

## Liste des Abréviations

ABA: Acide abscissique

Car: Caroténoïde

chl a: Chlorophylle a

chl b: Chlorophylle b

chl tot: Chlorophylle totale

Cv : Coefficient de vitesse

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> : Peroxyde d'hydrogène

m : Moyenne

MDA : Malondialdehyde

NaCl : Chlorure de Sodium

PF : Poids frais

PS : Poids sec

ROS: Espèces Réactives à l'oxygène

$\sigma$  : Ecart type

## Liste des Figures

- Fig.1- Signalisation en réponse au stress abiotique.
- Fig.2- Fonctions biochimiques associées à la tolérance des plantes au stress salin (Bohnert et Jensen, 1996).
- Fig.3- Précocité de germination (premières graines germées après 24 heures de semis) des graines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) sous NaCl.
- Fig.4- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation du taux final de germination d'*Abelmoschus esculentus* (L.).
- Fig.5- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la cinétique de germination d'*Abelmoschus esculentus* (L.).
- Fig.6- Effet de différentes concentrations de NaCl sur la variation des longueurs des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.
- Fig.7- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation du poids frais et sec des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.
- Fig.8- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la vitesse de germination (Cv) d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.
- Fig.9- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation des teneurs en sucre soluble chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.
- Fig.10- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation des teneurs en protéine chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.
- Fig.11- Variation des teneurs en peroxyde d'hydrogène ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.12- Variation des teneurs en malondialdéhyde ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.13- Variation des teneurs en polyphénol ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.14- Variation des teneurs en flavonoïde ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.15- Variation des teneurs en chlorophylle a (A), chlorophylle b (B), chlorophylles totales (C) caroténoïdes (D), des jeunes feuilles d '*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.16. Variation des teneurs en  $\text{Na}^+$  ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.17. Variation des teneurs en  $\text{Ca}^{++}$  ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.18. Variation des teneurs en  $\text{K}^+$  ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.19. Ratio  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  des feuilles et des racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) calculé après une semaine de stress au NaCl.

- Fig.20. Ratio  $\text{Ca}^{++}/\text{Na}^{+}$  des feuilles et des racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) calculé après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.21- Variation de la teneur relative en eau (RWC) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.22- Variation des teneurs en chlorophylle totale, chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.23- Variation des teneurs en sucres solubles ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.24- Variation des teneurs en proline ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.
- Fig.25- Variation des teneurs en azote total (%) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

# SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
<b>CHAPITRE I – RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE</b>	
<b>I. Présentation de l'<i>Abelmoschus esculentus</i> L. ....</b>	<b>4</b>
1. Systématique de l'espèce	
2. Origine	
3. Description botanique	
4. Croissance et développement	
5. Exigences pédoclimatiques	
6. Maladies et insectes ravageurs	
7. Intérêts	
<b>II. La salinité .....</b>	<b>10</b>
1. Les différents types de salinisation	
2. Répartition des sols salins en Algérie	
<b>III. L'impact de la salinité sur la plante .....</b>	<b>13</b>
1. Transport du sodium	
2. Régulation du Na <sup>+</sup> par la voie de SOS	
3. Perception du signal	
4. Transduction du signal	
5. Réponses aux stress	
<b>IV. Les marqueurs d'un stress oxydant .....</b>	<b>22</b>
1. Espèces réactives d'oxygène	
2. Peroxydation lipidique	
3. Les antioxydants	
<b>CHAPITRE II– MATERIEL ET METHODES</b>	
<b>I. Matériel végétal .....</b>	<b>25</b>
<b>II. Dispositif expérimental .....</b>	<b>25</b>
1. 1 <sup>er</sup> Protocole expérimental .....	25
2. 2 <sup>ème</sup> Protocole expérimental .....	28
3. 3 <sup>ème</sup> Protocole expérimental .....	30



## **CHAPITRE III – RESULTATS ET DISCUSSION**

<b>I. REPONSES DES GRAINES DU GOMBO A LA SALINITE AU STADE GERMINATION.....</b>	<b>34</b>
1. Précocité de germination	
2. Taux final de germination	
3. Cinétique de germination	
4. Longueur de la partie aérienne et souterraine	
5. Evaluation de la biomasse	
6. Vitesse de germination	
7. Les sucres solubles	
8. Les protéines	
Discussion	
<b>II. EFFET DE LA SALINITE SUR LE STRESS OXYDATIF .....</b>	<b>44</b>
1. Effet du NaCl sur la teneur en peroxyde d'hydrogène	
2. Effet du NaCl sur la peroxydation lipidique	
3. Effet du NaCl sur la teneur en polyphénol	
4. Effet du NaCl sur la teneur en flavonoïde	
5. Effet du NaCl sur la teneur en pigments	
Discussion	
<b>III. EFFET DE LA SALINITE SUR LA NUTRITION MINERALE .....</b>	<b>56</b>
1. Variation des teneurs en sodium	
2. Variation des teneurs en Ca <sup>++</sup>	
3. Variation des teneurs en K <sup>+</sup>	
4. Étude du ratio K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup> selon les organes de la plante	
5. Étude du ratio Ca <sup>++</sup> /Na <sup>+</sup> selon les organes de la plante	
Discussion	
<b>IV. EFFET DE LA SALINITE SUR LES CARACTERISTIQUES HYDRIQUE ET BIOCHIMIQUE .....</b>	<b>64</b>
1. Caractéristique hydrique	
2. Caractérisation biochimique	
DISCUSSION	
CONCLUSION .....	<b>72</b>
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	<b>75</b>
ANNEXES.....	<b>101</b>

## INTRODUCTION

Les changements climatiques observés depuis quelques décennies apparaissent comme une cause profonde des modifications environnementales (Stoetzel, 2014; Diack et *al.*, 2015). Ce processus se traduit essentiellement par l'accroissement des terres arides qui représentent actuellement 44% de la surface du globe (Stavi et *al.*, 2014). Ces écosystèmes fragiles sont caractérisés par une forte irrégularité des précipitations associées à une importante évaporation favorisant l'accumulation des sels dans le sol (Munns et *al.*, 2006; Lachhab et *al.*, 2013), une irrigation relativement saline (Alem et *al.*, 2002), sérieuse menace pour les terres cultivables, au développement agricole (Chaitanya et *al.*, 2014) et à la répartition géographique des plantes dans leur habitat (Ahmed et Snoussi, 2013). La salinisation des terres est un problème majeur à l'échelle du globe qui affecte déjà au moins 400 millions d'ha et en menace gravement une surface équivalente (Legros, 2009). Plus d'un cinquième des terres arables dans le monde est touché par la salinité (Foroozanfar, 2013).

Le stress salin est le résultat d'un déficit hydrique dans la plante sous forme de sécheresse physiologique (Mahajan et Tuteja, 2005). Ce stress osmotique se traduit essentiellement par l'accumulation toxique des ions dans les cellules et/ou un déséquilibre nutritionnel dû à un excès de certains ions (Souguir et *al.*, 2013). La toxicité des ions, le stress osmotique et le déséquilibre nutritif associés ont un impact néfaste sur la croissance des plantes et leur productivité (Mguis et *al.*, 2011; Salehi et Arzani, 2014).

En effet, selon le degré de stress dans le milieu, les plantes sont exposées à des modifications de leur comportement morpho-physiologique (Ben naceur et *al.*, 2001), anatomique (Khan et *al.*, 2010; Benidire et *al.*, 2015) et biochimique (Grennan, 2006). Dans ces conditions, les plantes se trouvent en situation stressante et développent des mécanismes de défense (Denden et *al.*, 2005). L'accumulation de différents solutés protège les plantes contre le stress salin en contribuant à l'ajustement osmotique (Denden et *al.*, 2005), à la protection de l'intégrité de la membrane (Mansour, 1998), à la stabilisation des enzymes (Timasheff et Arakawa, 1989) et à la détoxification des dérivés réactifs de l'oxygène (ROS) (Karuppanapandian et *al.*, 2011). Certains solutés remplissent une fonction supplémentaire afin de protéger les composants cellulaires de la déshydratation (Rasool et *al.*, 2013). Ainsi, les plantes réagissent à ce stress, soit pour disparaître soit pour déclencher des mécanismes de résistance (Hamrouni et *al.*, 2011). Parmi ces mécanismes, l'ajustement osmotique joue un rôle primordial dans la résistance ou la tolérance de la plante à la contrainte (Munns et *al.*, 2006; Ly et *al.*, 2014). Le stress osmotique est dû à

l'excès d'ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  dans l'environnement qui réduisent le potentiel osmotique de la solution du sol et donc l'absorption d'eau par la racine de la plante (Rasool et al., 2013). L'ajustement osmotique constitue le processus majeur permettant à la cellule de maintenir sa turgescence (Berka et Aïd, 2009). Pour limiter la perte en eau, les plantes sont capables de maintenir la turgescence de leurs cellules grâce à l'accumulation contrôlée de composés organiques appelés osmotocum et osmoprotecteurs, tels que sucres solubles (Boriboonkaset et al., 2013), acides aminés (Slama et al., 2014), composés d'ammonium quaternaire (Rasool et al., 2013), hormones (Amjad et al., 2014), polyamines (Todorova et al., 2013), afin d'atténuer l'effet du sel (Hasanuzzaman et al., 2013).

Outre ces réponses, le stress salin s'accompagne également d'un stress oxydatif (Dat et al., 2000; Zhu, 2007; Shen et al., 2013; Jayakannan et al., 2015). Selon Marouf et Reynaud (2007), le stress oxydatif désigne l'ensemble des perturbations physiologiques et métaboliques provoquées dans un organisme par des agents biotiques ou abiotiques. Par ailleurs, Bonnefont-Rousselot et al., (2003) définissent le stress oxydant comme un déséquilibre de la balance entre la concentration en espèces réactives de l'oxygène (R.O.S) et en molécules antioxydantes. Ces systèmes de défense antioxydants peuvent être enzymatiques (l'ascorbate peroxydase, la catalase et la peroxydase, la superoxyde dismutase, la gâïacol peroxydase, la glutathion réductase) ou non enzymatiques (l'acide ascorbique, le glutathion, l' $\alpha$ -tocophérol, les caroténoïdes, les flavonoïdes, polyphénols (Apel et Hirt, 2004; Munné-Bosch, 2005; Defraigne et Pincemail 2008; Karuppanapandian, et al., 2011; Sorkhehet al., 2012; Belahcene et al., 2015).

De nombreux travaux montrent que des métabolites enzymatiques et non enzymatiques antioxydants tels que les superoxyde-dismutases (SOD), les ascorbates peroxydases (APX), les catalases (CAT), les glutathion-S-transférases (GST) et les glutathion peroxydases (GPX) s'accumulent plus pendant le stress salin (Sudhakar et al., 2001).

Pour améliorer le rendement des cultures, une plus grande attention à la production de variétés tolérantes au sel est nécessaire pour relever les défis du XXI<sup>ème</sup> siècle. Dans ce contexte, ce travail est une contribution à l'étude des comportements hydrique, physiologique et biochimique d'une espèce légumière, le gombo (*Abelmoschus esculentus* L.) soumis à différents régimes de salinité.

Nous nous proposons d'aborder, dans un premier temps, l'influence de la salinité sur la germination, une étape critique dans le cycle de développement de la plante (Misra et Dwivedi 2004; Benidire al., 2015). La germination est régulée par des caractéristiques génotypiques mais aussi par les conditions environnementales (Campa, 1996). La réussite

de la germination constitue la condition fondamentale d'installation d'une bonne culture (Salifou, 2000; Benidire *al.*, 2015).

L'objectif de cette partie est d'étudier l'action de la salinité sur la germination des semences et leur développement afin de préciser leurs limites de tolérance à cette contrainte pendant la phase de germination.

Dans les conditions toxiques exogènes, des radicaux libres sont produits qui servent de relais chimiques pour assurer le couplage entre un stimulus et les réponses physiologiques (Perochon, 2010). Suite à la production excessive des radicaux libres l'organisme va devoir se protéger par différents systèmes antioxydants.

Une deuxième expérimentation consiste à induire un stress oxydatif par la contrainte saline afin d'évaluer les marqueurs du stress oxydatif et à déterminer l'activité antioxydante aux stades juvéniles de la plante.

Dans un troisième volet, nous examinerons l'effet de la salinité sur la réponse minérale des plantes, nous nous sommes intéressés à une analyse des variations des cations  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{++}$  appuyée par une étude des ratios cationiques des parties aériennes et souterraines.

La dernière partie s'achève par l'étude de l'impact de la salinité sur l'état hydrique et métabolique afin d'évaluer le comportement des osmoprotecteurs compatibles organiques et des osmoticum qui contribuent dans la réponse au stress salin à un stade jeune de la plante ce qui permettra de caractériser la sensibilité ou bien la tolérance de l'espèce *Abelmoschus esculentus* (L.).

# CHAPITRE I

## RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

## I. Présentation de l'*Abelmoschus esculentus* L.

### 1. Systématique de l'espèce (Classification phylogénétique APG II, 2003)

Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Magnoliopsida
Sous-classe	Dilleniidae
Ordre	Malvales
Famille	Malvaceae
Genre	<i>Abelmoschus</i>
Espèce	<i>Abelmoschus esculentus</i> L.

Le genre *Abelmoschus* est un complexe multi spécifique dont la structure est encore mal comprise. Il fut défini au sein de la famille des Malvacées par le botaniste allemand Friedrich Medikus à la fin du XVIIIème siècle. Pendant longtemps le gombo fut rattaché au genre *Hibiscus*. C'est en 1924 que Hoechreutiner proposa d'en faire un genre à part entière (Ouedraogo,2009).

L'espèce cultivée *Abelmoschus esculentus* porte des noms différents selon les pays: Okra en Afrique noire, Lady's finger en anglais, Gombo en français, Quingombo en espagnol, Bhindi en Inde, Quiabero au Brésil, Bamiah en arabe, corne grecque en Grèce, Lalo en Turquie. Le mot gombo est originaire d'Angola où on le nomme "ngumbo".

### 2. Origine

*Abelmoschus esculentus* L. est une plante cultivée d'origine controversée. En effet, si l'origine du genre *Abelmoschus* ne souffre d'aucun débat, deux hypothèses s'affrontent quant à l'origine géographique d'*Abelmoschus esculentus* L. (Ouedraogo, 2009).

Certains auteurs, soutenant que l'un de ses ancêtres (*Abelmoschus tuberculatus* L.) est natif de « Uttar » Pradesh (Nord de l'Inde) suggèrent que l'espèce *Abelmoschus esculentus* L. est originaire de cette aire géographique (Hamon et Sloten, 1995).

D'autres, sur la base de sa culture antique en Afrique orientale et la présence de l'autre ancêtre (*Abelmoschus ficulneus*), suggèrent que l'aire de domestication d'*Abelmoschus esculentus* L. est le Nord de l'Égypte ou l'Éthiopie. Cependant, aucune preuve définitive n'est disponible aujourd'hui (Hamon et Sloten, 1995).

*Abelmoschus esculentus* est très répandu dans les régions tropicales, subtropicales et méditerranéennes. Dans ces régions, il occupe une place importante dans l'alimentation. Il est cultivé surtout pour ses fruits immatures qui sont consommés après cuisson. Dans certaines régions, les feuilles de gombo sont utilisées comme l'équivalent d'épinards (Hamon, 1987).

### 3. Description botanique

Le gombo est une plante herbacée annuelle, robuste, à port érigée, de 1 à 4 m de haut, généralement peu ramifiée; tige cylindrique, avec des poils raides disséminés, glabrescente, souvent tachetée de rouge; ramifications dressées courbées vers le bas (Rohwer, 2002; Grubben, 2004).

Les feuilles alternées, simples, de forme et de taille variables; stipules filiformes, jusqu'à 2 cm de long, souvent fendues jusqu'à la base, couvertes de poils raides; pétiole de 5 à 50 cm de long (Rohwer, 2002).

Le limbe long et large de 10 à 35 cm, le plus souvent palmatilobé à palmatipartite en trois ou sept segments (De Lannoy, 2001).

Les fleurs sont axillaires, solitaires ou en grappe; pédicelle jusqu'à 3 cm de long sur la fleur, 7 cm sur le fruit, avec des poils raides disséminés, glabrescent; calice, de 2–6 cm de long, avec 5 dents à l'apex, se fendant généralement sur un côté lors de l'expansion de la corolle; 5 pétales libres, obovales à orbiculaires, de 3–7 cm de long, charnus à la base, obtus à rétus à l'apex, glabres, jaunes, virant souvent au rose après la floraison, avec un centre violet foncé; étamines réunies en tube staminal jusqu'à 2,5 cm de long, blanches, glabres; ovaire supère, style à 5–10 bras de 3–5 mm de long, stigmates violet foncé, avec des poils simples (Siemonsma, 1982).

Le fruit est une capsule érigée en section ronde de 5 à 10 angles, concave entre les côtes, perdant progressivement son indument initial, variant quand il est jeune d'une couleur rouge-violet et vert rougeâtre à vert foncé, et de vert pâle à jaune, complètement ou

partiellement loculicide ou totalement indéhiscente, contenant jusqu'à 100 graines (photo 1) (Siemonsma, 1982).



(a)



(b)



(c)



(d)

Photo.1- feuilles (a), fleurs (b), fruits (c) et graines de gombo (d).

Les graines globuleuses à ovoïdes, de 3–6 mm de diamètre, avec de petites verrues en rangées concentriques, portent rarement de longs poils rouges sur le tégument (Siemonsma, 1982).



### **4. Croissance et développement**

Le cycle du gombo varie de trois mois pour les variétés les plus précoces à un an et parfois plus pour les plus tardives (Kœchlin, 1989). La multiplication se fait par graine. La germination a généralement lieu au bout d'une semaine. Selon la variété et les conditions climatiques la floraison se produit un à deux mois après semis. Elle est continue dans le temps. *Abelmoschus* est autocompatible.

Cependant, il est aussi susceptible de fécondation croisée par des insectes pollinisateurs à un taux qui peut atteindre 20% (Charrier, 1983). Après la fécondation, la croissance du jeune fruit est rapide. L'ovaire de moins de 2cm donne en trois jours un fruit de plus de 5 cm de long. La croissance est ralentie par la suite (Hamon, 1987). Pour l'utilisation en légumes, les jeunes fruits sont cueillis environ une semaine après la floraison (Siemonsma et Hamon, 2004).

### **5. Exigences pédoclimatiques**

Le gombo est une espèce bien adaptée aux climats chauds et humides. Il est sensible à la sécheresse mais cette sensibilité varie suivant les phases du cycle. L'effet du stress hydrique en phase de boutonnisation est très néfaste pour le gombo et se manifeste par une baisse des composantes du rendement (Sawadogo, 2006).

*Abelmoschus esculentus* ne supporte pas des températures nocturnes trop basses. Il nécessite des températures supérieures à 20°C pour avoir une croissance normale (Grubben, 2004). L'initiation florale et la floraison sont retardées à mesure que la température s'élève (De Lannoy, 2001). Par contre, les meilleurs rendements sont obtenus en période chaude (Nana, 2005).

Le pourcentage de germination et la rapidité de levée des semis sont optimaux à 25°C selon une étude récente réalisée par Bendkhil et Denden (2010), en outre une basse température de 10°C a entraîné une entrée en dormance de la graine. L'optimum pour la croissance est de 26-28°C.

Le gombo tolère une grande diversité de sols. Cependant, il préfère les sols profonds, limono-sableux, bien drainés et riches en matières organiques (De Lannoy, 2001; Siemonsma et Hamon, 2004; Lim et Chai, 2007). Le pH optimal pour la culture du gombo varie de 6,2 à 6,5.

## **6. Maladies et insectes ravageurs**

Le gombo est une plante très sensible, le nombre élevé d'aléas limite sérieusement sa culture (Siemonsma, 1982). Les maladies cryptogamiques et les insectes causent des dégâts énormes, parmi les insectes on a principalement le grillon et les coléoptères (Siemonsma, 1982).

Parmi les maladies rencontrées chez le gombo, on peut citer des maladies cryptogamiques comme la cercosporiose, la mosaïque (Okra mosaic virus-OMV), l'enroulement du gombo (Okra leaf curl virus-olcv) (N'guessen, 1987).

## **7. Intérêts**

Le gombo est une plante de grande importance surtout pour les pays de l'Afrique de l'Ouest. Son originalité est que toutes les parties de la plante sont utiles soit dans l'alimentation, soit dans la médecine, soit dans l'artisanat ou dans l'industrie (Siemonsma et Hamon, 2004).

### **a. Médical**

Les fruits contiennent un mucilage ayant des propriétés variées de stabilisateurs des dispersions, substitut de plasma sanguin, fluidifiant des systèmes liquides et sanguins (Marius et *al.*, 1997; Martin et *al.*, 1981). Les racines contiennent un mucilage à usage médicinal. Les feuilles sont parfois utilisées comme base de cataplasmes, comme émoullient, sudorifique ou antiscorbutique et pour traiter la dysurie (Siemonsma et Hamon, 2004). Des essais effectués en Chine indiquent que le gombo est efficace pour les maladies rénales tubulaires interstitielles, il améliore les fonctions rénales, il réduit la protéinurie et renforce l'immunité (Zhao et *al.*, 2012; Liao et *al.*, 2012).

### **b. Industriel**

La tige est constituée de fibres utilisées pour la confection de cordes, de sacs, de paniers, de lignes de pêche et de pièges à gibier. Les fibres servent aussi dans l'industrie textile et dans la fabrication de papier et de carton (Marius et *al.*, 1997; De Lannoy, 2001; Siemonsma et Hamon, 2004; Shamsul et Arifuzzaman, 2007).

### **c. Alimentaire**

Le gombo est surtout cultivé pour ses fruits. Le gombo est pauvre en calories, il présente deux intérêts majeurs à savoir sa teneur élevée en protéines, calcium et vitamines, permettant de pallier de nombreuses déficiences et la possibilité de l'envisager dans les projets de diversification alimentaire. Au regard de sa composition, le gombo pourrait effectivement jouer un rôle essentiel dans la lutte contre la malnutrition (Hamon, 1987).

Les graines de gombo constituent une source d'huile à usage comestible après raffinage. Après le pressage des graines, le tourteau contient 30% de protéines (dont la composition en acides aminés est comparable à celle des protéines du soja), et 20% de lipides (dont la composition en acides gras est comparable à celle de l'huile de graines de coton) (Marius et *al.*, 1997). L'huile des graines de gombo est riche en protéines et en éléments minéraux comme le phosphore, le magnésium, le calcium et le potassium (Nzikou et *al.*, 2006). Les graines torréfiées de gombo sont employées dans certaines régions comme substitut du café (Komarov, 1968; Siemonsma et Hamon, 2004).

## **II. La salinité**

La salinité peut être définie comme une accumulation excessive de sels dans les sols ou dans les eaux à un seuil pouvant avoir un impact sur les activités humaines et naturelles (plantes, animaux, écosystèmes aquatiques, approvisionnement en eau, agriculture, ...) (Mint El Moukhtar, 2010).

On distingue deux types de salinité, une salinité primaire où l'augmentation de sels est uniquement due à des processus naturels et une salinité secondaire ou induite où les augmentations ont eu lieu en raison des changements des pratiques d'utilisation des terres par les activités humaines (Mint El Moukhtar, 2010).

### **1. Les différents types de salinisation**

L'ion sodium peut intervenir dans la pédogenèse, soit sous la forme saline (salinisation), soit sous forme échangeable (sodisation), soit les deux formes simultanément : la sodisation s'accompagne fréquemment d'une alcalinisation du profil.

La salinisation proprement dite est l'accumulation des sels solubles dans la solution du sol (Diarra, 1991).

La sodicité, une forme particulière de salinisation, résulte d'une forte concentration d'ion sodium par rapport aux concentrations d'ions calcium et magnésium. La sodisation ou l'alcalinisation est caractérisée par une fixation abondante de sodium échangeable sur le complexe absorbant du sol (Diarra, 1991).

L'alcalinisation est l'augmentation du pH sous l'influence des sels alcalins, tels que  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  ou  $\text{NaHCO}_3$  en solution relativement élevée (Diarra, 1991).

### **2. Répartition des sols salins en Algérie**

Les sols sodiques en Afrique du Nord proviennent principalement d'une action de la mer ou de la présence de dépôts lagunaires salés et gypseux répartis dans l'échelle stratigraphique depuis le Trias jusqu'au Quaternaire (Aubert, 1976).

En Afrique du Nord la salinisation affecte surtout les régions irriguées et les parties basses sujettes à des taux d'évaporation importants. Dans ces régions il existe un risque important de salinisation des nappes (Conacher et Sala, 1998). En Algérie, des sebkhas et chotts couvrent plusieurs milliers d'hectares, là où il y a moins de 100 ans étaient encore cultivés les pistachiers de l'Atlas (Université de Nice, 1992).

Tableau1. Classement des Wilayas d'Algérie touchées par la salinité (Benzellat, 2011)

Wilayas	S.A.U (ha)	Superficie affectée par la salinité	% de la S.A.U affecté par la salinité
Tamanrasset	2510	1445	57.57
Ouargla	17390	9850	56.64
Ghardaïa	7930	3284	41.41
Bechar	13250	2259	16.97
Illizi	570	60	10.53
Djelfa	67760	6250	9.22
Relizane	241670	20000	8.28
Ain Temouchent	18350	15000	8.14
Tebessa	231750	13000	5.61
Adrar	14990	780	5.20
Biskra	151530	7272	4.80
Khanchla	177900	4480	2.52
Mascara	328740	6475	1.97
Alger	7940	150	1.89
Mostaganem	131730	1977	1.50
Naama	4150	62	1.49
Laghouat	487740	800	1.48
Batna	85860	5100	1.05
Oran	188620	850	0.99
Chleff	183860	1490	0.79
Guelma	22150	1283	0.70
Mila	72090	100	0.45
Boumerdes	306480	192	0.27
Saida	615340	700	0.23

Les sols salés sont très répandus en Algérie, essentiellement dans les zones arides et semi-arides; des travaux effectués par différents auteurs montrent que la majorité des sols agricoles en Algérie sont affectés par les sels (Durand, 1958; Halitim et *al.*, 1985).

En Algérie d'après Szablocs (1989), 3,2 million d'hectares subissent à des degrés de sévérité variable le phénomène de salinisation dont une bonne partie se trouve localisée dans les régions steppiques où le processus de salinisation est plus marqué du fait des températures élevées durant presque toute l'année, du manque d'exutoire et de l'absence de drainage efficient.

### III. L'impact de la salinité sur la plante

#### 1. Transport du sodium

L'influx de  $\text{Na}^+$  dans la vacuole se fait par le biais des antiports vacuolaires  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  et le gradient de  $\text{H}^+$  généré par les protéines  $\text{H}^+$ -ATPase et  $\text{H}^+$ -PPase (pyrophosphatase) (Blumwald *et al.*, 2000; Hanana, 2009). L'échangeur  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  est une protéine membranaire capable de transporter d'un côté à l'autre de la membrane des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{H}^+$ .

Les antiports vacuolaires assurent les échanges  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  et, par conséquent, il y a séquestration du  $\text{Na}^+$  au sein de la vacuole. Ce dernier mécanisme protège les principales réactions enzymatiques au sein du cytoplasme contre la toxicité due aux teneurs excessives en  $\text{Na}^+$ , tout en ajustant la pression de turgescence en utilisant le  $\text{Na}^+$  vacuolaire comme osmoticum (Hanana, 2009).

L'activité des échangeurs vacuolaires  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  dans les racines augmente lors de l'ajout de  $\text{Na}^+$  dans le milieu (Garbarino et Dupont, 1989; Wilson et Shannon, 1995; Ballesteros *et al.*, 1997). L'augmentation de l'activité de l'échangeur vacuolaire  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  dans les racines durant un stress salin est plus forte chez l'espèce tolérante que chez l'espèce sensible (Staal *et al.*, 1991).

#### 2. Régulation du $\text{Na}^+$ par la voie de SOS (Salt Overly Sensitive)

Beaucoup de transporteurs pour  $\text{H}^+$ ,  $\text{K}^+$  et  $\text{Na}^+$  ont été identifiés à partir de diverses espèces végétales. Il est admis que le stress salin régule le niveau d'expression ainsi que les activités de certains de ces transporteurs (Zhu, 2003).

La régulation de SOS1 par la voie SOS (Salt Overly Sensitive) a été établie (Shi *et al.*, 2000; Zhu, 2002).

La haute concentration de  $\text{Na}^+$  déclenche un signal de calcium qui stimule le complexe de protéines kinases SOS3-SOS2. Celui-ci active alors l'activité de la pompe d'échange  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  de SOS1 et régule l'expression de certains gènes sensibles au sel.

L'ion  $\text{Ca}^{2+}$  déclenche une suite de phosphorylation des MAPkinases (MAPK) (Quintero *et al.*, 2002; Qiu *et al.*, 2002), conduisant ainsi à l'activation de facteurs de transcription qui agissent spécifiquement sur les promoteurs pour initier la réponse (notamment par la transcription des gènes Salt Overly Sensitive (SOS) et des gènes de biosynthèse des osmolytes) (Yokoi *et al.*, 2002). La voie SOS activée va induire l'activation de la protéine SOS1, un antiport  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  de la membrane plasmique, et

l'activation de l'antiport  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  exchanger (NHX1) de la vacuole (Zhu, 2002). Ce qui entraîne soit l'évacuation des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  hors du cytoplasme vers les tissus conducteurs par l'intermédiaire de l'antiport  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  (SOS1) et de canaux  $\text{Cl}^-$ , soit leur stockage dans la vacuole par l'intermédiaire de l'antiport NHX1, de canaux  $\text{Cl}^-$  (CLC) et d'antiports  $\text{Cl}^-/\text{H}^+$  (Hasegawa et *al.*, 2000; Zhu, 2002; Zhu, 2003) en coordination avec des pompes à protons ATP ou PPi dépendantes.

### 3. Perception du signal

Les mécanismes mis en place lors de la perception de signaux de stress ont été résumés par Xiong et *al.* (2002) puis Wang et *al.* (2003). Un schéma de la réponse complexe (moléculaire et biochimique) des plantes face aux stress abiotiques est présenté dans la figure (1). Le stress serait perçu par des récepteurs membranaires au niveau des racines qui initient un signal, transmis par l'intermédiaire de second messenger comme le calcium, les espèces actives d'oxygène ou l'ABA l'hormone majoritaire impliquée dans les stress abiotiques. Ces messagers agissent au niveau des tissus cibles en activant des cascades de phosphorylation donnant lieu à l'activation des gènes impliqués dans la réponse au stress. Ces gènes permettent la mise en place de mécanismes pour la survie de la plante : rétablissement de l'équilibre osmotique, protection des membranes et des protéines, et détoxification par élimination des espèces actives d'oxygène (Navarro, 2009; Kroniewicz, 2011).

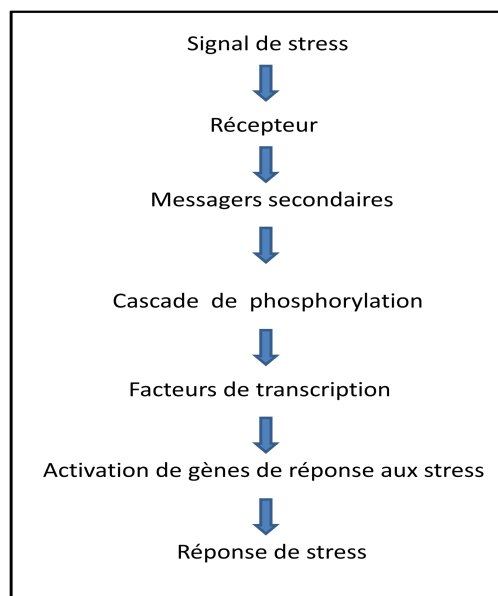


Fig.1- Signalisation en réponse au stress abiotique



Des travaux révèlent l'existence probable de deux osmosenseurs chez la luzerne, un pour des pressions osmotiques modérées, l'autre pour des pressions osmotiques élevées (Maeda *et al.*, 1995).

Des protéines de la famille de la calmoduline jouent aussi le rôle de senseurs et, réagissant aux variations dans la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$ , permettent de décoder le message (Leba *et al.*, 2012).

#### 4. Transduction du signal

Suite à la perception du stress au niveau racinaire, le signal se propage vers le système vasculaire foliaire où a lieu une synthèse de l'acide abscissique (ABA). Plusieurs enzymes de la voie de biosynthèse de l'ABA s'expriment dans le parenchyme vasculaire foliaire. Certaines comme AtNCED3 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 3) sont induites spécifiquement en réponse à un stress hydrique (Endo *et al.*, 2008; Kroniewicz, 2011).

L'ABA ainsi synthétisé agit sur l'ouverture et la fermeture des stomates, (Grondin *et al.*, 2015). D'autre part, l'ABA module l'expression de l'abondance des aquaporines PIPs dans différentes plantes (Jang *et al.*, 2004; Aroca *et al.*, 2006; Ruiz-Lozano *et al.*, 2009; Grondin *et al.*, 2015). Le stress osmotique active la synthèse de l'acide abscissique (ABA) qui régule à la hausse la transcription de AtNHX1 le gène codant pour les échangeurs vacuolaires  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  (Shi et Zhu, 2002).

Au moins six voies de signalisation ont été rapportées par Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki (2007) dans l'activation de gènes induits par des conditions de stress hydrique, stress salin et aux basses températures, dont trois sont tributaires de l'ABA.

Par ailleurs, de nombreux travaux rapportent que l'acide salicylique participe aussi à la signalisation du stress osmotique induit par un stress hydrique ou salin (Borsani *et al.*, 2001; Singh et Usha, 2003; Csiszár *et al.*, 2014). Cette hormone végétale joue aussi un rôle dans la régulation de la signalisation impliquée dans la résistance contre une agression pathogène (Fu *et al.*, 2012; Ludwig-Müller *et al.*, 2015).

Au niveau cellulaire, la transduction du signal repose sur des cascades de phosphorylation/déphosphorylation, *via* des kinases de type MAPK (Mitogen Activated Protein Kinase), SNF1-like, ou CDPK (kinases  $\text{Ca}^{2+}$ -dépendantes) et des phosphatases (Kroniewicz, 2011).

Le calcium est l'un des messagers secondaire le plus important en réponse au stimulus extracellulaire chez les plantes (Harper *et al.*, 2004; Ludwig *et al.*,

2004). En effet, ces stress induisent une augmentation transitoire et rapide du calcium cytoplasmique, suivie d'une deuxième augmentation du  $\text{Ca}^{2+}$  cytosolique qui dure de quelques minutes à plusieurs heures selon l'intensité du stress (Sanders et *al.*, 1999; White et Broadley, 2003).

### **5. Réponses aux stress**

#### **a. Régulation de la transcription**

Les facteurs de transcription végétaux sont des protéines de régulation qui activent ou inactivent les mécanismes plurigénétiques et qui ont pour effet de changer de nombreuses propriétés chez la plante (Boucho, 2006).

Les facteurs de transcription induits par les stimuli liés aux stress sont activés *via* des cascades de phosphorylation. Ces facteurs de transcription vont activer la transcription de nombreux gènes afin de dévier dans un premier temps le métabolisme cellulaire vers des mécanismes de protection puis vers une réponse adaptative (Seki et *al.*, 2002; Kreps et *al.*, 2002; Leonhardt et *al.*, 2004; Hirayama et Shinozaki, 2010).

Ces gènes codent pour (Kroniewicz, 2011) :

- des éléments de signalisation,
- des protéines participant à la protection des tissus,
- des enzymes permettant le métabolisme d'osmoticum,
- des enzymes du catabolisme des ROS et des éléments permettant la dégradation de protéines endommagées par les ROS.

#### **b. L'expression des protéines**

Les stress abiotiques sont à l'origine de dysfonctionnements protéiques. La plante va activer de nombreux gènes permettant d'accumuler des protéines parmi lesquelles des HSP (Heat-Shock Protéins), des LEA (Late embryogenesis abundant proteins) et autres chaperons qui vont jouer un rôle de protection de la cellule. Elles sont responsables du repliement protéique, de l'assemblage, de la translocation et de la dégradation dans de nombreux processus cellulaires. Elles vont stabiliser les protéines et les membranes et permettre de retrouver les conformations protéiques actives en condition de stress (Wang et *al.*, 2003).

### c. Accumulation d'osmoprotecteurs compatibles

Les plantes ont développé des stratégies biochimique et moléculaire agissant en synergie, on parle alors de signalisation hormonale, changement des voies photosynthétiques, accumulation sélective, exclusion, compartimentation, recirculation, induction des systèmes antioxydants, synthèse d'osmolytes (Niu et *al.*, 1995; Lodeyro et Carrillo, 2015; Aguirre et *al.*, 2015).

Les gènes impliqués dans la biosynthèse de solutés compatibles sont généralement régulés à la hausse en condition de stress salin, et les concentrations d'osmoprotectants accumulés sont en corrélation avec la tolérance au stress osmotique (Zhu, 2002).

L'accumulation des solutés compatibles est nécessaire pour l'ajustement osmotique (Chen et *al.*, 2007).

En réponse à la déshydratation cellulaire, qu'elle soit incitée par une sécheresse, un froid extrême ou un choc osmotique, les microorganismes (Sand et *al.*, 2015) ou les plantes (Sangu et *al.*, 2015) accumulent ces solutés dits compatibles dans leurs cellules.

Les membranes constitutives des cellules sont des sites biologiques extrêmement sensibles à la déshydratation (Vinocur et Altman, 2005) et notamment à la présence de solutés compatibles (Lelong, 2007). Si ces liquides étaient composés exclusivement d'eau, les couches phospholipidiques risqueraient de fusionner lors de très fortes déshydratations ou pourraient être soumises à de très fortes pressions internes liées à la cristallisation de l'eau.

Les dommages engendrés par de tels stress sont irréversibles voire fatales pour la cellule. La présence de certains solutés dans ces solutions permet de stabiliser les membranes en gardant intact l'espace inter-membranaire, mais également en évitant la formation de glace intracellulaire (Lelong, 2007).

Les solutés compatibles jouent un rôle dans l'osmotolérance végétale par la protection des enzymes de la dénaturation, de l'intégrité de la membrane et dans l'ajustement osmotique (Ashraf et Foolad, 2007).

L'accumulation de solutés compatibles est considérée comme un mécanisme d'adaptation clé dans de nombreuses plantes en réponse aux stress abiotiques (Sangu et *al.*, 2015)

Les cellules tendent par conséquent à ajuster leur propre potentiel hydrique en rétablissant l'homéostasie ionique cellulaire, que ce soit par la compartimentation

vacuolaire des ions toxiques ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ) absorbés et (ou) par leur exclusion hors de la cellule.

Les osmolytes inorganiques, de faibles masses moléculaires, n'interfèrent pas avec les réactions biochimiques du cytosol. Ce sont des molécules qui facilitent la rétention d'eau dans le cytosol. Les plantes tolérantes à la salinité utilisent les sels pour ajuster la pression osmotique de leurs cellules (Parida et Das, 2005; Bouzid, 2013).

En revanche, si cela n'est pas suffisant, la plante devra utiliser un autre moyen pour faire face au stress salin qui consiste à synthétiser et accumuler des solutés organiques osmoprotecteurs, principalement des composés aminés (proline, glycine, alanine), des sucres solubles et des polyols (le glycérol, l'inositol, le sorbitol, le tréhalose, le saccharose) (Majumder et *al.*, 2010; Hanana et *al.*, 2011).

Sous des contraintes biotiques, l'accumulation active de solutés compatibles tels que les acides aminés, les polyamines et les hydrates de carbone semblent être un moyen efficace du mécanisme de tolérance au stress (Colmer et *al.*, 1995).

Les solutés compatibles peuvent soit provenir du milieu environnant et être transportés vers le cytoplasme des cellules, soit être synthétisés à l'intérieur du cytoplasme des cellules (Gutierrez et *al.*, 1995).

La synthèse et l'accumulation de composés solubles compatibles contribuent au maintien de la croissance cellulaire en condition de stress ionique (Sairam et Tyagi, 2004; Shabala et Cuin, 2007).

Cette accumulation de solutés compatibles va alors augmenter le potentiel osmotique des cellules afin de créer un influx d'eau, ou tout du moins éviter un efflux. Ceci permet un certain maintien de la quantité d'eau dans les cellules. Il semblerait aussi que l'accumulation d'osmolytes permette la protection de l'intégrité des protéines et des membranes (Crowe et *al.*, 1983; Rathinasabapathi, 2000).

Les solutés compatibles sont de petites molécules, solubles dans l'eau et uniformément neutres par rapport à la perturbation des fonctions cellulaires, même lorsqu'ils sont présents à des concentrations élevées (Yancey et *al.*, 1982; Sakamoto et Murata, 2002). Leur fonction ne se limite pas à l'équilibre osmotique. Les solutés compatibles sont généralement hydrophiles, et peuvent être en mesure de remplacer l'eau à la surface des protéines ou des membranes, agissant ainsi comme chaperons de faibles poids moléculaire (Hasegawa et *al.*, 2000). Ces solutés fonctionnent aussi pour protéger les structures cellulaires par le piégeage des ROS (Hasegawa et *al.*, 2000; Zhu, 2001).

### - Les sucres solubles

Parmi les différents osmolytes organiques, les sucres peuvent contribuer jusqu'à 50% pour l'ajustement du potentiel osmotique total en cas de stress salin chez les glycophytes (Cram, 1976; Manchanda et Garg, 2008; Zebib, 2012).

Le saccharose et le glucose sont des osmolytes qui maintiennent l'homéostasie cellulaire (Gupta et Kaur, 2005).

Les sucres solubles peuvent agir comme des messagers primaires et régulent les signaux qui contrôlent l'expression de différents gènes impliqués dans le métabolisme et la croissance des plantes (Rolland *et al.*, 2006; Chen, 2007).

### - Les polyols

Les polyols (mannitol, sorbitol, xylitol) sont des formes réduites d'aldoses et de cétooses pouvant avoir une structure linéaire ou cyclique. Ces dérivés de sucres peuvent être utilisés pour le transport de carbone à longue distance bien que cette fonction n'ait pas été montrée chez *Arabidopsis thaliana* (Klepek *et al.*, 2005). Certains polyols peuvent aussi s'accumuler en réponse à des stress environnementaux, comme le stress salin (Noiraud *et al.*, 2001).

### - Les acides aminés et dérivés

L'adaptation au stress salin augmente l'expression des gènes impliqués dans la biosynthèse des acides aminés (Joshi *et al.*, 2010; He *et al.*, 2015). La proline est un osmoprotectant connu, elle joue un rôle important dans l'ajustement osmotique, la protection de structures sous-cellulaires, des enzymes et dans l'augmentation de l'osmolarité cellulaire qui fournit la turgescence nécessaire pour l'expansion des cellules dans des conditions de stress (Briens et Larher, 1982; Belkhodja et Benkabilia, 2000; Matysik *et al.*, 2002; Ben Hassine *et al.*, 2008).

### **d. L'impact de la salinité sur les plantes**

Le stress salin peut endommager les plantes par plusieurs mécanismes, notamment le déficit en eau, la toxicité d'ions, le déséquilibre nutritif, et le stress oxydatif (Vinocur *et al.*, 2005).

Le stress salin osmotique affecte tous les processus importants chez la plante tels que les mouvement des stomates (Terzi et *al.*, 2015), la photosynthèse (Wang et *al.*, 2008; Yousfi et *al.*, 2010) ou encore la croissance (Mahajan et Tuteja, 2005).

### - **Physiologique**

La présence des sels dans le milieu de culture limite la disponibilité de l'eau pour la plante et par conséquent, cette dernière se trouve en état de déficit hydrique (Farissi, 2013).

La réduction de la teneur relative en eau entraîne une faible disponibilité de l'eau pour l'extension cellulaire (Katerji et *al.*, 1997). Le stress osmotique engendré par la contrainte saline rompt l'homéostasie de l'eau de la plante.

L'état hydrique des plantes est étroitement lié à celui du sol dans lequel leur système racinaire est installé. L'état hydrique du sol et de la plante peut être caractérisé par son potentiel hydrique. Le potentiel hydrique d'un compartiment est l'énergie qu'il faut appliquer à ce compartiment pour libérer 1g d'eau. Ce potentiel exprimé sous forme de pression est toujours négatif (le potentiel hydrique de l'eau pure est égal à 0) et est d'autant plus bas que la liaison entre l'eau et le compartiment est forte. Le mouvement de l'eau va du compartiment ayant le potentiel hydrique le moins négatif vers le compartiment avec le potentiel hydrique le plus négatif, et donc de la zone retenant le moins l'eau (la plus hydratée), à la zone retenant le plus l'eau (la moins hydratée) (Mainson, 2013).

### - **Biochimiques**

Dans le cas du stress salin causé par NaCl, il est dû à la toxicité des ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  accumulés en excès dans la plante qui perturbe l'homéostasie des ions cytosoliques de l'organisme et affecte l'activité de certaines enzymes. Durant le stress salin, pour la plupart des espèces,  $\text{Na}^+$  atteint une concentration toxique avant  $\text{Cl}^-$  (Munns et Tester, 2008).

Les plantes développent une multitude de mécanismes génétique, moléculaire et biochimique pour faire face au stress salin (Xiong et Zhu, 2002; Zhu et *al.*, 2015). Les voies biochimiques conduisant des processus qui améliorent la tolérance au sel sont susceptibles d'agir de façon additive et probablement en synergie (Iyengar et Reddy, 1996).

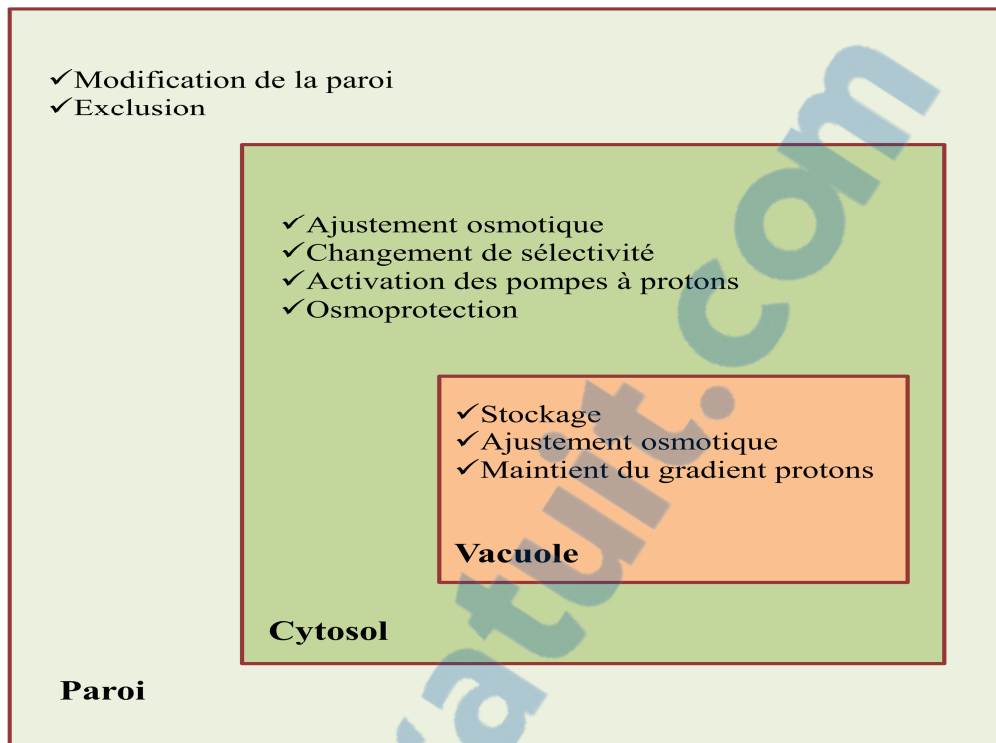


Fig.2- Fonctions biochimiques associées à la tolérance des plantes au stress salin (Bohnert et Jensen, 1996).

Les stratégies biochimiques comprennent l'accumulation sélective ou l'exclusion d'ions, le contrôle de l'absorption d'ions par les racines et le transfert vers les feuilles, le cloisonnement des ions, les changements des voies photosynthétiques, la modification de la structure de la membrane, l'induction d'enzymes antioxydantes et l'induction des hormones végétales (Bohnert et Jensen, 1996; Parida et Das, 2005).

#### - Morphologiques

L'accumulation de sels dans les tissus de plantes au-dessus de la normale va causer une certaine inhibition de la croissance (Hamza, 1980); les plantes qui s'adaptent à la salinité se manifestent par :

- un faible allongement des organes et de leurs ramifications,
- un raccourcissement des entre-nœuds,
- une diminution de la surface foliaire.

La diminution de la croissance des feuilles résulte en partie d'une réduction de l'assimilation nette en CO<sub>2</sub> (Akita et Cabuslay, 1990) provoquée par la fermeture des stomates en réponse au faible potentiel de l'eau du sol ou du substrat, conséquence à son tour de la concentration élevée en sel.

#### IV. Les marqueurs d'un stress oxydant

En cas de stress biotique ou abiotique, on observe chez les plantes une production rapide et massive d'espèces activées de l'oxygène (Asada 1994; Allen, 1995; Lagadic *et al.*, 1997; Dsikan *et al.*, 2001; Niwa *et al.*, 2003; Guo *et al.*, 2004; Penda *et al.*, 2015).

##### 1. Espèces réactives d'oxygène

L'exposition des plantes à un stress salin peut réguler à la hausse la production de ROS comme  $O_2^{\cdot-}$  (radical superoxyde),  $H_2O_2$  (peroxyde d'hydrogène),  $^1O_2$  (oxygène singulet), et  $\cdot OH$  (radical hydroxyle) (Mittler *et al.*, 2011; Puyang *et al.*, 2015). Les espèces actives d'oxygène constituent un moyen pour déceler la présence ou non d'un stress oxydant chez un organisme (Crawford *et al.*, 1994). Tous les stress se traduisent par une accumulation de dérivés toxiques d'oxygène. Ils provoquent des lésions aux biomolécules tels que les lipides membranaires, les protéines, les pigments, les enzymes, les acides nucléiques ainsi qu'une mutation de l'ADN (Mishra, et Singhal, 1992; Kasai, 1997; Møller *et al.*, 2007; Abogadallah, 2010).

##### 2. Peroxydation lipidique

L'un des produits qui résulte de la peroxydation des lipides membranaires est le malondialdéhyde (Ma *et al.*, 2015), ce dernier serait un indicateur métabolique du stress oxydant (Heath et Packer, 1968). Dans ce contexte, une accumulation du malondialdéhyde (MDA) a été signalée lors d'un stress salin (Gossett *et al.*, 1994). Le contenu en MDA est un paramètre important lié à la réponse des plantes au stress abiotique (Chen et Murata 2002). Le malondialdéhyde (MDA) est un produit final de la peroxydation des acides gras (Møller *et al.*, 2007), son augmentation est liée à l'intolérance des plantes au stress salin (Esfandiari *et al.*, 2011).

##### 3. Les antioxydants

Les antioxydants sont des agents redox qui réagissent avec les oxydants et soit stoppent, soit ralentissent les processus d'oxydation (Leopoldini *et al.*, 2011). Les composés réduits de l'oxygène ont une chimie très étendue, ils sont à l'origine d'effets mutagènes et entraînent des altérations sur les protéines et les lipides. Pour faire face à ces inconvénients, les cellules vivantes se sont dotées de plusieurs armes efficaces pour



éliminer ces ROS. Ces mécanismes peuvent être divisés en deux catégories selon qu'ils impliquent des enzymes de façon directe ou indirecte (Sofa et *al.*, 2004).

### **a. Antioxydants non-enzymatiques**

La détoxification indirecte met en jeu des molécules et peptides permettant à la cellule de maintenir son équilibre oxydo-reducteur, principalement l'ascorbate et le glutathion (GSH), mais aussi le tocophérol, les polyphénols, les flavonoïdes, les alcaloïdes et les caroténoïdes (Pelmont, 1995; Triantaphylidès et Havaux, 2009; Leopoldini et *al.*, 2011).

Les cellules végétales répondent au stimuli environnemental en synthétisant les métabolites secondaires qui peuvent les protéger contre les agents de l'agression (Misirli et *al.*, 2001).

Les caroténoïdes associés au PSII ou à l'antenne collectrice, participent à la protection de l'appareil photosynthétique contre les ROS (Asada, 1994; Miller et *al.*, 1996).

L'ascorbate est toutefois beaucoup plus connu pour ses propriétés antioxydantes (Pignocchi et Foyer, 2003; Chen et Gallie, 2004; Foyer et Noctor, 2005). En effet, il réagit rapidement avec l'anion superoxyde et l'oxygène singulier, ou encore avec le peroxyde d'hydrogène, mais cette dernière réaction est catalysée par l'ascorbate peroxydase (APX). L'ascorbate est indispensable par sa capacité à réduire d'autres antioxydants oxydés comme la vitamine E ou les caroténoïdes (Asada, 1994).

Le glutathion est un thiol très abondant se retrouvant de façon ubiquitaire chez les animaux et les végétaux à fort pouvoir réducteur qui en font un donneur d'électrons adéquat dans les réactions physiologiques (May et *al.*, 1998; Noctor et *al.*, 1998).

La vitamine E est un antioxydant très efficace du fait de sa faible propension à être un donneur d'électrons. Elle agit principalement par le transfert direct d'atome d'hydrogène (Njus et Kelley, 1991). Sa localisation au niveau des membranes en fait l'antioxydant le plus important dans la prévention de la peroxydation des lipides membranaires (Fryer, 1992). Elle protège également les pigments photosynthétiques, participant ainsi à la protection de l'appareil photosynthétique (Fryer, 1992).

### **b. Antioxydants enzymatiques**

L'induction des activités des enzymes antioxydantes est une stratégie générale adoptée par les plantes pour surmonter le stress oxydatif dû à la contrainte environnementale (Foyer et *al.*, 1994; Malecka et *al.*, 2001).

Les enzymes antioxydantes ont une action complémentaire sur la cascade radicalaire au niveau du superoxyde et du peroxyde d'hydrogène, conduisant finalement à la formation d'eau et d'oxygène moléculaire. Selon Pelmont (1995); Hao et *al.* (2015), la voie enzymatique de détoxification ROS est basée sur la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), la peroxydase (POX), la glutathion peroxydase (GPX) et l'ascorbate peroxidase (APX). L'équilibrage des activités SOD, CAT, POX, GPX et APX, est primordial pour le contrôle de la quantité de ROS dans la cellule.

## **CHAPITRE II**

# **MATERIEL ET METHODES**

### **I. Matériel végétal**

Les graines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) proviennent à l'origine de la région de Nechmeya Wilaya de Guelma se situant au Nord-Est Algérien. Latitude : 36.61149°, Longitude : 7.51331°. Les graines utilisées dans cette expérimentation sont prélevées de la collection du laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université d'Oran I.

### **II. Dispositif expérimental**

Trois dispositifs expérimentaux sont mis en place à différents stades du cycle de développement : germinatif, juvénile (plantule âgée d'une semaine), stade végétatif (quatre semaines), pour mieux comprendre les processus physiologique et biochimique de la salinité sur le gombo.

#### **1. 1<sup>er</sup> Protocole expérimental (phase de germination)**

##### **a. Préparation des semences**

Les graines sont désinfectées à l'hypochlorite de sodium à 8% pendant 5 min, puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois. Les graines subissent un pré-trempage pendant 2h dans de l'eau distillée; elles sont ensemencées dans des boîtes de Pétri dont l'intérieur est tapissé de papier filtre et sont par suite déposées dans une chambre de culture réglée à 25°C.

##### **b. Application du stress salin**

La contrainte saline est appliquée sur les graines après imbibition. Elle est induite par différentes concentrations de NaCl (0, 25, 50, 100 mM de NaCl). Dans chaque boîte de Pétri, sont versés 10 mL d'eau distillée pour les graines témoins et 10 mL de solution saline pour les graines stressées à 0, 25, 50, 100 mM de NaCl d'eau distillée. Après une semaine de culture, on obtient des jeunes plantules à différents stades de croissance, ces dernières varient en fonction de l'intensité du traitement salin (photo 2).

##### **c. Paramètres de germination**

###### **➤ Capacité de germination (taux de germination)**

C'est le pourcentage de semences capables de germer dans des conditions très définies (Côme, 1970). Le taux de germination est calculé selon l'équation suivante :

$$\text{Le pourcentage de germination} = \frac{N_i}{N_t} 100$$

$N_i$  : nombre de graines germées

$N_t$  : nombre total de graines

➤ **Précocité de la germination**

La précocité de la germination est exprimée par le taux des premières graines germées correspondant à l'intervalle de temps entre le semis des graines et les premières graines germées (délai de germination).

➤ **Taux final de germination**

Ce taux correspond aux taux cumulés des graines germées tout au long de l'expérience, il sera exprimé en pourcentage.

➤ **Cinétique de germination**

La cinétique de germination est illustrée par une courbe représentant l'évolution des pourcentages de germination cumulés en fonction du temps.

Cette cinétique est établie à partir des taux cumulés de graines germées c'est-à-dire la variation des taux de germination en fonction du temps exprimé en jour.

➤ **Vitesse ou énergie de germination**

D'après Lang (1965), c'est le temps mis par les semences pour germer. La vitesse de germination est exprimée par le pourcentage de semences germées, ou taux de germination, au bout d'un certain temps après l'ensemencement.

La vitesse de germination est calculée selon le Coefficient de vélocité de Kotowski (1926) :

$$\text{Coefficient de vélocité (Cv)} = \frac{\sum n}{\sum (n \cdot T_n)}$$

n : correspond au nombre de semences germées au temps T.

**d. Paramètres biométriques**

➤ **Elongation de la radicule et de l'hypocotyle**

L'élongation de la radicule et de l'hypocotyle sont évaluées par la mesure de la longueur après une semaine de traitement. La mesure est effectuée à l'aide d'une ficelle de coton, qui permet de prendre en compte les courbures de la radicule.

### ➤ Poids frais et sec

Au bout d'une semaine, on détermine le poids frais des jeunes pousses de gombo. Le poids sec est obtenu après dessiccation du matériel végétal dans une étuve pendant 48h à 80°C.

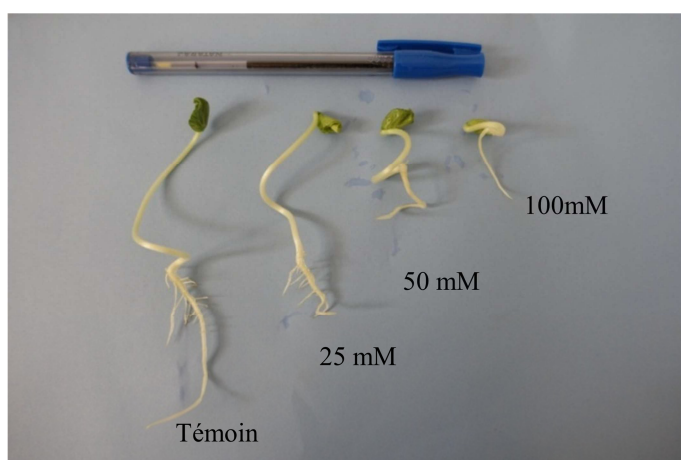


Photo.2- Plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après 7 jours de germination sous stress salin(NaCl).

### e. Paramètres biochimiques

#### ➤ Analyse des sucres solubles

Les sucres solubles totaux (saccharose, glucose, fructose, leurs dérivés méthylés et les polysaccharides) sont dosés par la méthode Dubois et *al.* (1956).

Elle consiste à prendre 100mg de matériel végétal, dans des tubes à essai, on ajoute 3 mL d'éthanol à 80% pour faire l'extraction des sucres, puis on laisse à température ambiante pendant 48h. Au moment du dosage les tubes sont placés dans l'étuve à 80°C pour faire évaporer l'alcool. Dans chaque tube on ajoute 20 mL d'eau distillée à l'extrait. Dans des tubes en verre, on met 2 mL de la solution à analyser, on ajoute 1 mL de phénol à 5 % ; on rajoute rapidement 5 mL d'acide sulfurique concentré tout en évitant de verser de l'acide contre les parois du tube. On obtient, une solution jaune orange à la surface, on passe au vortex pour homogénéiser la solution. On laisse les tubes pendant 10 min et on les place au bain-marie pour 10 à 20 min à une température de 30°C.

La densité optique est lue à une longueur d'onde de 485 nm. Une courbe d'étalonnage est préparée à partir d'une solution mère de glucose allant de 10 à 100  $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$  (figure 1, annexe I). Les teneurs sont exprimées en milligrammes de sucres solubles par gramme de matière fraîche.

### ➤ Analyse des protéines

En présence d'azote liquide, 100 mg de matériel végétal est broyé avec 3 mL de tampon d'extraction Tris-HCl (50 mM, pH=7,2, DTT 10 mM, PVPP 5%). Après centrifugation pendant 20 min à 15000 tr/min et 4°C, le surnageant est récupéré. 1mL du surnageant est mélangé à 1mL de réactif de Bradford (Bradford, 1976).

Après une incubation pendant 5 min et à l'obscurité, l'absorbance est mesurée au spectrophotomètre à 595 nm et convertie en mg par gramme de matière fraîche. Une gamme étalon est établie à l'aide d'une solution de sérum albumine de bœuf (figure 2, annexe I).

## 2. 2<sup>ème</sup> Protocole expérimental

Après une semaine de germination l'étude est effectuée sur les jeunes feuilles et racines des pousses de gombo obtenues à différent traitement au NaCl (0, 25, 50, 100 mM).

### a. Détermination du peroxyde d'hydrogène

La concentration du  $\text{H}_2\text{O}_2$  est déterminée par la méthode de Velikova *et al.* (2000), 100mg de matière fraîche sont homogénéisés avec 2 mL d'acide trichloroacétique à 0.1%. L'homogénat est centrifugé à 12000 tr/min pendant 15 min à 4°C ; à 500 $\mu\text{L}$  du surnageant on a ajouté 500 $\mu\text{L}$  de tampon phosphate ( $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  : 10 mM, pH=7) et 1 mL de iodeure de potassium (KI à 1M).

L'absorbance est lue à 390 nm, en utilisant le coefficient d'extinction 26.6  $\text{M}^{-1}\text{cm}^{-1}$ . Les résultats sont exprimés en  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  de matière fraîche.

### b. Détermination du malondialdéhyde (MDA)

Selon la méthode de Hernandez et Almansa (2002), 50 mg de matière sèche d'échantillon de différents traitements salins sont broyés puis homogénéisés dans 2 mL d'acide trichloroacétique (TCA) à 1%. L'homogénat est centrifugé à 15000 tr/min pendant 10 min à 4°C. 0,5 mL du surnageant sont mélangés à 1,5 mL d'acide thiobarbiturique

(TBA) préparé dans du TCA à 20%, le mélange final est incubé à 90°C pendant 20 min. Après l'arrêt de la réaction dans la glace, les échantillons sont centrifugés à 10000 tr/min pendant 5min.

L'absorbance du surnageant est lue à 532 nm. Après avoir soustrait l'absorbance non spécifique à 600 nm, la concentration du MDA (trois répétitions par traitement) est déterminée en utilisant le coefficient d'extinction  $155 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ . Les résultats sont exprimés en  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  de matière fraîche.

### **c. Dosage des polyphénols totaux**

100 mg de tissu végétal sont broyés dans 1 mL de méthanol, le tout est incubé durant 24 h à 4°C puis centrifugé pendant 15 min à 15 000 tr/min.

Les polyphénols sont déterminés par spectrophotométrie, suivant le protocole appliqué par Miliauskas *et al.* (2004), 1 mL de l'extrait méthanolique est mélangé avec 5 mL de folin ciocalteu (dilué 10 fois) et 4mL de carbonate de sodium ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) à concentration de  $75 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ . L'absorbance est mesurée à 765 nm après incubation pendant 1 heure à température ambiante. La courbe d'étalonnage est effectuée par l'acide gallique (figure 3, annexe I). Les résultats sont exprimés en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  de matière sèche.

### **d. Dosage des flavonoïdes totaux**

Selon le protocole de Kim *et al.* (2003), 500  $\mu\text{L}$  d'extrait méthanolique sont placés dans un tube avec 1500  $\mu\text{L}$  d'eau distillée et 150  $\mu\text{L}$  de nitrite de sodium ( $\text{NaNO}_2$ ) à 5 %, 150  $\mu\text{L}$  de trichlorure d'aluminium ( $\text{AlCl}_3$ ) à 10 % sont ajoutés ; 500  $\mu\text{L}$  de NaOH à 1 M sont ensuite ajoutés au milieu.

L'absorbance est lue immédiatement à 510 nm. La teneur en flavonoïde est calculée à partir d'une courbe d'étalonnage réalisée avec de la catéchine (figure 4, annexe I). Les résultats sont exprimés en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  de matière sèche.

### **e. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes**

Les teneurs en chlorophylle a, chlorophylle b, chlorophylle totale et caroténoïdes sont déterminées selon la méthode de Lichtenthaler (1987). Dans un tube à essai, on ajoute à 100 mg d'échantillon frais, coupé en petits fragments, 10 mL d'acétone à 95%, l'ensemble est conservé à l'obscurité à 4°C pendant 48 heures.



La densité optique est lue à l'aide d'un colorimètre. Deux mesures de densité optique sont effectuées à deux longueurs d'onde différentes correspondant aux pics d'absorption de la chlorophylle a (663 nm) et de la chlorophylle b (647 nm).

L'appareil est étalonné avec la solution témoin à base d'acétone à 95%, les concentrations de caroténoïdes, chlorophylle (a), chlorophylle (b) et les chlorophylles totales sont calculées par les formules suivantes :

$$\text{Chl a } (\mu\text{g. mL}^{-1}) = 12,25. \text{DO}_{663} - 2,79. \text{DO}_{647}$$

$$\text{Chl b } (\mu\text{g. mL}^{-1}) = 21,5. \text{DO}_{647} - 5,10. \text{DO}_{663}$$

$$\text{Chl tot } (\mu\text{g. mL}^{-1}) = 7,15. \text{DO}_{663} + 18,71. \text{DO}_{647}$$

$$\text{Car } (\mu\text{g. mL}^{-1}) = \frac{1000. \text{DO}_{470} - 1,82. \text{chl a} - 85,02 \text{chl b}}{198}$$

### 3. 3<sup>ème</sup> Protocole expérimental

#### a. Préparation des semis

Les graines sont lavées à l'hypochlorite de sodium à 8% pendant 5 min, puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois.

Les graines subissent un pré-trempage pendant 1h dans de l'eau distillée, puis semées soigneusement dans des alvéoles remplies de tourbe industrielle. Un arrosage à l'eau distillée est effectué régulièrement.

La culture a été menée dans des pots d'une capacité de 1 kg de substrat, dont le fond est tapissé avec du gravier afin d'assurer un bon drainage. Le substrat est un mélange de sable et de tourbe selon les proportions suivantes : 2/3 - 1/3. Le sable a été traité à l'esprit de sel, puis lavé abondamment à l'eau distillée et séché à l'air.

Ce procédé est utilisé afin de purifier et d'éliminer les impuretés d'origine organique ou animale. La tourbe est achetée dans le commerce.

Au bout d'une semaine, les plantules sont transférées soigneusement à raison d'une plantule par pot. L'arrosage se fait tous les deux jours à la solution nutritive à 60% de la capacité de rétention.

L'expérimentation a été menée dans une serre contrôlée, faisant partie du laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université d'Oran I.

### b. Application du traitement salin

Au bout de trois semaines de culture, les pots sont répartis en quatre lots, chaque lot ayant subi un stress salin à base de solution de NaCl (0, 50, 100, 150 et 200 mM de NaCl) pendant une semaine.



(a)

(b)

Photo.3- Plantes d'*Abelmoschus esculentus* (L.) âgées d'une semaine sous serre (a).  
Plantes d'*Abelmoschus esculentus* (L.) âgées de trois semaines sous serre (b).

### c. Dosage des minéraux

Après avoir déterré les plantes, nous avons soigneusement séparé les feuilles ainsi que les racines. Afin d'éviter toute contamination avec le substrat de culture, nous avons bien rincé rapidement les racines à l'eau, puis séché. Le matériel végétal est placé dans une étuve pendant 48 heures à 80°C, puis finement broyé. 100 mg de poudre végétale sont ajoutés à 2 mL d'acide nitrique, après 24h les échantillons sont incubés pendant deux heures à 80°C. Après refroidissement, on ajuste à un volume de 10 mL, suite à cela l'échantillon est filtré.

### d. Mesure de la teneur relative en eau (RWC)

La teneur relative en eau a été mesurée sur une feuille bien développée, le limbe foliaire excisé à la base est immédiatement pesé pour déterminer le poids frais Pf.

Son extrémité coupée est ensuite placée dans un tube à essai contenant de l'eau distillée. L'ensemble est mis à 4°C, à l'obscurité pendant 24 heures. Après avoir légèrement épongé l'échantillon entre deux feuilles de papier absorbant, celui-ci est pesé, la pesée de la feuille après la réhydratation donne un poids de réhydratation (Pr). L'échantillon est ensuite placé dans une étuve à 85°C pendant 48 heures. Il est pesé et le poids sec (Ps) est enregistré.

Le RWC est calculé par les formules suivantes (Clarke et McCaig, 1982) :

$$\text{RWC (\%)} = (\text{Pf} - \text{Ps}) 100 / (\text{Pr} - \text{Ps})$$

Pf : poids frais

Ps : poids sec

Pr : poids à saturation (poids de réhydratation)

### e. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes

Les teneurs en chlorophylle a, chlorophylle b, chlorophylle totale et caroténoïdes sont déterminées selon la méthode de Lichtenthaler (1987).

### f. Dosage de la proline

La méthode d'extraction à l'éthanol a été préconisée par l'A.O.A.C (1955) et modifiée par Nguyen et Paquin (1971). Elle consiste à mettre environ 400 mg de matériel végétal dans un mortier, puis de le broyer dans 5 mL d'éthanol à 95% suivi de trois rinçages et lavages avec 5 mL d'éthanol à 70%. La solution finale est recueillie dans un tube à essai afin qu'elle soit décantée pendant 60 min. 5 mL de la phase supérieure sont prélevés auxquels sont ajoutés 2 mL de chloroforme et 3 mL d'eau distillée. Après agitation, la solution est maintenue au repos pendant 24 heures au froid pour une bonne séparation. Deux phases se distinguent.

Le dosage de la proline libre est réalisé selon la technique de Bergman et Loxley (1970). Dans un tube à essai, 1 mL de la partie de la phase supérieure du milieu d'extraction est recueilli en prenant la précaution de ne pas toucher à la phase inférieure. Sont ajoutés 2 mL de chlorure de sodium à une concentration 5M et 5 mL d'eau distillée, après agitation sont récupérés 2 mL auxquels sont ajoutés 2 mL de solution tampon phosphate et 4 mL de ninhydrine.

Après agitation et chauffage au bain marie à 100°C pendant 60 min, les tubes à essai sont laissés à température ambiante pour refroidir durant 30 min à l'obscurité.

Les résultats sont obtenus par le biais d'une courbe d'étalonnage de proline pour des concentrations allant de 0 à 100  $\mu\text{g.mL}^{-1}$  (figure 5, annexe I).

### g. Détermination des sucres solubles

Les sucres solubles totaux sont dosés par la méthode Dubois et *al.* (1956).

#### **h. Dosage de l'azote total**

La méthode Kjeldahl consiste à transformer l'azote organique en azote minéral, puis à déplacer l'ammoniac du sel d'ammonium obtenu pour le neutraliser par une solution acide de titre connu (dosage).

L'échantillon est minéralisé en milieu acide sulfurique en présence de cuivre (II) et d'un catalyseur (oxyde de titane). Dans les conditions de minéralisation, l'azote organique est retrouvé sous forme ammonium. Les ions ammonium sont transformés en ammoniac par passage en milieu alcalin. On entraîne  $\text{NH}_3$  à la vapeur d'eau et on dose le condensât recueilli par dosage volumétrique acide/base.

$$N(\%) = \frac{V_1 - V_0}{m} \times C \times 0.014 \times 100$$

$V_0$  : volume d'acide versé pour le blanc

$V_1$  : volume d'acide versé pour l'échantillon

C : concentration de la solution utilisée pour le titrage ( $\text{mol.L}^{-1}$ )

m : prise d'essai de l'échantillon

#### **ANALYSE STATISTIQUE**

Les données obtenues ont été soumises à une analyse de variance à l'aide du logiciel SPSS pour évaluer la significativité des effets testés. La corrélation linéaire entre les différents paramètres et l'effet du NaCl est évaluée par le calcul du coefficient de Pearson (r) et son niveau de signification. Les moyennes sont comparées par le test de Tukey HSD (Honestly Significant Difference) afin de déterminer les groupes homogènes à  $\alpha < 0,05$ .

**CHAPITRE III**

**RESULTATS ET DISCUSSION**

## I. REPONSES DES GRAINES DU GOMBO A LA SALINITE AU STADE GERMINATION

### 1. Précocité de germination

L'étude statistique révèle que le NaCl a un effet hautement significatif sur la précocité de germination ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 1, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent que la corrélation entre ces deux facteurs est négative et hautement significative ( $r = -0.892^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 1, annexe III).

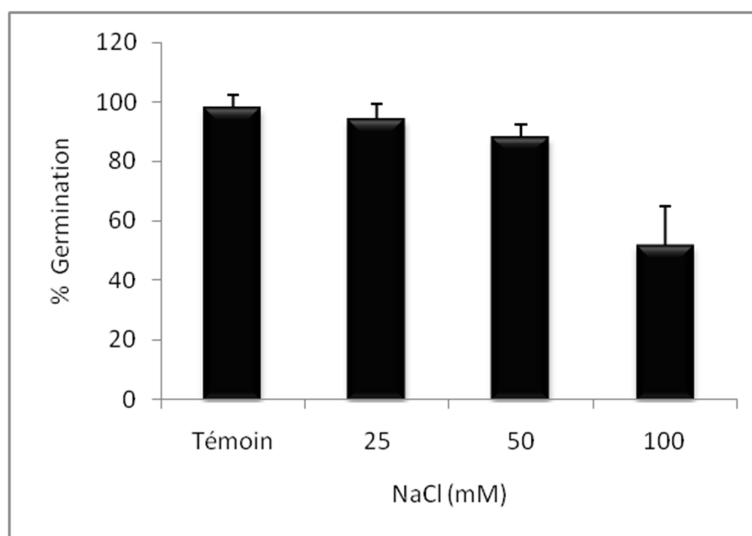


Fig.3- Précocité de germination (premières graines germées après 24 heures de semis) des graines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) sous NaCl.

L'examen de la figure 3, illustrant l'évolution de la précocité de germination exprimée par le taux de germination au bout de 24h en fonction des concentrations en NaCl, montre que l'augmentation de la salinité (100 mM) entraîne un ralentissement de la germination (52% contre 98% pour le témoin) (tableau 1 en annexe), alors que sous les concentrations en NaCl faibles (25 mM) et modérées (50 mM), la réaction des graines est rapide si bien que les taux de graines germées sont pratiquement voisins de ceux des graines témoins (94% et 88% pour 98%) (tableau 1, annexe IV).

### 2. Taux final de germination

Le sel n'a pas d'effet significatif sur le taux final des graines ( $p = 0.261$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 2, annexe II). En effet, les résultats indiquent que la corrélation entre ces deux facteurs est négative et significative ( $r = -0.450^*$ ,  $p < 0.05$ ) (tableau 1, annexe III).

A partir de la figure 4 qui représente les taux finaux de germination selon la concentration en NaCl, il est observé que toutes les graines germent aussi bien en absence de NaCl qu'en présence de 25 mM de NaCl.

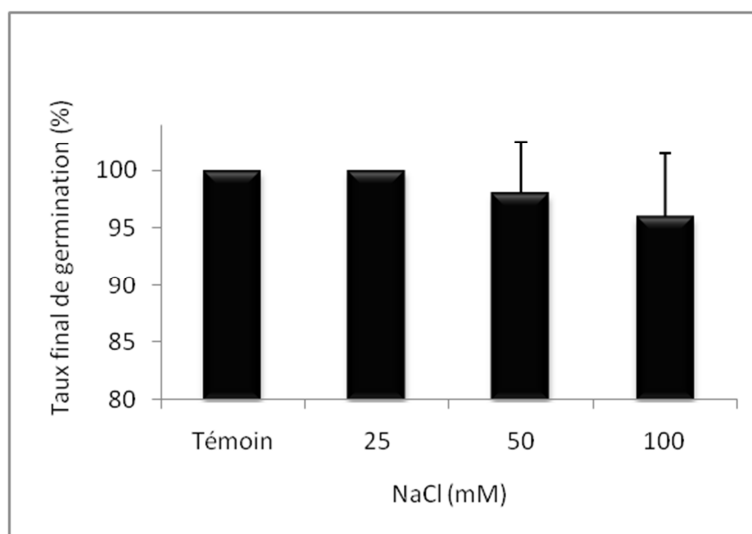


Fig.4- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation du taux final de germination d'*Abelmoschus esculentus* (L.).

Dès que les graines sont exposées à 50 mM de NaCl, un sensible ralentissement de la germination est enregistré (98%) ; ce ralentissement se poursuit chez les graines recevant 100 mM de NaCl où le taux final représente seulement 96% (tableau 2, annexe IV).

### 3. Cinétique de germination

La figure 5 montre l'effet des différentes concentrations de NaCl sur l'évolution du taux de germination en fonction du temps de l'ensemble des lots d'*Abelmoschus esculentus* (L.). Les courbes de germination permettent de distinguer 3 phases (tableau 3, annexe IV):

Une phase de latence, nécessaire à l'apparition des premières germinations, au cours de laquelle le taux de germination reste faible pour les concentrations élevées. La durée de cette phase dépend de la concentration en sel, plus elle est importante plus la durée est importante.

Une deuxième phase exponentielle de germination, une phase plus ou moins linéaire, correspondant à une augmentation rapide du taux de germination qui évolue proportionnellement au temps et à la contrainte saline.

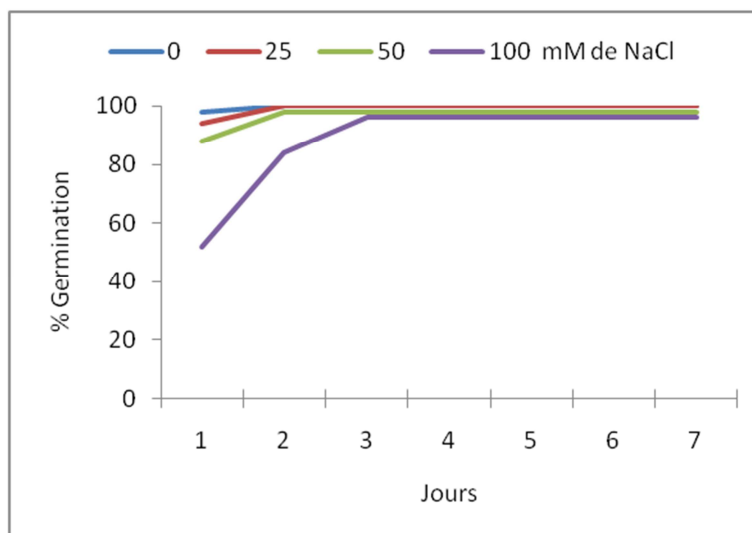


Fig.5- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la cinétique de germination d'*Abelmoschus esculentus* (L.).

La troisième phase, stationnaire, est une phase qui correspond à un palier représentant le pourcentage final de germination.

#### 4. Longueur de la partie aérienne et souterraine

Le sel a un effet hautement significatif sur les longueurs des parties aériennes et souterraines, de même sur l'effet organe et l'effet sel×organe ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 3, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent que la corrélation négative et hautement significative entre le sel et les longueurs des parties aériennes et souterraines ( $r = -0.89^{**}$   $p < 0.001$ ) (tableau 1, annexe III).

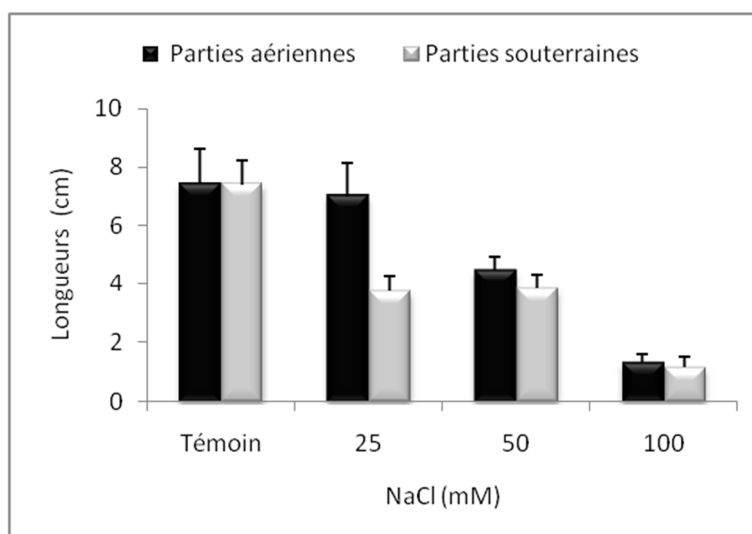


Fig.6- Effet de différentes concentrations de NaCl sur la variation des longueurs des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.



Les divers traitements salins appliqués aux semences pendant la germination ont influencé la croissance et le développement des semis. Les résultats d'élongation de l'axe racinaire et de l'hypocotyle en présence de NaCl montrent que l'élongation des deux parties est ralentie par rapport à l'élongation en présence d'eau distillée (figure 6).

C'est à partir de 25 mM de NaCl que la diminution de l'élongation est le plus marquée pour les parties souterraines; en revanche la partie aérienne subit une réduction importante à 50 mM de NaCl.

L'effet 100 mM de NaCl réduit de 81.91 % la longueur de l'hypocotyle et de 84.32% l'axe racinaire par comparaison aux plantes témoins (tableau 4, annexe IV).

### 5. Evaluation de la biomasse (Poids)

Au niveau de la production des biomasses aériennes et racinaires, l'analyse statistique a révélé que le sel a un effet hautement significatif sur le poids frais ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) des jeunes plantules contrairement au poids sec ( $p = 0.263$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 4, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent une corrélation négative et hautement significative entre le sel et le poids frais ( $r = -0.937^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 1, annexe III).

Les résultats montrent aussi une corrélation négative et significative entre le sel et le poids sec des jeunes plantules ( $r = -0.406^*$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 1, annexe III).

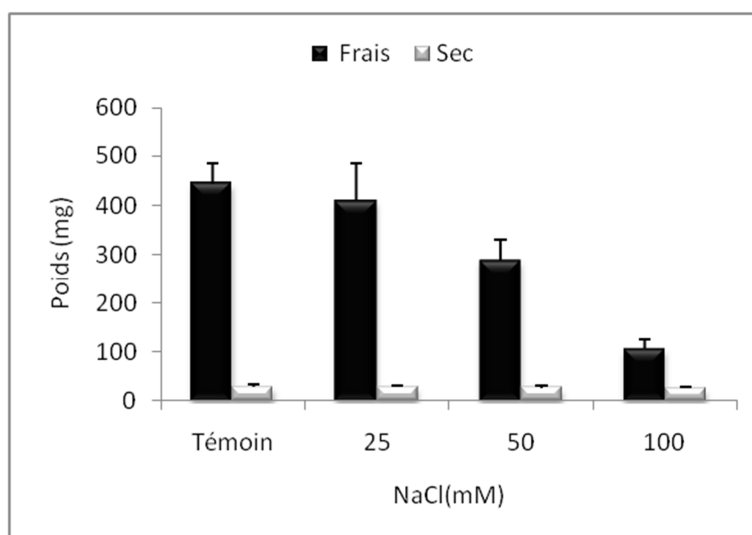


Fig.7- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation du poids frais et sec des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

D'après la figure 7 les concentrations élevées en NaCl entraînent une diminution du poids frais et sec des jeunes plantules obtenues après une semaine de l'émergence de l'appareil végétatif.

Le poids frais semble plus affecté par le NaCl que le poids sec, on constate une perte de 76.12% à 100 mM de NaCl par rapport au témoin (tableau 5, annexe IV).

### 6. Vitesse de germination (Coefficient de vélocité : Cv)

Le sel a un effet hautement significatif sur le coefficient de vélocité ( $p=0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 5, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent que la corrélation entre ces deux facteurs est négative et hautement significative ( $r = -0.829^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 1, annexe III).

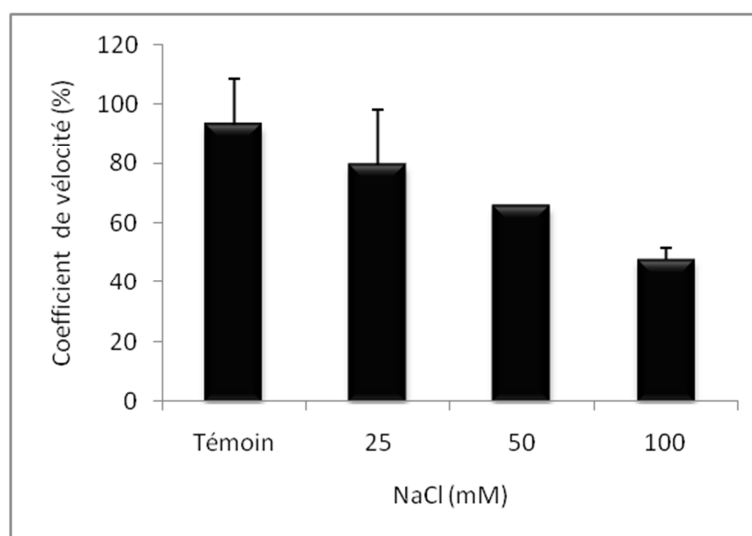


Fig.8- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la vitesse de germination (Cv) d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

Les résultats illustrés par la figure 8 montrent que le stress salin est à l'origine du ralentissement de la vitesse de germination qui est représentée par le coefficient de vélocité. Un traitement à 100 mM de NaCl ralentit considérablement la vitesse de germination soit 45.3% par rapport au témoin (tableau 6, annexe IV).

### 7. Les sucres solubles

Les résultats indiquent que l'effet du sel sur la synthèse des sucres solubles est non significatif ( $p = 0.108$ ,  $\alpha < 0.05$ ) ainsi que sur l'effet organe ( $p = 0.52$ ,  $\alpha < 0.05$ ), par contre l'interaction de l'effet sel×organe est hautement significative ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 6, annexe II).

Les résultats n'expriment pas de corrélation entre le sel et l'accumulation de sucres solubles ( $r = 0.129$ ) (tableau 2, annexe III).

L'analyse des résultats de la figure 9, représentant l'évolution des teneurs en sucres solubles en fonction des différentes concentrations de NaCl, montre que la teneur en ces composés est fortement influencée par le traitement salin. Les teneurs foliaires évoluent proportionnellement par rapport à la contrainte saline jusqu'à 50 mM (36.12 mg.g<sup>-1</sup> PF contre 28.24 mg.g<sup>-1</sup> PF chez les témoins). Au-delà de cette concentration, la teneur en sucre chute brusquement jusqu'à 13.26 mg.g<sup>-1</sup> PF (tableau 7, annexe IV).

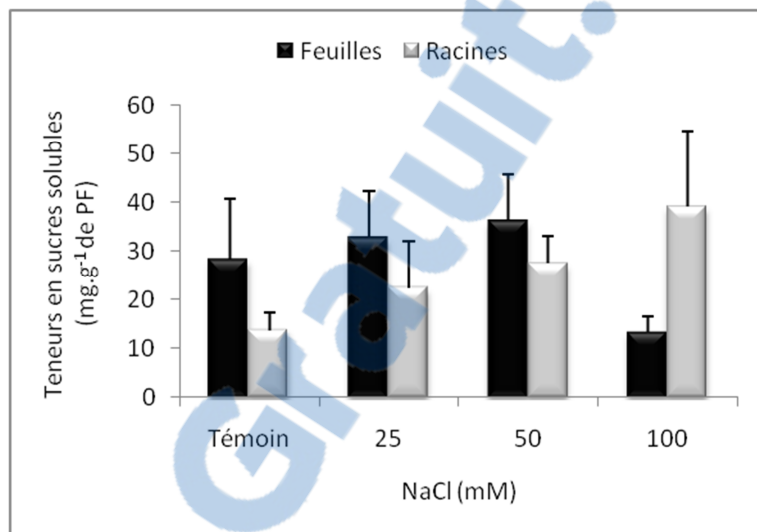


Fig.9- Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation des teneurs en sucres solubles chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

En revanche, dans les racines les sucres s'accroissent à un rythme modéré par rapport aux feuilles sous NaCl à 25 et 50 mM (13.70 mg.g<sup>-1</sup> PF dans les racines des plantes témoins pour 22.32 et 27.42 mg.g<sup>-1</sup> PF pour les racines stressées). Alors que le traitement à 100 mM provoque un rapide enrichissement en sucre (39.09 mg.g<sup>-1</sup> PF) au niveau des racines.

### 8. Les protéines

Le NaCl a un effet non significatif sur la teneur en protéine ( $p = 0.089$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'interaction de l'effet sel×organe est significative ( $p = 0.0230$ ,  $\alpha < 0.05$ ), cependant l'effet sel×organe n'a pas d'effet significatif ( $p = 0.413$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 7, annexe II).

Les résultats n'indiquent aucune corrélation entre le sel et les teneurs en protéines ( $r = 0.068$ ) (tableau 2, annexe III).

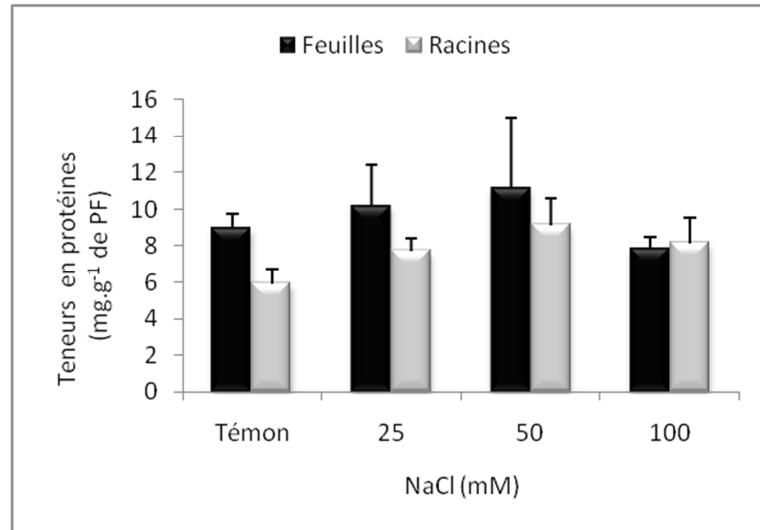


Fig.10-Effet des différentes concentrations de NaCl sur la variation des teneurs en protéines chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

L'apport des solutions salines a stimulé significativement la synthèse des protéines des parties aérienne et racinaire de toutes les plantes jusqu'à 50 mM de NaCl; en revanche, la tendance dans la protéosynthèse s'inverse dans les mêmes organes sous le traitement à 100 mM avec des teneurs voisines (7.87 mg.g<sup>-1</sup> dans les feuilles pour 8.16 mg.g<sup>-1</sup> PF dans les racines) (figure 10 et tableau 8, annexe IV).

### DISCUSSION

Au vu des commentaires que nous venons de décrire, nos résultats montrent clairement que le NaCl est une contrainte non négligeable à la germination des graines d'*Abelmoschus esculentus* (L.).

La germination des graines est un ensemble de processus métaboliques aboutissant à l'émergence de la radicule. Ce stade de développement est considéré comme une étape critique dans l'établissement des semis et la détermination d'une production agricole réussie (Benidire et *al.*, 2015).

De nos résultats, il en ressort que l'application du NaCl a provoqué une chute dans le délai, dans le taux final et dans la vitesse de germination. Ces résultats ont également été rapportés par plusieurs auteurs (El Madidi et *al.*, 2004; Abbas et *al.*, 2013a), chez *Hordeum vulgare* (El Goumi et *al.*, 2014) et *Medicago sativa* (Lachhab, 2013).

Dans nos conditions, la concentration au delà de 50 mM de NaCl a retardé la germination sans pour autant affecter les taux finaux de germination.

La cinétique de germination met en évidence l'influence du NaCl sur la durée du processus de germination exprimée par un retard. D'après Ben Miled et *al.* (1986), ce retard peut être expliqué par le temps nécessaire à la graine pour mettre en place des mécanismes lui permettant d'ajuster sa pression osmotique interne. Par ailleurs, Botia et *al.* (1998) ont rapporté que ce retard pourrait être dû à l'altération des enzymes et des hormones qui se trouvent dans la graine. Une étude récente montre qu'une concentration croissante en sel engendre un retard de la germination (Benidire et *al.*, 2015).

L'émergence de l'appareil végétatif du gombo est évaluée par la mesure de trois caractères morphologiques de plantules âgées d'une semaine : longueur, poids frais et poids sec de la plantule. La présence de NaCl dans le milieu de culture entraîne, après une semaine, une diminution significative de la longueur des plantules développées. La diminution de la croissance de l'appareil végétatif est accompagnée d'une réduction de l'organogenèse foliaire et racinaire. Cependant les résultats indiquent que les parties souterraines sont plus touchées que les parties aériennes. Le stress salin inhibe la croissance des plantules et leur développement (Ferdose et *al.*, 2009; Lepengue et *al.*, 2010; Silva et *al.*, 2014). Des résultats similaires ont été observés chez *Hordeum vulgare* où le stress salin a réduit la croissance des jeunes feuilles et racines (El Goumi et *al.*, 2014). Le stress salin réduit également l'émergence de l'appareil végétatif chez le melon (Sivritepe et *al.*, 2003). Par ailleurs, la salinité affecte négativement la croissance de l'appareil végétatif chez *Pistacia vera* L. en réduisant rapidement son expansion foliaire et

sa croissance aérienne et tend à maintenir le développement de son système racinaire (Benmahioul, 2009).

Nos résultats ont montré d'autre part que les longueurs des racines et des parties aériennes du Gombo diminuent lorsque la concentration en sel augmente. Ces résultats sont en concordance avec ceux de Naseer et *al.* (2001), El Madidi et *al.* (2004) et Khodarahmpour et *al.* (2012); ces derniers ont montré que les parties aériennes ont été plus affectées que les racines. Selon Zhu (2001), la réduction de croissance de l'appareil végétatif aérien est une capacité adaptative nécessaire à la survie des plantes exposées à un stress abiotique. En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour atténuer le stress avant que le déséquilibre de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages sont irréversibles.

Les poids frais et sec ont diminué en grande partie sous l'effet du stress salin. Cette diminution de la biomasse a aussi été signalée par Chen et *al.* (2007), Benmahioul, (2009) et El Goumi et *al.* (2014). La diminution de la biomasse sèche peut être causée par l'augmentation de la concentration de  $Cl^-$  dans le tissu (Tavakkoli et *al.*, 2011).

L'effet osmotique et la toxicité du sel ont une incidence négative sur la germination et la croissance des semis (Gholamin et Khayatnezhad, 2011; Soliman et El-Shaieny 2014). Selon Ramaden et *al.* (1986), la pression osmotique élevée des solutions ralentit l'apport d'eau nécessaire pour la germination accentuée par l'effet toxique de forte concentration en sel sur l'embryon. La salinité peut se manifester par deux effets au cours de la période de germination : le premier est osmotique et réversible, le second est toxique et irréversible (Benidire et *al.*, 2015). Sayar et *al.* (2010) ont rapporté que la concentration élevée en sel inhibe la mobilisation des réserves de semences et la croissance de l'axe embryonnaire.

La salinité provoque une inhibition de l'activité et de l'expression des protéases qui semblent être nécessaires pour la germination (Lachhab, 2013). L'ensemble de ces changements suggèrent que l'impact négatif du  $Na^+$  et du  $Cl^-$  sur la germination est lié à une réduction de l'absorption de l'eau ou à l'inhibition de la mobilisation des réserves.

Selon Munns et Tester (2008), le stress salin induit, dans un premier temps, des changements rapides osmotiques qui affectent la croissance des racines en un temps rapide et par conséquent, la perturbation du développement des parties aériennes. De même, les ions toxiques migrent vers les feuilles où ils sont accumulés pour imposer un dysfonctionnement métabolique sous l'effet de leur toxicité (Munns, 2002).

En outre, Albacete et *al.* (2008) ont rapporté que le stress salin altère l'équilibre hormonal (cytokinines/auxines) affectant la croissance des parties aériennes et les changements dans la répartition de la biomasse.

En outre, les résultats de cette étude montrent clairement que le NaCl améliore le contenu en sucre des jeunes feuilles et racines des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.). Ces résultats sont soutenus par les travaux de Cayuela et *al.* (1996) chez la tomate et ceux de Sivritepe et *al.* (2003) sur les jeunes pousses de melon. En effet, les sucres sont impliqués dans le contrôle de la croissance et du développement au cours du cycle de vie de la plante entière à partir de la germination (Gazzarrini et McCourt, 2001; Eastmond et Graham, 2001).

Les sucres ont un double rôle chez les plantes, ils sont impliqués dans divers événements métaboliques et dans la régulation de divers gènes en particulier ceux qui sont responsables de la photosynthèse, du métabolisme du saccharose et de la synthèse d'osmoprotecteurs (Gupta et Kaur, 2005).

Les protéines, les sucres solubles, les acides aminés et plus particulièrement la proline comptent parmi ces composés organiques qui jouent un rôle majeur dans l'ajustement osmotique de la plante déjà perturbée par la présence excessive des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> (Ould Mohamdi et *al.*, 2011). La réduction de la teneur en protéines solubles sous l'effet du stress salin a été signalée par Amini et *al.* (2007) chez la tomate puis par Khosravinejad et *al.* (2009) pour l'orge. Il semble que la baisse des protéines solubles totales au cours du stress salin soit due à une diminution importante de la photosynthèse (Lee et *al.*, 2004).

II. EFFET DE LA SALINITE SUR LE STRESS OXYDATIF

1. Effet du NaCl sur la teneur en peroxyde d'hydrogène

Le NaCl a un effet significatif sur la teneur en peroxyde d'hydrogène ( $p = 0.024^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) ainsi que pour l'effet organe ( $p = 0.034^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) ; l'interaction sel×organe ne représente aucun effet significatif ( $p = 0.184$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 8, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent que la corrélation entre le sel et le peroxyde d'hydrogène est hautement significative ( $r = 0.549^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 2, annexe III).

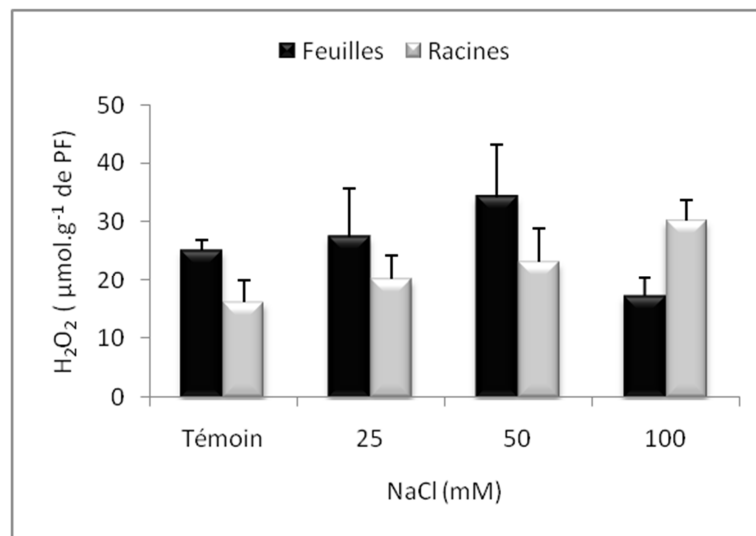


Fig.11- Variation des teneurs en peroxyde d'hydrogène ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Chez les jeunes feuilles, la salinité provoque une production de peroxyde d'hydrogène pour atteindre une valeur de  $34.20 \mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF sous 50 mM de NaCl. Quand la salinité double dans le milieu, la teneur en peroxyde d'hydrogène chute de moitié par rapport à celle enregistrée dans les feuilles sous le traitement précédent ( $17.1$  contre  $34.20 \mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF), alors que par rapport aux feuilles des plantules témoins, cette teneur représente environ les deux tiers de celle des feuilles des plantules témoins ( $17.1$  contre  $25.08 \mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) (figure 11 et tableau 9, annexe IV).

En revanche, les teneurs en peroxyde d'hydrogène dans les racines juvéniles évoluent à la hausse lorsque la salinité augmente dans le milieu de culture. Cette teneur varie jusqu'à  $30.08 \mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF dans les racines sous stress à 100 mM de NaCl, cette valeur représente environ la moitié de celle des racines des plantules témoins ( $30.08$  contre  $16.09 \mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) (tableau 9, annexe IV).



## 2. Effet du NaCl sur la peroxydation lipidique

La peroxydation lipidique est représentée par les variations des teneurs en MDA (malondialdéhyde).

Nos résultats indiquent que le NaCl a un effet hautement significatif sur les variations des teneurs pour ce composé ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ). Cependant l'effet organe n'est pas significatif ( $p = 0.525$ ,  $\alpha < 0.05$ ), alors que l'effet sel×organe présente un effet hautement significatif ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 9, annexe II).

Les teneurs enregistrées indiquent que la corrélation entre le sel et MDA est hautement significative ( $r = 0.677^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 2, annexe III).

Les résultats montrent et mettent en évidence une accumulation de MDA dans les jeunes racines et les jeunes feuilles stressées au NaCl (Figure12).

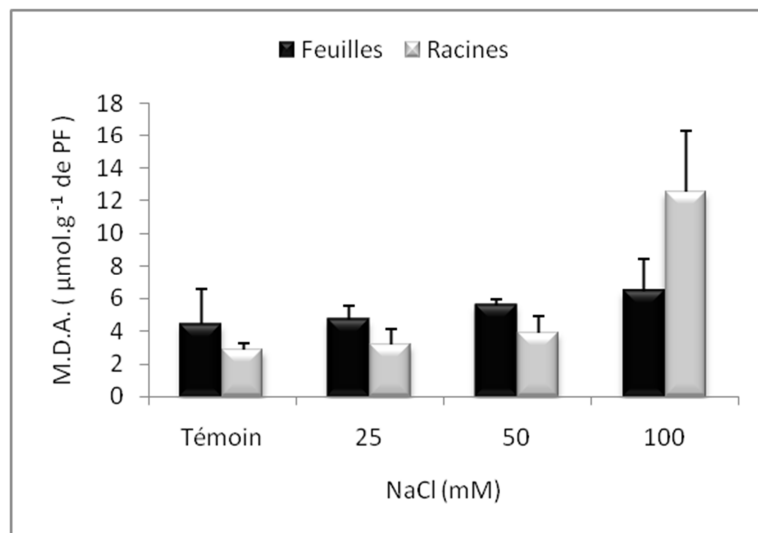


Fig.12-Variation des teneurs en malondialdéhyde ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

L'activité de la peroxydation lipidique s'intensifie davantage lorsque le milieu de culture s'enrichit en NaCl. Par exemple, l'effet 100 mM de NaCl provoque une accumulation déséquilibrée en faveur des jeunes racines si bien que la teneur en MDA dans ces organes atteint une valeur à peu près cinq fois plus importante comparativement aux mêmes organes des plantules témoins et celles traitées à 25 mM de NaCl (12.55 contre 2.81 et 3.15  $\mu\text{mol.g}^{-1}$  dePF).

Le contenu des jeunes feuilles en malondialdéhyde est plus important que dans les jeunes racines et cela jusqu'à 50 mM de NaCl, au-delà de cette concentration en sel la tendance s'inverse pour accumuler deux fois moins de malondialdéhyde au niveau des jeunes feuilles (6.42  $\mu\text{mol.g}^{-1}$  de PF) (tableau 10, annexe IV).

#### 3. Effet du NaCl sur la teneur en polyphénol

Le sel a un effet hautement significatif sur la teneur en polyphénols ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), ainsi que l'effet organe ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), quant à l'interaction sel $\times$ organe un effet significatif est constaté ( $p = 0.19^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 10, annexe II).

Les résultats indiquent l'absence de corrélation entre le sel et l'accumulation de polyphénols ( $r = -0.280$ ) (tableau 2, annexe III).

D'après ces résultats, on constate que les teneurs en polyphénol sont influencées par le régime salin appliqué sur les jeunes plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.). Les jeunes racines accumulent deux à trois fois plus de polyphénols par rapport aux feuilles sous tous les traitements (figure 13).

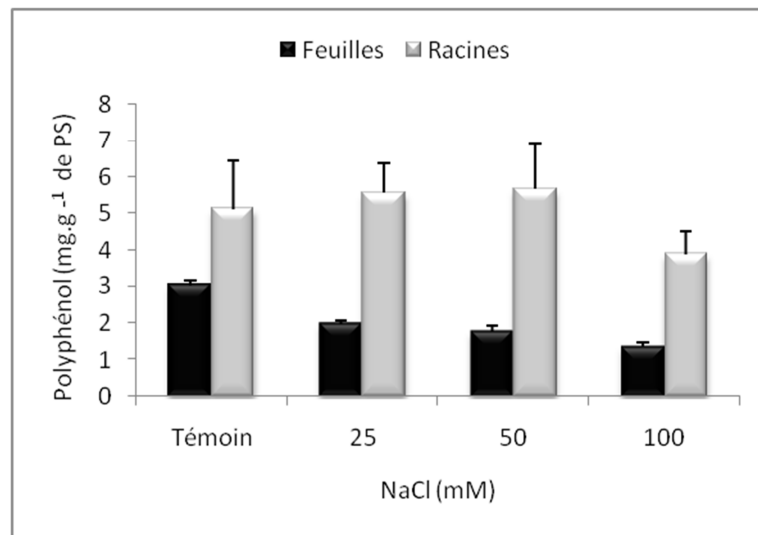


Fig.13-Variation des teneurs en polyphénol ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

La contrainte saline influence légèrement l'accumulation des polyphénols au sein des jeunes racines, on note des valeurs qui varient entre  $5.12 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS pour les témoins et  $5.6625 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS pour les racines des plantules traitées à 50 mM NaCl (tableau 11, annexe IV). Les teneurs les moins élevées sont enregistrées chez les plantules traitées à 100 mM de NaCl ( $3.88 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS).

Les résultats montrent que la teneur en polyphénol des feuilles diminue considérablement lorsque la concentration en sel augmente pour atteindre un minimum de  $1,34 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS à 100 mM de NaCl. Les jeunes feuilles témoins ( $3,006 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS) enregistrent la teneur la plus importante comparée aux autres traitements.

#### 4. Effet du NaCl sur la teneur en flavonoïde

Le sel a un effet hautement significatif sur la teneur en flavonoïdes ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) sur l'effet organe ( $p=0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) ainsi que sur l'interaction sel×organe ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 11, annexe II).

Les résultats obtenus indiquent que la corrélation entre ces deux facteurs est négative et significative ( $r = - 0.351^*$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 2, annexe III).

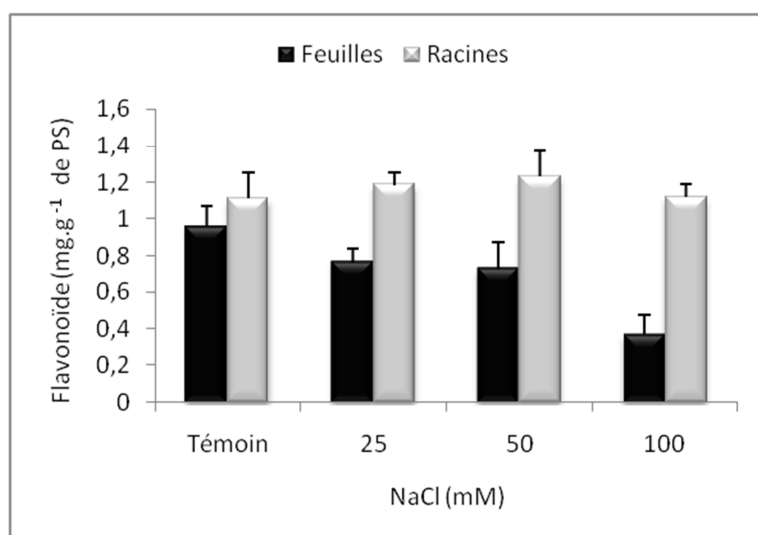


Fig.14-Variation des teneurs en flavonoïde (mg.g<sup>-1</sup> de PS) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Les résultats de la figure 14 représentent les teneurs en flavonoïde en fonction des concentrations en NaCl. Les valeurs les plus élevées en flavonoïde sont observées chez les jeunes racines contrairement aux feuilles et cela pour les plantules traitées et non traitées au NaCl.

Les teneurs en flavonoïde au niveau foliaire diminuent considérablement avec l'augmentation de la concentration de la solution saline. Chez les plantes traitées à 100 mM de NaCl, la concentration diminue plus de la moitié par rapport aux feuilles témoins (0.95 mg.g<sup>-1</sup> de PS), pour atteindre 0.36 mg.g<sup>-1</sup> de PS (tableau 12, annexe IV).

Les teneurs en flavonoïde des jeunes racines sont influencées positivement par le régime salin appliqué jusqu'à 50 mM de NaCl. L'intensification du traitement salin s'accompagne d'une diminution de la concentration en flavonoïde chez les racines des plantules ayant subi un arrosage à 100 mM de NaCl (1.11 mg.g<sup>-1</sup> de PS) (tableau 12, annexe IV).

5. Effet du NaCl sur la teneur en pigments

L'étude statistique indique que l'effet sel est hautement significatif pour : la chl a ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), chl b ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), chl tot ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) et car ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 12, annexe II).

Les pigments analysés indiquent une corrélation négative hautement significative sous stress salin, (chl a avec  $r = - 0.844^{**}$  à  $p < 0.001$ ; chl b avec  $r = - 0.835^{**}$  à  $p < 0.001$ ; chl tot avec  $r = - 0.843^{**}$  à  $p < 0.001$  et les car avec  $r = - 0.864^{**}$  à  $p < 0.001$ ) (tableau 2, annexe III).

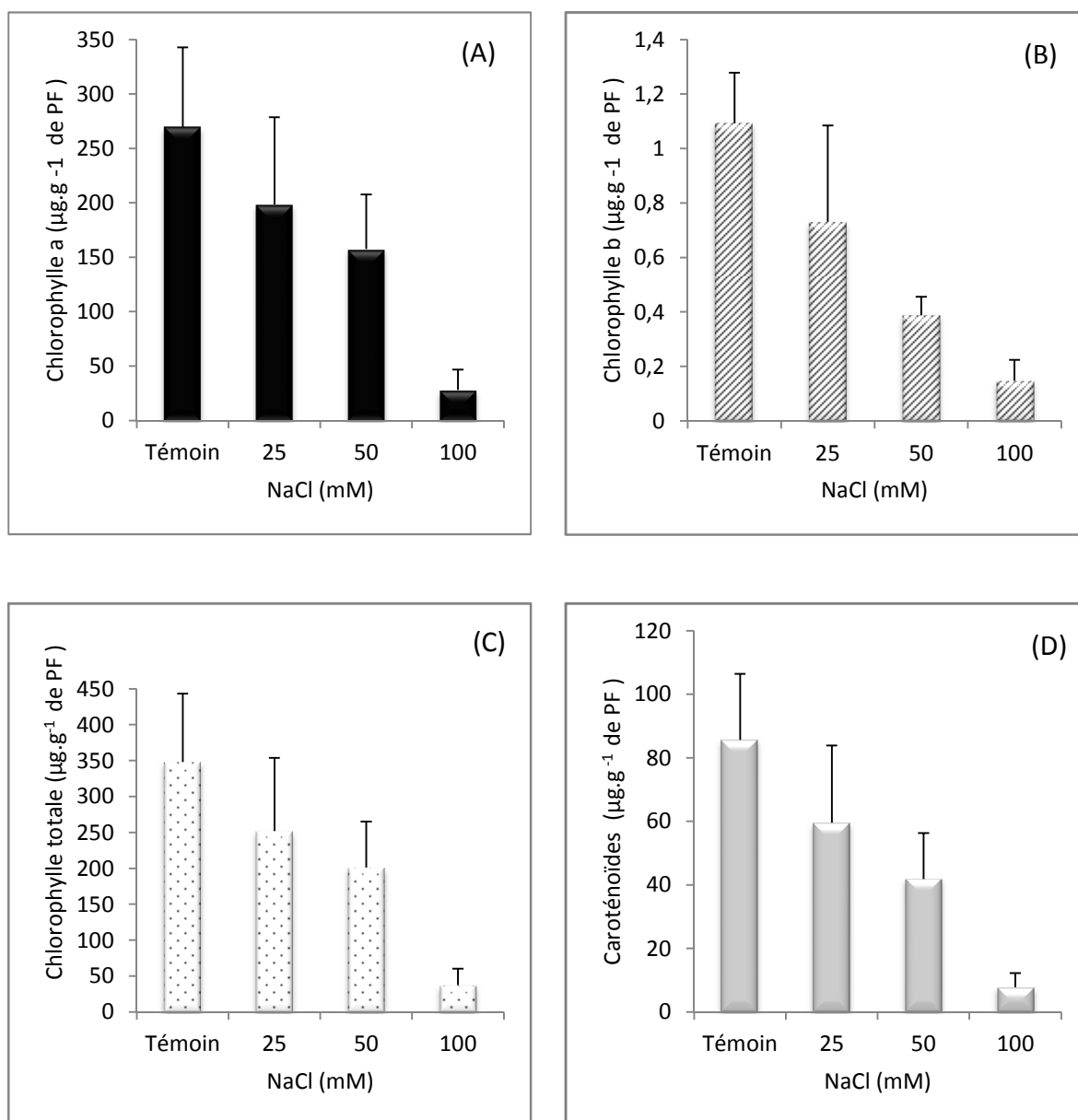


Fig.15- Variation des teneurs en chlorophylle a (A), chlorophylle b (B), chlorophylle totale(C) caroténoïdes (D), des jeunes feuilles d '*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

La teneur en chlorophylle (a) enregistre aussi une baisse considérable, elle est de  $269.73 \mu\text{g.g}^{-1}$  PF pour les feuilles témoins (figure 15.A), les valeurs baissent pour atteindre  $28.0577 \mu\text{g.g}^{-1}$  PF dans les feuilles traitées à 100 mM de NaCl, cette valeur est presque dix fois moins importante que dans les feuilles témoins (tableau 13, annexe IV).

La teneur en chlorophylle (b) diminue aussi avec l'augmentation de la concentration de la solution saline dans le même sens que la réduction de la chlorophylle (a). La synthèse de la chl (a) est plus importante que celle de la chl (b) qui est représentée par des valeurs très faibles à ce stade de croissance des plantules (figure 15.B). Les mêmes résultats sont observés pour les chlorophylles totales (figure 15.C), influencées négativement par le régime salin appliqué.

La figure 15 (D) représente l'évolution des teneurs en caroténoïdes des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) en fonction des différentes concentrations de NaCl.

Les résultats montrent que la teneur en caroténoïde est fortement influencée par le traitement salin. La contrainte saline abaisse le contenu des feuilles en caroténoïde.

Les valeurs les plus élevées sont enregistrées dans les feuilles des plantules témoins jusqu'à un niveau dix fois supérieurs par rapport aux traitements à 100 mM de NaCl ( $7.77$  contre  $85.63 \mu\text{g.g}^{-1}$  PF) (tableau 13,annexe IV).

### DISCUSSION

L'expérimentation menée au cours de cette recherche a permis une analyse des effets de la salinité sous forme de NaCl sur les aspects morphologiques et physiologiques du gombo. D'autre part, nos résultats ont abouti à un examen de la réponse des plantules de gombo à la salinité à travers l'activité antioxydante pour évaluer les marqueurs du stress oxydatif.

Au stade germination, nous avons observé un ralentissement de la vitesse de germination qui s'est répercutée sur la croissance des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) exposées à des niveaux croissants de NaCl (0, 25, 50, 100 mM de NaCl).

Il en ressort que la salinité exerce un effet retardateur sur la croissance ce qui a été déjà rapporté par Mrani Alaoui et *al.* (2013). Pour s'adapter au stress salin, la plante peut éviter les dommages par la réduction de sa croissance (Yeo, 1983; Zhu, 2002). C'est l'effet le plus commun des stress abiotiques sur la physiologie des plantes; la réduction de la croissance est une capacité adaptative nécessaire à la survie d'une plante exposée à un stress abiotique. En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour atténuer le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages seront irréversibles (Zhu, 2001).

Le stress salin est connu pour provoquer une réduction dans la division cellulaire et son allongement (West, et *al.*, 2004). Cette réduction est principalement due au sel, altération induite dans l'absorption des éléments nutritifs, formation induite d'espèces réactives de l'oxygène, inhibition des enzymes cytoplasmiques, perte de turgescence et déséquilibre hormonal (Ashraf et Foolad, 2007; Ashraf, 2009), ce qui va influencer sur la croissance des plantes.

Il est rapporté que la photosynthèse est une source importante d'oxydants cellulaires (Foyer et Noctor, 2003; Foyer et Shigeoka, 2010). Il est connu depuis longtemps que les centres réactionnels du PSI et PSII dans les thylakoïdes sont les principaux sites de production d'espèces réactives de l'oxygène (Mehler, 1951) qui conduit à un stress oxydatif survenant lorsqu'il y a déséquilibre important entre la production des espèces réactives à l'oxygène (ROS) et les agents antioxydants produits par la plante (Gratão et *al.*, 2005). Les ROS sont notamment produites par le fonctionnement normal de la mitochondrie lors de la respiration, lors des réactions photochimiques de la photosynthèse ou lors de la photorespiration (Maheux, 2012). Le peroxyosome est aussi responsable de l'élaboration de du H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> intracellulaire (Shibata et *al.*, 2014), une importante production de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> survient

dans cette organelle lors de la photorespiration chez les plantes en C3 (Noctor *et al.* 2002; Komissarov et Lobanov, 2014).

Le peroxyde d'hydrogène a un rôle important dans le transfert d'un signal durant le stress abiotique dans la plante (Miller *et al.*, 2010; Shafi *et al.*, 2015). Ce peroxyde d'hydrogène est d'ailleurs très rapidement produit lors des différents stress (Schutzendubel et Polle, 2002; Upadhyaya *et al.*, 2007; Zhaoa *et al.*, 2015).

D'autre part, plusieurs études montrent que le stress salin induit une production excessive de peroxyde d'hydrogène (Pang et Wang, 2008; Abogadallah, 2010; Tounekti *et al.*, 2011). d'où une peroxydation lipidique affectant la perméabilité membranaire ce qui va induire un stress oxydatif (Reginato *et al.*, 2014).

Dans notre étude, il est constaté que la salinité provoque une production de peroxyde d'hydrogène chez les jeunes racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) ainsi que chez les feuilles. Ces résultats sont similaires à d'autres travaux mettant en évidence une augmentation de la teneur en peroxyde d'hydrogène chez *Triticum aestivum* (Mandhania *et al.*, 2006) *Oryza sativa* L. (Yamane *et al.*, 2012) et *Arabidopsis thaliana* (Ben Rejeb *et al.*, 2015). Sous le traitement à 100 mM de NaCl, la production de peroxyde d'hydrogène enregistre une baisse chez les jeunes feuilles due à un ralentissement de la croissance confirmé par une analyse biométrique comparative des plantules témoins et stressées.

C'est cette même inhibition de la cascade photosynthétique qui est à l'origine de la production de formes réactives de l'oxygène (Larkindale *et al.*, 2005). Durant les conditions de photoinhibition, la carboxylation du ribulose 1,5-biphosphate (RuBP) est inhibée, favorisant son oxygénation et entraînant la production de phosphoglycolate, ce dernier est transporté vers le peroxydosome où il est converti en glyoxylate par la glycolate oxydase, produisant ainsi le peroxyde d'hydrogène (Karpinski *et al.*, 2003; Laloï *et al.*, 2004; Parent *et al.*, 2008). Cette synthèse de peroxyde d'hydrogène peut s'expliquer aussi par une réduction de la production de la catalase qui a le pouvoir de dégrader le H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>; cette réduction de l'activité de la catalase chez *Medicago sativa* L. est due au stress salin selon Baha (2015). Cet auteur rapporte qu'une faible teneur en Malondialdéhyde (MDA) exprime une capacité antioxydante se concrétisant par une plus grande tolérance à la salinité.

Nos travaux indiquent au contraire que les plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) réagissent de façon différente au stress salin puisqu'une accumulation de MDA foliaire et racinaire est observée. Les mêmes résultats sont signalés chez le blé (Mandhania *et al.*, 2006), la tomate (He et Zhu, 2008) et le riz (Wu *et al.*, 2015). Le MDA est le produit

d'oxydation des membranes lipidiques, il s'accumule quand les plantes sont exposées au stress oxydatif. Il est considéré comme un indicateur de la peroxydation lipidique après un stress abiotique (Hernández *et al.*, 2000; Ashrafi *et al.*, 2014). Le stress salin est une cause principale de l'accumulation de ROS dans les cellules ce qui conduit aux dommages des lipides membranaires (Noctor et Foyer, 1998).

Nos résultats indiquent que le stress salin a engendré un stress oxydatif, traduit d'ailleurs par une accumulation de peroxyde d'hydrogène et une peroxydation lipidique indiquant une instabilité de la membrane cellulaire des cellules des plantules de gombo. Le contenu en  $H_2O_2$  et MDA est un indicateur du dommage oxydatif (Mittova *et al.*, 2015).

Les contraintes abiotiques sont capables de stimuler la biosynthèse des polyphénols (Ramakrishna et Ravishankar, 2011; Świeca *et al.*, 2014). En outre, il est possible que le stress oxydatif et le métabolisme secondaire pourraient être liés (Hong *et al.*, 2013). Une propriété importante des groupements hydroxyles des phénols est leur acidité due à la labilité des protons acides qui entraîne la formation d'anions peroxydes stabilisés par résonance. Chacun de ces anions a la possibilité de perdre un électron pour former un radical (Sartori, 2003); l'électron quant à lui, peut être récupéré par un radical libre. La structure aromatique du radical peroxyde ainsi formée lui confère une certaine stabilité, donc une réactivité plus faible, en raison de la délocalisation du radical (Leopoldini *et al.*, 2011); il peut ensuite réagir avec un autre radical libre (Korkina *et al.*, 2012). La grande capacité des composés phénoliques à contrecarrer les radicaux libres est directement reliée à leurs caractéristiques structurales. Il est prouvé que cette activité est due au nombre de groupements hydroxyles présents sur les cycles benzoïques et aussi à la proximité des groupes alkyls (Rice-Evans *et al.*, 1996).

Les propriétés antiradicalaires des flavonoïdes et des composés polyphénoliques sont comparables en raison de la présence de groupes hydroxyles sur le cycle aromatique en mesure de donner des électrons ou des atomes d'hydrogène (Rice-Evans et Miller, 1996; Saqib *et al.*, 2015).

Nos résultats montrent que les composés polyphénoliques régressent en appliquant une solution saline à base de NaCl dans les feuilles, contrairement aux racines où il est observé une accumulation croissante jusqu'à  $50 \text{ meq.L}^{-1}$ , puis une régression du taux des polyphénols lorsque la salinité double dans le milieu. D'autre part, il convient de noter que les racines accumulent plus de composés polyphénoliques que les feuilles.

Une hausse en polyphénol, suite à l'augmentation de la salinité, est signalée chez l'orge (Ali et Abbes, 2003) et le maïs (Hajlaoui *et al.*, 2009).



La diminution en teneur des polyphénols au niveau des feuilles pourrait être due à l'effet des polyphénoloxydases (Cheftel et Cheftel, 1976). Les substrats potentiels des polyphénoloxydases de plantes sont très divers (acide chlorogénique, acide caféique, catéchines, procyanidines,...) (Robards et *al.*, 1999; Pourcel et *al.*, 2007). La diminution des polyphénoloxydases pourrait être due à la liaison des polyphénols aux autres substances organiques tels les carbohydrates ou les protéines (Saharan et *al.*, 2002). Les travaux de Awika et Rooney (2004) et de De Abreu et Mazzafera (2005) concluent que les réponses des espèces varient considérablement dans leur teneur en composés phénoliques liée à leur variabilité génétique et à leur environnement.

Nos résultats indiquent que les flavonoïdes diminuent dans les feuilles quand la concentration en NaCl augmente. Pour les jeunes racines, il est à remarquer une accumulation croissante des flavonoïdes sous le traitement à 50 mM de NaCl alors que lorsque la concentration double, ces composés chutent. Une étude sur l'artichaut indique que la teneur en flavonoïdes augmente sous concentration saline modérée et diminue sous concentration élevée (Rezazadeh et *al.*, 2012).

L'accumulation des polyphénols et flavonoïdes au niveau des jeunes feuilles et racines évolue dans le même sens. Chez les jeunes racines, la synthèse de ces composés se trouve stimulée par la salinité jusqu'à 50 mM de NaCl; par contre l'effet 100 mM provoque une chute des polyphénols et flavonoïdes. Cette baisse peut s'expliquer par le ralentissement de la croissance répercutée sur l'accumulation des molécules antioxydantes chez les plantules de gombo.

Contrairement à d'autres espèces, les caroténoïdes chez l'*Abelmoschus esculentus* (L.) ne contribuent pas à l'activité antioxydante. Cette baisse en caroténoïde est due à la toxicité des espèces réactives de l'oxygène et celle du NaCl.

Selon Uzilday et *al.* (2015), les caroténoïdes sont présents dans tous les organismes photosynthétiques et font partie intégrante de la membrane thylacoïdal du chloroplaste. Ils jouent un rôle important dans la protection contre le stress oxydatif, l'énergie lumineuse absorbée par les caroténoïdes est transférée à la chlorophylle pour la photosynthèse, en raison de ce rôle, ils sont appelés pigments accessoires. Les caroténoïdes ont aussi un rôle protecteur des plantes contre les dommages causés par la lumière.

Ils sont notamment capables de réagir avec l'oxygène singulet produit au niveau du chloroplaste protégeant ainsi la chaîne de transport d'électron photosynthétique (Havaux et *al.*, 2007).

En outre, les caroténoïdes peuvent inhiber la génération de radicaux libres (Peterman *et al.*, 1995).

Les caroténoïdes associés au PSII ou à l'antenne collectrice participent à la protection de l'appareil photosynthétique contre les ROS (Asada, 1994; Miller *et al.*, 1996). Les produits de clivage des caroténoïdes peuvent aussi agir dans les processus de défense de la plante (Bouvier *et al.*, 2005). L'ABA est issu du clivage des caroténoïdes (Nambara et Marion-Poll, 2005). La caroténogénèse est liée à la baisse de l'efficacité photochimique du PSII (Pirastru, 2012). La diminution des caroténoïdes sous stress salin conduit à la dégradation de  $\beta$ -carotène et à la formation de zeaxanthine qui sont apparemment impliquées dans la défense contre les photoinhibitions (Sharma et Hall, 1991).

La diminution de la teneur en chlorophylle sous contrainte saline a déjà été rapportée par Thind et Malik (1988); Srivastava *et al.* (1998); puis Aghamir (2015). La chlorophylle b semble plus sensible que la chlorophylle a, cela a été démontré par Kacabova et Natr (1986) et Vodnik *et al.* (1999).

La régulation négative, induite par la salinité, de l'expression génique de la chlorophyllide oxygenase impliquée dans la synthèse de la Chl b pourrait contribuer à accroître le rapport Chl a/Chl b (Tanaka *et al.*, 1998; Pattanayak *et al.*, 2005; Biswal *et al.*, 2012).

Le contenu en chlorophylle a été suggéré comme l'un des paramètres de tolérance stress salin chez les plantes cultivées (Srivastava *et al.*, 1998; Hernandez *et al.*, 1995). En outre, la chlorophylle et ses produits intermédiaires sont des molécules toxiques photodynamiques qui génèrent des ROS (Chakraborty et Tripathy, 1992; Krieger-Liszkay *et al.*, 2008; Turan et Tripathy, 2015).

La diminution du taux photosynthétique dans des conditions de stress salin est normalement attribuée à la suppression de la conductance du mésophylle et la fermeture des stomates sous stress (Ort et Baker, 2002). Il se pourrait aussi que la réduction de la formation des pigments est due soit, aux étiooplastes qui ne se transforment pas en chloroplastes, soit aux structures lamellaires et granaires qui ne se différencient pas ou bien aux enzymes reliées à la biogénèse des pigments.

La régulation négative de la biosynthèse de la chlorophylle peut être attribuée à la diminution des activités des enzymes responsable dans la voie de biosynthèse de la chlorophylle, comme l'acide 5-aminolévulinique (ALA) déshydratase, porphobilinogène désaminase, coproporphyrinogène III oxydase, protoporphyrinogène IX oxydase, Mg-

protoporphyrine IX chélatase et protochlorophyllide oxydoréductase (Turan et Tripathy, 2015). Hernandez *et al.* (1995) puis Mitsuya *et al.* (2000) ont observé chez le pois et la pomme de terre une dégradation des membranes thylacoïdiennes du chloroplaste dans le mésophylle suite à un stress oxydatif induit par la salinité.

Dans les chloroplastes,  $O_2^-$  et  $O_2^{\cdot-}$  dérivés de  $H_2O_2$  sont principalement produits par l'accepteur d'électron du photosystème I (Asada et Takahashi, 1987; Salin, 1991). La concentration en  $CO_2$  chloroplastique diminue, par suite de la fermeture des stomates, qui traduit une moindre disponibilité du  $NADP^+$  pour accepter les électrons de photosystème I, initiant ainsi la réduction de  $O_2$  avec une génération simultanée de ROS (Halliwell, 1982).

Au stade plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) la balance entre les prooxydants et les antioxydants semble se maintenir jusqu'à une certaine concentration de NaCl équivalente à 50 mM de NaCl. Cela présume que la production de ROS a perturbé le statut redox des cellules occasionnant ainsi un stress oxydatif. En réponse à ce stress, la plante a induit la synthèse d'antioxydants non enzymatiques.

La tolérance des plantes à la contrainte saline est fortement corrélée à leur capacité de synthèse des antioxydants nécessaires pour faire face au ROS et au maintien de leur concentration à faible niveau dans les cellules lors du stress (Reddy *et al.*, 2004). L'implication de ces ROS dans la régulation de l'expression génique permet de démontrer leur rôle d'inducteur de la mort cellulaire programmée, mort génétiquement contrôlée que l'on retrouve non seulement dans les processus développementaux mais également observée dans la réponse au stress (Parent *et al.*, 2008). Pour lutter contre les dommages oxydatifs, les plantes mettent en place des systèmes de défense antioxydant enzymatique et non enzymatique qui jouent un rôle en régulant les concentrations de ROS (Aoun, 2009).

La première ligne de défense contre les dégâts du stress oxydant vise à limiter la formation de ROS en régulant notamment les chaînes de transport des électrons (Gratao et Polle, 2005). C'est ainsi qu'une augmentation de la photorespiration, en consommant l'excès d'électrons non employés par la photosynthèse, évite en partie la formation de ROS (Wingler *et al.* 1999; Bai *et al.*, 2008).

### III. EFFET DE LA SALINITE SUR LA NUTRITION MINERALE

#### 1. Variation des teneurs en sodium

Les résultats montrent un effet hautement significatif du sel sur le taux  $\text{Na}^+$ , sur l'effet organe et l'effet sel×organe ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 13, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation positive hautement significative entre le sel et le  $\text{Na}^+$  :  $r = 0.853^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les feuilles (tableau 3, annexe III);  $r = 0.862^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les racines (tableau 4, annexe III).

La figure 16 montre que  $\text{Na}^+$  s'accumule davantage dans les feuilles lorsque le milieu de culture s'enrichit en NaCl, son taux passe significativement de 5.74  $\text{mg.g}^{-1}$  de PS dans les feuilles des plantes témoins à 8.40  $\text{mg.g}^{-1}$  de PS dans les feuilles des plantes nourries à 200 mM de NaCl (tableau 14, annexe IV).

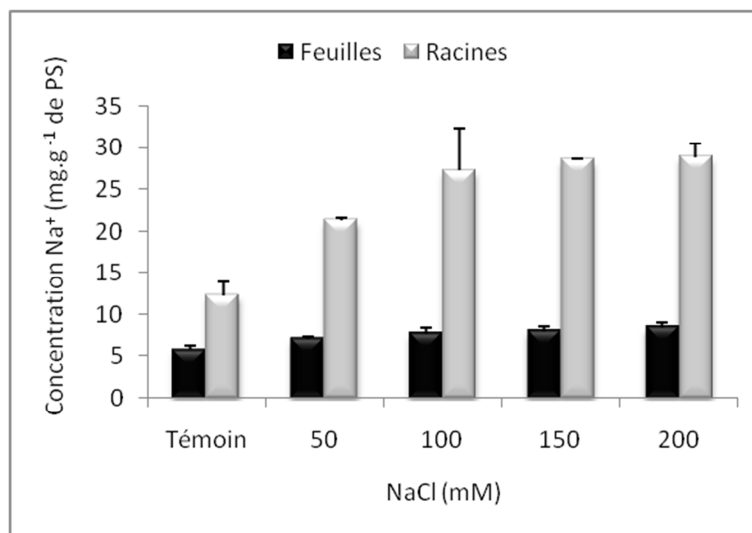


Fig.16. Variation des teneurs en  $\text{Na}^+$  ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

De même pour les racines, chez les plantes témoins, le taux de  $\text{Na}^+$  passe de 12.25 à 28.86  $\text{mg.g}^{-1}$  de PS dans les racines des plantes traitées à 200 mM de NaCl, le  $\text{Na}^+$  s'accumule davantage dans les racines que dans les feuilles.

#### 2. Variation des teneurs en $\text{Ca}^{++}$

L'étude statistique indique que les effets sel, organe et sel×organe sont hautement significatifs ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 14, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation positive hautement significative entre le sel et le  $\text{Ca}^{++}$  :  $r = 0.730^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les feuilles (tableau 3, annexe III);  $r = 0.913^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les racines (tableau 4, annexe III).

Les résultats de la figure 17 montrent qu'au niveau des feuilles et des racines, les teneurs en  $\text{Ca}^{++}$  augmentent suite au stress salin. Le contenu des feuilles témoins en calcium est plus important que celui des racines, il enregistre une valeur de  $16.94 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS contre  $12.86 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS pour les racines témoins (tableau 15, annexe IV).

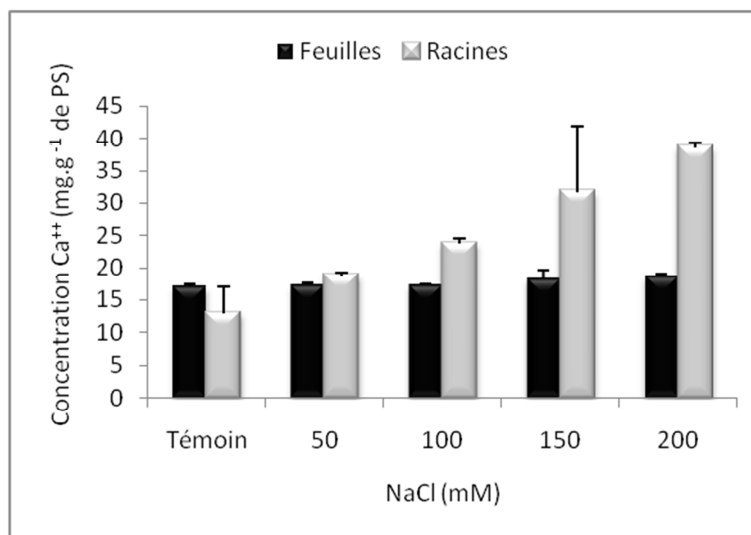


Fig.17. Variation des teneurs en  $\text{Ca}^{++}$  ( $\text{mg.g}^{-1}$  de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Avec l'intensification du traitement salin, la teneur en calcium augmente, la translocation vers les racines est plus importante que vers les feuilles; la concentration en calcium est deux fois plus importante dans les racines que chez les feuilles lorsque le stress salin a atteint 200 mM de NaCl.

### 3. Variation des teneurs en $\text{K}^{+}$

Les résultats montrent que l'effet organe est hautement significatif ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'interaction de l'effet sel×organe donne aussi des résultats hautement significatifs ( $p = 0.002^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) ce qui n'est pas le cas pour l'effet sel ( $p = 0.226$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 15, annexe II).

L'analyse statistique ne présente pas de corrélation entre le sel et  $\text{K}^{+}$  pour les feuilles :  $r = 0.502$  (tableau 3, annexe III); contrairement aux racines  $r = - 0.837^{**}$  à  $p < 0.001$  (tableau 4, annexe III). L'ion  $\text{K}^{+}$  baisse dans le sens feuille, racine aussi bien chez les plantes témoins que celles stressées à la salinité (figure 18).

Cependant les variations du taux de potassium chez les feuilles traitées ou non ne semblent pas trop fluctuer et restent avec des valeurs variant entre  $21.56$  à  $22.86 \text{ mg.g}^{-1}$  de PS respectivement pour les plantes témoins et celles traitées à 200 mM de NaCl (tableau 16, annexe IV).

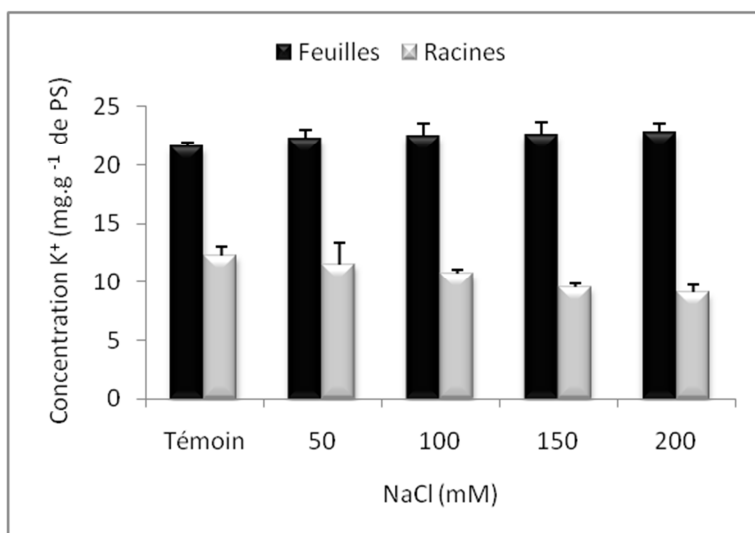


Fig.18. Variation des teneurs en K<sup>+</sup> (mg.g<sup>-1</sup> de PS) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Contrairement aux racines, les taux de K<sup>+</sup> sont à la baisse lorsque le milieu de culture s'enrichit en sel pour atteindre une valeur de 9.073 mg.g<sup>-1</sup> de PS à 200 mM de NaCl.

#### 4. Étude du ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> selon les organes de la plante

L'effet sel sur le ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> et l'effet organe sont hautement significatifs ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'effet sel  $\times$  organe ( $p = 0.696$ ,  $\alpha < 0.05$ ) n'est pas significatif (tableau 16, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation négative hautement significative entre le sel et le ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> :  $r = -0,765^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les feuilles;  $r = -0.852^{**}$  à  $p < 0.001$  pour les racines (tableaux 3 et 4, annexe III).

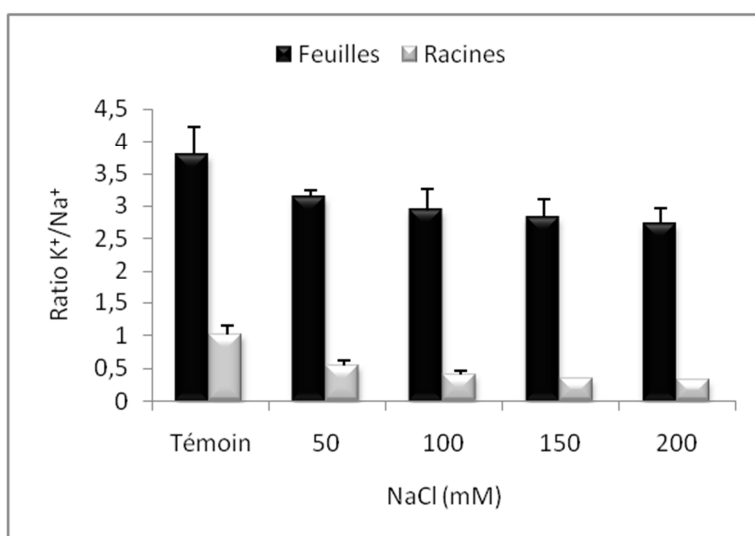


Fig.19. Ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> des feuilles et des racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) calculé après une semaine de stress au NaCl.

L'examen de la figure 19 montre que le ratio  $K^+/Na^+$  évolue à la baisse lorsque la contrainte saline augmente aussi bien pour les feuilles que pour les racines, le ratio des feuilles est relativement plus important que celui des racines (tableau 17, annexe IV).

### 5 Étude du ratio $Ca^{++}/Na^+$ selon les organes de la plante

Le sel a un effet significatif sur le ratio  $Ca^{++}/Na^+$  ( $p = 0.022^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ), on constate des résultats hautement significatifs sur l'effet organe ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) de même sur l'interaction sel×organe ( $p = 0.006^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), (tableau 17, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation négative hautement significative entre le sel et le ratio  $Ca^{++}/Na^+$  pour les feuilles  $r = -0.699^{**}$  à  $p < 0.001$  (tableau 3, annexe III); cependant pour les racines, il y a absence de corrélation  $r = 0.481$  (tableau 4, annexe III).

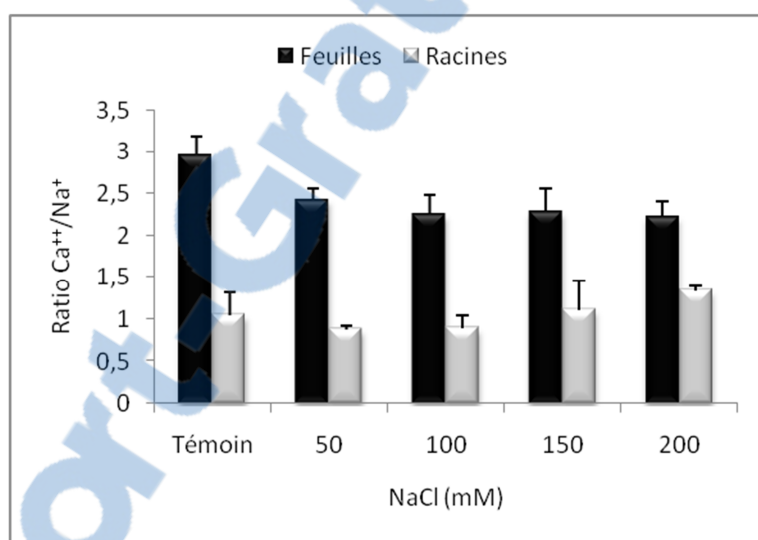


Fig.20. Ratio  $Ca^{++}/Na^+$  des feuilles et des racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) calculé après une semaine de stress au NaCl.

Les données indiquent une chute du ratio  $Ca^{++}/Na^+$  pour les feuilles lorsque le stress s'intensifie (figure 20); dans ce cas, la valeur du ratio est de 2,96 pour les feuilles témoins, elle baisse pour atteindre une valeur de 2.22 chez les plantes traitées à 200 mM de NaCl (tableau 18, annexe IV).

Le ratio racinaire  $Ca^{++}/Na^+$  indique la même tendance; le témoin enregistre la valeur de 1.04, elle baisse pour atteindre une valeur de 0.88 chez les racines traitées à 100 mM de NaCl. Cependant à partir de 150 mM de NaCl, la valeur du ratio racinaire  $Ca^{++}/Na^+$  enregistre une augmentation pour atteindre une valeur de 1.34 à 200 mM de NaCl (tableau 18, annexe IV).

### DISCUSSION

Cette étude a montré une augmentation significative de l'accumulation de sodium dans les feuilles et les racines du gombo dans nos conditions expérimentales. Des résultats similaires sont obtenus sur de nombreuses espèces comme l'orge (Sadeghi, 2009), le maïs (Molazem et al., 2010), l'aubergine (Fu et al., 2010; Shahbaz et al., 2013), le riz (Shahbaz et Zia, 2011), le gombo (Habib et al., 2012; Abbas et al., 2013 b).

Une accumulation préférentielle de sodium dans les parties aériennes plutôt que dans les racines est observée chez *Sesuvium portulacastrum* (Slama et al., 2008). Il est indiqué qu'une concentration excessive de sodium dans le tissu végétal empêche l'équilibre nutritif, la régulation osmotique et provoque une toxicité (Amdouni et al., 2014).

Le Na<sup>+</sup> et le Cl<sup>-</sup> sont le plus souvent associés aux dommages causés par le sel chez les plantes car ils sont facilement accumulés dans les feuilles où ils interfèrent avec l'activité enzymatique, le développement et les processus physiologiques (Shannon et al., 2000; Flowers, 2004; Munns et al., 2006; Ghanem et al., 2009). L'un des effets néfastes du stress salin sur la croissance des plantes est l'accumulation de Na<sup>+</sup> dans les feuilles (Ashraf, 2004).

L'accumulation de Na<sup>+</sup> dans les feuilles interfère avec l'absorption de plusieurs autres cations tels que Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> et Mg<sup>++</sup>. Ces dérèglements sont dus à la salinité, généralement améliorés lorsque les plantes accumulent sélectivement le K<sup>+</sup> par rapport à d'autres cations en particulier le Na<sup>+</sup> (Ashraf, 2004; Maksimović et al., 2010).

De nombreux rapports ont indiqué que la salinité diminue l'absorption des nutriments et leur accumulation dans les plantes (Rogers et al., 2003; Hu et Schmidhalter, 2005).

Les résultats montrent que la teneur en potassium diminue au cours du traitement salin au niveau racinaire. Cependant, il semble que l'accumulation du potassium dans les feuilles est bien régulée ce qui permet aux cellules de réaliser l'osmorégulation et les différents échanges gazeux (Chorfi, 2009). Des travaux similaires indiquent que le potassium, contenu dans les racines et les feuilles, est nettement réduit à cause du stress salin chez le gombo (Habib et al., 2012), chez *Sesuvium portulacastrum* (Slama et al., 2008) ainsi que chez le piment Beldi (R'him et al., 2013).

Le potassium est un constituant minéral principal de la cellule vivante et le cation le plus abondant dans le cytosol. Il joue un rôle dans diverses fonctions au niveau de la cellule; il est impliqué au niveau de la plante entière dans les fonctions par osmose tels que les mouvements cellulaires, la régulation de l'ouverture des stomates ou le transport du phloème. Ainsi, la croissance des plantes et le développement exigent que de grandes



quantités de  $K^+$  soient prises à partir du sol et une translocation vers les différents organes (Cherel et al., 2014).

Une carence en  $K^+$  affecte le développement des feuilles et celui des racines (Cakmak et al., 1994; Jung et al., 2009).

Il est cependant connu que la fermeture stomatique dans la réponse au stress hydrique est altérée dans des conditions de carence en  $K^+$  (Benlloch-Gonzales et al., 2008).

Le potassium est un macronutriment essentiel pour les plantes et est impliqué dans de nombreux et importants processus physiologiques : la croissance et l'osmorégulation (Amtmann et al., 2006; Alemán et al., 2011). Le potassium est également important pour l'activation des enzymes (Maathuis, 2009).

Une carence en  $K^+$  conduit également à une diminution de la photosynthèse due à l'accumulation de saccharose dans les feuilles (Deeken et al., 2002; Hermans et al., 2006; White et Karley, 2010).

Sur le plan nutritionnel, la présence de  $Na^+$  empêche l'absorption de  $K^+$  ; mais dans ce cas précis, on note la présence de  $K^+$  au niveau des limbes en quantité supérieure à celle des racines. Ce transfert massif de  $K^+$  des racines qui se vident de leur  $K^+$  au profit des limbes semble être une stratégie de régulation ionique et de maintien d'une activité physiologique correcte chez *Triticum durum* (Chorfi, 2009).

L'ion potassium ( $K^+$ ) joue un rôle essentiel dans de nombreux aspects de l'homéostasie cellulaire, y compris en compétition avec l'ion  $Na^+$  lors de la carence en potassium au cours d'un stress salin (Horie, 2011).

Nos résultats indiquent que le  $Ca^{++}$  s'accumule dans les parties aérienne et racinaire avec l'augmentation de la teneur en  $Na^+$  dans les deux organes; néanmoins les valeurs enregistrées pour le  $Ca^{++}$  restent supérieures à celles trouvées pour le  $Na^+$ .

L'implication du calcium a été identifiée grâce à la fermeture des stomates lors d'un stress biotique (Klessig et al., 2000; Kim et al., 2010). Ce calcium est impliqué dans les mécanismes de fermeture stomatique en réponse à divers stimuli tels que l'obscurité, l'ABA, le  $CO_2$ , le froid ou encore un stress oxydatif (McAinsh, 1990; McAinsh et al., 1996; Kwak et al., 2003).

Les modifications de concentrations ioniques observées au cours d'une interaction incompatible, comme celle du  $Ca^{++}$ , sont également associées à d'autres événements de signalisation tels que les ROS. Les modifications des flux ioniques dans la cellule seraient directement liées à la production de ROS observée au cours de la réponse

d'hypersensibilité. D'autre part, une augmentation de la concentration de calcium intracellulaire peut être stimulée par la synthèse de ROS (Gordeeva *et al.*, 2003).

L'accumulation de calcium constatée au niveau des tissus foliaires serait probablement liée à son rôle dans les mécanismes de signalisation et d'adaptation au stress, mais aussi dans la protection des membranes et structures cellulaires (Cramer, 2002).

Le calcium joue un rôle physiologique important en tant que messenger secondaire impliqué dans les réponses aux différents stress environnementaux (Dodd *et al.*, 2010).

L'ABA induit la fermeture stomatique en réponse à des stress abiotiques afin de limiter les pertes d'eau de la plante (Lim *et al.*, 2015). Cette régulation fait intervenir des voies de signalisation complexes de phosphorylation *via* des kinases calcium-dépendantes ou non. L'activité de ces kinases permet d'inhiber les différentes protéines participant à l'ouverture stomatique et d'activer les acteurs de la fermeture stomatique directement par phosphorylation ou par l'intermédiaire de messagers secondaires tels que des ROS ou du  $\text{Ca}^{2+}$  mais aussi en modulant l'expression génique de ces différentes protéines (Kroniewicz, 2011).

Le calcium semble aussi jouer un rôle dans la régulation transcriptionnelle des gènes de réponse à l'ABA (Kroniewicz, 2011). Pour répondre au stress salin dont le stress ionique causé par le  $\text{Na}^+$ , la plante doit contrôler l'entrée du  $\text{Na}^+$  dans la racine ainsi que la translocation de cet ion de la racine aux feuilles. Le site principal de la toxicité de  $\text{Na}^+$  pour la plupart des plantes est le limbe de la feuille où le  $\text{Na}^+$  s'accumule (Munns, 2002).

Le sodium provoque une carence intracellulaire en potassium et un déséquilibre ratio  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  (Epstein, 1961; Cramer *et al.*, 1987; Flowers et Colmer, 2008; Leidi *et al.*, 2010; Alemán *et al.*, 2011). Il est rapporté que le ratio de sélectivité  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  a diminué dans les feuilles de trois variétés de piment sous stress salin (R'him, 2013).

L'équilibre minéral est l'un des principaux facteurs qui influe sur le rendement des plantes (Marschner, 1999; Matsuda *et al.*, 2014). Cette réduction de la concentration de  $\text{K}^+$  dans le tissu végétal peut être due à l'antagonisme du  $\text{Na}^+$  et  $\text{K}^+$  au niveau des sites d'absorption dans les racines (Suhayda *et al.*, 1990). Il semble que la majorité des plantes garde un ratio  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  élevé dans les parties aériennes (Jabnoue, 2008). La tolérance des plantes est liée à une faible absorption de  $\text{Na}^+$  et à l'accumulation de  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{++}$  pour maintenir un rapport  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  optimal dans le cytoplasme des cellules du mésophylle (James *et al.*, 2006; Munns et Tester, 2008).

Cramer *et al.* (1985) ont démontré qu'en présence de concentrations élevées de NaCl, le  $\text{Na}^+$  déplace le  $\text{Ca}^{++}$  du plasmalemme des cellules racinaires entraînant

l'augmentation de la perméabilité de la membrane et provoquant un efflux du  $K^+$  et une altération du rapport de sélectivité  $K^+/Na^+$ , ce qui suggère que les plantes qui réussissent leur croissance en milieu salin sont celles qui maintiennent un rapport  $K^+/Na^+$  plus élevé dans leur cytoplasme que dans la rhizosphère (El-Iklil et *al.*, 2001).

Al-Karaki et *al.* (2009) et Hamrouni et *al.* (2011), en quantifiant respectivement la réponse de trois cultivars de poivrons aux différents niveaux de salinité, ont constaté que les génotypes tolérants seraient capables d'accumuler de grandes quantités de potassium particulièrement dans les parties aériennes par rapport aux cultivars sensibles.

L'absorption et l'utilisation du  $K^+$  comme osmoticum, est capitale à l'adaptation au stress salin (Hamrouni et *al.*, 2011; Niu et *al.* 2010; Aktas et *al.*, 2006). Les mêmes auteurs ont rapporté que les génotypes de piment tolérants au sel accumulent moins de  $Na^+$  dans les feuilles que les génotypes sensibles. Ces études montrent que les génotypes ayant la capacité d'exclure le  $Na^+$  sont fréquemment plus tolérants à la salinité.

La tolérance au sel chez les plantes supérieures dépend de la façon dont les plantes contrôlent le transport du sel à travers les organes (Niu et *al.*, 2010). En effet, les mécanismes de tolérance au sel sont de trois types distincts chez les plantes : celles qui tolèrent le stress osmotique, celles qui excluent le  $Na^+$  et le  $Cl^-$  de leurs tissus et celles qui tolèrent l'accumulation de  $Na^+$  et  $Cl^-$  dans leurs tissus (Haouala, 2007; Munns et Tester, 2008).

La plante peut développer des mécanismes différents pour éviter l'accumulation excessive d'ions toxiques dans leur cytoplasme. Il a été constaté que la capacité d'exclusion de  $Na^+$  est significativement corrélée avec la résistance de la salinité dans les plantes (Munns et James, 2003; Ferdose et *al.*, 2009). La résistance à la salinité varie également avec le stade de croissance (Soliman et El-Shaieny, 2014).

#### IV. EFFET DE LA SALINITE SUR LES CARACTERISTIQUES HYDRIQUE ET BIOCHIMIQUE.

##### 1. Caractéristiques hydriques (Teneur relative en eau RWC)

Les résultats montrent aussi que la salinité crée un effet hautement significatif sur le RWC ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 18, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation négative, entre ces deux facteurs, hautement significative ( $r = -0.803^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 5, annexe III).

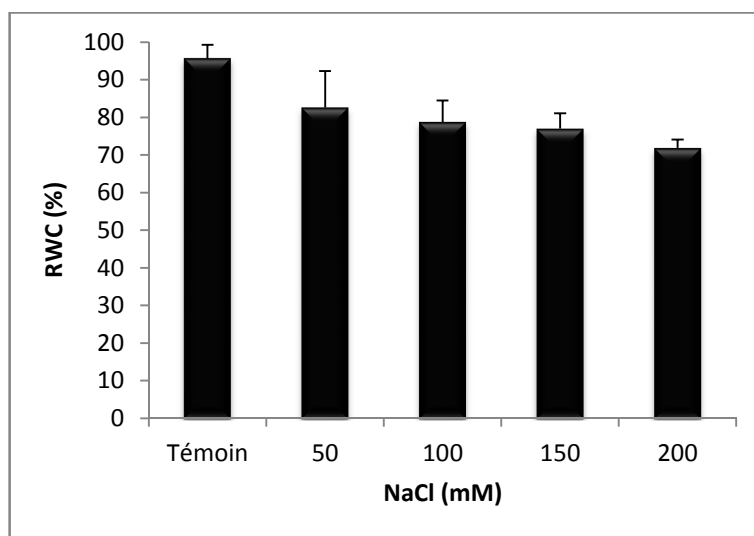


Fig.21- Variation de la teneur relative en eau (RWC) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Chez les plantes témoins à celles traitées à 150 mM de NaCl, le contenu hydrique des feuilles reste faiblement affecté; sous le traitement 200 mM de NaCl, le RWC subit une chute significative avec des taux de réduction de 28.13% contre 4.4% chez les plantes témoins (figure 21) (tableau 19, annexe IV).

##### 2. Caractérisation biochimique

###### a. Variation des teneurs en pigments

L'étude statistique indique que l'effet sel est significatif pour : la ch a ( $p = 0.016^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ), ch b ( $p = 0.017^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ), chl tot ( $p = 0.016^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) et car ( $p = 0.031^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 19, annexe II),

Les pigments analysés indiquent une corrélation négative, hautement significative sous l'effet du stress salin ( $p < 0.05$ ) exprimée pour les chl a avec  $r = -0.568^{**}$  et  $p < 0.001$ , les chl b avec  $r = -0.583^{**}$ ,  $p < 0.001$ , chl tot avec  $r = -0.607^{**}$ ,  $p < 0.001$  et les car avec  $r = -0.864^{**}$  et  $p < 0.001$  (tableau 5, annexe III).

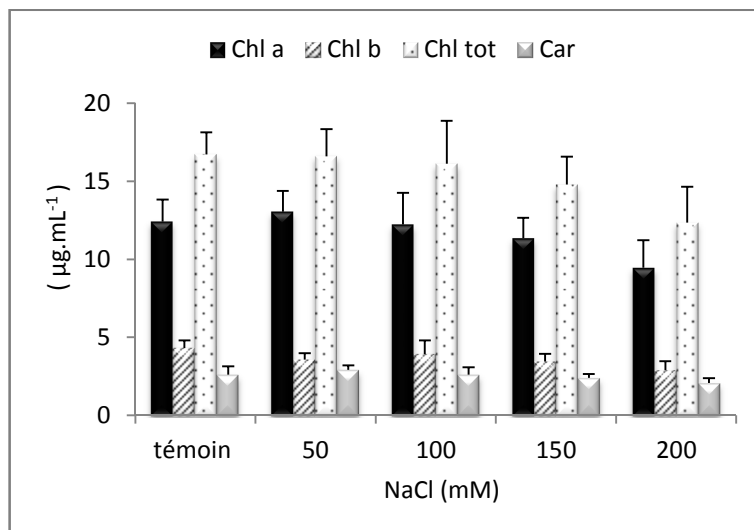


Fig.22- Variation des teneurs en chlorophylle totale, chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Sous 50 mM de NaCl la chlorophylle (a) est à son optimum suivie par les plantes témoins au-delà de 50 mM de NaCl, les concentrations tendent vers la baisse jusqu'à atteindre  $9.45 \mu\text{g.mL}^{-1}$  chez les plantes traitées à 200 mM de NaCl (tableau 20, annexe IV). L'optimum de chlorophylles totales est de  $16.71 \mu\text{g.mL}^{-1}$  chez les plantes témoins, au-delà de cette concentration le taux chute sévèrement. Les teneurs en chlorophylles (a) sont 3 à 4 fois plus élevées que les teneurs en chlorophylles (b) et cela pour tous les traitements.

Les teneurs en caroténoïdes des feuilles sont influencées positivement par le régime salin appliqué jusqu'à 50 mM de NaCl ( $2.90 \mu\text{g.mL}^{-1}$ ). L'intensification du traitement salin s'accompagne d'une diminution de la concentration en caroténoïde chez les plantes traitées à 200 mM de NaCl; on enregistre les valeurs les plus basses  $2.05 \mu\text{g.mL}^{-1}$  (figure 22).

#### b. Variation des teneurs en sucres solubles

Le sel a un effet hautement significatif sur l'accumulation des sucres solubles ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'effet organe ne présente pas de signification ( $p = 0.082$ ,  $\alpha < 0.05$ ), cependant l'interaction de l'effet sel×organe est hautement significatif ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 20, annexe II).

Les résultats indiquent que la corrélation positive entre le sel et les sucres solubles est hautement significative ( $r = 0,847^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 5, annexe III).

L'accumulation des sucres solubles (figure 23), sous l'effet de la salinité, se fait dans le sens feuilles racines aussi bien chez les plantes témoins que celles stressées jusqu'à 50 mM de NaCl. Au-delà de cette concentration la tendance de l'accumulation des sucres s'inverse dans le sens racines feuilles pour atteindre des valeurs de  $40.82 \mu\text{g.mL}^{-1}$  et  $55.46$

$\mu\text{g.mL}^{-1}$  respectivement dans les racines et les feuilles des plantes traitées à 200 mM de NaCl (tableau 21, annexe IV).

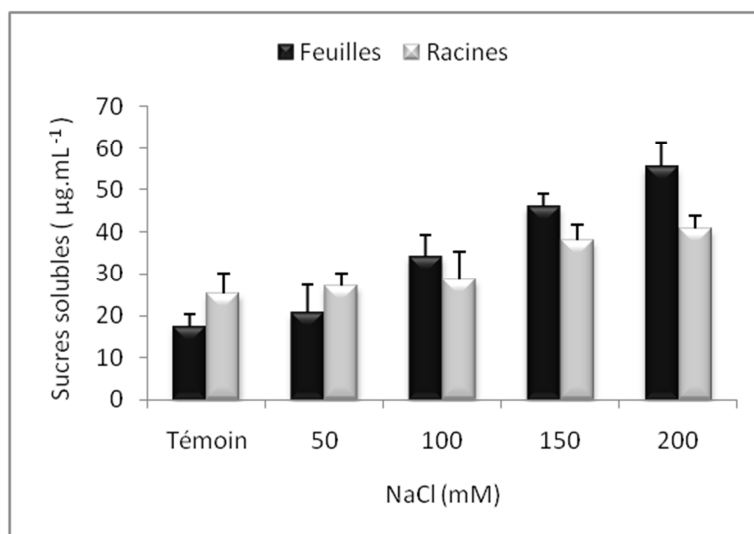


Fig.23- Variation des teneurs en sucres solubles ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

### c. Variation des teneurs en proline

L'étude statistique indique que l'effet sel, organe et sel×organe est hautement significatif pour la proline ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 21, annexe II).

Les résultats indiquent que la corrélation positive est hautement significative entre le sel et la proline ( $r = 0.776^{**}$ ,  $p < 0.001$ ) (tableau 5, annexe III).

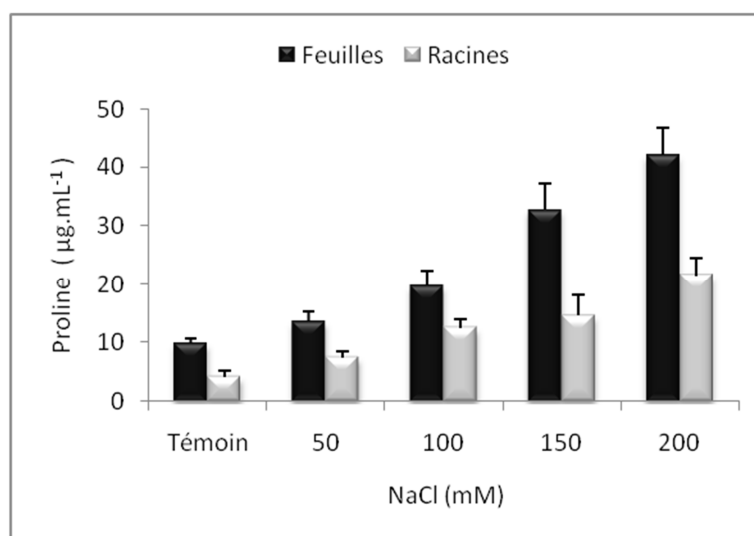


Fig.24- Variation des teneurs en proline ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

L'examen de la figure 24 montre que la proline évolue dans le même sens que la concentration de la solution saline. Cet acide aminé s'accumule davantage lorsque le milieu de culture s'enrichit en NaCl, aussi bien dans les feuilles que dans les racines, sa

teneur passe significativement de  $9.85 \mu\text{g.ml}^{-1}$  et  $4,15 \mu\text{g.ml}^{-1}$  respectivement pour les feuilles et les racines des plantes témoins jusqu'à  $42.1 \mu\text{g.ml}^{-1}$  et  $21.5 \mu\text{g.ml}^{-1}$  pour le traitement à 200 mM de NaCl (tableau 22, annexe IV). Il faut remarquer que les feuilles accumulent deux fois plus de proline que les racines aussi bien chez les plantes témoins que celles stressées.

#### d. Teneur en azote total

La figure 25 représente l'évolution des teneurs en azote en fonction de la concentration en sel du milieu. Les feuilles témoins représentent le pourcentage en azote le plus élevé (3.92%), ce dernier enregistre une légère baisse pour atteindre 3.56 % à 100 mM de NaCl. Cependant à partir de 150 mM de NaCl le contenu en azote subit une hausse pour atteindre une valeur de 3.67% à 200 mM de NaCl.

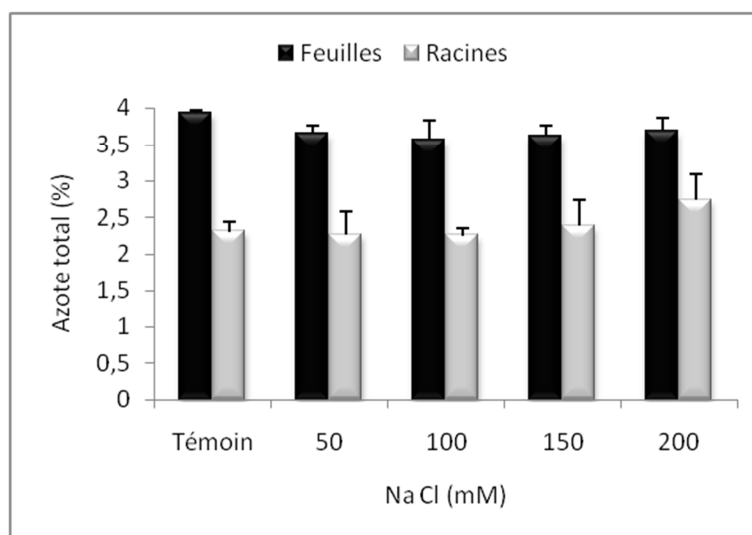


Fig.25- Variation des teneurs en azote total (%) chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

Dans les racines, l'azote évolue en augmentant de manière très lente lorsque la charge saline croît dans le milieu de culture (tableau 23, annexe IV).

Les résultats montrent que la salinité a un effet significatif sur l'azote total ( $p = 0.027^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'effet organe est hautement significatif ( $p = 0^{**}$ ,  $\alpha < 0.05$ ), l'interaction entre le sel×organe révèle également un effet significatif ( $p = 0.027^*$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (tableau 22, annexe II).

L'analyse statistique révèle une corrélation non significative entre le sel et le taux de l'azote total ( $r = 0.045$ ) (tableau 5, annexe III).

## DISCUSSION

La salinité est l'un des principaux stress abiotiques limitant la croissance et la productivité des plantes (Rasool et *al.*, 2013; Wagdi Saber Soliman et Abdel-Haleem A. H. El-Shaieny, 2014; Ly et *al.*, 2014). Les résultats montrent que la teneur relative en eau des feuilles des plantes, d'*Abelmoschus esculentus* (L.), est réduite lorsqu'elles sont soumises à des concentrations élevées en NaCl. Selon Rochdi et *al.*(2005), les sels affectent toutes les parties de la plante et sont plus perceptibles sur les feuilles. Cette sensibilité foliaire s'accroît avec l'augmentation des concentrations de NaCl dans le milieu de culture. En effet l'augmentation de la teneur en NaCl entraîne une diminution sensible du contenu hydrique des tissus (Hamrouni et *al.*, 2008). Selon Kara et Brinis (2012), le maintien d'une teneur relative en eau élevée, sous stress hydrique, est une forme de résistance. Des études faites sur le blé (Morant-Manceau et *al.*,2004) et le maïs (Cui et *al.*, 2015) font ressortir des résultats similaires concernant la baisse de la teneur relative en eau. Ceci peut être dû à la toxicité des ions Na<sup>+</sup> et/ ou Cl<sup>-</sup> accumulés dans le cytoplasme à des niveaux dépassant la capacité de compartimentation (Rochdi et *al.*,2005) dans la vacuole. L'accumulation apoplasmique des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> serait le paramètre le plus impliqué dans le flétrissement et la mortalité de certaines espèces soumises au stress salin (Hasanuzzaman et *al.*, 2013). Flowers et Yeo (1981) ont déjà rapporté que la mortalité des plantes en milieu salin s'explique par une perturbation de l'alimentation hydrique et d'une inhibition du métabolisme. Dans les zones aride et semi-aride, la contrainte saline est souvent associée au déficit hydrique. Le stress salin induit des changements au niveau du statut hydrique de la plante (Hopkins, 2003). Ce processus conduit à un dessèchement des feuilles (Blumwald, 2000), une diminution du contenu relatif en eau des feuilles suite à la perte d'eau cellulaire (Mehani et *al.*, 2012), une réduction de la croissance (Blumwald, 2000), de la transpiration (Verslues et *al.*, 2006), de l'absorption hydrique par les racines ( Urban et Urban, 2010) et perturbe l'homéostasie cellulaire (Perdiguero et *al.*, 2013; Iqbal et *al.*, 2014). En outre, la salinité perturbe l'intégrité cellulaire et la fonction de l'appareil photosynthétique (Munns et Tester, 2008).

Les études de Kim et *al.*(2010) rapportent que l'acide abscissique (ABA) agit comme un signal de stress, synthétisé notamment en réponse à un déficit hydrique (Zhang et *al.*, 2006) et identifié comme l'un des signaux impliqués dans la régulation des stomates (Murata et *al.*, 2015). Leur fermeture permet une diminution de la perte en eau mais elle provoque également une diminution de la pénétration du CO<sub>2</sub>. Le stress salin a stimulé de manière significative la consommation d'eau chez le gombo (Habib et *al.*, 2012).



Par ailleurs, les résultats montrent une augmentation dans la teneur en sucres solubles chez les différents organes en fonction de la concentration saline. Le NaCl induit des augmentations des teneurs en composés glucidiques proportionnellement aux doses salines appliquées (Lepengue et *al.*, 2012). Chez les plantes, les sucres sont nécessaires pour soutenir la croissance et la régulation de l'expression génique (Ho et *al.*, 2001). Ils sont également considérés comme de bons osmorégulateurs (Clifford et *al.*, 1998; Bouatrous, 2013) qui peuvent jouer un rôle important dans l'ajustement osmotique et l'adaptation des plantes au stress osmotique (Morgan, 1984; Chaib et *al.*, 2015). Selon Bouatrous (2013), les sucres solubles protégeraient les membranes contre la déshydratation, l'état de déficit hydrique contribuerait en grande partie à l'abaissement du potentiel osmotique.

Chez le riz cultivé sous stress salin, il a été observé une dégradation de l'amidon et une accumulation des sucres solubles s'accompagnant de l'augmentation de l'activité de l'amidon phosphorylase, de la glucose phosphate synthase et d'une diminution de l'activité de l'invertase (Dubey et Singh, 1999). Ainsi, Udomchalothorn et *al.* (2009) observent chez les plantes de riz soumises à un stress une diminution de l'activité du fructose 2-6-biphosphatase (F26BPase), conduisant à une accumulation de saccharose et contribuant ainsi à l'augmentation de la tolérance au sel chez certaines variétés en augmentant l'osmolarité interne des cellules et les réserves disponibles en carbone. Les sucres solubles agissent comme molécules de signalisation en situation de stress (Chaves et *al.*, 2009). Les sucres solubles ont un double rôle chez les plantes, ils participent aux événements métaboliques et agissent comme signaux moléculaires pour la régulation des différents gènes, en particulier ceux qui sont impliqués dans la photosynthèse, le métabolisme du saccharose et de la synthèse d'osmolyte (Rosa et *al.*, 2009).

L'accumulation des sucres est suggérée comme indice de résistance non seulement au stress salin mais également au stress hydrique du fait que la salinité est également une sécheresse de type physiologique (Munns et *al.*, 2006).

Il est signalé également que les teneurs en chlorophylle totale et en caroténoïdes sont influencées négativement par le régime salin. Cependant l'apport de NaCl à 50 mM et 100 mM stimule respectivement la biosynthèse de chlorophylle a et b. Au-delà de 100 mM de NaCl les teneurs en chlorophylle a et b enregistrent une baisse. La salinité a un effet dépressif par une réduction de la teneur en chlorophylle a, b et totale (Lepengue et *al.*, 2012; R'him et *al.*, 2013; Rohanipoor et *al.*, 2013). Sous un régime salin la chlorophylle a, b et caroténoïdes sont considérablement réduits chez le mung bean (Saha et *al.*, 2010) et le *canola* (Baghizadeh et *al.*, 2014). Des quantités excessives d'ions toxiques dans les tissus

foliaires de cultivars de gombo peuvent se comporter comme agent dégradant de la chlorophylle (Abbas *et al.*, 2013). La diminution de la synthèse de la chlorophylle peut être due, entre autre, à une diminution de l'acide 5-aminolévulinique (Stobart *et al.*, 1985). Le NaCl inhibe la synthèse de l'acide 5-aminolévulinique, un précurseur de la chlorophylle (Santos, 2004; Nunkaew *et al.*, 2014). Sous contrainte hydrique, on constate une perturbation au niveau des réactions photochimiques de la photosynthèse avec un blocage du transfert d'électrons entre LHC II et PSII (O'Neill *et al.*, 2006). En outre, la culture de plantes dans des conditions de solution saline est connue pour endommager le PSII (Ashraf *et Harris*, 2004) et les enzymes photosynthétiques (Youssef *et Awad*, 2008). Le stress salin joue un rôle dans la diminution de l'activité de la chlorophyllase (Djanaguiraman *et Prasad*, 2013). La diminution du taux d'assimilation du CO<sub>2</sub> dans les feuilles est associée à une inhibition de la photosynthèse (Fryer *et al.*, 1998). Le NaCl réduit la teneur en chlorophylle même à plus faible concentration avec une augmentation du ratio chl<sub>a</sub>/chl<sub>b</sub> (Santos, 2004). Les plantes exposées au stress salin ont montré des symptômes de chlorose des feuilles et de nécrose, des résultats similaires ont été confirmés par Ibn Maaouia-Houimli *et al.*, (2011).

Les gènes impliqués dans la photosynthèse et la mobilisation des réserves stockées sont réprimés lors d'une augmentation de la concentration en sucre, tandis que les gènes requis pour le catabolisme du carbone métabolite sont induits (Pego *et al.*, 2000).

Les concentrations salines provoquent une augmentation linéaire des teneurs en proline, des résultats similaires ont été mis en évidence chez le gombo par Habib *et al.*, (2012) et Abbas *et al.* (2013), chez le ricin (Li *et al.*, 2010), le blé dur (Chorfi, 2009), le blé tendre (Hong-Bing, 2011), le pistachier de l'atlas (Benhassaini *et al.*, 2012), le riz (Joseph *et al.*, 2015). Il est établi que la proline est certainement un des osmolytes le plus répandu. Lors d'un stress osmotique, sa biosynthèse est augmentée dans les chloroplastes (Székely *et al.*, 2008) et son accumulation chez les plantes stressées a une fonction de protection (Verbruggen, Hermans, 2008) suite à la perturbation du métabolisme des protéines (Lepengue *et al.*, 2012).

Le processus d'accumulation de la proline dans les tissus foliaires est considéré comme un critère d'adaptation (Szabados *et Savoure*, 2010). Elle permet aux plantes de supporter le manque d'eau par une diminution du potentiel osmotique (Nana *et al.*, 2009). La synthèse de cet acide aminé à partir du L-Glutamate est catalysée par une enzyme : la  $\Delta$ 1-Pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5C synthétase) dont la synthèse est induite par le stress salin (KaviKishor *et al.*, 2005; Szabados *et Savoure* 2010). Chez le blé, une grande

accumulation de proline est corrélée à une diminution en pigments chlorophylliens totaux, a et b; cette corrélation est négative pour ces deux paramètres. Ces résultats suggèrent l'existence d'une relation vraisemblable entre les voies de biosynthèse des pigments chlorophylliens et de la proline (Tahri et *al.*, 1998). Une compétition entre ces deux composés sur leur précurseur commun, le glutamate, peut être à l'origine de cette évolution (Reddy et Veeranjanyulu, 1991; Grennan, 2006). Il semble que la stimulation de la synthèse de la proline soit parallèle à une activation globale d'une voie métabolique partant du glutamate semialdéhyde et conduisant à la proline (Levigneron et *al.*, 1995).

Les traitements salés ne semblent pas affecter ni la teneur moyenne en azote des parties feuilles et des racines, ni la distribution de cet élément entre ces deux organes en présence ou absence de NaCl dans le milieu de culture. Les données concernant l'effet de la salinité sur le métabolisme azoté sont contradictoires, mais elles s'accordent à reconnaître que le sel ne modifie pas la teneur en azote total des plantes, c'est-à-dire l'absorption de nitrate (Helal et Mengel, 1979; Luque et Bingham, 1981; Touraine et Ammar, 1985). Il a été signalé chez la luzerne que la contrainte saline entraîne des réductions importantes de la teneur en azote des parties aérienne et racinaire (Ibriz et *al.*, 2004).

# **CONCLUSION**

## Conclusion

La salinité représente l'un des principaux facteurs de la réduction des rendements agricoles. L'un des défis de la recherche actuelle en écophysologie végétale est de produire des variétés de plantes à intérêt agronomique présentant une tolérance vis-à-vis du stress salin. L'élaboration de telles variétés implique une bonne compréhension des mécanismes biologiques intervenant dans la signalisation et la réponse à la contrainte saline.

Au stade germinatif en conditions contrôlées, l'application de sel a provoqué une chute du délai, du taux final et de la vitesse de germination chez *Abelmoschus esculentus* (L.). L'étude de la cinétique de germination indique que la présence de chlorure de sodium dans le milieu de culture entraîne une augmentation de la durée du processus de germination. L'émergence de l'appareil végétatif est affectée par les concentrations croissantes de NaCl ainsi que l'évolution de la matière fraîche très influencée par le NaCl contrairement à la matière sèche. Nos résultats concluent que la salinité est un facteur limitant pour la germination du gombo.

L'effet du stress salin sur les plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) au stade d'émergence de la radicule et des feuilles est remarquablement visible, l'augmentation de la concentration en sel dans le milieu provoque un ralentissement de la croissance.

Au terme de cette partie, l'évaluation des protéines et des sucres solubles paraît moyennement affectée au niveau des plantules du gombo.

D'autre part, ces résultats montrent que le stress salin engendre un stress oxydatif, cela se traduit par une accumulation de peroxyde d'hydrogène et d'une peroxydation lipidique indiquant l'instabilité de la membrane cellulaire déterminée à travers le test du malondialdéhyde. La production d'espèces réactives de l'oxygène a perturbé le statut redox des cellules ce qui a déclenché un stress oxydatif chez le gombo.

En réponse au stress oxydatif la plante a induit la synthèse d'antioxydants non enzymatiques. Les résultats obtenus montrent une accumulation de polyphénols totaux et des flavonoïdes. Contrairement à d'autres espèces, les caroténoïdes et les pigments chlorophylliens chez l'*Abelmoschus esculentus* (L.) ne contribuent pas à l'activité antioxydante. Cette baisse est due à la toxicité des espèces réactives de l'oxygène et celle du NaCl et au ralentissement de la croissance qui inhibe l'apparition des deux premières feuilles.

La balance entre les prooxydants et les antioxydants est maintenue jusqu'à une certaine dose de NaCl équivalente à 50 mM de NaCl au stade juvénile des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.).

Lors de la troisième partie de cette étude le traitement à base de NaCl provoque une accumulation excessive de sodium dans les racines. Cette accumulation excessive de Na<sup>+</sup> induit un déséquilibre dans la nutrition et la répartition minérale. Une forte accumulation de calcium est observée au niveau racinaire, ce dernier joue un rôle important dans la signalisation de la contrainte abiotique. Les résultats montrent aussi que la teneur en potassium diminue au cours du traitement salin au niveau racinaire; il semble que le sodium a une relation d'antagonisme vis-à-vis du potassium.

Il faut remarquer aussi que le phénomène de la translocation du sodium vers les feuilles est ralenti ce qui se traduit par des teneurs en sodium voisines sous l'effet de tous les traitements salins. Toutefois dans ces conditions, le taux de potassium chez les feuilles des plantes stressées ne semble pas fluctuer malgré l'intensité du stress. A partir de ces résultats, il est possible de suggérer que le gombo arrive à développer une stratégie afin de protéger les parties aériennes où se déroulent les mécanismes physiologique et biochimique les plus importants chez les plantes, ce qui laisse penser à une forme d'adaptation liée à un mécanisme d'exclusion du sodium vers les racines. Cependant, cette étude a montré que la contrainte saline n'exerce aucun effet sur l'azote total à ce stade du développement.

Par ailleurs, le NaCl à concentrations élevées provoque une accumulation des sucres solubles et de proline, responsables de l'ajustement osmotique. L'accumulation de ces composés est admise actuellement comme un indicateur de la tolérance aux stress abiotiques en particulier la salinité. Cette tolérance est sous la responsabilité du mécanisme d'osmorégulation, l'une des principales stratégies adaptative en réponse à la salinité.

Dans nos conditions expérimentales, la contrainte saline semble stimuler la synthèse et l'accumulation de solutés compatibles ce qui a permis le maintien d'une turgescence cellulaire convenable chez les jeunes plantes de gombo (*Abelmoschus esculentus* L.). Cette turgescence cellulaire est appréciée d'ailleurs par des teneurs relatives en eau (RWC) convenables aussi pour les plantes témoins que pour celles stressées au NaCl. L'aptitude à résister à la salinité dépend du maintien d'un gradient de potentiel hydrique entre le milieu interne et externe de la plante qui favorise l'absorption de l'eau. Le maintien d'une teneur relative en eau modérée, sous stress salin, est une forme remarquable de résistance.

De nos travaux, il ressort aussi qu'il existe des corrélations négatives et hautement significatives entre la synthèse de pigments chlorophylliens et la biosynthèse de proline. Une corrélation négative et hautement significative est observée aussi entre les caroténoïdes et la synthèse d'osmoprotéctant, sachant que l'hormone de signalisation clé d'un stress abiotique est l'acide abscissique issu du clivage des caroténoïdes.

L'étude du stress salin est donc un tournant décisif qui apportera sans doute des solutions à ce problème dû aux enjeux écologique, agronomique et économique. Si certaines espèces s'adaptent, d'autres sont en voie de disparition. Les orientations à envisager à long ou à court terme, permettront d'améliorer la production végétale et de rechercher les espèces répondant aux nouvelles conditions du milieu environnemental.

**REFERENCES**  
**BIBLIOGRAPHIQUES**



- Abbas M.K., Ali S.A., Hasan H.H., Ghal R.H., 2013 (a)- Salt tolerance study of six cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) during germination and early seedling growth. *Journal of Agricultural Science*. vol.5(1), p. 250-259.
- Abbas T., Pervez M. A., Ayyub C. M., Ahmad R., 2013(b)- Assessment of Morphological, Antioxidant, Biochemical and Ionic Responses of Salt Tolerant and Salt Sensitive Okra (*Abelmoschus esculentus* L.) under Saline Regime. *Pakistan Journal of Life and Social Sciences*, vol.11(2), p. 147-153.
- Abogadallah G.M., 2010- Antioxidative defense under salt stress. *Plant Signaling and Behavior*, vol.5(4), p.369-374.
- Aghamir F., Bahrami H. A., Malakouti M. J., and Eshghi S., 2015- Magnetized Water Effects on Seed Germination and Seedling Growth of Corn (*Zea mays*) Under Saline Conditions. *American Journal of Life Science Researches*, vol. 3(2), p.184-195.
- Aguirre R.A.G., Piñero J.L.H., Estrada A.R., Pournavab R.F., Limón S.M., 2015- Microanalysis of leaves of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. under saline conditions. *International Journal of Farming and Allied Sciences*, vol. 4 (1), p. 26-31.
- Ahmed Z., Snoussi S.A., 2013- Valuation of not conventional salt waters in dry culture. *Agriculture - Science and Practice*, vol.87(3- 4), p. 87-88.
- Akita S., Cabuslay G.S., 1990- Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars. *Plant and Soil*, vol.123, p. 277-294.
- Aktas H., Abak, K., Cakmak I., 2006- Genotypic variation in the response of pepper to salinity. *Scientia horticulturae*, vol. 110(3), p.260-266.
- AL hassan M, Martínez Fuertes M., Ramos Sánchez F.J., Vicente O., Boscaiu M., 2015- Effects of Salt and Water Stress on Plant Growth and on Accumulation of Osmolytes and Antioxidant Compounds in Cherry Tomato. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, vol. 43(1), p.1-11.
- Albacete A., Ghanem M.E., Martínez-Andújar C., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Martínez V., Lutts S., Dodd I.C., Pérez-Alfocea F., 2008 - Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Journal of Experimental Botany*, vol. 59(15), p.4119-4131.
- Alem C., Labhililib M., Brahmic K., Jlibened M., Nasrallahe N., Filali-Maltouff A., 2002- Adaptations hydrique et photosynthétique du blé dur et du blé tendre au stress salin. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 325(11), p. 1097-1109.
- Alemán F., Nieves-Cordones M., Martínez V., 2011- Rubio F, Root K<sup>+</sup> Acquisition in Plants: The Arabidopsis thaliana Model. *Plant and Cell Physiology*, vol., 52(9), p. 1603-1612.
- Ali R.M., Abbas H.M., 2003- Response of salt stressed barely seedlings to phenylurea. *Plant Soil and Environment*, vol.49(4), p. 158-162.
- Al-Karaki G., Al-Ajmi A. , Othman Y., 2009- Response of soilless grown sweet pepper cultivars to salinity. *Acta Horticulturae*, vol. 807, p. 227-231.
- Amdouni T., Mrah S., Msilini N., Zaghoud M., Ouerghiabidi Z., Lachaal M., 2014- Physiological and biochemical responses of two maize cultivars (Corralejo and Tlaltizapon) under salt stress. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 10(3):246-258.
- Amini F., Ehsanpour A.A., Hoang Q.T., Shin J.S., 2007- Protein Pattern Changes in Tomato under *In Vitro* Salt Stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, vol. 54(4), p.464-471.
- Amjad M., Akhtar J., Anwar-ul-Haq M., Yang A., Akhtar S. S., Jacobsen S.E., 2014- Integrating role of ethylene and ABA in tomato plants adaptation to salt stress. *Scientia Horticulturae*, vol. 172, pp. 109-116.

- Amor N.B., Hamed K.B., Debez A., Grignon C., Abdelly C.,2005- Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity. *Plant Science*, vol. 168,p. 889-899.
- Amtmann A., Armengaud P., 2009 - Effects of N, P, K and S on metabolism: new knowledge gained from multi-level analysis. *Current opinion in plant biology*, vol.12(3),p. 275-283.
- Aoun M., 2009 - Action du cadmium sur les plants de moutarde indienne [*Brassica juncea* (L.) Czern] néoformés à partir de couches cellulaires minces et issus de semis. Analyses physiologiques et rôle des polyamines. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale ,p.137.
- Appel K., Hirt H.,2004- Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* ,vol.55,p.373-399.
- Aroca R., Ferrante A., Vernieri P., Chrispeels M. J.,2006- Drought, abscisic acid and transpiration rate effects on the regulation of PIP aquaporin gene expression and abundance in *Phaseolus vulgaris* plants. *Annals of Botany*, 2006. 98(6), p. 1301-10.
- Asada K., Takahashi M.,1987- Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis. In: Kyle O.J., Osmond .CB., Arntzen C.J., (Eds.) *Photoinhibition*. Elsevier Science, Amsterdam, p.227-287.
- Asada K. ,1994- Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defence Systems in Plants. In : Foyer C.H., Mullineaux P.M.,(Eds.), Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants, Boca Raton, p. 77-104.
- Ashraf M., 2004- Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 199(5), p.361-376.
- Ashraf M., Harris P.J.C.,2004- Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, vol. 166(1), p. 3-16.
- Ashraf M., Foolad, M. R., 2007- Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, vol. 59(2),p. 206-216.
- Ashraf M., 2009 - Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers, *Biotechnology advances*, vol. 27(1),p.84-93.
- Ashraf M, Foolad M.R.,2009- Improving plant abiotic-stress resistance by exogenous application of osmoprotectants glycinebetaine and proline.*Environmental and Experimental Botany*,vol.59,p.206-16.
- Ashrafi E., Zahedi M., Razmjoo J.,2014- Effects of salt stress on lipid peroxidation and antioxidative enzymes of alfalfa (*medicago sativa* L.) cultivars. *Bangladesh Journal of Botany*,vol 43(2),p.191-196.
- Aubert G.,1976- Les sols sodiques en Afrique du Nord. *Annales de l'Institut National Agronomique - El Harrach*, vol. 7 (1), p. 185-196.
- Awika J.M., Rooney L.W.,2004- Sorghum phytochemicals and their potential impact on human health. *Phytochemistry*, vol.65(9),p.1199-1221.
- Baghizadeh A., Salarizadeh M.R., Abaasi F., 2014- Effects of Salicylic acid on some physiological and biochemical parameters of *Brassica napus* L.(Canola) under salt stress. *International Journal of Agri Science*, Vol.4(2)p. 147-152.
- Baha N.,2015- Biodiversité des bactéries associées aux nodules de la luzerne (*Medicago sativa* L.),Apport de la bio-fertilisation sur sa productivité en condition de stress salin -Thèse de Doctorat ,Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, p .254.

- Bai J., Xu D., Kang H., Chen K., Wang G., 2008 - Photoprotective function of photorespiration in *Reaumuria soongorica* during different levels of drought stress in natural high irradiance. *Photosynthetica*, vol. 46(2), p.232-237.
- Ballesteros E., Blumwald E., Donaire J.P., 1997 - Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiport activity in tonoplast vesicles isolated from sunflower roots induced by NaCl stress. *Physiologia Plantarum*, vol.99(2), p.328-334.
- Belahcene N., Mouaïssia W., Zenati N., Djebbar M. R., 2015-Etude de l'effet d'un stress oxydatif cause par un herbicide systemique cossack sur le ble dur (*Triticum durum* Desf.). *International Journal of Innovation and Scientific Research*, vol.14 (1), p. 104-111.
- Belhassen E., This D., Monneveux P., 1995- L'adaptation génétique face aux contraintes de la sécheresse. *Cahiers Agricultures*, vol. 4(4), p.251-261.
- Belkhodja M., Benkabilia M., 2000 -Proline réponse of faba bean (*Vicia faba* L.) under salt stress. *Egyptian Journal of Agricultural Research*, vol. 78(1), p.185-195.
- Ben Dkhil B., Denden M., 2010- Effects of heat stress on the germination, protein degradation and mineral content in seeds of okra (*Abelmoschus esculentus* L.). *Continental Journal of Biological Sciences* ,vol.3,p. 51-62.
- Ben Hassine A., Ghanem M.E., Bouzid S., Lutts S., 2008- An inland and a coastal population of the Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus* L. differ in their ability to accumulate proline and glycinebetaine in response to salinity and water stress. *Journal of Experimental Botany*, vol. 59(6), p.1315-1326.
- Ben Miled D., Bousaid M., Adblkeffi A., 1986- Colloque sur les végétaux en milieu aride. Djerba 8- 10 sept. 1986. Fac. Sci.de Tunis ept. ACCTT , 586-593.
- Ben Naceur M., Rahmoune C., Sdiri H., Meddahi M.L., Selmi M., 2001- Effet du stress salin sur la croissance et la production en grains de quelques variétés maghrébines de blé. *Science et changements planétaires / Sécheresse*, vol. 12(3), p.167-174.
- Ben Rejeb K., Lefebvre-De Vos D., Le Disquet I., Leprince A.S., Bordenave M., Maldiney R., Jdey A., Abdelly C., Savouré A., 2015 - Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidases increases proline accumulation during salt or mannitol stress in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, vol. 208(4), p. 1138-1148.
- Benhassaini H., Fetati A., Hocine A. K., Belkhodja M., 2012-Effect of salt stress on growth and accumulation of proline and soluble sugars on plantlets of *Pistacia atlantica* Desf. subsp. *atlantica* used as rootstocks. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, vol. 16(2), p.159-165.
- Benidire L., Daoui K., Fatemi Z.A., Achouak W., Bouarab L., Ouftou K., 2015 -Effet du stress salin sur la germination et le développement des plantules de *Vicia faba* (L.). *Journal of Materials and Environmental Science*, vol. 6 (3), p. 840-851.
- Benlloch-González M., Arquerob O., Fourniera J.M., Barranco D., Benllocha M., 2008- K<sup>+</sup> starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. *Journal of Plant Physiology*, vol. 165(6), p. 623-630.
- Benmahiou B., Daguin F., Kaid-Harche M., 2009- Effet du stress salin sur la germination et la croissance *in vitro* du pistachier (*Pistacia vera* L.). *Comptes Rendus Biologies*, vol. 332 (8), p. 752-758.
- Benzellat B. , 2011- Contribution à l'amélioration des rendements des plantes cultivées en sols salés. Mémoire de Magister , Université de Tlemcen, p.170.
- Bergman I., Loxley R., 1970 - New spectrophotometric method for the determination of proline in tissue hydrolyzates. *Analytical Chemistry*, vol. 42, (7), p. 702-706.
- Berka S., Aïd F., 2009- Réponses physiologiques des plants d'*Argania spinosa* (L.) Skeels soumis à un déficit hydrique édaphique. *Sécheresse*, vol.20 (3), p. 296-302.

- Biswal A. K., Pattanayak G. K., Pandey S.S., Leelavathi S., Reddy V. S., Govindjee, Tripathy B. C., 2012- Light intensity-dependent modulation of chlorophyll b biosynthesis and photosynthesis by overexpression of chlorophyllide a oxygenase (CAO) in tobacco. *Plant Physiol.*, vol.159(1), p.433-449.
- Blumwald E., 2000- Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*, vol. 12(4), p. 431-434.
- Blumwald E., Aharon G.S., Apse M. P., 2000 - Sodium transport in plant cells. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, vol. 1465(1-2), p.140-151.
- Bohnert H.J., Jensen R.G., 1996- Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, vol.14(3), p.89-97.
- Bonnefont-Rousselot D., Théron P., Delattre J., 2003- Radicaux libres et antioxydants. In : Delattre J., Durand G., Jardillier J.C., (Eds), Biochimie pathologique. Aspects moléculaires et cellulaires. Paris : Flammarion Médecine/Sciences, p.59-81.
- Boriboonkaset T., Theerawitaya C., Yamada N., Pichakum A., Supaibulwatana K., Cham S., Takabe T., Kirdmanee C., 2013- Regulation of some carbohydrate metabolism-related genes, starch and soluble sugar contents, photosynthetic activities and yield attributes of two contrasting rice genotypes subjected to salt stress. *Protoplasma*, vol. 250(5), p. 1157-1167.
- Borsani O., Valpuesta V., Botella M.A., 2001- Evidence for a Role of Salicylic Acid in the Oxidative Damage Generated by NaCl and Osmotic Stress in *Arabidopsis* Seedlings. *Plant Physiol.* vol. 126(3), p.1024-1030.
- Botia P., Carvajal M., Cerda A., Martínez V., 1998- Response of eight Cucumis melo cultivars to salinity during germination and early vegetative growth. *Agronomie*, vol. 18, p. 503-513.
- Bouatrous Y., 2013- Water stress correlated with senescence in durum wheat (*Triticum durum* Desf). *Advances in Environmental Biology*, vol. 7(7), p.1306-1314.
- Boucho B., 2006- Identification et caractérisation de la famille de facteurs de transcription AP2/EREBP chez le blé, Mémoire de Maîtrise, Université du Québec Montréal, p.106.
- Bouvier F., Isner J.C., Dogbo O., Camara N., 2005- Oxidative tailoring of carotenoids : a prospect towards novel functions in plants. *Trends in plant science*, vol. 10(4), p. 187-194.
- Bouvier F., Isner J.C., Dogbo O., Camara N., 2005- Oxidative tailoring of carotenoids: a prospect towards novel functions in plants. *Trends in Plant Science*, vol.10(4), p.187-194.
- Bouzig N., 2013- Comportement physiologique du sparte (*Lygeum spartum* L.) en milieu salé. *Nature & Technologie*, B- Sciences Agronomiques et Biologiques, n° 11, p.30-33.
- Bradford M.M., 1976- A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, vol. 72(1-2), p. 248-254.
- Briens M., Larher F., 1982- Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant, Cell and Environment*, vol. 5(4), p. 287-292.
- Cakmak I., Hengeler CC, Marschner H. 1994. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *Journal of Experimental Botany.*, vol. 45, p.1245-1250.
- Campa C., 1996 - L'Acacia au Sénégal: Dakar, Sénégal. IRD Editions, 1 janv. 1998 , p. 476.



- Cayuela E., Pérez-Alfocea F., Caro M. and Bolarín M. C., 1996- Priming of seeds with NaCl induces physiological changes in tomato plants grown under salt stress. *Physiologia Plantarum*, vol. 96(2), p. 231-236.
- Chaib G., Benlaribi M., 2015- Accumulation d'osmoticums chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous stress hydrique. *European Scientific Journal*, vol.11(24),p.378-395.
- Chaitanya K.V., Krishna C.R., Ramana G.V., Beebi S. K.,2014- Salinity stress and sustainable agriculture. *Agricultural Reviews*, vol. 35 (1), pp. 34-41.
- Chakraborty N.,Tripathy B.C.,1992- Involvement of singlet oxygen in 5-aminolevulinic acid-induced photodynamic damage of cucumber (*Cucumis sativus* L.) chloroplasts. *Plant Physiology*., vol. 98(1),p.7-11.
- Charrier A.,1983- Etude des ressources génétiques du genre *abelmoschus* med. (gombo). cirpg. Rome : 61.
- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C., 2009- Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, vol. 103(4), p. 551-560.
- Cheftel J.C., Cheftel H.,1976- Le brunissement enzymatique. In Introduction à la biochimie et à la technologie des aliments.In : Lavoisier (Eds),p. 353-363.
- Chen T.H.H., Murata N.,2002- Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current opinion in plant biology*,vol.5(3),p.250-257.
- Chen Z., Gallie D.R.,2004- The ascorbic acid redox state controls guard cell signaling and stomatal movement. *Plant Cell*, 16(5),p.1143-1162.
- Chen J.G., 2007- Sweet sensor, surprising partners. *Science Signaling*,vol.2007(373),p.1-4.
- Chen Z., Cuin T.A., Zhou M., Twomey A., Naidu B.P., Shabala S.,2007- Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, vol.58 (15-16),p. 4245-4255.
- Chérel I., Lefoulon C., Boeglin M., Sentenac H., 2014 -Molecular mechanisms involved in plant adaptation to low K<sup>+</sup> availability. *Journal of Experimental Botany*, vol. 65(3), p. 833-848.
- Chorfi A., 2009- Contribution à l'étude de la résistance à la salinité chez une variété de blé dur algérien (*Triticum durum* Desf.)Var mohamed ben bachir.*Sciences and Technologie C*, n°29, p. 41-44.
- Clarke J.M., McCaig T.N., 1982- Evaluation of Techniques for Screening for Drought Resistance in Wheat. *Crop Science*, vol. 22(3), p. 503-506.
- Clifford S.C., Arndt S.K., Corlett J.E., Joshi S., Sankhla N., Popp M., Jones H.G., 1998- The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.).*Journal of Experimental Botany*, vol. 49 (323),p. 967-977.
- Colmer T.D., Epstein E., Dvorak J., 1995- Differential solute regulation in leaf blades of various ages in salt sensitive wheat and a salt tolerant wheat X *lophopyrum elongatum* (host)A, *Löve amphiploid*, *Plant Physiol.*, vol.108(4), p. 1715-1724.
- Côme D., 1970- Les obstacles de la germination.In : MASSON (Eds.),p.1-16.
- Conacher A.J., Sala M.,1998 -Land degradation in Mediterranean environments of the world :Nature and extent, causes and solutions.In :Conacher A.J., Sala M.,(Eds.),New York-Wiley,p.491.
- Cram W.J.,1976 - Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply, In:Luttge U.,Pitman M.G.,(Eds.), Encyclopaedia of Plant Physiology, Springer-Verlag, Berlin. New Series, vol. 2, p.284-316.



- Cramer G.R., Lauchli A., Polito, V.S., 1985- Displacement of  $Ca^{2+}$  by  $Na^+$  from the plasmalemma of root cells. A primary response to salt stress. *Plant Physiology*, vol. 79(1),p.207-211.
- Cramer G.R., Lynch, J., Lauchli, A., Epstein, E., 1987- Influx of  $Na^+$   $K^+$ , and  $Ca^{2+}$  into roots of salt-stressed cotton seedlings. *Plant Physiology*, vol. 83, p.510–516.
- Cramer G.R.,2002-Sodium-calcium interactions under salinity stress.In:Läuchli A.,LüttgeU.,(Eds.).Salinity Environment-Plants-Molecules. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers,p. 205-227.
- Crawford R.M.M., Walton J.C., Wollenweber-Ratzer B.,1994- Similarities between post-ischaemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B. Biological Sciences*, 102, p. 325-332.
- Csiszár J., Horváth E., Váry Z., Gallé Á., Bela K., Brunner S. and Tari I., 2014- Glutathione transferase supergene family in tomato: Salt stress-regulated expression of representative genes from distinct GST classes in plants primed with salicylic acid. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol.78, p.15-26.
- Cui D., Wu D., Liu J., Li D., Xu C., Li S., Li P., Zhang H., Liu X., Jiang C., Wang L., Chen T., Chen H. , Zhao L., 2015- Proteomic Analysis of Seedling Roots of Two Maize Inbred Lines That Differ Significantly in the Salt Stress Response. *Plos One* , vol.10(2),p. 1-13.
- Dat J, Vandenabeele S., Vranosa E., Van Montagu M., Inze D., Van Breusegem F.,2000- Dual action of active oxygen species during plant stress responses, *Cellular and Molecular Life Sciences*, vol. 57(5), p. 779-795.
- De Abreu N., Mazzafera P.,2005- Effect of water and temperature stress on the content of active constituent of *Hypericum brasiliense* choisy. *Plant physiology and biochemistry*, vol. 43(3) ,p.241-248.
- De Lannoy G.,2001- Gombo *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. In : Agriculture en Afrique Tropicale. Légumes. Raemaekers R.H.,(Eds.).Direction Générale de la Coopération Internationale (DGCI), p.478-484.
- Deeken R., Geiger D., Fromm J., Koroleva O., Ache P., Langenfeld- Heyser R., 2002- Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of *Arabidopsis*. *Planta*, vol. 216(2),p.334-344.
- Defraigne J.O., Pincemail J. ,2007- Stress Oxydant Et Antioxydants : Mythes Et Réalités , Oxydation Stress And Antioxydants . *Revue médicale de Liège* , vol.62(4), p.1-10.
- 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(4), p.220-225.
- Diack M., Diop T., Ndiaye R., 2015- Restoration of Degraded Lands Affected by Salinization Process Under Climate Change Conditions: Impacts on Food Security in the Senegal River Valley, In : Lal R., Singh B. R., Mwaseba D.L., Kraybill, Hansen D.O., Eik L.O., (Eds.), Sustainable Intensification to Advance Food Security and Enhance Climate Resilience in Africa, Springer Cham Heidelberg New York Dordrecht London, p. 275-288.
- Diarra L.,1991- Contribution à l'étude de la résistance de quelques espèces fourragères aux phénomènes de salinisation/alcalinisation. Mémoire d'Ingénieur, IIPR de Katibougou,p.63.
- Djanaguiraman M., Prasad P.V.V,2013- Effects of Salinity on Ion Transport, Water Relations and Oxidative Damage, In: Ahmad P., Azooz M.M.,Prasad M.N.V., (Eds.), Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress , Springer New York Heidelberg Dordrecht London, p. 89-114 .

- Dodd A.N., Kudla J., Sanders D.,2010- The language of calcium signaling. *Annual Review of Plant Biology*,vol.61,p.593-620.
- Dsikan R., Mackerness A.H.M., Hancock S., Neill S.J.,2001- Regulation of the Arabidopsis transcriptosome by oxidative stress. *Plant Physiology*,vol.127(1),p.159-172.
- Dubey R.S. , Singh A.K., 1999- Salinity induces accumulation of soluble sugars and alters the activity of sugar metabolising enzymes in rice plants. *Biologia Plantarum*, vol. 42(2), p. 233-239.
- Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. A., Smith F., 1956- Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. *Analytical Chemistry*, vol. 28(3), p. 350-356.
- Durand J.H., 1958 - Les sols irrigables. Etude pédologique. S.E.S. Alger, p.198 .
- Eastmond P. J., Graham I. A., 2001- Re-examining the role of the glyoxylate cycle in oilseeds; *Trends in Plant Science.*, vol. 6 (2), p.72-78.
- El Goumi Y., Fakiri M., Lamsaouri O.,Benchekroun M., 2014- Salt stress effect on seed germination and some physiological traits in three Moroccan barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Journal of Materials and Environmental Science*,vol. 5 (2) ,p. 625-632.
- El Madidi S., El Baroudi B., Bani Aameur F.,2004- Effects of Salinity on Germination and Early Growth of Barley (*Hordeum vulgare* L.) Cultivars. *International Journal of Agriculture & Biology*, vol. 6 (5),p. 767-770.
- El-Iklil Y., Karrou M., Mrabet R., Benichou M., 2002- Effet du stress salin sur la variation de certains metabolites chez *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon sheesmanii*. *Canadian Journal of Plant Science*, vol. 82,p.77-183.
- Endo A., Sawada Y., Takahashi H., Okamoto M., Ikegami K., Koiwai H., Seo M., Toyomasu T., Mitsuhashi W., Shinozaki K., Nakazono M., Kamiya Y., Koshiha T., Nambara E. ,2008- Drought induction of Arabidopsis 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase occurs in vascular parenchyma cells. *Plant Physiology* ,vol. 147(4) ,p.1984-1993.
- Epstein E., 1961- The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. *Plant Physiology*, vol. 36(4),p. 437-444.
- Esfandiari E, Enayati V., Abbasi A., 2011- Biochemical and physiological changes in response to salinity in two Durum Wheat (*Triticum turgidum* L.) genotypes. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* , vol. 39(1),p.165-170.
- Farissi M., Ghoulam C., Bouizgaren A.,2013 - Changes in water deficit saturation and photosynthetic pigments of Alfalfa populations under salinity and assessment of proline role in salt tolerance. *Agricultural Science Research Journals* , vol. 3(1),p.29-35.
- Ferdose J., Kawasaki M., Taniguchi M. , Miyake H.,2009 - Differential Sensitivity of Rice Cultivars to Salinity and Its Relation to Ion Accumulation and Root Tip Structure. *Plant Production Science*, vol. 12(4),p.453-461.
- Flowers T.J., Yeo A.R., 1981- Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties.*New Phytologist*, vol. 88(2), p.363-373.
- Flowers, T.J., 2004- Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental botany*, vol.55(396), p.307-319.
- Flowers T.J. , Colmer T.D., 2008 - Salinity tolerance in halophytes. *New Phytology*,vol. 179, p.945-963.

- Foroozanfar M.,2013 - Contrôle génétique de la tolérance au stress salin chez *Medicago truncatula* Genetic control of tolerance to salinity in *Medicago truncatula*.Thèse de Doctorat,Université de Toulouse,p.131.
- Foyer, C.H., Descourviers, P., Kunert, K.J. ,1994 -Protection Oxygen Radicals: An Important Defense Mechanism Studied in Transgenic Plant. *Plant, Cell and Environment*,vol. 17(5), p.507-523.
- Foyer C.H., Noctor G.,2005- Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell and Environment* ,vol.28(8),p. 1056-1071
- Foyer C. H., Shigeoka S.,2010 - Understanding Oxidative Stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis. *Plant Physiology* , vol. 155 (1),p. 93-100.
- Fryer M.J.,1992- The antioxidant effects of thylakoid Vitamin E (alpha-tocopherol). *Plant, Cell and Environment*,vol.15(4),p. 381-392.
- Fryer M.J., Andrews J.R., Oxborough K., Blowers D.A. and, Baker N.R., 1998- Relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport, and active O<sub>2</sub> metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. *Plant Physiology*, vol. 116(2), p. 571-580.
- Fu Q., Liu C., Ding N., Lin Y., Guo B., 2010- Ameliorative effects of inoculation with the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. DW1 on growth of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under salt stress. *Agricultural Water Management*, vol. 97(12),p. 1994-2000.
- Fu Z. Q., Yan S., Saleh A., Wang W., Ruble J., Oka N., Mohan R., Spoel S.H., Tada Y., Zheng N. and Dong X., 2012 -NPR3 and NPR4 are receptors for the immune signal salicylic acid in plants. *Nature*, vol.486,p. 228-232.
- Garbarino J., Dupont F.M., 1989- Rapid Induction of Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> Exchange Activity in Barley Root Tonoplast. *Plant Physiology*,vol.89 (1),p. 1-4.
- Gazzarrini S. , McCourt P., 2001- Genetic interactions between ABA, ethylene and sugar signalling pathways. *Current Opinion in Plant Biology* , vol. 4(1) ,p.387-391.
- Ghanem M.E., van Elteren J., Albacete A., Quinet M., Martínez-Andújar C., Kinet J-M., Pérez-Alfocea F.and Lutts S., 2009 -Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneousdistribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biology*, vol. 36,p. 125-136.
- Gholamin R., Khayatnezhad M., 2011- The Effects of water and salt stresses on germination in two bread wheat genotypes. *African Journal of Biotechnology*, vol.10,p.17805-17811.
- Gordeeva A.V., Zvyagilskaya R.A. , Labas Y.A.,2003- Cross-talk between reactive oxygen species and calcium in living cells. *Biochemistry (Mosc)*, vol. 68,p. 1077-1080.
- Gossett D. R., Millhollon E. P., Lucas M. C.,1994- Antioxidant Response to NaCl Stress in Salt-Tolerant and Salt-Sensitive Cultivars of Cotton. *Crop Science*, vol. 34 (3), p. 706-714
- Grataô P.L., Polle A., Lea P.J., Azevedo R.A.,2005- Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. *Functional Plant Biology*,vol. 32(6),p.481-494.
- Grennan A.K., 2006- High Impact Abiotic Stress in Rice. An “Omic” Approach. *Plant Physiology*, vol. 140(4), p. 1139-1141.
- Grondin A., Rodrigues O., Verdoucq L., Merlot S., Leonhardt N. and Maurela C., 2015- Aquaporins Contribute to ABA-Triggered Stomatal Closure through OST1-Mediated Phosphorylation. *The Plant Cell*, vol.27 (7),p. 1945-1954.



- Grubben G. J. H., Denton O.A., 2004 -Ressources végétales de l’afrique tropicales 2 Légumes.In :PROTA (Eds.), p.737 .
- Guo X., Cao K., Xu Z.,2004- Response of photosynthesis and antioxygenic enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*,vol.15 (3),p.377-81.
- Gupta A.K., Kaur N., 2005- Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *Review Journal of Biosciences*, vol.30(5),p.761-776.
- Gutierrez C., Abee T., Booth I.R., 1995- Physiology of the osmotic stress response in microorganisms. *International Journal of Food Microbiology*, vol. 28, p. 233-244.
- Habib N., Ashraf M., Ali Q., Perveen R., 2012- Response of salt stressed okra (*Abelmoschus esculentus* Moench) plants to foliar-applied glycine betaine and glycine betaine containing sugarbeet extract.*South African Journal of Botany*, vol. 83, p. 151-158.
- Hajlaoui H.,Denden M., El Ayeb N.,2009- Differential responses of two maize (*Zea mays* L.) varieties to salt stress: Changes on polyphenols composition of foliage and oxidative damages. *Industrial Crops and Products*,vol. 30(1),p. 144-151.
- Halitim A., Robert M., Tessier D., Prost R., 1984 - Influence de cations échangeables (Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>) et de la concentration saline sur le comportement physique (rétention en eau et conductivité hydraulique) de la montmorillonite. *Agronomie*, vol.4,p. 451-459.
- Halliwell B.,1982- The toxic effects of oxygen on plant tissues. In: Oberley L.W., (Eds.), Superoxide Dismutase, Vol I. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 89-123.
- Hamon S.,Sloten D.H.,1995- Okra, *Abelmoschus esculentus*, *A. ealei*, *A. manihot*, *A. mosehatus* (*Malvaceae*). In: Smartt J.,Simmonds N.W.,(Eds.) , Evolution of Crop Plants, London, England, p.350-355.
- Hamon S., 1987- Organisation évolutive du genre *Abelmoschus* (gombo) : co-adaptation et évolution de deux espèces de gombo cultivées en afrique de l’ouest (*A. esculentus* et *A. caillei*).In: Orstom (Eds.), paris, france,p.191.
- Hamrouni L., Ben Abdallah F., Abdelly C.and, Ghorbel A., 2008- La culture *in vitro* : un moyen rapide et efficace pour sélectionner des génotypes de vigne tolérant la salinité. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 331(2), pp. 152-16.
- Hamrouni L., Hanana M., Abdelly C., Ghorbel A., 2011- Exclusion du chlorure et inclusion du sodium : deux mécanismes concomitants de tolérance à la salinité chez la vigne sauvage *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (var. ‘Séjnnènè). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, vol.15(3), pp. 387-400.
- Hamza M.,1980- Réponse des végétaux à la salinité. *Physiologie Végétale*, 18 (1), p.69-81.
- Hanana M., Cagnac O., Zarrouk M., Blumwald E., 2009 - Rôles biologiques des antiports vacuolaires NHX : acquis et perspectives d’amélioration génétique des plantes. *Botanique*, vol. 87(11), p.1023-1035.
- Hao Y., Wu H., Liu Y., Hu Q.,2015- Mitigative Effect of *Bacillus subtilis* QM3 on Root Morphology and Resistance Enzyme Activity of Wheat Root under Lead Stress. *Advances in Microbiology*, vol. 5(6),p. 469-478.
- Haouala F., Ferjani H. and Ben El Hadj S., 2007- Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>) et du chlore (Cl) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais et du chiendent. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, vol.11 (3),p. 235-244.
- Harper J., Breton G., Harmon A.,2004- Decoding Ca<sup>2+</sup> signals through plant protein kinases. *Annual Review of Plant Biology* , vol. 55, p.263-288.

- Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M., Ahmad P., Chanda R., Prasad M.N.V., Ozturk M., 2013- Enhancing plant productivity under salt stress: Relevance of polyomics, In: Ahmad P.,Azooz M.M., Prasad M.N.V.,(Eds.), Salt Stress in Plants : Signalling, Omics and Adaptations, New York, NY : Springer New York, p. 113-56.
- 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 Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 51,p. 463-499 .
- Havaux M.,Dall'osto L., Bassi R.,2007- Zeaxanthin has enhanced antioxidant capacity with respect to all other xanthophylls in Arabidopsis leaves and functions independent of binding to PSII antennae. *Plant physiology*, vol. 145(4),p. 1506-1520.
- He Y., Zhu Z.J.,2008- Exogenous salicylic acid alleviates NaCl toxicity and increases antioxidative enzyme activity in *Lycopersicon esculentum*. *Biologia Plantarum*, vol.52 (4),p. 792-795.
- He C., Zhang J., Liu X., Zeng S., Wu K., Yu Z., Wang X., Teixeira da Silva J. A., Lin Z., Duan, J.,2015- Identification of genes involved in biosynthesis of mannan polysaccharides in *Dendrobium officinale* by RNA-seq analysis. *Plant Molecular Biology* ,vol. 88(3),p.219-231.
- Heath R.L.,Packer L.,1968-Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*,vol.125,p.189-198
- Helal H. M., Mengel K., 1979 - Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl-salinity and potassium. *Plant and Soil*, vol. 51,p.457-462.
- Hermans C., Hammond J.P., White P.J. and Verbruggen N., 2006- How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. *Trends and Plant Science*, vol. 11,p. 610-617.
- Hernandez J.A., Olmos E., Corpas F.J., Sevilla F. and del Rio L.A.,1995- Saltinduced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science.*, vol.105,p. 151-167.
- Hernandez J.A., Jiménez A., Mullineaux P., Sevilla F.,2000-Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell and Environment*, vol. 23(8), p. 853-862.
- Hernandez J.A., Almansa M.S., 2002- Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves. *Physiologia Plantarum*,vol.15(2),p. 251-257.
- Hirayama T., Shinozaki K.,2010 - Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future. *The Plant Journal* ,vol. 61(6),p. 1041-1052.
- Ho S.L., Chao Y.C., Tong W.F., Yu S.M., 2001- Sugar Coordinately and Differentially Regulates Growth- and Stress-Related Gene Expression via a Complex Signal Transduction Network and Multiple Control Mechanisms. *Plant Physiology*, vol.125(2) ,p. 877-890.
- Hong S.Y., Roze L.V., Linz J. E.,2013 - Oxidative stress-related transcription factors in the regulation of secondary metabolism. *Toxins*, vol. 5(4),p. 683-702.
- Hong-Bing Y., 2011- 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*).*African Journal of Agricultural Research*, Vol. 6(32), p. 6661-6664.
- Hopkins W.G. ,2003- Physiologie Végétale. Traduction de la 2ème édition américaine par Serge .R. ,In : De Boeck (Eds.),p. 66-532.
- Horie T., Sugawara M., Okada T., Taira K., Kaothien-Nakayama P., Katsuhara M., Shinmyo A., Nakayama H. , 2011- Rice sodium-insensitive potassium transporter,

- OsHAK5, confers increased salt tolerance in tobacco BY2 cells. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, vol. 111 (3), p.346-356.
- Hu Y., Schmidhalter U., 2005-Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of Plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, vol. 168,p.541-549.
- Ibn Maaouia-Houimli S., Denden M., Dridi-Mouhandes B., Ben mansour-gueddes S.,2011- Caractéristiques de la croissance et de la production en fruits chez trois variétés de piment (*Capsicum annuum* L.) sous stress salin. *Tropicultura*, vol. 29(2),p. 75-81.
- Ibn Maaouia-Houimli S., Denden M., Dridi-Mouhandes B., Ben Mansour-gueddes S., 2011- Caractéristiques de la croissance et de la production en fruits chez trois variétés de piment (*Capsicum annuum* L.) sous stress salin. *Tropicultura*, vol. 29(2), p.75-81.
- Ibriz M., Thami Alami I., Zenasni L., Alfaiz C. and Benbella M., 2004 - Production des luzernes (*Medicago sativa* L.) des régions présahariennes du Maroc en conditions salines. *Fourrages*, vol. 180,p. 527-540.
- Iqbal N., Umar S., Nazar R.2014- A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: Regulation of proline metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, vol. 100,p. 34-42.
- Iyengar E.R.R. and Reddy, M.P., 1996 - Photosynthesis in highly salttolerant plants. In: Pesserkali, M. (Ed.), Handbook of photosynthesis. Marshal Dekar, Baten Rose, USA, p. 897-909.
- Jabnourne M., 2008- Adaptation des plantes au stress salin : caractérisation de transporteurs de sodium et potassium de la famille HKT chez le riz. Thèse de Doctorat SupAgro Montpellier,p.289.
- James R.A., Munns R., Von Caemmerer S., 2006 - Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, and Cl<sup>-</sup> in salt-affected barley and Durum wheat. *Plant, Cell and Environment*, vol. 29,p.2185-2197.
- Jang, J.Y., D.G. Kim, Y.O. Kim, et al., An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*, 2004. 54(5), p. 713-725.
- Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Shabala S., Massart A., Poschenrieder C. and Rengel Z., 2015- The NPR1-dependent salicylic acid signalling pathway is pivotal for enhanced salt and oxidative stress tolerance in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, vol. 66(7),p. 1865-1875.
- Joseph E.A., Radhakrishnan V.V., Mohanan K.V., 2015- A Study on the Accumulation of Proline- An Osmoprotectant Amino Acid under Salt Stress in Some Native Rice Cultivars of North Kerala. *India Universal Journal of Agricultural Research*, vol. 3(1), p. 15-22.
- Joshi V, Joung JG, Fei Z, Jander G.,2010- Interdependence of threonine, methionine and isoleucine metabolism in plants: accumulation and transcriptional regulation under abiotic stress. *Amino Acids*, vol.39, p.933-947.
- Jung J-Y., Shin R., Schachtman D.P., 2009 - Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, vol. 21,p.607-621.
- Kacabova P., Natr L.,1986- Effect of lead on growth characteristics and chlorophyll content in barley seedlings. *Photosynthetica*, vol. 20(4),p. 411-417.
- Kara K., Brinis L., 2012-Réponse Physiologique au Stress Hydrique de Variétés de Blé Tendre (*Triticum Aestivum* L.) Cultivées en Algérie.*European Journal of Scientific Research*, vol.81(4), p.524-532.

- Karpinski S, Gabrys H, Mateo A, Karpinska B, Mullineaux PM.,2003- Light perception in plant disease defence signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 6(4),p. 390-396.
- Karpinski S., Gabrys H., Mateo A., Karpinska B., Mullineaux P.M.,2003- Light perception in plant disease defence signalling, *Current Opinion in Plant Biology*.vol 6 ,p.390-396.
- Karuppanapandian T., Moon J.C.,Kim C., Manoharan K., Kim W.,2011- Reactive Oxygen Species in Plants: Their Generation, Signal Transduction, and Scavenging Mechanisms. *Australian Journal of Crop Science*,vol. 5 (6),p. 709-725.
- Kasai H., 1997- Analysis of a form of oxidative DNA damage, 8- hydroxy-2'-deoxyguanosine, as a marker of cellular oxidative stress during carcinogenesis. *Mutation Research/Reviews in Mutation Research*, vol. 387(3), p.147-163.
- Katerji N., Van Hoorn J.W., Hamdy A., Mastrorilli M. and Mou Karzel E.,1997- Osmotic adjustment of sugar beets in response to soil salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. *Agric Water Manage* , vol. 34,p. 57-69.
- KaviKishor P.B., Sangam S., Amrutha R.N., Sri Laxmi P., Naidu K R., Rao K.R.S.S., Rao S., Reddy K.J., Theriappan P. , Sreenivasulu, N. ,2005- Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, vol. 88(3),p. 424-438.
- Khan M. N., Siddiqui M. H., Mohammad F., Naeem M., M. Masroor A. Khan, 2010- Calcium chloride and gibberellic acid protect linseed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 32(1), p. 121-132.
- Khodarahmpour Z., Ifar M., Motamedi M.,2012- Effects of NaCl salinity on maize (*Zea mays* L.) at germination and early seedling stage. *African Journal of Biotechnology*, vol.11 (2) ,p.298-304.
- Khosravinejad F., Heydary R., Farboodnia T., 2009- Effect of salinity on organic solutes contents in barley. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, vol. 12(2)p.158-162.
- Kim D., Chun O., Kim Y., Moon H. , Lee C., 2003- Quantification of phenolics and their antioxidant capacity in fresh plums. *J. Agric. Food Chemistry*,vol. 51,p. 6509-6515.
- Kim T., Böhmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I.,2010- Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> Signaling. *Annual review of plant biology*, vol. 61, p.561-591.
- Kjeldahl J., 1883 - Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffes in organischen Körpern. *Z. Analytical Chemistry*, vol. 22 ,p.366-382.
- Klepek Y.S., Geiger D., Stadler R., Klebl F., Landouar-Arsivaud L., Lemoine R., Hedrich R., Sauer N.,2005 -Arabidopsis POLYOL TRANSPORTER5, a new member of the monosaccharide transporter-like superfamily, mediates H<sup>+</sup>-Symport of numerous substrates, including myoinositol, glycerol, and ribose. *Plant Cell*, vol. 17,p. 204-218.
- Klessig D.F., Durner J., Noad R., Navarre D.A., Wendehenne D., Kumar D., Zhou J.M., Shah J., Zhang S., Kachroo P., Trifa Y., Pontier D., Lam E., Silva H.,2000-Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol. 97,p. 8849-8855.
- Kœchlin j.,1989- Les gombos africains (*Abelmoschus* ssp) : Etude de la diversité en vue de l'amélioration. Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique. paris-grignon,p.180.



- Komissarov G. G., Lobanov A. V., 2014- Photoinduced Processes of Hydrogen Peroxide Formation and Decomposition and Their Role in Photosynthesis and Biosphere Origin. *Geochemistry International*, vol. 52(13), p. 1239-1251.
- Korkina L., De Luca C., Pastore S., 2012- Plant polyphenols and human skin: Friends or foes. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 1259, p. 77-86.
- Kotowski F., 1926 -Temperature relation to germination of vegetable seeds. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, vol. 23, p. 176-184.
- Kreps J.A., Wu Y., Chang H., Zhu T., Wang X., J.F., 2002- Transcriptome Changes for Arabidopsis in Response to Salt, Osmotic, and Cold Stress. *Plant Physiology*, vol 130, p. 2129-2141.
- Krieger-Liszak A., Fufezan C. and Trebst A., 2008- Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. *Photosynthesis Research*, vol. 98(1), p. 551-564.
- Kroniewicz L., 2011 - Caractérisation physiologique et fonctionnelle du transporteur anionique atlc-c chez *arabidopsis thaliana*. Thèse de Doctorat, Université de la méditerranée aix-marseille II, p. 229.
- Kwak J.M., Mori I.C., Pei Z.M., Leonhardt N., Torres M.A., Dangel J.L., Bloom R.E., Bodde S., Jones J.D.G., Schroeder J.I., 2003- NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF genes function in ROS dependent ABA signaling in Arabidopsis. *The EMBO journal*. vol. 22, p. 2623.
- Lachhab I., Louahia S., Laamarti M., Hammani K., 2013- Effet d'un stress salin sur la germination et l'activité enzymatique chez deux génotypes de *Medicago sativa*. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, vol. 3(2), p. 511-516.
- Lagadic L., Caquet T., Amiard J.C., Ramade F., 1997- Biomarqueurs en ecotoxicologie, Aspects fondamentaux. In : Masson (Eds.).
- Laloi C., Apel K., Danon A., 2004- Reactive oxygen signaling : The latest news. *Current opinion in plant biology*, vol. 7 (3), p. 323-328.
- Lang A., effects of some internal and external conditions on seed germination. vol 15 of the series *Handbuch der Pflanzenphysiologie / Encyclopedia of Plant Physiology*. p 2495-2540.
- Larkindale A., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E., 2005- Heat Stress Phenotypes of Arabidopsis Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance1[w] -*Plant Physiology*, vol. 138(2), p. 882-897.
- Leba L.J., Cheval C., Ortiz-Martín I., Ranty B., Beuzón C.R., Galaud J.P., Aldon D., 2012- CML9, an Arabidopsis calmodulin-like protein, contributes to plant innate immunity through a flagellin-dependent signalling pathway. *The Plant Journal*, vol. 71(6), p. 976-89.
- Leclerc J.C., 1999- Ecophysiologie végétale ; Publications de l'Université de Saint-Etienne, p. 173.
- Lee G., Carrow R.N. and Duncan R.R., 2004 - Photosynthetic responses to salinity stress of halophytic *seashore paspalum* ecotypes. *Plant Science*, vol. 166, p. 1417-1425.
- Legros J.P., 2009- La salinisation des terres dans le monde. *conférence n°4069, Bull.*, no. 40, pp. 257-269.
- Leidi, E.O., Barragan, V., Rubio, L., El-Hamaoui, A., Ruiz, M.T., Cubero, B., Fernandez, J.A., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M., Quintero, F.J. and Pardo, J.M., 2010- The AtNHX1 exchanger mediates potassium compartmentation in vacuoles of transgenic tomato. *The Plant Journal*, vol. 61, p. 495-506.
- Lelong G., 2007- Etude structurale et dynamique de solutions de sucre confinées. Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, p. 200.

- Leonhardt N., Kwak J.M., Robert N, Waner D., Leonhardt G., Schroeder J.I., 2004- Microarray Expression Analyses of Arabidopsis Guard Cells and Isolation of a Recessive Abscisic Acid Hypersensitive Protein Phosphatase 2C Mutant. *Plant Cell*, vol.16, p. 596-615.
- Leopoldini M., Russo N., Toscano M., 2011- The molecular basis of working mechanism of natural polyphenolic antioxidants. *Food Chemistry*, 125(2), p. 288-306.
- Lepengue A.N., Mouaragadja I., M'batchi B., 2010- Effet du chlorure de sodium (NaCl) sur la germination et la croissance du maïs (*Zea mays* L., Poaceae) au Gabon. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. vol.4 (5), p.1602-1609,
- Lepengue A. N., Mouaragadja I., Ibrahim B., Ake S., M'Batchi B., 2012- Réponse du maïs (*Zea mays* var. LG 60) au stress salin : étude de la synthèse de quelques composés biochimiques. *Journal of Animal & Plant Sciences*, vol. 14(1), p. 1866-1872.
- Levigneron A. , Lopez F., Vansuyt G., Berthomieu P. , Fourcroy P. , Casse-Delbart F., 1995- Les plantes face au stress salin. *Cahiers Agricultures*, vol. 4(4), p. 263-273.
- Li H.B., Wong C.C., Cheng K. W., Chen F., 2008- Antioxidant properties in vitro and total phenolic contents in methanol extracts from medicinal plants. *LWT- Food Science and Technology*, vol.41(3), p.385-390.
- Li G., Wan S., Zhou J., Yang Z., Qin P., 2010- Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels. *Industrial Crops and Products*, vol. 31 (1) , p.13–19
- Liao H.B., Dong W.Q., Shi X.J., Liu H.L., Yuan K., 2012- Analysis and comparison of the active components and antioxidant activities of extracts from *Abelmoschus esculentus* L. *Pharmacognosy Magazine*, 8(30).156–161.
- Lichtenthaler, H. K., 1987- Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, vol. 148, p. 350-382.
- Lim L., Chai C. , 2007- Performance of seven okra accessions. Senior Officers Conference. Departement of Agriculture, Sarawak. p.12.
- Lim C. W., Baek W., Jung J., Kim J.H., Lee S. C., 2015- Function of ABA in Stomatal Defense against Biotic and Drought Stresses. *International journal of molecular sciences*, vol. 16(7), p. 15251-15270.
- Lodeyro F., Carrillo N., 2015- Salt Stress in Higher Plants: Mechanisms of Toxicity and Defensive Responses. In : Tripathi B.N., Müller M.(Eds.), Chapitre I, Stress Responses in Plants Mechanisms of Toxicity and Tolerance , Springer, p. 292 .
- Ludwig A.A., Romeis T., Jones J.D.G., 2004- CDPK-mediated signaling pathways: specificity and cross-talk. *Journal of Experimental Botany*, vol. 55(395), p.181-188.
- Ludwig-Müller J., Jülke S., Geiß K., Richter F., Mithöfer A., Šola I., Rusak G., Keenan S. and Bulman S., 2015 - A novel methyltransferase from the intracellular pathogen *Plasmodiophora brassicae* methylates salicylic acid. *Issue Molecular Plant Pathology*, vol.16(4), p. 349-364.
- Luque A. A. and Bingham F. T., 1981- The effect of the osmotic potential and specific ion concentration of the nutrient solution on the uptake and reduction of nitrate by barley seedlings. *Plant and Soil*, vol. 63, p.227-237.
- Ly M. O., Kumar D., Diouf M., Nautiyal S., Diop T., 2014- Effet de la salinité sur la croissance et la production de biomasse de deux provenances de *Jatropha curcas* L. cultivés en serre. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, vol.8(1), pp. 46-56.

- Ma J., Du G., Li X., Zhang C., Guo J.,2015- A major locus controlling malondialdehyde content under water stress is associated with Fusarium crown rot resistance in wheat. *Molecular Genetics and Genomics*,Vol. 290(5),p.1955-1962.
- Maathuis F.J.M. , 2009- Physiological functions of mineral macronutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 12,p. 250-258.
- Maeda T., Takehara M., and Saito H.,1995- Activation of yeast PBS2 MAPKK by MAPKKs or binding of an SH<sub>3</sub>-containing osmosensor. *Science*, vol. 269,p.554-558.
- Mahajan S., Tuteja N., 2005 - Cold salinity and drought stresses. *An overview Archives of Biochemistry and Biophysics*, vol. 444(2), p. 139-158.
- Maheux É., 2012- Caractérisation et étude de la régulation d'une isoforme cytosolique de peroxyrédoxine chez les solanacées, maîtrise en sciences biologiques, Université de Montréal. p .17.
- Mainson D.,2013-Etude du transport des sucres dans les racines d'*Arabidopsis thaliana* au cours de son cycle de développement et en réponse à un stress osmotique. Thèse de Doctorat,Université de Poitiers,p.401.
- Majumder A. L., Sengupta S., Goswami L.,2010- Osmolyte Regulation in Abiotic Stress. In: Pareek A., Sopyry S.K, Bohnert H.J.,(Eds.),*Abiotic Stress Adaptation in Plants*,p. 349-370.
- Maksimović I., Putnik-Delić M. , Gani I., Marić J. , Ilin Ž.,2010- Growth, ion composition, and stomatal conductance of peas exposed to salinity. *Open Life Sciences*,vol. 5(5),p. 682-691.
- Malecka, A., Jarmuszkiewicz, W.,Tomaszewska, B. ,2001-Antioxidative Defense to Lead Stress in Subcellular Compartments of Pea Root Cells. *Acta Biochimica Polonica*,vol. 48(3), p.687-698.
- Manchanda G., N. Garg, 2008 - Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiologiae Plantarum*,vol.30(5),p. 595-618.
- Mandhania S., Madan S., Sawhney V.,2006- Antioxidant defense mechanism under salt stress in wheat seedlings. *Biologia Plantarum*, vol.50 (2),p. 227-231.
- Mansour M.M.F., 1998- Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol.36(10), p. 767-772.
- Marius C., Gerard V., Antoine G.,1997- Le gombo, *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench, une source possible de phospholipides. *Agronomie et biotechnologies, oléagineux, corps gras, lipides*, vol. 4 (5), 389-392.
- Marouf A., Reynaud J., 2007- La botanique de A à Z 1662 définitions. Edition. Dunod.
- Marschner H.,1999- Mineral Nutrition of Higher Plants, Academic Press, San Diego,New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto, p. 299–313.
- Martin F. W., Rhodes A. M., Manuel O., Diaz F.,1981- variation in okra. *Euphytica*,vol. 7(30),p. 697-705.
- Matsuda S.,Nagasawaa H.,Yamashiroa N.,Yasunoa N.,Watanabeb T.,Kitazawaa H., Takanoa S.,Tokujic Y.,Tanic M.,Takamureb I.,Katoa K.,2014- Rice RCN1/OsABCG5 mutation alters accumulation of essential andnonessential minerals and causes a high Na/K ratio, resulting in asalt-sensitive phenotype. *Plant Science*, vol. 224,p.103-111.
- Matysik, J., Alia, Bhalu A.B., Mohanty P., 2002- Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Current science*,vol. 82(2),p. 525-532.

- May M., Vernoux T., Leaver C., Van Montagu M., Inze D., 1998- Review article. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. *Journal of Experimental Botany*, vol.49(321),p.649-667.
- McAinsh B., 1990- Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic  $Ca^{2+}$  precedes stomatal closure. *Nature*, vol. 343,p.186-188.
- McAinsh M.R., Clayton H., Mansfield T.A., Hetherington A.M., 1996- Changes in Stomatal Behavior and Guard Cell Cytosolic Free Calcium in Response to Oxidative Stress. *Plant Physiol.*, vol. 111,p 1031-1042.
- Mehani M., Bissati S., Djeroudi O., 2012- Effet d'eau de mer sur deux paramètres hydriques (turgescence et transpiration) de jeunes plants d'*Atriplex canescens*. *Journal of Materials and Environmental Science*, vol.3(5), p. 840-845.
- Mehler A., 1951- Studies on reactions of illuminated chloroplasts. I. Mechanism of the reduction of oxygen and other Hill reagents. *Archives of Biochemistry*, vol. 33(1),p.65-77.
- Mguis K., Albouchi A., Ouerghi Z., Yakoubi-Tej M., Mahjoub A., Ben Brahim N., 2011- Influence d'une contrainte saline sur la croissance d'*Aegilops geniculata* Roth et du blé dur (*Triticum durum* Desf.). *Acta Botanica Gallica: Botany Letters*, vol. 158( 4), p. 553-565.
- Miliauskas G., Venskutonis P.R., Van Beek T.A., 2004- Screening of radical scavenging activity of some medicinal and aromatic plant extract. *Food chemistry*, vol. 85,p. 231-23.
- Miller N.J., Sampson J., Candeias L.P, Bramley P.M., Rice-Evans C.A., 1996- Antioxidant activities of carotenes and xanthophylls. *FEBS Letters* 384(3),p.240-242.
- Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R., 2010- Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment*, vol.33(4),p.453-467.
- Mint El Moukhtar S., 2010 - Etude des réponses physiologique et métabolique de dix variétés de riz (*Oryza sativa* L.) aux premiers stades de développement vis-à-vis du stress salin. Mémoire de DEA, Université de Cheikh Anta Diop de Dakar, p.42.
- Mishra R.K. , Singhal G.S. , 1992-Function of Photosynthetic Apparatus of Intact Wheat Leaves under High Light
- Misirli A., Küden A., Demir G., Gülcan R., 2001- Determination of phenolic compounds in some almond hybrids varying in resistance to *Pseudomonas amygdali*. In: Ak B.E. (ed.). 11 GREMPA Seminar on pistachios and almonds = 11ème Colloque du GREMPA sur le pistachier et l'amandier. Zaragoza. CIHEAM-IAMZ. : 71-86.
- Misra N., Dwivedi U.N., 2004. Genotypic difference in salinity tolerance of green gram cultivars, *Plant Sci.*, vol. 166, p.1135–1142.
- Mitsuya S., Takeoka Y., Miyake H., 2000 - Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) plantlets grown under light and dark conditions *in vitro* - *J. Plant Physiol.*, vol. 157,p. 661-667.
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F., 2011- ROS signaling: the new wave?. *Trends in Plant Science* , Vol.16(6) ,p.300-309.
- Mittova V., Volokita M., Guy M., 2015- Antioxidative Systems and Stress Tolerance: Insight from Wild and Cultivated Tomato Species ?. In Gupta K. J., Igamberdiev A.U. , (Eds.), *Reactive Oxygen and Nitrogen Species Signaling and Communication in Plants*, Springer International Publishing, vol.23, p.89-132.



- Molazem D., Qurbanov E.M. and Dunyamaliyev S.A., 2010- Role of proline, Na and chlorophyll content in salt tolerance of corn (*Zea mays* L.). *Am-Eurasian J. Agric. Environ. Sci.*, vol. 9, p.319-324.
- Møller I. M., Jensen P. E., Hansson A., 2007- Oxidative Modifications to Cellular Components in Plants , *Annual Review of Plant Biology*, Vol. 58, p. 459-481.
- Morgan J.M., 1984-Osmoregulation and water in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, vol.35, p.299-319.
- Morant-Manceau A., Pradier E., Tremblin G.,- 2004- Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress," *Journal of Plant Physiology*, vol. 161(1), p. 25-33.
- Mrani Alaoui M., El Jourmi L., Ouarzane A., Lazar S., El Antri S., Zahouily M., Hmyene A., 2013- Effet du stress salin sur la germination et la croissance de six variétés marocaines de blé (Effect of salt stress on germination and growth of six Moroccan wheat varieties). *Journal of Materials and Environmental Science*, vol.4 (6), p.997-1004
- Munné-Bosch S. (2005). The role of  $\alpha$ -tocopherol in plant stress tolerance. *Journal of Plant Physiology* 162(7): 743–748.
- Munns R., 2002- Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, vol. 25(2), p.239-250.
- Munns R., James R.A., 2003- Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil*, vol. 253, p.201-218.
- Munns R., James R.A. , Läuchli A., 2006- Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57(5), 1025-1043.
- Munns R., Tester M., 2008- Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, Vol. 59, pp. 651-681.
- Murata Y., Mori I.C., Munemasa S., 2015- Diverse Stomatal Signaling and the Signal Integration Mechanism. *Annual Review of Plant Biology*, vol.66, p.369-392.
- Nambara E, Marion-Poll A. 2005- Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annual Review of Plant Biology*; vol.56, p.165-185.
- Nana R. , 2005- Influence de la fréquence et de la période d'arrosage sur l'économie d'eau: adaptation physiologique du gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench) en culture de contre saison. Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou, Burkina Faso , p.67.
- Nana R., Tamini Z ., Sawadogo M., 2009- Effets d'un stress hydrique intervenu pendant le stade végétatif et la phase de floraison chez le gombo. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, vol.3(5), p.1161-1170.
- Naseer S., Nisar A., Ashraf M., 2001- Effect of Salt Stress on Germination and Seedling Growth of Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, vol. 4 (3), p.359-360.
- Navarro M., 2009- Etude fonctionnelle de gènes de facteurs de transcription CBFs impliqués dans la tolérance au froid chez l'Eucalyptus. Doctorat, Université de Toulouse, p.197.
- N'guessan K. P., 1987- Contribution à l'étude de l'enroulement du gombo (okra leaf curl virus). Mémoire de DEA , Université Nationale de Côte d'Ivoire , p.42.
- Nguyen S. T. , Paquin R., 1971- Méthodes d'extraction et de purification des acides aminés libres et des protéines de tissus végétaux. *Journal of Chromatography A.*, vol. 61, pp. 349-351.
- Niu X., Bressan R. A., Hasegawa P. M., Pardo J. M. , 1995- Ion Homeostasis in NaCl Stress Environments, *Plant Physiol.* vol.109(3), p.735-742.

- Niu G., Rodriguez D.S., Starman T., 2010- Response of bedding plants to saline water irrigation. *Hort Science*, vol. 45 (4),p. 628–636.
- Njus D., Kelley P.M.,1991- Vitamins C and E donate single hydrogen atoms in vivo. *FEBS Letters* 284(2),p. 147-151.
- Noctor G., Arisi A., Jouanin L., Kunert K., Rennenberg H., Foyer C., 1998- Review article. Glutathione: biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants. *Journal of Experimental Botany*, 49(321),p.623-647.
- Noctor G., Foyer C.H.,1998- Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*,vol. 49, p. 249-279.
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S.D., Driscoll, S., Novitskaya, L., Foyer, C.H.,2002- Drought and oxidative load in the leaves of C3plants: a predominant role for photorespiration?.*Annals of Botany*, vol. 89, p.841-850.
- Noiraud, N., Maurousset, L., Lemoine, R. ,2001 -Transport of polyols in higher plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 39, p.717-728.
- Nunkaew T., Kantachote D., Kanzaki H., Nitoda T., Ritchie R. J.,2014- Effects of 5-aminolevulinic acid (ALA)-containing supernatants from selected *Rhodospseudomonas palustris* strains on rice growth under NaCl stress, with mediating effects on chlorophyll, photosynthetic electrontransport and antioxidative enzymes. *Electronic Journal of Biotechnology*, vol. 17(1),p. 19-26.
- Nzikou J.M., Mvoula T., Matouba E., Ouamba J. M., Kapseu C., Parmentier M., Desobry S., 2006- A study on gumbo seed grown in Congo Brazzaville for its food and industrial applications. *African Journal of Biotechnology*,vol.5(24),p.2469-2475.
- O'Neill P. M., Shanahan J.F., Schepers J. S., 2006- Use of chlorophyll fluorescenceassessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. *Crop Science*, vol. 46(2), p. 681-687.
- Ort R.D., Baker N.R., 2002- A photoprotective role for O<sub>2</sub> as an alternative electronic sink in photosynthesis?. *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 5,p. 193-198.
- Ouedraogo Z. A., 2009 - Caractérisation agromorphologique comparée de cinq variétés de Gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench).Mémoire d'Ingéniorat,Universite Polytechnique de Bobo-Dioulasso ,Burkina Faso,p.61.
- Ould Mohamdi M., Bouya D., Ould Mohamed Salem A., 2011- Etude de l'effet du stress salin (NaCl) chez deux variétés de tomate (Campbell 33 et Mongal) - *International Journal of Biological and Chemical Sciences*,5(3),p. 860-900.
- Panda S. K., Sunkar R.,2015 - Nutrient- and other stress-responsive microRNAs in plants: Role for thiol-based redox signaling. *Plant Signaling & Behavior*,vol.10(4),p.1-3.
- Pang C.H., Wang B.S., 2008- Oxidative stress and salt tolerance in plants. In: Lutge U., Beyschlag W., Murata J., (Eds.), *Progress in botany*. Berlin: Springer-Verlag,p. 69-231
- Parent C., Capelli N., Dat J.,2008- Formes réactives de l'oxygène, stress et mort cellulairechez les plantes . *Comptes Rendus Biologies*, vol.331 (4), p. 255-261.
- Parida A.K. , Das A.B., 2005- Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 60(3), p.324-349.
- Pattanayak G.K., Biswal A.K., Reddy V.S., Tripathy B.C.,2005- Light-dependent regulation of chlorophyll b biosynthesis in chlorophyllide a oxygenase overexpressing tobacco plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, vol. 326(2),p. 466-471.

- Pego J.V., Kortstee A.J., Huijser C., Smeekens S.C., 2000- Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression. *Journal of Experimental Botany*, vol. 51, (suppl1)p. 407-416.
- Pelmont J.,1995- Enzymes:catalyseurs du monde vivant. Presses universitaires de grenoble.
- Perdiguero P., Barbero M. d. C., Cervera M. T., Collada C., Soto Á., 2013- Molecular response to water stress in two contrasting Mediterranean pines (*Pinus pinaster* and *Pinus pinea*).*Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 67, p. 199-208.
- Perochon A.,2010- Signalisation calcium chez les plantes : identification et caractérisation de partenaires de CML9, une protéine réceptrice des signaux calciques, impliquée dans les réponses aux stress de l'environnement chez *Arabidopsis thaliana*. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse ,p.226.
- Peterman E.J.G., Dukker F.M., Van Grondelle R., Van Amerongen H., 1995- Chlorophyll a and carotenoid triplet states in light-harvesting complex II of higher plants. *Biophysical Journal*, vol. 69(6),p. 2670-2678.
- Pignocchi C., Foyer C.H., 2003- Apoplastic ascorbate metabolism and its role in the regulation of cell signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(4): 379-389.
- Pirastu L., Perreault F., Chu F. L., Oukarroum A, Sleno L., Popovic R., Dewez D. ,2012- Long-term stress induced by nitrate deficiency, sodium chloride, and high light on photosystem II activity and carotenogenesis of green alga *Scenedesmus* sp. *Botanique*, vol.90(11),p. 1007-1014.
- Pourcel L., Routaboul J.M., Cheynier V., 2007- Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions. *Trends in Plant Science*, vol. 12(1),p.29-36.
- Puyang X., An M., Han L., Zhang X., 2015- Protective effect of spermidine on salt stress induced oxidative damage in two Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) cultivars. *Ecotoxicology and Environmental Safety*,vol.117,p. 96-106.
- Qiu Q.S., Guo Y., Dietrich M.A., Schumaker K.S. , Zhu J.K., 2002 - Regulation of SOS1, a plasma membrane Na<sup>+</sup> / H<sup>+</sup> exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol. 99,p. 8436-8441.
- Quintero F.J., Ohta M., Shi H., Zhu J.K., Pardo J.M.,2002- Reconstitution in yeast of the *Arabidopsis* SOS signaling pathway for Na<sup>+</sup> homeostasis. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol. 99,p. 9061-9066.
- R'him T., Tlili I., Hnan I., Ilahy R., Benali A., Jebari H., 2013- Effet du stress salin sur le comportement physiologique et métabolique de trois variétés de piment (*Capsicum annum* l.). *Journal of Applied Biosciences*, vol.66, p.5060-5069.
- Ramaden H.A., Niemi S.A., Hadathi Y.K.A.,1986- Salinity and seed germination of corn and soyabean. *The Iraqi Journal of Agricultural sciences*, vol. 4(2) ,p.97-102.
- Ramakrishna A., Ravishankar G. A.,2011-Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*,vol. 6(11),p. 1720-1731.
- Rasool S., Hameed A., Azooz M.M., Rehman M., Siddiqi T.O., Ahmad P., 2013- Salt Stress: Causes, Types and Responses of Plants In: Ahmad P., Azooz M.M. , Prasad M.N.V.,(Eds.), *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress* , Springer New York Heidelberg Dordrecht London, p. 1-24.
- Rathinasabapathi B., 2000- Metabolic Engineering for Stress Tolerance: Installing Osmoprotectant Synthesis Pathways. *Annals of Botany*, vol. 86,p. 709-716.
- Reddy P.S., Veeranjanyulu K., 1991- Proline metabolism in senescing leaves of horsgram (*Macrotyloma uniflorum* Lam.). *Journal of Plant Physiology*, vol.137(3), p. 381-383.

- Reddy A.R., Chaitanya K.V. , Vivekanandan M., 2004- Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, vol. 161(11), p.1189-1202.
- Reginato M.A, Castagna A., Furla'n3 A., Castro S., Ranieri A., Luna V.,2014- Physiological responses of a halophytic shrub to salt stress by Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> and NaCl: oxidative damage and the role of polyphenols in antioxidant protection. *AoB Plants*, vol. 6, p.1-13.
- Rezazadeh A., Ghasemnezhad A., Barani M., Telmadarrehei T., 2012- Effect of salinity on phenolic composition and antioxidant activity on Artichoke (*Cynara scolymus* L.) leaves. *Research Journal of Medicinal Plant*, vol. 6(3), p. 245-252.
- Rice-Evans C.A., Miller N.J., Paganga G., 1996-Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. *Free Radical Biology and Medicine*, vol. 20(7), p. 933-956.
- Robards K., Prenzler P.D., Tucke G., Swatsitang P., Glover W.,1999- Phenolic compounds and their role in oxidative processes in fruits. *Food Chemistry*, vol. 66 (4), p.401-436.
- Rochdi A., Lemsellek J., Bousarhal A., Abdellatif R., 2005- Evaluation sous serre de la tolérance à la salinité de quelques porte-greffes d'agrumes : *Citrus aurantium* et deux hybrides de *Poncirus trifoliata* (*Poncirus* x *Citrus sinensis* et *Poncirus* x *Mandarinier sunki*). *Biotechnologie, agronomie, société et environnement*, vol. 9(1), p. 65-73.
- Rogers M.E., Grieve C.M., Shannon M.C., 2003- Plant growth and ion relations in lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to the combined effects of NaCl and P. *Plant Soil* , vol. 253, p.187-194.
- Rohanipoor A., Norouzi M., Moezzi A., Hassibi P., 2013- Effect of Silicon on Some Physiological Properties of Maize (*Zea mays*) under Salt Stress. *Journal of Biological & Environmental Sciences*, vol.7(20), p.71-79.
- Rohwer J.G.,2012- Guide des plantes tropicales. In : Delachaux et Niestlé (Eds.), p.266.
- Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J., 2006 - Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, vol. 57, p.675-709.
- Rosa M., Prado C., Podazza G., Interdonato R., González J. A., Hilal M., Prado F. E., 2009- Soluble sugars metabolism, sensing and abiotic stress. *Plant Signaling and Behavior*, vol. 4(5), pp. 388-393.
- Ruiz-Lozano, J.M., M. del Mar Alguacil, G. Barzana, Vernieri P., Aroca R.,2009- Exogenous ABA accentuates the differences in root hydraulic properties between mycorrhizal and non mycorrhizal maize plants through regulation of PIP aquaporins. *Plant Molecular Biology*, 70(5), p. 565-79.
- Sadeghi H.,2009-Effects of different levels of sodium chloride on yield and chemical composition in two barley cultivars. *Agricultura, agricultural practice and science journal*, vol.3, p. 314-320.
- Saha P ., Chatterjee P., Biswas A.K., 2010- NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense system and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Indian Journal of Experimental Biology*, vol. 48(6), p. 593-600.
- Saharan K., Khetarpaul N., Bishnoi S., 2002- Antinutrients and protein digestibility of Faba bean and Rice bean as affected by soaking, dehulling and germination. *Journal of Food Science and Technology*, vol. 39, p.418-422.
- Sairam R. K., Tyagi A.,2004- Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science*, vol. 86(3), p.407-421.



- Sakamoto A., Murata N., 2002 -The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic . *Plant, Cell and Environment*, vol. 25 (2),p.163-171 .
- Salehi M., Arzani A., 2014- Evaluation of triticale genotypes for salt tolerance using physiological traits . *Emirates Journal of Food and Agriculture*, vol.26(3) ,p. 277-283.
- Salifou I., 2000- Contribution à la domestication de deux espèces fourragères spontanées *Alysicarpus ovalifolius* (Schum. et Thorn.) *J. Léonard et Maerua crassifolia* Forsk. Thèse de Doctorat, Université Abdou Moumouni de Niamey, p.124.
- Salin M.L., 1991-Chloroplasts and mitochondrial mechanisms for protection against oxygen toxicity. *Free Radical Research Communications*, vol.13(1),p.851-858.
- Sand M., Rodrigues M., González J. M., de Crécy-Lagard V., Santos H., Müller V. and Averhoff B., 2015 - Mannitol-1-phosphate dehydrogenases/phosphatases: a family of novel bifunctional enzymes for bacterial adaptation to osmotic stress. *Environmental Microbiology*, vol.17(3),p. 711-719.
- Sanders D., Brownlee C., Harper J.F., 1999- Communicating with Calcium. *Plant Cell*, vol.11,p.691-706.
- Sangu E., Tibazarwa F.I., Nyomora A. , Symonds R.C., 2015- Expression of genes for the biosynthesis of compatible solutes during pollen development under heat stress in tomato (*Solanum lycopersicum*) *Journal of Plant Physiology*, vol.178 ,p. 10-16.
- Santos C. V., 2004- Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Scientia Horticulturae*, vol. 103(1), p. 93-99.
- Saqib M., Mahmood A., Akram R., Khalid B., Afzal S., Mustafa Kamal G., 2015- Density Functional Theory for Exploring the Structural Characteristics and Their Effects on the Antioxidant Properties. *Journal of Pharmaceutical and Applied Chemistry*, vol.1(2),p. 65-71.
- Sartori A., 2003- Activités anti-microbiennes d'extraits végétaux enrichis en polyphénols. Thèse de Doctorat, Université d'Avignon .p. 187.
- Sawadogo M., Zombre G., Balma D., 2006 - Expression de différents écotypes de gombo (*Abelmoschus esculentus* L.) au déficit hydrique intervenant pendant la boutonisation et la floraison. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. vol.10 (1),p.43-54.
- Sayar R., Bchini H., Mosbahi M., Khemira H., 2010- Response of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) growth to salt and drought stresses. *Czech Journal of genetics and plant breeding*, vol. 46 (2),p. 54-63.
- Schroeder, J.I., Ward J.M., Gassmann W. , 1994- Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K<sup>+</sup> channels in higher plants: biophysical implications for K<sup>+</sup> uptake. *Annual Review of Biophysics and Biomolecular Structure*, vol.23,p.441-471.
- Schutzendubel A., Polle A., 2002- Plant responses to abiotic stresses: heavy metal induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *Journal of Experimental Botany*, vol.53(372), p.1351-1365.
- Seki M., Ishida J., Narusaka M., Fujita M., Nanjo T., Umezawa T., Kamiya A., Nakajima M., Enju A., Sakurai T., Satou M., Akiyama K., Yamaguchi-Shinozaki K., Carninci P., Kawai J., Hayashizaki Y., Shinozaki K., 2002- Monitoring the expression pattern of around 7,000 Arabidopsis genes under ABA treatments using a full-length cDNA microarray. *Functional & Integrative Genomics*, vol., 2(6),p.282-291
- Shafi A., Chauhan R., Gill T., Swarnkar M. K., Sreenivasulu Y., Kumar S., Kumar N., Shankar R., Ahuja P. S., Singh A. K., 2015- Expression of SOD and APX genes positively regulates secondary cell wall biosynthesis and promotes plant growth and

- yield in *Arabidopsis* under salt stress. *Plant Molecular Biology*, vol. 87(6), p.615-631.
- Shahbaz M. , Zia B., 2011- Does exogenous application of glycinebetaine through rooting medium alter rice (*Oryza sativa* L.) mineral nutrient status under saline conditions? *Journal of Applied Botany and Food Quality*, vol. 84(1), p.54-60.
- Shahbaz M., Mushtaq Z., Andaz F. and Masood A., 2013 - Does proline application ameliorate adverse effects of salt stress on growth, ions and photosynthetic ability of eggplant (*Solanum melongena* L.)?. *Scientia Horticulturae* , vol.164 ,p. 507-511.
- Shamsul A., Arifuzzaman K., 2007- Chemical Analysis of Okra Bast Fiber (*Abelmoschus esculentus*) and its Physico-chemical Properties. *Journal of textile and Apparel, Technology and management*, vol. 5(4),p.1-9.
- Shannon M.C., Grieve C.M., Lesch S.M., Draper J.H., 2000- Analysis of salt tolerance in nine leafy vegetables irrigated with saline drainage water. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol.125(5),p.658-664.
- Sharma P.K., Hall D.O., 1991- Interaction of salt stress and photoinhibition on photosynthesis in barley and sorghum. *Journal of Plant Physiology*, vol 138,(5)p. 614-619.
- Shen Z., Ding M., Sun J., Deng S., Zhao R., Wang M., Ma X., Wang F., Zhang H., Qian Z., Hu Y., Yu R., Shen X., Chen S., 2013- Overexpression of PeHSF mediates leaf ROS homeostasis in transgenic tobacco lines grown under salt stress conditions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, vol.115(3), p. 299-308.
- Shi H., Ishitani M., Kim C., Zhu J.K., 2000 -The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol. 97,p. 6896-6901.
- Shi H., Zhu J.K., 2002- Regulation of expression of the vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter gene AtNHX1 by salt stress and ABA. *Plant Molecular Biology*, vol. 50(3),p.543-550.
- Shibata M., Oikawa K., Yoshimoto K., Goto-Yamada S., Mano S., K.Yamada, M. Kondo, M. Hayashi, W. Sakamoto, Y. Ohsumi, Nishimura M., 2014- Plant autophagy is responsible for peroxisomal transition and plays an important role in the maintenance of peroxisomal quality. *Autophagy*, vol.10, (5), p.936-937.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., 2007- Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58(2),p. 221-227.
- Siemonsma J.S., 1982- West African okra: morphological and cytological indications for the existence of a natural amphiploid of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench and *A. manihot* (L.) Medikus. *Euphytica*, vol.31,p.241-252.
- Siemonsma J.S., Hamon S., 2004- *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. In: Ressources végétales de l'Afrique Tropicale 2. Fondation PROTA. Wageningen. Pays-Bas ,p.25-30.
- Singh B ., Usha K., 2003- Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regulation* 39: 137-141
- SiSilva P.O., Medina E.F., Barros R.S. and Ribeiro D.M., 2014- Germination of salt-stressed seeds as related to the ethylene biosynthesis ability in three *Stylosanthes* species. *Journal of Plant Physiology*, vol.171(1),p.14-22.
- Sivritepe N., Sivritepe H.O., Eris A., 2003- The effects of NaCl priming on salt tolerance in melon seedling grown under saline conditions. *Scientia Horticulturae*, vol. 97, p.229-237.
- Slama I., Ghnaya T., Saviouré A., Abdelly C. , 2008 - Combined effects of long-term salinity and soil drying on growth, water relations, nutrient status and proline accumulation of *Sesuvium portulacastrum*. *Comptes Rendus Biologies*, vol.331(6),p. 442-451.

- Slama I., Ben Rejeb K., Rouached A., Jdey A., Rabhi M., Talbi O., Debez A., Savouré A., Abdelly C., 2014-Presence of proline in salinized nutrient solution re-enforces the role of this amino acid in osmoregulation and protects lipid membrane peroxidation in *Arabidopsis thaliana*. *Australian Journal of Crop Science*, vol. 8(10), pp.1367-1372.
- Sofa A., Dichio B., Xiloyannis E., Massia A., 2004- Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree, plant. *Science*, vol.166,p.293-303.
- Soliman W. S., El-Shaieny A. H., 2014- Effect of saline water on germination and early growth stage of five *Apiaceae* species. *Academic Journals*, vol. 9(7), p. 713-719.
- Sorkheh K., Shiran B., Rouhi V., Khodambashi M., Sofa A. ,2012- Salt stress induction of some key antioxidant enzymes and metabolites in eight Iranian wild almond species. *Acta Physiologiae Plantarum*, vol.34(1), p. 203-213.
- Souguir D., Jouzdan O., Khouja M.L., achicha M., 2013- Suivi de la croissance d'*Aloe vera* en milieu salin : Prcelle de kalaàt Landelous (Tunisie).*Etude et Gestion des Sols*, vol. 30(3), p. 19-26.
- Srivastava T.P.,Gupta S.C.,Lal P.,Muralia P.N.,Kumar A.,1998-Effect of salt stress on physiological and biochemical parameters of wheat, *Annual Arid Zone* ,n°27 ,p. 197-204.
- Staal M., Maathuis F.J.M. and Elzenga J.T.M., 1991 -  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiport activity in tonoplast vesicles from roots of the salt-tolerant *Plantago maritima* and the salt-sensitive *Plantago media*. *Physiologia Plantarum*, vol.82(2),p.179-184.
- Stavi I., Lal R., 2015- Achieving Zero Net Land Degradation: Challenges and opportunities. *Journal of Arid Environments*, vol. 112(A), p.1-8.
- Stobart A., Griffiths W.T., Ameen-Bukhari I., Sherwood R.P., 1985- The effect of  $\text{Cd}^{2+}$  on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley. of chlorophyll in leaves of barley.*Physiologia Plantarum*, vol. 63(3), p. 293-298.
- Stoetzel E., Campmas E., Michel P., Bougariane B., Ouchaou B., Amani F., El Hajraoui M. A. , Nespoulet R. , 2014- Context of modern human occupations in North Africa: Contribution of the Témara caves data. *Quaternary International*, vol. 320, p. 143-161.
- Sudhakar C., Lakshmi A., Giridarakumar S., 2001 - Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Science*, vol. 161(3),p.613-619.
- Suhayda C.G.,Giannini J.L.,Briskin D.P.,Shannon M.C.,1990-Electrostatic changes in *Lycopersicon esculentum* root plasma membrane resulting from salt stress. *Plant Physiol*, vol. 93,p.471-478.
- Świeca M., Baraniak B.,2014- Influence of elicitation with  $\text{H}_2\text{O}_2$  on phenolics content, antioxidant potential and nutritional quality of *Lens culinaris* sprouts. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(3), 489–496.
- Szabados L., Savoure A., 2010- Proline: a multifunctional amino acid.*Trends in plant science*, vol. 15( 2),p. 89-97.
- Szablocs I., 1989- Salt-affected Soils. CRC Press Inc. Florida. 274p.
- Székely G., Ábrahám E., Cséplő Á., Rigó G., Zsigmond L., Csiszár J., Ayaydin F., Strizhov N., Jásik J., Schmelzer E., Koncz C., Szabados L., 2008- Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis.*The Plant Journal*, vol. 53(1), p. 11-28.
- Tahri E.H., Belabed A., 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*), "Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, n° 21, p. 81-87,
- Tanaka A., Ito H., Tanaka R., Tanaka N.KO, Yoshida K. and Okada K.,1998- Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophyll a. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A*, vol. 95,p. 12719-12723.
- Tavakkoli E., Fatehi F., Coventry S., Rengasamy P., McDonald G.K.,2011- Additive effects of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*,vol. 62 (6),p. 2189-2203.
- Terzi R., Kalaycioglu E., Demiralay M., Saglam A.t, Kadioglu A.,2015- Exogenous ascorbic acid mitigates accumulation of abscisic acid, proline and polyamine under osmotic stress in maize leaves. *Acta Physiologiae Plantarum*,vol.37(43),p.1-9.
- Thind S.K., Malik C.P.,1988- Carboxylation and related reactions in wheat seedlings under osmotic stress, *Plant physiology & biochemistry*,vol.15(1),p. 58- 63.
- Timasheff S.N., Arakawa, T., 1989- Stabilization of protein structure by solvents. In: Creighton T.E., (Eds.),Protein structure. A practical approach, Oxford: IRL Press, p. 331-44.
- Todorova D.,Katerova Z., Sergiev I., Alexieva V., 2013- Role of Polyamines in Alleviating Salt Stress. In: Ahmad P., Azooz M.M., Prasad M.N.V.,(Eds.),Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress, Springer New York Heidelberg Dordrecht London, p. 355-38.
- Tounekti T., Vadel A., Onate M., Khemira H., Munne-Bosch S., 2011- Salt induced oxidative stress in rosemary plants: damage or protection?. *Environmental and Experimental Botany*, vol.71(2),p.298-305.
- Touraine B. et Ammar M., 1985 -Etude comparée de la sensibilité au sel d'un triticales et d'une orge. *Agronomie*, vol. 5 (5), p.391-395.
- Triantaphylidès C., Havaux M., 2009- Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. *Trends in Plant Science*,vol. 14(4),p.219-228.
- Turan S., Tripathy B.C., 2015- Salt-stress induced modulation of chlorophyll biosynthesis during de-etiolation of rice seedlings.*Physiologia Plantarum*,vol.153,p.477-491.
- Udomchalothorn T., Maneeprasobsuk S., Bangyeekhun E., Boon-Long P., Chadchawan S., 2009 -The role of the bifunctional enzyme, fructose-6-phosphate-2-kinase/fructose-2,6-bisphosphatase, in carbon partitioning during salt stress and salt tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.).*Plant Science*, vol.176(3),p. 334-341.
- Université de Nice,1992. Laboratoire d'Analyse Spatiale Raoul Blanchard-Aménagement & Gestion du territoire ou l'apport des images-satellite, de la géo-infographique et du terrain. Applications aux paysages végétaux de l'Algérie steppique & sub-steppique (Wilaya de Tiaret) et aux espaces construits (Tiaret & Alger). 1990-1992-Nice (FRA)-Université de Nice -253 p.
- Upadhyaya H., Khan M.H., Panda S.K., 2007- Hydrogen peroxide induces oxidative stress in detached leaves of *Oryza sativa*(L.).*General and Applied Plant Physiology*, vol.33(1-2),p.83-95.
- Urban L., Urban I., 2010- La production sous serre, tome 2 : l'irrigation fertilisante en culture hors sol, 2nd Ed. Lavoisier,p.39.
- Uzilday B., Ozgur R., Sekmen A. H., Turkan I., 2015- Redox Regulation and Antioxidant Defence During Abiotic Stress: What Have We Learned from Arabidopsis and Its Relatives?. In : Gupta D.K., Palma J.M., Corpas F.J.,(Eds.), Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress , Springer International Publishing,p.83-114.



- Velikova V., Yordanov I., Edreva A., 2000-Oxidative stress and some antioxidant system in acid rain treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, vol.151(1), p.59-66.
- Verbruggen N., Hermans C., 2008- Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, vol.35(4), p. 753-759.
- Verslues P.E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J., Zhu J.K., 2006- Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, vol. 45(4), p. 523-539.
- Vinocur B., Altman A., 2005 - Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*, vol.16(2), p.123-132.
- Vodnik D., Jentschke G., Fritz E., Gogala N., Godbold D.L., 1999 -Root-applied cytokinin reduces lead uptake and affects its distribution in norway spruce seedlings. *Physiologia Plantarum*, vol.106(1), p.75-81.
- Wang W., Vinocur B., Altman A., 2003- Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, vol.218, p.1-14.
- Wang R., Chen S., Zhou X., Shen X., Deng L., Zhu H., Shao J., Shi Y., Dai S., Fritz E., Hu'ttermann A., Polle A., 2008- Ionic homeostasis and reactive oxygen species control in leaves and xylem sap of two poplars subjected to NaCl stress. *Tree Physiology*, vol. 28(6):947-957.
- West G., Inze´ D., Beemster G. T.S., 2004- Cell Cycle Modulation in the Response of the Primary Root of Arabidopsis to Salt Stress. *Plant Physiology*, vol. 135 (2), p.1050-1058.
- White P.J., Broadley M.R., 2003- Calcium in plants. *Annals of Botany*, vol.92(4), p.487-511.
- White P.J., Karley A.J., 2010- Potassium. In *Cell Biology of Metals and Nutrients*. In : Hell, R., Mendel R. (Eds.), Springer, Heidelberg, p. 199-224.
- Wilson C., Shannon M.C., 1995 - Salt-induced  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiport in root plasma membrane of a glycophytic and halophytic species of tomato. *Plant Science*, vol.107, p. 147-157.
- Wingler A., Quick W.P., Bungard R., Bailey K., Lea P.J., Leegood R., 1999- The role of an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant, Cell and Environment*, vol. 22 (4), p. 361- 373.
- Xiong L., Schumaker K.S., Zhu J., 2002- Cell Signaling during Cold, Drought, and Salt Stress. *Plant Cell*, vol.14, p.165-183.
- Xiong L., Zhu J.K., 2002- Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant, Cell and Environment*, vol. 25, p. 131-139.
- Yamane K., Taniguchi M., Miyake H., 2012- Salinity-induced subcellular accumulation of  $\text{H}_2\text{O}_2$  in leaves of rice. *Protoplasma*, vol.249, p.301-308
- Yancey P.H., Clark M. E., Hand S. C., Bowlus R. D., Somero G. N., 1982 Living with Water-Stress- Evolution of Osmolyte Systems. *Science*, vol.217(4566), p. 1214-1222.
- Yeo A.R., 1983- Salinity resistance: physiologies and prices. *Physiologia Plantarum*, vol.58(2), p. 214-222.
- Yokoi S., Quintero F. J., Cubero B., Ruiz M. T., Bressan R. A., Hasegawa P. M., Pardo J.M., 2002- Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporters in the salt stress response. *Plant Journal*, vol. 30 (5), p.529-539.
- Yousfi S., Serret M.D., Voltas J., Araus J.L., 2010-Effect of salinity and water stress during thereproductive stage on growth, ion concentrations, D13C, and d15N of durum wheat and related amphiploids. *Journal of Experimental Botany*, vol.61(13), p.3529-3542.

- Youssef T.,Awad M., 2008- Mechanisms of enhancing photosynthetic gas exchange in date palm seedlings (*Phoenix dactylifera* L.) under salinity stress by a 5-aminolevulinic acid-based fertilizer. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 27(1), p. 1-9.
- Zebib B., 2012-La bioformulation des bioactifs. Application agroalimentaire, Saarbrücken: Presses Académiques Francophones.
- Zhang J., Jia W., Yang J., Ismail A. M., 2006- Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research*, vol. 97(1), p.111-119.
- Zhao H.H., Jia L., Pei Y.X., 2012- Determination of antioxidant activity of okra raw polysaccharides in vitro. *Journal of Zhengzhou University*.,vol. 47,p.41-43.
- Zhao C., Wang X., Wang X., Wu K., Lia P., Chang N., Wang J., Wang F., Lia J., Bia Y.,2015- Glucose-6-phosphate dehydrogenase and alternative oxidase are involved in the cross tolerance of highland barley to salt stress and UV-B radiation. *Journal of Plant Physiology*,vol.181(1),p. 83-95.
- Zhu J.K., 2001, Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, vol. 6(2),p. 66-71.
- Zhu J.K., 2002- Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, vol. 53,p. 247-73.
- Zhu J.K., 2003- Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, vol.6,p.441-445.
- Zhu J. K., 2007- Plant Salt Stress. *Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons*,1-3.
- Zhu N., Cheng S., Liu X., Du H., Dai M., Zhou D., Yang W., Zhao Y.,2015- The R2R3-type MYB gene OsMYB91 has a function in coordinating plant growth and salt stress tolerance in rice. *Plant Science*, vol.236,p. 146-156.

# **ANNEXES**

# **ANNEXE I**

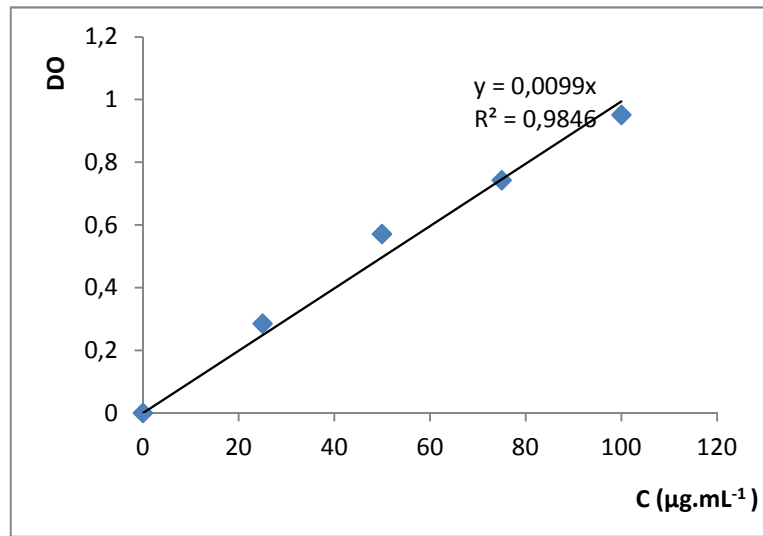


Fig.1. Courbe d'étalonnage des sucres solubles.

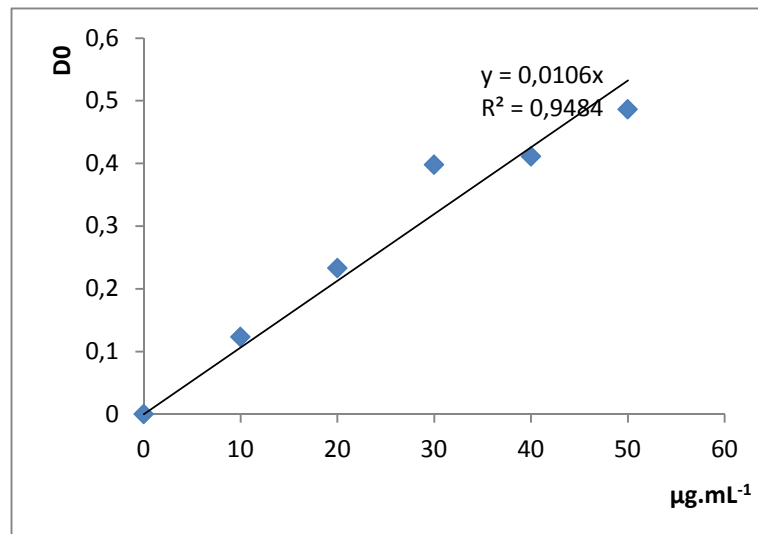


Fig.2. Courbe d'étalonnage des protéines

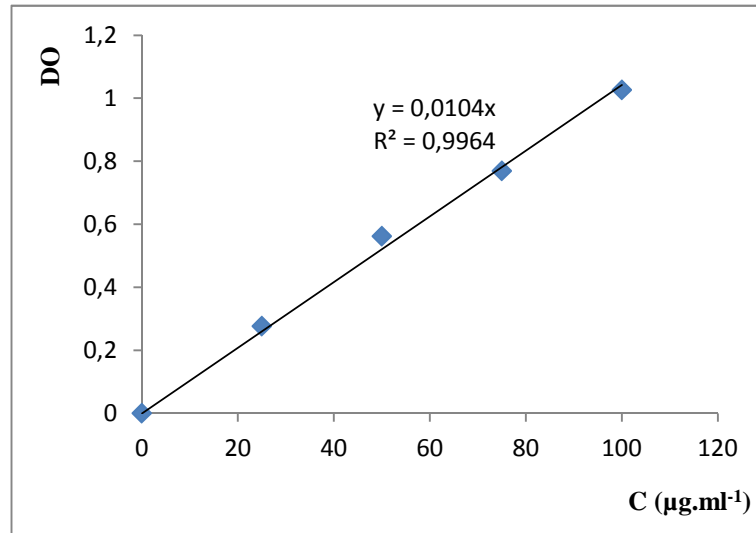


Fig.3. Courbe d'étalonnage des polyphénols.

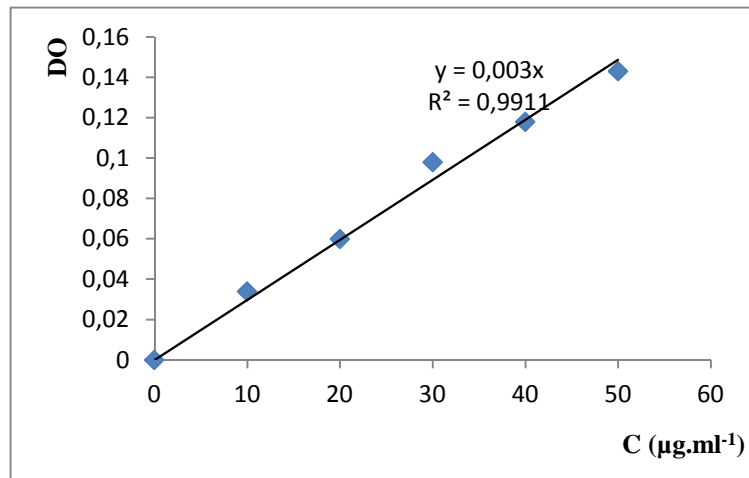


Fig.4. Courbe d'étalonnage des flavonoïdes

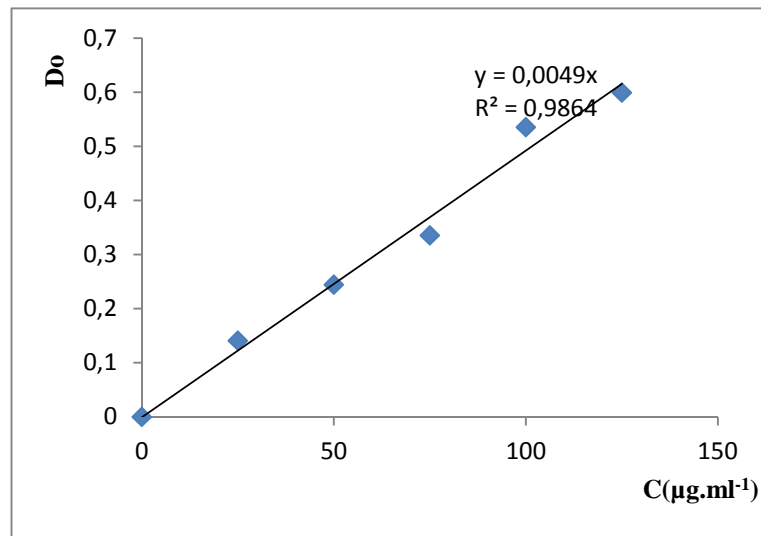


Fig.5. Courbe d'étalonnage de la proline

# **ANNEXE II**



ANNEXE II

Tableau1. Analyse de variance de l'effet du sel sur la précocité de germination sous stress salin chez *Abelmoschus esculentus* (L.).

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	6660,000	3	2220,000	37,000	0**

Tableau2. Analyse de variance de l'effet du sel sur le taux final de germination sous stress salin chez *Abelmoschus esculentus* (L.).

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	55,000	3	18,333	1,467	0,261

Tableau3. Analyse de variance de l'effet du sel sur les longueurs des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	238,393	3	79,464	143,510	0**
Organe	12,659	1	12,659	22,861	0**
sel * Organe	20,715	3	6,905	12,470	0**

Tableau4. Analyse de variance de l'effet du sel sur le poids frais et sec des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

	Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
poids frais	sel	419143,90	3	139714,63	58,787	0**
		7		6		
poids sec	sel	54,978	3	18,326	1,431	0,263

Tableau5. Analyse de variance de l'effet du sel sur la vitesse de germination chez *Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	5628,771	3	1876,257	12,340	0**

ANNEXE II

Tableau6. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en sucre soluble chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	594,327	3	198,109	2,191	0,108
Organe	38,359	1	38,359	,424	0,520
sel * Organe	2618,330	3	872,777	9,651	0**

Tableau7. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en protéine chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	25,047	3	8,349	2,593	0,089
Organe	20,229	1	20,229	6,282	0,023*
sel * Organe	9,783	3	3,261	1,013	0,413

Tableau8. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en peroxyde d'hydrogène chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	473,364	3	157,788	4,120	0,024*
Organe	205,093	1	205,093	5,355	0,034*
sel * Organe	208,997	3	69,666	1,819	0,184

Tableau9. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en malondialdéhyde chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	230,802	3	76,934	25,272	0**
Organe	1,255	1	1,255	0,412	0,525
sel * Organe	113,997	3	37,999	12,482	0**

ANNEXE II

Tableau10. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en polyphénol chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	14,362	3	4,787	8,684	0**
Organe	104,197	1	104,197	189,016	0**
sel * Organe	6,213	3	2,071	3,757	0,019*

Tableau11. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en flavonoïde chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress .

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	0,589	3	0,196	14,844	0**
Organe	2,422	1	2,422	183,020	0**
sel * Organe	0,550	3	0,183	13,844	0**

Tableau12. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en chlorophylle totale (chl tot), chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) des jeunes feuilles d' *Abelmoschus esculentus* (L.) .

	Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
chl a	sel	185335,865	3	61778,622	16,905	0**
	sel	14685,253	3	4895,084	16,153	0**
chl b	sel	304072,099	3	101357,366	16,846	0**
	sel	19230,398	3	6410,133	20,515	0**
chl tot	sel					
car	sel					

Tableau13. Analyse de variance de l'effet du sel sur la teneur en sodium des feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	392,004	4	98,001	29,559	0**
Organe	1975,434	1	1975,434	595,819	0**
sel * Organe	217,690	4	54,422	16,415	0**

ANNEXE II

Tableau14. Analyse de variance de l'effet du sel sur la teneur en calcium des feuilles et racines *d'Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	729,425	4	182,356	14,613	0**
Organe	410,700	1	410,700	32,911	0**
sel * Organe	552,147	4	138,037	11,061	0**

Tableau15. Analyse de variance de l'effet du sel sur la teneur en potassium des feuilles et racines *d'Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	5,096	4	1,274	1,549	0,226
Organe	1029,133	1	1029,133	1251,282	0**
sel * Organe	20,029	4	5,007	6,088	0,002

Tableau16. Analyse de variance de l'effet du sel sur le ratio  $K^+/Na^+$  des feuilles et racines *d'Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	3,034	4	0,759	16,001	0**
Organe	49,357	1	49,357	1041,079	0**
sel * Organe	0,106	4	0,026	0,558	0,696

Tableau17. Analyse de variance de l'effet du sel sur le ratio  $Ca^{2+}/Na^+$  des feuilles et racines *d'Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	0,667	4	,167	3,651	0,022*
Organe	14,295	1	14,295	312,990	0**
sel * Organe	0,908	4	,227	4,971	0,006**

ANNEXE II

Tableau18. Analyse de variance de l'effet du sel sur RWC des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	1656,409	4	414,102	20,591	0**

Tableau19. Analyse de variance de l'effet du sel sur les teneurs en chlorophylle totale (chl tot), chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress .

	Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
Chla	sel	66,979	4	16,745	3,971	0,016*
Chl b	Sel	5,620	4	1,405	3,905	0,017*
Chl.tot	Sel	66,979	4	16,745	3,971	0,016*
Car	Sel	1,949	4	0,487	3,299	0,031*

Tableau20. Analyse de variance de l'effet du sel sur l'accumulation de sucres solubles dans les racines et feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.)

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	5111,420	4	1277,855	56,138	0**
Organe	72,958	1	72,958	3,205	0,082
sel * Organe	854,619	4	213,655	9,386	0**

Tableau21. Analyse de variance de l'effet du sel sur l'accumulation de la proline dans les racines et feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	4028,838	4	1007,209	125,139	0**
Organe	1661,761	1	1661,761	206,462	0**
sel * Organe	523,233	4	130,808	16,252	0**

ANNEXE II

---

Tableau22. Analyse de variance de l'effet du sur les variations des concentrations en azote total feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

Source de l'effet	Somme des carrés de type III	ddl	Moyenne des carrés	F	Sig.
sel	0,612	4	,153	3,060	0,027**
Organe	20,840	1	20,840	416,774	0*
sel * Organe	0,612	4	,153	3,060	0,027

\*\* Hautement Significatif à  $\alpha < 0.05$

\* Significatif à  $\alpha < 0.05$

# **ANNEXE III**

ANNEXE III

Tableau1. Matrice de corrélation de Pearson entre : sel, précocité de germination, taux final de germination, Cv, poids frais, poids sec, longueur.

	sel	Précocité	Taux final	Cv	Poids frais	Poids sec	Longueur
sel	1	-,892**	-,450*	-,829**	-,937**	-,406*	-,897**
Précocité		1	,638**	,799**	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>
Taux final			1	,394	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>
Cv				1	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>	. <sup>c</sup>
Poids frais					1	,451*	. <sup>c</sup>
Poids sec						1	. <sup>c</sup>
longueur							1

\*\* . La corrélation est significative au niveau 0.01 .

\* . La corrélation est significative au niveau 0.05 .

c. Calcul impossible car au moins une variable est une constante.



ANNEXE III

Tableau2. Matrice de corrélation de Pearson entre : sel, organe, sucres solubles, protéines, chl a, chl b, chl.tota, Car, MDA, polyphénols, flavonoïdes.

	sel	Organe	Sucres	Protéines	chl a	chl b	chl tot	car	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	MDA	Polyphénols	Flavonoïdes
sel	1											
Organe	0,000	1										
Sucres	,129	,079	1									
Protéines	,068	,436 <sup>c</sup>	,656 <sup>**</sup>	1								
chl a	-,844 <sup>**</sup>	.	,444 <sup>*</sup>	-,061	1							
chl b	-,835 <sup>**</sup>	.	,414	-,103	,992 <sup>**</sup>	1						
chl tot	-,843 <sup>**</sup>	.	,438	-,071	1,00 <sup>**</sup>	,995 <sup>**</sup>	1					
car	-,864 <sup>**</sup>	.	,380	-,075	,989 <sup>**</sup>	,980 <sup>**</sup>	,989 <sup>**</sup>	1				
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	,549 <sup>**</sup>	,370	,459 <sup>*</sup>	,319	-,207	-,230	-,213	-,208	1			
MDA	,677 <sup>**</sup>	-,006	,373 <sup>*</sup>	,145	-,500 <sup>*</sup>	-,500 <sup>*</sup>	-,500 <sup>*</sup>	-,504 <sup>*</sup>	,567 <sup>**</sup>	1		
Polyphénols	-,280	-,845 <sup>**</sup>	-,169	-,295	,784 <sup>**</sup>	,799 <sup>**</sup>	,789 <sup>**</sup>	,829 <sup>**</sup>	-,380	-,255	1	
Flavonoïdes	-,351 <sup>*</sup>	-,770 <sup>**</sup>	,145	-,258	,813 <sup>**</sup>	,778 <sup>**</sup>	,806 <sup>**</sup>	,825 <sup>**</sup>	-,468 <sup>*</sup>	-,050	,759 <sup>**</sup>	1

\*\* . La corrélation est significative au niveau 0.01 .

\* . La corrélation est significative au niveau 0.05 .

c. Calcul impossible car au moins une variable est une constante.

ANNEXE III

Tableau3. Matrice de corrélation de Pearson entre : sel, feuilles, Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ratio Ca<sup>++</sup>/Na<sup>+</sup>, Ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>.

	Sel	Ca <sup>++</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ratio Ca <sup>++</sup> /Na <sup>+</sup>	Ratio K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>
sel	1					
Ca <sup>++</sup>	,730 <sup>**</sup>	1				
K <sup>+</sup>	,502	,590 <sup>*</sup>	1			
Na <sup>+</sup>	,853 <sup>**</sup>	,479	,376	1		
Ratio Ca <sup>++</sup> /Na <sup>+</sup>	-,699 <sup>**</sup>	-,229	-,243	-,953 <sup>**</sup>	1	
Ratio K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>	-,765 <sup>**</sup>	-,396	-,171	-,963 <sup>**</sup>	,962 <sup>**</sup>	1

\*\* . La corrélation est significative au niveau 0.01.

\* . La corrélation est significative au niveau 0.05.

Tableau4. Matrice de corrélation de Pearson entre :sel, racines, Ca<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ratio Ca<sup>++</sup>/Na<sup>+</sup>, Ratio K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>.

	sel	Ca <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ratio Ca <sup>++</sup> /Na <sup>+</sup>	Ratio K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>
sel	1					
Ca <sup>+</sup>	,913 <sup>**</sup>	1				
K <sup>+</sup>	-,837 <sup>**</sup>	-,774 <sup>**</sup>	1			
Na <sup>+</sup>	,862 <sup>**</sup>	,785 <sup>**</sup>	-,664 <sup>**</sup>	1		
Ratio Ca <sup>++</sup> /Na <sup>+</sup>	,481	,715 <sup>**</sup>	-,513	,148	1	
Ratio K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>	-,852 <sup>**</sup>	-,783 <sup>**</sup>	,751 <sup>**</sup>	-,953 <sup>**</sup>	-,200	1

\*\* . La corrélation est significative au niveau 0.01.

\* . La corrélation est significative au niveau 0.05.

Tableau5. Matrice de corrélation de Pearson entre : sel, organe, proline, sucres solubles, RWC, chla, chlb, chl.tot, car et azote total.

	sel	Organe	Proline	Sucres	RWC	chl a	chl b	chl tot	car	Azote
Sel	1									
Organe	,000	1								
Proline	,776**	-,504**	1							
Sucres	,847**	-,127	,841**	1						
RWC	-,803**	. <sup>b</sup>	-,687**	-,709**	1					
chl a	-,568**	. <sup>b</sup>	-,558**	-,581**	,356	1				
chl b	-,583**	. <sup>b</sup>	-,532**	-,471*	,514**	,722**	1			
chl tot	-,607**	. <sup>b</sup>	-,584**	-,578**	,423*	,980**	,847**	1		
car	-,506**	. <sup>b</sup>	-,526**	-,618**	,258	,911**	,425*	,825**	1	
Azote	,045	-,931**	,492**	,115	,562**	,102	,294	,164	-,025	1

\*\* . La corrélation est significative au niveau 0.01.

\* . La corrélation est significative au niveau 0.05.

b. Calcul impossible car au moins une variable est une constante.

# **ANNEXE IV**

Tableau1. Effet du NaCl sur la précocité de germination chez *Abelmoschus esculentus* (L.).

NaCl (mM)	Témoin	25	50	100
Précocité de germination (%) $m \pm \sigma$	98 $\pm$ 4,47	94 $\pm$ 5,47	88 $\pm$ 4,47	52 $\pm$ 13,03

Tableau2. Effet du NaCl sur le taux de germination final chez *Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)	Témoin	25	50	100
Taux final de germination (%) $m \pm \sigma$	100 $\pm$ 00	100 $\pm$ 00	98 $\pm$ 4,47	96 $\pm$ 5,47

Tableau3. Effet du NaCl sur la cinétique de germination chez *Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

NaCl (mM)	1 <sup>er</sup> jour	2 <sup>ème</sup> jour	3 <sup>ème</sup> jour	4 <sup>ème</sup> jour	5 <sup>ème</sup> jour	6 <sup>ème</sup> jour	7 <sup>ème</sup> jour
Témoin	98%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
25	94%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
50	88%	98%	98%	98%	98%	98%	98%
100	52%	84%	96%	96%	96%	96%	96%

Tableau4. Effet du NaCl sur les longueurs des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination.

NaCl (mM)		0	25	50	100
Longueur (cm) $m \pm \sigma$	Partie aérienne	7,41 $\pm$ 1,21	7 $\pm$ 1,15	4,41 $\pm$ 0,48	1,34 $\pm$ 0,24
	Partie souterraine	7,4 $\pm$ 0,81	3,73 $\pm$ 0,55	3,81 $\pm$ 0,49	1,16 $\pm$ 0,36

ANNEXE IV

Tableau5. Effet du NaCl sur le poids frais et sec des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

NaCl (mM)		0	25	50	100
Poids (mg) $m \pm \sigma$	frais	443,83±42,22	409,33±74,58	288,46±42,35	105,96±19,17
	sec	28,03±4,52	27,91±3,33	25,91±3,26	24,38±2,98

Tableau6. Effet du NaCl sur la vitesse de germination chez *Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

NaCl (mM)	Témoin	25	50	100
Coefficient de vélocité (%) $m \pm \sigma$	93,10±15,42	79,32±18,87	65,48±0,05	47,8±3,75

Tableau7. Effet du NaCl sur la teneur en sucres solubles chez les plantules *Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de germination .

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
Sucres solubles ( $\text{mg.g}^{-1}$ PF) $m \pm \sigma$	Feuilles	28,24±12,47	32,74±9,50	36,12±9,47	13,26±3,17
	Racines	13,70±3,70	22,32±9,65	27,42±5,53	39,09±15,49

Tableau8. Effet du NaCl sur la teneur en protéine chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
Protéines ( $\text{mg.g}^{-1}$ PF) $m \pm \sigma$	Feuilles	8,95±0,77	10,21±2,20	11,16±3,82	7,87±0,60
	Racines	5,90±0,85	7,69 ±0,74	9,1±1,45	8,16±1,36

ANNEXE IV

Tableau9. Effet du NaCl sur la teneurs en peroxyde d'hydrogène chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$ dePF) m $\pm\sigma$	Feuilles	25,08 $\pm$ 1,73	27,41 $\pm$ 8,14	34,20 $\pm$ 8,90	17,1 $\pm$ 3.21
	Racines	16,09 $\pm$ 3,86	20,015 $\pm$ 4,16	23,08 $\pm$ 5,77	30,08 $\pm$ 3,54

Tableau10. Effet du NaCl sur la teneur en malondialdéhyde chez les jeunes feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
MDA ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$ dePF) m $\pm\sigma$	Feuilles	4,39 $\pm$ 2,16	4,67 $\pm$ 0,82	5,56 $\pm$ 0,33	6,42 $\pm$ 2,01
	Racines	2,81 $\pm$ 0,45	3,156 $\pm$ 0,96	3,90 $\pm$ 1,00	12,55 $\pm$ 3,79

Tableau11. Effet du NaCl sur les variations des teneurs en polyphénols chez les jeunes feuilles et racines des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
Polyphénol ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$ de PS) m $\pm\sigma$	Feuilles	3,006 $\pm$ 0,14	1,96 $\pm$ 0,10	1,76 $\pm$ 0,14	1,34 $\pm$ 0,12
	Racines	5,12 $\pm$ 1,32	5,55 $\pm$ 0,82	5,66 $\pm$ 1,24	3.88 $\pm$ 0,63

Tableau12. Effet du NaCl sur la teneur en flavonoïde chez les jeunes feuilles et racines des plantules d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	25	50	100
flavonoïde ( $\mu\text{mol.g}^{-1}$ de PS) m $\pm\sigma$	Feuilles	0,95 $\pm$ 0,11	0,76 $\pm$ 0,07	0,72 $\pm$ 0,14	0,36 $\pm$ 0,104
	Racines	1,10 $\pm$ 0,14	1,18 $\pm$ 0,07	1,22 $\pm$ 0,14	1.11 0,07

ANNEXE IV

Tableau13. Variation des teneurs en chlorophylle totale, chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) ( $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ ) des jeunes feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress au NaCl.

NaCl (mM)		témoin	25	50	100
Pigments $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF $m\pm\sigma$	chl a	269,73 $\pm$ 72,98	198,47 $\pm$ 80,17	157,603 $\pm$ 50,14	28,05 $\pm$ 18,63
	chl b	1,09 $\pm$ 0,18	0,72 $\pm$ 0,35	0,38 $\pm$ 0,06	0,14 $\pm$ 0,07
	chl tot	347,85 $\pm$ 95,25	251,86 $\pm$ 101,71	201,02 $\pm$ 64,12	37,24 $\pm$ 23,12
	car	85,63 $\pm$ 20,72	59,57 $\pm$ 24,31	41,82 $\pm$ 14,47	7,77 $\pm$ 4,41

Tableau14. Effet du NaCl sur la teneur en sodium chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
$\text{Na}^+$ ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de PS) $m\pm\sigma$	Feuilles	5,74 $\pm$ 0,58	7,08 $\pm$ 0,20	7,72 $\pm$ 0,76	8,02 $\pm$ 0,49	8,40 $\pm$ 0,58
	Racines	12,25 $\pm$ 1,74	21,28 $\pm$ 0,31	27,22 $\pm$ 5,05	28,5 $\pm$ 0,19	28,86 $\pm$ 1,68

Tableau15. Effet du NaCl sur la teneur en calcium chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
$\text{Ca}^{2+}$ ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de PS) $m\pm\sigma$	Feuilles	16,94 $\pm$ 0,44	17,22 $\pm$ 0,39	17,25 $\pm$ 0,15	18,22 $\pm$ 1,33	18,66 $\pm$ 0,29
	Racines	12,86 $\pm$ 4,15	18,68 $\pm$ 0,48	23,7 $\pm$ 0,86	31,69 $\pm$ 10,11	38,61 $\pm$ 0,65



ANNEXE IV

Tableau16. Effet du NaCl sur la teneur en potassium chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
K <sup>+</sup> (mg.g <sup>-1</sup> de PS) m±σ	Feuilles	21,56±0,41	22,27±0,80	22,50±1,08	22,61±1,11	22,86±0,663
	Racines	12,33±0,76	11,58±1,79	10,70±0,40	9,55±0,37	9,073±0,664

Tableau17. Effet du NaCl sur les variations des ratios K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup> m±σ	Feuilles	3,78±0,44	3,14±0,10	2,93±0,32	2,83±0,27	2,72±0,23
	Racines	1,01±0,13	0,54±0,07	0,40±0,06	0,33±0,01	0,31±0,005

Tableau18. Effet du NaCl sur les variations des ratios Ca<sup>2+</sup>/Na<sup>+</sup> chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
Ca <sup>2+</sup> /Na <sup>+</sup> m±σ	Feuilles	2,967±0,22	2,432±0,12	2,250±0,23	2,283±0,28	2,228±0,18
	Racines	1,045±0,26	0,877±0,03	0,888±0,14	1,11±0,34	1,34±0,05

Tableau19. Effet du NaCl sur la teneur relative en eau (RWC) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)	Témoin	50	100	150	200
RWC (%) m±σ	95,60±3,68	82,62±9,63	78,77±5,70	77,01±4,05	71,87±2,22

ANNEXE IV

Tableau20. Effet du NaCl sur les variations des teneurs en chlorophylle totale, chlorophylle a (chl a), chlorophylle b (chl b), caroténoïdes (car) ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) des feuilles d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
Pigments ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) $m\pm\sigma$	chl a	12,41 $\pm$ 1,41	13,04 $\pm$ 1,33	12,22 $\pm$ 2,03	11,35 $\pm$ 1,30	9,45 $\pm$ 1,76
	chl b	4,30 $\pm$ 0,49	3,56 $\pm$ 0,41	3,90 $\pm$ 0,89	3,44 $\pm$ 0,49	2,88 $\pm$ 0,58
	chl totale	16,71 $\pm$ 1,42	16,60 $\pm$ 1,74	16,13 $\pm$ 2,74	14,79 $\pm$ 1,78	12,34 $\pm$ 2,30
	car	2,601 $\pm$ 0,53	2,90 $\pm$ 0,28	2,605 $\pm$ 0,46	2,40 $\pm$ 0,22	2,05 $\pm$ 0,32

Tableau21. Effet du NaCl sur la teneur en sucres solubles des feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
Sucres solubles ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) $m\pm\sigma$	Feuilles	17,30 $\pm$ 3,05	20,55 $\pm$ 6,71	34,14 $\pm$ 5,01	46,02 $\pm$ 3,14	55,46 $\pm$ 6,04
	Racines	25,22 $\pm$ 4,82	27,04 $\pm$ 3,20	28,66 $\pm$ 6,53	38,05 $\pm$ 3,75	40,82 $\pm$ 3,03

Tableau22. Effet du NaCl sur la teneur en proline chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
Proline ( $\mu\text{g.mL}^{-1}$ ) $m\pm\sigma$	Feuilles	9,85 $\pm$ 0,96	13,55 $\pm$ 1,72	19,7 $\pm$ 2,60	32,75 $\pm$ 4,46	42,1 $\pm$ 4,82
	Racines	4,15 $\pm$ 1,03	7,5 $\pm$ 1,131	12,55 $\pm$ 1,46	14,6 $\pm$ 3,58	21,5 $\pm$ 3,03

Tableau23. Effet du NaCl sur les variations des concentrations en azote chez les feuilles et racines d'*Abelmoschus esculentus* (L.) après une semaine de stress.

NaCl (mM)		Témoin	50	100	150	200
Azote % m±σ	Feuilles	3,92±0,03	3,64±0,11	3,56±0,25	3,61±0,14	3,67±0,18
	Racines	2,31±0,13	2,27±0,31	2,25±0,09	2,38±0,35	2,74±0,33