

RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR  
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE BLIDA1  
FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LAVIE  
DEPARTEMENT DES BIOTECHNOLOGIES

**Mémoire de Fin d'Étude**

en vue de l'obtention du Diplôme en Master académique en Sciences de la Nature et  
de la Vie

Filière : science agronomique

Spécialité : système de production agro-écologique

***Thème :***

***Effet du stress salin sur la croissance et le  
développement des plantes et stratégies de tolérance***

Présenté par: AZIROU Ahlem et FERAOUN Zakaria

Devant le Jury composé de :

Mlle KEBOUR Dj.	Prof USD.Blida 1	Présidente
Mr ZOUAOUI A.	MCA USD.Blida 1	Promoteur
Mr BOUTAHRAOUI S.A.	MCB USD.Blida 1	Examineur

Année Universitaire 2019-2020

# *Remerciements*

*Avant tout nous remercions **ALLAH**, le miséricordieux, le tout puissant et le plus clément qui nous aide et nous donne le courage de tout faire.*

*Tout d'abord, nous tenons à remercier notre encadreur **Mr ZOUAOUI Ahmed**, pour son inlassable énergie, sa gentillesse, sa disponibilité, son dévouement, ses encouragements indispensables, son aide précieuse et son optimisme à toute épreuve. Nous lui sommes reconnaissante de nous avoir donné la magnifique opportunité de réaliser ce travail, Merci pour tout.*

*Nos sincères remerciements s'adressent à **notre professeure KEBOUR Djamila**. d'avoir accepté de présider ce jury.*

*Nos remercions également chaleureusement à **Mr BOUTAHRAOUI Sid Ahmed** pour l'honneur qu'il nous fait en acceptant d'examiner ce travail.*

# Dédicace

*À ma chère maman la personne qui na pas cassé de m'encourager et de prier pour moi. Ses conseils et sa bénédiction mont été un grand secours mener à bien mes études .*

*Aucune dédicace ne serait assez éloquente pour exprimer ce quelle mérite.*

*Je te dédie ce travail en témoignage de mon profond amour chère mère .*

*À mon chère père, à qui je dois tout et en qui j'ai l'inspiration.*

*aucune dédicace ne saurait exprimer l'estime le dévouement et le respect que j'ai toujours eu pour lui .*

*Il est toujours là quand j'en ai besoin et il se met sa compréhension conseils et son soutien permanent mont beaucoup aidé.*

*Ce travail est le fruit de tes énormes sacrifices chère père.*

*À mes deux chères frères pour votre soutien moral merci pour Vous encourager et vous aimer.*

*À tous mes collègues de ma spécialité À ma deuxième famille, et surtout à mes amis, je n'oublie jamais ces beaux souvenirs que nous avons passés ensemble, donc vous garderez dans ma mémoire*

*A tous mes professeurs qui nous ont enseigné Je vous aime  
tous*

*\* AHLEM*

## **Dédicace**

***C'est avec une profonde  
gratitude et sincères  
reconnaisances***

***Que je dédie ce modeste travail de fin  
d'étude à Mes chers parents ; qui ont  
sacrifié leur vie pour Ma réussite et ils  
m'ont éclairé le chemin par Leurs  
conseils judicieux.***

***J' espère qu'un jour,***

***Je pourrai leurs rendre un peu de ce qu'ils ont***

***Fait pour moi, que dieu leur prête bonheur et  
longue vie.***

***Je dédie aussi ce travail à mes***

***frères, Brahim, Mohamed ,Nacer et***

***ma famille ,et mes amis***

***Tous mes professeurs qui nous ont enseigné Et à tous  
ceux qui nous sont chers***

***\*Zakaria***

***AHLEM***

## **Résumé**

Le problème de la salinité est multiple, car en plus de la toxicité des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  (dissous dans l'eau d'irrigation ou présents dans la solution du sol) et de la perturbation de la nutrition minérale (suite aux interactions entre les ions), les plantes ont du mal à absorber l'eau du sol du fait de sa pression osmotique élevée, et cela se traduit par un stress hydrique en plus du stress salin, compliquant et altérant ainsi de façon exponentielle leur état physiologique. Les cellules tendent par conséquent à ajuster leur propre potentiel hydrique en rétablissant l'homéostasie ionique cellulaire, que ce soit par la compartimentation vacuolaire des ions toxiques ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ) absorbés et (ou) leur exclusion hors de la cellule. En revanche, si cela n'est pas suffisant, la plante devra utiliser un autre moyen pour faire face au stress salin, qui consiste à synthétiser et accumuler des solutés organiques osmoprotecteurs, principalement des composés aminés et des sucres.

**Mot clé :** compartimentation vacuolaire, exclusion du sodium, homéostasie ionique, osmorégulation, tolérance à la salinité.

## المخلص

مشكل الملوحة متعدد ، لأنه زيادة على التسمم الناتج عن شوارد الصوديوم و الكلور (امذاب في مياه السقي او المتواجدة في محلول التربة) و الاضطراب في التغذية المعدنية (بسبب التفاعلات الشاردية ) . فان النباتات تجد صعوبة في امتصاص الماء من التربة بسبب الضغط الاسموزي المرتفع ، مما ينتج عنه إجهاد مائي إضافة إلى الإجهاد الملحي و هذا يعقد حالتها الفزيولوجية .

تحاول الخلايا تعديل كمونها المائي من خلال التجانس الخلوي الأيوني ، أو عن طريق التقسيم الفجوي لاحتواء الشوارد السامة (الصوديوم و الكلور) داخل الفجوات أو طردها خارج الخلية . إذا لم يكن ذلك كافيا على النبتة استعمال وسائل أخرى لمواجهة الإجهاد الملحي ، و الذي يتمثل في إنتاج وتجميع المذابات العضوية و المتمثلة أساسا في المركبات الامينية و السكريات.

## الكلمات الدالة

التقسيم الفجوي - استبعاد الصوديوم - التجانس الشاردي

التنظيم الاسموزي - مقاومة الملوحة .

## **Summary**

The problem of salinity is multiple. In addition to salt stress, ion toxicity ( $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  dissolved in irrigation water or in soil solution), and mineral nutrition perturbation, plants have difficulty absorbing water from soil because of its elevated osmotic pressure, which leads to water stress and thus complicates and impairs their physiological state in an exponential way. Consequently, cells try to adjust their water potential by ion homeostasis regulation via vacuolar compartmentation and (or) extrusion out of the cell of the toxic ions ( $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$ ). Nevertheless, if this is not sufficient, the plant has to use another way to face salt stress, which consists in the synthesis and accumulation of a class of osmoprotective compounds known as compatible solutes, mainly amino compounds and sugars.

**Keyword:** vacuolar compartmentation, sodium exclusion, ion homeostasis, osmoregulation, salinity tolerance.

**Liste des tableaux**

<b>Tableau N° 01:</b> Classe de la salinité des sols.....	06
<b>Tableau N° 02:</b> Classification de l'eau selon Maillard, 2001.....	07

**Liste des figures**

<b>Figure 01 :</b> Perception et traduction du signal par la plante .....	11
<b>Figure 02 :</b> Compartimentation et sélection des ions chez la plante en réponse au stress salin.....	26
<b>Figure 03:</b> Exemples d'osmorégulateurs synthétisés par les végétaux.....	28
<b>Figure 04 :</b> Biosynthèse de la proline.....	28
<b>Figure 05 :</b> Rôle de la proline dans la protection des protéines en présence de NaCl.	29

## Liste des Abréviations

**ABA** : acide abscissique

**ADNc** : Acide DéoxyriboNucléique complémentaire

**AtHK1** : novel hypride –type histidine kinase

**ATP** : acide adénosine-triphosphorique ou de adénosine-triphosphate

**ATPases** : Adenosine Triphosphatase

**DHAR** : : Dehydroascorbate Reductase. OU Danish Hip Arthroscopy Registry

**HKT1** : : High-Affinity K(+) Transporter 1;5

**Hpt** : Histidine containing phosphotransfer

**MAPK** : Mitogen-activated protein kinase

**NRA** : Le nœud de raccordement d'abonnés

**P5C** : : pyrroline-5-carboxylate

**SNL1** : suppressor of nup116-C lethal



**Table des matières**

**Remerciement**

**Résumés**

**Liste des tableaux et des figures**

<b>Introduction</b> .....	1
<b>Le stress salin</b> .....	3
1. Définition de la salinisation.....	3
2. Causes de la salinisation des sols.....	3
2.1. Salinisation primaire.....	3
2.2. Salinisation secondaire.....	3
3. Causes et effets de la salinisation.....	4
4. Salinisation des sols dans les régions arides et semi-arides.....	5
5. Classification des sols.....	6
6. Caractéristiques des eaux salées.....	7
7. Rapport entre la salinité du sol et celle de l'eau d'irrigation.....	8
8. Notion de stress.....	8
8.1. La plante et le stress.....	9
8.2. Perception du stress.....	11
8.3. Traduction du signal.....	13
9. Les plantes et le stress salin.....	14
9.1. Effets du stress salin sur la plante.....	14
9.1.1. Effets du stress salin sur la germination.....	15
9.1.2. Effets du stress salin sur l'absorption.....	15
9.1.3. Effets du stress salin sur la translocation.....	16
9.1.4. Effets du stress salin sur la croissance.....	17
9.1.5. Effets du stress salin sur l'eau dans la plante.....	18
9.1.6. Effets du stress salin sur l'anatomie de la feuille.....	18
9.1.7. Effets du stress salin sur le taux des ions.....	18
9.1.8. Effets du stress salin sur les enzymes antioxydantes.....	19
9.1.9. Effets du stress salin sur le métabolisme de l'azote.....	20
9.1.10. Effets du stress salin sur les pigments photosynthétiques et les protéines.....	20
9.1.11. Effets du stress salin sur l'ultrastructure de chloroplaste.....	21
9.1.12. Effets du stress salin sur la photosynthèse.....	21

9.2. La tolérance des plantes au stress salin.....	22
9.2.1. Homéostasie ionique.....	24
9.2.2. Ajustement osmotique.....	26
<b>Discussion générale</b> .....	34
1. Sur paramètres de croissance.....	34
2. Sur les paramètres physiologiques.....	37
<b>Conclusion</b> .....	43
<b>Références bibliographiques</b> .....	44

### **Introduction**

La salinité excessive affecte la rhizosphère et limite la répartition des plantes dans leur habitat naturel. Le fort éclaircissement et les rares pluies dans les régions semi-arides et arides qui représentent un tiers de la surface du globe, accentuent la salinisation des périmètres irrigués et les rendent impropres aux cultures (Denden, *et al*, 2005).

Ce phénomène affecte près de 7% de la surface globale dans le monde. L'Algérie se situe parmi les pays touchés. Presque 3,2 millions d'hectares de la surface sont salins (Djerroudi *et al*, 2010).

L'eau est une ressource indispensable pour les végétaux. Sa présence est une condition incontournable pour que toute plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales. Les plantes présentent dans les zones arides et semi aride vont se retrouver exposer à un stress salin (Calu, 2006).

En région méditerranéenne, la salinité constitue une contrainte dans beaucoup de périmètres de grandes cultures où la qualité de l'eau joue un rôle majeur et où la recherche de plantes adaptées à des seuils élevés de salinité devient un impératif pour la production agricole. La sélection variétale, nécessite la connaissance des mécanismes responsables de la tolérance du végétal à la salinité. (Arbaoui *et al*, 2000).

La salinité diminue le potentiel osmotique de la solution du sol et réduit par conséquent l'absorption de l'eau par les racines. La turgescence cellulaire est abaissée ce qui entraîne un phénomène de plasmolyse. Seules les plantes dites halophytes s'épanouissent sur un sol riche en sels. La majorité des plantes cultivées appartiennent à des espèces ne tolérant pas la salinité elles sont dites glycophytes.

En effet, selon le degré de salinité dans le milieu, les glycophytes en particulier sont exposées à des modifications de leur comportement morpho-physiologique (Bennaceur *et al*, 2001), biochimique (Grennan, 2006) et minéral (Martinez *et al*, 2007). Ainsi, les plantes réagissent à ces variations de la salinité dans le biotope, soit pour disparaître ou déclencher des mécanismes de résistance. Parmi ces mécanismes, l'ajustement osmotique joue un rôle primordial dans la résistance ou la tolérance de la plante à la contrainte (Munns, 2002). En effet, la tolérance, dans le cas d'un abaissement du potentiel hydrique, s'exprime par un maintien de la turgescence (Garg *et al*, 2002; Moinuddin *et al*, 2005) grâce au phénomène d'ajustement

osmotique. Il permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et il peut intervenir à tous les stades du développement du végétal (Grennan., 2006, Martinez *et al*, 2007).

L'effet négatif de la forte salinité peut être observé au niveau de toute la plante comme la mort de la plante et / ou la diminution de la productivité. Beaucoup de plantes développent des mécanismes soit pour exclure le sel de leurs cellules ou pour tolérer sa présence dans les cellules. (Parida et Das, 2005).

La demande constante et croissante en légumes pousse les producteurs à vouloir sans cesse améliorer leurs techniques de production et ce dans le but de faire face à toutes les contraintes possibles. Parmi ces légumes, on a la tomate qui est une espèce moyennement sensible à la salinité occupe une place importante à l'échelle mondiale et nationale. En Algérie, la tomate possède un intérêt considérable car elle constitue la 3ème activité agricole, après les céréales et la pomme de terre (MADR, 2013), aussi le haricot est une plante sensible à la salinité et une source de protéines diététiques dans beaucoup de pays en développement, quant au secteur de culture, l'haricot représente la troisième plus importante récolte des légumineuse dans le monde (Aydin et al.,1997)

Les contraintes agronomiques qu'on pourrait rencontrer au niveau d'une production légumière sont nombreuses, parmi elles on a l'eau d'irrigation. En effet, l'eau a toujours été un sujet de préoccupation à l'échelle planétaire. Cette ressource indispensable et irremplaçable est particulièrement mal répartie. L'Afrique du Nord et le Moyen-Orient présentent les zones les plus menacées (MUTIN, 2009).

Les eaux salées dans la région Saharienne d'Algérie constituent la majorité des eaux d'irrigation disponibles, elles sont à ranger dans les classes 3 et 4 (DUBOST, 1994). Leur effet sur le sol et les végétaux est d'autant plus nocif que leur utilisation est mal étudiée.

En revanche, la demande de l'eau douce est constamment en augmentation pour différentes utilisations compétitives ce qui créer une nécessité d'utilisation de l'eau salée en agriculture. Le recours à l'utilisation de l'eau salée devient de plus en plus une nécessité absolue vu l'absence ou la rareté des ressources d'eau douce dans certaines régions. Le manque d'eau de bonne qualité constitue désormais une contrainte majeure lorsque l'on veut créer de nouveaux périmètres irrigués. L'eau salée sera utilisée en plus à l'avenir à cause de développement de la demande de l'eau

d'irrigation. En outre, l'eau salée est fréquemment la seule eau disponible dans certaines régions, il devient nécessaire d'accepter ses limitations et de l'utiliser rationnellement, ce qui fait de la valorisation des eaux salées une des préoccupations importantes dans le monde aujourd'hui.

Dans les zones arides et semi-arides, la pluie ne peut pas être considérée comme une source principale de l'eau pour la plante. En outre, les besoins en eau des cultures dans ces régions sont élevés ce qui fait que la réussite des productions végétales dépend uniquement des eaux souterraines qui présentent souvent une forte minéralisation à son utilisation. Ainsi, la physiologie des plantes poussant dans ces régions est altérée, ce qui réduit leur croissance et leur rendement.

Une des possibilités pour développer des productions légumières et horticoles dans ces régions est d'utiliser la culture hors sol qui permet d'économiser l'eau et de s'affranchir des sols atteints par la salinité. La correction de la composition chimique et du pH de l'eau d'irrigation permet également d'améliorer la croissance et le développement des cultures dans les régions où l'eau salée cause problème.

Dans le cadre de cette approche et afin de mettre en évidence l'effet de la salinité sur le comportement de deux glycophytes cultivées (la tomate et le haricot), nous nous sommes intéressés à l'étude des réponses de deux variétés (Saint-Pierre et Djadida respectivement) soumise à différents types de traitements salins naturels puis corrigés. Pour cela, nous avons procédé à des mesures biométriques, et aux dosages de quelques paramètres physiologiques (proline, sucres solubles et chlorophylle).

## **Le stress salin**

### **1. Définition de la salinisation:**

La salinisation est le processus par le lequel les sels solubles s'accumulent dans le sol et elle a été identifiée comme un processus majeur de la dégradation des terres. Les causes techniques les plus importantes à l'origine de la diminution de la production sur de nombreux périmètres irrigués, particulièrement dans les zones arides et semi-arides. Il est estimé, à partir de diverses données disponibles que : Le monde perd au moins 3 ha de terres arables chaque minute à cause de la salinité du sol. (IPTRID, 2006).

### **2. Causes de la salinisation des sols**

Bien que l'altération des roches et les minéraux primaires soit la principale source de tous les sels, les sols salés sont rarement formés par accumulation de sels in situ. Plusieurs causes sont à l'origine de ce phénomène (Maillard, 2001).

#### **2.1 Salinisation primaire**

Près de 80 % des terres salinisées ont une origine naturelle, on qualifie alors la salinisation de «primaire». Dans ce cas, celle-ci est due à la formation des sels pendant l'altération des roches ou à des apports naturels externes :

- Dans les régions côtières, intrusion de l'eau salée ou submersion des terres basses.
- Inondation périodique par de l'eau de mauvaise qualité.
- Remontée d'une nappe phréatique salée près de la zone racinaire (Mermoud, 2006).

#### **.-b2.2. Salinisation secondaire:**

1) C'est un processus d'enrichissement d'un sol en sels solubles causé par l'approvisionnement en eau pour l'irrigation et qui aboutit à la formation d'un sol salin. L'irrigation altère le bilan hydrique du sol en générant un apport d'eau supplémentaire ; cet apport est toujours associé à un apport de sels. En effet, même une eau douce de la meilleure qualité contient des sels dissous et, si la quantité de sels apportée par cette eau peut sembler négligeable, les quantités d'eau apportées au fil du temps entraînent un dépôt cumulé de sels dans les sols qui peut s'avérer considérable.

Les échanges de cations entre le sol et l'eau d'irrigation sont le début de la salinisation du sol.

2) L'accumulation de sels solubles à la surface ou en dessous de la surface du sol à des concentrations qui ont des effets négatifs sur la croissance des plantes et/ou sur les sols. Ceci se produit du fait de l'évaporation qui abandonne sur le sol les sels dissous dans l'eau. La salinisation peut aussi être causée par la remontée capillaire des eaux souterraines salines ou résulter d'une irrigation réalisée avec de l'eau saline. (IP.-bTRID, 2006).

### **3. Causes et effets de la salinisation**

Les rares précipitations, l'évaporation élevée, l'irrigation avec de l'eau saline, et les pratiques culturelles sont parmi les facteurs principaux qui contribuent à la salinité croissante. La salinisation secondaire, en particulier, aggrave le problème où une fois que les superficies agricoles productives deviennent impropres à la culture due à la qualité inférieure de l'eau d'irrigation. (Ashraf et Foolad, 2007)

L'eau saline occupe 71% de la surface de la terre. Environ la moitié des systèmes d'irrigation existant du monde sont sous l'influence de la salinisation. De tels sols défavorables de faible fertilité sont généralement peu convenables pour la production agricole, entraînant la réduction inacceptable de rendement. En raison du besoin accru de distribution de production alimentaire et d'augmentation des sols affectés par salinité, la recherche sur des réponses des plantes à la salinité a rapidement augmenté en quelques dernières décennies (Madhava Rao et al., 2006). Le phénomène d'invasion marine, qui peut s'étendre sur plusieurs kilomètres à l'intérieur des terres est d'un grand risque pour les régions côtières tributaires des eaux souterraines pour leur approvisionnement en eau. Sous certaines conditions, l'eau salée se propage à l'intérieur des terres et contamine les eaux de la nappe située à proximité de la mer. Par ailleurs, l'invasion des eaux douces par les eaux salées aura pour effet une dégradation des sols et une salinisation par suite des irrigations avec ces eaux.

La salinité excessive affecte la rhizosphère et limite la répartition des plantes dans leur habitat naturel. Le fort éclaircissement et les rares pluies dans les régions semi-arides et arides accentuent la salinisation des périmètres irrigués et les rendent impropres aux cultures. (Denden et al., 2005)

En Algérie, ce problème s'est peu posé dans le passé mais durant les dernières années, on a décelé des intrusions des eaux marines dans les nappes côtières d'Annaba et d'Oran (phénomène analogue au niveau de la sebkha). L'exploitation intensive et anarchique des nappes par l'agriculture a créé localement des problèmes de pollution et de dégradation du sol. (Morsli, 2007).

Dans le cadre d'une étude effectuée par Mâalem et Rahmoune,(2009), les résultats obtenus montrent que les trois espèces du genre *Atriplex* (*A. halimus*, *A. canescens* et *A. nummularia*) étudiées pourront être très prometteuse en programmes de réhabilitation des zones dégradées pastorale et des sites salées dans les régions arides.

#### **4. Salinisation des sols dans les régions aride et semi-aride**

En zone aride, la salinité des sols est quasiment tout le temps liée à l'irrigation des terres cultivables. Aborder le thème de la salinité dans cette zone c'est donc s'intéresser en particulier aux pratiques d'irrigation. La salinisation peut s'expliquer entre autre par le fait que bien souvent en zone aride, les lieux d'implantation des périmètres irrigués se trouvent sur des zones où l'eau utilisée n'est pas de très bonne qualité (plus ou moins chargée en sels) ou, si elle l'est, se trouve détournée pour la consommation courante et exponentielle des villes. De plus, la mise en valeur de ces terres (en particulier par des investisseurs privés ou lorsqu'il s'agit de microhydraulique et petits périmètres villageois) ne s'accompagne bien souvent pas des mesures et études nécessaires à la prévention des risques de salinisation (Maillard, 2001)

Deux causes seront plus particulièrement responsables de la salinisation des sols dans la région aride et semi-aride: l'utilisation d'eau chargée en sels pour l'irrigation et les remontés de nappe par déversement excessif d'eau sur les terres à irriguer :

- Utilisation d'eau trop chargée en sel : dans les régions arides, l'eau de pluie ne peut pas être considérée comme étant la source principale pour la plante, ses effets étant aléatoires en raison de l'irrégularité du climat. La réussite des productions végétales dans ces régions dépend de l'eau souterraine (Snoussi et Halitim, 1998) Lorsque cette dernière est la seule source disponible pour l'irrigation, sa trop grande salinité peut causer une accumulation de sels dans la zone racinaire des cultures. Ce phénomène est généralement accentué lorsque le drainage

interne du sol est restreint et que le lessivage (soit par les pluies soit par les doses d'eau appliquées) est inadéquat.

- Dans chaque bassin fluvial, avant l'introduction de pratiques d'irrigation, il existe un équilibre entre la pluviométrie d'une part, et le flux du cours d'eau, le niveau de la nappe, l'évaporation et la transpiration d'autre part. Cet équilibre est perturbé quand d'importantes quantités d'eau sont déversées dans la nappe pour l'irrigation: par les pertes et infiltration des canaux d'irrigation, mais également par les quantités d'eau excessives déversées sur les cultures pour satisfaire leur besoin en évapotranspiration et aussi par l'obstruction des voies de drainage naturelles induite par la construction de nouvelles structures dans la région en question (routes, barrages, etc...) Ces quantités d'eau ajoutées en excès dans la nappe vont élever la hauteur de cette dernière où vont créer une nappe perchée. Dès que la hauteur de la nappe se trouve à un ou deux mètres de la surface du sol, elle peut contribuer activement à l'évaporation de l'eau du sol et ainsi à la salinisation de la zone racinaire des cultures par accumulation de sels. Ces problèmes de salinisation peuvent être encore accentués lorsque la nappe est déjà relativement haute, ce qui est généralement le cas en zone aride (Maillard, 2001).

## 5. Classification des sols

Basé sur la concentration en sel et le rapport Na : (Ca + Mg), les sols ont été classifiés comme salin, sodique ou salin-sodique. La concentration totale en sels est habituellement mesurée par la conductivité électrique, EC dans les unités de dS m<sup>-1</sup>, où 1dS m<sup>-1</sup> est approximativement égal à une concentration de 10 mM du sel qui dissocie en deux ions monovalents quand ils sont en solution (par exemple NaCl). Les sols salins sont généralement définis en tant que ces sols ayant une EC de 4 dS m<sup>-1</sup> ou plus. Des sols sodiques sont définis en tant que ces sols qui ont un rapport d'adsorption de sodium (SAR) supérieur à 15. Le SAR est calculé comme suit :

$$SAR = \frac{[Na^+]}{[Ca^{2+} + Mg^{2+}]^{1/2}} \text{ (Cramer, 2002).}$$

**Tableau 01:** Classe de la salinité des sols (Maillard, 2001)

Classe	Conductivité de l'extrait de sol saturé (dS/m)
Non salins	0-2
Légèrement salins	2-4
Modérément salins	4-8
Fortement salins	8-16
Très fortement salins	> 16

**Tableau 02:** Classification de l'eau selon Maillard, 2001.(Maillard, 2001)

Classe	EC en dS/m	Concentration en sels totale en mg/l	Type d'eau
non saline	< 0.7	< 500	Eau potable et irrigable
Légèrement saline	0.7 - 2	500 - 1500	Eau d'irrigation
Modérément saline	2 - 10	1500 - 7000	Première eau de drainage et eau souterraine
Tres saline	10 - 25	7000 - 15 000	Seconde eau de drainage et eau souterraine
Très fortement saline	25 - 45	15 000 - 35 000	Eau souterraine très salée
saumure	> 45	> 45 000	Eau de mer

(Maillard, 2001)

## 6. Caractéristiques des eaux salées

Toutes les eaux naturelles contiennent des minéraux dissous et des matières gazeuses. (Moughli, 2004 in Ghodbène, 2006). L'accumulation des sels dans une eau dépend de son origine :

- Eau de pluie: gaz atmosphérique dissous et sels cycliques.
- Eau de surface: sa composition et sa concentration varie dans l'espace et dans le temps; cette variation dépend de :
  - a) la géologie du bassin versant;
  - b) le climat: la neige contient moins de sel que la pluie;
  - c) l'évaporation : la concentration de solution augmente avec l'augmentation de l'évaporation, ceci entraîne une variation de la salinité d'un cours d'eau avec la saison.
- Eaux souterraines : en général, leur composition est assez variable d'une année (ou saison) à l'autre s'il n'y a pas d'interventions notables de l'homme.

La composition et la concentration de l'eau en sels dépendent de la formation géologique qu'elle traverse, de sa température et de la composition de l'eau de recharge s'il y en a.

## **7. Rapport entre la salinité du sol et celle de l'eau d'irrigation**

L'étude pédologique nous a montré que la plupart des sols irrigués sont affectés par la salinité. Cette dernière est liée à la salinité de l'eau d'irrigation. La salinité développée au niveau du sol va de paire avec celle de l'eau d'irrigation. Plus la conductivité électrolytique de l'eau d'irrigation est forte plus la teneur en Na augmente, provoquant ainsi un enrichissement net en sodium soluble. Lorsque la conductivité croît, le faciès chimique passe du type (Ca, Cl) au type (Na, Cl).

Les résultats ont montré que la salinisation était la conséquence d'une irrigation avec des eaux assez concentrées en sel. Bien que dans certains endroits, les eaux ne soient pas très salées, ce sont pourtant elles qui ont donné naissance aux différentes manifestations de salinisation à cause des caractéristiques spécifiques des sols (sols argileux). (Morsli, 2007).

## **8. Le stress**

### **8.1 Notion de stress**

La capacité d'un organisme à s'adapter à son environnement est d'une importance vitale. La vie existe à travers le maintien d'un équilibre dynamique complexe de l'environnement interne appelé «homéostasie» qui constitue un défi constant face aux forces adverses intrinsèques ou extrinsèques, réelles ou perçues: les agents stressants (Habib et al., 2001) Le milieu intérieur est le concept original de Claude Bernard (1868) selon lequel l'environnement interne est maintenu dans un équilibre constant même si les conditions du monde environnant changent.

Précisant ce concept, Cannon proposa en 1929 le terme d'homéostasie. Ce terme est issu du grec homo (même, comme) et stasis (se tenir, posture) Cannon a été le premier à étudier les variations des réponses physiologiques aux conditions environnementales menaçantes. Cet auteur fonde sa proposition sur l'idée selon laquelle des états stables comme le taux de glucose, la température corporelle et l'équilibre acido-basique sont étroitement régulés. Cette stabilité nécessite que toute tendance au changement rencontre automatiquement des facteurs de résistance.

Lorsqu'il y a dans l'environnement un changement important ou imprévisible, nouveau ou menaçant, les mécanismes de réponses au stress sont activés. Ces réponses nécessitent l'intervention de l'ensemble du système nerveux central et périphérique, entraînent des réponses neuroendocrines et immunitaires qui activent des fonctions adaptatives de survie et, plus tard, assurent un retour à l'équilibre des patterns homéostatiques. Dans ce cadre, le stress est défini comme une situation qui menace ou est perçue comme une menace de l'homéostasie.

Le terme de stress a été inventé par Hans Selye en 1935. Ce dernier a défini le stress comme une « réponse non spécifique de l'organisme à toute sollicitation ». D'origine anglaise, le mot « stress » était employé en mécanique et en physique et voulait dire « force, poids, tension, charge ou effort ». Ce n'est qu'en 1963 que Hans Selye utilise ce mot en médecine et le définit comme étant « des tensions faibles ou fortes, éprouvées depuis toujours et déclenchées par des événements futurs désagréables ou agréables ».

La transposition au monde biologique proposée par Levitt est assez intéressante (Gravot, 2008). Il définit le stress comme étant tout facteur environnemental susceptible de déclencher chez les plantes des modifications chimiques ou physiques dommageables. Ces modifications représentent la contrainte qui peut être plastique ou élastique (Levitt, 1972 in Gravot, 2007).

## **8.2. La plante et le stress**

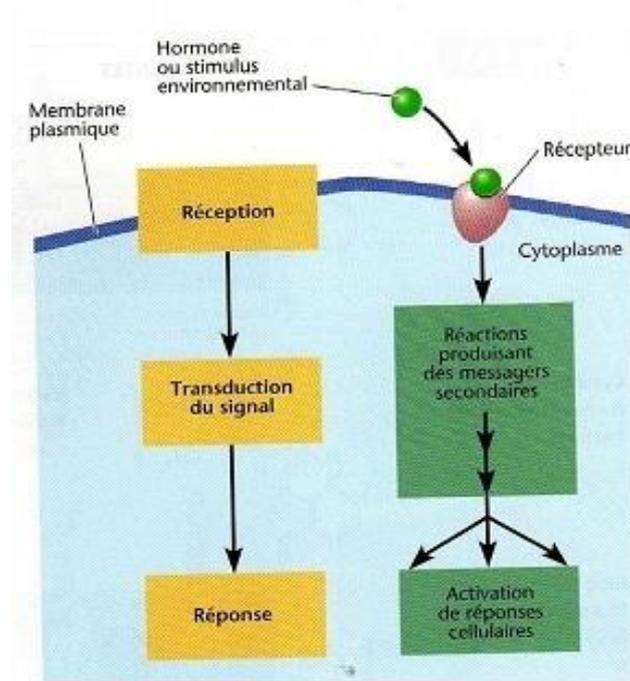
Les végétaux ont commencé à coloniser les continents au silurien, il y a 400 millions d'années. Ce sont les premiers êtres vivants à avoir réussi une telle adaptation et s'ils se sont développés dans le milieu hostile qu'était la terre à cette époque, c'est grâce à la mise en place de systèmes efficaces (photosynthèse, mise en place d'organes spécifiques comme les racines et les feuilles...) Les végétaux ont aussi pu se répandre sur la surface de la planète en mettant en œuvre la pollinisation puis, plus tard, en créant une symbiose avec les insectes via les fleurs. Le règne végétal a réussi à se maintenir et même à prospérer et ce, malgré l'avancée du règne animal. Il semble donc évident que les plantes qui, contrairement aux animaux, sont incapables de se déplacer afin d'échapper à un stress environnemental, ont su développer des stratégies pour répondre aux modifications de leur milieu et pour survivre.

Le quotidien des végétaux n'est pas de tout repos. En effet, sa croissance est, à tout instant, affectée par une multitude de stress environnementaux. Les plantes ont mis en place des mécanismes qui leur sont propres pour percevoir et répondre à toute une série de stress environnementaux tels que la déshydratation, les basses températures, la chaleur, les stress mécaniques comme le toucher ou le vent, les blessures ou encore les infections provoquées par des espèces qui leur sont pathogènes. Tous ces stress environnementaux sont donc perçus par la plante comme des stimuli qui, par un phénomène de transduction du signal au sein de la cellule végétale, vont à leur tour induire tout un ensemble de réponses biochimiques, moléculaires (expression ou répression de certains gènes) ou physiologiques (Tafforeau, 2002)

Ainsi, depuis la vie embryonnaire, le développement des végétaux est fonction non seulement de l'information génétique que ceux-ci portent et qui est spécifique à chaque individu, mais aussi des caractéristiques de l'environnement. Les végétaux sont constamment soumis aux différentes variations environnementales et subissent divers stress biotiques et/ou abiotiques. Aussi, les plantes ont-elles développé des stratégies d'évitement et de tolérance vis-à-vis de ces variations, ce qui leur permet de s'adapter et de s'acclimater aux différentes modifications pour survivre (Elmsehli, 2009).

L'étude des plantes placées dans ces conditions, appelée physiologie des stress, est un aspect important de l'écophysiologie végétale pour trois raisons. D'abord, les plantes répondent souvent aux stress en modifiant leur physiologie et leurs métabolismes normaux; ensuite, l'étude de la physiologie des stress contribue à la compréhension des facteurs qui limitent la répartition des végétaux; enfin, en agriculture, la capacité des cultures à résister aux stress est un facteur important de la détermination du rendement.

Le mécanisme général grâce auquel les plantes réagissent aux stress environnementaux comprend la réception et l'identification du signal, la transmission du signal dans l'ensemble de la plante, puis la modification de l'expression de gènes et du fonctionnement du métabolisme (Nebors, 2008)



**Figure 01 - Perception et traduction du signal par la plante (Nebors, 2008)**

### 8.3. Perception du stress

Les végétaux présentent des mécanismes de perception des variations; c'est cette perception qui déclenche les réactions immunitaires chez les plantes et met en route une cascade de réactions qui influencent les métabolismes primaires et secondaires ainsi que l'expression des gènes de défense.

La perception des signaux internes ou externes a pour rôle soit de maintenir un état équilibré des végétaux et de se protéger des dégâts qui peuvent être générés soit de faciliter l'établissement des interactions bénéfiques pour les plantes (Elmsehli, 2009) Les cellules végétales ne possèdent pas un récepteur ou un senseur spécifique d'un stress donné mais plutôt un ensemble de récepteurs qui vont être sollicités par les différentes composantes du stress. Parmi les récepteurs identifiés, on trouve les canaux ( $\text{Ca}^{2+}$ ) Il y a déjà quelques décennies que le calcium est reconnu comme étant un ion de signalisation ubiquiste chez les végétaux (Tafforeau, 2002). La perception des différents types de stress abiotiques induit un afflux d'ions  $\text{Ca}^{2+}$  dans les cellules (Lefebvre, 2005).

Les signaux calciques dans le cytoplasme peuvent être vus comme la résultante de deux fonctions opposées : les influx et les efflux dans et hors du cytoplasme des cellules. En effet, on peut considérer que dans la dynamique des

signaux calciques, les efflux et les influx sont les déterminants principaux même si les organites et les molécules capables de fixer le calcium peuvent avoir une fonction modulatrice dans la structure de ces signaux. Les recherches actuelles ont permis de mettre en évidence des transporteurs de calcium au niveau de la membrane plasmique, du réticulum endoplasmique, des plastes et de la vacuole, qui peuvent avoir des rôles importants dans la forme et la structure des signaux calciques (Tafforeau, 2002).

En condition de stress thermique ou salin, il a été observé chez les plantes un influx de calcium dans le cytoplasme. Ce calcium provient soit de l'extérieur de la cellule, soit de stocks internes (Knight, 2000). Cet influx résulterait d'une activation des canaux calciques induite par les changements structuraux de la cellule. Cette supposition résulte des études de Pieth, (1999) montrant les liens entre les flux de ( $\text{Ca}^{2+}$ ) et la température, considérant que la réorganisation de cytosquelette et la fluidité de la membrane plasmique sont les premiers changements structuraux liés aux froids (Wang et al., 2001 in Lamzeri, 2007).

Ripoll et al., (2007) ont montré, sur le modèle de l'induction de méristèmes épidermiques dans l'hypocotyle de lin, que le calcium joue un rôle clé dans la perception, mais aussi dans un mécanisme de mémorisation des signaux abiotiques par les végétaux. En effet, lorsque des plantules de lin, âgées de quelques jours, sont soumises à un stimulus abiotique immédiatement suivi par une déplétion temporaire (de l'ordre de la journée) du calcium dans le milieu de culture, elles développent de nombreux méristèmes dans l'épiderme de leur hypocotyle. Lorsque la déplétion calcique est différée de plusieurs jours, l'apparition des méristèmes est différée d'autant tout en conservant un déroulement dans le temps très similaire à celui observé lorsque la déplétion n'est pas différée. Cela met en évidence l'existence, chez cette plante, d'un système de mémorisation des signaux abiotiques dépendant du calcium. De nombreux autres exemples de mémorisation de stimuli par différents végétaux ont été décrits par divers auteurs (Thellier et al., 2000 in Ripoll et al., 2007).

Les histidines Kinases représentent un autre récepteur des stress abiotiques chez les plantes, les levures et les bactéries. Chez *Echerichia coli*, les réponses osmotiques sont contrôlées par le système à deux composants : EnvZ-OmpR.

Les changements osmotiques du milieu sont perçus par EnvZ, ce qui a pour effet de moduler les activités Kinases et phosphatases de cette enzyme. En cas d'hyperosmolarité du milieu, une histidine du domaine kinase d'EnvZ est phosphorylée. Cette phosphorylation est suivie d'un transfert du groupe phosphorylé sur le régulateur OmpR. Dans le cas d'une hypo-osmolarité du milieu, OmpR est déphosphorylé. L'état de phosphorylation de OmpR influence ses propriétés de liaison à l'ADN, lui permettant de réguler la transcription de gènes cibles. Un système analogue, mais comprenant plus de deux composants a été identifié chez les levures et les plantes. Ce système fonctionne de façon similaire au système à deux composants mais inclut un ou plusieurs intermédiaires entre le récepteur membranaire et le facteur de transcription. Ces éléments intermédiaires sont nommés HPt (Histidine containing phosphotransfer) (Urao et al., 2000) Chez la levure, l'histidine kinase transmembranaire SNL1 (suppressor of nup116-C lethal) joue le rôle d'osmosenseur dans un système à deux composants qui permet de déclencher une cascade de phosphorylations (Posas et al., 1996).

L'histidine kinase AtHK1 d'Arabidopsis est capable de compléter des mutations dans SLN1 et d'activer une MAPK impliquée dans la cascade de phosphorylation suivant la perception d'un stress osmotique par la levure, ce qui suggère qu'AtHK1 possède une fonctionnalité d'osmosenseur. De plus, chez Arabidopsis, l'expression d'AtHK1 est plus importante dans les racines et est induite par des changements d'osmolarité (Urao et al., 1999 in Lefebvre, 2005) Une étude récente a montré qu'AtHK1 intervenait dans une voie ABA-dépendante de la signalisation du stress osmotique et avait un rôle dans la maturation de la graine (pendant laquelle elle acquiert une tolérance à la dessiccation), elle interviendrait notamment dans la régulation de la biosynthèse de l'ABA (Wohlbach et al., 2008).

#### **8.4. Traduction du signal**

Suite à la perception du stress, le signal créé par les récepteurs doit être transmis à l'intérieur de la cellule. Cette transduction du signal est assurée par des seconds messagers qui vont activer des voies enzymatiques assurant le fonctionnement de la cascade de réactions et permettant à la cellule de répondre au stress perçu (Vincent, 2006) En effet, toutes les cellules vivantes utilisent un

réseau de transduction de signaux pour contrôler la croissance, obtenir des nutriments du milieu extérieur et, bien sûr, réagir avec leurs environnements. Bien évidemment, ces systèmes correspondent à une sorte de langage cellulaire que les biologistes cherchent depuis longtemps à comprendre (Tafforeau, 2002).

## **9. Les plantes et le stress salin**

L'eau est une ressource indispensable pour les végétaux. Sa présence est une condition incontournable pour que toute plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales. Cependant, suivant le milieu naturel, cette ressource n'est pas toujours facile d'accès dans le sol. Ainsi les plantes présentes sur des surfaces sèches et salées vont se retrouver exposées à un stress hydrique important, contre lequel elles devront lutter pour survivre. Dans le cas d'un stress salin, une double problématique se pose à l'organisme végétal: d'un côté, la présence de sel, en abaissant le potentiel hydrique du sol, menace l'approvisionnement en eau de la plante et de l'autre, l'absorption de sel dans les tissus menace le bon fonctionnement physiologique des cellules. Face à ce danger, toutes les plantes ne sont pas égales. Certaines, nommées glycophytes, ne sont pas capables de supporter la présence de sel. Les halophytes, au contraire, développent des réponses physiologiques pour assurer leur approvisionnement en eau tout en préservant leur métabolisme (Calu, 2006).

### **9.1. Effets du stress salin sur la plante**

La salinité du sol ou de l'eau est causée par la présence d'une quantité excessive de sels. Généralement un taux élevé de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  cause le stress salin. Le stress salin a un triple effet: il réduit le potentiel hydrique, cause un déséquilibre ionique ou des perturbations en homéostasie ionique et provoque une toxicité ionique. Cet état hydrique altéré conduit à une croissance réduite et limitation de la productivité végétale. Depuis que le stress salin implique aussi bien le stress osmotique qu'ionique (Hayashi et Murata, 1998 in Parida et Das, 2005), l'arrêt de la croissance est directement relié à la concentration des sels solubles ou au potentiel osmotique de l'eau du sol (Greenway et Munns, 1980 in Parida et Das, 2005). La salinité est un facteur environnemental très important qui limite la croissance et la productivité (Allakhverdiev et al., 2000b in Parida et Das, 2005).

Durant le début et le développement du stress salin à l'intérieur de la plante, tous les processus majeurs tels que : la photosynthèse, la synthèse des protéines, le métabolisme énergétique... sont affectés. La première réponse est la réduction de la vitesse d'extension de la surface foliaire, suivi par l'arrêt de l'extension avec l'intensification du stress.(Parida et Das, 2005).

### **9.1.1. Effets du stress salin sur la germination**

La germination est régulée par des caractéristiques génotypiques mais aussi par les conditions environnementales et, en particulier, par la disponibilité de l'eau dans le sol et la présence de sel (Sharma, 1973, Gutterman, 1993 ; in Ndour et Danthu, 2000) Ainsi, la germination des graines est le stade le plus sensible aux stress salin et hydrique (Boulghalagh et al., 2006). On peut considérer que la plupart des plantes sont plus sensibles à la salinité durant leurs phases de germination et de levée (Maillard, 2001).

Parmi les causes de l'inhibition de la germination en présence de sel, la variation de l'équilibre hormonal a été évoquée (Ungar, 1978 et Kabar, 1986 in Debez et al., 2001) Plusieurs auteurs ont montré un retard de la germination causé par la salinité chez plusieurs espèces ( Ndour et Danthu, 2000; Boulghalagh et al., 2006, Benata et al., 2006), même chez des espèces halophytes (Debez et al., 2001; Bajji et al., 2002; Belkhoja et Bidai, 2004; Bouda et al., 2006 et Rahmoune et al., 2008). Des travaux faits sur des halophytes ont montré que l'effet inhibiteur du NaCl sur la germination serait essentiellement de nature osmotique, le sel empêchant l'imbibition de la graine (Katembe et al., 1998 in Debez et al., 2001) La réduction du potentiel osmotique de la solution du sol empêche l'imbibition de la graine suite à une diminution des activités enzymatiques et une forte absorption de Na<sup>+</sup> par rapport à K<sup>+</sup>, ce qui conduit à une toxicité embryonnaire et un retard dans les processus métaboliques (Hsiao et al., 1976, Oertli ,1976 ; in Adel et Bader, 2002).

### **9.1.2. Effets du stress salin sur l'absorption**

Chez les plantes cultivées sur milieu témoin sans sel, la concentration totale de la solution foliaire en solutés organiques tend à diminuer avec l'avancement en âge des plantes, alors qu'un effet opposé est noté pour la concentration inorganique totale de la feuille (Rahmoune et al., 1997 ; Ben Naceur et al., 2002) .

Irriguer avec de l'eau chargée en sels réduit la faculté des racines des plantes à puiser de l'eau du sol. Entre deux irrigations, alors que l'humidité du sol diminue, les sels de la solution du sol peuvent se concentrer à hauteur de 2 à 5 fois leur valeur initiale. Ceci cause une augmentation de la pression osmotique de la solution du sol et rend encore plus difficile pour les racines d'extraire l'eau du sol. C'est ce qu'on appelle une sécheresse physiologique (Maillard, 2001). Les effets osmotiques du stress salin peuvent également limiter la croissance des racines, ce qui limite les possibilités l'absorption des éléments nutritifs du sol (Tester et Davenport, 2003 in Jabnoue, 2008).

En présence de sel, l'absorption des cations  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  dépasse souvent celle des anions  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{PO}_4^{4-}$  et  $\text{NO}_3^-$ , ce qui engendre un déficit anionique pour le végétal. Dans les feuilles, les Chlorures ( $\text{Cl}^-$ ) sont toujours accumulés proportionnellement à la teneur globale en sel et en plus grande quantité que le  $\text{Na}^+$  (Rahmoune et al., 2000) Le chlore, en entrant en compétition avec le  $\text{NO}_3^-$ , inhibe dans les plantes sensibles aux sels l'absorption et le transport à longue distance de cet anion vers les parties aériennes et engendre ainsi une carence nutritionnelle qui est estimée par la différence entre la teneur globale en cations majeurs  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  et  $\text{Na}^+$  et la teneur en  $\text{Cl}^-$  (Slama, 1986 in Lamzeri, 2007) Le stress salin réduit dramatiquement la fixation de l'azote  $\text{N}_2$  et l'activité nitrogenase de nodosités chez les légumineuses herbacées (Räsänen, 2002 in Lamzeri, 2007) Pessaraki et al., (1990) ont montré que le stress salin inhibe la fixation du nitrogène chez trois cultivars de *Phaseolus vulgaris* L.

### **9.1.3. Effets du stress salin sur la translocation**

La régulation du transport et de la distribution des ions dans les différents organes de la plante et à l'intérieur des cellules est un facteur essentiel du mécanisme de tolérance au sel (Greenway et Munns, 1980). Une étude faite par Haouala et al., (2007) sur le ray-grass anglais montre que cette espèce accumule plus de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  dans ses feuilles que dans ses racines. Le ray-gras apparaît ainsi comme une espèce du type «includer» alors qu'il est classé comme une espèce moyennement sensible à la salinité. Les glycophytes, plantes poussant dans les sols non salés, paraissent généralement incapables d'assurer à la fois un transfert important d'ions des racines vers les feuilles ainsi qu'une compartimentation

cellulaire efficace. D'après Greenway et Munns (1980), les plantes les plus résistantes sont celles qui évitent une absorption trop importante d'ions. Certaines glycophytes, comme le cotonnier ou l'orge, transportent et accumulent de grandes quantités de  $\text{Na}^+$  dans leurs feuilles.

Les espèces incapables de compartimenter  $\text{Na}^+$  dans leurs feuilles sont nettement plus sensibles à la salinité. En effet, ces espèces semblent peu efficaces pour abaisser la concentration cytoplasmique de  $\text{Na}^+$ , ce qui est peut-être l'une des causes essentielles de leur sensibilité au niveau cellulaire. Cependant, l'incapacité de débarrasser le cytoplasme de  $\text{Na}^+$  a pour conséquence que cet ion est facilement transporté dans le phloème de ces plantes (Zid et Grignon, 1986 in Haouala, 2007)

#### **9.1.4. Effets du stress salin sur la croissance**

La réponse immédiate du stress salin est la réduction de la vitesse de l'expansion de la surface foliaire ce qui conduit à l'arrêt de l'expansion si la concentration du sel augmente (Wang et Nil, 2000). Le stress salin résulte aussi dans la diminution de la biomasse sèche et fraîche des feuilles, tiges et racines (Chartzoulakis et Klapaki, 2000). La salinité accrue est accompagnée par une réduction significative dans la biomasse racinaire, la hauteur de la plante, le nombre de feuilles par plante, la longueur des racines et la surface racinaire chez la tomate (Mohammad et al., 1998).

En effet, les sels accumulés dans le sol peuvent limiter ou complètement arrêter la croissance du végétal suite à une élévation de la pression osmotique du milieu et/ou à l'effet toxique spécifique des éléments (Arbaoui et al., 1999 b). La salinité diminue la croissance des glycophytes en modifiant l'équilibre hydrique et ionique des tissus (Greenway et Munns, 1980 ; Ouerghi et al., 1998)

Un stress salin extrême conduit au nanisme et à l'inhibition de la croissance racinaire. Les feuilles deviennent sclérosées avant même d'avoir fini leur croissance et l'organisme tout entier risque de dépérir assez vite (Calu, 2006).

### **9.1.5. Effets du stress salin sur l'eau dans la plante**

Le potentiel hydrique et le potentiel osmotique des plantes deviennent de plus en plus négatifs avec l'augmentation de la salinité ainsi que la pression de la turgescence (Romeroaranda et al.,2001 in Parida et Das, 2005).

Dans les conditions de concentrations élevées de salinité accrue, le potentiel hydrique de la feuille et la vitesse d'évaporation diminuent significativement chez l'halophyte *S. salsa* alors qu'il n'y a pas de changement dans le contenu relatif en eau (Lu et al.,2002 in Parida et Das, 2005 ).

### **9.1.6. Effets du stress salin sur l'anatomie de la feuille**

La salinité cause une augmentation de l'épaisseur de l'épiderme, l'épaisseur du mésophylle, la longueur des cellules palissadiques le diamètre des cellules palissadiques dans les feuilles de l'haricot, du coton et de l'atriplex (Longstreth et Nobel, 1979 in Parida et Das, 2005). La salinité réduit aussi l'espace intercellulaire dans les feuilles (Delphine et al.,1998 in Parida et Das, 2005) .

L'épaisseur du mésophylle et de l'épiderme ainsi que l'espace intercellulaire diminuent significativement dans les feuilles traitées avec le NaCl de la mangrove *B.parviflora* (Parida et Das, 2005).

Le stress salin cause (1) le développement de la vacuolisation et un gonflement partiel du réticulum endoplasmique, (2) le gonflement de la mitochondrie, (3) la vésiculation et la fragmentation du tonoplaste et (4) la dégradation du cytoplasme par le mélange de la matrice cytoplasmique et vacuolaire des feuilles de la patate douce (*Ipomoea batatas*) (Mitsuya et al.,2000 in Parida et Das, 2005).

### **9.1.7. Effets du stress salin sur le taux des ions**

L'absorption des hautes concentrations de NaCl engendre une compétition avec l'absorption d'autres ions, spécialement le  $K^+$ , ce qui conduit à une déficience en  $K^+$ . Le traitement accru de NaCl induit une augmentation dans le taux du  $Na^+$  et  $Cl^-$  et une diminution dans le taux du  $Ca^{2+}$ ,  $K^+$  et le  $Mg^{2+}$  chez de nombreuses plantes (Khan, 2001 in Haouala et al.,2007). La salinité fait augmenter le contenu de  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Cl^-$  chez *Vicia faba* et le rapport  $K^+/Na^+$  diminue (Gadallah, 1999 in Haouala et al.,2007).

Les effets nutritionnels de la salinité incluent les deux actions primaires du sel sur les plantes: la toxicité directe due à l'accumulation excessive des ions dans les tissus et un déséquilibre nutritionnel provoqué par l'excès de certains ions. L'accumulation des ions  $\text{Na}^+$  dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{2+}$ . Il y aurait une compétition entre  $\text{Na}^+$  et  $\text{Ca}^{2+}$  pour les mêmes sites de fixation apoplasmique.

L'accumulation des ions  $\text{Na}^+$  affecte l'absorption de  $\text{K}^+$  et ceci en fonction de la concentration du premier élément, cependant, la présence de  $\text{Na}^+$  en faible concentration peut augmenter l'absorption de  $\text{K}^+$ , tandis qu'une concentration élevée en  $\text{Na}^+$  diminue l'absorption de  $\text{K}^+$  chez le riz (Levitt, 1980 in Haouala et al.,2007) et la canne à sucre (Nimbalkar, Joshi, 1975 in Haouala et al.,2007). Cette absorption peut même s'arrêter complètement chez le haricot (Hamza, 1977 in Haouala et al.,2007) et le laurier rose (Hajji, 1980 in Haouala et al.,2007) cultivés en présence de chlorure de sodium ( $\text{NaCl}$ ) à  $12 \text{ g.l}^{-1}$

#### **9.1.8. Effets du stress salin sur les enzymes antioxydantes**

En cas de stress biotique ou abiotique, on observe chez les plantes une production rapide et massive d'espèces réactives de l'oxygène. De nombreuses études ont été menées, notamment chez les plantes, afin de préciser quels facteurs entraînent ce phénomène.

De nombreuses conditions environnementales ont ainsi été définies: la sécheresse, les stress thermiques (hautes et basses températures), l'exposition aux métaux lourds, aux ultraviolets, aux polluants aériens tels que l'ozone et le  $\text{SO}_2$ , les stress mécaniques, les carences en nutriments, les attaques de pathogènes, la salinité et les fortes expositions à la lumière (Ben Naceur et al.,2005).

Le stress salin cause un déficit hydrique comme conséquence à l'effet osmotique sur les activités métaboliques des plantes. Ce déficit hydrique cause un stress oxydatif à cause de la formation des espèces réactives de l'oxygène comme les superoxydes, les radicaux hydroxyles et peroxyde.

Les espèces réactives de l'oxygène qui sont le produit des stress hyperosmotique et ionique causent des dysfonctionnements dans la membrane et la mort cellulaire (Bohnert et Jensen, 1996 in Parida et Das, 2005). Les plantes se défendent contre ces

espèces réactives de l'oxygène par l'induction de l'activité de certaines enzymes antioxydantes comme la catalase, la peroxydase, la glutathion réductase et la superoxyde dismutase, qui éliminent les espèces réactives de l'oxygène. L'activité des enzymes antioxydantes comme l'ascorbate peroxydase, la glutathion réductase, la monodéshydroascorbate réductase (MDHAR) et la déshydroascorbate réductase (DHAR) augmentent sous les conditions de stress salin chez le blé alors que l'ascorbate total et le contenu de la glutathion diminuent (Hernandezetal.,2000 inParida et Das, 2005).

#### **9.1.9. Effets du stress salin sur le métabolisme de l'azote**

L'activité de la nitrate réductase (NRA) diminue dans les feuilles de beaucoup de plantes pendant le stress salin (Floresetal.,2000). La première cause de la réduction de la NRA dans les feuilles est un effet spécifique associé à la présence du sel Cl<sup>-</sup> dans le milieu externe. Cet effet de Cl<sup>-</sup> semble être dû à la réduction de l'absorption du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et par conséquent une concentration réduite du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dans les feuilles, bien que l'effet direct du Cl<sup>-</sup> sur l'activité de l'enzyme qui ne peut être écarté (Floresetal.,2000).

Chez le maïs (*Zea mays*) le taux des nitrates diminue dans les feuilles, mais augmente dans les racines sous le stress salin et la NRA des feuilles diminue aussi dans la salinité (Abd ElBaki et al.,2000 in Parida et Das, 2005).

L'exposition des racines nodulées à NaCl des légumineuses comme le soja et l'haricot cause une réduction rapide de la croissance végétale. (Serraz etal.,1998 in Parida et Das, 2005). L'activité de la nitrogénase diminue chez l'haricot par une exposition à courte durée à la salinité.

#### **9.1.10. Effets du stress salin sur les pigments photosynthétiques et les protéines**

Le taux de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles diminue en général sous les conditions de stress salin. Les feuilles les plus âgées commencent à développer une chlorose et finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian et al.,2000). Par contre, Wang et Nil (2000) ont rapporté que le contenu de la chlorophylle augmente sous les conditions de salinité chez *Amaranthus*. Chez *Grevilea*, la protochlorophylle, la chlorophylle et les caroténoïdes diminuent significativement sous le stress salin, mais la vitesse du déclin de la protochlorophylle,

la chlorophylle est plus importante que celle de la chlorophylle a et les caroténoïdes. Les pigments anthocyanines augmentent significativement dans ce cas de stress salin (Kennedy et De Fillippis, 1999 in Parida et Das, 2005). Le contenu des protéines solubles des feuilles diminue en réponse à la salinité (Parida et al., 2002). Agastian et al (2000) ont rapporté que les protéines solubles augmentent à des niveaux bas de salinité et diminuent en hautes concentrations de salinité chez les mûres.

#### **9.1.11. Effets du stress salin sur l'ultrastructure du chloroplaste**

Chez les plantes traitées avec le NaCl, la microscopie électronique a montré que la structure du thylacoïde du chloroplaste devient désorganisée, le nombre et la taille des plastoglobules augmentent et le taux d'amidon diminue (Hernandez et al., 1999 in Parida et Das, 2005). Dans le mésophylle de la patate douce (*Ipomoea batatas*), les membranes des thylacoïdes sont gonflées et la plupart sont perdues sous un stress salin sévère (Mitsuya et al., 2000 in Parida et Das, 2005).

#### **9.1.12. Effets du stress salin sur la photosynthèse**

Le développement des plantes est le résultat de l'intégration et la régulation des processus physiologiques dont le plus dominant est la photosynthèse. La croissance du végétal autant que la production de biomasse est une mesure de la photosynthèse nette et comme les stress environnementaux affectent la croissance donc affectent la photosynthèse. Le stress salin cause des effets à long et à court terme sur la photosynthèse. Les effets à court terme se manifestent après quelques heures jusqu'à un à deux jours de l'exposition au stress, et la réponse est importante; il y a complètement arrêt de l'assimilation du carbone.

L'effet à long terme s'exprime après plusieurs jours de l'exposition au sel et la diminution de l'assimilation du carbone est due à l'accumulation du sel dans les feuilles en développement (Munn et Termatt, 1986 in Parida et Das, 2005), aussi on a rapporté qu'il y a suppression de la photosynthèse sous les conditions d'un stress salin (Kao et al., 2001 in Parida et Das, 2005) et qu'elle ne diminue pas mais plutôt stimulée par de petites concentrations de sel (Kurban et al., 1999 in Parida et Das, 2005). La diminution de la vitesse photosynthétique est due à plusieurs facteurs: (1) la déshydratation des membranes cellulaires ce qui réduit leur perméabilité au CO<sub>2</sub>, (2) la toxicité du sel, (3) la réduction de l'approvisionnement en CO<sub>2</sub> à cause de la

fermeture hydroactive des stomates, (4) la sénescence accrue induite par la salinité et (5) le changement dans l'activité des enzymes causé par le changement dans la structure cytoplasmique. (Iyengar et Reddy, 1996 in Parida et Das, 2005).

## **9.2. La tolérance des plantes au stress salin**

Les effets néfastes de la salinité sur la croissance des plantes sont généralement associés au faible potentiel osmotique de la solution du sol et au niveau élevé de toxicité du sodium (et du chlore pour certaines espèces) qui provoquent des perturbations multiples sur le métabolisme, la croissance et le développement des plantes aux niveaux moléculaire, biochimique et physiologique (Yamaguchi et Blumwald 2006).

La capacité des plantes à réduire les teneurs en sodium dans le cytoplasme semble être un des éléments décisifs de la tolérance à la salinité (Apse et Blumwald 2007). Toutefois, bien que les ions chlorures soient des micro-éléments nécessaires à l'activité enzymatique, à la photosynthèse en tant que co-facteurs, ainsi qu'à la régulation de la turgescence cellulaire, du pH et du potentiel membranaire électrique, ils ne demeurent pas moins toxiques que les ions  $\text{Na}^+$  si leur concentration atteint le seuil critique toléré par les plantes (Teakle et Tyerman 2010).

L'homéostasie ionique cellulaire est un phénomène essentiel et vital pour tous les organismes (Blumwald 2000; Mahajan et al. 2008). La plupart des cellules parviennent à maintenir un niveau élevé de potassium et un faible niveau de sodium dans le cytoplasme à travers la coordination et la régulation des différents transporteurs et canaux (Blumwald et al. 2004).

Il existe deux principales stratégies que les plantes utilisent pour faire face à la salinité : la compartimentation des ions toxiques au sein de la vacuole et leur exclusion hors de la cellule (Munns 2005; Yamaguchi et Blumwald 2006; Apse et Blumwald 2007). D'autre part, les plantes modifient la composition de leur sève; elles peuvent accumuler les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  pour ajuster le potentiel hydrique des tissus, nécessaire pour maintenir la croissance (Munns 2005). Cette accumulation doit être compatible avec une tolérance métabolique de la concentration résultante ou avec une compartimentation entre les divers composants de la cellule ou de la plante. Elle nécessite relativement peu de dépense d'énergie (Cornillon et Palloix 1995).

Dès lors, une des stratégies d'adaptation consiste à synthétiser des osmoprotecteurs, principalement des composés aminés et des sucres, et à les

accumuler dans le cytoplasme et les organites (Ashraf et Foolad 2007; Chen et Jiang 2010; Ksour i et al. 2010; Majumder et al. 2010). Sous condition de concentrations élevées de sodium, que ce dernier soit compartimenté au sein de la vacuole ou exclu de la cellule, le potentiel osmotique du cytoplasme doit être équilibré à celui de la vacuole et du milieu extérieur a fin de maintenir la turgescence cellulaire et l'absorption d'eau nécessaire à la croissance cellulaire. Cela nécessite une augmentation des teneurs en osmolytes dans le cytoplasme, soit par synthèse de solutés (compatibles avec le métabolisme cellulaire) soit par leur absorption de la solution du sol (Chinnusamy et Zhu 2003; Cixin He 2005). Par mi ces composés synthétisés, figurent certains polyols, des sucres, des acides aminés, des bêtaïnes, mais qui, sur le plan énergétique, sont très couteux à produire par la cellule (Majumder et al. 2010). Le rôle principal de ces solutés consiste à maintenir un faible potentiel hydrique à l'intérieur des cellules afin de générer une force de succion pour l'absorption d'eau (Yancey et al.1982;Carpenter et al. 1990). Ces osmolytes, généralement de nature hydrophilique, sont des molécules peu chargées mais polaires et très solubles (Sairam et Tyagi 2004), ce qui suggère qu'ils peuvent adhérer à la surface des protéines et des membranes pour les protéger de la déshydratation (Yancey et al. 1982). Une autre fonction attribuée à ces osmolytes constitue la protection contre l'action des radicaux oxygénés suite au stress salin (Blumwald et al. 2004).

Toutes les plantes ne sont pas égales face au stress salin, suivant leur production de biomasse en présence de sel, quatre grandes tendances ont été discernées:

**Halophyte vraies:** dont la production de biomasse est stimulée par la présence de sel. Ces plantes (*Atriplex sp.*, *Salicornia sp.*, *Sueda sp.* ...) présentent des adaptations poussées et sont naturellement favorisées par la salinité du sol. (Calu, 2006).

**Halophytes facultatives:** présentent une légère augmentation de biomasse à des teneurs faibles en sels: *Plantago maritima*, *Aster tripolium*.... (Calu, 2006).

**Non halophytes résistants:** supportent de faibles concentrations en sels : *Hordeum sp*... (Calu, 2006).

**Glycophytes ou halophobes:** sensibles à la présence de sels: *Phaseolus vulgaris*.... La réduction dans le taux de la chlorophylle observé avec l'intensité du stress salin pourrait être attribuée aux conditions dans lesquelles se trouvent les stomates car

durant le stress salin, la concentration du CO<sub>2</sub> diminue dans le chloroplaste à cause de la réduction dans la conductance stomatique. (Gama et al.,2007).

### **9.2.1. Homéostasie ionique**

#### **a) La compartimentation vacuolaire**

Celle-ci consiste à évacuer du cytoplasme les ions Na<sup>+</sup> en excès vers la vacuole a fin d'éviter leur effet toxique et inhibiteur à l'encontre des processus enzymatiques (Flowers et al.1977). Ce mécanisme de compartimentation vacuolaire est assuré par l'action d'un antiport vacuolaire sodium/proton (Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>) dont l'énergie est fournie par les pompes à protons ATPases (H<sup>+</sup>-adénosine triphosphatases) et PPases (H<sup>+</sup> -pyrophosphatases) vacuolaires (Yamaguchi et Blumwald 2006). Grâce à ce processus de compartimentation de sodium au sein de la vacuole, la cellule parvient à maintenir une faible concentration de sodium dans le cytoplasme, minimisant ainsi son effet toxique; et d'autre part, l'augmentation concomitante de la concentration de sodium dans la vacuole va engendrer une forte pression osmotique qui va favoriser l'absorption d'eau et donc améliorer la turgescence des cellules (Glenn et al. 1999; Apse et Blumwald 2007). Chez les plantes de type « incluser », les flux de sodium sont essentiellement ascendants, et le sel est accumulé dans les parties aériennes au niveau des vacuoles. Par contre, chez celles de type « excluser », la plus grande partie du sodium absorbé et véhiculé vers les feuilles est réexportée vers les racines via le phloème (Levigneron et al. 1995; Berthomieu et al. 2003) ou initialement stockée dans les racines.

La compartimentation du NaCl dans les vacuoles représente le mécanisme principal de détoxification du sel chez les halophytes (Borsani et al. 2003), tandis que les glycophytes ont recours au mécanisme d'exclusion du sodium des cellules (au niveau de la membrane plasmique) des parties aériennes vers les racines (Munns 2002; Tester et Davenport 2003; Blumwald et al.2004). Une différence majeure entre les glycophytes et les halophytes repose sur le fait que ces dernières accumulent et stockent environ 90 % du sodium dans la partie aérienne dont au moins 80 % dans les feuilles (Tester et Bacic 2005), alors que les glycophytes limitent le mouvement d'ions vers la partie aérienne en contrôlant l'influx xylémique d'ions (Hasegawa et al. 2000). Par ailleurs, les halophytes utilisent ce mécanisme de compartimentation de sodium dans la vacuole a fin de pouvoir générer un potentiel osmotique au sein des

cellules, nécessaire à l'absorption de l'eau au niveau des sols salés. Ainsi, l'accumulation du sodium dans le compartiment vacuolaire semble avoir un double rôle, celui de la protection du cytoplasme contre la toxicité du sodium et celui de son utilisation en tant qu'osmoticum dans la vacuole (Blumwald et al. 2000; Bartels et Sunkar 2005).

#### **b) Exclusion des ions toxiques**

L'autre stratégie permettant aux plantes de survivre en condition de stress salin consiste à exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique (Blumwald et al. 2004; Munns 2005).

L'exclusion commence avec la sélectivité de la membrane racinaire, ce qui peut résulter d'une réduction de la perméabilité passive, de la présence de transporteurs sélectifs et d'un transport vers le milieu extérieur des ions déjà absorbés (Apse et Blumwald 2007). Tous ces mécanismes ne sont pas exclusifs, et la résistance des plantes dépend souvent d'une série de mécanismes potentiellement additifs.

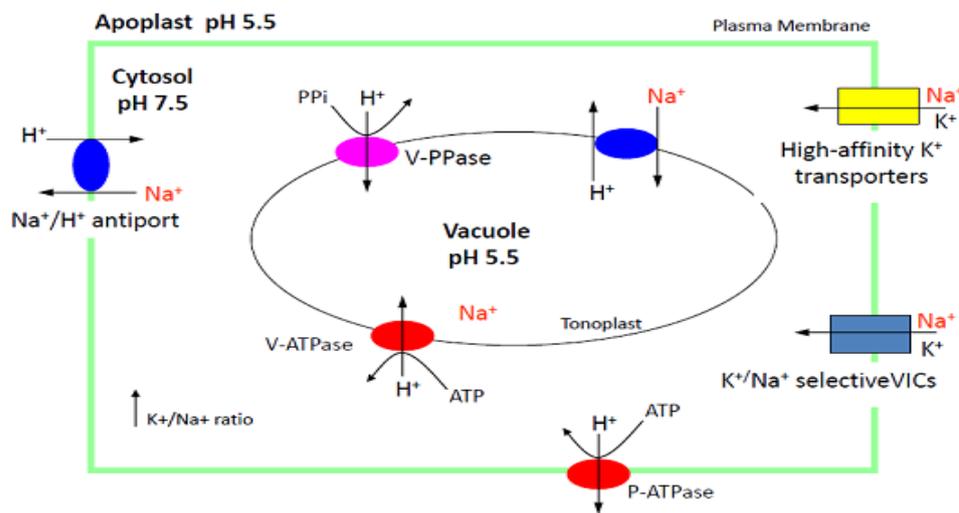
L'exclusion du sodium est réalisée par l'action combinée d'une série de protéines de type SOS (« salt overly sensitive ») (Zhu 2003). SOS1, qui est également un antiport  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  mais localisé au niveau de la membrane plasmique, joue un rôle primordial dans ce mécanisme d'exclusion de sodium vers le milieu extérieur (Shi et al. 2003; Zhu 2003; Mahajan et al. 2008). Afin de réduire l'accumulation de sodium au niveau de la partie aérienne de la plante, ce complexe protéique SOS interagit avec le transporteur HKT1 (Rus et al. 2001) lui aussi situé sur la membrane plasmique et qui est responsable de la recirculation du sodium des feuilles vers les racines via le phloème (Berthomieu et al. 2003; Hauser et Horie 2010). Il existe une corrélation positive entre l'exclusion des sels et la tolérance à la salinité chez plusieurs espèces (Storey et Walker 1999; Lee et al. 2003; Munns et James 2003; Poustini et Siosemardeh 2004; Zhu et al. 2004; Munns et al. 2006).

Chez les variétés de vigne et le peuplier tolérant la salinité, l'exclusion des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  constitue le principal mécanisme qui leur permet de s'adapter au stress salin (Garcia et Charbaji 1993; Hamrouni et al. 2003; Storey et al. 2003; Hamrouni 2009; Sun et al. 2009). Les transporteurs CCC (« cation-chloride cotransporter »), récemment identifiés par Colmenero-Flores et al. (2007), étant responsables du

transport à longue distance des chlorures, seraient également impliqués dans le mécanisme de leur exclusion (Br umos et al. 2009).

**c) Ajustement ionique**

L'augmentation des concentrations vacuolaires de sodium induit la nécessité et le besoin d'élever la pression osmotique des autres compartiments cellulaires afin de maintenir leur volume (Amtmann et Leigh 2010). Quoique la synthèse et l'accumulation de composés solubles compatibles contribue au maintien de la croissance cellulaire en conditions de stress ionique, les plantes ont développé d'autres moyens non moins efficaces tels que l'ajustement ionique afin de réduire et d'équilibrer la concentration d'ions dans le but d'ajuster la pression osmotique au niveau du cytoplasme (Sairam et Tyagi 2004; Shabala et Cui 2007). Ce dernier objectif peut être assuré par une augmentation des concentrations de potassium, outre celle des composés osmotiques compatibles (Munns et Tester 2008). En outre, le potassium joue un rôle également dans le contrôle de la turgescence cellulaire (Sairam et Tyagi 2004). Afin de préserver les réactions métaboliques et de maintenir un rapport K/Na viable, les cellules végétales doivent ajuster leur teneur en potassium entre 100 et 200 mmol/L (Maathuis et Amtmann 1999).



**Figure 2** - Compartimentation et sélection des ions chez la plante en réponse au stress salin (Mansour et al., 2003 in Jebnour, 2008)

**9.2.2. Ajustement osmotique**

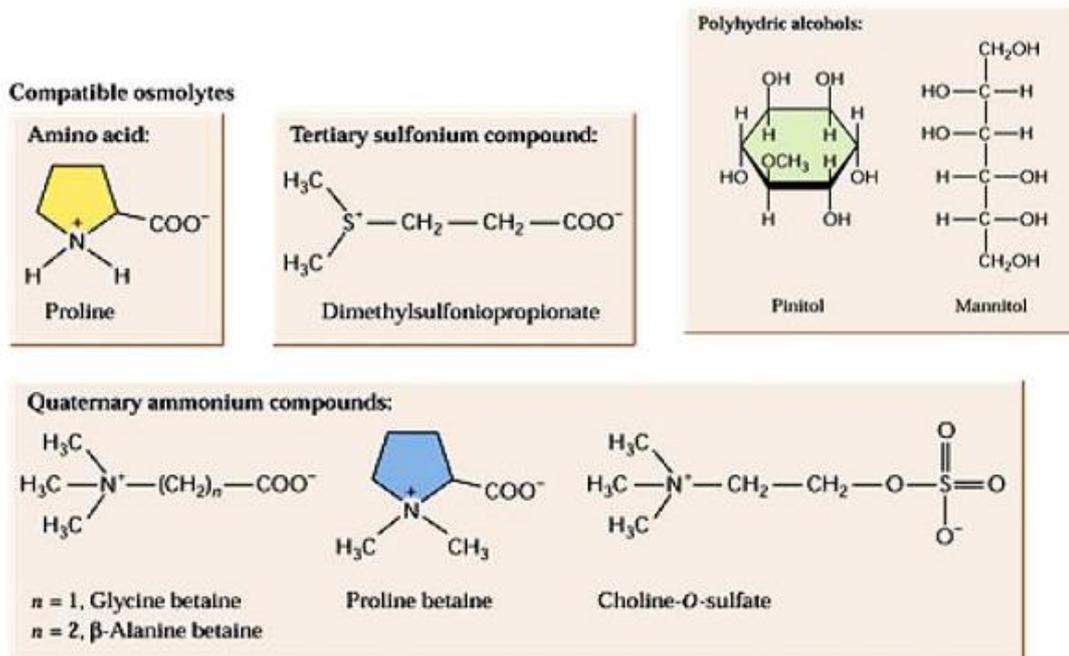
Face à l'augmentation des forces de rétention de l'eau dans un sol en cours de dessiccation, un ajustement osmotique peut se manifester, mais à des degrés

variables, chez la plupart des végétaux. Les métabolites impliqués dans cet ajustement sont assez variés (Tahri et al., 1998). Ces solutés ont des propriétés physiques et biologiques compatibles, même à forte concentration, avec les fonctions métaboliques.

L'un des principaux caractères physiologiques de tolérance aux contraintes du milieu est l'ajustement osmotique. Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs conduisant à une réduction du potentiel osmotique permettant ainsi le maintien du potentiel de turgescence. L'accumulation de ces composés a été mise en évidence chez plusieurs espèces végétales soumises à la contrainte saline. Cette accumulation varie dans de larges proportions suivant l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité. Les différences d'accumulation des solutés (Acides aminés libres, proline et sucres solubles totaux) entre les plantes témoins et les plantes soumises au stress salin sont très importantes (El Midaoui et al., 2007)

L'ajustement osmotique apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation aux stress ionique et osmotique qui s'exprime par la capacité d'un végétal à accumuler, au niveau symplasmique et de manière active des ions tels que les  $K^+$ ,  $Na^+$  et  $Cl^-$  ou des composés organiques tels les sucres solubles (fructose, glucose, tréhalose, raffinose, fructanes) et certains amino-acides (proline, glycine bétaine,  $\beta$ -alaninebétaine, prolinebétaine)

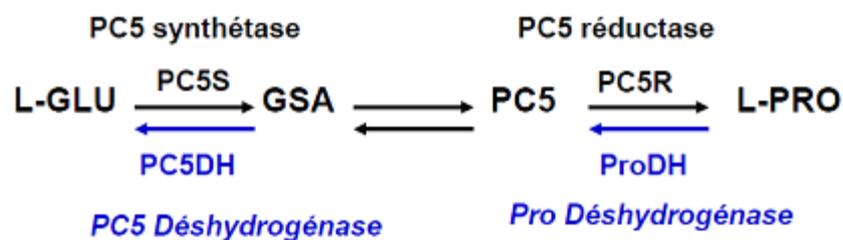
Ce phénomène permet le maintien de nombreuses fonctions physiologique (photosynthèse, transpiration, croissance...) et peut intervenir à tous les stades du développement du végétal. Il permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques surtout dans les organes jeunes, la proline semblant jouer un rôle dans le maintien des pressions cytosol vacuole et de régulation du pH (Hassani et al., 2008) .



**Figure 3** - Exemples d'osmorégulateurs synthétisés par les végétaux  
(D'après Larcher, 1996 cité par Calu, 2006)

Parmi les acides aminés pouvant être accumulés, la proline représente l'une des manifestations les plus remarquables des stress hydriques et osmotiques. Son rôle d'osmoticum a été rapporté par de nombreux auteurs. L'accumulation de la proline, induite par les stress, peut être le résultat de trois processus complémentaires: stimulation de sa synthèse, inhibition de son oxydation et/ou altération de la biosynthèse des protéines.

La proline serait synthétisée à partir de l'acide glutamique via l'acide 5 carboxylique 1 pyrroline (P5C) mais également via l'arginine et l'ornithine (Tahri et al., 1998).



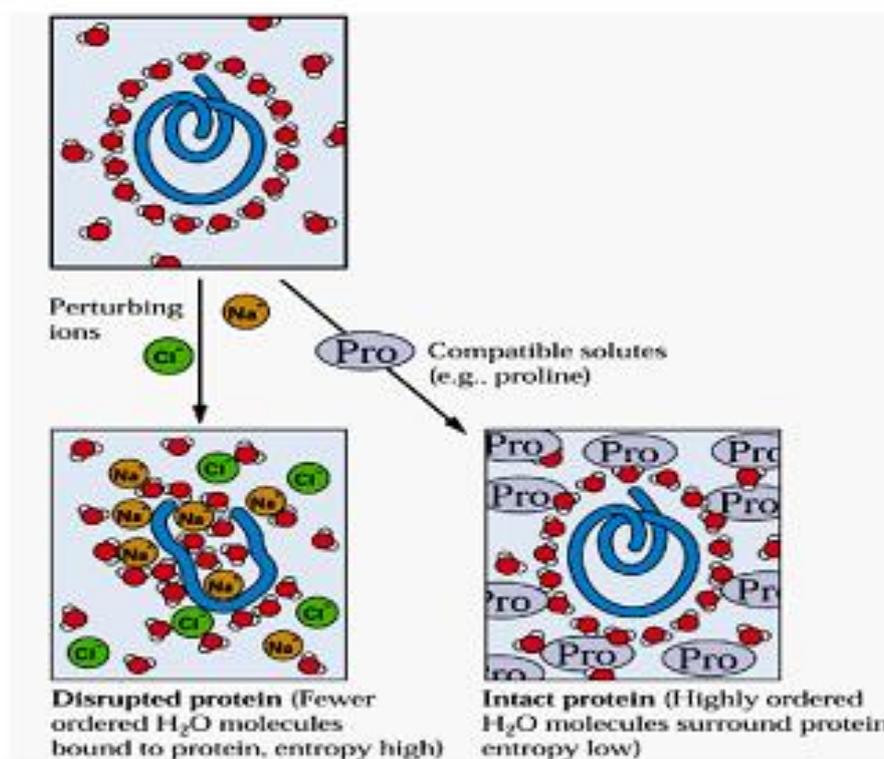
**Figure 4** - Biosynthèse de la proline

Les sucres peuvent servir de composés solubles compatibles pour cet ajustement osmotique, comme de nombreuses autres molécules. De nombreuses études ont mis en évidence l'accumulation de sucres solubles lors de la dessiccation.

Différents sucres solubles peuvent être présents dans les tissus bien hydratés, mais le saccharose est préférentiellement accumulé dans les tissus en déshydratation. De même, la synthèse des sucres et des polyols (glycérol, mannitol, inositolméthyl..) est stimulée par un stress salin.

Les composés inorganiques peuvent aussi avoir un effet dans la régulation osmotique et dans la tolérance à la salinité. Il semblerait même que ce type de molécules soit plus efficace que les composés organiques. En effet leur concentration peut être très élevée dans la vacuole et l'apoplaste pour un coût énergétique très faible (Hare et al., 1998 in Lamzeri, 2007).

En plus de l'ajustement osmotique, les solutés compatibles ont un rôle dans la stabilisation des membranes. Les osmorégulateurs préservent l'intégrité des membranes thylakoïdes et plasmiques après un stress salin (Rhodes et Hanson, 1993 in Jabnour, 2008) Les solutés compatibles ont également une fonction de stabilisation de la conformation des protéines et des propriétés d'antioxydants.



**Figure 5** - Rôle de la proline dans la protection des protéines en présence de NaCl

**a) La proline**

Les teneurs en proline s'accroissent rapidement chez de nombreuses mono- ou dicotylédones soumises à un stress salin (Silva-Ortega et al. 2008). Cette augmentation de la concentration de proline cytoplasmique est consécutive à la stimulation de sa synthèse, résultant d'une élévation des quantités des messagers codant pour l'enzyme qui convertit le glutamate semi-aldéhyde en proline. Il existe deux voies de biosynthèse de la proline chez les plantes, celle de l'ornithine et celle du glutamate. Cette dernière semble être prédominante sous conditions de stress (Silva-Ortega et al. 2008). Il semble que la stimulation de la synthèse de proline soit parallèle à une activation globale d'une voie métabolique partant du glutamate semi-aldéhyde et conduisant à la proline, mais aussi aux polyamines, via l'ornithine et l'arginine (Bar tels et Sunkar 2005). La proline agit en tant que composé soluble compatible dans l'ajustement osmotique pouvant atteindre de fortes concentrations sans exercer d'effet toxique comme le cas des ions (Yancey et al. 1982; Silva-Ortega et al. 2008). En plus du rôle osmotique attribué à la proline, celle-ci intervient dans la détoxification des formes actives d'oxygène (Hong et al. 2000; Kocsy et al., 2005) et la stabilisation des protéines (Ashraf et Foolad 2007; Majumder et al. 2010), protégerait l'intégrité de la membrane plasmique (Mansour, 1998) et constituerait une source de carbone et d'azote ( Sairam et Tyagi .,2004). La dégradation de la proline au niveau des mitochondries est directement couplée au transport d'électrons et à la synthèse d'ATP au niveau de la chaîne respiratoire (Sairam et Tyagi 2004).

L'accumulation de la proline chez diverses espèces de plantes stressées a été corrélée à leur capacité de tolérance, et sa concentration est généralement plus élevée chez les plantes tolérantes que les plantes sensibles (Ashraf et Foolad 2007). Toutefois, dans certains cas, cette relation ne semble pas être valable, tel le cas de certaines variétés de riz (Lutts et al.1999) et de sorgho (de-Lacerda et al. 2003), pour lesquelles, l'accumulation de proline semble plutôt être une simple réaction de la plante qu'un comportement d'adaptation et de tolérance au stress.

**b) Les sucres**

Plusieurs études physiologiques ont démontré que l'accumulation des sucres et des polyols, principalement suite à l'hydrolyse de l'amidon (Hoekstra et al. 2001;

Phillips et al. 2002), était stimulée par un stress salin chez différentes espèces végétales (Bar tels et Sunkar 2005; Majumder et al. 2010).

Une forte corrélation a été établie entre l'accumulation des sucres et le niveau de tolérance à la salinité (Taji et al. 2002; Bar tels et Sunkar 2005). L'augmentation de la concentration des polyols entraîne une augmentation du potentiel osmotique du cytoplasme, ce qui permet une plus grande compartimentation de sodium dans la vacuole. De plus, ces polyols agissent en tant qu'osmoprotecteurs des membranes et des protéines, probablement en éliminant les radicaux libres d'oxygène (Bohner et Jensen 1996). Ils peuvent également servir de source de carbone pendant la période de stress durant laquelle les photosynthétats sont peu disponibles (Ver non et al. 1993). D'autres études font état d'augmentation de teneur en acides organiques (malate, citrate ...), parallèlement ou non à celles des sucres-alcools ou des composés aminés. Chez le plantain, ce phénomène est consécutif à la stimulation de l'activité de  $\beta$ -carboxylation (Levigneron et al. 1995). Chez la vigne, les acides organiques les plus accumulés suite à l'effet du stress salin sont le tartrate et le malate (Cramer et al. 2007). Les sucres pourraient agir en tant qu'osmoticum, protéger des macromolécules spécifiques (enzymes) et contribuer à la stabilité des structures membranaires (Su et al. 1999; Bartels et Sunkar 2005). L'apport de ces composés osmoprotecteurs dans le milieu ne modifie pas le comportement des plantes soumises à un stress salin. Pour estimer leur impact réel sur la tolérance, il faudrait pouvoir modifier leur concentration endogène, donc leur métabolisme. À cet égard, la sur-expression d'un ADNc codant un précurseur de la biosynthèse du mannitol chez des plantes de tabac et *Arabidopsis* a permis d'obtenir un phénotype de tolérance à la salinité (Tarczynski et al. 1993; Thomas et al. 1995). Bien que le mannitol réduise partiellement la quantité d'ions inorganiques accumulés dans le cytoplasme, son effet protecteur en tant que composé soluble compatible semble être suffisant pour assurer une meilleure croissance chez les plantes transgéniques (Tarczynski et al. 1993). Chez des lignées de riz transgéniques, Su et al. (1999) ont démontré que la biosynthèse et l'accumulation de mannitol étaient positivement corrélées avec la tolérance à la salinité des plantes. Ainsi, les travaux menés sur les molécules osmoprotectrices ont ouvert la voie à l'amélioration de la tolérance des plantes au stress salin, via le génie génétique (Munns 2005).

**c) Les bétaines**

La betterave est à l'origine du nom bétaine, car elle en contient des quantités importantes. Les bétaines, qui ont la particularité d'être méthylées, sont issues soit de la proline, soit d'autres acides aminés (Rathinasapabathi 2000). Elles interviennent au niveau de l'ajustement osmotique, de l'osmoprotection et de la protection des enzymes (Gorham 1992). En cas de stress salin, on considère que l'intensification du métabolisme de la choline (précurseur de la glycine bétaine) peut participer au maintien des flux transmembranaires, par un renouvellement plus intense de la phosphatidylcholine, choline phosphorylée qui est la composante majeure des membranes cellulaires (Levigneron et al. 1995). La glycine bétaine est principalement présente au niveau des chloroplastes où elle joue une fonction vitale dans la protection des membranes thylakoïdes et par conséquent dans le maintien de l'efficacité photosynthétique (Ashraf et Foolad 2007) et aussi dans l'osmoprotection en stabilisant les macromolécules et en préservant les membranes sous stress (Yancey 1994; Naidu 2003; Majumder et al. 2010). Certaines plantes cultivées accumulent aussi ce composé lorsqu'elles sont soumises à un stress salin; c'est le cas de l'épinard, du tournesol, du blé, de l'avoine et du maïs (Levigneron et al. 1995; Ashraf et Foolad 2007). Chez ces espèces, les génotypes tolérants accumulent en réponse au stress plus de glycine bétaine que les génotypes sensibles. Cependant, cette relation n'est pas toujours vérifiée mais peut même s'inverser. En effet, aucune corrélation significative n'a été signalée entre l'accumulation de glycine bétaine et la tolérance à la salinité chez différentes espèces de *Triticum*, *Agropyron*, et *Elymus* (Wyn Jones et al. 1984); de plus, des lignées de trèfle égyptien sensibles au sel ont affiché des concentrations de choline et bétaine supérieures à celles des lignées tolérantes (Varshney et al. 1988). De même, la quantité de glycine bétaine chez des plantes transgéniques de tabac et d'*Arabidopsis* (sur-exprimant des gènes de synthèse de la glycine bétaine) n'est pas forcément corrélée à leur niveau de tolérance à la salinité (Huang et al. 2000; Chen et Murata 2002), et cela serait probablement dû au manque de disponibilité de la choline, un des précurseurs de la synthèse de glycine bétaine. Ainsi, lors de la sur-expression d'osmolytes tels que la glycine bétaine, il est important de considérer d'autres facteurs qui peuvent intervenir dans l'adaptation des plantes au stress, notamment la disponibilité du substrat et le flux métabolique suivi par le ou les précurseurs (Huang et al. 2000; Rathinasapabathi 2000). La relation entre

l'accumulation de bêtaïne et la tolérance au stress salin semblerait être liée à l'espèce, voire même au génotype (Ashraf et Foolad 2007). Notons en fin que l'application exogène de glycine bêtaïne a permis d'améliorer la tolérance et le comportement de certaines plantes (tabac, blé, avoine, riz, soja, tomate et haricot) vis-à-vis des stress hydrique (Borojevic et al. 1980; Agboma et al. 1997 a,1997 b,1997c ; Naidu et al. 1998; WeiBing et Rajashekar 1999) et salin (Makela et al. 1998a, 1998b; Lutts 2000).

## **Discussion de l'effet de la salinité sur les paramètres morpho-physiologique des plantes**

### **1- sur les paramètres de croissance**

La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance et le développement des plantes (Bouaouina *et al.*, 2000). Les effets de la salinité se manifestent au niveau de la plante entière à des degrés variables se traduisant par des changements morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui affectent négativement la croissance de la plante et sa productivité (Ben Naceur *et al.*, 1998, Semmadi et Rahmoune, 1995; Wang *et al.*, 2001). La réponse des végétaux au stress salin est généralement étudiée en évaluant les paramètres biométriques de la croissance des parties aériennes et souterraines des plantes stressées. La réponse varie d'un organe à un autre, d'une espèce à l'autre, et selon la nature et l'intensité du stress.

En effet, la salinité est susceptible de perturber la nutrition minérale des plantes en interférant avec le prélèvement de certains éléments essentiels comme le potassium et le calcium et ceci soit par substitution, soit par compétition au niveau des sites d'absorption membranaire (R'him *et al.*, 2013).

Les travaux de Warne *et al.*, (1990) ont montré à cet égard que les signes de stress les plus évidents au niveau de la végétation arrosée par des eaux chargées en sel sont ceux d'une sécheresse physiologique se manifestant par un aspect général rabougri de la plante, par une diminution de la surface foliaire et de la masse racinaire et par un dessèchement partiel de la végétation.

Mohammad *et al.*, (1998) et Chartzoulakis et Klapaki, (2000) ont étudié l'effet du NaCl sur la tomate. Ils ont trouvé que La salinité accrue est accompagnée par une réduction significative dans la biomasse racinaire, la hauteur de la plante, le nombre de feuilles par plante, la longueur des racines et la surface racinaire.

Beaucoup de travaux et résultats similaires ont été trouvés par divers auteurs tels que Ben Ahmed *et al.* (2008), où l'action dépressive du sel se manifeste par une réduction de la production de matière sèche des différents organes de la plante. Elle se manifeste également par la réduction de la hauteur des plantes (Singh et Prasad, 2009).

Également les résultats trouvés par (Ben Khaled et al.,(2003) dans un travail effectué sur le trèfle, ont montré que la croissance pondérale de la partie aérienne a été réduite de 20 % à 4 g.l<sup>-1</sup> et de 44 % à 6 g.l<sup>-1</sup>. Le développement du système racinaire a été moins sensible.

Divers travaux relatifs à l'effet des sels sur les végétaux ont montré que la tolérance à la salinité a été examinée chez la sétaria (*Setaria verticillata L*), graminée estivale à cycle court, en conditions contrôlées de laboratoire. Les plantules sont imbibées par capillarité avec de l'eau distillée, additionnée de NaCl (50 à 300 mM). La détermination de la masse de matière sèche des plantes après trois semaines de culture sur les différentes concentrations en NaCl montre que la sétaria est très sensible à la salinité. Pendant les premiers stades de son développement, la concentration en NaCl qui provoque 50% d'inhibition de la croissance pondérale est de l'ordre de 75 mM. La réduction de croissance semble être associée à une forte accumulation de Na<sup>+</sup> dans la plante (Ben Ahmed et al., 2008).

Une autre expérimentation a porté sur l'impact de la salinité sur la croissance de *Cyperus rotundus L.* en testant l'effet de six concentrations de NaCl ( 0, 1, 3, 5, 7 et 9 g/l) sur quelques paramètres de croissance et de développement a été étudié. Les résultats obtenus montrent que le stress salin a causé des réductions significatives de la biomasse, de la hauteur de la plante, du nombre de feuilles. En comparant les résultats obtenus, il apparaît que les paramètres mesurés peuvent être sujets à des rapports entre eux et de ce fait constituer des outils de compréhension globale sur la manière dont *Cyperus rotundus L* réagit au stress salin grâce à différents mécanismes (Misri et al., 2006).

Une étude sur la tolérance à la salinité chez le pistachier fruitier (*Pistacia vera L.*), où des embryons isolés issues de graines matures ont été cultivés in vitro et soumis durant 30 jours à différentes concentrations salines: 0 ; 42,8 ; 85,5 ; 171,1 et 256,6 mM de NaCl. L'estimation de la croissance des vitro semis (longueur de la partie aérienne et racinaire ainsi que la production des biomasses totales des matières fraîches et sèches des parties aérienne et racinaire) a décelé des différences significatives pour les différentes concentrations du sel (Benmahioul et al., 2008).

Les paramètres biométriques sont souvent comparatifs pour la sélection des écotypes résistants à la salinité. Les effets de 4 niveaux de NaCl (témoin, 50, 75 et 100 mM) sur le comportement morphologique de 5 variétés de tournesol *Helianthus annuus L* (4 hybrides et une population marocaine) ont été étudiés en pots en milieu contrôlé sous serre. Les paramètres mesurés sont la longueur des tiges, des racines, la biomasse sèche aérienne et racinaire. En présence de NaCl, toutes les variétés ont eu un comportement similaire. Toutefois, les réductions ont augmenté significativement avec l'enrichissement du milieu en sel (El Midaoui et *al.*, 2007).

Selon les travaux de R'him et *al.*, (2013) qui ont comparés le comportement de trois variétés de piment (*Capsicum annum L*) soumis à quatre traitements salins de (0, 25, 50, 100 mmol de NaCl). Les résultats obtenus ont montré que la salinité a un effet dépressif sur les trois variétés par une réduction de la matière sèche de la plante, de la conductance stomatique et de la teneur en chlorophylle a, b et totale.

Une autre étude a été réalisée pour comparer l'effet de différentes concentrations de NaCl sur le développement et la croissance de *Spinacia oleracea* et *Phaseolus vulgaris*. Les résultats ont montré que l'épinard est plus tolérant à la salinité que le haricot avec des pertes de la biomasse sèche de 25% et 45% respectivement (Aydin et *al.*, 2001).

Chez l'haricot *Phaseolus vulgaris*, la concentration de 50 mM de NaCl cause un arrêt de croissance due à la réduction en photosynthétats causée par le sel (Brugnoli et Lauteri, 1991 in Gama et *al.*, 2007).

La tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*), l'une des espèces les plus cultivées au monde, est sensible à des concentrations modérées de sels dans le sol. Mais plusieurs auteurs révèlent une grande variabilité parmi les génotypes de tomate dans leur réponse à la salinité (Manaa et *al.*, 2011).

Une étude a été menée sur des plantules de deux variétés de tomate : (Campbell 33 et Mongal) cultivées en hydroponie durant deux semaines en présence de concentrations croissantes de NaCl (0, 17, 50, 85 et 130 mM), montrent qu'au niveau des paramètres de croissance, la réponse des plantules des deux

variétés est variable d'un paramètre à l'autre. En effet, le nombre de feuilles, la longueur de jeunes feuilles, la matière sèche de la partie aérienne, celle des racines et celle de la plante entière sont plus touchés par la salinité chez Mongal. La longueur des tiges, celle des feuilles âgées sont par contre, plus affectées par la salinité chez Campbell 33( Ould Mohamadi et *al.*, 2011).

Masmoudi et *al.*(2011) ont étudié l'effet de la salinité des eaux et la fréquence d'irrigation sur la croissance d'une culture de tomate variété Marmande. Les résultats obtenus ont montrés un effet très important de la fréquence d'irrigation sur le comportement de la plante vis-à-vis la salinité (utilisation des eaux à salinité élevés avec augmentation des fréquences). A l'inverse les traitements relativement moins salés ont toujours donnés les meilleures croissances.

Selon Levigneron et *al* (1995), une augmentation brutale de la salinité du sol se traduit par une réduction immédiate de la croissance foliaire. Un retard de croissance important est signalé chez la plupart des glycophytes dès 50mM/l de NaCl dans la solution du sol. L'inhibition de l'activité de croissance par la salinité est un comportement général caractérisant les glycophytes.

### **2- sur les paramètres physiologiques**

L'intérêt porté aux caractères physiologiques d'adaptation aux contraintes environnementales a attiré l'attention de nombreux chercheurs. L'un des principaux caractères physiologiques de tolérance aux contraintes du milieu est l'ajustement osmotique. Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs conduisant à une réduction du potentiel osmotique permettant ainsi le maintien du potentiel de turgescence (El Midaoui et *al.*,2007).

L'ajustement osmotique apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation aux stress ionique et osmotique. Ce phénomène s'exprime par la capacité d'un végétal à accumuler, au niveau symplasmique et de manière active des ions tels que les  $K^+$  et  $Na^+$  et  $Cl^-$  (Munns et *al.*, 2006) ou de composés organiques tels les sucres solubles et certains amino-acides comme la proline (Morant-Manceau et *al.*, 2004, Ottow et *al.*, 2005, in Hassani et *al.*, 2008). Ainsi, l'ajustement osmotique permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et peut intervenir à tous les stades du

développement du végétal (Martinez et al., 2007). L'osmorégulation permet aussi une protection des membranes et des systèmes enzymatiques surtout dans les organes jeunes et la proline semble jouer un rôle dans le maintien des pressions cytosol-vacuole et de régulation du pH (Ottow et al., 2005).

Les travaux de Shabala et al (2005), ont montré que la synthèse des composés organiques ou osmoprotecteurs, est l'une des stratégies que la plante déploie pour atténuer l'effet de la salinité. Les protéines, les sucres solubles, les acides aminés et plus particulièrement la proline, comptent parmi ces composés organiques qui jouent un rôle majeur dans l'ajustement osmotique de la plante déjà perturbée par la présence excessive des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>. La tolérance des plantes au sel, dépend de leur maintien d'une absorption suffisante de nutriments essentiels, tel que K<sup>+</sup>, notamment en présence d'un excès de Na<sup>+</sup>.

L'accumulation de ces composés organiques a été mise en évidence chez plusieurs espèces végétales soumises à la contrainte saline. Cette accumulation varie dans de larges proportions suivant l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité. Les différences d'accumulation des solutés (Acides aminés libres, la proline et les sucres solubles totaux) entre les plantes témoins et les plantes soumises au stress salin sont très importantes. (El Midaoui et al., 2007).

Le mécanisme de l'accumulation de la proline permet de penser à la présence de sites de résistance de la plante à la contrainte. En effet, le transport de la proline de la source (lieu de synthèse) au site de la résistance est admis depuis longtemps comme un paramètre important dans l'acquisition de cette résistance (Bellinger et al., 1989). Paquin (1986), signale que la proline serait synthétisée dans les feuilles et transportée vers ces sites; d'autres rapportent que l'acide aminé migre chez diverses plantes glycophytes vers les feuilles et s'y localise chez le sorgho (Weimberg, 1987), le coton (Boutelier, 1986), la fève (Belkhodja et Benkabilia., 2000), le trèfle d'Alexandrie (Benkhalel et al., 2003).

La stratégie d'accumulation de proline libre a été rapportée chez plusieurs espèces et dans différentes situations de stress (osmotiques, hydriques, et thermiques) (Tahri et al., 1998). Certains auteurs (Singh et al., 1973) pensent que les quantités accumulées pourraient être liées au niveau de tolérance aux stress. La proline accumulée pourrait jouer un rôle d'osmoticum. Elle pourrait, également, intervenir

dans la régulation du pH cytoplasmique ou constituer une réserve d'azote utilisée par la plante postérieurement à la période du stress (Hadjadj *et al.*, 2010).

l'étude sur des plantules d'orge (*Hordeum vulgare*) qui ont été soumises à différentes concentrations de NaCl (0, 150, 200 et 250 mM). a montré que l'accumulation de proline est positivement corrélée avec la salinité (Hassani *et al.*, 2008).

Également, une étude sur des plantules de tournesol (*Helianthus annuus L.*), à partir du stade de deux feuilles, ont été arrosées, avec des concentrations progressives de (25, 50, 75 et 100 mM de NaCl) respectivement les 1er, 2ème, 3ème et 4ème jours après l'application du stress. Les teneurs en proline totales ont augmentés successivement de l'ordre de 70, 135 et 271% dans les cas 50, 75 et 100 mM NaCl (El Midaoui *et al.*, 2007).

Le problème posé par la salinité à la production de la tomate industrielle en Algérie, a amené Arbaoui *et al.*, (1999) à étudier ses réactions au sel. Une variété de tomate (hybride F1) destinée pour la transformation, est soumise à l'action de concentrations croissantes de 100 et 300 meq/l de NaCl + CaCl<sub>2</sub>. Une analyse métabolique a porté sur l'évolution de la proline dans les feuilles, les tiges et les racines, après deux applications du stress salin, à deux stades différents: début floraison et fin floraison. Cette étude a permis de dégager que cette espèce accumule des quantités importantes de proline pour résister au stress salin. Ces résultats étaient préliminaires pour définir une approche qui permettrait d'apporter des solutions aux problèmes posés par la salinité dans les régions arides et semi- arides.

En ce qui concerne les teneurs en sucres solubles il a été rapporté que, des corrélations significatives et négatives sont établies, en conditions salines, entre la production de la biomasse sèche aérienne et les teneurs des feuilles en sucres solubles totaux de certaines espèces comme le haricot et le riz (Rather, 1984 in El Midaoui *et al.*, 2007). A l'inverse, chez d'autres espèces comme le blé, l'orge et le triticale, ainsi que le cotonnier et le soja (Rather, 1984 in El Midaoui *et al.*, 2007), c'est plutôt le phénomène contraire qui a été observé : les variétés présumées plus tolérantes de ces espèces sembleraient accumuler des quantités plus élevées de sucres solubles.

Une étude comparative a été menée sur diverses espèces végétales telles que le haricot (très sensible), le riz (sensible), le soja (moyennement résistant) et le cotonnier (tolérant) où des analyses des sucres ont été faites sur des plantes de 21 à 35 jours, cultivées pendant sept jours sur des solutions contenant 40 à 60 mM de NaCl. Les résultats révèlent que la teneur en sucres des feuilles augmente considérablement chez le haricot et plus faiblement chez le riz. Par contre elle diminue légèrement chez le soja et plus fortement chez le cotonnier (El Midaoui *et al.*, 2007).

Après l'application d'un stress salin en milieu hydroponique à des plantules de trèfle (*Trifolium alexandrinum L.*) à 6 g/l de NaCl, la proline et les sucres solubles se sont significativement accumulés dans les feuilles sous l'effet du sel et participeraient aux phénomènes d'ajustement osmotique (Ben Khaled *et al.*, 2003).

Le comportement physiologique de deux variétés de bananier sous l'effet des doses croissantes de NaCl (0, 2, 4 et 6 g/l) s'est traduit par des teneurs élevées en proline racinaire et en sucres solubles totaux, au niveau des racines et des feuilles (Belfakih *et al.*, 2013).

Les travaux de Ould Mohamdi *et al.* (2011), ont fait ressortir sur deux variétés de tomate (Campbell 33 et Mongal) soumises à des concentrations croissantes de NaCl (0, 17, 50, 85 et 130 mM), que les deux variétés sont confrontées au stress salin appliqué par une accumulation plus importante de sucres solubles que de proline dans leurs feuilles.

Dans le même contexte, Denden *et al.* (2005) in Lepengué *et al.* (2012), montrent que les baisses des teneurs chlorophylliennes pourraient être des variantes de la physiologie de ce stress chimique. La toxicité saline provoquerait dans ce cas, des dégradations de chlorophylle proportionnellement aux concentrations salines. De tels phénomènes ont également déjà été rapportés par Lepengué *et al.* (2010) sur le maïs (*Zea mays*, L), Symaraytis *et al.* (1992) sur *Nicotiana plumbaginifolia*, et Piri (1991) sur le blé (*Triticum aestivum*, L.), en réponse aux toxicités salines.

De plus, trois variétés de *Lycopersicon esculentum* et une variété de *Lycopersicon sheesmanii* ont été étudiés sous différents régimes d'irrigation à l'eau saline. Les teneurs en chlorophylle (a), (b) et totale ont été réduites sous l'effet d'un stress salin (El Iklil *et al.*, 2002).

Plusieurs autres travaux se sont intéressés à l'effet de la salinité sur la teneur en chlorophylles (a), (b) et totale des plantes. Raj et *al.*, (1993) ont examiné la pertinence d'utiliser les cinétiques de la fluorescence de la chlorophylle (a) comme marqueur fiable pour le tamisage *in vivo* de variétés tolérantes au sel (sulfate de sodium) et ce, en comparant deux variétés de blé (*Triticum aestivum L.*) montrant des réactions différentes à la salinité: une variété sensible et une autre tolérante aux sels. Des plantules âgées de 3 semaines ont été soumises à différentes concentrations de sel (0 à 2%) pendant une période de 2 semaines. Le taux de la chlorophylle (a), mesuré sur des sections de feuilles, diminuent significativement chez la variété sensible, comparativement à la variété résistante, à mesure que la concentration en sel augmente. Le contenu total en chlorophylle de la variété tolérante augmente significativement suite au stress salin, avec une augmentation de la chlorophylle (a) aussi bien que de la chlorophylle (b), alors que chez la variété sensible, il n'y a pas de variations significatives.

Un travail réalisé sur l'Eucalyptus gomphocephala soumis au traitement (4g/l, 8g/l, 12g/l et 16g/l) de NaCl, les résultats montrent que les composantes de la chlorophylle chez cette espèce sont plus ou moins stables (Lamzeri, 2007).

En condition de stress salin sévère le contenu de la chlorophylle diminue considérablement chez les plants sauvages d'*Arabidopsis thaliana* (Mitsuya et *al.*, 2006).

El Midaoui et *al.*, (2007) ont étudié Les effets de 4 niveaux de NaCl (témoin, 50, 75 & 100 mM) sur le tournesol cultivé (*Helianthus annuus L.*) Les résultats concernant les teneurs en chlorophylles ont montré que chez tous les témoins, les teneurs en chlorophylles sont restées plus importantes, comparativement aux teneurs en chlorophylles dosées chez les plantes de tournesol stressées. Les réductions de teneurs les plus importantes ont été notées en présence de 100 mM NaCl avec cependant des diminutions moyennes de l'ordre de 41, 48 et 44% respectivement pour les Chlorophylle a, b et totale.

Aussi il a été étudié en Iran les effets d'un niveau élevé de salinité combiné avec l'application de calcium supplémentaire sur les teneurs en chlorophylle chez le fraisier. Des plants de fraisiers (*Fragaria × ananassa Duch.*) cv. Selva ont été suivis sous culture hydroponique en serre chaude; plusieurs

traitements de NaCl ont été appliqués. Les résultats ont indiqué que la teneur en chlorophylle était diminuée par la salinité (Khayyat et al., 2007).

Également, les résultats obtenus par R'him et al (2013) sur le comportement de trois variétés de piment (*Capsicum annum L*) soumis à des conditions de stress salin (0, 25, 50, 100 mmol de NaCl) ont montré une réduction de la conductance stomatique et de la teneur en chlorophylle a, b et totale.

Aussi, des études ont été faites sur des plantules de tomate (*Solanum lycopersicum*), traitées par différentes concentrations de NaCl (0-100 mM) en milieu riche ou pauvre en azote pendant 10 jours. Les résultats obtenus ont suggéré que les plantes cultivées en milieu riche en azote sont plus affectées par le stress salin et que celui-ci agit sur les centres réactionnels du photosystème II (Debouba et al., 2006).

La réduction de la photosynthèse dépend de deux aspects de la salinisation à savoir, 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 électrochimique photosynthétique inactif (Allakhverdiev et al, 2001).

Aussi selon Walker et al. (1981), une perte de turgescence en milieu salé serait responsable d'une diminution de la capacité photosynthétique et, par conséquent, de la croissance.

Selon El Iklil et al, (2002), la réduction de la chlorophylle est peut être liée à la sensibilité de l'une des étapes de sa biosynthèse au chlorure de sodium.

Nos résultats sont conformes à ceux de Seemann et Sharkey,( 1986) sur le haricot (*Phaseolus vulgaris L*) qui ont souligné que la salinité de (100 mM NaCl) du milieu réduit considérablement la capacité photosynthétique.

Levitt (1980), attribue la dégradation de chlorophylles foliaires sous l'effet du stress salin, à la destruction des pigments chlorophylliens et à l'instabilité du complexe pigmentaire protéique perturbé par l'excès des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>.

## **Conclusion**

La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance et le développement des plantes surtout dans les régions arides et semi-arides qui souffrent des problèmes de la salinisation des sols et des eaux d'irrigation.

La résistance au sel apparaît comme un caractère polygénique contrôlé à différents niveaux d'organisation, de la cellule à la plante entière. Les mécanismes de réponse aux stress font intervenir un certain nombre de réactions au sein de ce processus physiologique. Chez les plantes, ces différentes étapes correspondent à la perception et la reconnaissance du stress, la transduction du signal qui en résulte à l'intérieur de la cellule, l'amplification de ce signal, la modification de l'expression de certains gènes et la production de molécules impliquées dans le rétablissement de l'homéostasie cellulaire. La chlorophylle et les molécules d'osmorégulation dans cette cascade de réactions peuvent être considérées comme des marqueurs de la réponse au stress salin.

La diversité des effets du sel offre une gamme étendue de critères physiologiques et biochimiques qui peuvent être à la base de tests rapides, utilisables pour un tri à grande échelle.

Nous nous sommes intéressés dans le présent travail à la réponse de deux glycophytes maraichère, la tomate (var saint pierre) et le haricot (var Djadida) dans des milieux salés puis corrigés et comparés à un témoin. Nous avons démontré au moyen de ces expériences le rôle joué par la technique de correction des eaux salines dans les accroissements des paramètres de croissance, de développement, de production, de la qualité organoleptique des fruits et les paramètres physiologiques qui peuvent en être modifiés significativement.

La correction des eaux salines naturelles même avec des teneurs élevées en sels favorise l'absorption hydrominérale qui s'est traduite par le bon développement des espèces étudiées alors que le déséquilibre ionique dans les eaux salines naturelles a pour conséquence une dépression qui peut provoquer, a) un ralentissement et un retard de la lenteur d'absorption hydrominérale qui peut même s'arrêter définitivement; b) nanisme et rabougrissement des plantes; c) une fructification hâtive et peu abondante et dans les cas extrêmes la plante meurt avant d'avoir pu se reproduire. Ces accidents sont d'ailleurs dus davantage à la sécheresse physiologique qu'à une absorption excessive de sels.

L'irrigation avec les eaux salines conduit à l'augmentation de la salinité dans le milieu racinaire. Le déséquilibre ionique des traitements salins naturels (T1, T2 et T3) accentue l'effet de la salinité des milieux alimentaires, ce qui limite la croissance des plantes étudiées, et réduit par conséquent, la consommation hydrique et minérale qui est en relation avec l'évapotranspiration. Par contre, la concentration élevée de sels dans les milieux nutritifs corrigés et équilibrés favorise le développement végétatif des plantes et qui est plus marqué chez la tomate que le haricot.

L'application des traitements salins naturels (T1, T2 et T3) ont eut le même effet, à savoir le retard de la vitesse de croissance, la limitation de la croissance et le développement qui a été mis en évidence à travers les différents paramètres étudiés (hauteur finale des plants, diamètre des tiges, nombre de feuilles, biomasse fraîche et sèche de la partie aérienne et racinaire, nombre de fleurs et de fruits et le rendement), et un retard de floraison et de la nouaison. Par contre, la correction de ces solutions salines, à savoir (T1C, T2C et T3C) a permis en revanche aux espèces étudiées de réaliser correctement leurs cycles de développement et d'échapper à l'effet néfaste de la salinité. Les accroissements les plus importants sont enregistrés dans la plus part des prélèvements réalisés chez le traitement (T2C).

La biomasse totale est maintenue avec les eaux très fortement salées, tant qu'elle est diminuée par les eaux salines naturelles due essentiellement au dessèchement précoce et la chute des feuilles. On déduit de cela, qu'en optimisant la fert-irrigation dans les eaux salines naturelles, il doit être possible d'obtenir des plantes des caractéristiques équivalentes au témoin.

En ce qui concerne l'effet de la salinité des eaux d'irrigation sur les paramètres physiologique. La réponse biochimique, analysée à travers l'expression de l'accumulation de la proline et des sucres solubles montrent que les plantes de tomate et de haricot accumulent ces composés protéiniques et glucidiques dans les différents organes (racines, tiges et feuilles) dans des proportions variables. Cette accumulation varie d'un organe à un autre, d'une espèce à l'autre, selon le stade de développement, et selon la nature et l'intensité du stress appliqué. Cette variation est probablement liée au rôle que jouent ces substances à l'échelle cellulaire ainsi que son implication dans l'ajustement osmotique. L'évolution de l'accumulation de ces composés organiques se fait dans le sens racines, tiges, feuilles avec une accumulation plus importante chez la

tomate que le haricot et chez les traitements salins corrigés que les naturels et en dernière les plantes alimentées par le traitement nutritif standard (T<sub>4</sub>). Les plantes de tomate et de haricot arrivent à croître et à se développer dans des conditions de salinité élevée grâce principalement au mécanisme d'ajustement osmotique ce qui montre qu'elles ont utilisées les mêmes mécanismes de tolérance à la contrainte saline, toute fois la différence réside au niveau des teneurs synthétisées. Ainsi le haricot serait plus sensible que la tomate.

Les teneurs en chlorophylles (a et b) sont des paramètres très sensibles, qui peuvent nous renseigner sur le degré de tolérance des cultures à la salinité. Les eaux salines brutes ont montré des taux de réduction importante de la chlorophylle alors que la correction des ces eaux, a permis d'augmenter la quantité de ces deux paramètres. Par ailleurs, il faut signaler que les teneurs en chlorophylle (a et b) sont plus sensibles à l'effet du stress salin chez le haricot que chez la tomate.

L'équilibre nutritionnel dans les traitements salins corrigés a permis d'augmenter de manière significative d'une part le nombre de fruits par plant et d'autre part le poids moyen des fruits et des gousses et ce par rapport aux traitements salins naturels mais reste assez faibles par rapport à celle du témoin.

La composition chimique des fruits est remarquablement modifiée par les différents traitements, les teneurs en sucres totaux, en vitamine C et en acidité des fruits sont significativement augmentées au niveau des traitements salins corrigés (T<sub>1C</sub>, T<sub>2C</sub> et T<sub>3C</sub>) par rapport au témoin (T<sub>4</sub>). A l'inverse, ces paramètres sont plus faibles dans des environnements salins naturels (T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> et T<sub>3</sub>).

Enfin, ces résultats seront d'un apport important pour participer à une meilleure conduite des cultures légumières dans les zones arides et semi arides où la qualité des eaux fournies pour l'irrigation est défavorable puisque toutes les prévisions montrent que notre région sera touchée par une pénurie des ressources en eaux et plus spécialement de la part consacré à l'agriculture et de ce fait la valorisation des eaux salines non conventionnelles devient une nécessité. Cependant, des études à long terme doivent être entreprises afin de justifier le motif environnemental pour l'utilisation de ces eaux salines sans le risque d'accentuer le phénomène de salinisation qui reste une priorité essentielle à prendre en charge.

Références bibliographiques

**Adel, J., and Bader, J. (2002):** Studies of some traits related to salinity tolerance in bread wheat (*Triticumaestivum* L.). Proceeding of the International Symposium on optimum resources utilization in salt-affected Ecosystems in arid and semi-arid regions, Cairo, Egypt, p.102.

**Agastian, P., Kingsley S.J., and Vivekanandan, M. (2000):** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica* 38, 287–290.

**Agboma, M., Jones, M.G.K., Peltonen-Sainio, P., Rita, H., and Pehu,E. (1997a):** Exogenous glycine betaine enhances grain yield of maize, sorghum and wheat grown under two supplementary water ing regimes. *J. Agron. Crop Sci.*178 (1) : 29 – 37. doi:10.1111/j.1439-037X.1997.tb00348.x.

**Agboma, P., Peltonen-Sainio, P., Hinkkanen, R., and Pehu, E. (1997 b):** Effect of foliar application of glycine betaine on yield components of drought stressed tobacco plants. *Exp. Agr ic.* 33(3) : 345 –352.doi:10.1017/S0014479797003062.

**Agboma, P., Sinclair, T., Jokinen, K., Peltonen-Sainio, P., and Pehu,E. (1997c):** An evaluation of the effect of exogenous glycine betaine on the growth and yield of soybean: Timing of application,water ing regimes and cultivars. *Field Crops Res.* 54 :51– 64.doi:10.1016/S0378-4290(97)00040-3

**Allakhverdiev, Y. M., Mamedov, M. D., and Gasanov, R. A. (2001):** The Effect of Glycinebetaine on the Heat Stability of Photosynthetic Reactions in Thylakoid Membranes. *Turk. J. Bot.* Vol 25, pp. 11-17

**Amtmann, A., and Leigh, R. (2010):** Ion homeostasis. Chap. 12.Dans *Abiotic stress adaptation in plants: Physiological, molecular and genomic foundation*. Sous la direction de A. Pareek, S.K. Sopory, H.J. Bohnert et Govindjee. p. 245 –262.

**Angelier, E. (2008) :** Les sciences de la complexité des vivants, Ed Tec et Doc Lavoisier, 22p.

**Apse, M.P., and Blumwald, E. (2007) :**Na<sup>+</sup> transport in plants. *FEBS Lett.* 581 (12) : 22 47– 22 54. do i: 10.1 016/ j.febsle t. 2007 .04.0 14 PMID:17459382.

**Arbaoui, M., Benkhalifa, M., et Belkhodja, M. (1999) :** La réponse métabolique de la tomate industrielle (*LycopersicumEsculentum* Mill.) au choc salin, cultivée dans un sol sableux mélangé à la bentonite. Université de Sénia, Oran, Algérie. Séminaire 02, Ouargla 08-10 Novembre 1999 Agronomie et Hydraulique en zone Aride et Semi-Aride.

**Arbaoui, M., Benkhalifa, M., et Belkhodja M. (2000):** Réponses physiologiques de quelques variétés de blé dur à la salinité au stade juvénile. *Option méditerranéenne* Pp.267-270.

**Ashraf M., et Foolad M. R. (2007):** Role of glycine betaine and protein in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*. 59. pp 206-216.

**Auzac, J. (1994) :** Le calcium : un messenger dans la réponse aux plantes aux stimuli .Revue no1: Plantation, recherche, développement, vol. 1, pp 22-27.

**Aydin A.,Tusan M., and sezen, Y. (1997):** Effect of sodium salt on growth and nutrient uptake of spinach (*Spinacea oleracea*) and bean (*Phaseolus vulgaris*)

**Aydin, A., Metin, T., and Yildirim, S. (2001):** Effect of sodium salts on growth and nutrient uptake of spinach (*Spinacia oleracea*) and beans (*Phaseolus vulgaris*) . *Plant and Soil*. Vol.16, pp. 47-54. Belfakih, 2013.

**Aïdoud, A., Le Floc'h, E., et Le Houérou, H. N. (2006):** Les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse*. Vol. 17, no 1-2, pp. 19-30

**Bajji, M., Kinet, J.M., and Lutts, S. (2002):** Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of *Atriplexhalimus* (*Chenopodiaceae*) *Can.J. Bot.* Vol. 80, n°3, pp. 297-304.

**Bartels, D., and Sunkar, R. (2005):** Drought and salt tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 24(1) : 23 – 58 . doi:1 0.1080/07352680590910410.

**Bayuelo-Jiménez, J., Debouck, D.G., and Lynch, J.P. (2002):** Salinity tolerance in *Phaseolus* species during early vegetative growth. *Crop Science*. Pp.2184.

**Belfakih, M., Ibriz, M., et Zouahri A. (2013):** Effet de la salinité sur les paramètres morpho-physiologiques de deux variétés de bananier (*Musa acuminata L*) *Journal of Applied Biosciences* 70:5652– 5662.

**Belkhodja, M., et Bidai, Y. (2004) :** La réponse des graines d'*Atriplex halimus L.* à la salinité au stade de germination. *Sciences et changements planétaires/sécheresse*. Vol.15, n°4, pp. 331-335.

**Belkhodja, M., and Benkabilia, M.(2000):** Proline response of faba bean (*Vicia faba L.*) under salt stress. *Egypt. J.of Agric.Res.*,78,(1),p.185-195.

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

**Ben Ahmed, H., Manaa, A., et Zid, E.(2008):** Tolérance à la salinité d'une poaceae à cycle court : la sétiaire (*Setaria verticillata L.*) *Comptes rendus de biologie*. Vol. 331, n°2, pp. 164-170. Ben Khaled et al.,2003

**Ben Naceur M., Ben Salem M., Rahmoune, C., Chrifi, A., ElJaafari, S., et Paul, R. (1998):** Étude comparée du comportement de quelques variétés anciennes

et quelques variétés nouvelles de blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous contrainte hydrique. *Annales de l'INRA* 71: 251-273.

**Ben Naceur, M., Abdellaoui, R., Cheikh-M'Hamed, H., Hedhly, K., et Selmi, M., (2005):** Critères précoces de tolérance au stress salin chez quelques géotypes de tomate. *Annales de l'INRGEF*, 6, pp. 55-70.

**Ben Naceur, M., Ben Salem, M., Rouissi, M., El Berji, Z., et Rahmoune, C. (2002) :** Influence du manque d'eau sur le comportement écophysologique de quatre variétés de blé dur. *Annales de l'INRGEF*. Vol. 5, pp. 133-152.

**Ben Naceur, M., Rahmoun, C., Sdiri, H., Medahi, M., et Selmi, M. (2001):** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production de grains de blé. *Sécheresse*, 12 (3): 167-174.

**Benata, H., Berrichi, A., B., Reda Tazi, M., Abdelmoumen, H., Misbah, et El Idrissi, M. (2006) :** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et le développement de trois espèces légumineuses : *Acacia tortilis* var. *raddiana*, *Leucaenaleucocephala* et *Prosopis juliflora*. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole Settat 16 – 17 Mars 2006. Recueil des résumés. 25p.

**Benkhalel, L., Gomez, A.M., Honrubia, M., et Oihabi, A. (2003):** Effet du stress salin en milieu hydroponique sur le trèfle inoculé par le *Rhizobium*. *Agronomie*, 23, p.553- 560.

**Benmahioul, B., Daguin, F., et Kaid-Harche, M. (2008):** Effet du stress salin sur la germination et la croissance in vitro du pistachier (*Pistacia vera* L.). Université « Abou Bekr Bel Kaïd », Tlemcen, Algérie .Comptes rendus Biologie. *Agronomie*. Vol. 331, issue 2, pp. 164-170.

**Benmimoune, M. (2002) :** «La gestion de la fertilisation potassique en arboriculture fruitière », *Acquis et perspectives de la recherche*, INA, Tunis, 4 p

**Berthomieu, P., Conéjéro, G., Nublat, A., Brackenbury, W. J., Lambert, C., Savio, C., Uozumi, N., Oiki, S., Yamada, K., Cellier, F., Gosti, F., Simonneau, T., Essah, P.A., Tester, M., Véry, A.A., Sentenac, H., and Casse, F. (2003) :** Functional analysis of *AtHKT1* in *Arabidopsis* shows that  $\text{Na}^+$  recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *EMBO J.* 22(9) : 2004–2014. doi:10.1093/emboj/cdg207. PMID:12727868.

**Bertrand, R. (1981):** Sols salins et cultures irriguées avec des eaux salines. Ed. GERDAT – IRAT, 44P.

**Bezappaly, D. (1984):** Les plantes cultivées en Afrique occidentale – Macou. Ed Mir, 279p.

- Blanc, D. (1987) :** Les cultures hors sol. Ed. INRA. Paris. 409p.
- Blumwald, E. (2000) :** Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.* 12(4) : 431 –434. doi:10.1016/S0955-0674 (00)00112-5. PMID:10873827.
- Blumwald, E., Aharon, G.S., and Apse, M.P. (2000) :** Sodium transport in plant cells. *Biochim. Biophys. Acta*, 1465(1 –2) : 140 – 151. doi:10.1016/S0005-2736(00)00135-8. PMID:10748251.
- Blumwald, E., Grover, A., and Good, A.G. (2004):** Breeding for abiotic stress resistance: challenges and opportunities. 2004 « New directions for a diverse planet ». Dans *Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Crop Science Congress*, 26 September – 1 October 2004, Brisbane, Australia. [CDROM]. Web site [www.cropscience.org.au](http://www.cropsscience.org.au).
- Bohnert, H.J., et Jensen, R.G. (1996):** Metabolic engineering for increased salt tolerance the next step. *Aust. J. Plant Physiol.* 23 (5): 661-667. doi:10.1071/PP9960661.
- Bois, G. (2005):** Ecophysiologie de semis de conifères ectomycorhizés en milieu salin et sodique. Thèse de doctorat. 187p.
- Bokman, O. (1990) :** « Agriculture et fertilisation » Ed Norsk Hydro, 171p.
- Bonte, L.H. (2010) :** Réaliser et entretenir un mur végétal. Ed. Eyrolles. Paris. pp : 79-81.
- Borojevic, S., Cupina, T.,and Krsmanovic, M. (1980):**Green area parameters in relation to grain yield of different wheat genotypes. *Z. Pf lanzenzuech.*84: 265– 283.
- Borsani, O., Valpuesta, V., and Botella, M.A. (2003) :** Developing salt tolerant plants in a new century: a molecular biology approach. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 73(2) : 101–115. doi:10.1023/A:1022849200433.
- Bouaouina, S., Zid, E., et Hajji, M. (2000):** Tolérance à la salinité, transports ioniques et fluorescence chlorophyllienne chez le blé dur (*Triticum turgidum* L.) .CIHEAM - Options Méditerranéennes. pp. 239-2.
- Bouda, S., Baaziz, M., and Haddioui, A. (2006):** Effect of salinity on germination of genus *Atriplex*. Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole. Faculté des sciences et techniques, Settat, Maroc, p. 151.
- Boulghalagh, J., Berrichi, A., El Halouani, H., et Boukroute, A. (2006) :** Effet des stress salin et hydrique sur la germination des graines du jojoba (*Simmondsiachinensis*[link] schneider). Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole, Settat, Maroc, p. 24.

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

**Brumos, J., Colmenero-Flores, J.M., Conesa, A., Izquierdo, P., Sánchez, G., Iglesias, D.J., López-Climent, M.F., Gómez-Cadenas, A., and Talón, M. (2009):** Membrane transporters and carbon metabolism implicated in chloride homeostasis differentiate salt stress responses in tolerant and sensitive Citrus rootstocks. *Funct. Integr. Genomics*, 9(3): 293 – 309. doi:10.1007/s10142-008-0107-6. PMID:19190944.

**Brun, R. (2003) :** La rose sous serre pour la fleur coupée. Ed. INRA. Paris. p7.

**Brun, R., et Settembrino, A. (1994) :** Le pilotage de la fertilisation des cultures hors sol, *Revu., P.H.M.*, pp 8-15.

**Callen, J. (2007) :** « Biologie cellulaire ». Ed Dunod 2ème édition, Paris, 307p.

**Calmon, P., Métivier, J. (2003) :** Molybdène et environnement, Direction de l'environnement et de l'intervention-Service d'études du comportement des radionucléides dans les écosystèmes, 6p.

**Calu, G. (2006).** Effet du stress salin sur les plantes. Comparaison entre deux plantes modèles : *Arabidopsis thaliana* et *Thellungiella halophila*. Master 1, Recherche biotechnologie : du gène à la molécule Spectro Sciences, article 23, 10 p.

**Carpenter, J.F., Crowe, L.M., and Arakawa, T. (1990) :** Comparison of solute-induced protein stabilisation in aqueous solution and in the frozen and dried states. *J. Dairy Sci.* 73(12) : 327– 333. doi:10.3168/jds.S0022-0302(90)79065-0.

**Chartzoulakis, K., et Klapaki, G. (2000):** Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci. Hortic.* 86, 247–260.

**Chaux, C., et Foury, C. (1994):** Productions légumières, tome 3 (Légumineuses potagères Légumes fruits). Ed. Lavoisier Tec & Doc. Pp : 145 - 230.

**Chen, H., and Jiang, J.-G. (2010):** Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environ. Rev.* 18(NA) : 309 – 319. doi:10.1139/A10-014.

**Chen, T.H., and Murata, N. (2002):** Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5(3) : 250 – 257. doi:10.1016/S1369-5266(02)00255-8. PMID:11960744.

**Chibane, A. (1999) :** Transfert de technologie en agriculture, fiche technique « tomate sous serre ». MADRPM. Bulletin mensuel N°57. 4p.

**Chinnusamy, V., Zhu, J., and Zhu, JK. (2006):** Salt stress signaling and mechanisms of plant salt tolerance. Genetic engineering. (Research Support, N.I.H., Extramural Research Support, U.S. Gov't, Non-P.H.S. Review)2006.;27:141-77.

**Chinnusamy, V., and Zhu, J.K. (2003):** Plant responses to abiotic stress. Topics in current genetics. Vol. 4. Sous la direction de H. Hirt et K. Shinozaki. Springer-Verlag, Berlin. p. 242–271.

**Cixin He, M.S. (2005):** Analysis of ATNHX1 -expressing transgenic cotton under high salt conditions and in the field. A dissertation in biology, Ph.D

Claude Bernard (1868)

**Coïc, Y., et Coppenet, M. (1989) :** Les oligo-éléments en agriculture et élevage. Ed. INRA. Paris. Pp : 73-74.

**Coïc, Y., et Lesaint, C. (1975):** La nutrition minérale en eau de plantes horticulture avancée. Document technique S.C.P.A, n°23, Versailles, 21p.

**Coïc. Y. (1984) :** Les cultures sans sol. Revue science et vie N°146. Pp : 68 - 75.

**Colmenero-Flores, J.M., Martinez, G., Gamba, G., Vazquez, N., Iglesias, D.J., Brumos, J., and Talon, M. (2007) :** Identification and functional characterization of cation-chloride cotransporters in plants. Plant J.50(2) : 278 – 292. doi:10.1111/j.1365-313X.2007.03048.x. PMID:17355435.

**Comillon, P. (1985) :** Effet des basses températures appliquées aux parties aériennes ou racinaires de la tomate sur l'absorption d'éléments minéraux et la fertilité pollinique, Revu. Agronomie, 5 (1), pp 33-38.

**Cordovilla, M.P., Ocana, A., Ligerio, F., and Lluç, C. (1995):** Salinity effects on growth analysis and nutrient composition in four grain legumes- Rhizobium symbiosis. J.Plant Nutr., 18, 1595-1609

**Cornillon, P., et Palloix, A. (1995) :** Influence de la salinité et de la température du substrat sur la croissance et la nutrition du piment. Fruits, 50: 469–471.

**Cramer GR. (2002):** Sodium-calcium interactions under salinity stress. In: "Salinity. Environment-Plants-Molecules". Eds. A. Läuchli and U. Lüttge. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 205-227 (2002).

**Cramer, G.R., Ergül, A., Grimplet, J., Tillett, R.L., Tattersall, E.A.R., Bohlman, M.C., Vincent, D., Sonderegger, J., Evans, J., Osborne, C., Quilici, D., Schlauch, K.A., Schooley, D.A., and Cushman, J.C. (2007):** Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. Funct. Integr. Genomics, 7(2): 111–134. doi:10.1007/s10142-006-0039-y. PMID:17136344.

**Cuartero, J., and Fernandez-Munez, R. (1999):** Tomato and salinity. *Scientia Hort.*, 78: 83-125.

**Daniet, R and Karel, B. (1986):** Fundamentals of plant pathology, Ed. W.H. Freeman, 523p.

**Davidian, J.( 2007) :** « Le soufre dans le sol et ces rôles dans la physiologie de la plante » Académie d'Agriculture de France, pp1-2, davidian@supagro.inra.fr

**Debez, A., Chaibi, W. et Bouzid, S. (2001) :** Effet du NaCl et de régulateurs de croissance sur la germination d'*Atriplexhalimus*L. *Agriculture*. Vol. 10, n°2, pp. 8-135.

**Debouba, M., Ghorbel, M. H. et Gouia, H. (2006):** Effets du NaCl et de la déficience en azote sur la fluorescence chloro-phyllienne du photosystème II chez la tomate (*Solanum lycopersicon*, Chibli F1). *Acta. Bot.* Vol. 154, n°4, pp. 635-642.

**De-Lacerda, C.F., Cambraia, J., Oliva, M.A., Ruiz, H.A., and Prisco, J.T. (2003):** Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 49(2): 107 –120. doi:10.1016/S0098-8472(02) 00064-3.

**Delgado, M.J., Ligeró, F. and Lluch, C. (1994):** Effects of salt stress on growth and nitrogen fixation by pea, faba-bean, common bean and soybean plants. *Soil Biol. Biochem.*, 26, 371-376.

**Denden, M., Bettaieb, T., Sahli, A. et 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.

**Diehil, R. (1975) :** *Agriculture générale*. Ed J.B Baillière, 396p. Document technique SCPA n°23. Versailles, 21 p.

**Djerroudi, Z., Belkhodja, M., Bissati, S. and Hadjadj, S. (2010):** Effet du Stress Salin sur l'accumulation de Proline Chez Deux espèces d'*Atriplex Halimus* L. et *Atriplex Canescens* (Pursh) Nutt; *European Journal of Scientific Research*, pp.249-260. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02060.x. PMID:19895402.

**Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebecs, P.A. and Smith, F. (1956):** Colorimetric method for détermination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 (3) : 350-356.

**Dubost, D. (1994):** Pratique de l'irrigation au Sahara. CIHEAM / IAM.

**El Iklil, Y., Karrou, M., Mrabet, R. et Benichou, M. (2002):** Effet du stress salin sur la variation de certains métabolites chez *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon sheesmanii*. *Canadian journal of plant science*. Vol. 82, n°1, pp. 177-183.

**El Alaoui, A. (2007) :** La fertilisation minérale des cultures, les éléments secondaires et oligo-éléments. Bulletin mensuel d'information et de liaison, institut agronomique et vétérinaire Hassan 2, Rabat, pp 2-4.

**El Midaoui, M., Benbella, M., Aït Houssa, A. Ibriz, M. et Talouizte, A. (2007):** Contribution à l'étude de quelques mécanismes d'adaptation à la salinité chez le tournesol cultivé (*Helianthus annuus L.*) Revue HTE N°136, mars 2007, pp. 29-34.

**Elattir, H., Skiredj, A. et Elfadl, A. (2003):** La toma te, l'aubergine, le poivron et le gombo. Bulletin mensuel d'information et de liaison du PNTTA . MADRPM/ DERD N° 100.

**Elmsehli, S. (2009) :** Les plantes et la perception des changements environnementaux. Compte rendu de la session 4 : Biotic and abiotic stresses. 8ème Colloque National de la SFBV, 8-10 Juillet 2009, Strasbourg, France, pp. 20-25.

**Ennahli, S. and Earl, H.J. (2005):** Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. Crop Sci. (45) p. 2374-2382.

**Erard. P., Jeannequin. B., et Letard, M. (1995):** Maîtrise de l'irrigation fertilisante, tomate sous serre et abris en sol et hors sol. Ed Tec & Doc.

**FAO. (2012) :** www. FAOSTAT. FAO. org.

**FAO. (2005) :** Foresterie en zone aride. Archives de documents de la FAO, 12 p.

**Fevereau, J. (1976) :** Culture en containers. Revue horticole N°14. pp : 68 - 75.

**Flexas, J., Bota, J., Loreto F. and Sharkey, T.D. (2004):** Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. Plant Physiology 6: 296 279.

**Flores, P., Botella M.A., Martinez V. and Cedra, A. (2000) :** Ionic and osmotic effects on nitrate reductase activity in tomato seedlings. J. Plant Physiol. 156, 552–557.

**Flowers, T.J., Troke, P.F., and Yeo, A.R. (1977):** The mechanisms of salt tolerance in halophytes. Annu. Rev. Plant Physiol. 28(1): 89-121. doi:10.1146/annurev.pp.28.060177.000513.

**Francis, T.R. and Kannenberg, LW. (1970):** Yield stability studies in short season maize: A descriptive method for grouping genotypes. Canadian J. Pl. Sci., 58: 1029–1034.

**Gallais. A., et Bannerot, H. (1992) :** Amélioration des espèces végétales cultivées. Ed. INRA. France. Pp : 369 – 391.

- Gama, P.B.S., Inanaga, S., Tanaka K. and Nakazawa, R. (2007):** Physiological response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings to salinity stress. *African Journal of Biotechnology* Vol. 6 (2), pp. 079-088
- Garcia, M., and Charbaji, T. (1993):** Effect of sodium chloride salinity on cationequilibria in grapevine. *J. Plant Nutr.* 16(11): 2225 –2237. doi:10.1080/01904169309364682.
- Garg, A.K., Kim, J.K., Owens, T.G, Ranwala, A.P., Choi, Y.D., Kochian L.V., and Wu, R.J (2002):** Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (99) p. 15898-15903.
- Gedda, A. (2007) :** « Le potager bio », Ed Eyrolles, 105 p
- Ghodbène, N. (2006) :** Étude comparative de quelques paramètres morpho-physio agronomiques chez quelques variétés d'orge (*Hordeum vulgare* L.) Cultivées en condition de salinité. Mémoire d'ingénieur en biologie végétale. 109p.
- Gillapsy, G., Bendavid, H., and Gruissem, W. (1993):** Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell* 5:1439-1452.
- Glenn, E., Brown, J. J., and Blumwald, E . (1999):** Salt–tolerant mechanisms and crop potential of halophytes. *Crit. Rev. Plant Sci.* 18(2): 227 –255. doi:10.1016/S0735-2689(99)00388-3.
- Gorham, J. (1992) :** Salt tolerance of plants. *Science Progress*, 76: 273–285.
- Gravot, A. (2007) :** Réponses aux stress chez les végétaux. Présentation power point.
- Gravot, A. (2008) :** Le stress chez les végétaux. Cours de biologie végétale. 20p.
- Greenway, H. and Munns, R. (1980):** Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. *Annual Review of Plant Physiology.* Vol. 3, pp. 149-190
- Grennan, A.K. (2006):** High Impact Abiotic Stress in Rice. An “Omic” Approach; *Plant Physiology*, April 2006, Vol. 140, pp. 1139–1141
- Guignard, J.L. (1998):** Biochimie végétale. Éditions Masson, Paris, 255 p.
- Guillet, P. (2010) :** Baignades biologiques. Ed. Eyrolles Environnement. Paris. 80p.
- Habib, K.E., Gold, P.W. et Chrousos, G.P. (2001):** Neuroendocrinology of stress. *EndocrinolMetabClin North Am.* Vol 30, pp. 695-728.
- Hadjadj, S., Djerroudi, O., et Bissati, S. (2010):** Effet de la salinité sur l'accumulation de la proline foliaire d'*atriplex halimus* l. et d'*Atriplex canescens* (Pursh) nutt aux stades juvéniles. *Annales des Sciences et Technologie* Vol. 2, N° 2. Pp 126-134.

**Hamrouni, L. (2009) :** Évaluation de la tolérance au sel chez la vigne. Thèse de Doctorat en sciences biologiques, Faculté des Sciences de Tunis.

**Hamrouni, L., Hanana, M., Abdely, C., et Ghorbel, A. (2003) :** Variabilité de la réponse au sel chez la vigne au stade de développement végétatif. Congrès Mondial de l'Office de la Vigne et du Vin, Paris, France.

**Haouala, F., Ferjani, H. et Ben El Hadj, S. (2007):** Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>) et du chlore (Cl<sup>-</sup>) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais et du chiendent. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* Vol. 11, n°3, pp. 235-244.

**Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K., and Bohnert, H.J. (2000):** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Plant Mol. Biol.* Vol. 54: 463- 499

**Hassani, A., Dellal, A., Belkhodja, M. et Kaid- Harche, M. (2008):** Effet de la salinité sur l'eau et certains osmolytes chez l'orge (*Hordeum Vulgare L*) *European Journal of Scientific Research.* Vol.23, n°1, pp.61-69.

**Hauser, F., and Horie, T. (2010) :** A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: a mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratio in leaves during salinity stress. *Plant Cell Environ.* 33(4) : 552 – 565. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02056.x. PMID:19895406.

**Heller, R. (1977) :** Physiologie végétale. Tome 1: nutrition. Ed Masson et CSI. 332 p.

**Heller, R., Esnault. R. et Lance. C. (1998):** Physiologie végétale : Nutrition, 6ème édition. Ed. Dunod. Paris. 323p.

**Hennion, B. (2003) :** « Le kiwi », Ed Ctifl, pp170-177.

**Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., and Buitink, J. (2001):** Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 6(9) : 431 – 438. doi:10.1016/S1360-1385(01)02052-0. PMID:11544133.

**Hopkins, W.G. (2003) :** Physiologie végétale. Ed. De Boeck. Paris. 495p.

**Huang, J. and Redman RE. (1995):** Response of growth, morphology and anatomy to salinity and calcium supply in cultivated and wild barley. *Canadian Journal of Botany* 73: 1859-1866.

**Huang, J., Hirji, R., Adam, L., Rozwadowski, K.L., Hammerlindl, J. K., Keller, W.A., and Selvaraj, G. (2000) :** Genetic engineering of glycinebetaine production toward enhancing stress tolerance in plants: metabolic limitations. *Plant Physiol.* 122(3) : 747 – 756. doi:10.1104/pp.122.3.747. PMID:10712538.

**I.R.A, (2011) :** Institut des régions arides, *Revue des Régions Arides* n° 25 (1/2011) pp:3-14

**Indrea, Y. (1988)** : Guide pratique pour les cultures légumières, Cluj et Napoca, pp 55-58

**IPTRID. (2006)**: Conférence électronique sur la salinisation. Extension de la salinisation et stratégie de prévention et réhabilitation.p2, 11.

**Jabnoune, M. (2008)** : Adaptation des plantes à l'environnement : Stress salin. Présentation Power Point.

**Johnson, G. ( 2007)** : Biologie , Ed De Boeck, 782 p.

**Katerji, N. (1995)**: Réponse des cultures à la contrainte hydrique d'origine saline, approches empiriques et mécanistes. Académie d'agriculture de France, 81, 2. 73 – 86.

**Khadri M., Tejera N. A., and Lluh C. (2006)**: Alleviation of Salt Stress inCommon Bean (*Phaseolus vulgaris*) by Exogenous Abscisic Acid Supply. Journal ofPlant GrowthRegulation. 25:110–119.

**Khadri, M., Pliego, L., Soussi, M., Lluh C., and Ocana, A. (2001)**: Ammonium assimilation and ureide metabolism in common bean (*Phaseolus vulgaris* L) nodules under salt stress.Agronomy. 21, 635-643.

**Khayyat, M., Rajae, S., Sajjadinia, A., Eshghi, S. and Tafazoli, E. (2007)**: Calcium effects on changes in chlorophyll contents, dry weight and micronutrients of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants under salt-stress conditions. Birjand Univ., Birjand, Iran. Fruits. Vol. 64, pp. 53-59.

**Knight, H. (2000)**: Calcium signaling during abioticstress in plants. Int. Rev. Cytol. Vol. 195, pp. 269-325.

**Kocsy, G., Laurie, R., Szalai, G., Szilagyi, V., Simon-Sarkadi, L.,Galiba, G., and de Ronde, J.A. (2005)**: Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses. Physiol. Plant. 124(2) :227–235. doi:10.1111/j.1399-3054.2005.00504.x

**Kolev, N. (1976)** : Les cultures maraichères en Algérie, Tome I, légumes et fruits. Ed. Ministère de l'agriculture et de la réforme agraire. pp145-161.

**Ksour i, R., Megdiche, W., Koyro, H.-W., and Abdelly, C. (2010)** :Responses of halophytes to environmental stresses with special emphasis to salinity. Adv. Bot. Res. 53: 117–145. doi:10.1016/S0065-2296(10)53004-0.

**Laberche, J. (2010)** : Biologie végétale, Ed Dunod, 3eme édition, Paris, 176p

**Laberche, J.C. (1999)** : Biologie végétale. Ed Dunod, paris, 240 p.

**Lacroix, C. (1999)** : Azote, Culture légumières et fraisier, Environnement et qualité. Ed Ctifl, pp 09-205.

**Lacroix, M. (2011) :** Nutrition en calcium, problème et prévention .Laboratoire de diagnostique en phytoprotection, Québec, Ed Ctifl, 65p.

**Lafon, J.P., et Tharaud-Prayer, C. (1996):** Biologie des plantes cultivées. ,Ed.2, Ed. Lavoisier Tec. Et Doc., Paris, 233p.

**Lamzeri, H. (2007):** Réponses écophysiologicals de trois espèces forestières du genre *Acacia*, *Eucalyptus* et *Schinus* (*A. cyanophylla*, *E. gomphocephala* et *S. mölle*) soumises à un stress salin. Thèse de doctorat en Ecologie et Environnement .Option : Ecologie végétale. Université Mentouri Constantine. 141p.

**Larousse agricole, (2000):** Larousse agricole, Ed. Larousse. Paris. 767p.

**Lawlor, D.W. (1995):** The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnoff N, ed. Environment and plant metabolism. Flexibility and acclimati on. Oxford: BIOS Scientific Publishers.

**Le Houérou, H. N. (1992):** The role of saltbushes (*Atriplex* spp.) in arid land rehabilitation in the Mediterranean basin : a review. Agroforestry systems. Vol 18, pp. 107-148.

**Lee, K.-S., Choi, W.-Y., Ko, J.-C., Kim, T.-S., and Gregoria, G.B. (2003) :**Salinity tolerance of japonica and indica rice (*Oryza sativa* L.) at the seedling stage. *Planta*, 216(6): 1043 –1046. PMID:12687373.

**Lefebvre, V. (2005) :** Caractérisation des gènes ATNCED impliqués dans la biosynthèse de l'acide abscissique dans la graine d'*Arabidopsisthaliana*. Thèse de PhD en Biologie cellulaire et moléculaire, INAPG, 101 p.

**Lepengué, A-N., Mouaragadja, I., Ake, S., et M'batchi, B. (2012):** Quelques aspects biochimiques de la réaction de la roselle (*Hibiscus sabdariffa* L. var. *sabdariffa*) au stress salin; *Journal of Applied Biosciences* 49. Pp 3452– 3458.

**Lepengué, A-N., Mouaragadja, I., M'batchi B., et Aké, S. (2010):** Effet du Chlorure de sodium (NaCl) sur la germination et la croissance du maïs (*Zea mays* L. *Poaceae*) au Gabon. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 4 (5) : 1602-1609.

**Lesaint. C., et Coïc, Y. (1983) :** Cultures hydroponiques. Ed. La maison rustique. Paris. 118p.

**Letard. M., Erard. P et Jeannequin. B. (1995) :** Maitrise de l'irrigation fertilisante : tomate sous serre et abris en sol et hors sol, Ed. C.T.I.F.L., Paris, 220p.

**Lévêque, C., et Mounolou, J. (2008) :** Biodiversité, dynamique biologique et conservation . Ed Dunod, Paris, 132p.

**Levigneron, A., Lopez, F., Vansuyt, G., Berthomieu, P., Fourcroy P., casselbart, F., (1995):** Les plantes face au stress salin. *Cahiers Agricultures*.4 (4): 263-273.

**Levigneron, A., Lopez, F., Vansuyt, G., et al. (1995) :** Les plantes face au stress salin. Cahiers Agricultures, 4 : 263– 273.

**Levit, J. (1980):** Responses of Plants to Environmental Stresses (Vol. II). Academic Press: New York

**Lutts, S. (2000) :**Exogenous glycinebetaine reduces sodium accumulation in salt-stressed rice plants. Int. Rice Res. Notes, 25:39 – 40.

**Lutts, S., Majerus, V., and Kinet, J.-M. (1999):** NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. Physiol. Plant. 105(3): 450–458. doi:10.1034/j.1399-3054.1999.105309.x.

**Maalem, S., and Rahmoune, C. (2009) :** Toxicity of the salt and pericarp inhibition on the germination of some Atriplex species. American-Eurasian Journal of Toxicologic Sciences. Vol. 1, n°2, pp. 43-49

**Maathuis, F.J.M., and Amtmann, A. (1999):** K<sup>+</sup> nutrition and Na<sup>+</sup> toxicity: the basis of cellular K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratios. Ann. Bot. (Lond.), 84(2) : 123 – 133. doi: 10.1006/anbo.1999.0912.

**MadhavaRao, K.V., Raghavendra A.S., Janardhan Reddy, K. (2006):**Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. P41-99.

**MADR. (2013) :** Ministère de l’Agriculture et du Développement Rural. Statistique agricole. Alger.

**Mahajan, S., Pandey, G.K., and Tuteja, N. (2008):** Calcium and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. Arch. Biochem. Biophys. 471(2) : 146 –158. doi:10.1016/j.abb.2008.01.010. PMID:18241665.

**Maillard, J. (2001) :** Le point sur l’Irrigation et la salinité des sols en zone sahélienne. Risques et recommandations. Handicap International. Novembre 2001, 34p.

**Majumder, A.L., Sengupta, S., and Goswami, L. (2010) :**Osmolyte regulation in abiotic stress . Chap. 16. Dans Abiotic stress adaptation in plants: Physiological, molecular and genomic foundation. Sous la direction de A. Pareek, S.K. Sopor y, H.J. Bohner t et Govindjee. p. 349 –370.

**Makela, P., Jokinen, K., Kontturi, M., Peltonen-Sainio, P., Pehu, E., and Somersalo, S. (1998 a):**Foliar application of glycine betaine – a novel product from sugarbeet – as an approach to increase tomato yield. Ind. Crops Prod.7(2-3) : 139–148. doi:10.1016/S0926-6690(97)00042-3.

**Makela, P., Peltonen-Sainio, P., Jokinen, K., Pehu, E., Setala, H., Hinkkanen, R., and Somersalo, S. (1998 b):** Effect of foliar application of glycine betaine on stomatal conductance, abscisic acid and solute concentrations in leaves of salt- and drought-stressed tomato. *Aust. J. Plant Physiol.*25(6): 655-663. doi:10.1071/PP98024.

**Manaa, A., Ben Ahmed, H., Valot, B., Bouchet, JP., Aschi-Smiti, S., Causse M., and Faurobert, M.(2011):** Salt and genotype impact on plant physiology and root proteome variations in tomato. *J. Exp. Bot.*, 17: 1 -17.

**Mansour, M.M.F. (1998):** Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiol. Biochem.* 36(10) : 767 – 772. doi:10.1016/S0981-9428(98)80028-4.

**Martens, C. (1979) :** Amélioration minérale par les racines dans le sol, Station d'agronomie de Toulouse, Tech. Agri, 121p.

**Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F., and Pinto, M. (2007):** Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris L.*) *European journal of agronomy.* Vol. 26, n°1, pp. 30-38.

**Martinez, S. (2000) :** Recyclage des solutions nutritives en culture hors-sol, Forum Graines de Chercheurs, ENSAT, Toulouse,

**Masmoudi, A. (2011):** Effet de la salinité des eaux et la fréquence d'irrigation sur le sol et le végétal. *Courrier du Savoir – N°11, Février 2011, pp.61-69*

**Mayouf, A. et Reynoud, J. (2007) :** La botanique de A à Z Ed Dunod, Paris, pp 278-279.

**Mazliak, R. (1981) :** *Physiologie végétale, nutrition et métabolisme*, éd: Herman, 349p.

**Mermoud, A. (2006) :** *Cours de physique du sol : Maîtrise de la salinité des sols.* Ecole polytechnique fédérale de Lausanne, 23 p.

**Misri, F., Berrichi, A. B., Misbah El Idrissi, M. et Reda Tazi, M. (2006):** Étude de l'effet du stress salin sur les paramètres de croissances et de développement de *Cyperus rotundus* L. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole, Settat 16 – 17 Mars 2006. Recueil des résumés, 26p.

**Mitsuya, S., Tanigochi, M., Miake, H. et Takabe, T. (2006):** Overese pression of RCI 2A decreases Na<sup>+</sup> uptak and mitigates salinity –induced damages in arabidopsis thaliana plants.*physiologia plantarum.* Vol. 128, n°1, pp. 95-102.

**Mohammad, M., Shibli, R., Ajouni M., and Nimri, L. (1998):** Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *J. Plant Nutr.* 21, 1667–1680.

**Moinuddin, A., Fischer, R., Sayre, M., and Reynolds, P. (2005):** Osmotic Adjustment Wheat in Relation to Grain Yield under Water Deficit Environments. *Agro.J.*97:1062-1071.

**Monneveux, P., et Nemmar M., (1986):** Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre et le blé dur. Étude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. Edt. *Agronomie*, n°6, pp 583-590

**Morard, P. (1995) :** Les cultures végétales hors sol. Ed. Publications Agricoles Agen. Paris. 304p.

**Morsli, B. (2007):** Étude de l'intrusion marine et de ses répercussions sur la dégradation des sols : cas des zones côtières d'Alger Est. Actes des JSIRAUF

**Munns, R. (2002):** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.*25(2): 239–250. doi:10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x. PMID:11841667.

**Munns, R. (2005) :** Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* 167(3) : 645–663. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x. PMID:16101905.

**Munns, R., and James, R.A. (2003) :** Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil*, 253(1): 201–218. doi:10.1023/A:1024553303144.

**Munns, R., and Tester, M. (2008) :** Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59(1) : 651 –681. doi:10.1146/annurev. arplant.59.032607.092911. PMID:18444910.

**Munns, R., James, R.A., and Laüchli, A. (2006) :** Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* 57(5) : 1025 – 1043. doi:10.1093/jxb/er j100. PMID:16510517.

**Mutin, G. (2009) :** Le monde arabe face au défi de l'eau, enjeux et conflits. Institut d'Études Politique de Lyon. France. 164p.

**Naidu, B.P. (2003):** Production of betaine from Australian *Melanleuca* spp. for use in agriculture to reduce plant stress. *Aust. J. Exp. Agric.* 43(9): 1163– 1170. doi:10.1071/EA02223.

**Naidu, B.P., Cameron, D.F., and Konduri, S.V. (1998):** Improving stress tolerance and productivity of plants by a biochemical approach in agronomy and plant breeding. *Dans Proceedings of the IX. Australian Agronomy Conference, Wagga Wagga, Australia* ,p. 355 – 358

**Ndour, P. et Danthu, P. (2000) :** Effet des contraintes hydrique et saline sur la germination de quelques acacias africain. Projet National de Semences Forestières du Sénégal. 11 p.

**Nyabyenda, P. (2005) :** Les plantes cultivées en régions tropicales d'altitude d'Afrique. Ed. Les presses agronomiques de Gembloux. Wageningen. P180.

**Ottow, E., Brinker, M., Fritz, E., Teichmann, T., Kaiser W., Brosche M, Kangasjarvi, J., Jiang, X., and 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 Physiology, Vol. 139, pp. 1762–1772.

**Ouerghi, Z., Zid, E., Hajji, M. et Soltani, A. (1998) :**Comportement physiologique du blé dur (*Triticum durum* L.) en milieu salé. CIHEAM - Options Méditerranéennes, pp. 309- 313.

**Ould Mohamdi, M., Bouya, D., et Ould Mohamed Salem, A.(2011):** Etude de l'effet du stress salin (NaCl) chez deux variétés de tomate (Campbell 33 et Mongal) Int. J. Biol. Chem. Sci. 5(3): 860-900.

**Ozenda, P. (1982) :** Les végétaux dans la biosphère, Ed, Doins, paris, 431 p.

**Paquin, R.(1986):** Effet de l'humidité du sol sur la teneur en proline libre et des sucres totaux de la luzerne endurcie au froid et à la sécheresse. Can.J.Plant Science,66,p.95-101

**Parida, A., Das, A.B., and Das, P. (2002):** NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguieraarviflora*, in hydroponic cultures. J. Plant Biol. 45, 28–36.

**Parida A., and Das A.B. (2005):**Salt tolerance and salinity effect on plants: review. Ecotoxicology and Environmental Safety. Vol.60, pp. 324-349.

**Peralta, IE., Knapp, S., and Spooner, D.M. (2005):** News species of wild tomatoes (*Solanum* Section *Lycopersicon*: Solanaceae) from northern Peru. Systematic Botany 30: 424- 434

**Péron, J.Y. (2006) :** Productions légumières. Ed. Synthèse Agricole. Paris. 613p.

**Pessaraki, M. and Zhou, M. (1990) :**Effect of salt stress on nitrogen fixation by different cultivars of green beans. Journal of plant nutrition. Vol. 13, n°5, pp. 611-629.

**Phillips, J.R., Oliver, M.J., and Bartels, D. (2002) :**Molecular genetics of desiccation and tolerant systems .Dans Desiccation and survival in plants: Drying without dying. Sous la direction de M. Black et H. Pritchard. CAB International, Mol. Gen. Genet. p. 319– 341. [[auteur : veuillez indiquer le numéro de la revue.]]

**Pieth, C. (1999):** Temperature Sensing by Plants: calcium-Permeable Channels as Primary Sensors A. Model J. Membrane Biol. Vol. 172, pp. 121-127.

**Piri, K. (1991).** Contribution à la sélection in vitro des plantes androgéniques de blé pour leur tolérance à NaCl. Doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux, Belgique, 168 p.

**Pousset, J. (2002) :** Engrais verts et fertilité des sols , Ed Agridécisions, pp32-60.

**QuezeL, P. (2000) :** Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen. Editions Ibis Press, Paris, 117 p.

**R'him, T., Tlili, I., Hnan, I., Ilahy, R., Benali, A ., et Jebari, H.(2013):** Effet du stress salin sur le comportement physiologique et métabolique de trois variétés de piment (*Capsicum annuum l.*) Journal of Applied Biosciences 66:5060 – 5069.

**Rahmoune, C., Maalem, S. et Ben Naceur, M. (2004) :**Effets comparés de la fertilisation phosphatée sur l'Atriplex cultivé en zone semi-aride du Nord-Est algérien. Plant Physiology. Vol. 3, n°4, pp. 213-217.

**Rahmoune, C., Semadi, A., Auad, H. et Tahar, A. (1997):** Air quality and lichenic distribution in the northeast Algeria. Proc of Second International Scientific Conference. Science, Development and Environment, Cairo, Egypt, pp. 333-344.

**Rahmoune, C., Seridi, R., Paul, R. et Drez, P. (2000) :**Influence on Zn concentration in solution Applied to leaves and Roots on the absorption and translocation of Cd by leave. Agricultural Sciences. Vol. 27, n°1, pp. 72-77.

**Rahmoune, C., Maalem, S., Kadri, K., et Ben Naceur, M. (2008) :** Etude de l'utilisation des eaux fortement salées pour l'irrigation des plantes du genre *Atriplex* en zones semi arides. Revue des régions arides. Vol. 2, n°21, pp. 924-929.

**Raj, S. K., Mawson, B. T., Yeung, E. C. et Thorpe, T. A. (1993):** Utilization of induction and quenching kinetics of chlorophyll a fluorescence for in vivo salinity screening studies in wheat (*Triticum aestivum* vars. Kharchia-65 and Fielder). Can. J. Bot. Vol. 71, n°1, pp. 87- 92.

**Rathinasapabathi, B. (2000):** Metabolic engineering for stress tolerance: Installing osmoprotectant synthesis pathways. Ann. Bot. (Lond.), 86(4) : 709 –716. doi:10.1006/anbo.2000.1254.

**Razdan, M.K., et Mattoo, A.K. (2007) :** Genetic improvement of Solanaceous Crops. Volume 2: Tomato. Ed. Science Publishers. India. 637p.

**Rengel, Z., (1992):** The role of calcium in salt toxicity. Plant Cell Environ. 15, 625–632.

**Rick, CM., and Holle, M. (1990):** Andcan *Lycopersicon esculentllm* var. *cerasiforme*: genetic variation and its evolutionary significance. *Economic botany* 44:69-78.

**Ripoll, C., Verdus, M-C, Norris, V., Tafforeau, M. et Thellier, M. (2007) :** Mise en mémoire de stimuli abiotiques chez les plantes : rôle du calcium. Académie d'Agriculture de France. Séance du 20 mars 2007. 5p.

**Roland, J., et Callen, J. (2007) :** Biologie cellulaire , Ed Dunod, Paris, 70p.

**Rus, A., Yokoï, S., Sharkhuu, A., Reddy, M., Lee, B.H., Matsumoto,T.K., Koiwa, H., Zhu, J.K., Bressan, R.A., and Hasegawa, P.M. (2001) :** AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na<sup>+</sup> entry into plant roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98(24): 14150– 14155. doi:10.1073/pnas.241501798. PMID:11698666.

**Sairam, R.K., and Tyagi, A. (2004):** Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Cur r. Sci.* 86: 407–421.

**Salisbury, F.B., and Ross, C.W., (1992):** Mineral nutrient. In: *Plant Physiology*. Wadsworth Inc., California, pp. 116–135. In: *Response of three Glycine species to salt stress*. 2003

**Schleiff, U. (1979):** Salt contents in the Rhizosphere and in soil solution outside the Rhizosphere under controlled irrigation. In. *soils in Mediterranean type climates and their yield potential*. *Proceedings IPI. Spain*, 93 - 98.

**Schwartz c., Muller J-C., et Decroux, J. (2005) :** Guide de fertilisation raisonnée, Ed. France agricole, Paris, p 414

**SeemannJ, R., and SharkeyT, D. (1986):** Salinity and nitrogen effects on photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and metabolite pool sizes in *Phaseolus vulgaris L.* *Plant physiology* Vol.82,N° 2,pp.555-560.

**Semmadi, A. et Rahmoune, C. (1995):**Influence de la pollution atmospherique sur les rendements agricoles. *Rev. Sci. Technol.* 6 : 31-41

**Shabala, S., Shabala, L., Volkenburgh, E., Newman, I. (2005):** Effect of divalent cations on ion fluxes and leaf photochemistry in salinized barley leaves. *J. Exp. Bot.*, 56(415): 1369-1378.

**Shabala, S., and Cuin, T.A. (2007):** Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiol. Plant.* 133(4) : 651 – 669. doi:10.1111/j.1399-3054.2007.01008.x. PMID:18724408.

**Sharma, S. (1973):** Effect of salinity on Na + K<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> content in different organs or 'Chickpea' and the basis of ion expression. *Biologia Plantarum.* 34 (3-4): 311-317

**Shi, H., Lee, B.H., Wu, S.J., and Zhu, J.K. (2003)** : Overexpression of a plasma membrane Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter gene improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Biotechnol.* 21(1) : 81–85. doi:10.1038/nbt766. PMID:12469134.

**Silva-Ortega, C.O., Ochoa-Alfaro, A.E., Reyes-Aguero, J.A., Aguado-Santacruz, G.A., and Jimenez-Bremont, J.F. (2008)** :Salt stress increases the expression of p5cs gene and induces proline accumulation in cactus pear. *Plant Physiol. Biochem.* 46(1) : 82–92. doi:10.1016/j.plaphy.2007.10.011. PMID:18054243.

**Singh, A., and Prasad, R. (2009)**: Salt stress growth and cell bound enzymes in *Archis hypogea* L. seedling. *I.J.I.B.*, 7(2): 107-123.

**Singh, T.N, Paleg L.G and Aspinal, D. (1973)**. Stress metabolism. Variations in response to water deficit in the barley plant. *Aust. J. Biol. Sci.* 26, 65-75.

**Snoussi, S.A., Halitim A., et Valles V. (2004)**:Absorption hydrique en milieu salin chez la tomate et le haricot. *Cahiers Agricultures*. Vol.13, N° 3, 283-287

**Snoussi, S.A., et Halitim, A. (1998)** : Valorisation des eaux salines pour la nutrition minérale des plantes cultivées. *Etude et gestion des sols*, pp. 289- 298.

**Snoussi, S.A. (2001)**: Valorisation des eaux salines pour la nutrition des plantes cultivées. Thèse de doctorat. INA, Alger, 152p.

**Soltner, D. (1998)** : Les bases de la production végétale, tom III, le sol, 16eme Ed, Coll. Sci et Tech. Agri, 453p.

**Soltner, D., (1988)**: Les bases de la production végétale, Tome II. Le sol, Coll. Sci. Agro, , 453p.

**Soltner, D. (2000)** : Les bases de la production. égétale, Tome I : le sol et son amélioration. Ed. Coll, Sci et Tech. 472p.

**Spooner, DM., Peralta, IE., and Knapp, S. (2005)**: Comparis on of AFLPs to other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes *Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst. *Taxon* 54: 43–61.

**Storey, R., and Walker, R.R. (1999)** : Citrus and salinity. *Sci. Hortic.* (Amsterdam), 78(1-4): 39 – 81. doi:10.1016/S0304-4238(98)00190-3.

**Storey, R., Schachtman, D.P., and Thomas, M.R. (2003)**: Root structure and cellular chloride , sodium an d potassium distribution in salinized grapevines. *Plant Cell Environ.* 26(6) : 789– 800.doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01005.x. PMID:12803608.

**Su, J., Chen, P.L., and Wu, R. (1999)** : Transgene expression of mannitol-1-phosphate dehydrogenase enhanced the salt stress tolerance of the transgenic rice seedlings. *Sci. Agric. Sin.* 32 :101–103.

**Sun, J., Chen, S.L., Dai, S.X., Wang, R., Li, N., Shen, X., Zhou, X., Lu, C., Zheng, X., Hu, Z., Zhang, Z., Song, J., and Xu, Y. (2009)** :NaCl-induced alterations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species. *Plant Physiol.* 149 (2) : 1141 – 1153. doi:10.1104/pp.108.129494. PMID: 9028881.

**Symaraytis, S., Neigrotiu, I., and Jacobs, M. (1992)**: Salt and water resistant mutant isolated from potato plants of *Nicotiana plumbaginifolia* (Viviani). *Med. Fac. Landouw Univ. Gent* 57/4a, Pp1507-1516.

**Tafforeau, M. (2002)** : Etude des phases précoces de la transduction des signaux environnementaux chez le lin : une approche protéomique. Thèse de doctorat en biochimie végétale. Université de Rouen. France. 255p.

**Tahi, H. (2008)**: Efficience de l'utilisation de l'eau d'irrigation chez la tomate par la technique de prd (partial rootzone drying ) et étude des mécanismes physiologiques et biochimiques impliqués. Thèse de doctorat. Université Cadi Ayyad marrakech-Maroc 151p.

**Tahri, E. H., Belabed, A. M. et Sadki, K. (1998)**: Effet d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum*). Université Mohamed Premier. Maroc. Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, n°21, pp. 81-87.

**Taji, T., Ohsumi, C., Iuchi, S., Seki, M., Kasuga, M., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. (2002)**: Important roles of drought- and cold inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*29(4) : 417 – 426. doi:10.1046/j.0960 7412.2001.01227.x. PMID:11846875.

**Tam, SM., Mhiri, C., Vogelaar, A., Kerkveld, M., Pearce, S., and Grandbastien M.A. (2005)**: Comparative analyses of genetic diversities within tomato and pepper collections detected by retrotransposon-based SSAP, AFLP and SSR. *Theoretical and Applied Genetics* 110: 819-831.

**Tarczynski, M.C., Jensen, R.G., and Bohnert, H.J. (1993)** : Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte. *Science*,259(5094) : 508 –510. doi:10.1126/science.259. 5094.508. PMID:17734171.

**Teakle, N.L., and Tyerman, S.D. (2010)** :Mechanisms of Cl<sup>-</sup> transport contributing to salt tolerance. *Plant Cell Environ.* 33(4) : 566 – 589.

**Tester, M., and Davenport, R.J. (2003)** :Na<sup>+</sup> transport and Na<sup>+</sup> tolerance in higher plants. *Ann. Bot. (Lond.)*, 91 : 503 –527. doi:10.1093/aob/mcg058. PMID:12646496.

**Tester, M., and Bacic, A. (2005)** : Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. *Plant Physiol.* 137 (3): 791 – 793. doi:10.1104/pp.104.900138. PMID:15761207.

**Tezara W., Mitchell, V.J., Driscoll SD., Lawlor DW. (1999)**: Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401:914-917.

**Thomas, J.C., Sepahi, M., Arendall, B., and Bohnert, H.J. (1995)**: Enhancement of seed germination in high salinity by engineering mannitol expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 18(7) : 801 – 806. doi:10.1111/j.1365-3040.1995.tb00584.x.

**Urban, L. (1997)** : Introduction à la production sous serre (L'irrigation fertilisante en culture hors sol). Ed. Lavoisier Tec & Doc. Paris. 210p.

**Varshney, K.A., Gangwar, L.P., and Goel, N. (1988)**: Choline and betaine accumulation in *Trifolium alexandrinum* L. during salt stress. *Egypt J. Bot.* 31:81 –86.

**Vernon, D.M., Tarczynski, M.C., Jensen, R.G., and Bohnert, H.J. (1993)** : Cyclitol production in transgenic tobacco. *Plant J.* 4(1) : 199–205. doi:10.1046/j.1365-313X.1993.04010199.x.

**Vilain, M. (1997)** : La production végétale, la maîtrise technique de la production. Ed: Tec et Doc, Paris, pp 378-427.

**Vilain. M. (1993)** : Production végétale. Vol 1, les composantes de la production. Ed : J.L.Baillièrè. Paris. 458 p.

**Vincent, R. (2006)** : Recherche et étude de marqueurs moléculaires de la réponse au stress chez l'algue brune *Laminaria digitata*. Thèse de doctorat. Biologie. Université de Rennes 1. 237p.

**Walker, R., Torokfalvy, E., Scott N.S., and Kriedemann, P.E (1981)**: An analysis of photosynthetic response to salt treatment in *Vitis vinifera* . *Aust. J. Plant Physiol.*, 8, 359-374.

**Wang, Y., and Nil, N. (2000)**: Changes in chlorophyll, ribulosebiphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 623–627.

**Wang, W.X., Vinocur, B., Shoseyov, O. and Altman, A. (2001)**: Biotechnology of plantosmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. *Acta Hort* 560: 285-292

**Warne, P., Guy, R.D., Rollins L. and Reid D.M. (1990)**: The effect of sodium sulphate and sodium chloride on growth, morphology, photosynthesis and water use efficiency of *Chenopodium rubrum*. *Can. J. Bot.* 68, 999-1006.

**WeiBing, X., and Rajashekar, C.B. (1999):** Alleviation of water stress in beans by exogenous glycine betaine. *Plant Sci.* 148(2) : 185 –192. doi:10.1016/S0168-9452(99)00137-5.

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

**Werner, A., and Stelzer R., (1990):** Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant Cell Environ.* (13) p. 243-255.

**Wiedenhoeft, A. (2006) :** Plant nutrition , Ed Chelsea House, New York, pp 22-30.

**Wyn Jones, R.G., Gorham, J., et McDonnell, E. (1984) :** Organic and inorganic solute contents as selection criteria for salt tolerance in the Triticeae. Dans *Salinity tolerance in plants: Strategies for crop improvement.* Sous la direction de R. Staples and G.H. Toennissen. Wiley and Sons, New York. p. 189– 203.

**Yamaguchi, T., and Blumwald, E. (2006) :**Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. *Trends Plant Sci.* 10(12) : 615 doi:10.1016/j.tplants.2005.10.002. PMID:16280254.

**Yancey, P.H. (1994) :** Compatible and counteracting solutes. Dans *Cellular and molecular physiology of cell volume regulation.* Sous la direction de K. Strange. CRC Press, Boca Raton, Fla. p. 82–109.

**Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowlus, R.D., and Somero, G.N. (1982) :** Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*, 217(4566): 1214 – 1222. doi:10.1126/science.7112124. PMID:7112124.

**Zaoui, B. (2010) :** Tomate raisonnement de la fertilisation, agriculture au Maghreb n°47, 140p.

**Zhu, G.Y., Kinet, J.-M., and Lutts, S. (2004) :**Characterisation of rice (*Oryza sativa*) F3 populations selected for salt resistance. 2. Relationship between yield-related parameters and physiological properties. *Aust. J. Exp. Agric.* 44(3) : 333 –342. doi:10.1071/EA02068.

**Zhu, J.K. (2003) :**Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6 (5): 441 –445. doi:10.1016/S1369-5266(03)00085-2. PMID:12972044.

**Zuang, H., Joubert, G., Wacquand, C et Musard, M. (1986) :** Tomate, quelques caractéristiques des variétés cultivées en France pour marché frais, *Revu., Horticole, P.H.M.* n° 263, pp 22-30.