

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Université Mentouri - Constantine
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie et Ecologie

N° d'ordre : **205/Mag/2010**

N° de série : **009/SN/2010**

MEMOIRE

En vue de l'obtention du diplôme de magistère en Biologie végétale
Option : Ecophysiologie et biotechnologie végétale

Thème :

Comportement écophysiologique de deux Chénopodiacées
des genres *Atriplex* et *Spinacia*
soumises au stress salin

Présenté par: M^{me} **BOUCHOUKH Imane**

Devant le jury :

Président : Mr. BENDERRADJI Med Habib

Rapporteur : Mr. RAHMOUNE Chaâbane

Examineurs : Mr. ALATOU Djamel

Mr. DJEBAR Med Réda

Pr. Université Mentouri - Constantine

Pr. Université Mentouri -Constantine

Pr. Université Mentouri -Constantine

Pr. Université Badji Mokhtar-Annaba

2009/2010

Remerciements

Je tiens à remercier Mr. C. Rahmoune, professeur à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie à l'université Mentouri de Constantine, d'avoir eu l'amabilité de diriger ce travail. Qu'il trouve ici, l'expression de ma profonde et sincère reconnaissance pour tous ses efforts, sa générosité, son savoir, ses critiques constructives et sa confiance.

Mes sincères remerciements à Mr. M.H. Benderradji, professeur à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie à l'université Mentouri de Constantine, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider le jury.

Je remercie également Mr. D. Alatou, Professeur à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie à l'université Mentouri de Constantine, de m'avoir fait l'honneur d'évaluer mon travail.

Mes plus sincères remerciements sont adressés à Mr. M. R. Djebbar, Professeur à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie à l'université Badji Mokhtar d'Annaba, pour m'avoir fait l'honneur de participer au jury.

Mes vifs remerciements vont à Mlle N. Ykhlef et Mr A. Djekkoune, professeurs à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie à l'université Mentouri de Constantine, pour m'avoir permis d'accéder au laboratoire de biochimie génétique et biotechnologies végétales en vue de la réalisation d'une partie de mon travail. Je tiens aussi à remercier toute l'équipe de ce laboratoire, particulièrement Mr. M. Temagoult et Mr. N. Belbekri pour leur accueil chaleureux et leur générosité.

J'exprime ma reconnaissance au directeur et tout le personnel de l'HCDS (Haut commissariat du développement de la steppe) de Tébessa, pour avoir mis à ma disposition le matériel végétal nécessaire à mon expérimentation.

Mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidé de près ou de loin pour la réalisation de mon travail.

Dédicace

A la mémoire de mon ange Ayoub
A ceux qui m'ont aidé à tout surmonter,
m'ont soutenue et m'ont encouragée :
Mes merveilleux papa et maman,
Mon très cher époux,
Mes adorables sœurs et mes nièces,
A ma belle-famille

ملخص

في المناطق الجافة وشبه الجافة ، وخاصة في حوض البحر الأبيض المتوسط ، تملح التربة هو عامل لحيوي رئيسي في قلة المحاصيل الزراعية. زراعة النباتات المقاومة للملوحة هي واحدة من التقنيات الأكثر استعمالا لاستعادة التربة في هذه المناطق . العائلة الرمرامية *Chenopodiaceae* تضم نباتات ملحية مهمة مثل نوعي *Atriplex* و *Spinacia*.

لدراسة إمكانات التكيف مع الملوحة عند القطف الملحي (*Atriplex halimus* L.) ، القطف الأمريكي (*Atriplex canescens* L.) و سلالتين من السبانخ (*Spinacia oleracea* L.)، قمنا بتعرض النباتات لإجهاد ملحي وذلك بسقيها في مرحلة النمو بمياه معالجة بكلوريد الصوديوم بتركيز مختلفة (0 غ/ل، 6 غ/ل، 12 غ/ل، 18 غ/ل و 24 غ/ل) ، تحت ظروف شبه نظامية.

مقاومة هذه النباتات للملوحة درست عن طريق قدرتها على النمو والانتاج ، فإن متوسط طول الساق ، طول الجذور والكتلة الحيوية الجافة في نهاية التجربة تختلف حسب مستوى الإجهاد وحسب النبات . نوعي القطف أظهرتا مقاومة للملوحة بتطور كبير للجزء الهوائي و الجذري . السبانخ تتكيف أيضا مع الإجهاد الملحي ، ولكن السلالة (*Linda*) أكثر حساسية مقارنة بالسلالة (*GSN*)

دراسة نمو النبات استكملت بقياس كمية الحمض النووي (*ADN*) والكلوروفيل (أ) ، (ب) و (أ + ب) ، يعكس هذان المؤشران على التوالي الانقسام الخلوي وعملية التمثيل الضوئي . تراكم البرولين كان مهما في الأوراق والجذور عند نوعي القطف و السبانخ أيضا، أما السكريات ، فهي متراكمة وفقا للملوحة عند نوعي القطف فقط

مقارنة الهجرة الكهربية التي حصلنا عليها بتقنية SDS-PAGE تكشف عن ظهور 7 بروتينات تحت الإجهاد الملحي ، ذات الوزن الجزيئي 190 ، 185 ، 158 ، 136 ، 127.5 ، 27 و 12 كيلو دالتون .

الكلمات المفتاحية : الملوحة ، *Atriplex halimus* ، *Atriplex canescens* ، *Spinacia oleracea* ، طول الساق، طول الجذر ، الكتلة الحيوية الجافة ، الكلوروفيل ، البرولين ، السكريات ، *ADN* ، SDS-PAGE ، البروتينات.

Résumé

Dans les régions arides et semi-arides, notamment autour du bassin méditerranéen, la salinisation des sols constitue l'un des facteurs abiotiques majeurs qui réduit le rendement agricole de plusieurs cultures. L'introduction de plantes tolérantes à la salinité est l'une des techniques les plus utilisées pour la valorisation des sols dans ces régions. Les *Chénopodiacées* constituent une famille très importante d'halophytes dont les genres *Atriplex* et *Spinacia*.

Pour mettre en évidence les potentialités d'adaptation à la salinité d'*Atriplex halimus* L., *Atriplex canescens* L. et deux variétés d'épinard : *Spinacia oleracea* L. en phase de croissance, un stress salin est induit par l'application de différentes doses de NaCl (témoin, 6g/l, 12g/l, 18g/l et 24g/l), en conditions semi-contrôlées.

La tolérance de ces génotypes a été étudiée par la capacité de croissance et de rendement. En effet, la hauteur des tiges, la longueur racinaire, la biomasse sèche aérienne et racinaire et leurs rapports respectifs à la fin de l'expérience varient en fonction du niveau du stress salin. Les deux espèces d'*Atriplex* ont montré une grande résistance à la salinité manifestée par le développement d'un appareil aérien et racinaire important. Les deux variétés d'épinard présentent une croissance adaptée au stress salin, mais la variété introduite (**Linda**) se montre plus sensible que la variété locale (**GSN**). L'étude de la croissance des plantes a été complétée par le dosage de l'ADN et des chlorophylles (a), (b) et (a+b) ; ces deux paramètres reflètent respectivement l'activité mitotique et photosynthétique.

L'accumulation des osmorégulateurs, en l'occurrence la proline libre et les sucres solubles, varie d'une espèce à l'autre. Les *Atriplex* et l'épinard accumulent significativement la proline dans les feuilles et les racines. Quant aux sucres solubles, ils ne sont accumulés en fonction de la salinité que chez les deux espèces d'*Atriplex*.

La comparaison des profils électrophorétiques des protéines totales foliaires obtenus par SDS-PAGE dévoile 7 bandes qui apparaissent en cas de stress, d'un poids moléculaire de 190, 185, 158, 136, 127.5, 27 et 12 KDa et dont la présence et le degré d'accumulation varie d'un génotype à l'autre.

Mots clés : Salinité, *Atriplex halimus*, *Atriplex canescens*, *Spinacia oleracea*, longueur tige, longueur racine, biomasse, Chlorophylles, proline, sucres solubles, ADN, SDS-PAGE, protéines.

Abstract

In arid and semi-arid areas, particularly around the Mediterranean Basin, soil salinisation is one of the major abiotic factors which reduce the yield of several cultures. The introduction of tolerant plants to salinity is one of the techniques most used to improve the quality of soil in these areas. *Chenopodiaceae* constitute a very important family of halophytes, of which are genus *Atriplex* and *Spinacia*.

To highlight the potentialities of adaptation to the salinity of *Atriplex halimus* L, *Atriplex canescens* L and two varieties of spinach: *Spinacia oleracea* L., a saline stress was induced by the application of various NaCl doses (0g/l, 6g/l, 12g/l, 18g/l and 24g/l), in semi-controlled conditions.

The tolerance of these genotypes was studied by the capacity of growth and output. Indeed, the average height of the stems, the length of roots and the dry weight at the end of the experiment vary according to the level of saline stress. The two species of *Atriplex* showed a great resistance to the salinity expressed by their development of important shoots and roots. The two varieties of spinach present a growth adapted to the saline stress, but the introduced variety (**Linda**) is shown to be more sensitive than the local variety (**GSN**). The study of the growth of the plants was supplemented by DNA dosage and chlorophylls (A), (b) and (a+b); these two parameters reflect the mitotic and photosynthetic activities respectively.

The accumulation of osmoregulators varies from one species another, namely the free proline and soluble sugars. *Atriplex* and spinach accumulate proline in shoots and roots. As for soluble sugars, they are accumulated according to salinity only at the two species of *Atriplex*.

The comparison of the SDS-PAGE profiles of the protein leaves reveals 7 proteins which appear in stress, of a molecular weight of 190, 185, 158, 136, 127.5, 27 and 12 KDa, whose presence and degree of accumulation vary from one genotype to another.

Key words: Salinity, *Atriplex halimus*, *Atriplex canescens*, *Spinacia oleracea*, length stem, length root, dry weight, Chlorophylls, proline, sugars soluble, DNA, SDS PAGE, proteins.

Liste des figures

- Figure 1** - La carte mondiale des terres arides
- Figure 2** - Perception et traduction du signal par la plante
- Figure 3** - La voie SOS
- Figure 4** - Fonctionnement de la voie des MAPKinases
- Figure 5** - Gènes et protéines codés chez *T. halophila* en cas de stress osmotique
- Figure 6** - Effets toxiques du NaCl sur la plante
- Figure 7** - Production de biomasse de différents groupes de plantes suivant la salinité
- Figure 8** - Compartimentation et sélection des ions chez la plante en réponse au stress salin
- Figure 9** - Exemples d'osmorégulateurs synthétisés par les végétaux
- Figure 10** - Biosynthèse de la proline
- Figure 11** - Rôle de la proline dans la protection des protéines en présence de NaCl
- Figure 12** - Schéma du dispositif expérimental
- Figure 13** - Longueur des tiges et des racines d'*Atriplex halimus* en fonction des traitements de NaCl
- Figure 14** - Longueur des tiges et des racines d'*Atriplex canescens* en fonction des traitements de NaCl
- Figure 15** - Longueur des tiges et des racines de la variété **GSN** d'épinard en fonction des traitements de NaCl
- Figure 16** - Longueur des tiges et des racines de la variété **Linda** d'épinard en fonction des traitements de NaCl
- Figure 17** - Rapport en longueur racine/ tige chez *Atriplex halimus*
- Figure 18** - Rapport en longueur racine/ tige chez *Atriplex canescens*
- Figure 19** - Rapport en longueur racine/tige chez la variété **GSN** d'épinard
- Figure 20** - Rapport en longueur racine/tige chez la variété **Linda** d'épinard
- Figure 21** - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez *Atriplex halimus*
- Figure 22** - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez *Atriplex canescens*
- Figure 23** - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez la variété **GSN** d'épinard
- Figure 24** - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez la variété **Linda** d'épinard

- Figure 25** - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 26** - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 27** - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez la variété **GSN** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 28** - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez la variété **Linda** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 29** - Teneurs en chlorophylles chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 30** - Teneurs en chlorophylles chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 31** - Teneurs en chlorophylles chez la variété **GSN** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 32** - Teneurs en chlorophylles chez la variété **Linda** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 33** - Teneurs en sucres solubles chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 34** - Teneurs en sucres solubles chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 35** - Teneurs en sucres solubles chez la variété **GSN** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 36** - Teneurs en sucres solubles chez la variété **Linda** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 37** - Teneurs en proline chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 38** - Teneurs en proline chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 39** - Teneurs en proline chez la variété **GSN** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 40** - Teneurs en proline chez la variété **Linda** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 41** - Teneurs en ADN chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin
- Figure 42** - Teneurs en ADN chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

Figure 43 - Teneurs en ADN chez la variété **GSN** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Figure 44 - Teneurs en ADN chez la variété **Linda** d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Figure 45- Profil électrophorétique des protéines foliaires révélées par SDS-PAGE

Liste des tableaux

Tableau 1 - Caractéristiques principales des sols salins et sodiques

Tableau 2 - Classification des eaux salées

Tableau 3- Nombre approximatif des espèces d'*Atriplex* dans diverses régions

et pays arides et semis arides du monde

Tableau 4 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez *Atriplex halimus*

Tableau 5 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez *Atriplex canescens*

Tableau 6 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez la variété **GSN** d'épinard

Tableau 7- Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez la variété **Linda** d'épinard

Tableau 8 - Taux de variation de la teneur en chlorophylle (a+b) par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Tableau 9 - Taux de variation de la teneur en chlorophylle (a+b) par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Tableau 10 - Taux de variation de la teneur totale en sucres solubles par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Tableau 11 - Taux de variation de la teneur totale en sucres solubles par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Tableau 12 - Taux de variation de la teneur totale en proline par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Tableau 13 - Taux de variation de la teneur totale en proline par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Tableau 14 - Taux de variation de la teneur en ADN par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Tableau 15 - Taux de variation de la teneur en ADN par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Tableau 16 – Bandes révélées par SDS PAGE chez les plantes étudiées

Liste des photos

Photo 1 - *Atriplex halimus*

Photo 2 - *Atriplex canescens*

Photo 3 - *Spinacia oleracea*

Photo 4 - Comparaison des plants d'*Atriplex halimus* selon les différents traitements

Photo 5 - Comparaison des plants d'*Atriplex canescens* selon les différents traitements

Photo 6 - Comparaison des plants de la variété **GSN** d'épinard selon les différents traitements

Photo 7 - Comparaison des plants de la variété **Linda** d'épinard selon les différents traitements

Liste des abréviations

SOS : Salt Overly Sensitive

MAPK: Mitogen-activated protein kinase

CDPKs : Calcium dependent protein Kinase

KDa: Kilo Dalton

HSP: Heat Shoc Proteins

LEA : Late Embryogenesis Abundant

EAO : Espèces Réactives d'Oxygène

ROS : Réactives Oxygen Species

LT : Longueur de la tige

LR : Longueur de la racine

BSA : Biomasse sèche aérienne

BSR : Biomasse sèche racinaire

BST : Biomasse sèche totale

CHa : Chlorophylle (a)

CHb : Chlorophylle (b)

CHt : Chlorophylle totale (a+b)

Sc F : Sucres solubles foliaires

Sc R : Sucres solubles racinaires

Sc T : Sucres solubles totaux

Pr F : Proline foliaire

Pr R : Proline racinaire

Pr T : Proline totale

ADN : Acide désoxyribonucléique

MF : Matière fraîche

MS : Matière sèche

SDS-PAGE : Sodium dodécyl sulfate poly acrylamide gel electrophoresis

TCA : Trichloacetic acid

TEMED : Tétraméthyléthylènediamine

APS : Ammonium persulfat

TABLE DES MATIERES

| | Page |
|--|------|
| Introduction..... | 1 |
| Données bibliographiques..... | 3 |
| Chapitre I : Représentation des régions arides..... | 3 |
| I-1- Répartition géographique..... | 3 |
| I-2- Climat..... | 3 |
| I-3- Végétation..... | 4 |
| I-4- Sols..... | 5 |
| I-5- La salinisation des sols..... | 5 |
| I-5-1- Définition | 6 |
| I-5-2- Causes de la salinisation des sols..... | 6 |
| I-5-2-1- Salinisation primaire..... | 7 |
| I-5-2-2- Salinisation secondaire..... | 7 |
| I-5-2-3- Salinisation des sols dans les régions aride et semi-aride..... | 7 |
| I-5-3- Caractéristiques des sols salés | 8 |
| I-5-4- Caractéristiques des eaux salées..... | 10 |
| I-5-5- Lutte contre la salinisation des sols..... | 10 |
| I-5-5-1- Lutte contre la salinisation des sols liée à l'irrigation..... | 10 |
| I-5-5-2 Lutte contre la salinisation des sols liée à la remontée de la nappe phréatique | 11 |
| I-5-5-3 - La phytoremédiation | 11 |
| Chapitre II : Les Chénopodiacées..... | 12 |
| II-1- Description de la famille des Chénopodiacées..... | 12 |
| II-1-1- Distribution..... | 12 |
| II-1-2- Botanique..... | 12 |
| II-2- Monographie des espèces étudiées..... | 13 |
| II-2-1- Description du genre Atriplex..... | 13 |

| | |
|--|-----------|
| II-2-1-1- <i>Atriplex halimus</i> | 15 |
| II-2-1-2- <i>Atriplex canescens</i> | 16 |
| II-2-2- L'épinard (<i>Spinacia oleracea</i> L.)..... | 17 |
| Chapitre III : Le stress salin | 18 |
| III-1- Le stress..... | 18 |
| III-1-1- Notion de stress..... | 18 |
| III-1-2- La plante et le stress..... | 19 |
| III-1-2-1- Perception du stress..... | 20 |
| III-1-2-2- Traduction du signal..... | 22 |
| III-1-2-2-1- Rôle du calcium..... | 22 |
| III-1-2-2-2- La voie SOS..... | 23 |
| III-1-2-2-3- Les voies MAPKinases..... | 24 |
| III-1-2-2-4- Les voies des CDPKs..... | 25 |
| III-1-2-2-5- Phosphatases et Phospholipases..... | 25 |
| III-1-2-2-6- Les histidines protéines kinases..... | 25 |
| III-1-2-3- La transcription des gènes | 26 |
| III-1-2-4- Expression des protéines spécifiques..... | 27 |
| III-1-2-5- Les ROS..... | 28 |
| III-2- Les plantes et le stress salin..... | 28 |
| III-2-1- Effets du stress salin sur la plante..... | 29 |
| III-2-1-1- Effets du stress salin sur la germination..... | 29 |
| III-2-1-2- Effets du stress salin sur l'absorption..... | 29 |
| III-2-1-3- Effets du stress salin sur la translocation..... | 30 |
| III-2-1-4- Effets du stress salin sur la photosynthèse..... | 30 |
| III-2-1-5- Effets du stress salin sur la croissance et le développement..... | 31 |
| III-2-1-6- Effets toxiques de NaCl sur la plante | 31 |
| III-2-1-6-1- Stress osmotique..... | 32 |
| III-2-1-6-2- Stress ionique | 32 |
| III-2-1-6-3- Stress nutritionnel | 32 |
| III-2-1-7- Stress oxydatif | 33 |
| III-2-2- Mécanismes de la tolérance des plantes au stress salin | 33 |
| III-2-2-1- Exclusion des ions | 34 |
| III-2-2-2 Inclusion et compartimentation des ions | 35 |
| III-2-2-3- Sélection des ions..... | 36 |

| | |
|--|-----------|
| III-2-2-4- Ajustement osmotique..... | 36 |
| Matériels et méthodes..... | 39 |
| I- Le matériel végétal..... | 39 |
| I-1- Les Atriplex..... | 39 |
| I-2- L'épinard..... | 39 |
| II- Texture de la terre végétale utilisée..... | 39 |
| III- Le dispositif expérimental..... | 40 |
| IV- Paramètres mesurés..... | 41 |
| IV-1- Les paramètres biométriques..... | 41 |
| IV-1-1- Croissance en longueur..... | 41 |
| IV-1-2- Croissance pondérale..... | 41 |
| IV-1-3- Rapport de la partie aérienne et racinaire..... | 41 |
| IV-2- Les paramètres physiologiques et biochimiques..... | 41 |
| IV-2-1- Dosage de la chlorophylle..... | 41 |
| IV-2-2- Dosage des sucres solubles..... | 42 |
| IV-2-3- Dosage de la proline..... | 42 |
| IV-2-4- Dosage de l'ADN..... | 43 |
| IV-3- Analyse statistique..... | 43 |
| V- Analyse des protéines totales foliaires par SDS-PAGE..... | 43 |
| V-1- Principe..... | 43 |
| V-2- Extraction des protéines totales foliaires | 44 |
| V-3- Conditions de migration..... | 44 |
| V-4- Révélation..... | 44 |
| V-5- Traitement des données..... | 45 |
| Résultats et discussion..... | 46 |
| I - Paramètres biométriques | 46 |
| I-1- Longueur de la tige..... | 47 |
| I-2- Longueur de la racine..... | 48 |
| I-3- Rapport en longueur racine/tige..... | 50 |
| I-4- Biomasse sèche aérienne et racinaire..... | 53 |
| I-4-1- Biomasse sèche aérienne..... | 57 |

| | |
|---|-----|
| I-4-2- La biomasse sèche racinaire..... | 58 |
| I-4-3- Rapport de biomasse BSR/BSA..... | 59 |
| Discussion..... | 62 |
| | |
| II - Paramètres physiologiques et biochimiques..... | 69 |
| II-1- Teneur en chlorophylle..... | 69 |
| II-1-1- Chlorophylle (a) | 71 |
| II-1-2- Chlorophylle (b) | 71 |
| II-1-3- Chlorophylle (a+b)..... | 72 |
| II-2- Teneur en sucres solubles..... | 73 |
| II-3- Teneur en proline..... | 77 |
| II-4- Teneur en ADN | 82 |
| Discussion..... | 85 |
| | |
| III- Analyse des protéines totales foliaires par SDS-PAGE | 94 |
| Discussion..... | 97 |
| | |
| Conclusion..... | 99 |
| Perspectives..... | 101 |
| Références bibliographiques..... | 103 |
| | |
| Annexes | |

Introduction

La salinisation est le processus majeur de la dégradation des terres. En moyenne, le monde perd 10 hectares de terres cultivables par minute, dont 3 hectares à cause de la salinisation. 10 à 15% des surfaces irriguées (20 à 30 millions d'hectares) souffrent, à des degrés divers, de problèmes de salinisation (Mermoud, 2006)

Les zones arides et semi-arides couvrent une grande partie des pays de la frange méridionale du pourtour méditerranéen. Dans ces régions, la disponibilité des eaux, leur salinité et celle des sols sont parmi les principaux facteurs limitant la productivité végétale (Zid et Grignon, 1991) L'introduction des espèces tolérantes au stress salin est l'une des techniques utilisées pour faire face à ce problème.

Les *Chénopodiacées* représentent une famille d'halophytes hyperaccumulatrices très importante qui mérite une attention toute particulière. Cette famille de plantes halophiles est très répandue en Algérie et est utilisée pour l'alimentation humaine et animale, surtout dans les régions à climats aride et semi-aride. A cette famille appartiennent les genres *Atriplex* et *Spinacia* qui peuvent contribuer à la valorisation des sols marginaux et l'amélioration de la production végétale et animale.

Les espèces d'*Atriplex* constituent un excellent fourrage pour le cheptel, notamment en périodes de disette (Rahmoune *et al.*, 2004) Dotées d'une biomasse aérienne et racinaire assez importante, elles constituent un outil efficace et relativement peu coûteux dans la lutte contre l'érosion, la salinisation et la désertification des sols, surtout en zones steppiques (Essafi *et al.* 2007)

L'épinard (*Spinacia oleracea* L.) est une plante cultivée, qui est en voie de devenir une espèce spontanée, adaptée au sols salins et ayant une valeur nutritive très importante.

Le problème de la salinisation des terres impose la réflexion sur les stratégies à entreprendre pour comprendre les mécanismes mis en oeuvre par ces plantes halophiles et ce, pour une plus grande maîtrise de l'extension et la productivité de celles-ci et une adaptation aux nouvelles conditions de l'environnement.

La caractérisation physiologique de la tolérance des végétaux à la salinité résulte des processus qui permettent au végétal d'absorber l'eau et les sels minéraux à partir de substrats à faibles potentiels hydriques, mais aussi de vivre en acceptant la présence importante de sels dans ses tissus; les halophytes qui accumulent le plus de sels, en particulier le chlorure de sodium, se signalent ainsi par une forte capacité d'élaboration de composés organiques, ce qui permet le

maintien d'une haute pression osmotique interne qui favorise les échanges d'eau entre les compartiments externes et cellulaires (Guerrier, 1984)

De nombreuses études ont montré que la tolérance au stress salin est associée au fonctionnement intégré de l'organisme.

Notre travail a porté sur l'analyse de l'effet de différentes concentrations de NaCl sur la croissance et le développement d'*A. halimus*, *A. canescens* et deux variétés d'épinard (*Spinacia oleracea*) afin de préciser leurs limites de tolérance à la salinité. Ces analyses sont complétées par la quantification de l'ADN qui est le résultat direct de l'activité mitotique et la multiplication cellulaire qui assure la croissance du végétal.

L'intérêt porté aux caractères physiologiques et biochimiques d'adaptation aux contraintes environnementales a nécessité de notre part l'étude de l'accumulation des pigments chlorophylliens, utilisés souvent comme un outil de diagnostic de l'état fonctionnel des photosystèmes en conditions de stress salin, ainsi que l'analyse de l'accumulation des osmorégulateurs comme la proline et les sucres solubles.

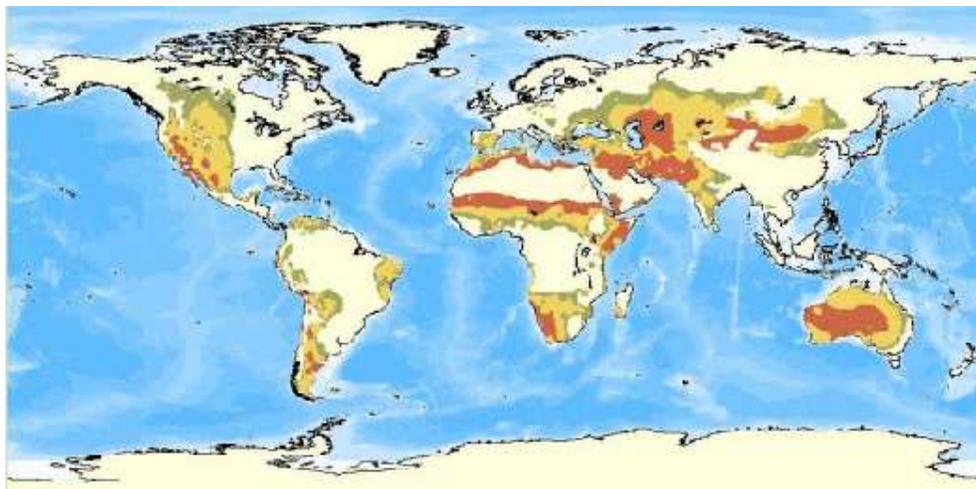
L'approche protéomique est largement utilisée pour essayer de mettre en évidence au niveau moléculaire les modifications induites par un changement d'état physiologique. Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et, de ce fait, de nombreux chercheurs abordent la résistance au stress par l'isolement et l'étude de ces molécules. L'extraction des protéines totales foliaires et leur séparation par une électrophorèse sur gel de polyacrylamide (SDS-PAGE) servent à détecter l'inhibition, la surexpression et l'apparition de nouvelles protéines.

L'analyse de ces différents paramètres nous a ainsi permis de discriminer les quatre Chénopodiacées étudiées, pour leur tolérance au stress salin.

Chapitre I : Représentation des régions arides

Sur la superficie totale des terres mondiales, la zone hyper-aride couvre 4,2 %, la zone aride 14,6 % et la zone semi-aride 12,2 %. Ainsi, près d'un tiers des terres du monde est constitué de terres arides. Au nord du Sahara, celles-ci occupent plus de 600.000 Km² dont 34% en Algérie, 31% en Lybie, 19% au Maroc, 11% en Tunisie et 5% en Egypte (Le Houéroux, 1995 in Maalem et Rahmoune, 2009)

I-1- Répartition géographique



Aridity Zone
Arid
Semi-Arid
Dry Sub-Humid

Figure 1 – La carte mondiale des terres arides (Source: UNEP/GRID 1991 dans WRI, cité par Anonyme, 2006)

I-2- Climat

La zone aride se caractérise par une chaleur excessive et une précipitation insuffisante et variable; on y trouve cependant des contrastes climatiques. Ceux-ci résultent en général des différences de température, de saison des pluies et de degré d'aridité. Lorsqu'on décrit la zone

aride, on distingue trois grands types de climats: le climat méditerranéen, le climat tropical et le climat continental.

Dans le climat méditerranéen, la saison des pluies se situe en automne et en hiver. Les étés sont chauds et secs; les températures hivernales sont douces. Dans le climat tropical, les précipitations se produisent en été. Plus on est loin de l'équateur, plus la saison des pluies est courte. Les hivers sont longs et secs. Au Sennar, au Soudan, région typique du climat tropical, la saison humide s'étend du milieu de juin à la fin de septembre, suivie d'une saison sèche de près de neuf mois. Dans le climat continental, les précipitations sont régulièrement réparties sur toute l'année, bien qu'il y ait une tendance à plus de pluie en été. A Alice Springs, en Australie, la saison sèche s'étend sur toute l'année (FAO., 2005)

I-3- Végétation

Le couvert végétal dans les régions arides et semi arides ne cesse de se dégrader à cause des contraintes naturelles dont les plus marquantes sont la sécheresse et la salinisation des sols (Houmani, 1997 in Rahmoune *et al.*, 2004) Depuis longtemps, la végétation particulièrement fragile des zones arides et semi-arides a fait l'objet d'études approfondies. Les formations végétales le plus souvent observées en zone semi-aride correspondent à des paysages de steppes lorsqu'une ou un petit nombre d'espèces vivaces sont très largement représentées, ou à des paysages plus complexes allant de la pelouse au matorral voire à des paysages de type forestier. C'est cette hétérogénéité qui caractérise sans doute le mieux la zone semi-aride. Celle-ci constitue une véritable charnière climatique où peuvent coexister, côte à côte, une végétation arborée et des steppes, des garrigues basses et des pelouses (Anonyme, 1975) Les steppes occupent une part considérable de la superficie de l'Afrique du nord, surtout en Algérie où elles constituent une ressource capitale en fourrage, essentiel à l'activité pastorale des régions semi-aride et aride (Le Houérou, 1992) Les steppes du nord de l'Afrique, situées entre les isohyètes annuelles de 100 à 400 mm, couvrent plus de 63 millions d'hectares d'une végétation basse et clairsemée, soumise à une exploitation humaine très ancienne (Aïdoud *et al.*, 2006) Selon Quézel (2000), ces steppes, dont l'origine anthropique est probable dans leur immense majorité, se présentent sous différents aspects : steppes à graminées (*Stipa tenacissima* sur les sols calcaires, *Lygeum spartum* sur les sols gypseux, *Artemisia sp.* sur les sols argileux.) et les steppes à alfa sur les sols lourds.

Les terrains salés sont fréquents dans les régions aride et semis aride en général et le Maghreb en particulier, aussi bien en zones littorales que continentales (chotts, sebkhas), lesquelles zones sont couvertes d'une végétation qui tolère des niveaux élevés de salinité dans le sol : *Salsola sp.*, *Suaeda sp.*, *Atriplex sp.*, *Zygophyllum sp...*

I-4- Sols

Les sols de ces zones arides et semi arides, qui reposent le plus souvent sur des formations marneuses et gréseuses, souffrent davantage à cause de problèmes de dégradation. Cette dégradation du sol affecte ainsi leur fertilité d'où leurs réserves en matières organiques et minérales appauvries (Frossard, 1996 in Rahmoune *et al.*, 2004) On trouve des profils habituellement peu différenciés et peu développés, les différenciations les plus importantes étant acquises sous l'influence du sodium et du calcaire (Anonyme, 1975)

Les sols se forment avec le temps à mesure que le climat et la végétation agissent sur le matériau de la roche mère. Les aspects importants de la formation des sols dans un climat aride sont les suivants:

- des changements journaliers importants de température, ce qui provoque la désintégration mécanique ou physique des roches.

- les sables transportés par le vent qui abrasent les surfaces exposées des roches.

La désintégration physique des roches donne des fragments relativement gros; seule l'érosion chimique peut les décomposer en fragments plus petits. Le processus d'érosion chimique est lent dans les zones arides en raison du déficit hydrique caractéristique. D'autre part, les périodes prolongées d'insuffisance hydrique sont importantes et, ainsi, n'entraînent pas l'élimination ou le lessivage des sels solubles dont l'accumulation est renforcée par la forte évaporation. Les brèves périodes de ruissellement de l'eau ne permettent pas une pénétration profonde des sels (qui ne sont transportés qu'à courte distance), d'où une accumulation de ceux-ci dans les dépressions fermées.

La végétation joue un rôle fondamental dans le processus de formation des sols en faisant éclater les particules de roche et en enrichissant le sol par des matières organiques provenant de ses parties aériennes et souterraines. Cependant, le rôle de la végétation est réduit dans les zones arides du fait de la faiblesse du couvert végétal et du développement limité des parties aériennes. Cela dit, les systèmes racinaires présentent souvent un développement exceptionnel et ont le plus d'influence sur le sol.

La salinisation enregistrée dans les écosystèmes aride et semi aride résulte de forte évaporation d'eau à partir du sol et d'une irrégulière et insuffisante pluviométrie. Cette salinisation peut aussi provenir d'une irrigation le plus souvent mal contrôlée (Ben Naceur *et al.*, 2001 ; Hassani *et al.*, 2008).

I-5- La salinisation des sols

La salinisation a été identifiée comme un processus majeur de la dégradation des terres. Le monde perd au moins 3 ha de terres arables chaque minute à cause de la salinité du sol (Anonyme, 2006) Dans les zones arides et semi-arides du monde, des ressources hydrauliques

importantes sont disponibles mais elles sont de qualité médiocre (saumâtre) La salinisation des sols dans ces régions est non seulement liée aux conditions climatiques (fort ensoleillement et faible pluviométrie) mais également au recours souvent mal contrôlé à l'irrigation, ce qui entraîne une accumulation des sels dissous en surface (Ben Naceur *et al.*, 2001). En Afrique, près de 40 Mha sont affectés par la salinisation, soit près de 2% de la surface totale. En Algérie, plus de 20% des sols irrigués sont concernés par des problèmes de salinité (Douaoui et Hartani, 2008), en Tunisie 25% , en Afrique du Sud environ 9%. Au Proche- Orient, près de 92 Mha sont touchés par la salinisation, soit environ 5% de la surface totale. Au Pakistan, plus de 25% des surfaces irriguées sont salinisées, aux USA 23%, en Inde près de 17%, en Chine près de 15% et (Mashali *et al.*, 2005 in Anonyme, 2006) Les pertes financières occasionnées par la salinisation des terres irriguées s'élèvent à environ 250 dollars/ha, soit environ 11 milliards de dollars de pertes totales.

A titre d'exemple, le développement de la production de coton dans les pays situés autour de la mer d'Aral et une gestion inadaptée de l'irrigation ont entraîné une salinisation extrême des sols. On estime à environ 20% les pertes de rendement de la production de coton, ce qui correspond à plus de 200 Millions \$US par an. Les sols salinisés affectent aussi les productions vivrières, avec des conséquences dramatiques pour les populations rurales; selon la banque mondiale, près de 2 Milliards \$US sont perdus à cause de la salinité des sols (Mashali *et al.*, 2005 in Anonyme,2006)

I-5-1- Définition

La salinisation est un processus d'enrichissement d'un sol en sels solubles qui aboutit à la formation d'un sol salin. La salinisation peut aussi être défini comme un processus d'accumulation des sels solubles. D'après Mermoud (2006), la salinisation des sols est le processus d'accumulation de sels à la surface du sol et dans la zone racinaire, qui occasionne des effets nocifs sur les végétaux et le sol; il s'ensuit une diminution des rendements et, à terme, une stérilisation du sol. La salinisation se produit généralement lorsque la quantité d'eau perdue par le sol par évapotranspiration dépasse celle provenant de l'infiltration des précipitations.

La salinisation entraîne un accroissement de la pression osmotique qui rend l'eau plus difficilement mobilisable par les plantes, une toxicité de certains ions pour les végétaux (Cl-, Na+, etc...) et une dégradation du sol (modifications de l'état structural, diminution de la conductivité hydraulique...)

I-5-2- 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)

I-5-2-1- 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)

I-5-2-2- Salinisation secondaire

Près de 20% des terres salinisées ont une origine humaine ou anthropique et sont qualifiées de «secondaires». L'irrigation est la principale cause anthropique de la salinisation des sols (Anonyme, 2006) Dans environ la moitié des situations, le développement de l'irrigation s'est accompagné de l'apparition de processus de salinisation, sodisation ou alcalinisation des sols d'importance variable. Si les situations apparaissent très diverses en raison des caractéristiques du milieu naturel, des pratiques agricoles ou de la gestion de l'eau, ces dégradations ne sont pas inéluctables et apparaissent pour l'essentiel comme la résultante de mode de gestion inappropriée des ressources en sol et en eau. 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 (Marlet, 2005)

I-5-2-3- 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)

I-5-3- Caractéristiques des sols salés

La formation des sols salés est en relation étroite avec la présence de l'ion sodium Na^+ sous l'une ou l'autre de ses formes: saline (NaCl , Na_2SO_4) ou échangeable, parfois les deux. Les sols salés sont riches en sels solubles (Sols salins) ou en sodium adsorbé (sols sodiques ou alcalins) :

- Les sols salins (Solontchaks) ont pour principales caractéristiques leur richesse en sels de sodium neutres (NaCl chlorure de Sodium, Na_2SO_4 sulfate de sodium) mais contenant également des quantités appréciables d'ions chlorites et de sulfates de sodium, calcium et magnésium. Ces sols sont généralement dominant dans les régions arides et semi - arides.

- Les sols alcalins (Solonetz) sont riches en sodium échangeable et en revanche pauvres en sels solubles (sels alcalins, carbonates et bicarbonates de sodium, Na_2CO_3 principalement) Les sols alcalins se trouvent plutôt dans les zones semi - aride et sub - humide.

Ces deux types de sols ont en fait des propriétés chimiques et physiques distinctes, d'où des effets sur les plantes, des traitements pour leur remise en valeur, une distribution géographique et une qualité des aquifères adjacents différents (Maillard, 2001)

| Caractéristiques | Sols salins | Sols sodiques (alcalins) |
|--------------------------------------|--|---|
| Chimiques | - Dominés par des sels solubles neutres : chlorures et sulfates de sodium, calcium et magnésium. | - Peu de sels solubles neutres mais généralement des quantités appréciables de sels capables d'hydrolyse alcaline tel que les carbonates de sodium (Na_2CO_3) |
| | - Le pH de l'extrait de sol saturé généralement de moins de 8,2 (8,7 dans d'autres ouvrages) | - Le pH de l'extrait de sol saturé de plus de 8,2 (ou 8,7) et atteignant souvent 9 ou 10. |
| | - Conductivité électrique à 25°C ; CE >4Ms/cm | - Conductivité électrique à 25°C CE <4Ms/cm |
| Physiques | En présence excessive de sels solubles neutres, la fraction argileuse est floculée et le sol est stable. | Un excès en sodium échangeable couplé à des valeurs de pH élevées rend l'argile dispersée et une instabilité structurale du sol. |
| | La perméabilité à l'eau et à l'air de ces sols est généralement comparable à ceux des sols « normaux ». | La perméabilité à l'eau et à l'air est restreinte. Les propriétés physiques de ces sols s'aggravent avec l'augmentation du pH et du sodium échangeable. |
| Distribution Géographique | Les sols salins dominent dans les régions arides à semi-arides. | Les sols alcalins se trouvent principalement dans les régions semi-arides et sub-humides. |

Tableau 1 - Caractéristiques principales des sols salins et sodiques (Maillard, 2001)

I-5-4- 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.

| Classe d'eau | CE (dS/m) | Concentration en sel (mg/l) | Type d'eau |
|---------------------|------------------|------------------------------------|---|
| Non salée | < 0,7 | < 500 | L'eau potable et d'irrigation. |
| Légèrement salée | 0,7 – 2 | 500 - 1500 | L'eau d'irrigation. |
| Modérément salée | 2 – 10 | 1500 – 7000 | L'eau de drainage primaire et de la nappe phréatique. |
| Fortement salée | 10 – 25 | 7000 – 15.000 | L'eau de drainage secondaire et de la nappe phréatique. |
| Très salée | 25 – 45 | 15.000 – 35.000 | Nappe phréatique très salée. |
| Extrêmement salée | > 45 | > 45.000 | L'eau de mer. |

Tableau 2 - Classification des eaux salées (Rhoades *et al.*, 1992 in Maillard, 2001)

I-5-5- Lutte contre la salinisation des sols

I-5-5-1- Lutte contre la salinisation des sols liée à l'irrigation

- La prévention par le drainage des terres irriguées permet d'éviter la concentration des sels qui diminueraient les potentialités productives de terres irriguées mais génère des effluents qu'il faut gérer. Les externalités associées à la salinisation ne sont pas immédiates; en général, il faut au moins une décennie pour qu'elles se manifestent (baisse des rendements...)

- La réhabilitation des terres salinisées. Cette opération est coûteuse, elle peut représenter de 65% à 100% des coûts d'investissements. Elle est parfois impossible techniquement.

- Lorsque l'eau d'irrigation utilisée est saumâtre, les solutions curatives possibles sont :

a) l'augmentation de la fréquence des irrigations et l'accroissement de l'apport d'eau aux plantes en considérant les besoins de lessivage et/ou l'association de différentes sources d'eau;

b) la réhabilitation par modification des pratiques culturales;

c) le drainage de surface;

d) le drainage artificiel souterrain vertical;

f) le drainage artificiel souterrain horizontal

I-5-5-2 Lutte contre la salinisation des sols liée à la remontée de la nappe phréatique

- L'abaissement du niveau de la nappe grâce à :

a) la surélévation des terres;

b) un système de drainage artificiel souterrain horizontal;

c) la réhabilitation par modification des pratiques culturales: jachère et travail du sol, utilisation de plantes résistantes à la salure.

- Le biodrainage

(Anonyme, 2006)

I-5-5-3 - La phytoremédiation

L'idée d'utiliser des plantes pour extraire les métaux lourds et leurs composantes fut introduite en 1983 bien que le principe soit connu depuis 300 ans. C'est dans les années 1990 que le concept de la remédiation (bio et phytoremédiation) émerge comme une nouvelle technologie qui utilise les plantes vertes et des microorganismes associés (bactéries, champignons) pour le nettoyage d'un environnement pollué. La phytoremédiation comprend plusieurs techniques : la phytoextraction, la phytovolatilisation, la phytostabilisation, la phytodégradation et la rhizofiltration (Aoun, 2009)

Plusieurs études ont identifié des espèces végétales hyperaccumulatrices, principalement des halophytes très prometteuses pour le dessalement des sols salins. Cette capacité de dessalement a été principalement estimée par des mesures effectuées en sols salins et des expérimentations consistant à cultiver des halophytes sur sol salin et à établir le bilan de l'exportation du sel par ces plantes. La comparaison de la salure des sols en début et à la fin de l'expérimentation a également montré l'aptitude des halophytes à extraire une quantité appréciable de sel (Abdelly, 2006)

A titre d'exemple, une approche réalisée en Tunisie a consisté à déterminer les effets de la pré-culture des halophytes sur la croissance de glycophytes sur le même sol. Les sols ayant servi à la culture des halophytes seront utilisés pour cultiver des glycophytes. Trois plantes ont été retenues. L'orge, glycophyte tolérante, succèdera aux halophytes. On utilisera par la suite une légumineuse fourragère, *Medicago sativa*, espèce moyennement sensible au sel et enfin le Haricot ou le Pois Chiche, réputés très sensibles au sel. La comparaison des croissances des plantes cultivées sur les deux types de pots (témoins, et support des halophytes dans l'expérience précédente) permettra d'évaluer l'efficacité biologique de ce procédé de désalinisation. Des dosages de Na⁺ et Cl⁻ dans les différents organes permettent éventuellement d'évaluer l'effet des changements attendus de disponibilité de ces ions entre les deux sols.

Les résultats ont montré que sur la base de plusieurs paramètres (croissance, nutrition minérale et hydrique), les plantes cultivées sur sols salinisés ayant servi au préalable aux cultures des halophytes sont significativement plus productives par comparaison (Abdelly, 2006)

Chapitre II : Les Chénopodiacées

II-1- Description de la famille des Chénopodiacées

II-1-1- Distribution

Cette famille comprend environ cent genres. Les *Chenopodiaceae* sont largement répandues dans les habitats salins tempérés et sub-tropicaux, en particulier dans les régions littorales de la mer méditerranée, de la mer caspienne et de la mer rouge, dans les steppes arides de l'Asie centrale et orientale, aux marges du désert du Sahara, dans les prairies alcalines des Etats-Unis, dans le Karoo en Afrique méridionale, en Australie et dans les pampas argentines. Elles poussent également comme des herbacées sur les sols riches en sel, surtout en présence d'écoulements d'eau et de terrains accidentés (Mulas, 2004)

II-1-2- Botanique

Du point de vue morphologique, les *Chenopodiaceae* sont caractérisées par des racines profondes et pénétrantes, destinées à absorber la plus grande quantité d'eau possible, et par des feuilles alternées, petites et farineuses ou recouvertes de poils, lobées, parfois épineuses, formées de manière à réduire les pertes en eau dues à la transpiration. Certains genres ont des tiges pulpeuses, à courts segments internodaux, entièrement dépourvues de feuilles, ce qui donne aux plantes un aspect singulier semblable à celui d'un cactus. Les fleurs, peu visibles et regroupées en inflorescences en épi ou à cyme, sont petites, hermaphrodites ou unisexuelles et sont pollinisées par le vent. Les pétales et les sépales, très semblables, sont généralement constitués par cinq, trois ou deux lobes de couleur marron ou verdâtre. Généralement, les anthères, en

nombre égal ou à peine inférieur à celui des segments du périanthe, sont disposées au sommet de l'ovaire ou sur un disque (Rosas, 1989) La formule florale classique est : $5S + 5E + 3C$. Le gynécée est toujours gamocarpellé, uniloculaire et uniovulé (avec l'ovule courbe et parfois semi-infère en s'enfonçant) L'ovaire est constitué par une seule loge, trois carpelles et deux étamines; il produit un seul ovule lequel, en mûrissant, produit un akène à calice marcescent et contenant des graines petites, très desséchées, qui sont remarquables du fait de leur longévité; ces graines sont dites macrobiontiques. Ainsi, on a retrouvé des graines de chénopode blanc de plus de 1500 ans; cette longévité exceptionnelle explique la difficulté à détruire et à éradiquer certaines espèces de cette famille (Chalandre, 2000)

II-2- Monographie des espèces étudiées

II-2-1- Description du genre *Atriplex*

Le genre *Atriplex* est le plus grand et le plus diversifié de la famille des *Chenopodiaceae* et compte environ 400 espèces réparties dans les régions tempérées, sub-tropicales et dans les différentes régions arides et semi-arides du monde. Il est particulièrement répandu en Australie où on peut déterminer une grande diversité d'espèces et de sous-espèces. Le genre *Atriplex* inclut 48 espèces et sous espèces dans le bassin méditerranéen (Maalem, 2002)

On trouve également des exemplaires de ce genre dans les régions polaires, bien qu'en nombre très réduit. Généralement, il est associé aux sols salins ou alcalins et aux milieux arides, désertiques ou semi-désertiques (Rosas, 1989 in Mulas, 2004) Ce genre comprend surtout des plantes herbacées vivaces et, plus rarement, des arbres et des arbustes. Les *Atriplex* sont des plantes halophytes dotées d'une série de caractères écologiques et physiologiques permettant la croissance et la reproduction dans un environnement salin (Maalem, 2002) Elles sont donc en mesure de vivre sur des sols au taux élevé de sels inorganiques. Souvent, il s'agit de composants dominants des marécages salés et, vu que les sols salins sont typiques des milieux arides, de nombreuses espèces présentent également des adaptations xérophytiques.

La fleur, dont la morphologie est souvent utile pour l'identification, est enveloppée de deux bractéoles, d'une consistance généralement foliacée, qui permettent de distinguer les espèces en fonction de leur forme et si elles se présentent ou non soudées les unes aux autres. Les espèces du genre *Atriplex* sont caractérisées par le haut degré de tolérance à l'aridité et à la salinité et par leur capacité de procurer des fourrages riches en protéines et en carotène. Par ailleurs, elles ont la propriété de produire une abondante biomasse foliaire et de la maintenir active durant les périodes défavorables de l'année.

Le genre *Atriplex* appartient au groupe des plantes en mesure de fixer le CO₂ par biosynthèse C₄. De nombreuses recherches ont démontré que ce type de plantes est caractérisé par une grande productivité, une résistance au déficit hydrique, une capacité particulière d'utiliser l'énergie lumineuse et un métabolisme qui exige du sodium comme élément essentiel. Pratiquement toutes les espèces appartenant au genre *Atriplex* sont dioïques; il existe cependant des arbustes monoïques (Mulas, 2004)

| Pays ou régions | Nombre d'espèces et/ou sous-espèces | Pays ou régions | Nombre d'espèces et/ou sous espèces |
|------------------------|--|---------------------------|--|
| États unis | 110 | Baja Californie (Mexique) | 25 |
| Australie | 78 | Afrique du nord | 22 |
| Bassin méditer. | 50 | Texas | 20 |
| Europe | 40 | Afrique du sud | 20 |
| URSS | 40 | Iran | 20 |
| Proche orient | 36 | Syrie | 18 |
| Mexique | 35 | Palestine / Jordanie | 17 |
| Argentine | 35 | Algérie / Tunisie | 17 |
| Californie | 32 | Bolivie / Pérou | 16 |
| Chili | 30 | | |

Tableau 3- Nombre approximatif des espèces d'*Atriplex* dans diverses régions et pays arides et semis arides du monde (Le Houérou, 1992)

II-2-1-1- *Atriplex halimus*



Photo 1 - *Atriplex halimus*

Systématique

| | |
|-----------------------------|-------------------------|
| Embranchement : | Spermaphytes |
| Sous embranchement : | Angiospermes |
| Classe : | Dicotylédones |
| Famille : | <i>Chénopodiaceae</i> |
| Genre : | <i>Atriplex</i> |
| Espèce : | <i>Atriplex halimus</i> |

L'*Atriplex halimus* L. est un arbuste natif d'Afrique du Nord où il est très abondant (Kinet *et al.*, 1998) Il s'étend également aux zones littorales méditerranéennes de l'Europe et aux terres intérieures gypso-salines d'Espagne. *Atriplex halimus* L. est un arbuste fourrager autochtone qui tolère bien les conditions d'aridité (sécheresse, salinité,...) (Souayah *et al.*, 1998) *Atriplex halimus* est un Arbuste de 1 à 3 m de haut, très rameux, formant des touffes pouvant atteindre 1 à 3 m de diamètre. Les feuilles sont alternes, pétiolées, plus au moins charnues, couvertes de poils vésiculeux blanchâtres, ovales, assez grandes et font 2 à 5 cm de longueur et 0,5 à 1 cm de largeur. L'inflorescence est monoïque, en panicule d'épis, terminale et nue. La valve fructifère est cornée à la base. La graine est d'une teinte roussâtre (Franclet et Le Houérou ,1971, Quezel et Santa ,1962, Mesbah, 1998 ; in Maalem, 2002)

Atriplex halimus comprend deux sous espèces :

- *Atriplex halimus* subsp *halimus*
- *Atriplex halimus* subsp *Schweifurthii* (Hamdi et Ziani, 2000 in Maalem, 2002)

Atriplex halimus est un arbuste halophile des steppes arides, important dans l'économie d'élevage des pays de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Bon rétenteur des sols, cette plante a aussi une importance écologique. Or, les formations à *Atriplex halimus* sont de plus en plus dégradées (Pourrat et Dutuit, 1994) Il est présent dans des régions où le déséquilibre écologique s'accroît et où le phénomène de désertification prend des dimensions alarmantes. Cependant, le surpâturage, les contraintes climatiques et l'absence de gestion rationnelle des parcours ont conduit à une forte dégradation de leurs peuplements (Dutuit, 1999) Cette espèce peut contribuer à la valorisation des sols marginaux et dégradés et à l'amélioration des productions végétale et animale dans plusieurs régions démunies (Le Houérou, 1992)

II-2-1-2- Atriplex canescens



Photo 2 - *Atriplex canescens*

Systematique

- Embranchement :** Spermaphytes
Sous embranchement : Angiospermes
Classe : Dicotylédones
Famille : *Chénopodiaceae*
Genre : *Atriplex*
Espèce : *Atriplex canescens*

Espèce originaire du nord-ouest américain, on la trouve au Colorado, Utah, Wyoming, Nevada, New Mexico, Ouest du Texas et le Nord du Mexique. C'est un arbuste buissonneux de 1 à 3 m de haut, formant des touffes de 1 à 3 m de diamètre. Le port est plus au moins intriqué, les rameaux blanchâtres, les feuilles courtement pétiolées, entières, alternes, linéaires,

lancéolées, uninerviées, et grisâtre, de 3 à 5 cm sur 0,3 à 0,5 cm accompagnées de feuilles axillaires plus petites (0,5 à 1,5 sur 0,1 à 0,3 cm)

L'inflorescence est dioïque, en épis simples ou paniculés au sommet des rameaux pour les mâles, axillaires ou en épis subterminaux pour les femelles. (Francllet et Le Houérou, 1971 in Maalem, 2002)

II-2-2- L'épinard (*Spinacia oleracea* L.)



Photo 3 - *Spinacia oleracea*

Systématique

| | |
|-----------------------------|--------------------------|
| Embranchement : | Spermaphytes |
| Sous embranchement : | Angiospermes |
| Classe : | Dicotylédones |
| Famille : | <i>Chénopodiaceae</i> |
| Genre : | <i>Spinacia</i> |
| Espèce : | <i>Spinacia oleracea</i> |

L'épinard (*Spinacia oleracea* L.) est une plante cultivée de la famille des Chénopodiacées. Sa répartition actuelle est essentiellement due à l'activité humaine et à son utilisation agronomique (Haudricourt et Hédin, 1987, Pelt, 1993 ; in Diogon, 2002) C'est une plante qui est originaire de l'Iran. Elle a d'abord été introduite en Chine en milieu du VIIème siècle. On la retrouve ensuite en Europe dès le XIIème siècle, probablement introduite par les arabes en Espagne et aussi ramenée du Proche Orient par les croisés. Dès le XIVème siècle, l'épinard devient une culture maraîchère courante. L'épinard a quitté toutes les zones de culture pour être maintenant intégré dans toutes les flores actuelles comme espèce adaptée spontanée (Diogon, 2002)

L'épinard est clairement défini comme une plante de jour long. Il présente un appareil végétatif en forme de rosette (Seigneurin-Berny, 2000) Les feuilles sont nettement pétiolées. Au moment de la floraison, cette plante présente une hampe florale feuillée qui porte soit des fleurs mâles soit des fleurs femelles: c'est une plante dioïque (Diogon, 2002)

Chapitre III : Le stress salin

III-1- Le stress

III-1-1- 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)

III-1-2- 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 oeuvre 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)

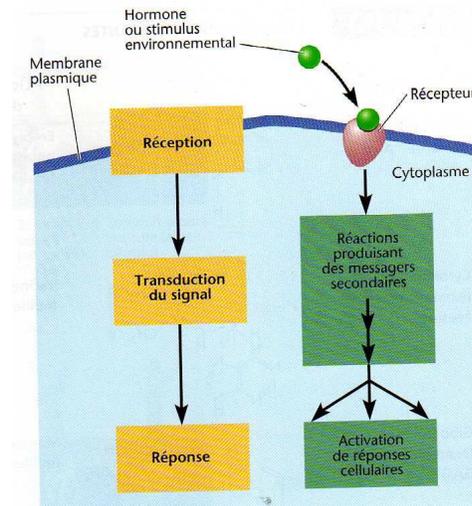


Figure 2 - Perception et traduction du signal par la plante (Nebors, 2008)

III-1-2-1- 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 (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 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 (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'hyper-osmolarité 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 *SLNI* 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)

III-1-2-2- 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)

III-1-2-2-1- Rôle du calcium

Chez les végétaux, un ion semble avoir un rôle central dans la transduction des signaux environnementaux : le calcium. En effet, des modifications rapides et transitoires de la concentration cytosolique en calcium libre interviennent après l'application de stimuli divers chez des plantes (Knight, 1991 in Tafforeau, 2002)

Le calcium est un modulateur du métabolisme et du développement et sert de second messager dans la traduction des stimuli environnementaux chez de nombreux organismes, notamment les plantes. Les parois des cellules végétales et la vacuole sont des sites de stockage du calcium et les membranes plasmiques et le tonoplaste possèdent des canaux calciques (Alvarez, 2004) Le calcium est un messager secondaire majeur de la signalisation du stress hydrique (Knight, 2000 in Lefebvre, 2005)

L'entrée de (Ca^{+2}) dans les cellules végétales a été observée en condition de stress abiotique mais également lors de stress hormonaux (ABA : acide abscissique), biotiques ou lors de processus liés au développement. Cette augmentation transitoire de la concentration interne de calcium est due soit à un influx de calcium extracellulaire soit à une libération des stocks intracellulaires (Knight., 2000 ; Sanders *et al.*, 1999 in Lamzeri, 2007)

III-1-2-2-2- La voie SOS

L'homéostasie est garantie par différents processus; en cas de stress salin, toute une série de gènes sont particulièrement activés, codant pour des protéines responsables du maintien de l'homéostasie: ce sont les gènes SOS (Salt Overly sensitive) La protéine SOS3 interagit avec SOS2, qui est une sérine/thréonine protéine kinase. La cible du complexe SOS3/SOS2 est la protéine SOS1, un transporteur membranaire Na^{+}/H^{+} (antiport), qui exporte les ions sodiums hors de la cellule. L'expression des gènes SOS est régulée par la présence de sel chez *A. thaliana* et la régulation de l'homéostasie en présence de sel est réduite par les mutations de SOS2 et SOS3 (Calu, 2006)

L'interaction entre SOS2 et SOS3 se ferait grâce à la présence sur la partie régulatrice de SOS2 du motif peptidique FISL, dont la présence est nécessaire et suffisante pour une activation de cette protéine. La première cible identifiée est SOS1, un antiport Na^{+}/H^{+} situé dans la membrane plasmique, qui serait activé suite à la phosphorylation catalysée par la Kinase du complexe SOS2-SOS3. La reconstitution fonctionnelle de cette voie chez *Saccharomyces cerevisiae* a permis de vérifier que l'influx de calcium consécutif à un stress salin déclencherait la voie SOS (Quintero *et al.*, 2002 in Lamzeri, 2007)

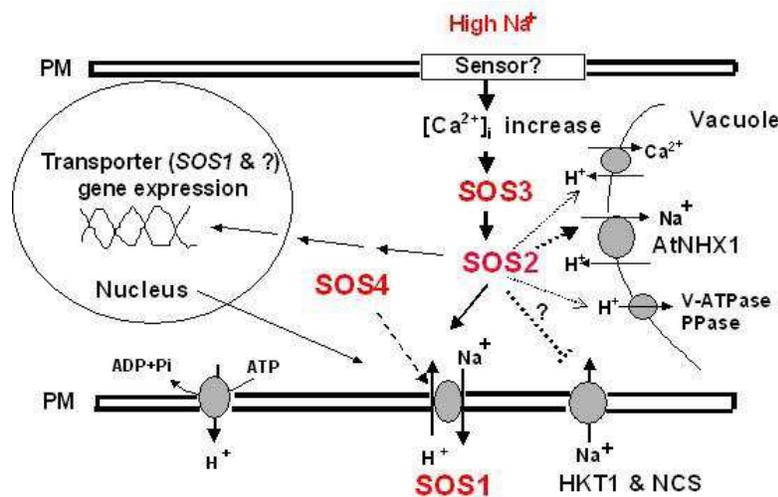


Figure 3 - La voie SOS (J-K Zhu 2003 cité par Jabnoute, 2008)

III-1-2-2-3- Les voies MAPKinases

Mitogen-activated protein kinase (MAPK) sont des protéines impliquées dans la traduction des signaux, particulièrement le stress oxydatif. La cascade de la voie MAPKinases est constituée de trois familles de protéines kinases : MAPK, MAPK kinase (MAPKK) et MAPKK kinase (MAPKKK) (Tournier *et al.*, 1997 in Haejeong *et al.*, 2002)

Les MAPKinases appartiennent à la grande famille des serine/thréonine protéines kinases. La phosphorylation de la thréonine et de la tyrosine de ce motif est nécessaire pour l'activation complète des MAPKs. Les MAPKKs sont des protéines kinases à double spécificité qui activent les MAPKs en phosphorylant les résidus thréonine et tyrosine du motif TxY de ces dernières (Tafforeau, 2002)

Les MAPKKKs peuvent être classées en quatre grandes familles: la famille des MEKK/STE11 kinases, la famille des Raf kinases, la famille des MLK kinases et la famille des Mos kinases (Widmann *et al.*, 1999 in Tafforeau, 2002)

Les MAPKs peuvent être transportées vers le noyau cellulaire pour phosphoryler et par là même activer des facteurs de transcription spécifiques. Elles peuvent également rester dans le cytoplasme pour phosphoryler des protéines associées au cytosquelette, ou encore des enzymes comme les protéines kinases, les phosphatases, et les phospholipases. La phosphorylation de ces différents substrats ne peut se faire que sur des résidus sérine ou thréonine immédiatement suivis d'une proline (Gonzalez *et al.*, 1991 in Tafforeau, 2002)

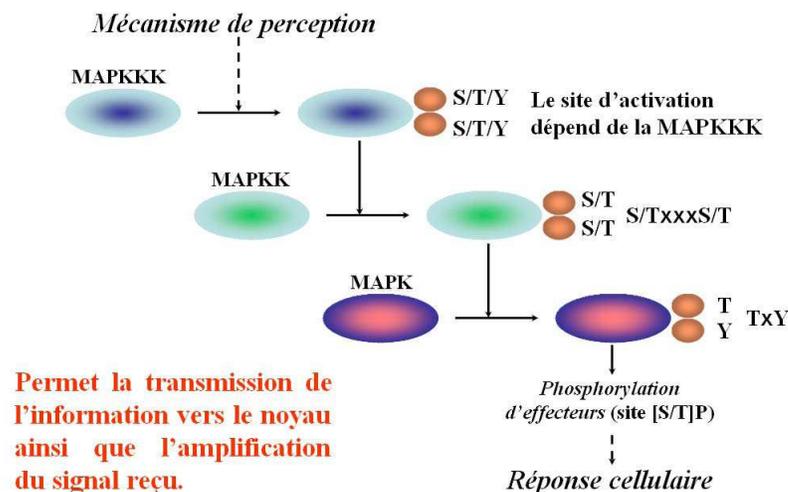


Figure 4 - fonctionnement de la voie des MAPKinases

(d'après Hirt, 2000 cité par Tafforeau, 2002)

III-1-2-2-4- Les voies des CDPKs

Les CDPKs (protéines Kinases dépendantes du calcium) interagissent directement avec le calcium. Les CDPKs possèdent une structure caractéristique composée d'un domaine sérine/thréonine protéine Kinase qui est fusionné en C-terminal à un domaine calmoduline-like, contenant des sites de fixation aux calcium (Harmon *et al.*, 2001 in Lamzeri, 2007)

Leurs structures contiennent un domaine N-terminal capable de lier le calcium, ce qui permet de réguler l'activité de la protéine. Ce domaine contient en général quatre sites EF hand qui permettent la fixation du calcium et qui sont très semblables à ceux de la calmoduline. En plus de leur régulation par le calcium, certaines de ces protéines sont aussi régulées par les phospholipides et principalement celles qui sont associées à la membrane plasmique. La localisation des protéines kinases dépendantes du calcium est souvent proche de la membrane et il a été montré que ces protéines s'associaient avec les filaments d'actine (Tafforeau, 2002)

Trente-quatre gènes codants des CDPKs ont été identifiés chez *A.thaliana*. Les recherches menées sur ces enzymes ont montré leur implication dans une variété de voies de réponses à différents stress. Par exemple la sur-expression chez le riz (*Oryza sativa*) d'OsCPK7 entraîne une augmentation de la tolérance au froid, à la sécheresse et au stress salin (Saijo *et al.*, 2000 in Lamzeri, 2007)

III-1-2-2-5- Phosphatases et Phospholipases

Une autre forme de la transduction du signal résulte de l'action des phosphatases et des phospholipases. Les courants internes de potassium dans les cellules de garde, qui sont fortement diminués pendant la fermeture des stomates, sont inhibés par la calcineurine (une protéine phosphatase de type 2B) et activés par des antagonistes de cette protéine, des immunosuppresseurs (Luan *et al.*, 1993 in Tafforeau, 2002)

Les phospholipases D (PLD) hydrolysent les phospholipides et produisent de l'acide phosphatidique (PA) Les PA agissent sur différentes protéines (par exemple des protéines Kinase, des NADPH oxydases) qui à leur tour entraînent une réponse cellulaire. Douze (12) gènes codants des PLDs ont été identifiés chez *A. thaliana*, tandis que seulement deux (02) ont été identifiés chez les mammifères et un chez *S. cerevistae* (Wang *et al.*, 2002 in Lamzeri, 2007) L'activité des phospholipases est augmentée principalement par l'ABA et les EAO (espèces actives d'oxygène)

III-1-2-2-6- Les histidines protéines kinases

Les histidines protéines kinases constituent un groupe que l'on retrouve aussi bien chez les procaryotes que chez les eucaryotes. Les histidines protéines kinases font partie d'un système de transduction appelé système à deux composants (two-components system), dont le principe de base est une protéine avec un domaine récepteur et un domaine de phospho-transfert ainsi qu'une

protéine possédant un domaine accepteur et appelée régulateur de réponse. Ce système repose donc sur deux protéines, l'une généralement membranaire avec un domaine de phosphorylation cytoplasmique et l'autre capable d'induire une réponse particulière.

Les seuls travaux effectués pour rechercher des systèmes à deux composants impliqués dans le contrôle de la pression osmotique portent sur l'homologie de séquence entre un gène de la levure codant un osmosenseur et le gène d'*Arabidopsis* *athk1* ayant une activité histidine kinase (Urao *et al.*, 1999 in Tafforeau, 2002)

III-1-2-3- La transcription des gènes

| <i>Classe de gènes</i> | <i>Exemples de gènes mis en évidence</i> |
|--|--|
| <i>Gènes de synthèse d'osmorégulateurs</i> | Trehalose-6-phosphate synthase, Betaine-aldehyde deshydrogénase Δ^1 - pyrroline -5- carboxylate |
| <i>Protéines de stress</i> | Cysteine protéinase Dehydrine |
| <i>"Reactive oxygen scavengers"</i> | L-Ascorbate peroxydase, Glutathione peroxydase |
| <i>Transporteurs transmembranaires</i> | Plasma membrane proton ATPase, Transporteurs potassium à haute affinité, ATP synthase vacuolaire (sous-unités H et C) |
| <i>Fluidité membranaire</i> | Lipid-transfer protéine 6 |
| <i>Composants des voies de signalisation</i> | Serine/thréonine protéine kinase, CDPK9, Protéine phosphatase 2C (PP2C) |
| <i>Régulateurs de transcription</i> | Facteurs de transcription des gènes de la famille <i>myb</i> , Protéines à domaine doigt de zinc, Heat shock protéines |
| <i>Métabolisme</i> | Malate déshydrogénase cytosolique, NADP-dependent malate déshydrogénase, Glyceraldehyde-3-phosphate déshydrogénase |

Figure 5 - Gènes et protéines codés chez *T. halophila* en cas de stress osmotique

(Wang *et al.*, 2004 cité par Calu, 2006)

Les signaux transmis dans la cellule suite à un stress vont activer la transcription de gènes permettant à la cellule de survivre dans des conditions hostiles. L'activation de la transcription de ces gènes se fait par l'intermédiaire de facteurs de transcription.

Par exemple, une étude génétique de *Thellungiella halophila*, une halophyte modèle, a permis de réaliser une première comparaisons entre *T. halophila* et *Arabidopsis Thaliana*. En effet, à partir de la création d'une banque de ADNc issue des ARNm de *T. halophila* en milieu NaCl, il a été possible de réaliser un séquençage de ces ADNc et de les comparer à une banque de cDNA d'*A. thaliana*. L'étude a permis d'identifier le transcriptome de *T. halophila* en milieu salé, et ainsi de mettre en évidence des gènes transcrits dans ces conditions. 95,76 % des expression sequence tags (EST) ainsi obtenus sont identiques à *A. thaliana*, et au moins huit classes de gènes ont été reliés à la tolérance au sel, correspondant à 18,89 % des séquences EST. Ainsi, ce travail a permis, entre autre, la mise en évidence de l'expression d'enzymes de nettoyage (scavenging enzymes) comme L-ascorbate peroxidase, la catalase-3 ou encore la glutathione peroxidase suggère la présence d'un système de détoxification en présence de sel chez *T. halophila*. Des ADNc codant pour des enzymes de biosynthèse d'osmorégulateurs ont aussi été obtenus, comme l'ADNc de la $\Delta 1$ - pyrroline -5- carboxylate (Calu, 2006)

Une autre famille de facteurs de transcription impliquée dans les mécanismes de réponse aux stress est constituée par les HSF (Heat Shock Factor). Ils sont responsables de l'activation de la transduction des protéines de choc thermique HSP (Heat Shock Proteins) Les HSFs sont très nombreux et complexes chez les plantes. On compte 21 HSF chez *A. thaliana*, 23 chez *Oryza sativa* et un nombre supérieur à 18 chez la tomate (Vincent, 2006)

III-1-2-4- Expression des protéines spécifiques

La réaction des organismes vivants au stress se traduit notamment par la synthèse rapide de polypeptides. On distingue trois groupes principaux de protéines HSP (Heat Shoc Proteins) Ces protéines sont caractérisées par leur poids moléculaire : 68 à 104 KDa, 20 à 33 KDa et 15 à 18 KDa; les deux premiers groupes se retrouvent chez tous les organismes vivants, le dernier groupe est particulier aux plantes. Les synthèses de toutes ces protéines sont coordonnées et résultent soit d'un changement brutal de température, soit d'une augmentation régulière. Cependant, il faut noter que la synthèse des HSP est transitoire: dès que la source de chaleur anormale disparaît, la synthèse des HSP diminue et finit par cesser.

La localisation de l'accumulation momentanée des protéines HSP a été déterminée. Chez le soja, les HSP 15-18 et 69-70 KDa sont associées au noyau, aux mitochondries et aux ribosomes, les 22-24 KDa aux mitochondries et les 84-92 KDa au surnageant de la fraction ribosomale. On peut déjà déduire de ces localisations que la perméabilité membranaire, à l'eau,

aux ions, aux solutions organiques, joue un rôle très important dans la translocation de ces protéines (Dubois, 1991)

Les protéines de type LEA (Late Embryogenesis Abundant) sont également des protéines qui sont synthétisées chez la plante lors d'un stress, leurs fonctions exactes restant mal connues. Ces protéines s'expriment dans les graines pendant la maturation en conditions de stress. Leur rôle principal est la fixation d'eau et stabilisation des membranes et des protéines (Jabnoue, 2008)

III-1-2-5- Les ROS

Tous les organismes produisent les ROS (Réactives Oxygen Species) ou EAO (Espèces Réactives d'Oxygène) comme le superoxyde (O_2^-), le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), et les radicaux d'hydroxyle (OH^-). Elles sont importantes dans la régulation des fonctions cellulaires. Mais quand le taux des espèces réactives de l'oxygène atteint des niveaux élevés, elles causent une altération de l'homéostasie des cellules (Haejeong *et al.*, 2002)

Alors que dans le cadre d'une réponse à un stress biotique les EAO ont un rôle de défense car ils sont toxiques pour l'organisme agresseur, ces molécules jouent un rôle de second messager dans la réponse à un stress abiotique. Très peu de senseurs de ces EAO sont connus chez les plantes. Ce rôle de détection est assuré chez les procaryotes et les champignons par certaines histidines Kinases. La présence d'un nombre élevé de gènes codant ces protéines chez *A. thaliana* suggère un rôle des histidines kinases comme senseurs des EAO chez cet organisme (Hwang *et al.*, 2002 in Lamzeri, 2007)

III-2- 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)

III-2-1- Effets du stress salin sur la plante

III-2-1-1- 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⁺ par rapport à K⁺, 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)

III-2-1-2- 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 Jabnourne, 2008)

En présence de sel, l'absorption des cations Na⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺ dépasse souvent celle des anions Cl⁻, PO₄⁻ et NO₃⁻, ce qui engendre un déficit anionique pour le végétal. Dans les feuilles, les Chlorures (Cl⁻) sont toujours accumulés proportionnellement à la teneur globale en sel et en

plus grande quantité que le Na⁺ (Rahmoune *et al.*, 2000) Le chlore, en entrant en compétition avec le NO₃, 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 Ca²⁺, K⁺, Mg²⁺ et Na⁺ et la teneur en Cl⁻ (Slama, 1986 in Lamzeri, 2007) Le stress salin réduit dramatiquement la fixation de l'azote N₂ 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.

III-2-1-3- 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 Na⁺ et 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 Na⁺ dans leurs feuilles.

Les espèces incapables de compartimenter Na⁺ dans leurs feuilles sont nettement plus sensibles à la salinité. En effet, ces espèces semblent peu efficaces pour abaisser la concentration cytoplasmique de 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 Na⁺ a pour conséquence que cet ion est facilement transporté dans le phloème de ces plantes (Zid et Grignon, 1986 in Haouala, 2007)

III-2-1-4- Effets du stress salin sur la photosynthèse

La teneur en sel élevée dans les tissus influence directement les enzymes photosynthétiques et par voie de conséquence les réactions d'échange de lumière et de gaz (El Hendawy, 2004) Or, la réduction de la photosynthèse à long terme entraîne l'inhibition de la formation et de l'expansion de la feuille ainsi que l'abscission précoce de cette dernière (Kozlowski et Pallardy, 1997 b in Kozlowski, 1997)

La fluorescence chlorophyllienne est utilisée comme outil de diagnostic de l'état fonctionnel du photosystème II en conditions de stress salin (Smillie et Nott, 1982, El Mekkaoui, 1990 et Belkhodja *et al.*, 1994 in Bouaouina *et al.*, 2000) La salinité affecte en premier lieu la

croissance de la plante puis la photosynthèse, causant, suite aux phénomènes de «feed-back», une réduction de la capacité photosynthétique. Particulièrement chez les glycophytes, la présence continue de NaCl dans le milieu de culture entraîne une augmentation, d'une part, de l'épaisseur des limbes (ce qui deviendrait un élément limitant dans la porosité stomatique) et, d'autre part, des vitesses d'ouverture des stomates (Greenway et Munns, 1980) Le sel peut également provoquer la modification de la densité des stomates, du nombre et du diamètre des vaisseaux du xylème chez les halophytes, ou accélérer le cycle biologique avec changement de la voie métabolique de fixation du carbone (Levigneron *et al.*, 1995 in Lamzeri, 2007)

III-2-1-5- Effets du stress salin sur la croissance et le développement

La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance et le développement des plantes (Bouaouina *et al.*, 2000) La salinité des sols et des eaux demeure, pour les régions arides et semi arides, un obstacle majeur à la croissance des végétaux. 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)

III-2-1-6- Effets toxiques de NaCl sur la plante

Certains sels peuvent être toxiques pour les plantes et peuvent en affecter la balance nutritionnelle s'ils sont présents en concentration excessive ou en proportion anormale.

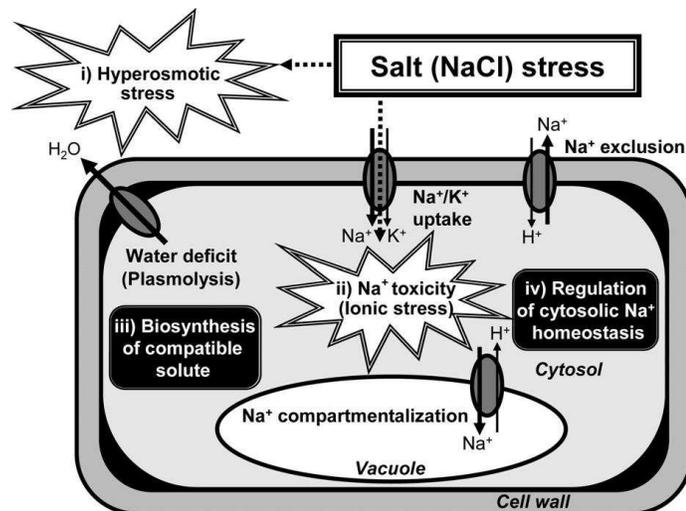


Figure 6 - Effets toxiques du NaCl sur la plante (Jabnour, 2008)

III-2-1-6-1- Stress osmotique

L'entrée de l'eau dans les tissus du cortex racinaire est assurée par capillarité et osmose. Elle est donc d'autant plus aisée que la solution du sol est à une pression osmotique plus faible (Mangel et Kirkby, 1982 in Snoussi et Halitim, 1998) Au fur et à mesure que la salinité du sol augmente, son potentiel osmotique diminue ce qui réduit la disponibilité de l'eau pour la plante (Snoussi et Halitim, 1998)

III-2-1-6-2- Stress ionique

Des concentrations excessives d'ions chlorures et sodium dans la solution du sol peuvent causer une toxicité dans la plante. Ces ions peuvent être absorbés soit par les racines soit par contact direct avec les feuilles. Si l'eau d'irrigation a une salinité proche de concentrations critiques, il sera nécessaire d'en doser précisément les concentrations en ions chlorures et sodium (Maillard, 2001)

Les ions Cl⁻ peuvent être absorbés par les racines et s'accumuler dans les feuilles. Ces ions peuvent provoquer une brûlure des extrémités des feuilles et un jaunissement prématuré de celles-ci. En général, la plupart des plantes boisées (arbres fruitiers à noyaux, citrus, avocatier) sont sensibles à ces ions alors que la majorité des légumes, plantes fourragères et fibreuses y sont moins sensibles

Les symptômes de toxicités typiques aux ions sodium Na²⁺ sont des brûlures de feuilles, le dessèchement et la mort des tissus sur les bords externes des feuilles, contrairement aux symptômes causés par des ions Cl⁻ qui apparaissent normalement à l'extrême pointe des feuilles.

On peut noter également que la présence excessive d'ions sodique, chlorure et borique peut provoquer une augmentation du pH du sol, ce qui a un effet indirect sur l'impossibilité d'absorption des ions ferreux, phosphate, zinc et manganèse indispensables pour la croissance des plantes (Maillard, 2001)

III-2-1-6-3- Stress nutritionnel

Certains sels peuvent être toxiques pour les plantes et peuvent en affecter la balance nutritionnelle s'ils sont présents en concentration excessive ou en proportion anormale (Snoussi et Halitim, 1998)

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. Des concentrations salines trop fortes dans le milieu provoquent une altération de la nutrition minérale des plantes (Levigneron *et al.*, 1995 in Haouala *et al.*, 2007) L'accumulation des ions Na⁺ dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que K⁺ et Ca²⁺. Il y aurait une compétition entre Na⁺ et Ca²⁺ pour les mêmes sites de fixation apoplasmique (Haouala *et al.*, 2007)

L'effet dépressif du sel sur l'accumulation de K^+ et Ca^{2+} est évident chez le blé dur (Bouaouina *et al.*, 2000). Chez le blé, tout comme chez le riz et la canne à sucre, la concentration élevée de NaCl diminue également l'absorption de Ca^{2+} . Chez *Brassica campestris* L., qui est relativement tolérante au sel, l'augmentation de la concentration en Na^+ s'accompagne d'une réduction de la concentration en Mg, K, N, P et Ca dans la plante. Ce déséquilibre nutritionnel est une cause possible des réductions de croissance en présence de sel lorsque des ions essentiels comme K^+ , Ca^{2+} ou NO_3^- deviennent limitants (Haouala *et al.*, 2007)

Les effets osmotiques du stress salin peuvent également limiter la croissance des racines, ce qui limite les possibilités d'absorption des éléments nutritifs du sol (Tester et Davenport, 2003 in Jabnoute, 2008)

III-2-1-7- Stress oxydatif

Les plantes sont constamment soumises à des variations environnementales. Ces changements peuvent engendrer un stress qui modifie l'homéostasie cellulaire. Une conséquence de ces stress environnementaux, comprenant le stress salin, est l'apparition d'un stress oxydatif, c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) qui endommagent les structures cellulaires (Appel et Hirt, 2004 in Attia, 2007) Dans des conditions optimales, les feuilles sont dotées d'enzymes et de métabolites antioxydants suffisants pour faire face aux ROS. L'accumulation phytotoxique de ces différents radicaux oxygénés peut entraîner la mort de la plante; cependant, ils ont récemment été identifiés comme étant des acteurs essentiels de la réponse au stress et leur rôle comme messenger secondaire est maintenant clairement établi. Leur implication dans la régulation de l'expression génique a aussi permis de démontrer leur rôle d'inducteurs de la mort cellulaire programmée, mort génétiquement contrôlée que l'on retrouve non seulement dans les processus de développement, mais également typiquement observée dans la réponse au stress (Parent *et al.*, 2008)

III-2-2- Mécanismes de la tolérance des plantes au stress salin

La caractérisation physiologique de la tolérance des végétaux à la salinité résulte de processus qui permettent au végétal d'absorber l'eau et les sels minéraux à partir de substrats à faibles potentiels hydriques, mais aussi de vivre en acceptant la présence importante de sodium dans ses tissus; les halophytes, qui accumulent le plus de sodium (Elzam et Epstein 1969, Ruse et Epstein, 1981; in Guerrier, 1984), se signalent ainsi par une forte capacité d'élaboration de composés organiques (Mercado, 1973, Briens et Larhe, 1982; in Guerrier, 1984), ces deux facteurs permettant le maintien d'une haute pression osmotique interne qui favorise les échanges d'eau entre les compartiments externe et cellulaire (Guerrier, 1984)

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 (Figure 7) :

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.

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

Non halophytes résistants: supportent de faibles concentration en sels : *Hordeum sp...*

Glycophytes ou halophobes: sensibles à la présence de sels: *Phaseolus vulgaris*....

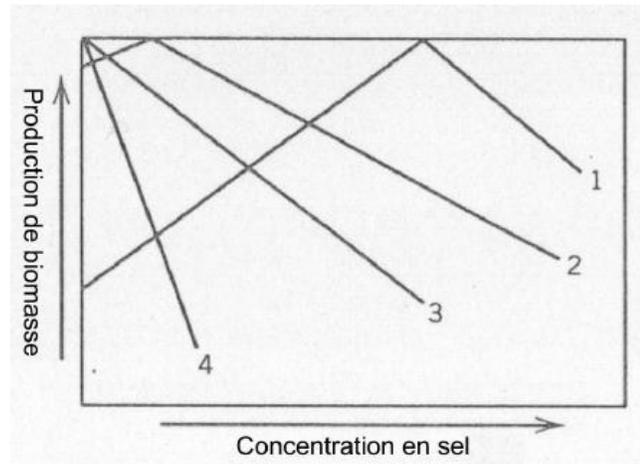


Figure 7 - Production de biomasse de différents groupes de plantes suivant la salinité

(1): Halophytes vraies (2): Halophytes facultatives (3): Non halophytes résistants

(4): Glycophytes (D'après Hagemeyer, 1996 cité par Calu, 2006)

III-2-2-1- Exclusion des ions

La plante empêche le sel de remonter jusqu'aux feuilles. Une première barrière existe au niveau de l'endoderme, couche interne de cellules de la racine. Cependant, cette barrière peut être interrompue, en particulier lors de l'émergence des ramifications de la racine. D'autres mécanismes limitent le passage de sel des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus (Sentenac et Berthomieu, 2003)

IL est aussi indiqué que la capacité d'exclusion de (Na⁺) et / ou (Cl⁻) des tiges est bien corrélée au degré de tolérance au sel. La capacité d'exclusion de (Na⁺) des parties aériennes est en accord avec la relation négative trouvée entre l'accumulation des ions toxiques (Na⁺ et Cl⁻) dans les feuilles et la croissance des parties aériennes de tomate poussant en conditions salines. Le maintien d'une faible concentration de (Na⁺) dans les feuilles peut être du à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na⁺) dans les racines, évitant une translocation

excessive aux tiges; mais, il peut être aussi lié à une mobilité élevée du Na⁺ dans le phloème. Cependant, certaines mesures physiologiques concordent pour suggérer l'existence d'une expulsion active du sodium cytoplasmique vers l'apoplasme ou vers la vacuole, protégeant ainsi les équipements enzymatiques du cytoplasme dans les organes aériens (Greenway et Munns, 1980)

Lors de ce processus, la plante active un gène dénommé AtHKT1, qui code pour une protéine de transport membranaire assurant le transport des ions sodium dans la sève. Comme ce gène présente des similitudes avec un gène du blé, codant pour le transport du sodium et du potassium, les chercheurs se demandent s'il ne pourrait pas être un jour introduit par le génie génétique dans les plantes cultivées. Ainsi elles pourraient être semées sur des terres moins propices à leur culture. Les racines sont en effet dotées d'une couche cellulaire interne: l'endoderme, qui leur permet de ne pas se laisser envahir par un composé extérieur indésirable (Genoux *et al.*, 2000)

III-2-2-2 Inclusion et compartimentation des ions

La compartimentation des ions entre les organes (racines/parties aériennes), les tissus (épiderme/mésophylle), ou encore entre les compartiments cellulaires (vacuole/cytoplasme) est l'un des mécanismes d'adaptation à la contrainte saline (Ouerghi *et al.*, 1998) L'inclusion et la compartimentation est la stratégie la plus efficace pour éviter la toxicité de Na⁺ sur des sites métaboliques dans le cytoplasme (Jebnour, 2008) La plante utilise en effet le sel pour ajuster la pression osmotique de ses cellules. Elle capte le sel qui parvient aux feuilles, au même titre que l'eau, par le mouvement ascendant de la sève dans les vaisseaux. A l'intérieur des cellules, le sel est alors stocké dans les vacuoles grâce à des systèmes de "pompes" moléculaires. Les vacuoles étant des compartiments fermés au sein de la cellule, le sel est ainsi isolé des constituants cellulaires vitaux (Sentenac et Berthomieu, 2003)

Aussi, la vacuole se chargerait-elle en sodium grâce à l'action d'un antiport sodium-proton Na⁺/H⁺, lequel serait entretenu par le fonctionnement accéléré des pompes à proton Na⁺/H⁺. L'existence d'un système d'échange Na⁺/H⁺ est largement signalé. Il est alors admis que c'est la performance de stocker le sel dans les parties aériennes qui est déterminante dans le niveau de tolérance au sel des espèces.

Des études ont montré que les mouvements de Na⁺ dans la plante sont codés par le gène HKT. Par exemple, la surexpression d'OsNHX1 améliore la tolérance à la salinité chez le riz (Chen *et al.*, 2007 in Jebnour, 2008) Les mêmes résultats sont obtenus chez *Arabidopsis* (Apse *et al.*, 1999 in Jebnour, 2008), chez la tomate (Zhang & Blumwald, 2001 in Jebnour, 2008), chez *Brassica napus* (Zhang *et al.*, 2001 in Jebnour, 2008)

III-2-2-3- Sélection des ions

Une étude a montré que NaCl réduit la croissance des plantes de quatre (4) variétés de triticale, probablement en restreignant leur alimentation en eau et en nutriments indispensables. La réponse des triticales à NaCl consiste alors à limiter l'exportation de Na^+ vers les parties aériennes, et à maintenir une très forte sélectivité en faveur de K^+ sur une large gamme de concentrations en NaCl (Bizid *et al.*, 1988)

Etroitement lié à l'exclusion de sel, le règlement de la sélectivité d'ions, en particulier le rôle de la discrimination de Na^+/K^+ , reste essentiel dans la capacité de la plante à tolérer le sel. Des niveaux élevés de K^+ dans le jeune tissu d'extension sont associés à la tolérance de sel dans beaucoup d'espèces d'usine (El Hendawy, 2004) Il est donc possible que la discrimination de Na^+/K^+ soit associée à la tolérance au sel.

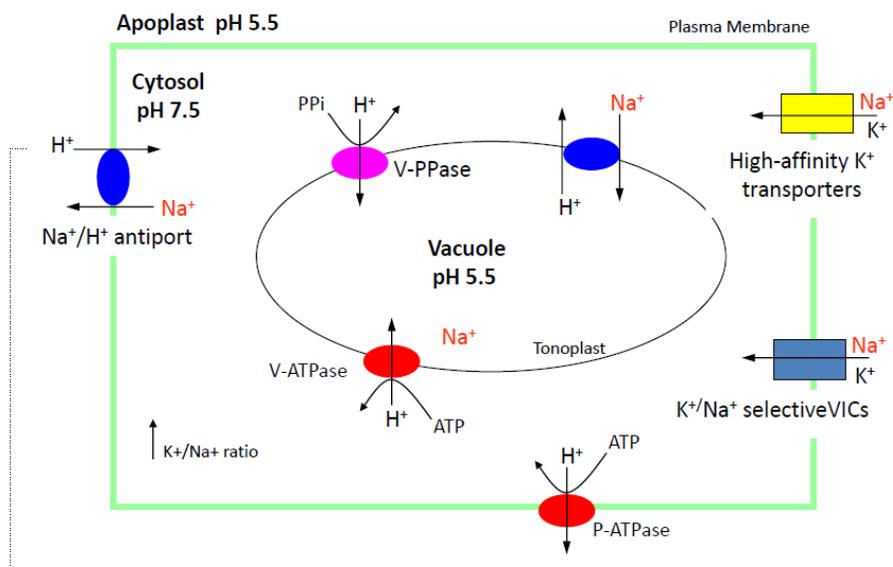


Figure 8 - Compartimentation et sélection des ions chez la plante en réponse au stress salin (Mansour *et al.*, 2003 in Jebboune, 2008)

III-2-2-4- 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 bêtaïne, β -alaninebêtaïne, prolinebêtaïne)

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 cytosolvacuole et de régulation du pH (Hassani *et al.*, 2008)

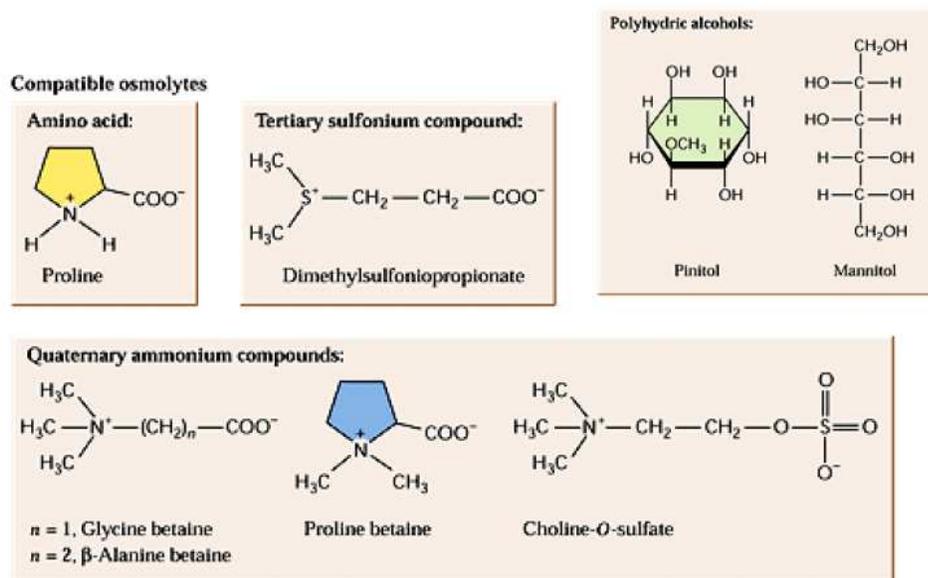


Figure 9 - Exemples d'osmorégulateurs synthétisés par les végétaux

(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)

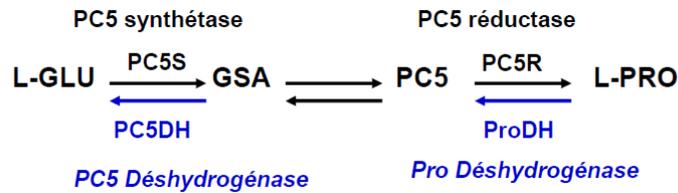


Figure 10 - Biosynthèse de la proline

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 Jabnourne, 2008) Les solutés compatibles ont également une fonction de stabilisation de la conformation des protéines et des propriétés d'antioxydants.

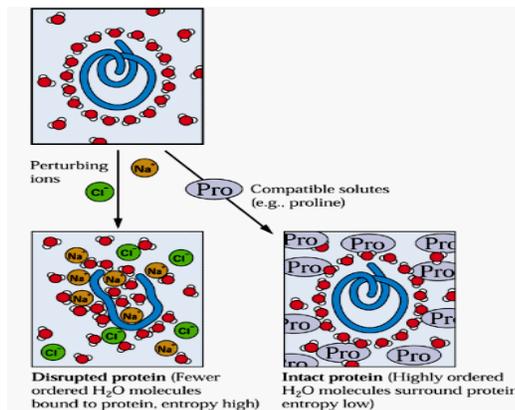


Figure 11 - Rôle de la proline dans la protection des protéines en présence de NaCl

Matériels et méthodes

Le présent travail a pour objectif de déterminer le comportement écophysologique de deux espèces d'Atriplex (*Atriplex halimus* et *Atriplex canescens*) et deux variétés d'épinard (*Spinacia oleracea*) sous l'effet d'un stress salin induit par différentes doses de NaCl, ajoutées à l'eau de robinet afin d'évaluer le seuil de tolérance de chaque espèce et variété à la salinité et ce, en analysant des paramètres biométriques et biochimiques.

I- Le matériel végétal

I-1- Les Atriplex

Les essais sont menés sur deux espèces d'Atriplex : *Atriplex halimus* et *Atriplex canescens*. Les plants, âgés de six mois, sont issus de graines semées et élevées en pépinières de Thligène, à environ 70 km, au sud-ouest du chef-lieu de la wilaya de Tébessa.

Les plants apportés des pépinières sont transplantés dans des pots en plastiques de 35 cm de hauteur et 20 cm de diamètre remplis de terre végétale dont la texture a été déterminée et irriguée en raison de 250 ml/48h pour maintenir les pots à leur capacité au champs. Après un temps d'acclimatation qui a duré deux mois, les plants sont soumis au stress salin par application de différents traitements par une solution saline à base de NaCl.

I-2- L'épinard

Notre étude a porté aussi sur deux variétés d'épinard (*Spinacia oleracea*), une variété locale (**GSN**) et l'autre introduite d'Espagne (**Linda**) Les graines sont semées dans des pots en plastiques de 35 cm de hauteur et 20 cm de diamètre remplis de terre végétale analysée au laboratoire, arrosée, toutes les 48 heures, avec 250ml d'eau de robinet jusqu'à l'obtention de plantes âgées de trois mois; à ce stade, les plantes sont soumis à un stress salin par différents traitements de NaCl.

L'expérimentation a été réalisée en serre, en conditions semi contrôlées.

II- Texture de la terre végétale utilisée

La terre utilisée dans notre expérimentation est de texture limono-argileuse. Sa granulométrie a donné les résultats suivants:

- Sable grossier (diamètre entre 0.2 et 2 mm):12.8%
- Sable fin (diamètre entre 20 microns et 0.2 mm): 8.4%
- Limon grossier (diamètre entre 2 et 20 microns): 19.1%
- Limons fin (diamètre entre 20 et 50 microns): 22.9%

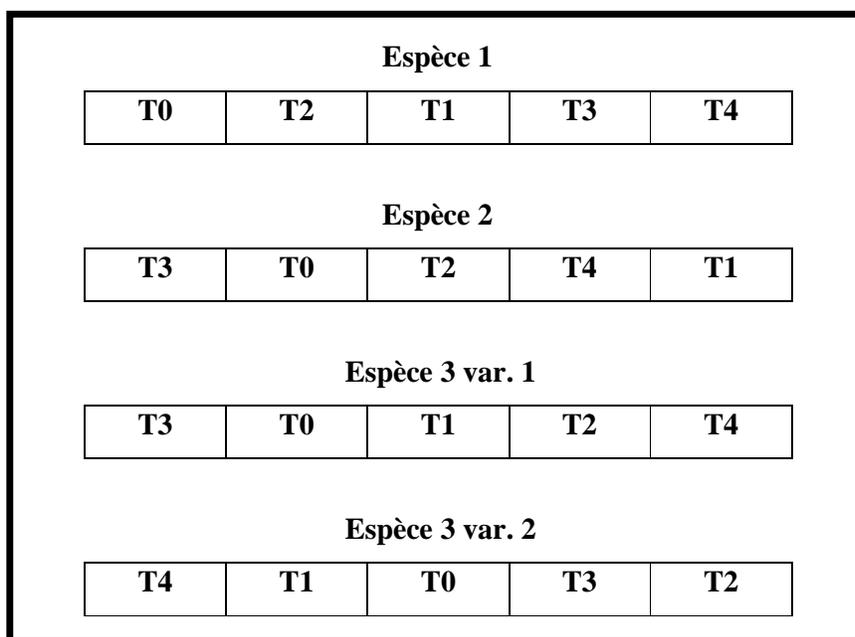
- Argile (diamètre inférieur à 2 microns): 36.8%
- Matière organique: 1.67%

III- Le dispositif expérimental

Les plantes sont soumises à cinq traitements différents par arrosage avec de l'eau de robinet à laquelle on ajoute du NaCl:

- Le premier traitement est un témoin : 0g/l de NaCl
- Le deuxième traitement avec une concentration de 6g/l de NaCl.
- Le troisième traitement avec une concentration de 12g/l de NaCl.
- Le quatrième traitement avec une concentration de 18g/l de NaCl.
- Le cinquième traitement avec une concentration de 24g/l de NaCl.

Nombre des plantes: 5 traitements x (2 espèces d'Atriplex + 2 variétés d'épinard)
x 6 répétitions = 120 plantes



Espèce 1 : *Atriplex halimus*

Espèce 2 : *Atriplex canescens*

Espèce 3 var 1 : *Spinacia oleracea*, variété : GSN

Espèce 3 var 2 : *Spinacia oleracea*, variété : Linda

Figure 12 - Schéma du dispositif expérimental

IV- Paramètres mesurés

Afin de déterminer l'effet des différents traitements de NaCl sur les espèces étudiées, des paramètres biométriques, physiologiques et biochimiques ont été mesurés.

IV-1- Les paramètres biométriques

IV-1-1- Croissance en longueur

La croissance en longueur de la partie aérienne et racinaire est évaluée après avoir récolté les plantes, séparé la partie aérienne de celle souterraine, lavé soigneusement les racines avant de les essorer rapidement avec du papier filtre.

La longueur de la tige et de la racine principale est mesurée en millimètres (mm) à l'aide d'une règle graduée. Les valeurs données sont les moyennes obtenues des six répétitions/espèce/traitement.

IV-1-2- Croissance pondérale

La biomasse sèche aérienne (BSA) et racinaire (BSR), exprimée en gramme a été effectuée par pesée de la matière sèche après étuvage à 85⁰ C de la matière fraîche pendant 48h.

IV-1-3- Rapport de la partie aérienne et racinaire

Le rapport en longueur: longueur de la racine/longueur de la tige (LR/LT) et celui en biomasse : biomasse sèche racinaire/biomasse sèche aérienne (BSR/BSA) ont été déduits à partir des valeurs moyennes des longueurs et des poids de la matière sèche.

IV-2- Les paramètres physiologiques et biochimiques

Le comportement écophysologique des différentes espèces étudiées vis-à-vis du stress salin est déterminé par l'évaluation des paramètres biochimiques utilisés dans plusieurs travaux concernant la réponse des plantes aux différents stress abiotiques.

IV-2-1- Dosage de la chlorophylle

La chlorophylle est extraite suivant la méthode de Francis *et al.*, (1970) qui consiste à :

- macérer les feuilles dans un mélange d'acétone et d'éthanol (75 % et 25%)
- couper les feuilles en petits morceaux et les mettre dans des boîtes noires (pour éviter l'oxydation de la chlorophylle par la lumière)
- procéder à la lecture des densités optiques des solutions à l'aide d'un spectrophotomètre à deux longueurs d'ondes (645 et 663 nm), après étalonnage de l'appareil avec la solution témoin d'acétone à 80% et d'éthanol à 40%.

- déterminer les teneurs en chlorophylles selon les formules suivantes :

$$\text{CH a } (\mu\text{g/gMF}) = 12,7 \text{ DO}_{(663)} - 2,59 \text{ DO}_{(645)} \times V/(1000 \times W)$$

$$\text{CH b } (\mu\text{g/gMF}) = 22,9 \text{ DO}_{(645)} - 4,68 \text{ DO}_{(663)} \times V/(1000 \times W)$$

$$\text{CH t} = \text{Ch a} + \text{Ch b}$$

Avec: V : Volume solution extraite. W : Poids de matière fraîche de l'échantillon.

IV-2-2- Dosage des sucres solubles

L'extraction et le dosage des sucres solubles, dans les feuilles et les racines des plantes, sont faits selon la méthode de Dubois (1956) qui consiste à :

- mettre 100 mg de matière fraîche dans des tubes à essai.
- ajouter 2 ml d'éthanol à 80%.
- laisser le tout au repos pendant 48h.
- faire évaporer tout l'alcool en mettant les tubes à essai dans un bain Marie à 70°.
- après refroidissement, mettre dans chaque tube à essai 20 ml d'eau distillée.
- prendre 1 ml de la solution et ajouter 1 ml de phénol à 5 % en prenant soin de bien agiter.
- ajouter 2 ml d'acide sulfurique concentré et déposer les tubes à essai dans un bain de glace; les laisser reposer durant 25 min.
- procéder à la lecture au spectrophotomètre à la longueur d'onde de 490 nm.
- calculer les concentrations ($\mu\text{g/g MF}$) à partir de l'équation déduite de la gamme d'étalonnage (Annexe 1)

IV-2-3- Dosage de la proline

La proline est dosée selon la technique utilisée par Troll et Lindesly (1955), simplifiée et mise au point par Dreier et Goring (1974) et modifiée par Monneveux et Nemmar (1986)

Le principe est la quantification de la réaction proline-ninhydrine par mesure spectrophotométrique. La proline se couple avec la ninhydrine en formant un complexe coloré. L'intensité de la coloration est proportionnelle à la quantité de proline dans l'échantillon.

L'extraction de la proline consiste à :

- prélever 100 mg de matière fraîche foliaire et racinaire de chaque répétition et les mettre dans des tubes à essai.
- ajouter 2 ml de Méthanol à 40 %.
- porter les tubes couverts (pour éviter la volatilisation de l'alcool) à l'ébullition au bain Marie à 85 °C pendant 60 min.
- prélever, après refroidissement, 1 ml de l'extrait de chaque tube et mettre dans de nouveaux tubes auxquels on ajoute 1 ml d'acide acétique.
- ajouter, dans chaque tube, 1 ml de mélange contenant 120 ml d'eau distillée, 300 ml d'acide acétique, 80 ml d'acide orthophosphorique (H_3PO_4 , densité 1,7) et 25 mg de ninhydrine.
- porter le mélange à ébullition durant 30 min. La solution vire vers le rouge.
- extraire le chromatophore, après refroidissement des solutions, avec 5 ml de toluène; deux phases se séparent après agitation au vortex.
- prélever la phase supérieure contenant le chromatophore à laquelle on ajoute 5 mg du sulfate de sodium oxydé Na_2SO_4 à l'aide d'une spatule pour éliminer l'eau qu'elle contient.

- lire la densité optique des échantillons à l'aide d'un spectrophotomètre à la longueur d'onde de 528 nm, correspondant à son maximum d'absorption.

- calculer les concentrations ($\mu\text{g/g MF}$) à partir de l'équation déduite de la courbe d'étalonnage établie à l'aide de solutions allant de 0,01 à 0,2 mg de proline par ml de solution (Annexe 1)

IV-2-4- Dosage de l'ADN

Le dosage de l'ADN dans les feuilles a été réalisé selon la méthode décrite par Dishe (1930) et modifiée par Burton (1956); elle consiste à :

- mettre 0.5g de matière végétale dans des tubes à essai.
- ajouter 2 ml d'acide perchlorique (0.5N)
- incuber dans le bain Marie pendant 20mn à 90°C.
- passer les tubes dans la centrifugeuse pendant 10 mn à 2000 tours/mn; à la fin de la centrifugation on obtient une solution contenant à la fois de l'ADN et de l'ARN.
- prendre 0.5 ml de la solution dans un autre tube.
- ajouter 0.5 ml d'acide perchlorique et 2 ml de diphénylamine (500mg de diphénylamine dans 49 ml d'acide acétique et 1 ml d'HCl concentré)
- couvrir les tubes et les laisser au repos à l'obscurité pendant 18h.
- lire la densité optique des échantillons avec le spectrophotomètre à la longueur d'onde de 600 nm.

- déterminer la teneur de l'ADN selon la formule:

$$\text{ADN } (\mu\text{mol/g MS}) = (\text{DO}_{600} - 0.015) / 0.005986$$

IV-3- Analyse statistique

Les résultats sont soumis à une analyse statistique descriptive et une analyse de la variance à un ou deux facteurs fixes de classification; les histogrammes présentés rejoignent des valeurs moyennes encadrées par leur écart-type. Le logiciel **MINITAB série 13.31. 2000.** a servi à la comparaison des moyennes selon la méthode de Newman et Keuls, basée sur la plus petite valeur significative, ainsi qu'à l'établissement des corrélations entre les différentes variables. Les groupements homogènes ont été obtenus en utilisant le logiciel **XL stat 2009.** On considère que les résultats sont significatifs quand $P \leq 0,05$.

V- Analyse des protéines totales foliaires par SDS-PAGE :

V-1- Principe

L'électrophorèse a pour but de séparer des molécules chargées au travers d'un gel (un polymère) sous l'effet d'un champ électrique. L'une des variantes les plus répandues de

l'électrophorèse est l'électrophorèse sur gel de polyacrylamide en présence du sodium dodécyl sulfate (SDS-PAGE) décrite par Ulrich Laemmli en 1970 et qui est utilisée pour séparer les protéines en fonction de leur poids moléculaire.

V-2- Extraction des protéines totales foliaires

A la fin de l'essai, les protéines totales ont été extraites des feuilles des plantes témoins et stressées par un traitement de 12g/l des deux espèces d'Atriplex (*A. halimus* et *A. canescens*) et des deux variétés d'épinard (**GSN** et **Linda**) La méthodes d'extraction utilisée est celle citée par De Leonardis *et al.*, (2007) et consiste à :

- broyer 100 mg de matière fraîche dans un mortier avec de l'azote liquide.
- ajouter 1 ml de solution A : solution de précipitation (Annexe 6)
- incuber pendant 1 heure à -20°C.
- centrifuger 15 minutes à 13 000 trs.
- éliminer le surnageant.
- laver le culot avec 1 ml de la solution B : solution de rinçage (Annexe 6)
- incuber pendant 1 heure à -20°C (faire une petite centrifugation si le culot se détache)
- éliminer le surnageant.
- sécher le culot dans l'étuve à 60°C pendant 2 à 3 minutes (il ne faut pas qu'il soit trop sec)
- réduire en poudre le culot (à l'aide d'une baguette en verre)
- solubiliser la poudre obtenue dans 100 µl de Laemmli buffer (125 mM Tris HCl pH 6.8, 2% SDS, 2% b-mercaptoethanol, 5% glycerol) en vortexant et en mettant à 100°C pendant 5 minutes.
- centrifuger 10 min à 10 000 t/min.

V-3- Conditions de migration:

La migration a été réalisée ensuite selon Laemmli., (1970) sur un gel T= 15%, C = 0.027 (Annexe 6) sous ampérage constant de 80 mA.

Le premier puits de chaque gel a été consacré aux marqueurs de poids moléculaire : *Kit LMW Ge Healthcare UK* (Annexe 7)

V-4- Révélation:

La révélation a été faite par coloration et fixation pendant 24 heures dans une solution contenant du TCA et du bleue de Coomassie R-250 (Annexe 6) La décoloration a été réalisée par plusieurs rinçages à l'eau distillée.

V-5- Traitement des données :

La photo du gel obtenu a été analysée par le logiciel **Photocapt 8** qui calcule le poids moléculaire de chaque bande détectée par comparaison de son rapport frontal à celui des bandes du marqueur de poids.

Résultats et discussion

I - Paramètres biométriques

La salinité a un effet sur la croissance et le développement des végétaux. Dans notre étude, nous nous sommes intéressés en premier lieu à l'effet des différentes concentrations de NaCl (0g/l, 6g/l, 12g/l, 18g/l et 24g/l) sur la croissance et le développement d'*Atriplex halimus*, *Atriplex canescens* et les deux variétés (GSN et Linda) d'épinard (*Spinacia oleracea*). Pour y parvenir, nous avons mesuré des paramètres biométriques tels que la longueur des tiges et des racines, la biomasse sèche de la partie aérienne et de la partie souterraine et leurs rapports respectifs. Les photos ci-dessous montrent l'état des plantes à la fin de l'expérimentation.



Témoin 6g/l 12g/l 18g/l 24g/l

Photo 4 - Comparaison des plants d' *Atriplex halimus* selon les différents traitements



Témoin 6g/l 12g/l 18g/l 24g/l

Photo 5 - Comparaison des plants d' *Atriplex canescens* selon les différents traitements



Témoin 6g/l 12g/l 18g/l 24g/l

Photo 6 - Comparaison des plants de la variété GSN d'épinard selon les différents traitements



Témoin 6g/l 12g/l 18g/l 24g/l

Photo 7 - Comparaison des plants de la variété Linda d'épinard selon les différents traitements

I-1- Longueur de la tige

Les résultats obtenus montrent que les différentes concentrations de NaCl dans le milieu ont un effet sur la croissance en longueur des tiges chez *Atriplex halimus*, *Atriplex canescens* et les deux variétés de *Spinacia oleracea* (figures 13, 14, 15, 16) Ces résultats sont confirmés par l'analyse de la variance à un seul critère de classification qui montre une différence très hautement significative entre les moyennes de la longueur des tiges pour les différents traitements : $p < 0,001$ (Annexe 3 , tableaux 1, 2, 3 et 4)

L'allongement le plus important de la tige (320,83mm, 403,50mm, 159,17mm) a été obtenu, pour le traitement (12g/l), respectivement chez *A. halimus*, *A. canescens* et la variété locale (**GSN**) de *Spinacia oleracea*; en revanche, l'allongement le plus important (154,33mm) chez la variété introduite (**Linda**) de *S. oleracea* a été obtenu pour le traitement (6g/l)

Le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir, chez *A. halimus*, quatre groupements homogènes. Le premier groupe (A) reflète les moyennes les plus élevées (306mm, 320,83mm) obtenues respectivement par les traitements (6g/l) et (12g/l); le deuxième groupe (B) représente la moyenne qui correspond au témoin ; le troisième groupe (C) reflète la moyenne donnée par le traitement (18g/l); le quatrième groupe (D) reflète la moyenne la plus faible (162,50mm) obtenue par le traitement 24g/l (Annexe 2, tableau 1)

Pour *A. canescens*, le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes: le premier groupe (A) représente les moyennes les plus élevées (378,17mm, 403,50mm, 386,83mm) après les traitements respectifs de 6g/l, 12g/l et 18g/l et le deuxième groupe (B) reflète les moyennes les plus faibles représentées par le témoin et le traitement 24g/l (Annexe 2, tableau 2)

Pour la variété **GSN** d'épinard, le test de Newman et Keuls fait ressortir cinq groupements homogènes distincts. Le premier groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (12g/l); le deuxième groupe (AB) reflète la moyenne (150,66mm) donnée par le traitement (6g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne obtenue chez le témoin; le

groupe (C) reflète la moyenne qui correspond au traitement (18g/l); le groupe (D) représente la moyenne la plus faible donnée par le traitement 24g/l (Annexe 2, tableau 3)

Pour la variété **Linda** d'épinard, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) qui reflète les moyennes les plus élevées (142,17mm, 154,33mm) obtenues respectivement chez le témoin et le traitement (6g/l); le deuxième groupe (B) représente les moyennes données par les traitements (12g/l) et (18g/l). Le troisième groupe (C) reflète la moyenne obtenue par le traitement 24g/l (Annexe 2, tableau 4)

I-2- Longueur de la racine

Les résultats obtenus montrent que le stress salin induit par les différents traitements de NaCl n'influe pas que sur la croissance en longueur de la partie aérienne mais également celle de la partie souterraine (figures 13, 14, 15, 16) L'analyse de la variance à un critère de classification confirme ces résultats en montrant une différence très hautement significative entre les moyennes de la longueur des racines chez *A. halimus*, *A. canescens* et les deux variétés de *Spinacia oleracea* $p \leq 0,001$ (Annexe 3, tableaux 5, 6, 7 et 8)

L'allongement le plus important de la partie souterraine (354,67mm, 141,50mm) a été obtenu respectivement, pour un traitement de (18g/l), chez *A. canescens* et la variété **GSN** d'épinard. Quant à *A. halimus* (318,33mm) et la variété **Linda** d'épinard (156,17mm), l'allongement le plus important des racines, a été obtenu pour les traitement (12g/l) et (6g/l) respectivement.

Pour *A. halimus*, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le premier groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (12g/l); le deuxième groupe (B) est représenté par la moyenne donnée par le traitement (18g/l) et le groupe (C) reflète les moyennes les plus faibles qui correspondent respectivement au témoin et aux traitements 6g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 5)

Pour *A. canescens*, Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le premier groupe (A) est représenté par les moyennes les plus élevées qui correspondent respectivement aux traitements (18g/l) et (12g/l); le deuxième groupe (B) reflète la moyenne obtenue par le traitement (24g/l) et le groupe (C) représente les moyennes les plus faibles données respectivement par le témoin et le traitement 6g/l (Annexe 2, tableau 6)

Pour la variété **GSN** d'épinard, le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes distincts. Le premier groupe (A) représente les moyennes les plus élevées obtenues pour le témoin et les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le deuxième groupe (B) reflète la moyenne la plus faible donnée par le traitement 24g/l (Annexe 2, tableau 7)

Chez la variété **Linda** d'épinard, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) qui reflète les moyennes les plus élevées obtenues

respectivement par le témoin et le traitement (6g/l); le deuxième groupe (B) représente la moyenne donnée par le traitement (12g/l); le troisième groupe (C) reflète les moyennes les plus faibles (124,17mm, 118,83mm) obtenues par les traitements (18g/l) et (24g/l) respectivement (Annexe 2, tableau 8)

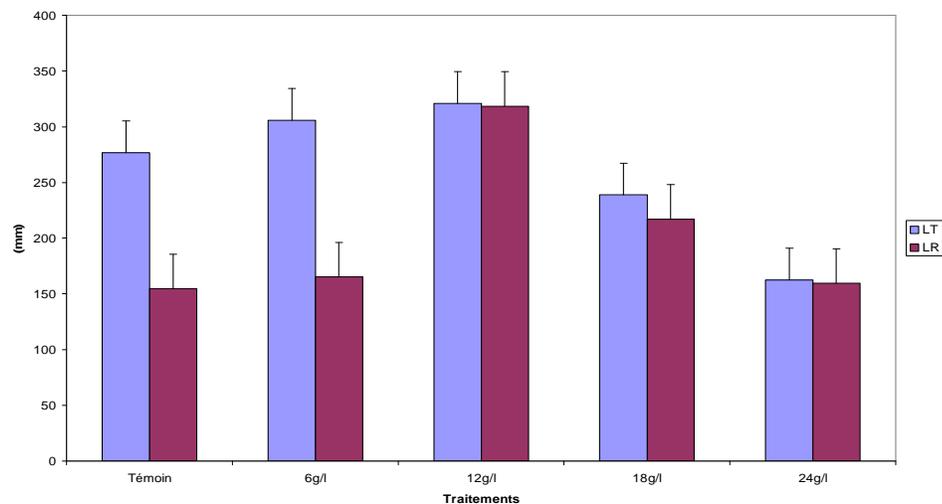


Figure 13 - Longueur des tiges et des racines d'*Atriplex halimus* en fonction des traitements de NaCl

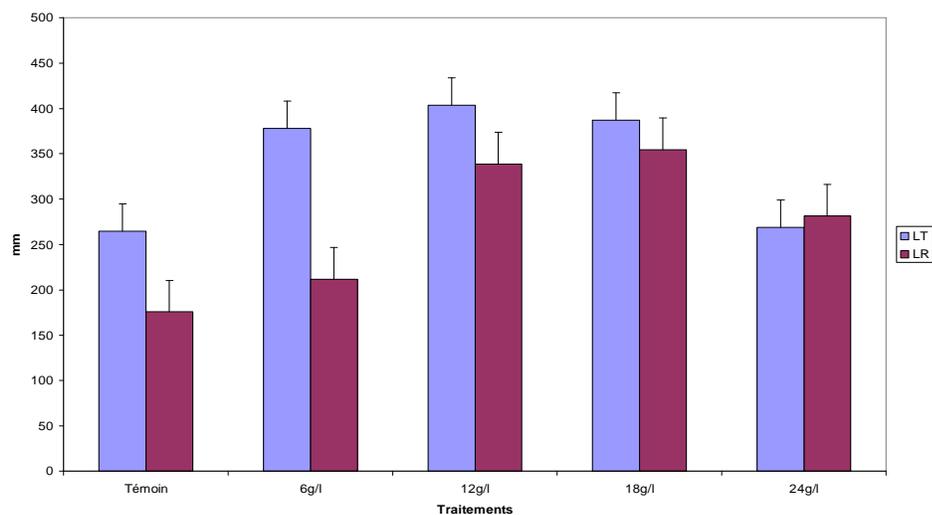


Figure 14 - Longueur des tiges et des racines d'*Atriplex canescens* en fonction des traitements de NaCl

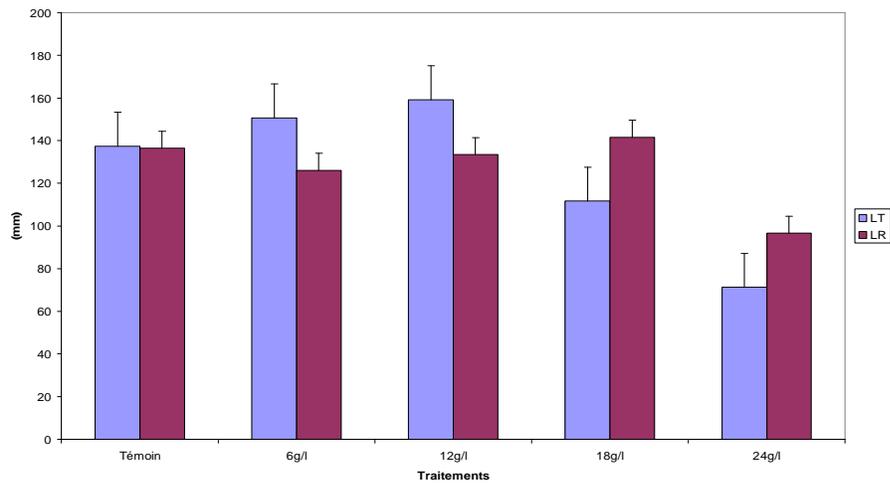


Figure 15 - Longueur des tiges et des racines de la variété GSN d'épinard en fonction des traitements de NaCl

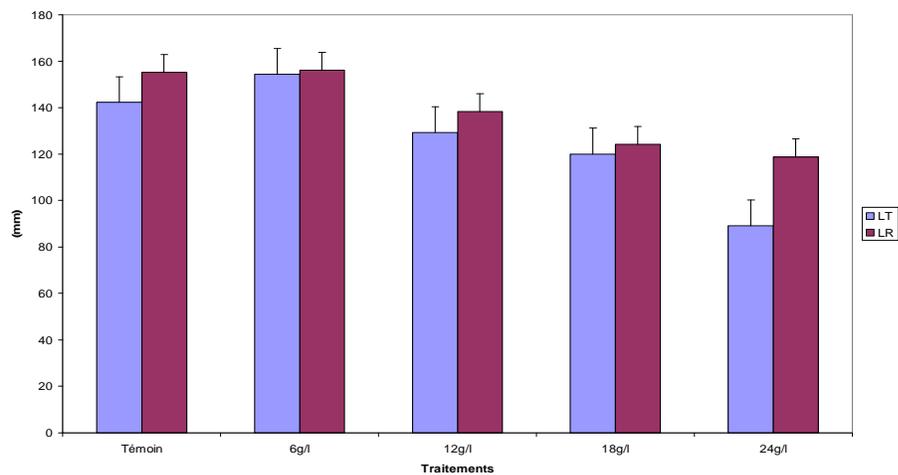


Figure 16 - Longueur des tiges et des racines de la variété Linda d'épinard en fonction des traitements de NaCl

I-3- Rapport en longueur racine/tige

L'analyse de l'effet de NaCl sur la longueur des tiges et des racines est complétée par l'analyse du rapport en longueur de racine/tige. Les résultats sont illustrés par les figures 17, 18, 19 et 20. L'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence très hautement significative pour les deux facteurs : traitement et espèce (Annexe 4, tableau 1)

Chez *A. halimus*, ce rapport est inférieur à l'unité pour tous les traitements, ce qui montre que la croissance en longueur de la partie aérienne est plus importante que celle de la partie souterraine.

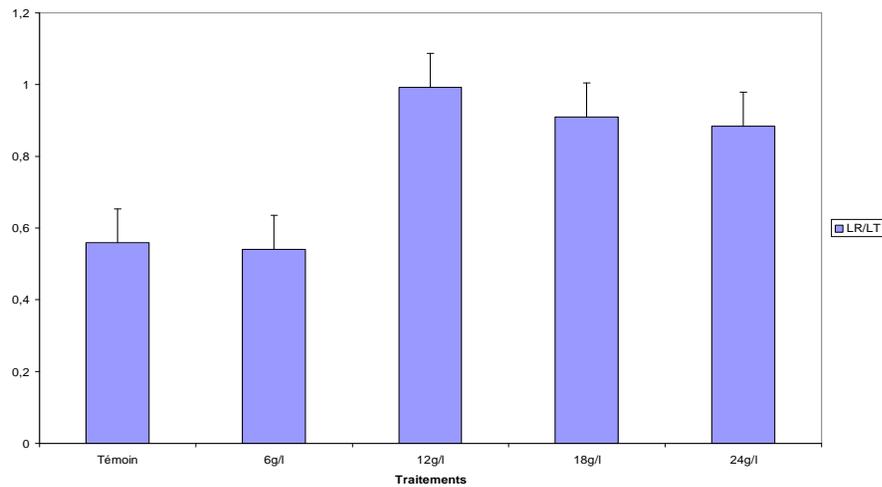


Figure 17 - Rapport en longueur racine/tige chez *Atriplex halimus*

L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 9) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes: un groupe (A) représentant les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (12g/l), (18g/l) et (24g/l) et un groupe (B) reflétant les moyennes les plus faibles données par le témoin et le traitement 6g/l (Annexe 2, tableau 9)

Chez *A. canescens*, le rapport en longueur de la partie souterraine et aérienne est inférieur à l'unité sauf pour le traitement (24g/l) où la croissance des racines est plus importante que celle de la tige.

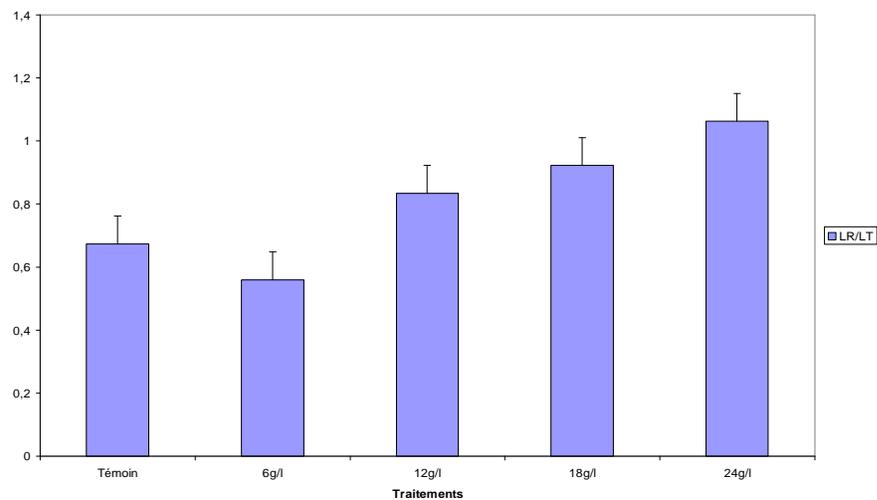


Figure 18 - Rapport en longueur racine/tige chez *Atriplex canescens*

L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 10) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes: un groupe (A) représentant la moyenne la plus élevée (1,06) obtenue par le traitement (24g/l), un deuxième groupe (B) reflétant les moyennes données par les traitements (12g/l) et (18g/l) et un troisième groupe (C) représentant les moyennes données par le témoin et le traitement 6g/l (Annexe 2 , tableau 10)

Pour la variété **GSN** d'épinard, le rapport en longueur de la partie souterraine est aérienne est supérieur à l'unité pour les traitements (18g/l) et (24g/l)

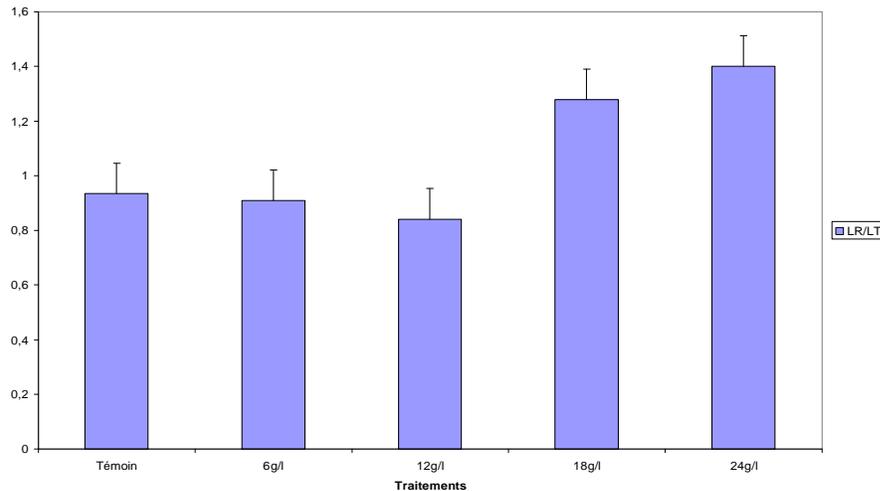


Figure 19 - Rapport en longueur racine/tige chez la variété GSN d'épinard

L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 11) montre un différence très hautement significative ($p < 0,001$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes: un groupe (A) représentant les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (18g/l) et (24g/l) et un second groupe (B) qui reflète le témoin et les traitements (6g/l) et (12g/l) dont les moyennes sont les plus faibles (Annexe 2, tableau 11)

Pour la variété **Linda** d'épinard, le rapport en longueur de la partie souterraine et aérienne est supérieur à l'unité pour tous les traitements; ces résultats montre que, chez cette variété, la croissance en longueur des racines est plus important que celles de la partie aérienne et que les racines sont moins sensibles à la salinité.

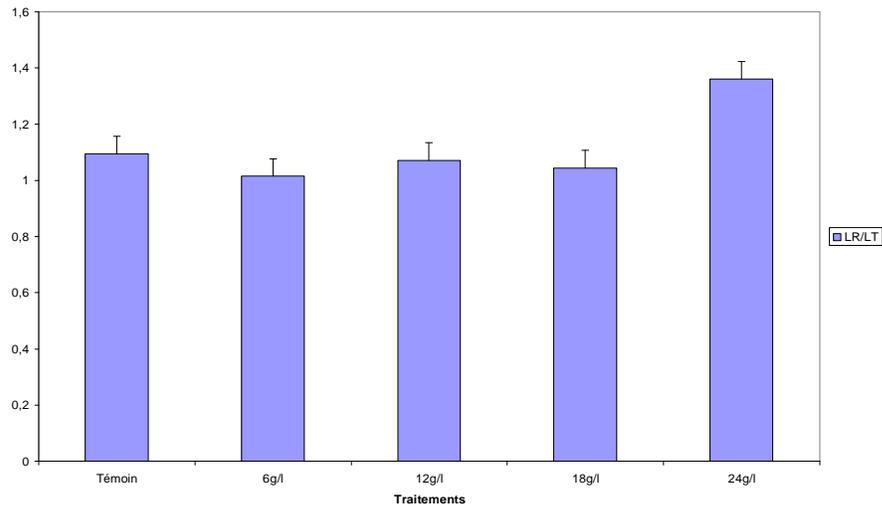


Figure 20 - Rapport en longueur racine/tige chez la variété Linda d'épinard

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence hautement significative (Annexe 3, tableau 12) et le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes: un groupe (A) représentant la moyenne la plus élevée qui correspond au traitement (24g/l) et un second groupe (B), représenté par le témoin et les traitements (6g/l) et (12g/l) et (18g/l) qui ont donné les moyennes les plus faibles (Annexe 2, tableau 12)

I-4- Biomasse sèche aérienne et racinaire

Le stress salin influe sur la croissance pondérale de la partie aérienne et souterraine chez toutes les espèces étudiées (Figures 21, 22, 23, 24)

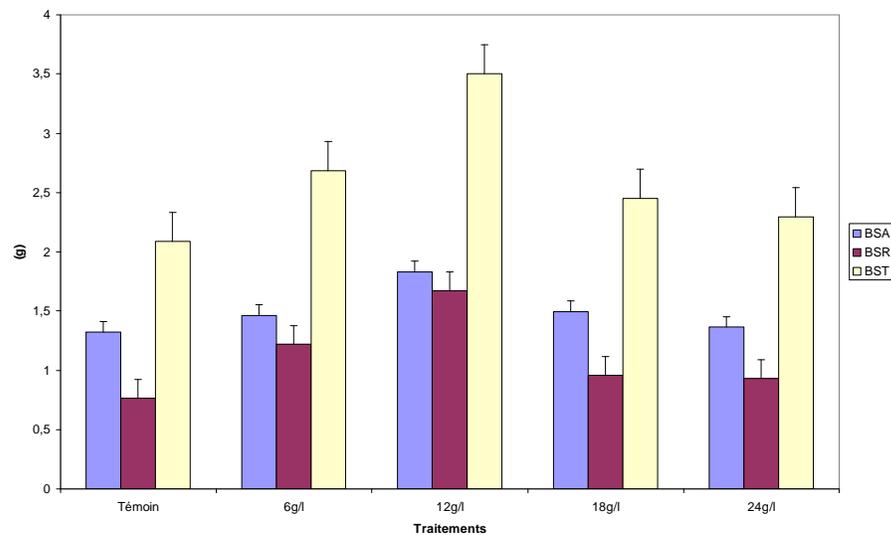


Figure 21 - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez *Atriplex halimus*

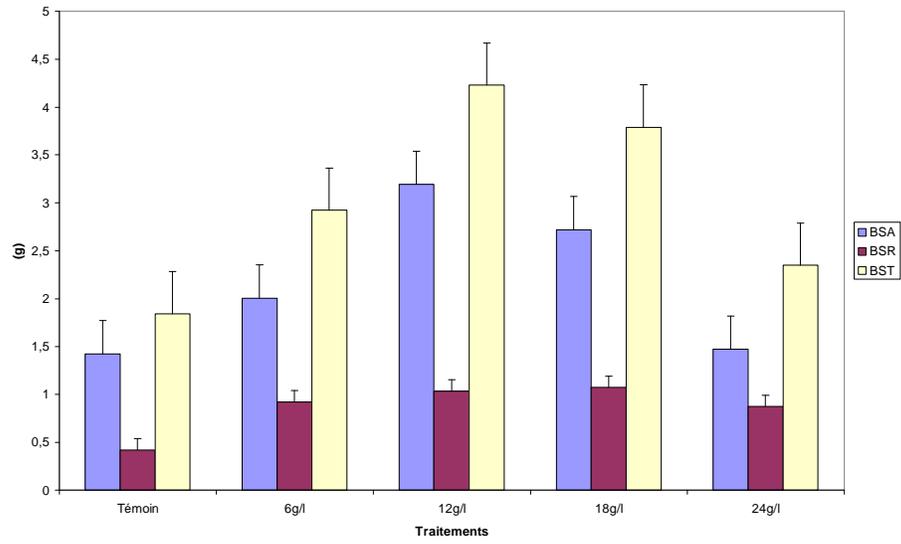


Figure 22 - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez *Atriplex canescens*

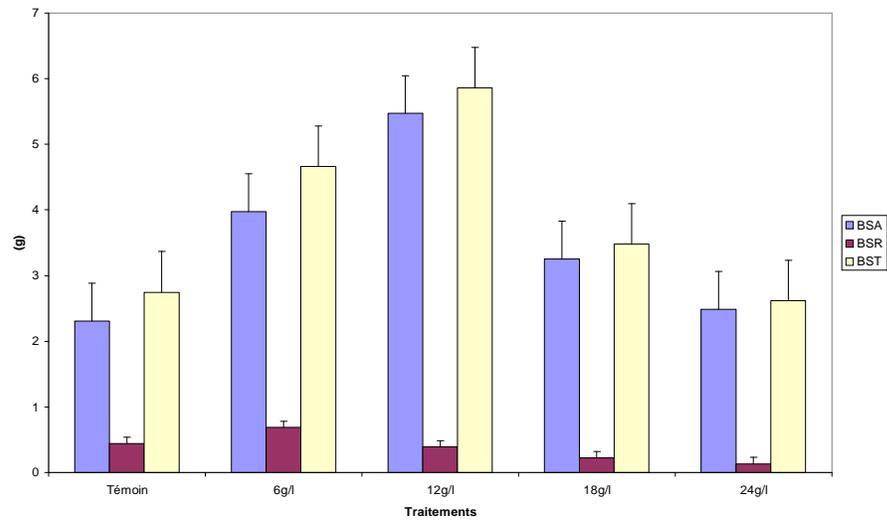


Figure 23 - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez la variété GSN d'épinard

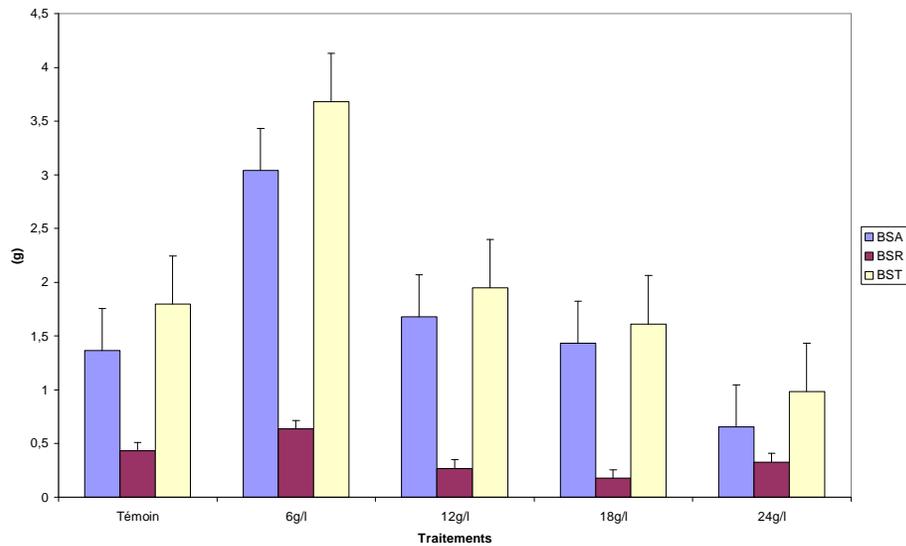


Figure 24 - Biomasse sèche aérienne et souterraine en fonction de l'intensité du stress salin chez Linda d'épinard

Les moyennes des biomasses sèches aérienne, racinaire et totales et le taux de leur variation par rapport aux témoins sont illustrés ci-dessous par les tableaux 4, 5, 6, 7.

| Traitement | BSA(g) | BSR(g) | BST(g) | Taux de réduction de BSA(%) | Taux de réduction de BSR(%) | Taux de réduction de BST(%) |
|---------------|--------|--------|--------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Témoin | 1,321 | 0,765 | 2,086 | / | / | / |
| g/l | 1,463 | 1,219 | 2,683 | +10,77 | +59,78 | +28,69 |
| 12g/l | 1,830 | 1,670 | 3,500 | +38,54 | +119,06 | +67,98 |
| 18g/l | 1,493 | 0,956 | 2,450 | +13,03 | +25,19 | +17,49 |
| 24g/l | 1,363 | 0,931 | 2,294 | +3,16 | +21,86 | +10 |

Tableau 4 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez *Atriplex halimus*

| Traitement | BSA(g) | BSR(g) | BST(g) | Taux de réduction de BSA(%) | Taux de réduction de BSR(%) | Taux de réduction de BST(%) |
|---------------|--------|--------|--------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Témoin | 1,422 | 0,421 | 1,843 | / | / | / |
| 6g/l | 2,004 | 0,920 | 2,924 | +40,97 | +118,97 | +58,77 |
| 12g/l | 3,193 | 1,034 | 4,227 | +124,75 | +145,95 | +129,59 |
| 18g/l | 2,717 | 1,075 | 3,792 | +91,20 | +155,71 | +105,92 |
| 24g/l | 1,474 | 0,874 | 2,348 | +3,64 | +107,90 | +27,44 |

Tableau 5 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez *Atriplex canescens*

| Traitement | BSA(g) | BSR(g) | BST(g) | Taux de réduction de BSA(%) | Taux de réduction de BSR(%) | Taux de réduction de BST(%) |
|---------------|--------|--------|--------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Témoin | 2,308 | 0,441 | 2.749 | / | / | / |
| 6g/l | 3.979 | 0,685 | 4.664 | +72.40 | +55,44 | +69.67 |
| 12g/l | 5.474 | 0,389 | 5.863 | +137.17 | -11,72 | +113.28 |
| 18g/l | 3,254 | 0,223 | 3,477 | +40,98 | -49,43 | +26,48 |
| 24g/l | 2,485 | 0,133 | 2,619 | +7,66 | -69,65 | -4,72 |

Tableau 6 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez la variété GSN d'épinard

| Traitement | BSA(g) | BSR(g) | BST(g) | Taux de réduction de BSA(%) | Taux de réduction de BSR(%) | Taux de réduction de BST(%) |
|---------------|--------|--------|--------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Témoin | 1,365 | 0,432 | 1,797 | / | / | / |
| 6g/l | 3,042 | 0,637 | 3,680 | +122,82 | +47,46 | +104,69 |
| 12g/l | 1,679 | 0,268 | 1,948 | +23,02 | -37,84 | +8,38 |
| 18g/l | 1,435 | 0,178 | 1,613 | +5,10 | -58,77 | -10,26 |
| 24g/l | 0,655 | 0,329 | 0,984 | -52,02 | -23,93 | -45,26 |

Tableau 7 - Effet des différents traitements salins sur la biomasse sèche aérienne et racinaire, et le taux de variation de chacune par rapport à la biomasse sèche du témoin chez la variété Linda d'épinard

I-4-1- Biomasse sèche aérienne

Les résultats obtenus montrent que la croissance pondérale de la partie aérienne augmente en fonction de la concentration de NaCl jusqu'à 12g/l pour *A. halimus*, *A. canescens* et la variété **GSN** de *Spinacia olearacea*. Chez la variété d'épinard **Linda** (Figures 21, 22, 23, 24) , la biomasse sèche aérienne maximale est obtenue par le traitement 6g/l. Au-delà de ces concentrations, la biomasse sèche de la partie aérienne diminue en fonction de l'intensité du stress salin mais en gardant un taux plus élevé par rapport au témoin sauf chez la variété **Linda** d'épinard.

L'analyse de la variance à un critère de classification confirme ces variations de la biomasse sèche aérienne en montrant une différence de moyennes très hautement significative ($p < 0,001$) chez *A. halimus*, *A. canescens*, la variété **Linda** (Annexe 3, tableau 13, 14 et 16) et une différence significative ($p = 0,003$) chez la variété **GSN** d'épinard (Annexe 3, tableau 15)

Pour *A. halimus*, le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements distincts. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée (1,830g) obtenue par le traitement (12g/l) et le groupe (B) qui reflète les moyennes correspondant au témoin et aux traitements 6g/l, 18g/l, 24g/l (Annexe 2, tableau 13)

Pour *A. canescens*, le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes. Le groupe (A) représentant les moyennes les plus élevées données respectivement par les traitements (12g/l) et (18g/l) et le groupe (B) qui reflète les moyennes obtenues par le témoin et les traitements 6g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 14)

Chez la variété **GSN** de *Spinacia oleracea*, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyennes la plus élevée (5,47g) obtenue par le traitement (12g/l), le groupe (AB) reflète la moyenne donnée par le traitement (6g/l). Le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles qui correspondent au témoin et aux traitements 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 15)

Chez l'autre variété d'épinard (**Linda**), le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements distincts. Le groupe (A) représenté par la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (12g/l) et le groupe (B) qui reflète les moyennes obtenues par le témoin et traitements 6g/l, 18g/l, 24g/l (Annexe 2, tableau 16)

I-4-2- La biomasse sèche racinaire

Les différentes concentrations de NaCl influent sur la croissance pondérale de la partie souterraine. La moyenne la plus élevée de la biomasse sèche racinaire est obtenue par les traitements (12g/l) et (18g/l) respectivement chez *A. halimus* et *A. canescens*. Quant aux deux variétés de *Spinacia oleracea*, la moyenne la plus élevée est obtenue par le traitement (6g/l) mais pour la variété introduite **Linda**, le stress salin ne cause pas de grandes variations de la biomasse sèche racinaire en fonction des traitements (Figures 21, 22, 23, 24)

L'analyse de la variance à un critère de classification confirme ces résultats en montrant une différence de moyennes très hautement significative ($p < 0,001$) chez *A. halimus*, *A. canescens* et la variété **GSN** (Annexe 3, tableaux 17, 18 et 19) et une différence non significative ($p = 0,191$) chez la variété **Linda** d'épinard (Annexe 3, tableau 20)

Chez *A. halimus*, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements distincts. Le groupe (A) représenté par la moyenne la plus élevée (1,670g) obtenue par le traitement (12g/l); le groupe (B) reflète la moyenne obtenue par le traitement (6g/l); Le troisième groupe (C) représente les moyennes les plus faibles obtenues par le témoin et les traitements 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 17)

Chez *A. canescens*, le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes. Le groupe (A) représente les moyennes les plus élevées données par les traitements (6g/l), (12g/l), (18g/l) et (24g/l); le groupe (B) représente la moyenne obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 18)

Chez la variété **GSN** d'épinard, le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le

traitement (6g/l); le groupe (AB) reflète les moyennes données par le témoin et le traitement (12g/l); le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles qui correspondent aux traitements 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 19)

I-4-3- Rapport de biomasse BSR/BSA

L'étude du rapport de la biomasse sèche entre la partie souterraine et aérienne est nécessaire pour savoir laquelle des deux est plus sensible au stress salin induit par le NaCl. Les résultats obtenus montrent que chez les deux espèces d'*Atriplex* et les deux variétés d'épinard étudiées, le rapport de biomasse BSR/BSA est inférieur à l'unité, c'est-à-dire que la croissance pondérale de la partie aérienne est plus importante que celle de la partie souterraine et de ce fait plus résistante au stress salin (Figures 25, 26, 27, 28)

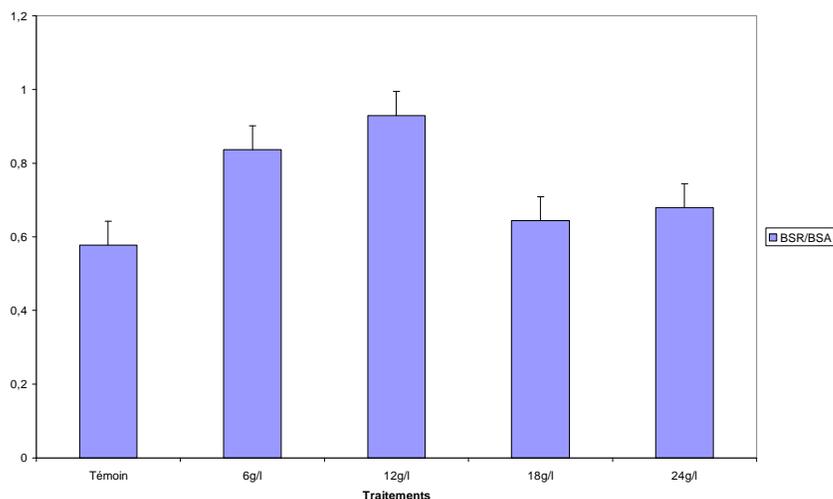


Figure 25 - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin

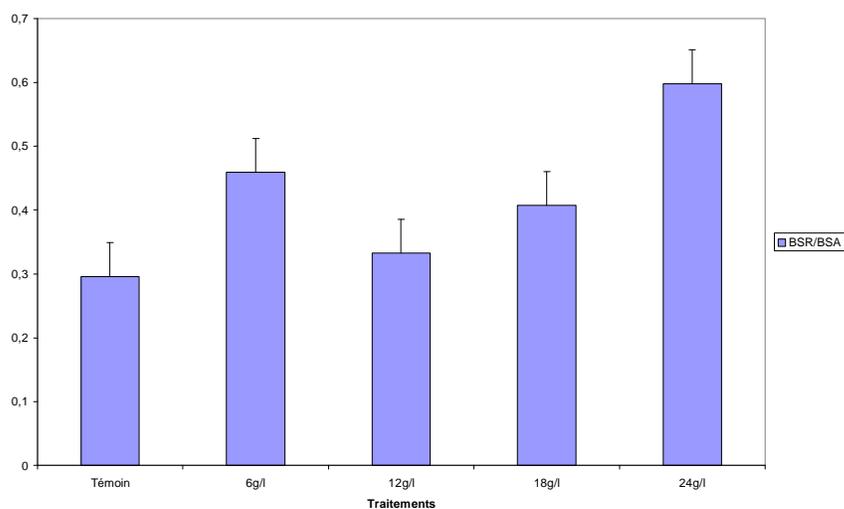


Figure 26 - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

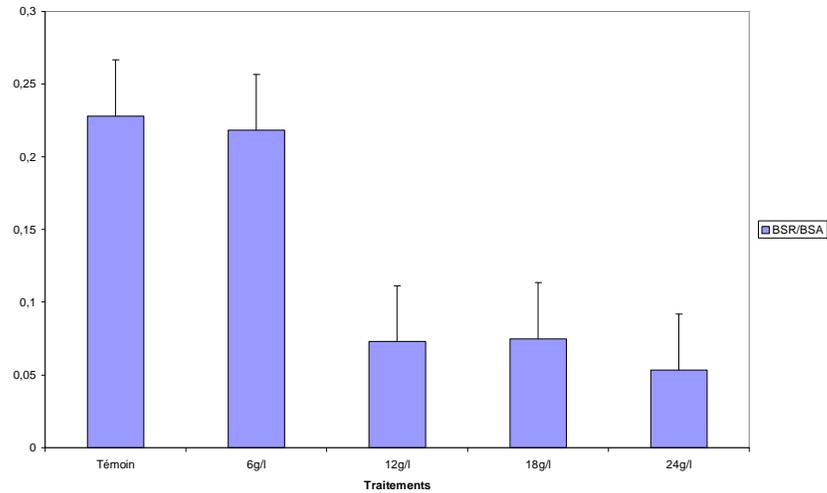


Figure 27 - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez la variété GSN d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

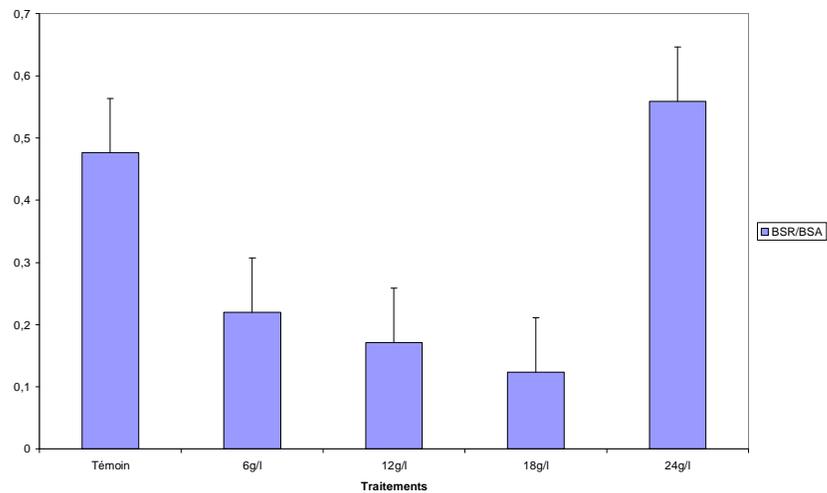


Figure 28 - Rapport de biomasse sèche souterraine et aérienne chez la variété Linda d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence très hautement significative le facteur : espèce (Annexe 4, tableau 2)

Chez *A. halimus*, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 21) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes. Le premier groupe (A) représente les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (6g/l) et (12g/l); le second groupe (B)

représente les moyennes qui correspondent au témoin et aux traitements 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 21)

Chez *A. canescens*, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 22) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir quatre groupements homogènes distincts. Le premier groupe (A) reflète la moyenne la plus élevée (0,59) donnée par le traitement (24g/l); le deuxième groupe (B) représente la moyenne obtenue par le traitement (6g/l); le troisième groupe (BC) représente les moyennes données par les traitements (12g/l) et (18g/l); le groupe (C) reflète la moyenne la plus faible donnée par le témoin (Annexe 2, tableau 22)

Pour la variété **GSN** d'épinard, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 23) montre une différence significative ($p = 0,004$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes distincts: le premier groupe (A) reflète les moyennes les plus élevées données par le témoin et le traitement (6g/l) et le second groupe (B) représente les moyennes obtenues par les traitements 12g/l, 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 23)

Pour la variété **Linda** d'épinard, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 24) montre qu'il n'y a pas une différence significative de moyennes ($p = 0,470$)

Discussion

Les processus impliqués dans l'élaboration du rendement d'une culture sont influencés non seulement par des facteurs génétiques mais aussi sous l'intervention des facteurs environnementaux (Monneveux et This, 1997 in Hassani *et al.*, 2008) Les stress abiotiques sont responsables d'une perte de rendement estimé à 50% pour les cultures les plus répandues (Vincent, 2006) La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance et le développement des plantes (Bouaouina *et al.*, 2000) La réponse des végétaux au stress salin est généralement étudiée en évaluant des paramètres biométriques de la croissance des parties aériennes et souterraines des plantes stressées.

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 associée à une forte accumulation de Na⁺ dans la plante (Ben Ahmed *et al.*, 2008)

Mustard et Renault (2006) ont conduit une expérience en serre, pour étudier les réactions du hart rouge (*Cornus sericea* L.) au NaCl. Les plantules ayant reçu du 50 mmol·L⁻¹ NaCl pendant 32 jours ont un poids sec et une longueur de tige plus faibles que les plantules témoins. Les tiges des plantules traitées avec le NaCl 50 mmol·L⁻¹ montrent un module global d'élasticité des parois cellulaire plus élevé que celui des plantules témoins.

Un travail a mis en évidence l'impact de la salinité sur la croissance de *Cyperus rotundus* L. 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)

Afin d'étudier la tolérance à la salinité chez le pistachier fruitier (*Pistacia vera* L.), 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 vitrosemis (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 (Benmahiouel *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)

Ben Naceur *et al.*, (2001) ont étudié l'influence du stress salin sur six variétés de blé sélectionnées par les programmes nationaux des trois pays du Maghreb: Algérie, Maroc et Tunisie. L'étude a été menée au laboratoire et au champ et a permis de mettre en évidence l'influence d'un taux de salinité variable sur différents paramètres caractéristiques: taux de germination, longueur de l'épicotyle, longueur de la racine ainsi que le rendement. Ainsi ont pu être sélectionnées les variétés susceptibles de mieux valoriser les zones salines ou n'ayant que des ressources en eau saumâtre. Lorsqu'elles ont été irriguées à l'eau fortement salée (8 g/l), toutes les variétés ont subi une chute de croissance par rapport au témoin. La croissance en hauteur et de la surface foliaire est affectée par le NaCl. Pour le rendement, le stress salin a induit une réduction du nombre d'épis par unité de surface. Cette réduction varie d'une variété à une autre et d'une intensité à une autre (Ben Naceur *et al.*, 2001)

Radhouane (2008) a comparé le comportement de six écotypes de mil (*Pennisetum glaucum* L) autochtones collectés à travers le territoire tunisien et soumis à des conditions de stress salin, depuis le stade de la germination jusqu'à la maturité complète. L'effet de la salinité était plus significatif pour la croissance racinaire, avec des différences entre écotypes. La salinité n'a pas influencé la hauteur des plantes, ce qui semble être une caractéristique variétale. Ainsi, les écotypes à haute paille sont les seuls à avoir subi une réduction de leur hauteur et une diminution du rendement en grains de leur chandelle principale face à la salinité sévère. En revanche, les écotypes dont la hauteur est moyenne ou faible paraissent très stables sur le plan productif. Cette étude a permis de sélectionner des écotypes qui servent comme source de gènes désirables pour l'amélioration génétique dans des conditions de salinité (Redhouane, 2008)

Afin de sélectionner des génotypes de vigne tolérants à la salinité d'une manière rapide et efficace, le comportement de différentes variétés autochtones et porte-greffes vis-à-vis du stress salin a été analysé *in vitro*. À cet égard, des micro-boutures issues de matériel végétal homogène prélevé en plein champ ont été cultivées *in vitro* et soumises durant 45 jours à différentes concentrations salines (0, 20, 50, 80, 100, 150 et 200 mM NaCl) Les différents paramètres de

croissance mesurés concernent la capacité de survie, l'allongement des pousses, la formation des bourgeons et l'aptitude à l'enracinement. Les résultats montrent que la salinité affecte la croissance et le développement de la vigne *in vitro*. Une variabilité de réponse a été mise en évidence selon le génotype testé et les doses de NaCl appliquées. Par ailleurs, la capacité d'adaptation à la salinité semble être corrélée à la vigueur du génotype (Hamrouni *et al.*, 2008)

Les graines de huit génotypes de luzerne (*Medicago sativa* L.), dont 6 originaires des régions pré-sahariennes du Maroc, ont été mises en germination dans des boîtes de pétri sur gélose à base d'agar (1%) additionnée de cinq concentrations de NaCl (0, 4, 8, 12 et 16 g/l) La germination a eu lieu dans un incubateur à 28°C pendant 7 jours. Les résultats obtenus ont montré que l'augmentation de la teneur en sel dans le milieu de culture a entraîné une diminution du taux de germination. (Ibriz *et al.*, 2006)

Afin d'évaluer l'effet du stress salin sur la germination des graines du Jojoba (*Simmondsia chinensis*) soumises à six concentrations en NaCl (0 ; 1 ; 3 ; 5 ; 7 et 9 g/l), l'évolution du taux de germination a été suivie durant une période de quatre mois. Les résultats obtenus ont montré que les stress salin a des effets très hautement significatifs sur le taux de germination des graines du Jojoba (Boulghalagh *et al.*, 2006)

D'autre part, en vue d'étudier la réponse de *Medicago arborea* au stress salin, l'expérience suivante a été réalisée: après germination, les plantules sont soumises aux traitements suivants: 0, 40, 80, 100, 120 mM NaCl. On a alors constaté que le sel réduit les différents paramètres de la croissance (Amenzou *et al.*, 2006)

Afin d'étudier l'effet de la salinité sur la germination, la croissance et le développement de trois légumineuses d'origines différentes, à savoir *Acacia tortilis* var. *raddiana* (Maroc), *Leucaena leucocephala* (Sénégal) et *Prosopis juliflora* (Mauritanie), les graines sont exposées à six concentrations de NaCl allant de 0 à 9 g/l. Les résultats de la croissance et le développement obtenus ont permis de révéler trois niveaux de tolérance: le 1er représenté par l'espèce sensible au stress salin, à savoir *L. leucocephala*; le 2^{ème} représenté par une espèce modérément tolérante: *A. tortilis* var. *raddiana* et le 3ème représenté par une espèce tolérante: *P. juliflora* qui a résisté au stress salin après avoir supporté toutes les concentrations salines testées (Benata *et al.*, 2006)

L'objectif d'une étude, faite par Benyahia *et al.*, (2006), était l'évaluation de la résistance de 10 porte-greffes d'agrumes vis-à-vis de la salinité et ce, grâce à la caractérisation du germoplasme des porte-greffes d'agrumes par rapport à des contraintes abiotiques. Dix porte-greffes de 5 mois ont été étudiés. Deux concentrations de NaCl ont été utilisées. Les observations sont faites après 60 jours en se basant sur les caractéristiques morphologiques (croissance, poids frais et poids sec des tiges, racines et feuilles) Une variabilité en terme de tolérance à la salinité est notée.

Pour s'adapter au stress salin, la plante peut éviter les dommages par la réduction de la croissance (Yeo, 1983, Zhu, 2002 in Lamzeri, 2007): c'est l'effet le plus commun des stress abiotiques sur la physiologie des plantes. La réduction de la croissance est une capacité adaptative nécessaire à la survie d'une plante exposée à un stress abiotique. En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour combattre le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil ou les dommages seront irréversibles. La croissance est inversement corrélée à la résistance au stress salin d'une espèce/variété (Zhu, 2001 in Bois, 2005)

Notre étude a été menée sur deux genres de *Chénopodiacées*. Le genre *Atriplex* (*A. halimus* et *A. canescens*) et le genre *Spinacia* (*S. oleracea*. var : **GSN** et var : **Linda**) Les plantes ont été exposées pendant un mois à différents traitements de NaCl (0g/l, 6g/l, 12g/l, 18g/l et 24g/l)

La tolérance à la salinité de ces espèces a été étudiée à travers leur capacité de développement en présence de NaCl. En effet, la hauteur moyenne des tiges, la longueur racinaire, la biomasse sèche aérienne et racinaire, leurs rapports respectifs à la fin de l'expérience varient en fonction du niveau de stress salin.

Nos résultats montrent que les *Chénopodiacées* étudiées résistent au stress salin en tolérant une concentration élevée de NaCl dans le milieu, allant jusqu'à 12 à 18g/l pour *A. halimus* et *A. canescens* et 6 à 12g/l pour les deux variétés, locale et introduite, de *Spinacia oleracea*.

Plusieurs travaux ont montré le caractère halophile des *Chénopodiacées*, en particulier celles du genre *Atriplex*.

Une étude a été réalisée sur la betterave à sucre (*Beta vulgaris* L) qui appartient aux *Chénopodiacées*. Les plantes irriguées par des eaux contenant 0,64 à 14,6 g/l de NaCl présentent une croissance significativement affectée dans le cas d'une concentration de 11,68 g/l de NaCl. Bien que la betterave à sucre montre une résistance à la salinité dans le cas de doses modérées en NaCl, celle-ci voit sa richesse saccharine diminuer fortement sous stress salin (Aylaji *et al.*, 2001)

Une autre étude menée sur cinq variétés de la betterave à sucre, cultivées dans la plaine de Tedla au Maroc, montre l'influence du stress salin sur les paramètres agronomiques et la croissance chez cette *Chénopodiacée*. Les résultats ont permis de sélectionner les variétés les plus tolérantes à la salinité (Goulam *et al.*, 2005)

Salsola iberica est une herbe halophyte de la famille des *Chénopodiacées*, largement présente dans le désert salé continental de l'Utah et fréquente en Amérique du Nord. Des essais ont été conduits pour déterminer les effets de NaCl sur la germination des graines. Les auteurs ont fait germer des graines du *S. iberica* à diverses concentrations de NaCl. Il a été

constaté que des augmentations de concentration en NaCl inhibent progressivement la germination des graines. Peu de graines germent en présence de NaCl 1000 mM (Khan *et al.*, 2002)

Keiffer et Ungar (1997) ont cultivé cinq plantes halophytes continentales, parmi lesquelles trois *Chénopodiacées* : *Atriplex prostrata*, *Salicornia europaea* et *Suaeda calceoliformis*, sous des conditions contrôlées au laboratoire, en utilisant trois traitements de salinité (0.5, 1.5 et 2.5% de NaCl): les trois espèces étaient tolérantes à un stress salin sévère.

Une étude a été menée sur trois différentes espèces du genre *Atriplex*. Pendant l'expérimentation, les plantes ont été soumises à des arrosages à des niveaux de salinité croissants à savoir 0, 2, 4, 8 et 16g de NaCl par litre. Les résultats ont montré que les trois espèces étudiées variaient grandement entre elles dans leurs réponses au stress salin et que l'eau d'arrosage, fortement chargée en sels, exerçait un effet répressif sur leur germination, croissance et rendement. Il est à conclure que les végétaux halophytes étudiés n'ont pas la même tendance à tolérer les eaux salées. Cette tendance est très réduite lors de fortes teneurs en sels des eaux d'irrigation (Rahmoune *et al.*, 2008)

Nos résultats montrent que chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées (*A. halimus* et *A. canescens*), la croissance en longueur de la partie aérienne et souterraine augmente avec l'intensité du stress salin jusqu'à un maximum obtenu à 12g/l. Quant à la biomasse sèche aérienne et racinaire, tous les traitements donnent une biomasse plus importante que celle obtenue par le témoin.

Chez *A. halimus*, cette influence du stress salin est confirmée par les corrélations positives (Annexe 5) entre la longueur racinaire et la biomasse sèche aérienne ($r=0,972$, $p=0,006$) et entre la biomasse sèche aérienne et racinaire ($r=0,945$, $p=0,015$). Chez *A. canescens*, des corrélations positives existent entre la longueur des tiges et la biomasse sèche aérienne ($r=0,901$, $p=0,037$)

Ces résultats montrent le caractère halophile de ces plantes et sont conformes à ceux de De Araujo *et al.*, (2006) qui ont trouvé que la biomasse sèche aérienne chez *Atriplex nummularia* a été augmentée de 22% par rapport au témoin à 200Mm NaCl.

Plusieurs travaux ont montré que le stress salin retarde la germination des graines des plantes halophiles en inhibant l'imbibition des graines, mais ces plantes tolèrent bien la salinité au stade de la croissance.

Un travail a étudié les effets du sel et d'un stress osmotique sur la germination de graines de l'espèce halophyte vivace *Atriplex halimus* L par leur arrosage avec une solution de NaCl. La plus faible intensité de stress induit un retard de germination alors que de plus fortes intensités réduisent le pourcentage final de germination. L'analyse des résultats a montré que les stress

salin et osmotique peuvent avoir un impact sur la germination de la graine mais ces effets n'ont pas de conséquence sur les processus de croissance (Bajji *et al.*, 2002)

Une études a été menée sur plusieurs espèces du genre *Atriplex* afin d'évaluer l'effet de 4 concentrations de NaCl (5, 10, 15 et 20 g/l) sur le taux de germination des graines. Les résultats ont montré que la salinité retarde la germination des espèces d'*Atriplex* et que *A. halimus* est l'espèce la plus tolérance supportant un traitement allant jusqu'à 20g/l (Bouda *et al.*, 2006) Debez *et al.*, (2001), Belkhoja et Bidai (2004) trouvent également que l'excès de NaCl inhibe la germination des graines de *A. halimus* et non la croissance et le développement.

Dans l'objectif de déterminer le seuil critique de germination de deux espèces d'*Atriplex*: *A. halimus* et *A. nummularia* provenant de la région d'Al Hoceima au Maroc, l'effet du stress salin sur la germination des graines de ces deux espèces a été réalisé à différentes concentrations de NaCl. Les résultats ont montré que les graines d'*A. nummularia* sont plus sensibles au stress salin que celles d'*A. halimus*, d'où l'importance de réhabilitation de la région avec l'espèce locale (*Atriplex halimus* L.) qui présente des potentialités écophysiologicals adaptatives à ce milieu (Kamari *et al.*, 2006)

Les effets de la salinité sur la croissance des organes de cinq espèces de légumineuses ont été évalués afin d'identifier celles susceptibles d'être cultivées sur des terres plus ou moins salées. Parmi ces espèces, trois sont halophytes: *Mucuna poggei*, *Vigna unguiculata* et *Phaseolus adenanthus*. Les plantes sont mises sous 4 niveaux de salinité (0, 50, 100 et 200 mM de NaCl) Ainsi, l'augmentation de la salinité entraîne chez *M. poggei* et *V. unguiculata* une baisse de la biomasse sèche à 100 mM de NaCl. Chez *P. adenanthus*, la production de matière sèche foliaire est peu affectée par la salinité. La tolérance de *V. unguiculata*, *M. poggei*, et *P. adenanthus* vis-à-vis du sel permet d'envisager leur utilisation sur des terres marginales plus ou moins salées (Taffouo *et al.*, 2004)

Chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées, la partie aérienne est moins résistante à la salinité que la partie racinaire. Ces résultats sont confirmés par des corrélations positives significatives (Annexe 5) entre la biomasse sèche racinaire et le rapport de biomasse ($r=0,965$, $p=0,008$)

Ces résultats sont conformes à ceux de De Araujo *et al.*, (2006) qui ont étudié l'effet du NaCl sur *Atriplex nummularia*. Ils ont trouvé que les modifications induites par la salinité sur le poids sec sont plus enregistrées pour les feuilles que les racines.

Nos résultats montrent que l'appareil racinaire d'*A. canescens* est plus résistant à la salinité que celui d'*A. halimus*. La croissance en longueur des racines d'*A. canescens* augmente avec l'intensité du stress salin jusqu'à un maximum obtenu à (18g/l) Par contre, chez *A. halimus*,

le système racinaire atteint son maximum de croissance à (12g/l), au-delà, il y a une baisse importante.

Chez *A. halimus*, il y a une augmentation de la biomasse sèche aérienne qui est de l'ordre de (38,54%) et de la biomasse racinaire et totale qui atteignent le double par rapport au témoin à un stress sévère 12g/l (Tableau 4) Ces résultats sont confirmés par des corrélations significatives positives (Annexe 5) entre la biomasse sèche aérienne et la biomasse sèche racinaire ($r=0,945$, $p=0,015$) et entre la longueur des racines et la biomasse sèche aérienne ($r=0,972$, $p=0,006$)

Pour *A. canescens*, les biomasses sèches aérienne, racinaire et totale se doublent au traitement 12g/l (Tableau 5) Des corrélations positives significatives (Annexe 5) sont obtenues entre la longueur des tiges et la biomasse sèche aérienne ($r=0,901$, $p=0,037$)

Chez l'épinard (*Spinacia oleracea*), la variété introduite (**Linda**) semble plus sensible à la salinité que la variété locale (**GSN**) La longueur de la tige et la biomasse sèche aérienne les plus élevées sont obtenues par le traitement (12g/l) chez la variété locale; quant à la variété introduite, elles sont obtenues par le traitement (6g/l) La biomasse sèche aérienne augmente de plus que le double chez la variété **GSN** pour 12g/l et chez la variété **Linda** pour 6g/l (Tableaux 6 et 7)

La partie souterraine est plus sensible à la salinité que la partie aérienne chez les deux variétés d'épinard. Le traitement (12g/l) a causé une réduction de la biomasse sèche racinaire par rapport au témoin, qui atteint 11% chez la variété locale et 37% chez celle introduite (Tableaux 6 et 7)

Pour les épinards, des corrélations positives (Annexe 5) sont obtenues chez la variété **Linda** entre la longueur des tiges et celle des racines ($r=0,926$, $p=0,024$)

Nos résultats sont conformes avec ceux de Helal *et al.*, (2000) Leur travail a visé à évaluer l'effet de l'irrigation à l'eau salée sur l'absorption des éléments à partir du sol chez l'épinard, en conditions de plein champ sur le site Nahda, au nord-ouest de l'Égypte. Des microparcelles ont été irriguées soit avec de l'eau, soit avec une solution saline (0,8 g/l) durant neuf semaines. L'irrigation à l'eau salée a stimulé le développement racinaire qui a considérablement augmenté.

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)

II - Paramètres physiologiques et biochimiques

Les changements biométriques analysés précédemment comme une réponse au stress salin des espèces étudiées, sont en réalité le résultat morphologique de l'effet de la salinité sur le métabolisme de ces plantes.

Nous analysons dans ce chapitre les résultats de la mesure des paramètres physiologiques: la teneur chlorophyllienne, les sucres solubles et la proline.

II-1- Teneur en chlorophylle

Les résultats obtenus montrent que le stress salin influe sur la moyenne de la teneur en chlorophylle (a), chlorophylle (b) et chlorophylle (a+b) chez toutes les espèces étudiées (Figures 29, 30, 31, 32)

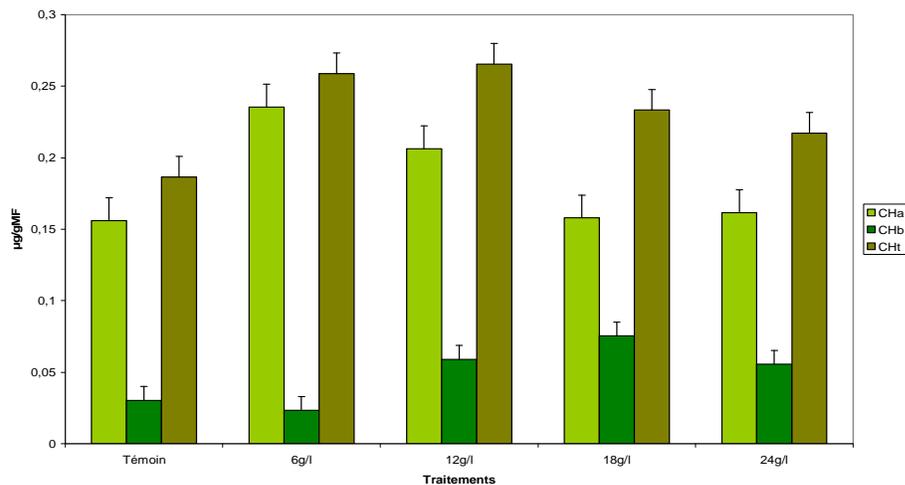


Figure 29 - Teneurs en chlorophylles chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin

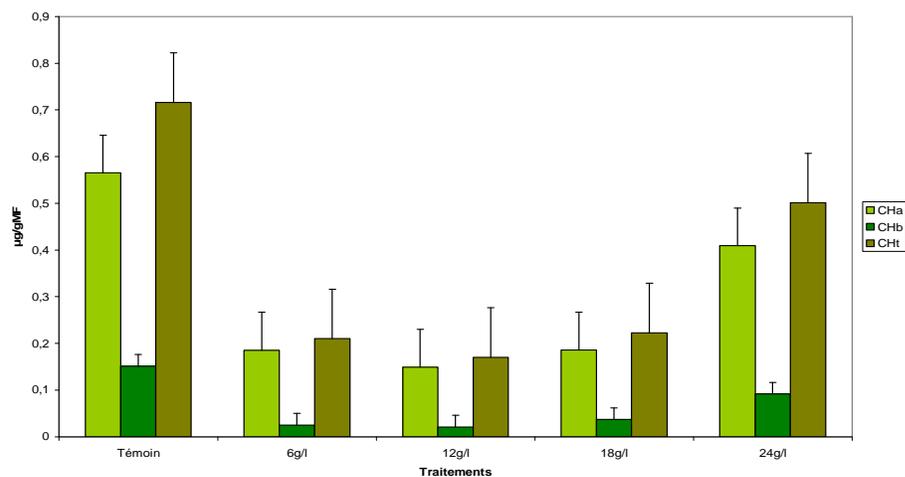


Figure 30 - Teneurs en chlorophylles chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

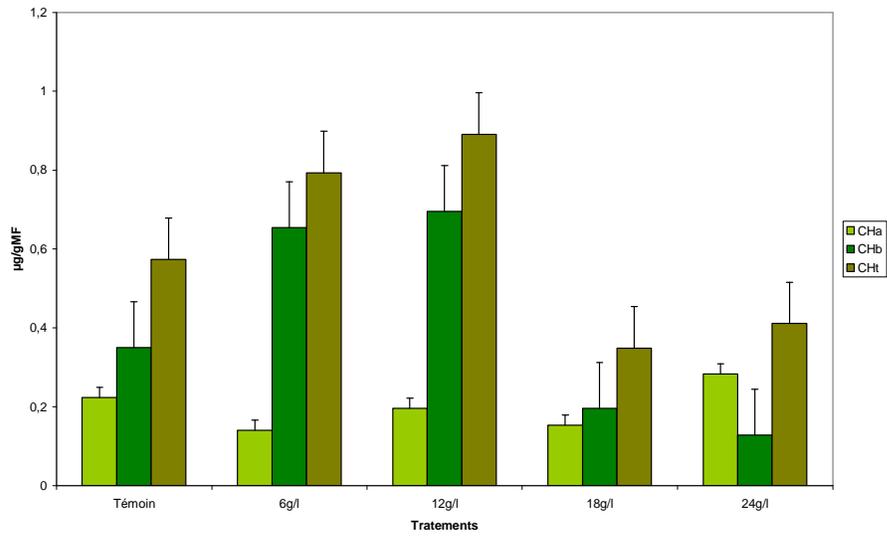


Figure 31 - Teneurs en chlorophylles chez la variété GSN d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

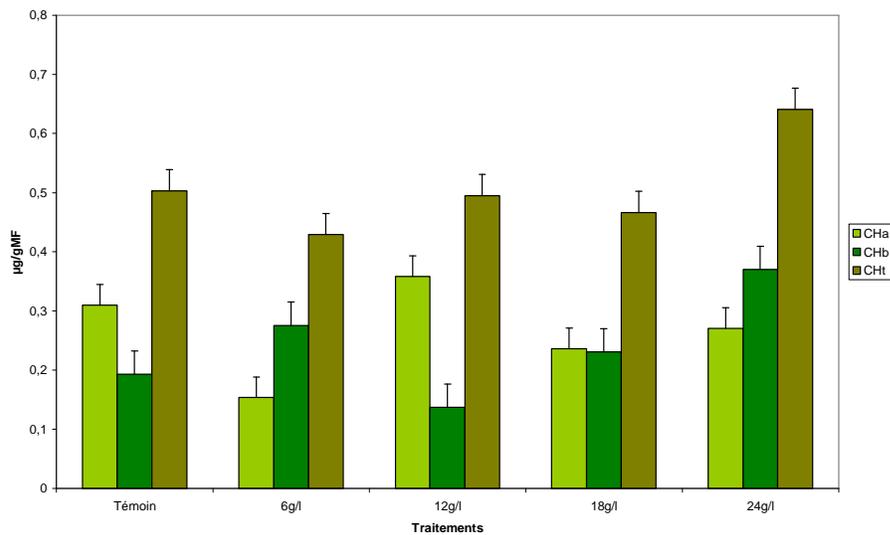


Figure 32 - Teneurs en chlorophylles chez la variété Linda d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Le taux de variation de la moyenne de la teneur en chlorophylle totale dosées par rapport au témoin en fonction du stress salin est illustré au tableau 7 pour les deux espèces d'Atriplex et au tableau 8 pour les deux variétés d'épinard.

| Espèces | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|---------------------|--------|---------|---------|---------|---------|
| <i>A. halimus</i> | / | +38,88% | +42,49% | +25,21% | +16,52% |
| <i>A. canescens</i> | / | -70,61% | -76,17% | -68,86% | -30,02% |

Tableau 8 - Taux de variation de la teneur en chlorophylle (a+b) par rapport au témoin chez les deux espèces d'Atriplex étudiées

| Variétés | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|--------------|--------|---------|---------|---------|---------|
| GSN | / | +38,35% | +55,39% | -39,15% | -28,37% |
| Linda | / | -14,71% | -1,65% | -7,25% | +27,33% |

Tableau 9 - Taux de variation de la teneur en chlorophylle (a+b) par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

II-1-1- Chlorophylle (a)

Les moyennes les plus élevées de la teneur en chlorophylle (a) sont enregistrées pour les traitements (6g/l), témoin, (24g/l) et (12g/l) chez *A. halimus*, *A. canescens*, la variété **GSN** et la variété **Linda** d'épinard respectivement (Figures 29, 30, 31, 32)

Chez *A. halimus*, *A. canescens* et les deux variétés de *Spinacia oleracea*, le stress salin n'induit pas de grandes variations de la teneur en chlorophylle (a) L'analyse de la variance à un critère de classification confirme ces résultats en montrant qu'il n'y a pas une différence significative de moyennes (Annexe 3, tableaux 25, 26, 27, 28)

II-1-2- Chlorophylle (b)

Les moyennes les plus élevées de la teneur en chlorophylle (b) sont enregistrées pour les traitements (18g/l), témoin, (12g/l) et (24g/l) chez *A. halimus*, *A. canescens*, la variété **GSN** et la variété **Linda** d'épinard respectivement (Figures 29, 30, 31, 32)

Chez *A. halimus*, *A. canescens* et la variété **Linda** d'épinard, le stress salin ne cause pas de grandes variations de la teneur en chlorophylle (b). L'analyse de la variance à un critère de classification montre l'absence d'une différence significative de moyennes (Annexe 3, tableaux 29, 30, 32)

Chez la variété **GSN** d'épinard, un traitement de (12g/l) de NaCl provoque une augmentation très importante de la teneur en chlorophylle (b) par rapport au témoin; cette teneur ne diminue qu'à un stress salin sévère par un traitement de 18g/l (Figure 31)

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence hautement significative de moyenne ($p=0,006$) pour la teneur en chlorophylle b (Annexe 3, tableau 31) ; le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes distincts. Le premier groupe (A) représente les moyennes les plus élevées obtenues avec des traitements de (6g/l) et (12g/l); le deuxième groupe (AB) reflète la moyenne donnée par le témoin; le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles données par les traitements 18g/l et 24g/l (Annexe 2, tableau 31)

II-1-3- Chlorophylle (a+b)

La moyenne la plus élevée de la teneur en chlorophylle (a+b) est enregistrée pour le traitement (12g/l) chez *A. halimus* et la variété **GSN** d'épinard. Pour *A. canescens* et la variété Linda d'épinard, la moyenne la plus élevée de la teneur en chlorophylle (a+b) est obtenue respectivement par le témoin et le traitement (24g/l) L'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence très hautement significative pour le facteur : espèce (Annexe 4, tableau 3)

Chez *A. halimus*, *A. canescens* et la variété **Linda** de *Spinacia oleracea*, l'analyse de la variance à un critère de classification montre l'absence d'une différence significative de moyennes (Annexe 3, tableaux 33, 34, 36)

Dans le cas de la variété **GSN** d'épinard, la présence de NaCl dans le milieu augmente la teneur en chlorophylle (a+b) jusqu'à une valeur moyenne de (0.891 $\mu\text{g/g}$ MF) obtenue par un traitement de (12g/l) Au-delà de cette concentration, le stress salin cause la baisse de la teneur en chlorophylle (a+b) par rapport au témoin.

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence significative de moyennes ($p=0,014$) pour la teneur en chlorophylle a+b (Annexe 3, tableau 35); le test de Newman et Keuls fait ressortir cinq groupements homogènes distincts. Le premier groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue avec un traitement (12g/l); le deuxième groupe (AB) reflète les moyennes données par le traitement (6g/l); le troisième groupe (ABC) représente la moyenne donnée par le témoin; le quatrième groupe (BC) représente la moyenne donnée par le traitement (24g/l); le cinquième groupe (C) reflète la moyenne la plus faible obtenue par un traitement de 18g/l (Annexe 2, tableau 35)

II-2- Teneur en sucres solubles

Les résultats obtenus montrent que la teneur en sucres solubles accumulés dans les parties aérienne et souterraine chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées varie en fonction du stress salin. Le taux de variation de la teneur totale des sucres solubles par rapport au témoin est enregistré dans le tableau ci-dessous:

| Espèces | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|---------------------|--------|---------|---------|---------|----------|
| <i>A. halimus</i> | / | +15,92% | +69,44% | +90,75% | +128,43% |
| <i>A. canescens</i> | / | +39,20% | +45% | +36,63% | +121,80% |

Tableau 10 - Taux de variation de la teneur totale en sucres solubles par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Pour les sucres solubles totaux, l'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence significative pour le facteur : espèce (Annexe 4, tableau 4)

L'accumulation des sucres solubles augmente en fonction de l'intensité du stress salin, jusqu'au taux le plus élevé obtenu par un traitement de (24g /l) chez *A. halimus* et *A. canescens* (Figures 33 et 34)

Pour *A. halimus*, la teneur foliaire en sucres solubles varie et augmente avec la concentration de NaCl dans le milieu (Figure 33)

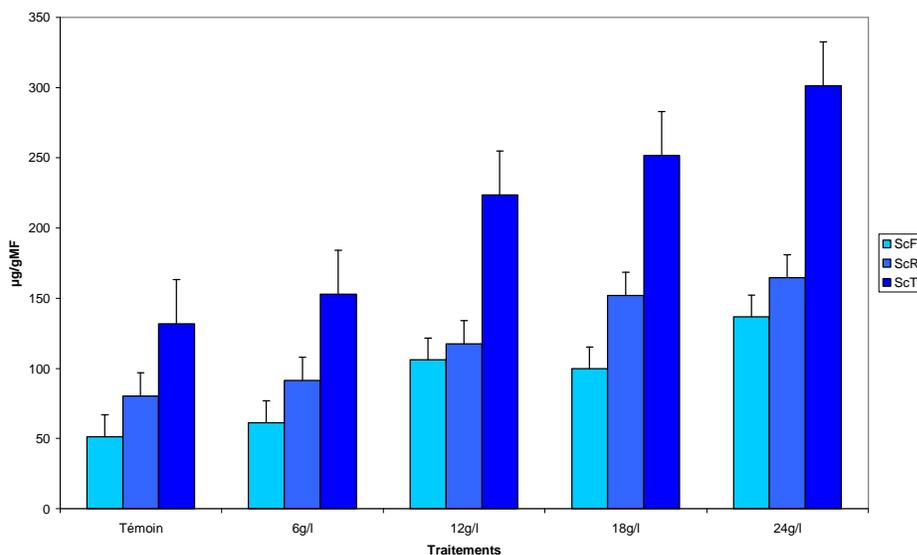


Figure 33 - Teneurs en sucres solubles chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence significative entre les moyennes : $p=0,049$ (Annexe 3, tableau 37). Le test de Newman et Keuls fait ressortir

trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 37) En ce qui concerne la partie racinaire de cette espèce, l'accumulation des sucres solubles s'élève clairement en fonction de l'intensité du stress salin jusqu'à atteindre le double par rapport au témoin pour un traitement de (24g/l). Ces résultats sont confirmés par l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 41) qui montre une différence hautement significative ($p=0,006$). Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (18g/l) et (24g /l); le groupe (AB) reflète la moyenne obtenue par le traitement (12g/l); le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles obtenues par le témoin et un traitement de 6g/l (Annexe 2, tableau 41)

La teneur totale en sucres solubles chez *A. halimus* augmente de 128,43% à un traitement de 24g/l (Tableau 9) L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence hautement significative : $p=0,004$ (Annexe 3, tableau 45) Le test de Newman et Keuls fait ressortir cinq groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète la moyenne obtenue par le traitement (18g/l); le groupe (ABC) représente la moyenne donnée par le traitement (12g/l); le groupe (BC) reflète la moyenne donnée par le traitement (6g/l); le groupe (C) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 45)

Chez *A. canescens*, l'accumulation des sucres solubles est plus importante dans la partie racinaire. Dans la partie aérienne, les teneurs en sucres solubles sont peu variables dans leur globalité.

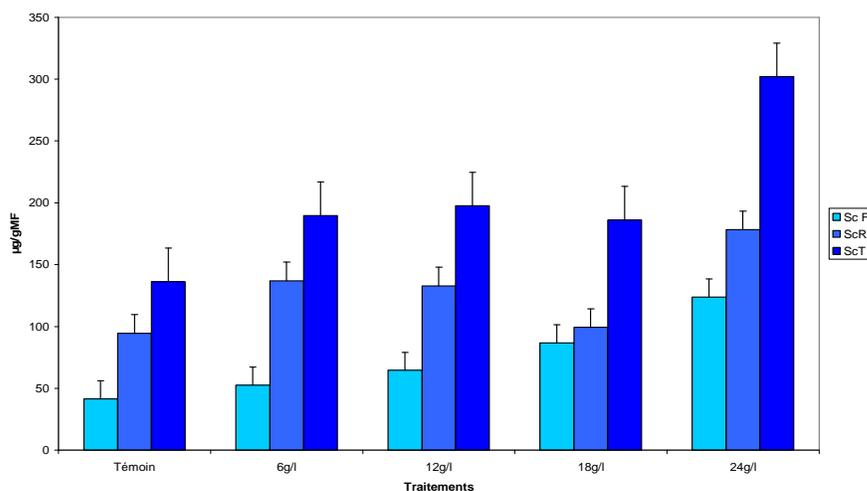


Figure 34 - Teneurs en sucres solubles chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

Effectivement, l'analyse de la variance montre qu'il n'y a pas une différence significative de moyennes ($p=0,070$) Quant à la partie racinaire, l'accumulation en sucres solubles augmente avec l'intensité du stress salin. L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 42) montre une différence significative des moyennes ($p=0,043$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g/l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l) et (12g/l); le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles qui correspondent au témoin et à un traitement de 18g/l (Annexe 2, tableau 42)

Chez *A. canescens*, la teneur totale en sucres solubles se double au traitement (24g/l) par rapport au témoin (Tableau 9) L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 46) montre une différence hautement significative ($p=0,017$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements distincts. Le premier groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g/l); le deuxième groupe (AB) reflète les moyennes données par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne la plus faible qui correspond au témoin (Annexe 2, tableau 46)

Dans le cas des épinards, les résultats sont différents. Les différents traitements de NaCl ne causent pas des variations au niveau de l'accumulation des sucres solubles.

Les résultats enregistrés dans le tableau ci-dessous et illustrés dans les figures 35 et 36, montrent qu'il n'y a pas une accumulation progressive des sucres solubles en fonction du stress salin. Ces résultats sont confirmés par l'analyse de la variance à un critère de classification qui montre qu'il n'y a pas une différence significative chez les deux variétés pour les teneurs aérienne, racinaire et totale en sucres solubles (Annexe 3, tableaux 39, 40, 43, 44, 47, 48)

| Variétés | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|--------------|--------|--------|---------|---------|---------|
| GSN | / | +0,97% | +56,56% | +29,52% | +0,97% |
| Linda | / | -9,13% | +6,19% | +22,89% | +15,45% |

Tableau 11 - Taux de variation de la teneur totale en sucres solubles par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

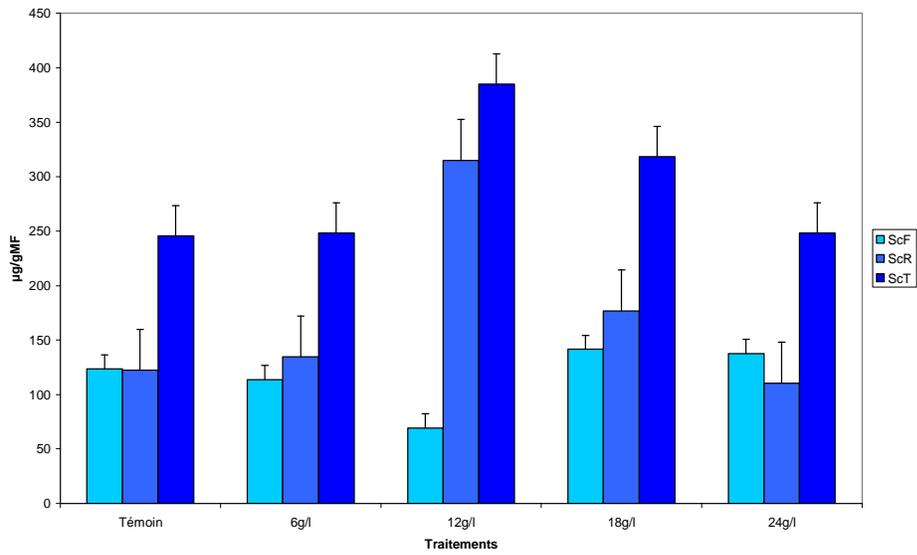


Figure 35 - Teneurs en sucres solubles chez la variété GSN d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

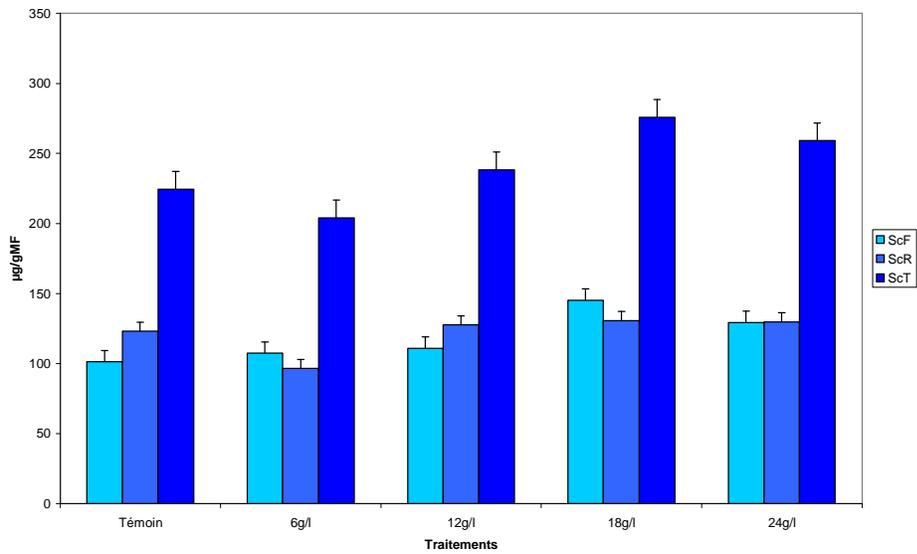


Figure 36 - Teneurs en sucres solubles chez la variété Linda d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

II-3- Teneur en proline

Le métabolisme des végétaux est perturbé par le stress salin et notamment le métabolisme des acides aminés libres dont la proline constitue un marqueur de la résistance des plantes aux contraintes abiotiques.

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence très hautement significative pour les deux facteurs : traitement et espèce (Annexe 4, tableau 5)

Chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées, l'accumulation de la proline, dans les feuilles et les racines, augmente progressivement avec l'intensité du stress salin. La teneur en proline totale s'élève de +139,24% à 18g/l de NaCl par rapport au témoin chez *Atriplex halimus* et augmente de plus de trois fois (+255,73%) à 24g/l chez *Atriplex canescens* (Tableau 12)

| Espèces | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|--------------------|--------|----------|----------|----------|----------|
| <i>A. halimus</i> | / | +71,97% | +143,66% | +139,24% | +104,69% |
| <i>A.canescens</i> | / | +129,93% | +150,76% | +141,32% | +255,73% |

Tableau 12 - Taux de variation de la teneur totale en proline par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

Pour *A. halimus* (Figure 37), le stress salin a provoqué une accumulation de la proline dans les feuilles; la teneur foliaire la plus élevée en cet acide aminé (11,917 µg/g MF) est obtenue pour un traitement de 18g/l.

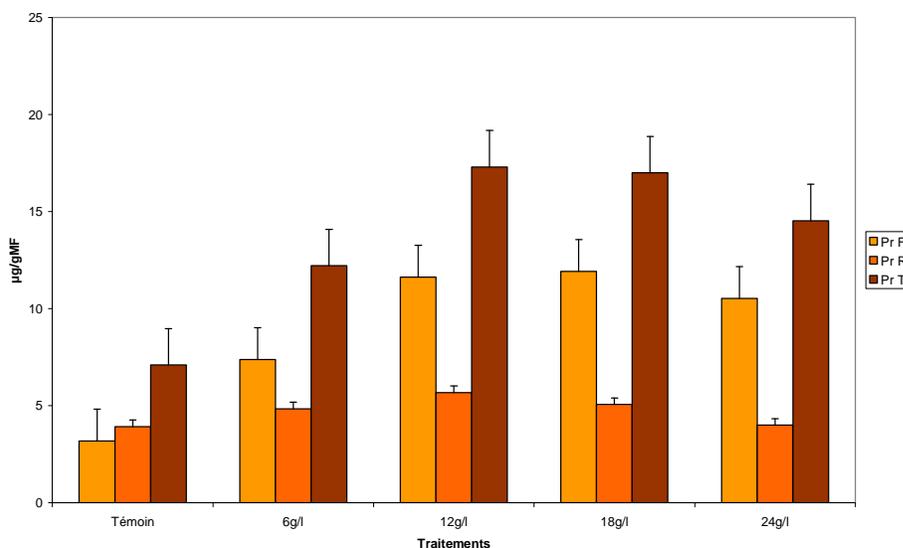


Figure 37 - Teneurs en proline chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin

Les moyennes obtenues par les cinq traitements de NaCl (0g/l, 6g/l, 12g/l, 18g/l et 24g/l) sont statistiquement différentes. L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 49) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogène: le premier groupe (A) est représenté par les moyennes qui correspondent aux traitements (12g/l), (18g/l) et (24g/l) ; le deuxième groupe (B) est représenté par la moyenne obtenue à 6g/l et le troisième groupe (C) qui reflète la moyenne la plus faible donnée par le témoin (Annexe 2, tableau 49) En ce qui concerne la partie racinaire, la proline n'est pas accumulée en fonction de l'intensité du stress salin; effectivement, l'analyse de la variance (Annexe 3, tableau 53) montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes obtenues par les différents traitements ($p = 0,472$) Alors, *A. halimus*, en réponse au stress salin, accumule la proline dans les feuilles et ne l'accumule pas dans les racines.

Pour la teneur totale en proline chez *A. halimus*, la moyenne la plus élevée est obtenue par le traitement (18g/l) L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 57) montre une différence très hautement significative ($p = 0,001$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir quatre groupements homogènes: le premier groupe (A) est représenté par les moyennes obtenues par les traitements (12g/l) et (18g/l); le groupe (AB) est représenté par la moyenne qui correspond au traitement (24g/l), le groupe (B) reflète la moyenne donnée par le traitement (6g/l) et le groupe (C) qui est représenté par la moyenne la plus faible obtenue par le témoin.

Chez *A. canescens*, les résultats sont différents: l'accumulation de la proline est importante dans les feuilles et dans les racines (Figure 38).

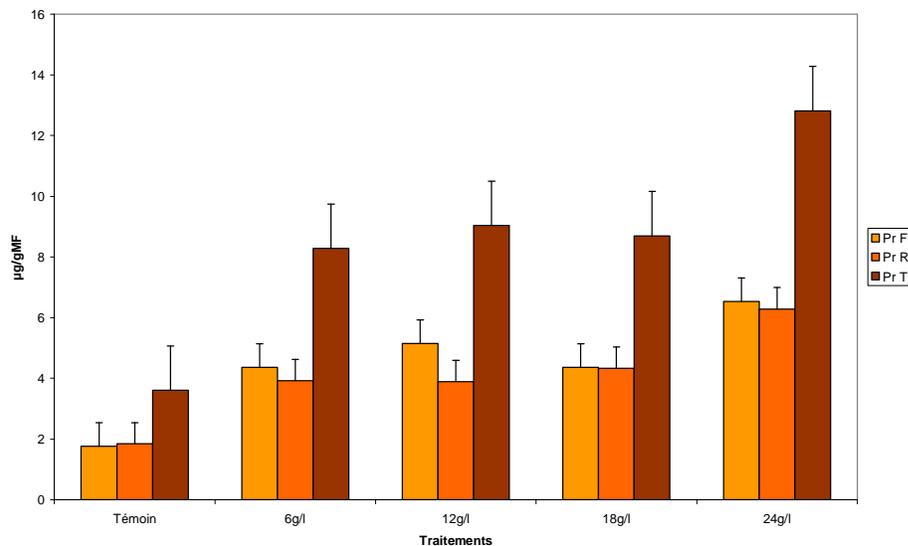


Figure 38 - Teneurs en proline chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

Dans les feuilles, la moyenne la plus élevée (6,533 µg/g MF) est obtenue par le traitement (24g/l) L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 50) montre une différence significative (p=0,014) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 50). Dans les racines, la teneur en proline la plus élevée est obtenue également par le traitement (24g/l) L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 54) montre une différence significative (p=0,021) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 54)

La teneur totale en proline augmente chez cette espèce avec la salinité du milieu. L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 58) montre une différence hautement significative (p= 0,010). Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 58)

Ces tests montrent que ces espèces sont accumulatrice de proline au niveau des feuilles pour *A. halimus* et dans les feuilles et les racines pour *A. canescens* et ce, au fur et à mesure que la salinité augmente.

Chez les épinards (*Spinacia oleracea*), contrairement aux sucres solubles, la proline s'accumule progressivement avec l'intensité du stress salin chez les deux variétés locale et introduite (Figures 39 et 40) . La teneur totale en proline augmente, par rapport aux plantes non stressées, de 38,52%, 42,95%, 198,34% et 208,94% chez la variété locale (**GSN**) et de 44,08%, 43,63%, 84,78% et 86,98% chez la variété introduite (**Linda**) pour les traitements respectifs 6g/l, 12g/l, 18g/l et 24g/l (Tableau 13)

| Variétés | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|--------------|--------|---------|---------|----------|----------|
| GSN | / | +38,52% | +42,95% | +198,34% | +208,94% |
| Linda | / | +44,08% | +43,63% | +84,78% | +86,98% |

Tableau 13 - Taux de variation de la teneur totale en proline par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Pour la variété **GSN**, la proline est accumulée progressivement dans les feuilles et les racines (Figure 39)

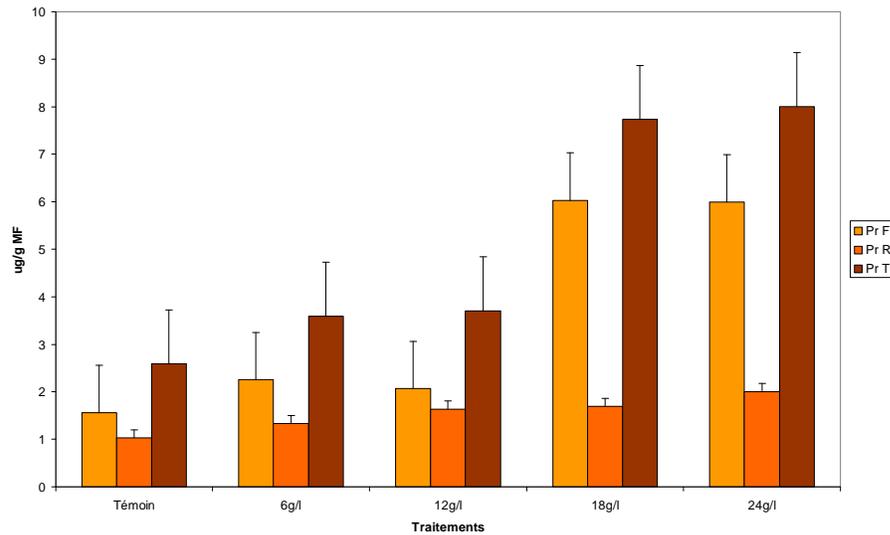


Figure 39 - Teneurs en proline chez la variété GSN d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Pour la teneur foliaire, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 51) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements distincts: un groupe (A) qui représente les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (18g/l) et (24g/l) et le groupe (B) représenté par les moyennes données par le témoin et les traitements 6g/l et 12g/l (Annexe 2, tableau 51) Quant à la teneur racinaire en proline chez cette variété, les moyennes obtenues par les différents traitements sont statistiquement différentes. L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 55) montre qu'il y a une différence significative ($p = 0,033$) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes. Le groupe (A) représente la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l); le groupe (AB) reflète les moyennes obtenues par les traitements (12g/l) et (18g/l); le troisième groupe (B) représente les moyennes les plus faibles obtenues par le témoin et le traitement 6g/l (Annexe 2, tableau 59) Pour la teneur totale en proline, l'analyse de la variance (Annexe 3, tableau 59) montre une différence très hautement significative ($p < 0,001$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements distincts: le premier groupe (A) représentant la moyenne la plus élevée obtenue par le traitement (24g /l), le groupe (B) reflète les moyennes obtenues par les traitements (6g/l), (12g/l) et (18g/l) et le groupe (C) représente la moyenne la plus faible obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 55)

A propos de la variété introduite (**Linda**), l'accumulation de la proline augmente dans les feuilles en fonction de la salinité (Figure 40)

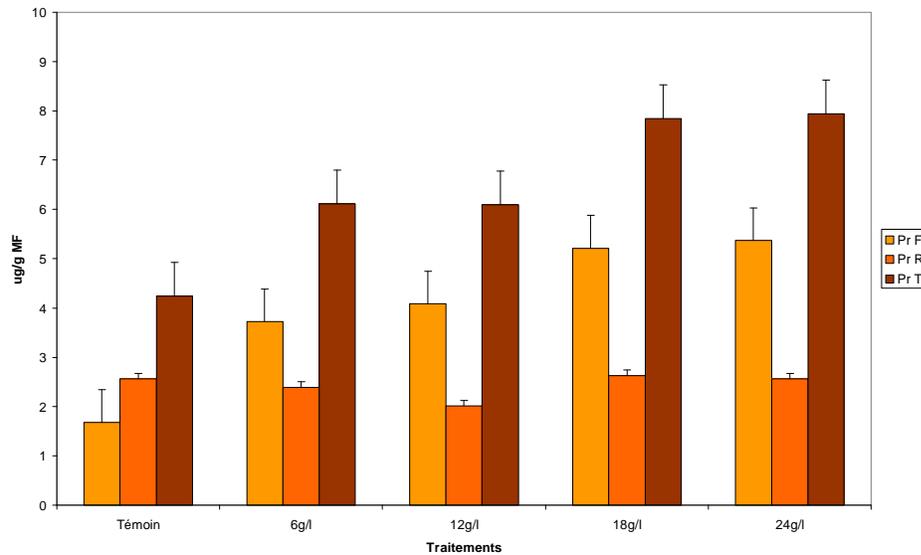


Figure 40 - Teneurs en proline chez la variété Linda d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

L'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 52) montre une différence très hautement significative et le test de Newman et Keuls fait ressortir deux groupements homogènes: le premier groupe (A) représentant les traitements (6g/l), (12g/l), (18g/l) et (24g/l) et le second groupe (B) représentant le témoin qui reflète la moyenne la plus faible (Annexe 2, tableau 52). La teneur racinaire en proline chez cette variété n'augmente pas en fonction des traitements de NaCl; ces résultats sont confirmés par l'analyse de la variance à un critère de classification qui montre qu'il n'y a pas une différence significative entre les moyennes ($p=0,688$) Quant à la teneur totale, l'analyse de la variance à un critère de classification (Annexe 3, tableau 60) montre une différence hautement significative ($p=0,018$) et le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements distincts: le groupe (A) représentant les moyennes les plus élevées obtenues par les traitements (18g/l) et (24g/l), le groupe (AB) reflétant les moyennes obtenues par les traitements (6g/l) et (12g/l) et le troisième groupe (B) représentant la moyenne obtenue par le témoin (Annexe 2, tableau 60)

II-4- Teneur en ADN

Les résultats montrent que la quantité d'ADN extrait des feuilles varie en fonction de l'intensité du stress salin et en fonction des espèces (Figures 41, 42, 43, 44) Effectivement, l'analyse de la variance à deux critères de classification montre une différence très hautement significative pour les deux facteurs : espèce et traitement (Annexe 4, tableau 6) Les taux de variation des teneurs en ADN par rapport aux témoins sont représentés dans les tableaux ci-dessous.

| Espèces | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|---------------------|--------|--------|---------|---------|---------|
| <i>A. halimus</i> | / | -0,30% | +17,57% | -24,31% | -50,60% |
| <i>A. canescens</i> | / | +5,32% | -15,97% | -48,33% | -81% |

Tableau 14 - Taux de variation de la teneur en ADN par rapport au témoin chez les deux espèces d'*Atriplex* étudiées

| Variétés | Témoin | 6g/l | 12g/l | 18g/l | 24g/l |
|----------|--------|--------|---------|---------|---------|
| GSN | / | -7,44% | -17,06% | -18,59% | -4,39% |
| Linda | / | +8,74% | -18,99% | -37,23% | -73,97% |

Tableau 15 - Taux de variation de la teneur en ADN par rapport au témoin chez les deux variétés d'épinard étudiées

Pour *A. halimus*, la teneur en ADN la plus élevée est obtenue pour un traitement de 12g/l de NaCl; au delà, il y a une baisse importante de la concentration de l'ADN en fonction de l'intensité du stress salin (Figure 41)

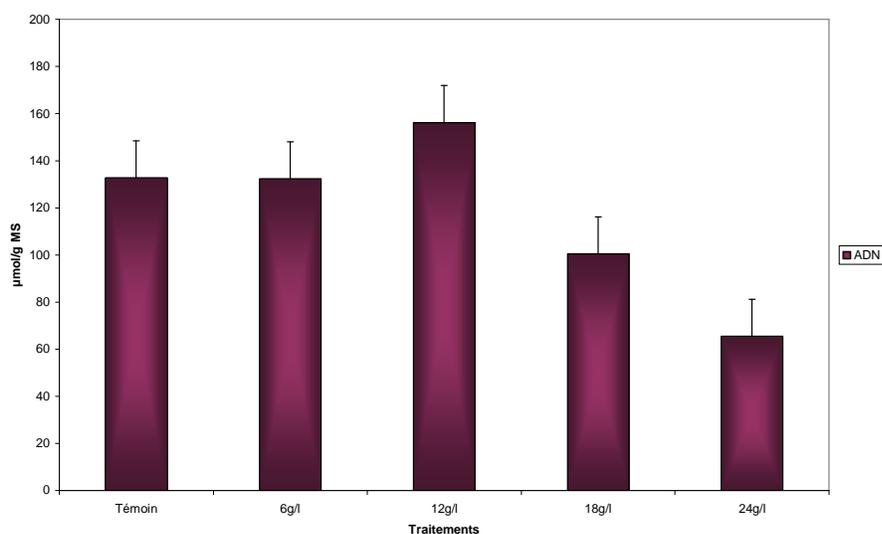


Figure 41 - Teneurs en ADN chez *Atriplex halimus* en fonction de l'intensité du stress salin

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence significative entre les moyennes (Annexe 3, tableau 61) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes distincts: le groupe (A) représentant les moyennes obtenues par le témoin et les traitement (6g/l) et (12g/l); le groupe (AB) reflétant la moyenne qui correspond au traitement (18g/l) et le groupe (B) représentant la moyenne la plus faible donnée par un traitement de 24g/l de NaCl (Annexe 2, tableau 61)

Chez *A. canescens*, la quantité d'ADN la plus importante est obtenue pour un traitement de 6g/l de NaCl (Figure 42). A 12g/l, 18g/l et 24g/l, la teneur en ADN diminue de 15,97%, 48,33% et 81% respectivement (Tableau 13)

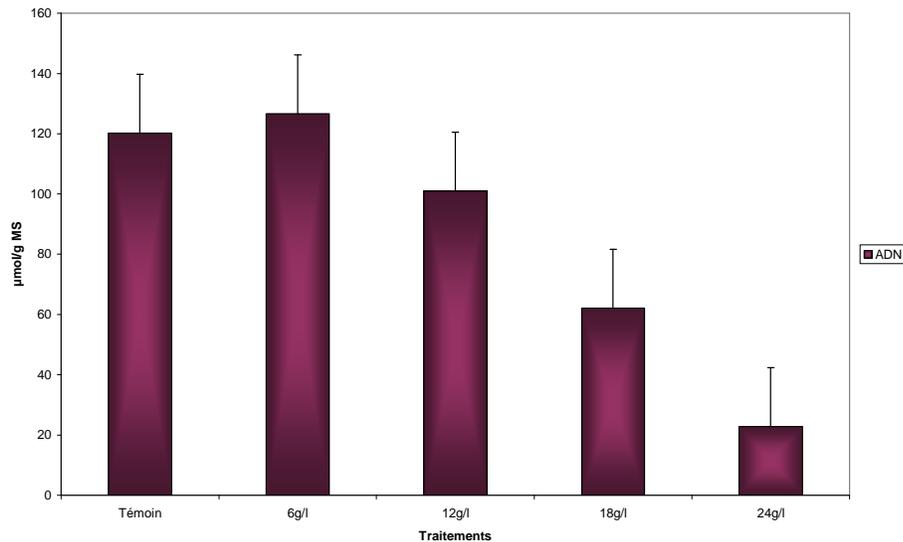


Figure 42 - Teneurs en ADN chez *Atriplex canescens* en fonction de l'intensité du stress salin

L'analyse de la variance à un critère de classification montre une différence hautement significative entre les moyennes (Annexe 3, tableau 62) Le test de Newman et Keuls fait ressortir trois groupements homogènes distincts: le groupe (A) qui représente les moyennes obtenues par le témoin et les traitement (6g/l) et (12g/l); le groupe (AB) qui reflète la moyenne qui correspond au traitement (18g/l) et le groupe (B) qui représente la moyenne la plus faible donnée par un traitement de 24g/l de NaCl (Annexe 2, tableau 62)

Concernant les deux variétés d'épinard, les résultats sont différents. Chez la variété locale (GSN), tous les traitements ont donné une quantité d'ADN moins importante que celle obtenue chez le témoin (Figure 43 et tableau 14) L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il n'y a pas une différence significative de moyennes.

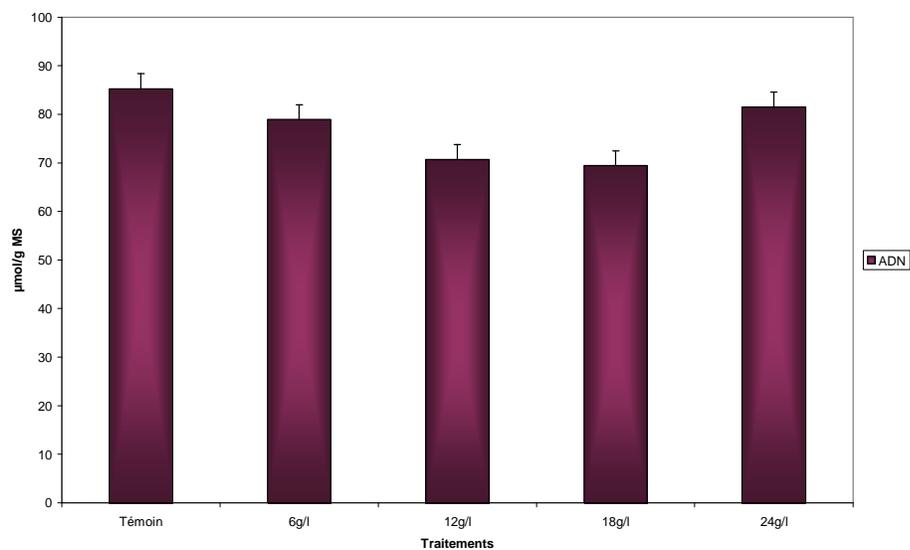


Figure 43 - Teneurs en ADN chez la variété GSN d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Chez la variété (**Linda**) d'épinard, la quantité d'ADN la plus importante a été obtenue à 6g/l (Figure 44) Un stress salin intense à 24g/l a causé une baisse importante de la teneur en ADN qui atteint 73,97% par rapport au témoin (Tableau 14)

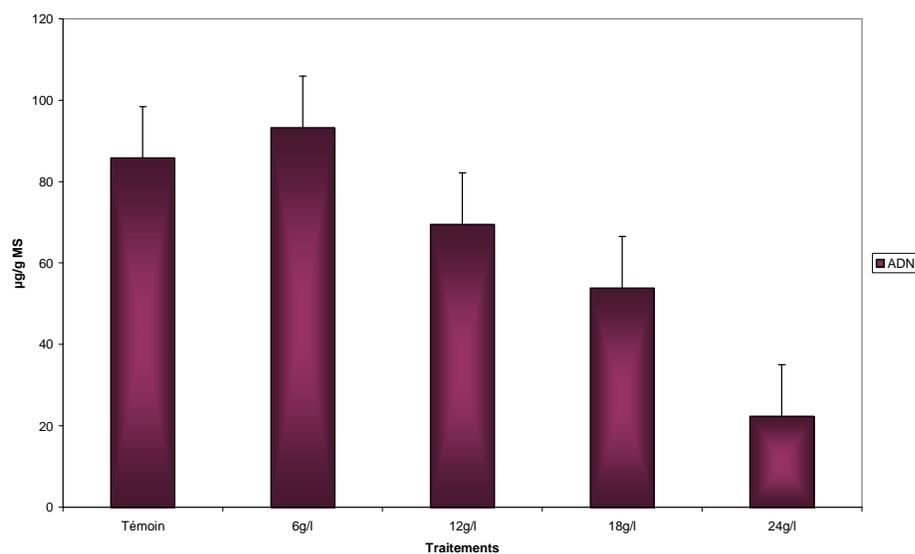


Figure 44 - Teneurs en ADN chez la variété Linda d'épinard en fonction de l'intensité du stress salin

Discussion

L'intérêt porté aux caractères physiologiques et biochimiques 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)

Dans le présent travail, nous avons analysé la variation des paramètres physiologiques en fonction de l'intensité du stress salin chez deux espèces d'Atriplex (*A. halimus* et *A. canescens*) et deux variétés d'épinard (*Spinacia oleracea*) Ces paramètres (teneur en chlorophylles, en sucres solubles et en proline) sont souvent mesurés pour l'étude de la réponse des différents végétaux au stress salin.

Plusieurs 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. Les taux de la chlorophylle (a), mesurés 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.

Une étude avait pour objet d'examiner l'effet du sel sur la croissance et le rendement en feuilles du chlorophytum (*Cleome gynandra* L.) Les graines sont arrosées avec de l'eau courante pendant quatre semaines après la germination. Les plants sont ensuite soumis à cinq niveaux de salinité en les arrosant chaque jour avec des concentrations de solutions salées de 0 mol/kg (échantillon témoin), 0,07 mol/kg, 0,13 mol/kg, 0,20 mol/kg et 0,26 mol/kg. Ces solutions sont appliquées afin d'exercer des potentiels osmotiques dans le milieu d'enracinement de respectivement 0 MPa (échantillon témoin), 0,3 MPa, -0,6 MPa, -0,9,MPa et -1,2 MPa. Les résultats ont indiqué que la salinité diminue considérablement la croissance générale de la plante, la teneur en chlorophylle de la feuille, la croissance et le rendement en feuilles et retarde la floraison de cette plante (Mwai *et al.*, 2004)

Nos résultats suggèrent que chez *A. halimus*, la teneur en chlorophylle (a+b) ne varie pas en fonction des traitements de NaCl, cette espèce tolérant une forte intensité de stress salin en élaborant normalement l'activité photosynthétique et la production de la matière organique. Effectivement, des corrélations positives significatives (Annexe 5) existent entre la teneur en chlorophylle totale et production de la biomasse sèche racinaire ($r=0,876$, $p=0,051$)

Nos résultats sont conformes avec ceux de Redondo-Gómez *et al.*, (2007) Des plants d'*A. portulacoides* ont été soumis à un stress salin par des traitements de NaCl (0, 20, 200, 400 et 700 mol m⁻³) pendant 60 jours. La fluorescence chlorophyllienne et la teneur en chlorophylles (a), (b) et totale n'ont pas été affectées par la salinité.

Rawland *et al.*, (2004) ont fait des études sur des génotypes de peuplier (*Populus deltoides* var. *wislizenii* (S.wats.) Ecknw) potentiellement tolérants à la salinité. Les résultats montrent un rabougrissement significatif du à une salinité élevée qui affecte la dimension moyenne des feuilles, la hauteur des plants, la masse des racines et la masse des pousses sans qu'il y ait d'effets sur le contenu en chlorophylle ou sur le rapport racine/tige.

Chez 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)

Chez *A. canescens*, nos résultats montrent que les chlorophylles (a), (b) et totale diminuent sous l'effet du stress salin. Pour cette espèce, nous avons une baisse importante de la teneur en chlorophylles des plantes stressées par rapport au témoin. Effectivement, cette espèce présente des corrélations négatives significatives (Annexe 5) entre la teneur en chlorophylle (a) et la longueur des tiges ($r=-0,955$, $p=0,011$) et entre la teneur en chlorophylle (a) et biomasse sèche racinaire ($r=-0,912$, $p=0,028$)

Ces résultats sont conformes avec plusieurs études réalisées sur différentes plantes. En condition de stress salin sévère le contenu de la chlorophylle diminue considérablement chez les plants sauvages d'*Arabidopsis thaliana* en comparaison avec les plants mutants. Une production élevée de peroxyde d'hydrogène dans les feuilles est synonyme de dommages photooxydatives qui est moindre chez les plants transgéniques (Mitsuya *et al.*, 2006)

Trois cultivars de *Lycopersicon esculentum* et une accession 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)

Des études ont été faites sur des plantules de tomate (*Solanum lycopersicon*), 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)

El Medaoui *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 Cha, Chb et Cht.

Un travail réalisé en Iran a étudié 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)

Des études ont été réalisées en Tunisie par Abdelly *et al.*, (2007) concernant la signalisation de la biosynthèse de la proline chez l'espèce halophyte modèle *Thellungiella halophila*, une brassicacée associant une grande similarité de son génome avec celui d'*Arabidopsis thaliana* (environ 95% de ressemblances génétique), qui a une grande aptitude à tolérer le sel (survie à plus de 500 mM de NaCl) L'ensemble des résultats suggère la régulation du métabolisme de la proline chez *T. halophila* et une accumulation de cet acide aminé en réponse au stress salin.

Dans le but d'étudier les effets de la salinité et de l'aridité sur les performances photosynthétiques du lentisque (*Pistacia lentiscus* L.), un échantillonnage a porté sur trois sites: un site (témoin), un second salin et un troisième aride. Trois populations sont retenues par site à raison de 12 pieds (6 mâles et 6 femelles) par population. Pour chaque arbre, des campagnes de mesures de fluorescence et le dosage de pigments sont réalisés en saison hivernale et printanière. Les taux de chlorophylle (a) et les chlorophylles totaux sont plus importants au printemps avec des valeurs maximales enregistrées sur le témoin (Aït Saïd, 2008)

La salinité détruit la structure fine des chloroplastes et provoque l'instabilité des complexes protéines-pigments et la diminution de la teneur en chlorophylle (Lapina et Popov, 1984 in Lamzeri, 2007) La réduction de la concentration en chlorophylle en conditions de stress salin est attribuée à l'augmentation de l'activité des enzymes catalitiques, les chlorophyllases (Rao and Rao, 1981 in Lamzeri, 2007)

La salinité provoque une dégradation de la chlorophylle et une accumulation de la fraction soluble des composés azotés (Viégas et Siveira, 1999)

En ce qui concerne les épinards (*S. oleracea*), les deux variétés étudiées ne réagissent pas de la même façon au stress salin en terme de teneur en chlorophylles. Chez la variété introduite (**Linda**), les résultats montrent qu'il n'y a pas une différence significative entre les teneurs en chlorophylles obtenues par les différents traitements de NaCl. Par contre, chez la variété locale (**GSN**), un traitement de 12g/l de NaCl cause la diminution de la teneur en chlorophylles (a), (b) et totale. Chez la variété **GSN**, des corrélations négatives significatives (Annexe 5) existent entre la teneur chlorophylle (a) et la longueur des racines ($r=-0,932$, $p=0,021$), entre la teneur chlorophylle (b) et la longueur des racines ($r=-0,903$, $p=0,035$) et entre la teneur chlorophylle (a+b) et la longueur des racines ($r=-0,890$, $p=0,043$)

Une étude faite sur *S. oleracea* a montré que l'accumulation de Na⁺ au niveau des feuilles inhibe la conductance somatique et la photosynthèse et cause la diminution de la teneur des pigments chlorophylliens (Delfine *et al.*, 1999)

De même, un travail a été réalisé par Kaya *et al.*, (2001) sur *S. oleracea* var (Matador) Les plantules sont soumises pendant 21 jours à différents traitements avec une solution nutritive à laquelle on additionne 5mM KH₂PO₄ et 60mM de NaCl. Les résultats ont montré que le stress salin a causé une diminution importante de la biomasse sèche et de la teneur en chlorophylles.

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'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, proline et sucres solubles totaux) entre les plantes témoins et les plantes soumises au stress salin sont très importantes. La liaison entre l'aptitude d'accumulation de ces solutés et la tolérance des plantes à la salinité a fait l'objet de nombreuses discussions (El Midaoui *et al.*, 2007)

De très nombreux composés organiques et minéraux interviennent dans l'ajustement osmotique; nous nous sommes toutefois limités, dans cette étude, à la proline libre et aux sucres solubles. La stratégie d'accumulation de proline libre a été rapportée chez plusieurs espèces et dans différentes situations de stress (osmotiques, hydriques, thermiques)

Les plantes appartenant à trois variété de blé dur (*Triticum durum*), âgées de 3 semaines, ont été soumises à un stress osmotique par leur transfert pendant 22 h sur un milieu nutritif aéré et additionné de PEG 6000 (150 g.l⁻¹) L'arrêt du stress a été réalisé par retour à la solution nutritive sans PEG. Les résultats obtenus ont montré une accumulation très importante de la proline chez les trois variétés. L'arrêt du stress permet un retour progressif aux valeurs initiales chez chacune des variétés étudiées (Tahri *et al.*, 1998)

Le problème posé par la salinité à la production de la tomate industrielle en Algérie, a amené Arbaoui *et al.*, (1999 b) à étudier ses réactions au sel. Une variété de tomate (hybride F1) destinée pour la transformation, cultivée dans deux types de substrats, sable et sable mélangé à la bentonite, est soumise à l'action de concentrations croissantes de 100 et 300 meq.l⁻¹ de NaCl+CaCl₂. 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.

Des plantules d'orge (*Hordeum vulgare*) ont été soumises à un stress salin. Le dispositif aléatoire comporte quatre traitements salins à trois répétitions: un premier traitement témoin à 0mM de NaCl, les autres recevant des concentrations de NaCl à 150, 200 et 250 mM. Les résultats ont montré que l'accumulation de proline est positivement corrélée avec la salinité (Hassani *et al.*, 2008)

Des plantule 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 augmenté successivement de l'ordre de 70, 135 et 271% dans les cas 50, 75 et 100 mM NaCl (El Midaoui *et al.*, 2007)

Notre étude montre l'accumulation de la proline sous l'effet de la salinité chez les deux espèces d'Atriplex étudiées. Pour *A. halimus*, la proline s'accumule au niveau des feuilles seulement; par contre, chez *A. canescens*, elle s'accumule dans les feuilles et les racines.

Nos résultats sont conformes avec ceux de Bajji *et al.*, (1998) qui ont étudié l'effet du stress salin sur la croissance, l'ajustement osmotique, la teneur des protéines et des peroxydases dans les feuilles et les racines d'*A. halimus*. L'analyse de la proline a montré une accumulation plus importante dans les feuilles que dans les racines à 150 mM de NaCl.

La proline a été étudiée dans les organes juvéniles de plantes d'*A. halimus* L., stressées au 90ème jour du semis à l'eau de mer, diluée à 50% ou non, additionnée de proline exogène à 25 et

50 mM. Après une semaine de stress, la proline libre analysée dans les feuilles, les tiges et les racines varie selon l'organe, le traitement salin et la position des feuilles sur la plante. En présence d'eau de mer, diluée à 50% ou non, la proline libre s'accumule significativement dans les feuilles, augmentant avec la concentration en proline exogène du milieu. Sous le traitement à l'eau de mer diluée à 50%, additionnée de 50 mM de proline exogène, cet acide aminé devient plus abondant dans tous les organes de la plante (Belkhodja et Bedai, 2004)

Une étude comparative des effets du chlorure de sodium sur la production de bétalaines (pigment azoté vacuolaire) est réalisée chez quelques Chénopodiacées : *A. laciniata*, *A. lentiformis*, *A. halimus.*, *A. caudatus* et *Beta vulgaris*. Les plantes sont soumises à différents niveaux de salinité (NaCl 50 à 100 mM) L'étude parallèle des fluctuations des teneurs des bétalaines et de celles de la proline en relation avec la salinité confirme leur rôle majeur d'osmoticum et fournit des arguments sur le rôle régulateur qu'il exerce sur le métabolisme de la proline qui s'accumule en fonction du stress salin (Lavene et Gloaguen, 1995)

Dans une étude faite en Egypte sur des plantes d'*A. farinosa* récoltées de différents habitats, l'auteur a analysé leur teneur en pigments chlorophylliens, en protéines, en carbohydrates, et en acides aminés (acide aspartique, acide glutamique, lysine, proline, tyrosine, phenylalanine) Les résultats ont montré une teneur élevée en proline chez les plantes provenant d'un habitat où le sol est considéré comme salin, l'accumulation de la proline étant un mécanisme d'adaptation de cette espèce d'*A.* à la salinité (Morsy, 2008)

En ce qui concerne les épinards (*S. oleracea*), nos résultats montrent une accumulation de la proline qui augmente en fonction de la concentration de NaCl dans le milieu. Cette accumulation est plus importante chez la variété locale (**GSN**) que chez celle introduite (**Linda**), avec une augmentation respective par rapport au témoin de 208,94% et 86,98% à 24g/l. Les résultats obtenus montrent aussi une accumulation de la proline dans les feuilles et non dans les racines chez la variété introduite. Des corrélations positives existent (Annexe 5) entre la teneur totale en proline et le rapport en longueur racine/tige chez la variété **GSN** ($r=0,949$, $p=0,014$)

L'accumulation de la proline chez les épinards stressés a été démontrée par des études telles que celle faite sur des plantules de *S. oleracea* soumises à un stress hydrique par l'addition du polyéthylène Glycol (PEG) et qui a confirmé l'accumulation de la proline en réponse au stress chez cette espèce (Huang et Cavalieri, 1979)

D'autre part, une étude a été réalisée sur *S. oleracea* var *Gladiator* afin d'analyser les effets du putrescine et ethephone sur la teneur en peroxydases et en prolines sous un stress salin. Les auteurs ont soumis les plantes à six traitements différents parmi lesquels une concentration de NaCl de 150 mM; ce traitement a conduit à une accumulation très importante dans les feuilles des plantes d'épinard stressés (Öztürk et Demir, 2003)

En ce qui concerne les sucres solubles, plusieurs travaux se sont intéressés à l'étude de leur accumulation chez plusieurs espèces soumises aux stress. Des corrélations significatives et négatives ont été 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 tournesol (El Midaoui *et al.*, 1999), le haricot et le riz (Rather, 1984 in El Midaoui *et al.*, 2007) Alors que chez d'autres espèces comme le blé, l'orge et le triticale ainsi que le cotonnier et le soja (Rather, 1984), c'est plutôt le phénomène inverse qui a été observé. Les variétés présumées plus tolérantes de ces espèces semblent accumuler des quantités plus élevées de sucres solubles.

El Midaoui *et al.*, (2007) ont trouvé que chez le tournesol, sous l'action de la contrainte saline, les augmentations de teneurs en sucres solubles enregistrées par rapport au témoin ont été de l'ordre de 15, 31 et 59% à des concentrations respectives de 50, 75 et 100 mM NaCl. Une étude a été faite au Maroc sur des agrumes afin de sélectionner les géotypes les plus tolérants à la salinité. Des plants de citrange Carrizo et de deux hybrides, H1 et H2, issus du croisement *Poncirus trifoliata* x *Citrus sunki* Hort, âgés de 18 mois, ont été irrigués par une solution nutritive additionnée de 25, 35, et 70 mM de NaCl durant deux mois alors que les plants témoins recevaient la solution nutritive sans NaCl. Après traitement, les teneurs en proline et en sucres solubles ont été mesurées dans les feuilles des porte-greffes traités. L'accumulation de proline a été indépendante de la présence de NaCl dans la solution d'irrigation mais elle a varié en fonction du porte-greffe. En revanche, NaCl a fortement stimulé l'accumulation des sucres solubles chez les trois porte-greffes et cette accumulation a été très importante chez le porte-greffe H1 (Mustapha Ait Haddou *et al.*, 2002)m

Une étude a porté sur l'analyse des effets du chlorure de sodium et d'une contrainte hydrique chez 2 sous-espèces d'*Acacia nilotica* (ssp. *cupressiformis* et ssp. *Tomentosa*) Après un mois de stress salin (0, 75, 100 et 200 mM en NaCl), l'analyse de la teneur en sucres solubles révèle une accumulation de ces derniers pour le maintien de la turgescence des cellules par diminution du potentiel osmotique (Nabil et Coudret, 1995)

Après l'application d'un stress salin en milieu hydroponique à des plantules de trèfle (*Trifolium alexandrinum* L.), à 6 g.l₁ de NaCl, 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)

Notre étude montre que *A. halimus* et *A. canescens* accumulent les sucres solubles dans la les feuilles et les racines en réponse à la salinité. Des corrélations positives significatives (Annexe 5) existent entre la teneur totale en sucres solubles et le rapport en longueur racine/tige chez *A. halimus* ($r=0,901$, $p=0,037$)

A. halimus semble plus accumulatrice des sucres solubles que *A. canescens*, avec un taux d'augmentation, par rapport au témoin, de 90,75% pour la première espèce et 36,63% pour la deuxième (Tableau 9)

Ces constatations concordent parfaitement avec celles de Bouchnak et Bounasri (2001), qui ont trouvé que *A. halimus* accumule plus de sucres solubles que *A. canescens* et qui ont conclu que la première espèce est plus résistante à la sécheresse que la deuxième. Pour arriver à cette conclusion, ces auteurs ont soumis les deux espèces d'*Atriplex* à différents niveaux de stress hydrique, correspondant à quatre fréquences d'arrosage (1j, 7j, 14j et 21j) Les résultats ont montré que l'accumulation des sucres solubles (6100, 7800, 7900 et 10500 μ g/g de MF) chez *A. halimus* était proportionnelle à l'intensité de stress, alors que chez *A. canescens* le taux des sucres solubles a augmenté (de 5000 à 7000 μ g/g de MF) avec le deuxième niveau d'arrosage (7j) et a chuté (4200 μ g/g de MF) dès le troisième niveau (14j)

Pour les variétés d'épinard, notre étude montre que *Spinacia oleracea* n'accumule pas significativement les sucres solubles en fonction du stress salin. Par ailleurs, plusieurs études ont montré l'accumulation, chez *S. oleracea*, en réponse aux stress abiotiques, de proline (Huang et Cavalieri, 1979, Öztürk et Demir, 2003), de choline (Summers et Weretilnyk, 1993), de glycine bétaine (Allakhverdieva *et al.*, 2001) En revanche, l'accumulation de sucres solubles chez cette espèce n'a pas été prouvée.

La variation de la quantité d'ADN sous l'action des différentes concentrations de NaCl reflète l'effet de la salinité sur l'activité mitotique et par conséquent la multiplication cellulaire.

Nous avons analysé l'effet des différents traitements salins (0, 6, 12, 18 et 24g/l de NaCl) sur la quantité d'ADN. Les résultats montrent que la quantité d'ADN extrait des feuilles varie en fonction de l'intensité du stress salin et en fonction des espèces.

Nos résultats ont montré que chez les deux espèces d'*Atriplex*, l'effet défavorable de NaCl sur la quantité d'ADN se manifeste à partir d'un traitement de 12g/l pour *A. halimus* et de 6g/l pour *A. canescens*, le même effet étant constaté au niveau de la croissance chez ces deux espèces. Concernant ces deux variétés d'épinard, un stress salin intense cause une diminution nette dans la teneur en ADN et de l'activité mitotique.

Plusieurs travaux ont été réalisés afin d'analyser l'effet des stress abiotiques sur l'activité mitotique chez les plantes.

Une étude de l'effet du stress hydrique sur la quantité d'ADN chez *Vitis vinifera* L. a montré que la quantité totale d'ADN et, par conséquent, la multiplication cellulaire, ont été affectées par la contrainte hydrique (Ojeda et Carbonneau, 2000)

La génotoxicité des métaux lourds, particulièrement du plomb, a été étudiée chez la plante modèle *Vicia faba*. Les résultats ont montré que le Pb cause un stress oxydatif important et que les espèces réactives de l'oxygène influent sur la quantité de l'ADN et endommagent sa structure (Pourrut, 2008)

Des corrélations positives très hautement significatives (Annexe 5) existent entre la quantité d'ADN et la longueur de la tige chez *A. halimus* ($r=0,979$, $p=0,004$) et chez la variété **Linda** d'épinard ($r=0,995$, $p=0,000$)

L'effet de NaCl sur la quantité d'ADN reflète l'effet de la salinité sur l'activité mitotique et la multiplication cellulaire et par conséquent la croissance de ces espèces.

III- Analyse des protéines totales foliaires par SDS-PAGE :

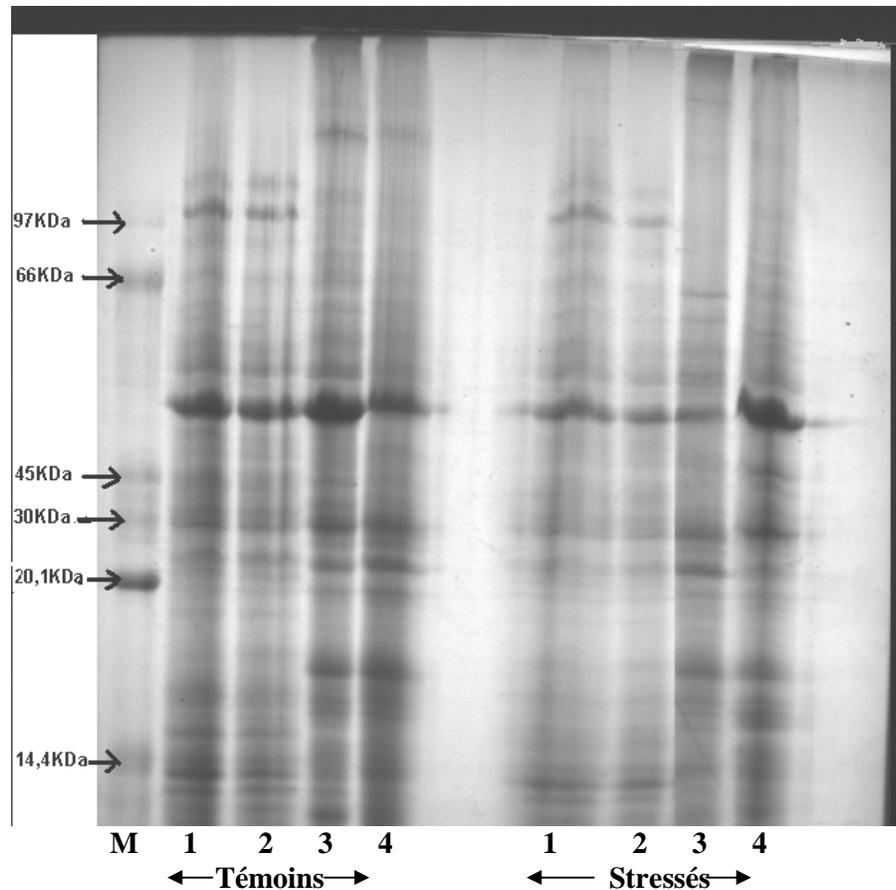


Figure 45- Profil électrophorétique des protéines foliaires révélées par SDS-PAGE

M : Marqueur de poids (**LMW Kit**)

1 : *Atriplex halimus*

2 : *Atriplex canescens*

3 : *Spinacia oleracea* var. **GSN**

4 : *Spinacia oleracea* var. **Linda**

Le profil électrophorétique obtenu (Figure 45) montre qu'il y a une différence dans le nombre et l'intensité des bandes entre les génotypes. En cas de stress salin, il y a surexpression de certaines protéines, inhibition d'autres ou apparition de nouvelles protéines par rapport aux témoins.

Le traitement du profil électrophorétique par le logiciel **Soft Photocapt 8** permet une bonne visualisation des bandes ainsi que le calcul de leurs poids moléculaires. Les résultats sont représentés dans le tableau ci-dessous.

| Bande N° | Poids moléculaire (KDa) | TEMOINS | | | | STRESSES | | | |
|----------|-------------------------|-------------------|---------------------|------------------|--------------------|-------------------|---------------------|------------------|--------------------|
| | | <i>A. halimus</i> | <i>A. canescens</i> | Epinard var. GSN | Epinard var. Linda | <i>A. halimus</i> | <i>A. canescens</i> | Epinard var. GSN | Epinard var. Linda |
| 01 | 190 | - | - | - | - | + | + | - | - |
| 02 | 185 | - | - | - | - | - | - | + | + |
| 03 | 158 | - | - | - | - | - | - | + | + |
| 04 | 156 | - | - | + | - | - | - | - | - |
| 05 | 140 | - | - | + | + | - | - | - | - |
| 06 | 136 | - | - | - | - | + | - | - | + |
| 07 | 127,5 | - | - | - | - | - | - | + | + |
| 08 | 116,5 | + | + | - | - | + | - | - | - |
| 09 | 109,5 | - | - | + | + | - | + | - | - |
| 10 | 100 | + | + | - | - | + | - | - | + |
| 11 | 97 | - | - | + | + | - | + | - | - |
| 12 | 88 | - | - | + | - | - | - | - | + |
| 13 | 85 | + | + | - | - | + | - | - | - |
| 14 | 78,5 | - | - | + | + | - | + | - | + |
| 15 | 66,5 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 16 | 64 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 17 | 60 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 18 | 57 | + | + | - | - | - | - | - | - |
| 19 | 55 | + | + | - | - | + | + | - | - |
| 20 | 52 | + | + | + | + | - | - | - | - |
| 21 | 49,5 | - | - | + | - | - | - | - | - |
| 22 | 47 | - | + | - | + | - | + | - | + |
| 23 | 45 | + | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | 42,5 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 25 | 37 | + | + | - | - | + | + | - | - |
| 26 | 33 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 27 | 30 | + | + | - | - | + | + | - | - |
| 28 | 28,5 | - | - | + | + | - | - | - | - |
| 29 | 27 | - | - | - | - | + | + | + | + |
| 30 | 25 | + | + | + | + | - | - | - | - |
| 31 | 23 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 32 | 19,5 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 33 | 17 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 34 | 15 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 35 | 14 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 36 | 13,5 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 37 | 12 | - | - | - | - | - | - | - | + |

Tableau 16 – Bandes révélées par SDS-PAGE chez les plantes étudiées

Chaque bande du profil électrophorétique est composée de plusieurs protéines de structure différente mais de mobilité identique. L'intensité de la bande est liée directement à la concentration de la protéine.

Nos résultats montrent la présence de 37 bandes différentes de poids moléculaires variant entre 12 et 190 KDa. La présence ou l'absence de ces bandes varie selon les génotypes et selon l'état stressé ou non des plantes.

Certaines protéines sont présentes aussi bien chez les plantes témoins que chez celles qui sont stressés; c'est le cas de 23 bandes: 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 22, 24, 25, 26, 27, 31, 32, 33, 34, 35, 36. Parmi ces protéines, celles qui ont un poids moléculaire de 66.5, 64, 60, 42.5, 33, 23, 19.5, 17, 15, 14 et 13 KDa sont présentes chez les quatre génotypes étudiées (*A. halimus*, *A. canescens* et les deux variétés **GSN** et **Linda** d'épinard), d'autres ayant un poids moléculaire de 116.5, 100 et 85 KDa existent uniquement chez *A. halimus* et une protéine de 47 KDa chez la variété **Linda** d'épinard. Une protéine de 55 KDa est commune aux deux variétés d'épinard, témoins et stressées.

De nouvelles protéines apparaissent chez les plantes stressées. Une protéine d'un poids moléculaire de 190 KDa est présente chez les deux espèces d'*Atriplex* stressées. Chez *Spinacia oleracea*, en cas de stress, il y a apparition de trois nouvelles protéines d'un poids moléculaire de 185, 158 et 127,5 KDa chez les deux variétés et une protéine de 12 KDa chez la variété **Linda** seulement. Une autre protéine d'un poids moléculaire de 136 KDa apparaît chez *A. halimus* et chez la variété **Linda** d'épinard. Une nouvelle protéine d'un poids moléculaire de 27 KDa est apparue chez les quatre génotypes stressés.

Certaines protéines sont révélées que chez les témoins et disparaissent en cas de stress salin: c'est le cas pour des protéines dont le poids moléculaire est de 140, 109.5, 97 et 28,5 KDa chez les deux variétés d'épinard et de 156, 88, 78.5 et 49 KDa chez la variété **GSN** uniquement. Une protéine ayant un poids moléculaire de 57 KDa est commune aux deux espèces d'*Atriplex* témoins, de 116,5 et 85 KDa chez *A. canescens* et 45 KDa chez *A. halimus*. Deux protéines, de poids moléculaire de 52 et 25 KDa existent chez les quatre génotypes non stressés.

Discussion

La réaction des organismes vivants à des situations défavorables et aux stress se traduit notamment par la synthèse rapide de polypeptides (Dubois, 1991)

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante, et de ce fait, de nombreux chercheurs abordent la résistance au stress par l'isolement et l'étude de ces molécules (Lamaze *et al.*, 1994)

Le sel induit des modifications qualitatives et quantitatives dans la synthèse des protéines, détectables par électrophorèse sur gel de polyacrylamide.

Une étude faite sur les protéines racinaires et foliaires chez *Zea mays* L. a montré, après révélation par SDS-PAGE, la présence chez les témoins de protéines de poids moléculaire de 60, 40, 24, 22 et 14 KDa pour les feuilles et 60, 40, 36, et 21KDa pour les racines. L'application de NaCl a causé des changements avec synthèse des protéines d'un poids moléculaire de 45 KDa pour les feuilles et 45, 40, 32 et 9 KDa pour les racines (Mohamed, 2005)

Nos résultats montrent la synthèse de nouvelles protéines dont une ayant un poids moléculaire de 27 KDa chez les quatre génotypes stressés (*A. halimus*, *A. canescens* et les deux variétés de *Spinacia oleracea*) Ces constatations concordent avec d'autres notées chez une autre Chénopodiacée: *Atriplex nummularia* où une protéine du même poids moléculaire a été révélée par SDS-PAGE après un traitement de 300 mmol/l de NaCl (Ponte *et al.*, 2009)

Une partie des protéines induites par le stress ont une fonction directe dans l'augmentation de la tolérance à la contrainte (protéines fonctionnelles), d'autres ont une fonction dans la chaîne de transduction (protéines régulatrices) qui aboutiront à la production de protéines fonctionnelles.

Une étude faite par Morsy (2008) a montré la présence chez *Atriplex finosa* de protéines de poids moléculaire de 117, 57, 17 et 14 KDa. Nos résultats révèlent également des protéines de mêmes poids moléculaires chez les deux espèces d'*Atriplex* témoins.

La présence de bandes communes entre génotypes indique que les protéines contenues dans les feuilles de ces Chénopodiacées sont présentes mais à des concentrations variées dépendant du génotype.

La différence d'accumulation des protéines entre les génotypes peut résulter d'une différence dans la régulation du gène ou dans l'organisation du génome par la présence d'un nombre élevé de copie de ce gène (Labhilili *et al.*, 1995)

L'application de la technique électrophorétique SDS-PAGE à deux variétés d'orge a permis de mettre en évidence une différence de comportement entre la variété sensible au sel (Prato) et la variété résistante (California Mariout) Cette différence se manifeste seulement au

niveau des feuilles. Dans ces organes, le sel induit la synthèse de cinq nouvelles protéines d'un poids moléculaire de 20 à 40 KDa. Trois d'entre elles sont spécifiques de la variété sensible et les deux autres communes aux deux variétés. Au niveau des racines, six nouvelles protéines sont synthétisées par les deux variétés (Zid et Grignon, 1991)

Chez *Spinacia oleracea*, nous avons constaté des différences dans la réponse des deux variétés en terme de synthèse de protéine. Par exemple, en plus de trois protéines synthétisées chez les deux variétés, il y a apparition d'une nouvelle protéine d'un poids moléculaire de 12 KDa que chez la variété **Linda** qui semble, selon l'analyse précédente des paramètres de croissance, plus sensible au stress salin que la variété **GSN**.

Chez les quatre génotypes étudiés, il y a disparition de certaines protéines en cas de stress salin; ces protéines sont inhibées par le stress. C'est le cas des protéines ayant des poids moléculaires de 156, 140, 116.5, 109.5, 97, 88, 85, 78.5, 57, 52, 49, 45, 28.5 et 25 KDa.

Riccardi *et al.*, (1998) ont analysés par électrophorèse 2D (bidimensionnelle) les protéines foliaire chez deux lignées recombinantes de maïs, l'une tolérantes à la sécheresse et l'autre sensible. Parmi 78 protéines dont le stress a affecté l'expression, 23 ont été inhibées.

Parmi les protéines fonctionnelles des végétaux, on trouve plusieurs enzymes qui réagissent vis-à-vis des différents stress abiotiques. Des travaux ont montré une inhibition des peroxydases sous l'action de sel. Il est connu que le stress salin induit une formation accrue d'EAO (espèces actives d'oxygène) dont le H₂O₂, ce dernier à des concentrations supérieures à 4mM/l a permis de mettre en évidence un effet inhibiteur de ce substrat sur les peroxydases (Majourhat et Baaziz, 2004)

On peut dire que chaque génotype à une tolérance au sel qui lui est propre exprimée par les gènes qui le composent.

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.

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'homeostasie cellulaire. La chlorophylle, les molécules d'osmorégulation et les protéines impliquées 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 intéressé dans le présent travail à la réponse de quatre génotypes appartenant à une famille d'halophytes très importante: les *Chénopodiacées*. L'effet de plusieurs concentration de NaCl a été étudié chez deux espèces d'Atriplex, l'une endémique (*A. halimus*) au Maghreb et l'autre originaire de l'Amérique (*A. canescens*), ainsi que chez deux variétés d'épinard (*Spinacia oleracea*), l'une locale (**GSN**) et l'autre introduite (**Linda**)

Les résultats de notre étude révèlent une variabilité interspécifique et intraspécifique par rapport à la tolérance au stress salin chez les différents génotypes étudiés. Cette variabilité concerne en premier temps la croissance et le rendement estimés par la mesure de quelques paramètres biométriques, celle-ci étant complétée par le dosage de l'ADN qui reflète la multiplication cellulaire et par l'analyse de la fluorescence chlorophyllienne qui constitue une méthode sensible et très rapide de comparaison entre génotypes pour la résistance à la salinité.

Les deux espèces d'Atriplex ont montré une grande résistance à la salinité manifestée par le développement d'un appareil aérien et racinaire important, avec une augmentation de la biomasse sèche totale de 67,98% et 129,5% par rapport au témoin à 12g/l de NaCl, chez *A. halimus* et *A. canescens* respectivement. Les deux variétés d'épinard présentent une croissance adaptée au stress salin; cependant, la variété introduite (**Linda**) se montre plus sensible avec une meilleure production de la biomasse sèche à 6g/l de NaCl.

La proline a été significativement accumulée chez les quatre génotypes en fonction du stress salin. Quant aux sucres solubles, ils sont accumulés plus significativement chez les *Atriplex* étudiés. Il s'agit d'osmotocums dont l'accumulation cytoplasmique permet de neutraliser les effets ioniques et osmotiques de l'accumulation du sel dans la vacuole.

Nous avons tenté de trouver une explication à la variabilité existant entre les *Chénopodiacées* étudiées, en terme de tolérance au stress salin par l'analyse des protéines totales foliaire des plantes non stressées et stressées. L'étude du profil électrophorétique obtenu par la méthode SDS-PAGE montre que le stress salin inhibe certaines protéines et fait apparaître de nouvelles protéines. Ces dernières sont représentées par 7 bandes d'un poids moléculaire de 190, 185, 158, 136, 127.5, 27 et 12 KDa et dont la présence et le degré d'accumulation varient d'un génotype à l'autre.

La grande variabilité manifestée entre les espèces (interspécifique) et les variétés (intraspécifique) pour la tolérance à la salinité permet d'envisager la sélection de génotypes particulièrement bien adaptés au stress salin.

Perspectives

Nous avons tenté dans ce travail de faire une discrimination entre des *Chénopodiacées* par rapport à leur tolérance au stress salin et ce, en analysant des paramètres biométriques, physiologiques et biochimiques en fonction de différents traitements de NaCl au stade de croissance. Plusieurs autres questions restent encore posées et nécessitent des études plus approfondies, à savoir:

- Etudier l'effet du stress salin chez ces espèces en fonction du stade de développement pour déterminer celui qui serait le plus sensible à la salinité.

- Elargir l'étude en comparant plus d'espèces d'*Atriplex* et plus de variétés d'épinard et même d'autres *Chénopodiacées*, compte tenu de l'importance de cette famille d'halophyte dans la réhabilitation des sols dégradés surtout dans les régions arides et semi-arides.

- Identifier des osmorégulateurs autres que la proline et les sucres solubles pour mieux élucider l'ajustement osmotique qui est un mécanisme très développé par les plantes pour faire face au stress osmotique.

- Compléter l'étude électrophorétique unidimensionnelle des protéines par SDS-PAGE (Sodium dodécyl sulfate poly acrylamide gel electrophoresis) par une étude bidimensionnelle 2D PAGE (Two dimensional poly acrylamide gel electrophoresis) pour révéler le PH des protéines.

- Développer notre travail par l'étude et l'analyse électrophorétique des enzymes impliquées dans la réponse au stress salin telles que les peroxydases.

- Etudier l'hyperaccumulation des sels chez les *Chénopodiacées* en vue de déterminer les possibilités de l'utilisation de ces plantes dans la phytoremédiation des sols salins surtout dans les régions arides et semi-arides.

- Procéder à la discrimination génétique entre les différents génotypes étudiés en utilisant les techniques de biologie moléculaire et ce, en vue d'identifier les gènes responsables de la tolérance à la salinité et sélectionner les génotypes les plus résistants.

Références bibliographiques

- **Abdelly, C. (2006)** Caractérisation des halophytes pour le dessalement des sols salins et le traitement des eaux salines. Rapport d'activités 2007. Centre de biotechnologie à la technopole de Borj-Cedria, Tunisie, pp. 28- 31.
- **Abdelly, C., Ghars, M.A, Debez, A., Bordenave, M., Richard, L., Leport, L., Boucereau, A. et Savoure, A. (2007)** Comparative salt tolerance analysis between *Arabidopsis thaliana* et *Thellungiella halophila*, with special emphasis on K⁺/Na⁺ selectivity and praline accumulation. *J. Plant Physiol.* Vol. 2, n° 6, pp. 6-10
- **Adel, J. et Bader, J. (2002)** Studies of some traits related to salinity tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Proceeding of the International Symposium on optimum resources utilization in salt-affected Ecosystems in arid and semi-arid regions, Cairo, Egypt, p.102.
- **Aïdoud, A., Le Floc'h, E. et Le Houérou, H. N. (2006)** Les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse.* Vol. 17, n° 1-2, pp. 19-30
- **Ait Said, S. (2008).** Ecophysiologie de *Pistacia lentiscus* L. en milieux aride et salin. Thèse de doctorat. Ecole doctorale : Sciences de l'Environnement. Université de Provence. France. 190 p.
- **Allakhverdieva, Y. M., Mamedov, M. D. et 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.
- **Alvarez, S. (2004)** Modification du protéome et variations de la composition en métabolites : sucres solubles, amidon, acides organiques et proline, au cour de l'acclimatation au froid associée à l'acclimatation au gel du pois. Thèse de doctorat en sciences. Université de Lille, France. 125pp.
- **Amenzou, N., Ismail, M. et Ibijbijen, J. (2006)** Effet de stress salin sur la croissance et la nodulation de *Medicago arborea*. Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole Faculté des sciences et techniques, Settat, Maroc, p. 145.
- **Anonyme (1975)** Connaissance des écosystèmes des zones semi-arides et arides du Moyen-Orient et de l'Afrique du Nord : orientation des recherches écologiques en vue du développement. Rapport préparé par le comité MAB français pour la réunion du PNUE sur la désertification et l'écologie des zones arides (Téhéran 26février- 4mars 1975) pp. 22-27.
- **Anonyme (2006)** Conférence électronique sur la salinisation: Extension de la salinisation et Stratégies de prévention et réhabilitation. Organisée et coordonnée par: IPTRID du 6 février au 6 Mars 2006, 20 p.
- **Aoun, M. (2009)** Action du cadmium sur les plants de moutarde indienne (*Brassica juncea* L. Czern) néoformés à partir de couches cellulaires minces et issus de semis. Analyses physiologiques et rôle des polyamines. Thèse de doctorat en science, université de Bretagne occidentale. 135 p.

- **Arbaoui, M., Benkhelifa, M. et Belkhodja, M. (1999a)** Réponses physiologiques de quelques variétés de blé dur à la salinité au stade juvénile. CIHEAM - Options Méditerranéennes, pp. 167-169.
- **Arbaoui, M., Benkhelifa, M. et Belkhodja, M. (1999b)** La réponse métabolique de la tomate industrielle (*Lycopersicon Esculentum* 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.
- **Attia, F. (2007)** Effet du stress salin sur le comportement écophysologique et la maturité phénologique de la vigne *Vitis vinifera* L.: Etude de cinq cépages autochtones midi-pyrénées. Thèse de doctorat en sciences agronomiques. L'Institut National Polytechnique de Toulouse, France. 194p.
- **Aydın, A., Metin, T. et Yıldırım, 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.
- **Aylaji, M., Kbir, L., Kabil, M. et Ouaaka, A. (2001)** Impact de la salinité de l'eau sur la qualité du sol et la betterave à sucre *Beta-vulgaris* L. Déchets, sciences et techniques, n°24, pp. 23-27.
- **Bajji, M., Kinet, J.M. et Lutts, S. (1998)** Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures. Plant science. Vol. 137, n°2, pp. 131-142.
- **Bajji, M., Kinet, J. M et Lutts, S. (2002)** Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of *Atriplex halimus* (*Chenopodiaceae*) Can.J. Bot. Vol. 80, n°3, pp. 297-304.
- **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.
- **Ben Ahmed, H., Manaa, A. et Zid E. (2008)** Tolérance à la salinité d'une poaceae à cycle court : la sétaria (*Setaria verticillata* L.) Comptes rendus de biologie. Vol. 331, n 2, pp. 164-170.
- **Ben Khaled, L., Morte Gomez, A., Honrubia, M. et Oihaba, A. (2003)** Effet du stress salin en milieu hydroponique sur le trèfle inoculé par le Rhizobium. Agronomie. Vol. 23, n°7, pp. 553-560.
- **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., Rahmoune, C., Sdiri, H, Meddahi, M. L. et Selmi, M. (2001)** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains de quelques variétés maghrébines de blé. Sciences et changements planétaires/ sécheresse. Vol. 12, n° 3, pp. 74-167.
- **Benata, H., Berrichi, A. B., Reda Tazi, M., Abdelmoumen, H. et Misbah El Idrissi, M. (2006).** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et le développement de trois espèces légumineuses : *Acacia tortilis* var. *raddiana*, *Leucaena leucocephala* et *Prosopis juliflora*. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole Settat 16 – 17 Mars 2006. Recueil des résumés. 25p.

- **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.
- **Benyahia, H., Amr, L., Chabir, A., El Mechemachi, L., Arsalane, N., Handaji, N., Gmira, N. et Sbaghi, M. (2006)** Evaluation de la résistance de nouveaux porte-greffes d'agrumes vis-à-vis de la salinité. Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole. Faculté des sciences et techniques, Settat, Maroc, p. 146.
- **Bizid, E., Zid, E. et Grignon, C. (1988)** Tolérance à NaCl et sélectivité K + /Na + chez les Triticales. Agronomie. Vol 8, n°1, pp. 23-27
- **Bois, G. (2005).** Ecophysiologie de semis de conifères ectomycorhizés en milieu salin et soclique. Thèse de doctorat. 187p.
- **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.
- **Bouchnak, F. et Bounasri, M. (2001).** Effet du stress hydrique sur les paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques de deux espèces d'*Atriplex*. Acte du séminaire national sur la problématique de l'agriculture des zones arides et de la reconversion. Sidi Bel Abbes, Algérie, 22- 24 janvier, pp. 235-244.
- **Bouda, S., Baaziz, M. et 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 (*Simmondsia chinensis* [link] schneider). Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole, Settat, Maroc, p. 24.
- **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 SpectroSciences, article 23, 10 p.
- **Chalandre, M. C. (2000)** Sous-classe des *Caryophyllidées*. Éléments de Botanique. Biologie et recherche. 15 p.
- **De Araujo, S., Silveira, J. A.G., Almeida, T. D., Rocha, I. M.A., Morais, D. L. et Viégas, R. A. (2006)** Salinity tolerance of halophyte *Atriplex nummularia* L. grown under increasing NaCl levels. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental. Vol.10, n°4, pp. 848-854.
- **Debez, A., Chaibi, W. et Bouzid, S. (2001)** Effet du NaCl et de régulateurs de croissance sur la germination d'*Atriplex halimus* 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.

- **Delfine, S., Alvino, A., Villani, M. C. et Loreto, F. (1999)** Restrictions to carbon dioxide conductance and photosynthesis in spinach leaves recovering from salt stress. Université de Rome, Italie. *Plant physiology*. Vol. 119, n°3, pp. 1101-1106.
- **Diogon, T. (2002)** Isolement et caractérisation de messagers codants pour des peroxydases chez *Spinacia oleracea* L. Thèse de doctorat en sciences. Université de Genève, Suisse. 150p.
- **Douaoui, A. et Hartani, T. (2008)** Impact de l'irrigation par les eaux souterraines sur la dégradation des sols de la plaine du Bas-Chellif. *Scientific commons*. Vol. 2, n°3, p. 9
- **Dubois, J. (1991)** Les chocs thermiques et leurs applications. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris, France, pp. 159-463.
- **Dutuit, P. (1999)** Étude de la diversité biologique de l'*Atriplex halimus* pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones. Agriculture tropicale et subtropicale, troisième programme STD, 1992-1995. Summary reports of European Commission supported STD-3 projects, publié par CTA 1999, pp 137-141.
- **El Hendawy, S. E. S. (2004)**: Salinity tolerance in Egyptian Spring Wheat: thèse de Doctorat d'Etat. Université München, Allemagne, pp.1-13.
- **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 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.
- **El Midaoui, M., Talouizte, A., Benbella, M., et Bervillé, A. (1999)** Response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to nitrogen and potassium deficiency. *Helia*. Vol. 22, n°30, pp. 139-148.
- **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.
- **Essafi, N. E., Mounsif, M., Abousalim, A. H., Bendaou, M. et Brhadda, N. (2007)** Effets du stress hydrique sur la valeur nutritive d'*Atriplex halimus* L. *Sécheresse*. Vol. 18, n°2, pp. 123-128.
- **FAO. (2005)** Foresterie en zone aride. Archives de documents de la FAO, 12 p.
- **Genoux, C., Putzola, F. et Maurin, G. (2000)** La Lagune méditerranéenne : Les plantes halophiles. TPE. 1 ère S-2, 22p.
- **Ghodbène, N. (2006)** Etude 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.

- **Goulam, C., Belmir, K., Foursy, A. et Fares, K. (2005).** Assessment of salinity stress on agronomic parameters and beet quality in sugar beet (*Beta vulgaris* L) Comptes rendus du 68^{ème} congrès de I.I.R.B, Maroc, pp. 75-77.
- **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. et Munns, R. (1980)** Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. Annual Review of Plant Physiology. Vol. 3, pp. 149-190.
- **Guerrier, G. (1984)** Relations entre la tolérance ou la sensibilité à la salinité lors de la germination des semences et les composantes de la nutrition en sodium. Biologia Plantarum (PRAHA) Vol. 26, n°1, pp. 22-28.
- **Habib, K.E., Gold, P.W. et Chrousos, G.P. (2001)** Neuroendocrinology of stress. Endocrinol Metab Clin North Am. Vol 30, pp. 695-728.
- **Haejeong, M., Boyoung, L., Giltso, C., Dongjin, S., Theertha, P., Oksun, L., Sang-Soo, K., Doh Hoon, K., Jaesung, N., Jeongdong, B., Jong Chan, H., Sang Yeol, L., Moo Je, C., Chae, O. L. et Dae-Jin, Y. (2002)** NDP kinase 2 interacts with two oxidative stressactivated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants. Nara Institute of Science and Technology, Nara, Japan, PNAS, 7 Janvier, 2003. vol.100, n°1, pp. 358-363.
- **Hamrouni, L., Ben Abdallah, F., Abdelly, C. et Ghorbel, A. (2008)** La culture in vitro : un moyen rapide et efficace pour sélectionner des génotypes de vignes tolérants à la salinité. Comptes Rendus Biologie. Vol. 331, n°2, pp. 152-163.
- **Haouala, F., Ferjani, H. et Ben El Hadj, S. (2007)** Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na⁺, K⁺ et Ca²⁺) et du chlore (Cl⁻) 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.
- **Hassani, A., Dellal, A., Belkhodja, M. et Kaid- Harche, M. (2008)** Effet de la Salinite Sur L'eau et Certains Osmolytes Chez L'orge (*Hordeum Vulgare* L) European Journal of Scientific Research. Vol.23, n°1, pp.61-69.
- **Helal, M., Baibagysheva, E. et Saber, S. (2000)** Uptake of Cd and Ni by spinach, *Spinacea oleracea* (L.) from polluted soil under field conditions as affected by salt water irrigation. Agronomie. Vol. 18, n°7, pp. 443-448.
- **Huang, A. H. C. et Cavalieri, A. J. (1979)** Proline Oxidase and Water Stress-Induced Proline Accumulation in Spinach Leaves. Université de Caroline du sud, Columbie, USA. Plant physiology. Vol 63, pp. 531-535.
- **Ibriz, M., Thami Alami, I., Soulaymani, A., El Midaoui, M. et Al Faiz, C. (2006)** Effet de la salinité sur la germination in vitro des graines de luzerne (*Medicago sativa* L.) originaires des régions pré-sahariennes du Maroc. Recueil des résumés. Le Premier Congrès National sur l'Amélioration de Production Agricole. Faculté des sciences et techniques, Settat, Maroc, p. 183.
- **Jabnoute, M. (2008)** Adaptation des plantes à l'environnement : Stress salin. Présentation Power Point.

- **Kamari, S., El Hafid, L. et Haloui, B. (2006)** Effet des stress hydrique et salin sur la germination des graines d'*Atriplex halimus* et d'*Atriplex nummularia*. Laboratoire d'Ecologie Végétale, Faculté des Sciences, Université Mohamed 1^{er}.Oujda, Maroc. Compte rendu du Congrès International de Biochimie, Agadir, Maroc. 5 p.
- **Kaya, C., Higgs, D. et Kirnak, H. (2001)** The effects of high salinity (NaCl) and supplementary phosphorus and potassium on physiology and nutrition development of spinach. Université de Harran. Turquie. BULG. J. Plant physiol. Vol. 27, n°3, pp. 47-59.
- **Keiffer, C. H. et Ungar, I. A. (1997)** The effects of density and salinity on shoot biomass and ion accumulation in five inland halophytic species. Can. J. Bot. Vol. 75, n°1, pp. 96–107.
- **Khan, M.A., Gul, B. et Weber, D.J. (2002)** Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica*. Can. J. Bot. Vol. 80, pp. 650-655.
- **Khayyat, M., Rajaei, S., Sajjadinia, A., Eshghi, S. et 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.
- **Kinet, J.-M., Benrebaha, F., Bouzid, S., Lahacar, S. et Dutuit, P. (1998)** Le réseau Atriplex: Allier biotechnologies et écologie pour une sécurité alimentaire accrue en régions arides et semi-arides. Cahier d'agriculture. Vol. 7, pp. 505-509.
- **Knight, H. (2000)** Calcium signaling during abiotic stress in plants. Int. Rev. Cytol. Vol. 195, pp. 269-325.
- **Kozłowski, S. (1997)** Response of woody plants to flooding and salinity. Tree physiology monograph, n°1, pp. 1-29.
- **Labhilili, M., Jourdiar, P. et Gautier, M. F. (1995)** Characterization of c DNAs encoding *Triticum durum* dehydrins and their expression patterns in cultivars that differ in drought tolerance. Plant sci. Vol. 112, pp. 219-230.
- **Lamaze, T., Tusch, D., Sarda, X., Grignon, C., Depigny-This, D., Monneveux, P. et Belhassen, E. (1994)** Résistance des plantes à la sécheresse : mécanismes physiologiques. Le sélectionneur Français. Vol. 45, pp. 75-85.
- **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 magistère en Ecologie et Environnement .Option : Ecologie végétale. Université Mentouri Constantine. 141p.
- **Lavene, H. et Gloaguen, J.C. (1995)** Les bétalaïnes: approche métabolique et étude de leur implication dans la réponse à une contrainte saline de quelques *Centrospermales*. Thèse de doctorat. Université de Rennes, France. 201 p.
- **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.

- **Lefebvre, V. (2005)** Caractérisation des gènes AtNCED impliqués dans la biosynthèse de l'acide abscissique dans la graine d'*Arabidopsis thaliana*. Thèse de PhD en Biologie cellulaire et moléculaire, INAPG, 101 p.
- **Maalem, S. (2002)** Etude écophysiological de trois espèces halophytes du genre *Atriplex* (*A. canescens*, *A. halimus* et *A. nummularia*) soumises à l'enrichissement phosphaté. Thèse de magistère en physiologie végétale et applications biotechnologiques. Université Baji Mokhtar, Annaba, Algérie, 76p.
- **Maalem, S. et 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
- **Maillard, J. (2001)** Le point sur l'Irrigation et la salinité des sols en zone sahélienne. Risques et recommandations. Handicap International. Novembre 2001, 34 p.
- **Majourhat, K. et Baaziz, M. (2004)** Diversité et caractéristique des peroxydases du palmier dattier. Recueil des résumés du Congrès International de Biochimie (3-6 mai 2004) p. 20
- **Marlet, S. (2005)** Gestion de l'eau et salinisation des sols dans les systèmes irrigués Synthèse de l'atelier du PCSI sur : Vers une maîtrise des impacts environnementaux de l'irrigation. CIRAD/AMIS, Montpellier, France, n°40, pp. 12-23.
- **Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F. et 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.
- **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)** Overexpression of RCI 2A decreases Na⁺ uptake and mitigates salinity -induced damages in *arabidopsis thaliana* plants. *physiologia plantarum*. Vol. 128, n°1, pp. 95-102.
- **Mohamed, A. A. (2005)** Two-dimensional Electrophoresis of Soluble Proteins and Profile of Some Isozymes Isolated from Maize Plant in Response to NaCl. Research Journal of Agriculture and Biological Sciences. Vol. 1, n°1, pp. 38-44.
- **Morsy, A. A. (2008)** Ecophysiological Studies on *Atriplex farinosa* Forssk. under Different Habitat Conditions. Univ. Ain Shams, Caïre, Egypte. Australian Journal of Basic and Applied Sciences. Vol 2, n°2, pp. 272-281.
- **Mulas, M. (2004)** Potentialité d'utilisation stratégique des plantes des genres *Atriplex* et *Opuntia* dans la lutte contre la desertification. Short and Medium, Term Priority Environmental Action Programme (SMAP) Février 2004. 91p.

- **Munns, R., Richard, A.J. et Lauchli, A. (2006):** Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 57, n°5, pp. 1025-1043.
- **Mustapha Aït Haddou, M., Bousrhal, A., Benyahia, H. et Benazzouz, A. K. (2002)** Effet du stress salin sur l'accumulation de la proline et des sucres solubles dans les feuilles de trois porte-greffes d'agrumes. *Fruit*. Vol. 57, n°5-6, pp. 335-340.
- **Mustard, J. et Renault, S. (2006)** Reponse of red-osier dogwood (*Cornus sericea*) seedlings to NaCl during the onset of bud break. *Canadian Journal of Botany*. Vol.84, n°5, pp. 844-851.
- **Mwai, G.N., Onyango, J.C. et Onyango, M.O.A (2004)** Effect of salinity on growth and leaf yield of spiderplant (*Cleome gynandra* L.) *African journal of food, agriculture, nutrition and development*. Vol.4, n°2, pp. 88-104.
- **Nabil, M. et Coudret, A. (1995)** Etudes des mécanismes de tolérance au chlorure de sodium et à une contrainte hydrique chez *Acacia nilotica* ssp. *cupressiformis* et ssp. *tomentosa*. Thèse de doctorat. Université de Clermont-Ferrand 2, Clermont-Ferrand, France. 198 p.
- **Nabors, M. (2008)** Biologie végétale : Structure, fonctionnement, écologie et biotechnologies. Traduction française coordonnée par George Sallé. Edition Pearson Education . 614 p.
- **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.
- **Nebors, M. (2008)** Biologie végétale : structure, fonctionnement, écologie et biotechnologie, USA. Editions Pearson Education, France. 614p.
- **Ojeda, H. et Carbonneau, A. (2000)** Influence de la contrainte hydrique sur la croissance du péricarpe et sur l'évolution des phénols des baies de raisin (*Vitis vinifera* L.) cv. Syrah. Thèse de doctorat, 163p.
- **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.
- **Öztürk, L. et Demir, Y. (2003)** Effects of putrescine and ethephon on some oxidative stress enzyme activities and proline content in salt stressed spinach leaves. Université de Erzurum, Turquie. *Plant Growth Regulation*. Vol. 40, pp. 89–95.
- **Parent, C., Capelli, N. et Dat, J. (2008)** Reactive oxygen species, stress and cell death in plants. *Comptes rendus Biologie*. Vol. 331, issue 4, pp. 255-261.
- **Pessarakli, M. et 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.
- **Pieth, C. (1999)** Temperature Sensing by Plants: calcium-Permeable Channels as Primary Sensors A. *Model J. Membrane Biol*. Vol. 172, pp. 121-127.
- **Ponte, L. F. A., Chagas, R. M., Rádis- Baptista, G., Silva, A. L. C., Silveira, J. A. G. (2009)** Protein expression pattern of the saltbush (*Atriplex nummularia*) in response to high salt concentration. *Congrès brésilien de la physiologie végétale*. 7-12 septembre 2009, 12p.

- **Posas, F., Wurgler-Murphy, S.M., Maeda, T., Witten, E.A., Thai, T.C. (1996)** Yeast HOG1 MAP kinase cascade is regulated by a multistep phosphorelay mechanism in the SLN1-YPD1-SSK1 "two-component" osmosensor. *Cell*. Vol. 86, pp. 65-75.
- **Pourrat, Y. et Dutuit, P. (1994)** Étude précoce des effets morphologiques et physiologiques du rapport sodium/calcium in vitro sur une population d'*Atriplex halimus*. John Libbey Eurotext. Paris, pp. 283-295.
- **Pourrut, B. (2008)** Implication du stress oxydatif dans la toxicité du plomb sur une plante modèle : *Vicia faba*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse, France. 297 p.
- **Quézel, P. (2000)** Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen. Editions Ibis Press, Paris, 117 p.
- **Radhouane, L. (2008)** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains chez quelques écotypes de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) autochtones de Tunisie . *Comptes Rendus Biologies*. Avril 2008. Vol. 331, issu 4, pp. 278-28.
- **Rahmoune, C., Maâlem, 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.
- **Rather, G. (1984)** Sucrose and starch content of plant parts as possible indicators for salt tolerance. *Aust. J. Plant Physiol.* Vol. 11, pp. 491-495.
- **Rawland, D.L., Sher,A. A. et Marshall, D. L. (2004)** Inter. and intra-population variation in sidling performance of Rio grande cottowood under luw and hith salinity. *Can. J. For .res.* Vol. 34, n°7, pp. 1458-1466.
- **Redondo-Gómez, S., Mateos-Naranjo, E., Davy, A. D, Fernández-Muñoz, F., Castellanos, E. M., Luque, T. et Figueroa, M. E. (2007)** Growth and Photosynthetic Responses to Salinity of the Salt-marsh Shrub *Atriplex portulacoides*. Université de Sevilla, Espagne. *Annals of botany*, pp. 12-15.

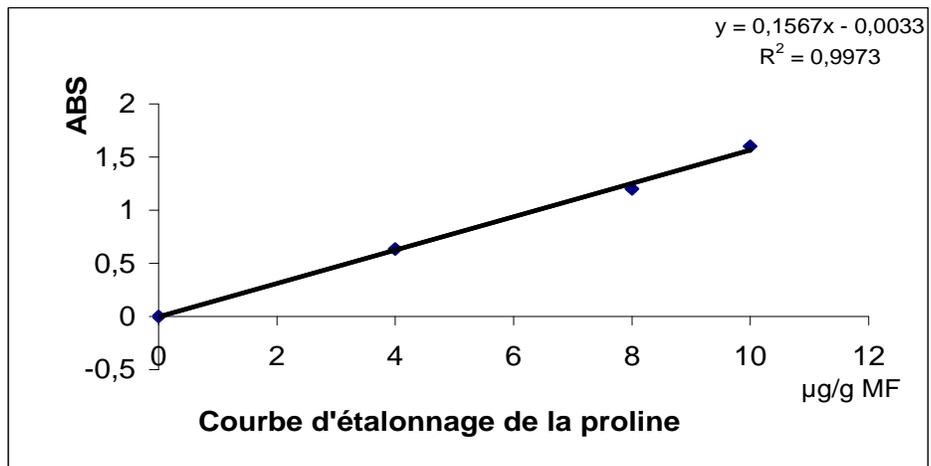
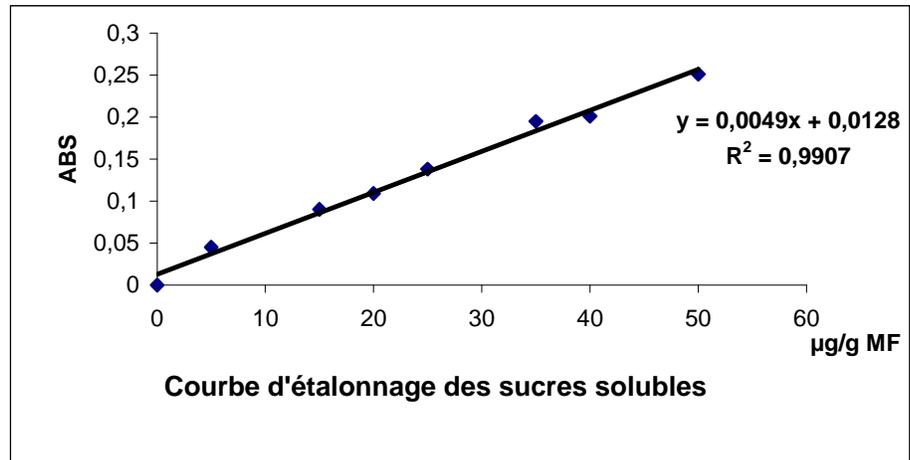
- **Riccardi, F., Gazeau, P., De Vienne, D. et Zivy, M. (1998)** Protein changes in response to progressive water deficit in maize. Quantitative variation and polypeptide identification. *Plant Physiol.* Vol. 117, pp.1253-1263.
- **Ripoll, C., Verdus, M-C, Norris, V., Tafforeau, M. et Thellier, M. (2007)** Mise en mémoire de stimuli abiotiques chez les plantes : rôle du calcium. Académie d'Agriculture de France. Séance du 20 mars 2007. 5p.
- **Rosas, M.R. (1989)** El genero *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) en Chile. *Gayana Bot.* Vol. 46, n° 1-2, pp. 3-82.
- **Seigneurin-Berny, D. (2000)** Recherche de nouveaux systèmes de transport à travers l'enveloppe du chloroplaste : caractérisation de nouvelles protéines hydrophobes. Thèse de doctorat en Biologie. Université Joseph Fourier, Grenoble, France. 191p.
- **Sentenac, H. et Berthomieu, P. (2003)** Découverte d'un nouveau mécanisme de tolérance des plantes au sel. UMR Biochimie et physiologie moléculaire des plantes (Unité mixte Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier /Université/CNRS/ INRA) Service Presse INRA. 34 p.
- **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.
- **Souayah, N., Khouja, M.L., Rejeb, M.N. et Bouzid, S. (1998)** Micropropagation d'un arbuste sylvo-pastoral, *Atriplex halimus* L. (*Chénopodiacées*) pp. 131-135.
- **Summers, P. S. et Weretilnyk, E. A. (1993)** Choline Synthesis in Spinach in Relation to Salt Stress. *Plant Physiol.* Vol. 103, pp. 1269-1276.
- **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.
- **Taffouo, V. D., Kenne, M., Tasse, R., Wamba, O. F., Fonkou, T., Mvondo, Z. et Amougou, A. (2004)** Variation de la réponse au stress salin chez cinq espèces de légumineuses. *Agronomie africaine.* Vol. 16, n°1, pp. 33-44.
- **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, 1997-1998, n°21, pp. 81-87.*
- **Urao, T., Yamaguchi-Shinozaki, K. et Shinozaki, K. (2000)** Two-component system in plant signal transduction. *Trend Plant Sci.* Vol. 5, n°2, pp. 67-74.
- **Viégas, R.A. et silveira, J.A.(1999)** Ammonia assimilation and proline accumulation in young cashew plant during longterm exposure to nall-salinity. *Revista brasileira de fisiologia vegetal.* Vol. 11, n°3, pp. 153-159.
- **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.

- **Wohlbach, D.J., Quirino, B.F. et Sussman, M.R. (2008)** Analysis of the Arabidopsis histidine kinase ATHK1 reveals a connection between vegetative osmotic stress sensing and seed maturation. *The Plant Cell*. Vol. 20, pp.17-1101.

- **Zid, E. et Grignon, C. (1991)** Les tests de sélection précoce pour la résistance des plantes aux stress. Cas des stress salin et hydrique. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Ed. Aupelf-Uref . John Libbey. Eurotext, Paris, pp. 91-108.

ANNEXE 1

Courbes d'étalonnage



ANNEXE 2

Statistiques descriptives

Longueur de la tige

Tableau 1 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupes homogènes |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-------------------|
| Témoin | 6 | 276,67 | 275,50 | 276,67 | 8,80 | 9,46 | B |
| 6g/l | 6 | 306,00 | 305,50 | 306,00 | 10,90 | 7,35 | A |
| 12g/l | 6 | 320,83 | 326,00 | 320,83 | 23,17 | 4,20 | A |
| 18g/l | 6 | 238,83 | 239,00 | 238,83 | 18,00 | 4,45 | C |
| 24g/l | 6 | 162,50 | 162,50 | 162,50 | 10,29 | 3,59 | D |

Tableau 2 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 264,50 | 260,50 | 264,50 | 30,90 | 12,60 | B |
| 6g/l | 6 | 378,17 | 378,50 | 378,17 | 20,06 | 8,19 | A |
| 12g/l | 6 | 403,50 | 400,50 | 403,50 | 18,03 | 7,36 | A |
| 18g/l | 6 | 386,80 | 417,00 | 386,80 | 63,40 | 25,90 | A |
| 24g/l | 6 | 267,30 | 269,00 | 267,30 | 30,20 | 12,30 | B |

Tableau 3 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 137,50 | 135,00 | 137,50 | 15,41 | 6,29 | B |
| 6g/l | 6 | 150,67 | 152,50 | 150,67 | 10,44 | 4,26 | AB |
| 12g/l | 6 | 159,17 | 163,00 | 159,17 | 11,36 | 4,64 | A |
| 18g/l | 6 | 111,67 | 112,00 | 111,67 | 11,78 | 4,81 | C |
| 24g/l | 6 | 71,33 | 71,50 | 71,33 | 14,15 | 5,78 | D |

Tableau 4 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart- type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|-------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 142,17 | 142,50 | 142,17 | 8,80 | 3,61 | A |
| 6g/l | 6 | 154,33 | 156,50 | 154,33 | 9,44 | 3,85 | A |
| 12g/l | 6 | 129,33 | 129,50 | 129,33 | 7,31 | 2,99 | B |
| 18g/l | 6 | 120,00 | 120,00 | 120,00 | 12,25 | 5,00 | B |
| 24g/l | 6 | 89,17 | 85,00 | 89,17 | 13,57 | 5,54 | C |

Longueur des racines

Tableau 5 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 154,67 | 155,00 | 154,67 | 12,56 | 5,13 | C |
| 6g/l | 6 | 165,33 | 165,00 | 165,33 | 10,61 | 4,33 | C |
| 12g/l | 6 | 318,30 | 317,50 | 318,30 | 28,80 | 11,70 | A |
| 18g/l | 6 | 217,17 | 216,50 | 217,17 | 18,31 | 7,48 | B |
| 24g/l | 6 | 159,50 | 155,00 | 159,50 | 35,90 | 14,60 | C |

Tableau 6 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 175,67 | 176,00 | 175,67 | 14,57 | 5,95 | C |
| 6g/l | 6 | 211,67 | 208,00 | 211,67 | 12,68 | 5,17 | C |
| 12g/l | 6 | 338,80 | 356,00 | 338,80 | 82,10 | 33,50 | A |
| 18g/l | 6 | 354,70 | 364,00 | 354,70 | 51,50 | 21,00 | A |
| 24g/l | 6 | 281,50 | 277,00 | 281,50 | 24,08 | 9,83 | B |

Tableau 7 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 126,17 | 130,00 | 126,17 | 24,42 | 9,97 | A |
| 6g/l | 6 | 136,50 | 136,00 | 136,50 | 15,49 | 6,32 | A |
| 12g/l | 6 | 133,50 | 132,50 | 133,50 | 10,65 | 4,35 | A |
| 18g/l | 6 | 141,50 | 142,00 | 141,50 | 15,67 | 6,40 | A |
| 24g/l | 6 | 96,67 | 97,50 | 96,67 | 14,02 | 5,73 | B |

Tableau 8 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 155,17 | 154,50 | 155,17 | 4,12 | 1,68 | A |
| 6g/l | 6 | 156,17 | 156,50 | 156,17 | 10,09 | 4,12 | A |
| 12g/l | 6 | 138,33 | 139,00 | 138,33 | 8,73 | 3,57 | B |
| 18g/l | 6 | 124,17 | 122,50 | 124,17 | 7,36 | 3,00 | C |
| 24g/l | 6 | 118,83 | 119,00 | 118,83 | 6,65 | 2,71 | C |

Rapport en longueur

Tableau 9 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,5592 | 0,5625 | 0,5592 | 0,0438 | 0,0179 | B |
| 6g/l | 6 | 0,5417 | 0,5321 | 0,5417 | 0,0521 | 0,0213 | B |
| 12g/l | 6 | 0,9921 | 0,9971 | 0,9921 | 0,0492 | 0,0201 | A |
| 18g/l | 6 | 0,9100 | 0,9059 | 0,9100 | 0,0501 | 0,0205 | A |
| 24g/l | 6 | 0,8850 | 0,7910 | 0,8850 | 0,2680 | 0,1090 | A |

Tableau 10 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,6742 | 0,7179 | 0,6742 | 0,1115 | 0,0455 | C |
| 6g/l | 6 | 0,5604 | 0,5669 | 0,5604 | 0,0324 | 0,0132 | C |
| 12g/l | 6 | 0,8345 | 0,8914 | 0,8345 | 0,1733 | 0,0707 | B |
| 18g/l | 6 | 0,9225 | 0,9369 | 0,9225 | 0,0790 | 0,0322 | B |
| 24g/l | 6 | 1,0622 | 1,0542 | 1,0622 | 0,1335 | 0,0545 | A |

Tableau 11 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,9349 | 0,9808 | 0,9349 | 0,2265 | 0,0925 | B |
| 6g/l | 6 | 0,9091 | 0,9637 | 0,9091 | 0,1124 | 0,0459 | B |
| 12g/l | 6 | 0,8417 | 0,8558 | 0,8417 | 0,0800 | 0,0326 | B |
| 18g/l | 6 | 1,2786 | 1,2500 | 1,2786 | 0,1956 | 0,0799 | A |
| 24g/l | 6 | 1,4000 | 1,3100 | 1,4000 | 0,3510 | 0,1430 | A |

Tableau 12- *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 1,0950 | 1,1048 | 1,0950 | 0,0747 | 0,0305 | B |
| 6g/l | 6 | 1,0149 | 1,0329 | 1,0149 | 0,0871 | 0,0356 | B |
| 12g/l | 6 | 1,0718 | 1,0908 | 1,0718 | 0,0809 | 0,0330 | B |
| 18g/l | 6 | 1,0444 | 1,0208 | 1,0444 | 0,1337 | 0,0546 | B |
| 24g/l | 6 | 1,3612 | 1,3889 | 1,3612 | 0,2375 | 0,0970 | A |

Biomasse sèche aérienne

Tableau 13 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 1,3214 | 1,3001 | 1,3214 | 0,0500 | 0,0204 | B |
| 6g/l | 6 | 1,4638 | 1,4775 | 1,4638 | 0,0470 | 0,0192 | B |
| 12g/l | 6 | 1,8307 | 1,8670 | 1,8307 | 0,1980 | 0,0808 | A |
| 18g/l | 6 | 1,4937 | 1,5105 | 1,4937 | 0,0855 | 0,0349 | B |
| 24g/l | 6 | 1,3632 | 1,3485 | 1,3632 | 0,1002 | 0,0409 | B |

Tableau 14 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 1,4222 | 1,420 | 1,4222 | 0,0214 | 0,0087 | B |
| 6g/l | 6 | 2,0040 | 2,005 | 2,0040 | 0,0090 | 0,0037 | B |
| 12g/l | 6 | 3,1940 | 3,319 | 3,1940 | 0,4500 | 0,1840 | A |
| 18g/l | 6 | 2,7170 | 2,400 | 2,7170 | 0,9170 | 0,3750 | A |
| 24g/l | 6 | 1,4740 | 1,460 | 1,4740 | 0,1162 | 0,0474 | B |

Tableau 15 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 2,3080 | 1,7270 | 2,3080 | 1,2790 | 0,5220 | B |
| 6g/l | 6 | 3,9790 | 4,4450 | 3,9790 | 1,9860 | 0,8110 | AB |
| 12g/l | 6 | 5,4740 | 6,0480 | 5,4740 | 1,4460 | 0,5900 | A |
| 18g/l | 6 | 3,2540 | 2,8700 | 3,2540 | 0,9860 | 0,4030 | B |
| 24g/l | 6 | 2,4850 | 2,2790 | 2,4850 | 0,7180 | 0,29300 | B |

Tableau 16 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 1,3650 | 0,9840 | 1,3650 | 0,9720 | 0,3970 | B |
| 6g/l | 6 | 3,0420 | 2,9060 | 3,0420 | 0,9110 | 0,3720 | B |
| 12g/l | 6 | 1,6800 | 1,4370 | 1,6800 | 0,5930 | 0,2420 | A |
| 18g/l | 6 | 1,4350 | 1,2660 | 1,4350 | 0,8160 | 0,3330 | B |
| 24g/l | 6 | 0,6550 | 0,5910 | 0,6550 | 0,4170 | 0,1700 | B |

Biomasse sèche racinaire

Tableau 17 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,7653 | 0,7100 | 0,7653 | 0,1266 | 0,0517 | C |
| 6g/l | 6 | 1,2197 | 1,2100 | 1,2197 | 0,1986 | 0,0811 | B |
| 12g/l | 6 | 1,6702 | 1,7530 | 1,6702 | 0,2284 | 0,0932 | A |
| 18g/l | 6 | 0,9568 | 0,9830 | 0,9568 | 0,0640 | 0,0261 | C |
| 24g/l | 6 | 0,9315 | 0,8930 | 0,9315 | 0,1831 | 0,0747 | C |

Tableau 18 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,4210 | 0,4220 | 0,4210 | 0,0243 | 0,0099 | B |
| 6g/l | 6 | 0,9207 | 0,9395 | 0,9207 | 0,0799 | 0,0326 | A |
| 12g/l | 6 | 1,0340 | 1,0035 | 1,0340 | 0,0826 | 0,0337 | A |
| 18g/l | 6 | 1,0750 | 1,1050 | 1,0750 | 0,2920 | 0,1190 | A |
| 24g/l | 6 | 0,8742 | 0,9000 | 0,8742 | 0,0764 | 0,0312 | A |

Tableau 19 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,4410 | 0,5010 | 0,4410 | 0,1683 | 0,0687 | AB |
| 6g/l | 6 | 0,6855 | 0,6800 | 0,6855 | 0,1903 | 0,0777 | A |
| 12g/l | 6 | 0,3890 | 0,2110 | 0,3890 | 0,3790 | 0,1550 | AB |
| 18g/l | 6 | 0,2230 | 0,2465 | 0,2230 | 0,0919 | 0,0375 | B |
| 24g/l | 6 | 0,1338 | 0,1015 | 0,1338 | 0,0864 | 0,0353 | B |

Tableau 20 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 6 | 0,4325 | 0,3775 | 0,4325 | 0,2250 | 0,0919 |
| 6g/l | 6 | 0,6380 | 0,5170 | 0,6380 | 0,3270 | 0,1330 |
| 12g/l | 6 | 0,2688 | 0,2730 | 0,2688 | 0,0631 | 0,0258 |
| 18g/l | 6 | 0,1783 | 0,1260 | 0,1783 | 0,1160 | 0,0473 |
| 24g/l | 6 | 0,3290 | 0,0770 | 0,3290 | 0,6230 | 0,2540 |

Rapport de biomasse

Tableau 21 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,5773 | 0,5433 | 0,5773 | 0,0739 | 0,0302 | B |
| 6g/l | 6 | 0,8369 | 0,8165 | 0,8369 | 0,1593 | 0,0650 | A |
| 12g/l | 6 | 0,9293 | 0,9160 | 0,9293 | 0,2083 | 0,0850 | A |
| 18g/l | 6 | 0,6437 | 0,6402 | 0,6437 | 0,0728 | 0,0297 | B |
| 24g/l | 6 | 0,6790 | 0,6539 | 0,6790 | 0,0873 | 0,0357 | B |

Tableau 22 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,2960 | 0,2946 | 0,2960 | 0,0162 | 0,0066 | C |
| 6g/l | 6 | 0,4593 | 0,4669 | 0,4593 | 0,0389 | 0,0159 | B |
| 12g/l | 6 | 0,3330 | 0,3027 | 0,3330 | 0,0825 | 0,0337 | BC |
| 18g/l | 6 | 0,4075 | 0,3833 | 0,4075 | 0,0910 | 0,0371 | BC |
| 24g/l | 6 | 0,5979 | 0,6112 | 0,5979 | 0,0858 | 0,0350 | A |

Tableau 23 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 6 | 0,2280 | 0,1769 | 0,2280 | 0,1425 | 0,0582 | A |
| 6g/l | 6 | 0,2182 | 0,1582 | 0,2182 | 0,1285 | 0,0525 | A |
| 12g/l | 6 | 0,0731 | 0,0457 | 0,0731 | 0,0610 | 0,0249 | B |
| 18g/l | 6 | 0,0750 | 0,0752 | 0,0750 | 0,0373 | 0,0152 | B |
| 24g/l | 6 | 0,0534 | 0,0450 | 0,0534 | 0,0358 | 0,0146 | B |

Tableau 24 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 6 | 0,4760 | 0,2400 | 0,4760 | 0,5380 | 0,2200 |
| 6g/l | 6 | 0,2197 | 0,2163 | 0,2197 | 0,1014 | 0,0414 |
| 12g/l | 6 | 0,1715 | 0,1739 | 0,1715 | 0,0555 | 0,0227 |
| 18g/l | 6 | 0,1238 | 0,1189 | 0,1238 | 0,0383 | 0,0156 |
| 24g/l | 6 | 0,5590 | 0,1630 | 0,5590 | 0,9690 | 0,3960 |

Chlorophylle (a)

Tableau 25 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,1560 | 0,1345 | 0,1560 | 0,1007 | 0,0581 |
| 6g/l | 3 | 0,2354 | 0,2466 | 0,2354 | 0,0388 | 0,0224 |
| 12g/l | 3 | 0,2064 | 0,2439 | 0,2064 | 0,1264 | 0,0730 |
| 18g/l | 3 | 0,1580 | 0,2166 | 0,1580 | 0,1199 | 0,0692 |
| 24g/l | 3 | 0,1615 | 0,1547 | 0,1615 | 0,0751 | 0,0434 |

Tableau 26 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,5650 | 0,3650 | 0,5650 | 0,3560 | 0,2060 |
| 6g/l | 3 | 0,1854 | 0,1876 | 0,1854 | 0,0554 | 0,0320 |
| 12g/l | 3 | 0,1493 | 0,1358 | 0,1493 | 0,0307 | 0,0178 |
| 18g/l | 3 | 0,1856 | 0,2098 | 0,1856 | 0,0626 | 0,0361 |
| 24g/l | 3 | 0,4090 | 0,2370 | 0,4090 | 0,2990 | 0,1730 |

Tableau 27 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T Moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,2233 | 0,2133 | 0,2233 | 0,0486 | 0,0280 |
| 6g/l | 3 | 0,1394 | 0,1312 | 0,1394 | 0,0403 | 0,0233 |
| 12g/l | 3 | 0,1956 | 0,1873 | 0,1956 | 0,0266 | 0,0153 |
| 18g/l | 3 | 0,1527 | 0,1186 | 0,1527 | 0,0742 | 0,0429 |
| 24g/l | 3 | 0,2829 | 0,2621 | 0,2829 | 0,0705 | 0,0407 |

Tableau 28 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart- type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|-------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,3100 | 0,2920 | 0,3100 | 0,1990 | 0,1150 |
| 6g/l | 3 | 0,1534 | 0,1573 | 0,1534 | 0,0735 | 0,0425 |
| 12g/l | 3 | 0,3582 | 0,2889 | 0,3582 | 0,1335 | 0,0771 |
| 18g/l | 3 | 0,2360 | 0,2968 | 0,2360 | 0,1269 | 0,0733 |
| 24g/l | 3 | 0,2705 | 0,2605 | 0,2705 | 0,0721 | 0,0416 |

Chlorophylle (b)

Tableau 29 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,03040 | 0,0349 | 0,03040 | 0,0179 | 0,01030 |
| 6g/l | 3 | 0,02336 | 0,0309 | 0,02336 | 0,0160 | 0,00924 |
| 12g/l | 3 | 0,05910 | 0,0509 | 0,05910 | 0,0472 | 0,02720 |
| 18g/l | 3 | 0,07540 | 0,0412 | 0,07540 | 0,0603 | 0,03480 |
| 24g/l | 3 | 0,05570 | 0,0655 | 0,05570 | 0,0504 | 0,02910 |

Tableau 30 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | EcarType | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|----------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,15100 | 0,10980 | 0,15100 | 0,10040 | 0,05800 |
| 6g/l | 3 | 0,02499 | 0,02500 | 0,02499 | 0,00378 | 0,00218 |
| 12g/l | 3 | 0,02124 | 0,02488 | 0,02124 | 0,00678 | 0,00391 |
| 18g/l | 3 | 0,03730 | 0,00590 | 0,03730 | 0,05480 | 0,03160 |
| 24g/l | 3 | 0,09150 | 0,03350 | 0,09150 | 0,12020 | 0,06940 |

Tableau 31 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 0,3500 | 0,4273 | 0,3500 | 0,1670 | 0,0964 | AB |
| 6g/l | 3 | 0,6540 | 0,6690 | 0,6540 | 0,2110 | 0,1220 | A |
| 12g/l | 3 | 0,6950 | 0,7650 | 0,6950 | 0,2600 | 0,1500 | A |
| 18g/l | 3 | 0,1961 | 0,1889 | 0,1961 | 0,0127 | 0,0073 | B |
| 24g/l | 3 | 0,1276 | 0,1251 | 0,1276 | 0,0427 | 0,0247 | B |

Tableau 32 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,1930 | 0,1408 | 0,1930 | 0,1205 | 0,0695 |
| 6g/l | 3 | 0,2756 | 0,2559 | 0,2756 | 0,1129 | 0,0652 |
| 12g/l | 3 | 0,1365 | 0,1427 | 0,1365 | 0,0349 | 0,0202 |
| 18g/l | 3 | 0,2305 | 0,2148 | 0,2305 | 0,1729 | 0,0998 |
| 24g/l | 3 | 0,3699 | 0,3747 | 0,3699 | 0,0884 | 0,0510 |

Chlorophylle (a+b)

Tableau 33 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,1865 | 0,1801 | 0,1865 | 0,1112 | 0,0642 |
| 6g/l | 3 | 0,2588 | 0,2724 | 0,2588 | 0,0311 | 0,0180 |
| 12g/l | 3 | 0,2655 | 0,2604 | 0,2655 | 0,0928 | 0,0536 |
| 18g/l | 3 | 0,2334 | 0,2566 | 0,2334 | 0,0601 | 0,0347 |
| 24g/l | 3 | 0,2172 | 0,2202 | 0,2172 | 0,1246 | 0,0719 |

Tableau 34 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,7160 | 0,4640 | 0,7160 | 0,4550 | 0,2630 |
| 6g/l | 3 | 0,2104 | 0,2088 | 0,2104 | 0,0535 | 0,0309 |
| 12g/l | 3 | 0,1706 | 0,1613 | 0,1706 | 0,0241 | 0,0139 |
| 18g/l | 3 | 0,2229 | 0,2152 | 0,2229 | 0,1065 | 0,0615 |
| 24g/l | 3 | 0,5010 | 0,2690 | 0,5010 | 0,4190 | 0,2420 |

Tableau 35 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 0,5730 | 0,6080 | 0,5730 | 0,1870 | 0,1080 | ABC |
| 6g/l | 3 | 0,7932 | 0,8005 | 0,7932 | 0,1715 | 0,0990 | AB |
| 12g/l | 3 | 0,8910 | 0,9520 | 0,8910 | 0,2830 | 0,1640 | A |
| 18g/l | 3 | 0,3488 | 0,3075 | 0,3488 | 0,0869 | 0,0502 | C |
| 24g/l | 3 | 0,4106 | 0,3968 | 0,4106 | 0,0325 | 0,0188 | BC |

Tableau 36 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 0,5030 | 0,4516 | 0,5030 | 0,1367 | 0,0789 |
| 6g/l | 3 | 0,4290 | 0,4131 | 0,4290 | 0,0405 | 0,0234 |
| 12g/l | 3 | 0,4947 | 0,4568 | 0,4947 | 0,1449 | 0,0837 |
| 18g/l | 3 | 0,4670 | 0,3870 | 0,4670 | 0,2130 | 0,1230 |
| 24g/l | 3 | 0,6405 | 0,6599 | 0,6405 | 0,0925 | 0,0534 |

Sucres solubles foliaires

Tableau 37 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 51,37 | 50,04 | 51,37 | 13,21 | 7,63 | B |
| 6g/l | 3 | 61,40 | 60,50 | 61,40 | 46,70 | 27,00 | AB |
| 12g/l | 3 | 106,00 | 105,90 | 106,00 | 20,30 | 11,70 | AB |
| 18g/l | 3 | 99,60 | 115,30 | 99,60 | 27,60 | 15,90 | AB |
| 24g/l | 3 | 136,70 | 124,00 | 136,70 | 40,50 | 23,40 | A |

Tableau 38 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 41,53 | 45,99 | 41,53 | 11,60 | 6,70 |
| 6g/l | 3 | 52,61 | 45,96 | 52,61 | 15,28 | 8,82 |
| 12g/l | 3 | 64,60 | 76,90 | 64,60 | 24,80 | 14,30 |
| 18g/l | 3 | 86,90 | 76,40 | 86,90 | 32,60 | 18,80 |
| 24g/l | 3 | 123,90 | 91,70 | 123,90 | 56,50 | 32,60 |

Tableau 39 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 123,50 | 168,40 | 123,50 | 84,50 | 48,80 |
| 6g/l | 3 | 113,70 | 100,50 | 113,70 | 71,10 | 41,00 |
| 12g/l | 3 | 69,20 | 71,10 | 69,20 | 22,50 | 13,00 |
| 18g/l | 3 | 141,50 | 190,80 | 141,50 | 92,50 | 53,40 |
| 24g/l | 3 | 137,70 | 150,80 | 137,70 | 56,50 | 32,60 |

Tableau 40 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 101,20 | 93,50 | 101,20 | 19,90 | 11,50 |
| 6g/l | 3 | 107,40 | 110,70 | 107,40 | 20,10 | 11,60 |
| 12g/l | 3 | 110,90 | 100,70 | 110,90 | 32,20 | 18,60 |
| 18g/l | 3 | 145,20 | 169,80 | 145,20 | 68,40 | 39,50 |
| 24g/l | 3 | 129,30 | 103,70 | 129,30 | 49,60 | 28,70 |

Sucres solubles racinaires

Tableau 41 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 80,50 | 81,50 | 80,50 | 24,10 | 13,90 | B |
| 6g/l | 3 | 91,50 | 106,90 | 91,50 | 31,00 | 17,90 | B |
| 12g/l | 3 | 117,50 | 127,00 | 117,50 | 32,20 | 18,60 | AB |
| 18g/l | 3 | 152,02 | 153,90 | 152,02 | 5,54 | 3,20 | A |
| 24g/l | 3 | 164,60 | 161,78 | 164,60 | 15,45 | 8,92 | A |

Tableau 42 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 94,60 | 96,10 | 94,60 | 29,20 | 16,90 | B |
| 6g/l | 3 | 137,00 | 123,60 | 137,00 | 44,40 | 25,60 | AB |
| 12g/l | 3 | 132,90 | 148,10 | 132,90 | 39,00 | 22,50 | AB |
| 18g/l | 3 | 99,20 | 105,87 | 99,20 | 15,98 | 9,22 | B |
| 24g/l | 3 | 178,24 | 176,89 | 178,24 | 6,94 | 4,00 | A |

Tableau 43 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 122,40 | 91,90 | 122,40 | 66,60 | 38,40 |
| 6g/l | 3 | 134,60 | 98,20 | 134,60 | 64,90 | 37,50 |
| 12g/l | 3 | 315,00 | 114,00 | 315,00 | 363,00 | 209,00 |
| 18g/l | 3 | 176,93 | 175,14 | 176,93 | 12,04 | 6,95 |
| 24g/l | 3 | 110,50 | 125,90 | 110,50 | 71,10 | 41,10 |

Tableau 44 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 123,20 | 142,30 | 123,20 | 37,00 | 21,30 |
| 6g/l | 3 | 96,60 | 99,90 | 96,60 | 29,20 | 16,90 |
| 12g/l | 3 | 127,60 | 109,80 | 127,60 | 33,10 | 19,10 |
| 18g/l | 3 | 130,80 | 125,80 | 130,80 | 36,00 | 20,80 |
| 24g/l | 3 | 129,80 | 134,50 | 129,80 | 40,20 | 23,20 |

Sucres solubles totaux

Tableau 45 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 131,90 | 131,60 | 131,90 | 37,20 | 21,50 | C |
| 6g/l | 3 | 152,90 | 172,40 | 152,90 | 74,20 | 42,90 | BC |
| 12g/l | 3 | 223,50 | 212,70 | 223,50 | 22,90 | 13,20 | ABC |
| 18g/l | 3 | 251,60 | 261,10 | 251,60 | 26,50 | 15,30 | AB |
| 24g/l | 3 | 301,30 | 305,20 | 301,30 | 33,60 | 19,40 | A |

Tableau 46 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 136,20 | 124,50 | 136,20 | 32,90 | 19,00 | B |
| 6g/l | 3 | 189,60 | 193,60 | 189,60 | 40,90 | 23,60 | AB |
| 12g/l | 3 | 197,50 | 225,00 | 197,50 | 63,70 | 36,80 | AB |
| 18g/l | 3 | 186,10 | 171,60 | 186,10 | 38,10 | 22,00 | AB |
| 24g/l | 3 | 302,10 | 277,40 | 302,10 | 51,40 | 29,70 | A |

Tableau 47 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 245,90 | 244,90 | 245,90 | 128,50 | 74,20 |
| 6g/l | 3 | 248,30 | 286,50 | 248,30 | 87,30 | 50,40 |
| 12g/l | 3 | 385,00 | 205,00 | 385,00 | 365,00 | 211,00 |
| 18g/l | 3 | 318,50 | 356,70 | 318,50 | 95,30 | 55,00 |
| 24g/l | 3 | 248,30 | 201,80 | 248,30 | 96,60 | 55,70 |

Tableau 48 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 224,50 | 240,30 | 224,50 | 51,40 | 29,70 |
| 6g/l | 3 | 204,00 | 210,50 | 204,00 | 49,30 | 28,40 |
| 12g/l | 3 | 238,40 | 256,70 | 238,40 | 40,40 | 23,30 |
| 18g/l | 3 | 275,90 | 267,40 | 275,90 | 43,90 | 25,40 |
| 24g/l | 3 | 259,20 | 232,30 | 259,20 | 84,60 | 48,90 |

Proline foliaire

Tableau 49 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 3,178 | 2,874 | 3,178 | 1,639 | 0,946 | C |
| 6g/l | 3 | 7,370 | 6,870 | 7,370 | 2,090 | 1,210 | B |
| 12g/l | 3 | 11,620 | 11,540 | 11,620 | 0,933 | 0,538 | A |
| 18g/l | 3 | 11,917 | 12,000 | 11,917 | 1,117 | 0,645 | A |
| 24g/l | 3 | 10,527 | 10,870 | 10,527 | 0,647 | 0,374 | A |

Tableau 50 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 1,761 | 1,670 | 1,761 | 0,287 | 0,166 | B |
| 6g/l | 3 | 4,360 | 4,540 | 4,360 | 0,533 | 0,308 | AB |
| 12g/l | 3 | 5,146 | 4,762 | 5,146 | 1,588 | 0,917 | AB |
| 18g/l | 3 | 4,360 | 5,540 | 4,360 | 2,190 | 1,270 | AB |
| 24g/l | 3 | 6,533 | 6,234 | 6,533 | 0,771 | 0,445 | A |

Tableau 51 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 1,561 | 1,368 | 1,561 | 0,392 | 0,226 | B |
| 6g/l | 3 | 2,255 | 2,350 | 2,255 | 0,894 | 0,516 | B |
| 12g/l | 3 | 2,067 | 2,101 | 2,067 | 0,754 | 0,435 | B |
| 18g/l | 3 | 6,033 | 6,269 | 6,033 | 0,460 | 0,265 | A |
| 24g/l | 3 | 5,996 | 6,224 | 5,996 | 0,480 | 0,277 | A |

Tableau 52 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 1,684 | 1,680 | 1,684 | 0,038 | 0,022 | B |
| 6g/l | 3 | 3,725 | 3,205 | 3,725 | 1,058 | 0,611 | A |
| 12g/l | 3 | 4,086 | 4,731 | 4,086 | 1,183 | 0,683 | A |
| 18g/l | 3 | 5,211 | 5,158 | 5,211 | 0,592 | 0,342 | A |
| 24g/l | 3 | 5,371 | 5,956 | 5,371 | 1,024 | 0,591 | A |

Proline racinaire

Tableau 53 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 3,926 | 3,890 | 3,926 | 0,816 | 0,471 |
| 6g/l | 3 | 4,840 | 3,810 | 4,840 | 1,810 | 1,040 |
| 12g/l | 3 | 5,681 | 5,320 | 5,681 | 1,708 | 0,986 |
| 18g/l | 3 | 5,069 | 5,320 | 5,069 | 0,660 | 0,381 |
| 24g/l | 3 | 4,007 | 4,240 | 4,007 | 1,148 | 0,663 |

Tableau 54 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 1,840 | 1,527 | 1,840 | 0,941 | 0,543 | B |
| 6g/l | 3 | 3,920 | 3,978 | 3,920 | 0,894 | 0,516 | AB |
| 12g/l | 3 | 3,886 | 4,098 | 3,886 | 1,231 | 0,711 | AB |
| 18g/l | 3 | 4,330 | 4,830 | 4,330 | 2,060 | 1,190 | AB |
| 24g/l | 3 | 6,277 | 5,956 | 6,277 | 0,713 | 0,412 | A |

Tableau 55 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 1,029 | 1,017 | 1,029 | 0,230 | 0,133 | B |
| 6g/l | 3 | 1,334 | 1,565 | 1,334 | 0,499 | 0,288 | B |
| 12g/l | 3 | 1,635 | 1,654 | 1,635 | 0,119 | 0,068 | AB |
| 18g/l | 3 | 1,695 | 1,763 | 1,695 | 0,146 | 0,084 | AB |
| 24g/l | 3 | 2,006 | 1,916 | 2,006 | 0,416 | 0,240 | A |

Tableau 56 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 2,563 | 2,555 | 2,563 | 0,364 | 0,210 |
| 6g/l | 3 | 2,393 | 2,376 | 2,393 | 0,339 | 0,195 |
| 12g/l | 3 | 2,012 | 2,312 | 2,012 | 1,075 | 0,621 |
| 18g/l | 3 | 2,631 | 2,720 | 2,631 | 0,372 | 0,215 |
| 24g/l | 3 | 2,565 | 2,376 | 2,565 | 0,328 | 0,189 |

Proline totale

Tableau 57 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 7,100 | 6,000 | 7,100 | 2,260 | 1,310 | C |
| 6g/l | 3 | 12,210 | 13,450 | 12,210 | 2,450 | 1,420 | B |
| 12g/l | 3 | 17,300 | 16,860 | 17,300 | 2,640 | 1,520 | A |
| 18g/l | 3 | 16,986 | 17,310 | 16,986 | 0,571 | 0,329 | A |
| 24g/l | 3 | 14,533 | 14,020 | 14,533 | 1,186 | 0,685 | AB |

Tableau 58 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 3,601 | 3,178 | 3,601 | 0,839 | 0,484 | B |
| 6g/l | 3 | 8,280 | 8,518 | 8,280 | 0,435 | 0,251 | AB |
| 12g/l | 3 | 9,030 | 7,880 | 9,030 | 2,490 | 1,440 | AB |
| 18g/l | 3 | 8,690 | 10,370 | 8,690 | 4,210 | 2,430 | AB |
| 24g/l | 3 | 12,810 | 12,015 | 12,810 | 1,467 | 0,847 | A |

Tableau 59 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 2,591 | 2,569 | 2,591 | 0,218 | 0,126 | C |
| 6g/l | 3 | 3,588 | 3,112 | 3,588 | 1,031 | 0,595 | B |
| 12g/l | 3 | 3,703 | 3,846 | 3,703 | 0,691 | 0,399 | B |
| 18g/l | 3 | 7,728 | 8,032 | 7,728 | 0,606 | 0,350 | B |
| 24g/l | 3 | 8,002 | 8,236 | 8,002 | 0,823 | 0,475 | A |

Tableau 60 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 4,248 | 4,235 | 4,248 | 0,326 | 0,188 | B |
| 6g/l | 3 | 6,117 | 5,945 | 6,117 | 1,124 | 0,649 | AB |
| 12g/l | 3 | 6,100 | 7,040 | 6,100 | 2,240 | 1,290 | AB |
| 18g/l | 3 | 7,843 | 7,879 | 7,843 | 0,229 | 0,132 | A |
| 24g/l | 3 | 7,936 | 8,332 | 7,936 | 0,696 | 0,402 | A |

ADN

Tableau 61 - *Atriplex halimus*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 132,80 | 128,80 | 132,80 | 27,80 | 16,00 | A |
| 6g/l | 3 | 132,40 | 146,80 | 132,40 | 39,00 | 22,50 | A |
| 12g/l | 3 | 156,14 | 159,71 | 156,14 | 8,28 | 4,78 | A |
| 18g/l | 3 | 100,51 | 103,41 | 100,51 | 11,31 | 6,53 | AB |
| 24g/l | 3 | 65,60 | 54,60 | 65,60 | 22,60 | 13,00 | B |

Tableau 62 - *Atriplex canescens*

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 120,20 | 109,90 | 120,20 | 34,90 | 20,10 | A |
| 6g/l | 3 | 126,60 | 138,70 | 126,60 | 34,50 | 19,90 | A |
| 12g/l | 3 | 101,00 | 118,30 | 101,00 | 40,50 | 23,40 | A |
| 18g/l | 3 | 62,10 | 67,20 | 62,10 | 26,70 | 15,40 | AB |
| 24g/l | 3 | 22,83 | 19,55 | 22,83 | 11,95 | 6,90 | B |

Tableau 63 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|
| Témoin | 3 | 85,25 | 85,03 | 85,25 | 16,04 | 9,26 |
| 6g/l | 3 | 78,90 | 80,90 | 78,90 | 41,40 | 23,90 |
| 12g/l | 3 | 70,70 | 79,20 | 70,70 | 28,00 | 16,20 |
| 18g/l | 3 | 69,40 | 85,00 | 69,40 | 30,20 | 17,50 |
| 24g/l | 3 | 81,50 | 88,90 | 81,50 | 38,90 | 22,50 |

Tableau 64 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Variable | N | Moyenne | Médiane | Moyenne-TR | Ecart-type | Er-T moy. | Groupe homogène |
|----------|---|---------|---------|------------|------------|-----------|-----------------|
| Témoin | 3 | 85,80 | 86,00 | 85,80 | 18,70 | 10,80 | A |
| 6g/l | 3 | 93,30 | 105,90 | 93,30 | 33,30 | 19,20 | A |
| 12g/l | 3 | 69,50 | 67,00 | 69,50 | 20,70 | 12,00 | AB |
| 18g/l | 3 | 53,85 | 57,30 | 53,85 | 16,31 | 9,42 | AB |
| 24g/l | 3 | 22,33 | 20,21 | 22,33 | 10,19 | 5,88 | B |

ANNEXE 3

Analyse de la variance à un facteur contrôlé

Longueur de la tige

Tableau 1 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|--------|---|-----|
| Facteur | 4 | 96264 | 24066 | 103,44 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 5817 | 233 | | | |
| Total | 29 | 102081 | | | | |

Tableau 2 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 111978 | 27994 | 21,15 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 33090 | 1324 | | | |
| Total | 29 | 145068 | | | | |

Tableau 3 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 30208 | 7552 | 46,36 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 4072 | 163 | | | |
| Total | 29 | 34280 | | | | |

Tableau 4 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 14778 | 3694 | 33,29 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 2774 | 111 | | | |
| Total | 29 | 17552 | | | | |

Longueur de la racine

Tableau 5 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|---|-----|
| Facteur | 4 | 114898 | 28724 | 52,8 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 13600 | 544 | | | |
| Total | 29 | 128498 | | | | |

Tableau 6 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 145859 | 36465 | 17,61 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 51768 | 2071 | | | |
| Total | 29 | 197627 | | | | |

Tableau 7 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|-----|
| Facteur | 4 | 7581 | 1895 | 6,81 | 0,001 | *** |
| Erreur | 25 | 6959 | 278 | | | |
| Total | 29 | 14539 | | | | |

Tableau 8 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 14778 | 3694 | 33,29 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 2774 | 111 | | | |
| Total | 29 | 17552 | | | | |

Rapport en longueur**Tableau 9 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 1,0701 | 0,2675 | 16,44 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,4067 | 0,0163 | | | |
| Total | 29 | 1,4768 | | | | |

Tableau 10 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 0,9457 | 0,2364 | 17,49 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,3379 | 0,0135 | | | |
| Total | 29 | 1,2836 | | | | |

Tableau 11 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|---|-----|
| Facteur | 4 | 1,4930 | 0,3733 | 8,04 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 1,1604 | 0,0464 | | | |
| Total | 29 | 2,6534 | | | | |

Tableau 12 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|-----|
| Facteur | 4 | 0,4670 | 0,1167 | 6,21 | 0,001 | *** |
| Erreur | 25 | 0,4701 | 0,0188 | | | |
| Total | 29 | 0,9371 | | | | |

Biomasse sèche aérienne**Tableau 13 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 0,9670 | 0,2418 | 19,73 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,3063 | 0,0123 | | | |
| Total | 29 | 1,2734 | | | | |

Tableau 14 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 14,51 | 3,628 | 17,14 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 5,29 | 0,212 | | | |
| Total | 29 | 19,80 | | | | |

Tableau 15 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 39,82 | 9,96 | 5,43 | 0,003 | * |
| Erreur | 25 | 45,80 | 1,83 | | | |
| Total | 29 | 85,62 | | | | |

Tableau 16 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|---|-----|
| Facteur | 4 | 18,331 | 4,583 | 7,73 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 14,827 | 0,593 | | | |
| Total | 29 | 33,159 | | | | |

Biomasse sèche racinaire**Tableau 17 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 2,9995 | 0,7499 | 25,81 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,7263 | 0,0291 | | | |
| Total | 29 | 3,7259 | | | | |

Tableau 18 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 1,6379 | 0,4095 | 19,48 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,5254 | 0,0210 | | | |
| Total | 29 | 2,1633 | | | | |

Tableau 19 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-----|-------|-----|
| Facteur | 4 | 1,0934 | 0,2734 | 6,1 | 0,001 | *** |
| Erreur | 25 | 1,1209 | 0,0448 | | | |
| Total | 29 | 2,2143 | | | | |

Tableau 20 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,746 | 0,186 | 1,66 | 0,191 | NS |
| Erreur | 25 | 2,813 | 0,113 | | | |
| Total | 29 | 3,559 | | | | |

Rapport de biomasse

Tableau 21 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|-----|
| Facteur | 4 | 0,5067 | 0,1267 | 7,27 | 0,001 | *** |
| Erreur | 25 | 0,4357 | 0,0174 | | | |
| Total | 29 | 0,9424 | | | | |

Tableau 22 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 0,33779 | 0,08445 | 17,43 | 0 | *** |
| Erreur | 25 | 0,12113 | 0,00485 | | | |
| Total | 29 | 0,45893 | | | | |

Tableau 23 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 0,17715 | 0,04429 | 5,12 | 0,004 | * |
| Erreur | 25 | 0,21613 | 0,00865 | | | |
| Total | 29 | 0,39327 | | | | |

Tableau 24 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 0,911 | 0,228 | 0,92 | 0,47 | NS |
| Erreur | 25 | 6,219 | 0,249 | | | |
| Total | 29 | 7,130 | | | | |

Chlorophylle (a)

Tableau 25 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|-----|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,01533 | 0,00383 | 0,4 | 0,803 | NS |
| Erreur | 10 | 0,09527 | 0,00953 | | | |
| Total | 14 | 0,11060 | | | | |

Tableau 26 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-----|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,3937 | 0,0984 | 2,2 | 0,143 | NS |
| Erreur | 10 | 0,4482 | 0,0448 | | | |
| Total | 14 | 0,8420 | | | | |

Tableau 27 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|-----|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,04002 | 0,01000 | 3,3 | 0,057 | NS |
| Erreur | 10 | 0,03033 | 0,00303 | | | |
| Total | 14 | 0,07035 | | | | |

Tableau 28 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 0,0721 | 0,0180 | 1,07 | 0,42 | NS |
| Erreur | 10 | 0,1681 | 0,0168 | | | |
| Total | 14 | 0,2402 | | | | |

Chlorophylle (b)**Tableau 29 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,00553 | 0,00138 | 0,77 | 0,568 | NS |
| Erreur | 10 | 0,01795 | 0,00180 | | | |
| Total | 14 | 0,02349 | | | | |

Tableau 30 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 0,03713 | 0,00928 | 1,68 | 0,23 | NS |
| Erreur | 10 | 0,05515 | 0,00552 | | | |
| Total | 14 | 0,09229 | | | | |

Tableau 31 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,8093 | 0,2023 | 7,12 | 0,006 | ** |
| Erreur | 10 | 0,2843 | 0,0284 | | | |
| Total | 14 | 1,0936 | | | | |

Tableau 32- *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,0935 | 0,0234 | 1,77 | 0,212 | NS |
| Erreur | 10 | 0,1324 | 0,0132 | | | |
| Total | 14 | 0,2259 | | | | |

Chlorophylle (a+b)**Tableau 33 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|---------|---------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 0,01240 | 0,00310 | 0,38 | 0,82 | NS |
| Erreur | 10 | 0,08217 | 0,00822 | | | |
| Total | 14 | 0,09457 | | | | |

Tableau 34 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,6712 | 0,1678 | 2,11 | 0,154 | NS |
| Erreur | 10 | 0,7948 | 0,0795 | | | |
| Total | 14 | 1,4660 | | | | |

Tableau 35 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 0,6648 | 0,1662 | 5,42 | 0,014 | * |
| Erreur | 10 | 0,3065 | 0,0306 | | | |
| Total | 14 | 0,9713 | | | | |

Tableau 36 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,0771 | 0,0193 | 1,01 | 0,445 | NS |
| Erreur | 10 | 0,1903 | 0,0190 | | | |
| Total | 14 | 0,2674 | | | | |

Sucres solubles foliaires**Tableau 37 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-----|-------|---|
| Facteur | 4 | 14493 | 3623 | 3,5 | 0,049 | * |
| Erreur | 10 | 10340 | 1034 | | | |
| Total | 14 | 24832 | | | | |

Tableau 38 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 12760 | 3190 | 3,05 | 0,07 | NS |
| Erreur | 10 | 10464 | 1046 | | | |
| Total | 14 | 23224 | | | | |

Tableau 39 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 10119 | 2530 | 0,52 | 0,725 | NS |
| Erreur | 10 | 48880 | 4888 | | | |
| Total | 14 | 58999 | | | | |

Tableau 40 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 3919 | 980 | 0,55 | 0,706 | NS |
| Erreur | 10 | 17957 | 1796 | | | |
| Total | 14 | 21876 | | | | |

Sucres solubles racinaires**Tableau 41 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 16144 | 4036 | 7,08 | 0,006 | ** |
| Erreur | 10 | 5704 | 570 | | | |
| Total | 14 | 21849 | | | | |

Tableau 42 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 13714 | 3428 | 3,69 | 0,043 | * |
| Erreur | 10 | 9293 | 929 | | | |
| Total | 14 | 23007 | | | | |

Tableau 43 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 84706 | 21177 | 0,73 | 0,592 | NS |
| Erreur | 10 | 290619 | 29062 | | | |
| Total | 14 | 375326 | | | | |

Tableau 44 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 2452 | 613 | 0,49 | 0,742 | NS |
| Erreur | 10 | 12448 | 1245 | | | |
| Total | 14 | 14899 | | | | |

Sucres solubles totaux**Tableau 45 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 58726 | 14682 | 7,93 | 0,004 | ** |
| Erreur | 10 | 18503 | 1850 | | | |
| Total | 14 | 77229 | | | | |

Tableau 46 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 44345 | 11086 | 5,09 | 0,017 | ** |
| Erreur | 10 | 21797 | 2180 | | | |
| Total | 14 | 66142 | | | | |

Tableau 47 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 45546 | 11386 | 0,32 | 0,856 | NS |
| Erreur | 10 | 352122 | 35212 | | | |
| Total | 14 | 397668 | | | | |

Tableau 48 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 9594 | 2399 | 0,76 | 0,575 | NS |
| Erreur | 10 | 31595 | 3159 | | | |
| Total | 14 | 41189 | | | | |

Proline foliaire

Tableau 49 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 162,69 | 40,67 | 21,16 | 0 | *** |
| Erreur | 10 | 19,22 | 1,92 | | | |
| Total | 14 | 181,91 | | | | |

Tableau 50 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 36,21 | 9,05 | 5,46 | 0,014 | * |
| Erreur | 10 | 16,58 | 1,66 | | | |
| Total | 14 | 52,79 | | | | |

Tableau 51 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 59,922 | 14,981 | 38,18 | 0 | *** |
| Erreur | 10 | 3,924 | 0,392 | | | |
| Total | 14 | 63,846 | | | | |

Tableau 52 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|-------|-----|
| Facteur | 4 | 26,372 | 6,593 | 8,41 | 0,003 | *** |
| Erreur | 10 | 7,840 | 0,784 | | | |
| Total | 14 | 34,212 | | | | |

Proline racinaire

Tableau 53 - *Atriplex halimus*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 6,59 | 1,65 | 0,96 | 0,472 | NS |
| Erreur | 10 | 17,22 | 1,72 | | | |
| Total | 14 | 23,81 | | | | |

Tableau 54 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-----|-------|---|
| Facteur | 4 | 29,90 | 7,47 | 4,7 | 0,021 | * |
| Erreur | 10 | 15,89 | 1,59 | | | |
| Total | 14 | 45,79 | | | | |

Tableau 55 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 1,661 | 0,415 | 4,07 | 0,033 | * |
| Erreur | 10 | 1,020 | 0,102 | | | |
| Total | 14 | 2,680 | | | | |

Tableau 56 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|-------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 0,757 | 0,189 | 0,57 | 0,688 | NS |
| Erreur | 10 | 3,298 | 0,330 | | | |
| Total | 14 | 4,055 | | | | |

Proline totale**Tableau 57 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|-------|-------|-----|
| Facteur | 4 | 210,46 | 52,61 | 13,27 | 0,001 | *** |
| Erreur | 10 | 39,65 | 3,97 | | | |
| Total | 14 | 250,11 | | | | |

Tableau 58 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|-------|------|------|----|
| Facteur | 4 | 128,83 | 32,21 | 5,97 | 0,01 | ** |
| Erreur | 10 | 53,95 | 5,40 | | | |
| Total | 14 | 182,78 | | | | |

Tableau 59 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|--------|--------|-------|---|-----|
| Facteur | 4 | 77,578 | 19,395 | 36,85 | 0 | *** |
| Erreur | 10 | 5,263 | 0,526 | | | |
| Total | 14 | 82,841 | | | | |

Tableau 60 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|---|-------|----|
| Facteur | 4 | 27,70 | 6,92 | 5 | 0,018 | ** |
| Erreur | 10 | 13,86 | 1,39 | | | |
| Total | 14 | 41,56 | | | | |

ADN**Tableau 61 - *Atriplex halimus***

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|---|
| Facteur | 4 | 14793 | 3698 | 6,17 | 0,009 | * |
| Erreur | 10 | 5995 | 600 | | | |
| Total | 14 | 20788 | | | | |

Tableau 62 - *Atriplex canescens*

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-----|-------|----|
| Facteur | 4 | 22800 | 5700 | 5,8 | 0,011 | ** |
| Erreur | 10 | 9823 | 982 | | | |
| Total | 14 | 32623 | | | | |

Tableau 63 - *Spinacia oleracea* var. GSN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|------|-------|----|
| Facteur | 4 | 566 | 141 | 0,14 | 0,965 | NS |
| Erreur | 10 | 10375 | 1038 | | | |
| Total | 14 | 10941 | | | | |

Tableau 64 - *Spinacia oleracea* var. Linda

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|---------|----|-------|------|-----|-------|---|
| Facteur | 4 | 9593 | 2398 | 5,3 | 0,015 | * |
| Erreur | 10 | 4524 | 452 | | | |
| Total | 14 | 14117 | | | | |

ANNEXE 4

Analyse de la variance à deux critères de classification

Tableau 1 - LR/LT

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|-----|--------|--------|-------|-------|-----|
| Traitement | 4 | 2,7594 | 0,6898 | 29,04 | 0,000 | *** |
| Espèce | 3 | 2,7652 | 0,9217 | 38,81 | 0,000 | *** |
| Interaction | 12 | 1,2164 | 0,1014 | 4,27 | 0,000 | *** |
| Erreur | 100 | 2,3751 | 0,0238 | | | |
| Total | 119 | 9,1161 | | | | |

Tableau 2 - BSR/BSA

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|-----|---------|--------|-------|-------|-----|
| Traitement | 4 | 0,3498 | 0,0874 | 1,25 | 0,295 | NS |
| Espèce | 3 | 5,7780 | 1,9260 | 27,55 | 0,000 | *** |
| Interaction | 12 | 1,5828 | 0,1319 | 1,89 | 0,045 | NS |
| Erreur | 100 | 6,9922 | 0,0699 | | | |
| Total | 119 | 14,7028 | | | | |

Tableau 3 - Chlorophylle (a+b)

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|----|--------|--------|-------|-------|-----|
| Traitement | 4 | 0,2107 | 0,0527 | 1,53 | 0,211 | NS |
| Espèce | 3 | 1,1900 | 0,3967 | 11,55 | 0,000 | *** |
| Interaction | 12 | 1,2149 | 0,1012 | 2,95 | 0,005 | * |
| Erreur | 40 | 1,3737 | 0,0343 | | | |
| Total | 59 | 3,9893 | | | | |

Tableau 4- Sucres solubles totaux

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|----|--------|-------|------|-------|----|
| Traitement | 4 | 82583 | 20646 | 1,95 | 0,121 | NS |
| Espèce | 3 | 68079 | 22693 | 2,14 | 0,110 | * |
| Interaction | 12 | 75628 | 6302 | 0,59 | 0,833 | NS |
| Erreur | 40 | 424017 | 10600 | | | |
| Total | 59 | 650306 | | | | |

Tableau 5- Proline totale

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|----|---------|--------|-------|-------|-----|
| Traitement | 4 | 320,96 | 80,24 | 28,47 | 0,000 | *** |
| Espèce | 3 | 628,13 | 209,38 | 74,30 | 0,000 | *** |
| Interaction | 12 | 123,60 | 10,30 | 3,65 | 0,001 | * |
| Erreur | 40 | 112,73 | 2,82 | | | |
| Total | 59 | 1185,42 | | | | |

Tableau 6- ADN

| Source | DL | SC | CM | F | P | |
|-------------|----|--------|------|-------|-------|-----|
| Traitement | 4 | 32411 | 8103 | 10,55 | 0,000 | *** |
| Espèce | 3 | 22672 | 7557 | 9,84 | 0,000 | *** |
| Interaction | 12 | 15341 | 1278 | 1,66 | 0,112 | NS |
| Erreur | 40 | 30717 | 768 | | | |
| Total | 59 | 101141 | | | | |

ANNEXE 5

Matrices de corrélation

Atriplex halimus

| | LT | LR | LR/LT | BSA | BSR | BSR/BSA | CH a | CH b | CH t | Sc t | Pr t |
|---------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|
| LR | 0,480 0,413 | | | | | | | | | | |
| LR/LT | -0,421 0,480 | 0,591 0,294 | | | | | | | | | |
| BSA | 0,570 0,316 | 0,972*** 0,006 | 0,494 0,397 | | | | | | | | |
| BSR | 0,603 0,281 | 0,845 0,071 | 0,351 0,562 | 0,945* 0,015 | | | | | | | |
| BSR/BSA | 0,578 0,307 | 0,680 0,207 | 0,217 0,726 | 0,831 0,081 | 0,965** 0,008 | | | | | | |
| CH a | 0,664 0,222 | 0,264 0,668 | -0,284 0,644 | 0,480 0,413 | 0,709 0,180 | 0,849 0,069 | | | | | |
| CH b | -0,383 0,524 | 0,523 0,365 | 0,878 0,050 | 0,377 0,532 | 0,132 0,832 | -0,040 0,949 | -0,459 0,437 | | | | |
| CH t | 0,482 0,411 | 0,643 0,242 | 0,270 0,660 | 0,785 0,116 | 0,876* 0,051 | 0,916* 0,029 | 0,805 0,100 | 0,158 0,800 | | | |
| Sc t | -0,728 0,163 | 0,212 0,732 | 0,901* 0,037 | 0,139 0,824 | 0,056 0,928 | 0,006 0,993 | -0,357 0,555 | 0,792 0,110 | 0,131 0,834 | | |
| Pr t | -0,104 0,868 | 0,691 0,197 | 0,833 0,080 | 0,680 0,207 | 0,587 0,298 | 0,510 0,380 | 0,141 0,821 | 0,804 0,101 | 0,693 0,194 | 0,736 0,156 | |
| ADN | 0,979*** 0,004 | 0,532 0,356 | -0,357 0,556 | 0,593 0,292 | 0,602 0,283 | 0,542 0,345 | 0,560 0,326 | -0,355 0,557 | 0,386 0,521 | -0,709 0,180 | -0,141 0,821 |

Atriplex canescens

| | LT | LR | LR/LT | BSA | BSR | BSR/BSA | CH a | CH b | CH t | Sc t | Pr t |
|---------|------------------|-----------------|-------------------|-----------------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| LR | 0,582 0,304 | | | | | | | | | | |
| LR/LT | -0,199 0,748 | 0,670 0,216 | | | | | | | | | |
| BSA | 0,901 0,037 | 0,780 0,120 | 0,088 0,889 | | | | | | | | |
| BSR | 0,778 0,121 | 0,837 0,077 | 0,369 0,541 | 0,744 0,150 | | | | | | | |
| BSR/BSA | -0,252 0,682 | 0,120 0,848 | 0,513 0,376 | -0,362 0,549 | 0,335 0,581 | | | | | | |
| CH a | -0,955* 0,011 | -0,657 0,228 | 0,025 0,969 | -0,838 0,076 | -0,912* 0,031 | -0,040 0,949 | | | | | |
| CH b | -0,922* 0,026 | -0,624 0,260 | 0,018 0,977 | -0,786 0,115 | -0,918* 0,028 | -0,128 0,838 | 0,994*** 0,001 | | | | |
| CH t | -0,949* 0,014 | -0,650 0,235 | 0,024 0,970 | -0,827 0,084 | -0,914* 0,030 | -0,060 0,924 | 1,000 0,000 | 0,996*** 0,000 | | | |
| Sc t | -0,230 0,710 | 0,339 0,577 | 0,733 0,159 | -0,168 0,788 | 0,399 0,506 | 0,904* 0,035 | -0,059 0,925 | -0,138 0,824 | -0,077 0,902 | | |
| Pr t | 0,101 0,871 | 0,565 0,321 | 0,708 0,181 | 0,132 0,832 | 0,681 0,205 | 0,847 0,070 | -0,382 0,526 | -0,448 0,449 | -0,397 0,508 | 0,943* 0,016 | |
| ADN | 0,285 0,642 | -0,538 0,349 | -0,954** 0,012 | 0,103 0,869 | -0,351 0,563 | -0,720 0,171 | -0,063 0,919 | -0,036 0,954 | -0,058 0,927 | -0,827 0,084 | -0,779 0,120 |

Spinacia oleracea var. GSN

| | LT | LR | LR/LT | BSA | BSR | BSR/BSA | CHa | CHb | CHt | Scr T | PrT |
|---------|-------------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| LR | 0,750 0,145 | | | | | | | | | | |
| LR/LT | -0,965** 0,008 | -0,558 0,329 | | | | | | | | | |
| BSA | 0,671 0,215 | 0,498 0,393 | -0,586 0,299 | | | | | | | | |
| BSR | 0,800 0,104 | 0,534 0,354 | -0,814 0,093 | 0,345 0,569 | | | | | | | |
| BSR/BSA | 0,524 0,364 | 0,313 0,608 | -0,598 0,287 | -0,216 0,727 | 0,817 0,092 | | | | | | |
| CHa | -0,638 0,247 | -0,932 0,021 | 0,436 0,463 | -0,464 0,431 | -0,612 0,273 | -0,331 0,587 | | | | | |
| CHb | 0,903* 0,036 | 0,524 0,364 | -0,903* 0,035 | 0,815 0,093 | 0,796 0,107 | 0,368 0,543 | -0,513 0,377 | | | | |
| CHt | 0,840 0,075 | 0,350 0,564 | -0,890* 0,043 | 0,786 0,115 | 0,727 0,164 | 0,324 0,595 | -0,320 0,599 | 0,977** 0,004 | | | |
| Scr T | 0,398 0,507 | 0,441 0,457 | -0,273 0,657 | 0,803 0,102 | -0,167 0,788 | -0,555 0,331 | -0,261 0,671 | 0,393 0,513 | 0,370 0,540 | | |
| PrT | -0,856 0,064 | -0,394 0,511 | 0,949* 0,014 | -0,312 0,610 | -0,808 0,098 | -0,763 0,133 | 0,265 0,666 | -0,756 0,139 | -0,769 0,129 | -0,008 0,990 | |
| ADN | -0,209 0,735 | -0,565 0,321 | -0,012 0,984 | -0,679 0,208 | 0,190 0,759 | 0,596 0,289 | 0,528 0,361 | -0,205 0,740 | -0,098 0,875 | -0,850 0,068 | -0,310 0,611 |

Spinacia oleracea var. Linda

| | LT | LR | LR/LT | BSA | BSR | BSR/BSA | CH a | CH b | CHt | Scr T | PrT |
|---------|-------------------|------------------|-------------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| LR | 0,926* 0,024 | | | | | | | | | | |
| LR/LT | -0,864 0,059 | -0,618 0,267 | | | | | | | | | |
| BSA | 0,841 0,074 | 0,707 0,182 | -0,747 0,146 | | | | | | | | |
| BSR | 0,624 0,260 | 0,771 0,127 | -0,206 0,740 | 0,704 0,184 | | | | | | | |
| BSR/BSA | -0,434 0,465 | -0,077 0,902 | 0,793 0,109 | -0,566 0,320 | 0,187 0,763 | | | | | | |
| CH a | -0,280 0,648 | -0,175 0,779 | 0,223 0,719 | -0,607 0,277 | -0,570 0,315 | 0,189 0,761 | | | | | |
| CH b | -0,551 0,335 | -0,421 0,480 | 0,700 0,188 | -0,218 0,725 | 0,218 0,725 | 0,545 0,342 | -0,539 0,349 | | | | |
| CHt | -0,879 0,049 | -0,634 0,250 | 0,987*** 0,002 | -0,829 0,083 | -0,313 0,608 | 0,782 0,118 | 0,373 0,536 | 0,580 0,305 | | | |
| Scr T | -0,784 0,116 | -0,919* 0,027 | 0,391 0,515 | -0,734 0,158 | -0,909* 0,033 | -0,046 0,942 | 0,255 0,679 | 0,177 0,776 | 0,444 0,454 | | |
| PrT | -0,725 0,166 | -0,878 0,050 | 0,425 0,476 | -0,306 0,617 | -0,485 0,408 | -0,149 0,811 | -0,269 0,662 | 0,574 0,312 | 0,373 0,536 | 0,729 0,162 | |
| ADN | 0,995*** 0,000 | 0,949* 0,014 | -0,834 0,079 | 0,794 0,109 | 0,617 0,267 | -0,376 0,533 | -0,195 0,753 | -0,588 0,297 | -0,838 0,076 | -0,803 0,102 | -0,790 0,112 |

ANNEXE 6

- **Solutions utilisées pour l'extraction des protéines :**

- **Solution A : Solution de précipitation**

| | |
|-------------------|-----------|
| TCA 100% | 10 ml |
| b-mercaptoethanol | 70 µl |
| Acétone | qsp 100ml |

- **Solution B : Solution de rinçage**

| | |
|-------------------|-----------|
| b-mercaptoethanol | 70 µl |
| Acétone | qsp 100ml |

- **Tampon de dénaturation (Laemmli Buffer)**

| | |
|----------------------|------------|
| Tris HCl pH 6.8 (1M) | 6.25 ml |
| SDS 10% | 10 ml |
| b-mercaptoethanol | 1 ml |
| Glycerol | 5 ml |
| H ₂ O | qsp 50 ml. |

- **Solutions utilisées pour la SDS-PAGE :**

- **Solution mère d'acrylamide à 35%** (à préparer avec gants et masque)

| | |
|---------------|------------|
| Acrylamide | 35 g |
| Eau distillée | qsp 100 ml |

- **Solution mère de bis acrylamide à 2%** (à préparer avec gants et masque)

| | |
|----------------|------------|
| Bis acrylamide | 2 g |
| Eau distillée | qsp 100 ml |

- **Solution stock de SDS à 10%**

| | |
|------------------------|------------|
| Sodium Dodécyl Sulfate | 10 g |
| Eau distillée | qsp 100 ml |

- **Solution d'APS (Ammonium Persulfate) à 1%** : à préparer ex tempore

| | |
|---------------|-----------|
| APS | 0.1 g |
| Eau distillée | qsp 10 ml |

- **Tampon Tris HCl pH 8.8** (à préparer sous la hotte, avec gants et masque)

| | |
|--|------------|
| Tris (hydroxyméthyl aminomethan) | 60.57g |
| Eau distillée | qsp 400 ml |
| Ajuster le pH à 8.8 avec du HCl fumant | 8 à 10 ml |
| Eau distillée | qsp 500 ml |

- Tampon Tris HCl pH 6.8 (à préparer sous la hotte, avec gants et masque)

| | |
|--|------------|
| Tris (hydroxyméthyl aminomethan) | 30.285 g |
| Eau distillée | qsp 200 ml |
| Ajuster le pH à 6.8 avec du HCl fumant | 19.5 ml |
| Eau distillée | qsp 250 ml |

- Tampon d'électrophorèse

| | |
|----------------------------------|-------------|
| Glycine | 70.55 g |
| Tris (hydroxyméthyl amino Ethan) | 15 g |
| SDS | 5 g |
| Eau distillée | qsp 5000 ml |

- Solution de coloration (pour deux gels)

| | |
|---|------------|
| TCA 60% | 100 ml |
| Solution mère de Bleu de Coomassie R250 | 25 ml |
| Eau distillée | qsp 500 ml |

- Solution mère de bleu de Coomassie R250

| | |
|------------------------|-------------|
| Bleu de Coomassie R250 | 10 g |
| Ethanol 95° | qsp 1000 ml |

L'éthanol doit être mis en agitation dans l'éprouvette, avec un barreau aimanté. Le bleu de Coomassie est ensuite ajouté (sinon le bleu prend en masse au fond du contenant) Laisser en agitation au moins deux heures, puis filtrer la solution.

- **Composition du gel de polyacrylamide T= 15 %, C = 0.027 (quantités pour une cuve de 2 gels) :**

| Gel de séparation | | Gel de concentration | |
|-------------------|----------|----------------------|----------|
| Solution | Quantité | Solution | Quantité |
| Acrylamide 35% | 33.37 ml | Acrylamide 35% | 2 ml |
| Bis acrylamide 2% | 16.20 ml | Bis acrylamide 2% | 0.6 ml |
| Tris HCl pH 8.8 | 18.8 ml | Tris HCl pH 6.8 | 3.4 ml |
| Eau distillée | 8.83 ml | Eau distillée | 20.4 ml |
| SDS 10% | 0.8 ml | SDS 10% | 0.28 ml |
| APS 1 % | 2.5 ml | APS 1 % | 1.4 ml |
| TEMED | 0.05 ml | TEMED | 0.03 ml |

ANNEXE 7

Composition du Kit LMW

| Protéine | Poids moléculaire (KDa) |
|---------------------------|--------------------------------|
| Phosphorylase b | 97 |
| Albumine sérique bovine | 66 |
| Ovalbumine | 45 |
| Carbonique anhydrase | 30 |
| Inhibiteur de la trypsine | 20.1 |
| α -Lactalbumine | 14.4 |