



**REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE**

**Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique**

**Université Abderrahmane mira de Bejaia**

**Faculté des sciences de la nature et de la vie**

**Département de microbiologie**

**MEMOIRE DE FIN D'ETUDE**

**EN VUE DE L'OBTENATION DU DIPLOME MASTER**

**Domaine : SNV**

**Filière : Sciences biologiques**

**Spécialité : Microbiologie Appliquée**

*Thème*

Effet du stress salin sur la croissance de la tomate

**Présenté par :**

Madi Mohamed

**Soutenance le : 11/09/2022**

**Devant le jury composé de :**

Mr. Amir. N.

*Univ.de Bejaia*

*Président*

Mr. Nabti. E.

*Univ.de Bejaia*

*Promoteur*

Mr. Bensaid. K

*Univ.de Bejaia*

*Examineur*

**Année Universitaire : 2021/2022**

## ***REMERCIEMENTS***

« La connaissance est la seule chose qui s'accroît lorsqu'on la partage ». Avant toute chose, je remercie Dieu, le tout puissant, pour m'avoir donné la force et la patience nécessaire pour finir mon travail.

Je remercie très chaleureusement mon promoteur, Mr.EL-hafid Nabti, qui, malgré ses nombreuses occupations, a accepté de m'aider dans la réalisation de mon travail, transformant ainsi les difficultés rencontrées en une expérience enrichissante.

Je lui suis également reconnaissant de m'avoir assuré un encadrement rigoureux tout au long de mon travail, tout en me donnant toute fois la possibilité de trouver par moi-même mon cheminement personnel.

Mr.Nabti a su diriger mes travaux avec beaucoup de disponibilité, de tact et d'intérêt, il m'a toujours accordé généreusement le temps nécessaire pour partager avec moi ses idées et sa grande expérience. De même, tout au long, il n'a ménagé ni ses commentaires, toujours judicieux et rigoureux, ni ses encouragements, j'ai particulièrement apprécié sa très grande ouverture face à mes conditions particulières et a la confiance qu'il a su garder en ma capacité à rendre ce projet à terme. Qu'il trouve ici ma reconnaissance et mon respect les plus sincères.

Mes sincères remerciements vont à Mr. Amir. N de m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider le jury. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Mes remerciements s'adressent également à Mr. Bensaid. K de m'avoir fait l'honneur d'être l'examineur de mon travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je tiens à remercier chaleureusement mes très chers parents qui ont été là depuis le début de mes études, c'est grâce à leur soutien, leur force morale et à leur aide que j'ai pu avancer dans mes études et aboutir à la fin de mon travail de fin d'études.

Je remercie aussi tous mes amis qui m'ont épaulé et qui m'ont aidé depuis le début.

La salinisation des sols est une contrainte environnementale majeure dans le secteur de l'agriculture qui, touchait déjà en 2009 au moins 400 millions d'ha, ce phénomène est particulièrement présent dans les zones arides et semi arides et aussi sur les terres littorale algérienne et mondiale.

L'utilisation d'eau de moindre qualité pour l'irrigation et aussi la montée des eaux marines vers les terres cultivées sont les principales causes de la salinisation des sols.

De plus le réchauffement climatique qui est un facteur aggravant dans ce processus de salinisation, car il augmente la fréquence des périodes de sécheresse.

Cette salinisation affecte non seulement la stabilité des sols mais également la croissance des cultures et leurs rendements, afin de réduire l'impact négatif du sel sur les cultures glycophytes, il est intéressant de se pencher sur les mécanismes utilisés par ces dernières pour leurs adaptations, et aussi être plus résistantes au stress salin.

Ce mémoire porte donc sur l'étude de l'effet du stress salin sur la croissance de la tomate.

**Mots clés :** Tomate ; salinisation ; stress salin ; croissance.

## Liste des figures

<b>Figure 1 :</b> pertes agricoles dues aux facteurs biotiques et abiotiques au niveau planétaire.....	07
<b>Figure 2 :</b> Processus de dégradation de la qualité des sols suite à l'irrigation de ces sols.....	12
<b>Figure 3 :</b> Schématisation du bilan de la circulation du sodium dans les plantes de type incluser ou excluser.....	21
<b>Figure 4:</b> Synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante.....	23
<b>Figure 5 :</b> synthèse de la glycine bêtaïne à partir de la choline.....	28
<b>Figure 6 :</b> synthèse de DMSP chez les algues marines et les plantes.....	29
<b>Figure 7 :</b> Structure du tréhalose.....	30
<b>Figure 8 :</b> Etapes de la réponse osmotique chez les bactéries.....	37

## LISTE DES TABLEAUX

**Tableau 1** : les voies de synthèse du tréhalose et les enzymes impliquées.....30

## LISTE DES ABREVIATIONS

**Ha** : Hectare

**Qx** : Quintaux

**Mm**: millimètre

**G** : gramme

**L** : litre

**Ds** : deciSiemens

**M** : mètre

**°C** : degré Celsius

**Cm** : centimètre

**Ca<sup>2+</sup>** : calcium

**Mg<sup>2+</sup>** : magnésium

**K<sup>+</sup>** : potassium

**Na<sup>+</sup>**: sodium

**Cl<sup>-</sup>** : chlorure

**SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>** : Sulfate

**NO<sub>3</sub><sup>-</sup>** : Nitrate

**HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>** : bicarbonate

**Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>** : Sulfate de sodium

**Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>** : carbonate de sodium

**CaSO<sub>4</sub>** : sulfate de calcium

**CaCO<sub>3</sub>** : Carbonate de calcium

**H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>** : acide carbonique

**NH<sub>4</sub>** : ammonium

**ATP** : Adenosine triphosphate

**Ph** : potentiel hydrogène

**ADN** : acide désoxyribonucléique

**ABA** : acide abscissique

**MA** : mycorhiziens à arbuscules

**PGPB**: Plant Growth Promoting Bacteria

**FAO**: Food and agriculture organisation

# TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	01
-------------------	----

## CHAPITRE I : GENERALITES SUR LE STRESS SALIN

I.1. Généralités sur la salinité.....	03
1.1. Définition de la Salinité.....	03
1.2. Principaux sels solubles.....	03
1.3. L'origine de la salinité.....	04
I.2. Le stress.....	05
2.1. Définitions du stress.....	05
2.2. Catégories de stress.....	05
2.3. Types de stress.....	07
I.3. Stress salin.....	08
3.1. La toxicité du stress salin.....	09
I.4. Effet du stress salin sur le sol.....	10
4.1. Définition de sols salés.....	10
4.2. Catégories des sols salins et sodiques.....	11
4.3. L'effet du sel sur les sols.....	12
4.4. Type de salinisation des sols.....	13
4.5. Les moyens de lutte contre la salinisation des sols.....	13
I.5. Effet du stress salin sur les plantes.....	14
5.1. La plante et le stress salin.....	14
5.2. Les plantes selon la sensibilité à la salinité.....	15
5.3. Effet du stress salin sur la plante.....	16

## Chapitre II : Mécanismes d'osmoadaptation

II.1.Mécanisme d'adaptation des plantes au stress salin.....	19
1.1. Adaptations morphologiques.....	19
1.2. Adaptation physiologique.....	19
1.3. Adaptations moléculaires.....	21
1.4. Adaptations hormonales.....	21
1.5. Adaptation biochimique.....	22
1.6. Adaptation métabolique.....	22
II.2.Aspects et mécanismes de l'halotolérance.....	24
2.1. La détoxification.....	24
2.2. L'homéostasie.....	24
II.3.Les solutés compatibles.....	25
3.1. La proline.....	26
3.2. Les ammoniums quaternaires (la glycine bêtaïne).....	27
3.3. Les sulfoniums tertiaires (Diméthylsulfonio-propionate).....	28
3.4. Le tréhalose.....	29
II.4. Effet de la symbios emycorhizienne dans la tolérance des plantes aux stress	

abiotiques.....	30
<b>II.5.</b> Mécanisme des PGPB (Plant Growth Promoting Bacteria) vis-à-vis de la tolérance à la salinité.....	<b>32</b>
<b>II.6.</b> Mécanisme d'adaptation des bactéries au stress salin.....	<b>33</b>
<b>6.1.</b> Effet de la salinité sur la croissance bactérienne.....	<b>33</b>
<b>6.2.</b> Mécanisme de l'osmoadaptation chez les bactéries.....	<b>33</b>
<b>Chapitre III : EFFET DU STRESS SALIN SUR LA CROISSANCE DE LATOMATE</b>	
<b>1.</b> Effet du stress salin sur la croissance de la tomate.....	<b>38</b>
<b>2.</b> Effets de la salinité sur la germination.....	<b>39</b>
<b>3.</b> Effets de la salinité sur la morphologie.....	<b>40</b>
<b>4.</b> Effet de stress salin sur la photosynthèse.....	<b>40</b>
<b>CONCLUSION</b> .....	<b>42</b>
<b>Référence</b> .....	<b>43</b>

# Introduction

La tomate est largement consommée et produite dans le monde et représente une culture maraîchère précieuse du point de vue économique (Bergougnoux, 2014).

Destinée à la consommation en frais ou à la transformation industrielle, la tomate est l'un des légumes le plus consommé principalement pour son apport en provitamine A, sous forme de terpènes caroténoïdes (Boumendjel et *al.*, 2012).

C'est un produit agricole riche en éléments nutritifs, notamment en lycopène, caroténoïde prédominant de la tomate avec un taux de 80% (Rajoria et *al.*, 2010).

Le lycopène est responsable de la couleur rouge foncé des fruits mûres de tomate, a suscité beaucoup d'attention ces dernières années en raison de son effet bénéfique dans la prévention de certaines pathologies (Markovic et *al.*, 2006 ; Sawadogo et *al.*, 2015).

En Algérie, la culture de la tomate occupe une place prépondérante dans l'économie agricole.

Près de 33000ha sont consacrés annuellement à sa culture (maraîchère et industrielle), pour une production moyenne de 11 millions de quintaux avec des rendements moyens de 311Qx/ha (Madr, 2009).

Comme la plupart des espèces cultivées, la tomate est glycophyte, c'est-à-dire sensible à la salinité, et celle-ci peut fortement réduire ses rendements (El-Mogy et *al.*, 2018; Martinez et *al.*, 2012).

En effet, la salinité affecte la tomate dans sa croissance et sa reproduction (Ghanem et *al.*, 2009; Grunberg et *al.*, 1995; Parvin et *al.*, 2019; Rozema & Flowers, 2008).

La Salinité du sol est une contrainte abiotique majeure qui affecte négativement les aspects physiologique et biochimique de la tomate, en entraînant une réduction de son rendement (Ruiz-Lozano et *al.*, 2012 ; Almeida et *al.*, 2014).

Dans les zones arides et semi-arides, la rareté des eaux, leur salinité ainsi que celle du sol, figurent parmi les principaux facteurs limitant la productivité des cultures (Ashraf, 1994).

Selon les estimations de la FAO (2008), la salinité touche environ un milliard d'hectares dans le monde et elle est observée sur tous les continents.

En effet, parmi les 200 millions d'hectares irrigués, 45 millions sont affectés par la salinité, cette dernière s'étend sur plus de 6% de la superficie totale de la planète (Manchanda et Garg, 2008), dont 3,8% sont situés en Afrique (Eynard et *al.*, 2006).

Chaque année, Les surfaces perdues à cause de la salinité des sols varient autour de 20 millions d'hectares dans le Monde (Cheverry, 1995).

Selon (Durand.1958) en Algérie, les sols agricoles sont dans leur majorité, affectés Par la salinité ou susceptibles de l'être.

En Algérie, la salinité touche une grande partie du territoire national, et y couvrent plus d'un million d'hectares (Chaabane et Benreda, 1997).

La salinité affecte de 10 à 15% des terres arables (FAO et ITPS, 2015).

Dans notre travail, nous avons consacré trois chapitres afin de bien répondre à la problématique posée.

- Le premier chapitre traite des généralités sur le stress salin, dans ce chapitre nous avons essayé de donner un aperçu sur le stress salin (définitions, facteurs...etc.),
- Le second chapitre rassemble les différents mécanismes de l'osmoadaptation (différentes molécules impliquées dans l'osmoadaptation...etc.) ;
- Le dernier chapitre traite l'effet du stress salin sur la croissance de la tomate, dans ce chapitre nous avons essayé de collecter les données de la littérature scientifique pour éclaircir l'impact de la salinité sur la croissance de la tomate.

# **Chapitre I :**

## **GENERALITES SUR LE STRESS SALIN**

## I.1. Généralités sur la salinité

### 1.1. Définition de la Salinité:

La salinité peut être définie comme une accumulation excessive des sels dans les sols ou dans les eaux à un seuil affectant négativement les activités humaines et naturelles (plantes, animaux, écosystèmes aquatiques, approvisionnement en eau, agriculture, ...). (El Moukhtar ,2010), elle peut être aussi définie comme toute teneur excessive en ions, pouvant se présenter dans les sols ainsi que dans les eaux (Merzoug et Fali, 2011).

C'est aussi un facteur environnemental très important qui limite la croissance et la productivité (Allakhverdiev et *al.*, 2000 in Bouzid, 2010).

La salinité peut être causée soit par des processus naturels ou induite par des activités humaines, (Ghassemi et *al.*, 1995), elle résulte de la combinaison de quatre cations ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^{+}$  et  $\text{Na}^{+}$ ) et de quatre anions ( $\text{Cl}^{-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^{-}$  et  $\text{HCO}_3^{-}$ ) (Faghire, 2012).

Toute fois, le NaCl est considéré comme le sel le plus important parce que le  $\text{Na}^{+}$  et le  $\text{Cl}^{-}$  sont toxiques pour les plantes quand ils sont accumulés à des fortes concentrations (Kaewmanee et *al.*, 2013) .

### 1.2. Principaux sels solubles :

Les principaux sels solubles qui participent dans la formation des sols salés est qui ont une influence néfaste sur le développement de la végétation ou des cultures (Aubert, 1982) sont :

#### ► Les chlorures:

Le chlorure est le principal sel responsable de la formation des sols salés, il a une solubilité très élevée et une forte toxicité pour les végétaux. Parmi ces sels nous avons le :

- \* Chlorure de sodium ( $\text{NaCl}$ ) : c'est le sel le plus répandu, très soluble et hautement toxique.
- \* Chlorure de potassium ( $\text{KCl}$ ) : c'est un sel voisin du NaCl : mais peu trouvé dans la nature.
- \* Chlorure de calcium ( $\text{CaCl}_2$ ) : c'est un sel relativement rare dans les sols car il réagit avec le  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  ou le  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  pour former du  $\text{CaSO}_4$  ou  $\text{CaCO}_3$ .

#### ► Les carbonates:

Les sels carbonatés sont très répandus dans les sols, parmi ces sels nous avons :

- \* Le carbonate de magnésium ( $\text{MgCO}_3$ ): sa solubilité est plus élevée, il donne du Mg ( $\text{HCO}_3$ ) en présence de  $\text{H}_2\text{CO}_3$ .

\* Le carbonate de sodium ( $\text{NaCO}_3$ ) : C'est un sel très toxique par sa solubilité et son pouvoir alcalinisant.

\* Le carbonate de potassium ( $\text{K}_2\text{CO}_3$ ) : Il est extrêmement rare de la trouve en grande quantité, car il est pratiquement comparable à celui de  $\text{NaCO}_3$

► **Les sulfates :**

Les sels sulfatés se trouvent en quantités variables dans les sols, parmi ces sels nous avons :

\* Les sulfates de calcium ( $\text{Ca SO}_4$ ) : le gypse ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) est la forme la plus répandue, de point de vue toxicité il est peu dangereux de fait de sa faible solubilité, mais il peut freiner le développement du système racinaire dans le cas d'une forte accumulation dans le sol.

\* Le sulfate de magnésium ( $\text{MgSO}_4$ ) : c'est un composant typique des sols salés, on le trouve souvent dans les eaux souterraines, sa solubilité est très élevée ce qui le rend un sel toxique

\* Le sulfate de sodium ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) ; Composant typique des sols, sa solubilité de l'ordre de 300 g/l, fait de lui un sel hautement toxique.

\* Le sulfate de potassium ( $\text{K}_2\text{SO}_4$ ) : il se trouve en faible quantité.

### 1.3. L'origine de la salinité:

La salinité a plusieurs origines, nous citons les suivantes :

► **la roche mère :**

Le sel peut s'être formé pendant la désagrégation de la roche mère (Haj Najib, 2007); l'altération de la roche mère peut libérer les éléments nécessaires à la formation des sels solubles (altération de minéraux primaires riches en sodium, de roches volcaniques, des produits de l'hydrothermalisme riches en soufre et en chlore) (Boualla et *al.*, 2012).

► **la nappe phréatique :**

D'après Slama (2004), la nappe phréatique salée et peu profonde provoque une salinisation de l'horizon de surface du sol par la remontée capillaire.

L'aptitude du sol à transmettre l'eau et les solutés vers la surface dépend de la texture, l'homogénéité verticale du profil et de l'horizon de surface s'il est travaillé ou non.

Le fort pouvoir évaporent de climat semi-aride, en été, influence considérablement l'ampleur de la remonté capillaire.

► **la minéralisation de la matière organique :**

Comme tout amendement organique, le fumier, lors de son application, peut augmenter la salinité du sol, la quantité de fumier et son pouvoir salinisant varient avec l'espèce animale (Slama, 2004).

**► Les engrais minéraux :**

Utilisation des engrais minéraux, en particulier quand les terres soumises à une agriculture intensive ont une faible perméabilité et des possibilités limitées de lessivage influencent la salinité du sol par l'action spécifique de chacun de leurs ions, ainsi que par les quantités solubilisées (Slama ,2004).

**► Le sel apporté par l'eau d'irrigation :**

L'eau d'irrigation contient toujours une certaine quantité de sel et des méthodes incorrectes d'irrigation peuvent mener à l'accumulation de ce sel. (Haj Najib, 2007).

**I.2. Le stress:****2.1. Définitions du stress:**

Le terme «**stress** » a été inventé par **Hans Selye** en **1935**, ce dernier a défini le stress comme une réponse non spécifique de l'organisme a toutes sollicitation, le mot «Stress» est d'origine anglaise, il était employé en mécanique et en physique qui 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 futur désagréables ou agréable.

Le stress est fondamentalement un concept mécanique défini par les ingénieurs et les physiciens comme étant une force exercée par unité de surface d'un objet en réponse au stress, l'objet oppose une déformation ou un changement de dimensions, car le stress est l'ensemble des conditions qui provoquent des changements des processus physiologiques résultant éventuellement en dégâts, dommages, blessures, inhibition de la croissance ou de développement (Hopkins, 2003).

Le stress est donc considéré comme étant un déséquilibre qui survient sur l'environnement direct de la plante et qui provoque un changement dans le comportement habituel de cette dernière (Oussa, 2002).

On peut donc considérer que la notion de stress implique d'une part, une déviation plus ou moins brusque par rapport aux conditions normales de la plante et de l'animale.

Et d'autre part une réaction sensible de l'individu dans les différents aspects de sa physiologie qui change sensiblement avec, soit, l'adaptation à la nouvelle situation, soit, à la limite une dégradation menant à une issue fatale (Leclerc, 1999).

**2.2. Catégories de stress:**

Selon Hopkins (2003), on peut distinguer deux types du stress dans la nature, le stress abiotique et le stress biotique.

Les stress biotique et abiotique sont des conditions qui affectent la croissance et le rendement des plantes, contrairement aux animaux, qui peuvent se déplacer lorsque les conditions de vie ne leur sont plus favorables, ce qui expose les plantes aux différentes contraintes biotiques et abiotiques (Grime, 1989).

On distingue deux grandes catégories de stress :

### **2.2.1. Le stress biotique :**

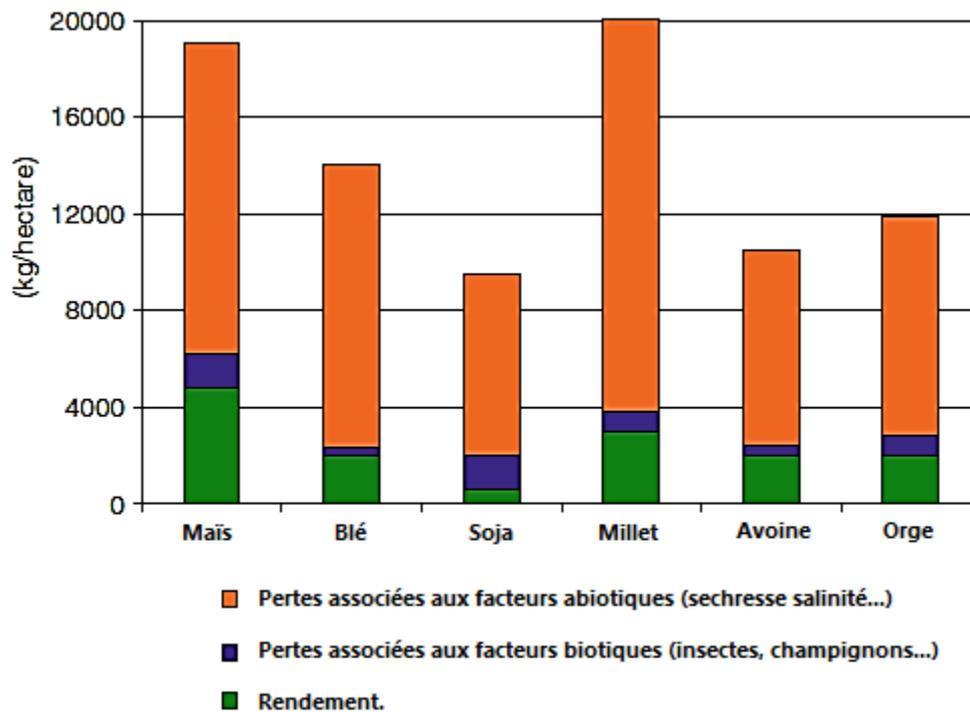
C'est un stress imposé par d'autres organismes (insectes, herbivores...), ils sont nombreux et ont pour origine les virus, les organismes phytophages et les pathogènes, afin d'y faire face, la plante met en place un système de défense qui fait intervenir une chaîne de réactions, les protéines végétales défensives produites font office de rempart contre les agents nuisibles (Shilpi et Narendra, 2005).

### **2.2.2. Le stress abiotiques :**

C'est un stress provoqué par un défaut ou excès de l'environnement physico-chimique comme la sécheresse, les températures extrêmes et la salinité.

Parmi les conditions environnementales qui peuvent causer un stress abiotique, on distingue : les inondation, la sécheresse, les basses ou hautes températures, la salinité excessive des sols ou des eaux, la présence d'un minéral inadéquat dans le sol, cas des métaux lourds, l'excès de lumière qui stimule la photo inhibition, le cas de faible éclaircissement, les radiations U.V, les composés phyto-toxiques comme l'ozone qui est un haut réacteur oxydant, la pollution de l'air, les produits oxydés formés à partir des réactions de pesticides.

La sécheresse, le froid et la salinité sont les conditions les plus fréquents et les plus étudiés, Ils peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques et physiologiques (Shilpi et Narendra., 2005).



**Figure 1** : pertes agricoles dues aux facteurs biotiques et abiotiques au niveau planétaire (Ashraf *et al.*, 2012).

## 2.3. Types de stress:

### 2.3.1. Stress hydrique:

Le stress hydrique est un stress qui est provoqué par un déficit en eau constituant une menace permanente pour la survie des plantes, néanmoins, beaucoup d'entre elles produisent des modifications morphologiques et physiologiques qui leur permettent de survivre dans les régions de faible pluviosité et dont la teneur en eau des sols est peu élevée (Hopkins, 2003).

### 2.3.2. Stress thermique:

Le stress thermique est un stress provoqué par la température, c'est l'un des principaux facteurs qui conditionne la productivité des plantes, les plantes qui poussent dans des régions désertiques et dans des régions cultivées semi-arides sont soumises à des températures élevées en même temps à des niveaux de radiations élevées, à des faibles humidités du sol et à des intensités potentiellement élevées de la transpiration (Hopkins, 2003).

### 2.3.3. Stress salin:

Selon Hopkins (2003), le stress salin est considéré comme étant un excès d'ions en particulier  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ , (Leclerc, 1999) montra qu'une abondance de sels dissous s'observe bien sûr en milieux marins mais aussi dans beaucoup de milieux terrestres plus particulièrement dans les zones semi désertiques.

### I.3. Stress salin:

Le stress salin est une brusque augmentation de la concentration en sels qui conduit d'une part, à un afflux plus élevé d'ions dans la cellule suite à la chute de la concentration du milieu externe, d'autre part, à une perte d'eau par voie osmotique (Nultsh, 1998).

On définit le stress salin par la présence de concentration variées de NaCl, la concentration de NaCl supérieures à 50 Mm dans les sol sont en générale défavorables à la plupart des espèces végétales (en particulier celles que l'on regroupe sous le nom glycophytes), le NaCl lui-même est toxique mais le stress salin s'accompagne souvent d'une baisse importante du potentiel hydrique, il réduit fortement la disponibilité de l'eau pour les plantes, on parle alors de milieu "physiologiquement sec" (Elferiha, 2010).

Le stress salin est une contrainte environnementale importante qui limite la productivité des plantes de culture.

Les effets de la salinité peuvent varier selon plusieurs facteurs, comme les conditions climatique, les conditions du sol, l'intensité lumineuse ou encore l'espèce végétale (Tang et *al.*, 2015).

Les conséquences d'un stress salin peuvent résulter de quatre types d'effets que le sel provoque chez les plantes:

#### ► Le stress hydrique:

Une forte concentration saline dans le sol provoque une importante diminution de la disponibilité en eau, cela nécessite un ajustement osmotique adapté, afin que le potentiel hydrique cellulaire demeure inférieur à celui du milieu extracellulaire.

Lorsque l'ajustement osmotique n'est pas suffisant, l'eau a tendance à quitter les cellules ce qui provoque un déficit hydrique et une perte de turgescence (Levigneron et *al.*, 1995 ; Munns, 2009).

**► Stress nutritionnel :**

Des concentrations salines trop fortes dans le milieu provoquent une altération de la nutrition minérale, en particulier vis-à-vis des transporteurs ioniques cellulaires, le sodium  $\text{Na}^+$  entre en compétition avec le potassium  $\text{K}^+$ , le calcium  $\text{Ca}^{2+}$ , et le chlore  $\text{Cl}^-$  avec le nitrate  $\text{NO}_3^-$ , et le phosphate  $\text{P}^+$  avec le sulfate  $\text{SO}_4$  (Alam, 1994), ce déséquilibre nutritionnel est une cause possible de la réduction de la croissance en présence du sel lorsque des ions essentiels comme,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  ou  $\text{NO}_3^-$ , deviennent limitant (Levigneron *et al.*, 1995 ; Zhu, 2007).

**► Le stress ionique :**

La toxicité ionique survient lorsque l'accumulation des sels dans les tissus perturbe les activités métaboliques de la plante comme l'absorption d'eau et de nutriments, l'ajustement osmotique, la synthèse de protéines et d'acides nucléiques, l'accumulation de solutés organiques, la respiration et la photosynthèse (Levigneron *et al.*, 1995).

**► Stress oxydatif :**

Une conséquence des stress environnementaux, comprenant le stress salin, est l'apparition du stress oxydatif (Hernandez *et al.*, 2001), c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives d'oxygène (ROS) à des concentrations élevées (Azevedo *et al.*, 2006) qui endommagent les structures cellulaires (Smirnoff, 1993, ces derniers sont à l'origine des dysfonctionnements de l'appareil photosynthétique et des autres troubles métaboliques (Rahnama et Ebrahimzadeh, 2005).

La plupart d'entre eux sont des peroxydes d'hydrogène, des radicaux hydroxyles et des anions super oxyde (Azevedo *et al.*, 2006).

**3.1. La toxicité du stress salin :**

L'effet toxique de la salinité repose sur le fait que les sels absorbés s'unissent avec le protoplasme et diminuent sa perméabilité, en plus, dans le sol, le potentiel osmotique qui est une composante du sol peut empêcher l'entrée d'eau, cette imperméabilité du protoplasme, diminue l'absorption de l'oxygène et de l'eau.

Il en résulte, un blocage de la respiration dans les mitochondries, organites qui participent activement à l'assimilation de  $\text{NH}_4$ ,  $\text{P}_04$ ,  $\text{K}$ , il en découle que la salinité perturbe la nutrition

minérale à la suite du blocage de la synthèse des substances fournissant de l'énergie (ATP etc...).

Cette insuffisance d'énergie bloque le tallage, un des principaux processus de la croissance pendant cette période de végétation. La salinité affaiblit la phosphorylation, ce qui conduit en même temps au blocage de l'assimilation du phosphore et du potassium (Diouf, 1988).

#### **I.4. Effet du stress salin sur le sol :**

Le sol est actuellement considéré comme une interface dans l'environnement et une ressource pour le développement. Naturellement, le sol est une ressource lentement renouvelable. Or, du fait des activités humaines et des mauvaises relations actuelles entre le sol et les humains, le sol sont soumis à différentes formes de dégradation, le plus souvent irréversibles. (Boualla *et al.*, 2012).

D'après le même auteur (Boualla *et al.*, 2012).:

La dégradation de la qualité du sol et de l'eau suite à l'irrigation constitue un danger sérieux pour la durabilité de ce système d'exploitation des terres.

Il est bien connu que la mise en valeur agricole sous irrigation dans les zones semi-arides, et arides conduit le plus souvent à la dégradation de la qualité des sols.

Les sols salés occupent des surfaces très importantes dans le monde, particulièrement dans les zones arides, et au cours des siècles les hommes ont essayé avec plus ou moins de succès, de les mettre en valeur (Roederer, 1964).

#### **4.1. Définition de sols salés :**

Les sols salins sont naturellement présents sous tous les climats et sur tous les continents, ils sont là où l'évaporation excède les précipitations pluviales de façon permanente ou temporaire, ils sont étroitement liés à une source de salinité d'ordre géologique (évaporites), hydrogéologique (eaux souterraines) ou hydrologique (eaux marines) (Girard *et al.*, 2005).

Les sols salés sont ceux dont l'évolution est dominée par la présence de fortes quantités de sels solubles, ou par la richesse de leur complexe absorbant en ions, provenant de ces sels et susceptibles de dégrader leurs caractéristiques et propriétés physiques, en particulier leur structure, on parle en général de sol salé lorsque la concentration des solutions dépasse 0,5g/l (Robert, 1996).

Selon Calvet (2003), un sol est dit salé quand la conductivité électrique est supérieure à 4ds/m.

Génétiquement, les sols sont constitués par deux unités très différentes, les salisols (sols salins), dans lesquels les sels sont formés de sodium, de calcium ou de magnésium sont sous la forme de sels solubles simples ou complexes, les sodisols (sols sodiques) à complexe sodique dans lesquels les cations, essentiellement le sodium sont sous la forme échangeable, les sels solubles étant très peu abondants (Bouteyre et Loyer, 1992).

#### **4.2. Catégories des sols salins et sodiques :**

Conséquence des phénomènes écologiques, les sols sont classés selon leurs propriétés physico-chimiques.

L'équipe du laboratoire Américain de la salinité (USDA) en 1955 a établi un système de classification des sols salins et sodiques en trois grandes catégories:

##### **► Les sols salins :**

Les sols salins sont définis comme ayant une conductivité électrique supérieure à 4 déci Siemens/mètre (dS/m) et un taux de sodium échangeable moins de 13.

Ce type de sol contient une grande quantité de sels solubles est suffisamment élevée pour inhiber la germination des graines et la croissance de la plupart des plantes cultivées, les sols salins sont caractérisés par leur forte concentration en NaCl et un potentiel osmotique élevé.

##### **► Les sols salins-alcalins:**

Les sols salins-alcalins ont une conductivité électrique supérieure à 4S/met un taux de sodium échangeable supérieur à 13.

Ce sol contient suffisamment de sodium échangeable pour inhiber la croissance de la plupart des plantes cultivées.

##### **► Les sols alcalins :**

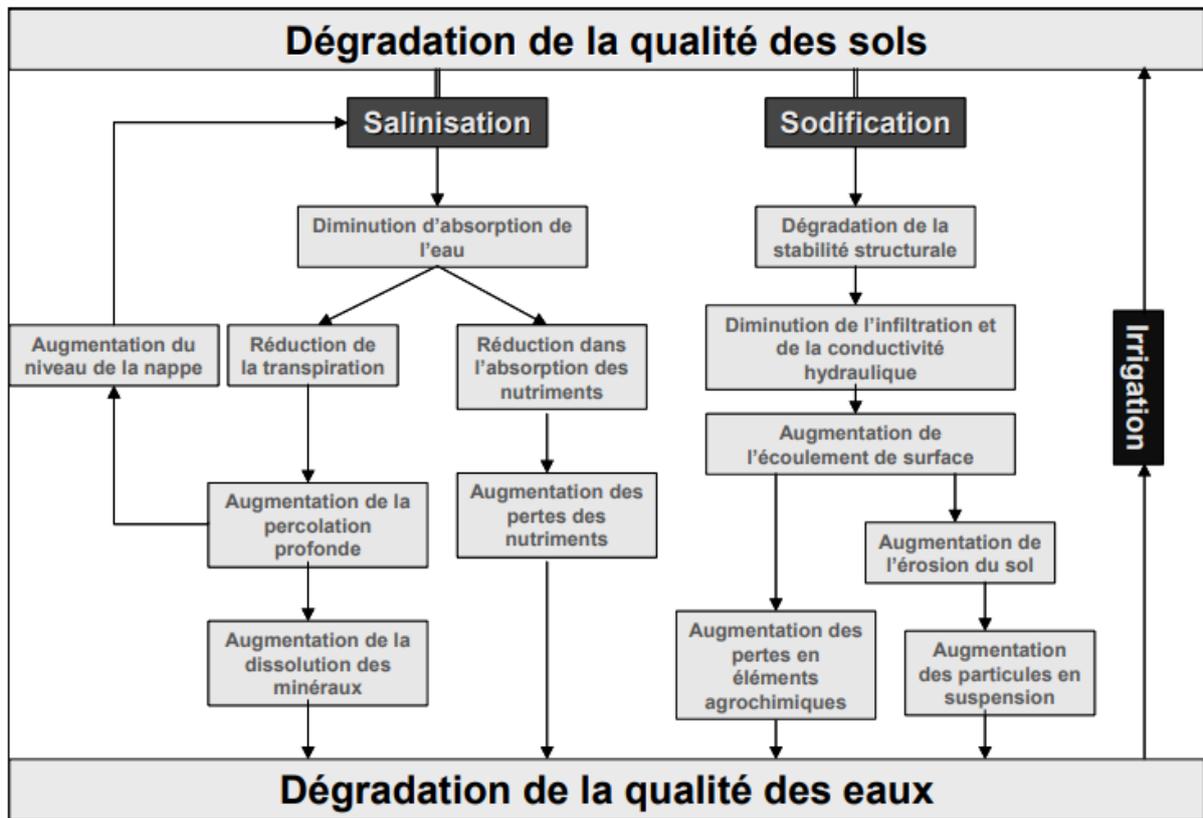
Les sols alcalins ont une conductivité électrique de moins de 4 dS/m et un taux desodiuméchangeablesupérieur à 13.

Ce sont des sols caractérisés par une teneur élevée en sels alcalins (principalement les carbonates), le terme alcalin est appliqué à des sols résultant du processus d'alcalinisation qui sont définit par les critères suivants :

\* La conductivité de l'extrait à saturation est inférieure 4mmhos /cm à 25°C.

\* Le Ph et supérieur à 8,5.

\* Le pourcentage en sodium échangeable (ESP) est supérieur à 15%.



**Figure 2 :** Processus de dégradation de la qualité des sols suite à l'irrigation de ces sols (Lahlou et *al.*, 2002).

#### 4.3. L'effet du sel sur les sols :

Les sols salés sont des sols dont leur évolution est due à la présence excessive des sels solubles, c'est à dire ceux qui sont plus solubles que le gypse et/ou un fort taux de sodium échangeable. Ce qui leur confère des propriétés physiques défavorable à la croissance des végétaux (CPCS, 1967).

Ce qui fait qu'au niveau physique l'accumulation des sels comme le sodium peut avoir une action néfaste sur la structure du sol.

En présence de quantités importantes du sodium, le gonflement des terres aboutit à la séparation des particules d'argiles et de la matière organique ; le résultat en est un tassement serré des particules du sol, ce tassage des particules réduit le volume et le nombre des espaces

poreux, et de ce fait l'eau et l'air ne peuvent plus circuler dans le sol (Donahue, 1965 in Sinoussi, 2001).

Ce qui rend la capacité de rétention en eau du sol très faible (Daoud et Halitim, 1994).

#### **4.4. Type de salinisation des sols:**

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

##### **► La salinisation primaire:**

Près de 80% des terres salinisées ont une origine naturelle (édaphique), 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 qui sont :

- \* 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).

Ce type de sol est très fréquent dans les zones arides dû à une évapotranspiration potentielle qui dépasse largement la quantité d'eau arrivée au sol (Antipolis, 2003).

##### **► La Salinisation secondaire:**

Environ 20% des terres salinisées ont une origine humaine ou anthropique elles sont qualifiées de (secondaires) (Bouchoukh, 2010).

Noomene (2011) signale que la salinisation secondaire est le résultat des activités humaines qui modifient l'équilibre hydrologique du sol entre l'eau appliquée (irrigation ou de pluie) et de l'eau utilisée par les cultures (transpiration).

Selon, Noomene (2011), les causes les plus fréquentes sont :

- \* Le défrichement des terres et le remplacement de la végétation pérenne avec des cultures annuelles ;
- \* L'utilisation des eaux d'irrigation riches en sel ;
- \* Un drainage insuffisant et un système d'irrigation déséquilibré...

#### **4.5. Les moyens de lutte contre la salinisation des sols :**

Selon Lacharme (2001), les moyens de lutte contre la salinisation des sols sont :

##### **► Le drainage profond :**

La principale méthode et la plus adaptée pour lutter contre la salinité est la réalisation de systèmes de drainage adaptés pour permettre:

- La création de flux souterrain permettant d'évacuer les sels en excès hors de la parcelle.
- De couper les flux souterrains d'eau chargée en sels d'une parcelle à une autre.

► **La lutte contre les remontées capillaires :**

La première méthode est le rabattement de la nappe phréatique salée par des drains.

Autre méthode : il est conseillé rapidement après la récolte de faire un léger travail du sol superficiel pour créer en surface une couche de terre pulvérisée.

► **Eviter les apports d'eau excessifs :**

Il faut essayer de trouver un équilibre entre les besoins de la culture et les apports en eau. Tout apport supplémentaire correspondra à un apport de sels supplémentaire, surtout si la culture ne bénéficie pas de systèmes de drainage.

► **La pré germination et irrigations continues pendant la levée :**

Dans les zones à risques de salinité moyens et importants, la méthode de pré germination des semences limitera fortement la mortalité due aux sels dans la phase de germination.

► **L'utilisation de variétés tolérantes à la salinité :**

Les problèmes de salinité peuvent être contrebalancés par l'utilisation des variétés tolérantes.

## **I.5. Effet du stress salin sur les plantes :**

### **5.1. La plante et le stress salin :**

L'eau est une ressource indispensable pour les végétaux, sa présence est une condition indispensable pour que toute plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales. Cependant, cette ressource n'est pas toujours facile à y accéder dans le sol, suivant le milieu naturel, ainsi les plantes présentes sur des surfaces sèches ou salées vont être exposées à un stress hydrique important (Kulkarni et *al.*, 2000).

Dans le cas d'un stress salin, une double problématique se pose à l'organisme végétal : d'un côté, la présence du sel, en abaissant le potentiel hydrique du sol, menace l'approvisionnement de la plante en eau, de l'autre, l'absorption du sel dans les tissus perturbe le fonctionnement physiologique normal des cellules (Hashem et *al.*, 1998).

Les grandes concentrations en sel dissous dans la solution du sol ont des effets délétères sur les végétaux, certains se sont adaptés à ces concentrations par différents mécanismes physiologiques, et d'autre y sont sensibles (Zhu, 2007).

Les végétaux sont classés selon deux types :

**► Les glycophytes :**

Les glycophytes sont des plantes apparemment dépourvues de bases génétiques pour une tolérance au sel, elles englobent la majorité des cultures végétales (Glenn et Brown, 1999), exposées à des conditions salines, ces plantes subissent des désordres nutritionnels (Grattan et Grieve, 1992).

Selon (Parks et *al.*, 2002), cette sensibilité est due à leur incapacité d'éliminer efficacement les ions Na<sup>+</sup> du cytoplasme.

**► Les halophytes :**

Les halophytes sont des plantes naturellement adaptées aux milieux salés.

La concentration intracellulaire de ces plantes en sel peut atteindre 1M grâce à l'haloadaptation spécifique des enzymes de la paroi cellulaire et des tissus (Flowers et Colmer, 2015).

Selon leur exigence en sel, (Le Houérou, 1993), classe les halophytes en trois catégories :

\* **Les halophytes** proprement dits : tolérant des taux relativement faibles, de 40 à 100 mM dans une solution de sol.

\* **Les euhalophytes** : supportent des concentrations salines de l'ordre de 100 à 500 mM.

\* **Les hyper halophytes**: se développent à des concentrations excédant celles de l'eau de mer. Le degré d'halophilie semble être influencé par l'âge et le stade physiologique de la plante (Flowers et Colmer, 2015).

La salinité, même à des taux faibles (< 4 dS m<sup>-1</sup>), engendre un stress physiologique sur les plantes et constitue un problème majeur pour l'agriculture, ses effets néfastes touchent aussi bien les glycophytes que les halophytes (Zhu, 2002).

**5.2. Les plantes selon la sensibilité à la salinité**

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 :

► **Les halophytes vraies** : dont la production de biomasse est stimulée par la présence de Sel, ces plantes présentent des adaptations poussées et sont naturellement favorisées par ces conditions.

► **Les halophytes facultatives** : montrant une légère augmentation de la biomasse à des teneurs faibles en sel.

► **Les non-halophytes résistantes** : supportent de faible concentration en sel.

► **Les glycophytes ou halophobes** : sensible à la présence de sel (Calu, 2006).

### 5.3. Effet du stress salin sur la plante :

La réaction des plantes à la salinité se fait par des modifications adaptatives morphologiques, anatomiques, structurales et métaboliques (Denden *et al.*, 2005).

Cependant la salinité, qu'elle soit naturelle ou induite, constitue un frein au développement des plantes, en effet, la salinité agit sur tous les aspects de la biologie des plantes.

Ces effets négatifs du sel sont généralement considérés sous trois aspects :

\* L'aspect osmotique qui a eu la prépondérance des études et qui se traduit par une moindre disponibilité en eau pour les plantes.

\* L'aspect ionique et la toxicité des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  qui ont un effet néfaste sur les structures membranaires.

\* Le déséquilibre nutritionnel causé par les quantités excessives de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  et qui empêchent certains ions essentiels tels  $\text{K}^+$  que d'être prélevés (Chorfi, 2008).

#### 5.3.1. L'effet du stress salin sur l'eau dans la plante :

Une forte concentration saline dans le sol est tout d'abord perçue par la plante comme une forte diminution de la disponibilité en eau, cela nécessite un ajustement osmotique adapté, afin que le potentiel hydrique cellulaire demeure inférieur à celui du milieu extracellulaire et à celui du sol.

Ce phénomène assure d'une part, la poursuite de l'absorption de l'eau du sol, et d'autre part, la rétention de l'eau intracellulaire et le maintien de la turgescence, lorsque l'ajustement osmotique est insuffisant, l'eau a tendance à quitter les cellules, ce qui provoque un déficit hydrique et la perte de la turgescence (Niu *et al.*, 1995 ; Bohnert et Shen, 1999 ; Hasegawa *et al.*, 2000).

#### 5.3.2. Effet du stress salin sur la Transpiration :

Un sol chargé en ions possède une pression osmotique plus élevée, ce qui nécessite une augmentation de la succion des plantes concernées et ainsi de la transpiration, l'extraction y étant plus difficile.

Au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment diminuant la transpiration afin de se préserver (Slama, 2004).

### 5.3.3 Effets du stress salin sur l'alimentation minérale :

L'entrée du sel dans la plante provoque généralement un déséquilibre ionique qui se traduit suivant les espèces par des carences ou excès en certains éléments.

Selon la composition ionique de la solution saline, la toxicité ionique ou les déficiences nutritionnelles peuvent survenir à cause de la prédominance d'un ion spécifique ou à cause des effets compétitifs entre cations et anions (Bernstein *et al.*, 1974).

En général, l'antagonisme  $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$  est nettement plus marqué chez les glycophytes que chez les halophytes qui paraissent dotées d'un système d'absorption efficace leur permettant d'assurer une alimentation correcte en  $\text{NO}_3^-$  même quand les concentrations en  $\text{Cl}^-$  dépassent plus de 100 fois celles de  $\text{NO}_3^-$  (Osmond *et al.*, 1980).

L'excès de sodium et de chlorure augmente la perméabilité membranaire, ce qui accélère la diffusion des électrolytes dans le milieu extérieur et réduit la sélectivité membranaire (Meychik *et al.*, 2005), par ailleurs, Kelley (1963) a révélé que la nocivité d'une eau d'irrigation salée est souvent liée au fait que cette eau ait appauvri le sol en calcium assimilable. Ainsi l'addition de  $\text{Ca}^{2+}$  à l'environnement racinaire a été suggérée comme moyen d'augmentation de la tolérance au stress salin (Tuna *et al.*, 2007).

En effet, cet élément rentre dans l'intégrité structurale et fonctionnelle de la membrane cytoplasmique, et sa présence peut régler l'absorption des ions en faveur du potassium (Arshi *et al.*, 2006), alors que celle du sodium est inhibée (Shabala *et al.*, 2005).

### 5.3.4. Effet du stress salin sur la biochimie de la plante :

Dans les conditions salines il y a un changement dans le modèle d'expression des gènes, et des changements qualitatifs et quantitatifs dans la synthèse des protéines (Reynolds *et al.*, 2001).

Plusieurs études ont montré que le chlorure de sodium diminue la synthèse des protéines et augmente leur hydrolyse chez les plantes cultivées telle que le petit pois, la vigne et le

haricot (Tremblin et Coudret, 1986).

De leur côté, (Agastian *et al.*, 2000) ont rapporté que les protéines solubles augmentent à des niveaux bas de salinité et diminuent à des seuils élevés des concentrations salines chez les Mûres.

Il a été aussi observé que le stress salin induit une perturbation de la composition lipidique au niveau des membranes cellulaires, affectant ainsi leur stabilité (Alem et Amri, 2005).

(Wu *et al.*, 1998) ont analysé le changement de la composition des lipides soumis à cette contrainte dans la membrane plasmique des racines et ont rapporté que les pourcentages molaires des stérols et les phospholipides diminuent avec l'augmentation de la salinité, mais le ratio stérols/phospholipides n'est pas affecté par le NaCl.

# **Chapitre II :**

## **Mécanismes d'osmoadaptation**

Les plantes augmentent leur tolérance au stress osmotique par l'évitement ou la tolérance au stress (Levitt, 1980).

L'évitement du stress comprend une variété de mécanismes protecteurs qui retardent l'effet négatif du stress sur les plantes, la tolérance au stress est la capacité des plantes à s'acclimater aux conditions du stress par le développement de mécanismes biochimiques et moléculaires.

Ces mécanismes sont soit des mécanismes de faible complexité, impliquant des changements de divers processus biochimiques ou bien de haute complexité, impliquant des changements qui protègent des processus majeurs tels que la photosynthèse, la respiration et les changements structuraux des chromosomes et des chromatines (Parida et Das, 2005).

## **II.1. Mécanisme d'adaptation des plantes au stress salin :**

### **1.1. Adaptations morphologiques**

La salinité est connue pour affecter de nombreux aspects des plantes et d'induire de nombreux changements dans leur morphologie.

La morphologie et la structure des halophytes sont adaptées dans le sens de l'économie d'eau, les caractères associées à cette adaptation sont:

- ▶ Stomates rares (Heller et *al.*, 1998)
- ▶ Des cellules à grandes vacuoles pour favoriser le stockage du NaCl (Luttge et *al.*, 2002)
- ▶ La succulence qui se traduit par une accumulation d'eau dans les cellules constitutives des tissus, des organes aériens.

La succulence des cellules foliaires, se traduisant par une augmentation de l'épaisseur des feuilles, est l'une des modifications qui apparaît de façon plus importante chez les espèces les plus tolérantes, on note de plus, la réduction de la surface foliaire, la présence d'une cuticule épaisse et l'apparition plus précoce de la lignification de quelques organes à la fin de leur cycle de vie (Poljakoff-Mayber, 1975; Raache et Karboussa, 2004).

### **1.2. Adaptation physiologique :**

#### **1.2.1. Exclusion**

Chez les plantes sensibles au NaCl, le Na<sup>+</sup> s'accumule dans les racines, puis exclu les feuilles, ces plantes sont dites «excluser» (Haouala et *al.*, 2007).

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 (Sentenac et Berthomieu, 2003).

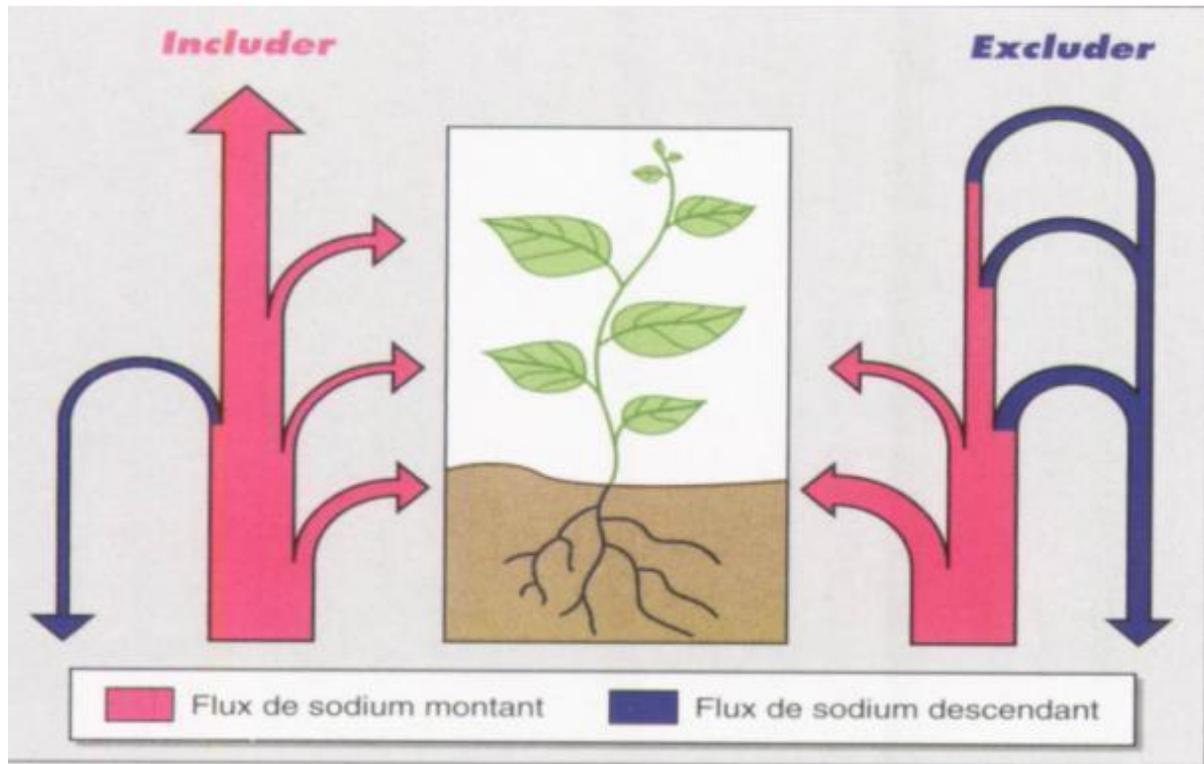
Dans ce cadre, la sortie de  $\text{Na}^+$  des vaisseaux du xylème est en échange d'une entrée de  $\text{K}^+$  venant des cellules parenchymateuses du xylème et du parenchyme avoisinant, joue un rôle important dans la tige et les racines (Luttge et *al.*, 2002).

### **1.2.2. Inclusion**

L'inclusion est la stratégie la plus efficace pour éviter la toxicité de  $\text{Na}^+$  sur des sites métaboliques dans le cytoplasme (Jebnoute, 2008), les plantes tolérant le  $\text{NaCl}$ , sont dites «includer» ramassent le sel qui parvient aux feuilles au même titre que l'eau, par le mouvement ascendant de la sève dans les vaisseaux, à l'intérieur des cellules, le sel est alors stocké dans les vacuoles grâce à des systèmes de pompes moléculaires ou excrété par des glandes vers l'extérieur (Alem et Amri, 2005), l'excrétion dans les glandes à sel est très spécifique,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  et  $\text{HCO}_3^-$  sont excrétés contre le gradient de concentration, alors que des ions comme  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{SO}_4$  et  $\text{PO}_4^-$  sont maintenus contre leur gradient (Hopkins, 2003).

### **1.2.3. Compartimentation vacuolaire**

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 (Sentenac et Berthomeu, 2003 *in* Bouchoukh, 2010).



**Figure 3 :** Schématisation du bilan de la circulation du sodium dans les plantes de type incluser ou excluser (Levigneron et *al.*, 1995)

### 1.3. Adaptations moléculaires

A l'avenir, les stratégies d'améliorations des plantes cultivées sont basées sur l'utilisation des techniques des marqueurs moléculaires et des biotechnologies, et peuvent être utilisées conjointement avec des méthodes traditionnelles d'amélioration (Ribaut et Hoisington, 1998).

Les marqueurs de l'ADN devraient rehausser le taux de la récupération de génome récurrent isogonique après hybridation et faciliter l'introgession des locus quantitatifs (Quantitative trait locus) nécessaires à augmenter la tolérance au stress.

Les techniques des marqueurs moléculaires ont été utilisées avec succès pour transférer les allèles d'intérêt de parents sauvages dans les cultivars commerciaux (Tanksley et Mccouch, 1997).

### 1.4. Adaptations hormonales

L'ABA (acide abscissique) est synthétisé dans les racines de plusieurs espèces en réponse au différents stress (Baker et Lachno, 1989, Nemat Alla et *al.*, 1994), l'accumulation de l'ABA est une réponse naturelle qui sert de médiateur de degré pour que la plante réponde au stress de l'environnement (Moons et *al.*, 1995).

Dans la plante, le principal rôle de l'ABA et le plus important c'est le contrôle du stress. Habituellement, les racines sont les premières affectées par le manque d'eau et elles réagissent en produisant de l'ABA qui sera transporté par le système vasculaire vers les branches et les feuilles où il provoquera une baisse de la transpiration par la fermeture des stomates (Hartung et *al.*, 2002).

### 1.5. Adaptation biochimique

Face à l'augmentation des sels dans un sol en cours d'un stress salin, 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 (El Midaoui et *al.*, 2007).

### 1.6. Adaptation métabolique

#### 1.6.1. Accumulation des antioxydants

Les formes actives d'oxygène, telles que le peroxyde d'oxygène (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), les radicaux super-oxydes (O<sub>2</sub><sup>-</sup>) et hydroxyle (OH<sup>-</sup>), sont produites au cours des processus cellulaires aérobie et de façon plus accrue suite aux stress abiotiques, notamment la salinité (Brosche et *al.*, 2010).

Ces composés, lorsqu'ils sont accumulés en faible quantité, peuvent servir de signal pour induire l'expression de gènes de réponse et de défense cellulaires (Parent et *al.*, 2008). La production excessive de ces composés provoque des dégâts oxydatifs et deviennent toxiques pour la cellule (Mahjan et *al.*, 2008).

Le radical hydroxyle, par exemple, risque d'endommager les structures chlorophylliennes, protéines nucléiques et lipides, et par conséquent entraver le métabolisme cellulaire, la physiologie de la plante et finalement la croissance et le rendement (Imlay et Linn, 1986).



## II.2. Aspects et mécanismes de l'halotolérance

Généralement les réponses des plantes à un stress osmotique sont de deux sortes : détoxification de la cellule et maintien de l'homéostasie en vue de la restauration d'une croissance normale (Zhu, 2002).

### 2.1. La détoxification

L'augmentation du taux des radicaux oxygènes libres dans les cellules, consécutivement à un stress biotique ou abiotique, présente des effets néfastes sur les macromolécules (protéines et ADN) (Hernandez *et al.*, 2001).

La détoxification de la cellule végétale est l'un des mécanismes de l'halotolérance à long terme. Elle consiste à éliminer les radicaux en question soit par synthèse de taux élevés d'enzymes antioxydantes, catalase, peroxydase et glutathion-réductase (Hernandez *et al.*, 2001), soit par l'accumulation d'osmoprotecteurs (Zhu, 2002).

### 2.2. L'homéostasie

L'homéostasie, processus d'autorégulation pour le maintien de l'équilibre et l'adaptation aux changements externes, est réalisée par les plantes dans les environnements défavorables. L'homéostasie peut être ionique ou osmotique, dans les deux cas elle doit être restaurée (Zhu, 2002).

#### 2.2.1. L'homéostasie ionique

Le maintien de l'homéostasie ionique est critique pour les plantes confrontées à de fortes salinités, ceci implique l'accumulation d'ions inorganiques ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ), leur compartimentation et leur excrétion (Yeo, 1998).

L'absorption des sels est un critère vital pour les plantes des sols salés pour une croissance normale et une assimilation de l'eau (Parks *et al.*, 2002).

Afin d'épargner les enzymes cytoplasmiques des effets toxiques, les ions accumulés en excès doivent être accumulés dans des vacuoles où ils servent comme osmolytes (Bohnert et Shen, 1999 ; Hasegawa *et al.*, 2000), l'accomplissement de cette étape nécessite la stimulation des pompes  $\text{H}^+$  (Munns, 2002), et une composition lipidique modifiée des vacuoles pour empêcher toute perte de  $\text{Na}^+$  vers le cytoplasme (Glenn *et al.*, 1999).

Les halophytes possédant cette capacité d'absorber et d'accumuler les sels sont choisies pour remédier aux sols affectés par la salinité et leur revalorisation (Keiffer et Ungar, 2002).

Le maintien de faibles concentrations en ions Na<sup>+</sup> dans le cytoplasme nécessite également leur excrétion par un mécanisme de transport actif contre un gradient de concentration déterminé (Zhu, 2002). Ainsi, les halophytes, par exemple, réduisent la quantité d'ions Na<sup>+</sup> dans le xylème pour que la quantité de sel fournie aux feuilles soit adéquate pour la croissance (Flowers et Colmer, 2015).

### 2.2.2. L'homéostasie macromoléculaire

Un potentiel osmotique élevé dans les vacuoles est équilibré par une accumulation de solutés compatibles dans le cytoplasme (Bohnert *et al.*, 1999 ; Glenn et Brown, 1999).

L'ajustement osmotique accompli par les solutés compatibles permet le maintien de :

- ▶ La turgescence (Sakamoto et Murata, 2002)
- ▶ Nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...)
- ▶ l'état naturel des macromolécules en empêchant l'accumulation de radicaux oxygène toxiques, contribuant ainsi au contrôle redox (Hasegawa *et al.*, 2000).

### II.3. Les solutés compatibles

Les solutés compatibles sont de petites molécules osmolytes organiques (les sucres, les polyols, les acides aminés, et leurs dérivés, les bétaines et les éctoïnes). Ils sont dits "compatibles" car n'influent pas sur la physiologie et les processus cellulaires (la réplication de l'ADN, interactions ADN-protéines et les mécanismes métaboliques) même à des concentrations intracellulaires élevées (Robert, 2005).

En plus de leur action protectrice sur la cellule entière, ces solutés ont des effets significatifs sur les biomolécules *in vitro*, il s'agit de la stabilisation des protéines et des structures d'acides nucléiques (Matthias, 2008), ces osmolytes peuvent être synthétisés par la cellule ou transportés dans la cellule du milieu, leur accumulation contribue à maintenir la pression de turgescence interne, le volume des cellules et la concentration d'électrolytes, tous des éléments importants de la prolifération cellulaire (Robert, 2005).

Ces molécules agissent à des concentrations extérieures aussi faibles que 1mM et leur accumulation est accompagnée par une augmentation du volume d'eau du cytoplasme pour éviter la déshydratation cellulaire (Kempf et Bremer, 1998).

Il faut distinguer 2 classes de soluté compatibles :

Les uns n'ont aucun effet de stimulation sur la croissance des cellules en milieu à forte osmolarité.

Les autres, par contre, ont un important effet de stimulation sur le taux de croissance lorsqu'ils sont ajoutés au milieu de culture. Ce sont des osmoprotecteurs (Strøm et Cool, 1983).

(Bremer et Kramer, 2000) ont classé les solutés compatibles selon leurs caractéristiques biochimique en :

- ▶ Acides aminés (glutamate, proline) ;
- ▶ Dérivés des acides aminés (éctoïne) ;
- ▶ Ammoniums quaternaires appelés bétaines (glycine bétaine, carnitine) et leurs dérivés (proline-bétaine, alanine-bétaine, sérine bétaine, valine bétaine, trigonelline, Diméthylsulfonio-propionate, diméthylsulfonio-acétate) ;
- ▶ Peptides courts (N-acétyl glutamine amide,  $\gamma$ -glutamylglutamine) ;
- ▶ Polyols (glycérol, glucosyl glycérol) ;
- ▶ Sucres (tréhalose, saccharose).

### 3.1. La proline

La proline, imino-acide, est l'un des solutés compatibles les plus communs qui constituent un élément essentiel dans les métabolismes cellulaires et jouent un rôle important dans l'ajustement osmotique de la cellule.

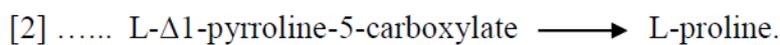
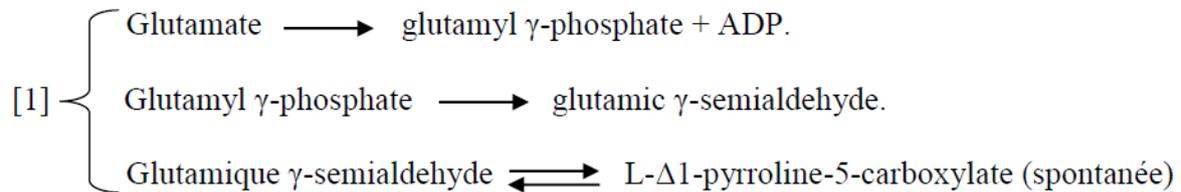
En plus des plantes, l'accumulation de la proline a été observée chez les bactéries, les protozoaires, les algues et les invertébrés marins (Saxena *et al.*, 2013).

Les études des métabolismes des plantes ont montré qu'une grande partie de la proline accumulée dans ces derniers en réponse au stress est synthétisée à partir du glutamate, la proline peut également être synthétisée à partir de l'ornithine.

Pour la voie de glutamate, ce dernier est converti en glutamique  $\gamma$ -semialdéhyde et L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate par l'action de l'enzyme L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate synthétase [1]. Par la suite, la L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate est transformé en proline sous l'action de l'enzyme L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate réductase [2] (Hare et Cress, 1997).

Chez les bactéries, le métabolisme de la proline a été largement étudié, chez *Escherichia coli*, sa synthèse est assurée par trois enzymes codées par les trois gènes pro B, pro A, pro C. Premièrement, le glutamate est transformé en glutamyl  $\gamma$ -phosphate sous l'action de l'enzyme  $\gamma$ -glutamyl kinase codée par le gène pro B, par la suite, l'enzyme glutamate  $\gamma$ -semialdéhyde déshydrogénase, codée par le gène pro A, transforme le glutamyl  $\gamma$ -phosphate en glutamate  $\gamma$ -semialdéhyde transformé spontanément à son tour en L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate.

La dernière étape est commune avec les plantes, où le L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate est transformé sous l'action de l'enzyme L- $\Delta$ 1-pyrroline-5-carboxylate réductase, codée par le gène pro C, en proline (Sokhansanj et *al.*, 2006).



### 3.2. Les ammoniums quaternaires (la glycine bêtaïne)

Les ammoniums quaternaires naturels constituent une classe de métabolites avec plus de cent molécules rapportés, y compris des représentants bien connus comme la choline et la glycine-bêtaïne. Ces composés sont largement distribués dans la nature et synthétisés par une grande variété d'organismes, avec le temps, il est devenu évident que certains de ces composés s'opposent aux stress exogènes (Anthoni et *al.*, 1991).

La glycine-bêtaïne est l'un des osmolytes les plus couramment accumulés dans la nature, ainsi que la molécule osmoprotectrice la plus performante et stimulatrice de la croissance des bactéries sous conditions du stress (Le Marrec, 2011).

Au niveau cellulaire, la glycine bêtaïne posséderait plusieurs fonctions :

- Stabilisation de la structure quaternaire des enzymes et des protéines ;
- Maintien de la stabilité membranaire et rétention de l'eau intracellulaire dans des conditions du stress salin, du froid ou de température élevée (Saxena et *al.*, 2013).

La voie de synthèse la plus connue de la glycine-bêtaïne inclut deux étapes d'oxydation de la choline avec la bêtaïne aldéhyde comme un intermédiaire.

Chez les plantes, la première réaction d'oxydation de la choline est catalysée par la choline mono-oxygénase (CMO).

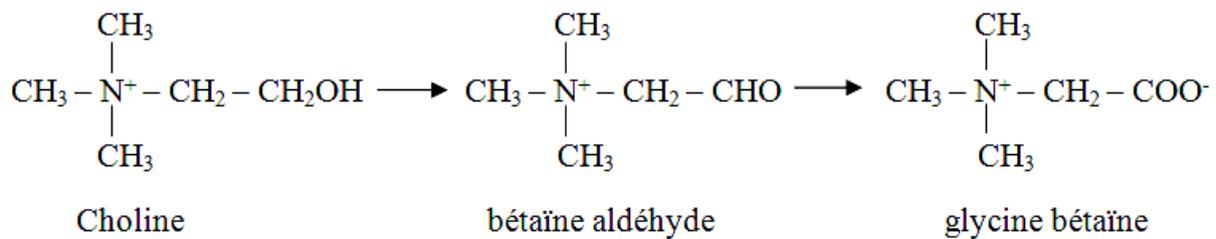
La deuxième étape est assurée par l'enzyme bêtaïne aldéhyde déshydrogénase (BADH), qui est composée de deux sous-unités identiques de 54 kD.

Les deux enzymes précédemment citées sont localisées au niveau des stromas des chloroplastes (McNeil et *al.*, 1999).

Chez les bactéries, et même les animaux, la première réaction d'oxydation est catalysée par l'enzyme choline déshydrogénase (CDH), cependant, chez certaines bactéries, l'enzyme

impliquée dans la transformation de la choline en bétaine aldéhyde est la choline oxydase (COD).

La deuxième étape d'oxydation aboutissant à la glycine-bétaine est assurée par l'enzyme (BADH), de même, les deux enzymes (CDH et COD) peuvent aussi catalyser cette deuxième réaction d'oxydation (Takabe et *al.*, 2006).



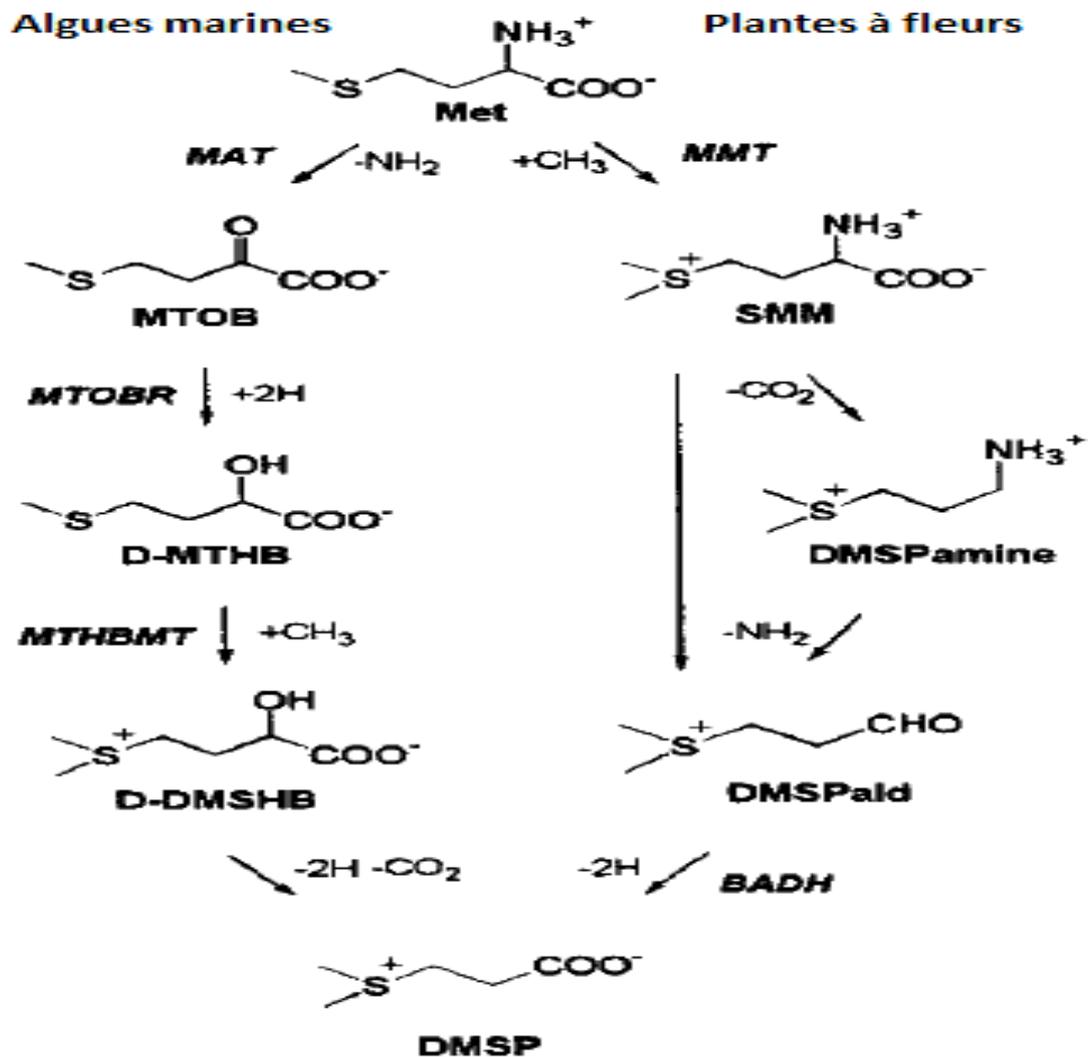
**Figure 5** : synthèse de la glycine bétaine à partir de la choline (Takabe et *al.*, 2006).

### 3.3. Les sulfoniums tertiaires (Diméthylsulfonio-propionate)

Le composé sulfonium tertiaire Diméthylsulfonio-propionate (DMSP) est commun chez les algues marines et plusieurs familles des plantes supérieures (Asteraceae, Poaceae etc.) (Kirst, 1996 ; Rathinasabapathi, 2000), la remarquable similitude de structure entre la glycine-bétaine et le DMSP a poussé les chercheurs à déterminer si cet analogue soufré peut se substituer à la glycine-bétaine en tant qu'osmoprotecteur chez les bactéries.

Leurs travaux ont permis de révéler sa grande efficacité dans l'amélioration des cultures bactériennes sous conditions de stress (Le Rudulier et *al.*, 1996).

La méthionine est le précurseur du DMSP chez les plantes ainsi que chez les algues marines. Cependant, les étapes de sa synthèse et les enzymes impliquées varient entre les deux (McNeil, 1999).

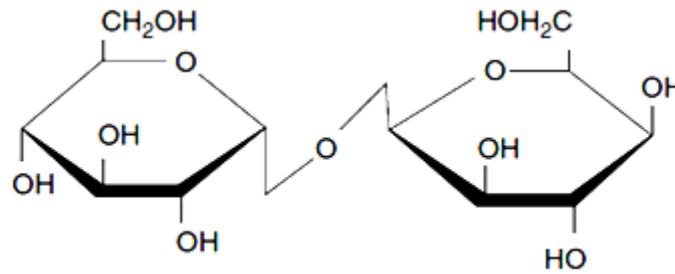


**Figure 6 :** synthèse de DMSP chez les algues marines et les plantes (McNeil, 1999).

### 3.4. Le tréhalose

Le tréhalose est un disaccharide formé par une liaison  $\alpha, \alpha$ -1,1 entre deux molécules de glucose, cette molécule est retrouvée chez plusieurs organismes tels que les bactéries, les champignons les plantes et les insectes.

Le rôle du tréhalose dans ces organismes varie de la protection des membranes à la stabilisation des protéines et des enzymes cellulaires sous stress abiotique dû au froid, à la dessiccation ou à la chaleur (Streeter et Gomez, 2006).



**Figure 7 :** Structure du tréhalose (Streeter et Gomez, 2006).

La synthèse du tréhalose peut se faire par 5 voies différentes, selon l'organisme qui le produit. Les différentes réactions ainsi que les enzymes impliquées sont résumées dans le tableau 1.

**Tableau 1 :** les voies de synthèse du tréhalose et les enzymes impliquées (López-Gómez et Lluch, 2012).

Enzymes	Synthèse
TPS	UP-glucose + glucose-6-P $\longrightarrow$ UDP + tréhalose-6-P
TPP	UDP + tréhalose-6-P $\longrightarrow$ UDP + P <sub>i</sub> + tréhalose
TreY	[Glu- $\alpha$ (1-4)] <sub>n</sub> glu- $\alpha$ (1-4)]glu $\longrightarrow$ [glu- $\alpha$ (1-4)] <sub>n</sub> glu- $\alpha$ (1-1)]glu
TreZ	[Glu- $\alpha$ (1-4)] <sub>n</sub> glu- $\alpha$ (1-1)]glu $\longrightarrow$ [glu- $\alpha$ (1-4)] <sub>n</sub> + tréhalose
TreS	Glucose- $\alpha$ (1-4)glucose (maltose) $\longrightarrow$ tréhalose
TreP	Glucose-1-P + glucose $\longrightarrow$ tréhalose + P <sub>i</sub>
TreT	ADP-glucose + glucose $\longrightarrow$ tréhalose + ADP

#### II.4. Effet de la symbios emycorhizienne dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques

L'interaction entre les champignons MA (mycorhiziens à arbuscules) et les plantes est extrêmement ancienne puisqu'elle date d'environ 450 millions d'année, moment de l'apparition des premières plantes terrestres, en effet, plusieurs études de

fossiles montrent des structures fongiques très semblables à celles typiquement observées chez les champignons MA actuels. Parmi ces fossiles, certains datent du Dévonien inférieur et montrent notamment des structures ressemblantes à des arbuscules (Remy et *al.*, 1994) et d'autres présentent des spores datent de l'Ordovicien (Redecker et *al.*, 2000).

Encore aujourd'hui, la grande majorité des espèces de plantes terrestres (environ 80 %, y compris chez les mousses et les hépatiques) sont capables d'effectuer une symbiose MA, indiquant un incroyable succès évolutif concernant cette interaction symbiotique, il existe malgré tout plusieurs familles de plantes incapables de réaliser cette symbiose, dont certaines s'engagent dans d'autres relations symbiotiques et d'autres sont totalement non mycotrophes.

En dehors de ces exceptions, les plantes sont donc normalement en interaction avec un champignon MA, la condition non mycorhizée restant inhabituelle (Smith & Smith, 2011).

Les intérêts de la symbiose MA pour les plantes sont nombreux, tout d'abord, le champignon se développe dans les racines mais aussi au niveau extra-racinaire dans le sol, le nom de mycorhizosphère est attribué à la zone explorée par les deux partenaires (Linderman, 1988), grâce à son réseau mycélien, le volume de sol exploré par le champignon est bien plus grand que celui parcouru par les racines seules.

Il peut donc avoir accès à des ressources supplémentaires en eau et en éléments minéraux qui sont transmis ensuite à la plante hôte au niveau des racines, le principal avantage pour la plante est donc une meilleure nutrition hydrique et minérale en particulier en phosphate (Smith & Read, 2008).

Les plantes mycorhizées reçoivent du phosphate de la part du champignon et cela se traduit le plus souvent par une augmentation de la biomasse par rapport à des plantes non colonisées (l'effet est d'autant plus net que les plantes sont en conditions de carence phosphatée).

De plus, l'état mycorhizé fournit aussi à la plante une meilleure résistance aux stress abiotiques comme le stress hydrique, salin ou la présence de métaux lourds (Al-Karaki, 2000 ; Aroca et *al.*, 2007 ; Hildebrandt et *al.*, 2007), mais aussi aux stress biotiques, en effet, des plantes mycorhizées sont plus résistantes à certains

pathogènes racinaires (Whipps, 2004), mais aussi foliaires (Liu et *al.*, 2007 ; Campos-Soriano et *al.*, 2011).

De plus, la symbiose MA améliore l'utilisation hydrique et photosynthétique par la plante hôte, elle augmente aussi l'activité des enzymes antioxydants afin de faire face aux ERO générées par la salinité (Bompadre et *al.*, 2014).

### **II.5. Mécanisme des PGPB (Plant Growth Promoting Bacteria) vis-à-vis de la tolérance à la salinité**

Les PGPB sont des bactéries du sol, de la rhizosphère, du rhizoplan, de la phyllosphère ou endophytes qui sous certaines conditions, sont bénéfiques pour les plantes (Bashan et de-Bashan, 2005), elles sont communément utilisées pour améliorer le rendement de diverses cultures (Bashan et *al.* 2008), elles appartiennent à plusieurs genres incluant *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Herbaspirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* et *Gluconacetobacter* (Pedraza, 2008).

Les PGPB sont divisées en deux groupes pouvant stimuler la croissance des plantes de façon directe et indirecte.

Le premier groupe influence directement le métabolisme de la plante en fournissant les substances qui sont habituellement en quantité limitée dans le sol, on y regroupe les bactéries capables de solubiliser les phosphates insolubles, d'augmenter la production des phytohormones et de fixer l'azote atmosphérique (Amarger, 2002; Bashan et *al.*, 2008).

Elles peuvent aussi augmenter la tolérance des plantes à divers stress tels les pesticides et le stress hydrique y compris la sécheresse (Cohen et *al.*, 2009).

Les PGPB qui ont la capacité de fixer l'azote peuvent, à l'aide de la nitrogénase, catalyser la réduction enzymatique de l'azote atmosphérique en ammoniac (Pedraza, 2008), cette fixation biologique offre une source non polluante d'azote et pourrait améliorer la production agricole tout en diminuant l'utilisation des fertilisants synthétiques (Roesch et *al.*, 2008).

Le deuxième groupe bactérien, nommé bio contrôle-PGPB, ne stimule pas directement le métabolisme de la plante, par contre, il influence indirectement la croissance de celle-ci par la prévention des effets causés par des phytopathogènes tels des bactéries, des mycètes, des nématodes et des virus (Bashan et *al.*, 2008).

## **II.6. Mécanisme d'adaptation des bactéries au stress salin**

### **6.1. Effet de la salinité sur la croissance bactérienne**

L'augmentation des concentrations externes en sel pose un problème sérieux pour toutes les cellules vivantes dû à la perméabilité des membranes provoquant ainsi une perte d'eau suite à l'augmentation des teneurs en sel et ceci, se terminera par la mort des cellules (Saum et Müller, 2007).

Les effets du stress salin sur l'activité microbienne dans un sol donné sont complexes et imprévisibles du fait des interactions possibles entre les ions, les bactéries et les particules du sol, de façon générale, les taux élevés de salinité inhibent la croissance de nombreuses bactéries du sol (Polonenko *et al.*, 1986).

Une corrélation négative existe entre le nombre de la flore microbienne et la concentration des sels solubles (Ragab, 1993).

Selon (Moradi *et al.*, 2011), la salinité du sol est considérée comme un facteur du stress réduisant la diversité des microbes en affectant leurs fonctions et leurs activités, le NaCl affecte considérablement la croissance des microorganismes, la population fongique, bactérienne et actinomycétales diminue significativement en présence de 5% de NaCl (Omar *et al.*, 1994).

En présence de concentrations élevées en NaCl, la synthèse d'enzymes, de ribosomes, de protéines (Kushner *et al.*, 1983), et également celle des antibiotiques est inhibée (Ng *et al.*, 2014).

L'activité des nitrogénases, l'infection mycorhizale ainsi que la nitrification diminuent à des taux variant de 50%-70% (Nelson et Mele, 2007).

Le NaCl peut limiter la symbiose par la réduction de la prolifération en ralentissant les processus de colonisation bactérienne et par le mauvais fonctionnement des nodules au niveau des racines (Singleton *et al.*, 1982).

### **6.2. Mécanisme de l'osmoadaptation chez les bactéries**

Le terme "osmoadaptation" décrit l'ensemble des manifestations physiologiques et génétiques de l'adaptation à un environnement de forte ou de faible osmolarité (Galinski, 1995).

L'osmorégulation est le processus majeur d'osmoadaptation contrôlant l'afflux et l'efflux de solutés de la cellule dans des conditions de culture osmotiquement stressantes (Csonka, 1989).

Dans leurs environnements, les bactéries doivent s'adapter à diverses contraintes abiotiques parmi lesquelles le stress ionique (Galinski et Truper, 1994) par le biais de l'osmoadaptation. Il existe deux différentes stratégies utilisées par les microorganismes halophiles afin de balancer la pression osmotique du cytoplasme avec celle du milieu externe :

\*/La première consiste à l'accumulation du potassium et du chlore : cette stratégie exige une adaptation extensive de la machinerie enzymatique intracellulaire au sel, de plus, les protéines doivent maintenir leurs propres conformations et activités.

Pour la plupart des groupes halophiles, cette stratégie n'est pas largement utilisée, les halobacteriaceae, telles que, *Halobacterium salinarum* et *Haloarcula marismortui* sont très connues pour leur adaptation au stress salin par l'accumulation de teneurs élevées en potassium et en chlore (da Costa et al., 1998).

\*/La deuxième stratégie intervient lorsque l'intensité du stress persiste ou augmente (Kempf et Bremer, 1998), elle consiste en l'accumulation de solutés organiques afin de contrôler les activités hydriques internes, de maintenir le volume cellulaire approprié et de protéger les macromolécules intracellulaires des microorganismes soumis aux conditions salines.

Les solutés compatibles sont encore nommées « osmolytes », ils sont généralement de faible poids moléculaire accumulés en teneurs élevées avec l'avantage d'être « compatibles » avec le métabolisme cellulaire (da Costa et al., 1998 ; Lamosa et al., 1998).

Les bactéries accumulent différentes molécules selon l'intensité et la durée du stress parmi lesquelles :

- ▶ L'augmentation intracellulaire de solutés ioniques (ex : K<sup>+</sup>) sert de signal pour la coordination des autres réponses osmorégulatrices (Kempf et Bremer, 1998)
- ▶ Le glutamate de charge négative à pH neutre est synthétisé lors d'un stress osmotique pour contrebalancer les charges positives des ions K<sup>+</sup> (Kempf et Bremer, 1998)
- ▶ La proline dont l'accumulation se fait par transport actif à partir du milieu extérieur, elle contribue à la stimulation de la croissance de plusieurs bactéries comme *S. typhimurium* et *E. coli* (Le Rudulier et Bouillard, 1983 ; Csonka, 1989)
- ▶ La glycine bétaine (GB) Chez les bactéries l'osmoprotecteur le plus efficace (Csonka et Hanson, 1991), elle est généralement accumulée dans le cytoplasme des cellules subissant un stress osmotique à des concentrations excédant 800 mM (Larsen et al., 1987 ; Csonka, 1989),

plusieurs espèces bactériennes répondent positivement à un apport exogène de G.B, même à de faibles concentrations (1 mM) (Bernard et al., 1986).

► Selon (D'Souza-Ault et al., 1993 ; Pocard et al., 1994), plusieurs espèces de *Pseudomonas* (*P. aeruginosa*, *P. fluorescens*, *P. mendocina*, *P. pseudoalcaligenes*, et *P. putida*) accumulent le N-actylglutaminyl-glutamine lorsqu'elles sont confrontées à un stress osmotique en absence de la bétaine ;

► Le glucosylglycérol est le soluté compatible prédominant chez *P. mendocina* et *P. pseudoalcaligenes* (Pocard et al., 1994)

► Des imino-acides (éctoine).

### 6.2.1. Les ions potassium (K<sup>+</sup>)

Les ions potassium constituent l'osmolyte cytoplasmique majeur chez de nombreuses espèces bactériennes, Ils contribuent à la fois dans l'équilibre de la pression osmotique à travers la membrane plasmique et dans la stabilisation de la pression de turgescence cellulaire (Csonka, 1989), toutefois, chez certaines bactéries à Gram positif (exp : *Corynebacterium glutamicum*, *Listeria monocytogenes* ou *Staphylococcus aureus*) et chez les bactéries à Gram négatif modérément halophiles (*Halomonas elongata* ou *Pseudomonas halosaccharolytica*), sa concentration intracellulaire augmente proportionnellement à l'osmolarité externe du milieu de croissance (Ventosa et al., 1998).

Chez les entérobactéries, ces ions jouent le rôle de « messenger secondaire » nécessaire à la mise en place de système de régulation de la pression osmotique interne (Ventosa et al., 1998 ; Bartlett et Roberts, 2004).

### 6.2.2. Le glutamate

Du fait de sa charge négative à pH neutre, le glutamate joue un rôle de contre-ion de la charge positive des ions K<sup>+</sup> (Csonka, 1989).

Il est synthétisé chez les entérobactéries (exp : *Escherichia coli*, *Enterobacter aerogenes*) (Bartlett, 2004), et accumulé chez les espèces de *Pseudomonas* et *Azospirillum* dans des conditions de stress osmotique.

Chez *Azospirillum brasilense*, il est l'acide aminé dominant lorsque la bactérie est cultivée en présence de concentrations modérées ou élevées en NaCl (0,3M- 0,5M) (Miller et Wood, 1996).

### 6.2.3. Le glycosyl-glycérol

Le glycosyl glycérol est un osmolyte dominant chez les cyanobactéries (exp : *Synechocystis* sp), il est synthétisé *de novo* ou transporté à partir du milieu externe.

Ce polyol est synthétisé aussi chez deux espèces halotolérantes de *Pseudomonas* (*mendocina*, *pseudoalcaligenes*) (Pocard et al., 1994 ; Miller et Wood, 1996).

Son analogue, le glycosylglycérate, est synthétisé chez la bactérie halophile extrême, *Methanohalophilus portucalensis*, dans des conditions où l'azote est limitant (Bartlett et Roberts, 2004).

### 6.2.4. L'éctoïne

L'éctoïne est un acide aminé cyclique chargé positivement, elle a été identifiée pour la première fois chez une bactérie phototrophe halophile *Ectothiorhodospira halochloris* (Galinski et al., 1985 in Roberts, 2005), elle a été identifiée comme un important soluté compatible chez les bactéries méthano et méthylotrophes (Trotsenko et Khmelenina, 2002 in Oren, 2008).

Certaines espèces halophiles de *Pseudomonas* (*halosaccharolytica* et *halophyla*) ont la capacité de synthétiser et d'accumuler ce composé comme soluté compatible (Miller et Wood, 1996).

Les bactéries incapables de la synthétiser (exp : *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis* et *Corynebacterium glutamicum*) assurent son transport à partir du milieu extérieur (Bremer et Kramer, 2000).

L'accumulation de l'éctoïne est proportionnelle à la force osmotique du milieu (Bernard et al., 1993), elle ne réprime pas la synthèse de solutés compatibles endogènes (Talibart et al., 1994).

L'éctoïne et son dérivé hydroxy-éctoïne ont ainsi des propriétés protectives contre le stress osmotique, la chaleur, la congélation et la dessiccation (Ciula et al., 1997).

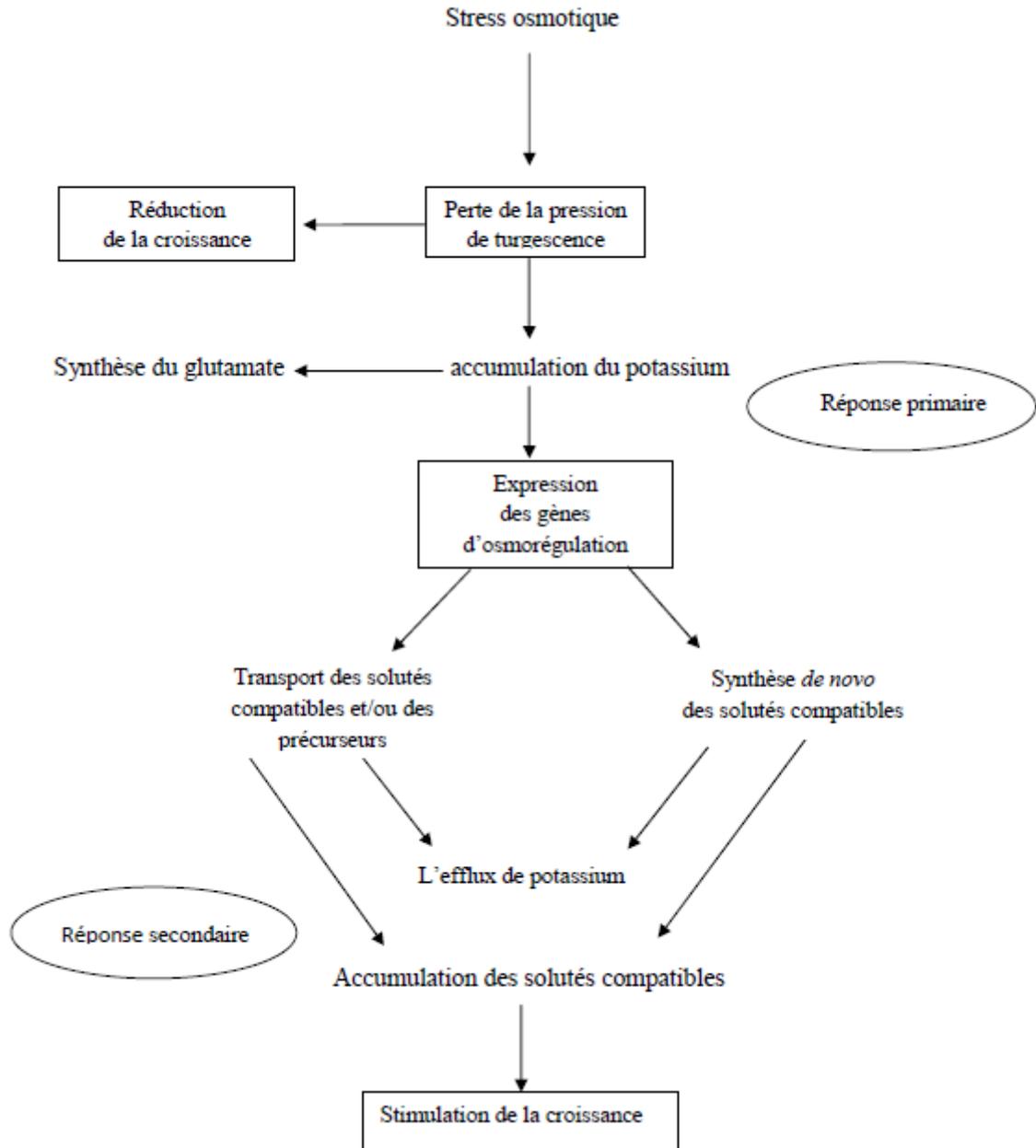


Figure 8 : Etapes de la réponse osmotique chez les bactéries (Le Rudulier et *al.*, 2002)

# **Chapitre III :**

**EFFET DU STRESS SALIN SUR  
LA CROISSANCE DE LATOMATE**

### **1-Effet du stress salin sur la croissance de la tomate**

La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance des plantes (Bouaouina et *al.*, 2000), 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 (Jabnoue, 2008).

D'après (Bouda et *al.*, 2011), la germination et les premiers stades de croissance sont cruciaux pour l'établissement des espèces se développant dans les environnements. En conséquence la germination est considérée comme une étape critique dans le cycle de développement et de croissance de la plante. En effet, elle conditionne l'installation de la plantule, son branchement sur le milieu, et probablement sa productivité ultérieure (Hajlaoui, 2007).

A très faible concentration, certains sels présents à l'état naturel dans le sol sont absorbés comme éléments nutritifs par les végétaux.

Cependant, à des concentrations plus élevées, les sels solubles peuvent empêcher les racines d'absorber l'eau et les éléments nutritifs et ainsi, restreindre la croissance des plantes, le cycle Les expériences menées par Regragui (2005), ont rapporté que le sel a un effet négatif sur la taille et le poids frais des tiges et feuilles, d'après lui l'effet de la salinité se manifeste par une réduction significative du poids frais des tiges et feuilles.

D'après Abnoue (2008), la diminution de la surface foliaire est un des effets de la salinité, selon ce même auteur les effets osmotiques du stress salin peuvent également limiter la croissance des racines, ce qui limite les possibilités de l'absorption des éléments nutritifs du sol.

L'exposition des plantes au stress salin débute habituellement avec l'exposition des racines à ce stress, étant donné, que la salinité dans le sol affecte la disponibilité des éléments nutritifs et de l'eau, en créant un stress osmotique, c'est la sécheresse physiologique, provoquant la réduction générale de la croissance des plantes (Munns et Tester, 2008).

La réponse immédiate du stress salin est la réduction de la vitesse de l'expansion de la surface foliaire ce qui conduit à l'arrêt de l'expansion si la concentration du sel augmente, il résulte aussi dans la diminution de la biomasse sèche et fraîche des feuilles, tiges et racines (Chartzoulakis et Klapaki, 2000), De même le sel diminue la croissance de l'appareil végétatif par la réduction du nombre des feuilles, réduit la surface foliaire (Ben Khaled et *al.*, 2007), (Munns et Termaat, 1986), ont signalé que le stress salin a pour effet immédiat de limiter la croissance en inhibant la croissance foliaire par des messages hormonaux partant des racines en directions des feuilles.

Les seuils élevés de la salinité sont accompagnés par une réduction significative de la biomasse racinaire, la hauteur de la plante, le nombre de feuilles par plante, la longueur des racines et la surface racinaire chez la tomate (Mohammad *et al.*, 1998).

Selon Slama (1986), le NaCl à la concentration de 3g/l agit rapidement au bout de 5 à 10 jours et diminue de 20% la croissance des plantes sensibles telle que: le haricot, la courgette et la tomate.

Les effets de la salinité sur la croissance des plantes varient en fonction du type de salinité, de la concentration du sel, de l'espèce, de la variété, ainsi que de son stade végétatif (Levigneron *et al.*, 1995).

## **2-Effets de la salinité sur la germination**

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* Bouchoukh, 2010).

Bien que les halophytes possèdent une teneur très élevée en sel dans leurs tissus au stade adulte, leurs graines ne sont pas aussi tolérantes au sel au stade germination (Belkhodja et Bidai, 2004).

Le stade germination est souvent limité par la salinité du sol et se montre le plus sensible que les autres stades (Bouda S et Haddioui, 2011), selon l'espèce, l'effet dépressif peut être de nature osmotique ou toxique (Ismail, 1990) :

### **► Effet osmotique :**

La salinité inhibe l'absorption de l'eau, la mobilisation des réserves et leur transport vers l'embryon.

Cependant il existe un seuil critique d'hydratation que l'embryon doit atteindre avant le démarrage des processus germinatifs.

### **► Effet toxique :**

Les effets toxiques sont liés à une accumulation cellulaire de sels qui provoquent des perturbations des enzymes impliquées dans la physiologie des graines en germination, empêchent la levée de dormance des embryons et conduisent à une diminution de la capacité de germination. (Rejili *et al.*, 2006), signalent qu'une bonne germination des graines et une émergence sous le stress salin est un critère valable pour garantir l'établissement adéquate dans les sols affectés par le sel. Cependant, (Ben Ahmed ,1996) rapporte que la corrélation

entre la tolérance au stade de germination des semences et la tolérance des plantes pendant les autres périodes de croissance n'est pas obligatoire.

### **3-Effets de la salinité sur la morphologie**

Les effets de la salinité se manifestent principalement par une diminution de la croissance de l'appareil végétatif, caractérisé par la faible ramification, le faible diamètre des organes, le nombre réduit des nœuds et les réductions du nombre de feuilles et de la longueur de la tige et par conséquent l'augmentation du rapport racine/tige, une baisse des poids de matières fraîche et sèche est aussi démontrée (Rush et *al.*, 1981).

La salinité influe également sur la croissance et la qualité des fruits dont l'aspect fruits plus petits et nécrosés, et la qualité organoleptique sont modifiés (Mizrahi et *al.*, 1985 , Levigneron et *al.*, 1995).

La production totale des fruits de plusieurs espèces et le poids moyen des fruits diminuent linéairement avec l'augmentation de la salinité.

### **4-Effet de stress salin sur la photosynthèse**

La photosynthèse est considérée comme la première source de la production de la matière sèche chez les plantes. La sénescence précoce des feuilles réduit considérablement le rendement agricole (Gadalla, 2009).

La salinité affecte en premier lieu la croissance de la plante puis la photosynthèse causant suit aux phénomènes de « feed-back », une réduction de la capacité photosynthétique (Greenway et Munns, 1980).

La teneur en sel élevée, dans les tissus, influence directement les enzymes photosynthétiques et par conséquent, les réactions d'échange de lumière et de gaz, 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 (Bouchoukh, 2010).

L'effet de salinité sur la photosynthèse se manifeste essentiellement par la réduction de l'assimilation du CO<sub>2</sub>, la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II.

Le taux de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles diminue en général sous les conditions de stress salin, les feuilles les plus âgées commencent à développer une chlorose et finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian., 2000).

La réduction de la photosynthèse par la salinité est l'une des causes majeures de la réduction de la croissance et de la productivité végétale (Farissi et *al.*, 2014).

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 salinisation des sols, elle se manifeste au niveau de la plante entière à des degrés variables.

Compte tenu de ses caractéristiques botaniques, physiologiques et écologiques d'une part, et de son intérêt économique croissant d'autre part, la Tomate est incontestablement une plante d'avenir, notamment en zones arides et semi –arides Algériennes.

L'objectif de notre travail est l'étude de l'effet du stress salin sur la croissance de la tomate.

Les concentrations excessives de NaCl n'entraînent pas seulement des modifications physiologiques chez la tomate, mais elles ont aussi des répercussions sur les paramètres morphologiques et sur le pouvoir germinatif, elle affecte la croissance de celle-ci à travers de nombreux mécanismes du métabolisme cellulaire, tels que: la respiration, l'altération de la photosynthèse, l'absorption des éléments nutritifs, la disponibilité en eau.

La résistance et/ou l'adaptation des plantes à la salinité dépendra de leur capacité à maintenir la vie dans des conditions limitantes en évitant ou en tolérant le stress. Cette tolérance dépend de la sévérité du stress, du type et de la durée de l'exposition.

En fait, pour s'adapter au stress salin, les plantes peuvent éviter les dommages en réduisant la croissance, en effet, une croissance réduite est une adaptation nécessaire pour que les plantes survivent au stress salin, ce retard de développement permet aux plantes d'accumuler de l'énergie et des ressources pour lutter contre le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'atteigne un niveau irréversible.

D'autre part, Les plantes font face au stress salin grâce à de petites molécules osmolytes organiques (les sucres, les polyols, les acides aminés), appelés aussi Les solutés compatibles (la proline, la glycine bêtaïne, Le tréhalose), utilisent part les plantes pour diminuer l'effet du stress salin sur la morphologie, la physiologie, et la biochimie de la plante.

A l'issue de ces résultats obtenus dans cette étude, on peut dire que la Tomate est sensible face au stress salin et que les fortes doses salines provoquent des dégâts qui se répercutent négativement sur sa croissance, et aussi sur la production de matière sèche.

- **MERMOUD, A., (2006).** Cours de physique du sol généralité école polytechnique fédérale de Lausanne p12.
- **Agastian P., Kingsley S.J., Vivekanandan M., (2000).**Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38:287–290.
- **Agastian., (2000).** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry génotypes. *Photosynthetica* 38, 287–290p.
- **Alam, S.M. (1994).** Nutrient Uptake by plants under stress conditions. In: Pessaraki M. Hand book of plants and crop-stress. New York.
- **Alem, C., & Amri A., (2005).** Importance de la stabilité des membranes cellulaires dans la tolérance à la salinité chez l'orge. *Review in Biology and Biotechnology*, Vol. 4(1):20-31 p.
- **Al-Karaki GN., (2000).** Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10: 51–54.
- **Allakhverdiev SI, Sakamoto A, Nishiyama Y, Murata N., (2000).** Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*: contribution of water channels. *Plant Physiol* 122: 1201–1208.
- **Amarger, N., (2002).** Genetically modified bacteria in agriculture. *Biochimie*. 84 (11): 1061-72.
- **Anthoni, U., Christophersen, C., Hougaard, L. et Nielsen, P. H., (1991).** Quaternary ammonium compounds in the Biosphere-an example of a versatile Adaptive strategy. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 99(1): 1-18.
- **Antipolis, S., (2003).** Les menaces sur les sols dans les pays méditerranéens. *Plan bleu*. 80 pages.
- **Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M., (2007).** How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *The New phytologist* 173: 808–16.
- **Arshi A., Abdin M.Z., Iqbal M., (2006).** Sennoside content and yield attributes of *Cassia angustifolia* Vahl. As affected by NaCl and CaCl<sub>2</sub>. *Sci. Horti*. 111: 84-90.

- **Ashraf, M., (2008)**. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. *Biotechnol. Adv*, 27(1) : 84 –93 p.
- **Ashraf, M., (1994)**. Breeding for salinity tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* n°13: 17–42 p.
- **Ashraf, M., Ahmad, M. S. A., Öztürk, M. et Aksoy A., (2012)**. Crop Improvement through Different Means: Challenges and Prospects. In: Ashraf, M. et al. (eds). *Crop Production for Agricultural Improvement*. Springer Science+Business Media B.V. Dordrecht, The Netherlands, pp 1-15.
- **Aubert G., (1982)**. Les sols sodiques en Afrique du nord .Cahier O.R.S.T.O.M. Service Pédologie : 194 p.
- **Azevedo, R.B.R., Lohaus, R., Srinivasan, S., Dang, K.K., &Burch, C.L., (2006)**. Sexual reproduction selects for robustness and negative epistasis in artificial gene networks. *Nature* 440(7080): 87—90 p.
- **BAKER et LACHNO., (1989)**. Resistance of plant roots to water loss. *Agron. J.*78:641-644p.
- **Bartlett, D.H., et M. Roberts., (2004)**. Osmotic stress, p. 754-766. In M. Schaechter (ed.), *The desk encyclopedia of microbiology*, Elsevier. Academic Press. Canada.
- **Bashan, Y, et de-Bashan, L.E., (2005)**. Plant growth-promoting. In D. Hillel (dir.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (vol 1, p. 103-115). Elsevier, Oxford, U.K
- **Bashan, Y, Puente, M. E., de Bashan, L.E., et Hernandez, J.P., (2008)**. Environmental use of plant growth-promoting bacteria. In A.E. Barka et C. Clément. *Plant-Microbe interactions* (p. 69-93).
- **BASSEL HAJ NAJIB., (2007)**. Gestion optimale de l'utilisation de l'eau douce et salée pour l'irrigation du coton dans le bassin de l'Euphrate en zone semi-aride. Thèse de Doctorat. Univ., Lille (France). 138P.
- **Bernestein L., (1974)**. Salt tolerance of plants. US département of agriculture. information. Bulletin 283.

- **Ben Ahmed H., (1996)**. Croissance et accumulation ionique chez *Atriplexhalimus*L. Cahiers d'Agricultures, 5: 367- 372.
- **BEN KHALED L., OUARRAQI E. M., EZZEDINE ZID., (2007)**. Impact du NaCl sur la croissance et la nutrition de la variété de blé dur Massa cultivée en milieu hydroponique. Acta Botanica Gallica. PP 101-116.
- **Bergougnoux, V., (2014)**. The history of tomato: From domestication to biopharming. Biotechnology Advances, 32(1), 170-189.
- **Bernard, T., J. A. Pocard, B. Perroud et D. Le Rudulier. (1986)**., Variations in the response of salt-stressed *Rhizobium* strains to betaines. Arch. Microbiol., 143: 359- 364.
- **Bernard, T., M. Jebbar, Y. Rassoli, S. Hamidi-Kebbab, J.H. Hamelin, et C. Blanco., (1993)**. Ectoïne accumulation and osmotic regulation *Brevibacterium* lines. J. Gen. Microbiol. 139 : 129-136
- **Bohnert H.J. &Shen B., (1999)**. Transformation and compatible solutes. ScientiaHorticulturae, 78: 237-260.
- **Bompadre M J, Silvani V A, Bidondo L F, de Molina M D R, Colombo R P, Pardo A G, Godeas A M. (2014)**., Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress in pomegranate plants growing under different irrigation conditions. Botany-Botanique. 92 : 187-193.
- **BOUALLA N., BENZIANE A., DERRICH Z., (2012)**. Origine de la salinisation des sols de la plaine de M'léta (bordure sud du bassin sebkha Oran). Journal of Applied Biosciences 53: PP 3787 – 3796.
- **Bouchoukh I., (2010)**. Comportement éco physiologique de deux chénopodiacées des genres *Atriplex* et *Spinacia* soumises au stress salin. Thèse magistère en biologie végétale. Université Mentouri de Constantine, 7-10-30p.
- **BOUDA. S., HADDIOUI. A., (2011)**. Effet du stress salin sur la germination de quelques espèces du genre *Atriplex*. Nature & Technologie ». n° 05 : 72 – 79p.
- **Boumendjel, M., Houhamdi, M., Samar, M., Sabeg, H., Boutebba, A., et Soltane, M., (2012)**. Effet des traitements thermiques d'appertisation sur la qualité biochimique,

nutritionnelle et technologique du simple, double et triple concentré de tomate. *Sciences & Technologie C*, (36), 51-59.

- **Bouteyre G. et Loyer J.Y., (1992)**. Sols salés, eaux saumâtres des régions arides tropicales et méditerranéennes, principaux faciès pour l'agriculture. ORSTOM, 69-80.

- **Bremer, E., et R. Kramer., (2000)**. Coping with osmotic challenges: osmoregulation through accumulation and release of compatible solutes in bacteria, p. 79-97. In G. Storz et R. Henge-Aronis (ed.), *Bacterial stress responses*. ASM Press, Washington.

- **Brosché, M., Overmyer, K., Wrzaczek, M., & Kangasjarvi, J., (2010)**. Stress signaling III: Reactive oxygen species (ROS). Chap. 5. Dans *Abiotic stress adaptation in plants: Physiological, molecular and genomic foundation*. Sous la direction de A. Pareek, S.K. Sopory, H.J. Bohnert et Govindjee. P. 91 –102 p.

- **CALU. G., (2006)**. Effet du stress salin sur les plantes « comparaison entre deux plantes modèles *Arabidopsis thaliana* et *Thellungiella halophila*. *Trend in plant science*, 1-8pp

- **Calvet R., (2003)**. Le sol, propriété et fonction, phénomènes physiques et chimiques. Tome 2. Ed. France. Agricole : 511 P.

- **Campos-Soriano L, García-Martínez J, Segundo BS., (2011)**. The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology* 13: 579– 592.

- **Chaabane, S., & Benreda, Z., (1997)**. Inventaires des sols salés d'Algérie. A .N. R. H. Pédologie. 22p.

- **CHARTZOULAKIS K., KLAPAKI., (2000)**. Reponse of two greenhouse pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Scientia Horticulture*, 86. 247-260p.

- **Chevery, C., (1995)**. Plant behavior in saline environment. *Action eau N°4*, revue spécialisée du 22 Mars 1995. Ed Acad Agro, France. 49 p.

- **CHORFI. A., (2008)**. Contribution à l'étude de la résistance à la salinité chez une variété de blé dur Algérienne (*Triticum durum* Desf) var mohamed ben bachir. *Sciences & Technologie*, n° 29, 41-44p.

- **Ciula, R. A., M.R. Diaz, B.F Taylor, et M.F. Roberts., (1997).** Organic osmolytes in aerobic bacteria from Monolake, an alkaline moderately hypersaline environment. *Appl. Environ.Microbiol.* 63: 220-226
- **Cohen, A.c., Travaglia, C.N., Bottini, R., et Piccoli, P.N., (2009).** Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany.* 87(5): 455-462p.
- **CPCS., (1967).** Classification des sols. INRA, Paris. 96P.
- **Csonka, L. N. et A. D. Hanson., (1991).** Procaryotic osmoregulation : genetics and physiology. *Ann. Rev. Microbiol.,* 45: 569- 606.
- **Csonka. L.N., (1989).** Physiological and genetic responses of bacteria to osmotic stress. *Microbiol. Rev.* 53:121-147
- **D'souza-Ault, M. R., L. T. Smith et G. M. Smith., (1993).** Roles of acetylglutaminylglutamine amide and glycine betaine in adaptation of *Pseudomonas aeruginosa* to osmotic stress. *Appl. Environ. Microbiol.,* 59 : 473- 478.
- **da Costa, M. S., H.Santos et E. A. Galinski., (1998).** An overview of the role and diversity of compatible solutes in bacteria and archea. *Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology.* 61: 117-149.
- **DAOUD Y., HALITIM A., (1994).** Irrigation et salinisation au Sahara Algérienne. *Sècheresse Vol 5, N°3.* PP 151-160.
- **DENDEN. M.; BETTAIEB. T.; SALHI. A. ; MATHLOUTHI. M., (2005).** Effet de la salinité sur la fluorescence chlorophyllienne, la teneur en proline et la production florale de trois espèces ornementales *TROPICULTURA*, Vol 23. N° 4. 220-225p.
- **DIOUF. T., (1988).** Programme d'agrophysiologie du riz. Institut Sénégalais de recherches agricoles.
- **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 (*Helianthusannuus L.*) *Revue HTE N°136,* mars 2007, 29-34p.

- **El Moukhtar M. S., (2010).** Etude des réponses physiologique et métabolique de dix variétés de riz (*Oryzasativa L*) aux premiers stades de développement vis-à-vis du stress salin. Thèse d'études approfondies (DEA) en chimie et biochimie des produites naturelles, université Cheikh AntaDiop de Dakar, Senegal, 6p.
- **Elferiha S., (2010).** Influence de la salinité sur la formation des nodosités chez la fève (*Vicia faba L.*). Thèse magister écophysologie végétale, Université d'Oran Es Senia.
- **El-Mogy, M. M., Garchery, C., & Stevens, R., (2018).** Irrigation with salt water affects growth, yield, fruit quality, storability and marker-gene expression in cherry tomato. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B, Soil & Plant Science*, 68(8), 727-737p.
- **Eynard, A., Lala, R., & Keith, D. W., (2006).** In *Encyclopedia of Soil Science*, (C. R. C Press.), n° 323:1538 p.
- **Faghire M., (2012).** Rôle des microorganismes symbiotiques (cas des rhizobia) dans l'amélioration de la production agricole de *Phaseolusvulgaris* sous stress salin .Thèse doctorat, université Cadi Ayyad (Marrakech), Maroc, 11p.
- **FAO & ITPS., (2015).** Status of the World's Soil Resources Report – Main Report 1
- **FAO., (2008).** Annuaire statistique de la FAO.
- **Farissi M., Aziz F., Bouizgaren A., Ghoulam C., (2014).** La symbiose légumineuse-rhizobia sous conditions de salinité : aspect agro-physiologique et biochimiques de la tolérance, *Innovativespace of scientificresearch journal*, vol 11N°,96-104p.
- **Flowers, T. J. et T. D. Colmer., (2015).** Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Ann. Bot.*, 115: 327- 331p.
- **Gadalla, S. F., (2009).** The roles of ascorbic acid and a-tocopherol in minimize of saltinduced wheat flag leaf senescence. *J. Agric. Sci. Mansoura Univ.* 34 (11): 10645-10661.
- **Galinski, E. A. et H. G. Trüper., (1994).** Microbial behavior in salt-stressed ecosystems. *FEMS microbiol. Rev.*, 15: 95- 108p.
- **Galinski, E.A., (1995).** Osmoadaptation in bacteria. *Adv. Microb. Physiol.* 37: 273-328p.

- **Galinski, E.A., H.P. Pfeiffer, et H.G. Truper., (1985).** 1,4,5,6-Tetrahydro-2-methyl-4-pyrimidinecarboxylic acid. Anovelcuclic amino acid from halophilic phototrophic bacteria of the genus *Ectothio rhodospira*. *Eur. J. Biochem.* 149: 135-139p.
- **Ghanem, M. E., Elteren, J. van, Albacete, A., Quinet, M., Martínez-Andújar, C., Kinet, J.-M., Pérez-Alfocea, F., & Lutts, S., (2009).** Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biology*, 36(2), 125-136p.
- **Ghassemi, F., A.J. Jakeman, et H.A. Nix., (1995).** Salinisation of land and water resources: human causes, extent, management and case studies. Center for resource and environmental studies, The Australian National University, Canberra, Australia. 125 p.
- **Girard P., Prost J., Bassereau P., (2005).** Passive or Active Fluctuations in Membranes Containing Proteins *Phys. Rev. Lett.* 94: 60-64p.
- **Glenn, E., J. J. Brown et E. Blumwald., (1999).** Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 18: 227- 255p.
- **Grattan, S. R. et C. M. Grieve., (1992).** Mineral acquisition and growth response of plants grown in saline environments. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 38: 275- 300p.
- **Greenway H., Munns R., (1980).** Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes, *Ann, Rev, Plant Physiol*, n°31, 149-190p.
- **Grime J. P., (1989).** Whole-plant reponses to stress in natural and agricultural systems .plant under stress, New York, Cambridge University press, 31p.
- **Grunberg, K., Fernández-Muñoz R, & Cuartero J., (1995).** Growth, flowering, and quality and quantity of pollen of tomato plants grown under saline conditions. *Acta Horticulturae*,412, 484–489p.
- **HAJLAOUI. H., (2007).** Etude de la variabilité intraspécifique de tolérance au stress salin du pois chiche (*Cicer arietinum* L.) au stade germination. *TROPICULTURA*, vol 25, N° 3 : 168-173pp.
- **Hanana, M., Hamrouni, L., Cagnac, O., & Blumwald, E., (2011).** Mécanismes et stratégies cellulaires de tolérance à la salinité (NaCl) chez les plantes.

- **Haoualla, F., Ferjani, H., & Ben el-hadj, S., (2007).** Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>++</sup>) et du chlore (Cl<sup>-</sup>) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais et du chiendent. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, Vol. 11, N° 3 : 235- 244 p.
- **Hare, P. D. and Cress, W.A., (1997).** Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.* 21, 79-102p.
- **Hartung W, Sauter A, Hose E., (2002).** Acide abscissique dans le xylème. *Journal de botanique expérimentale* 53,27–37p.
- **Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J., (2000).** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Biology and Molecular Biology*, 51: 463-499p.
- **Hashem, F. M., D. M. Swelim, L. D. Kuykendall, A. I. Mohamed, S. M. Abdel-Wahab et N. I. Hegazi., (1998).** Identification and characterization of salt-and thermo-tolerant *Leucaena*-nodulating *Rhizobium* strains. *Biol. Fertil. Soils.* 27: 335-341p.
- **Heller F., Pusic E., Strauss G., Wilpert B., (1998).** Organizational Participation: Myth and Reality, Oxford: Oxford University Press.
- **Hernandez, J. A., M. A. Ferrer, A. Jimenez, A. R. Bacelo et F. Sevilla., (2001).** Antioxidant systems and O<sub>2</sub><sup>-</sup> / H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins. *Plant Physiol.*, 127: 817- 831p.
- **Hernández, JA., Talavera, JM., Martínez-Gómez, P., Dicenta, F., & Sevilla, F., (2001).** Response of antioxidant enzymes to plum-pox virus in two apricot cultivars.
- **Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H., (2007).** Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68: 139–46p.
- **Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., & Buitink, J., (2001).** Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 6(9) : 431–438 p.
- **Hopkins, W.G., (2003).** *Physiologie végétale*. 2<sup>ème</sup> édition. De Boeck, Bruxelles: 476 p.
- **Imlay, J.A., & Linns, S., (1986).** DNA damage and oxygen radical toxicity. *Science*, 240(4857): 1302–1309 p.

- **Ismail, A.M.A., (1990).** Germination ecophysiology in populations of *Zygophyllum qatarense*. Hadidi from contrasting habitats. Effect of temperature, salinity and growth regulators with special reference to fuscococcin. *Journal of Arid Environments*, (18):185-194 p.
- **Jebnour, M., (2008).** Adaptation des plantes à l'environnement : Stress salin. Présentation Power Point.
- **Kaewmanee, K., Krammart, P., Sumranwanich, T., Choktaweekarn, P., and Tangtermsirikul, S., (2013).** Effect of free lime content on properties of cement-fly ash mixtures. *Construction and Building Materials*, 38: 829-836p.
- **Keiffer, C. H. et I. A. Ungar., (2002).** Germination and establishment of halophytes on birne-affected soils. *J. Appl. Ecol.*, 39: 402- 415p.
- **Kempf, B. et E. Bremer., (1998).** Uptake and synthesis of compatible solutes as microbial stress responses to high-osmolality environments. *Arch. Microbiol.*, 170:319- 330p.
- **Kirst G. O., (1996).** Osmotic adjustment in phytoplankton and macroalgae, The Use of Dimethylsulfoniopropionate (DMSP). In: Kiene R. P. et al. (ed). *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press, New York, USA, p 121-129.
- **Ksouri, R., Felleh, H., & Abdely C., (2010).** Contenu en polyphénols et activités antioxydants d'une halophyte, *Tamarix gallic L.* *Revue des Régions Arides-Numéro spécial - Actes du séminaire international "les plantes à Parfum Aromatiques et médicinales" SIPAM.*
- **Kulkarni, S., S. Surange et C. S. Nautiyal., (2000).** Crossing the limits of *Rhizobium* existence in extreme conditions. *Current. Microbiol.* 41: 402-409p.
- **Kushner, D. J., F. Hamaide, et R. A. MacLeod., (1983).** Development of salt-resistant active transport in a moderately halophilic bacterium. *J. Bacteriol.* 153(3): 1163-1171.
- **Lahlou, M., Badraoui, M., Souidi, B., Goumari, A., & Tessier, D., (2002).** Modélisation de l'impact de l'irrigation sur le devenir salin et sodique des sols. p19.
- **Lamosa, P., L. O. Martins, M. S. da Costa et H. Santos., (1998).** Effects of temperature, salinity, and medium composition on compatible solute accumulation by *Thermococcus* spp. *Appl. Environ. Microbiol.* 64 (10): 3591-3598p.

- **Larsen, P. I., L. K. Sydnes, B. Landfald et A. R. Strøm., (1987).** Osmoregulation in *Escherichia coli* by accumulation of organic solutes: betaines, glutamic acid and trehalose. *Arch. Microbiol.*, 147:1-7p.
- **Le Houérou, H. N., (1993).** Salt-tolerant plants for the arid regions of the mediterranean isoclimatic zones, p. 403- 422. In Lieth, H. et A. AL Masoom (Eds.), *Towards the rational use of high salinity tolerant plants*, vol. 1. Kluwer Publishers, Netherlands.
- **Le Marrec, C., (2011).** Responses of Lactic Acid Bacteria to Osmotic Stress. In: Tsakalidou, E. and Papadimitriou, K. (eds). *Stress Responses of Lactic Acid Bacteria, Food Microbiology and Food Safety*. Springer Science+Business Media, LLC, USA, pp 67-90.
- **Le Rudulier, D. et L. Bouillard., (1983).** Glycine betaine, an osmotic effector in *Klebsiella pneumoniae* and other members of Enterobacteriaceae. *Appl. Environ. Microbiol.*, 46: 152-159p.
- Le Rudulier, D., K. Mandon., L. Dupont., et J.C. Trinchant., (2002).** Salinity effects on physiology of soil microorganisms, p. 2774-2789. In G. Bitton (ed.), *Encyclopedia of environmental microbiology*. A Wiley-Interscience Publication. Canada
- **Le Rudulier, D., Pocard, J. A., Boncompagni, E. et Poggi M. C., (1996).** Osmoregulation in bacteria and Transport of onium compounds. In: Kiene R. P. et al. (ed). *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press, New York, USA, pp 253-263p.
- **LECLERC J.C., (1999).** Ecophysiologie végétale. publications de l'université sainte
- **Levigneron, A., Lopez, F., Vansuyt, G., Berthomieu, P., Fourcroy, P.,& Casse-Delbart, F., (1995).** Les plantes face au stress salin. *Cahier. Agric.* n° 4, p. 263–266 p.
- **Levitt J., (1980).** Responses of Plant to Environmental Stress Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses, second ed. Academic Press, NewYork.
- **Linderman RG., (1988).** Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78: 366–371p.
- **Liu J, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, Cheung F, Town CD, Harrison MJ., (2007).** Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in

gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *The Plant Journal* 50: 529–44p.

- **López-Gómez, M. et Lluch G., (2012).** Trehalose and Abiotic Stress Tolerance. In: Ahmad P. et Prasad M.N.V. (eds). *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity*. Springer Science+Business Media, LLC, USA, 253-265p.

- **Luttge, U., Kluge, M., & Bauer, G., (2002).** *Botanique*. 3<sup>ème</sup> édition, Tec et Doc-Lavoisier, Paris: 439-450 p.

-**MADR., (2009).** *Statistiques Agricoles. Série B. Alger. Algérie.*

- **Mahjan, S., Pandey, G.K., & Tuteja, N. (2008).**, Calcium- and salt stress vsignaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch. Biochem. Biophys*, 471(2) : 146 –158 p.

- **Maillard J., (2001).** Le point sur l'Irrigation et la salinité des sols en zone aride : Risques et Recommandations. *Handicap International*, 35p.

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

- **Manchanda, G., & Garg, N., (2008).** Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiol. Plant*, n°30: 595 p.

- **Marković, K., Hruškar, M., and Vahčić, N., (2006).** Lycopene content of tomato products and their contribution to the lycopene intake of Croatians. *Nutrition Research*, 26(11), 556-560p.

-**Martínez, J.-P., Antúnez, A., Pertuzé, R., Acosta, M. D. P., Palma, X., Fuentes, L., Ayala, A., Araya, H., & Lutts, S. (2012).**, Effects of saline water on water status, yield and fruit quality of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Experimental Agriculture*, 48(4), 573-586p.

- **Marzoug S., Fali S., (2011).** Les plantes cultivées face au stress salin, projet de fin d'études, université de M'sila .

- **McNeil, S. D., Nuccio, M. L. et Hanson, A. D., (1999).** Betaines and Related Osmoprotectants. Targets for Metabolic Engineering of Stress Resistance. *Plant Physiol.* 120: 945-949p.
- **Mcue, K.F., & Hanson, A.D., (1990).** Drought and salt tolerance: towards Understanding and application TIBTECH. 8: 358-362 p.
- **Meychik N.R., Nikolaeva J.I., Yermakov I.P., (2005).** Ion exchange properties of the root cell walls isolated from the halophyte plants (*Suaeda altissima* L.) grown under conditions of different salinity. *Plant Soil* . 277: 163-174p.
- **Miller, J.K., et J.M. Wood., (1996).** Osmoadaptation by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 50: 101-36p.
- **MOHAMMAD M., SHIBLI R., AJLOUNI M., NIMR L., (1998).** Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *Journal of plant nutrition.* P 1667-1680.
- **Moradi, A., A. Tahmourespour, M. Hoodaji et F. Khorsandi., (2011).** Effect of salinity on free living-diazotroph and total bacterial populations of two saline soils. *Afr. J. Microbiol. Res.* 05(2): 144-148p.
- **Munns R. et Termaat A., (1986).** Whole plant response to salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 143-160p.
- **Munns, R., (2002).** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25: 239- 250p.
- **Munns, R., (2009).** Strategies for Crop improvement in Saline Soils. Chapter 11. In M. Ashraf, M. Ozturk, H.R. Athar (ed.), *Salinity and water stress, improving crop efficiency*, Springer Science. Business Media B.V.
- **Munns, R., & Tester, M., (2008).** Mechanisms of salinity tolerance, *Annu. Rev. Plant Biol.* 59-81p
- **Nelson, D. R. et P. M. Mele., (2007).** Subtle changes in rhizosphere microbial community structure in response to increased boron and sodium chloride concentrations. *Soil. Biol. Biochem.* 39: 340-351p.

- **Ng, Y.K., M. P. Hodson, A.K. Hewavitharana, U. Bose, P. N. Shaw et J. A. Fuerst.,(2014).** Effect of salinity on antibiotic production in sponge-derived *Salinispora* actinobacteria. *J. Appl. Microbiol.*
- **Niu X., Rsessan R.A., Hasegawa P.M., Pardo J.M., (1995).** Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiology*, 109. 3: 735- 742p.
- **Noomene H., (2011).** Etude la salinité des sols par la méthode de détection électromagnétique dans le périmètre irrigué de kalàcatlandelous en Tunisie : cas d'une parcelle de courge, Master de recherche environnement aménagement, faculté de lettres, 22-30p.
- **NULTSCH W., (1998).** Botanique générale. Ed. De Boeck Université .602p.
- **Omar, S. A., M. A. Abdel-Sater et M. H. Abd-Alla., (1994).** Growth and enzyme activities of fungi and bacteria in soil salinized with sodium chloride. *Folia Microbiologica*. 39: 23-28p.
- **Osmond C.B ., Bjorkman O., Anderson D.J., (1980).** Absorption of ions and nutrients in WDB Durham, FG Athens, OLL Xurzburd, JSO Oakridg (eds): *Physiological processes in plant ecology, ecological studies*, Springer-Verlag, Berlin, New York, 191-250p.
- **Parent, C., Capelli, N., & Dat, J., (2008).** Formes réactives de l'oxygène, stress et mort cellulaire chez les plantes. *C. R. Biol*, 331 (4): 255–261 p.
- **Parida A K, Das A B., (2005).** Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 60 : 324-349p.
- **Parks, G. E., M. A. Dietrich et K. S. Schumaker., (2002).** Increased vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchange activity in *Salicornia bigelovii* Torr. in response to NaCl. *J. Exp. Bot.*, 53: 1055-1065p.
- **Parvin, K., Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Nahar, K., Mohsin, S. M., & Fujita, M., (2019).** Comparative Physiological and Biochemical Changes in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under Salt Stress and Recovery: Role of Antioxidant Defense and Glyoxalase Systems. *Antioxidants*, 8(9), 350p.
- **Pedraza, RO., (2008).** Recent advances in nitrogen-fixing acetic acid bacteria. *Journal of food microbiology*. 125: 25-35p.

- **Pocard, J. A., L. T. Smith, G. M. Smith et D. Le Rudulier., (1994).** A prominent role of glucosylglycerol in the adaptation of *Pseudomonas mendocina* SKB70 to osmotic stress. *J. Bacteriol.*, 176: 6877- 688p.
- **Poljakoff- Mayber A., (1975).** Morphological and anatomical changes as a response to salinity stress, in *Plants in Saline Environments. Ecological Studies. Analysis and Synthesis* (POLJAKOFF-MAYBER, A. et GALE, J., Eds). Vol. 15, 97p.
- **Polonenko, D. R., C. I. Mayfield et E. B. Dumbroff., (1986).** Microbial responses to salt-induced osmotic stress. Effects of salinity on growth and displacement of soil bacteria. *Plant Soil.* 92: 417-425p.
- RaacheI., Karbouss A-Haloua R., (2004).** Caractérisation morphologique et anatomique de quelques espèces halophiles dans la cuvette de Ouargla.
- **Ragab., (1993).** Distribution pattern of soil microbial population in salt-affected soils, In: H. Lieth and A. Al-Masoom (eds). *Towards the rational use of high salinity tolerant plants.* Vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 467-472p.
- **Rahnama, H.,&Ebrahim, H., (2005):**The effect of NaCl on antioxidant enzyme activities in potato seedling. *Biol Plant.*93-97 p.
- **Rajoria, A., Kumar, J., and Chauhan, A. K., (2010).** Anti-oxidative and anti-carcinogenic role of lycopene in human health-a review. *Journal of Dairying Foods & Home Sciences*, 29.
- **Rathinasabapathi, B., (2000).** Progress and Prospects in Engineering Crops for Osmoprotectant Synthesis. In: Cherry, J. H. et al. (eds.), *Plant Tolerance to Abiotic Stresses in Agriculture: Role of Genetic Engineering.* Kluwer Academic Publishers, USA, p 139-154.
- **Redecker D, Kodner R, Graham LE., (2000).** Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921p.
- **REGRAGUI. A., (2005).** Contribution à l'étude de l'influence de la salinité sur le couple tomate –*Verticillium* : Conséquences physiologiques et impact sur la bioprotection des tomates contre la verticilliose. Thèse de doctorat. Université Mohammed V-Agdal. Rabat.
- **Rejili, M., Vadel, M. A.,&Neffatp, M., (2006).** Comportements germinatifs de deux populations de *Lotus creticus*(L.) en présence du NaCl. *Revue des Régions Arides*, Vol. 17, N°.1 : 65-78 p.

- **Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H., (1994).** Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 11841–11843p.
- Ribaut J-M, Hoisington D., (1998).** Marker-assisted selection: new tools and strategies. *Trends in Plant Science* 3, 236–239p.
- **Robert M., (1996).** Le sol : interface dans l'environnement ressource pour le développement. Ed. Masson, Paris. 96 p.
- **Roberts, M. F., (2005).** Organic compatible solutes of halotolerant and halophilic microorganisms. *BioMed.* 1: 5-30p.
- **Roederer P., (1964).** Note sur les sols halomorphes, ORSTOM, France, 1-10p.
- **Roesch L.F.W., Camargo, F.AO., Bento, F.M., et Triplett. E.W., (2008).** Biodiversity of diazotrophic bacteria within the soil, root and stem of field-grown maize. *Plant soil.* 302: 91-104p.
- **Rozema, J., & Flowers, T., (2008).** Ecology. Crops for a salinized world. *Science (New York, N.Y.)*, 322(5907), 1478-1480p.
- **Rush D.W., et Epstein E., (1981).** Breeding and selection for salt-tolerance by incorporation of wild germplasm into a domestic tomato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* (106), 699-704p.
- **Sakomoto, A. et N. Murata., (2002).** The role of glycine betaine in the protection of plants from stress : clues from transgenic plants. *Plant Cell Environ.*, 25: 163- 171p.
- **Saum, S. H. V. et Müller., (2007).** Salinity-dependant switching of osmolyte strategies in a moderately halophilic bacterium: Glutamate induces proline biosynthesis in *Halobacillus halophilus*. *J. Bacteriol.* 189 (19): 6968-6975p.
- **Sawadogo, I., Koala, M., Dabire, C., Ouattara, L. P., Bazie, V. B. E. J. T., Hema, A., and Nebie, R. H., (2015).** Etude de l'influence des modes de transformation sur les teneurs en lycopène de quatre variétés de tomates de la région du nord du Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 9(1), 362-370p.

- **Saxena, S. C., Kaur, H., Verma, P., Petla, B. P., Andugula, V. R. et Majee, M. (2013).**, Osmoprotectants: Potential for Crop Improvement under Adverse Conditions. In: Tuteja, N. and Gill S. S. (eds). Plant Acclimation to Environmental Stress. Springer Science+Business Media, New York, USA, pp 197-232p.
- **Sentenac, H., & 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, Service Presse INRA, 34 p.
- **Shabala S., Shabala L., Van Volkenburgh E., Newman I., (2005).** Effect of divalent cations on ions fluxes and leaf photochemistry in salinized barley leaves. *J. Exp. Bot.* 415: 1369-1378p.
- **Shilpi, M., & Narendra., (2005).** Cold, Salinity and Drought Stresses An Overview," *Archives of Biochemistry and Biophysics*, Vol. 444, No. 2, , pp. 139-158 p.
- **Singleton, P. W., S. A. Swaify et B. B. Bohlool., (1982).** Effect of salinity on Rhizobium growth and survival. *Appl. Environ. Microbiol.* 44 (4): 884-890p.
- **Slama F., (1986).** Effet du nitrate d'ammonium sur le degré de tolérance à une forte dose de NaCl de dix variétés de blé. Colloque sur les végétaux en milieu aride, Jerba (Tunisie), 8-10 septembre 1986. Tunis: Agence de coopération culturelle et technique, pp. 460-473.
- **SLAMA F., (2004).** La salinité et la production végétales. Centre de publication Universitaire. Tunis. 163P.
- **Smirnoff, N., (1993).** The Role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58 p.
- **Smith SE, Read DJ., (2008).** Mycorrhizal Symbiosis (AP London, Ed.). New York.
- **Smith SE, Smith AF., (2011).** Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology* 62: 227- 50p.
- **Sokhansanj, A., Noori, S. A. S. et Niknam, V., (2006).** Comparison of Bacterial and Plant Genes Participating in Proline Biosynthesis with Osmotin Gene, with Respect to Enhancing Salinity Tolerance of Transgenic Tobacco Plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 53(1): 110-115p.

- **Streeter, J. G. et Gomez. M. L., (2006).** Three Enzymes for Trehalose Synthesis in Bradyrhizobium Cultured Bacteria and in Bacteroids from Soybean Nodules. *Appl. Environ. Microbiol.* 72(6): 4250-4255p.
- **Strøm, A.R., et R.C. Cool., (1983).** Osmoregulatory (Osm) genes and osmoprotective compounds.p.39-59 In T. Kosuge, C. Meredith and A. Hollaender (ed.), *Genetic engineering of plants.* Plenum publishing Crop., New York.
- **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.*
- **Takabe, T., Rai, V. et Hibino, T., (2006).** Metabolic Engineering of Glycine Betaine. In: Rai, A. K. and Takabe, T. (eds). *Abiotic Stress Tolerance in Plants.* Springer. The Netherlands, pp 137-151.
- **Talibart, R., M. Jebbar, C. Gouesbet, S. Hamidi-Kebbab, H. Wroblewski, C. Blanco et T. Bernard., (1994).** Osmoadaptation in rhizobacteria : ectoïne-induced salt tolerance. *J.Bacteriol.* 176: 5210-5217p.
- **Tang, X., Mu, X., Shao, H., Wang, H., & Brestic, M., (2015).** Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology,* 35(4), 425-437p.
- **Tanksley SD, McCouch ,SR ., (1997).** Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277:1063–1066p.
- **Tremblin G., Coudret A., (1986).** Salinité, transpiration et échanges de CO<sub>2</sub> chez *Halopeplis amplexicaulis* (Vahl.) Ung. *Oecol. Plant,* 7. 21: 417-431p.
- **Trotsenko, Y.A., et V.N. Khmelenina., (2002).** Biology of extremophilic and extremotolerant methanotrophs. *Arch. Microbiol.* 177: 123-131p.
- **Tuna A.L., Kaya C., Ashraf M., Altunlu H., Yokas I., Yagmur B., (2007).** The effects of calcium sulphate on growth, membrane stability and nutrient uptake of tomatoplants grown under salt stress.*Environ. Exp. Bot.*59:173-178p.

- 
- **Ventosa, A., J.J. Nieto, et A. Oren., (1998).** Biology of moderately halophilic aerobic bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62 : 504-544p.
  - **Whipps JM., (2004).** Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany* 82: 1198–1227p.
  - **Wu R., Zhu B., Su J., Chang M.C., Verma D.P.S., Fan Y.L., (1998).** Over expression of a pyrroline- 5-carboxylate synthetase gene and analysis of tolerance to water and salt stress in transgenic rice. *Plant Science*, 139: 41-48p.
  - **Yeo, A., (1998).** Molecular biology of salt tolerance in the context of whole- plant physiology. *J. Exp. Bot.*, 49: 913- 929p.
  - **Zhu, J. K., (2002).** Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 53: 247- 273p.
  - **Zhu, J.K., (2007).** Plant salt stress. *Encyclopedia of life sciences.*