

UNIVERSITE DE BLIDA 1

FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE

Département de Biotechnologie et Agro-écologie

THÈSE DE DOCTORAT

Spécialité : Amélioration des productions végétales

IMPLICATION DE L'AJUSTEMENT OSMOTIQUE, DES ANTIOXYDANTS DANS LA RÉPONSE À LA SALINITÉ CHEZ LE GENRE ARTEMISIA

Par

TORCHIT NADIR

Devant le jury composé de

CHAOUIA. C	Professeur, U.de Blida	Présidente
MOUAS. Y	Maitre de conférences A, U.de Blida	Directrice de thèse
HAMIDI. Y	Maitre de conférences A, U.de Blida	Co- Directeur de thèse
LALLOUCHE. B	Maitre de conférences A, U.de M'SILA	Examinatrice
KIROUANI. A	Maitre de conférences A, U. de MEDEA	Examineur
HADJ KOUIDER. B	Maitre de conférences A, U. de M'SILA	Examineur

Implication de l'ajustement osmotique, des antioxydants dans la réponse à la salinité chez le genre *Artemisia*

Résumé

Le genre *Artemisia* comporte de nombreuses espèces aromatiques, fourragères et médicinales, qui méritent une attention notamment pour la réhabilitation des zones marginales telles que les zones affectées par la salinité. Cette étude a pour objectif d'élucider l'implication de l'ajustement osmotique (proline, sucres solubles, accumulation des ions), et du système antioxydant (activité antioxydante et polyphénols) dans la réponse à la salinité (0 ; 17 ; 34 ; 51 ; 68 et 85mM en NaCl), en in vitro chez deux espèces du genre *Artemisia* (*A.herba alba*. Asso et *A.campestris*.L), un suivi de la croissance des vitroplants a été entrepris. Les résultats obtenus montrent que la quasi-totalité des paramètres de croissance sont affectés négativement sous l'effet du stress salin durant les huit semaines de culture pour les deux espèces testés, notant que celle qui était la plus affectée est l'*A.campestris* comparée à l'*A.herba alba*.Asso. Il est important de signaler que la croissance racinaire est la moins sensible et ce quelle que soit l'espèce. L'ajustement osmotique chez les deux espèces affiche une capacité adaptative d'accumulation de proline dans les feuilles sous l'effet de la salinité avec des teneurs allant de 1.03µg et 1.33µg à 4.58 et 9.72µg chez *A.herba alba* et *A.campestris* respectivement. Pour les sucres solubles une accumulation linéaire est enregistrée chez l'*A.campestris* pour les plus fortes teneurs estimées à 20.30µg, quant à l'*A.herba alba* elle diminue au-delà de 34mM en NaCl pour atteindre les 2.40µg. L'ion sodium au niveau des feuilles d'*A. campestris* se chargent d'autant plus que le milieu est riche en NaCl ce qui montre le comportement inclure de cette espèce, alors que chez l'*A.herba alba* une diminution du sodium s'enregistre au-delà de 17mM en NaCl. Une sélectivité en faveur du potassium est exprimée chez l'*A.herba alba* avec des teneurs importantes même pour des stress sévères (61.16µmol à 85mM en NaCl), cependant une diminution de cet élément est induite chez l'*A.campestris* pour atteindre les plus faibles valeurs évaluées à 29.19µmol à 85 mM en NaCl. L'activité antioxydante a tendance à s'accroître avec l'augmentation de la concentration en NaCl du milieu chez les deux espèces avec une diminution remarquable en réponse à un stress le plus sévère (85mM) chez l'*A.campestris* pour une activité de 1.23 µg GAE/g de MS. La teneur en polyphénols diminue sous la contrainte saline notamment chez l'*A.campestris* (de 0.214µg GAE/g de MS au témoin à 0.152 µg GAE/g de MS au traitement 85Mm).

Mots clés : *Artemisia herba alba*.Asso, *Artemisia campestris*.L, ajustement osmotique, antioxydants, salinité

Implication of osmotic adjustment and antioxidants in the response to salinity in genus of *Artemisia*

Abstract

The genus of *Artemisia* includes many aromatic, fodder and medicinal species which deserves attention particularly for the rehabilitation of marginal areas such as saline soils. This study aims to elucidate the involvement of osmotic adjustment (proline, soluble sugars, ions accumulation), and the antioxidant system in response to salinity (total antioxidant activity and polyphenol accumulation) in *In vitro* conditions in two species of genus *Artemisia* namely *A. herba alba* and *A. campestris*. A monitoring of the growth of the *in vitro* plants was carried. The results obtained show that almost all growth parameters are negatively affected by saline stress during the eight weeks of cultivation for both species tested, noting that the one that was most affected was *A. campestris* compared to *A. herba alba*. Asso. It is important to note that root growth is the least sensitive, regardless of the species. Osmotic adjustment in both species displays an adaptive capacity of proline accumulation in leaves under the effect of salinity with contents ranging from 1.03 μ g and 1.33 μ g to 4.58 and 9.72 μ g in *A. herba alba* and *A. campestris* respectively. For soluble sugar, a linear accumulation is recorded in *A. campestris* for the highest levels estimated at 20.30 μ g, while in *A. herba alba* it decreases beyond 34mM in NaCl to reach 2.40 μ g. The sodium content in the leaves of *A. campestris* becomes more charged when the medium is rich in NaCl, which shows the inclusion behavior of this species, whereas in *A. herba alba* a decrease in sodium is recorded beyond 17mM in NaCl. A selectivity for potassium is displayed in *A. herba alba* with significant contents even for severe stresses (61.16 μ mol at 85mM in NaCl), however a decrease of this element is induced in *A. campestris* to reach the lowest values evaluated at 29.19 μ mol at 85 mM in NaCl. The total antioxidant activities tended to increase with salinity in the two species tested, in *A. campestris* a significant decrease in response to severe stress (85mM) was recorded for an activity of 1.23 μ g GAE/g of DM. The polyphenol content decreases under saline stress, particularly in *A. campestris* (from 0.214 μ g GAE/g of DM in the control to 0.152 μ g GAE/g of DM in the 85Mm NaCl).

Keywords: *Artemisia herba alba*.Asso, *Artemisia campestris*.L, osmotic adjustment, antioxidants, salinity

ملخص

مساهمة التعديل الاسموزي ومضادات الأكسدة في الاستجابة للملوحة عند جنس الشيح

جنس الشيح يحتوي على العديد من الأنواع العطرية منها العلفية ، و الطبية ،والذي يستحق اهتمام وخاصة لاستغلال هذه الأنواع في استصلاح الأراضي الهشة ، مثل الأراضي المالحة . هذه الدراسة تهدف إلى إظهار مدى مساهمة التعديل الاسموزي (البرولين، السكريات و تراكم الايونات) و نظام المضاد للأكسدة (النشاط الكلي المضاد للأكسدة و البوليفينول) في الإجابة للملوحة (85,68,51,34,17,0 ميلي مول كلور الصوديوم) عند نوعين من جنس الشيح وهما الشيح الأبيض و الشيح الحقلي، في ظروف متحكم فيها في المخبر .متابعة معايير النمو أظهرت أن كل المعايير قد تأثرت سلبا تحت تأثير الإجهاد الملحي بعد 8 أسابيع من الإجهاد ، للعلم أن النوع الأكثر تأثراً بالملوحة هو الشيح الحقلي مقارنة بالشيخ الأبيض ، للإشارة نمو الجزء الجذري كان الأقل تأثراً بالملوحة مهما كان نوع النبات .بالنسبة للتعديل الاسموزي اظهرا النوعين قدرة تأقلمية بتراكم البرولين في الأوراق تحت تأثير الملوحة بكميات من 1.03 و 1.33ميكرو غرام إلى 4.58 و 9.72 ميكروغرام عند الشيح الأبيض والحقلي على التوالي. السكريات تراكمت بشكل متزايد عند الشيح الحقلي لتصل إلى أقصى قيمة والمقدرة ب20.30 ميكروغرام، أما عند الشيح الأبيض فلقد تناقصت الكمية عند الإجهاد ما بعد 34 ميلي مول كلور الصوديوم ليصل إلى قيمة 2.40 ميكروغرام . شوارد الصوديوم تراكمت طردا مع مستوى الإجهاد الملحي المطبق عند الشيح الحقلي ما يظهر السلوك التراكمي عند هذا النبات ، أما عند الشيح الأبيض فقد تناقصت كمية الصوديوم عندما تجاوز مستوى الإجهاد 17ميلي مول .امتصاص انتقائي للبتواسيوم قد تم تسجيله عند نبات الشيح الأبيض بكميات معتبرة وذلك عند مستويات الإجهاد الكبيرة (61.6 ميكرومول عند الإجهاد 85 ميلي مول)،ولكن هذا العنصر قد تناقص عند الشيح الحقلي ليصل إلى أدنى قيمة والمقدرة ب 29.19 ميكرومول عند الإجهاد 85 ميلي مول من كلور الصوديوم . النشاط المضاد للأكسدة اظهر ميولا لتزايد مع تزايد الإجهاد الملحي المطبق وذلك عند النوعين، مع تناقص ملحوظ عند الشيح الحقلي في الإجهاد الأعلى مستوى (85ميلي مول) و بقيمة 29.19 ميكروغرام ح غ في الغرام من المادة الجافة. كمية البوليفينول تناقصت تحت تأثير الإجهاد الملحي خاصة عند نبات الشيح الحقلي وذلك من 0.218 عند الشاهد إلى 0.152 ميكروغرام ح غ في الغرام من المادة الجافة عند المستوى أكثر إجهادا (85 ميلي مول)

الكلمات المفتاحية: الشيح الأبيض ، الشيح الحقلي، التعديل الاسموزي ،مضاد الأكسدة ،الملوحة

Remerciements

Dans un premier temps, je remercie au plus haut point mes parents et toute ma famille de m'avoir appuyé tout au long de mes études et de m'avoir transmis ces valeurs qui font ce que je suis aujourd'hui.

Je tiens à remercier vivement ma directrice de thèse Dr. Mouas Amina, pour l'intérêt qu'elle a toujours montré à mon travail et tout l'effort qu'elle a fourni pour que j'arrive à aboutir à cette thèse.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à mon co-directeur de thèse Dr. Hamidi Youcef pour son accompagnement, disponibilité, orientation et ses conseils éclairés.

J'adresse mes vifs remerciements à Pr. CHAOUIA FATMA ZOHRA, Professeur à l'université de Blida pour l'honneur qu'elle me fait en acceptant de présider le jury de cette thèse.

J'adresse mes vifs remerciements au Dr.LALLOUCHE BAHIA, maitres de conférence à l'université de M'sila pour l'honneur qu'elle me fait en acceptant d'examiner cette thèse.

Je remercie également les examinateurs Dr. KIROUANI ABDEREZAK et Dr. HADJ KOUIDER BOUBAKEUR , Maitres de conférence A à l'université de Médéa et l'université de M'sila respectivement qui ont accepté la lourde tâche de bien vouloir juger ce travail.

Sommaire

Résumé

Abstract

ملخص

Remerciements

Liste des figures

Liste des tableaux

Liste des abréviations

INTRODUCTION.....	1
Partie bibliographique.....	1
Chapitre 1 : Généralités sur le genre <i>Artemisia</i>	2
1 Genre Artemisia.....	4
1.1 Classification	5
1.2 Description botanique.....	6
1.3 Répartition géographique.....	6
1.4 Exigences pédoclimatiques	9
1.5 Adaptation de l'espèce	9
1.6 Importance thérapeutique, alimentaire et fourragère	11
Chapitre 2 : Salinisation des sols.....	14
2 La salinisation des sols.....	14
2.1 Processus de salinisation des sols.....	15
2.2 Classification des sols salins	16
2.3 Contrainte physique de la salinité	17
2.4 Contrainte biologique de la salinité.....	19
2.5 Mise en valeur des sols salés.....	20
2.6 Salinité dans le monde	21
2.7 Salinité en Algérie	22
Chapitre : 3 Stress salin	25
3 Stress salin.....	25
3.1 Notions de stress abiotiques et biotiques	25
3.2 Stress salin.....	27
3.2.1 Effet osmotique.....	28
3.2.2 Effet ionique du stress salin.....	30
Chapitre 4 : Adaptation de la plante face au stress salin.....	32

4	La plante face au stress salin	32
4.1	Ajustement osmotique	32
4.2	Ajustement ionique.....	35
4.3	Compartmentation vacuolaire.....	36
4.4	Exclusion du Na ⁺	38
4.5	Système antioxydant contre les espèces réactives d'oxygènes	41
4.5.1	Catalase (CAT)	42
4.5.2	Ascorbate peroxydase (APX)	43
4.5.3	Superoxyde dismutase (SOD).....	43
4.5.4	Acide ascorbique	44
4.5.5	Polyphénols	44
	Partie expérimentale	32
	Chapitre 5 : Matériel et Méthodes	33
5	Matériel et méthodes	46
5.1	Objectif de l'étude.....	46
5.2	Site de l'étude et matériel végétal.....	46
5.3	Analyse du sol.....	47
5.3.1	pH	47
5.3.2	CE	47
5.3.3	Analyse granulométrique	47
5.3.4	Calcaire total	47
5.3.5	Matière organique	48
5.4	Récolte du matériel végétal	49
5.5	Analyse au laboratoire.....	49
5.5.1	Préparation des milieux de culture à différentes concentration salines.....	50
5.5.2	Désinfection des graines	50
5.5.3	Mise en culture des graines et chambre de culture	51
5.6	Paramètres mesurés.....	51
5.6.1	Paramètres morfo métriques.....	51
5.6.2	Paramètres d'ajustement osmotique.....	53
5.6.3	Les paramètres antioxydants	54
5.7	Dispositif adopté et l'analyse statistique	55
	Chapitre 6 : Résultats et discussion	58
6	Résultats et discussions.....	59

6.1	Effet de la salinité sur les paramètres de croissance	59
6.1.1	Poids frais :	59
6.1.2	Poids sec	60
6.1.3	Longueur de la tige principale des vitroplants :	62
6.1.4	Longueur de la partie racinaire :	64
6.1.5	Surface foliaire :	65
6.1.6	Teneur en chlorophylles :	67
6.2	Effet de la salinité sur les paramètres d'ajustement osmotique	68
6.2.1	Teneur en proline	68
6.2.2	Teneur en sucres solubles	70
6.2.3	Teneur en Na+	72
6.2.4	Teneur en K+	73
6.3	Effet de la salinité sur le système antioxydant	75
6.3.1	Teneur en polyphénols	75
6.3.2	Activité totale antioxydante des vitroplants	77
	Conclusion générale	91
	Références bibliographiques	95
	Annexes	119

Liste des figures

Figure 1-1: Aire de répartition de l'Armoise blanche dans le monde	8
Figure 1-2: Aire de répartition de l'Armoise blanche en Algérie	8
Figure 2-1: Répartition des sols salins du Nord de l'Algérie	23
Figure 3-1: Facteurs affectant la croissance des plantes	26
Figure 3-2: Effet du stress salin sur la croissance d'une plante cultivée	28
Figure 3-3 :	28
Figure 4-1: Absorption de sodium par les racines et les mécanismes de transport vers les feuilles	40
Figure 4-2: Effets des espèces réactives d'oxygène (ROS) sur le métabolisme cellulaire	45
Figure 5-1: Localisation de la zone d'étude	46
Figure 5-2: graines d' <i>Artemisia campestris</i> (A) et d' <i>Artemisia herba alba</i> (B) (×20);	49
Figure 5-3: La mise en place de l'essai dans la chambre de culture	51
Figure 5-4: Dispositif expérimental adopté	56
Figure 5-5: Vitroplants d' <i>Artemisia herba alba</i> et d' <i>Artemisia campestris</i> (2 mois de stress)	57
Figure 6-1: Effet de la salinité sur le poids frais des vitroplants	60
Figure 6-2: Effet de la salinité sur le poids sec des vitroplants	62
Figure 6-3: Effet de la salinité sur la longueur de la partie aérienne des vitroplants	63
Figure 6-4: Effet de la salinité sur la longueur de la partie racinaire des vitroplants	65
Figure 6-5: Effet de la salinité sur la surface foliaire des vitroplants	66
Figure 6-6: Effet de la salinité sur la teneur en chlorophylle des vitroplants	68
Figure 6-7: Effet de la salinité sur la teneur en proline des vitroplants	70
Figure 6-8: Effet de la salinité sur la teneur en sucres solubles des vitroplants	71
Figure 6-9: Effet de la salinité sur la teneur en sodium des vitroplants	73
Figure 6-10: Effet de la salinité sur la teneur en potassium des vitroplants	75
Figure 6-11: Effet de la salinité sur la teneur en polyphénol des vitroplants	77
Figure 6-12: Effet de la salinité sur l'activité antioxydante des vitroplants	78

Liste des tableaux

<i>Tableau 1-1: Valeur alimentaire et fourragère de l'Artemisia herba alba. Asso et de l'Artemisia campestris.L.....</i>	<i>13</i>
<i>Tableau 2-1: Classification des sols salins</i>	<i>17</i>
<i>Tableau 2-2: Superficies des sols affectés par la salinité à travers le monde</i>	<i>24</i>
<i>Tableau 5-1: Données géographiques et analyse du sol échantillonné.....</i>	<i>48</i>
<i>Tableau 5-2: Les concentrations salines appliquées.....</i>	<i>50</i>
<i>Tableau 6-1: Poids frais des vitroplants d'Artemisia.....</i>	<i>59</i>
<i>Tableau 6-2: Poids sec des vitroplants d'Artemisia.....</i>	<i>61</i>
<i>Tableau 6-3: Longueur de la tige principale des vitroplants d'Artemisia (cm)</i>	<i>62</i>
<i>Tableau 6-4: Longueur de la racine principale des vitroplants (cm).....</i>	<i>64</i>
<i>Tableau 6-5 : Surface foliaire des vitroplants d'Artemisia (mm²).....</i>	<i>65</i>
<i>Tableau 6-6: Teneur en chlorophylle des vitroplants d'Artemisia (mg/100mg de MF).....</i>	<i>67</i>
<i>Tableau 6-7: Teneur en proline des vitroplants d'Artemisia (µg/100 mg de MF)</i>	<i>68</i>
<i>Tableau 6-8: Teneur en sucres des vitroplants d'Artemisia (µg/100 mg de MF).....</i>	<i>70</i>
<i>Tableau 6-9: Teneur en sodium des vitroplants d'Artemisia (µmol/g de MS).....</i>	<i>72</i>
<i>Tableau 6-10: Teneur en potassium des vitroplants d'Artemisia (µmol/g de MS).....</i>	<i>74</i>
<i>Tableau 6-11: Teneur en polyphénol des vitroplants d'Artemisia (GAE/g MS).....</i>	<i>76</i>
<i>Tableau 6-12: Activité antioxydante des vitroplants d'Artemisia (GAE/g MS).....</i>	<i>77</i>

Liste des abréviations

µg : micro grammes

GAE: gallic acid equivalent

TAC: Total antioxidant capacity

ROS: espèces réactives d'oxygène

NSCC : non-selective cation channel

HKT : high-affinity potassium transporter

KUP-HAK: potassium uptake permease –high affinity K⁺ transporter

SKC1 : Salt tolerance Kinase 1

CLT1: Low affinity cation transporter 1

AtKC1: *Arabidopsis thaliana* potassium channel 1

AtNHX1: *Arabidopsis thaliana* NA⁺/H⁺ exchanger 1

ABA: acide abscissique

CLC: chloride channel

VI-NSCC: voltage independent Non selective cation

SOS: Salt Overly Sensitive

KOR: Outward Rectifying K⁺ channel

NORC: Non selective Outward Rectifying Channel

CDPK: Calcium Dependent Protein Kinase

CBLs: Calcium Binding Proteins

SKOR: Stellar K⁺ Outward Rectifier

MAPKs: Mitogen-Activated Protein Kinases

KE: K-efflux transporter

TPC1: Two Port Channel 1

TPK1: Tandem- Pore K⁺ channel 1

NDF: neutral detergent fiber

ADF: acid detergent fiber

ADL: acide détergent lignine

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La salinisation des sols est un phénomène persistant et d'évolution permanente notamment dans les régions arides et semi arides, dans ces zones la diminution des précipitations et l'augmentation de l'évapotranspiration réduisent le lessivage naturel des sels entraînant ainsi leur accumulation à la surface du sol, de plus l'appel à l'irrigation intensive avec un drainage défectueux accentue le phénomène.

La salinisation des sols constitue une véritable menace soit pour la sécurité alimentaire ou pour les écosystèmes naturels, du fait qu'elle limite la croissance et la productivité des plantes dans le monde entier.

Le sel affecte le développement des végétaux par ses effets osmotiques dus au faible potentiel osmotique de la solution du sol et ses effets toxiques en raison d'une forte accumulation des ions ; de plus une accumulation importante des résidus de métabolisme à savoir les espèces réactives d'oxygène (ROS) sont générées durant le stress salin.

Compte-tenu de la grande diversité floristique présente dans nos écosystèmes steppiques les travaux de recherche d'espèces à vocation médicinale, fourragère et écologique adaptées représente un moyen pertinent pour la réhabilitation et l'exploitation des zones affectées par la salinité. De nombreuses recherches s'intéressent aux plantes fourragères et/ou médicinales comme solution alternative et importante à l'utilisation de ces sols

La réhabilitation des zones affectées par la salinité est basée sur la capacité des plantes à s'adapter et à tolérer l'accumulation des sels dans la rhizosphère. De ce fait les plantes spontanées présentant une plasticité d'adaptation importante constituent un réservoir d'espèces susceptibles d'être utilisées pour la remédiation des sols salins.

Les réponses au stress salin sont complexes et se font à différents échelles (cellule, organe et plante entière). En fonction de l'espèce et de l'écotype divers adaptation peuvent se produire en fonction des conditions environnementales.

Ces adaptations peuvent être considérées comme une solution au problème d'utilisation des environnements hostiles tel que la salinité.

Ainsi la présence d'une multitude de réponses intra et interspécifique à la salinité nécessite une évaluation et une caractérisation des paramètres morpho-physio et biochimiques, donc les programmes de réhabilitation des zones affectées par la salinité passent en premier lieu par la caractérisation des paramètres d'adaptation à savoir les paramètres d'adaptations morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires.

La sensibilité, la tolérance et la résistance à la salinité sont des mécanismes impliqués dans les réponses à la salinité et une approche analytique est nécessaire pour distinguer les espèces sensibles des espèces tolérantes.

La connaissance des effets de la salinité, des stratégies d'adaptations et les réponses possibles obtenues sont des éléments préalables pour tous programmes de réhabilitation. De ce fait nous avons pris l'idée de réaliser ce travail

Cette étude a été entreprise sur deux espèces endémiques de nos écosystèmes steppiques appartenant au genre *Artemisia* à savoir l'*Artemisia herba alba* et l'*Artemisia campestris* cultivée en In vitro. Cette méthode permet de maîtriser précisément les conditions de culture et offrir la particularité d'assurer un milieu homogène pour une meilleure évaluation des réponses via certains paramètres de croissance d'ajustement osmotique et du système antioxydant

Afin de mieux comprendre et d'élucider la réponse de nos deux espèces d'*Artemisia* (*Artemisia herba alba* et *Artemisia campestris*) à la salinité les réponses morphologiques seront présentées en premier lieu en terme de croissance.

La cinétique des ions sera ensuite étudiée et une évaluation quantitative au niveau des feuilles sera réalisée, face à la forte charge croissante en ions due aux stress salin appliqué ; nos espèces testées vont réagir en induisant une réponse adaptative dite d'ajustement osmotique par l'accumulation d'osmolytes, c'est pourquoi une étude de cet aspect mérite d'être abordée à travers le dosage de deux osmotocums omniprésents chez les plantes cultivées et spontanées à savoir les sucres solubles et la proline.

Une évaluation du système antioxydants (l'activité antioxydante totale et teneur en polyphénols) sera ensuite étudiée afin d'approfondir et d'améliorer les résultats obtenus.

En fin pour mettre en place ce travail il faut dans un premier temps rassembler les éléments bibliographiques nécessaires, ainsi les deux premiers chapitres aborderont le phénomène de la salinisation des sols et une présentation de nos deux espèces étudiées, les chapitres qui suivent traiteront le stress salin et les réponses des plantes vis-à-vis à cette contrainte. La méthodologie du travail adopté est représentée par la partie matériel et méthodes, enfin la dernière partie englobera tous les résultats obtenus ainsi que leurs interprétation.

Partie bibliographique

Chapitre 1 : Généralités sur le genre *Artemisia*

Le genre *Artemisia* appartient à la famille des Astéracées anciennement nommées les Composées, c'est une famille comportant près de 13 000 espèces réparties en 1500 genres [1].

1- Genre *Artemisia*

Selon la classification phylogénétique APGII cette famille est subdivisée en 5 sous familles à savoir :

- Barnadésioïdées
- Mutisioïdées
- carduoïdées
- Cichorioïdeae
- Asteroïdeae

Les Asteroïdeae sont elles mêmes divisées en plusieurs tribus dont les plus importantes : les Anthémidées, les Astérées, les sénécionées et les Hélianthées [2]. Les *Artemisias* appartiennent à la tribu des Anthémidées et représente le genre le plus diversifié de cette tribu.

Selon Ouyahya [3], le genre *Artemisia* se caractérise par un certains nombre de traits communs, des feuilles sont entières ou profondément découpées en lanières plus ou moins nombreuses et plus ou moins étroites ; des capitules sont très petits, longs et larges de 1,5 à 6 millimètres ; les fleurs sont toutes tubuleuses à corolle peu visible ; les bractées de l'involucre sont imbriquées et scarieuses à la marge, et exceptionnellement glabres ; une odeur camphrée, plus ou moins accusée.

Gast [4], signale que le genre *Artemisia* a été créé par Tournefort en 1700, et il appartient à la famille des Composées, sous-famille de Corymbifères ou Radiées, tribu des Anthémidées. Le nom *Artemisia* aurait deux possibles signification, soit le nom grec de Diane, Artemis, qui présidait aux accouchements et secourait les femmes malades, soit le nom de la femme de Mausole, roi de Carie [5].

Le genre *Artemisia* regroupe des herbacées, des arbrisseaux et des arbustes. Les armoises sont d'un genre polymorphe comportent près de 20000 espèces dans le monde, en raison de leurs propriétés médicinales un grand nombre d'espèces est utilisé dans la pharmacopée locale [6]

1.1 Classification

L'*Artemisia herba alba* et l'*Artemisia campestris* sont deux espèces appartenant à la famille des Astéracées, dont les plus rencontrées en Algérie sont [7] :

Artémisia herba alba Asso., *Artémisia campestris* L., *Artémisia judaica*.,*Artémisia arboréscens* L., *Artémisia absinthum* L., *Artémisia atlantica* Coss et Dur., *Artémisia alba* Turra. ssp *kabylica*. *Artémisia verlotorum* Lamott., *Artémisia vulgaris* L., *Artémisia monosperma* L.

Selon [8], et [9], les deux espèces sont classées systématiquement au :

Règne : Plantae

Sous règne : Tracheobionta

Division : Magnoliopsida

Sous classe : Astéridae

Ordre : Astérales

Famille : Astéraceae

Genre : *Artémisia*

Espèce : *Artémisia herba alba* Asso

Espèce : *Artémisia campestris* L

1.2 Description botanique

L'armoise rouge et l'armoise blanche sont des espèces vivaces qui forment des touffes ligneuses d'une hauteur de 30 à 35 cm pour l'armoise blanche , et de 30 à 80 cm pour l'armoise rouge [10].

Chez l'*Artemisia campestris* les feuilles sont glabres de couleur verte foncée, les inférieures dipinnatiséquées, les supérieures pinnatiséquées, les basales pétiolées et auriculées [8], alors que chez l'*Artemisia herba alba* les feuilles sont courtes, sessiles, pubescentes et argentées, décomposées en languettes fines, blanches et laineuses Elles sont très petites, ce qui réduit considérablement la surface transpirante et permet ainsi à la plante de résister à la sécheresse [11]

Les tiges sont ramifiées, rigides et dressées chez l'armoise blanche chez l'armoise rouge elles sont un peu couchées, dures à leur base, pubescentes vers leur sommet lignifiées dans la partie inférieure, très rameuse, elles sont habituellement brune-rouge et glabres [11],

Les fleurs chez l'*Artemisia herba alba* sont groupées en grappes à capitules très petites (ne dépassent pas 7mm de longueur) allongés et étroits ; celles du rang extérieur ont la corolle à 3 dents et sont pistillées ; les autres ont la corolle à 5 dents et sont stamino- pistillées soit stériles [12]. Celles de l'*Artemisia campestris* sont jaunâtres, réunies en de nombreux capitules très petits, ovoïdes ; involucre et réceptacle glabres ; les fleurs du centre du capitule stériles ou hermaphrodites, celles de la périphérie généralement unisexuées et femelles ; étamines à anthères prolongées en pointe à leur sommet [13]

1.3 Répartition géographique

L'*Artemisia campestris* est distribuée dans l'hémisphère nord, en particulier sur la côte méditerranéenne de l'Europe, sud-ouest de l'Asie et de l'Afrique, en Afrique du Sud et dans l'Ouest de l'Amérique du Sud, elle est prédominante dans les régions arides des pays d'Afrique du Nord comme le Maroc, l'Algérie, la Tunisie [14].

En Algérie l'*Artemisia campestris* se rencontre dans le sud et l'ouest, elle est plus rare dans les montagnes de l'est, et plus encore dans le nord-est [15]. Selon Quezel et Santa [11], cette espèce est répandue au sud algérien (Golea, Tiout, Ain safra, Batna) et au sahara occidental (Hoggar et Tassili).

Artémisia herba alba Asso se distingue par une large aire de répartition par rapport à l'*Artemisia campestris*. C'est la plante la plus répandue sur tous les étages arides et semi arides [16]. Elle pousse dans les zones délimitée par les isohyètes de 100 à 400 mm /an qui couvre de grandes étendues, évaluées à 4 millions d'hectares [15].

Dans le monde l'*Artemisia herba alba* est répandue depuis les îles canaries et sud de l'Espagne jusqu'aux steppes d'Asie centrale (Iran, Turkménistan, Ouzbékistan) et à travers l'Afrique du nord et le proche orient, C'est une espèce saharo arabe et méditerranéenne [13].

En Algérie l'armoïse blanche pousse dans la steppe, zone délimitée par les isohyètes de 100 à 400 mm /an ; et qui couvre de grandes étendues, évaluées à 4 millions d'hectares [17]. Elle est assez rare dans le tell algérien et dans le Sahara septentrional, rencontrée dans les sahels et les plaines du littoral et dans le massif du Sahara central, très répandu à Oran, Chlef, Sig et dans le Hoggar. On la retrouve aussi à Tamanrasset et sur les hamadas et les regs [18]. Au sud elle occupe une superficie de 250 000 hectares [19].

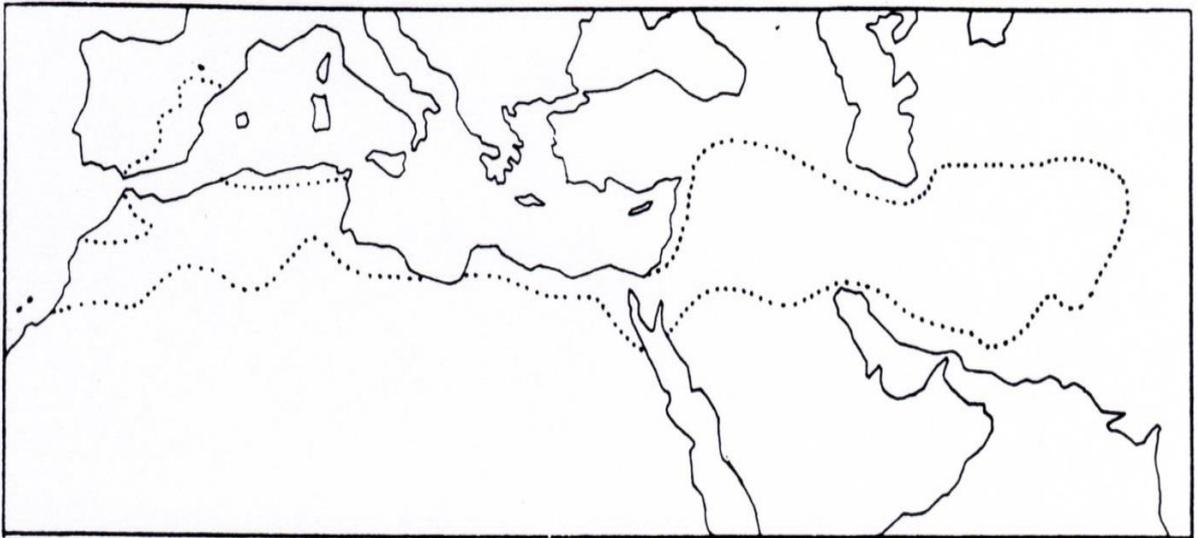


Figure 1-1: Aire de répartition de l'Armoise blanche dans le monde [9]

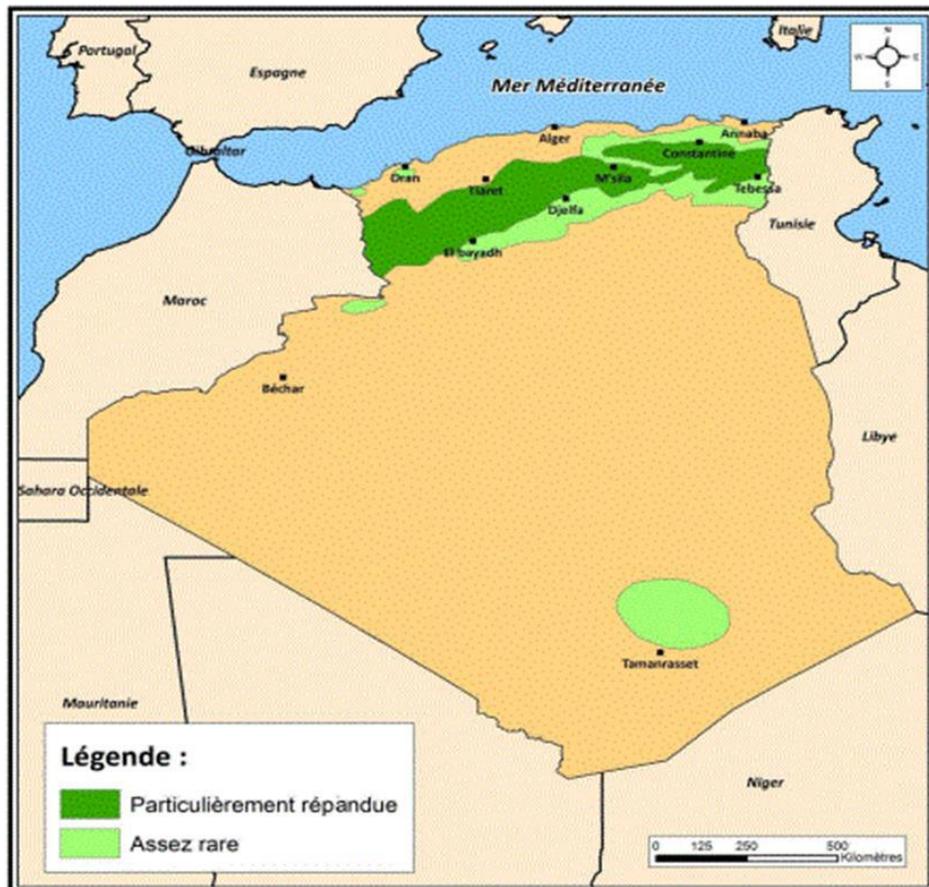


Figure 1-2: Aire de répartition de l'Armoise blanche en Algérie [9]

1.4 Exigences pédoclimatiques

Sur le plan climatique l'armoise blanche présente une élasticité relativement grande, elle est citée dans la tranche de 20 à 600 mm de pluviosité annuelle moyenne [20]. Elle peut ainsi appartenir à l'intervalle bioclimatique (au sens d'Emberger) allant de l'étage semi-aride supérieur à l'étage per-aride (saharien) inférieur avec des hivers chauds à froids.

L'espèce trouve son optimum dans l'étage bioclimatique aride (avec une pluviosité moyenne de 200 à 300 mm) à hiver frais ou froid [21]. Sur le plan édaphique, cette espèce est indicatrice d'une terre meuble, sablonneuse et limoneuse de 40 cm d'épaisseur [17]. Selon Pouget [22], la texture la plus répandue de l'armoise blanche est plutôt limono sableuse. Cette texture se trouve dans les sols superficiels (inférieur à 20 cm de profondeur) avec un taux très faible d'éléments grossiers en surface et une salure très faible à nulle.

L'*Artemisia campestris* couvre une large surface écologique qui va de l'étage thermo-méditerranéen jusqu'à l'étage montagnard méditerranéen et depuis les zones sahariennes jusqu'aux zones humides [23].

Le Houerou [7], signale les groupements végétaux marqués par la présence de cette espèce sont essentiellement distribués dans les étages et sous-étages bioclimatiques du semi-aride inférieur (à hiver frais et tempéré) jusqu'à l'aride inférieur (à hiver doux) entre les altitudes de 100 à 500 mètres dans presque toutes les situations topographiques et toutes les expositions. Elle est peu abondante dans les zones littorales.

1.5 Adaptation de l'espèce

Dans les steppes, comme dans toutes les zones arides et semi-arides les rigueurs climatiques obligent les espèces végétales à des adaptations nécessaires à leur survie.

L'*Artemisia herba alba* montre une adaptation très poussée vis-à-vis du milieu et en particulier la sécheresse du climat par :

- un dimorphisme saisonnier de son feuillage lui permet de réduire la surface transpirante et d'éviter ainsi les pertes d'eau [24].
- Une réduction de 73% de la taille des feuilles à été observé entre le printemps et l'été toute fois cette réduction est proportionnelle à l'aridité [25].
- Un système racinaire intensif avec un réseau très dense de racines et de radicelles atteignant 30 à 50 centimètres de profondeur pour un diamètre d'environ un mètre est capable de valoriser toute humidité superficielle occasionnée par des petites pluies [26].
- La division de la touffe en sous individus autonomes pour l'alimentation hydrique, lui permet de supporter la mort d'une partie de la touffe sans que l'individu disparaisse [24].
- Cette espèce est également capable d'exploiter l'humidité du sol jusqu'à 50cm de profondeur [27].
- Le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne chez les communautés d'armoises est de 2.06 à Ksar –Echellala et de 0.61 dans le sud oranais, C'est une caractéristique des espèces des zones arides [21].

-
La présence de l'*Artemisia campestris* est essentiellement conditionnée par les facteurs édaphiques plutôt que les facteurs climatiques [23]. Différents écotypes d'*Artemisia campestris* existent [28] :

- La première étant la forme de dune mouvante qui est essentiellement reliée à l'écotype des dunes ;
- Une deuxième forme qui pousse dans les milieux salés le long de la côte, puis une forme liée aux champs qui existe au niveau des champs de pâturages secs et au niveau des sols graveleux
- la dernière forme qui est la forme calcaire qui prédomine dans les champs de roches calcaires et les terres arides
- Les graines d'armoise ne puissent pas germent immédiatement car elles subissent une dormance obligatoire presque une année avant de germer, cette dormance permettent au graines d'échapper à la prédation estivales et que les conditions favorables se réunissent : température fraîche dont

l'optimum se situe entre 10 et 12⁰ C et une humidité élevée qui se coïncide à l'automne [29].

1.6 Importance thérapeutique, alimentaire et fourragère

L'*Artemisia herba alba* est une plante essentiellement fourragère, très appréciée par le bétail comme pâturage d'hiver [30]. Dans certaines zones semi-arides et arides elle constitue un pâturage permanent qui par son odeur caractéristique la rend très prisée par le cheptel ovin [10].

C'est une plante médicinale utilisée pour faciliter la digestion, calmer les douleurs abdominales et certains maux de foie et antidiabétique, de plus les racines sont indiquées contre certains troubles nerveux [31].

Alshamaony et al.[32], signale que cette plante est reconnue chez les populations nomades pastorales pour ses vertus purgatives. Dans certains pays d'Afrique du nord l'*Artemisia herba alba* est considérée comme un traitement efficace contre le tractus digestif et comme un antidiabétique.

L'*Artemisia herba alba* par son pouvoir antibactérien, antiseptique et antifongique lui offre une large application dans de nombreux domaines: thérapeutique, cosmétique et agro-alimentaire [33].

Son extrait aqueux est utilisé traditionnellement en Jordanie comme un antidote contre les venins de plusieurs types de serpents et de scorpions, et en Afrique du nord pour soigner la bronchite, l'abcès, les diarrhées [34]

L'huile essentielle de l'armoise blanche manifeste une activité antibactérienne grâce à la présence de la santoline alcool [35]. L'armoise blanche sert comme épice, elle permet de parfumer les viandes grasses, agrmente aussi les sauces, les plats à base de poissons [36].

L'*Artemisia campestris* est une plante médicinale appelée localement Dgouft , elle est utilisée en particulier pour traiter les troubles digestives, les ulcères et les douleurs menstruelles [37] .

Akrou et al [38] signalent que cette plante est utilisée en décoction comme remède anti-diarrhéique, antispasmodique, et contre l'ulcère gastrique. Pour [39] la partie aérienne est utilisée dans le traitement de brûlures, de la diarrhée, les morsures de serpents, les piqûres de scorpions.

En usage externe l'*Artemisia campestris* est employée pour soulager les rhumatismes, cicatriser les plaies et les brûlures, ainsi que pour traiter l'eczéma [40]. Les indiens de l'Amérique du nord utilisent l'*Artemisia campestris* en tant qu'agent abortif pour mettre fin aux grossesses difficiles [41]. [42] attribue à cette plante des propriétés tonique et calmante pour les dents.

L'extrait méthanoïque de la partie aérienne de l'armoise rouge possède une forte activité répulsive contre une espèce de moustique *Culex*, l'extrait a montré un degré de répulsion élevé contre plusieurs vecteurs de maladies comme la malaria [43].

Tableau 1-1: Valeur alimentaire et fourragère de l'*Artemisia herba alba*.Asso et de l'*Artemisia campestris*.L

Valeurs alimentaires	Composition (mg/100g de MS)	
	<i>A.herba alba</i>	<i>A.campestris</i>
Sodium	50	307
Potassium	3000	848
Calcium	2000	1282
Magnésium	600	129
Phosphore	250	1105
Cuivre	0.02	2
Zinc	0.06	1.5
Fer	0.5	18.8
Manganèse	20	3.1
Valeurs Fourragères	Composition (% de MS)	
Matière sèche	90.1	98.68
Matière organique	92.00	89.76
Matière minérale	8.00	10.24
Matière azoté totale	12.39	11.5
Cellulose brute	31.9	-
NDF	37.8	33.04
ADF	25.8	98.68
ADL	10.11	89.76

Chapitre 2 : Salinisation des sols

La salinisation des sols est devenue une préoccupation environnementale majeure en raison de son impact sur la fertilité des sols par une diminution de la production végétale et par l'altération physico-chimique des sols ; sur le plan économique elle concerne les pertes en revenus agricoles et les coûts élevés de remédiation et de restaurations des sols ; l'aspect environnementale se réside dans la dégradation des écosystèmes, la contamination des eaux et par l'érosion des sols.

La salinisation des sols

La salinisation est un processus d'accumulation ou d'enrichissement en sels qui s'exprime dans tous les environnements terrestres, aquatiques et atmosphériques, notamment dans le sol, objet triphasé (solide, aqueux, gazeux) par excellence [44]

Stengel et *al.*, [45] définissent la salinisation comme un phénomène d'accumulation excessive de sels très solubles (chlorures, sulfates, carbonates de sodium ou de magnésium) dans la partie superficielle des sols, ce qui se traduit par une diminution de la fertilité des sols.

La salinisation est un terme générique caractérisant une augmentation progressive de la concentration des sels dans les sols sous l'influence d'apport d'eau d'irrigation salée, de l'aridité du climat ou de conditions hydrologiques particulières (lessivage insuffisant, proximité de la nappe). Cette concentration de la solution saline du sol conduit ainsi à la précipitation successive de minéraux qui modifie sa composition et détermine différentes voies d'évolution des sols en fonction de l'abondance relative des différents ions majeurs dans la solution de départ [46], ces ions majeurs sont le calcium (Ca^{++}), le magnésium (Mg^{++}), le sodium (Na^+), le potassium (K^+), le chlorure (Cl^-), le sulfate (SO_4^-) et les carbonates (HCO_3^- , CO_3^{--})

La salinisation est appréciée au laboratoire par la quantité d'électrolytes ou de solutés libérée par le sol au contact de l'eau dans un rapport de volume sol/eau qui peut être celui de la saturation en eau (pâte saturée) [47]

Les sols sont dits salés lorsqu'ils contiennent une certaine quantité d'éléments minéraux, dont notamment le sodium, sous forme dissoute, échangeable ou précipitée (Salisols, Sodisols, Sulfatosols, Thiosols, etc.). Les sols salés sont étroitement liés à une source de salinité d'ordre géologiques (évaporites), hydrogéologiques (eaux souterraines), ou hydrologiques (eaux marines).

2.1 Processus de salinisation des sols

Le processus de salinisation des sols se produit lorsque la minéralisation de la solution du sol dépasse un certain seuil sous l'influence d'un mécanisme physique (évaporation, drainage interne insuffisant, altération de minéraux et accumulation), au-delà de ce seuil, les végétaux subissent une sécheresse physiologique due à une pression osmotique trop forte et à une toxicité en certains éléments. Dans les systèmes irrigués, un dysfonctionnement hydrologique est toujours à l'origine de la salinisation des terres : un excès d'eau entraîne la remontée d'une nappe phréatique salée tandis que qu'un manque d'eau provoque une lixiviation insuffisante des sels [48]

Montoroi [49] souligne que la formation des sols salés (salosodiques) est liée à la présence de l'ion Na^+ cation dominant qui existe sous deux formes :

- Une forme saline (NaCl , Na_2SO_4 , NaHCO_3 , Na_2CO_3)
- une forme échangeable liée au complexe organo-minéral

La formation des sols salsodiques nécessite :

- une condition de station : existence d'une source locale de sodium (nappe salée, dépôt sédimentaire salin, matériaux d'altération d'une roche éruptive riche en minéraux sodique) ;
- une condition climatique permettant la conservation de l'ion Na^+ dans le sol : élimination par drainage en climat humide, maintien dans les zones arides (exception pour les sols de bordure de mer où le sodium est périodiquement renouvelé après son élimination par les pluies)

Les conditions de station peuvent être acquises secondairement (salinisation secondaire) par contamination anthropique par la mise en valeur agricole (eaux

d'irrigation, aménagements hydro-agricoles, amendements, effluents industriels.....)

Un climat à forte composante évaporatoire ou des eaux d'irrigation déjà minéralisées exacerbent la dégradation saline. En milieu côtière tropical ou tempéré, riche en dépôts organiques (mangrove, marais maritime, et polder), le processus de salinisation est associé à un processus de sulfato-réduction microbienne du fer et du soufre qui dépend des conditions hydrologiques locales : des périodes réductrices (précipitation de sulfures de Fe ; matériaux sulfidique ou thionique TH) alternent avec des périodes oxydantes (acidification, libération de sulfates et précipitation de jarosite ; horizon sulfaté U) [49].

Le processus de sodisation se produit lorsque le complexe organo-minéral d'échange est progressivement saturé par l'ion Na^+ (horizon sodique Na). Les agrégats deviennent instables à partir d'un certain seuil et la dégradation des propriétés physique du sol est potentielle [50].

Le processus d'alcalisation intervient lorsqu'un sol à complexe saturé en sodium se transforme physiquement suite aux réactions d'échange entre l'ion Na^+ et les protons au moment d'une humectation. La sodisation et l'alcalisation étant étroitement liées, on parle globalement de processus d'alcalinisation [51]

Les réactions d'échange Na^+/H^+ provoquent une dégradation des propriétés physiques du sol à cause de la protonisation des argiles et à l'augmentation du pH ; les argiles protonées deviennent plus fragiles et sont facilement dispersables. La dispersion de l'argile crée un horizon compact à structure prismatique, massive ou colonnaire, la porosité se réduisant [51]

2.2 Classification des sols salins

Selon l'intensité des processus mis en jeu et leurs caractéristiques physico-chimiques, on définit plusieurs types de sols salés [52]. Leur appellation varie selon les classifications pédologiques, mais on distingue en général trois grandes catégories :

- les Salisols (ou solontchak), sols salins à complexe calcique ou magnésien (Salisols carbonatés), à complexe sodique (salisols chloruro- sulfatés)

- les thiosols et sulfatosols, sols salins à sulfato-réduction (riche en sulfures de fer réduit et à complexe ferreux /aluminique)
- les sodisols indifferencies, sols salins/alcalins (les sodisols solenetziques), sols alcalins lessivés, et les sodisols solenetziques/solodisés , sols alcalins lessivés/dégradés

Loyer [52], définit trois grandes catégories de sols salés selon les processus de salinisation et d'alcalinisation mis en jeu :

- les sols salin stricto sensu ;
- les sols salins à sulfato-réduction/oxydation ;
- les sols alcalins

Le terme générique des sols salés prend communément d'autres appellations : sols salins et sodiques, sols salsodiques, sols halomorphes. Plus spécifiquement, les sols salins sont aussi nommés sols affectés par les sels, et, pour les sols alcalins, on parlera de sols à alcali ou de sols sodiques.

Tableau 2-1: Classification des sols salins [51]

Classification	Conductivité électrique	Proportion du sodium échangeable	pH	Structure du sol
Salin	Supérieure à 4	Inférieur à 13	Inférieur à 8.5	Normale
Salin sodique ou salsodique	Supérieure à 4	Supérieur à 13	Inférieur à 8.5	Normale
Sodique	Inférieure à 4	Supérieur à 13	Supérieur à 8.5	dégradée

2.3 Contrainte physique de la salinité

La présence de sels affecte les propriétés physiques des sols (porosité, disponibilité hydriques) ce qui rend les sols asphyxiants. Dans les sols salins, la présence excessive de sels solubles neutres floccule la fraction argileuse, mais les maintient stable, alors que dans les sols alcalins, un excès en sodium

échangeable favorise la dispersion de l'argile et rend la structure du sol instable [53].

La salinisation et la sodisation entraînent une diminution de la stabilité structurale des agrégats. Elles provoquent une modification de l'organisation du système poral des horizons superficiels et l'apparition de pellicules à la surface du sol sous l'effet de l'impact des gouttes de pluie [54]

La salinisation a des conséquences non négligeables sur les propriétés physico-chimiques du sol notamment dans les sols sodiques, la haute concentration en ions Na^+ déplace les cations Ca^{2+} et Mg^{2+} et dégrade la structure avec une capacité de stockage de l'eau et une aération réduites réduisant ainsi la conductivité hydraulique [55]

Sumner [56], note qu'un taux de sodium échangeable élevé déclenche le processus de dispersion des argiles ce qui réduit les forces d'attraction entre les particules colloïdales lors de l'humectation des agrégats, et induit par conséquent une désagrégation très intense, responsable de la faible infiltrabilité des sols à cause de la mobilité des particules terreuses [57]

Les conditions salines sévères affectent profondément le comportement des pores structuraux, lacunaire et la phase argileuse. Morshedi et Sameni [58], ont montré que la dispersion associée au phénomène d'éclatement réduit la conductivité hydraulique parce que les particules argileuses dispersées sont mobiles et capables d'engendrer la fermeture des pores conducteurs.

La dispersion physico-chimique constitue le principal mécanisme responsable de la désagrégation qui entraîne une diminution de l'infiltration sous les conditions de salinité. Sous l'effet de la salinisation, les sols manifestent une évolution structurale défavorable qui influence le comportement hydrodynamique de surface car la salinité s'accompagne d'une sodisation du complexe d'échange [59].

2.4 Contrainte biologique de la salinité

Les milieux salins sont défavorables pour nombreux microorganismes du sol en raison du pH trop basique, de la tension osmotique trop élevée et de la structure asphyxiante du sol. Toutefois des expériences ont montré que la salinité exerce des effets différents sur la microflore tellurique de sorte que certains microorganismes sont peu sensibles alors que d'autres sont inhibés [60].

La salinisation altère les fonctions écologiques du sol. La haute conductivité électrique endommage les processus de respiration, de décomposition des résidus, de nitrification et dénitrification. La biodiversité et les microorganismes du sol en subissent les impacts, perturbant à leur tour les différents cycles de nutriments et du carbone [55].

La salinité représente le principal facteur qui affecte la densité des actinomycètes. Dans les sols salins, la population des actinomycètes et son pourcentage par rapport à la microflore totale est extrêmement faible [61].

Un taux élevé en sodium ralentit la minéralisation du stock d'azote organique du sol, de tous les processus biologiques, la nitrification est la plus sensible à la salinité [60].

Comparativement aux sols non salés, la salinité réduit la densité de la biomasse microbienne, car la concentration de la solution du sol entraîne une augmentation de la pression osmotique. Celle-ci inhibe le développement des microorganismes du sol en bloquant leurs fonctions biochimiques. Toutes les espèces telluriques sont affectées à des degrés variables par la salinité. Les germes nitrifiants sont plus sensibles que les germes ammonifiants [62]

L'influence de la salinité sur les microorganismes dépend largement des espèces anioniques et cationiques des sels apportés au sol. Le NaCl est plus nocif que le Na₂SO₄ et inhibe d'avantage les activités enzymatiques que le CaCl₂ et Na₂SO₄ [63]

2.5 Mise en valeur des sols salés

Indépendamment du facteur économique qui doit nécessairement être pris en compte, la mise en valeur des sols salés va dépendre des processus physico-chimiques qui les affectent [64]. Une bonne utilisation agricole des sols salés nécessite :

- l'élimination des sels en excès (lixiviation) et la suppression de la source de sodium (drainage de la nappe salée). ces pratiques seront d'autant plus aisées que le sol est perméable et que l'eau est abondante et de bonne qualité. L'amélioration est temporaire quand la nappe est à faible profondeur : le drainage doit être efficace pour prévenir les risques de salinisation secondaire
- l'utilisation des plantes résistantes à la salinité
- la reconstitution de la fertilité des sols par des amendements qui enrichissent les argiles en Ca^{2+} échangeable
- des pratiques culturales particulières : labour de défoncement, ratissage des sels en surface, planage des parcelles, billonnage

Stengel [45] proposent un ensemble de pratique de gestion et de restauration des sols salins :

- Maintien de la nappe phréatique dans les périmètres irrigués, à une profondeur suffisante (2.5 à 3.5 mètres) pour que les phénomènes de remontée capillaire et d'enneigement soient réduits ;
- la mise en place, lorsque cela possible, d'un mulch en surface du sol afin de réduire l'évaporation ;
- maintien d'une bonne capacité d'infiltration du sol et d'une bonne conductivité hydraulique, pour que le transfert des sels en profondeur, au-delà de la zone racinaire reste possible ;
- une bonne adaptation aux conditions climatiques : veiller par exemple à ce que les sols soient humides à l'entrée de l'hiver, pour que les précipitations qui surviendront alors aient une forte efficacité lessivante des sels ; ou bien encore à réserver l'usage des eaux plus salées aux périodes où les cultures sont dans une phase de maturité, car elles sont plus tolérantes ;

Guét [65], propose une correction des sols salins par :

- décompactations des sols, afin d'améliorer le taux d'infiltration des eaux de pluie et l'efficacité des irrigations de lessivage ;
- installation ou réfection du drainage, suivie de fortes irrigations afin de lessiver les sels solubles ;
- apport de gypse puis fortes irrigations afin d'éliminer le sodium du complexe ;
- paillage ou binage, afin de réduire l'évaporation. Si le sol est très calcaire apport de soufre ou de pyrite
- toutes les pratiques agricoles visant à réduire le compactage et améliorer la structure du sol.

2.6 Salinité dans le monde

D'après FAO [66], près d'un milliard d'hectares de sols touchés par la salinisation ont été recensés à travers le monde (soit 8,7% des sols de la planète). Ces sols sont principalement observés en milieu naturellement aride ou semi-aride, en Afrique, en Asie et en Amérique latine. Les régions durement touchées par la salinité sont l'Asie centrale, le Moyen-Orient, l'Amérique du Sud, l'Afrique du Nord et le Pacifique.

À l'échelle mondiale, les pertes économiques dues à ce phénomène sont estimées à 27.3 milliards de dollars US. la salinité-sodicité des sols est l'un des plus grands défis mondiaux dans les régions arides et semi-arides, qui affecte gravement la production agricole. 20% du total des terres cultivées et 33% des terres agricoles irriguées dans le monde sont touchés par la salinisation [67].

La perte de terres arables du fait de la salinisation des sols dans le monde représente 500 m² par seconde, soit 3 hectares chaque minute et près de 1, 57 million d'hectares perdus chaque année, souvent de manière irrémédiable [68]

Les zones les plus concernées sont l'Asie centrale, les bassins du Gange, de l'Indus, de l'Euphrate et du fleuve jaune. La salinisation réduit les superficies irriguées du monde de 1 à 2 % par an et touche le plus durement les régions arides et semi-arides. Personne ne connaît les chiffres avec précision, mais il

semble qu'au moins 8 % des terres irriguées soient touchées", souligne l'expert de la FAO Julián Martínez Beltrán. "Dans les régions arides et semi-arides, on arrive à quelque 25 %".

2.7 Salinité en Algérie

En Algérie les sols salés sont localisés au Nord qu'au Sud Algérien, et s'expriment mieux entre les isohyètes 450 mm qui semblent être la limite supérieure des sols fortement sodiques [69].

Selon l'INSID [70], le phénomène de la salinisation des sols est observé dans les plaines et vallées de l'Ouest du pays (Mina, Cheliff, Habra Sig, Maghnia) dans les hautes plaines de l'Est (Constantine, Sétif, Bordj Bou Arreridj, Oum El Bouagui), aux abords des Chotts et de Sbkhas (Chott Ech Chergui, Chott Gharbi, Chott Hodna, Chott Melghir, Sebkhah d'Oran, de Benziane, Zemmoul, Zazhrez Gharbi et Chergui, etc..) et dans le grand Sud (dans les Oasis, le long des oueds)

Szabolcs [71], signale que 3,2 million d'hectares subissent à des degrés de sévérité variable le phénomène de salinisation dont une bonne partie se trouve localisée dans les régions steppiques ou le processus de salinisation est marqué du fait des températures élevées durant presque toute l'année, du manque d'exutoire et de l'absence de drainage efficient. Selon [72] les plus vastes étendues de sols affectés par l'excès de sels se trouvent dans les basses plaines d'Oranie, dans la vallée de Mina près de Relizane et sur les hautes plaines au sud de Setif et de Constantine. Les sols salés ont aussi une grande extension dans les régions sahariennes au sud de Biskra jusqu'à Touggourt, Ouargla et au-delà.

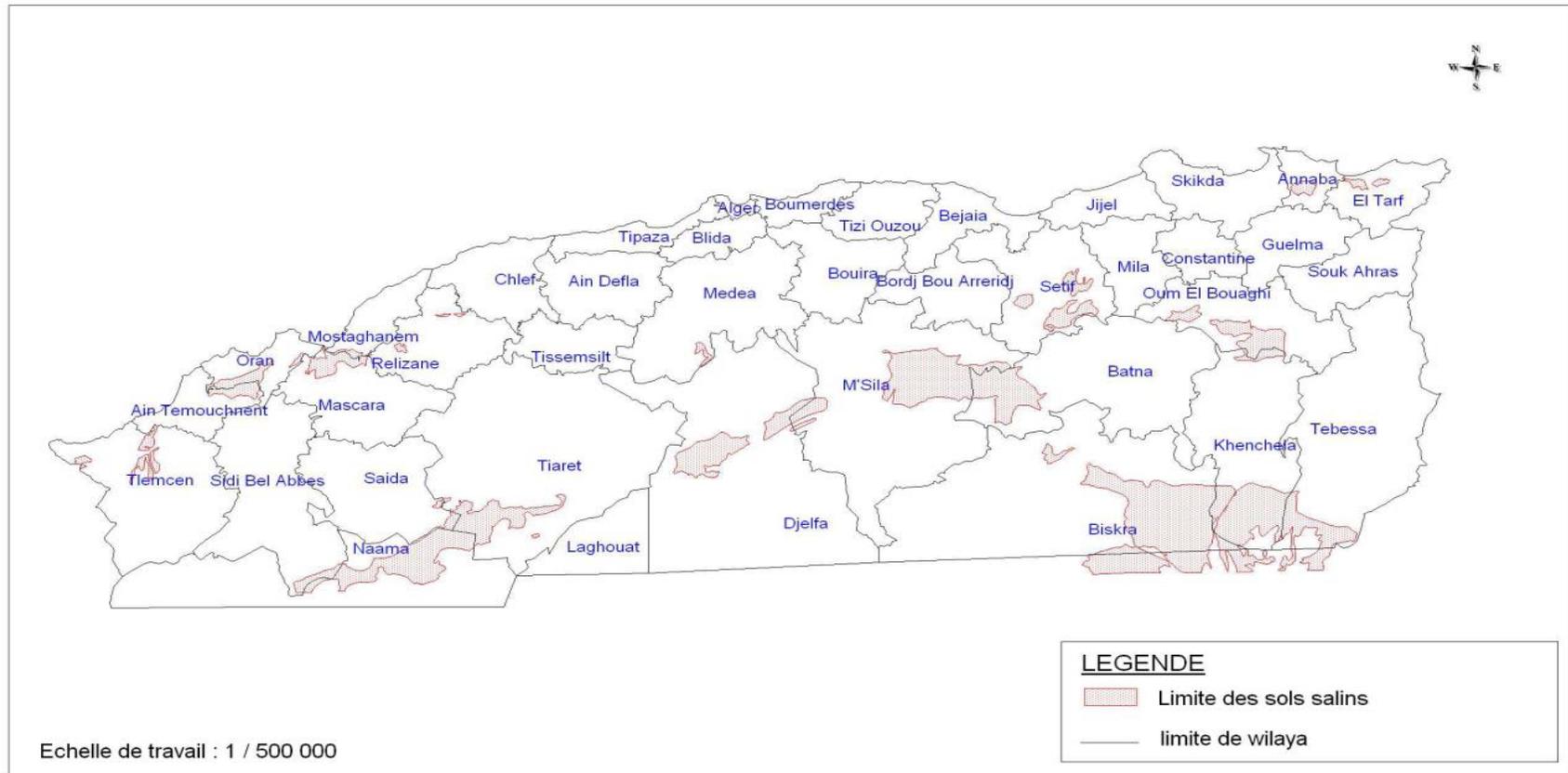


Figure 2-1: Répartition des sols salins du Nord de l'Algérie

Tableau 2-2: Superficies des sols affectés par la salinité à travers le monde [67]

Continent	Superficie (en millions d'hectares)
Canada	7
USA	77
Amérique Centrale	5
Amérique du Sud	84
Afrique du Nord	161
Afrique Ouest	83
Afrique Est	56
Afrique du Sud	22
Europe Ouest	1
Europe Est	2
Russie	126
Moyen Orient	176
Asie Sud	52
Asie Est	98
Asie Sud-Est	6
Océanie	169
Total	125

Chapitre 3 : Stress salin

Stress salin

Le « stress » terme introduit à partir d'un modèle mécanique et défini comme une force [73]. Lorsque ce stress engendre une modification de l'entité sur lequel il s'exerce, le terme de contrainte est alors employée. La différenciation entre les termes de contrainte et de stress provient de l'utilisation de vocabulaire physique et technique pour des systèmes biologiques [74].

Le stress est l'altération de la condition physiologique causée par des facteurs qui tendent à modifier son équilibre [75], [76]

Le stress est une réponse de l'organisme à des situations ou des événements perçus comme exerçant une demande ou étant agressants. Le stress est toute agression, tension ou agent nocif produit dans le corps une réaction qui dans ses grandes lignes est toujours la même, C'est pour cela que l'on dit que le stress est non spécifique. » [77]

Le mot stress désigne l'agression que subit un organisme vivant puis la réaction de celui-ci à l'état de perturbation qui en résulte. Les réponses phénotypiques induites par un stress sont intimement liées à la source des perturbations, à leur nature, leur période ainsi qu'à leur durée [78]

3.1 Notions de stress abiotiques et biotiques

Le stress représente l'ensemble des contraintes extérieures à l'organisme limitant le développement de tout ou partie de l'individu sans pour autant induire obligatoirement une destruction de la biomasse[78]. Les contraintes environnementales peuvent être variées : sécheresse, températures extrêmes, salinité des sols, il s'agit des stress abiotiques. D'autres types de contraintes peuvent affecter les plantes, qui sont engendrées par des organismes vivants, se sont des stress de type biotiques

Deux types de stress peuvent affecter les plantes [79]:

- stress biotiques causés par des organismes vivants (champignons, bactéries, virus, nématodes, insectes, etc.) ;
- stress abiotiques dus à des facteurs environnementaux tels que la sécheresse, le gel, la salinité, le vent, etc

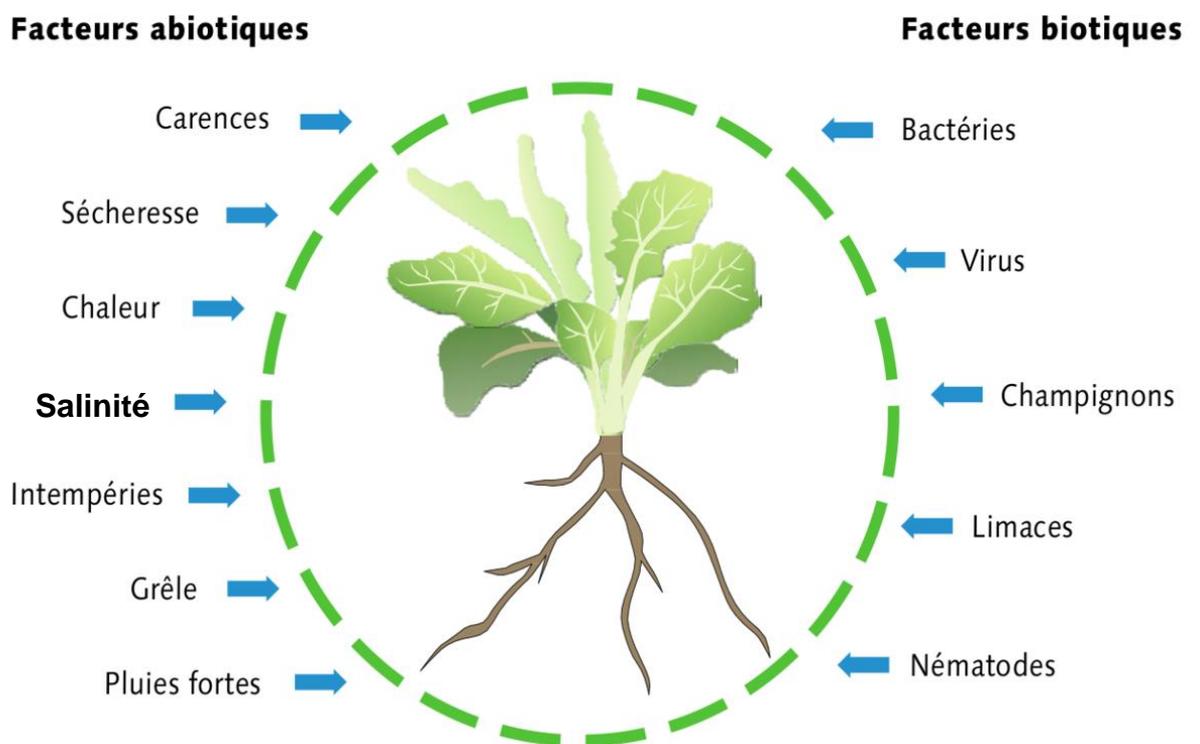


Figure 3-1: Facteurs affectant la croissance des plantes

3.2 Stress salin

Le stress salin intervient quand la concentration des sels dans le milieu est très élevée. Le terme de stress salin s'applique essentiellement à un excès d'ions, mais pas exclusivement, aux ions Na^+ et Cl^- dans la rhizosphère et dans l'eau [80].

Le stress salin est une augmentation de la concentration en sels qui va d'un afflux plus élevé d'ions dans la cellule suivie d'une perte d'eau due à un effet osmotique. Ce type de stress est présent dans le milieu marin et terrestre [81].

le stress salin est l'un des stress abiotiques majeurs qui conduit à des pertes considérables des cultures et une diminution des rendement [82] .

Un stress salin est le résultat d'une accumulation excessive des sels au niveau des racines engendrant deux contraintes à savoir :

- une contrainte osmotique qui diminue l'absorption de l'eau par la plante induisant une sécheresse physiologie (composante osmotique) ;
- une contrainte ionique due à une forte accumulation des ions induisant une toxicité ionique (composante ionique).

Ces deux composantes affectent les plante d'une manière décalée dans le temps : la composante osmotique débute immédiatement après que la concentration en sels atteint le seuil critique c'est une réponse immédiate dite rapide, cette phase est caractérisée par un taux de croissance réduit avec une diminution de l'expansion foliaire. La deuxième composante correspond à une accumulation des sels à des valeurs toxiques et qui se caractérise par une sénescence des feuilles c'est une phase dite ionique.

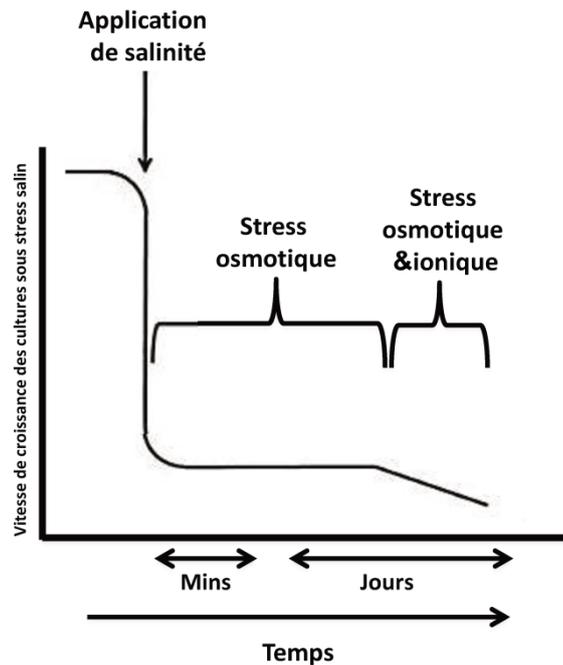


Figure 3-2: Effet du stress salin sur la croissance d'une plante cultivée [83]

3.2.1 Effet osmotique

La présence d'une forte concentration en sels dans le sol abaisse le potentiel osmotique du sol par rapport aux tissus racinaires, cette différence de potentiel osmotique affecte le flux d'eau entrant dans les racines. Lorsque le potentiel du milieu externe est plus négatif que celui des racines le flux d'eau devient sortant, ce qui assèche la plante. [84]

Le stress osmotique affecte tous les processus importants chez la plante par la perte d'eau, tels que le changement de conductivité hydraulique des tissus, le mouvement des stomates, la photosynthèse qui va se répercuter sur la croissance des plantes.

En réponse à la contrainte saline les racines génère de l'acide abscissique (ABA) qui dans la partie aérienne conduit à la fermeture des stomates [85]. Cette fermeture entraîne une limitation de la diffusion du CO_2 et par conséquent une altération de la carboxylation de la Rubisco. La photochimie des feuilles est modifiée ainsi que le métabolisme du carbone ce qui affecte la croissance des

racines et des parties aériennes conduisant ainsi à un faible développement des feuilles et des organes reproducteurs [86].

La fermeture des stomates imposée par le stress osmotique entraîne d'autres contraintes secondaires tel que l'augmentation de la température foliaire, la diminution de la transpiration des feuilles ce qui affecte le moteur d'absorption et de la translocation de l'eau et des nutriments.

Les concentrations élevées des ions Na^+ et Cl^- dans la solution du sol favorisent le passage de ces derniers vers les racines par voie passive via des canaux non sélectifs : non-selective cation channel (NSCC) [87]. Une autre voie de pénétration du sodium est celle des transporteurs à forte affinité au potassium « high-affinity potassium transporter » de type (HKT) en raison de la similarité ionique de Na^+ et K^+ sous forme hydratées [88].

L'augmentation de l'influx du Na^+ provoque une réduction du rapport Na^+/K^+ et par conséquent une carence en K^+ [89].

En effet, les carences en K^+ , résultant de l'accumulation des ions Na^+ , entraîne l'inhibition des enzymes photosynthétiques, essentiellement celles qui nécessitent le K^+ comme cofacteur [82], une forte accumulation des ions Cl^- peut causer une dégradation de la chlorophylle, de plus l'altération de la photosynthèse induit aussi un stress oxydatif tardif [90].

La réduction de la photosynthèse augmente la production des espèces réactives d'oxygène (ROS) qui altèrent l'ADN, les acides aminés et inactive plusieurs enzymes importantes pour le métabolisme [91].

La phase osmotique du stress salin entraîne une diminution immédiate de l'élongation et de la division cellulaire au niveau foliaire [92]. Les sels accumulés dans le sol peuvent limiter ou arrêter complètement la croissance du végétal suite à une élévation de la pression osmotique du milieu et/ou à l'effet toxique des ions [93].

Munns [94], signale que l'effet osmotique qui se résulte de la salinité élevée entraîne une élévation d'énergie que la plante fournit au sol, ce qui conduit à une

intensification de la respiration et réduction de la croissance des plantes, une part importante des photoassimilats est réallouée à la croissance des racines, il s'agit d'une adaptation anatomiques chez de nombreuses espèces au stress salin.

3.2.2 Effet ionique du stress salin

L'effet osmotique de la salinité est dû à une forte accumulation d'ions dans la partie aérienne de la plante, en cas d'une salinité causée par une forte concentration en NaCl le stress ionique est dû à une toxicité des ions sodium Na et chlorure Cl⁻ perturbant ainsi l'homéostasie ionique et l'activité de certains enzymes [95].

Le stress ionique se développe au fil du temps, c'est une résultante d'une combinaison d'accumulation d'ions dans la partie aérienne et d'incapacité à tolérer les ions qui se sont accumulés dans les tissus végétaux. Il s'agit d'une phase plus lente que la phase osmotique qui induit la sénescence des feuilles et aboutit finalement à réduire le rendement ou même conduit à la mort de la plante [83].

L'effet ionique agit par une double action sur les plantes à savoir une action toxique en raison d'une forte accumulation de sels dans les tissus et une action nutritionnelle en raison d'une compétition d'absorption avec d'autres ions notamment le K⁺ [96].

L'accumulation des ions à des concentrations toxiques lors d'un stress ionique perturbe le fonctionnement normal du métabolisme et conduit à la réduction de la biomasse et un arrêt de la croissance puis une sénescence précoce des feuilles [97].

[98] Horie et *al.*, rapportent l'excès de sodium peut entraîner une déficience nutritionnelle en limitant l'absorption et l'accumulation d'autres éléments nutritifs comme K⁺, Ca²⁺, ou Mn²⁺. Il y'aurait une compétition entre Na⁺ et Ca²⁺ pour les mêmes sites de fixation apoplasmique, d'autre part les ions Cl⁻ limitent l'absorption des anions NO₃⁻.

La forte concentration en Na⁺ dans le cytoplasme provoque un dysfonctionnement générale du métabolisme de la plante via une altération de l'homéostasie ionique,

une inhibition de l'activité enzymatique, une réduction de l'activité photosynthétique, et donc une altération de la physiologie et du développement de la plante [99].

la diminution de l'activité photosynthétique due à la forte accumulation des sels engendre un stress oxydatif par production des espèces réactive d'oxygène (ROS) tels que le peroxyde d'hydrogène H_2O_2 et les radicaux libres de l'oxygène : anion superoxyde O_2^- et radical hydroxyl OH^- qui endommagent le photosystème II , dégradent les lipides , les protéines et les acides nucléiques[100].

Chapitre 4 : Adaptation de la plante face au stress salin

La plante face au stress salin

Le stress salin représente l'un des principaux facteurs abiotiques menaçant d'une manière significative la production végétale. Face à cette contrainte environnementale, les plantes réagissent par divers mécanismes afin de résoudre une double difficulté hydrique due à une diminution de la disponibilité en eau et une autre ionique due à une accumulation excessive des ions.

4.1 Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique se définit comme le maintien de la turgescence par abaissement du potentiel osmotique via l'accumulation des solutés en réponse à un stress osmotique [101]. Pour [102] l'ajustement osmotique est un processus par lequel le potentiel hydrique de la plante peut être diminué sans être accompagné d'une baisse de la turgescence.

Pendant le stress salin le flux des ions à l'intérieur de la cellule et la séquestration des ions au niveau de la vacuole, vont modifier l'osmolarité des cellules, un ajustement osmotique est donc nécessaire afin de maintenir l'influx d'eau dans le cytosol et donc la turgescence de la cellule. La fonction des solutés n'est pas limitée au stress osmotique, se sont des composés hydrophiles, et peuvent remplacer l'eau des surfaces des protéines et des membranes, et agissent ainsi comme des chaperonnes de faibles poids moléculaires [103].

En plus de leur rôle dans l'ajustement osmotique, ces osmoprotectants protègent l'intégrité de la membrane, stabilisent les enzymes et les protéines et contribuent dans la détoxification des espèces réactives de l'oxygène (ROS) [104].

Les mécanismes de l'osmoprotection des solutés compatibles sont supposés être en rapport avec l'absence d'effets perturbateurs d'interactions macromolécule-solvant. Les ions Na^+ et Cl^- réagissent directement avec les protéines, favorisant le dépliage menant à la dénaturation de celles-ci, alors que les solutés compatibles sont exclus des surfaces protéiniques [105].

Ces composés ont en commun la propriété d'être non chargés à pH neutre et d'avoir une haute solubilité dans l'eau. Ils sont localisés dans le cytoplasme (cytosol et organelles), plus rarement dans la vacuole.

Parmi les osmoprotecteurs accumulés en réponse au stress salin, on peut trouver: les acides organiques, la glycine bêtaïne, la proline, les sucres, les sucres alcool et ions inorganique tel que les ions K⁺. La nature des osmolytes accumulés dépend de l'espèce [106]

- Proline

La proline est l'osmolyte le plus commun chez les plantes, il est l'un des vingt acides aminés du code génétique (Eriskine et *al.*, 1996). Cet acide aminé joue un rôle crucial dans la réponse à divers stress y compris le stress salin [107].

La proline peut agir comme un osmoticum dont l'accumulation cytoplasmique permet de neutraliser les effets ioniques et osmotiques de l'accumulation du sel dans la vacuole [108].

La proline est impliquée dans la régulation du pH cellulaire afin de protéger et stabiliser les macromolécules en conditions de déficit hydrique ou de hautes forces ioniques [109]. La proline confère aux cellules une protection des enzymes, une stabilisation des membranes en piégeant les radicaux libres [110], il constitue une source de carbone et d'azote pour la plante après un stress [111].

Les quantités de proline produites sont augmentées en réponse au stress salin [112], en revanche, son accumulation en réponse au stress n'est toujours pas encore corrélée à l'acquisition de la tolérance et il peut être juste un marqueur de stress chez certaines espèces comme le riz [113] (Lutts et *al.*, 1999) et le sorgho [114].

- Sucres

Les sucres solubles sont souvent considérés comme les solutés les plus importants du point de vue osmotique [115].

Ils sont considérés comme bio indicateurs du degré de tolérance à la salinité chez plusieurs espèces [116]. En effet, ils jouent un rôle essentiel dans la protection des membranes contre la déshydratation [117].

Ils pourraient agir comme osmolytes et contribuer à la protection des enzymes et la protection de l'intégrité de la paroi. Cependant, cela nécessite un fort coût énergétique [118].

En effet, les sucres solubles comme le saccharose semblent jouer un rôle important dans le maintien de la pression de turgescence, qui s'avère être une stratégie de résistance au stress salin. De plus, les sucres peuvent également participer au maintien de l'intégrité membranaire lors d'une déshydratation [119].

Plusieurs travaux signalent qu'un traitement par le NaCl induit une augmentation de la teneur en sucre chez l'orge [120] ; la tomate [121], le blé [122].

Les sucres contribuent à hauteur de 50 % du potentiel osmotique total chez les glycophytes soumises à des conditions salines [123].

- Glycine betaine

La glycine betaine est un composé amphotère, électriquement neutre à différents pH physiologiques, extrêmement hydrosoluble, se sont de petites molécules non toxique jouant un rôle majeur dans l'ajustement osmotique du cytoplasme des plantes en réponses aux stress [124].

La glycine bétaine est un composé quaternaire le plus répandu chez les plantes supérieures, elle est accumulée suite à un stress abiotique, telle une salinité élevée [125]. Ses propriétés moléculaires lui permettent d'interagir avec les domaines hydrophiles et hydrophobes des macromolécules comme les enzymes et les complexes protéiques [126] (Sakamoto and Murata, 2002).

Elle joue un rôle majeur dans la stabilisation des structures des enzymes et des complexes protéiniques et dans le maintien de l'intégrité des membranes contre les effets délétères de l'excès de sel, du froid, de la chaleur [122]. Chez les plantes supérieures, la GB se concentre dans le cytoplasme, alors que la synthèse se déroule dans les stromas des chloroplastes [127].

En condition de stress salin la glycine bétaine est considérée l'osmoprotecteur le plus efficace car il est capable d'améliorer la disponibilité en eau, de protéger les enzymes de croissance et de photosynthèse [128].

4.2 Ajustement ionique

Le potassium joue un rôle important dans le contrôle de la turgescence cellulaire, il contribue aussi dans la réduction du potentiel osmotique des cellules racinaires pour faciliter les processus de transport des solutés, la maintenance d'un niveau adéquat en K^+ est essentiel pour la survie des plantes au stress salin [129].

Lors d'un stress salin, l'ion Na^+ doit être maintenu en faible concentration en raison de sa toxicité, il en résulte un rapport élevé du K^+/Na^+ dans le cytoplasme, donc le maintien de ce rapport à une valeur élevée durant le stress salin est étroitement lié à la tolérance de la cellule à la salinité [130]

L'ajustement ionique paraît comme l'un des principaux mécanismes contribuant à la tolérance des plantes au stress salin, il s'agit de réguler l'homéostasie ionique afin de réduire la toxicité cellulaire des ions Na^+ en excès et de maintenir une entrée et distribution stable des ions K^+ , les ions Na^+ doivent soit être séquestrer dans la vacuole, soit exclu dans les compartiments extra-cellulaire.

[131] signalent que l'augmentation de la concentration en K^+ dans le cytoplasme permet de réduire et d'équilibrer la concentration d'ions afin d'ajuster la pression osmotique dans le cytoplasme. Pour cela deux systèmes d'absorption et de transport des ions K^+ et Na^+ coexistent, les transporteurs à forte affinité pour le potassium de la famille KUP-HAK pour « K^+ uptake transporter-high affinity K^+ uptake transporter » ; et les transporteurs à faible affinité pour les cations HKT1 « high affinity K^+ transporter1 » et CLT1 « Low affinity cation transporter 1 ».

Le niveau de transcription des gènes codant pour les transporteurs de K^+ reflète probablement la capacité de la plante à résister au stress salin, Par exemple [132] ont mis en évidence que le gène SKC1 du cultivar Nona Bokra du riz code un

transporteur de type HKT qui participe à la régulation de l'homéostasie K^+/Na^+ sous stress salin. Chez l'*Arabidopsis* [133] notent que le stress salin augmente le niveau de transcription du gène AtKC1 qui correspond à un transporteur de K^+ .

La capacité de la plante à maintenir l'absorption de K^+ à un niveau élevé même en présence de fortes concentrations en Na^+ dans le milieu est cruciale pour l'homéostasie du rapport K^+/Na^+ et la tolérance au sel [134].

4.3 Compartimentation vacuolaire

Pour prévenir l'accumulation du Na^+ dans les cellules lors d'un stress salin, la plante fait appel à un mécanisme de compartimentation vacuolaire, il s'agit de séquestrer les ions sodium dans la vacuole, l'entrée du Na^+ est prise en charge par les protéines anti-porteurs Na^+ / H^+ tonoplastique de la famille NHX (pour Sodium-Proton Exchanger) [135], dont l'énergie fournie par les pompes à protons ATPases et PPases. Ainsi, la concentration de Na^+ dans la vacuole peut devenir supérieure à 100 mM [136]. Il a été démontré que la surexpression de NHX1 augmente la tolérance à la salinité chez l'*Arabidopsis thaliana* [137], chez la tomate [138] ou chez *Brassica napus* [139].

Des plantes transgéniques de tomate et de *Brassica napus*, sur-exprimant le gène AtNHX1 codant pour antiport Na^+/H^+ , accumulent du sodium dans leur feuilles mais pas dans les fruits ou les graines. Ces plantes se sont montrées extrêmement tolérantes au stress salin et conservent dans ces conditions des bonnes qualités de fruit chez la tomate et d'huile chez *Brassica napus* [139].

Chez l'*Arabidopsis*, les antiports AtNHX1 et AtNHX2 de la famille de Na^+/H^+ antiports jouent un rôle déterminant au niveau dans le compartimentage de Na^+ [140]. Les antiports AtNHX1 et AtNHX2 sont localisées dans la membrane tonoplaste, et leurs niveaux de transcription sont régulés par l'ABA au cours d'un stress osmotique [141].

Le rôle du compartimentage intracellulaire de Na^+ dans la tolérance des plante en sel a été démontré par le clonage des antiports Na^+/H^+ vacuolaires [140]. C'est ces antiports Na^+/H^+ qui négocient la prise de Na^+ dans des vacuoles, conduite par le gradient vacuolaire de proton établi par l'ATP-ase vacuolaire de proton (de V-type) qui acidifie le lumen vacuolaire. La séquestration Na^+ vacuolaire en résultant protège des réactions enzymatiques essentielles dans le cytoplasme contre les niveaux Na^+ excessifs le maintient de la turgescence [142].

La séquestration vacuolaire des ions Na^+ réduit non seulement leurs concentrations dans le cytoplasme, mais contribue également à l'ajustement osmotique qui maintient l'absorption de l'eau de solution saline. D'autres organites, tels que les plastes et les mitochondries, peuvent également accumuler des ions Na^+ et contribuer ainsi à la compartimentation intracellulaire de ces ions toxiques [135].

Grâce au processus de compartimentation vacuolaire du Na^+ , la cellule parvient à maintenir une faible concentration en sodium dans le cytosol minimisant ainsi son effet toxique de plus l'augmentation concomitante de la concentration du sodium dans la vacuole va engendrer une forte pression osmotique ce qui va favoriser l'absorption de l'eau et par conséquent une amélioration de la turgescence des cellules [143].

Lorsque le stress salin est prolongé, la compartimentation vacuolaire des ions Na^+ devient limitant, un autre processus de compartimentation dite tissulaire s'installe et qui implique l'épiderme et ses éventuelles glandes accumulatrices et sécrétrices [144].

[145] signalent que l'orge une espèce assez tolérante au stress salin mais qui ne présente pas de glandes excrétrices de sels, le Na^+ est préférentiellement accumulé dans les vacuoles de l'épiderme des feuilles, ce qui permet aux cellules du mésophylle de maintenir l'intégrité de ses membranes

Afin d'éviter les effets toxique des ions chlorures (Cl^-), la compartimentation vacuolaire concerne aussi les chlorures. Les travaux de [146], ont montré la présence des canaux chlorures de type (CLC) impliqués dans les mécanismes de compartimentation vacuolaire des ions chlorures à l'intérieur de la vacuole.

Il faut signaler que la compartimentation vacuolaire des ions Na^+ et Cl^- représente le mécanisme principal de détoxification du sel chez les halophytes [147], néanmoins les glycophytes font appel aux mécanismes d'exclusion du sodium des feuilles vers les racines [140].

4.4 Exclusion du Na^+

Le maintien d'une faible concentration de (Na^+) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na^+) dans les racines, évitant une translocation excessive aux tiges; mais, il peut être aussi lié à une mobilité élevée de cet élément dans le phloème. Cependant, certaines mesures physiologiques concordent pour suggérer l'existence d'une expulsion active du sodium cytoplasmique vers l'apoplasme ou vers la vacuole, protégeant ainsi les équipements enzymatiques du cytoplasme dans les organes aériens [93].

Chez les plantes l'existence d'une couche cellulaire interne qui est l'endoderme permet de limiter l'entrée des sels, mais cette barrière peut être interrompue à travers l'émergence des ramifications racinaires. D'autres mécanismes sont impliqués dans le contrôle du transport sélectif des ions tel que les canaux sélectifs du K^+ [98]. Lors d'un stress salin le Na^+ entre en compétition avec le K^+ et réduit son absorption car l'ion sodium pénètre dans le cytoplasme à travers des transporteurs High affinity K^+ Transporter (HKT1) et des canaux non sélectifs de cations (VI-NSSC).

La concentration élevée en Na^+ est perçue par un senseur membranaire de nature inconnue et provoque un changement de concentration en calcium, une réponse au stress se déclenche par une voie appelée SOS (Salt overly Sensitive) induite par l'augmentation de la concentration d'ions Ca^{2+} dans le cytosol [148].

La voie SOS est activée de la manière suivante: le Ca^{2+} active la protéine SOS3 qui se lie alors à la protéine SOS2 le complexe de protéines kinases SOS3-SOS2 qui est une sérine/thréonine protéine kinase ainsi formé va induire simultanément, l'activation de la protéine SOS1 qui est un antiport Na^+/H^+ de la membrane plasmique, et l'activation de l'antiport Na^+/H^+ échangeur (NHX1) de la vacuole

[149]. une surexpression de SOS1 chez l'*Arabidopsis thaliana* augmente la tolérance à la salinité en raison de la réduction de 50% de l'absorption par cette plante [150].

Afin de réduire l'accumulation de sodium dans la partie aérienne, le complexe SOS interagit avec un transporteur HKT1 qui est responsable de la recirculation du sodium des feuilles vers les racines via le phloème [151].

Selon [152] les ions Na^+ et Cl^- peuvent être absorbés par les racines puis véhiculés par la sève du xylème jusqu'aux tiges et feuilles, à ce niveau ces ions sont soit accumulés dans les feuilles âgées dans le but de limiter leur transport vers les jeunes feuilles, soit ils sont ré-véhiculés par la sève phloémique jusqu'aux racines, où ils seront ré-excrétés vers l'extérieur.

Une autre stratégie d'exclure les sels existe chez certaines plantes halophytes, il s'agit d'excréter le sel par des cellules spécialisées à la surface des feuilles, la présence des glandes spécifiques aux niveaux des feuilles et des tiges qui pompent les sels dans des vésicules épidermiques, les vésicules grandissent en accumulant les sels et finissent par éclater, les pluies lessivent ensuite les sels [153].

L'exclusion des ions se fait à différents niveaux des racines jusqu'aux feuilles, plusieurs transporteurs sont impliqués dans ce mécanismes [154] :

- des transporteurs antiport Na/H de type SOS1 assurent l'exclusion des ions Na des cellules du cortex racinaire ;
- des canaux de type KOR (Outward Rectifying K^+ channel) et NORC (Non selctive Outward Rectifying Channel) assurent le chargement des ions Na^+ dans le xylème ;
- le transporteur type HKT1 (High-affinity potassium transporter), assurent le déchargement des ions Na^+ depuis le xylème ce qui permette de diminuer la concentration en Na^+ vers les feuilles.

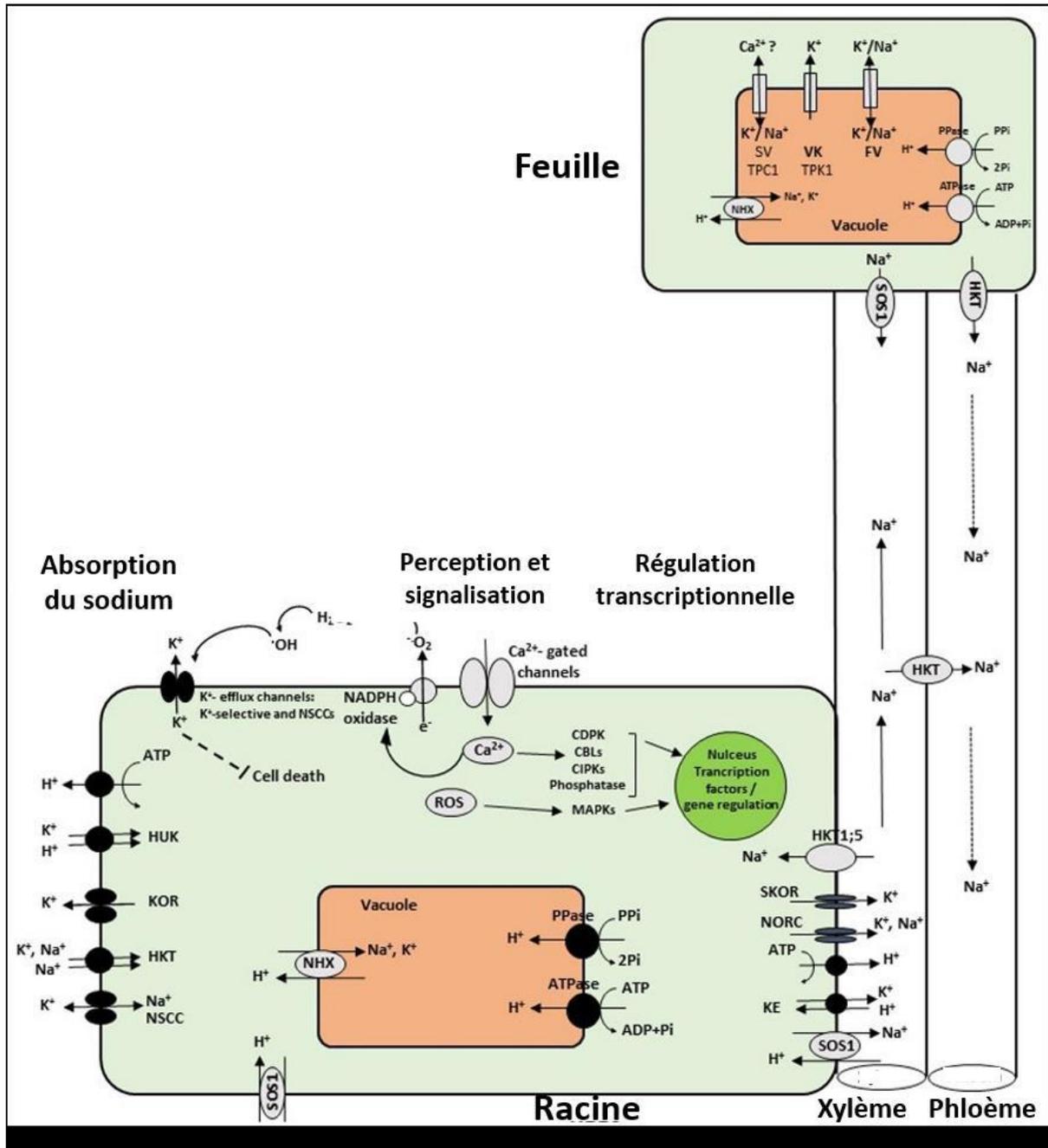


Figure 4-1: Absorption de sodium par les racines et les mécanismes de transport vers les feuilles [155]

4.5 Système antioxydant contre les espèces réactives d'oxygènes

En réponse à un dysfonctionnement photosynthétique et respiratoire, la plante produit des espèces réactives à l'oxygène (ROS) engendrant un autre type de stress dite : stress oxydatif.

Dans la situation d'un stress salin l'excès d'énergie lumineuse absorbée par rapport à la capacité d'assimilation de la photosynthèse va favoriser la production d'espèces réactives d'oxygène (ROS). Cette accumulation va à son tour induire un stress oxydatif qui va causer une réduction de la production végétale [156].

L'accumulation des ROS dans le cytoplasme peut endommager l'appareil photosynthétique, en particulier le Photosystème II (PSII). Elle entraîne aussi des dommages au niveau de l'ADN et la dégradation des lipides et des protéines [157].

Les formes réactives de l'oxygène (ROS), sont de puissants agents oxydants capables d'altérer toute une série de cibles biologiques importantes [158] :

- inhibition de l'activité enzymatique ;
- perturbation de la photosynthèse et de la respiration ;
- oxydations des protéines ;
- altération des membranes cellulaires, cassures au niveau de l'ADN

[159] signalent que les espèces réactives d'oxygènes à faible concentrations jouent un rôle dans la transduction du signal mais à fortes concentration les ROS sont nuisibles à la cellule et induit des sévères dommages à l'ADN, aux protéines et aux lipides.

L'appellation ROS inclut les radicaux libres de l'oxygène : anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$), radical hydroxyle (OH^{\cdot}) mais aussi certains dérivés oxygénés non radicalaires dont la toxicité est importante tels que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2).

Pour prévenir ces dommages oxydatifs, les plantes font appel à un système de défense antioxydant qui est composé de deux sortes d'antioxydants [160]

:

- les antioxydants enzymatiques telles que le superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), L-ascorbate peroxydase (APX) et la glutathion peroxydase (GPx).
- les antioxydants non enzymatiques qui incluent Les composés phénoliques, les flavonoïdes, les anthocyanes et l'acide ascorbique se sont des molécules antioxydantes qui peuvent contribuer à la détoxification des ROS

4.5.1 Catalase (CAT)

La catalase est une enzyme considérée comme la source majeure de protection contre le stress oxydant [161], son activité est augmentée lorsque le niveau du stress oxydatif est élevé ou la quantité du glutathion peroxydase est faible. A des faibles concentrations, le peroxyde d'hydrogène régule certains processus physiologiques tels que la signalisation, la prolifération cellulaire, le métabolisme des glucides, la fonction de la mitochondrie et la mort cellulaire [162]

La catalase se trouve chez tous les eucaryotes aérobies et est impliquée dans la destruction du H₂O₂ produit dans les peroxysomes via les oxydases lors de la β-oxydation des acides gras et lors de la photorespiration. Les catalases sont des enzymes majoritairement peroxysomales catalysant la dismutation du peroxyde d'hydrogène. Elles sont formées de quatre chaînes polypeptidiques d'environ 500 acides aminés, comportant chacune un groupe hémique comprenant un atome de fer [163].

L'accumulation de la CAT a été observée chez les plusieurs espèces soumises au stress salin tels que les astéracées, cette accumulation tend à diminuer quand la concentration de la solution saline (NaCl) dépasse 150 mM [164].

certains auteurs signalent [165] , que chez la tomate l'activité CAT a augmenté dans les plantes soumises à différents degrés de stress salin par rapport aux témoins, alors que chez les pois, l'activité CAT dans feuilles n'a pas augmenté en réponse à la salinité.

4.5.2 Ascorbate peroxydase (APX)

L'ascorbate peroxydase (APx) est l'enzyme responsable de l'élimination du H_2O_2 chez les plantes en condition de stress oxydatif. On la retrouve chez les plantes supérieures, les algues et plusieurs cyanobactéries [166].

Ascorbate peroxydase est l'un des principaux systèmes d'élimination des ROS, qui joue un rôle important dans l'amélioration de la tolérance à la salinité chez les plantes, par la détoxification de H_2O_2 en équilibrant le réseau intracellulaire des ROS.

l'ascorbate peroxydase réduit H_2O_2 en H_2O et en deshydroascorbate en utilisant l'acide ascorbique comme agent réducteur. La transformation de H_2O_2 en eau et en oxygène se fait en présence de l'ascorbate qui joue le rôle de donneur d'électrons. Au cours de la première réaction catalysée par l'ascorbate peroxydase, l'ascorbate est transformé en monodéhydroascorbate et/ou déhydroascorbate [167].

L'activité de l'ascorbate peroxydase est augmentée en réponse à plusieurs types de stress. Chez le Riz et sous l'effet de la salinité la surexpression du gène *cytAPX* (*OsAPx8*) est induite au niveau racinaire (Hong et *al.*,2007). Chez l'*Arabidopsis thaliana* la surexpression du gène *APX* a montré une amélioration de la tolérance au stress salin [168].

4.5.3 Superoxyde dismutase (SOD)

Elle catalyse la dismutation de deux molécules d'anion superoxyde (O_2^-) en peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) et en oxygène moléculaire (O_2), ce qui élimine l'anion superoxyde potentiellement nocif.

La SOD existe sous trois isoformes qui se différencient par leur localisation cellulaire et par leur cofacteur métallique : Fe-SOD qui est fréquemment trouvé dans les chloroplastes, Mn-SOD qui est présent dans les mitochondries et Cu/Zn-

SOD qui est prédominant chez les eucaryotes, et qui est localisé essentiellement dans le cytosol, mais il est présent également dans les chloroplastes et les peroxysomes [169].

La superoxyde dismutase joue un rôle central dans la défense contre le stress oxydatif et constitue la première ligne de défense contre les espèces réactives de l'oxygène (ROS). Chez le petit pois en situation de stress salin, il a été rapporté l'augmentation de l'activité des SOD et particulièrement celle de la Fe-SOD et de la Mn-SOD [170].

Des transgènes de pomme de terre obtenus par le gène *Cu-* et *Zn-SOD* de la tomate, ainsi que les plants de tabac transgénique pour les gènes *Mn-SOD* et *Fe-SOD*, améliorent la tolérance au stress oxydatif [171].

4.5.4 Acide ascorbique

L'acide ascorbique est l'un des antioxydants majeurs capable de tamponner le potentiel redox dans les cellules, il intervient dans la croissance, le développement et la réponse au stress [172].

Il est capable d'interagir directement avec différents ROS, en neutralisant les effets toxiques de 1O_2 , O_2^- et $\cdot OH$. Ainsi, il peut jouer le rôle d'un donneur d'électrons dans les réactions enzymatiques. Celui-ci entraîne une réduction de la teneur en H_2O_2 et de l'activité de l'ascorbate peroxydase (APX) [173]

.

En réagissant avec ces divers oxy radicaux, l'ascorbate est oxydé en radical ascorbyle (Asc \cdot) qui est relativement inerte vis-à-vis des matériaux biologiques [174].

4.5.5 Polyphénols

Les composés phénoliques, sont des métabolites secondaires des plantes caractérisés par une structure commune de type 2-phénylbenzopyrane. Leur capacité antioxydante réside dans leur faculté à « terminer » les chaînes radicalaires par des mécanismes de transfert d'électrons et de protons, et à chélater les ions des métaux de transition capables de catalyser la peroxydation

lipidique [175]. Selon leurs caractéristiques structurales, ils se répartissent en une dizaine de classes chimiques, qui présentent toutes un point commun : la présence dans leur structure d'au moins un cycle aromatique à 6 carbones, lui-même porteur d'un nombre variable de fonctions hydroxyles (OH) [176].

Les polyphénols sont généralement de bons capteurs de radicaux hydroxyles $\cdot\text{OH}$ et peroxydes RO_2 . Ils sont susceptibles d'inhiber les chaînes de peroxydation lipidique, ces molécules peuvent capter directement les espèces réactives de l'oxygène, elles ont aussi le pouvoir de chélation de métaux de transition (cuivre et fer) et la capacité d'inhiber certaines enzymes responsables de la production des ROS [177].

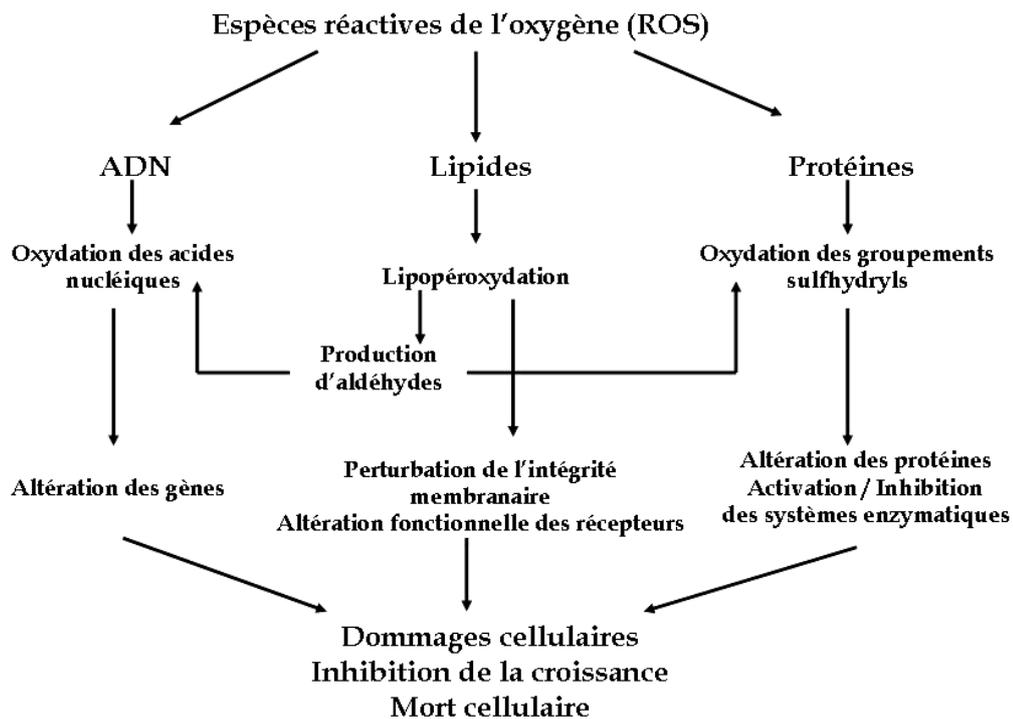


Figure 4-2: Effets des espèces réactives d'oxygène (ROS) sur le métabolisme cellulaire [158]

Partie expérimentale

Chapitre 5 : Matériel et Méthodes

5.1 Objectif de l'étude

La présente étude a pour but d'élucider les mécanismes intervenants dans la réponse au stress salin chez deux espèces endémiques de nos écosystèmes steppiques du genre *Artemisia* à savoir l'*Artemisia herba alba* communément appelée armoise blanche et l'*Artemisia campestris* appelée armoise rouge.

Les mécanismes impliqués dans la réponse au stress salin des deux espèces sont décryptés via l'analyse des paramètres d'ajustement osmotique (proline et sucres solubles), de la cinétique des ions (Na^+ et K^+), et du système antioxydants (activité totale antioxydante, et le dosage des polyphénols).

Site de l'étude et matériel végétal

Le matériel végétal utilisé de notre étude consiste à prélever des graines sur des touffes d'*Artemisia herba alba* et d'*Artemisia campestris* qui cohabitent le même site afin d'éviter l'effet écotype qui peut avoir un impact sur les résultats obtenus et avec un prélèvement complètement aléatoire. La zone échantillonnée est la station steppique de Ben Sror située à 74 km au Sud Est de la wilaya de M'sila.



Figure 5-1: Localisation de la zone d'étude

Les résultats des données climatiques (Indice de Demarton et le quotient Q2 d'Emberger) de la zone d'étude révèlent que cette zone appartient à l'étage bioclimatique aride à hiver doux (Annexe 20)

5.2 Analyse du sol

Les échantillons du sol ont été prélevés de façon aléatoire à différents endroits du site échantillonné (Ben Srour), à l'aide d'une tarière à une profondeur allant de 10 cm à 40 cm.

5.2.1 pH

La mesure du pH d'un échantillon du sol est déterminée par la teneur du liquide du sol en H⁺, ce liquide est obtenu après agitation dans un bécher d'un mélange sol eau pour un rapport de 1/2.5, il s'agit de mélanger 10 g de sol préalablement tamisé avec 25 ml d'eau distillée puis laisser décanter pendant une heure. L'électrode du pH-mètre est plongée dans la solution du sol pour la lecture des valeurs du pH.

5.2.2 CE

La conductivité électrique traduit la concentration saline totale de la solution du sol préparée à partir d'un extrait dilué, le rapport poids sol/eau est égale à 1/5 pour cela 10 g de sol sont ajoutés à 50ml d'eau distillée. Le mélange est agité pendant 30 minutes puis laisser décanter. On mesure ainsi la CE de la solution obtenue par un conductimètre.

5.2.3 Analyse granulométrique

L'analyse granulométrique est effectuée selon la méthode internationale de la pipette de Robinson. Cette méthode est basée sur la différence de vitesse de sédimentation entre particules légères et plus grosses. Une suppression préalable des carbonates par l'acide chlorhydrique et des substances organiques par eau oxygénée est nécessaire. La dispersion des colloïdes est faite par une solution de méta-hexaphosphate de sodium.

5.2.4 Calcaire total

La teneur du sol en calcaire total exprime la teneur en carbonate de calcium (CaCO₃) du sol , elle est déterminée par la méthode gazométrique en utilisant le calcimètre de Bernard et qui permet de mesure le volume de CO₂ dégagé par

action de l'acide chlorhydrique (HCl) sur le carbonate de calcium (CaCO₃) d'un échantillon de sol.

5.2.5 Matière organique

La teneur en matière organique est déterminée après le dosage du carbone organique suivant la formule suivante :

$$\text{Matière organique (\%)} = \text{Carbone organique (\%)} \times 1,724.$$

Le carbone organique est dosé par la méthode de Walkley et Black (1934) [176] qui basé sur oxydation de la matière organique par une quantité en excès de bichromate de potassium (K₂Cr₂O₇) en milieu sulfurique à température contrôlée.

Tableau 5-1: Données géographiques et analyse du sol échantillonné

Paramètre analysé		Résultats
Localisation géographique (Ben srer)	Altitude	624 m
	Latitude	340 55' 54.9"
	Longitude	000 43' 10.1"
Analyse du sol	pH	8.16
	CE (µs/cm)	385
	Argile	2.5
	Limon	40.31
	Sable	57.19
	MO (%)	4.6
	Calcaire total	6.46

Les résultats de l'analyse granulométrique et selon le triangle de texture le sol échantillonné est de texture limon sableux (Annexe 19).

5.3 Récolte du matériel végétal

La récolte des graines est faite manuellement sur différents pieds de chaque espèce durant le mois de Décembre, juste après la récolte nous avons procédé à un séchage des graines à l'air libre pendant 3 semaines, afin d'éviter l'altération des graines et pour permettre une conservation plus longue, nous les avons ensuite mis dans des sacs en papier kraft.

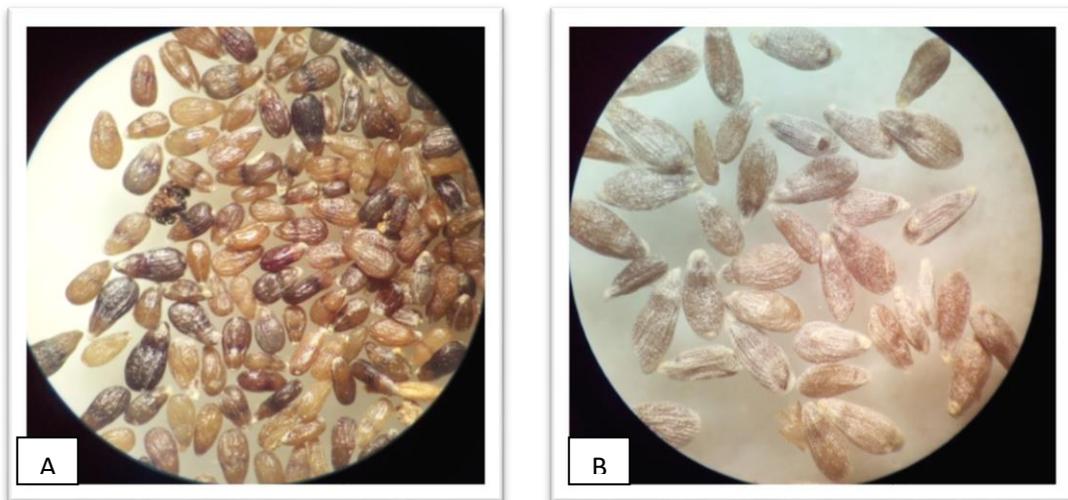


Figure 5-2: graines d'*Artemisia campestris* (A) et d'*Artemisia herba alba* (B) (x20);

5.4 Analyse au laboratoire

Notre essai à comporté 3 étapes importantes :

- 1- Préparation des milieux de culture à différentes concentrations salines
- 2- Désinfection des graines
- 3- Mise en culture des graines dans le milieu de culture préparé

5.4.1 Préparation des milieux de culture

Le milieu de culture utilisé dans notre étude est celui de Murashig et Skoog caractérisé par une concentration importante en sels minéraux, le Fer est ajouté sous forme Fer-EDTA, le saccharose est la source de carbone à raison de 20g/l, la solidification du milieu est faite par l'addition de l'agar agar à 8g/l.

Les concentrations salines sont ajoutées par l'intermédiaire du NaCl, ainsi les doses retenues sont respectivement 0mM, 17mM, 34mM, 51mM, 68mM et 85mM.

Ces dernières ont été choisies sur la base des résultats obtenus par Torchit [178].

Tableau 5-2: Concentrations salines appliquées

Concentration en mM	Concentration en g/l
T0= 0mM	0g/l
T1=17mM	0.99g/l
T2=34mM	1.98g/l
T3=51mM	2.98g/l
T4=68mM	3.97g/l
T5=85mM	4.96g/l

5.4.2 Désinfection des graines

Les graines des deux espèces ont été décortiquées par frottement entre les mains afin d'éliminer les enveloppes, elles ont été sélectionnées selon leurs tailles pour faciliter leurs manipulations durant l'essai.

Afin d'éviter les contaminations durant leur incubation dans la chambre de culture, les graines ont subi une désinfection en deux étapes ; la première consiste à un prétraitement via un trempage dans l'alcool à 70% pendant 10 minutes, la deuxième un traitement dans l'hypochlorite de calcium $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ à 8% utilisé comme désinfectant pendant 20 minutes, suivi de 3 à 5 rinçage à l'eau distillée stérile.

5.4.3 Mise en culture des graines et chambre de culture

Les graines préparées à raison de 4 ont été repiquées dans des flacons en verre de capacité de 250ml contenant 100ml de milieu de culture additionnée à la concentration saline qui correspond à chaque traitement à raison de dix flacons par traitement et par espèce, soit un essai de 120 contenants .

Les flacons en verre ont été transférés en chambre de culture à une température de 25°C, avec une photopériode de 16 heures de lumière de 25000 lux et 8 heures d'obscurité.



Figure 5-3: La mise en place de l'essai dans la chambre de culture

5.5 Paramètres mesurés

Après deux mois de cultures, les vitroplants de chaque traitement ont été extrait d'une manière délicate afin de ne pas abimer les racines, suivis d'un léger rinçage pour enlever les particules restantes du milieu de culture.

5.5.1 Paramètres morpho métriques

5.5.1.1 Hauteur de la partie aérienne

La longueur de la tige est mesurée à l'aide d'une règle graduée (cm), du collet jusqu'à l'extrémité de la partie aérienne.

5.5.1.2 Longueur de la racine principale

La mesure des racines est effectuée du collet jusqu'à la coiffe racinaire de chaque plante, cette mesure est réalisées à l'aide d'une règle graduée (cm).

5.5.1.3 Nombre de feuille par plante

un comptage des feuilles produites par vitroplant a été réalisé.

5.5.1.4 Poids frais total

Il est obtenu après avoir effectué directement par pesage à l'aide d'une balance de précision en mg.

5.5.1.5 Poids sec total

Il est obtenu après séchage des vitroplants à $70^{\circ} \text{C} \pm 1^{\circ} \text{C}$ pendant 4 heures, jusqu'à la stabilité du poids, puis le poids sec total est obtenu à l'aide d'une balance de précision en mg

5.5.1.6 Surface foliaire

La surface foliaire est réalisée à l'aide du logiciel Mesurim, après avoir scanné les feuilles de chaque vitroplants pour chaque traitement.

5.5.1.7 Teneur en chlorophylles

La teneur en chlorophylles a été déterminée par la méthode de Mackiney (1941). Il s'agit de broyer 100mg de matière fraîche en présence d'acétone 80% après filtration on mesure la densité optique aux valeurs d'absorption spécifiques 663nm et 645nm.

5.5.2 Paramètres d'ajustement osmotique

5.5.2.1 Teneur en proline des feuilles

La teneur en proline des feuilles ($\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF) a été déterminée par la méthode de Troll et Lindsley (1954), simplifiée et mise au point par Drier et Goring, [177]. Cette méthode est basée sur la coloration rouge produite par l'interaction de la proline avec de la ninhydrine dans un tampon acide. 1ml de l'extrait est ajouté au mélange contenant de la ninhydrine de l'acide acétique et d'une solution composé d'eau distillée (120ml), d'acide acétique (300ml) et d'acide orthophosphorique (80ml). L'ensemble du mélange est porté à l'ébullition pendant 30 minutes, après refroidissement on ajoute 5 ml de toluène, après agitation on prélève la phase supérieure et on ajoute une pincée de Na_2SO_4 . La densité optique est lue à 528 nm au spectrophotomètre à UV. Une courbe étalon a été préalablement préparée (Annexe 14).

5.5.2.2 Teneur en sucres totaux des feuilles

Le dosage des sucres totaux ($\mu\text{g}/100$ mg de MF) est établi selon la méthode Dreywood (1946) modifiée par Shindis et Burnett [178], le principe de la réaction est basé sur la coloration des produits de dégradation des oses neutres par l'acide sulfurique, se colorant en bleu-vert avec l'anthrone. Le réactif à l'anthrone est préparé à raison de 2 g/l dans de l'acide sulfurique concentré. L'échantillon est ajouté au tube contenant le réactif à l'anthrone et placé dans un bain eau-glace pour bloquer la réaction. Une fois tous les tubes prêts, ils sont placés dans un bain Marie 100°C pendant 10 min exactement (d'où la nécessité de blocage de la réaction si plusieurs échantillons doivent être mesurés). Pendant ces 10 min les polysaccharides sont hydrolysés par l'acide sulfurique et les monosaccharides formés sont déshydratés par l'anthrone d'où l'apparition de la couleur verte. Les tubes sont ensuite refroidis pendant 30 min et l'absorbance peut être lue à 620 nm. Le glucose est utilisé comme standard pour la courbe d'étalonnage (Annexe 15).

5.5.2.3 Ions Na⁺ et K⁺

Les ions ont été dosés par spectrophotométrie à flamme, les extraits végétaux ont été préparés à partir des feuilles séchées à 70⁰ C pendant 72 heures jusqu'au poids constant, après broyage au mortier, la poudre ainsi obtenue est dissoute dans l'acide nitrique à 0.5mM, la solution est filtrée. La teneur en Na⁺ et K⁺ des feuilles sont déterminées par un spectrophotomètre à flamme et à l'aide d'un courbe étalon préalablement préparée (Annexe 16 et 17).

5.5.3 Les paramètres antioxydants

5.5.3.1 Activité antioxydante totale des feuilles

La capacité antioxydant totale (TAC) des feuilles est évaluée par la méthode de Phosphomolybdène. Cette technique est basée sur la réduction de molybdène Mo (VI) présent sous la forme d'ions molybdate MoO₄²⁻ à molybdène Mo (V) MoO₂⁺ en présence de l'extrait pour former un complexe vert de phosphate/ Mo(V) à pH acide [179]. Un volume de 0.3 ml de chaque extrait est mélangé avec 3 ml de solution du réactif (0.6 M acide sulfurique, 28 mM de phosphate de sodium et 4 mM de molybdate d'ammonium).

Les tubes sont vissés et incubés à 95⁰ C pendant 90 min. Après refroidissement, l'absorbance des solutions est mesurée à 695 nm contre le blanc qui contient 3 ml de la solution du réactif et 0.3 ml du méthanol et il est incubé dans les mêmes conditions que l'échantillon. l'acide gallique est utilisé comme étalon pour la préparation de la courbe étalon (Annexe 18).

5.5.3.2 Teneur en polyphénols des feuilles

L'estimation quantitative des phénols est faite à l'aide du réactif de FOLIN et CIOCALTEU. Elle repose sur la grande oxydabilité des composés phénoliques. Le réactif utilisé est un mélange de phosphomolybdate et de tungstate de sodium, qui est réduit lors de l'oxydation des phénols en milieu alcalin en un mélange de bleus de tungstène et de molybdène[182]. La coloration produite (absorption maximale comprise entre 625 et 650 nm) est proportionnelle aux taux des composés

'phénoliques. Une gamme étalon préparée dans les mêmes conditions que le dosage proprement dit (Annexe 18).

5.6 Dispositif adopté et l'analyse statistique

Le dispositif adopté dans notre étude est un dispositif en randomisation totale à deux facteurs étudiés à savoir l'effet salinité et l'effet espèce, ainsi que l'interaction entre les deux (salinité× espèce).

Les résultats obtenus ont été soumis à un test statistique de comparaison de plusieurs moyennes à savoir l'analyse de la variance à deux critères de classification au seuil de signification de 5% , à l'aide du logiciel R version 3.4.1. Les figures ont été réalisés par le package ggplot2. La comparaison multiple de moyennes à été réalisée par le biais du test Newman et Keuls basée sur la plus petite amplitude significative.

T1 AH	T2 AC	T5 AH	T4 AC	T5 AC	T5 AC	T0 AC	T5 AC	T4 AH	T2 AH	T2 AC	T3 AC
T0 AH	T3 AC	T0 AH	T2 AH	T5 AH	T2 AC	T3 AH	T1 AC	T2 AC	T4 AC	T4 AH	T0 AC
T1 AC	T4 AC	T5 AC	T2 AH	T3 AH	T5 AH	T2 AC	T5 AC	T4 AH	T4 AH	T0 AC	T3 AC
T0 AH	T4 AH	T3 AC	T2 AC	T5 AC	T3 AC	T2 AC	T3 AC	T5 AC	T1 AH	T3 AH	T3 AH
T3 AH	T5 AC	T1 AH	T5 AH	T2 AH	T5 AH	T2 AH	T1 AC	T5 AH	T2 AH	T1 AH	T2 AH
T3 AC	T0 AC	T3 AC	T1 AC	T0 AH	T2 AH	T4 AH	T4 AC	T1 AC	T4 AC	T4 AH	T1 AH
T5 AC	T4 AC	T3 AH	T2 AC	T1 AH	T0 AC	T4 AC	T1 AH	T3 AH	T0 AH	T2 AH	T5 AH
T3 AC	T0 AC	T5 AH	T1 AC	T0 AH	T1 AC	T1 AC	T0 AC	T0 AC	T3 AH	T4 AH	T0 AC
T2 AC	T5 AH	T4 AC	T0 AH	T4 AC	T1 AH	T1 AC	T3 AC	T0 AC	T4 AC	T4 AH	T0 AH
T1 AH	T4 AH	T1 AH	T0 AH	T0 AH	T3 AH	T5 AC	T2 AH	T5 AH	T1 AC	T2 AC	T3 AH

Figure 5-4: Dispositif expérimental adopté



Figure 5-5: Vitroplants d'*Artemisia herba alba* et d'*Artemisia campestris* (2 mois de stress)

Chapitre 6 : Résultats et discussion

6. Résultats et discussion

6.1 Effet de la salinité sur les paramètres de croissance

6.1.1 Poids frais :

Les variations du poids frais total des vitroplants d'*A.herba alba* et d'*A.campestris* soumis au stress salin sont représentées par la figure 6.1 et illustrées par le tableau 6.1. L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative aussi bien pour les effets simples : salinité ($F_{obs}=89,16$, $p\text{-value}=0.000$) et espèce ($F_{obs}=51,11$, $p\text{-value}=0.000$), ainsi que l'interaction des deux facteurs ($F_{obs}=29,70$, $p\text{-value}=0.000$).

Tableau 6-1: Poids frais des vitroplants d'Artemisia

Poids frais (g)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba alba</i>	0.34±	0.19±	0.067±	0.068±	0.065±	0.011±
	0.05	0.02	0.01	0.02	0.03	0.003
	A	B	DE	DE	DE	F
<i>A.Campestris</i>	0.15±	0.063±	0.10±	0.072±	0.037±	0.03±
	0.02	0.01	0.04	0.02	0.02	0.01
	C	DE	D	DE	EF	EF
					Pvalue :	0.0000
					CV :	35.60%

Sans la contrainte saline l'*A.herba alba* enregistre des matières fraîches plus importantes comparée à l'*A. campestris* avec 0.34 et 0.15g respectivement. Les plantes soumises au stress montrent une diminution notable, les vitroplants d'*A.campestris* enregistrent un taux de diminution de 58% du poids frais total (0.063g) comparée au témoin (0.15g) (tableau 6.1). Quant au vitroplant d'*A.herba alba* le taux de diminution est plus faible avec 44% du poids frais total (0.19g) comparé au témoin où nous enregistrons 0.34g.

L'application d'un niveau de stress plus élevé (34mM) induit chez l'*A.herba alba* une diminution plus accentuée avec un taux de diminution par rapport au témoin de 80% et pour une masse fraîche de 0,067g, alors qu'à ce niveau de stress l'*A.campestris* répond par une nette stimulation de la croissance évaluée à 0,10 g. Au delà de 34mM en NaCl la matière fraîche tend à la baisse chez l'*A.campestris* pour atteindre la plus faible valeur estimée à 0,03 g pour le niveau 85Mm en NaCl, néanmoins les plantes d'*A.herba alba* montrent une stabilité de poids à 51 et 68Mm en NaCl pour des masses de 0,068 et 0,065 g respectivement pour atteindre la plus faible masse estimée à 0,011 g chez le traitement le plus contraignant en NaCl (85mM).

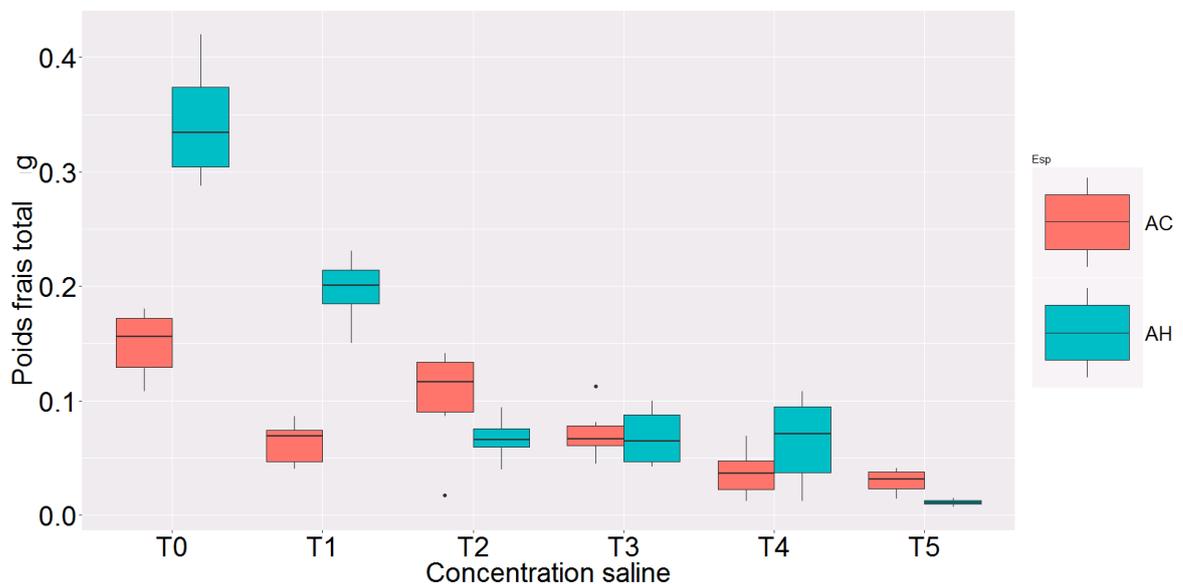


Figure 6-1: Effet de la salinité sur le poids frais des vitroplants

6.1.2 Poids sec

Les valeurs du poids sec des plantules d'*Artemisia* sous les conditions de salinité sont représentées par la figure 6.2 et le tableau 6.2. La différence révélée par l'analyse de la variance, est significative pour l'effet espèce ($F_{obs}=6,06$, $p\text{-value}=0.0159$). Cependant, cette différence est très hautement significative pour le facteur salinité ($F_{obs}= 39,46$, $p\text{-value}=0.000$) et pour l'effet interaction espèce salinité ($F_{obs}=10,07$, $p\text{-value}=0.000$).

Tableau 6-2: Poids sec des vitroplants d'Artemisia

	Poids Sec (g)					
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	0.037± 0.01 A	0.018± 0.002 B	0.009± 0.003 CD	0.009± 0.002 CD	0.008± 0.002 CD	0.003± 0.001 D
<i>A. Campestris</i>	0.018± 0.004 B	0.014± 0.003 BC	0.011± 0.005 CD	0.01± 0.002 CD	0.009± 0.001 CD	0.006± 0.00 D
					Pvalue :	0.0000
					CV :	35.60%

La salinité a induit des variations significatives des poids secs des vitroplants des deux espèces testées. Sur l'ensemble des résultats obtenus l'*A. herba alba* et l'*A. campestris* tendent à diminuer leurs matières sèches en présence du NaCl.

Une diminution de 51% est enregistrée chez l'*A. herba alba* à 17mM en NaCl, comparée à l'*A. campestris* qui ne présente que 22%. Les vitroplants repiqués sur les milieux à 34 ; 51 et 68mM en NaCl montrent une stabilité des poids secs oscillant entre 0,008 et 0,011g, ceci est valable pour les deux espèces. Les plus faibles poids sont induits par le milieu le plus sévère en salinité pour des masses de 0,006 et 0,003g chez l'*A. campestris* et l'*A. herba alba* respectivement.

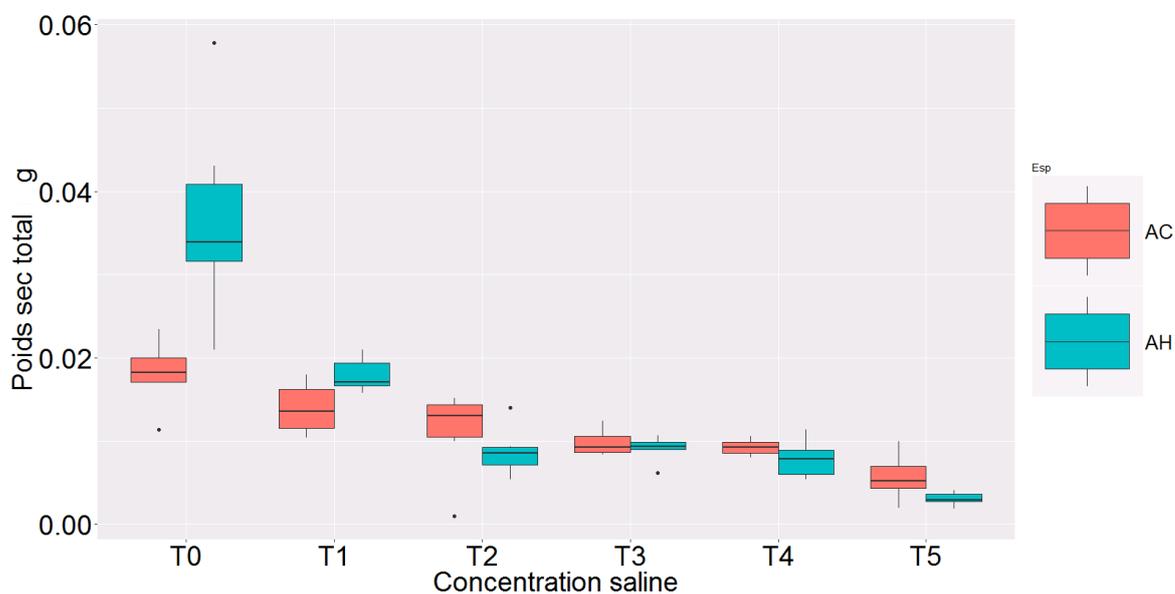


Figure 6-2: Effet de la salinité sur le poids sec des vitroplants

6.1.3 Longueur de la tige principale des vitroplants :

Le paramètre de la longueur de la tige principale des vitroplants d'*A. herba alba* et d'*A.campestris* est illustré par la figure 6.3 et montré par le tableau 6.3.

Tableau 6-3:Longueur de la tige principale des vitroplants d'Artemisia (cm)

	Longueur de la partie aérienne (cm)					
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba alba</i>	2.21± 0.95 CDE	2.66± 0.75 CD	1.36± 0.49 DE	1.53± 0.41 DE	1.41± 0.61 DE	1.38± 0.61 DE
<i>A.Campestris</i>	5.5± 0.89 A	4.26± 0.52 B	3.11± 1.71 C	1.96± 0.84 CDE	2.03± 1.08 CDE	0.78± 0.37 E
					Pvalue :	0.0000
					CV :	36.15%

L'analyse de la variance à deux critères de classification a révélé, une différence très hautement significative pour les deux facteurs étudiés salinité ($F_{\text{obs}}= 19,51$, $p\text{-value}=0.000$) et espèces ($F_{\text{obs}}= 34,63$, $p\text{-value}=0.000$), ainsi que pour leur l'interaction ($F_{\text{obs}}=7,42$, $p\text{-value}=0.000$).

Des changements notables ont été enregistrés chez les plantules soumises à des concentrations croissantes en NaCl. Une diminution linéaire de la longueur des plantules est constatée et ce en fonction des concentrations salines chez l'*A. campestris*. Les plus faibles hauteurs ont été engendrées par les traitements 51, 68 et 85Mm en NaCl avec des longueurs de 1,96; 2,03 et 0,78 cm respectivement et avec des taux de diminution par rapport au témoin de 64%, 63% et 86%.

On note chez l'*A. herba alba* une stimulation de la croissance caulinaire qui se manifeste par une longueur moyenne de 2.66 cm à 17mM en NaCl et un taux d'augmentation de 20% comparée au témoin où nous enregistrons 2.21cm uniquement. L'enrichissement du milieu à 34mM en NaCl induit automatiquement une diminution de la longueur à 1,36cm. Les plantes soumises à 51, 68 et 85Mm en NaCl présentent des longueurs statistiquement identiques avec des valeurs qui varient entre 1,53 à 1,38cm.

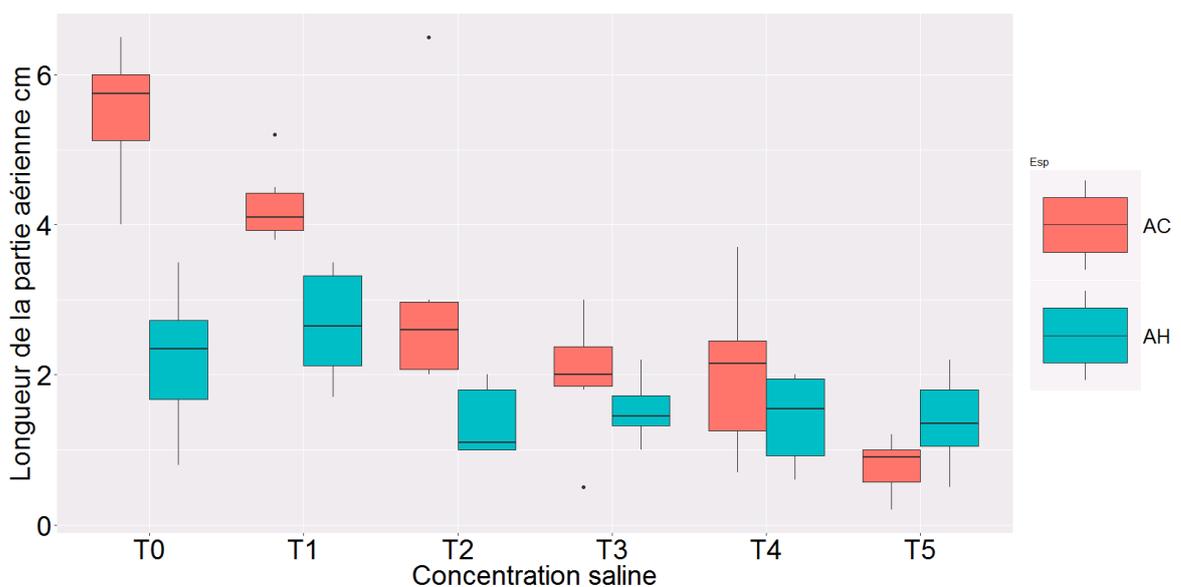


Figure 6-3: Effet de la salinité sur la longueur de la partie aérienne des vitroplants

6.1.4 Longueur de la partie racinaire :

Les résultats relatifs de la longueur de la partie racinaire des vitroplants des deux espèces d'*Artemisia* sont représentés par le tableau 6.4 et illustrés par la figure 6.4.

Tableau 6-4: Longueur de la racine principale des vitroplants (cm)

	longueur de la partie racinaire (cm)					
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba alba</i>	4.80± 2.63	3.78± 1.00	4.20± 0.57	2.50± 0.70	3.40± 1.93	2.61± 0.89
<i>A.Campestris</i>	6.0± 0.68	6.23± 1.11	5.05± 0.72	5.51± 1.63	4.31± 1.61	2.88± 1.81
					Pvalue :	0.1574
					CV :	33.18%

La différence révélée par l'analyse de la variance, est très hautement significative pour les effets simples (salinité, espèce). Cependant, cette différence est non significative pour l'effet interaction espèce x salinité. Le corollaire de ceci est que la longueur des racines n'est pas influencée par l'effet interaction. Cependant, ce paramètre se trouve fortement conditionné par l'effet simple des deux facteurs : salinité et espèce. L'effet simple salinité montre que, les concentrations à 0mM, 17mM et 34 mM ne présentent aucune différence dans la longueur des racines avec des moyennes variant de 5,40cm à 4,62 cm. Des longueurs intermédiaires sont représentées par les milieux 51 et 68mM avec des valeurs de 4,0 et 3,85 cm respectivement. Les plus faibles longueurs sont observées pour la concentration la plus élevée en NaCl (85mM) qui enregistre une valeur moyenne faible de 2,75cm. Quant à l'effet espèce on constate que l'*A.campestris* exprime des racines plus longues par rapport à l'*A.herba alba* avec des moyennes de 5,0cm contre 3,55cm chez l'*A.herba alba* (Annexe 4).

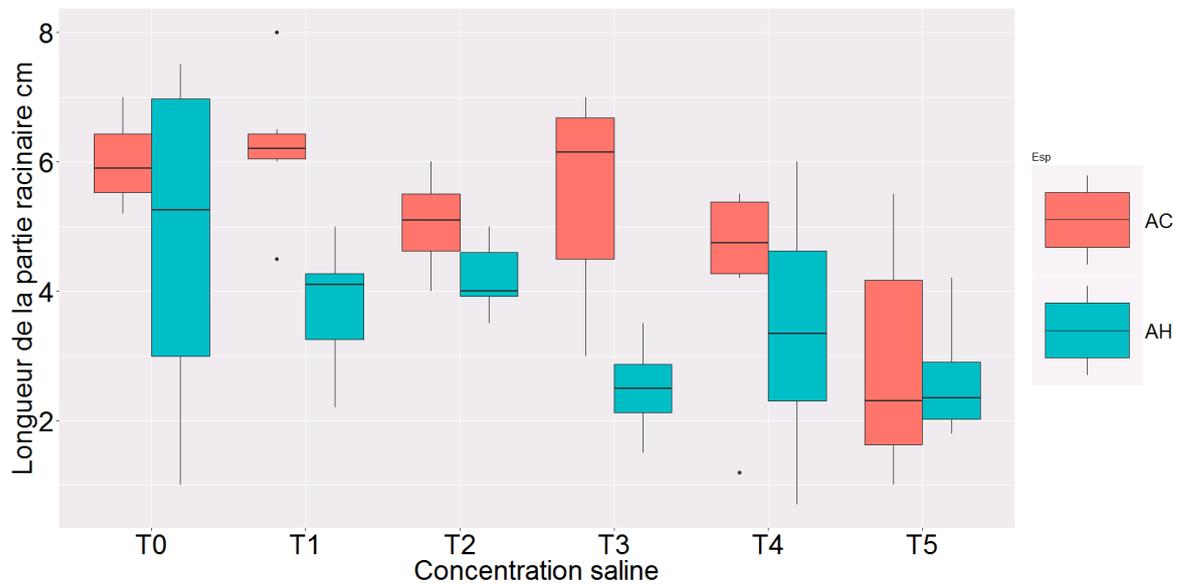


Figure 6-4: Effet de la salinité sur la longueur de la partie racinaire des vitroplants

6.1.5 Surface foliaire :

Les différents résultats exprimant le nombre de feuilles par plants chez l'*A. herba alba* et l'*A. campestris* sous la contrainte saline croissante sont illustrés par la figure 6.5 et représentés par le tableau 6.5

Tableau 6-5 : Surface foliaire des vitroplants d'*Artemisia* (mm²)

Surface foliaire (mm ²)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	37.66± 2.51 A	29.33± 2.08 C	19.66± 2.08 D	18.00± 2.00 D	16.00± 0.33 D	7.67± 1.52 EF
<i>A. Campestris</i>	36.00± 3.00 AB	32.66± 2.51 BC	11.33± 1.52 E	9.66± 2.08 EF	5.33± 1.15 F	5.00± 1.00 F
					Pvalue :	0.0000
					CV :	11.01%

L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative pour les effets simples à savoir salinité ($F_{obs}=199,82$; $p\text{-value}=0,000$) et espèce

($F_{obs}=45,72$; $p\text{-value}=0,000$) ainsi que pour l'effet interaction ($F_{obs}=9,56$; $p\text{-value}=0,000$).

La surface foliaire des vitroplants a montré une diminution sous l'effet de la salinité chez les deux espèces d'*Artemisia* testées. Dans le milieu témoin (0 g NaCl) aucune différence n'a été révélée entre les deux espèces étudiées et qui se retrouvent dans le même groupe homogène. L'application du premier niveau de salinité induit une diminution évaluée à 9 et 22 % chez *A.campestris* et *A. herba alba* respectivement.

Dés que le niveau de stress est élevé et à partir de 34mM en NaCl une baisse plus accentuée s'enregistre notamment chez *A. campestris* avec des taux de diminution allant de 68 à 86% comparés au témoin, et avec des valeurs oscillant de 11,33 à 5 mm². Pour le même niveau de stress l'*A. herba alba* enregistre des surfaces foliaires plus élevées comparée à l'*A. campestris*. Les plus faibles surfaces sont exprimées chez *A.campestris* pour les traitements les plus sévères à savoir 68 et 85mM en NaCl avec des valeurs de 5.33 et 5.00 mm² respectivement.

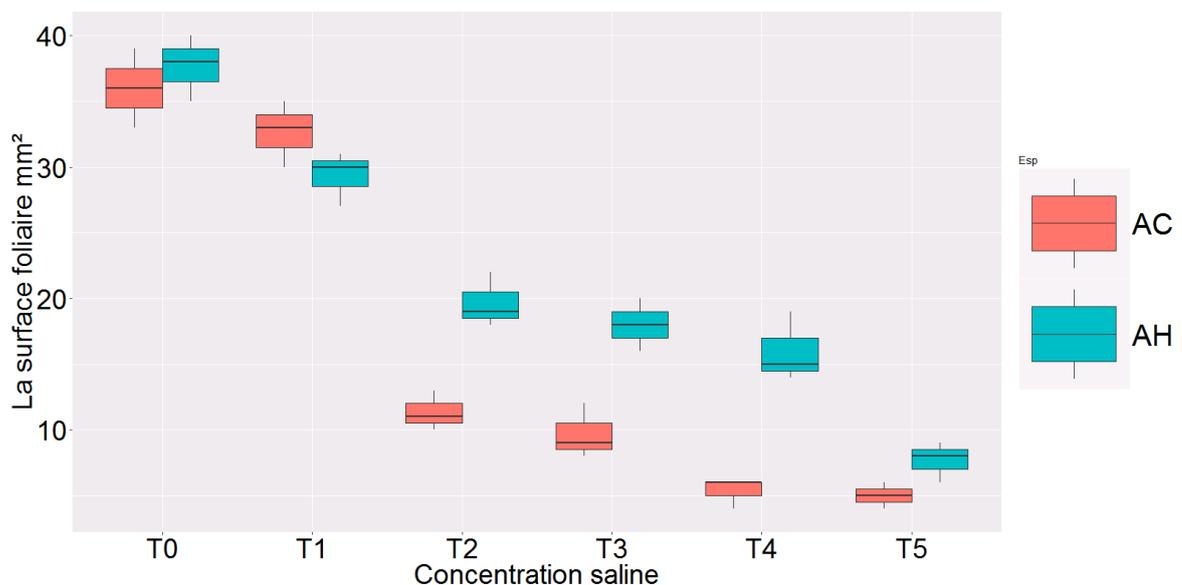


Figure 6-5: Effet de la salinité sur la surface foliaire des vitroplants

6.1.6 Teneur en chlorophylles :

Les résultats résumant la teneur en chlorophylles des feuilles des vitroplants d'Artemisia sont montrés par la figure 6.6 et le tableau 6.6.

Tableau 6-6: Teneur en chlorophylle des vitroplants d'Artemisia (mg/100mg de MF)

Teneur en chlorophylle des feuilles (mg/100mg de MF)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	8.34± 1.04	7.24± 2.21	6.05± 1.04	4.64± 0.81	4.67± 0.33	3.55± 0.67
<i>A. Campestris</i>	8.54± 1.17	8.00± 0.18	6.43± 0.42	5.12± 0.50	4.51± 1.06	4.21± 0.46
Pvalue :						0.9673
CV :						16.49%

L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative entre les différents traitements pour le facteur salinité sur la teneur en chlorophylles. Cependant, un effet non significatif a été montré pour l'effet espèce et l'effet interaction entre le facteur salinité et le facteur espèce (Annexe 6).

La teneur en chlorophylles des feuilles diminue avec le niveau du stress salin appliqué. Le test de Newman et keuls ne révèle aucune différence significative entre le traitement témoin (0mM) et le traitement 17mM (le même groupe homogène : A) (Annexe 6), à 34mM en NaCl une diminution notable s'affiche pour une teneur de 6.24 mg/100mg de MF contre une valeur de 8.44 mg/100mg de MF chez le témoin. Les plus faibles teneurs sont enregistrées chez les traitements les plus contraignants à savoir 51, 68 et 85mM pour des taux de diminution par rapport au témoin de 42% ,46% et 54% respectivement.

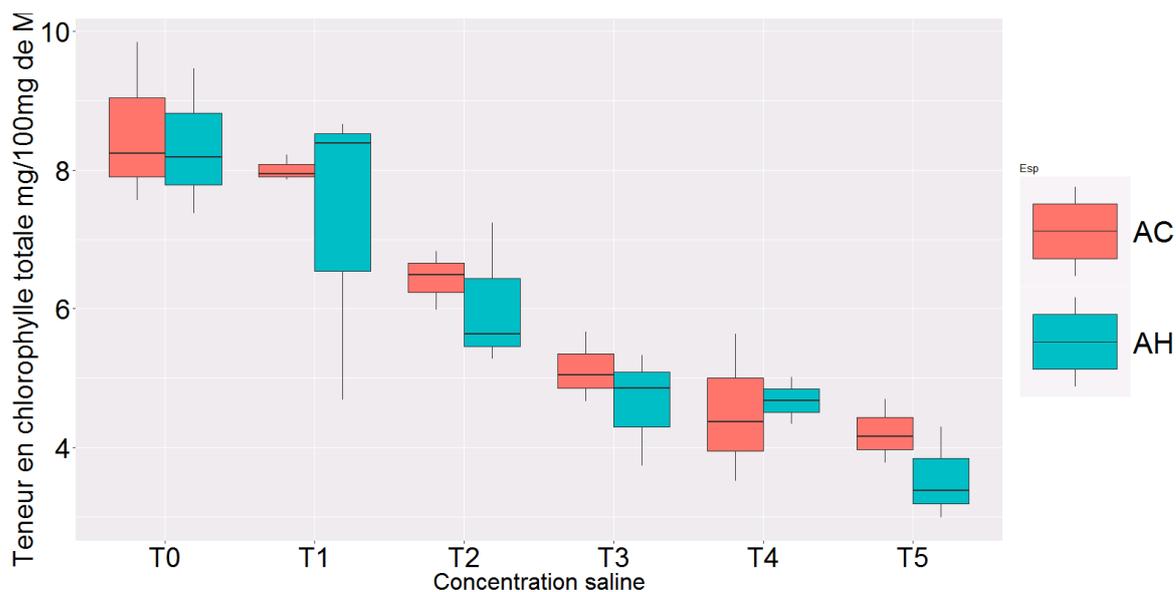


Figure 6-6: Effet de la salinité sur la teneur en chlorophylle des vitroplants

6.2 Effet de la salinité sur les paramètres d'ajustement osmotique

6.2.1 Teneur en proline

Les résultats caractérisant la teneur en proline des feuilles en conditions de salinité chez l'*A.herba alba* et chez l'*A.campestris* sont représentés par la figure 6.7 et sont mentionnées dans le tableau 6.7.

Tableau 6-7: Teneur en proline des vitroplants d'Artemisia ($\mu\text{g}/100 \text{ mg}$ de MF)

Teneur en Proline des feuilles ($\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba alba</i>	1.33±	1.26±	5.36±	7.04±	8.32±	4.58±
	0.27	0.15	1.38	0.91	0.99	0.15
	F	F	E	CD	ABC	E
<i>A.Campestris</i>	1.03±	5.73±	8.72±	7.78±	9.38±	9.72±
	0.06	0.44	1.38	0.55	0.95	0.40
	F	DE	ABC	BC	AB	A
Pvalue :						0.00001
CV :						13.37%

L'analyse de la variance a révélée une différence très hautement significative pour les effets simples : salinité ($F_{\text{obs}}=81,90$; $p\text{-value}=0,000$), espèces ($F_{\text{obs}}=85,84$; $p\text{-value}=0,000$) et aussi pour l'effet interaction ($F_{\text{obs}}=12,02$; $p\text{-value}=0,000$).

L'ajout du NaCl dans le milieu racinaire en concentration croissante engendre une accumulation notable de la proline au niveau foliaire chez les deux espèces. Sans la contrainte saline les deux espèces expriment des teneurs en proline statistiquement identique ($1,33\mu\text{g}$ pour l'*A.herba alba* et $1,03\mu\text{g}$ chez l'*A.campestris*, qui se retrouvent dans le même groupe homogène, le groupe F), Le milieu où la concentration est de 17mM en NaCl une forte accumulation s'établie chez *A.campestris* pour un taux d'augmentation de 456% comparé au témoin , en effet le taux passe de $1,03\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF à $5,73\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF ; Pour l'*A.herba alba* aucun changement n'a été établi à 17mM comparé au témoin pour des teneurs de $1,33\mu\text{g}/100\text{mg}$ et $1,26\mu\text{g}/100\text{mg}$ respectivement. Chez cette dernière les plus fortes teneurs en proline sont induites par les concentrations 34 , 51 et 68mM en NaCl pour des valeurs de $5,36\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF ; $7,04\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF et $8,32\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF respectivement. Il est important de signaler la diminution significative induite par le milieu 85mM en NaCl, pour un taux de diminution de 45% comparé au traitement 68mM , passant de $8,32\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF à $4,58\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF.

La concentration en proline pour l'*A.campestris* devient de plus en plus importante et ceci en fonction de la concentration croissante en NaCl du milieu, passant de $1,03\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF pour le milieu témoin à $9,72\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF pour le milieu le plus enrichi en chlorure de sodium (85mM), avec un taux d'augmentation estimé à 843%.

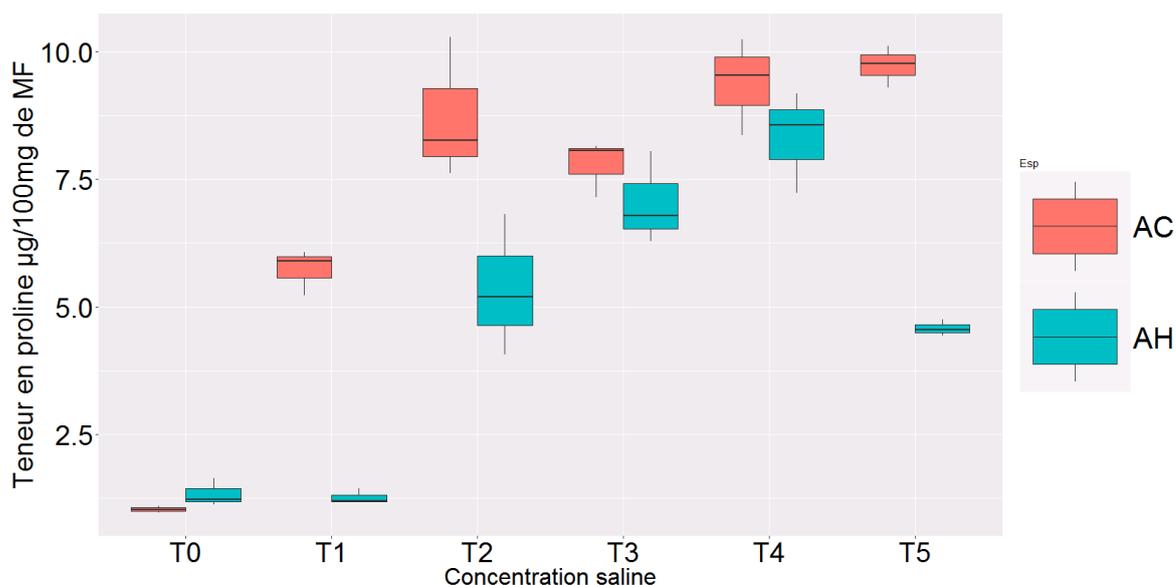


Figure 6-7: Effet de la salinité sur la teneur en proline des vitroplants

6.2.2 Teneur en sucres solubles

Les résultats de la teneur en sucres solubles des vitroplants d'*Artemisia* soumis au stress salin sont illustrés par la figure 6.8 et donnés par le tableau 6.8. L'analyse de la variance révèle que le facteur salinité ($F_{\text{obs}}=41,46$; $p\text{-value}=0,000$) et le facteur espèce ($F_{\text{obs}}=767,29$; $p\text{-value}=0,000$) ainsi que l'effet combiné des deux facteurs ($F_{\text{obs}}=55,59$; $p\text{-value}=0,000$) montrent un effet très hautement significative.

Tableau 6-8: Teneur en sucres des vitroplants d'*Artemisia* ($\mu\text{g}/100$ mg de MF)

Teneur en Sucres des feuilles ($\mu\text{g}/100\text{mg}$ de MF)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	5.03±	6.54±	8.47±	5.82±	3.41±	2.40±
	0.72	1.12	0.80	0.90	1.05	0.16
	EF	E	D	E	FG	G
<i>A. Campestris</i>	4.74±	13.09±	16.64±	16.87±	16.90±	20.30±
	0.49	0.75	1.15	1.32	1.82	1.01
	EF	C	B	B	B	A
Pvalue :						0.000
CV :						10.25%

Les teneurs en sucres chez *A.campestris* évoluent à la hausse avec l'enrichissement du milieu en NaCl, elles passent de 4,74 µg/100mg de MF chez le milieu témoin à 20,30 µg/100mg de MF pour le traitement le plus riche en sel à savoir 85mM. Dès l'application du stress les feuilles manifestent une élévation significative des sucres solubles avec une teneur évaluée à 13,09 µg/100mg de MF et un taux d'augmentation de 176% par rapport au témoin qui n'enregistre qu'une teneur de 4.74µg.

Pour les autres niveaux de stress 34, 51 et 68 mM des teneurs en sucres statistiquement similaires ont été retrouvées avec des valeurs allant de 16,64 µg/100mg de MF à 16,90 µg/100mg de MF.

La deuxième espèce testée montre un comportement particulier, elle exprime un rythme d'accumulation moins important. Une accumulation des sucres sous l'effet des deux concentrations 17 et 34mM en NaCl (6.54 µg/100mg de MF et 8.47 µg/100mg de MF) est affichée, dès que la concentration du milieu atteint les 51mM et au-delà, la teneur en sucres montre une baisse significative pour atteindre les plus faibles teneurs estimées à 3,41 µg/100mg de MF et 2,40 µg/100mg de MF chez les niveaux les plus stressés à savoir 68 et 85 mM en NaCl et pour des taux de diminution par rapport au témoin de 32% et 52% respectivement.

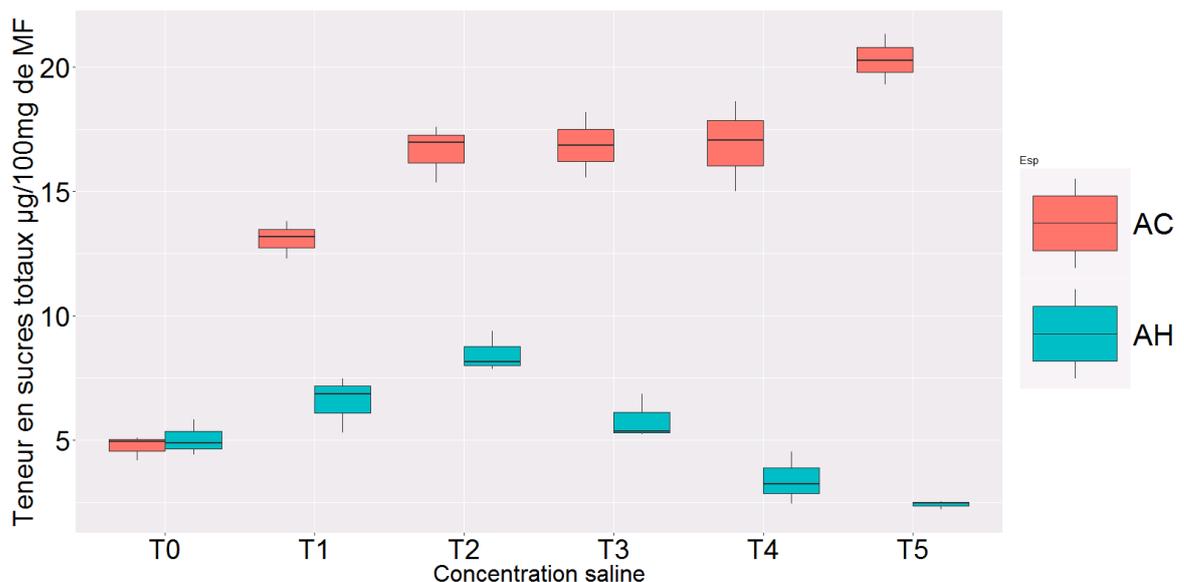


Figure 6-8: Effet de la salinité sur la teneur en sucres solubles des vitroplants

6.2.3 Teneur en Na⁺

Les résultats de la teneur en ions sodium sous le stress salin des vitroplants des deux espèces d'*Artemisia* sont illustrés par la figure 6.9 et groupés dans le tableau 6.9. Une différence très hautement significative a été révélée par l'analyse de la variance, aussi bien pour les effets simples salinité ($F_{\text{obs}}=134,69$; $p\text{-value}=0,000$) et espèces ($F_{\text{obs}}=437,36$; $p\text{-value}=0,000$), que pour l'interaction ($F_{\text{obs}}=223,05$; $p\text{-value}=0,000$).

Tableau 6-9: Teneur en sodium des vitroplants d'*Artemisia* ($\mu\text{mol/g}$ de MS)

Teneur en Sodium des feuilles ($\mu\text{mol/g}$ de MS)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	32.52± 3.84 G	67.31± 3.39 DE	51.01± 1.20 F	28.41± 1.99 G	46.45± 1.17 F	72.34± 7.87 D
<i>A. Campestris</i>	33.74± 2.47 G	45.53± 1.08 F	78.35± 1.05 C	103.60± 2.69 B	115.54± 4.84 A	62.23± 1.41 E
Pvalue :						0.000
CV :						5.49%

La salinité a induit des changements notables dans la teneur en sodium des feuilles chez les deux espèces analysées. Sans la contrainte saline la teneur en sodium d'*A. herba alba* et d'*A. campestris* est statistiquement similaires (Témoin et qui se retrouvent dans le même groupe homogène: G), pour des teneurs de 32,52 $\mu\text{mol/g}$ MS et 33,74 $\mu\text{mol/g}$ MS respectivement.

L'ajout de concentrations croissantes en NaCl dans le milieu racinaire a engendré une augmentation linéaire en sodium des feuilles chez l'*A. campestris* avec des teneurs évaluées à 45,53 ; 78,35 ; 103,60 et 115,54 $\mu\text{mol/g}$ MS en Na⁺ chez les traitements 17 ; 34 ; 51 et 68 Mm en NaCl. L'espèce *A. herba alba* montre que ses feuilles se chargent en sodium dès le premier niveau de salinité appliqué pour une

valeur de 67,31 $\mu\text{mol/g MS}$, puis une diminution significative s'enregistre chez les deux traitements les plus contraignants (34 et 51Mm en NaCl), les plus fortes teneurs en sodium sont induites par le traitement 85 mM en NaCl estimées à 72,34 $\mu\text{mol/g MS}$. L'ensemble des résultats obtenus montre que sous l'effet de la salinité l'*A.campestris* accumule plus de sodium dans ses feuilles que l'*A. herba alba*.

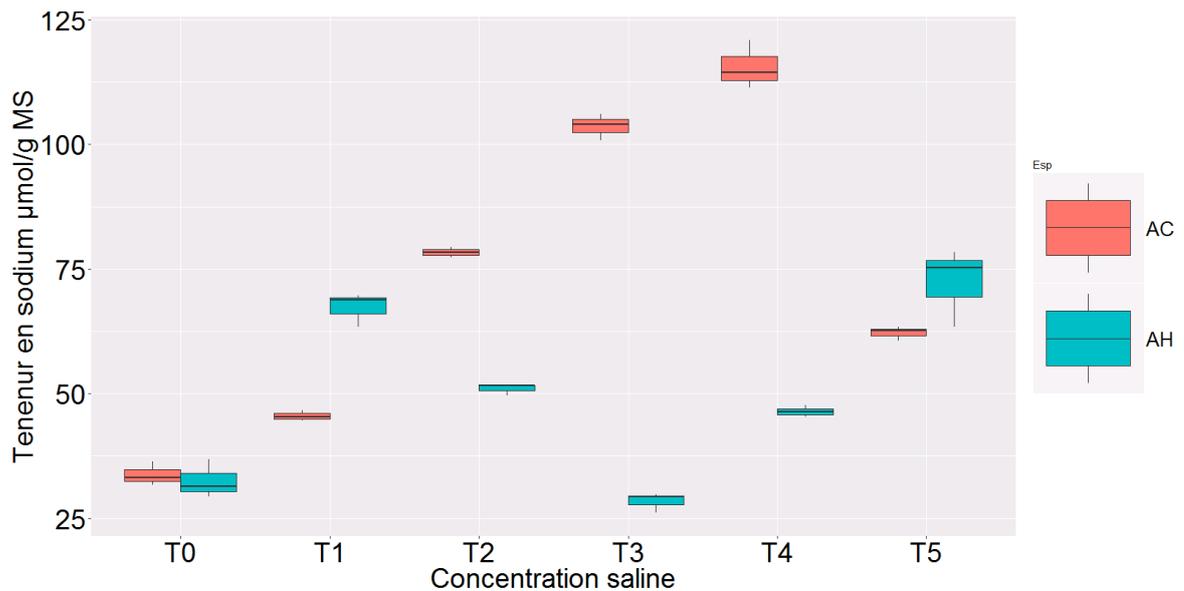


Figure 6-9: Effet de la salinité sur la teneur en sodium des vitroplants

6.2.4 Teneur en K⁺

Les résultats relatifs aux teneurs en potassium des vitroplants d'*Artemisia* sous l'effet du sel sont illustrés par la figure 6.10 et représentés dans tableau 6.10

Tableau 6-10: Teneur en potassium des vitroplants d'*Artemisia* ($\mu\text{mol/g}$ de MS)

Teneur en Potassium des feuilles ($\mu\text{mol/g}$ de MS)						
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A. herba alba</i>	35.03 \pm 3.57 E	43.17 \pm 1.33 D	50.45 \pm 2.80 C	53.05 \pm 1.24 BC	56.54 \pm 1.58 B	61.16 \pm 3.23 A
<i>A. Campestris</i>	64.67 \pm 1.21 A	54.34 \pm 3.57 BC	44.43 \pm 2.55 D	42.73 \pm 1.82 D	35.78 \pm 2.19 E	29.19 \pm 3.29 F
Pvalue :						0.000
CV :						5.32%

L'analyse de la variance a montré une différence significative entre les différents traitements pour le facteur salinité ($F_{\text{obs}}=2,70$; $p\text{-value}=0,04$). Quant au facteur espèce ($F_{\text{obs}}=31,20$; $p\text{-value}=0,000$) et l'interaction entre les deux facteurs ($F_{\text{obs}}=115,61$; $p\text{-value}=0,000$), la différence est très hautement significative.

Les résultats obtenus montrent un comportement opposé des deux espèces vis-à-vis de la salinité. La teneur en potassium des feuilles s'accroît avec l'augmentation de la concentration de chlorure de sodium dans le milieu racinaire pour l'*A. herba alba*, par conséquent les plus fortes teneurs sont enregistrées chez les niveaux les plus contraignants à savoir 68mM et 85mM en NaCl pour des teneurs de 56,54 $\mu\text{mol/g}$ MS et 61,16 $\mu\text{mol/g}$ MS respectivement et avec des taux d'augmentation de 61,40 et 74,60% comparée au témoin.

Le stress salin a induit le phénomène inverse chez l'espèce *A. campestris*, plus le stress est sévère plus une diminution du potassium est accentuée ; les plus fortes teneurs sont affichées chez les plants les moins exposés en NaCl (0mM et 17mM NaCl), avec des teneurs de 64,67 $\mu\text{mol/g}$ MS et 54,34 $\mu\text{mol/g}$ MS ; les traitements les plus chargés en sels (68 et 85mM), affichent les plus faibles teneurs pour des taux de diminution évalués à 45% et 55% respectivement

.L'*A.herba alba* exprime des teneurs en Potassium plus importantes en la comparant à l'*A.campestris* à l'exception des deux premiers niveaux 0mM et 17mM NaCl.

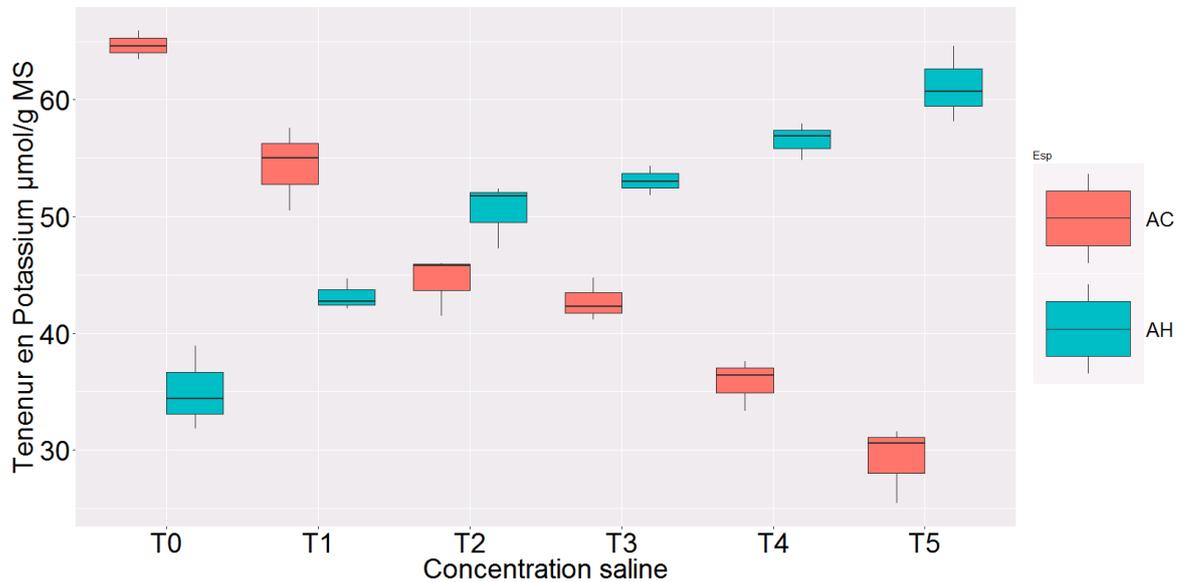


Figure 6-10: Effet de la salinité sur la teneur en potassium des vitroplants

6.3 Effet de la salinité sur le système antioxydant

6.3.1 Teneur en polyphénols

Les résultats englobant la teneur en polyphénols des feuilles des vitroplants d'*A.herba alba* et d'*A.campestris* sous le stress salin sont illustrés par la figure 6.11 et présentés par le tableau 6.11.

L'analyse de la variance a révélée que l'influence de la salinité ($F_{\text{obs}}=3,48$; $p\text{-value}=0,01$) et de l'interaction entre celle-ci et le facteur espèce est significative ($F_{\text{obs}}=3,29$; $p\text{-value}=0,02$), néanmoins l'effet espèce est très hautement significatif ($F_{\text{obs}}=215,27$; $p\text{-value}=0,000$).

Tableau 6-11: Teneur en polyphénol des vitroplants d'Artemisia (μg GAE/g MS)

	Teneur en polyphénols (GAE/g MS)					
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba alba</i>	0.074 \pm 0.02 CD	0.08 \pm 0.01 CD	0.072 \pm 0.01 CD	0.117 \pm 0.03 C	0.087 \pm 0.019 CD	0.058 \pm 0.003 D
<i>A.Campestris</i>	0.214 \pm 0.02 A	0.174 \pm 0.009 AB	0.172 \pm 0.03 AB	0.170 \pm 0.005 AB	0.168 \pm 0.02 AB	0.152 \pm 0.005 B
					Pvalue :	0.001
					CV :	14.91%

Chez l'*A.herba alba* la teneur en polyphénols des feuilles n'a subi aucune différence significative pour les plants évoluant à 17 et 34 mM en NaCl comparé au témoin (affectés dans le même groupe homogène CD) pour des teneurs de 0.08 et 0.072 μg GAE/g MS respectivement, contre une teneur de 0.074 μg GAE/g MS pour le contrôle. Alors que les plantes traitées à 68 et 85mM présentent des baisses en polyphénols par rapport au milieu 51mM pour des valeurs minimales de 0.087 et 0,058 μg GAE/g MS, il est à noter que la teneur la plus élevée est enregistrée chez les plants sous 51mM en NaCl pour une valeur de 0.117 μg GAE/g MS.

Chez l'*A.campestris* la sévérité du stress induit une baisse de la teneur en polyphénols des feuilles. Dès que le NaCl est présent dans le milieu la teneur en polyphénol chute de 0.214 μg GAE/g MS pour le témoin à 0.174 μg GAE/g MS chez le 17mM en NaCl, la teneur en polyphénols reste presque inchangée pour les niveaux de stress 34 ; 51 et 68mM présentant des teneurs de 0,172 μg GAE/g MS ; 0,170 μg GAE/g MS et 0,168 μg GAE/g MS respectivement et qui se classent dans le même groupe homogène que celui du traitement 17 mM à savoir le groupe AB, tandis qu'à 85mM les vitroplants affichent les teneurs les plus faibles estimées à 0,152 μg GAE/g MS.

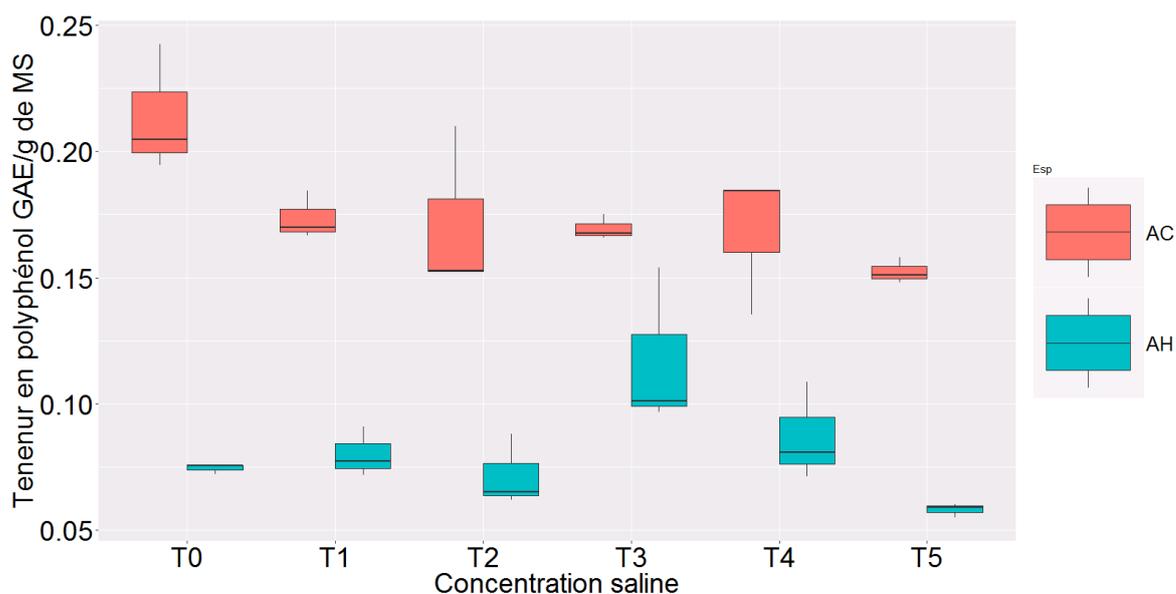


Figure 6-11: Effet de la salinité sur la teneur en polyphénol des vitroplants

6.3.2 Activité totale antioxydante des vitroplants

Les résultats exprimant l'activité antioxydante des vitroplants d'*Artemisia* en réponse à la salinité sont compris dans le tableau 6.12 et représentés par la figure 6.12. L'analyse de la variance a révélée l'existence d'une différence très hautement significative tant pour les effets simples salinité ($F_{\text{obs}}=476,91$; $p\text{-value}=0,000$) et espèce ($F_{\text{obs}}=1674,00$; $p\text{-value}=0,000$) que pour les effets combinés ($F_{\text{obs}}=71,94$; $p\text{-value}=0,000$).

Tableau 6-12: Activité antioxydante des vitroplants d'*Artemisia* ($\mu\text{g GAE/g MS}$)

	L'activité antioxydante totale (GAE/g MS)					
	T0 (0mM)	T1 (17mM)	T2 (34mM)	T3 (51mM)	T4 (68mM)	T5 (85mM)
<i>A.herba</i>	1.26±	1.42±	1.56±	1.64±	1.76±	1.78±
<i>alba</i>	0.023	0.025	0.018	0.0014	0.035	0.01
	F	D	C	B	A	A
<i>A.Campestris</i>	1.07±	1.03±	1.36±	1.44±	1.55±	1.23±
	0.004	0.004	0.04	0.022	0.004	0.003
	G	H	E	D	C	F
					Pvalue :	0.001
					CV :	1.49%

L'addition du NaCl dans le milieu de culture modifie considérablement l'activité antioxydante des feuilles chez les deux espèces testées, avec une tendance générale à la hausse sous l'effet de la salinité. La salinité à 17mM réduit significativement l'activité antioxydante chez *A.campestris* de 1,074 µg GAE/g MS à 1,035 µg GAE/g MS puis une augmentation croissante s'affiche par les traitements 34 ; 68 et 85mM pour des activités estimées à 1,36 µg GAE/g MS ; 1,44 µg GAE/g MS et 1,55 µg GAE/g MS ; en revanche un stress à 85 mM en NaCl réduit fortement l'activité antioxydante jusqu'à une valeur de 1,23 µg GAE/g MS chez cette espèce.

Les vitroplants d'*A.herba alba* expriment une intense activité antioxydante sous les concentrations croissantes en chlorure de sodium du milieu, ainsi les activités les moins élevées sont enregistrées chez les concentrations les moins chargées en NaCl à savoir 0mM, 17mM et 34mM pour des activités évaluées à 1,26 µg GAE/g MS ; 1,42 µg GAE/g MS et 1,56 µg GAE/g MS respectivement.

Les activités antioxydantes maximales sont affichées chez les vitroplants ayant subi les traitements les plus sévères en sels pour des valeurs de 1,64 µg GAE/g MS ; 1,76 µg GAE/g MS et 1,78 µg GAE/g MS avec des taux d'augmentation de 30%, 40% et 41% par rapport au témoin.

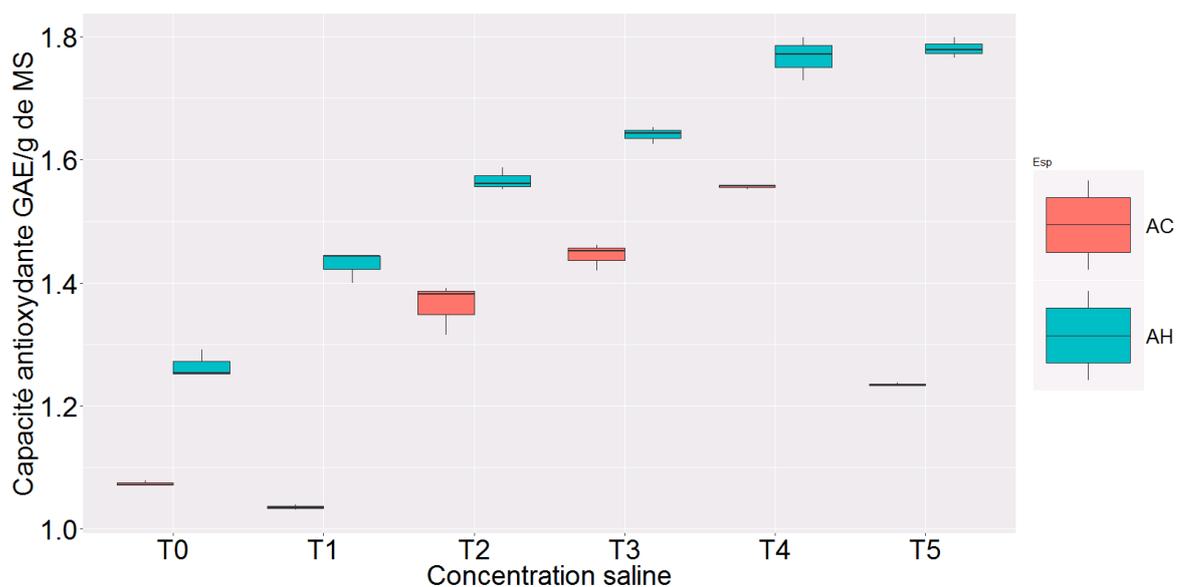


Figure 6-12: Effet de la salinité sur l'activité antioxydante des vitroplants

Discussion générale

La réaction des deux espèces d'*Artemisia* (*Artemisia herba alba* et d'*Artemisia campestris*) vis-à-vis de la salinité provoquée s'est manifestée par des modifications morphologiques et biochimiques significatives.

Concernant la production de la biomasse, la présence de NaCl dans le milieu de culture provoque une réduction des poids frais et sec des parties aériennes alors qu'elle reste sans effet sur les racines. Des résultats similaires ont été rapportés chez l'*Artemisia annua* [183] et chez l'*Artemisia herba alba* [184].

Zhu [185], signale que la réduction de la croissance de l'appareil végétatif aérien est une capacité adaptative nécessaire à la survie des plantes exposées à un stress abiotiques. En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour développer des stratégies et faire face au stress avant que le déséquilibre osmotique des cellules des vitroplants n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages sont irréversibles.

L'effet défavorable du sel est important au niveau de la partie aérienne par rapport aux raducules et ce pour les deux espèces étudiées. Cette caractéristique à été signalée par plusieurs chercheurs car les organes photosynthétiques (feuilles et organes chlorophylliens) sont plus sensibles aux sels que les organes d'absorptions [186]. En effet, la résistance racinaire au stress salin peut être due à une diminution de l'allocation du carbone pour la croissance foliaire au profit de la croissance racinaire, une telle adaptation permet à la plantule, une augmentation de la surface d'absorption d'eau, empêchant ainsi sa déshydratation.

Les espèces d'*Artemisia* ont réagi par une réduction de la croissance de la partie aérienne en réponse à la salinité. Cet effet est fréquent chez les glycophytes où la diminution de la croissance de l'appareil végétatif observée peut être expliquée par une augmentation de la pression osmotique provoquée par le NaCl, ce qui bloque l'absorption de l'eau par les racines. Les plantes s'adaptent ainsi au stress

salin par la réduction de leur croissance afin d'éviter les dommages causés par le sel.

Les effets de la salinité se manifestent principalement par un ralentissement de la croissance de l'appareil végétatif. Il faut souligner qu'une stimulation de la croissance caulinaire des vitroplants d'*A. herba alba* a été observée avec les concentrations 17mM en NaCl, cette dernière est similaire à celle exprimée chez les halophytes [187].

Taffouo et al.,[188] attribuent la réduction de la croissance des plantes en condition de salinité à une combinaison de l'effet osmotique et l'effet spécifique des ions Na^+ et Cl^- , alors que Garg et Singla [189], considèrent que la baisse de la longueur des tiges en raccourcissant les entre-nœuds est expliquée par le fait qu'en présence de contrainte saline, la plante détourne l'énergie et les hydrates de carbones, issus du catabolisme glucidique de stockage, destinés à sa croissance, au profit de l'ajustement osmotique.

La diminution de la croissance est le résultat au niveau cellulaire d'une baisse du nombre de divisions cellulaires lors des stress abiotiques (stress salin). La réduction de la croissance aérienne observée au niveau des vitroplants d'*Artemisia* peut s'expliquer par des perturbations des taux de certains régulateurs de croissance, notamment l'acide abscissique et cytokinines induites par le sel [190]. Albacete et al.,[191] ont rapporté qu'une baisse de cytokinines a été enregistrée chez la tomate soumise à un stress salin.

En réponse à un stress osmotique, les plantes activent la synthèse de l'acide abscissique, considéré comme l'un des signaux impliqués dans la régulation de l'ouverture des stomates. La fermeture de ces derniers engendre une diminution de la perte en eau par évapotranspiration parallèlement à une réduction de l'apport en CO_2 [192].

La réduction de la conductance stomatique et/ou de la pression partielle de CO_2 intracellulaire expliquerait ainsi la chute de rendement en biomasse enregistrée lors des stress abiotiques toute en maintenant les plantules en survie jusqu'à un optimum irréversible (plasmolyse sévère) [193].

Bohnert et Nelson [194], précisent que la diminution de la biomasse à l'augmentation du coût énergétique de la croissance en raison des différentes dépenses supplémentaires couvrant les besoins des transports ioniques et de l'ajustement osmotique.

les plus fortes réductions en matières sèches sont enregistrées chez *A.herba alba*. Ce taux de réduction est généralement considéré comme un indice de sensibilité des plantes vis-à-vis du stress salin, les résultats obtenus montrent que la concentration 17mM en NaCl est suffisante pour engendrer une réduction relative de 50% par rapport au témoin chez l'*A.herba alba*, seuil très utilisé pour le classement de la tolérance des plantes.

La diminution de la matière sèche est surtout liée à la réduction de la croissance et à la chute d'une partie du feuillage qui se dessèchent conduisant à une sénescence prématurée. Munns et Termat [195] et Munns [196], soulignent que l'accumulation progressive des ions Na⁺ et Cl⁻ dans les feuilles accélère la sénescence des feuilles et limite la formation de nouvelles feuilles photosynthétiquement actives ce qui conduit à une diminution de la biomasse sèche. Certains auteurs comme Dadkhah et Moghtader [197], attribuent la réduction de la matière sèche à l'altération de la nutrition minérale due à la présence de forte concentration en sel dans le milieu de culture.

Concernant la surface foliaire les résultats ont montré que les deux espèces présentent un comportement similaire avec une importante réduction en présence des fortes concentrations en NaCl pour des taux de réduction considérables évalués à 391% et 620% chez l'*A.herba alba* et l'*A.campestris* respectivement. Le taux de réduction par rapport au témoin révèle que l'effet de la salinité est plus dépressif sur l'*A.campestris* comparée à l'*A.herba alba*. Des résultats similaires ont été rapportés chez les écotypes de carvi (*Carum carvi* L.) [198], chez deux sous espèces d'*Acacia nilotica* L. [199]

Hanana et al. [200], ont signalé une diminution plus importante de la surface foliaire chez les cultivars sensibles de vigne (*Vitis vignifera* L.) alors qu'elle reste faible chez les cultivars tolérants.

Ashraf et Foolad [201], notent que la diminution de la surface foliaire serait la conséquence de la réduction de la taille des cellules exposées au stress salin. Cette réduction de l'expansion foliaire est soumise à un double contrôle, comprenant les équilibres hydriques et les signaux hormonaux provenant des racines qui sont responsables des perturbations de la vitesse d'élongation [202].

En condition de salinité, le sel diminue le potentiel hydrique de la solution du sol et réduit la capacité des plantes à absorber de l'eau, ce qui fait perdre de l'eau aux cellules foliaires et réduit leur taux d'élongation, il s'agit d'une sécheresse physiologique, provoquant ainsi une réduction de la croissance des feuilles [83].

La diminution de la surface foliaire peut être attribuée à une inhibition de l'initiation foliaire [203] et/ou à un ralentissement de la division de l'élongation cellulaire [204]. Ce phénomène est considéré comme une tolérance à la salinité dans la mesure où des surfaces foliaires plus réduites, assurent une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau [205].

Certains auteurs comme Alem et *al.*, [206], considèrent que la réduction de la surface foliaire est une stratégie adaptative des plantes à la salinité dans le but de réduire la surface exposée à l'évapotranspiration et ce, afin de maintenir l'hydratation des tissus à un seuil qui permettrait de préserver les processus physiologiques et métaboliques. Le facteur limitant de la croissance est l'expansion foliaire car la salinité affecte la surface foliaire, avant d'altérer les processus photochimiques de la photosynthèse [207].

La teneur en chlorophylles totales a diminué sous l'augmentation de l'intensité du stress salin et affecte les mécanismes de la photosynthèse. La teneur en chlorophylles des feuilles pourrait être modifiée en cas de stress salin en raison de la dégradation de la chlorophylle et /ou la réduction du taux de synthèse avec la diminution de l'instabilité membranaire des thylacoides, ce qui confirme les résultats obtenus où la teneur en chlorophylle a enregistré une diminution de 50% comparée au témoin chez les deux espèces d'*Artemisia* testées.

La réduction des niveaux de chlorophylles chez les plantes soumises au stress salin est due à l'affaiblissement du complexe protéine-pigments-lipides ou à l'accroissement de la chlorophyllase, et l'activité de certaines enzymes [208].

La réduction de la photosynthèse dépend de deux aspects de la salinisation, la concentration et la composition ionique de la solution saline. En effet, une forte concentration en sel réduit l'eau disponible à la plante, et crée un stress osmotique qui rend le transport électronique photosynthétique inactif [209].

Des modifications structurales des chloroplastes ont été signalé par certains auteurs en conditions de salinité, ainsi le stress salin entraîne une désorganisation des systèmes granaires et lamellaires des chloroplastes [210]. Cette désorganisation pourrait être due à une induction d'une surproduction de l'ion superoxyde activé ($O_2^{\cdot-}$) et aussi aux changements de la composition ionique du stroma [211].

Chez certaines espèces la photosynthèse restent non affectées par la salinité alors que chez d'autres elles subissent une certaine augmentation à une salinité modérée [209]. Le maintien d'une certaine capacité photosynthétique sous la contrainte saline pourrait être expliqué par la faible perméabilité des membranes thylakoïdiennes aux ions Na^+ et Cl^- [213].

Sur le plan ionique les résultats obtenus ont montré que les deux espèces transportent des quantités significatives de sodium vers les feuilles, allant de 32.52 à 72.34 $\mu\text{mol/g}$ de MS chez l'*A.herba alba* et de 33.74 à 62.23 $\mu\text{mol/g}$ de MS chez l'*A.campestris*. Des comportements similaires ont été signalés chez l'Acacia [214], chez *Ocimum basilicum* [215] et l'*Atriplex nummularia* [216], et chez le gombo [217].

Nos résultats corroborent avec l'hypothèse selon laquelle les plantes tolérantes à la salinité utilisent les sels pour ajuster la pression osmotique de leurs cellules. Nos vitroplants laissent les sels monter dans les parties aériennes, afin de les isoler des constituants vitaux des cellules, elles les stockent dans la vacuole (type *includer*).

Chez les halophytes qui tolèrent des quantités assez importantes de sodium, ce dernier est accumulé dans la partie aérienne, contrairement aux parties radiculaires. En revanche chez les glycophytes qui ont des difficultés à tolérer le sodium, la migration du Na^+ vers les feuilles est limitée en raison des difficultés d'ajustement osmotique en milieu riche en sels [212].

Munns et al, [82] signalent, qu'en milieu salin les plantes absorbent des quantités importantes de Na^+ et de Cl^- , mais le transport et l'accumulation de ces éléments semblent souvent dépendre du degré de tolérance de l'espèce considérée.

Il faut signaler que chez l'*A.herba alba* la présence des concentrations supérieures à 17mM induit une certaine diminution d'accumulation du sodium chez cette espèce. Elle devient plus marquée à la concentration 85mM, nous pouvons déduire développe une stratégie d'adaptation afin de bloquer les ions sodium au niveau des racines ce qui permet à la plante d'éviter l'invasion des feuilles par les ions sodium et de réduire ainsi l'activité des processus métaboliques.

Hanana et al.[200], confirment que la faible capacité d'accumulation du sodium foliaire, est due à une mauvaise efficacité de compartimentation vacuolaire du sodium des feuilles, serait une caractéristique des génotypes sensibles et également des glycophytes en générale.

Il y a lieu de signaler que chez certaines espèces notamment l'orge (*Hordeum vulgare* L.), le degré de tolérance à la salinité est inversement corrélé à la concentration des ions Na^+ dans les feuilles [218].

C'est pourquoi la tolérance à la salinité n'est pas nécessairement associée à la capacité d'exclure des ions toxiques mais elle est associée à la capacité de maintenir une homéostasie ionique au niveau du cytoplasme [219].

Selon Zhu [220], les fortes teneurs en sodium dans la plante entraînent un déséquilibre ionique qui affecte la croissance. Inversement une meilleure tolérance des plantes au stress salin réside dans le maintien d'une faible concentration

cytosolique en Na^+ . Elle peut être due à une capacité de la plante à limiter ou à contrôler l'accumulation de l'ion dans ces tissus [221].

Sur l'ensemble des résultats obtenus et selon cinétique du sodium des feuilles sous l'effet de la salinité, il semble que la tolérance des deux espèces d'*Artemisia* peut être associée à trois comportements à savoir : (i) l'inclusion du Na^+ , (ii) l'exclusion du sodium et (iii) la séquestration du sodium dans la vacuole.

L'examen de la teneur en potassium des feuilles indique que le stress salin perturbe l'absorption et le transport du potassium vers les feuilles chez l'*A.campestris* en diminuant sa teneur, parallèlement chez l'*A.herba alba* une accumulation des ions potassique des feuilles est observée sous l'effet des doses croissantes en sels

L'inhibition de l'absorption du potassium sous l'effet de la salinité observée chez l'*A.campestris* à été signalée chez plusieurs espèces telles que le soja [222], le blé (*Triticum aestivum* L.) [223] et chez *Artemisia annua* L. [224].

La réduction de la teneur en K^+ enregistrée chez l'*A.campestris* concorde avec le caractère de sensibilité des glycophytes sous stress salin, cette diminution peut être due à un antagonisme entre le K^+ et le Na^+ . Noton que le Na^+ à forte concentration pourrait remplacer K^+ dans des sites de régulation présents dans des enzymes impliquées dans des processus métaboliques clés dans le cytoplasme.

Cramer et *al.* [225] , ont observé chez le coton que les concentrations élevées en Na^+ provoquent le déplacement de Ca^{2+} à partir du plasmalemme et il en résulte une perturbation de l'intégrité membranaire, une diminution de la sélectivité de K^+ et son efflux à partir du cytosol, alors que le maintien d'une concentration suffisante en K^+ est indispensable pour la croissance des plantes.

En raison de son caractère chaotropique, le sodium entre en compétition avec le potassium dans la fixation sur les protéines importantes, alors que les enzymes nécessitent du potassium pour être active, le Na^+ n'assurerait pas cette fonction. Dans le cas d'une salinité élevée, le sodium inhiberait l'activité enzymatique des cellules dans le cytoplasme ce qui engendre un dysfonctionnement métabolique

[226]. Cette inhibition compétitive entre le sodium et le potassium sous l'effet de la salinité chez l'*A.campestris*, indique qu'un déséquilibre ionique qui s'installe et peut être une cause de la réduction de la croissance.

La capacité de l'*A.herba alba* à maintenir des teneurs suffisantes en K^+ en présence de fortes teneurs en sodium est révélée par les résultats de notre essai. Sous le stress salin, l'homéostasie intracellulaire du K^+ est une condition cruciale au fonctionnement optimale du métabolisme de la plante et de ses performances globales [227]. Nos résultats suggèrent que les niveaux élevés en K^+ dans les feuilles stipulent le bon fonctionnement métabolique et qui est un bon indice de tolérance au stress salin.

Le mécanisme physiologique qui permet le maintien d'une absorption adéquate de l'ion K^+ , sous stress salin, semble dépendre de l'absorption sélective du K^+ et de la capacité de compartimentation de l'ion Na^+ et de son transport vers la tige.

L'adaptation au stress salin apparaît donc corrélée à la capacité de prélever sélectivement le potassium et de contrôler l'entrée du sodium et de maintenir le rapport K^+/Na^+ à un niveau élevé [228].

Il semble que chez l'*A. herba alba* le contrôle du transport membranaire via des mécanismes d'accumulation sélective du K^+ et une exclusion du Na^+ apparaît comme un processus central d'adaptation à la salinité chez cette espèce.

L'augmentation significative des teneurs en proline des feuilles des deux espèces d'*Artemisia* indique que cet osmolyte compte parmi les composés biochimiques les plus importants dans l'adaptation de ces espèces aux conditions extrêmes de salinité.

Dans notre essai les concentrations salines appliquées ont conduit à une augmentation importante et commune en proline des feuilles, chez l'*A.herba alba* et chez l'*A.campestris*, des réponses similaires ont été signalées chez l'*Atriplex portulacoides* [229], chez la menthe (*Mentha piperita* L.) [230]. La proline est un acide aminé libre considéré comme biomarqueur de stress, il fournit une protection améliorée contre la salinité en éliminant les radicaux libres, en stabilisant les membranes, les protéines, et les enzymes, et en maintenant l'homéostasie ionique [231].

La salinité diminue le potentiel osmotique de la solution du sol et réduit par conséquent l'absorption de l'eau par les racines, ce qui entraîne un phénomène de plasmolyse [232]. Certains végétaux régulent leur pression osmotique interne par la synthèse d'osmoprotecteurs, principalement des sucres solubles et acides aminés comme la proline et la glycinebétaine [233].

Généralement, le rôle attribué à la proline dans la réponse des plantes au stress salin, est divers. Quen et *al.*, [234], signalent que cette accumulation contribue à l'acquisition de cette résistance grâce à l'ajustement osmotique dont la proline est responsable. Elle pourrait, également, intervenir dans la régulation du pH cytoplasmique [235] ou constituer une réserve de carbone et d'azote réduits, utilisés par la plante postérieurement à la période du stress [236]. Face au stress salin la proline intervient pour empêcher la Rubisco d'être inhibée par les fortes concentrations en NaCl. [236].

Verslues et Sharma [237], mentionnent l'intervention de la proline dans la protection de la plante à tous les facteurs qui entraînent une diminution de l'eau du cytoplasme (déshydratation), de ce fait la proline remplace la perte d'eau au niveau de la structure tertiaire des protéines permettant aux enzymes de conserver leur activité.

Les gènes impliqués dans la synthèse d'osmoprotectants comme la proline sont surexprimés sous l'influence du stress salin [238]. Ainsi les plantes transgéniques de soja [239], de tabac [240], de riz [241], et d'*Arabidopsis thaliana* surexprimant le gène P5CS impliqué dans la biosynthèse de la proline entraînant une accumulation importante de proline améliore la tolérance à la salinité chez ces mutants par rapport aux types spontanés [242].

L'implication de la proline dans la réponse à la salinité a été mentionnée par plusieurs auteurs [243], [244] et [245]. Des niveaux de proline importants ont été signalés chez des espèces sensibles à la salinité telle que la moutarde (*Brassica juncea* L.) [244], *Cicer arietinum* L. [246] et chez l'*Arabidopsis thaliana* [247] et chez l'haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) [240]. Il existe également des rapports où des niveaux trop faibles de proline ont été signalés tel que les travaux de De lacerda et *al.*, sur le sorgho (*Sorghum bicolor* L.) [114].

La corrélation entre l'accumulation de la proline et la tolérance au stress salin reste ambiguë bien que son accumulation peut être considérée comme un mécanisme de résistance au stress, ou un simple indicateur de l'existence de stress [248] , ou un signe de perturbation métabolique [249] .

L'augmentation de la teneur en sucres solubles lors d'un stress salin est parmi les phénomènes les plus communs chez les plantes cultivées et/ou spontanées. Nos résultats montrent que le stress salin modifie le métabolisme des glucides et provoque une variation de la teneur en sucres solubles chez les deux espèces d'*Artemisia* au niveau des feuilles.

On remarque que chez l'*A.campestris* les teneurs en sucres des feuilles évoluent à la hausse lorsque la salinité augmente dans le milieu de culture, néanmoins une diminution est enregistrée exceptionnellement pour les fortes concentrations en NaCl chez l'*A.herba alba*.

Des travaux réalisés sur des espèces de glycophytes et halophytes ont montré que les manifestations métaboliques face à une contrainte saline constituent la première réponse à l'échelle cellulaire de la plante [250].

L'importance quantitative des sucres sous l'effet de la salinité réside dans leur implication dans le processus d'ajustement osmotique car, les sucres totaux renforçaient le contenu du cytoplasme, ce qui augmenterait la pression osmotique de la cellule par rapport au milieu extérieur. Ce phénomène permet à la plante de réaliser l'osmose facilement [251]. Ils jouent un rôle déterminant dans l'ajustement osmotique, ainsi qu'au niveau de la stabilisation de certaines protéines. L'accumulation des sucres semble induire la gélification du contenu cellulaire en saturant le milieu intracellulaire, ce phénomène permettant d'éviter la cristallisation des molécules contenues dans la cellule, et donc limite les dommages au niveau des structures cellulaires [252].

Les sucres solubles jouent un rôle clé dans les processus adaptatifs liés à la tolérance au NaCl via des mécanismes interdépendants de croissance et d'osmorégulation [253].

Chavés et *al.*, [254], signalent que les sucres solubles qui s'accumulent durant le stress salin permettent le stockage du carbone ainsi que l'élimination des radicaux libres et peuvent agir également comme molécules de signalisation en situation de stress. Bien qu'une forte accumulation des sucres soit corrélée à la tolérance à la salinité dans plusieurs études [255] et [256], les profils d'accumulation de sucres sont très variables, indépendamment du niveau de tolérance de l'espèce.

Ainsi les travaux de Li et *al.*, [257], ont montré que chez le riz le niveau des sucres solubles d'une variété résistante est supérieur à celui de la variété sensible, et que les sucres améliorent la résistance au stress salin chez ces plantes. Cependant chez la tomate (*Solanum lycopersicum* L.), une accumulation plus importante des sucres au niveau des feuilles a été observée chez les variétés sensibles [258].

La diminution des teneurs en sucres dans les feuilles exposées à de fortes concentrations en NaCl chez l'*A. herba alba* semble attribuée aux effets négatifs de la salinité sur le métabolisme des glucides, par l'inhibition de la photosynthèse due aux ions toxiques. Ces constatations sont en accord avec ceux obtenues par Ottow et *al.*, [259] chez *Populus euphratica*, et le coton (*Gossypium hirsutum* L.) [260]. Le même résultat a été obtenu par Nedjimi [261] chez le sparte (*Lygeum spartum* L.), suggérant que les sucres solubles ne participent que partiellement à l'équilibre osmotique de la plante. D'autres substances, comme la glycine bêtaïne, la proline pourraient contribuer à cet ajustement.

Les teneurs en polyphénols des deux espèces d'*Artemisia* ont diminué significativement en parallèle avec l'augmentation des doses en sels, notamment chez l'*A. campestris*.

Nos résultats rejoignent ceux de plusieurs auteurs qui ont travaillé sur *Cynara scolymus* L. [262], la laitue (*Lactuca sativa* L.) [263] et le brocoli (*Brassica*

oleracea var. *asparagoides*) [264], indiquant la diminution des polyphénols en conditions de salinité. Cette dernière semble un indice de sensibilité pour certains auteurs notamment Kim et *al.*, [263] ; alors que d'autres attribuent la variation des teneurs en polyphénols à la variabilité génétique des espèces et à leur environnement [265]. Il faut souligner que l'assimilation nette en carbone peut affecter fortement la biosynthèse des composés secondaires à base de carbone, particulièrement les polyphénols, nous pouvons déduire que c'est peut être la raison de cette diminution chez nos deux espèces.

Plusieurs auteurs s'accordent sur la forte accumulation des polyphénols chez les génotypes tolérants par rapport aux génotypes sensibles [266], [267], car ces métabolites secondaires possèdent une forte activité antioxydante sous la salinité et sous d'autres stress biotiques/abiotiques, leur synthèse et leur accumulation sont généralement favorisées [268].

Par ailleurs, les composés phénoliques jouent un rôle important dans le piégeage des radicaux libres. Ils agissent par leur groupes hydroxyles qui sont bien des donneurs d'atomes d'hydrogènes ; et qui peuvent réagir avec les espèces réactives de l'oxygène, enfin de réaction le cycle de génération de nouveaux radicaux est interrompu [269].

Les composés phénoliques participent activement aux interactions de la plante avec son environnement, Ils participent de manière très efficace à la tolérance des végétaux à des stress variés. Ces composés jouent un rôle essentiel dans l'équilibre et l'adaptation de la plante au sein de son milieu [270].

Il semblerait selon les résultats de notre essai que l'activité antioxydante de nos deux espèces d'*Artemisia*, ait tendance à s'accroître avec l'augmentation de la concentration en NaCl du milieu, néanmoins cette accumulation est plus marquée chez l'*A. herba alba* par rapport à l'*A. campestris*. Cette dernière manifeste une diminution sensible de l'activité antioxydante en réponse à un stress le plus sévère en NaCl (85mM).

Des changements significatifs de l'activité antioxydante au niveau des feuilles de *Moringa oleifera* Lam [271], et *Solanum chilense* [272] ont été observés sous de fortes concentrations salines.

Cheng et *al.*, [273] ont montré qu'une forte activité des enzymes antioxydantes confère aux plantes transgéniques de pomme de terre une meilleure tolérance à la salinité. Plusieurs auteurs ont mis en évidence une forte et positive corrélation entre la tolérance à la salinité et l'activité antioxydante [274].

Ainsi, la surexpression d'une enzyme antioxydante Superoxyde dismutase (SOD) de levure chez une plante de Riz transgénique induit une tolérance significative au stress salin [275].

Une des conséquences du stress salin est l'apparition d'un stress oxydatif c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives d'oxygène (ROS) à des concentrations élevées qui endommagent les structures cellulaires et qui sont à l'origine d'un dysfonctionnement de l'appareil photosynthétique et les autres troubles métaboliques [276].

Pour se protéger des effets délétères des ROS, les plantes ont développé certains moyens de défense contre les atteintes des radicaux libres par l'induction de l'activité de certains antioxydants enzymatiques (la catalase, la peroxydase, la glutathion réductase et la superoxyde dismutase) et non enzymatiques, qui éliminent les espèces réactives de l'oxygène [277].

Dans le cas de l'*A.campestris* à 85mM en NaCl il semblerait que la diminution de l'activité antioxydante pourrait être due l'inactivation de certaines enzymes provoquée par les ROS. Dans cette situation l'émission de radicaux libres est alors supérieure à la capacité de détoxification du système antioxydant et qui peut contribuer à réduire son activité.

Conclusion générale

Conclusion générale

La dégradation de l'environnement, des ressources naturelles constitue une véritable menace pour l'écosystème touchant en priorité les pays à climat aride et semi aride comme l'Algérie. La salinité est parmi les stress abiotiques les plus déterminants par leurs effets sur les végétaux accentuant ainsi la dégradation des biotopes. Face à ces défis environnementaux la recherche des espèces adaptées à ces contraintes et à vocation pastorales, médicinales et fourragère est l'une des solutions les plus appropriées.

C'est dans ce contexte que nous avons proposés la présente étude et qui vise à analyser et interpréter la réponse de deux espèces endémiques de nos écosystèmes steppique d'*Artemisia* à savoir *Artemisia herba alba* et l'*Artemisia campestris* à un régime de salinité croissante

L'évaluation morphologique des deux espèces d'*Artemisia* (*A. herba alba* et *A. campestris*) vis-à-vis du stress salin a pu révéler l'effet néfaste de la salinité sur les paramètres de croissance. Le NaCl a provoqué une chute de la longueur, de la biomasse fraîche et sèche de la partie aérienne chez les deux espèces testées. En revanche les racines montrent une stabilité lorsque la salinité du milieu augmente. Lors d'un stress salin la croissance des parties aériennes est généralement réduite il s'agit d'une réponse adaptative, certaines plantes peuvent opter pour une stratégie de croissance racinaire, par La réallocation du carbone vers les racines, ce qui permet d'atteindre de nouvelles ressources en eau.

Le sel retarde la croissance des feuilles par une diminution de la surface foliaire chez les deux espèces, ce dernier est d'autant plus important que lorsque la concentration du milieu est élevée. L'*A. campestris* est plus sensible à cette diminution par rapport à l'*A. herba alba*. La diminution de la surface foliaire est l'une des réponses que les plantes utilisent pour assurer une meilleure efficacité en eau, car elle réduit la surface exposée à l'évapotranspiration ce qui permet une bonne maintenance d'hydratation des tissus, mais qui peut réduire la pénétration

du CO₂ et affecte ainsi l'activité photosynthétique. En effet sous l'effet de la salinité la teneur en chlorophylle diminue drastiquement.

La présence croissante du NaCl dans le milieu de culture induit une accumulation linéaire du sodium dans les feuilles de l'*A. campestris*, alors qu'une diminution notable s'enregistre au-delà de 17mM chez l'*A. herba alba* pour s'accroître à 85mM. Cette variation de comportement s'explique par le fait que l'*A. campestris* possède une bonne capacité de compartimentation du sodium, alors que l'armoise blanche probable qu'elle fait appel à une autre stratégie tel que la limitation de l'entrée du sodium au niveau des racines et un bon captage du potassium. Cette hypothèse est soutenue par la sélectivité d'absorption du potassium. Nos résultats montrent pour la teneur en potassium des feuilles que la sévérité du stress salin s'accompagne d'une diminution de cet élément chez l'*A. campestris*, alors qu'elle augmente chez l'*A. herba alba* témoignant ainsi le déséquilibre ionique chez l'*A. campestris* due à une inhibition compétitive entre le Na⁺ et K⁺ et un bon contrôle de la sélectivité ionique K⁺/Na⁺ chez l'*A. herba alba*.

Chez l'*A. campestris* l'accumulation des sucres des vitroplants stressés par le NaCl augmente sensiblement, en revanche chez l'*A. herba alba* ce métabolite diminue à forte dose de salinité. Cette variabilité dans le profil d'accumulation des sucres peut s'expliquer par le fait que ce métabolite intervient d'une manière significative dans l'ajustement osmotique chez l'*A. campestris*, alors qu'il intervient d'une manière partielle chez l'*A. herba alba*.

La salinité affecte positivement l'accumulation de la proline chez les deux espèces d'*Artemisia* ce qui montre que les deux espèces ajustent osmotiquement leur contenu cellulaire en synthétisant de la proline, ceci suggère le rôle important que peut jouer la proline dans l'adaptation à la salinité chez le genre *Artemisia*.

Il est observé que pour la teneur en polyphénols une diminution de plus en plus importante est induite sous l'effet de la salinité notamment chez l'*A. campestris* ; on pourrait penser qu'en conditions de salinité des mécanismes d'exclusion et/ou de séquestration d'ions, de sélectivité ainsi que d'accumulation d'osmoticum rendraient inutile l'implication des polyphénols dans la réponse au stress salin.

Une activité antioxydante importante est exprimée par les vitroplants d'*Artemisia herba alba* et d'*Artemisia campestris* sous l'effet des fortes doses en NaCl, il s'agit d'une réponse défensive vis-à-vis des espèces réactives d'oxygène produites par

le stress oxydatif causé par la salinité conférant ainsi une plus grande résistance au stress oxydatif.

La présente étude nous a permis de détecter une certaine variation de réponse à la salinité chez le genre *Artemisia*. Cette variabilité de réponse pourrait constituer un outil intéressant pour la sélection d'espèces tolérantes au stress salin, ainsi que dans les programmes d'amélioration au stress abiotiques notamment la salinité.

Perspectives

Si cette étude a donné des résultats intéressants, elle laisse entrevoir de nombreuses perspectives d'expérimentations, Il serait en effet souhaitable :

- d'élargir notre spectre d'étude sur d'autres espèces d'*Artemisia* afin d'investiguer profondément le potentiel adaptatif existant chez les espèces appartenant à ce genre face au stress salin.
- la détermination d'autres molécules à rôle osmoprotecteurs et antioxydants pour une meilleure compréhension des mécanismes de défense vis-à-vis de la salinité.
- une étude protéomique permettant de comprendre les mécanismes moléculaires impliqués dans la réponse au stress salin chez le genre *Artemisia*.
- caractérisation et détermination des métabolites secondaires impliqués dans l'adaptation à la salinité.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

1. Bremer K. (1994). Asteraceae, Cladistics and Classification. (Timber Press), pp. 75 Portland, Oregon
2. Dupont F. Guignard J.L. (2012). Abrégé de Botanique 15ème édition. Editions Masson, Paris.
3. Ouyahya A., Systématique du genre Artemisia au Maroc, thèse de Doc. ès-Sciences, Fac. sciences et techniques de Saint-Jérôme, Aix-Marseille III, dir. R. Nègre, 17 déc. 1987, 436 p.
4. Gast M., « Armoise », Encyclopédie berbère [En ligne], 6 | 1989, document A273, mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 12 octobre 2020. URL : <http://journals.openedition.org/encyclopedieberbere/2592> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/encyclopedieberbere.2592>
5. Gardon C, Contribution à l'étude anatomo-histologique du genre Artemisia. Les Artémisia d'Algérie, thèse de pharmacie, Alger, 1913
6. Guenin A., 1988 -La botanique appliquée à l'horticulture.Ed. lavoisier.3ème édition.pp207-229
- 7 .Le Houerou HN ., 1969- La végétation de la tunisie steppique. Ann.Inst.Nati. Rech.Agronom. (INRA).Tunisie. 42(5). 624p
- [8] Caratini R., 1971-Bordas encyclopédie, la vie des plantes, préface de F. Guinochet, 1970; 200 p.
- [9] Judd WS., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P., 2002 -Botanique systématique une perspective phylogénétique.Ed. De boeck université 398-400pp
10. Aidoud A ., 1984- Contribution à l'étude des écosystèmes steppiques du Sud Oranais. Thèse 3eme cycle, USTHB, Alger, 255p
11. Quezel P., et Santa S., 1963- Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionale. Tome. II Ed. CNRS. Paris.
12. Gaston B., 1990- La grande Flore de Gaston Bonnier.France,Suisse,Belgique et pays voisins.Ed.Belin Paris,volume 3. pp 539.
13. Ozenda P., 1977- Flore du Sahara. Ed. Centre national de la recherche scientifique.Paris. 622 p
14. Noumi Z, Ouled Dhaou S, Derbel S, Chaieb M, 2010: The status of Asteraceae in the arid and saharian flora of North African region: case of Tunisia Pak. J. Bot, 42, 1417-1422.

15. Berriane N.,2014- Étude de l'effet protecteur de l'extrait d'Artemisia campestris sur le stress oxydant induit chez le rat par le tétrachlorure de carbone (ccl4), magister en sciences agronomiques, alimentation et nutrition, Ecole nationale supérieur Agronomique El Harach Alger. P : 148.
16. Ozenda P., 1983- Flore de Sahara. Ed. Centre national de recherche scientifique.2éme édttion.Paris. 662p
17. Boukli-hacene., 2002- Gestion des nappes Alfatières.Ed.Office des publications universitaires. 60p
18. Ozenda P., 1983- Flore de Sahara. Ed. Centre national de recherche scientifique.2éme édttion.Paris. 662p
19. Maire R.,1933- Etudes sur la flore et la végétation du Sahara central. Ed la typ.lytho.mémoires de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord . 3.Mission du Hoggar II. 310p
20. Le Houerou HN ., 1969- La végétation de la tunisie stéppique. Ann.Inst.Nati. Rech.Agronom. (INRA).Tunisie. 42(5). 624p
21. Aidoud A.,1988- Les écosystèmes à armoise blanche(Artemisia herba-alba Asso). I: caractères généraux. Biocénoses. 3 :1-15
22. Pouget M.,1980- Les relations sol-végétation dans les steppes sud-algéroise Trav.Doc.ORSTOM
23. Subally D., et Quézel P., 2002- Glacial or interglacial: Artemisia, a plant indicator with dual responses. Review of Palaeobotany and Palynology, 120(1-2), 123-130.
24. Ourcival JM.,1992- Réponse de deux chamaephytes de la Tunisie présaharienne à différentes contraintes et perturbations. Thèse Doc. USTL, Montpellier.167 p.
25. Oppnheimer HR.,1961-L'adaptation à la sécheresse: le xérophytisme. In : Echange hydrique des plantes en milieux arides.pp.115-153. UNESCO.Paris.
26. Le Floch E.,1989- Biologie et écologie des principaux taxons in " Essai de synthèse sur la végétation et la phyto-écologie tunisienne: I. Eléments de botanique et de phyto-écologie. 193 p
27. Floret CH.,Pontannier R.,1982- L'aridité en Tunisie présaharienne.Climat, Sol,Végétation et aménagement.Trav.Doc.ORSTOM. 544p
28. Turesson, G., 1925- The plant species in relation to habitat and climate contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas 6(2), 147-236

- 29 Pourrat Y., 1974- Propriétés écophysologiques associées à l'adaptation d'Artemisia herba alba Asso. Plante désertique d'intérêt pastorale au milieu désertique. Thèse. Doc. 3^{ème} cycle. Univ. Paris VI. 135p
30. Messai L., 2011: Etude phytochimique d'une plante médicinale de l'Est algérien (Artemisia herba alba). Thèse de Doctorat. Université de Constantine.
31. Baba Aissa F., 2000: Encyclopédie des plantes utiles. Flore d'Algérie et du Maghreb. Substances végétales d'Afrique, d'Orient et d'Occident. Edition librairie moderne. Rouiba
32. Alshamaony, L., Alkhazraji, S., and Twaij, H. (1994). Hypoglycaemic effect of Artemisia herba alba. II. Effect of a valuable extract on some blood parameters in diabetic animals. J. Ethnopharmacology, 43(3), 167-171.
33. benjilali B., Sur trois plantes aromatiques et médicinales du Maroc : armoises, thym et origans. Chimie de leurs huiles essentielles, chimiotaxinoie et propriétés antimicrobiennes, thèse de doctorat ès-sciences agronomiques, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Maroc, 1986.
34. GHARABI Z et SAND RL., 2008.- Artemisia herba alba Asso. A Guide to Medicinal Plants in North Africa : 49 - 49.
35. Yashephe J., Feuerstein I., Barel S., Segal R., 1979- Antibacterial activity of Artemisia herba alba. J. Pharm. Sci. Jul; 68(7): 924-929.
36. Eberhard T., Anton R., Lobstein A., 2005- Plantes aromatiques Epices, aromates, condiments et huiles essentielles. Ed. tec & doc. pp.121-125.
37. Dob T., Dahmane D., Berramdane T., et Chelghoum C., 2005- Chemical composition of the essential oil of Artemisia campestris. L. from Algeria. Pharmaceutical biology, 43(6),
38. Akrouf A., Neftati M., Chemli R., Aouni M., 2007- Composition chimique et activités biologiques de l'huile essentielle d'Artemisia campestris L. Revue des régions arides, 231-240.
39. Ben Sassi A., Harzallah-Skhiri F., and Aouni M., 2007- Investigation of some medicinal plants from Tunisia for antimicrobial activities. J. Pharmaco. Bio. 45 (5): 421-428.
40. Boukef M. K., 1986- Les plantes dans la médecine traditionnelle tunisienne. ACCT. Paris, 350 p.
41. Moerman DE., 1998- Native American Ethnobotany, 1st ed. Portland, USA, Timber Press, Incorporated.

42. Le Floch E., 1983- Contribution à une étude ethnobotanique de la flore tunisienne. Imprimerie Officielle. Tunis, 402 p.
43. Pavela R., 2009- Larvicidal effects of some Euro-Asiatic plants against *Culex quinque fasciatus* Say larvae (Diptera: Culicidae). *J. Parasitol*
44. Valentin C., Berthelin J., King C., Munch J.-C., Neveu A., 2015- Dossier « Le sol, un patrimoine à valoriser », *Revue de l'Académie d'agriculture de France*, 7, 37-50.
45. Stengel P., et. Gelin S., 1998 - Sol : interface fragile, INRA Editions, Paris.
46. Marlet S., et Job J.O., 2006- Processus et gestion de la salinité des sols. In : Tiercelin, J.R. *Traité d'irrigation*, seconde édition. Tec & Doc Lavoisier. ISBN-13: 978-2743009106
47. Girard M C., Schwartz C., Jabiol B., 2011- Étude des sols. Description, cartographie, utilisation, Paris, Dunod.
48. Boivin P., Favre P., Hammecker C., Maeght J.L, Delariviere J., Poussin J.C., et Wopereis M.C.S., 2002- Processes driving soil solution chemistry in a flooded rice-cropped vertisol: analysis of long-time monitoring data. *GEODERMA*, 110, 87-107
49. Montoroi J.P ., 1993- La riziculture inondée en Basse-Casamance : contribution des petites barrages antisel à la réhabilitation des bas-fonds chimiquement dégradés par la sécheresse ; ORSTOM, Laboratoire des formations superficielles, 72, route d'Aulnay, 93143 Bondy, France, p 303 - 316.
50. Servant J.M., 1978- La salinité dans le sol et les eaux caractérisation et problèmes d'irrigation-drainage. *Bull, B.R.G.M, Sect, III, 2*, p 123-142.
51. Valentin C., 2018- Les sols au cœur de la zone critique, dégradation et réhabilitation, ISTE éditions, collection dydtème terre-Environnement : série les sols 111p-135
52. Loyer J.Y, 1995- Solums salsodiques, salisols et sodisols, In *referential pédologique*. AFES INRA. Paris, pp: 241- 249.
53. Loyer J. Y., 1991-. Classification des sols salés : les sols Salic. *Cahier O.R.S.T.O.M., série Pédologie*, XXVI, n°1, 51-61.
54. Saidi dj., 2010- Evolution de la porosité des sols argileux du Bas Cheliff sous contraintes salines, *Revue « Nature et Technologie »*. n° 02/Janvier 2010. pp : 51 à 58
55. Daliakopoulos I.N., Tsanis I.K., Koutroulis A., Kourgialas N.N., Varouchakis A.E., Karatzas G.P., Ritsema C.J., 2016- The threat of soil salinity: A European

scale review. Sci. Total Environ. 573, 727–739.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.177>

56. Sumner M. E., 1993 - Sodic soils : Aust. J. Soil Res. 31, pp. 683-750
57. Ben-Hur M., Stern R., Van Der Merwe A. J., and Shainberg I. , 1992 – Slope and gypsum effects on infiltration and erodibility of dispersive and non dispersive soils. Soil Science Society of America Journal, 56, pp. 1571-1576.
58. Morshedi A., Sameni A. M. - 2000 - Hydraulic conductivity of calcareous soils as affected by salinity and sodicity. I. Effect of concentration and composition of leaching solution and type and amount of clay minerals of tested soils. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 31(1&2), pp. 51-67.
59. Saidi D., Le Bissonnais Y., Duval O., Daoud Y., et Halitim A., 2004- Effet du sodium échangeable et de la concentration saline sur les propriétés physiques des sols de la plaine du Cheliff (Algérie), Étude et Gestion des Sols, Volume 11, 2, 2004 - pages 137 à 148
60. Dommergues Y., Mangenot F., 1970- Ecologie microbienne du sol. Paris : Masson, 769 p.
61. Mokrane S., Bouras N., Sabaou N., Mathieu F., 2013.- Actinomycetes from saline and nonsaline soils of Saharan palm groves: Taxonomy, ecology and antagonistic properties. African Journal of Microbiology Research. Vol. 7(20), 2167-2178,
- 62- Dellal A. , Halitim A., 1992- Activités microbiologiques en conditions salines : cas de quelques sols salés de la région de Relizane (Algérie). Cahiers Agricultures, 1, 335-340.
63. Mac clung G. , Frankenberger WT Jr., 1985- Soil nitrogen transformation as affected by salinity soil Sci 139:405-11
64. Girard M-C, Walter C., Berthelin J., Rémy J-C., 2011- Sol et environnement , 881p ; collection Scien Sup, Edition Dunod
65. Guet G., Mémonto d’agriculture biologique, Editions Agridécision 118p-119
66. FAO, 2021 ; Rapport de la journée mondiale des sols, <https://www.fao.org/newsroom/detail/world-soil-day-fao-highlights-threat-of-soil-salinization-to-food-security-031221/fr>
67. Wicke B., Smeets E., Dornburg V., Vashev B., Gaiser T., Turkenburg W., & Faaij A., 2011- The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. Energy & Environmental Science, 4(8), 2669-2681.

68. IPTRID, 2006; programme international pour la technologie et la recherche en irrigation et drainage, conférence électronique sur la salinisation du 06-02-2006, extension de la salinisation et stratégies de prévention et réhabilitation
69. Djili K., 2000 - Contribution à la connaissance des sols du Nord de l'Algérie. Thèse doctorat. INA, Alger, 243 p.
70. INSID 2008 ; Les sols salins en Algérie, Institut national des sols, d'irrigation et du drainage ,8 p
71. Szabolcs I., 1989- Salt-affected soils. CRC Press, Boca Raton Florida,
72. Aubert G., 1982 : Les sols sodiques en Afrique du Nord .Ann.Ins.Nat.Agron.Alger 185-196.
73. Kranner I., Minibayeva FV., Beckett RP., Seal CE., 2010- What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* 188(3): 655-673.
74. Levitt J., 1980- Responses of plants to environmental stresses. Volume II. water, Radiation, Salt, and other stresses. New York: Academic Press.
75. Gaspar T., Franck T., Bisbis B., Kevers C., Jouve L., Hausman JF., Dommes J., 2002- Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37(3): 263-285.
76. Chaves MM., Pereira JS., Maroco J., Rodrigues ML., Ricardo CPP., Osorio ML., Carvalho I., Faria T., Pinheiro C., 2002- How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89(7): 907-916.
77. Selye H., 1936- A syndrome produced by diverser nocuous agents. *Nature*, 138
78. Selye H; 1978- The Stress of Life (2 nd ed.) .New York: The McGraw-Hill Companies, Inc.
79. Lambers H.,Stuart Chaplin F., Pons T., 2008: Plant physiological Ecology, EditionSpringer-Verlag New York pp375-402
80. Hopkins W.G., "Physiologie végétale, 2ème édition", Ed. de Boeck Université, (2003), P 268,280.
- 81.Nultsh W., Miesch R., 1998- Botanique générale , ed Deboeck,602p
82. Munns R., James R.A., L'auchli A., 2006- Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* 57, 1025–1043.
83. Munns R., Tester M., 2008-. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651–681

84. HAMZA M., 1980: Réponse des végétaux à la salinité. *Physiol., Vég.* 18 (1): 69-81.
85. Wilkinson S., Davies WJ., 2002- ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants. *Plant Cell and Environment* 25(2): 195-210.
86. Debaeke P., Cabelguenne M., Casals Ml., Puech J, 1996- Élaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. II. Mise au point et test d'un modèle de simulation de la culture de blé d'hiver en conditions d'alimentation hydrique et azotée variées: *Epiephase-Blé. Agronomie* 16 (1) :25-46.
87. Demidchik V., Maathuis FJM., 2007- Physiological roles of nonselective cation channels in plants: From salt stress to signalling and development. *New Phytologist* 175: 387–404.
88. Apse MP., Blumwald E., 2007- Na⁺ transport in plants. *FEBS Letters* 581: 2247–2254.
89. Keisham M., Mukherjee S., Bhatla SC., 2018- Mechanisms of sodium transport in plants Progresses and challenges. *International Journal of Molecular Sciences* 19.
90. Chaves MM., Flexas J., Pinheiro C., 2009-Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551–560.
91. Apel K., Hirt H., 2004- Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55: 373-399.
92. Wang, Y. and Nil, N. 2000; Changes in Chlorophyll, Ribulose Biphosphate Carboxylase-Oxygenase, Glycine Betaine Content, Photosynthesis and Transpiration in *Amaranthus tricolor* Leaves during Salt Stress. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 75, 623-627.
93. Greenway H., & Munns R., 1980- Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual review of plant physiology*, 31(1), 149-190.
94. Munns R., 2002- Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25(2), 239-250.
95. Parida AK., Das AB., 2004- Effects of NaCl stress on nitrogen and phosphorous metabolism in a true mangrove *Bruguiera parviflora* grown under hydroponic culture. *J Plant Physiol* 161: 921-928
96. Tang X., Mu X., Shao H., Wang H., Brestic M. , 2015- Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology*, 35(4), 425-437.

97. Lohaus G., Hussmann M., Pennewiss K., Schneider H., Zhu JJ., Sattelmacher B., 2000-. Solute balance of a maize (*Zea mays* L.) source leaf as affected by salt treatment with special emphasis on phloem retranslocation and ion leaching. *Journal of experimental botany* 51: 1721–32.
98. Horie T., Brodsky DE., Costa A., Kaneko T., Lo Schiavo F., Katsuhara M., Schroeder JI., 2011- K⁺ transport by the OsHKT2;4 transporter from rice with atypical Na⁺ transport properties and competition in permeation of K⁺ over Mg²⁺ and Ca²⁺ ions. *Plant Physiol* 156: 1493-1507.
99. Álvarez S., Sánchez-Blanco MJ., 2014- . Long-term effect of salinity on plant quality, water relations, photosynthetic parameters and ion distribution in *Callistemon citrinus*. *Plant Biol.* 16(4):757-64.
100. Gururani MA., Venkatesh J., Tran LSP., 2015- Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular Plant* 8: 1304–1320.
101. Guei R.G., Wassom C.E., 1993- Genetics of osmotic adjustment in breeding maize for drought tolerance. *Heredity*, 71: 436-441.
102. Taiz L ., E Zeiger., 1998- *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts. 792 p.
103. Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert, H.J. ,2000- Plant Cellular and Molecular Response to High Salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463-499.
104. Verslues PE., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J., Zhu JK., 2006- Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal* 45: 523–539.
105. McNeil SD., Nuccio ML ., Hanson AD., 1999- Betaines and related osmoprotectants. Targets for metabolic engineering of stress resistance. *Plant Physiol.* 120, 945-949.
106. Yokoi S, Bressan RA, Hasegawa PM (2002) Salt stress tolerance of plants. *JIRCAS Working Report*, vol. 2002, no. 23; page.25-33
107. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni MN., Wani AS., Pichtel J., Ahmad A., 2012- Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling and Behavior* 7: 1456–1466.
108. Larher F., Leport L., Petrivalsky M., Chappart M., 1993- Effectors for the osmoinduced proline response in higher plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 31(6), 911–922.

109. Handa S., Handa A. K., Hasegawa P. M. and Bressan R. A., 1986- Proline accumulation and the adaptation of cultured plants cells to water stress. *Plant Physiology*, 80: 938-945.
110. Alia P., Mohanty P., Matysik J., 2001- Effect of proline on the production of singlet oxygen. *Amino Acids*, 21: 195-200.
111. Hare P. D., Cress W. A., Van Staden J., 1998- Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment*, 21: 535-553.
112. Mademba-Sy F., Bouchereau A., Larher F. R., 2003- Proline accumulation in cultivated citrus and its relationship with salt tolerance. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78 (5): 617-623.
113. Lutts S., Majerus V., and Kinet J-M., 1999- NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiol. Plant*: 450–458.
114. de-Lacerda C.F., Cambraia J., Oliva M.A., Ruiz H.A., Prisco J., 2003- Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environ. Exp. Bot* 49: 107–120.
115. Munns R., Greenway H., Delane R., Gibbs J., 1982 -Ion concentration and carbohydrate status of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. *Journal of Experimental Botany*; 33:574-583.
116. Misra N., Dwivedi U.N., 1995- Carbohydrate metabolism during seed germination and growth in green gram under saline stress. *J. Plant Physiol*, 33. 1: 33-38.
117. Schwab K.B., Gaff D F., 1986- Sugar and ion content in leaf tissue of several droughts tolerant plants under water stress. *J. Plant Physiol.*, 125: 257-265.
118. Munns R., Passioura JB., Colmer TD., Byrt CS., 2019- Osmotic adjustment and energy limitations to plant growth in saline soil. *New Phytologist*.
119. Farrant J. M., Pammenter N. W., Berjak P., 1993- Seed development in relation to desiccation tolerance: A comparison between desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* and desiccation-tolerant types. *Seed Science Research*, 3(1), 1-13.
120. HASSANI A., KAID-HARCH M., BOUCHEREAU A., 2008- L'effet de doses croissantes de NaCl sur le système racinaire et la régulation stomatique chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.) et le triticales (*Teritico secale*W.): 45-49.
121. Khavarinejad R.A., Mostofi Y., 1998. Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica*, 35: 151–154.

122. Datta J., Nag S., Banerjee A. , Mondal N., 2009- Impact of salt stress on five varieties of wheat (*Triticum durum*) cultivars under laboratory condition. *Journal of Applied Sciences & Environmental Management*, 13. 3: 93-97.
123. Cram W. J., 1976- Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply. In *Transport in plants II* (pp. 284-316). Springer, Berlin, Heidelberg.
124. Hanson H.M., "Variation in proteins synthesis in different regions of greening leaves of barley seedlings and effects of composed water stress". *J. Exp. Bot*, 35: (1995)1450- 1459.
125. Rhodes D., Hanson., A. D. 1993- Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 44: 357–384.
126. Sakamoto A., Murata N., 2002- The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell Environment*, 25 : 163-171.
127. Yeo A., 1998. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology. *J. Exp. Bot.*, 49: 913- 929.
128. Gabbay-Azaria R., Tel-Or E., Schönfeld M., 1998- Glycine betaine as an osmoregulant and compatible solute in the marine cyanobacterium *Spirulina subsalsa*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 264: 333-339.
129. Sairam RK. , Tyagi A., 2004- Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. Review article. *Current science* 86 (3): 407
130. Maathuis F. J. M., 2014- Sodium in plants: perception, signalling, and regulation of sodium fluxes. *J. Exp. Bot.* 65 849–858 10.1093/jxb/ert326.
131. Shabala, S., Cuin, T. A., 2008- Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum*, 133(4), 651–669. doi:10.1111/j.1399-3054.2007.010
132. Ren Z.-H., Gao J.-P., Li L.-G., Cai X.-L., Huang W., Chao D.-Y., Lin H.-X. ,2005- A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature genetics*, 37(10), 1141-1146.
133. Pilot G ., Gaymard F., Moulinek K., Cherel I., Sentenac H ., 2003- Regulated expression of Arabidops is shaker K⁺ channel genes involved in K⁺ uptake and distribution in the plant. *Plant MolBiol.* 51: 773-787
134. Cheng D., Wu G., Zheng Y.. 2015- Positive correlation between potassium uptake and salt tolerance in wheat. *Photosynthetica.* 53: 447–454.

135. Jiang X., Leidi EO., Pardo JM., 2010- How do vacuolar NHX exchangers function in plant salt tolerance? *Plant Signal Behav* 5: 792-795
136. Flowers TJ., Yeo AR., 1995- Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Funct Plant Biol. CSIRO* 22: 875–884.
137. Apse M. P., Aharon G. S., Snedden W. A., Blumwald E., 1999- Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in Arabidopsis. *Science*, 285: 1256-1258.
138. Zhang, H.X., Blumwald, E., 2001- Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nat. Biotechnol.* 19, 765-768.
139. Zhang H. X., Hodson J. N., Williams J.O, Blumwald E., 2001- engineering salt-tolerant Brassica plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 98: 12832-12836.
140. Blumwald E., 2000- Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr Opin Cell Biol* 12: 431-434
141. Yokoi S., Quintero F. J., Cubero B., Ruiz M. T., Bressan R. A., Hasegawa P. M. and Pardo J. M., 2002- Differential expression and function of Arabidopsis thaliana NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *The Plant Journal* 30(5): 529-539.
142. Horie T., Schroeder JI., 2004 Sodium transporters in plants. Diverse genes and physiological functions. *Plant Physiol* :136 (1):2457-62. doi: 10.1104/pp.104.046664.
143. Glenn E., Brown J. J., Blumwald E., 1999- Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 18: 227- 255.
144. Shabala S., Bose J., Hedrich R., 2014- Salt bladders: do they matter? *Trends in Plant Science* 19, 687–691.
145. Flowers T., Galal H., Bromham L., 2010- Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Funct. Plant Biol.* 37:604–612.
146. Hechenberger M., Schwappach B., Fischer W.N., Frommer W.B., Jentsch T.J., Steinmeyer K., 1996- A family of putative chloride channels from Arabidopsis and functional complementation of a yeast strain with a *clc* gene disruption. *J. Biol. Chem.* 271 (52), 33632–33638.
147. Borsani O., Valpuesta V., Botella MA., 2003- Developing salt tolerant in a new century. a molecular biology approach. *Plant cell, Tissue and organ cult.* 73:101-115.

148. Yokoi S., Quintero F. J., Cubero B., Ruiz M. T., Bressan R. A., Hasegawa P. M., Pardo J. M. 2002- Differential expression and function of Arabidopsis thaliana NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *Plant Journal*, 30 (5): 529-539.
149. Calu G., 2006- Effet du stress salin sur les plantes comparaison entre deux plantes modèles Arabidopsis thaliana et Thellungiella halophila. Master 1 recherche biotechnologies : du gène à la molécules 2004-2006. 14pages.
150. Shi, H., Lee, B.H., Wu, S.J., and Zhu, J.K. 2003- Overexpression of a plasmamembrane Na⁺/H⁺ antiporter gene improves salt tolerance in Arabidopsis thaliana. *Nat. Biotechnol.* 21, 81–85.
151. Hauser F, Horie T., 2010- A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: a mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K(+)/Na(+) ratio in leaves during salinity stress. *Plant Cell Environ*:33(4):552-65.
152. Levigneron A., Lopez F., Vansuyt G., Berthomieu P., Fourcroy P., Casse-delbart F., 1995- - Les plantes face au stress salin. *Cahiers Agricultures*.4 (4): 263-273.
153. Raven H.R., Evert R.F., Eichhorn S.E., 2003- biologie végétale, Edition Deboeck , 944p.
154. Berthomieu P., Conéjéro G., Nublat A., Brackenbury W. J., Lambert C., Savio C., Gosti F., 2003- Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *The EMBO journal*, 22(9), 2004-2014.
155. Hanin M., Ebel C., Ngom M., Laplaze L., Masmoudi K., 2016- New insights on plant salt tolerance mechanisms and their potential use for breeding. *Frontiers in Plant Science* 7: 1–17.
156. Gharbi, Emna., 2017- Interactions entre l'acide salicylique, les polyamines et l'éthylène chez *Solanum lycopersicum* et sa parente sauvage *Solanum chilense* exposées à la toxicité saline. *Prom.* : Lutts , Stanley ; Ben Ahmed , Hela
157. Gururani MA., Venkatesh J., Tran LSP., 2015- Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular Plant* 8: 1304–1320.
158. Devi S.R., Prasad M.N.V., 2004. Membrane lipid alterations in heavy metal exposed plants. In: *Heavy metal stress in plants: From molecules to ecosystems* (2nd Ed.). Prasad M.N.V., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 127-145.
159. Baxter A., Mittler R., Suzuki N., 2014- ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of experimental botany*, 65(5), 1229-1240.

160. Akram NA., Shafiq F., Ashraf M., 2017- Ascorbic acid-A potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science* 8.
161. Milane H., 2004- La quercétine et ses dérivés: molécules à caractère prooxydant ou capteurs de radicaux libres; études et applications thérapeutiques. Thèse de doctorat de l'université de Louis Pasteur; 13-36.
162. Droge W., 2002- Free radicals in the physiological control of cell function. *Physiol Rev* 82, 47-95.
163. Arora N. K, Fatima T., Mishra J., Mishra I., Verma S., Verma R., Verma M., Bhattacharya A., Verma P., Mishra P., Bharti C.,2020- Halo-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for improving productivity and remediation of saline soils. *J Adv Res* :26:69-82.
164. Güneş A ., Kordali Ş., Turan M., Usanmaz Bozhüyük A.,2019- Determination of antioxidant enzyme activity and phenolic contents of some species of the Asteraceae family from medicinal plants; *Industrial Crops & Products* (137): 208–213
165. Mittova V., Guy M., Tal M., Volokita M., 2004- Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *J. Exp. Bot.*, 399 : 1105–1113.
166. Gamble P. E, Burke J. J., 1984- Effects of water stress on the chloroplast antioxidant system. 1. Alterations in glutathione reductase activity. *Plant Physiology*, 76: 615-621.
167. Souguir D., 2009- Modification métaboliques, moléculaires et génotoxicité induites par le cadmium chez *Vicia Faba*. Thèse de Doctorat. Université de Carthage, pp 238.
168. Chen Y., Cai J., Yang F.X., Zhou B., Zhou L.R., 2015- Ascorbate peroxidase from *Jatropha curcas* enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* ; *genetics and molecular research* , 14 (2): 4879-4889 .
169. Das K., Roychoudhury A., 2014- Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Front. Environ. Sci.* 2:53. 10.3389/fenvs.2014.00053.
170. Gómez J. M., Hernández J. A., Jiménez A., del Río L. A., Sevilla F., 1999- Differential response of antioxidative enzymes of chloroplasts and mitochondria to long-term NaCl stress of pea plants. *Free Radical Research*, 31: S11-S18.
171. Slooten L., Capiou K., Van Camp W., Van Montagu M., Subesma C. and Inze D., 1995- Factors affecting the enhancements of oxidative stress tolerance in

transgenic tobacco overexpressing manganese superoxide dismutase in the chloroplasts. *Plant Physiology*, 107: 737-750.

172. Smirnoff N., 2000- Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 229-235.

173. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M., 2012- "Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions." *Journal of Botany* .2012: 1-26.

174. Gardès-Albert M., Bonnefont-Rousselot D., Abedinzadeh Z., Jore D., 2003 : Espèces réactives de l'oxygène. *L'actualité chimique*. 91-96.

175. Leopoldini M., Russo N., Toscano M., 2011- "The molecular basis of working mechanism of natural polyphenolic antioxidants." *Food Chemistry* 125(2): 288-306.

176. BELYAGOUBI N., 2012- Activité antioxydante des extraits des composés phénoliques de dix plantes médicinales de l'Ouest et du Sud-Ouest Algérien, p 5.

177. Alrawaiq N.S., Abdullah A., 2014 - A review of flavonoid quercetin: metabolism, bioactivity and antioxidant properties. *International Journal of PharmTech Research*. 6(3), 933-941.

178. Torchit N., 2010- Effet du stress salin sur les paramètres morphologiques et physiologiques d'Artémisia Herba Alba Asso en culture in Vitro , thèse Magistère ,100p

179. Dreier W., Göring M., 1974- Der einfluss hoher salzkonzentration auf verschieden physiologische parameter von maiswurzeln. *Win Z. der HU Berlin, Nath. Naturwiss. R.*, 23 : 641-644.

180. Shields R., Burnett, W., 1960- Determination of protein bound carbohydrate in serum by a just modified anthrone method. *Anal. Chem.*, 32 : 885-886.

181. Prieto P., Pineda M., Aguilar M., 1999- Spectrophotometric Quantitation of Antioxidant Capacity through the Formation of a Phosphomolybdenum Complex: Specific Application to the Determination of Vitamin E. *Analytical Biochemistry*,

182. Singleton V.L., Orthofer R., Lamuela-Raventos R.M., 1999- Analysis of total phenols and other oxidant substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent" *Methods Enzymol.*, Vol. (299), page: 152.

183. Aftab T., Khan M., Idress M., Naeem M., Hashemi N., 2010- Effect of salt stress on growth, membrane damage and artemisinin accumulation in *Artemisia annua*. *L;Plant stress* 4(1), 36-43

184. Louhaichi M., Tarasoff C., Al-Homsh H., Hassan S., Ates S., Pypker T. G. 2015-Effects of salinity and drought on early seedling growth and survival of *Artemisia herba alba*. *Asso range Mgmt. and Agroforestry* 36 (1) : 6-12.
185. Zhu J.K., 2001- Plant Salt Tolerance. *Trends Plant Science*, 6, 66-71
186. Brugnoli E, and Björkman O., 1992- Growth of cotton under continuous salinity stress: influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. *Planta* 187: 335-347.
187. Yuan F., Xu Y., Leng B., Wang B., 2019- Beneficial Effects of Salt on Halophyte Growth: Morphology, Cells, and Genes. *Open Life Sci.* 14:191-200
188. Taffouo V.D., Wamba O.F., Yombi E., Nono G.V., Akoe A., 2010- Growth, yield, water status and ionic distribution response of three bambara groundnut (*Vigna subterranean* (L.) verdc.) landraces grown under saline conditions. *Int. J. Bot.* 6 (1), 53–58.
189. Garg N., Singla R., 2004- Growth, photosynthesis nodule nitrogen and carbon fixation in the chickpea cultivars under salt stress. *Braz. J. Plant Physiol.*, 16, 137-146.
190. Kuiper D., Shuit J., Kuiper P.J.C., 1990 - Actual cytokinin concentrations in plant tissue as indicator for salt resistance in cereals, In: *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. N. El Bassam et al. (eds.), 307-314.
191. Albacete, A., Ghanem, M.E., Martı́nez-Andu´jar, C., Acosta, M., Sa´nchez-Bravo, J., Martı́nez, V., et al. , 2008- Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J. Exp. Bot.* 59: 4119–4131
192. Kim T.H., Bohmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I., 2010- Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 61 : 561–591.
193. Brinis A., Belkhodja M., 2018- Physiological and Biochemical behaviour of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. (Caryophyllales Chenopodiaceae) under salinity stress. *Biodiversity Journal*, 9(1), 3-8.
194. Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G., 1995- Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* 7, 1099-1111.
195. Munns R., Termaat A., 1986- Whole Plant Responses to Salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 143-160. <http://dx.doi.org/10.1071/PP9860143>
196. Munns R., 1993.- Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ.*, 15, 15-24.

197. Dadkhah A., Moghtader S H., 2008- Growth and gas exchange response of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars grown under salt stress Photosynthesis. Energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis. Springer Netherlands, 2008.
198. Laribi B., Gharbi A., Kouki K., M'hamdi M., Bettaieb T., 2016- Etude de la tolérance à la salinité chez une plante condimentaire : le carvi (*Carumcarvi* L.). Journal of new sciences, Agriculture and Biotechnology, IABC (17), pp: 1321-1327
199. MOHAMED N., 2005- les mécanismes de résistance de deux sous espèces d'*Acacia nilotica* (SSp.Cupressiformis et tomentosa) face à la salinité induite par le chlorure de sodium. science et environnement n° 18/2005.
200. Hanana M., Hamrouni L., Cagnac., O., Blumwald E., 2011- Mécanismes et stratégies cellulaires de tolérance à la salinité (NaCl) chez les plantes. Environmental Reviews, 19(NA), 121-140.
201. Ashraf M., Foolad M.R., 2007- Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environ. Exp. Bot. 59(2) : 206–216. doi:10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.
202. Munns R. , Hare R. A. , James R. A., Rebetzke G. J., 2000- Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. Australian Journal of Agricultural Research 51, 69-74
203. Zekri M., Parsons L. R., 1992- Salinity tolerance of citrus rootstocks: Effects of salt on root and leaf mineral concentrations. Plant and soil, 147, 171-181
204. Cramer G. R., Bowman D. C., 1991- Short-term leaf elongation kinetics of maize in response to salinity are independent of the root. Plant physiology, 95(3), 965-967.
205. Omami E. N., Hammes P. S., 2006- Interactive effects of salinity and water stress on growth, leaf water relations, and gas exchange in amaranth (*Amaranthus* spp.). New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 34(1), 33-44.
206. Alem C., Labhilili M., Brahmi K., Jlibene M., Nasrallah N., Filali-Maltouf A. 2002- Adaptations hydrique et photosynthétique du blé dur et du blé tendre au stress salin. Comptes Rendus Biologies, 325(11), 1097-1109.
207. Abdelly C., Lachaâl M., Grignon C., Soltani A. , Hajji M., 1995- Association épisodique d'halophytes stricts et de glycophytes dans un écosystème hydromorphe salé en zone semi-aride. Agronomie 15(9-10): 557-568.
208. Sivtsev M. V., Ponomareva S. A., and Kuznetsova E. A., 1973- Effect of salinization and a herbicide on chlorophyllase activity in tomato leaves. : 62-65

209. Allakhverdiev S.I., Sakamoto A., Nishiyama Y., Inaba M., Murata N., 2000- Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*, contribution of water channels, *Plant Physiol.*, vol. 122, p.1201-1208.
210. Hernandez J. A., Olmos E., Corpas F. J., Sevilla F., Del Rio, L. A., 1995- Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science*, 105(2), 151-167.
211. Salama S., Trivedi S., Busheva M., Arafa AA., Garab G., Erdei L., 1994- Effects of NaCl on growth, cation accumulation, chloroplast structure and function in wheat cultivars differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology* 144, 241–247.
212. Flowers T. J., and Colmer R.D., 2015- "Plant salt tolerance: adaptations in halophytes." *Annals of botany* 115.3 (2015): 327-331.
213. Ball M.C., Butterworth J.A., Roden J.S., Christian R., Egerton J.J.G., 1994- Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology, *Aust. J. Plant Physiol.* 22 (1994) 311–319.
214. Rahman M. M., Rahman M. A., Miah M. G., Saha S. R., Karim M. A., Mostofa M. G., 2017- Mechanistic insight into salt tolerance of *Acacia auriculiformis*: the importance of ion selectivity, osmoprotection, tissue tolerance, and Na⁺ exclusion. *Frontiers in plant science*, 8, 155.
215. Mancarella S., Orsini F., Van Oosten M. J., Sanoubar R., Stanghellini C., Kondo S., Maggio A., 2016- Leaf sodium accumulation facilitates salt stress adaptation and preserves photosystem functionality in salt stressed *Ocimum basilicum*. *Environmental and Experimental Botany*, 130, 162-173.
216. Melo H. F. D., Souza E. R. D., Almeida B. G. D., Freire M. B. D. S., Maia, F. E. 2016- Growth, biomass production and ions accumulation in *Atriplex nummularia* Lindl grown under abiotic stress. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 20, 144-151.
217. Achour A., 2016- Caractérisations Physiologique et Biochimique du Gombo (*Abelmoschus esculentus* L.) sous Stress Salin. Thèse de Doctorat en Sciences Biologiques, Université Oran 1 Ahmed Ben Bella.
218. Gorham J., Bristol A., Young E. M., JONESH R. W., Kashour G., 1990- Salt tolerance in the Triticeae: K/Na discrimination in barley. *Journal of Experimental Botany*, 41(9), 1095-1101
219. Ungar I.A., 1991- *Ecophysiology of vascular Halophytes*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, p. 209.

220. Zhu, J. K., 2003- Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current opinion in plant biology*, 6(5), 441-445. APA
221. Ashraf M., McNeilly T., 1988- Variability in salt tolerance of nine spring wheat cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 160(1), 14-21 APA
222. Taha R S., Seleiman MF., Alotaibi M., Alhammad BA., Rady MM., Mahdi H A., 2020- Exogenous Potassium Treatments Elevate Salt Tolerance and Performances of *Glycine max L.* by Boosting Antioxidant Defense System under Actual Saline Field Conditions. *Agronomy*: 10(11):1741
223. Gul M., Wakeel A., Steffens D., Lindberg S., 2019- Potassium-induced decrease in cytosolic Na⁺ alleviates deleterious effects of salt stress on wheat (*Triticum aestivum L.*). *Plant Biol (Stuttg)*;21(5):825-831
224. Prasad A. , Kumar D. , Anwar M., Singh D.V, Jain D. C., 1998- Response of *Artemisia annua L.* to Soil Salinity, *Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants*, 5:2, 49-5
225. Cramer G. R., Lynch J., Lauchli A., Epstein E., 1987- Influx of Na⁺, K⁺, and Ca²⁺ into roots of salt-stressed cotton seedlings: effects of supplemental Ca²⁺. *Plant Physiology*, 83(3), 510-516 APA.
226. Blaha G., Stelzl U., Spahn C.M.T., Agrawal R.K., Frank J., Nierhaus K.H., 2000- Preparation of functional ribosomal complexes and effect of buffer conditions on tRNA positions observed by cryoelectron microscopy. *Methods Enzymol.*, 317: 292–309.
227. Almeida D. M., Oliveira M. M., Saibo N. J., 2017- Regulation of Na⁺ and K⁺ homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants. *Genetics and molecular biology*, 40, 326-345.
228. Cuin T. A., Zhou M., Parsons D., Shabala S., 2012- Genetic behaviour of physiological traits conferring cytosolic K⁺/Na⁺ homeostasis in wheat. *Plant Biology*, 14(3), 438-446.
229. Benzarti M., Rejeb, K. B., Messedi, D., Mna, A. B., Hessini, K., Ksontini, M., ... & Debez, A. (2014). Effect of high salinity on *Atriplex portulacoides*: Growth, leaf water relations and solute accumulation in relation with osmotic adjustment. *South African Journal of Botany*, 95, 70-77.
230. Khanam, D., & Mohammad, F. (2018). Plant growth regulators ameliorate the ill effect of salt stress through improved growth, photosynthesis, antioxidant system, yield and quality attributes in *Mentha piperita L.* *Acta physiologiae plantarum*, 40, 1-13.
231. Ajmi A., Vázquez S., Morales F., Chaari A., El-Jendoubi H., Abadía A., Larbi A., 2018- Prolonged artificial shade affects morphological, anatomical, biochemical

& ecophysiological behavior of young olive trees (cv. Arbosana). *Scientia Horticulturae*, 241:275-284.

232. Gapinska M., Glinska S., 2014- Salt-mediated changes in leaf mesophyll cells of *Lycopersicon esculentum* Mill. plants. *Journal of Central European Agriculture* : 15(3), p.219-235.

233. Hasanuzzaman M., Alam M. M., Rahman A., Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M., 2014- Exogenous proline and glycine betaine mediated upregulation of antioxidant defense and glyoxalase systems provides better protection against salt-induced oxidative stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *BioMed Research International*, 2014.

234. Qian Y.L., S.J. Wilhelm., and K.B. Marcum., 2001- Comparative responses of two Kentucky bluegrass cultivars to salinity stress. *Crop Sci.* 41:1895–1900. doi:10.2135/cropsci2001.1895

235. Denden M., Bettaieb T., Sahli A., Mathlouthi M., 2005- Effet de la salinité sur la fluorescence chlorophyllienne, la teneur en proline et la production florale de trois espèces ornementales. *Tropicultura*. Vol. 23 N°4, pp220-226.

236- Zerrad W., Maataoui B.S., Hilali S., El Antri S., Hamyene A.. 2008- Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur. *Lebanese science Journal* 9, no. 2: 1–10.

237. Verslues P. E., Sharma S., 2010- Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 8.

238. Zhu J.K., 2002-Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247-273.

239. De Ronde J.A., Laurie R.N., Caetano T., Greyling M.M., Kerepesi I.,2004- Comparative study between transgenic and non-transgenic soybean lines proved transgenic lines to be more drought tolerant. - *Euphytica* 138: 123-132.

240. Kishor P., Hong Z., Miao G.H., Hu C., Verma D.,1995- Overexpression of [Δ]-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. - *Plant Physiol.* 108: 1387-1394.

241. Karthikeyan A., Pandian S. K., Ramesh M., 2011- Transgenic indica rice cv. ADT 43 expressing a Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS) gene from *Vigna aconitifolia* demonstrates salt tolerance. *Plant Cell Tis. Org. Cult.* 107 383–395. 10.1007/s11240-011-9989-4

242. Liu J., Zhu JK.,1997- Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in a salt-hypersensitive mutant of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* ; 114(2):591-6.

243. Cárdenas-Avila M., Verde-Star J., Maiti R., Foroughbakhch-P R., Gámez-González H., Martínez-Lozano S., Morales-Vallarta M., 2006- Variability in accumulation of free proline on in vitro calli of four bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars exposed to salinity and induced moisture stress. *Phyton* , 75, 103–108.
244. Iqbal N., Umar S., Khan N. A., 2015- Nitrogen availability regulates proline and ethylene production and alleviates salinity stress in mustard (*Brassica juncea*). *J. PlantPhysiol.*, 178 , 84–91.
245. Benhassaini H., Fetati A., Hocine A. K., Belkhodja M., 2012- Effect of salt stress on growth and accumulation of proline and soluble sugars on plantlets of *Pistacia atlantica* Desf. subsp. *atlantica* used as rootstocks, *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, vol. 16, n°.2, pp.159-165.
246. Flowers T. J., Gaur P.M., Gowda C.L.L., Krishnamurthy.L, S. Srinivasan S. , Siddique K.H.M., Turner N.C, Vadez V., Varshney R.K., Colmer T.D., 2010: Salt sensitivity in chickpea. *Plant, Cell Environ.* 33, 490–509.
247. Ghars M.A., Parre E., Debez A., Bordenave M., Richard L., Leport L., Bouchereau A., Saviour´e A., Abdelly C.,2008- Comparative salt tolerance analysis between *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila*, with special emphasis on K⁺/Na⁺ selectivity and proline accumulation. *J Plant Physiol*, 165, 588–599.
248. Thakur M., Sharma A., 2005- Salt-stress-induced proline accumulation in germinating embryos: evidence suggesting a role of proline in seed germination. *J. Arid Environ.*, 62, 517–523.
249. Cheikh M'hamed H., Abdellaoui R., Kadri K., Ben naceur M., Bel hadj S., 2008- Evaluation de la tolérance au stress salin de quelques accessions d'orge (*Hordium vulgare* L.) cultivés en Tunisie. *Sciences & Technologie*, 28: 30-37.
250. Ashraf M., Harris P.J.C., 2004- Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.*, 166: 3-16
251. El Midaoui M., Benbella M., Aït Houssa A., Ibriz M., Talouizte A., 2007. Contribution à l'étude de quelques mécanismes d'adaptation a la salinité chez le tournesol cultivé (*Helianthus annuus* L.). *Revue Hommes Terre et Eaux* n°136.
252. Dubos C.,2001- Réponse moléculaire de jeunes plants de pin maritime soumis à un stress hydrique en milieu hydroponique, Thèse doctorat, Univ, Nancy – I, France, 212 p.
253. Sharif, F., Khan A. U., 2016- Effect of salinity on tissue nutrient contents of the four dryland tree species of Indus flood plains. *Arid Land Research and Management*, 30(1), 65-78.

254. Chaves MM., Flexas J., Pinheiro C., 2009- Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551–560.
255. Taji T., Seki M., Satou M., Sakurai T., Kobayashi M., Ishiyama K., Shinozaki K., 2004- Comparative genomics in salt tolerance between *Arabidopsis* and *Arabidopsis*-related halophyte salt cress using *Arabidopsis* microarray. *Plant physiology*, 135(3), 1697-1709.
256. Bartels D., Dinakar C., 2013- Balancing salinity stress responses in halophytes and non-halophytes: a comparison between *Thellungiella* and *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology*, 40(9), 819-831.
257. Li Q., Yang A., Zhang W. H., 2017- Comparative studies on tolerance of rice genotypes differing in their tolerance to moderate salt stress. *BMC plant biology*, 17, 1-13.
258. Balibrea M. E., Dell'Amico J., Bolarín M. C., Pérez- Alfocea F., 2000- Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity. *Physiologia Plantarum*, 110(4), 503-511
259. Ottow EA., Brinker M., Teichmann T., Fritz E., Kaiser W., Brosché M., Kangasjärvi J., Jiang X., Polle A., 2005- *Populus euphratica* displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress. *Plant Physiol.* 139(4):1762-72.
260. Peng J., Liu J., Zhang L., Luo J., Dong H., Ma, Y., ... & Meng Y., 2016- . Effects of soil salinity on sucrose metabolism in cotton leaves. *PLoS One*, 11(5), e0156241.
261. Nedjimi B., 2016- Salinity tolerance: growth, mineral nutrients, and roles of organic osmolytes, case of *Lygeum spartum* L., a review. *Osmolytes and Plants Acclimation to Changing Environment: Emerging Omics Technologies*, 27-35.
262. Rezazadeh A., Ghasemnezhad A., Barani M., Telmadarrehei T., 2012- Effect of salinity on phenolic composition and antioxidant activity on Artichoke (*Cynara scolymus* L.) leaves. *Research Journal of Medicinal Plant*, vol. 6(3), p. 245-252.
263. Kim H. J., Fonseca J. M., Choi J. H., Kubota C., Kwon D. Y., 2008- Salt in irrigation water affects the nutritional and visual properties of romaine lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(10), 3772-3776.
264. Lopez-Berenguer C., Martinez-Ballesta M.C., Moreno D.A., Carvajal M., GarciaViguera C., 2009- Growing hardier crops for better health: salinity tolerance and the nutritional value of broccoli. *J. Agric. Food Chem.* 57, 572–578.

265. Awika JM., Rooney LW., 2004- Sorghum phytochemicals and their potential impact on human health. *Phytochemistry* 65:1199–1221.
266. Neves GYS., Marchiosi R., Ferrarese MLL., Siqueira-Soares C., Ferrarese-Filho O., 2010- Root growth inhibition and ligninification induced by salt stress in soybean. *J Agron Crop Sci* 196:467–473.
267. Danai-Tambhale S., Kumar V., Shriram V., 2011- Differential response of two scented indica rice (*Oryza sativa*) cultivars under salt stress. *J Stress Physiol Biochem* 7:387–397.
268. Ksouri R., Megdiche W., Debez, A., Falleh H., Grignon C., Abdely C., 2007- Salinity Effects on Polyphenol Content and Antioxidant Activities in Leaves of the Halophyte *Cakile maritima*. *Plant Physiol. Biochem.* (45), 244–249
269. Dai J., Mumper RJ., 2010- Plant phenolics: extraction, analysis and their antioxidant and anticancer properties. *Molecules*. 2010 Oct 21;15(10):7313-52. doi: 10.3390/molecules15107313.
270. Macheix J. J., Fleuriet A., Jay-Allemand C., 2005- . Les composés phénoliques des végétaux: un exemple de métabolites secondaires d'importance économique. PPUR presses polytechniques.
271. Azeem M., Pirjan K., Qasim M., Mahmood A., Javed T., Muhammad H., Yang S., Dong R., Ali B., Rahimi M., 2023- Salinity stress improves antioxidant potential by modulating physio-biochemical responses in *Moringa oleifera* Lam. *Sci Rep.* 18;13(1):2895.
272. Martínez J. P., Fuentes R., Farías K., Lizana C., Alfaro J. F., Fuentes L., ... Lutts S., 2020- Effects of salt stress on fruit antioxidant capacity of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Agronomy*, 10(10), 1481.
273. Cheng Y. J., Kim M. D., Deng X. P., Kwak S. S., Chen W., 2013-. Enhanced salt stress tolerance in transgenic potato plants expressing IbMYB1, a sweet potato transcription factor.
274. Rasool S., Ahmad A., Siddiqi TO., Ahmad P., 2013- Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress. *Acta Physiol Plant* 35(4): 1039–1050
275. Zhao F., Guo S., Zhang H., Zhao Y., 2006- Expression of yeast SOD2 in transgenic rice results in increased salt tolerance. *Plant Science*, 170(2), 216-224
276. Parent C., Capelli N., Dat J.F., 2008- Formes réactives de l'oxygène, stress et mort cellulaire chez les plantes. *C.R. Biol.*, 331: 255-261.

277. Mittler R., 2002- Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci., 7: 405–410.

Annexes

Annexe 1 : poids frais total

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	0,612	71	0,009				
VAR.FACTEUR 1	0,387	5	0,077	89,163	0		
VAR.FACTEUR 2	0,044	1	0,044	51,119	0		
VAR.INTER F1*2	0,129	5	0,026	29,701	0		
VAR.RESIDUELLE 1	0,052	60	0,001			0,029	29,37%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	0,343	0,197	0,067	0,068	0,065	0,011
2 (AC)	0,15	0,063	0,102	0,072	0,037	0,03

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES				
1.0	T0	0,246	A				
2.0	T1	0,13		B			
3.0	T2	0,084			C		
4.0	T3	0,07			C	D	
5.0	T4	0,051				D	
6.0	T5	0,02					E

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	AH	0,125	A	
2.0	AC	0,075		B

Annexe 2 : poids sec total

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	0,006	71	0				
VAR.FACTEUR 1	0,004	5	0,001	39,46	0		
VAR.FACTEUR 2	0	1	0	6,061	0,01598		
VAR.INTER F1*2	0,001	5	0	10,076	0		
VAR.RESIDUELLE 1	0,001	60	0			0,004	35,60%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	0,037	0,018	0,009	0,009	0,008	0,003
2 (AC)	0,018	0,014	0,011	0,01	0,009	0,006

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES			
1.0	T0	0,027	A			
2.0	T1	0,016		B		
3.0	T2	0,01			C	
4.0	T3	0,009			C	
5.0	T4	0,009			C	
6.0	T5	0,004				D

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	AH	0,014	A	
2.0	AC	0,011		B

Annexe 3: longueur de la partie aérienne

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	166,119	71	2,34				
VAR.FACTEUR 1	70,665	5	14,133	19,511	0		
VAR.FACTEUR 2	25,087	1	25,087	34,633	0		
VAR.INTER F1*2	26,906	5	5,381	7,429	0,00002		
VAR.RESIDUELLE 1	43,462	60	0,724			0,851	36,15%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	2,217	2,667	1,367	1,533	1,417	1,383
2 (AC)	5,5	4,267	3,117	1,967	2,033	0,783

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES		
1.0	T0	3,858	A		
2.0	T1	3,467	A		
3.0	T2	2,242		B	
4.0	T3	1,75		B	C
5.0	T4	1,725		B	C
6.0	T5	1,083			C

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	2,944	A	
1.0	AH	1,764		B

Annexe 4 : longueur de la partie racinaire

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	229,175	71	3,228				
VAR.FACTEUR 1	53,955	5	10,791	5,365	0,00042		
VAR.FACTEUR 2	37,845	1	37,845	18,814	0,00009		
VAR.INTER F1*2	16,685	5	3,337	1,659	0,15749		
VAR.RESIDUELLE 1	120,69	60	2,012			1,418	33,18%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	4,8	3,783	4,2	2,5	3,4	2,617
2 (AC)	6	6,233	5,05	5,517	4,317	2,883

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	T0	5,4	A	
2.0	T1	5,008	A	
3.0	T2	4,625	A	
4.0	T3	4,008	A	B
5.0	T4	3,858	A	B
6.0	T5	2,75		B

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	5	A	
1.0	AH	3,55		B

Annexe 5 : surface foliaire

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	4900,972	35	140,028				
VAR.FACTEUR 1	4385,138	5	877,028	199,829	0		
VAR.FACTEUR 2	200,694	1	200,694	45,728	0		
VAR.INTER F1*2	209,806	5	41,961	9,561	0,00005		
VAR.RESIDUELLE 1	105,334	24	4,389			2,095	11,01%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	37,667	29,333	19,667	18	16	7,667
2 (AC)	36	32,667	11,333	9,667	5,333	5

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES				
1.0	T0	36,833	A				
2.0	T1	31		B			
3.0	T2	15,5			C		
4.0	T3	13,833			C		
5.0	T4	10,667				D	
6.0	T5	6,333					E

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	AH	21,389	A	
2.0	AC	16,667		B

Annexe 6: teneur en chlorophylle

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	123,447	35	3,527				
VAR.FACTEUR 1	98,188	5	19,638	20,43	0		
VAR.FACTEUR 2	1,346	1	1,346	1,4	0,24713		
VAR.INTER F1*2	0,843	5	0,169	0,175	0,9673		
VAR.RESIDUELLE 1	23,069	24	0,961			0,98	16,49%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	8,343	7,247	6,053	4,64	4,677	3,557
2 (AC)	8,547	8,007	6,433	5,127	4,51	4,213

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES		
1.0	T0	8,445	A		
2.0	T1	7,627	A		
3.0	T2	6,243		B	
4.0	T3	4,883			C
5.0	T4	4,593			C
6.0	T5	3,885			C

FACTEUR 2 : Esp

1 (AH)	2 (AC)
5,753	6,139

Annexe 7 : Teneur en proline

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	355,192	35	10,148				
VAR.FACTEUR 1	251,206	5	50,241	81,908	0		
VAR.FACTEUR 2	52,393	1	52,393	85,417	0		
VAR.INTER F1*2	36,872	5	7,374	12,023	0,00001		
VAR.RESIDUELLE 1	14,721	24	0,613			0,783	13,37%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	1,333	1,267	5,36	7,04	8,323	4,58
2 (AC)	1,033	5,733	8,723	7,783	9,38	9,727

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES			
5.0	T4	8,852	A			
4.0	T3	7,412		B		
6.0	T5	7,153		B		
3.0	T2	7,042		B		
2.0	T1	3,5			C	
1.0	T0	1,183				D

FACTEUR 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	7,063	A	
1.0	AH	4,651		B

Annexe 8 : teneur en sucres totaux

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	1345,347	35	38,439				
VAR.FACTEUR 1	218,478	5	43,696	41,461	0		
VAR.FACTEUR 2	808,643	1	808,643	767,291	0		
VAR.INTER F1*2	292,933	5	58,587	55,591	0		
VAR.RESIDUELLE 1	25,293	24	1,054			1,027	10,25%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	5,03	6,547	8,47	5,823	3,41	2,403
2 (AC)	4,74	13,09	16,647	16,87	16,903	20,307

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES		
3.0	T2	12,558	A		
6.0	T5	11,355	A	B	
4.0	T3	11,347	A	B	
5.0	T4	10,157		B	
2.0	T1	9,818		B	
1.0	T0	4,885			C

Facteur 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	14,759	A	
1.0	AH	5,281		B

Annexe 9 : teneur en sodium

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	25546,53	35	729,901				
VAR.FACTEUR 1	7646,25	5	1529,25	134,695	0		
VAR.FACTEUR 2	4965,549	1	4965,549	437,361	0		
VAR.INTER F1*2	12662,24	5	2532,449	223,056	0		
VAR.RESIDUELLE 1	272,482	24	11,353			3,369	5,49%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	32,527	67,313	51,017	28,417	46,453	72,343
2 (AC)	33,747	45,53	78,35	103,603	115,543	62,23

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES			
5.0	T4	80,998	A			
6.0	T5	67,287		B		
4.0	T3	66,01		B		
3.0	T2	64,683		B		
2.0	T1	56,422			C	
1.0	T0	33,137				D

Facteur 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	73,167	A	
1.0	AH	49,678		B

Annexe 10 : teneur en potassium

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	4139,489	35	118,271				
VAR.FACTEUR 1	86,598	5	17,32	2,706	0,04444		
VAR.FACTEUR 2	199,704	1	199,704	31,204	0,00001		
VAR.INTER F1*2	3699,587	5	739,917	115,612	0		
VAR.RESIDUELLE 1	153,6	24	6,4			2,53	5,32%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	35,033	43,173	50,457	53,053	56,547	61,167
2 (AC)	64,673	54,347	44,437	42,733	35,783	29,193

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	T0	49,853	A	
2.0	T1	48,76	A	B
4.0	T3	47,893	A	B
3.0	T2	47,447	A	B
5.0	T4	46,165	A	B
6.0	T5	45,18		B

Facteur 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	AH	49,905	A	
2.0	AC	45,194		B

Annexe 11 : teneur en polyphénols

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	0,1	35	0,003				
VAR.FACTEUR 1	0,006	5	0,001	3,489	0,01643		
VAR.FACTEUR 2	0,079	1	0,079	215,277	0		
VAR.INTER F1*2	0,006	5	0,001	3,29	0,02104		
VAR.RESIDUELLE 1	0,009	24	0			0,019	14,91%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	0,074	0,08	0,072	0,117	0,087	0,058
2 (AC)	0,214	0,174	0,172	0,17	0,168	0,152

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	T0	0,144	A	
4.0	T3	0,143	A	
5.0	T4	0,128	A	B
2.0	T1	0,127	A	B
3.0	T2	0,122	A	B
6.0	T5	0,105		B

Facteur 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
2.0	AC	0,175	A	
1.0	AH	0,081		B

Annexe 12 : Activité totale antioxydante

ANALYSE DE VARIANCE

	S.C.E	DDL	C.M.	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOTALE	2,017	35	0,058				
VAR.FACTEUR 1	1,083	5	0,217	476,917	0		
VAR.FACTEUR 2	0,76	1	0,76	1674,005	0		
VAR.INTER F1*2	0,163	5	0,033	71,947	0		
VAR.RESIDUELLE 1	0,011	24	0			0,021	1,49%

MOYENNES INTER F1*2 = T Esp

	1 (T0)	2 (T1)	3 (T2)	4 (T3)	5 (T4)	6 (T5)
1 (AH)	1,266	1,429	1,567	1,641	1,767	1,781
2 (AC)	1,074	1,035	1,363	1,444	1,556	1,235

FACTEUR 1 : T

F1	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES				
5.0	T4	1,662	A				
4.0	T3	1,542		B			
6.0	T5	1,508			C		
3.0	T2	1,465				D	
2.0	T1	1,232					E
1.0	T0	1,17					F

Facteur 2 : Esp

F2	LIBELLES	MOYENNES	GROUPES HOMOGENES	
1.0	AH	1,575	A	
2.0	AC	1,284		B

Annexe 13 : Composition de macro et micro-élément de milieux Murashig et Skoog, de la solution du Fer-EDTA et les vitamines de Morel.

Sel minéral	Concentration en mg/l
Macroélément de Murashig et Skoog	
NH ₄ NO ₃	1650
KNO ₃	1900
CaCl ₂ 2H ₂ O	440
MgSO ₄ 7H ₂ O	370
KH ₂ PO ₄	170
NH ₄ NO ₃	1650
KNO ₃	1900
CaCl ₂ 2H ₂ O	440
MgSO ₄ 7H ₂ O	370
KH ₂ PO ₄	170
Micro-élément de Murashig et Skoog	
H ₃ BO ₄	6.2
MnSO ₄ H ₂ O	16.9
ZnSO ₄ 7H ₂ O	8.6
KI	0.83
Na ₂ MO ₄ 2H ₂ O	0.25
CuSO ₄ 5H ₂ O	0.025
CaCl ₂ 6H ₂ O	0.025

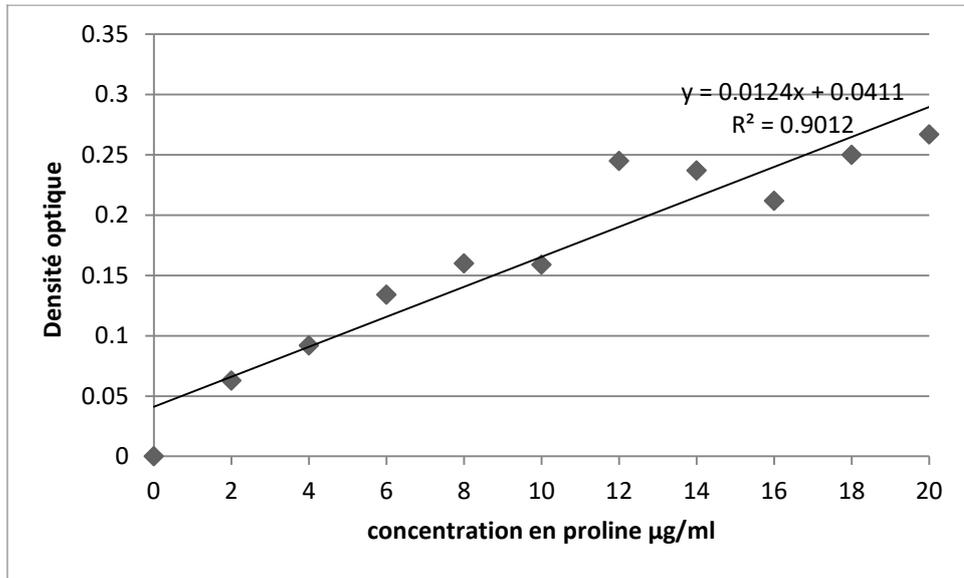
Composition de la solution du Fer-EDTA

Sels minéraux	Concentration en mg/l
Na ₂ EDTA	3730
FeSO ₄ 7H ₂ O	2780

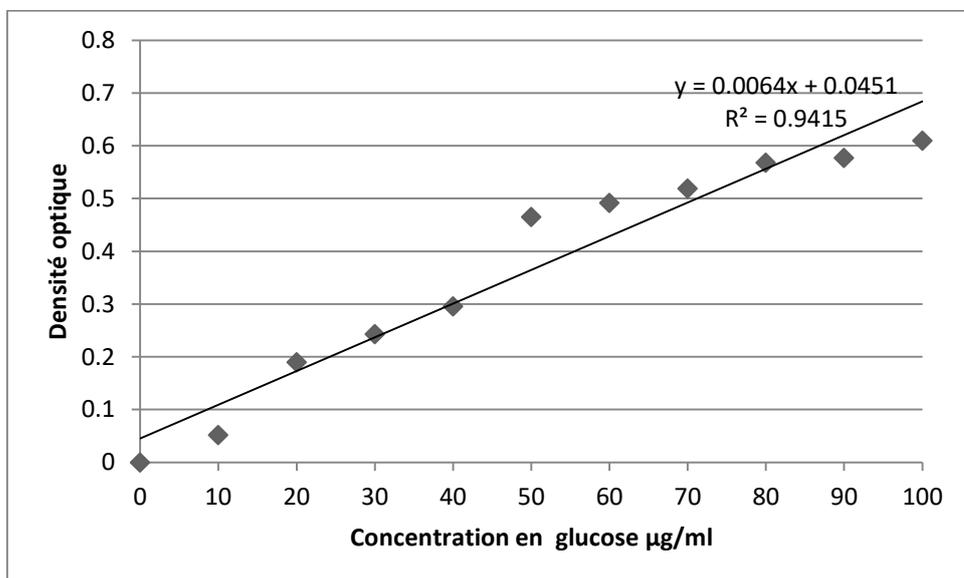
Composition de la solution de vitamines de Morel

Vitamines	Concentration en mg/l
Méso-inositol	5000
Pantothinate de calcium	50
Acide nicotinique	50
Pyridoxine (Vitamine B ₆)	50
Thiamine (Vitamine B ₁)	50
Biotine	0.5

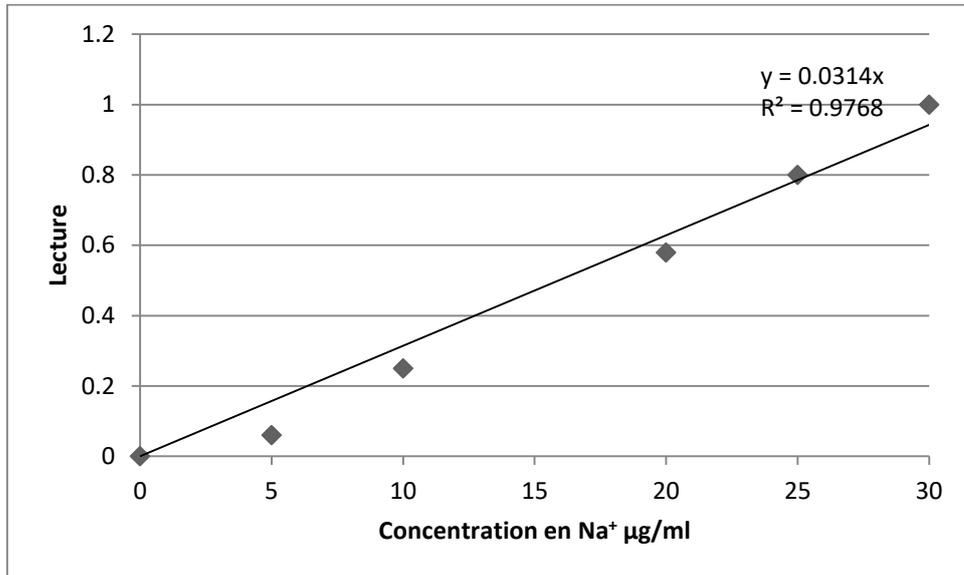
Annexe 14 : courbe étalon Proline



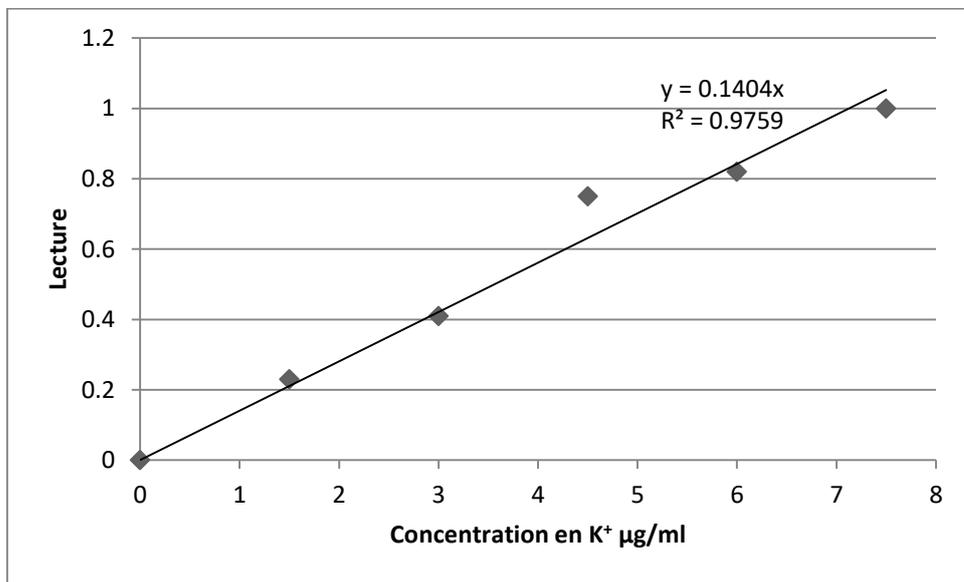
Annexe 15 : courbe étalon sucres totaux



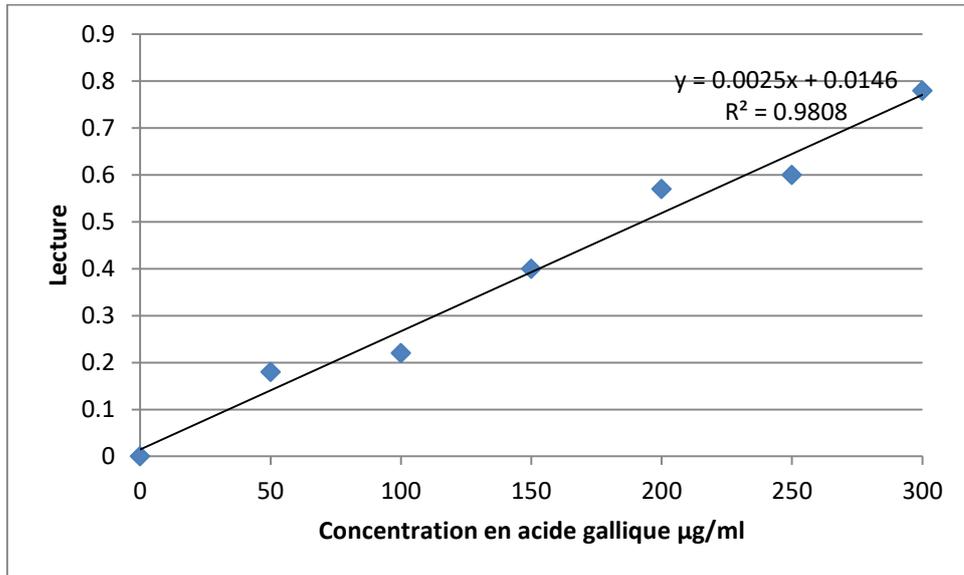
Annexe 16 : courbe étalon sodium



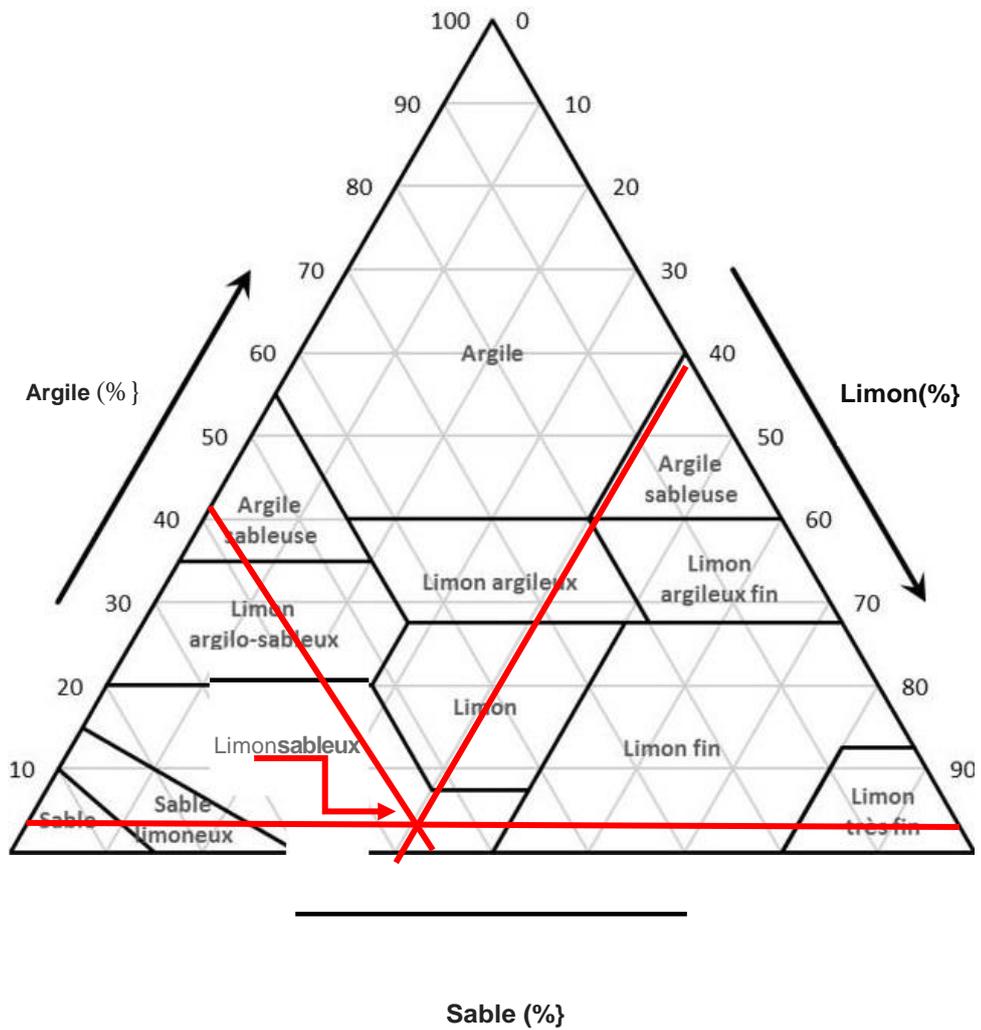
Annexe 17: courbe étalon potassium



Annexe 18: courbe étalon d'acide gallique



Annexe 19 : triangle de texture



Annexe 20 : données bioclimatiques de la zone d'étude

La caractérisation bioclimatique de la zone d'étude est basée sur deux indices climatiques à savoir celui de De Martonne ou indice d'aridité et le quotient pluviothermique (Q2) d'EMBERGER

a- L'indice DE Martonne

Cet indice permet de caractériser le pouvoir évaporant de l'air à partir de la température. $I^a = p/T+10$, Où :

I^a : Coefficient d'aridité

P : précipitation annuelle (mm).

T : température moyenne annuelle (C°).

Tableau 1: Calcul de l'indice de De Martonne de la zone d'étude

Station Climatique	Valeur de l'indice
Ben Srour	6.76

Tableau 2: Classification de station selon De Martonne

Valeur de L'indice	Type de Climat
0>I>5	Hyper-aride
5>I>10	Aride
10>I>20	Semi-aride
20>I>30	Semi-humide
30>I>50	Humide

Selon les résultats du tableau 12 et en fonction des valeurs seuils de l'indice de De Martonne le région d'étude se situe dans l'étage bioclimatique Aride .

b- Le quotient Q2 d'Emberger :

L'indice d'Emberger définit le degré d'humidité du climat. Le quotient pluviothermique (Q2) d'EMBERGER (1952, 1955) correspond à une expression synthétique du climat méditerranéen tenant compte de la moyenne annuelle des précipitations (P en mm) et, pour les températures, d'une part de la « moyenne des minimums du mois le plus froid (m), d'autre part de la "moyenne des maximums du mois le plus chaud" (M).

$$Q2 = 1000 P / (M+m/2) (M-m) = 2000 P / M^2-m^2$$

P : Précipitation annuelle en mm.

$(M+m) / 2$: Moyenne des températures annuelles.

$(M-m)$: Amplitude thermique extrême en K°.

Données Région	P(mm)	m(k°)	M (K°)	M-m (k°)	Q2	Étage Bioclimatique
Ben Srer	179,23	276,1	304,57	28,47	12,59	Aride

En portant M et $Q2$ sur le diagramme d'Emberger ; nous concluons que la région d'étude est caractérisée par un climat aride avec un hiver tempéré.

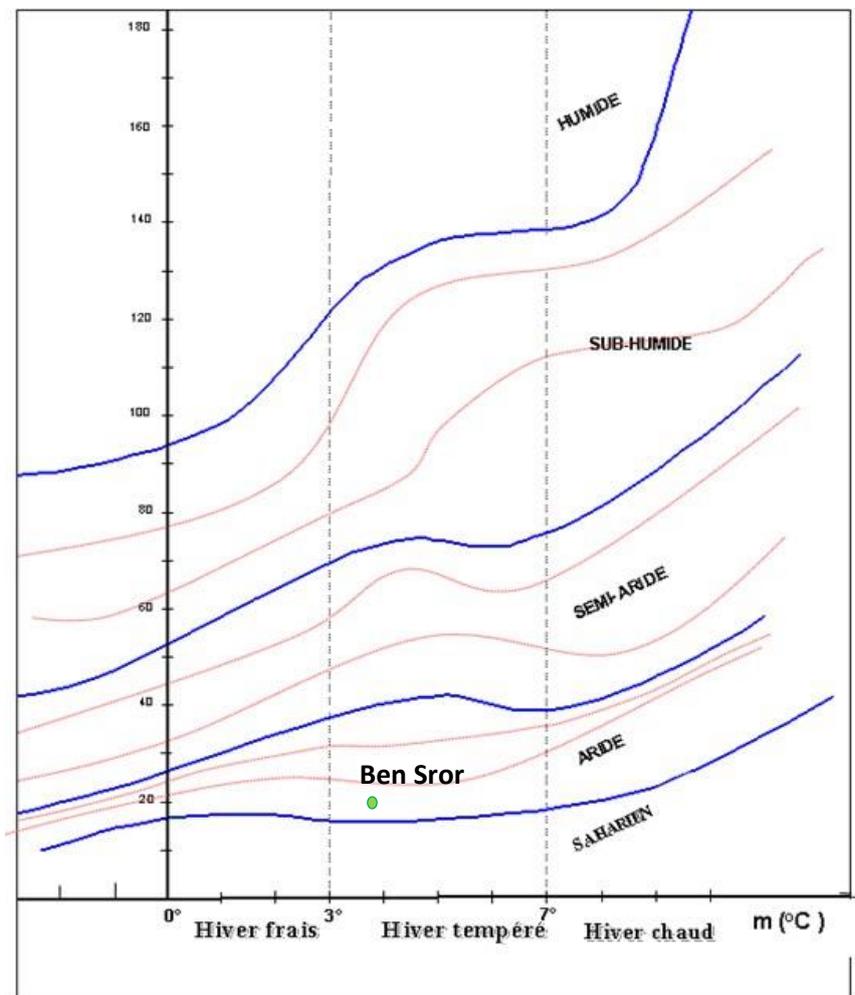


FIGURE. 1 : Positionnement de la station d'étude dans le climagramme d'Emberger durant la période (2010-2020).