitation où le pH est plus bas, on assiste à sa diminution après irrigation et son augmentation pendant la seconde période de récolte. Cette augmentation du pH en fonction des saisons est aussi constatée au niveau de la station chott Ain El Beida (tableau 4).

1.2. Conductivité électrique (CE)

La conductivité électrique des échantillons de sol décroît sous l'effet de l'irrigation à l'exploitation où sa valeur ne semble pas être affectée par les différentes espèces, contrairement au chott Ain El Beida où l'on assiste à une variation remarquable au voisinage de *Suaeda mollis*

(8.32 ds/m) et *Salicornia fructicosa* (9.44 ds/m) par rapport à *Phragmites comminus* (4.53 ds/m) (tableau 4).

Les échantillons de la seconde récolte montrent une augmentation de la CE et ce, au niveau des deux stations d'étude (tableau 4).

1.3. Statut ionique

Les sols des stations d'étude sont caractérisés par leur richesse en Na^+ et Cl^- et leur faibles teneurs en K^+ et Ca^{++} et ce, indépendamment de l'espèce au contact de laquelle ils sont prélevés et de la saison d'étude (Fig. 11).

Toutefois, la figure 11 laisse apparaître l'effet de la saison sur le statut ionique des rhizosphères. Pendant la seconde période de récolte effectuée au mois de juin (période estivale), une augmentation des teneurs en Na^+ et Cl^- est observée au niveau des deux stations sans variation notable de celles de K^+ et Ca^{++}. Une augmentation en Na^+ et Cl^- au voisinage de *Sueada mollis* dans les deux stations est notée, où l'on passe respectivement pour Na^+ et Cl^- de 0.072 à 0.086 et 0.095 à 0.12 méq/g de sol à l'exploitation et de 0.11 à 0.14 et de 0.13 à 0.17 méq/g de sol au niveau du chott. Au contact de *Salicornia fructicosa,* on enregistre également une augmentation de ces ions passant de 0.13 à 0.16 méq/g de sol pour le Na^+ et de 0.15 à 0.18 méq/g de sol pour le Cl^-. La rhizosphère de *Limonium delicatulum* témoigne aussi d'une élévation en ces deux éléments pendant la 2ème période où l'on enregistre des teneurs de 0.08 et 0.17 méq/g de sol au lieu de 0.055 et 0.11 méq/g de sol respectivement pour le Na^+ et le Cl^- (Fig.11C, C').

L'irrigation appliquée à l'exploitation provoque la diminution des teneurs des rhizosphères en Na^+ et Cl^-. En effet, les sols prélevés au contact de *Phragmites communis* montrent une diminution de leur contenu sodique et chlorique sous l'effet de l'irrigation indépendamment de la saison de l'échantillonnage. Les teneurs de K^+ et Ca^{++} sont très peu affectées (Fig. 11).

De manière générale, on peut constater que les rhizosphères les plus pourvues en Na^+ et en Cl^- sont celles de *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa* au niveau du chott. À l'opposé, les sols prélevés à l'exploitation notamment, après irrigation semblent moins pourvues en ces ions. Ces sols présentent des teneurs en K^+ et Ca^{++} relativement plus importantes que celles

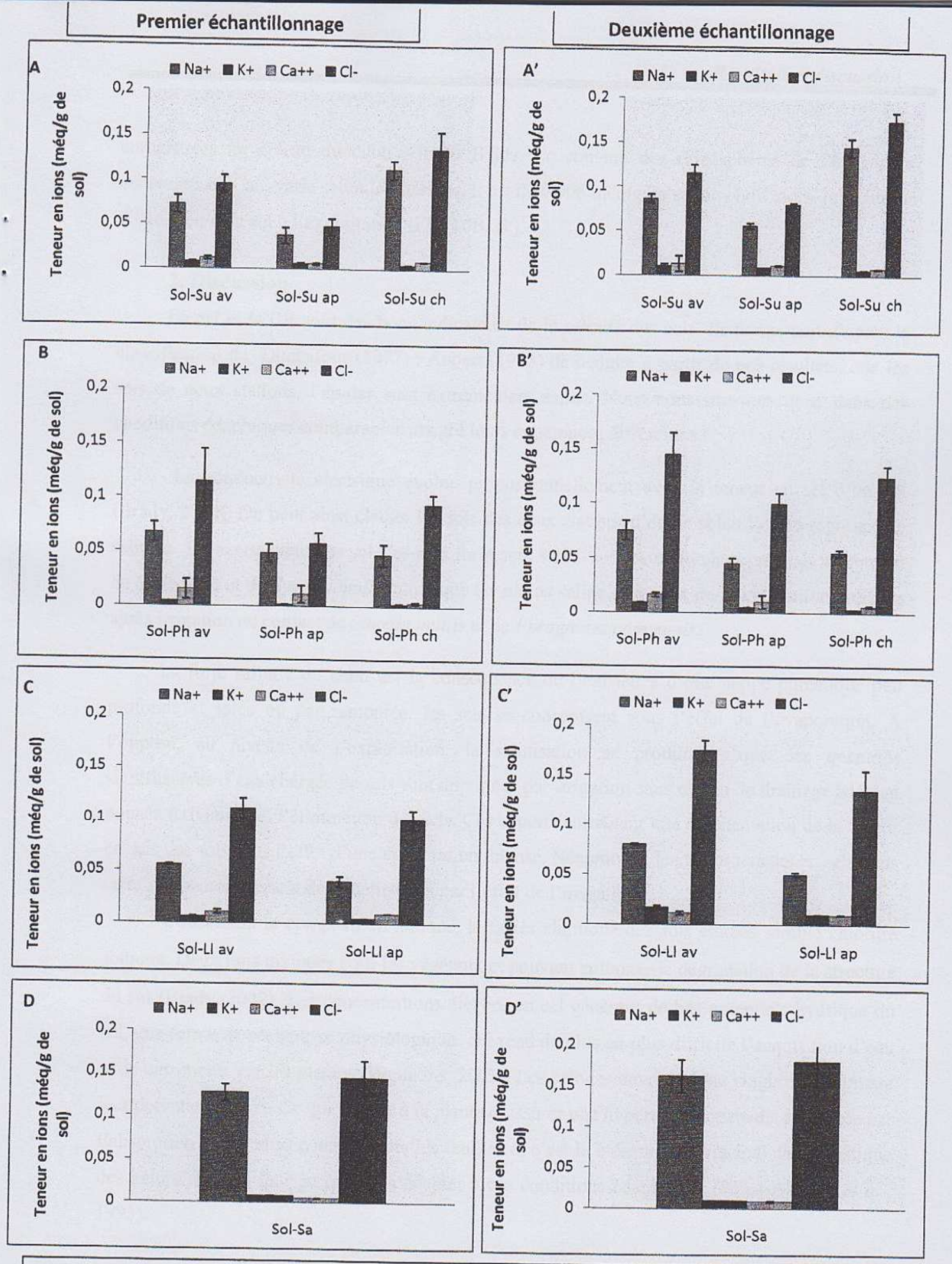


Figure 11 : Teneur en ions des rhizosphères des espèces étudiées dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium délicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : premier échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

enregistrées au niveau du chott Ain El Beida. Le contenu des rhizosphères de *Phragmites communis* en Ca^{++} varie selon les stations. Il est de 0.006 méq/g de sol au chott alors qu'il atteint 0.016 méq/g de sol à l'exploitation (Fig. 10B, B').

2. Discussion

Le pH et la CE sont des bons indicateurs de la salinité des sols. Ils permettent d'après la classification de Duchafour (1977) ; Aubert (1983) de déduire à partir de nos résultats, que les sols de deux stations d'études sont extrêmement salins. Nous nous trouvons donc dans des conditions édaphiques comparables malgré leurs apparences différentes.

La conductivité électrique évolue proportionnellement avec la teneur en sel d'un sol (Brady, 2002). On peut ainsi classer les sols des deux stations d'étude selon l'ordre régressif de salinité. Par conséquent, les sols les plus fortement salins sont ceux du chott prélevés au contact de *Salicornia* et de *Sueada mollis* alors que les moins salins sont ceux de l'exploitation prélevés après irrigation au contact de *Suaeda mollis* et de *Phragmites communis*.

La forte salinité du chott est la conséquence de l'existence d'une nappe phréatique peu profonde et salée où par remontée, les sels se concentrent sous l'effet de l'évaporation. A l'opposé, au niveau de l'exploitation, la salinisation se produit lorsque des quantités significatives d'eau chargée de sels sont apportées par irrigation sans réseau de drainage adéquat pour la lixiviation et l'élimination des sels. Ces apports entraînent une augmentation de la teneur en sels des sols sous l'effet d'une évaporation intense. Néanmoins, les fortes teneurs en sels dans cette station connaissent des fluctuations par l'effet de l'irrigation.

Concernant la composition ionique, le faciès chimique des sols étudiés semble chloruré sodique. Deux ions toxiques pour les végétaux et pouvant entrainer la dégradation de la structure du sol (Brady, 2002). Les concentrations élevées en sel génèrent de bas potentiels hydrique du sol, une forme de sécheresse physiologique, qui rend de plus en plus difficile l'acquisition d'eau et de nutriments par les plantes (Hophkins, 2003). Les cellules devront donc réagir en diminuant leur potentiel interne. Ce qui permet à la plante d'assurer une hypertonie constante, renforcée par l'absorption de sel et sa conduite vers les feuilles et c'est le mécanisme principal caractéristique des halophytes qui leur permet de s'adapter à ces conditions édaphiques (Pérez-Alfocea *et al.*, 1993).

II. Composition minérale et organique des plantes

1. Composition minérale

1.1. Statut hydrique

1.1.1. Résultats

Lors de la première récolte effectuée au mois de février, on constate que les feuilles basales de *Suaeda mollis* sont les plus riches en eau (85.63%) suivies des feuilles jeunes (84.86%) et des racines (44%) (Fig. 12A). Les valeurs les plus élevées sont enregistrées au niveau de l'exploitation où elles semblent même augmenter légèrement sous l'effet de l'irrigation (Fig. 12A).

Une diminution visible de la teneur en eau (TE) des feuilles jeunes et des racines est notée lors de la deuxième récolte. Les feuilles basales semblent moins touchées par cette diminution. L'irrigation pendant cette période permet de corriger le statut hydrique des feuilles jeunes et des racines (Fig. 12A').

Les figures 12B et 12B' font ressortir des teneurs en eau voisines au niveau des différents organes de *Phragmites communis* récolté à l'exploitation avec un léger avantage des racines sous l'effet de l'irrigation. La deuxième période de récolte est caractérisée par une chute de la teneur en eau de *Phragmites communis* dans les deux stations. Au niveau du chott, ce sont les racines de cette espèce qui présentent le statut hydrique le plus élevé surtout pendant la première récolte (Fig.12B).

Lors de la 1^{ier} période d'échantillonnage, les feuilles jeunes de *Limonium delicatulum* sont plus riches en eau (88.11%) que les feuilles basales et les racines. L'irrigation conduit à une amélioration du statut hydrique de ses feuilles jeunes (90.75 %) (Fig. 12C). Pour la 2ème récolte de cette même espèce, une diminution nette de la TE, de l'ordre de 20% pour les feuilles et 17% pour les racines est constatée (Fig.12C').

Salicornia fructicosa maintien un statut hydrique plus ou moins stable au niveau de feuilles pour les deux récoltes (Fig.12D). Les racines de cette espèce connaissent une diminution visible de leur TE lors de la deuxième récolte (Fig.12D').

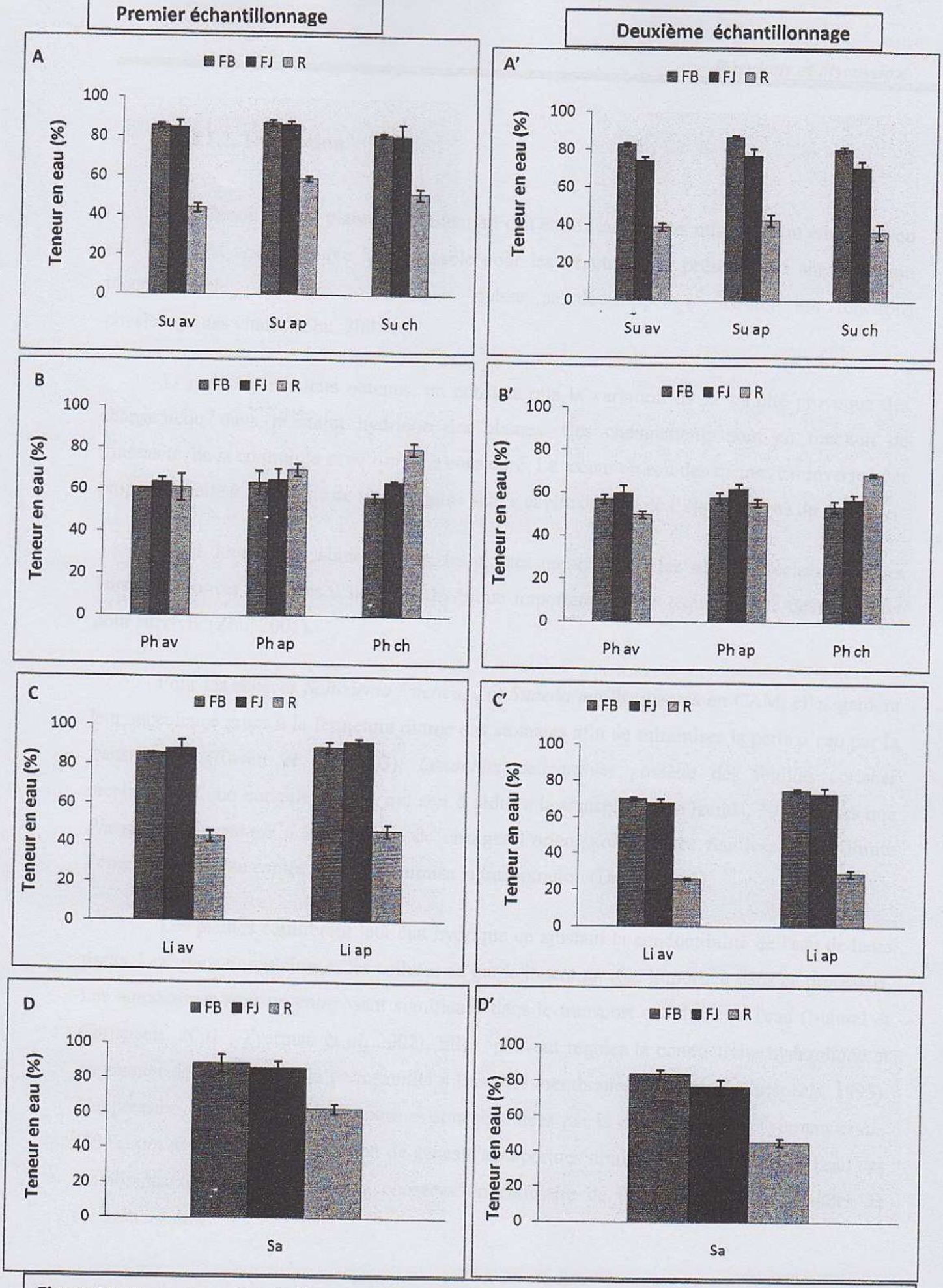


Figure 12 : Teneur des espèces étudiées en eau dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott. *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium élicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : première échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

1.1.2. Discussion

Les besoins de la plante se limitent à l'eau et aux substances minérales qu'elle puise du sol. L'eau est une ressource indispensable pour les végétaux. Sa présence est une condition incontournable pour que toute plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales (Zhu, 2001).

D'après les résultats obtenus, on constate que la variation de la salinité provoque des changements dans le statut hydrique des plantes. Ces changements sont en fonction de l'intensité de la contrainte et de l'organe considéré. La teneur en eau des racines est inversement proportionnelle à l'intensité de la contrainte saline et elle dépend de l'état hydrique du sol.

Ainsi, lors d'une salinité accrue, les plantes présentes sur les surfaces sèches ou salées vont se retrouver exposées à un stress hydrique important, contre lequelle elles devront lutter pour survivre (Zhu, 2001).

Pour les espèces *Salicornia fructicosa* et *Suaeda mollis,* plantes en CAM, elles gardent leur succulence grâce à la fermeture diurne des stomates afin de minimiser la perte d'eau par la transpiration (Raven *et al*, 2003), *Limonium delicatulum* possède des feuilles coriaces recouvertes d'une cuticule épaisse qui sert à réduire la transpiration (Ozenda, 1983), alors que *Phragmites communis* a le caractère de changer l'orientation des ses feuilles, ce qui limite l'énergie lumineuse captée et donc minimise la transpiration (Dajoz, 1982).

Les plantes équilibrent leur état hydrique en ajustant la conductibilité de l'eau de leurs tissus. Les tissus vasculaires et les cellules de garde jouent un rôle important dans ce processus. Les aquaporines sont un composant significatif dans le transport cellulaire de l'eau (Maurel et Chrispeels, 2001 ; Tyerman et *al*, 2002). Elles peuvent réguler la conductivité hydraulique et augmenter de 10 à 20 fois la perméabilité à l'eau des membranes (Maurel et Chrispeels, 1995). L'expression et l'activité des aquaporines sont modulées par la déshydratation. Tyerman *et al.*, (2002) ont montré que la répression de gènes d'aquaporines diminue la perméabilité à l'eau des membranes et peut conduire à la conservation cellulaire de l'eau pendant des périodes de contrainte saline.

Le mécanisme le plus commun aux halophytes pour assurer leurs besoins en eau est l'ajustement osmotique en augmentant leur pression osmotique par rapport à celle du sol par l'absorption de sels et leur transport vers les feuilles (Zhu, 2001).

1.2. Statut ionique

1.2.1. Résultats

Pour notre étude, les ions Na^+, K^+, Cl^- et Ca^{++} ont été dosés dans les extraits de feuilles et de racines.

Les teneurs en sodium des espèces étudiées varient d'un organe à l'autre (Fig. 13). Les feuilles basales en sont généralement les mieux pourvues. Le contenu sodique des espèces récoltées au niveau du chott est plus important que celui des plantes récoltées au niveau de l'exploitation (Fig. 13, Annexe 1).

La première récolte effectuée au niveau du chott laisse apparaître que *Phragmites communis* est l'espèce contenant le plus de Na^+, avec 0.72 méq/g MF au niveau des feuilles basales, 0.60 méq/g MF au niveau des feuilles jeunes et 0.17 méq/g MF au niveau des racines (Fig. 13B). *Suaeda mollis* est la moins pourvue en cet ion au niveau de ses feuilles basales (0.36 méq/g MF) et ses feuilles jeunes (0.28 méq/g MF) mais les racines de cette espèce (0.19 méq/g MF) sont plus riches en Na^+ que celles des autres espèces (Fig. 13A). *Salicornia fructicosa,* espèce spécifique du chott présente des teneurs en Na^+ intermédiaires. Avec 0.54 méq/g MF au niveau de ses feuilles basales, 0.40 méq/g MF au niveau des feuilles jeunes et 0.16 méq/g MF au niveau des racines (Fig. 13D).

Au niveau de l'exploitation, c'est *Suaeda mollis* qui présente les teneurs les plus élevées en Na^+, sachant que le contenu de ses feuilles basales est de 0.3 méq/g MF celui des feuilles jeunes est de 0.24 méq/g MF et les racines en contiennent 0.12 méq/g MF (Fig. 13A). *Phragmites communis* est l'espèce ayant les teneurs les moins élevées avec la particularité d'accumuler plus de Na^+ dans les racines (0.11 méq/g MF) que dans les feuilles basales (0.068 méq/g MF) et les feuilles jeunes (0.054 méq/g MF) (Fig. 13B). *Limonium delicatulum,* espèce spécifique de cette station contient des valeurs intermédiaires de Na^+. On note 0.18 méq/g MF au niveau des feuilles basales, 0.10 méq/g MF au niveau des feuilles jeunes et 0.14 méq/g MF au niveau des racines (Fig. 13C).

Le contenu des plantes étudiées en Cl^- est dans le cas de *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa* comparable à celui de Na^+ au niveau des feuilles et plus élevé au niveau des racines (Fig. 13 A, D). Il est plus élevé que celui de Na^+ au niveau des feuilles et des racines de *Phragmites communis* de l'exploitation (Fig. 13 B) et de *Limonium delicatulum* (Fig. 13 C), mais nettement moins important au niveau des feuilles et plus élevé au niveau des racines de *Phragmites communis* du chott (Fig. 13 B).

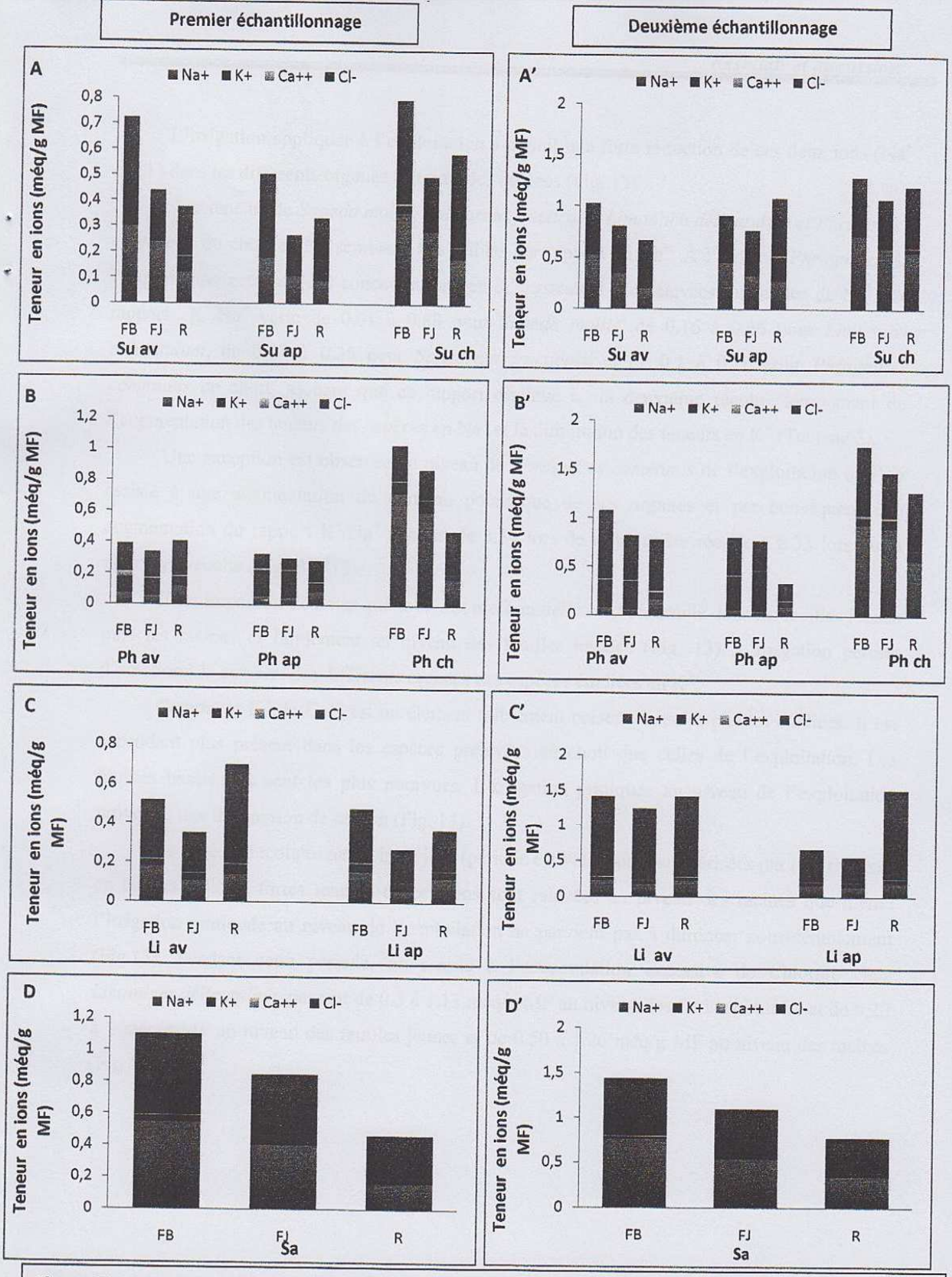


Figure 13 : Teneur des espèces en ions Na^+, K^+, Cl^- et Ca^{++} dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott. *Suaeda m.* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites c.* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium d.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia f.* : première échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

L'irrigation appliquée à l'exploitation a permit une forte réduction de ces deux ions (Na^+ et Cl^-) dans les différents organes de toutes les espèces (Fig. 13).

Les teneurs de *Suaeda mollis, Salicornia fructicosa, Limonium délicatulum et Phragmites communis* du chott en K^+ semblent très faibles par rapport au Na^+. À l'opposé, *Phragmites* de l'exploitation présente des concentrations en K^+ nettement plus élevées que celles de Na^+. Le rapport K^+/Na^+ varie de 0.01 à 0.88 pour *Suaeda mollis,* de 0.16 à 0.66 pour *Limonium delicatulum*, de 0.07 à 0.25 pour *Salicornia fructicosa* et de 0.1 à 0.16 pour *Phragmites communis* de chott, sachant que ce rapport diminue à la deuxième récolte, témoignant de l'augmentation des teneurs des espèces en Na^+ et la diminution des teneurs en K^+ (Tableau 5).

Une exception est observée au niveau de *Phragmites communis* de l'exploitation où l'on assiste à une augmentation du contenu potassique de ses organes et par conséquent une augmentation du rapport K^+/Na^+ passant de 3.34 lors de la première récolte à 8.33 lors de la deuxième récolte (Fig. B,B'13).

Il est important de noter que le K^+ est préférentiellement accumulé dans les feuilles jeunes puis les racines et faiblement au niveau des feuilles basales (Fig. 13). L'irrigation permet d'améliorer le contenu des différents organes des espèces étudiées en K^+.

Comme le K^+, le Ca^{++} est un élément faiblement présent dans les plantes étudiées. Il est cependant plus présent dans les espèces prélevées au chott que celles de l'exploitation. Les feuilles basales en sont les plus pourvues. L'irrigation pratiquée au niveau de l'exploitation provoque une diminution de cet ion (Fig. 13).

Les espèces récoltées au mois de juin (période estivale) sont caractérisées par leur richesse en Na^+ et Cl^-. De fortes teneurs de ces ions sont relevées au niveau des racines que même l'irrigation pratiquée au niveau de l'exploitation ne parvient pas à diminuer considérablement (Fig.13). Pendant cette période, on assiste à l'accumulation excessive de Chlorure chez *Limonium délicatulum*, passant de 0.3 à 1.13 méq/g MF au niveau des feuilles basales et de 0.20 à 1 méq/g MF au niveau des feuilles jeunes et de 0.50 à 1.26 méq/g MF au niveau des racines (Fig.13C, C').

Tableau 5 : Rapport K^+/Na^+ des espèces étudiées

Premier échantillonnage									
Espèce	*Suaeda mollis*			*Phragmites communis*			*Limonium délicatulum*		*Salicornia fructicosa*
Station	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**
	Avant irrigation	**Après irrigation**		**Avant irrigation**	**Après irrigation**		**Avant irrigation**	**Après irrigation**	
Feuilles basales	0.13	0.31	0.06	1.47	3.34	0.1	0.16	0.25	0.07
Feuilles jeunes	0.18	0.64	0.1	2	3.95	0.13	0.3	0.66	0.15
Racines	0.5	0.88	0.22	0.52	0.67	0.16	0.35	0.24	0.25
Deuxième échantillonnage									
Espèce	*Suaeda mollis*			*Phragmites communis*			*Limonium délicatulum*		*Salicornia fructicosa*
Station	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**	**Exploitation**		**Chott Ain El Beida**
	avant irrigation	**après irrigation**		**avant irrigation**	**après irrigation**		**avant irrigation**	**après irrigation**	
Feuilles basales	0.03	0.12	0.04	3.45	5.66	0.07	0.21	0.30	0.028
Feuilles jeunes	0.16	0.27	0.06	5	8.33	0.1	0.28	0.35	0.07
Racines	0.28	0.82	0.07	0.43	0.6	0.17	0.22	0.25	0.10

1.2.2. Discussion

En comparant l'évolution de la salinité (CE et composition ionique) des rhizosphères avec l'évolution de la composition ionique des plantes étudiées (entre la 1ère et la deuxième récolte incluant l'effet de l'irrigation) on constate une proportionnalité entre les deux paramètres.

Concernant les teneurs en eau de nos espèces, nos résultats concordent avec ceux de Tipirdamaz *et al.*, (2005) obtenus sur les mêmes genres. Des teneurs en ions comparables sont trouvées entre *Salicornia fructcosa* et *Salicornia prostrata,* entre *Sueada mollis* et *Sueada confusa et entre Limonium delicatulum* et *Limonium globuliferum* (Annexe 2).

La succulence (richesse en eau) de *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa* peut être considérée comme un mécanisme compensatoire pour réguler la concentration interne en sel par dilution (Poljakoff-Mayber, 1975). Leur richesse en éléments minéraux (Na^+ et Cl^-) surtout au niveau des feuilles basales, suggère que ces deux plantes représentent une compartimentation à l'échelle de la plante entière par l'exclusion des ions toxiques des feuilles jeunes et leur séquestration dans les feuilles âgées, constituant alors des organes sacrifiés (Khelil *et al.*, 2007). L'importance de cette compartimentation est liée au fait que la compartimentation cellulaire est limitée par le volume de la vacuole (Cheesman, 1988 ; Hasegawa *et al.*, 2000)

Le contenu sodique de *Phragmites communis* plus élevé au niveau du chott qu'au niveau de l'exploitation coïncide avec de plus fortes teneurs des tissus de cette espèce en K^+ au niveau de l'exploitation. Les teneurs en Na^+ de la rhizosphère de *Phragmites communis* du chott plus faibles que celle de l'exploitation suggère une forte absorption de cet ion au niveau du chott et le maintien de la sélectivité ionique (K^+/Na^+) au niveau de l'exploitation grâce à la présence importante de K^+ au niveau du sol. Les teneurs relativement élevées en Ca^{++} du sol de l'exploitation peuvent aussi expliquer la richesse de *Phragmites* de cette station en K^+. En effet, d'après Cramer et *al* (1987) et Niu et *al* (1995), le Calcium extérieur réduit les effets toxique des ions Na^+ et Cl^- en facilitant la sélectivité K^+/Na^+.

L'irrigation semble améliorer le mécanisme adaptatif de *Phragmites communis* vis-à-vis de la salinité en permettant le maintien d'un équilibre ionique favorable au niveau des feuilles et la séquestration des ions toxiques essentiellement au niveau des racines. Sous régime hydrique continue (chott Ain El Beida), cette espèce citée par Zahrane, (1995) se comporte comme halophyte **cumulative** sans mécanismes réglementaires. Sa teneur en sels augmente

constamment au cours d'une période de végétation jusqu'à une limite létale pour la plante. La propagation végétative de cette espèce permet de générer des jeunes pousses, lorsque les plus âgées arrivent à ne pas supporter le surplus en sel au sein de leurs tissus.

L'espèce *Limonium delicatulum* renferme des teneurs en Na^+ relativement modérées puisqu'elle développe un mécanisme autorégulateur, c'est **l'excrétion** des ions toxiques à travers des glandes et des vésicules, situées sur la tige et les feuilles. Les plantes qui suivent ce mécanisme évoluent tardivement en gagnant un bord sur les glycophytes (Zid et Grigon, 1991). Une grande teneur en Cl^- est accumulé chez cette espèce, et surtout pendant la deuxième récolte. Selon Walker et Dougla, (1983) ; Hasegawa *et al.*, (2000) les fortes teneurs en Cl^- semblent être en relation avec la sensibilité des espèces au sel. Ce sont les espèces les plus sensibles qui laissent envahir leurs organes par le Cl^-. Ceci permet de comprendre la présence exclusive de cette espèce au niveau de l'exploitation et son absence au chott.

L'augmentation du contenu sodique des tissus végétaux est accompagnée d'un appauvrissement de ces derniers en K^+. En effet, lorsque le Na^+ est présent en excès dans le milieu, il limite l'absorption de K^+ et sa translocation vers les parties aériennes. De plus, il peut se substituer à cet ion (Murata *et al.*, 1994). Les canaux transporteurs de K^+ seraient également perméables au Na^+ et ceci d'autant plus que la concentration du second excède celle du premier (Murata *et al.*, 1994 ; Ashraf et Ali, 2008). La réduction de la croissance provoquée par NaCl peut donc résulter, au moins en partie, d'une carence induite en K^+, sachant que cet ion est requis au niveau cytosolique à concentration élevée où il participe à la régulation osmotique et à l'environnement ionique nécessaire à l'activité des ribosomes lors de la synthèse protéique et stimule l'activité de certaines enzymes (Murata *et al.*, 1994 ; Allakhverdiev *et al.*, 2000).

L'exigence de la cellule en K^+ peut être satisfaite grâce à des traits adaptatifs différents. Cela pourrait être révélé par les valeurs du ratio moléculaire interne K^+/Na^+. Ce ratio est supposé représenter la sélectivité d'une espèce donnée pour le K^+ sur le Na^+. Il est en relation avec les conditions du milieu extérieur. Par exemple, l'existence des ions Ca^{++} en concentrations élevées dans le sol augmente les valeurs de ce ratio (Tipirdamaz *et al.*, 2005 ; Ashraf et Ali, 2008).

Lors d'un stress salin, le dysfonctionnement cellulaire est essentiellement dû à la toxicité ionique croissante. Celle-ci est générée à la fois par l'augmentation des concentrations des solutés non compatibles (Na^+ et Cl^-) dans le cytoplasme à cause de la perte d'eau et de l'absorption des ions en excès du milieu extérieur en provoquant la

Limonium délicatulum montre une diminution en sucre réducteurs dans tous les organes, alors que le saccharose diminue dans les feuilles et augment dans les racines. L'irrigation provoque l'augmentation des sucres réducteurs dans tous les organes, un abaissement du contenu des racines en saccharose et son augmentation au niveau des feuilles (Fig. 15, C').

2.1.2.2. Discussion

L'augmentation de la teneur en sucres réducteurs avec l'augmentation de la charge en ions des espèces étudiées s'explique soit une limitation de leur utilisation suite à la réduction de la croissance, soit à une force d'appel importante pour le saccharose et son hydrolyse ultérieur par des enzymes présentes dans ces organes ((Munns, 1993).

L'augmentation des sucres réducteurs survenue après irrigation conduisant à une réhydratation du sol et la diminution de son taux de sel est selon Eastman et Camm, (1995) due à la reprise de l'activité photosynthétique normale par l'ouverture des stomates, et éventuellement l'augmentation de la conductance du mesophylle (parenchyme chlorophyllien) provoquée par la reprise de la turgescence et des signaux racinaires (ex : ABA).

L'accumulation du saccharose chez les espèces étudiées lors d'une salinité élevée surtout à la deuxième récolte et notamment les espèces du chott pourrait être considérée comme le résultat soit de l'inhibition de son oxydation en relation avec la réduction de la croissance soit de son utilisation directement pour l'ajustement osmotique (Greenway et Munns, 1980).

L'augmentation de la teneur en saccharose est proportionnelle à celle de l'activité de saccharose phosphate synthase (SPS), enzyme clé de la synthèse de ce diholoside dont l'activité est modulée par phosphorylation. La stimulation de l'hexokinase par le sel suggère sa contribution indirecte à l'activation de la SPS *via* la synthèse des hexoses phosphate requis pour la synthèse du saccharose (Gao *et al,* 1998). La concentration du saccharose joue un rôle central dans la régulation du métabolisme glucidique (Winter et Huber, 2000). La saccharose phosphate synthase peut être utilisée comme indicateur de la force de la source (stit, 1990).

L'hydrolyse du saccharose dans les organes puits est à mettre en relation avec la capacité de ces organes à importer les photoassimilats et le niveau d'activité de la saccharose synthase et celui des invertases peuvent être utilisées comme indicateur biochimique de la force des puits (Baliberie *et al.*, 2000). Le NaCl provoque la diminution de l'activité de l'invertase acide et une

accumulation du saccharose. Le rôle clé de l'héxokinase dans le cycle des pentoses pourrait faire de cette enzyme un bon indicateur du métabolisme carboné non photosynthétique en situation de contrainte saline (Baliberie *et al.*, 2000).

2.1.3. Contenu en amidon

2.1.3.1. Résultats

Pendant la première période d'échantillonnage, les racines de *Suaeda mollis* et *Limonium delicatulum* se distingues par les concentrations les plus élevées en amidon. (Fig. 16A).

Pour *Suaeda mollis* on remarque les fortes teneurs en ce polyoside au niveau du chott avec 7.60, 6.75 et 16 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF respectivement pour les feuilles basales, les feuilles jeunes et les racines, l'irrigation pratiquée au niveau de l'exploitation affecte négativement les teneures en amidon des différents organes (Fig. 16A).

Chez *Limonium delicatulum*, l'irrigation a pour conséquence d'augmenter les teneures des différents organes en ce polyoside passant de 6.3 à 9.15 µmoles éq. glucose.g^{-} MF au niveau des feuilles basales et de 5.5 à 6.75 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF dans les feuilles jeunes et de 7.45 à 9.9 µmoles éq. Glucose.g^{-1} MF au niveau des racines (Fig. 16C).

A l'opposé, chez *Phragmites*, ce sont les feuilles qui accumulent la grande partie d'amidon. *Phragmites* du chott s'avère plus pauvre en ce polyoside. Les teneurs les plus élevées sont enregistrées au niveau de l'exploitation notamment après irrigation où l'on passe de 7.2 à 9.9 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau des feuilles basales, de 6.45 à 8.1 µmoles éq. glucose.g^{-} MF au niveau des feuilles jeunes et de 2.7 à 5.1 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau des racines (Fig. 16B).

Les feuilles et les racines *Salicornia fructicosa* de la 1ère récolte présentent des teneurs comparables en amidon (Fig. 16D).

On note une accumulation préférentielle de l'amidon au niveau des feuilles basales chez toutes les espèces à l'exception de *Salicornia fructicosa* qui présentent les fortes teneurs au niveau des feuilles jeunes (Fig. 16).

Le changement de saison s'accompagne d'une augmentation considérable d'amidon, chez toutes les espèces. L'intensité de cette augmentation varie d'une espèce à l'autre, elle est très visible chez les racines de *Suaeda mollis* passant de 16 à 52.81 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau du chott et de 10.4 à 40.95 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau de l'exploitation (Fig. 16A').

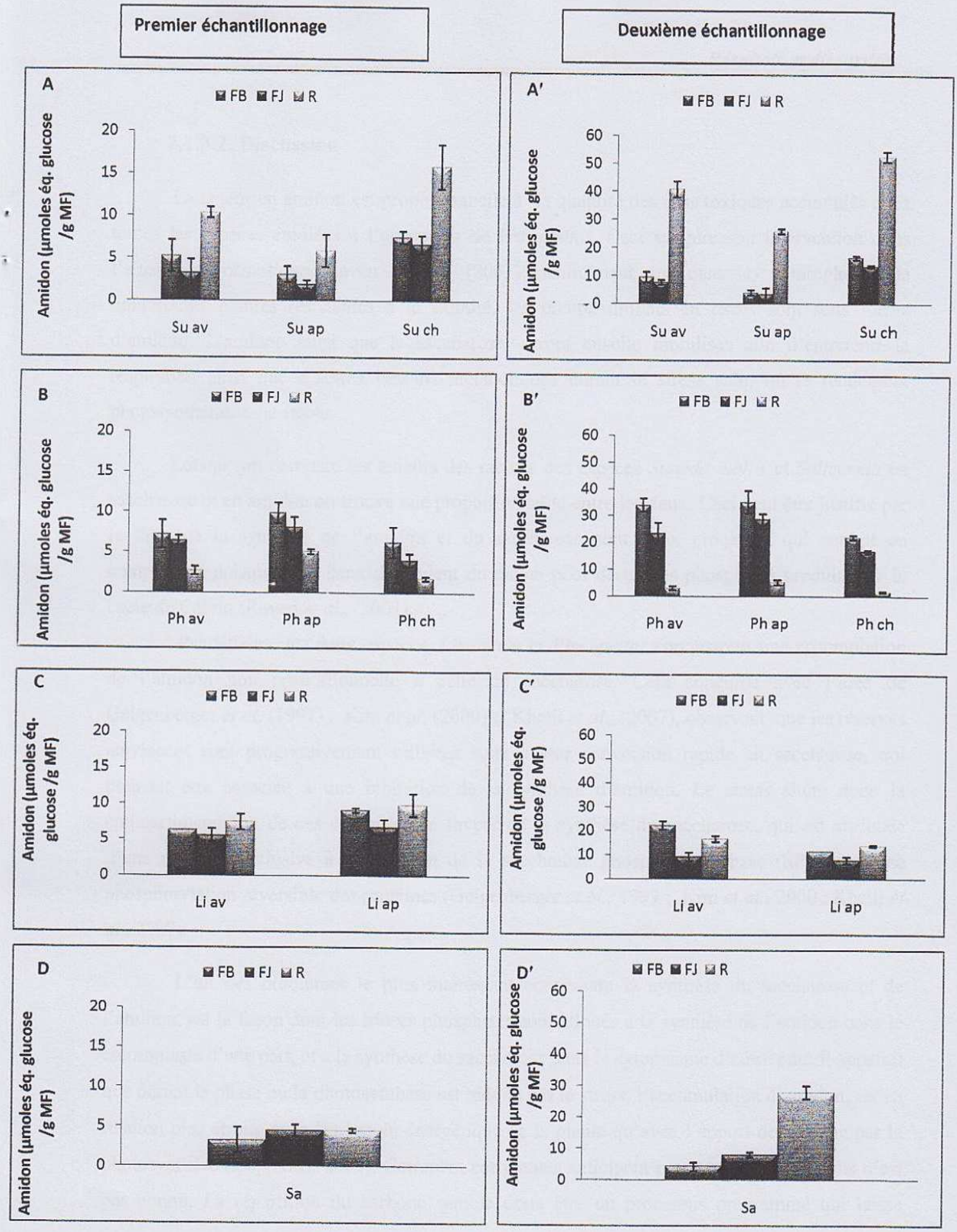


Figure 16 : Teneur des espèces en amidon dans les différentes stations : Exploitation avant l'irrigation, exploitation après l'irrigation et chott. *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium délicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : premier échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

2.1.3.2. Discussion

La teneur en amidon est proportionnelle à la quantité des ions toxiques accumulés chez toutes les espèces étudiées à l'exception de *Phragmites*. Ceci suggère son intervention dans l'ajustement osmotique. Raven *et al.,* (2003) mentionnent que dans les chloroplastes de nombreuses plantes résistantes à la salinité, les photoassimilats en excès sont sous forme d'amidon. L'amidon ainsi que le saccharose, seront ensuite mobilisés afin d'entretenir la respiration ainsi que d'autres besoins métaboliques durant le stress salin où le rendement photosynthétique est faible.

Lorsqu' on compare les teneurs des racines des espèces *Suaeda mollis* et *Salicornia* en saccharose et en amidon on trouve une proportionnalité entre les deux. Ceci peut être justifié par le fait que la synthèse de l'amidon et du saccharose sont deux processus qui entrent en compétition puisque tous deux dépendent du même pool de trioses phosphates produits par le cycle de Calvin (Raven *et al.,* 2003).

Par ailleurs, les deux espèces, *Limonium* et *Phragmites* enregistrent une accumulation de l'amidon non proportionnelle à celle du saccharose. Cela concorde avec l'idée de Geigenberger *et al,* (1997) ; Kim *et al*, (2000) et Khelil *et al*., (2007), observant que les réserves amylacées sont progressivement utilisées suite à leur conversion rapide en saccharose, qui pourrait être associée à une inhibition de la synthèse d'amidon. Le stress altère donc la compartimentation de ces composés en faveur de la synthèse du saccharose, qui est attribuée d'une manière exclusive à l'activation de la saccharose phosphate synthase (SPS), par une phosphorylation réversible des protéines (Geigenberger *et al.,* 1997 ; Kim *et al.*, 2000 ; Khelil *et al.*, 2007).

L'un des problèmes le plus intéressant concernant la synthèse du saccharose et de l'amidon, est la façon dont les trioses phosphates sont alloués à la synthèse de l'amidon dans le chloroplaste d'une part, et à la synthèse du saccharose dans le cytoplasme d'autre part. Il apparaît que durant la phase où la photosynthèse est réduite par le stress, l'accumulation d'amidon, est en relation plus étroite avec les besoin énergétique de la plante qu'avec l'apport de carbone par la photosynthèse (Hophkins, 2003). Comment ces plantes anticipent précisément ces besoins n'est pas connu, La répartition du carbone semble donc être un processus programmé qui laisse

supposer l'existence de certains contrôles qui dépassent de simples relations source/puits (Hophkins, 2003).

L'un des effets majeurs d'une salinité élevée, c'est qu'elle affecte le métabolisme des hydrates de carbone ; avec une accumulation des sucres et un bon nombre d'autres composés organiques. Les changements dans le contenu des carbohydrates sont particulièrement importants vus leur relation direct avec plusieurs processus physiologiques tells que la photosynthèse, la translocation et la respiration qui sont également affectées par la contrainte saline (Ildiko et Galiba, 1995 ; Bezzala, 2005).

2.2. Evaluation du contenu prolinique des plantes

2.2.1. Résultats

Limonium delicatulum et *Suaeda mollis* de la première récolte accumulent plus de proline dans leurs racines que dans leurs feuilles. Cet acide aminé est plus accumulé au niveau des feuilles de *Phragmites comminus*. Les feuilles jeunes accumulent plus de proline que les feuilles basales chez ces trois espèces (Fig. 17).

On remarque pour les espèces communes au chott et à l'exploitation (*Suaeda mollis* et *Phragmites comminus)* que les fortes teneurs en proline sont au niveau du chott avec pour *Suaeda mollis* 0.74, 1.13 et 2.25 $\mu moles.g^{-1}$ MF respectivement pour les feuilles basales, les feuilles jeunes et les racines à l'exploitation et 1.83, 2.19 et 3.52 $\mu moles.g^{-1}$ MF au chott (Fig. 17 A, B). Pendant cette période, aucune trace de proline n'a été détectée chez *Salicornia fructicosa.*

L'irrigation pratiquée à l'exploitation a pour conséquence d'abaisser le contenu prolinique des organes des différentes espèces (Fig. 17).

Les échantillons de *Suaeda mollis* et *Phragmites comminus* récoltés au mois de juin montrent une augmentation des concentrations en proline dans les deux sites expérimentaux mais plus visiblement au niveau du chott et au niveau de tous les organes. Dont on passe pour *Suaeda mollis* de 1.83 à 1.88 $\mu moles.g^{-}$ MF au niveau des feuilles basales, de 2.19 à 6.28 $\mu moles.g^{-1}$ MF au niveau des feuilles jeunes et de 3.52 à 10 $\mu moles.g^{-1}$ MF au niveau des racines (Fig. 17 A, A').

Chez *Limonium delicatulum* au cours de la période estivale on assiste à une diminution visible de la teneur en proline des différents organes notamment au niveau des racines où l'on passe de 6.59 à 0.8 $\mu moles.g^{-1}$ MF. L'irrigation permet une légère augmentation du contenu prolinique des racines et des feuilles (Fig. 17C'). Cette récolte montre également une faible augmentation de la teneur en cet acide aminé par rapport à la récolte hivernale chez *Salicornia fructicosa* (Fig. 17D').

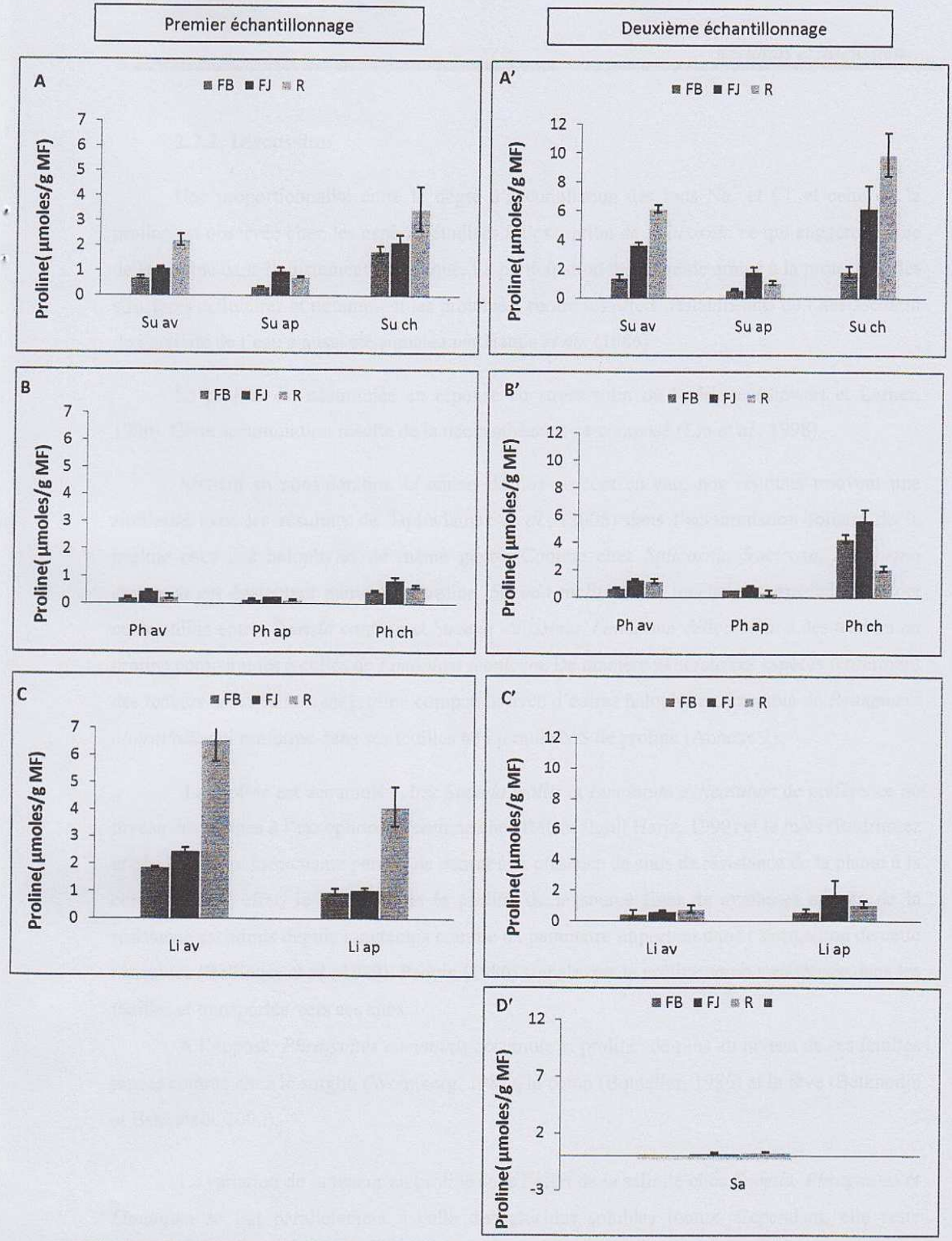


Figure 17 : Teneur des espèces étudiées en proline dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium élicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : deuxième échantillonnage (D').

2.2.2. Discussion

Une proportionnalité entre le degré d'accumulation des ions Na^+ et Cl^- et celui de la proline est observée chez les espèces étudiées à l'exception de *Salicornia* ce qui suggère le rôle de la proline dans l'ajustement osmotique. La participation de cet acide aminé à la protection des structures cellulaires et notamment les protéines, contre les effets déstabilisants de l'abaissement de l'activité de l'eau à aussi été signalée par Handa *et al.*, (1986).

La proline est accumulée en réponse au stress salin ou hydrique (Stewart et Larher, 1980). Cette accumulation résulte de la néosynthèse de ce composé (Liu *et al.*, 1998).

Mettant en considération la teneur de nos espèces en eau, nos résultats trouvent une similarité avec les résultats de Tipiradamaz *et al.*, (2005) dans l'accumulation foliaire de la proline chez des halophytes de même genre. Comme chez *Salicornia fructcosa, Salicornia europaea* est également pauvre en proline. *Sueada mollis* à des teneurs intermédiaires en cet acide aminé entre *Suaeda confusa* et *Suaeda altissima*. *Limonium délicatulum* a des teneurs en proline comparables à celles de *Limonium iconicum*. De manière générale ces espèces renferment des teneurs assez faibles en proline comparant avec d'autres halophytes, exemple de *Reaumuria alternifolia* qui renferme dans ses feuilles **636** µ mole/MS de proline (Annexe 2).

La proline est accumulée chez *Suaeda mollis* et *Limonium délicatulum* de préférence au niveau des racines à l'exception de comme chez Retam (Ighil Hariz, 1990) et le maïs (Rodriguez *et al.*, 1997). Ce mécanisme permet de penser à la présence de sites de résistance de la plante à la contrainte. En effet, le transport de la proline de la source (lieu de synthèse) au site de la résistance est admis depuis longtemps comme un paramètre important dans l'acquisition de cette résistance (Bellinger *et al.*, 1989). Paquin (1986) signale que la proline serait synthétisée dans les feuilles et transportée vers ces sites.

A l'opposé, *Phragmites communis* accumule la proline de plus au niveau de ses feuilles jeunes comme chez le sorgho (Weimberg, 1987), le coton (Boutelier, 1986) et la fève (Belkhodja et Benkablia, 2000),

La variation de la teneur en proline sous l'effet de la salinité chez *Suaeda, Phragmites* et *Limonium* se fait parallèlement à celle des glucides solubles totaux. Cependant, elle reste relativement faible par rapport à celle des sucres solubles. Ces variations des concentrations

observées restent cependant cohérentes avec l'hypothèse selon laquelle les glucides non structuraux dont l'action stimulante sur la réponse prolinique est un fait bien établi, pourraient fournir les précurseurs carbonés et/ ou l'énergie chimique nécessaire à la biosynthèse accrue de la proline (Stewart et Larher, 1980).

La chute de la teneur en cet acide aminé, lorsque la salinité diminue après irrigation est corrélée à la mobilisation des sucres et à la reprise de la croissance (Trotel *et al.*, 1996). Cette diminution peut être expliquée également par la réduction de l'activité la pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS) et l'augmentation de l'activité catabolique de cet acide aminé. Verbruggen *et al.*, (1996) décrivent une telle situation lors du passage de conditions hyperosmotiques à des conditions hypo-osmotiques. Trotel-Aziz (2000) de son coté, mentionne que la mobilisation de la proline lors d'une phase de restauration de l'alimentation hydrique est corrélée à l'abaissement de la teneur en acide abscissique et à la stimulation de l'activité photosynthétique.

Comme pour les glucides solubles totaux, *Limonium* montre une réduction de sa teneur en proline au cours de la deuxième récolte par rapport à la première. Ceci confirme la perturbation métabolique de cette espèce par de fortes concentrations en ions toxiques, et suggère l'existence d'une relation entre le métabolisme glucidique et prolinique pendant le stress.

L'absence de la proline chez *Salicornia* de la première récolte malgré sa grande résistance au sel est interprété selon Tal *et al*, (1979) par le fait que la proline ne joue pas un rôle essentiel dans la résistance au sel chez certaines espèces et que des petites quantités accumulées représente un signe de stress.

Biochimiquement parlant, la synthèse de la proline est étroitement liée au métabolisme des sucres. Au court du stress, la respiration est réduite, provoquant l'accumulation des sucres par l'arrêt de leur oxydation ainsi l'accumulation des intermédiaires de cycle de Krebs parmi eux l'α-cétoglutarate qui soumit à une transamination donne le glutamate, précurseur de la proline (Gerhard, 1993).

On estime que cette hypothèse n'est pas valable pour toutes les espèces. Car *Salicornia* qui renferme la plus grande teneur en glucides solubles au niveau des racines, n'en accumule que des traces en proline.

L'accumulation de la proline est l'une des manifestations les plus remarquables du stress salin. Cet acide aminé est accumulé en faibles quantités par rapport aux glucides solubles totaux. Cependant, il existe une variabilité génétique inter espèces pour le potentiel d'accumulation de la proline. Ce potentiel ne dépend pas du niveau de la résistance à la salinité. Comme on a constaté que la dépendance entre l'accumulation de la proline et les glucides solubles totaux n'est pas un paramètre caractéristique de toutes les espèces.

2.3. Caractérisation qualitative de quelques acides aminés

2.3.1. Résultats

Les chromatogrammes de la figure 19 présentent pour les témoins une tache marron orangé à Rf = 0.17 pour la glycine bétaïne, une tache violète à Rf = 0.24 pour l'alanine et une tache jaunâtre à Rf = 0.21 pour la proline (Fig. 18C).

La comparaison des facteurs de rétention (Rf) des témoins avec ceux des extraits des plantes laisse apparaitre la présence de la glycine bétaïne à Rf = 0.16 au niveau des feuilles basales et des feuilles jeunes de *Suaeda mollis* (Fig. 18A), au niveau des racines de *Limonium delicatulum* (Fig. 18C) et au niveau de tous les organes de *Salicornia fructicosa* qui donnent des taches de coloration plus intense (Fig. 18C).

La proline à Rf = 0.20, comme révèle les chromatogrammes est présente chez toutes les espèces étudiées à l'exception de *Salicornia fructicosa* (Fig. 18).

L'alanine n'a été détectée qu'au niveau des feuilles de *Phragmites communis* et de *Limonium delicatulum* (Fig. 18 B, C).

2.3.2. Discussion

La richesse de *Salicornia fructicosa* en glycine bétaïne a aussi été signalée par Tipirdamaz *et al* (2005), ce qui suggère l'intervention de cet acide aminé dans la résistance de cette espèce à la salinité au lieu de la proline quasiment absente au niveau des tissus foliaires et racinaires.

Les résultats de la CCM confirment ceux des analyses qualitatives révélant la présence de la proline chez toutes les espèces étudiées à l'exception de *Salicornia fructicosa* qui ne renferme que des traces non détectées par la CCM.

La glycine bétaïne et la proline, sont connus pour jouer un rôle au cours de l'ajustement osmotique. Leur rôle principal est probablement d'isoler des cellules des plantes contre le stress salin en préservant l'équilibre osmotique, en stabilisant la structure des protéines principales telles que la Rubisco, en protégeant l'appareil photosynthétique et en fonctionnant comme extracteurs de radicaux d'oxygène. La glycine bétaïne, est utilisée dans l'ajustement métabolique dans les cas les plus cruciaux (grande charge de la vacuole en sel) (Kent *et al.*, 1990 ; Papageorgiou et Murata, 1995)

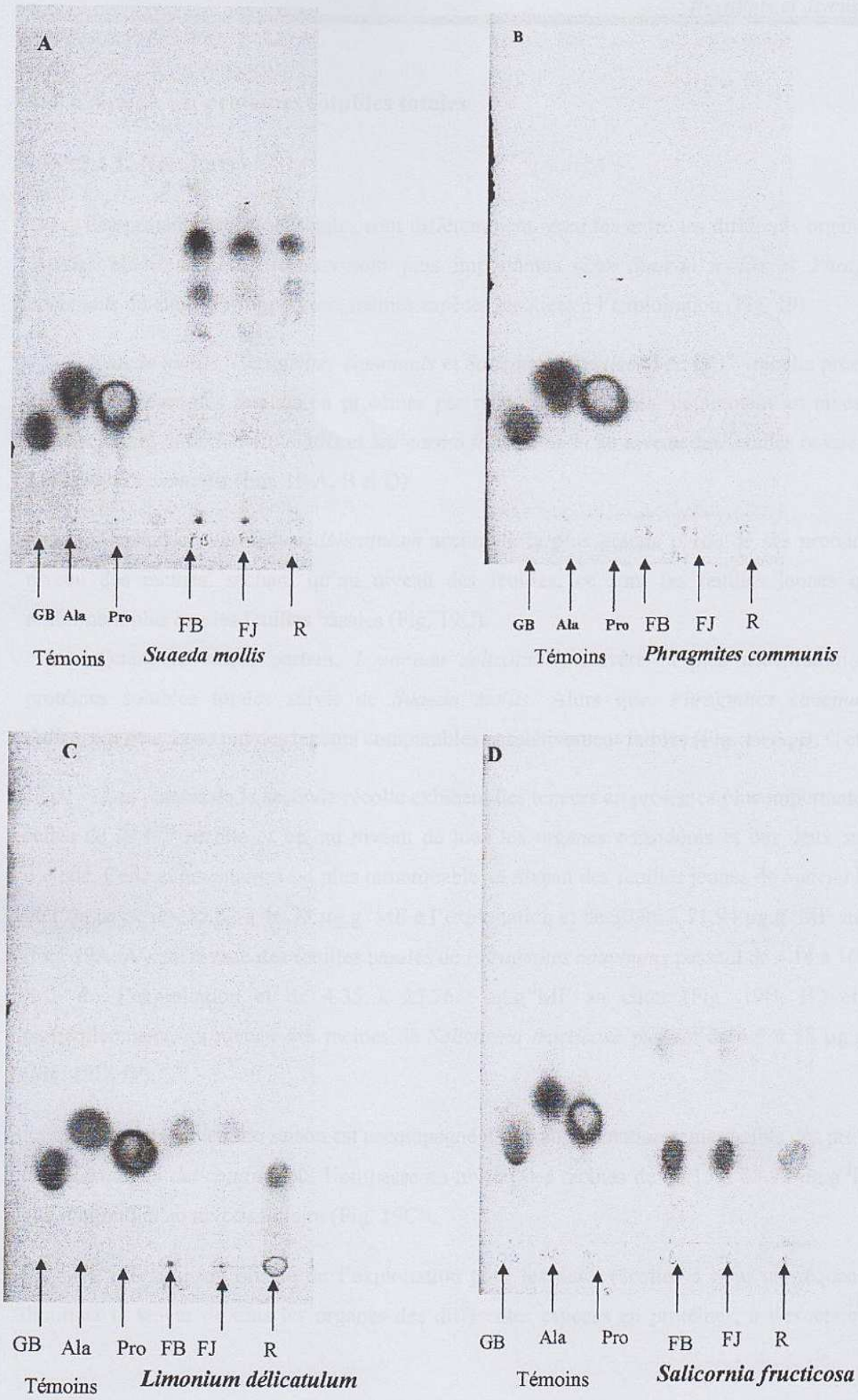


Figure 18 : Chromatographie sur couche mince des acides aminés : proline, alanine et glycine bétaïne des espèces étudiées

2.4. Contenu en protéines solubles totales

2.4.1. Résultats

Les protéines solubles totales sont différemment réparties entre les différents organes des espèces étudiées. Leurs teneurs sont plus importantes chez *Suaeda mollis* et *Phragmites communis* du chott par rapport aux mêmes espèces récoltées à l'exploitation (Fig. 19).

Suaeda mollis, Phragmites communis et *Salicornia fructicosa* de la 1ère récolte présentent de fortes teneurs des feuilles en protéines par rapport aux racines, notamment au niveau des feuilles jeunes pour *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa,* et au niveau des feuilles basales pour *Phragmites communis* (Fig. 19 A, B et D).

Cependant, *Limonium délicatulum* accumule la plus grande partie de ses protéines au niveau des racines, sachant qu'au niveau des feuilles, ce sont les feuilles jeunes qui en renferment plus que les feuilles basales (Fig. 19C).

Quantitativement parlant, *Limonium delicatulum* s'avère la plus accumulatrice des protéines solubles totales suivie de *Suaeda mollis*. Alors que, *Phragmites communis* et *Salicornia fructicosa* ont des teneurs comparables et relativement faibles (Fig. 19 A, B, C et D).

Les plantes de la seconde récolte exhibent des teneurs en protéines plus importantes que celles de la 1ière récolte et ce, au niveau de tous les organes considérés et des deux stations d'étude. Cette augmentation est plus remarquable au niveau des feuilles jeunes de *Suaeda mollis* où l'on passe de 15.82 à 46.73 $\mu g.g^{-1}$MF à l'exploitation et de 30.96 à 71.94 $\mu g.g^{-1}$MF au chott (Fig. 19A, A′), au niveau des feuilles basales de *Phragmites communis* passant de 4.14 à 16 $\mu g.g^{-1}$MF à l'exploitation et de 4.35 à 25.76 $\mu g.g^{-1}$MF au chott (Fig. 19B, B′) et plus particulièrement, au niveau des racines de *Salicornia fructicosa* passant de 4.5 à 28 $\mu g.g^{-1}$MF (Fig. 19D, D′).

Le changement de saison est accompagné d'une augmentation remarquable des protéines chez *Limonium delicatulum* où l'on passe au niveau des racines de 36.15 à 68.97 $\mu g.g^{-1}$MF et une diminution au niveau foliaire (Fig. 19C′).

L'irrigation au niveau de l'exploitation pour les deux récoltes a pour conséquence de diminuer la teneur de tous les organes des différentes espèces en protéines, à l'exception de

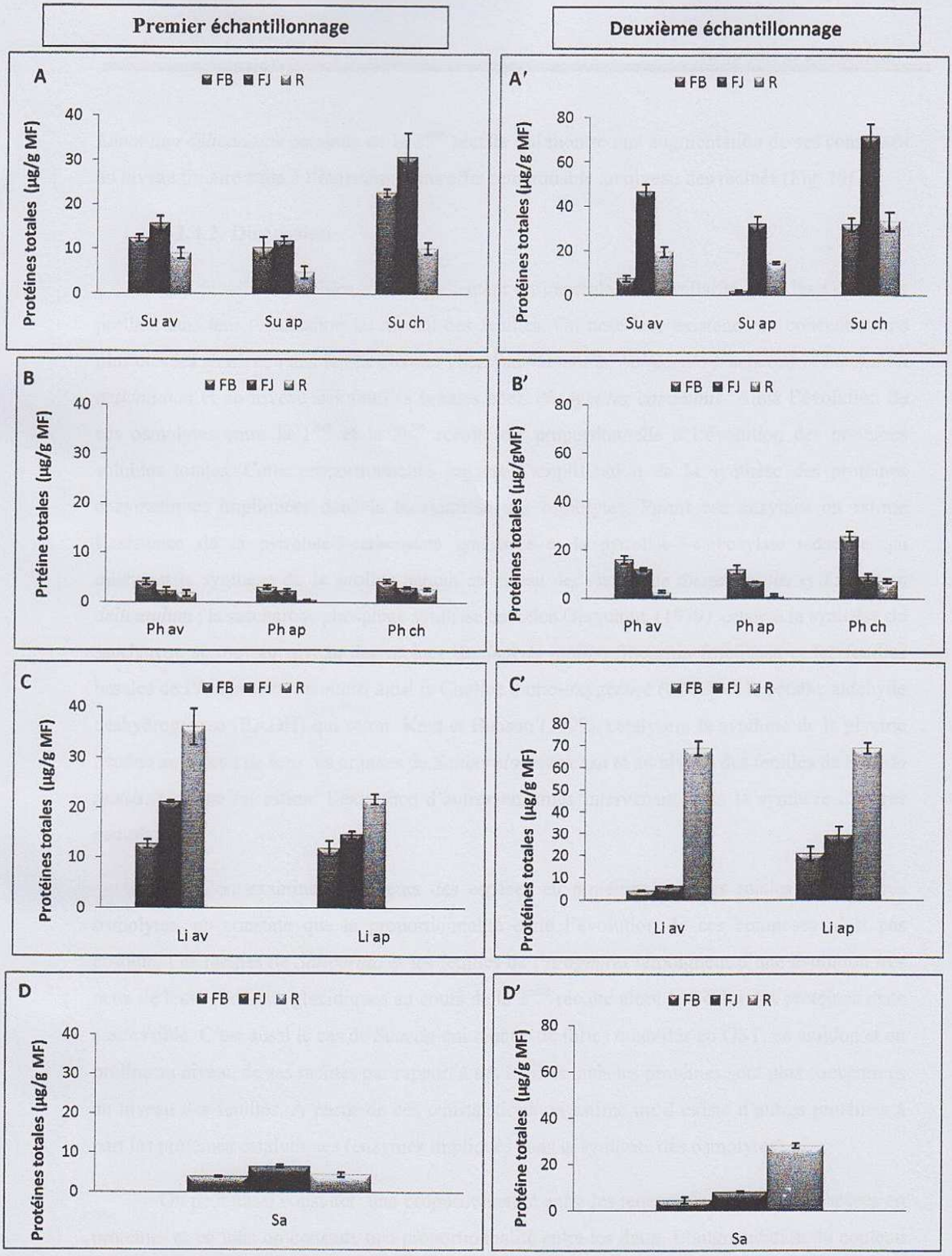


Figure 19 : Teneur des espèces étudiées en protéines solubles totales dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott. . *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium délicatulum.:* premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : premier échantillonnage (D), deuxième échantiollonage (D').

Limonium délicatulum au cours de la 2ème récolte qui montre une augmentation de ses composés au niveau foliaire suite à l'irrigation, sans effet remarquable au niveau des racines (Fig. 19C').

2.4.2. Discussion

Les protéines solubles totales présentent en générale une similarité avec les GST et la proline dans leur localisation au niveau des feuilles. On note leur existence en concentrations plus élevées au niveau des feuilles jeunes chez *Suaeda mollis, Salicornia fructicosa* et *Limonium delicatulum* et au niveau des feuilles basales chez *Phragmites communis.* Ainsi l'évolution de ces osmolytes entre la 1ière et la 2ème récolte est proportionnelle à l'évolution des protéines solubles totales. Cette proportionnalité suggère l'amplification de la synthèse des protéines enzymatiques impliquées dans la biosynthèse des osmolytes. Parmi ces enzymes on estime l'existence de la pyrroline-5-carboxylate synthétase et la pyrroline-5-carboxylase réductase qui catalysent la synthèse de la proline surtout au niveau des racines de *Suaeda mollis* et *Limonium delicatulum* ; la saccharose phosphate synthase qui selon Giaquinta, (1979) catalyse la synthèse du saccharose surtout au niveau des racines de *Suaeda mollis*, Slicornia fructicosa et les feuilles basales de *Phragmites communis* ainsi la Choline mono-oxygénase (CMO) et la bétaïne aldéhyde déshydrogénase (BADH) qui selon Kent et Hanson (1990), catalysent la synthèse de la glycine bétaïne au niveau de tous les organes de *Salicornia fructicosa* et au niveau des feuilles de *Suaeda mollis*. Comme on estime l'existence d'autres enzymes intervenant dans la synthèse d'autres osmolytes.

Lorsqu'on examine les teneurs des espèces en protéines solubles totales et en autres osmolytes, on constate que la proportionnalité entre l'évolution de ces composés n'est pas absolue. Les racines de *Salicornia* et les feuilles de *Phragmites* témoignent d'une évolution très nette de leurs contenus glucidiques au cours de la 2ème récolte alors que celui des protéines reste assez faible. C'est aussi le cas de *Suaeda* qui montre de fortes quantités en GST, en amidon et en proline au niveau de ses racines par rapport à ses feuilles mais les protéines sont plus concentrées au niveau des feuilles. A partir de ces constatations on estime qu'il existe d'autres protéines à part les protéines catalytiques (enzymes impliqués dans la synthèse des osmolytes).

On peut aussi constater une proportionnalité entre les teneurs des différentes espèces en protéines et en ions on constate une proportionnalité entre les deux. L'augmentation du contenu ionique des espèces de la première à la deuxième récolte est accompagnée de l'augmentation de

leurs contenus en protéines solubles totales. L'irrigation au niveau de l'exploitation qui fait alléger le stress ionique, provoque également la diminution des teneurs en protéines. Ainsi, pour *Limonium delicatulum* qui accumule des concentrations excessives en ions Chlorure toxiques, se montre très accumulatrice des protéines solubles totales. De fait que les ions Cl^- provoquent un stress oxydatif causé par l'accumulation des espèces oxygénés radicalaires, les cellules stressées doivent synthétiser des composées protecteurs (Smirnoff, 1993). Ces composées sont de nature protéiniques à activité enzymatiques (dégrade les radicaux toxiques) ou immunologique (désactive les radicaux par leur chélation). Ces deux types de protéines servent à éliminer les radicaux toxiques et de protéger les structures cellulaires. On cite par exemple pour les enzymes : la superoxide dismutase (SOD), l'ascorbate peroxydase (APX), la catalase (CAT), la glutathion-S-transférase (GST) (Reddy *et al.,* 2004), et pour les composées à activité immunologique : les protéines LEA (Late-embryogenesis-abundant protéines) et Les déhydrines (Cellier *et al.,* 1998 ; Ramanjulu et Bartels, 2002).

La salinité affecte la traduction des transcrits en protéines par le changement des propriétés cinétiques et la différentiation de ces molécules actives. L'analyse à grande échelle des quantités de protéines (protéinome) permet d'accéder aux variations des quantités de protéines qui ont été trouvées liées aux quantités des ions, des glucides solubles et de proline, ce protéinome occupe principalement les cellules en plein croissance, telles que les feuilles jeunes, ce qui traduit leur importance dans la protection des composés cellulaires (Braun *et al.*, 1986 ; Poormohammad kiani, 2007).

III. Etude statistique des résultats

Pour la présente étude, l'analyse multivariée des résultats est adoptée. Cette approche permet une description des relations pouvant exister entre les différents paramètres étudiés. Parmi les techniques d'analyses multivariées existantes, l'ACP (Analyse en Composantes Principales). Cette technique n'est quasiment pas utilisée, de par sa méconnaissance bien qu'elle soit bien adaptée à l'analyse multivariée des données dans le domaine de biologie. Dans la présente étude elle est adoptée pour expliquer la corrélation entre les différents composés (variables) et les espèces étudiées (individus) afin de mettre en exergue les interactions entre les différents composés qui contribuent au phénomène d'ajustement osmotique au niveau cellulaire. Il est à noter que cette démarche, s'intéresse beaucoup plus à la dépendance entre l'accumulation des ions et la réponse prolinique, glucidique et protéique.

Les résultats obtenus présentent une complexité. Il existe une variabilité entre les espèces récoltées à différentes stations, et pour la même station et au sein de la même espèce, une variabilité entre les différentes parties de la plante est notée. Pour cela, l'analyse en composante principale (ACP) et la classification hiérarchique descendante font ressortir la corrélation existante entre les variables et les individus. Lorsque deux variables se trouvent proches sur le cercle de corrélation, elles sont dépendantes. Alors que, plus ces variables se situent prés du centre du graphique, moins elles sont discriminantes et vice-versa. En outre, si les individus apparaissent proches sur le graphique, ils sont analogues vis-à-vis de toutes ou de certaines variables.

Au vu de la figure 20 qui présente les variables sur le plan factoriels (F1 et F2), le pourcentage d'inertie le plus élevé est de l'ordre de 52,75%. Le cercle de corrélation fait ressortir l'existence d'une grande variabilité entre les variables, vue que la dispersion sur les deux axes est hétérogène. Parallèlement, la majorité des variables sont regroupées sur le coté positif de l'axe 1, cela témoigne de la corrélation existante entre les différentes variables à l'exception du sodium (Na^+) qui semble moins corrélé, et se situe loin par rapport aux autres variables. En outre, il existe une corrélation étroite entre les différentes variables dont les glucides, le saccharose et le potassium (K^+) d'un coté et entre les protéines, la prolines et les sucres réducteurs de l'autre coté. Quand sur l'axe 2, le sodium (Na^+), le chlore (Cl^-), les protéines, la proline et les sucres réducteurs sont regroupés sur le coté positif, cela témoigne de la corrélation

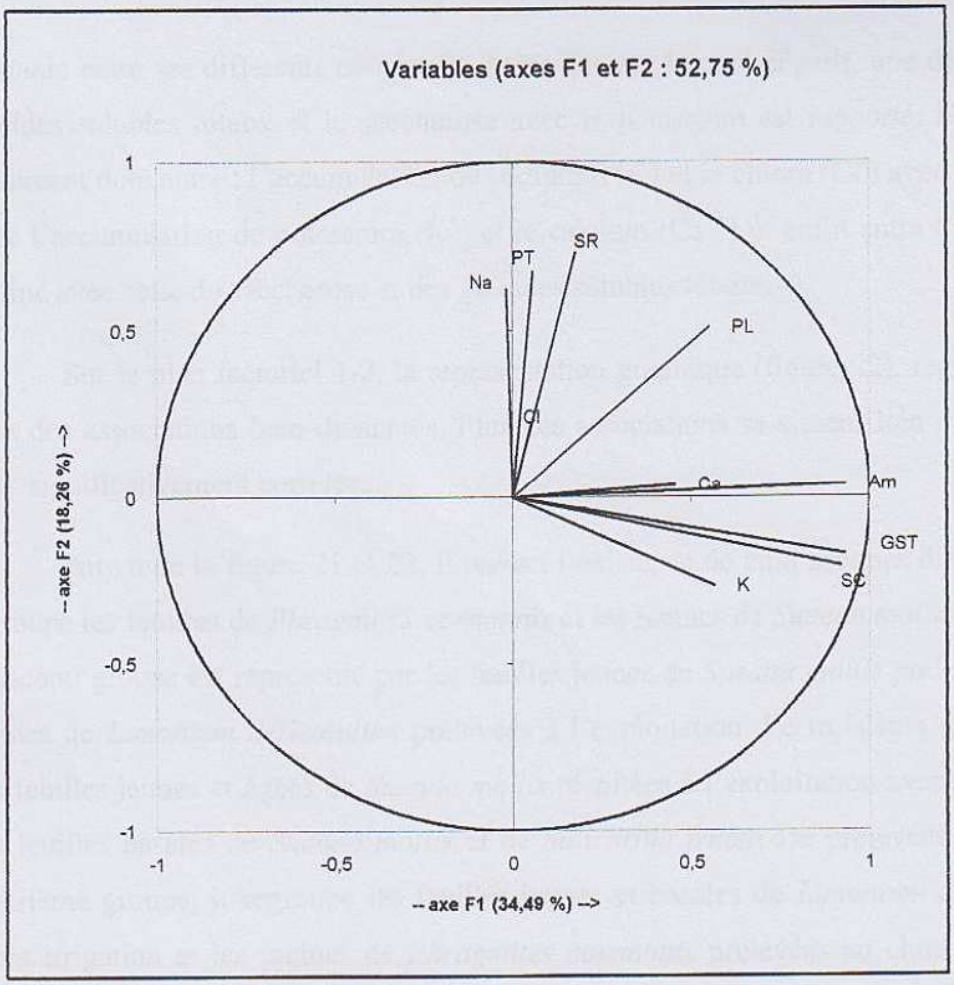


Figure20: Cercle de corrélation des variables étudiées dans le plan factoriel 1-2

existante entre ses différents composés. Alors que sur le coté négatif, une dépendance entre les glucides solubles totaux et le saccharose avec le potassium est rapporté. Un antagonisme est également noté entre : l'accumulation de sodium (Na^+) et le chlore (Cl^-) avec le potassium (K^+) ; entre l'accumulation de potassium (K^+) et le calcium (Ca^{++}) et enfin entre l'accumulation de la proline avec celle du saccharose et des glucides solubles totaux.

Sur le plan factoriel 1-2, la représentation graphique (figure 22), regroupe les individus dans des associations bien distinctes. Plus ces associations se situent loin du centre, plus elles sont significativement corrélées.

Au vu de la figure 21 et 22, il ressort l'existence de cinq groupes distincts : Le premier, regroupe les feuilles de *Phragmites communis* et les racines de *Suaeda mollis* récoltées au chott ; le second groupe est représenté par les feuilles jeunes de *Sueada mollis* prélevées au chott et les racines de *Limonium délicatulum* prélevées à l'exploitation. Le troisième groupe est constitué des feuilles jeunes et âgées de *Sueada mollis* récoltées à l'exploitation avant et après irrigation, des feuilles basales de *Sueada mollis* et de *Salicornia fructicosa* prélevées au chott. Quant au quatrième groupe, il regroupe les feuilles jeunes et basales de *Limonium delicatulum* avant et après irrigation et les racines de *Phragmites communis* prélevées au chott et à l'exploitation. Alors que pour le cinquième groupe, il est constitué des racines de *Sueada mollis*, des feuilles de *Phragmites communis* prélevées à l'exploitation et des racines de *Salicornia fructicosa*.

La figure 22, présente la représentation superposée des individus et des variables sur le plan factoriel 1-2. Il est à noter l'existence de connexion entre les variables et les individus, où cinq groupes bien distincts sont constatés. Le premier, est caractérisé par des teneurs élevées en proline, en amidon, en glucides solubles totaux et en potassium (K^+). Le second groupe se distingue par une grande concentration en protéines totales, en sucres réducteurs, en proline, en sodium (Na^+) et en chlore (Cl^-). Le troisième et le cinquième groupe sont caractérisés par des teneurs élevées en ions sodium (Na^+) et en chlore (Cl^-) pour le premier et en ions de potassium (K^+) et en sucres solubles totaux pour le second respectivement. Quant au quatrième groupe, les variables et les individus semblent non corrélés. Ils se trouvent prés du centre du graphique.

Afin de pouvoir bien structurer les résultats obtenus relatifs à la performance ou non des espèces étudiées dans le processus de l'ajustement osmotique au niveau cellulaire, les

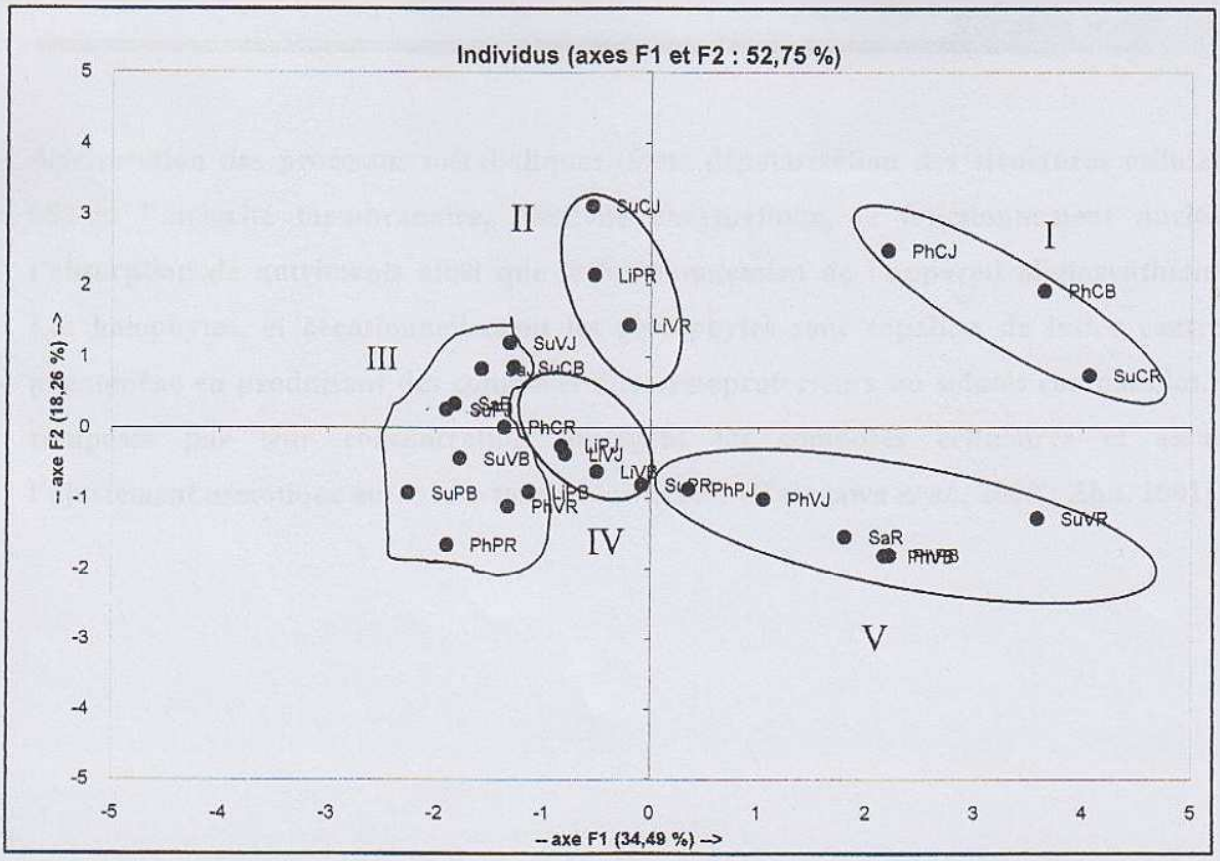


Figure 21 : Présentation des espèces (individus) sur le plan factoriel 1-2.

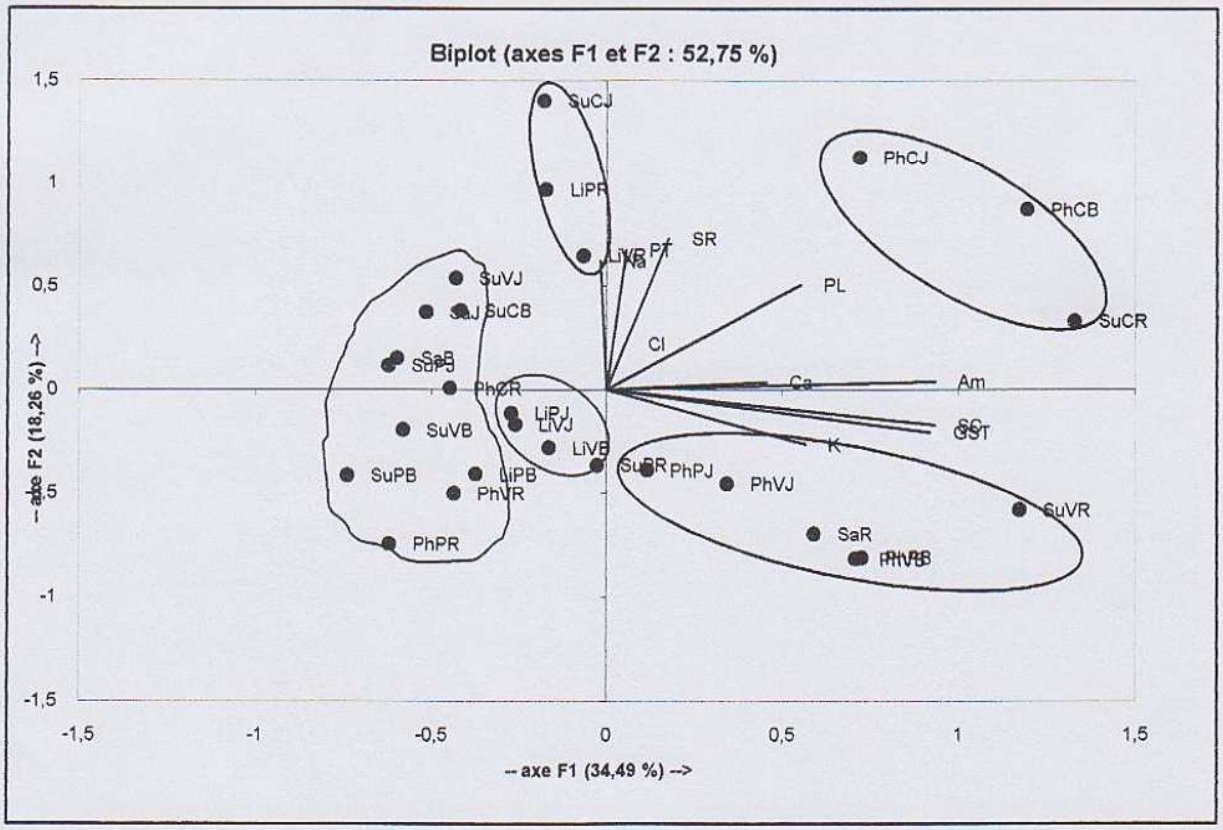


Figure 22: Présentation superposée des individus et des variables (biplot) sur le plan factoriel 1-2.

concentrations obtenues sont soumises à une classification ascendante hiérarchique sous forme de **dendrogramme** (figure 23). La coupure réalisée au niveau X d'agrégation, permet de fournir une partition des individus en trois groupes (branche). Le premier groupe se subdivise en deux sous groupes. Le premier sous groupe se scinde lui-même en deux fractions, la première se constitue de feuilles basales et jeunes de *Phragmites communis* prélevées au chott, alors que la seconde fraction, est constituée de feuilles basales et jeunes de *Salicornia fructicosa.* Quant au second sous groupe, il est formé des racines de *Phragimtes communis* récoltées au chott et à l'exploitation, des feuilles de *Suaeda mollis* prélevées à l'exploitation avant et après irrigation et des racines de *Sueada mollis* prélevées à l'exploitation après irrigation. Pour les feuilles de *Limonium delicatulum* prélevées à l'exploitation avant et après irrigation, elles présentent une fraction indépendante par rapport aux autres espèces étudiées. Le deuxième groupe est formé des feuilles de *Sueada mollis* récoltées au chott et des racines de *Limonium delicatulum* récoltées à l'exploitation avant et après irrigation. Ce groupe regroupe les lots qui présentent des individus très riches en protéines solubles totales et qui renferment des quantités exceptionnelles en proline et en amidon. Alors que dans le troisième groupe, une hétérogénéité est constatée, bien qu'il se subdivise en deux sous groupes présentant ainsi un caractère commun. Ils sont caractérisés par des teneurs importantes en proline et en amidon. Le premier sous groupe, se caractérise par des individus présentant des teneurs élevés en ions potassium (K^+), il regroupe les feuilles de *Phragmites communis* récoltées à l'exploitation avant et après irrigation. Quant au second sous groupe, il se scinde lui-même en deux fractions, la première est constituée des feuilles de *Sueada mollis* prélevées au chott et de celles récoltées à l'exploitation avant irrigation. La seconde fraction est représentée par les racines de *Salicornia fructicosa.*

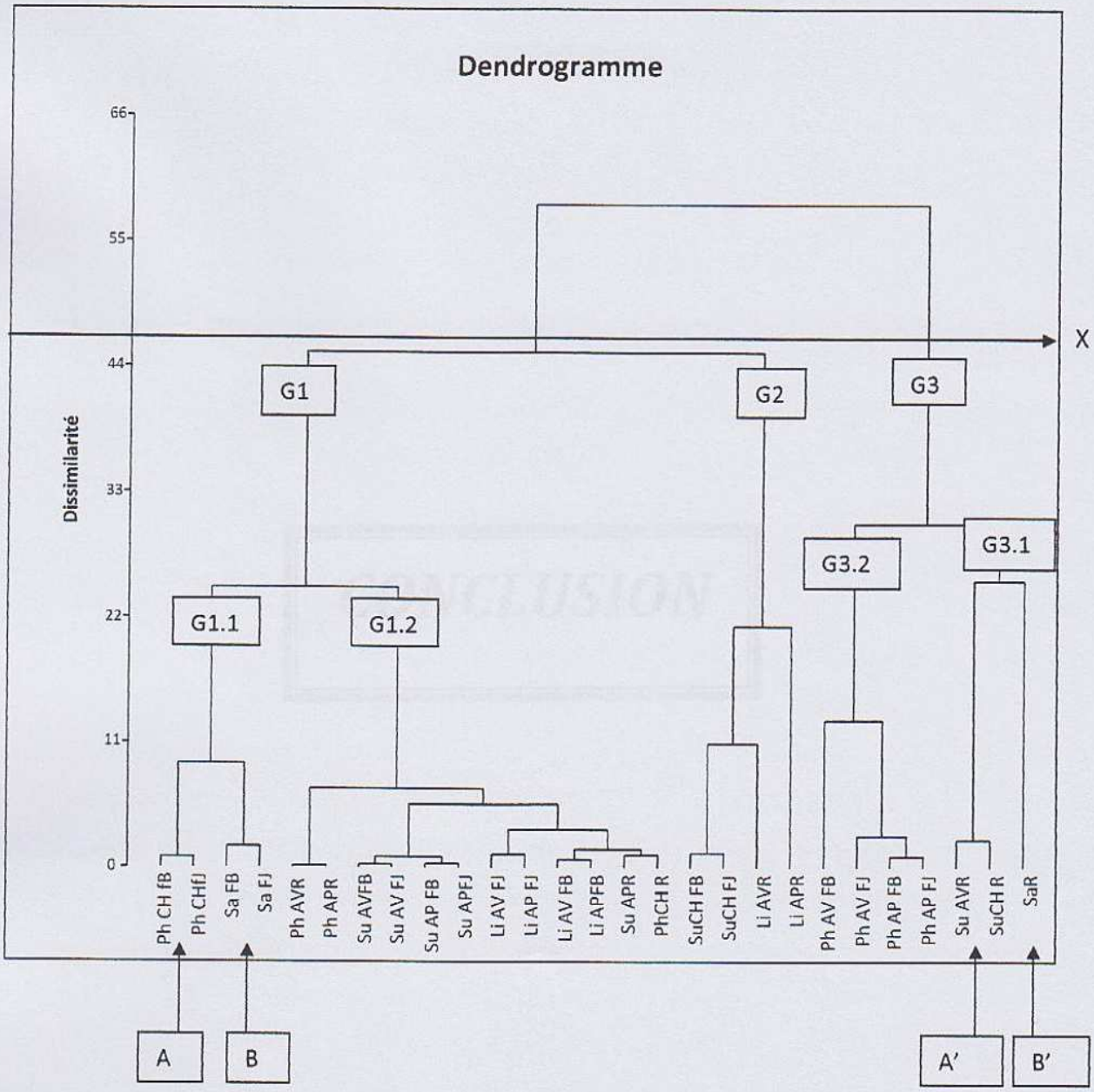


Figure 23 : Dendrogramme des individus étudiés

Conclusion

Compte tenu des problèmes produits par la salinité sur le plan agro-économique, en réduisant la productivité agricole dans la région de Ouargla, et de fait de la fréquence des espèces halophiles spontanées dans la région, nous avons tenté d'étudier le comportement de quelques unes de ces espèces vis-à-vis de la salinité. Les expériences réalisées sur ces plantes visent à l'étude de leurs mécanismes adaptatifs et la mise en exergue des relations entre les caractéristiques édaphiques du milieu en l'occurrence la concentration en ions et la réponse biochimique de la plante au niveau cellulaire.

Les essais sont réalisés sur quatre espèces poussant dans deux stations à régimes hydriques différents. Il s'agit de *Suaeda mollis* et *Phragmites communis* communes au chott Ain el Beida et l'exploitation agricole de l'université. *Limonium delicatulum*, espèce distinctive de l'exploitation et *Salicornia fructicosa* espèce distinctive du chott. L'échantillonnage est effectué en deux périodes, hivernale et estivale avant et après irrigation appliquée au niveau de l'exploitation.

Les sols des deux stations d'étude, sont qualifies d'extrêmement salés. Cette salinisation est plus forte au niveau du chott Ain el Beida qu'à l'exploitation de l'université. La salinisation du chott est la conséquence de l'existence d'une nappe phréatique peu profonde et salée où par remontée, les sels se concentrent sous l'effet de l'évaporation. Au niveau de l'exploitation de l'université, la salinisation se produit lorsque des quantités significatives d'eau chargée de sels sont apportées par irrigation sans réseau de drainage adéquat pour la lixiviation des sels. Néanmoins, les fortes teneurs en sels dans cette station connaissent des fluctuations par l'effet de l'irrigation.

Malgré les conditions édaphiques des deux stations d'études caractérisées par leur richesse en ions Na^+ et Cl^- et leur faibles teneurs en K^+ et Ca^{++} les halophytes spontanées qui y poussent arrivent à maintenir des teneurs en eau acceptables (> 60%).

La richesse des tissus de ces plantes en ions Na^+ et Cl^- suggère l'utilisation de ces ions fortement présent dans la solution du sol comme osmolytes moins coûteuses dans un première temps leur permettant d'augmenter leur pression osmotique nécessaire à l'absorption d'eau. Cependant, la non compatibilité de ces ions exige de ces même plantes de les gérer à l'échelle de la plante ou de la cellule de manière à protéger les structures et les fonctions cellulaires.

Les espèces étudiées semblent favoriser la compartimentation des ions toxiques au niveau de leurs feuilles âgées préservant ainsi leurs jeunes feuilles (et leurs racines).

2. Composition organique des plantes

2.1. Évaluation du contenu glucidique

2.1.1. Contenu en glucides solubles totaux

2.1.1.1. Résultats

Les plantes de *Suaeda mollis* suivie de *Salicornia fructicosa* récoltées pendant la période hivernale semblent accumuler le plus de GST dans leurs racines par rapport aux autres espèces. Leurs teneurs sont respectivement de 56.4 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF et 48.8 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF. A l'opposé, *Phragmites communis* accumule plus de GST dans ses feuilles (les plus âgées surtout). On enregistre des teneures de 44.2 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau des feuilles basales et 39 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF au niveau des feuilles jeunes (Fig. 14B, B′). *Limonium delicatulum* de son coté, montre presque une égalité dans la répartition des GST entre ses feuilles (26 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF) et ses racines (24 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF) (Fig. 14C).

Les plantes de *Suaeda mollis* et *Phragmites communis* récoltées au niveau du chott accumulent de plus fortes teneurs en GST que celles de l'exploitation.

Concernant la partie foliaire, on note une accumulation préférentielle des GST au niveau des feuilles jeunes chez toutes les espèces à l'exception de *Phragmites communis* qui présentent les fortes teneurs au niveau des feuilles basales (Fig. 14).

Les échantillons de plantes prélevées le mois de juin (2ème échantillonnage) révèlent une augmentation dans le contenu des racines de *Suaeda mollis* en GST surtout au niveau du chott où il passe de 70.4 à 85.09 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF. Cette augmentation concerne aussi les racines de *Salicornia fructicosa* où on passe de 48,8 à 93,8 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF (Fig. 14 D et D′). Cette période estivale est caractérisée par l'augmentation des GST au niveau des feuilles basales de *Phragmites communis*, leur maintien au niveau des feuilles jeunes et leur diminution au niveau des racines (Fig. 14 B et B′). Une forte diminution de ces composés au niveau des feuilles de *Limonium delicatulum* et leur augmentation au niveau de ses racines sont aussi notées pendant cette seconde période d'échantillonnage (Fig. 14 C et C′).

L'irrigation conduit à une diminution des GST au niveau des organes de toutes les espèces prélevées à l'exploitation (Fig. 14).

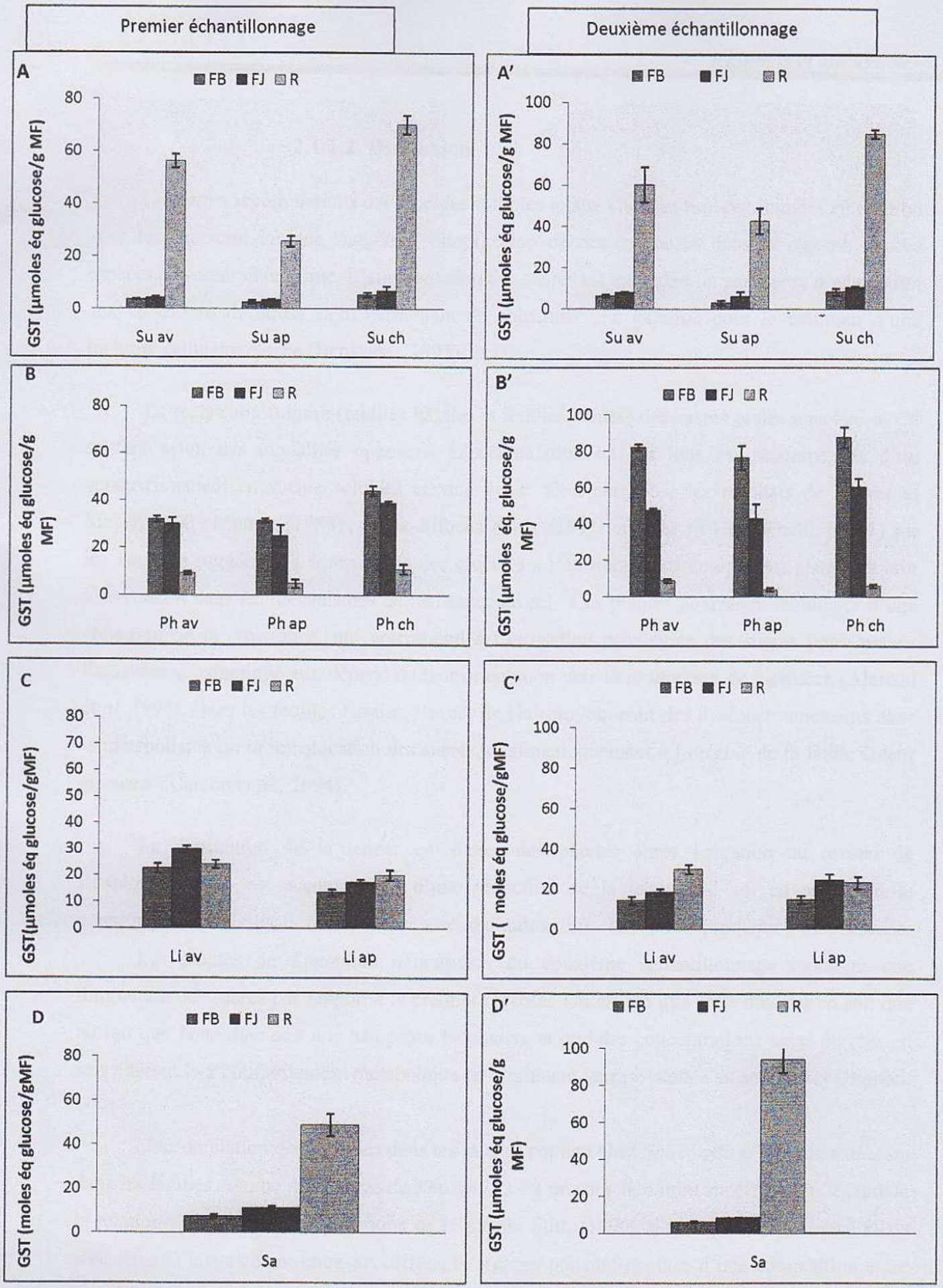


Figure 14 : Teneur des espèces étudiées en glucides solubles totaux dans les différentes stations : Exploitation avant l'irrigation, Exploitation après l'irrigation et chott. *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium délicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : premier échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

2.1.1.2. Discussion

Les fortes accumulations des glucides solubles totaux chez les espèces étudiées en relation avec leur contenu ionique suggèrent l'implication de ces composés dans la réponse de ces espèces à la contrainte saline. L'augmentation des sucres est en réalité un paramètre d'adaptation aux conditions de stress salin permettant de constituer une garantie pour le maintien d'une intégrité cellulaire élevée (Bensalem, 1991).

La répartition foliaire (feuilles basales et feuilles jeunes) des sucres et des ions Na^+ et Cl^- se font selon des modalités opposées. L'accumulation en ces ions est accompagnée d'un appauvrissement en sucres solubles et vice versa. Ceci corrobore les résultats de Broyer et Meyer, 1980 ; Munns, (1988) ; Perez-Alfocea *et al.*, (1993) et Ould El Hadj-Khelil, (2001) sur les Tomates suggérant la contribution des glucides à l'ajustement osmotique des plantes et leur intervention dans les mécanismes de résistance au sel. Ces plantes pourraient témoigner d'une réduction de la croissance, qui correspond à l'utilisation privilégiée des sucres pour assurer l'ajustement osmotique aux dépend de leur orientation vers la production de biomasse (Alarcon et *al*, 1994). Dans les feuilles basales, l'excès de Na^+ provoquerait des dysfonctionnements dans le métabolisme ou la translocation des sucres, dysfonctionnement à l'origine de la faible teneur en sucre (Alarcon *et al.*, 1994).

La diminution de la teneur en sucres des plantes après irrigation au niveau de l'exploitation qui est accompagnée d'une réduction de la teneur du sol en sel serait la conséquence de l'utilisation de ces composés à d'autres fins, telle que la production de biomasse.

Les plantes de *Limonium délicatulum* du deuxième échantillonnage montrent une diminution des sucres par rapport à la première récolte. On estime que cette diminution soit due au fait que *Limonium* soit une halophyte facultative et que des concentrations assez élevées en sels altèrent leur comportement métabolique en diminuant leur résistance au sel (Zid et Grignon, 1991).

L'accumulation des glucides dans les racines comme chez *Salicornia* et *Suaeda mollis* ou dans les feuilles comme dans le cas de *Phragmites* est un caractère intra spécifique et dépend de la relation source/puits caractéristique de la plante. Stitt, (1990) ajoute que les photoassimilats sont répartis inégalement entre les différents organes pouvant résulter d'une compétition entre ces différents processus physiologiques pour ce qui est de leurs besoins en carbone réduit. Ainsi,

Cayuela *et al,* (1996) montrent que l'accumulation racinaire des sucres est la conséquence de l'abaissement du potentiel hydrique externe. Ces composés contribueraient à l'ajustement osmotique par l'abaissement du potentiel hydrique interne des racines ce qui facilite l'absorption de l'eau.

2.1.2. Contenu en sucres réducteurs et en saccharose

2.1.2.1. Résultats

Le contenu des espèces étudiées en saccharose est plus important que celui des sucres réducteurs. Ces derniers sont accumulés essentiellement au niveau des feuilles à l'exception de *Limonium delicatulum* où l'on enregistre des teneurs parfois plus importantes au niveau des racines qu'au niveau des feuilles (Fig.15).

Les espèces communes aux deux stations d'étude accumulent plus de saccharose et de sucres réducteurs au niveau du chott qu'au niveau de l'exploitation (Fig.15 A, A′, B, B′).

Par ailleurs, au niveau de l'exploitation, l'irrigation conduit à une diminution de ces composés glucidiques (Fig.15).

Une similarité est constatée dans la répartition du saccharose et des sucres réducteurs chez *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa*. Le saccharose est fortement accumulé au niveau des racines avec 65.53 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF pour *Suaeda mollis* et 38.8 µmoles éq. Glucose.g^{-} MF pour *Salicornia fructicosa*. Alors que les sucres réducteurs ne sont que faiblement présents dans ces organes (Fig. 15A, D).

A l'opposé, chez *Phragmites communis* ce sont les feuilles qui accumulent le plus de saccharose et de sucres réducteurs, on y détecte 29.73 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF de saccharose au niveau des feuilles basales chez l'espèce de l'exploitation et 38.09 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF chez celle du chott. Les racines de cette espèce maintiennent des quantités considérables en saccharose et très faibles en sucres réducteurs. On note chez *Phragmites* au niveau de l'exploitation respectivement pour le saccharose et les sucres réducteurs des teneurs de 8.42 et de 0.3 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF (Fig.15B, B′).

La figure 17C montre des teneurs foliaires plus élevées en saccharose qu'en sucres réducteurs chez *Limonium delicatulum* plus au niveau des feuilles jeunes où on enregistre 25.27 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF pour le saccharose et 3.4 µmoles éq. glucose.g^{-1} MF pour les sucres réducteurs. Les racines renferment des quantités équivalentes en ces composés (Fig. 15C).

La période estivale conduit à l'augmentation de ces composés chez *Suaeda mollis*, *Salicornia fructicosa* et les feuilles de *Phragmites communis*. Les racines de cette dernière présentent une augmentation en sucres réducteurs et une diminution en saccharose (Fig.15B, B′).

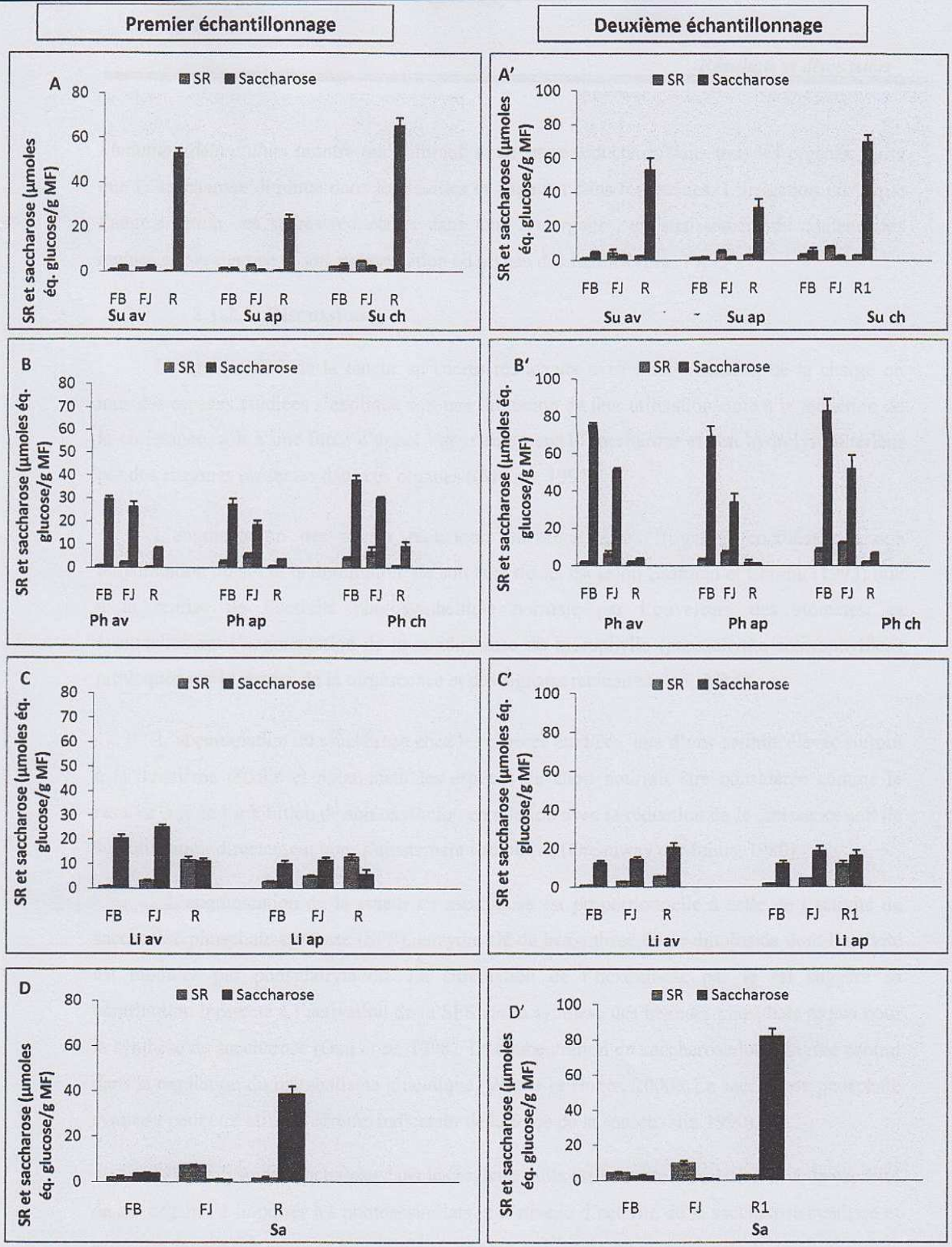


Figure 15 Teneur des espèces en sucres réducteurs et en saccharose dans les différentes stations : Exploitation avant irrigation, Exploitation après irrigation et chott. *Suaeda mollis* : premier échantillonnage (A), deuxième échantillonnage (A'). *Phragmites communis* : premier échantillonnage (B), deuxième échantillonnage (B'). *Limonium délicatulum.*: premier échantillonnage (C), deuxième échantillonnage (C'). *Salicornia fructicosa* : premier échantillonnage (D), deuxième échantillonnage (D').

Suaeda mollis et *Salicornia fructicosa* connues par leur succulence due à une forte absorption d'eau salée arrivant à préserver aussi bien leurs feuilles jeunes que leurs racines des effets toxiques des ions.

Limonium delicatulum, plante excrétrice, protège leur structures par l'élimination de l'excès de sel vers l'extérieur. Le dosage des ions, des GST et de la proline de la 2ème récolte suggère que cette espèce est une halophyte facultative.

Phragmites communis, plante sans mécanisme réglementaire se comporte donc comme halophyte cumulative. Cependant sa réponse contre le sel se diffère du chott à l'exploitation. Le dosage ionique de cette espèce confirme que l'existence de Ca^{++} à des teneurs élevés dans le sol réduit l'entré de Na^{+} vers le milieu intérieur de la plante et augmente ainsi les valeurs de ratio moléculaire interne K^{+}/ Na^{+}.

La seconde étape de l'adaptation à la contrainte saline est l'utilisation des solutés compatibles à des teneures proportionnelles à celles des ions Na^{+} et Cl^{-}. En effet c'est au niveau des organes moins chargés en ces ions que les teneurs en solutés organiques sont les plus élevées. On constate aussi une proportionnalité entre l'accumulation de ces composés dans les plantes et les concentrations de Na^{+} et Cl^{-} dans les rhizosphères.

Les sucres solubles totaux sont en fortes teneurs chez les quatre espèces. Le saccharose représente la majeure fraction de ces sucres. L'amidon est accumulé en quantité moins important que les GST. Les variations en ce polyoside sont proportionnelles aux variations du saccharose chez *Suaeda mollis* et *Salicornia fructicosa* et de façon inverse chez *Limonium delicatulum* et *Phragmites communis*.

Les teneurs des espèces en proline sont très faibles comparées à celles des sucres, ceci laisse penser que les sucres ont une grande importance dans l'ajustement osmotique et que la proline serait plus un indicateur de stress qu'un partenaire quantitativement important dans l'ajustement osmotique.

D'après la proportionnalité révélée entre les teneurs en protéines avec les ions, les glucides solubles et la proline, on peut estimer que ce protéinome est représenté par des protéines enzymatiques impliquées dans la synthèse de différentes osmolytes et aussi par des protéines protectrices des effets néfastes de sels.

L'analyse en composantes principales (ACP), permet de distinguer la corrélation entre les variables étudiées et de relier les espèces étudiées avec leurs marqueurs moléculaires le plus indicateurs. Bien que les différentes parties des plantes sont étudiées séparément, des chevauchements sont rapportées. Parfois, la caractérisation de différentes parties de la plante

(feuilles ou racine) pour la même espèce végétale s'effectue par des marqueurs différents. C'est le cas de *Suaede mollis* où les racines se caractérisent par des teneurs élevées en glucides solubles totaux, en amidon et en proline, alors que les feuilles sont accumulatrices de protéines. Chez *Phragmites communis,* les feuilles sont marquées par des concentrations exceptionnelles en glucides solubles totaux, en amidon, alors que les racines ne présentent pas un marqueur distinct. La réaction de la plante au niveau foliaire change selon les caractéristiques chimiques du sol. Les feuilles de *Phragmites communis* prélevées au chott accumulent beaucoup plus de sodium (Na^+), de chlore (Cl^-) et de calcium (Ca^{++}) que de potassium (K^+). Alors que les feuilles de cette espèce récoltées à l'exploitation se caractérisent par des teneurs exceptionnelles en potassium (K^+) comparativement aux autres ions considérés. Pour *Salicornia fructicosa,* quelque soit la partie de la plante étudiée (feuilles ou racine), elle se distingue par des teneurs très faibles en proline. Les racines de *Salicornia fructicosa,* très accumulatrices des glucides solubles totaux présentent ainsi la plus grande concentration en ces composés comparativement aux autres plantes étudiées. Enfin pour *Limonium delicatulum,* elle est accumulatrice de protéines solubles totales, d'amidon, de proline, de sucres réducteurs et des ions en particulier le Chlore (Cl^-).

La réponse biochimique des plantes étudiées à savoir *Phragmites communis*, *Suaeda mollis*, *Salicornia fructicosa et Limonium delicatulum* vis-à-vis de la variabilité de la teneur du milieu en sels solubles se traduit par l'accumulation des composés organiques et des ions au niveau de cellules végétales, afin d'absorber l'eau et d'ajuster la pression osmotique interne. Ce comportement varie d'une espèce à une autre. Certaines sont accumulatrices des composés organiques dont les sucres, les protéines et la proline (Ex : *Limonium d.),* alors que d'autres accumulent surtout les ions (Ex : *Salicornia f.*). Ces caractères intra spécifiques, suggèrent l'existence de gènes responsables de la régulation de l'expression de ces caractères.

Au terme de cette étude, nous pouvons conclure que la salinité constitue un facteur limitant affectant un grand nombre de processus physiologiques et biochimiques. La résistance au sel apparaît comme un caractère polygénique contrôlé à différents niveaux d'organisation de la cellule à la plante entière. Des différences inter espèce importantes sont relevées. Cette variabilité manifestée par les espèces offre un déterminant génétique permettant d'envisager la sélection de génotypes particulièrement bien adaptés au stress salin, et qui sert comme modèle pour étudier les mécanismes différents impliqués dans cette réponse dans les conditions expérimentales et naturelles. Il serait donc intéressant d'utiliser des techniques basées sur la biologie moléculaire des caractères pour une meilleure identification des marqueurs moléculaires qui pourraient être d'importance sérieuse dans le processus d'amélioration génétique des glycophytes à la salinité.

Références bibliographiques

Acevedo E., Conesa AP., Monnevux P. and Srivastava JP., 1989. Physiology breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments. INRA. STAT. Bioclimatologie. pp 50-66.

Alarcon J.J., Sanchez-Blanco M.J. and Torrecillas A., 1994. Growth and osmotic adjustment of two tomato cultivars during and after saline stress. *Plant Soil1.* **66**: 75-82.

Allakhverdiev S.I. Sakamoto A., Nishiyama Y., Inaba M. and Murata N., 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in Synechococcus sp. *Plant Physiol.* **123** :1047-1056.

Anonyme, 2009. Des mesures pour la protection du chott d'Ain El Beida. Journal De ELMAGHREB.

Ashraf M., et Ali Q., 2008. Relative membrane permiability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). Environmental and Experimental Botany. **63** : 266-273.

Asloum. H., 1990. Elaboration d'un système de production maraîchère (Tomate) en culture hors sol pour la région saharienne, Thèse Doc. Université de Nice, France, 118p.

Aubert. G., 1978. Les sols sodiques en Afrique du Nord Annale de l'I.N.A, El Harrach Vol (VI). N° 1, pp 185-195.

Aubert. G., 1983. Observation sur les caractéristiques, la dénomination et classification des sols salés ou salsodiques, cah .O.R.S.T.O.M ser .ped .Vol, xx N°01, pp73-78.

Audigie P., Figarella A. et Zonszain N., 1984. Manipulation d'analyses biochimiques, éd. Doin, Paris, 274p.

Balibrea ME., Dell' Amico J., Bolarin MC. and Perez-Alfocea F., 2000. Carbon partitioning and sucrose metabolism in Tomato plants growing under salinity. *Physiol. Plant.* **110**: 503-511.

Barhoumi *et al.*, 2007. Salt impact on photo synthesis and leaf ultra structure of *Aeluropus littoralis*. PNAS.

Bates L.S., Waldren R.P. and Teare I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Physiol.* **39**: 205-207.

Belkhodja M. and M.Benkablia., 2000. Proline response of faba bean (*Vicia faba* L.) under salt stress. *Egypt. J.of Agric.Res.*,78,(1),p.185195

Belkhodja M. et Bidai Y., 2004. Analyse de la proline pour l'étude de la résistance d'une halophyte *Atriplex halimus L.* à la salinité. Thèse magistère. Université d'Oran.

Bellinger Y., and Larher F., 1987. Proline accumulation in higher plants. A redox buffer ? Life Sci. Adv. Plant. Physiol. **6:** 23-27.

Bellinger Y., A.Bensaoud and F.Larher., 1989. Physiology breeding of winter cereals for stress environments *Colloque*,N°3, Montpellier,France.

Bennaceur M., 1994. Contribution à l'évaluation du dégrée de résistance aux contrainte hydrique (sécheresse et excès d'eau) chez l'orge (*Hordeum vulgar* L.) et la fétuque (*Festuca arundinacea Schreb*). Thèse de doctorat, 1-13.

Ben Salem et Viera Da Silva J.P., 1991. Polymorphisme pour l'adaptation variétal de résistance à la sécheresse chez les céréales à paille. In L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides AUPLEF UREF. 25-34.

Bertli F., Corrales E., Guerrero C., Ariza MJ., Pliego F. and Valpuesta V., 1995. Salt stress increase ferredoxin-dependant glutamate activity and protein level in the leaves of tomato. *Physiol. Plant.* **93** : 259-264.

Bezzala A., 2005. Essai d'introduction de l'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels) dans la zone de M'edoukel et évaluation de quelques paramètres de résistance à la sécheresse. Memoire Magistère. University d'El Hadj Lakhdar, Batna. p15.

Binet P., 1985 halophytes *in* Encyclopedia universalist. Corpus 9.

Binzel ML., Dunlop JR., 1995. Abscisic acid does not mediate NaCl-induced accumulation of 70-kDa subunit tonoplast H+-ATPase message in tomato. Planta **197**: 563-568.

Binze ML., Hasegawa M., Handa A., and Bressan A., 1985. Adaptation to tobacco cells to NaCl. *Plant Physiol.* **79:** 118-25.

Binze ML., Hess FD., Bressan A., and Hasegawa M., 1988. Intracellular compartimentation of ions in salt adapted tobacco cells. *Plant Physiol.* **86**: 607-14.

Blum A., 1989. Breeding methods for drought resistance. In plant under stress. Jones H.G., Flowres T.J. Jones M., éd. Cambridge, university Press, Cambridge, pp : 197-215.

Boutelier E., 1986. Effet du NaCl sur la physiologie du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.). Son rôle dans l'acquisition de la résistance à la sécheresse. Thèse de Doctorat *Univ.* Paris 6,142 p

Brady NC., 2002. The Nature and Properties of Soils. New Jersey. USA, Prentice Hall.

Brady N.C. and Weil R.R., 2002. The nature and properties of soils. 13th edn. Prentice Hall, Upper saddle river, NJ, USA.

Braun Y., Hassidim M., Lerner HR., and Reinhold L., 1986. Studies on H^+-translocating ATPase in plants of varying resistance to salinity. I. Salinity during growth modulates the proton pump in the halophyte *Atriplexe nummularia. Plant Physiol.* **81**: 1050-56.

Brown AD. and Simpson JR., 1972. Water relations of sugar-tolerant yeasts: the role of intracellular polyols. *J. Gen. Microbiol.* **72**: 589-91.

Broyer J.S. and Meyer R.F., 1980. Osmoregulation in plants during drought. In: Rains D.W., Valaentine R.C. and Hollaender A. genetic engineering of osmoregulation ed. Plenum Press. New York. London. 199-202.

Castrillo M. and Calcagno AM., 1989. Effects of water stress and dewatering on Ribulose-1,5-bis-phosphatase carboxylase activity, chlorophyll and protein content in two cultivars of tomato. *J. Hort. Sci.* **64**:717-724.

Cayuela E., Pérez-Alfocea F., Caro M. and Bolarin M.C., 1996. Primiting of seeds with NaCl induces physiological changes in tomato plant grown under salt stress. *Plant Physiol.* **96**: 231-236.

Cellier F, Conejero G, Breitler JC. and Casse F., 1998. Molecular and physiological responses to water deficit in drought tolerant and drought-sensitive lines of sunflower Accumulation of dehydrin transcripts correlates with tolerance. *Plant Physiol.* **116**: 319–328.

Chapman NJ., 1966. Vegetation and salinity. *In salinity and aridity*, ed. H Boyko, pp.23-42. DR Junk Publishers

Cherbuy B., 1991. Les sols salés et leur réhabilitation. Etude bibliographique, C.E.M.A.G.R.E.F 124P.

Cheesman JM., 1988. Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Plant Physiol.* 87:54-550

Coque, 1962. La Tunisie présaharienne (étude géomorphologique). Thèse de doctorat sciences, Faculté des lettre, paris, 488p.

Cramer G.R., 2002. Sodium-calcium interactions under salinity stress. In Lachli A., Luttge U. (Eds), Salinity : Environment-Plant-Molecules. Kluwer, Dordrecht, Netherlands, pp. 205-596

Dajoz. R., 1982. Précis d'écologie, Ed. Gauthier-Villars, Paris, pp502-503.

Dawson V.H., 1963. Récolte et conditionnement des dattes. Ed. FAO, Rome. 6-47

Delauney AJ. and Verma DSP., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* **4**: 215-23.

Deysson G., 1967. Physiologie et biologie des plantes vasculaires. Tome III, Ed. S.E.E.S, Paris, 335p.

Dix PJ. and Pearce PS., 1981. Proline accumulation in NaCl-resistant and sensitive ce11 lines of Nicotiana sylvestris. *Z. Plant. physiol* ; **102 S** : 243-248.

Duchaufour. P., 1977- Pédogenèse et classification, Ed. MASSON & CIE, Paris, 477P.

Durant J.H., 1983. Les sols irrigables. Etude pédologique. Ed. Imprimerie Boudin, paris, 339p.

Eastman P.A.K. and Camm E.L., 1995. Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress: changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tree Physiology* **15**: 229-235.

El-Halli. M. R et El-Mani. H. A., 1989. Ecologie végétale, Ed. El-Hekma ,Irak, 293p.(en arabe)

Essington M.E., 2004. Soil and water chemistry, an integrative approach. CRC Press, USA.

FAO, 1984. Butin d'irrigation et de drainage N° 29- la qualité de l'eau dans le drainage. 81p.

Fitter A., Hay M. 1987. Environemental physiology of plants. 2nd ed. New York : Acadimic press.

Flowers TJ., Troke PF. and Yeo AR., 1977 the mechanism of salt in corps plants: where next? *Aust. J. Plant physiol.* **22:** 875-884.

Frommer W.B. and Sonnewald U., 1995. Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species. J.Exp. Bot. **46:** 587-607.

Galinski EA. 1993. compatible solutes of halophilic eubacteria molecular principales, water-solute interaction, stress protection. *Experienta* **49**: 487-96.

Gao Z., Sagi M. and Lips H., 1996. Assimilate allocation priority as affected by nitrogen compounds in the xylem sap of tomato. *Plant Physiol. Biochem.* **34:** 807-815.

Gao Z., Sagi M. and Lips S.H., 1998. Carbohydrate metabolism in leaves and assimilate partitioning in fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) as affected by salinity. *Plant Sci.* **135** : 149-159.

Gaxiola R., Larrinoa IF., Villalba JM. and Serrano R., 1992. A noval and conserved salt-induced protein is an important determinant of salt tolerance in yeast. EMBO J. **11:** 3157-3164.

Geigberger P., Reimhob R., Geiger M., Merolo L., Canale V and Stiti M., 1997. Regulation of sucrose and starch metabolism in potato tubers in response to short-ter water deficit. *Planta.* **201**: 502-518

Gerhard R., 1993. Métabolisme des végétaux. Physiologie et biochimie. Presses polytechniques et universitaires, Romande pp 175-352

Greenway H. and Munus R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. Annu. *Rev. Plant physiol.* **31**: 149-190.

Giaquinta R.T., 1979. Sucrose translocation and storage in sugar beet. *Plant Physiol.* **63**: 828-832.

Godde D., 1999. Adaptations of the photosynthetic apparatus to stress conditions. In Plant Responses to Environmental Stresses (ed. H.R. Lerner), pp. 449–474. Marcel Dekker, New York.

Gossett D.R. Banks S.W. and Millhollon E.P., 1996. Cran Lucas, Antioxidant response to NaCl stress in a control and a NaCl- tolerant cotton cell line grown in the presence of paraquat, buthionine sulfuximine and exogenous glutathione, *Plant Physiol.* **112** : 803-809.

Greenway H. and Munns R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **31:** 149-190.

Grégory B., 2005. Ecophysiologie de semis de *Conifères ectomycorhizés* en milieu salin et sodique. Thèse de doctorat en science forestières pour l'obtention du grade de philosophiae Doctor (Ph. D). Qubec. pp: 1-32.

Grieve AM. and Walker RR., 1983. Uptake and distribution of chloride, sodium and potassium ions in Salt-treated citrus plants. Aust J Agric Res ; **34** : 133-143.

Grouzis M., Heim G. and Berger A., 1977. Croissance et accumulation de sels chez deux Salicorne du litoral méditeranéen. *Ecol. Plant* **12**: 307-322.

Hafouda L., 2005. Caractérisation et quantification de la salinité du sol et de la nappe dans la vallee de l'oued Rhir. Thèse de Magistère. Institut national agronomique- El Harrach- Alger. pp. 1-14.

Hagemeyer D., 1996. Salt in plant ecophysiology. Sons. Inc pp 176-181.

Hanson AD., Nelson CE. and Everson EH., 1977. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. Crop Sci ; **17** :720-726.

Handa S., Handa A.k., Hasegawa P.M. and Bressan R. A., 1986. Proline accumulation and the adaptation of the cultured plant cells to water stress. *Plant Physiol.* **80** : 938-945.

Hare PD. and CressWA. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant growth regul.* **21**: 79-102.

Hartung W. and Jeschke W.D., 1999. Abscissic acid: a long-distance stress signal in salt stressed plants. *In*: Lerner H.R. (ed). *Plant response to environmental stresses, from phytohormones to genome reorganization*. Marcel Dekker Inc., Basel, NY, USA, pp 333-348.

Hasegawa M. and Bressan A., Zhu J. and Bohnert H., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol.* Plant Mol. Biol. **51**: 463-99.

Heller R., Esnault R. and Lance C. 1969. Physiologie végétale. Tome 1 Nutrition. Dunod. 323p.

Hernandez S., 1997. Modalités métaboliques de la réponse prolinique chez Lycopersicon esculentum en conditions de stress salin. Mémoire D.E.A. Uni. de Rennes I. 23p.

Hernandez S., 1997. Mécanisme physiologiques et métaboliques de la résistance a la contrainte saline chez les végétaux supérieurs. Rapport bibliographiques. Uni. de Rennes I. 20p.

Hireche-Adial y. 2006. Réponse de la Luzerne (Medicago Sativa L) au stress hydrique et à la profondeur de semis. Memoire Magistère. University d' El Hadj Lakhdar Batna p84.

Hophkins W.G. 2003, Physiologie végétale. De boeck. P 512.

Horton, Moran, Ochs, Rawn et Scrimgeour, 1994. Principe de biochimie. De Boek université. 25p.

Hullin M., 1983. Cours de drainage. Partie consacrée aux sols salés. Cours polycopie. Vol. 3, INA, Algérie, 139p.

Hurkman WJ., 1993. Effect of salt stress on plant gene expression : a review. *In genetic aspect of plant mineral nutrition*, éd. PJ Randall, E Delhaize, RA Richards, R Munns, pp. 187-193. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

Ighil Hariz Z.,1990. Etude du comportement physiologique, biochimique et structurale du *Retama retam* vis à vis du NaCl. Thèse de Magister, Université d'Oran Algérie, 120 p.

Ildiko K., and Galira G., 1995. Carbohydrates in wheat and maize plants under water stress. INRA, Inter drought, v10. pp 465-472.

Itai C.,1999. Role of phytohormones in plant responses to stresses. *In*: Lerner H.R, ed. *Plant response to environmental stresses, from phytohormones to genome reorganization.* Marcel Dekker Inc., Basel, NY, USA, pp 287-301.

John Libbey, 1994. Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? AUPLEF UREF pp 311-320.

Jolivet Y., Larher F. and Hamelin J., 1982. Osmoregulation in halophytic higher plants: The protective effect of glycine betaine against the heat destabilization of membranes. *Plant Sci.* Lett. **25**: 193-201.

Kalra Y.P. and Maynard D.G., 1992. Methods manual for forest soil and plant analysis. Inf. Rep.NOR-X-319. Forestry Canada, Edmonton, AB, Canada.

Kartesz. J., 2000. Biota of North America Project (BONAP), University of North Carolina - Notional plant, Data center-NRCS, U.S.D.A Baton Rouge, LA70874- 4490. U.S.A web site: http://plants. U.S.D.A. gov.

Kent F. and Hanson D., 1990, Drought and salt tolerance: towards understanding and application. Elsevier Science. pp 358-362.

Kentour A. et Amrassi R., 1999. Physiologie des plantes vertes, Ed. Houma, Alger ,189p (en arabe).

Keren R., 2000. Salinity. *In*: Sumner M.E. Ed. *Handbook of Soil Science*. CRC Press, NY, USA, pp G3-G25.

Khelil A., Menu T., Ricard B., 2007. Adaptive response to salt involving carbohydrate metabolism in leaves of salt-sensitive tomato cultivar. *Plant Physiology and Biochemistry*. **45**: 551-559

Kim JY., Mache A., Brangeon J. and Prioul J.L., 2000. A Maize vacuolar invertase, IVR2, is induced by water stress organ/tissue specifity and diurnal modulation of expression. Vol 124, *plant physiol*. pp: 71-84

Lawlor W., 1995. physiological plant. Ecology. Springer. pp 396-400.

Levitt J., 1972. Responses of plants to environnement al stresses. Acadimic press pp 697

Levitt J. 1980. Response of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt and other stresses. 2nd ed. Academic Press,

Levy G.J., 2000. Sodicity. *In*: Sumner M.E., éd. *Handbook of Soil Science*. CRC Press, NY, USA, pp G27-G62

Lichtenthaler H.K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology* **148**: 4-14.

Liu Q., Kasuga M., Sakuma Y., Abe A., Miura S. *et al.*, 1998. Tow transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate tow cellular signal transduction pathway in drought- and low-temperature-sensitive gene expression, respectively, in Arabidopsis. Plant Cell **10**: 1391-406.

Louis P., Galinski EA., 1997. Characterization of genes for the biosynthesis of the compatible solute ectoine from Marinococus halophilus and osmorégulated expression in E. coli. Microbiologie **143:**1141-49

Lowry OH., Rosebrough, Farr, Randall, 1951.Protein measurement with the Folin-phenol reagent, *J. Biol. Chem.* 193-251.

Luttge. U., Kluge. M. et Baner. G., 1992. Botanique, Ed. *Tec & Doc- lovoisier*. p 574.

Magné C. and Larher F., 1992. High sugar content of extracts interferes with colorimetric determination of amino acids and free proline. *Anal. Biochem.* 200 : 115-118.

Mainguet M., 1995. Dégradation des sols, irrigation, salinisation et décadence in l'homme et la sécheresse. Masson géographie. pp 267-283.

Makmur A., Gerloff GC., Gabelman WH., 1978. Physiology and inheritance of efficiency in K^+ utilization in tomatoes grown under K^+ stress. J Am Hort Sci ; **103 :** 545-549.

Maurel c. and Chrispeels MJ., 1995. phosphorylation regulates the water channel activity of the seed specific aquaporines. *EMBO J. 14: 3028-35.*

Munns R., 1988. Why measure osmotic adjustment? Aust J. *Plant Physiol.* **15** : 717-726.

Munns R., 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment* **16**: 15-24.

Murata Y., Obi I., Yoshihashi M. and Kakutani T., 1994. Reduced permeability of K+ and Na^+ ions of K^+ channels in plasma membrane of tobacco cells in suspension after adaptation to 50 mM NaCl. *Plant cell Physiol.* **35**: 87-92.

Nelson D.E., Koukoumanos M. and Bohnert H.J., 1999. *myo*-Inositol-dependent sodium uptake in ice plant. *Plant Physiol.* **119**: 165-172.

Niu X., Bressan RA., Hasegawa PM., 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environment. *Plant Physiol.* **109**: 735-742.

Noirud N., Deizot S. and Lemoine R., 2000. The sucrose transporter of celery. Identification and expression during salt stress 1. *plant physiol.*, vol **122**. pp 1447-1456.

Nuccio M.L., Rhodes D., McNeil SD. and Hanson AD., 1999. Metabolic engineering of plants for osmotic stress resistance. *Curr. Opin. Plant Biol.* **2**: 128-34.

Nultsch W., 1998. Botanique générale, Ed. Deboeck Université, Paris ,602p .

Olmos E. and Heller E., 1995. Cellular adaptation from a salt-tolerance cell line of *Pisum sativum. J. Plant Physiol.* **148** : 727-734.

O.N.M., 2007. Données météorologiques de Ouargla. 3p.

Ould El Hadj-Khelil A., 2001. Contribution à l'étude de réponses métaboliques de la Tomate à la salinité. Thèse de doctorat. Univ. de Rennes1. 115p.

Ozenda P., 1983. Flore du Sahara. 2ème édition, éd. C.N.R.S., Paris, 622p.

Ozenda P., 1991. Flore du Sahara. 3ème édition, éd. C.N.R.S., Paris, 662p.

Papageorgiou G. and Murata N., 1995. The unusually strong stabilizing effects of glycine betaine on the structure and function of the oxygen-evolveing photosystem II complex. *Photosynth. Res.* **44**: 243-52.

Paquin R., 1986. Effet de l'humidité du sol sur la teneur en proline libre et des sucres totaux de la luzerne endurcie au froid et à la sécheresse. *Can.J.Plant Science*,66,p.95101.

Pérez-Alfocea F. and Larher F., 1995. Sucrose and proline accumulation and sugar efflux in tomato leaf discs affected by NaCl and polyethylene glycol 6000 iso-osmotic stresses. Plant Sci. **107**: 9-15.

Pérez-Alfocea F., Estan MT., Caro M. and Guerrier G., 1993. Osmotic adjustment in *lycopersicon esculentum* and *L. pennelli* under NaCl and polyethylene glycol 6000 iso-osmotic stresses. *Physiol. Plant.* **87**: 493-498.

Phamathi A.T., Borrel-Flood C., Viera Da Silva J.B., Justin A.M. et Mazliak, 1985. Effects of water stress on lipid metabolism in cotton leaves. *Phytochem.*, **24**,(4), 723-727.

Poljakoff-Mayber A, 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. In plant in Saline Environnement, ed. A Poljakoff-Mayber, J Gale, pp.97-117. Spring-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Poormohammad Kiani S., 2007. Analyse génétique des réponses physiologiques du tournesol (*Helianthus annuus* L.) soumis à la sécheresse. Thèse de doctorat Ecole National Supérieure Agronomique de Toulouse. 214p.

Pouget M., 1971. Etude agro pédologique du bassin du Zahrez Rharbi (feuille de rocher de sel). Université d'Alger. 158p.

Rains DW., 1989. Plant tissue and protoplast culture: application to stress physiology and biochemistry *in plant under stress,* ed. Jones HG. et *al*. Cambridge university press.pp 181-193.

Ramanjulu S., Bartels D., 2002. Drought and dessication-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Env.* **25**: 141-151.

Rammade F., 2002. Dictionnaire de l'écologie et des sciences de l'environnement, 2éme édition, Dunod pp 249-373.

Randerath K., 1971. Chromatographie sur couches minces. Ed. Couthier Vielere, paris.

Raven P.H., Evert R.F. et Eichorn S.E., 2003. Biologie végétale. De boek. P 944.

Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J Plant Physiol 161:1189-1202

Rodriguez HG, RA. Richards, WR.Jordan and MC.Drew.,1997.Growth, water relations and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress. *Plant Physiology*,25,88193

Rodriguez-Rosales M.P., Kerkeb L., Bueno P. and Donaire J.P., 1999. Changes induced by NaCl in lipid content and composition, lipoxygenase, plasma membrane H-ATPase antioxidant enzyme activities of tomato (Lycopersicon esculentum. Mill) calli. Plant Science PP 143-150.

Roe J.H., 1955. The determination of sugar in blood and spinal fluid with anthrone reagent. *J. Biol. Biochem.* **212** : 335-343.

Rouvillois-Brigol M., 1975. Le pays de Ouargla. Ed. Département de Géographie de l'université de Sorbon, Paris, 389p.

Rush DW., Epstein E., 1981. Comparative studies on sodium, potassium and chloride of a wild halophytic and a domestic Salt-sensitive tomato species. *Plant Physiol* ; **68** : 1308-1313.

Rudish J. and Luchinsky U., 1986. Water economy. In The tomato crop. Champan and Hall. pp. 335-361.

Sasaki K. and Taylor I.E.P., 1986. *Myo*-Inositol synthesis from [1-^{3}H] glucose in *Phaseolus vulgaris* L. during early stages of germination. *Plant physiol.* **81**: 493-496.

Sacher R.F., Staples R.C. and Robinson RW., 1983. Ion regulation and response of tomato to sodium chloride: a homeostasic system. *J. Am. Soc Hortic. Sci.* **108:** 566-569.

Serrano R., Gaxiola R., 1994. Microbial models and salt stress tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* **13** : 121-138.

Serrano R., Ali R., Culianez-Macià FA., Ferrando A., Garcia MJ., Gaxiola R., Glaser HU., Màrquez JA., Miralles VJ., Montesinos C., Montrichard F., Murguia JR., Rios G.,

Rodriguez PL., Ronnere C., 1996. Crucial reactions for salt tolerance in yeast. *In Physical stresses in plants*, ed. S Grillo, A Leone, pp,95-100. Spring-Veriag Berlin, Heidelberg, New York.

Shaddad MA., 1999. The effect of proline application on the physiology of *Raphanus sativus* plants grown under salinity stress. *Biol. Plant.* **32** : 104-112.

Silver CS., Defries RS., 1992. Une planète un avenir. Ed. Sang de la terre, Académie Nationale des Sciences, USA, pp. 189.

Smirnoff N., 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytol**125**: 27–58.

Smith M.A., Spomer L.A., Shibli R.A. Knightst., 1992 Effect of NaCl salinity on miniature dwarf tomato "Micro-Tom": It Shoot and root growth responses, fruit production and osmotic ajustement plant . Nutr. **15**: 2329-2341.

Stewart GR. and Larher F., 1980. Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress *in* the biochemistry of plant. Accadimic press. pp 609-630.

Stitt M. and Schreiber U., 1988. Interactions between sucrose synthesis and photosynthesis. III. Response of biphasic induction kinetics and oscillations to manipulation of the relation between electron transport, the Calvin cycle, and sucrose synthesis. J. *Plant Physiol.* **133**: 263-271.

Stitt M., 1990. Fructose-2,6-bisphosphate as a regulatory protein in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Bio **l41**:153-185

Stogonov BP., 1964. Physiological basis of salt tolerance of tolerance of plants. Ed. Poljakoff-Mayber, AM Mayer, pp.1-97, Israël program. For sci. Transl., Jerusalem.

Sudhakar C., Reddy PS., Veeranjaneyulu K. 1993. Effect of salt stress on the enzymes of proline synthesis and oxidation in greengram. *J.Plant Physiol.* **141**. 621-623.

Szabolcs J., 1989. Salt affected soils, as word problem. In the reclamation of salt affected soils. Proc. Int. Symp. Jiana. China. 13-12 May, Univ Beijing, China, pp. 30-47.

Tal M., Katz A., Helkin H. and Dehan K.., 1979. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato : Proline accumulation in *Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill. and *Solanum pennellii* Cor. treated with NaCl and polyethylenglycole. New Phytol ; **82** : 349-355.

Taleisnik-Gertel E., Ta1 M., 1986. Potassium utilization and fluxes in wild Salt-tolerant relatives of the cultivated tomato. *Physiol. Plant* ; **67** : 415-420

Thomson WW., 1975. The structure and function of salt glands. In *plant in salin environnement.* Ed. Poljakoff-Mayber A., Gale J., pp. 118-143. Springer-Veriag, Berlin, Heidelberg, New York.

Ting I.P. 1982. Plant Physiology. Addison-Wesly Publishing Company Inc., Reading, MA, USA.

Tipirdamaz R., Gagneul D., Duhazé C., Aïnouche A., Monnier C., Özakum D., Larher F., 2005. Clustring of halophites from an inland march in turkey according to their ability to

accumulate sodium and nitrogenous osmolytes. Environnemental and Experimental Botany. **57**: 139-153.

Torrecillas A., Alarcon JJ., Sanchez-Blanco MJ., 1994. Osmotic adjustment in leaves of *Lycopersicon esculentum* and L. *pennelli* in response to saline water irrigation. Biol. Plant pp 247-254.

Toutin. G., 1977. Elément d'agronomie saharienne, Ed. JAUVE Paris, 276p

Troll w. and Lindsey, 1954. A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Biochem.* **215**: 655-660.

Trotel P., Bouchereau A., Niogret M.F. and Larher F., 1996. The fate of osmo-accumulated proline in leaf discs of rape (Brassica napus L.) incubated in a medium of low osmolarity. *Plant. Sci.* **118**: 31-45.

Tyerman SD. Bohnert HJ., Maurel C.,1999. plant aquaporines: their molecular biology, biophysiques and significance for plant water relations. J.EXP.BOT. 50: 1055-71.

Venekamp J.H., 1989. Regulation of cytosol acidity in plants under conditions of druoght. *Physiol. Plant.* **76** : 112-117.

Verbruggen N., Hua XJ., May M. and Van Montagu M., 1996. Environnemental and developmental signals modulate proline homeostasis: evidence for a negative transcrirtional regulator. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **93** : 8787-91.

Viennot G., 1960. Rapport du sol et de la végétation. pp 140-148

Viera Da Silva J.B., 1976. Water, ultrastructure and enzymatic activity, pp : 207-224.in water and plant life, éd. Springer-Veriag, Berlin, Heidelberg, New York

Walker RR., Douglas TJ., 1983. Effect of salinity level on uptake and distribution of chloride, sodium and potassium ions in citrus plants. Aust J Agric Res ; **34** : 145-153.

Winter H. and Huber SC., 2000. Regulation of sucrose metabolism in higher plants : Localization and regulation of activity of key enzymes. *Critical Rev. Plant Sci.* **19**: 31-67.

Weimberg R.,1987. Solutes adjustments in leave of two species of wheat at two different stages of growth in response of salinity. *Physiol.Plant*,**70**, p.381-388.

Xiong L., Schumaker K.S. and Zhu J.-K., 2002. Cell signaling during cold, drought, and salt tress. *The Plant Cell Supplement* 14: S165-S183.

Xu D., Duan X., Wang B., Hong B., Ho TDH, Wu R., 1996. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, HAV1, from barly confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiol.* **110**: 249-57.

Yeo AR. and Flowers TJ., 1989. Selection for physiological characters – exemples from breeding for salt tolerance. In Plants Under Stress, ed. HG Jones, TJ Flowers, MB Jones, pp.217-234. Cambridge University Press, Cambridge

Yoshiba Y., Kiyosue T., Katagiri T., Ueda H., Mizugochi T. et al., 1995. Correlation between the induction of agene for D1-pyrroline-5-carboxylase synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. Plant J. 7: 751-60.

Zahrane. M., 1995. Les principes d'écologie végétale et leurs Application, Ed. El-Ouafa- Egypte, 267p. (En arabe).

Zhang J., Lu Q. and Verma DSP., 1995. Removal of feedback inhibition of delta l-pyrroline-5-carboxylate synthetase, a bifunctional enzyme catalyzing the first step of proline biosynthesis in plants. J. Biol. Chem. **270**: 20491-96.

Zhang J., Nguyen H.T., Blum A., 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in corps plant. Jornal of experimental botany. **50:** 291-302.

Zhao Y., Aspinall D. and Paleg L.D., 1992. Protection of membrane integrity in *Medicago sativa* L . by glycine betaine against effects of freezing. *J. Plant Physiol.* **140**: 541-43.

Zhu J.-K., 2001. Plant salt tolerance. *Plant sciences,* university of Arizona. pp : 66-71.

Zhu J.-K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* **53:** 247-273.

Zid E. et Grignon C., 1991. Les tests de sélection précoce pour la résistance des plantes au stress. Cas de stress salin et hydrique. In l'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides, éd. John Libbey. AUPLEF UREF. pp 91-108.

ANNEXES

Les études relatives aux mécanismes physiologiques impliqués dans la tolérance à la salinité ont montré que le maintien de la sélectivité entre sodium et potassium, les ajustements des métabolismes glucidiques et prolinique et l'aptitude à compartimenter les solutés accumulés sont parmi les conditions nécessaires à la survie en milieu salin (Ould El Hadj-Khelil, 2001). C'est à ce niveau d'appréhension des mécanismes adaptatifs exprimés par les halophytes pour résister à la salinité que se situe ce travail par l'évaluation des composées minéraux et organiques jugés comme les éléments clés de la résistance à la salinité et ce chez quelques halophytes spontanées sous deux régimes hydriques dans la région de Ouargla.

Le présent travail est scindé en trois parties. La première regroupant les principales informations sur les sols salins et les halophytes sous forme d'une synthèse bibliographique. Dans la seconde partie, le matériel biologique et la méthodologie de travail y sont présentés. Les principaux résultats obtenus suivie des discussions font l'objet de la troisième partie de ce travail. Nous achevons notre manuscrit par une conclusion.

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE