

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene (USTHB)
Faculté des Sciences Biologiques



Thèse de Doctorat en Science

Présentée pour l'obtention du grade de :

DOCTEUR

en Sciences Biologiques

Option : *Biologie et Physiologie Végétale*

Par

Nassima LASSOUANE

Etude des mécanismes d'adaptation de jeunes plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. soumis à un déficit hydrique.

Soutenue publiquement le *02 mai 2015* devant le jury composé de :

Mme BOUGUEDOURA Nadia	Professeure à l'USTHB	Présidente
Mme AïD Fatiha	Professeure à l'USTHB	Directrice de thèse
Mme BELKEBIR Aicha	Professeure à l'USTHB	Examinatrice
M. BOUZNAD Zouaoui	Professeur à l'ENSA	Examineur
M. LUTTS Stanley	Professeur à l'UCL	Examineur
Mme GACEB-TERRAK Rabéa	Maitre de conférences A à l'USTHB	Examinatrice

Remerciements

Je tiens à remercier l'École Nationale Supérieure Agronomique (ENSA) de m'avoir financé mes premiers stages de recherche, qui m'ont permis d'effectuer mon travail de thèse à l'Université Catholique de Louvain (UCL, Louvain-la-neuve) en Belgique, au sein du groupe de recherche en physiologie végétale (GRPV) dirigé par Monsieur le Professeur Lutts Stanley

Je tiens tout d'abord à remercier vivement le Professeur Stanley Lutts de m'avoir accepté et accueilli chaleureusement dans son groupe et de m'avoir donné l'opportunité d'avancer dans mes travaux de recherche en mettant à ma disposition l'ensemble des moyens humains et techniques nécessaires. Je le remercie d'avoir appuyé ma candidature pour l'obtention de la bourse de l'UCL, sans oublier celle dont j'ai bénéficié dans le cadre du projet de coopération Algéro-Belge de la WBI, sans son aide cette thèse ne serait sans doute pas encore terminée. Je le remercie également pour ses qualités scientifiques et humaines, sa rigueur, ses suggestions tant scientifiques que techniques et ses conseils éclairés qui m'ont été d'un précieux concours pour valoriser les résultats obtenus. Je le remercie pour l'attention qu'il m'a accordée et pour sa contribution à la rédaction de mes articles. J'ai beaucoup appris avec lui durant mes nombreux stages effectués dans son laboratoire et j'espère pouvoir continuer à collaborer avec lui. Je le remercie également pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse en qualité d'examineur. Qu'il trouve ici l'expression de mes remerciements les plus sincères.

C'est avec beaucoup de gratitude que je remercie Mme la professeure Fatiha Aïd, ma directrice de thèse pour m'avoir fait confiance et qui a su tout le long de ces années m'apporter, au-delà des aspects scientifiques, son optimisme, son enthousiasme et ses encouragements. Je la remercie pour cette liberté de travail qu'elle m'a donnée. J'ai apprécié sa disponibilité malgré ses nombreuses responsabilités, son esprit de synthèse, ses corrections pertinentes, sa patience, ainsi que sa sérénité à toute épreuve ! Elle m'a guidée, conseillée et soutenue au quotidien, y compris les périodes de vacances pendant la phase rédactionnelle de ma thèse, elle a toujours su me motiver quand le besoin se faisait sentir ! Merci Mme Aïd.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Mme Nadia Bouguedoura professeure à la Faculté des Sciences Biologiques (FSB/USTHB), pour m'avoir fait l'honneur de présider le jury de thèse ainsi que l'intérêt qu'elle a accordé à ce travail.

Je désire aussi remercier chaleureusement Monsieur Zouaoui Bouznad Professeur à l'École Nationale Supérieure Agronomique (ENSA, Alger) pour l'honneur qu'il me fait en acceptant d'expertiser ce travail et de participer au jury de cette thèse.

J'exprime mes profonds remerciements à Mme Rabéa Gaceb-Terrak Maître de Conférences la Faculté des Sciences Biologiques (FSB/USTHB), pour l'honneur qu'elle me fait en acceptant d'examiner ce travail et de faire partie de ce jury.

J'exprime toute ma reconnaissance à Madame Aïcha Belkèbir Professeure à la Faculté des Sciences Biologiques (FSB/USTHB) pour l'intérêt qu'elle a manifesté pour ce travail en acceptant de participer au jury, je la remercie également pour ses conseils et ses encouragements.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres de GRPV pour le climat sympathique dans lequel ils m'ont permis de travailler : Merci à Muriel de m'avoir initié à la biologie moléculaire et à l'histologie et d'avoir répondu à mes questions, merci pour ses nombreuses invitations agréables, son soutien permanent et son amitié. Merci à Bertrand pour son aide pendant les différentes mesures physio, pour ses conseils et pour être toujours à mon secours en cas de problème. Merci à Anne-Sophie et à Delphine avec qui j'ai partagé le bureau, pour leur bonne humeur, leur soutien dans les moments difficiles et leur aide précieuse pendant mes expérimentations et merci aussi pour leurs diverses invitations sympathiques.Je leur souhaite bonne chance pour la dernière ligne droite ! Merci à Isabelle pour son aide et ses précieux conseils sur l'extraction, la séparation et les calculs des

polyamines, merci pour sa disponibilité et sa bonne humeur. Merci à Béatrice d'être toujours présente et d'avoir répondu à mes questions malgré ses diverses tâches partagées entre le secrétariat et le labo, Merci pour son aide dans la séparation des polyamines et pour avoir toujours mis à ma disposition les produits indispensables à mes différentes manip. Je tiens à remercier aussi Marc, pour sa disponibilité et sa gentillesse, merci de m'avoir aménagé une logette dans la serre et de m'avoir fourni le matériel indispensable pour la mise en culture de mes plantes à chaque stage effectué au GRPV. Merci à Imène de m'avoir appris la technique d'extraction de l'ARN et la PCR et d'être toujours à mes côtés pendant mes manipulations en biomol, merci pour sa bonne humeur et sa gentillesse. Merci à Jaques et à Brigitte pour leur générosité et leur disponibilité à donner un coup de main. Merci à Michel, Thoma L, Thoma D, Rim, Alexia, Rui-ming, Christophe, Baudoin, Héléne, Emma, ... pour avoir rendu mes séjours agréables au labo.

Un grand merci à mes ami(e)s tunisien(ne)s que j'ai côtoyé pendant mes nombreux séjours en Belgique : Sabrina, Rim, Mustapha et Yamen pour les bons moments qu'on a passé ensemble, ils ont su à leurs manières me soutenir et m'encourager. Une dédicace spéciale à Sabrina Attia, ma chère amie avec qui j'ai partagé des moments forts qu'elle trouve ici toute mon amitié.

Je remercie du fond de cœur mes ami(e)s : Selma Barris toujours prête à me rendre service et qui m'a toujours soutenue, merci pour ton amitié ; Kinza D, toujours prête à me remonter le moral, merci pour ta gentillesse et tes conseils ; Mohamed T, Fahima L, Ali Z, Ali B et Salima K, pour leurs encouragements incessants ; Karima A, pour son aide précieuse et son soutien moral ; Mes amies de toujours : Dinar, Ratiba H, Nedjma K et Lamia B pour leur soutien et leur amitié ; A tous mes camarades de promotion : Nada, Samia, Hafida, Souhila et Mina. A Naziha N. je n'oublierai jamais la sortie de Tamanrasset que Dieu ait son âme. Merci à Souhila B et Mme Sahki pour m'avoir fourni généreusement les graines de mes deux espèces qui ont fait l'objet de ce travail.

Mes remerciements vont également aux membres de l'équipe de physiologie végétale (FSB/USTHB) dont je fais partie ; Mme Abrous, Mme Belkebir, Mme Abdelkrim, Mr Djebbar, Zahia Z, Kerima B et à tous les doctorants et à la technicienne du labo.

Je voudrais remercier aussi mes amis et collègues de l'ENSA : aux membres de l'équipe pédagogique de physiologie végétale : Mme Ait Ouada, Mr Traikja, Hamida B et Dalila, pour leurs encouragements ; A Ouarda Bendjama ex-directrice des études pour sa compréhension, sa gentillesse et pour m'avoir arrangé à chaque demande de stage. A Mr Abdelkrim, Mr Keddad, Nadja Z, Houda B, Nadia B, Abdelkader L, Salima B, Badia F et Fatima pour leurs encouragements.

Un remerciement particulier à Noureddine B, pour ses conseils, son soutien permanent, pour avoir épongé mes doutes et pour m'avoir encouragé pendant les moments difficiles, et tout simplement d'être toujours présent. ...

Pour finir, je remercie profondément mes parents qui m'ont soutenu sans jamais douter de moi, qui m'ont donné les moyens, le temps et leur soutien permanent nécessaire pour poursuivre mes études jusqu'à la réalisation de ce travail, qu'ils trouvent ici l'expression de ma profonde affection. Ma sœur Fatima, qui m'a apporté énergie et confiance, son soutien indéfectible m'a permis de ne jamais baisser les bras et de pouvoir me consacrer le mieux possible à la finalisation de ce travail. Ma sœur Yasmine et mon frère Nadjib pour leur encouragement et leur affection. A ma sœur Mounia, son mari Hamza pour leur attention et leur soutien, sans oublier leurs deux petits anges Racim et Manil pour avoir égayé ma thèse de moments de bonheur.

Résumé

Ce travail a pour objectif d'améliorer la connaissance des mécanismes physiologiques de la tolérance au stress hydrique de deux légumineuses arbustives *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. La capacité à faire face au manque d'eau de ces deux espèces (réputées tolérantes à l'âge adulte) à un stade jeune plantule qui est mal connue fait l'objet de cette étude. Des jeunes plants des deux espèces âgés de six semaines sont soumis à un stress hydrique par un arrêt d'arrosage durant 32 jours pour *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et 22 jours pour *P. aculeata* L. Trois degrés de stress ont été défini selon les variations de la TRE (stress faible, stress modéré et stress sévère).

Selon les paramètres étudiés, *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *P. aculeata* L. adoptent deux stratégies différentes face au déficit hydrique. Les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* évitent le dessèchement en fermant rapidement leurs stomates au détriment de la photosynthèse, alors que les plants de *P. aculeata* L. maintiennent leurs stomates plus longtemps ouverts, ce qui leur confère une activité photosynthétique plus soutenue à un faible potentiel hydrique. La croissance pondérale des parties aériennes et racinaires de *P. aculeata* L. est affectée de la même manière, alors que les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* augmente leur système racinaire au détriment de leur système aérien pour un meilleur approvisionnement en eau. La phase claire de la photosynthèse estimée par les paramètres de fluorescence chlorophyllienne ne semble pas affectée par le stress hydrique chez les deux espèces.

Le stress hydrique génère un stress oxydatif évalué par la mesure du MDA. Afin de prévenir la photoinhibition lors de la déshydratation, les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *P. aculeata* L. développent des systèmes photoprotecteurs en réponse au stress hydrique appliqué. Il consiste à une forte augmentation de la dissipation thermique de l'énergie d'excitation du PSII mesurée par le facteur NPQ et une augmentation du rapport *ETR/A* indicateur de l'orientation des électrons vers un puits autre que la photosynthèse notamment la photorespiration, ce dernier protège l'appareil photosynthétique contre les dommages oxydatifs.

Nos résultats suggèrent que les deux espèces étudiées ont une grande capacité d'ajustement osmotique par accumulation de la proline, des polyamines et des anthocyanes, en particulier sous un stress sévère. Cependant les sucres solubles ne semblent pas être impliqués dans l'ajustement osmotique chez les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* mais leur accumulation chez les plants stressés de *P. aculeata* L. pourrait être considérée comme une conséquence de l'inhibition de la croissance plutôt qu'une tentative d'ajustement osmotique.

En plus de ces réponses, le stress hydrique a pu déclencher une accumulation des polyphénols, flavonoïdes et anthocyanes dans les feuilles des deux espèces étudiées ; ces différents composés phénoliques sont impliqués dans la gestion du stress oxydatif éliminant ainsi les espèces réactives d'oxygène (ROS).

Acacia arabica (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. semblent être des espèces performantes vis-à-vis du stress hydrique au stade jeune plantule et peuvent être intégrées dans les programmes de revégétation et dans les stratégies de lutte contre la désertification.

Mots clés : *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii*, *Parkinsonia aculeata* L., stress hydrique, statut hydrique, photosynthèse, ajustement osmotique, composés phénoliques.

Liste des abréviations

°C	: Degré Celsius.
µg	: Microgramme.
<i>al</i>	: Collaborateur.
A_n	: Taux d'assimilation nette du CO ₂
CHS	: Chalcone synthase.
Ci	: Concentration interne du CO ₂
<i>E</i>	: Taux de transpiration instantatnée
ETR	: Taux de transport des électrons
F_v/F_m	: Efficience Maximale du PSII
g_s	: Conductance stomatique
IRGA	: InfraRed Gas Analyzer
J/N	: Jour/nuit.
M	: Molaire.
MDA	: Malondialdéhyde
mg	: Milligramme.
min	: Minute.
MVF	: Matière végétale fraîche.
MVS	: Matière végétale sèche.
nm	: Nanomètre.
NPQ	: Quenching non photochimique
PAL	: Phénylalanine ammonia-lyase.
PIER	: Pacific Island Ecosystems at Risk
Put	: Putrescine
qP	: Quenching photochimique
s	: secondes
S	: Stressé
SF	: Surface Foliaire
Spd	: Spermidine
Spm	: Spermine
T	: Témoin.
TRE	: Teneur Relative en Eau
λ	: Longueur d'onde.
Ψ _s	: Potentiel osmotique
Ψ _w	: Potentiel hydrique
Θ	: Teneur en eau du sol
ΦPSII	: Efficience du photosysteme II

Liste des figures

Figure 1. Illustration de l'aspect général d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. à l'Oued Amezedjine de la région de Tamanrasset. (A) arbre, (B) tronc, (C) inflorescence et feuilles, (D) gousses et feuilles.	8
Figure 2. Illustration de l'aspect général de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (A) arbre, (B) tronc, (C) inflorescence, fleurs et feuilles, (D) gousses.....	9
Figure 3. Aire géographique de la répartition naturelle d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	10
Figure 4. Aperçue général sur la transmission et la transduction des signaux de stress.	18
Figure 5. Régulation de la biosynthèse de la proline sous l'effet de la déshydratation et de la réhydratation.....	22
Figure 6. Voie de biosynthèse des polyamines	24
Figure 7. Chaîne des transporteurs d'électrons insérés dans la membrane des thylakoïdes.....	27
Figure 8. Photosystème I. (a) : Construction et flux d'électrons à travers le photosystème I, (b) : Transport cyclique des électrons	28
Figure 9. Processus complet du cycle de Calvin	29
Figure 10. Schéma du protocole de mesure de fluorescence modulée	33
Figure 11. La production des ROS dans le chloroplaste	35
Figure 12. Cycle des xanthophylles chez les plantes supérieures	36
Figure 13. Dissipation thermique de l'énergie excédentaire par la zéaxanthine.....	37
Figure 14. Séquence de réactions et de compartimentation dans la photorespiration.....	38
Figure 15. Différentes voies de balayage des ROS dans la plante.	39
Figure 16. Structure de base des flavonoïdes	42
Figure 17. Schéma des principales voies de la biosynthèse des flavonoïdes	46
Figure 18. Graines d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B).....	50
Figure 19. Mise en germination des graines d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B) dans des boîtes de Pétri.	50
Figure 20. Mise en culture des plants d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B) dans une serre contrôlée.....	51
Figure 21. Plants d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B) âgés de six semaines de croissance.	51

Figure 22. Evolution de la Teneur en eau du sol, θ (exprimé en %, A), du potentiel hydrique, Ψ_w (B), Teneur en Eau Foliaire, TEF (C), Teneur Relative en Eau, TRE (D), transpiration foliaire et conductance stomatique, g_s (F) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.....	61
Figure 23. Evolution de la Teneur en eau su sol, θ (exprimé en %, A), du potentiel hydrique, Ψ_w (B), de la Teneur en Eau Foliaire, TEF (C), de la Teneur Relative en Eau, TRE (D), de la transpiration foliaire et de la conductance stomatique, g_s (F) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	63
Figure 24. Evolution du taux de croissance relative (exprimé en % de la longueur initiale, A), nombre de feuilles (B), surface foliaire de la 7 ^{ème} (C) et de la 16 ^{ème} feuille (D) et surface foliaire spécifique, SFS de la 7 ^{ème} (E) et de a 16 ^{ème} feuille (F) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd..	67
Figure 25. Evolution du poids sec des parties aériennes (A), des racines (B) et du rapport PR/PA (C) des plants témoins et stressés des d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd....	68
Figure 26. Evolution du taux de croissance relative (exprimé en % de la longueur initiale, A), du nombre de feuilles (B), de la surface foliaire de la 7 ^{ème} (C) et de la 16 ^{ème} feuille (D) et de la surface foliaire spécifique, SFS de la 6 ^{ème} (E) et de la 10 ^{ème} feuille (F) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	70
Figure 27. Evolution du poids sec des parties aériennes (A), des racines (B) et du rapport PR/PA (C) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	71
Figure 28. Evolution de la teneur en chlorophylles totales chez les plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B).....	75
Figure 29. Evolution du rendement photosynthétique du PSII, Φ_{PSII} (A), quenching photochimique, qP (B), efficacité maximale du PSII, F_v/F_m (C) et le taux de transport des électrons, ETR (D) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.....	78
Figure 30. Evolution du rendement photosynthétique du PSII, Φ_{PSII} (A), quenching photochimique, qP (B), efficacité maximale du PSII, F_v/F_m (C) et le taux de transport des électrons, ETR (D) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	79
Figure 31. Evolution de l'assimilation nette du CO ₂ , A_n (A) et de la concentration interne en CO ₂ , C_i (B) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.....	81
Figure 32. Evolution de l'assimilation nette du CO ₂ , A_n (A) et de la concentration interne en CO ₂ , C_i (B) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	82
Figure 33. Evolution du potentiel osmotique, Ψ_s (A), Potentiel osmotique en pleine turgescence, $\Psi_{s,c}$ (B), teneur en proline (C), en sucres solubles (D) et en amidon (E) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.....	85
Figure 34. Evolution du potentiel osmotique, Ψ_s (A), Potentiel osmotique en pleine turgescence, $\Psi_{s,c}$ (B), teneur en proline (C), en sucres solubles (D) et en amidon (E) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	86
Figure 35. Evolution de la teneur en polyamines libres foliaires, putrescine (A), spermidine (B) et spermine (C) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.....	88

Figure 36. Evolution de la teneur en polyamines libres foliaires, putrescine (A), spermidine (B) et spermine (C) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	89
Figure 37. Evolution de la teneur en Malondialdehyde, (MDA) des plants témoins et stressés de <i>Acacia arabica</i> (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B).....	94
Figure 38. Evolution de l'efficacité de transport des électrons (Rapport ETR/A) des plants témoins et stressés de <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B).	96
Figure 39. Evolution du quenching non-photochimique (NPQ) des plants témoins et stressés de <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B).....	97
Figure 40. Evolution de la teneur en caroténoïdes des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. (A) et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L. (B)..	99
Figure 41. Evolution de la teneur en polyphénols totaux (A), flavonoides (B), Anthocyanes (C) et l'activité de la PAL (D) des plants témoins et stressés d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd..	101
Figure 42. Evolution de la teneur en polyphénols totaux (A), flavonoides (B), Anthocyanes (C) et l'activité de la PAL (D) des plants témoins et stressés de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	102

Liste des tableaux

Tableau 1. Description des sous-espèces d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. présentes en Afrique tropicale.....	5
Tableau 2. Structure générale de quelques acides phénoliques	42
Tableau 3. Structure des flavonols et leurs substitutions	43
Tableau 4. Structure des flavones et leurs substitutions.....	43
Tableau 5. Structure des flavanones et leurs substitutions.....	43
Tableau 6. Structure des isoflavones et leurs substitutions.....	44
Tableau 7. Structure des flavan-3-ols et leurs substitutions.....	44
Tableau 8. Structure des anthocyanidines et leurs substitutions	45
Tableau 9. Evolution du Potentiel de turgescence; Ψ_p des plants témoins (T) et stressés (S) par d'arrêt d'arrosage d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	72
Tableau 10. Evolution de l'efficacité instantanée de l'utilisation de l'eau définie par le rapport A/E des plants témoins (T) et stressés (S) par arrêt d'arrosage d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	75
Tableau 11. Evolution du rapport Chlorophylle a/b des feuilles des plants témoins et stressés par arrêt d'arrosage d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	76
Tableau 12. Evolution du rapport Caroténoïdes/chlorophylles totales dans les feuilles des plants témoins et stressés par arrêt d'arrosage d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	99

Sommaire

I.	Introduction	1
II.	Synthèse bibliographique	4
II.1.	<i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et <i>Parkinsonia aculeata</i> L.....	4
II.1.1.	Taxonomie et nomenclature	4
II.1.2.	Description botanique.....	6
II.2.	Le stress hydrique.....	17
II.1.2.	Réduction de la perte d'eau	19
II.1.3.	Ajustement osmotique et stress hydrique	20
II.1.4.	Protéines synthétisées lors d'un stress hydrique.....	25
II.1.5.	Photosynthèse et stress hydrique	26
II.1.6.	Mécanismes de photoprotection	36
III.	Matériel et méthodes	50
III.1.	Matériel végétal et conditions de culture	50
III.1.1.	Matériel végétal utilisé	50
III.1.2.	Conditions de culture.....	50
III.1.3.	Application du stress hydrique.	51
III.2.	Paramètres mesurés.....	52
III.2.1.	Teneur en eau du sol.....	52
III.2.2.	Paramètres morphologiques	52
III.2.3.	Paramètres physiologiques	52
III.2.4.	Paramètres biochimiques.....	55
III.3.	Analyses statistiques	59
IV.	Résultats et discussion.....	60
IV.1.	Variation du statut hydrique d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et <i>Parkinsonia aculeata</i> L. lors d'un arrêt d'arrosage	60
IV.1.1.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur le statut hydrique des plants d' <i>Acacia arabica</i> ...	60
IV.1.2.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur le statut hydrique des plants de <i>Parkinsonia aculeata</i>	62
IV.1.3.	Discussion.....	64
IV.2.	Evolution de la croissance et production de la matière sèche des plants d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et <i>Parkinsonia aculeata</i> L. lors d'un arrêt d'arrosage	66

IV.2.1.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres de croissance des plants d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.	66
IV.2.2.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur la production de la matière sèche des plants d' <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.	68
IV.2.3.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres de croissance des plants de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	69
IV.2.4.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur la production de la matière sèche des plants de <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	71
IV.2.5.	Discussion.....	72
IV.3.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres liés à la photosynthèse	75
IV.3.1.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les pigments chlorophylliens chez <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd. et <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	75
IV.3.2.	Discussion.....	76
IV.3.3.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur la fluorescence chlorophyllienne.....	77
IV.3.4.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur l'assimilation photosynthétique et la concentration interne du CO ₂	81
IV.4.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur l'ajustement osmotique.....	83
IV.4.1.	Evolution du potentiel osmotique et du potentiel osmotique en pleine turgescence.	83
IV.4.2.	Evolution de la teneur en proline.....	84
IV.4.3.	Evolution de la teneur en sucres solubles et en amidon	84
IV.4.4.	Evolution de la teneur en polyamines libres.....	87
IV.4.5.	Discussion.....	90
IV.5.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur la peroxydation des lipides (Mesure du MDA)	93
IV.5.1.	Chez <i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.	93
IV.5.2.	Chez <i>Parkinsonia aculeata</i> L.	93
IV.5.3.	Discussion.....	94
IV.6.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les mécanismes de photoprotection chez <i>A. arabica</i> et <i>P. aculeata</i>	95
IV.6.1.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur la photorespiration exprimée par le rapport <i>ETR/A</i>	95
IV.6.2.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur le quenching non-photochimique (NPQ)	97
IV.6.3.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur les caroténoïdes	98
IV.6.4.	Effet de l'arrêt d'arrosage sur le métabolisme phénolique.....	100
V.	Discussion générale et conclusion.....	106
VI.	Références bibliographiques	113

I. Introduction

La sécheresse est une contrainte importante de l'environnement, qui limite non seulement le rendement et la production agricole (De Boeck et Verbeek, 2011), mais a également un impact majeur sur la stabilité des écosystèmes, en compromettant la biodiversité et en accélérant le processus de la désertification (Jury et de Vaux, 2005), particulièrement dans les zones arides et semi-arides (Albert et al., 2011).

L'extension des zones désertiques est un phénomène présentant une évolution dynamique inquiétante ; l'utilisation de certaines espèces ligneuses des régions désertiques dans le programme de reforestation peut jouer un rôle fondamental, visant à réduire l'impact de la désertification, l'extension des zones marginales et les processus d'érosion des sols. L'identification de géotypes prometteurs peut contribuer, de façon déterminante, à améliorer la pertinence d'une démarche visant à utiliser cet outil écologique dans le cadre d'une politique intégrée de préservation des ressources.

Une grande partie de la frange méridionale du Maghreb est soumise aux climats arides et semi-arides, caractérisés par des périodes sèches estivales plus ou moins longues selon le degré d'aridité (Le Houerou, 1984 ; Djellouli, 1990). Les précipitations dans ces régions sont faibles, rares et irrégulières ce qui conduit à de fortes variations interannuelles et saisonnières. Dans ces régions, les plantes sont soumises à une forte évapotranspiration et à une faible disponibilité en eau du sol. Dans ces conditions, le bilan hydrique des plantes peut se dégrader rapidement, provoquant des situations de stress hydrique.

Le stress hydrique affecte le plus souvent les mécanismes végétaux à différents niveaux du métabolisme et les réactions adaptatives sont souvent multiples. Les réponses physiologiques à la sécheresse sont très complexes et la résistance au déficit hydrique implique de nombreux mécanismes dont une limitation des pertes en eau par fermeture des stomates (Schulze et Hall, 1982), le maintien de l'approvisionnement en eau par augmentation du système racinaire et l'ajustement osmotique (Bajji et al., 2004 ; Martínez et al., 2004 ; Cattivelli et al., 2008; Chaves et al., 2010). Les solutés compatibles (tels que la proline, les sucres solubles, les polyamines ...) s'accumulent à des concentrations élevées en réponse à un stress hydrique conduisant à une diminution du potentiel hydrique des tissus (Martínez et al., 2004 ; Sperdouli et Moustakas, 2012). En outre, ces osmolytes interviennent également dans la protection et la stabilisation des macromolécules et des membranes biologiques des dommages induits par des conditions de stress et ainsi dans le piégeage des radicaux libres (Bohnert et Jensen, 1996 ; Verbruggen et Hermans, 2008 ; Szabados et Savouré, 2010).

L'activité photosynthétique avec la croissance cellulaire sont parmi les processus primaires touchés par la sécheresse (Chaves, 1991). La sécheresse entraîne une diminution progressive de la capacité photosynthétique qui peut être liée à des causes stomatiques ou non-stomatiques, en fonction de l'espèce végétale et de la cinétique d'application de stress (Cornic, 2000 ; Lawlor, 2002 ; Kim et van Iersel, 2011). En effet, le contrôle de la fermeture des stomates est fondamental pour éviter la déshydratation des feuilles, en tenant compte des réserves en eau réduite des feuilles par rapport à la vitesse de transpiration. Les pigments photosynthétiques

jouent également un rôle important dans l'adaptation et la survie des plantes dans des conditions de sécheresse, car ils contrôlent l'absorption d'énergie par le biais des chlorophylles et dissipent l'énergie en excès par les caroténoïdes.

Les photosystèmes sont considérés comme des cibles du stress hydrique ; leur endommagement conduit à l'inhibition de la photosynthèse et à l'induction d'un stress oxydatif secondaire. Ce dernier engendre la synthèse des espèces réactives de l'oxygène (ROS), provoquant ainsi une peroxydation des lipides et une altération des membranes (Faria et al., 1996 ; Ben Hassine et al., 2008; Maatallah et al., 2010).

Les composés phénoliques sont parmi les produits du métabolisme secondaire qui ont une large distribution dans le règne végétal ; plusieurs d'entre eux semblent être impliqués dans la résistance aux différents stress (Chalker-Scott, 1999 ; Winkel-Shirley, 2002 ; Parida et al., 2004). Ces composés, y compris les phénols simples (acides phénoliques et dérivés) et les polyphénols (flavonoïdes et composés polymères) jouent un rôle important dans la détoxification des radicaux libres formés sous l'effet du stress (Tattini et al., 2004; Moore et al., 2005; Ksouri et al., 2007; Chaieb et al., 2011).

La plupart des espèces cultivées sont sensibles à ces contraintes hydriques. La sélection, au sein de ces espèces, de génotype présentant une résistance accrue se heurte à la complexité des nombreux mécanismes physiologiques, dont le fonctionnement est compromis par le stress et l'identification de critères de sélection permettant de garantir l'obtention d'un matériel résistant est délicate.

Pour améliorer notre compréhension des stratégies de résistance au stress hydrique chez les plantes, une possibilité est de centrer notre attention sur des espèces qui, du fait de la sélection naturelle, se sont acclimatées à des niches écologiques où règnent ces contraintes hydriques. Ces espèces rustiques, deviennent alors des modèles de choix permettant d'infirmer ou de confirmer des hypothèses explicatives se rapportant à l'implication de telle ou telle voie métabolique dans des stratégies de résistance au stress.

La végétation ligneuse joue un rôle fondamental dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes arides et semi-arides. Deux espèces ligneuses des régions désertiques à croissance rapide, appartenant à la famille des Légumineuses ont fait l'objet de cette étude.

La première espèce appartient à la sous-famille des Mimosoideae, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii*, est un arbre endémique du Sahara central et du sahel. Il a une distribution irrégulière, mais présente un potentiel agro-forestier dans les régions semi-arides de l'Afrique. Cette espèce a un rôle déterminant dans l'équilibre écologique qui consiste au maintien et à la restauration de la fertilité des sols, notamment par leur capacité à fixer l'azote moléculaire. La répartition des populations d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est quelque peu influencée par les précipitations. Toutefois des pluies occasionnelles peuvent déclencher une régénération soudaine de cette espèce. En Algérie, dans le désert du Hoggar, *A. arabica* (Lam.) Willd. pousse dans un environnement où les précipitations sont rares et faibles.

La deuxième espèce étudiée appartient à la sous-famille des Caesalpinioideae. *Parkinsonia aculeata* L. est un arbuste originaire d'Amérique néotropicale qui a été introduite comme plante ornementale dans plusieurs parties du monde (Van Klinken et al., 2009). En raison de sa

plasticité physiologique élevée lui permettant de s'adapter efficacement à un large éventail de conditions environnementales, elle a été considérée comme une mauvaise herbe envahissante dans certaines régions du monde (Van Klinken, 2006).

Ces deux espèces sont connues pour leur capacité à résister aux conditions extrêmes de xéricité à l'âge adulte ; toutefois leur capacité à faire face au manque d'eau au stade jeune plant n'est pas encore étudiée, bien que cette étape soit particulièrement sensible à la sécheresse dans des conditions naturelles (Boureima et al., 2012).

Ce présent travail a été réalisé sur des jeunes plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L. cultivés dans une serre contrôlée et soumis à un déficit hydrique progressif provoqué par un arrêt d'arrosage, dans le but d'étudier les réponses et d'identifier ainsi les processus physiologiques de tolérance à la sécheresse.

Le premier objectif de notre travail est de déterminer les réponses physiologiques d'une espèce endémique, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et d'une espèce introduite, *Parkinsonia aculeata* L. cultivées dans une serre contrôlée et soumises à une contrainte hydrique par arrêt d'arrosage pendant 22 jours pour *P. aculeata* et 32 jours pour *A. arabica*, à partir de l'étude du statut hydrique, la croissance et la capacité photosynthétique des plants jeunes.

Le deuxième objectif de notre travail consiste à déterminer les caractéristiques adaptatives des deux espèces étudiées, tel que le mécanisme de l'ajustement osmotique par la synthèse de solutés compatibles à faible poids moléculaire tels que la proline, les sucres solubles et les polyamines.

Le stress hydrique engendrant un stress oxydatif, le troisième objectif consiste donc à évaluer le stress oxydatif par la mesure de la teneur en MDA et par la quantification des composés phénoliques induits par le stress (polyphénols totaux, flavonoïdes totaux et anthocyanes).

II. Synthèse bibliographique

II.1. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L.

Acacia arabica (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. sont deux espèces ligneuses à croissance rapide, appartenant à la famille des Fabaceae (Léguminosae), très répandues dans les régions chaudes. La première espèce est native des régions du Sahel en Afrique et la seconde indigène des Amériques ; cette dernière a été introduite dans plusieurs régions du monde.

II.1.1. Taxonomie et nomenclature






Selon la classification APG3 (2009), *Acacia arabica* (Lam.) Willd et *Parkinsonia aculeata* L. appartiennent à la division des Magnoliophyta, la classe des Magnoliopsida, la sous classe des Rosidae, l'ordre des Fabales et la famille des Fabaceae.



Sous-famille	Mimosoideae	Caesalpinioideae
Tribu	Acacieae	Caesalpinieae
Genre	Acacia	Parkinsonia
Espèce	<i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.	<i>Parkinsonia aculeata</i> L.
Sous-espèce	<i>A. arabica</i> (Lam.) Willd. ssp. <i>Adansonii</i>	/
Nom vernaculaire	Gommier rouge, Gonakier	Epine de Jérusalem

Acacia est un vaste genre pantropical, qui comprend plus de 1300 espèces dont la plupart se trouve en Australie (plus de 900), plus de 200 en Amérique, et environ 130 en Afrique. Les acacias sont des arbustes et des arbres dominants dans les brousses et savane (Ross, 1981 ; Maslin, 2001). Les Acacias, au nombre de 6 espèces (*A. arabica* (Lam.) Willd., *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, *A. ehrenbergiana* Hayne, *A. seyal* (Lovett), *A. albida* (Del.) et *A. laeta* R. Br. ex Benth.), retrouvés dans le Hoggar constituent ce que Maire (1940) nomme «Savane désertique à épineux». Ces arbres jouent un rôle social et économique de première importance pour les populations des régions désertiques (Grovel, 1993) et fournissent des ressources pour une grande diversité de mammifères, d'oiseaux et d'invertébrés (Bond et Loffell, 2001).

Acacia arabica (Lam.) Willd. ou encore *Acacia nilotica* (L.) Willd. ex Delile fait partie des quelques 130 espèces africaines d'acacia, il est généralement acceptée comme une seule espèce, extrêmement variable divisée en 9 sous-espèces, dont 3 sont originaire du sous-continent Indien et 6 réparties dans toute l'Afrique (Brenan, 1983). Les sous espèces se distinguent par la forme, la taille et le degré de pubescence des gousses et des rameaux et par la forme de l'arbre. En Afrique tropicale, les 7 sous espèces rencontrées sont présentées dans le **Tableau 1**.

Tableau 1. Description des sous-espèces d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. présentes en Afrique tropicale.

Sous-espèce d' <i>A. arabica</i>	Description	Localisation
Subsp. <i>adstringens</i> (Schumach. & Thonn.) Roberty (synonyme : <i>Acacia adansonii</i> Guill. & Perr.) 	Elle est formée de jeunes rameaux densément tomenteux avec des gousses de 13–21 mm de large dont les bords sont distinctement et irrégulièrement crénelés. Ces gousses ne forment pas de collier, et leur surface est densément tomenteuse.	Elle est présente dans la partie nord de l'Afrique tropicale depuis le Sénégal et la Gambie jusqu'à la Somalie, ainsi qu'en Algérie et en Lybie. Elle est également retrouvée en Asie occidentale jusqu'en Inde (Ali, 1973).
subsp. <i>kraussiana</i> (Benth.) Brenan : 	Elle est semblable à la subsp. <i>adstringens</i> mais les gousses sont à bords légèrement crénelés, pubescentes sur toute la surface. La partie en relief sur les graines devient glabre et d'un noir brillant lorsqu'elles sont sèches.	Cette sous-espèce prédomine en Afrique australe et en Tanzanie
subsp. <i>subalata</i> (Vatke) Brenan (synonyme : <i>Acacia subalata</i> Vatke) 	Elle est semblable à la subsp. <i>adstringens</i> mais les gousses sont à bords droits ou légèrement crénelés.	Elle se rencontre en Afrique orientale et au Soudan (Ross, 1979), elle a également été signalé au Pakistan (Ali et Faruqi, 1969), en Inde (Ali et Quaiser ; 1980) et au Sri Lanka.
subsp. <i>nilotica</i> : 	Les jeunes rameaux sont glabres à légèrement poilus. Les gousses, légèrement glabres, sont en forme de collier, étroitement et régulièrement comprimées entre les graines.	Elle se trouve au Nigéria et au Cameroun vers l'ouest en passant par toute l'Afrique septentrionale tropicale. Elle est cultivée en Tanzanie, au Zanzibar et en Iraq.
subsp. <i>indica</i> (Benth.) Brenan: 	Cette sous espèce est semblable à la subsp. <i>nilotica</i> mais les gousses sont à poils blancs et denses.	elle est indigène du Yémen, d'Oman, du Pakistan et de l'Inde (Ali, 1973). En Afrique, elle a été naturalisée en Ethiopie, Somalie, Tanzanie et Angola; Elle a été cultivée en Iran et au Vietnam, et naturalisée en Australie.

subsp. <i>tomentosa</i> (Benth.) Brenan : 	Elle est semblable à la subsp. <i>indica</i> mais les jeunes rameaux sont recouverts de poils blancs et denses.	Elle est limitée à l'Afrique, depuis la Mauritanie et le Sénégal jusqu'au Soudan, à l'Ethiopie (El Amin, 1973).
subsp. <i>leiocarpa</i> Brenan : 	Les jeunes rameaux sont glabres à légèrement poilus ; les gousses ne forment pas de collier ; elles sont étroites (de 10–13 mm de large), et les bords sont droits ou légèrement crénelés, presque glabres.	Cette sous espèce est limitée à la côte de l'Afrique orientale, depuis l'Ethiopie jusqu'au Mozambique.

Acacia arabica (Lam.) Willd. est considéré comme un des arbres les plus hauts du Sahara central; sa croissance rapide et sa capacité à résister aux conditions extrêmes de xéricité fait de lui un arbre recommandé pour les projets de reboisement et de lutte contre la désertification.

Le genre *Parkinsonia* comprend actuellement 29 espèces indigènes en Amérique et en Afrique. *Parkinsonia aculeata* L. est une espèce sauvage facilement reconnue par ses fleurs de couleurs attrayantes ; elle est très utilisée comme arbre d'ornement. Dédié à John Parkinson, apothicaire et botaniste anglais (1567-1650), cet arbre est réputé être à croissance rapide et de faible longévité. Il est illustré et décrit dans *Nova Plantarum Americanarum Genera* de Plumier (1703). La citation originale de Linné était dans *Hortus Cliffortianus* (1737). *Parkinsonia aculeata* L. a été introduit dans les zones arides comme une source alternative de bois. Il peut également être trouvé dans d'autres parties du monde comme arbre d'ornement. En Australie, il est considéré comme une espèce envahissante colonisant les zones humides.

II.1.2. Description botanique

<i>Acacia arabica</i> (Lam.) Willd.	<i>Parkinsonia aculeata</i> L.
Présentation de l'arbre	
<p>C'est un arbre épineux à tronc unique, sempervirent à caducifolié, de 2,5 à 15 m de haut dans les terrains secs mais peut atteindre 25 m de haut dans les terres humides (Fig. 1a).</p> <p>L'appareil végétatif est caractérisé par un tronc droit et cylindrique atteignant 100 cm de Ø entourée d'une écorce épaisse grise à noir brunâtre, fissurée longitudinalement (Fig. 1b). L'entaille de cette écorce libère une gomme rougeâtre (d'où le nom de Gommier rouge). Les jeunes tiges sont lisses et glabres, de couleur gris-brun. La cime d'<i>A. arabica</i> peut être verticale et aplatie ou arrondie et étendue.</p>	<p>C'est un arbuste ou un petit arbre épineux à feuilles caduques (Fig.) de 4 à 10 m de haut. (Fig. 2a).</p> <p>L'appareil végétatif est caractérisé par un tronc court et souvent tortueux atteignant jusqu'à 40 cm de Ø (Fig. 2b) ; Il peut être à tiges multiples, souvent ramifiées près du sol avec une couronne très ouverte de branches étalées et très minces. L'arbre est à feuillage tombant, vert tout le long de l'année. L'écorce de <i>P. aculeata</i> est lisse, de couleur verte (il devient brun-gris avec l'âge).</p>

<p>Les rameaux sont munis de deux épines stipulaires de 1–5 cm de long, droites mais généralement dirigées de façon caractéristique vers le bas.</p>	<p>Les branches et rameaux sont souvent de la même couleur ; les rameaux sont fins pendulaires et légèrement en forme de zigzag et glabre lorsqu'ils sont jeunes. Il est muni d'une paire de stipules au niveau du nœud.</p>
<p>Les racines</p>	
<p>Le système racinaire est profond et étendu dans les endroits secs ; la racine pivotante se développe d'abord, suivie par les racines latérales qui deviennent très compactes et massives avec l'âge. Dans les endroits inondés en revanche, le système racinaire est largement latéral.</p>	<p>Le système racinaire est profond. La racine principale pivotante, porte de menues racines secondaires et latérales.</p>
<p>Les feuilles</p>	
<p>Les feuilles sont alternes, composées bipennées, avec 2-14 paires de pennes. Le pétiole est de 0,5-2,5 cm de long ; le rachis est de 1-10 cm de long avec une glande adaxiale (parfois 2). Les pinnules de 7-36 paires par penne, sont elliptiques ou étroitement oblongues, de 1,5-7 mm x 0,5-2 mm, arrondies et obliques à la base ; Elles sont un peu glauques, et très fines, à apex obtus, glabres à pubescentes (Fig. 1c).</p>	<p>Les feuilles sont alternes composées, bipennées. Le pétiole et le rachis primaire sont réduits, 10-30 mm de long. Chaque feuille bipennée se divise en 1 à 3 paires de penne de 20-40 cm de long dont le rachis primaire se termine par une épine de 1-2 cm de long. Le rachis secondaire est vert, aplatie et contient de 20-60 paires de petites pinnules, fines, nettement dispersées et oblongues, de 2-10 mm x 1-4 mm, tombant rapidement en laissant le rachis nu (Fig. 2c).</p>
<p>Les fleurs</p>	
<p>L'inflorescence est un capitule globuleux formé de 1-6 capitules aux aisselles des feuilles, avec une paire de petites bractées dans la partie basse du pédoncule ; Le capitule compte environ 50 fleurs.</p> <p>Les fleurs bisexuées ou mâles se trouvent sur la même inflorescence, de couleur jaune vif ou jaune d'or, parfumées (Fig. 1c). Les lobes du calice de 1-2 mm de long et les lobes de la corolle de 2,5-3,5 mm de long sont glabres ou pubescents. Les étamines sont nombreuses, libres, glanduleuses, atteignant 6 mm de long. L'ovaire est supère formé d'un seul loculaire, surmonté d'un style long et mince.</p>	<p>L'inflorescence est en grappe de 4-20 cm de long à la base des feuilles non ramifiées.</p> <p>Les fleurs sont portées sur plusieurs longues tiges minces ; elles sont irrégulières et légèrement en forme de pois, odorantes, voyantes, de couleur jaune d'or de 2 cm ou plus de diamètre (Fig. 2c). Le calice est tubulaire et court à 5 lobes jaune-brun étroites. La corolle est formée de 5 pétales de 10-13 mm de long, jaune teinté d'orange et pubescent à la base, le pétale supérieur est légèrement plus grand et tacheté de rouge. La fleur est composée de 10 étamines vertes à anthères bruns d'environ 6 mm de long, Le pistil est teinté de rouge, pubescent, l'ovaire est supère formé d'un seul loculaire surmonté d'un style mince.</p>

Les fruits

Les fruits sont des gousses très variables selon les sous-espèces ; elles sont indéhiscentes, oblongues à linéaires, droites ou courbées, glabres ou veloutées, de 4-22 cm x 0,9-2,2 cm, de couleur brun-foncé à gris. Les bords de la gousse sont festonnés. La gousse est formée d'une succession d'articles renflés, légèrement étranglés. La position de chaque graine est clairement marquée par une protubérance sur les valves des gousses (**Fig. 1d**).

Les graines sont au nombre de 6 à 17 par gousse, de 6-9 mm de long et 5-8 mm de large, de couleur brun foncé à noir brunâtre, elles sont elliptiques à subcirculaires, et présentent des aréoles de 5-7 x 4-7 mm

Les fruits sont des gousses indéhiscentes, linéaires, allongées aux extrémités pointues, gonflées autour de chacune de graines pouvant mesurer de 5 à 15 cm de long et de 5 à 10 mm de large. Elles prennent une couleur marron clair ou jaune paille à maturité (**Fig. 2d**).

Les gousses contiennent généralement de 1 à 8 graines, vert olive à brunâtre ou marbré, parfois tachetées, dures, oblongues (de 0,9 cm de long) et de texture lisse.

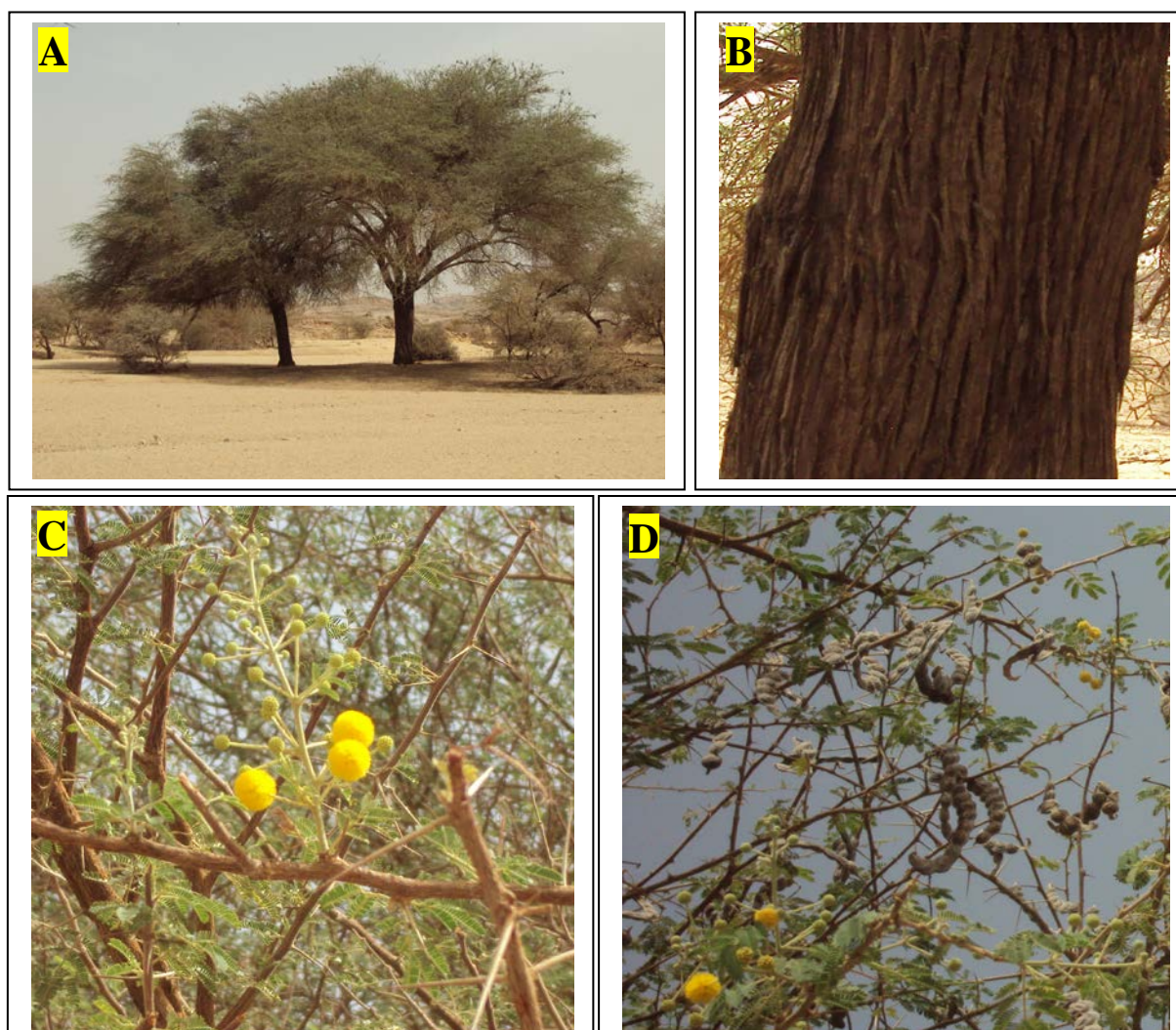


Figure 1. Illustration de l'aspect général d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. à l'Oued Amezédjine de la région de Tamanrasset. (A) arbre, (B) tronc, (C) inflorescence et feuilles, (D) gousses et feuilles. (Photographies personnelles).

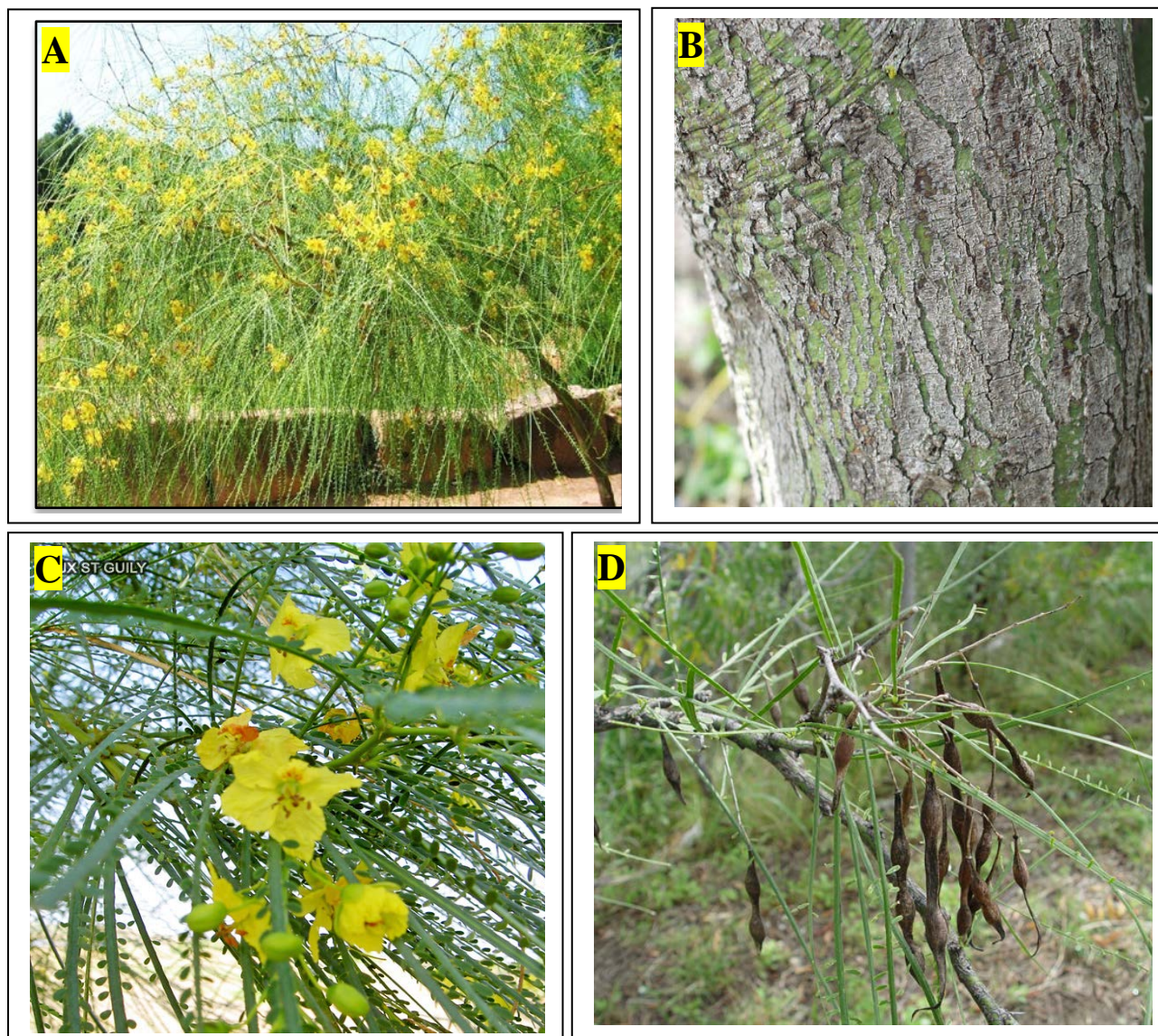


Figure 2. Illustration de l'aspect général de *Parkinsonia aculeata* L. (A) arbre, (B) tronc, (C) inflorescence, fleurs et feuilles, (D) gousses. A : [photographie personnelle](#) ; B : <http://verd-urba.diba.cat/planta/parkinsonia> ; C et D : (http://www.wildflower.org/gallery/result.php?id_image=14849, le 12 mai 2014).

II.1.3. Origine et répartition géographique

Acacia arabica (Lam.) Willd. est naturellement très répandu dans les zones sèches d'Afrique, en Asie occidentale et plus à l'est jusqu'à l'Inde et le Bangladesh. En Afrique, on le trouve du Sénégal à l'Egypte et vers le sud de l'Afrique orientale jusqu'au Mozambique, à l'Afrique du Sud (au Natal) et les îles de l'océan Indien (Le Houérou, 1988) (Fig. 3). Au Sahara central *Acacia arabica* (Lam.) Willd. prospère sur les berges sablo-limoneuses des oueds et les ravins de montagnes. (Sahki et Sahki, 2004).

Acacia arabica (Lam.) Willd. est largement introduit et cultivé dans les parties du sous-continent indien et du Pakistan où il n'est pas indigène. Il est également introduit en Australie, à Chypre, en Irak, en Indonésie et au Vietnam. Il est également planté dans son aire d'origine comme au Soudan, en Egypte, en Tanzanie et au Nigéria, principalement pour son bois et son bois de feu, et

la réhabilitation des terres. Dans certains de ces pays d'origine géographique, elle semble faire preuve d'un comportement envahissant (Holm et al., 1979).

La répartition naturelle de *Parkinsonia aculeata* L. est difficile à déterminer (Isley, 1975 ; Mc Vaugh, 1987 ; Woods, 1992). De vastes peuplements purs isolés de *P. aculeata* L. se trouvent dans le sud des Etats-Unis, au Mexique et en Amérique centrale. Il est introduit et largement distribué en Floride, Jamaïque, Afrique du sud, Ouganda et en Inde (DNR, 1998 ; PIER, 2000 ; Wagner et al., 1999) (Fig. 3).

Parkinsonia aculeata L. est généralement considéré comme originaire de l'Amérique du Nord, cependant, des études de phylogénie infra-spécifique ont été reconstruites en utilisant 3 régions du gène chloroplastique. Ces données montrent que l'aire de répartition naturelle de *P. aculeata* L. est l'Amérique néotropicale ; en effet, les spécimens introduits récemment en Afrique et en Australie semble être des populations provenant d'Amérique du Sud (Hawkins et al., 2007).

Plusieurs populations génétiquement distinctes de *P. aculeata* L. ont été identifiées à travers les Amériques:

- ✓ Le nord et l'ouest du Mexique, le sud-ouest des Etats-Unis et Cuba;
- ✓ L'est et le sud du Mexique et le sud-est des Etats-Unis;
- ✓ Le Venezuela;
- ✓ L'Amérique Centrale; et
- ✓ L'Argentine.

La lignée Argentine est estimée avoir divergé des autres lignées il y a 9,1 millions années, et la lignée Mexique Nord à partir des lignées méso-américains-Venezuela il y a 5,2 millions années avant la formation de l'isthme de Panama (Hawkins et al., 2007). Des populations divergentes supplémentaires peuvent exister en Amérique du Sud, mais celles ci n'ont pas été analysées génétiquement.

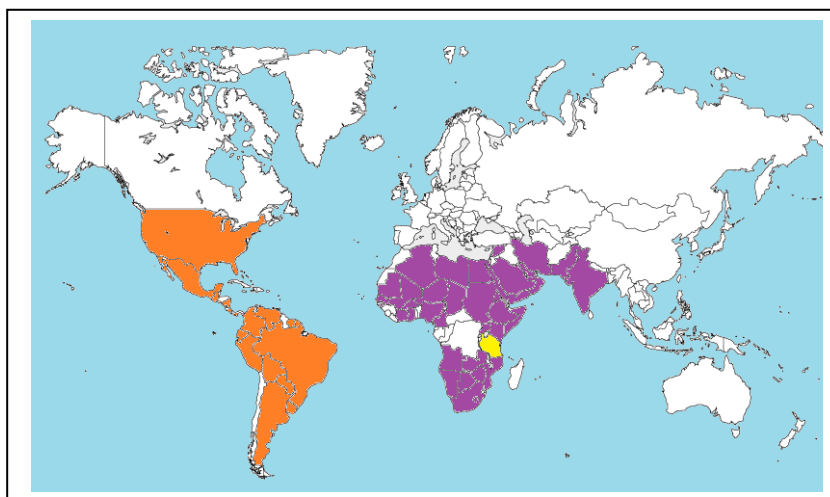


Figure 3. Aire géographique de la répartition naturelle d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (■) et de *Parkinsonia aculeata* L. (■). En Tanzanie les deux espèces sont indigènes (■).

II.1.4. Biologie et écologie

Diversité. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. montre une grande variation morphologique ; 9 sous-espèces sont reconnues (Brenan, 1983), ce qui indique des niveaux élevés de variation génétique. L'espèce est pollinisée par les insectes, et les taxons forment un complexe polyploïde: la plupart sont tétraploïdes ($2n=52$), mais un plus grand nombre de chromosomes ont été trouvés dans *A. nilotica* subsp *nilotica* ($2n=104$) et *A. nilotica* subsp *tomentosa* ($2n=208$) (Nongonierma, 1976).

parkinsonia aculeata L. est facilement délimité morphologiquement de toutes les autres espèces de *Parkinsonia* (Hawkins, 2001); Cependant, la variation génétique intra-spécifique considérable se produit à travers sa distribution dans l'aire de répartition naturelle (Hawkins et al. 2007).

Parkinsonia aculeata L. a un nombre de chromosome mitotique de ($2n=28$) (Hawkin et al., 1998). Des hybrides naturels ont été décrits entre *Parkinsonia aculeata* L. et *Cercidium praecox* (Ruiz et Pavon) Harm, cet hybride est un épineux des zones arides avec une distribution discontinue s'étendant sur les régions tropicales du nord de l'Amérique du sud (Carter et Rem, 1974).

Physiologie et phénologie. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. fleurit à un âge relativement jeune, environ 3 à 4 ans dans des conditions idéales. La floraison est prolifique et intervient sur les pousses de la saison en cours, principalement durant la saison des pluies. Si l'approvisionnement en eau est suffisant, il peut y avoir plusieurs floraisons par an (Gupta, 1993).

En Afrique de l'ouest, la floraison d'*A. arabica* subsp *adstringens*, se produit durant toute l'année avec un pic en octobre, celle de la subsp *nilotica* en septembre/octobre et enfin celle de la subsp *tomentosa* un peu plus tard en novembre. Le pic de fructification a lieu en janvier pour la subsp *adstringens* et subsp *tomentosa* et en avril pour la subsp *nilotica* (Gupta, 1993).

Des variations importantes dans le temps de la floraison et de la fructification de *parkinsonia aculeata* L. s'effectuent selon les régions. La tendance générale est que la floraison se produit durant les mois les plus chauds après l'hiver et les gousses se développent peu après. En Amérique centrale, le pic de floraison a lieu en février à mars, avec une floraison sporadique par la suite. La floraison est un peu plus tardive au Mexique et dans le sud de Etats Unis avec un pic de floraison qui se produit entre avril et mai. En Inde, la floraison est en avril et mai, avec une floraison sporadique presque toute l'année (Troup et Joshi, 1983). En Australie, les plantes fleurissent généralement en mai ou en juin, mais comme ailleurs, la floraison sporadique peut se produire tout le long de l'année (Parsons et Cuthbertson, 1992). Les gousses mûrissent et tombent environ trois à quatre mois après la floraison. Cependant, les arbres établis peuvent avoir quelques fleurs et/ou des fruits à tout moment de l'année (Weed Management guide, 2003).

Chez *Parkinsonia aculeata* L., les pinnules peuvent être partiellement ou totalement caduques en saison sèche, mais les rachis secondaires phyllodial sont persistants.

Biologie de la reproduction. Un arbre mature d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. peut produire 2000-3000 gousses dans une bonne saison de fructification, chacun avec généralement entre 8-16 graines, ce qui donne 5000 à 16000 graines/Kg selon les sous-espèces.

L'arbre produit des gousses en abondance après 5-7 ans de croissance. Il existe des variations considérables dans le degré de production de semences ; une reproduction élevée est enregistrée

au cours des années très humides ou dans des endroits favorables tel qu'à côté de canaux d'eau (Carter, 1994). Les arbres adjacents à l'eau sont capables de reproduire la plupart des années (Anon, 2001), mais les arbres situés dans les zones arides produisent peu de graines en absence de pluies d'hiver (Carter, 1994). Les graines sont dispersées par les mammifères herbivores, notamment le bétail (Carter, 1994) et une forte proportion de graines sont viables pendant plus de sept ans (Anon, 2001).

Parkinsonia aculeata L. commence à fleurir et à produire des fruits 5 à 6 années après la plantation. Lorsque les gousses virent au brun foncé, elles sont collectées à partir des arbres et placées à l'ombre jusqu'à ce qu'elles soient bien sèches pour être ouvertes à la main.

Les graines de *Parkinsonia aculeata* L. conservent leur viabilité pendant au moins 9 ans quand elles sont entreposées dans des contenants hermétiques à 4°C et en présence de 5,7% d'humidité (Fournier, 2002). *Parkinsonia aculeata* L. peut produire de grandes quantités de graines qui sont pour la plupart dispersées soit par les eaux ou à proximité des arbres mère.

La propagation d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd et de *Parkinsonia aculeata* L. est généralement prolifique par graine et par semis si les gousses sont indéhiscents. La germination des graines se fait après un temps de latence important. Une graine peut germer après avoir séjourné plusieurs années sur le sol. Toutefois, les graines des deux espèces ont des téguments durs comme c'est le cas de la majorité des légumineuses ligneuses et nécessite donc un prétraitement avant le semis. Les graines peuvent être immergées dans l'eau très chaude (80°C) pendant environ 30 minutes ou dans l'eau bouillante pendant 5–15 secondes, puis trempées 24 heures dans l'eau froide avant le semis. La germination peut également être améliorée par scarification mécanique ou en trempant les graines dans l'acide sulfurique concentré (90%) pendant 10–30 minutes puis en les rinçant dans l'eau froide (Fournier, 2002), ou en les laissant fermenter dans une bouse de vache humide pendant 48 heures (Van Klinken et Flack, 2005).

Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd, le semis a lieu de février à avril et se fait généralement en pot ou en sachet. La plantation s'effectue en début de saison des pluies. Le semis direct au champ est la méthode de plantation la plus répandue. Le semis en lignes à raison de 1 kg/ha de graines est recommandé (Grovel, 1993). *Acacia nilotica* var. *adansonii* doit particulièrement être protégé des inondations durant les premières années. Une protection contre le bétail (chèvres et moutons en particulier) est également nécessaire

La propagation de *Parkinsonia aculeata* L. se fait également par bouture (Racine ou tige) ou par marcottage aérien (Singh, 1989).

Exigences environnementales. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. se développent dans les régions arides et semi-arides et les régions tropicale humide ; elles sont très exigeantes en lumière et montrent un héliotropisme très marqué ; elles croissent dans des endroits où les températures moyennes annuelles sont comprises entre 15–28°C, et supportent des températures journalières maximales de 50°C (Quezel, 1954 ; Hocking, 1993 ; Luna, 1996). *Acacia arabica* (Lam.) Willd. est gélif lorsqu'il est jeune, contrairement à *Parkinsonia aculeata* L. qui tolère bien les faibles gelées (-8°C) (Floridata, 2001), bien que le dépérissement se produit après les gelées intenses ou prolongées (Hocking, 1993).

Acacia arabica (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. prospèrent dans des zones aux précipitations annuelles variant de 250 à 1500 mm, toutefois les extrêmes qui sont de 100 mm et 2300 mm pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ne se rencontrent qu'en culture irriguée ou lorsqu'elle est plantée en dehors de son aire de répartition naturelle. Par ailleurs *P. aculeata* L. peut survivre dans des régions qui reçoivent moins de 300 mm de précipitations annuelles. Les deux espèces possèdent une très bonne résistance à la sécheresse et elles sont conseillées pour plantation en milieux arides et désertiques.

Selon la sous-espèce, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. tolère non seulement la sécheresse mais aussi les inondations pendant plusieurs mois. Elle montre deux préférences écologiques très distinctes en Afrique. On trouve les subsp. *adstringens*, *leiocarpa* et *subalata* dans les savanes arborées, les savanes herbeuses et les forêts arbustives sèches sur les sols très sablonneux à limoneux, ainsi que sur les terrains latéritiques et calcaires (Jansen et Cardon, 2005). La subsp. *Kraussiana* préfère également les savanes herbeuses sèches, notamment sur les limons sableux compacts, les sols superficiels granitiques ou argileux le long des canaux de drainage et des rivières, mais ne tolère pas les inondations. D'autre part, on ne trouve les subsp. *nilotica* et *tomentosa* qu'au bord des rivières et dans des zones périodiquement inondées sur des sols d'alluvions argileux. Elle est désormais largement plantée dans les fermes des régions de plaines et se développe aussi sur des sols salins, sodiques ou alcalins de même que sur des sols présentant des croûtes calcaires (Jansen et Cardon, 2005).

P. aculeata L. sont des plantes qui vivent rarement plus de 20 à 30 ans (Van klinken et al., 2009). Les populations de *P. aculeata* L. présentent un large éventail de facteur de mortalité, y compris le dépérissement causé par les agents pathogènes transmis par le sol (Toh et al., 2008), Diplock et al., 2006 et 2008; Toh, 2009; Van klinken et al., 2009a), les fortes gelées, les incendies et les moutons (Van Klinken et al., 2009).

Associations. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. forme des nodosités et fixe l'azote partout dans son aire de répartition naturelle ; il est sélectif dans son association avec *Rhizobium* et ne forme des nodosités racinaires efficaces qu'avec quelques souches. Des graines enrobées avec la souche *Rhizobium* ANM 18 et ensuite semées dans des polysacs ont permis une croissance nettement meilleure des plants (Cardon, 2003). *Acacia arabica* (Lam.) Willd. forme également des associations mychorhiziennes avec *Glomus spp.* Il ne drageonne que très rarement (Njiti et Galiana, 1996). Par ailleurs *Parkinsonia aculeata* L. est l'une des espèces de la sous-famille des Caesalpinoideae qui ne fixe pas l'azote (Sprent, 1986) ; en effet, la nodulation est rare chez les Caesalpinoideae sauf dans la tribu des Caesalpinieae et du genre *Chamaecrista* (Lajudie, 1998).

II.1.5. Utilisation

Acacia arabica (Lam.) Willd et *Parkinsonia aculeata* L. sont utilisées comme arbres d'ornements et d'ombrage (Howes, 1946 ; Troup and Joshi, 1983; Dimmitt, 1987). Les deux espèces sont utilisées également comme plantes mellifères précieuses (Eisikowitch et Masad, 1982).

Acacia arabica (Lam.) Willd et *Parkinsonia aculeata* L. sont considérés comme des arbres fourragers. Les feuilles et les fruits par leurs valeurs nutritionnelles sont broutés par les moutons, chèvres et les chameaux (Grovel, 1993 ; Hawkins, 2001).

Un arbre d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. peut fournir jusqu'à 80 kg de gousses par an. Il est considéré dans certaines parties de l'Inde et à Djibouti comme l'arbre fourrager par excellence, leurs gousses sont utilisées comme fourrage et contiennent environ 11–16 % de protéines brutes et 8–21 % de fibres brutes. Les graines ont des taux faibles d'inhibiteurs de protéinase, telles que la trypsine et la chymotrypsine ce qui les rend particulièrement intéressant pour les bovins. Les graines favorisent également l'augmentation de la production et de la qualité du lait (Grovel, 1993). Les gousses et le feuillage de *Parkinsonia aculeata* L. semblent être consommés par le bétail seulement en temps de pénurie comme la saison sèche (Deveze, 2004), et dans certaines régions du monde. Les branches de *Parkinsonia aculeata* sont élaguées pendant les périodes sèches pour nourrir les moutons et les chèvres (Hawkins, 2001).

Acacia arabica (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. par leur tolérance aux conditions de sécheresse, d'inondation et de salinité sont souvent utilisés pour la réhabilitation des sols (Grovel, 1993 ; Hocking, 1993 ; Hawkins, 2001). Ils sont utilisés pour les programmes de reboisement des milieux dégradés (sols lourds et mal-drainés) (Vassal, 1998 ; Hughes, 1989) et les programmes de conservation et de protection des eaux, des sols contre l'érosion (M'Baré, 2001) ainsi que la fixation des dunes (Subsp *Adansonii*).

Acacia arabica (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. par leur croissance rapide sont couramment utilisés comme une espèce de couverture épineuse et comme brise-vents dans les zones arides et dans plusieurs régions du monde (Howes, 1946 ; Dimmitt, 1987). *A. arabica* (Lam.) Willd est un arbre qui peut croître sur des sols irrigués avec des effluents de tannerie, et colonise efficacement terrils des mines de charbon (Jansen et Cardon, 2005).

Acacia arabica (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. sont également utilisés dans l'alimentation humaine. Les graines grillées d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. servent de condiment et les jeunes gousses sont parfois consommées comme légumes (Grovel, 1993) et les graines crues de *Parkinsonia aculeata* L. ont été utilisées comme une source de nourriture en Mexique et en Inde (Hawkins, 2001).

Le bois de cœur est rouge pâle à marron rosé, fonçant souvent au contact de l'air, se distinguant très nettement de l'aubier qui est d'un blanc jaunâtre. Bien que difficile à scier, le bois est dur, résistant et lourd. Il fait un excellent combustible, la valeur énergétique du bois de cœur sans humidité étant de 20 710 kJ/kg. Il produit du charbon de bois de qualité supérieure avec une valeur énergétique de 27 950–28 600 kJ/kg (Malgras, 1992 ; Arbonnier, 2000). Il est utilisé également dans la construction et pour la fabrication de différents ustensiles ménagers, et des haies. Le bois entre dans la construction, ainsi que dans la confection des pirogues, de manches d'outils et d'instruments aratoires (Grovel, 1993). Le bois d'*A. arabica* (Lam.) Willd. a une forte teneur en silice qui émousse rapidement les outils de coupe mais il est très résistant s'il est bien conditionné.

Le bois de *P. aculeata* L. peut être utilisé pour la menuiserie, il est considéré comme facile à travailler, mais il est fragile et de durabilité douteuse. Toutefois, Il est employé dans l'édification des haies, brise-vent et carburant (bois de feu et charbon de bois) il est parfois utilisé dans la fabrication du papier de faible qualité (Woods, 1988 ; Hawkin, 2001). Très riche en tannins, l'écorce et les gousses sont utilisées pour tanner les cuirs (Arbonnier, 2002). La teneur en tanin

de gousses égrenées peut atteindre jusqu'à 50%. Les gousses donnent un cuir légèrement coloré, mou, idéal pour la reliure.

Acacia arabica (Lam.) Willd. a des propriétés médicinales reconnues au Sénégal et au Soudan, en Arabie Saoudite et en Inde (Malgras, 1992 ; Arbonnier, 2002). Les tanins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. contribuent à ses multiples usages médicaux, la plante agissant comme un puissant astringent. Une décoction du fruit est considérée comme un fébrifuge, et les graines ont des activités antipaludéennes, antidiabétiques, anti-hypertensives et antispasmodiques. Les gousses ont des propriétés molluscicides et algicides, et sont introduites dans les étangs au Soudan afin de tuer les escargots vecteurs de la schistosomose sans mettre en danger les poissons. L'écorce, la gomme, les feuilles ainsi que les gousses entrent dans la fabrication de nombreux médicaments traditionnels, car elles possèdent des propriétés anti-inflammatoires.

Parkinsonia aculeata L. a été largement utilisé dans la médecine populaire traditionnelle (Barbosa et Prado, 1991). Les feuilles de cet arbre sont utilisées en infusion depuis des siècles comme antiseptique et antipyrétique (Burkill, 1995 ; Hawkins, 2001). Des études récentes ont montré que *P. aculeata* L. a des propriétés antibactériennes (Leite et al., 2010 ; Divya et al., 2011).

Toutefois, son utilité peut être limitée par ses tendances mauvaises herbes (Hughes, 1989). En Australie *P. aculeata* L. semble avoir été planté principalement comme arbre d'ornement et d'ombre mais il est très invasif autour de points d'eau (Thorp and Lynch, 2000). Des stratégies de contrôle (Deveze, 2004) et de lutte biologique (Van Klinken et Heard, 2012) sont mises en place pour limiter la propagation de *Parkinsonia aculeata* L..

II.1.6. Phytochimie

Plusieurs parties d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. sont riches en tanins, acide stéarique, acide ascorbique, carotène, protéines brutes, fibres brutes, calcium, magnésium et sélénium (Basu et al., 1947 ; Meena et al., 2006). Les tanins des gousses tombées à terre s'hydrolysent dans le sol en donnant des acides gallique et ellagique qui sont allélopathiques pour la couche d'herbe sur le sol.

Deux flavanols molluscicides très actifs, l'épigallocatechine-7-gallate et l'épigallocatechine-5,7-digallate, ont été isolés des gousses. L'écorce constitue l'une des matières tannantes les plus importantes du nord de l'Inde ; sa teneur en tanin varie entre 7–20 % du poids sec, avec un rapport tanins/non tanins de 1,5. Les tanins, qui appartiennent au groupe des proanthocyanidines, voient leur teneur augmenter dans l'écorce à mesure que l'arbre vieillit (Jansen et Cardon, 2005).

L'écorce contient également des matières colorantes du type des "phlobatanins", qui donnent une couleur rouge foncée au cuir. On obtient de meilleurs résultats pour tanner le cuir en mélangeant l'écorce avec des myrobalans (proportion de 2:1) ou en contrôlant le pH du bain de tanin (Jansen et Cardon, 2005).

La gomme appelée gomme arabe a été recueillie dans les forêts du Nil depuis l'époque des pharaons, pour une utilisation dans les peintures et les médicaments. Elle a des propriétés similaires à celles de la vraie gomme arabe d'*Acacia senegal*. La couleur de la gomme

d'*Acacia nilotica* varie, allant du brun jaunâtre très pâle au brun rougeâtre foncé. Ce sont les gommés les plus claires, solubles dans l'eau et très visqueuses, qui sont les plus prisées ; les tanins présents dans les gommés plus sombres réduisent leur solubilité. La gomme a une teneur en eau d'environ 13 %. Elle se compose de galactoarabane qui donne par hydrolyse L-arabinose, D-galactose, L-rhamnose, acide D-glucuronique et acide 4- O-méthyl-D-glucuronique (Jansen et Cardon, 2005).

Des analyses phytochimiques de l'extrait méthanolique des feuilles de *P. aculeata* L. a révélé la présence des alcaloïdes, des flavonoïdes, des C-glycosides, des terpenoïdes et des saponines (Singh et al., 2011). Des minéraux tels que Ca, Mg, Na, K, P, Cu, Fe, Mn et Zn sont présents dans les feuilles et les branches de *P. aculeata* L. (Ramirez et al., 2006).

Les feuilles de *Parkinsonia aculeata* L. contiennent des C-glycosylflavones tels que orientine, iso-orientine, vitexine et Iso-vitexine (Divya et al., 2011), des C-glycosides (Bhatia et al., 1966 ; El-Sayed et al., 1991).

Peu de roténoïdes tels que le rotenone, elliptone et degueline ont été isolés des différentes parties de *Parkinsonia aculeata* L. (racines, tige, feuilles, gousses et graines) (Kamal and Mathur, 2007).

II.1.7. Ennemis naturels

Une large gamme de ravageurs, herbivores et pathogènes attaquent les arbres d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. en Afrique et en Inde mais aucune ne limite sa culture (Browne, 1968 ; Brunck, 1994).

Parmi les insectes les plus nocifs, le cérambyx *Celosterna scabrator* foreur de la tige et de la racine, se nourrit d'écorce tendre qui cause le dépérissement de l'arbre. Les larves sont ramassées à la main pour limiter les dégâts. Les insectes défoliateurs les plus nocifs sont *Euproctis lunata* et *Euproctis subnotata*, qui défeuillent parfois des parcelles de forêts en Inde.

Les insectes les plus importants qui affectent les graines sont deux espèces de coléoptères bruches en Afrique : *Bruchidius uberatus* et *Callosobruchus maculatus* qui peuvent détruire 70 % de la récolte de graines (Ernst et al., 1990). Les vrillettes (*Sinoxylon* spp. et *Lyctus africanus*) attaquent l'aubier du bois d'œuvre abattu.

Parmi les champignons les plus nuisibles, le *Fusarium oxysporum* provoque la fonte des semis et *Fomes pappianus* cause la pourriture de la tige et attaque les vieux arbres. L'élimination des sporophores et des individus contaminés, combinée avec une meilleure aération du sol, protège les arbres dans une certaine mesure. Les animaux sauvages, les chameaux et les chèvres peuvent causer des dégâts considérables aux arbres même si un léger pâturage par les moutons contribue à éliminer l'herbe concurrente (Jansen et Cardon, 2005).

Peu de ravageurs et de maladies importantes sont reportés pour *Parkinsonia aculeata* L.. Singh (1989) a noté les dégâts des termites sur les semis. En Inde, les larves de *Enarmonia malesana* provoquent des trous dans les gousses et *Icerya aegyptiaca* et *Pseudoaonidia tesarata* se nourrissent de la sève (Troup et Joshi, 1983).

Woods (1992) a réalisé une étude des agents possible de lutte biologique de *Parkinsonia aculeata*, et recueille 65 espèces d'insectes phytophages de *Parkinsonia aculeata* L. qui croissent

dans la région sud-ouest des Etats-Unis et dans le Mexique. *Parkinsoia aculeata* L. est considéré comme un hôte secondaire de *Icerya aegyptiaca*, mais cette espèce est si polyphage, très répandue et préjudiciable pour les espèces de cultures commerciales, il ne peut donc pas être considéré pour la lutte biologique.

II.2 - Le stress hydrique

Les plantes dans la nature sont constamment exposées à divers stress résultant de conditions environnementales défavorables qui nuisent à leur croissance et à leur développement (Atkinson et Urwin, 2012). Les plantes doivent donc affronter différents types d'agressions et s'y adapter. Elles ont de ce fait développé des stratégies d'adaptation pour répondre aux changements environnementaux en modulant et en ajustant en permanence leur métabolisme. Les plantes perçoivent les signaux environnementaux et les transmettent à la machinerie cellulaire pour activer les mécanismes de réponses adaptées qui déterminent chaque jour leur survie.

Le stress hydrique est l'un des principaux facteurs de stress qui touche la vie de tous les organismes. Le stress hydrique peut résulter soit d'une disponibilité insuffisante de l'eau en raison de la sécheresse ou d'une présence excessive de l'eau dans l'environnement de la plante (Jaleel et al., 2007a,b). La sécheresse se produit lorsque le niveau d'humidité du sol et l'humidité relative dans l'air sont faibles, et lorsque la température est élevée (Sankar et al., 2008). La majorité des processus de la plante est affectée directement ou indirectement par l'approvisionnement en eau (Akinci, 1997 ; Lobell et al., 2013). Les plantes, ont besoin d'eau pour leur croissance et leur germination. La plante subit un stress hydrique lorsqu'il y a une dégradation du bilan entre la perte d'eau par transpiration et l'absorption d'eau du sol par les racines et ces deux conditions coïncident souvent sous des climats arides et semi-arides (Sakcali et al., 2008). La majorité des plantes terrestres est exposée à des stress hydriques à court et à long terme à certains moments de leur cycle de vie et a tendance à développer des mécanismes d'adaptation aux conditions environnementales. L'intensité et la durée du déficit hydrique déterminent l'intensité de la réponse au stress (Pugnaire et al., 1999). Certaines plantes peuvent s'adapter plus facilement que d'autres.

La transmission ou transduction de signaux de stress constitue la première étape physiologique par laquelle la plante met en place sa machinerie d'adaptation ou de réponse aux différents stress environnementaux (Fig. 4). Ainsi une voie de transduction d'un signal commence par la perception de ce signal au niveau de la membrane (par un senseur ou non), suivie par la production de l'inositol-1, 4, 5-triphosphate (IP3) et de diacylglycérol (DAG) qui proviennent de l'action de la phospholipase C (PLC) sur le phosphatidylinositol-4,5-diphosphate (PIP2). L'IP3 interagit avec un récepteur spécifique sur la membrane du réticulum endoplasmique, ce qui permet l'ouverture de canaux et entraîne ainsi la libération du calcium contenu dans les vésicules (Fig. 4).

Ces événements conduisent à l'activation de protéines cibles qui sont directement impliqués dans la protection cellulaire. L'activation de ces gènes se trouve être impliquée dans la production des hormones végétales comme l'acide abscissique (ABA), l'éthylène et l'acide salicylique (SA) qui à leur tour initient une deuxième série de signaux qui peut être responsable des réponses d'adaptation et de la tolérance à un stress hydrique (Osakabe et al, 2011 ; Nishiyama et al, 2013).

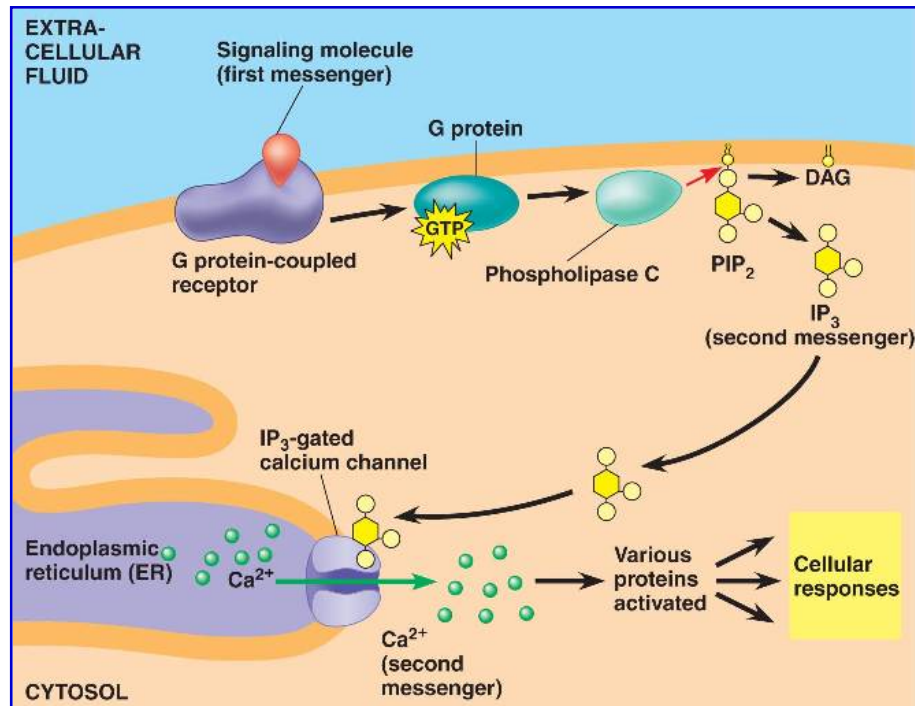


Figure 4. Aperçu général sur la transmission et la transduction des signaux de stress. (http://bio1151b.nicerweb.com/Locked/media/ch11/11_13CalciumSignalPath_3-L.jpg, le 25 novembre 2014).

La spécificité des réponses au stress chez les plantes est en outre déterminée par un réseau de régulation complexe des mécanismes moléculaires qui comprennent l'interaction entre les facteurs de transcription, les cascades de kinases, la production d'espèces réactives de l'oxygène ainsi que l'implication de facteurs de choc thermique et des petits ARN (Atkinson et Urwin, 2012 ; Osakabe et al., 2013 et 2014).

Le manque d'eau est un facteur déterminant pour la croissance des plantes, particulièrement dans les régions arides et semi-arides.

Le déficit hydrique cause des désordres cellulaires liés directement à la perte d'eau (une diminution de la teneur relative en eau, TRE), qui entraîne la perte de la pression de turgescence, qui a des conséquences sur la capacité d'expansion cellulaire ce qui affecte la croissance de la plante entière (Van Hees, 1997 ; Albouchi et al., 2000).

Le stress hydrique varie d'un stress modéré et de courte durée, à un stress extrêmement sévère et prolongée (Pereira et Chaves, 1993 ; Bottner et al., 1995). Au niveau de la plante entière, l'effet du stress hydrique est généralement perçu comme une diminution de la photosynthèse et de la croissance et il est associé à une altération du métabolisme du carbone et de l'azote (Cornic et Massacci, 1996). Dans les quelques secondes qui suivent le début du stress hydrique, les réponses à court terme principalement liées à la régulation des stomates, apparaissent. Ces réponses conduisent à une réduction de la perte d'eau par transpiration et la maximisation de l'absorption du CO₂. L'efficacité optimale de ces premières réponses est jugée responsable du maintien d'un rapport transpiration/photosynthèse (Kozłowski et al., 2002).

Une réponse à mi-parcours, connue comme mécanisme d'acclimatation qui survient quelques heures qui suivent le début du stress hydrique consiste en l'accumulation de solutés, des modifications de l'élasticité de la paroi cellulaire et des changements morphologiques.

Des adaptations au stress hydrique à long terme sont caractérisées par une variation dans les réponses des gènes, des modifications anatomiques et physiologiques dans le but de réduire la croissance globale pour équilibrer l'utilisation des ressources (mobilisation des ressources des feuilles vers les racines) (Chapin, 1991).

En réponse à un stress hydrique, une pléthore de modifications se produit dans le milieu intracellulaire des cellules végétales : modification des différentes voies métaboliques, changements dans l'absorption des éléments nutritifs, synthèse de nouvelles protéines, modulation de la production de radicaux libres. Tous ces changements précèdent l'induction des voies de signalisation.

Certaines études montrent que l'ABA appliqué de manière exogène ou généré par le stress hydrique, intervient comme un signal réduisant le taux de croissance cellulaire (Wilkinson et Davies, 2010). Le stress hydrique diminue la longueur des tiges chez *Arabidopsis thaliana* (Park et al., 2007), *Glycine max* (Specht et al., 2001), *solanum tuberosum* (Heuer et Nadler, 1995), *Abelmoschus esculentus* (Sankar et al., 2008) et *Petroselinum crispum* (Petropoulos et al., 2008). Il réduit l'expansion des feuilles, ce qui provoque une diminution de la transpiration chez *Populus* (Ren et al., 2007). Le stress hydrique conduit également à la chute des feuilles les plus anciennes observée chez *Populus* (Giovannelli et al., 2007) et *Betula papyrifera* (Gu et al., 2007). La réduction du volume cellulaire est du également à l'augmentation de la concentration de solutés dans la cellule qui comprime la membrane plasmique et augmente son épaisseur.

Pour augmenter l'absorption de l'eau et maintenir une pression osmotique minimale au cours du stress hydrique, de nombreuses plantes augmentent la croissance de leur système racinaire, pour augmenter leur approvisionnement en eau, c'est ce qui a été observé chez *Catharanthus roseus* (Jaeel et al., 2008a) et *Phoenix dactylifera* (Djibril et al., 2005). Souvent, la réponse d'une plante soumise à un assèchement du sol se traduit par une allocation préférentielle de la biomasse vers les racines, exprimée par une augmentation du rapport du poids sec de la partie souterraine/la partie aérienne (Van Hees, 1997). Cependant, l'importance de ces effets varie selon l'espèce et l'intensité du stress hydrique subi.

II.1.2. Réduction de la perte d'eau

Lorsque les plantes sont confrontées soudainement à un stress hydrique, elles répondent rapidement par la fermeture de leurs stomates. Cette fermeture des stomates augmente l'efficacité de l'utilisation de l'eau, ce qui réduit la quantité d'eau perdue par transpiration (Farooq et al., 2009). Une faible transpiration due à la fermeture des stomates signifie moins de refroidissement des feuilles et moins d'absorption et de transport des nutriments. Plusieurs mécanismes et voies de signalisation conduisent à la fermeture des stomates dans des conditions défavorables, ces voies peuvent être de nature passive ou active.

- **La fermeture hydropassive** des stomates se produit lorsque la perte d'eau par évaporation à partir des cellules de garde est importante, ce qui conduit à une perte rapide de turgescence et à une plasmolyse cellulaire (Luan, 2002).
- **La fermeture hydroactive** des stomates se produit lorsque la plante perçoit un déficit hydrique, elle est provoquée par l'ABA et par une concentration élevée en CO₂ qui active les voies de signalisation (Kim et al., 2010). L'ABA est un constituant normal des feuilles, il est synthétisé en faible quantité dans les cellules du mésophylle et s'accumulent dans les chloroplastes. En réponse à un stress modéré, les faibles quantités d'ABA stockées constituent une première ligne de défense contre la perte d'eau ; elles sont transportées dans l'apoplasme par le courant de la transpiration vers les cellules de garde, en initiant leur fermeture. Ensuite une synthèse de l'ABA dans les racines peut être détectée. Cette phytohormone est transportée vers les cellules de garde permettant de prolonger la fermeture des stomates. Son transport est effectué par des transporteurs ABC (ATP-binding cassette) situés dans la membrane plasmique (Kang et al., 2010). La taille de l'ouverture stomatique est régie par la pression de turgescence et le volume des cellules de garde (Schroeder et al., 2001 ; Kim et al., 2010).

II.1.3. Ajustement osmotique et stress hydrique

L'une des réponses les plus courantes face au stress chez les plantes est la surproduction de différents types de solutés compatibles. L'accumulation de biomolécules osmotiques joue un rôle impératif dans le développement de la tolérance au stress. Ce sont des métabolites organiques à bas poids moléculaire, électriquement neutre, non toxique appelés solutés compatibles qui n'interfèrent pas avec les fonctions cellulaires. Il s'agit d'un mécanisme d'adaptation qui permet la protection de la turgescence cellulaire et la restauration de l'état hydrique des cellules sans perturber leur fonctionnement normal. Les solutés compatibles incluent les sucres simples (saccharose, glucose, fructose), sucres alcoolisés (polyols et cyclitols incluant glycérol, mannitol, *myo*-inositol, quercitol, pinitol...etc), les sucres complexes (tréhalose, raffinose et fructanes), les acides aminés (notamment la proline), les composés à ammonium quaternaires (glycine-bétaïne, β -alanine bétaïne et proline bétaïne), ainsi que les composés à sulfonium (choline-O-sulphate, la dimethylsulfonio-propionate (DMSP)), et les polyamines...etc (Reddy et al., 2004 ; Koyro et al., 2012 ; Rasool et al., 2013 ; Lutts et al., 2013).

Tous ces solutés possèdent une multitude de groupes hydroxyle (-OH) qui facilitent les liaisons hydrogène avec les molécules d'eau dans le cytoplasme. De cette façon, les solutés aident à maintenir fonctionnelle les macromolécules en solution et les membranes. Les solutés compatibles protègent les plantes contre le stress par différents moyens y compris une contribution à l'ajustement osmotique cellulaire, la désintoxication des espèces réactives de l'oxygène (ROS), la protection de l'intégrité membranaire, et la stabilisation des enzymes et des protéines (Martinez et al., 2004 ; Koyro et al., 2012 ; Rasool et al., 2013).

Les solutés compatibles impliqués dans l'osmorégulation s'accumulent dans la cellule, quand le potentiel hydrique diminue. Leur caractère hydrophile élevé contribue à maintenir la teneur en eau et la pression de turgescence des cellules en favorisant l'absorption d'eau surmontant ainsi l'effet immédiat du manque d'eau (Yokota et al., 2006 ; Jaleel et al., 2009).

II.1.3.1 Proline

La proline est l'un des osmolytes le plus répandu. La synthèse de cet acide aminé à partir du L-Glutamate est catalysée par deux enzymes : la Δ^1 -Pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS, EC 2.7.2.11) et Δ^1 -Pyrroline-5-carboxylate réductase (P5CR, EC 1.5.1.2) (Delauney et Verma, 1993; Koyro et al., 2012). La P5CS est une enzyme bifonctionnelle ; elle permet d'abord la conversion en présence d'ATP du L-Glutamate en L-Glutamyl- γ -phosphate qui lui-même est converti en présence de NADPH en Glutamic- γ -semialdéhyde (GSA) donnant le P5C (Δ^1 -Pyrroline-5-carboxylate) (Savouré et al., 1995). La P5CR permet d'obtenir la proline en présence de NADPH (Verbruggen et al., 1993) (Fig. 5). Une autre voie alternative de la synthèse de la proline serait possible à partir de l'ornithine, qui est d'abord transaminée par l'Ornithine- Δ -aminotransférase (OAT) produisant le GSA et le P5C, lequel est converti en proline (Delauney et Verma, 1993).

La proline est induite et s'accumule dans le cytosol en réponse à divers stress biotiques et abiotiques (Koca et al., 2007 ; Ahmad et al., 2012b), tels que le stress salin (Ben Hassine et al., 2008), hydrique (Choudhary et al., 2005), oxydatif (Yang et al., 2009), et les fortes intensités lumineuses (Jan et al., 2012a et b). L'augmentation du niveau de proline permet à la plante de maintenir un bas potentiel hydrique (Jaleel et al., 2007e, 2008d).

La production de la proline, pendant des contraintes hydrique ou saline, joue probablement un rôle dans la tolérance à ces contraintes chez le blé (Azooz, 2002), le riz (Hsu et Kao, 2003), le soja (Porcel et al., 2004), le petit pois (Ahmad et al., 2008), la fève (Ismail et Azooz, 2002), le mûrier (Ahmad et al., 2006) et la moutarde (Ahmad, 2010). En effet, la proline est un acide aminé qui se comporte comme une molécule chaperonne pour stabiliser la structure des protéines et protège ainsi les cellules végétales des effets néfastes de divers stress environnementaux (Verbruggen et Hermans, 2008 ; Szabados et savouré, 2010 ; Koyro et al., 2012 ; de Carvalho et al., 2013).

La proline maintient aussi la balance redox, préserve la source d'énergie pour un recouvrement après un stress et a des fonctions comme protéine précurseur (Islam et al., 2009). En plus, la synthèse de la proline dans le chloroplaste peut permettre une oxydation efficace du NADPH produit lors de la photosynthèse, qui est nécessaire pour le quenching des électrons libres et de l'oxygène qui pourrait conduire à la production des ROS (Hare and Cress, 1997; Szabados and Savoure, 2010).

Bien que le métabolisme de la proline ait été étudié depuis plus de 40 ans chez les plantes, nous avons peu de connaissances sur les voies de signalisation impliquées dans sa régulation. La biosynthèse de la proline est contrôlée par l'activité de deux gènes de la P5CS. La stimulation de la synthèse de la proline sous un stress hydrique est associée à un niveau élevé en ARNm de la P5CS (Yoshida et al., 1995). Ces gènes sont réprimés par la réhydratation. Par ailleurs, le catabolisme de la proline est contrôlé par deux enzymes, la PDH (EC 1.5.99.8) et la P5CDH (EC 1.5.1.12) (Fig. 5). La transcription de la PDH est activée par la réhydratation, mais elle est réprimée par la déshydratation, évitant ainsi la dégradation de la proline au cours du stress hydrique (Verbruggen et al., 1996) (Fig. 5).

En plus de la régulation transcriptionnelle, l'activité P5CS est sous contrôle post-traductionnel, comme on le voit par la rétro-inhibition de P5CS par la proline. La perte de rétro-inhibition de P5CS conduit à l'accumulation élevée de la proline (Hong et al., 2000) (Fig. 5).

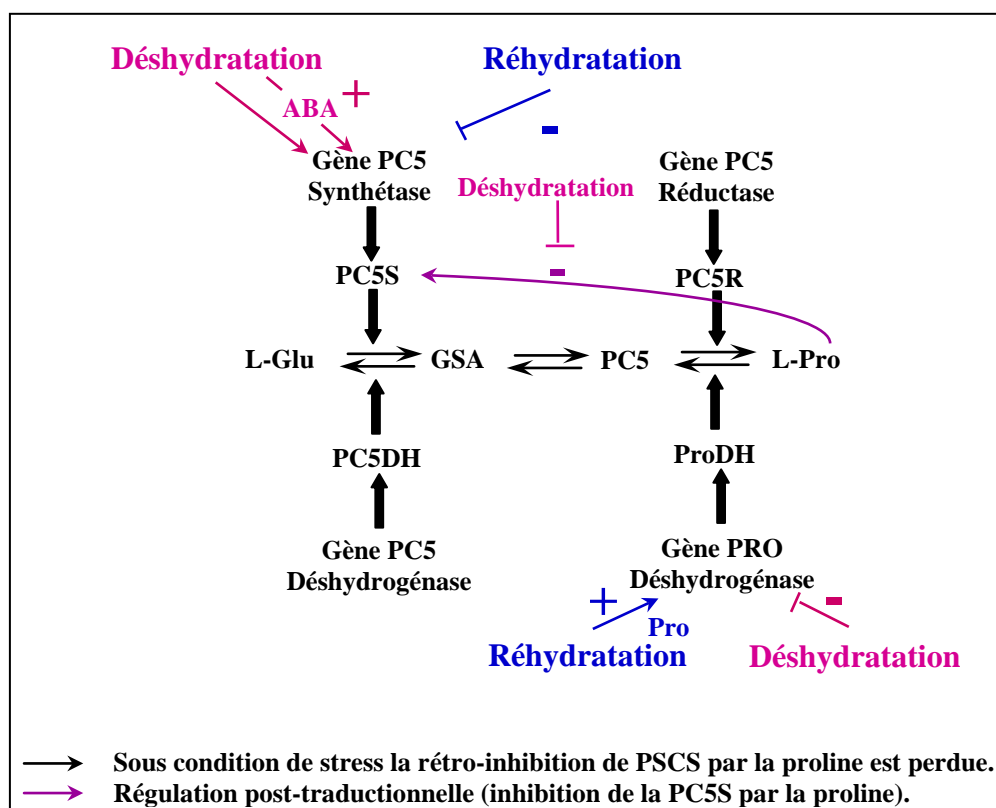


Figure 5. Régulation de la biosynthèse de la proline sous l'effet de la déshydratation et de la réhydratation. (<http://fr.slideshare.net/hafidasouidi/cours-stress-hydrique-mjbnounembvb0708>, le 15 novembre 2014).

II.1.3.2 Les sucres solubles

Les sucres représentent la principale source d'énergie des plantes mais sont aussi indispensables comme élément de base dans la formation des réserves (amidon), des parois (cellulose), comme squelette carboné dans la synthèse de métabolites (acides aminés ou métabolites secondaires) et comme molécule signal (Lalonde et al., 2003).

Les trioses phosphate produits durant la photosynthèse sont soit directement utilisés pour la synthèse d'amidon dans les chloroplastes, soit exportés vers le cytosol pour être convertis en saccharose (Frommer and Sonnewald, 1995) qui constitue le sucre majoritairement transporté chez les végétaux supérieurs (Lemoine, 2000). Une partie des glucides produits par la photosynthèse est directement utilisée pour la croissance des organes sources, une partie y est stockée temporairement (amidon, saccharose vacuolaire) et le reste est exporté vers les organes puits. Le saccharose est dégradé en hexoses (fructose et glucose) qui peuvent être stockés dans les vacuoles. Ce changement implique l'activité des invertases (β -fructofuranosidases, EC 3.2.1.26). Les invertases permettent d'hydrolyser le saccharose en fructose et en glucose. Elles contrôlent la répartition des sucres en régulant la composition des glucides stockés.

Le stress hydrique stimule l'activité de l'invertase acide soluble dans les feuilles de *Phaseolus vulgaris* L (Castrillo, 1992) et de *Zea mays* L (Kim et al., 2000). Cette activation de l'invertase permet une accumulation des sucres solubles provenant d'une mobilisation du saccharose stocké au niveau de la vacuole.

Les sucres solubles figurent parmi les composés osmotiques les plus fréquemment accumulés aux cours des stress abiotiques (Patton et al., 2007 ; Lee et al., 2012).

Les carbohydrates jouant un rôle important comme solutés compatibles sont : les hexoses (glucose et fructose), les disaccharides (saccharose, tréhalose), et les oligosaccharides (raffinose) (Choudhary et al., 2005 ; Guy et al., 2008 ; Hussain et al., 2011).

De nombreuses études ont révélé l'accumulation des sucres solubles sous différentes contraintes abiotiques, tels que : les basses températures (Guy et al., 2008), la sécheresse (Whittaker et al., 2001), le stress osmotique (Sánchez et al., 1998), et la salinité (Balibrea et al., 1997 ; Jouve et al., 2004). Cependant, les différents glucides s'accumulent en fonction du type de stress. Les basses températures provoquent chez les plants de riz une accumulation de galactose et de raffinose, tandis que la salinité et le déficit hydrique induisent l'accumulation de glucose, de tréhalose et du mannitol (Morsy et al., 2007).

Les sucres sont les principaux contributeurs à l'ajustement osmotique dans le développement de feuilles de blé (Quick et al., 1992). Des études ont montré que l'accumulation des sucres solubles dans les feuilles au cours du stress hydrique contribuent à l'osmorégulation, au moins en situation de stress modéré (Ackerson, 1981 ; Kameli et Losel, 1996).

L'augmentation de la quantité de glucides totaux en présence de stress est enregistrée chez le coton (Timpa et al., 1986), chez le blé (Kameli et Losel, 1996), la luzerne (Irigoyen et al., 1992), le lupin (Quick et al., 1992), le concombre (Akinci et Lösel, 2009). La réduction de la teneur en saccharose et en amidon est également enregistrée en condition de stress chez le soja (Westgate et al., 1989), la vigne (Rodriguez et al., 1993), les lupins (Quick et al., 1992), le haricot (Stewart, 1971) et le concombre (Akinci et Lösel, 2009).

II.1.3.3 Les polyamines

Les polyamines (PAs) sont des amines organiques aliphatiques présentes chez les bactéries, les plantes et les animaux. Ce sont des polycations à faible poids moléculaire présents dans tous les organismes vivants et connus pour leur rôle essentiel dans la croissance et le développement de ces organismes. Les polyamines dans les plantes ne se retrouvent pas seulement dans le cytoplasme mais aussi dans certains organites tels que la mitochondrie, le chloroplaste et la vacuole (Kumar et al., 1997 ; Kusano et al., 2008).

Les niveaux des PAs peuvent être modifiés par les stress abiotiques tels que la sécheresse, la salinité et le froid (Ahmad et al., 2012a). En outre, une corrélation positive entre les niveaux de PAs élevés et la tolérance au stress a été enregistrée (Kovács et al., 2010 ; Quinet et al., 2010 ; Alcázar et al., 2011). La Putrescine (Put), la spermidine (Spd) et de la spermine (Spm) sont les polyamines les plus courantes chez les plantes supérieures (Ahmad et al., 2012a).

La biosynthèse des polyamines commence à partir de deux acides aminés, la L-ornithine et la L-arginine. La synthèse de la putrescine se fait selon deux voies (Fig. 6):

- A partir de l'ornithine laquelle est décarboxylée en putrescine par l'ornithine décarboxylase (ODC, EC 4.1.1.17).
- A partir de l'arginine qui est tout d'abord décarboxylée en agmatine par une arginine décarboxylase (ADC, EC 4.1.1.19).

L'agmatine est transformée ensuite en putrescine sous l'action de l'agmatine iminohydrolase (AIH, EC 3.5.3.12) et la N-carbamoylputrescine amidohydrolase (CPA, EC 3.5.1.53) (Kusano et al., 2008).

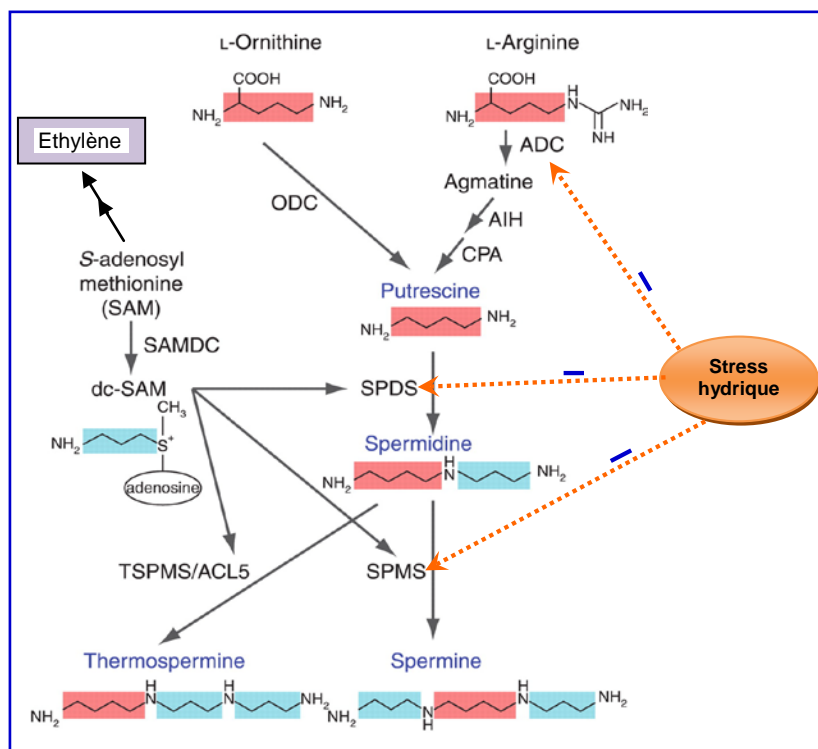


Figure 6. Voie de biosynthèse des polyamines, modifiée ([https://bhavanajagat.Files.wordpress.com/2014/05/wholepotent-biosynthetic-pathways-of-polyamines-quinoa-aphrodisiac.jpg](https://bhavanajagat.files.wordpress.com/2014/05/wholepotent-biosynthetic-pathways-of-polyamines-quinoa-aphrodisiac.jpg), le 12 octobre 2014). Le stress hydrique induit l'expression des gènes de l'ADC, la SPDS et la SPMS. ADC : arginine décarboxylase, AIH : agmatine iminohydrolase, CPA : N-carbamoylputrescine amidohydrolase, ODC : ornithine décarboxylase, SPDS : spermidine synthase, SPMS : spermine synthase, SAM : S-adenosylméthionine, SAMDC : S-adenosylméthionine décarboxylase, dc-SAM : S-adenosylméthionine décarboxylé, TSPMS : thermospermine synthase.

La spermidine et la spermine sont synthétisées à partir de la putrescine par l'addition respective d'un ou de deux groupes aminopropyl provenant de la décarboxylation de la S-adenosylméthionine (SAM). Ces réactions sont catalysées par la Spd synthase (SPDE, EC 2.5.1.16) et la Spm synthase (SPMS, EC 2.5.1.22) (Galston et Sawhney, 1990 ; Martin-Tanguy, 2001). Les groupes aminopropyl sont dérivés de la méthionine, laquelle est convertie d'abord en SAM par la méthionine adenosyltransferase (EC 2.5.1.6), qui est ensuite décarboxylée par une réaction catalysée par la S-adenosylméthionine décarboxylase (SAMDC, EC 4.1.1.50). Le produit de la décarboxylation de SAM est utilisé en tant que donneur de groupement aminopropyl (Fig. 6).

Les polyamines sont impliquées dans les réponses aux stress biotiques et abiotiques. Ils s'accumulent chez les plantes soumises au stress hydrique (Yang et al., 2007 ; Farooq et al., 2009), au stress salin (Maiale et al., 2004 ; Zhao et al., 2007), à des hautes températures (Königshofer et Lechner, 2002), et basses températures (Lee, 1997 ; Shen et al., 2000), aux radiations UV (Smith et al., 2001), aux déficiences nutritionnelles (P, S, K⁺ et Mg²⁺) (Smith, 1984), et infections par des pathogènes (Walters, 2003 ; Kusano et al., 2008). Durant ces divers conditions stressantes, les Pas jouent un rôle protecteur, en piégeant les radicaux libres ou en

inhibant leur production et en stabilisant le pH et les membranes (Groppa et Benavides, 2008 ; Alcázar et al., 2010).

Les polyamines modifient la rigidité et la perméabilité membranaire en se fixant sur les groupements anioniques des phospholipides, ce qui stabilise la surface des membranes (Liu et al., 2000). Les polyamines assurent la protection contre le stress via la stabilisation de la structure des protéines pour empêcher leur dégradation (Waie et Rajam, 2003). De plus, des études ont démontré que les polyamines empêchent la sénescence, due à leurs propriétés antioxydantes, et également leurs capacités à stabiliser les membranes et la paroi cellulaire (Zhao et Yang, 2008).

Les polyamines jouent également un rôle important dans la régulation de la réponse des plantes dans la défense à la sécheresse (Yamaguchi et al., 2007).

La putrescine, la spermidine et la spermine sont des polyamines qui se trouvent sous forme libre en tant que cations, mais sont souvent conjuguées à des macromolécules. Des études récentes ont montré que la spermine et la spermidine contenues dans les pousses de *Phaseolus vulgaris* ont augmenté sensiblement sous l'effet d'un stress hydrique (Abass et Mohamed, 2011). Loka et al. (2013) ont également rapporté que la spermidine, la putrescine, et les polyamines totales ont augmenté de manière significative dans la fleur et les feuilles de coton sous une contrainte hydrique. Cependant, il a été montré que la spermidine et la spermine exogènes stimulent la croissance et réduisent les dommages de la membrane chez les plants de pin gris (Rajasekaran et Blake, 1999). Par conséquent, la spermidine peut servir de régulateur dans la voie de signalisation du stress, développant ainsi le mécanisme de tolérance au stress chez les plantes.

Plusieurs auteurs (Liu et al., 2000 ; Alcázar et al., 2010) rapportent que la putrescine, la spermidine et la spermine régulent les réponses stomatiques par la réduction de l'ostiole et donc induction de la fermeture des stomates, et la putrescine module la biosynthèse de l'ABA en réponse au stress abiotique.

Les polyamines ont été signalées dans différents cultivars de plantes en réponse à la sécheresse (Galston et al., 1997 ; Guerrier et al., 2000). Leur accumulation dans les plantes provoque l'élimination des ROS résultant d'une meilleure survie aux contraintes ultérieures, le maintien de la turgescence (Islam et al., 2003) et l'activité photosynthétique (Galston et al., 1997). La transformation génétique qui active la biosynthèse de polyamines en surexprimant les enzymes (ADC, ODC, SAMDC, SPDC) améliore considérablement les tolérances aux stress environnementaux chez différentes espèces végétales (Liu et al., 2007 ; Türkan et Demiral, 2009). En comparaison avec des plantes sensibles au stress, Kasukabe et al. (2004) ont révélé que les plantes tolérantes au stress ont montré une stimulation dans la biosynthèse des polyamines.

II.1.4. Protéines synthétisées lors d'un stress hydrique

Le stress hydrique a induit une inhibition et/ou une diminution de la synthèse des protéines chez de nombreuses espèces ; chez le coleoptile d'avoine (Dhindsa et Cleland, 1975), chez la betterave sucrière (Shah et Loomis, 1965) et dans les nodules de *Pisum sativum* L. (Gogorcena et al. 1995).

De nombreuses protéines spécifiques synthétisées sous l'effet du déficit hydrique ont été isolées et caractérisées (Claes et al., 1990 ; Pelah et al., 1997).

Les protéines de choc thermique (HSP) et les protéines LEAs (Late Embryogenesis Abundant) sont les deux types de protéines abondantes induites par le stress hydrique. Ces protéines protègent les macromolécules tels que les enzymes, les lipides et les ARNm de la déshydratation. Les protéines LEA sont des protéines très hydrophiles qui s'accumulent à la fin du développement des semences (Dure and Chlan, 1981; Eriksson and Harryson, 2011) ; leur profil d'expression et leur abondance suggèrent un rôle protecteur dans des situations de forte déshydratation des plantes.

Les HSPs agissent comme des molécules chaperons et sont responsables de la synthèse, le ciblage, la maturation et la dégradation des protéines dans de nombreux processus cellulaires (Waters et al., 1996). Elles ont aussi un rôle important dans la stabilisation des protéines et des membranes et facilitent le repliement de protéines dans des conditions de stress. L'expression des gènes de type LEA sous stress osmotique est réglementée par les deux voies de signalisation ABA-dépendantes et ABA indépendantes (Wang et al., 2004).

Les déhydrines est le groupe le plus observé parmi les protéines accumulées en réponse au déficit hydrique et augmentent dans l'orge, le maïs, le petit pois et chez *Arabidopsis*. L'osmotine est également une protéine accumulée sous un stress hydrique dans plusieurs espèces de plantes tels que le tabac, atriplex, tomates et maïs (Ramagopal, 1993).

II.1.5. Photosynthèse et stress hydrique

La photosynthèse est l'un des processus métabolique le mieux régulé et le mieux intégré, parce qu'il nécessite une utilisation optimale de la lumière, tout en limitant les dommages causés par l'excès de lumière, afin d'optimiser l'utilisation des ressources carbonées et azotées (Paul & Foyer, 2001).

II.1.5.1 Processus de la photosynthèse

La photosynthèse est un phénomène complexe qui peut être subdivisé en deux phases. La première phase, appelée phase photochimique, qui se déroule dans des membranes des thylakoïdes, consiste en la capture de l'énergie lumineuse et de sa conversion en énergie photochimique sous forme de molécules énergétiques (ATP et NADPH).

La seconde phase, appelée phase sombre (ou phase biochimique), se déroule dans le stroma du chloroplaste. Elle correspond à la fixation et à la réduction du CO₂ en carbone organique (glucides) au cours du cycle de Calvin-Benson grâce à l'utilisation de l'énergie chimique produite par la phase claire (l'ATP et le NADPH).

- a) **Phase photochimique.** Lors de cette phase l'énergie lumineuse est absorbée par les chlorophylles et les caroténoïdes au niveau des antennes collectrices ou LHC (pour Light Harvesting Complex) ; elle est ensuite transférée sous forme d'énergie d'excitation vers les centres réactionnels des photosystèmes (P680 pour le PSII et P700 pour le PSI). Au niveau du PSII, le centre réactionnel P680 transfère un électron à destination de la phéophytine (Phéo), électron ensuite transféré vers les plastoquinones QA puis QB. Le

P680, qui a perdu un électron (sous forme oxydée P680+), est capable de recevoir un électron provenant d'un donneur secondaire, la tyrozine Z au niveau du complexe de dégagement de l'oxygène, lui même à son tour réduit par un électron provenant de l'oxydation de l'eau ("photolyse de l'eau") (Fig. 7).

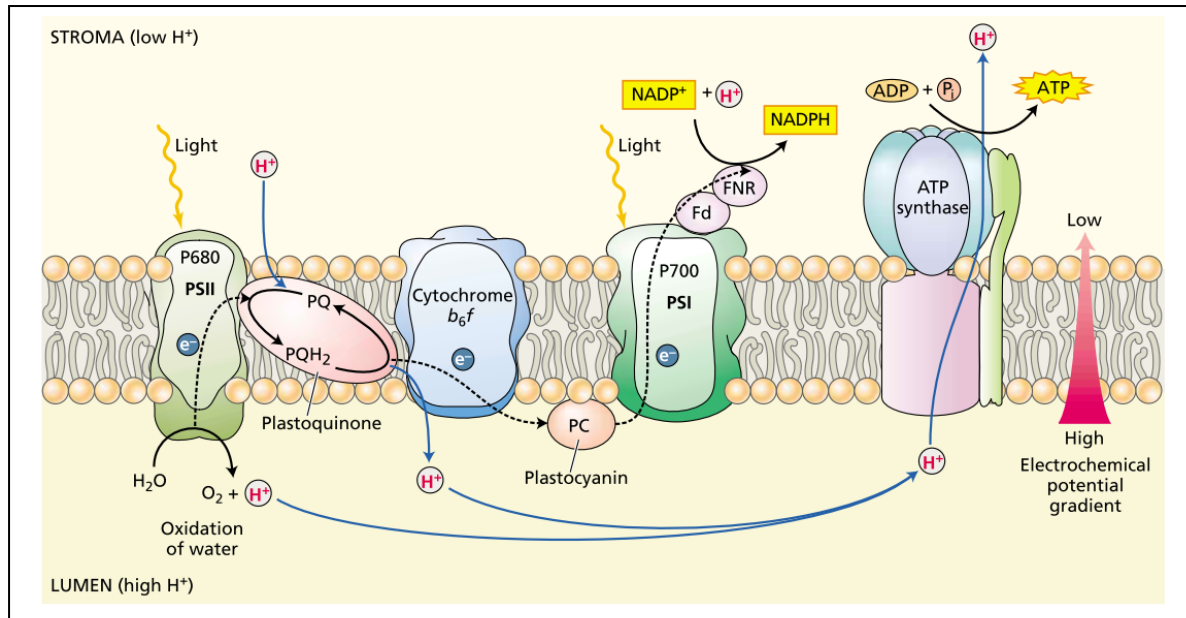


Figure 7. Chaîne des transporteurs d'électrons insérés dans la membrane des thylakoïdes (*In Taiz et Zeiger, 2002*). Le transfert d'électrons est initié au niveau des photosystèmes II (PSII), après excitation lumineuse des complexes pigmentaires P680. Les électrons sont ensuite pris en charge par des complexes membranaires jusqu'aux photosystèmes I (PSI) où ils permettent de réduire NADP⁺ en NADPH. Parallèlement, la production de protons dans le lumen, résultant du flux électronique, crée un gradient électrochimique entre le lumen et le stroma. Les protons diffusent alors à travers l'ATP synthase membranaire, sous l'effet du gradient électrochimique et permettent la synthèse d'ATP. Fd : ferredoxine ; FNR : ferredoxine-NADP⁺ reductase ; P700 : complexes pigmentaires des PSI.

Pendant ce temps, une succession de réactions d'oxydo-réduction se produisent dans la chaîne de transport d'électrons, initié par la Phéophytine qui cède son électron aux accepteurs plastoquinones QA et QB. La plastoquinone QB, après avoir accepté deux électrons et pris deux protons du stroma, se détache de son site et migre et libère les protons du côté de lumen et transmet son électron au complexe du cytochrome b_6/f qui sera oxydé.

L'électron est ensuite successivement pris en charge par la plastocyanine (PC), puis par le centre réactionnel du PSI, activé par une nouvelle absorption d'énergie lumineuse comme au niveau du PSII, et enfin par la ferredoxine (Fd), une protéine présente dans le stroma, qui va permettre la réaction ultime, génératrice de pouvoir réducteur, grâce à la ferredoxine-NADP⁺-oxydoréductase (FNR).

- **Transfert alternatif d'électrons : le transfert cyclique autour du PSI**

Une synthèse d'ATP est possible en l'absence de PSII, ceci grâce à la mise en place d'un transfert cyclique d'électrons autour du PSI, au cours duquel les électrons situés au niveau des molécules à fort pouvoir réducteur (Fd, NADPH) sont redirigés vers le pool de plastoquinones ou le cytochrome b6/f (Bendall et Manasse, 1995). Ce mécanisme s'accompagne d'une translocation de protons du stroma vers le lumen des thylacoïdes, permettant ainsi l'établissement d'un gradient de pH transmembranaire, générateur d'ATP (Arnon, 1955) (Fig. 8).

Le transfert cyclique des électrons, qui permet une synthèse d'ATP sans générer de pouvoir réducteur, pourrait participer au rééquilibrage du ratio ATP/NADPH au sein des chloroplastes et ainsi permettre l'optimisation du cycle de Calvin.

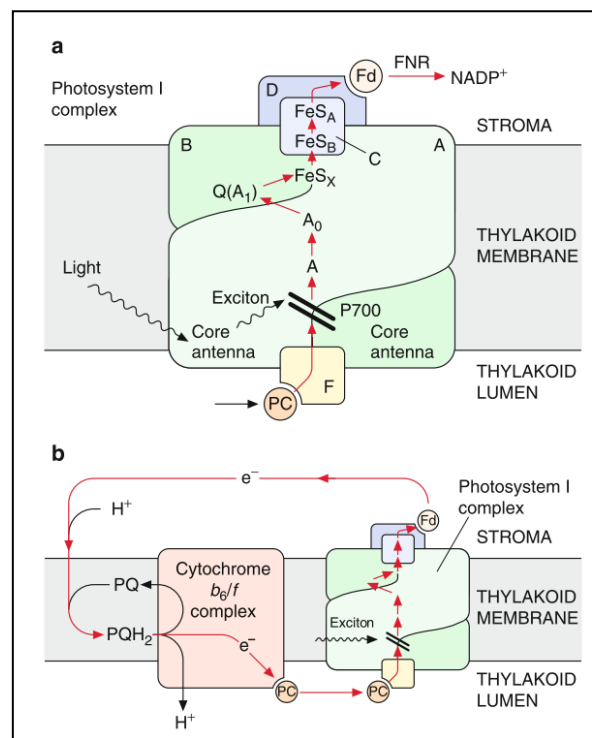


Figure 8. Photosystème I. (a) : Construction et flux d'électrons à travers le photosystème I, (b) : Transport cyclique des électrons (In Sonnewald, 2013). Durant le transport cyclique des électrons, le complexe Cytochrome b6/f et le photosystème I, ainsi que le pool de plastoquinones travaillent comme une pompe à proton lumière-dépendante pour la production de l'ATP sans formation de NADPH/H⁺. (Fd : ferredoxine, FNR : ferredoxine NADP⁺ réductase, PQ : plastoquinone).

b) Phase biochimique. Elle est dépendante de la phase photochimique qui lui fournit l'énergie (ATP et NADPH) pour permettre la synthèse de molécules carbonées directement utilisées par la plante (saccharose) ou stockées sous forme de réserves (amidon). La phase photochimique dépend de la phase biochimique qui génère le NADP⁺, l'ADP et le phosphore inorganique est essentiel au maintien du transport photosynthétique des électrons.

Le cycle de Calvin est une succession de réactions biochimiques, régulées par divers enzymes qui favorisent la réduction et l'incorporation du CO₂ atmosphérique dans des molécules organiques. L'enzyme clé qui débute ce cycle est la RuBisCO (Ribulose 1,5 Bisphosphate

Carboxylase/Oxygénase), qui permet la fixation du CO₂ sur le ribulose diphosphate. Cette enzyme est la protéine la plus répandue sur terre, représentant à elle seule 40% de la masse de protéines solubles des feuilles. Cette enzyme a une double fonction ; elle fixe le CO₂ pendant la photosynthèse et l'O₂ pendant la photorespiration sur le même substrat (Fig. 9).

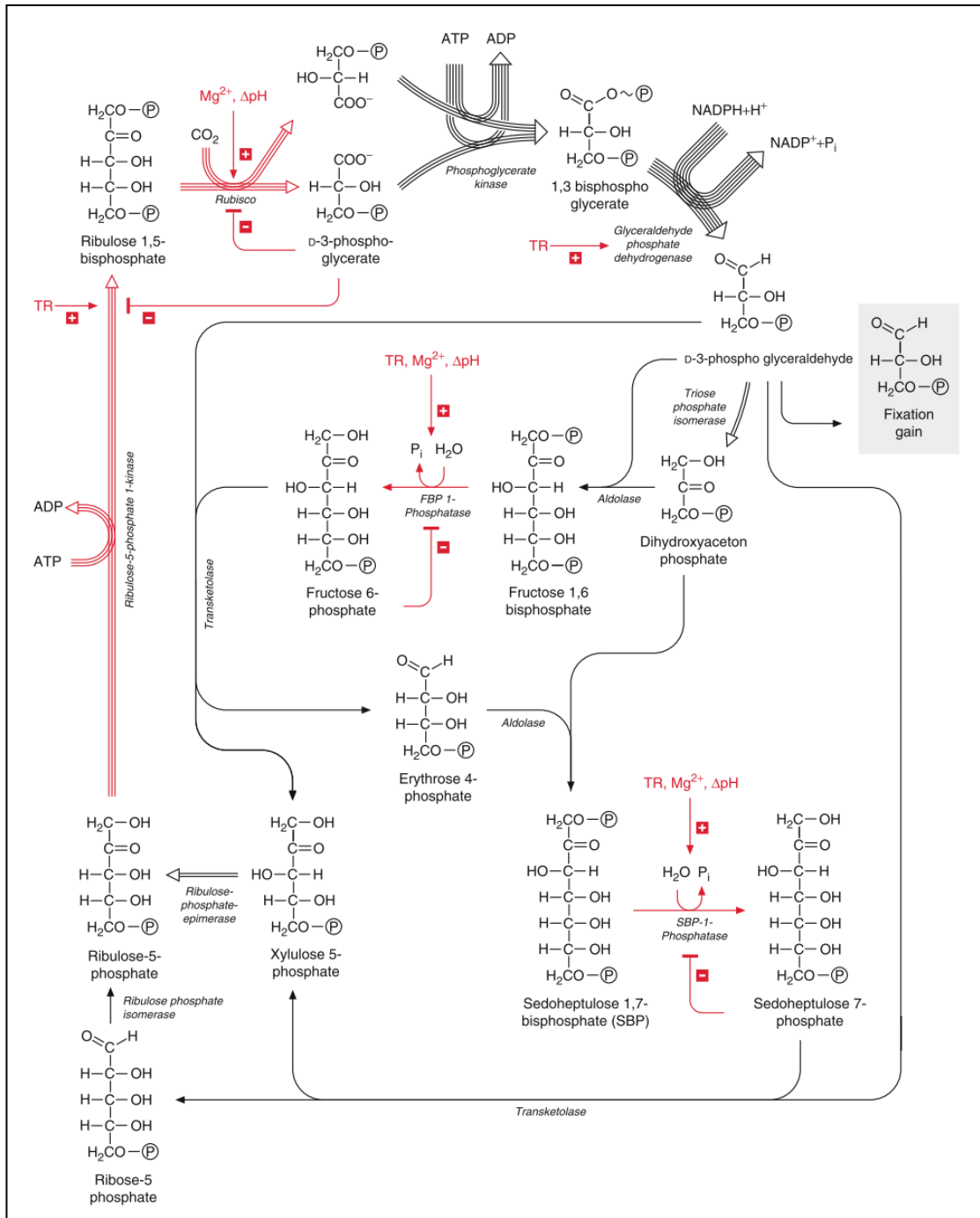


Figure 9. Processus complet du cycle de Calvin (In Sonnewald, 2013). Pour plus de simplicité, seule la séquence des réactions nécessaire pour former une molécule de triose phosphate à partir de trois molécules de CO₂ est représenté. Les flèches rouges montrent des réactions irréversibles, qui sont les principaux points des mécanismes de régulation. Les multiples flèches indiquent le nombre de molécules réagissent pour former une molécule de triose phosphate à partir de trois molécules de CO₂. Pour former une molécule d'hexose à partir de six molécules de CO₂, le procédé présenté ici doit se produire deux fois en tout. TR : thiorédoxine.

Le cycle de Calvin se répète 6 fois (6 incorporations de CO₂) pour former une molécule de glucose (Fig.). Ce glucose pourra ensuite servir à la synthèse de toutes les autres molécules organiques (polysaccharides, acides gras, lipides, acides aminés, nucléotides...etc.) (**Fig. 9**).

II.1.5.2 Effets du stress hydrique sur la photosynthèse

Le stress hydrique affecte les deux phases de la photosynthèse (Bota et al., 2004 ; Miyashita et al., 2005). Les conséquences d'un stress hydrique sont différentes selon son intensité, sa vitesse de mise en place et sa durée d'imposition.

Le déficit hydrique dans les plantes génère des changements métaboliques ainsi que des réarrangements structuraux et fonctionnels de l'appareil photosynthétique.

Le potentiel métabolique de la photosynthèse est déterminé par la quantité et l'activité des composants de collecte de lumière, les composantes de transport d'électrons et des processus de transduction de l'énergie, ainsi que par le métabolisme du carbone, à savoir les enzymes du cycle de Calvin impliquées dans la carboxylation (RubisCO) et dans les processus de régénération de la ribulose 1-5 biphosphate (RuBP) (Chaves et al., 2011).

II.1.5.2.1. Au niveau de la phase sombre

Le stress hydrique réduit la photosynthèse en diminuant le taux de photosynthèse par unité de surface foliaire (McCree, 1986). La photosynthèse est fortement inhibée et peut cesser complètement lorsque le déficit hydrique augmente chez les plantes. La réduction de la photosynthèse au cours du stress hydrique pourrait être expliquée par la fermeture des stomates et la diminution de la concentration interne du CO₂ (Chaves, 1991 ; Cornic et Massacci, 1996). Les stomates se ferment en réponse soit à une baisse de la turgescence des feuilles et/ou le potentiel hydrique ou à une atmosphère de faible humidité (Maroco et al., 1997).

Avec l'augmentation du stress hydrique, la photosynthèse chez les végétaux supérieurs diminue plus rapidement que la respiration (Chaves et al., 2003 ; Ghannoum, 2009 ; Akinci et Lösel, 2012).

Le stress hydrique inhibe également la synthèse de la chlorophylle. De nombreuses études montrent que le stress hydrique diminue la concentration en chlorophylle chez *Arbutus unedo* (Munné-Bosch et Peñuelas, 2004) et chez *Olea europea* (Bacelar et al., 2006). Cependant, d'autres études montrent que la chlorophylle est assez résistante à la sécheresse (Heckathorn et al., 1997 ; Llorens et al., 2003). La régulation de la concentration en chlorophylles, via la balance dégradation/synthèse, pourrait être un moyen pour les plantes de se protéger contre un excès d'énergie lumineuse en conditions de sécheresse. Selon Kranner et al. (2002), certains végétaux particulièrement résistants à la sécheresse peuvent adopter deux stratégies différentes.

Certaines espèces gardent leur pool de chlorophylle intact au cours du dessèchement. Une grande part de l'énergie lumineuse captée et convertie en énergie électrochimique au niveau des centres réactionnels serait alors en excès. Ces espèces devraient alors se munir d'importants mécanismes protecteurs contre les radicaux libres formés. Ces espèces correspondent aux espèces "homoiochlorophyllous". D'autres espèces, réduisent leur concentration en chlorophylle afin

d'absorber moins d'énergie lumineuse et d'avoir ainsi moins d'énergie électrochimique en excès. Ce sont donc des espèces "poikilochlorophyllous".

Les enzymes de la photosynthèse sont affectées par le stress hydrique. La RuBisCO est une enzyme clé du métabolisme de carbone dans les feuilles ; elle a une double fonctionnalité carboxylase et oxygénase qui est régulée par le rapport CO_2/O_2 . Cette enzyme diminue remarquablement dans des conditions de stress hydrique (Parry et al., 2002 ; Zhou et al, 2007). L'inhibition de l'activité de la RuBisCO pendant un stress hydrique est associée à une acidification du stroma des chloroplastes et à des altérations de la structure des chloroplastes. L'inhibition de l'activité de la RuBisCO est également liée à un changement de conformation de l'enzyme. La diminution de la photosynthèse résulterait de l'absence de la régénération du substrat (Lawlor et Tezara, 2009).

Les plastes peuvent perdre l'activité d'autres enzymes du cycle de Calvin tels que le malate déshydrogénase NAD-dépendante, le fructose-1,6-bisphosphatase...etc (Ramachandra et al., 2004)

Malgré les rares études faites sur l'évolution des activités des enzymes impliquées dans la régénération du RuBP, la sedoheptulose-1-7-bisphosphatase (SBPase) et la fructose-1-6-bisphosphatase sont celles qui sont les plus fortement affectées par les conditions environnementales, en particulier le stress hydrique même pour des intensités de stress faibles. Ces enzymes pourraient être les éléments clés de la régulation de la régénération du RuBP (Allen et al., 1998 ; Flexas et al., 2004a)

II.1.5.2.2. Au niveau de la phase claire (Photoinhibition).

Les plantes absorbent la lumière du soleil pour alimenter les réactions photochimiques de la photosynthèse. Toutefois, l'absorption d'une forte lumière peut endommager l'appareil photosynthétique, principalement le photosystème II (PSII) (Powles, 1984 ; Andersson et Aro, 2001).

Les organismes photosynthétiques sont en mesure de surmonter les photo-dommages par une réparation rapide et efficace du PSII sous des conditions normales de lumière (Andersson et Aro, 2001).

La photoinhibition résulte d'un déséquilibre entre le taux de photo-dommage de PSII et le taux de réparation des PSIIs endommagés (Takahashi et Murray, 2011). Le taux de photo-dommages est directement proportionnel à l'intensité lumineuse absorbée par le centre réactionnel du PSII (Tyystjärvi et Aro, 1996 ; Anderson et Chow, 2002). Lorsque les cellules photosynthétiques sont exposées à de faibles intensités lumineuses, le taux de réparation est plus élevé que le taux de photo-dommage et par conséquent la photoinhibition est pratiquement nulle.

Toutefois, lorsque les cellules sont exposées à de fortes intensités lumineuses, le taux de photo-dommage excède le taux de réparation, il y a donc une accumulation de PSIIs inactifs, ce qui entraîne la photoinhibition (Nishiyama et al., 2006).

La photoinhibition joue un rôle protecteur important car elle permet de réduire le taux de transfert d'électrons sous l'effet d'une intensité lumineuse élevée. Elle est caractérisée par la

formation de centre réactionnel (PSII) photochimiquement inactif dans lequel l'énergie lumineuse est transformée en chaleur (Powles, 1984 ; Barber and Andersson, 1992).

Des études sur les effets de la lumière monochromatique, particulièrement les ultraviolets et la lumière bleue sur les photo-dommages du PSII ont montré que le spectre d'action de photo-dommage du PSII est totalement différent du spectre d'absorption des chlorophylles et des caroténoïdes (Hakala et al., 2005 ; Sarvikas et al., 2010) mais ressemble à celui des composés contenant du manganèse, telle que la Mn-catalase (Hakala et al., 2005).

Les photo-dommages du PSII se produisent dans le complexe de photolyse de l'eau (OEC) en libérant l'ion manganèse (Mn^{2+}) (Hakala et al., 2005 ; Zsiros et al., 2006 ; Antal et al., 2009), ce qui suggère que la perturbation des atomes de manganèse lors de l'absorption de la lumière est un événement primaire du photo-dommage (Tyystjärvi, 2008). Cette photoinactivation du complexe de photolyse de l'eau (OEC), inhibe le transfert des électrons de l'eau vers le centre réactionnel oxydé (Hakala et al., 2005).

Lorsque le complexe de photolyse de l'eau est endommagé, le transfert des électrons de l'eau vers le centre réactionnel P680 oxydé ($P680^+$) est bloqué, et les niveaux de P680 oxydé restent élevés. Le $P680^+$ étant un oxydant fort, il endommage le centre réactionnel par oxydation des protéines et des acides aminés environnants, en particulier la protéine D1 (Melis, 1999). Des radicaux libres (P680 triplets, puis 3O_2 et 1O_2) peuvent alors se former, entraînant ainsi une modification chimique des P680 (Anderson et Chow, 2002).

II.1.5.2.3. Intervention de la fluorescence chlorophyllienne dans l'estimation de la photoinhibition

L'énergie lumineuse absorbée par les molécules de chlorophylles dans les feuilles peut être, soit utilisée dans les réactions photochimiques pour la photosynthèse, soit se dissiper sous forme de chaleur ou bien être réémise sous forme de lumière par la chlorophylle : c'est la fluorescence.

Le PSII est le principal composant de la chaîne photosynthétique à être affecté par la photoinhibition. En effet, sous un stress hydrique sévère, le transport des électrons de l' O_2 et la diminution du quenching photochimique sont incapables de dissiper l'excès de l'énergie d'excitation causant ainsi des photo-détériorations au niveau du PSII (Nogués et Baker, 2000). Au cours d'un stress hydrique l'efficacité du PSII (Φ_{PSII}) et le quenching photochimique (qP) des différentes espèces ont marqué d'importantes diminutions chez *Olea europaea* L., *Rosmarinus officinalis* L. et *Lavandula stoechas* L. (Nogués et Baker, 2000).

La photoinhibition peut être mise en évidence par des mesures de fluorescence (Krause, 1988 ; Adams et al., 2006). La fluorescence permet d'estimer la capacité des plantes à tolérer un stress et le degré avec lequel ce stress endommage l'appareil photosynthétique.

- **Principe de mesure de la fluorescence**

La mesure de la fluorescence de la chlorophylle est un moyen utilisé pour évaluer l'intégrité du photosystème II (PSII) lors d'une exposition à un déficit hydrique (Smethurst et Shabala, 2003). La fluorescence de la chlorophylle fournit des informations utiles sur la performance photosynthétique des feuilles de nombreuses plantes soumises au déficit hydrique (Baker et Rosenqvist, 2004).

L'un des paramètres le plus fréquemment utilisé pour estimer la fluorescence dans des conditions de stress, telle que la sécheresse, est le rendement quantique maximum de la photochimie du PSII (F_v/F_m). Il est généralement considéré comme une mesure efficace du statut photosynthétique. C'est aussi le paramètre le plus fréquemment utilisé, pour estimer le degré de photoinhibition (Roháček et al., 2008). En effet, il quantifie l'efficacité photochimique maximale du PSII et la capacité d'ouvertures des centres réactionnels du PSII.

Lorsqu'une plante saine est adaptée à l'obscurité, les mécanismes de photoprotection régulant la dissipation de l'énergie sous forme de chaleur sont désactivés (Li et al., 2002). Dans ces conditions, l'efficacité du transfert de l'énergie absorbée et de son utilisation par les réactions photochimiques du PSII est alors maximale tandis que la portion de l'énergie dissipée sous forme de chaleur et perdue sous forme de fluorescence est minimale. Ainsi, lorsque l'on éclaire une feuille préalablement adaptée à l'obscurité avec une lumière non-actinique (d'une trop faible intensité pour induire la photosynthèse), les PSII sont ouverts (c.-à-d tous les accepteurs d'électrons QA et QB sont oxydés) et leur efficacité photochimique est maximale. Dans cet état, la fluorescence chlorophyllienne est minimale (F_o) (Fig. 10).

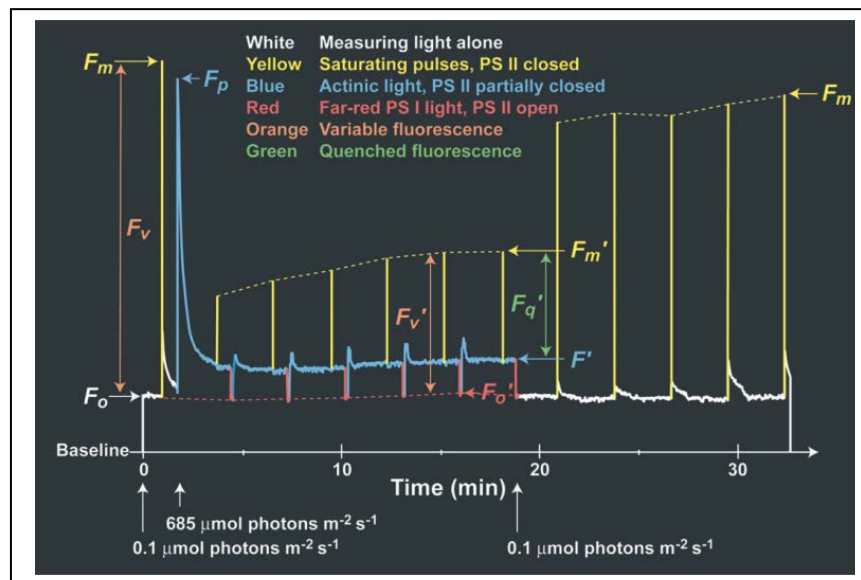


Figure 10. Schéma du protocole de mesure de fluorescence modulée (Baker et Rosenqvist, 2004).

Si on éclaire la plante adaptée à l'obscurité avec une lumière saturante pendant un court moment (1-2 secondes), les QA sont réduites et les PSII se ferment (incapables de compléter les réactions photochimiques primaires). L'énergie absorbée par les PSII fermés ne pouvant pas libérer un électron, la fluorescence est alors maximale (F_m). L'efficacité photochimique maximale des PSII peut être estimée par le paramètre F_v/F_m ($(F_m - F_o)/F_m$) (Maxwell et Johnson 2000). Le F_v/F_m est habituellement de 0,83 pour les plants sains. Cette valeur diminuera selon la proportion des PSII endommagés. En conditions de stress intense, des valeurs très basses, peuvent être observées (Heckathorn et al., 1997 ; Nogues et Baker, 2000). Cette valeur est donc représentative du degré de photoinhibition de la plante.

Si l'on soumet une feuille de façon prolongée à une lumière actinique, les accepteurs QA initialement réduits seront oxydés progressivement suite à la «réadaptation» de la feuille à la lumière par la réactivation du cycle de Calvin et l'ouverture des stomates. De plus, le mécanisme de dissipation de l'énergie par la chaleur se remet en place. La portion de l'énergie allant en photochimie et en dissipation par la chaleur augmente progressivement, se traduisant par la baisse de la fluorescence.

Production de formes réactives d'oxygène – stress oxydatif

Les processus liés à la réduction des composants de la chaîne de transport des électrons photosynthétiques et les pigments excités font du chloroplaste la principale source des ROS dans les feuilles (Karpinski et al., 2010). L'excès d'énergie lumineuse absorbée par rapport à la capacité d'assimilation de la photosynthèse favorise la production de radicaux libres pouvant causer des dommages oxydants et ainsi diminuer la productivité végétale.

Un radical libre est une molécule possédant un ou plusieurs électrons non appariés sur ses orbitales électroniques externes. La présence d'un électron libre confère à ces molécules, une grande instabilité, elles ont la possibilité de réagir avec de nombreux composés. Les ROS sont produites dans le chloroplaste (à la lumière), dans la mitochondrie et dans les peroxysomes. L'oxygène moléculaire est relativement non réactif dans sa configuration normale. Au cours de l'activité métabolique, l'O₂ peut générer des états excités réactifs : l'oxygène singulet (¹O₂), le radical superoxyde (O₂^{•-}) et le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂), et le radical hydroxyle (•OH), ce dernier est connu comme l'oxydant le plus puissant (Racchi, 2013).

Les espèces réactives de l'oxygène sont extrêmement dangereuses pour les plantes. Les radicaux libres sont des oxydants redoutables, capables d'arracher des électrons aux macromolécules organiques cellulaires, provoquant la peroxydation des lipides membranaires (Verma et Dubey, 2003), la dénaturation des protéines et des mutations de l'ADN (Gill et Tuteja, 2010). Ces oxydations perturbent le métabolisme cellulaire normal et causent des dommages moléculaires qui peuvent même entraîner la mort de la cellule (Racchi, 2013).

La machinerie photosynthétique est endommagée par les espèces réactives de l'oxygène. Dans certaines conditions, les ROS peuvent être impliquées dans l'endommagement des PSIIs (Aro et al., 2005) ; la dégradation de la protéine D1 a été stimulée par la formation de radicaux •OH (Miyao et al., 1995) ou par l'oxygène singulet (¹O₂) (Hideg et al., 1994 ; Okada et al., 1996).

Formation des différents ROS au niveau du chloroplaste

Le transfert d'électron photosynthétique génère l'anion superoxyde (O₂^{•-}), le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) et le radical hydroxyle (•OH), tandis que l'oxygène singulet (¹O₂) est formé au niveau des antennes LHCII au cours du transfert d'énergie de la chlorophylle triplet à l'oxygène triplet (Asada, 1999 ; Kreslavski et al., 2012).

En condition d'excès de lumière, la limitation de l'activité photosynthétique par la vitesse des réactions d'assimilation du CO₂ entraîne une réduction de l'utilisation du NADPH et de l'ATP produits par la chaîne photosynthétique. Il en résulte une saturation de la chaîne de transfert d'électrons. Les photosystèmes ne peuvent alors plus évacuer les charges électroniques provenant de l'excès de photons absorbés.

Les ROS sont principalement formées au niveau du PSII (LHCII et du centre réactionnel) et du côté accepteur du PSI.

- Au niveau du PSII, les molécules de chlorophylles des centres réactionnels ne peuvent plus se désactiver par photochimie. Les chlorophylles à l'état triplet (3Chl^*) réagissent alors avec l'oxygène (forme triplet $^3\text{O}_2$ à l'état fondamental) pour donner naissance à l'oxygène singulet ($^1\text{O}_2$) hautement réactif (Fig. 11). L'oxygène singulet ainsi formé réagit avec des biomolécules et conduit directement à l'oxydation de protéines, acide gras insaturé et de l'ADN (Wagner et al., 2004). L'oxygène singulet est une forme active de l'oxygène responsable du déclenchement de la mort cellulaire (Krieger-Liszkay et al., 2008).

Toujours au niveau du PSII, les électrons provenant de l'oxydation de l'eau tendent à réagir avec l'oxygène moléculaire environnant. La réduction de l'oxygène est alors partielle et aboutit à la formation d'anion surperoxyde ($\text{O}_2^{\cdot-}$) en partie transformés par la suite en H_2O_2 (peroxyde d'hydrogène) catalysée par la superoxyde dismutase SOD (réaction de Mehler) (Fig. 11).

- Au niveau du PSI, c'est au niveau de la ferrédoxine/NADP⁺ oxydoréductase que l' O_2 est réduit en $\text{O}_2^{\cdot-}$ (ion superoxyde) (Wise, 1995 ; Niyogi, 1999) (Fig. 11).

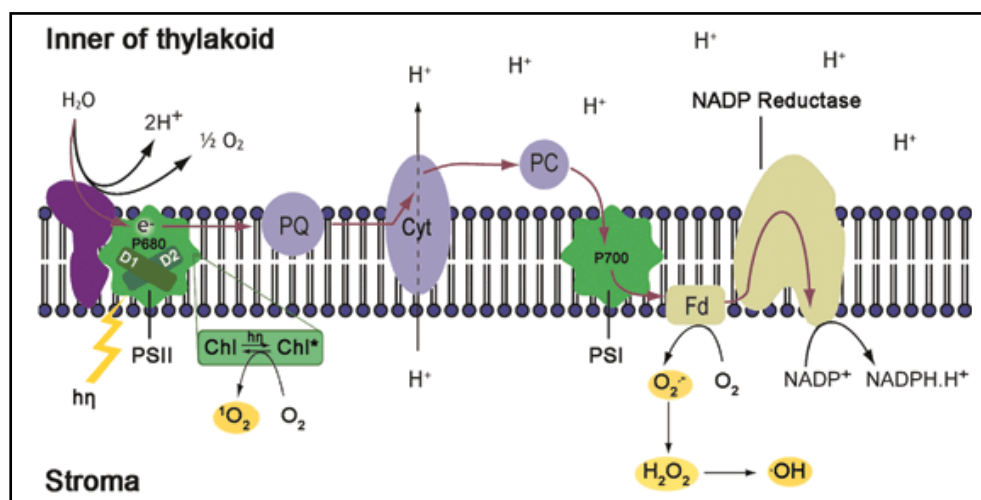


Figure 11. La production des ROS dans le chloroplaste (In Signorelli et al., 2015). Chl : chlorophylle, Chl* : chlorophylle excitée, PSI : photosystème I, PSII : photosystème II, Cyt : cytochrome, PQ : plastoquinone, PC : plastocyanine.

Le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) est facilement produit dans les cellules dans des conditions normales ou stressantes (sécheresse, froid, UV, pathogènes...). Le H_2O_2 est généralement produit au cours de la chaîne de transport d'électrons des chloroplastes, des mitochondries et la membrane du réticulum endoplasmique ou par la photorespiration. Le peroxyde d'hydrogène ainsi formé par l'action des SOD et par la photorespiration n'est pas un radical libre mais malgré tout un intermédiaire réduit, toxique qui possède une durée de vie relativement longue (quelques minutes) (Mittler et Zilinskas, 1991). Il possède également la capacité de se diffuser loin de son site de production et peut traverser les membranes en utilisant les canaux aqueux (aquaporines) grâce à sa grande similitude chimique avec H_2O (Bienert et al., 2007). La toxicité du H_2O_2 est principalement liée à sa capacité à produire le radical $\cdot\text{OH}$; ce radical est hautement réactif parmi tous les autres ROS, est particulièrement délétère vis-à-vis de tous les constituants

cellulaires mais sa durée de vie est très courte (de l'ordre de la microseconde) (Parent et al., 2008).

II.1.6. Mécanismes de photoprotection

II.1.6.1 Protection de l'appareil photosynthétique:

Différentes études suggèrent que transport cyclique autour du photosystème I (PSI) peut conduire à une consommation supplémentaire d'équivalents réduits et peut ainsi agir comme un puits d'électrons important pour l'énergie d'excitation excessive (Yokota et al., 2006), ainsi qu'une augmentation de la dissipation thermique dans les antennes du photosystème II (PSII) (Teraza et al., 2003) et la photorespiration (Parida et Das, 2005).

II.1.6.1.1. Quenching non photochimique : dissipation thermique de l'énergie lumineuse par les caroténoïdes.

La première ligne de défense de la plante contre l'excès de lumière absorbée est la dissipation de l'énergie dans les antennes, sous forme de chaleur (Ma et al., 2003). Lorsqu'il y a un surplus d'énergie absorbé, le renouvellement du NADP^+ par le cycle de Calvin se fait plus lentement que leur réduction par les électrons de la chaîne de transport photosynthétique. La phosphorylation de l'ADP en ATP utilisant le gradient de H^+ des thylakoïdes devient insuffisante ce qui amène à une acidification du lumen. Cette acidification est propice à l'activation du cycle des xanthophylles dans les membranes thylakoïdiennes.

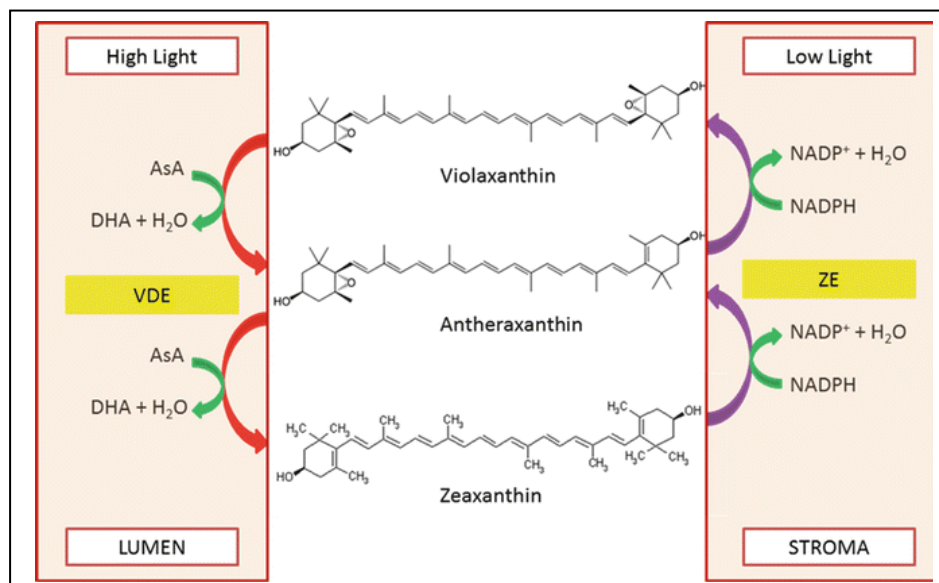


Figure 12. Cycle des xanthophylles chez les plantes supérieures (In Koyro et al., 2014). La violaxanthine dé-époxydase (VDE) catalyse la dé-époxydation de la violaxanthine en zéaxanthine du côté du lumen, en présence d'un excès de lumière. La zéaxanthine époxydase (ZE) catalyse la réaction inverse du côté du stroma et dans l'obscurité ou à une faible luminosité. La zéaxanthine s'accumule donc sous une intensité lumineuse qui dépasse la capacité photosynthétique.

Le cycle des xanthophylles constitue un mécanisme biochimique qui permet la dissipation thermique de l'énergie lumineuse reçue par les feuilles. Les xanthophylles impliquées dans ce processus sont associées à l'antenne du PSII. En effet, un pH acide active la violaxanthine dé-époxydase, une enzyme qui provoque de manière réversible, la dé-époxydation de la violaxanthine en anthéroxanthines puis en zéaxanthine (Yamamoto, 1979 ; Li et al., 2002). (Fig. 12).

Le quenching non-photochimique (NPQ) implique deux processus activés par l'acidification du lumen, la transformation de la violaxanthine en zéaxanthine et la protonation de plusieurs protéines contenues dans l'antenne (LHCII) du PSII. Ce processus est induit par une forte lumière et en présence d'un bas pH à l'intérieur des thylakoïdes (Choudhury et Behera, 2001).

Pour participer à la dissipation d'énergie excédentaire, la zéaxanthine doit se fixer sur la protéine PsbS, protéine clé du PSII. La fixation nécessite auparavant la protonation de sites spécifiques qui entraîne un changement conformationnel de la protéine PsbS (Li et al, 2002 et 2004 ; Adams et al., 2006). La chlorophylle excitée peut alors se lier à d'autres sites spécifiques sur la PsbS et évacuer son énergie excédentaire par transfert à la zéaxanthine (Niyogi et al., 2005) (Fig. 13).

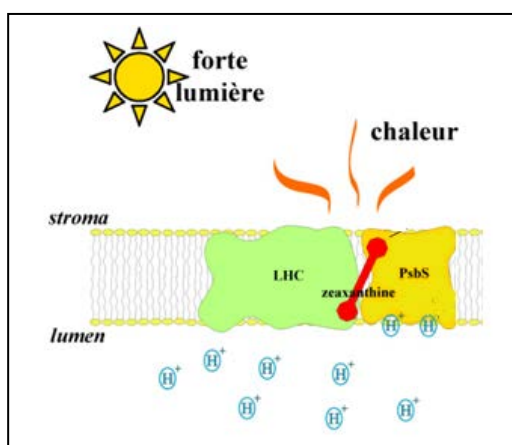


Figure 13. Dissipation thermique de l'énergie excédentaire par la zéaxanthine.

La zéaxanthine dissipe l'énergie sous forme de chaleur, diminuant ainsi la proportion de l'énergie atteignant la voie photochimique. Puisque ce mécanisme diminue la pression d'excitation sur le PSII, la formation de radicaux libres est atténuée (Lisar et al., 2012). La zéaxanthine peut aussi être libre dans la membrane, dans ce cas, elle est supposée être impliquée dans la protection de la membrane en limitant la peroxydation des lipides membranaires (Morosinotto et al., 2003).

II.1.6.1.2. Les voies alternatives de consommation des électrons

- Consommation des électrons par la photorespiration.

Lorsque le flux des électrons vers la carboxylation est réduit, celui vers la photorespiration peut permettre de consommer les électrons excédentaires (Wingler et al., 2000 ; Cornic et Fresneau, 2002 ; Lawlor et Cornic, 2002).

La RuBisCO possède la particularité de fixer de manière compétitive le CO₂ et l'O₂ (Ogren, 2003). Ainsi, selon que son activité est de type carboxylase ou oxygénase, la RuBisCO initie respectivement le cycle de Calvin ou le cycle photorespiratoire.

La photorespiration tient son nom du fait que ce processus consomme de l' O_2 et aboutit à un rejet de CO_2 à la lumière. La photorespiration conduit à une perte d'énergie et de carbone mais jouerait un rôle physiologique important en drainant l'excès de pouvoir réducteur, lorsque l'apport en CO_2 est limitant, évitant ainsi la formation de formes toxiques de l'oxygène et limiterait les dommages subis par l'appareil photosynthétique (Kozaki et Takeba, 1996).

L'oxygénation du RuBP conduit à la formation d'une molécule de 3-PGA (disponible pour le cycle de Calvin) et d'une molécule de phosphoglycolate.

Le phosphoglycolate est déphosphorylé en glycolate dans le chloroplaste, oxydé en glyoxylate dans les peroxyssomes et donne lieu à la formation de glycine suite à une réaction de transamination dans la mitochondrie. Au sein des mitochondries, deux molécules de glycine sont décarboxylées et donnent lieu à la formation d'une molécule de sérine, d'une molécule de NH_4^+ et d'une molécule de CO_2 (Tolbert, 1982). L'ammonium (NH_4^+), dont l'accumulation est toxique pour la cellule végétale, est ensuite recyclé par le cycle GS/GOGAT (Glutamine synthase/Glutamate synthase) au sein des chloroplastes.

Après transport de la mitochondrie vers les peroxyssomes, la sérine est convertie en hydroxypyruvate, qui est à son tour réduit en glycérate par l'hydroxypyruvate réductase. Le glycérate est alors phosphorylé par la glycérate kinase dans le chloroplaste, et le phosphoglycérate qui en résulte est converti en RuBP par le cycle de Calvin (Fig. 14).

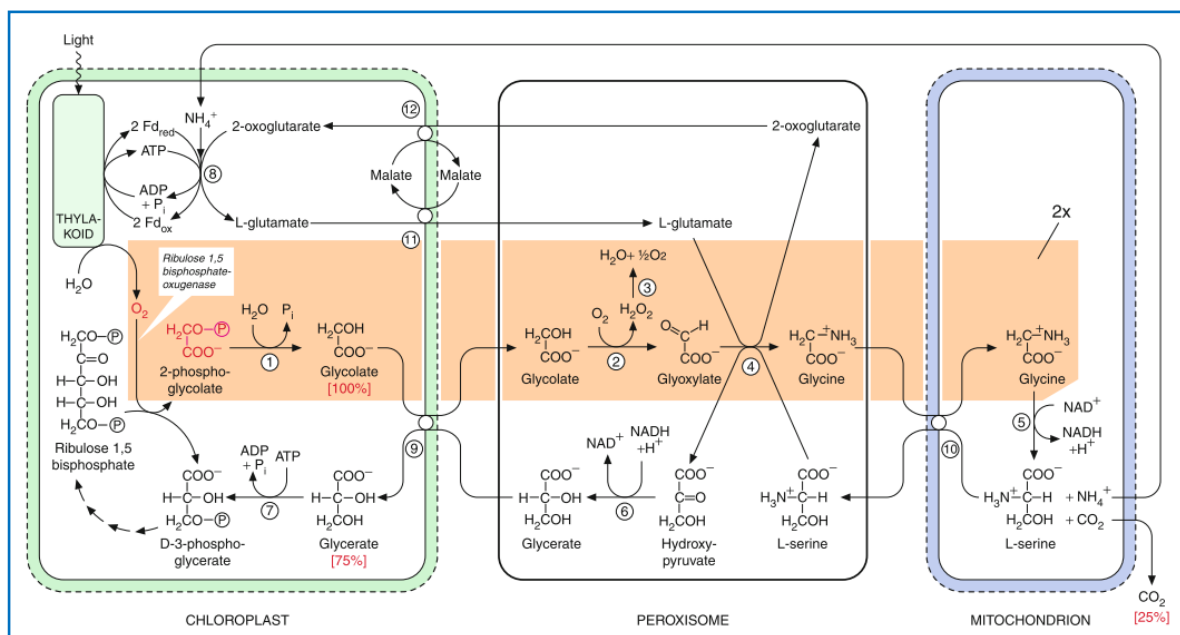


Figure 14. Séquence de réactions et de compartimentation dans la photorespiration (In Sonnewald, 2013). La synthèse de la sérine nécessite deux molécules de glycine. La réaction de la Rubisco et la synthèse de glycine à partir du 2-phosphoglycolate se produit deux fois (représentée sur la figure par un fond orange). 1 : phosphoglycolate phosphatase, 2 : glycolate oxydase, 3 : catalase, 4 : sérine-glyoxylateaminotransférase et la glutamate-glyoxylate aminotransférase, 5 : complexe de la décarboxylation de glycine, 6 : hydroxypyruvate réductase, 7 : glycérate kinase, 8 : cycle de glutamate synthase/glutamine synthétase, 9 : transporteur glycérate-glycolate, 10 : transporteur d'acide aminé, 11 : transporteur malate-glutamate, 12 : transporteur malate-2-oxoglutarate, FD : ferredoxine.

Les réactions chimiques de la photorespiration impliquent une coordination étroite entre les métabolismes des chloroplastes, des mitochondries et des peroxysomes, organites souvent proches les uns aux autres dans les cellules photosynthétiques des végétaux supérieurs (Fig. 14).

La photorespiration constitue un mécanisme possible de photoprotection des plantes soumises à un excès d'éclairement. En effet, ce processus complexe qui implique des réactions se déroulant dans le chloroplaste, le peroxysome et la mitochondrie, court-circuite les réactions d'assimilation du carbone par la photosynthèse tout en consommant une partie du NADPH et de l'ATP formés à la lumière.

La photorespiration est donc un processus de photo-oxydation du carbone, susceptible de protéger la plante de l'excès d'énergie lumineuse reçue par la plante. Bien qu'il apparaisse comme un mécanisme coûteux en énergie et peu rentable, ce mécanisme physiologique remplit le rôle de « soupape de sécurité » du photosystème, en évitant la saturation de la chaîne de transporteurs des électrons chloroplastique (Wingler et al., 2000). De plus, la photorespiration produit des métabolites comme la sérine ou la glycine, précurseurs d'antioxydants (tel le glutathion pour la glycine). La photorespiration pourrait ainsi participer à la protection contre les dommages oxydatifs (Wingler et al., 2000).

En condition de stress hydrique, la fermeture des stomates provoque une baisse de la teneur interne en CO₂ favorisant ainsi la photorespiration.

- Consommation des électrons par le cycle de Mehler « cycle eau-eau ».

D'autres puits alternatifs d'électrons peuvent être sollicités en conditions de stress hydrique. La réaction de Mehler participe à l'utilisation d'électrons surnuméraires au niveau des PSI, lorsque la vitesse de réduction du NADP⁺ en NADPH est supérieure à la vitesse d'oxydation du NADPH par les réactions d'assimilation du CO₂. (Fig. 15).

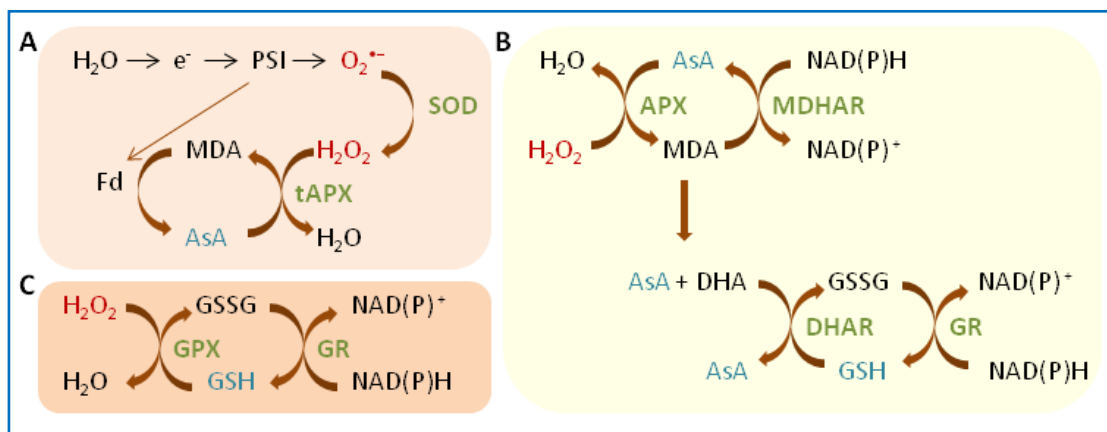


Figure 15. Différentes voies de balayage des ROS dans la plante (Mittler et al., 2004). A- le cycle eau-eau (réaction Mehler); B- le cycle ascorbate-glutathion ; C- le cycle glutathion peroxydase. La superoxyde dismutase (SOD) agit comme la première ligne de défense permettant la conversion de O₂^{•-} en H₂O₂, puis la peroxydases d'ascorbate (APX), la glutathion peroxydases (GPx) et la catalase (CAT- non représenté) éliminer H₂O₂. A la différence de la CAT, à la fois APX et GPX nécessitent l'ascorbate (AsA) ou le glutathion (GSH) qui utilisent des cycles de régénération des électrons de la photosynthèse (A) ou NAD(P)H (B, C). Les ROS sont indiquées en rouge, les enzymes piégeant les ROS en vert et les antioxydants de faible poids moléculaire en bleu. Abréviations: DHA : déshydroascorbate, DHAR : DHA réductase, Fd : ferredoxine, GR : glutathion réductase, GSSG : glutathion oxydé, MDA : monodehydroascorbate, MDAR : MDA réductase, PSI : photosystème I.

La réduction des molécules d'H₂O en O₂ au niveau des PSI initie le transfert d'électrons par la chaîne de transporteurs. Cependant, si des électrons sont en excès, O₂ peut être réduit en anion superoxyde (O₂^{•-}) (Fig. 15).

Grâce à l'intervention successive de la SOD et de l'APX, l'anion superoxyde formé est ensuite converti en peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) puis en eau. Ce cycle de régénération des molécules d'eau est aussi appelé "water-water cycle". Ce cycle implique aussi la régénération de l'acide ascorbique (cycle de l'ascorbate). (Fig. 15).

II.1.6.2 Limitation des conséquences cellulaires du stress oxydatif - système de détoxification des radicaux libres.

Les moyens de défense développés par la plante pour lutter contre les ROS sont nombreux et différents selon les espèces réactives produites.

II.1.6.2.1. Synthèse des antioxydants et d'enzymes antioxydantes.

Au cours de l'évolution, les plantes ont acquis un degré de contrôle sur la toxicité des ROS en les utilisant comme molécule de signalisation pour créer des mécanismes de défense. En outre, les ROS jouent un rôle crucial dans les processus de développement dans tous les organismes vivants (Dowling et Simmons, 2009). Dans des conditions de croissance normales, la production des ROS dans les cellules est faible (Polle, 2001) et les ROS sont en équilibre avec les molécules antioxydantes. Les chloroplastes ont développé des mécanismes enzymatiques et non-enzymatiques qui piègent les ROS et atténuent leurs effets néfastes.

Les défenses purement enzymatiques comprennent une variété de piègeurs de radicaux libres, tel que la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), ascorbate peroxydase (APX) et la glutathion peroxydase (GPX), qui protègent en piégeant directement les radicaux superoxydes et le peroxyde d'hydrogène. L'homéostasie des défenses peut être perturbée dans des conditions de stress, qui augmente la production des ROS (Polle, 2001).

Les défenses non-enzymatiques comprennent les composés à propriétés antioxydantes intrinsèques, hydrophiles tels que l'ascorbate (vitamine C), le glutathion, et les composés phénoliques et des métabolites lipophiles comme les caroténoïdes et l' α -tocophérol (vitamine E) (Gill et Tuteja, 2010). Les antioxydants agissent comme des donateurs d'électrons, réduisant les ROS à des molécules moins nocives. Pour réduire les effets néfastes des ROS, les organismes aérobies sur-régulent à la fois les défenses enzymatiques et non-enzymatiques (Apel et Hirt, 2004).

- **Les antioxydants non-enzymatiques.**

L'acide ascorbique (AsA) et le glutathion (GSH), qui sont couplés les uns aux autres à travers le cycle de ascorbate/glutathion, sont les principaux antioxydants hydrosolubles des cellules végétales. Ces principaux métabolites sont présents à des concentrations élevées (en mM) dans le chloroplaste et dans d'autres compartiments cellulaires. Ils ont aussi un rôle essentielle dans la réponse au stress et dans le développement des organes (Arrigoni et Tullio, 2002 ; Noctor et al., 2002).

L'acide ascorbique (vitamine C) est considéré comme l'antioxydant le plus puissant de la cellule végétale en raison de sa capacité à donner des électrons dans un certain nombre de réactions enzymatiques et non-enzymatiques. Il peut également récupérer directement l' $O_2^{\cdot-}$ et le OH^{\cdot} et régénérer les caroténoïdes et le α -tocophérol oxydés, fournissant ainsi une protection de la membrane (Gill et Tuteja, 2010).

Le glutathion est un tripeptide contenant un groupe thiol (acide glutamique-cystéine-glycine) qui est sous forme réduite dans tous les compartiments de la cellule végétale. Il est le principal thiol non-protéique, co-facteur de plusieurs enzymes de détoxification et participe à plusieurs processus physiologiques tels que la régulation du transport de soufre, la désintoxication des xénobiotiques, la transduction de signal et l'expression de gène de défense de stress (Xiang et al., 2001 ; Noctor et al., 2002).

Les caroténoïdes, qui représentent les principaux antioxydants lipophiles, sont des molécules dérivés d'isoprénoïdes. Sur la base de leur composition, les caroténoïdes sont divisés en deux classes : les carotènes ne contiennent que des atomes de carbone et d'hydrogène tandis que les xanthophylles sont les formes oxygénées des carotènes. Les carotènes participent aux réactions photochimiques, et les xanthophylles interviennent dans les systèmes de protection (Kranter et al., 2002).

Les **composés phénoliques** sont l'un des groupes principaux de métabolites secondaires des plantes, il comprend plus de 9000 différents composés. Les composés phénoliques regroupe un vaste ensemble de substances chimiques comprenant au moins un noyau aromatique et un ou plusieurs groupements hydroxyles libres ou engagés dans une autre fonction (éther, ester...) (Bamforth, 1999).

II.1.6.2.2. Les composés phénoliques

a) Structure et classification. Ils sont communément classés en fonction des voies de biosynthèse impliquées dans leur élaboration. On distingue ainsi une dizaine de grandes classes de composés regroupant des formes simples (phénols simples, acides hydroxybenzoïques, acides hydroxycinnamiques, coumarines, naphtoquinones, stilbènes, flavonoïdes et lignanes...) et des phénols condensés issus de la polymérisation des lignanes (lignines) ou de certains flavonoïdes (tanins) (Macheix et al., 2005).

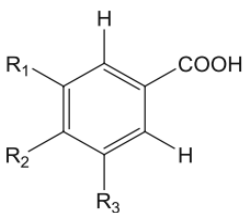
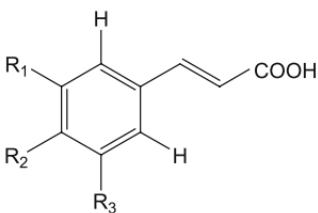
a.1) Les acides phénoliques, dérivent de l'acide hydroxybenzoïque (C_6-C_1) et de l'acide hydroxycinnamique (C_6-C_3 , et dérivés) (**Tab. 2**), peuvent être présents soit sous forme libres soit conjugués avec des sucres ou des acides organiques ; ils peuvent aussi être polymérisés et former des structures plus complexes comme les tanins ou les lignines (Crozier et al., 2006; Jaganath et Crozier, 2010).

Les acides hydroxybenzoïques présentent une structure en C_6-C_1 , composée d'un noyau benzénique avec une fonction acide. Il possède 1 à 3 groupements hydroxyles. Les plus souvent rencontrés sont les acides vanillique, syringique, gentisique et gallique.

L'acide cinnamique est un composé C₆-C₃ produit par la désamination de la phénylalanine catalysée par la phénylalanine ammonia-lyase. L'acide cinnamique et les acides hydroxycinnamiques sont aussi désignés sous le terme de phénylpropanoïdes. Leur squelette de base est un noyau benzénique avec une chaîne aliphatique à 3 carbones, avec un ou plusieurs groupements hydroxyles souvent estérifiés.

Les acides hydroxycinnamiques les plus communs sont les acides caféique, *p*-coumarique, férulique et sinapique. Ils sont produits par des séries d'hydroxylation et de *O*-méthylation et s'accumulent souvent sous forme d'esters. (Ribéreau-Gayon, 1968).

Tableau 2. Structure générale de quelques acides phénoliques

Acide hydroxybenzoïque	R ₁	R ₂	R ₃	Acide hydroxycinnamique
				
Acide <i>p</i> -hydroxybenzoïque	H	OH	H	Acide <i>p</i> -coumarique
Acide protocatéchique	H	OH	OH	Acide caféique
Acide vanillique	H	OH	OCH ₃	Acide férulique
Acide gallique	OH	OH	OH	
Acide syringique	OCH ₃	OH	OCH ₃	Acide sinapique

a.2) Les flavonoïdes sont un groupe important de composés polyphénoliques, ils sont formés à partir des acides aminés aromatiques phénylalanine, tyrosine, et du malonate (Harborne, 1986). La structure de base de flavonoïde est le noyau flavane (C₆-C₃-C₆), composé de 15 atomes de carbone disposés en deux unités aromatiques, deux cycles en C₆ (A et B), reliés par un cycle pyranique central (C) (Fig. 16).

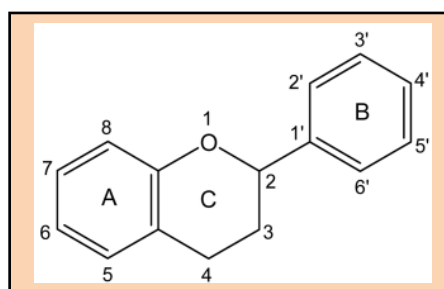


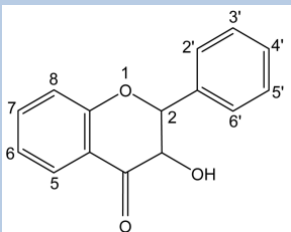
Figure 16. Structure de base des flavonoïdes

La plupart des flavonoïdes existent sous forme de glycosides, la nature du sucre variant grandement selon les espèces. Les substitutions modifient la solubilité des flavonoïdes, les hydroxylation et les glycosylation rendent les composés généralement plus hydrophiles, alors que d'autres substitutions, telle que la méthylation, les rendent plus lipophiles. Selon le degré d'oxydation de l'hétérocycle C, les flavonoïdes se répartissent en plusieurs classes, dont les plus importants sont les flavonols, les flavones, les flavanones, les isoflavones, les flavan-3-ols et les

les anthocyanes. Ces divers composés se rencontrent à la fois sous forme libre ou sous forme de glycosides (Stalikas, 2007).

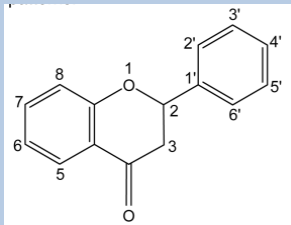
- **Les flavonols** sont des composés largement répandus. Les flavonols ont une fonction carbonyle, une insaturation en position 2 et 3 et un groupement hydroxyle additionnel sur le cycle (C). Les différents composés de cette sous-famille se distinguent par le degré d'hydroxylation du cycle B (Tab. 3).

Tableau 3. Structure des flavonols et leurs substitutions

Flavonols		Position du composé					
		5	7	3'	4'	5'	
		Quercétine	OH	OH	OH	OH	H
		Kaempférol	OH	OH	H	OH	H
		Myricétine	OH	OH	OH	OH	OH

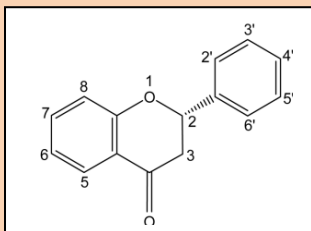
- **Les flavones** sont structurellement très proches des flavonols, la différence provenant de l'absence de l'hydroxyle en C3 (Tab. 4). Il existe aussi de très nombreuses substitutions des flavones, telles que l'hydroxylation, la méthylation, les *O*- et *C*- alkylation et glycosylation. Les flavones étant principalement sous forme de glucosides (Bohm, 1998).

Tableau 4. Structure des flavones et leurs substitutions

Flavones		Position du composé				
		5	7	3'	4'	
		Apigénine	OH	OH	H	OH
		Lutéoline	OH	OH	OH	OH
		Chrysin	OH	OH	H	H

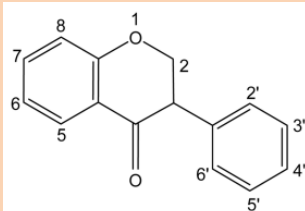
- **Les flavanones** sont les premiers produits de la voie de biosynthèse des flavonoïdes. Elles sont caractérisées par l'absence de la double liaison entre C₂ et C₃. La plupart des flavanones rencontrées dans la nature ont le cycle B rattaché au cycle C en C₂. La structure des flavanones est très réactive et donne lieu à des réactions d'hydroxylation, de *O*-méthylations et de glycosylations (Tab. 5).

Tableau 5. Structure des flavanones et leurs substitutions

Flavanones		Position du composé				
		5	7	3'	4'	
		Naringénine	OH	OH	H	OH
		Hespéretine	OH	OH	OH	OCH ₃

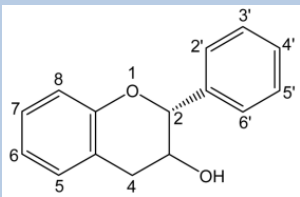
- **Les Isoflavones** sont considérées comme des dérivés des flavones, elles représentent une sous-classe importante et très distinctive des flavonoïdes. Contrairement à la plupart des autres flavonoïdes, les isoflavones sont caractérisées par la présence d'un cycle B fixé à la position C3 plutôt que la position C2 (**Tab. 6**). Ils ont une distribution très limitée dans le règne végétal, elles se trouvent principalement chez les légumineuses et ont plusieurs activités biologiques différentes. Au cours de ces dernières années les isoflavonoïdes sont devenues mieux connues pour leur rôle de phytoalexines, composés antimicrobiens synthétisés en réponse à une infection bactérienne ou fongique qui aident à limiter la propagation de l'agent pathogène envahisseur (**Taiz et Zeiger, 2002**).

Tableau 6. Structure des isoflavones et leurs substitutions

Isoflavones		Position du composé		
		5	7	4'
		OH	OH	OH
		H	OH	OH

- **Les flavan-3-ols** sont la catégorie de flavonoïdes la plus complexe. Ces composés vont des simples monomères ((+)-catéchine et son isomère (-)-épicatéchine) qui se différencient par la stéréochimie des carbones asymétriques C₂ et C₃ et par le niveau d'hydroxylation du noyau B, jusqu'aux oligomères et polymères de proanthocyanidines. Les proanthocyanidines sont formées de la catéchine et de l'épicatéchine avec des couplages oxydatifs entre les positions C₄ de l'hétérocycle et C₆ ou C₈ du monomère adjacent. Les oligomères de procyanidines sont formés de 2 à 5 unités de catéchines ou d'épicatéchine, les polymères étant formés de 6 unités ou plus. De plus, les flavan-3-ols peuvent être estérifiés avec l'acide gallique ou bien hydroxylés pour former des gallocatéchines (épicatéchine gallate, épigallocatéchine, épigallocatéchine gallate) et des gallotanins (**Tab. 7**).

Tableau 7. Structure des flavan-3-ols et leurs substitutions

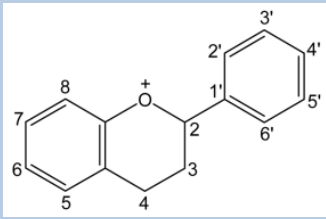
Flavan-3-ols		Position du composé					
		3	5	7	3'	4'	5'
		OH	OH	OH	OH	OH	H
		OH	OH	OH	OH	OH	H
		OH	OH	OH	OH	OH	OH

- **Les anthocyanes** sont largement répandus dans le règne végétal. Ils sont l'objet d'une attention particulière car ce sont les matières colorantes les plus importantes et les plus répandues dans les plantes (**Mazza et Miniati, 1993**).

Leur structure de base est caractérisée par un noyau «flavone» généralement glucosylé en position C₃ (**Riberau-Gayon et al., 1998**). Les anthocyanes se différencient par le degré

d'hydroxylation et de méthylation de leur cycle (B), par la nature, le nombre et la position des oses liés à la molécule (Tab. 8). L'aglycone ou anthocyanidine constitue le groupement chromophore du pigment. Les anthocyanidines ne sont présents que sous forme des conjugués glycosylés, les anthocyanines. Les anthocyanidines sont aussi capables de former des conjugués avec les acides hydroxycinnamiques et les acides organiques (acide malique et acide acétique).

Tableau 8. Structure des anthocyanidines et leurs substitutions

Anthocyanidines		Position du composé						
		3	5	7	3'	4'	5'	
		Cyanidine	OH	OH	OH	OH	OH	H
		Pétunidine	OH	OH	OH	OH	OH	OCH ₃
		Péonidine	OH	OH	OH	OCH ₃	OH	H
		Délphinidine	H	OH	OH	OH	H	OH
		Pélargonidine	OH	OH	OH	H	OH	H
		Malvidine	OH	OH	OH	OCH ₃	OH	OCH ₃

b) La voie de biosynthèse des composés phénoliques

Les deux acides aminés aromatiques, la phénylalanine et la tyrosine sont à l'origine de la formation de la plupart des molécules phénoliques chez les végétaux. Ils sont eux-mêmes formés à partir des sucres simples issus du métabolisme primaire, par la voie bien connue de l'acide shikimique. La phénylalanine ammonia-lyase (PAL) et la tyrosine ammonia-lyase (TAL) catalysent la désamination non-oxydative de la phénylalanine et de la tyrosine pour donner respectivement l'acide cinnamique et l'acide *p*-coumarique. L'addition d'un groupement hydroxyle en position 4 du noyau aromatique de l'acide cinnamique par la cinnamate 4-hydroxylase (C4H) permet également de former l'acide *p*-coumarique (Fig. 17).

Sous l'action de la 4-coumarate CoA ligase (4CL), l'acide *p*-coumarique peut former le *p*-coumaroyl-CoA, précurseur des voies de biosynthèse des flavonoïdes, isoflavonoïdes, acides hydroxycinnamiques, dihydrochalcones, lignines et tanins.

Les flavonoïdes sont des composés mixtes, leur structure en C₆-C₃-C₆ est le produit des deux voies de synthèse des composés phénoliques, le noyau B et le pont carboné constituant une unité phénylpropanoïde provenant de la voie de l'acide shikimique, alors que le noyau A vient de la condensation de 3 motifs acétate via la voie de l'acétate. Les flavonoïdes proviennent donc de la condensation d'un phénylpropanoïde, le 4-coumaroyl-CoA, avec 3 molécules de malonyl-CoA donnant chacun 2 atomes de carbone. La réaction est catalysée par la chalcone synthétase, donnant ainsi le tétrahydroxychalcone, qui va à son tour donner tous les flavonoïdes (Winkel-Shirley, 2001).

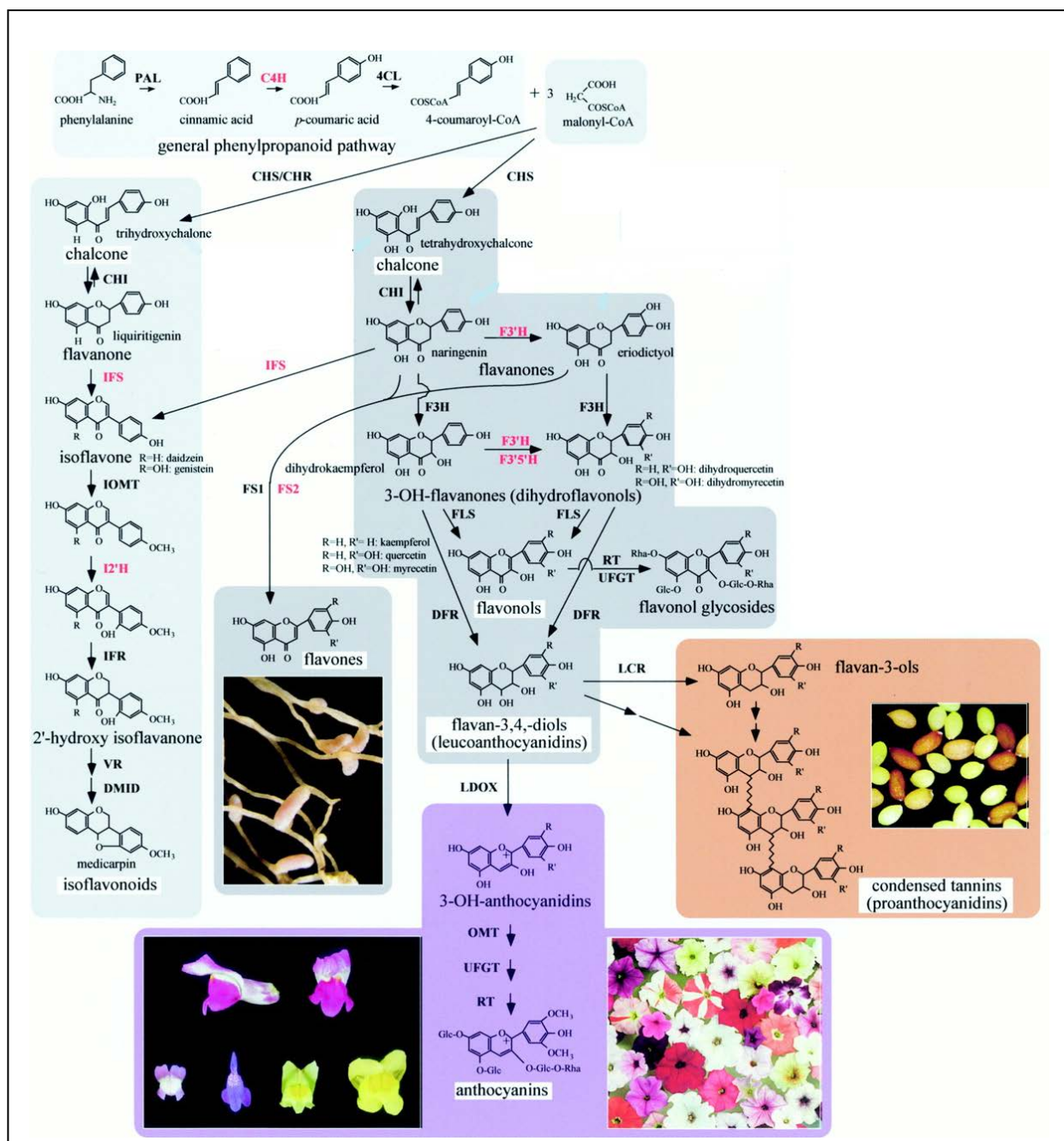


Figure 17. Schéma des principales voies de la biosynthèse des flavonoïdes (*In Winkel-Shirley, 2001, modifié*). En commençant par le métabolisme phénylpropanoïde général donnant neuf principaux sous-groupes: l'incolore chalcones, isoflavonoïdes, flavones, flavonols, et flavandiols, et les anthocyanes et les tanins condensés. La première étape engagée est catalysée par la chalcone synthase (CHS), qui utilise malonyl-CoA et de 4-coumaroyl-CoA comme substrat. Les photographies illustrent les trois grandes classes de pigments dans la plantes modèles, muflier, *Arabidopsis*, et le pétunia. La nodulation des racines par les rhizobiums, qui implique les flavones ainsi que des molécules signal de flavanone et d'isoflavones. Les noms d'enzymes impliqués dans les étapes de biosynthèse sont abrégés comme suit : cinnamate 4-hydroxylase (C4H), chalcone isomérase (CHI), chalcone réductase (CHR), chalcone synthase (CHS), 4-coumaroyl: CoA-ligase (4CL), dihydroflavonol 4-réductase (DFR), 7,2'-dihydroxy, 4'-méthoxyisoflavonol déshydratase (DMID), flavanone 3-hydroxylase (F3H), Flavone synthase (FS1 et FS2), flavonoïde 3' hydroxylase (F3'H) ou flavonoïde 3'5'hydroxylase (F3'5'H), isoflavones *O*-méthyltransférase (IOMT), Isoflavone réductase (IFR), isoflavones 2'-hydroxylase (I2'H), isoflavone synthase (IFS), leucoanthocyanidine dioxygénase (LDOX), leucoanthocyanidine réductase (LCR), *O*-méthyltransférase (OMT), rhamnosyle transférase (RT), UDPG-flavonoïde glycosyl transférase (UFGT) et vestitone réductase (VR).

Les chalcones servent ensuite de substrat aux chalcones isomérases (CHI) pour former les flavanones. Ces dernières servent de substrat aux flavones synthétases (FNS) pour la synthèse des flavones et aux flavanones 3-hydroxylases (FHT) pour la synthèse des dihydroflavonols. Les dihydroflavonols peuvent ensuite être oxydés en flavonols par les flavonols synthétases (FLS).

La dihydroflavonol peut également être réduite par les dihydroflavanols 4-réductases (DHFR) pour former les leucoanthocyanidines, précurseurs des flavanols et des anthocyanes. Différentes études ont déjà montré la compétition des différentes enzymes pour le même substrat mettant ainsi en évidence un lien de régulation fort entre ces deux groupes de composés (Han et al., 2012). En effet, les leucoanthocyanidines peuvent être réduites en catéchine sous l'action des leucoanthocyanidines réductases (LAR) ou être synthétisées en anthocyanes sous l'action des anthocyanes synthétases (ANS) (Fig. 17).

Les anthocyanes peuvent également être réduits par les anthocyanidines réductases (ANR) pour former l'épicatéchine et son épimère la catéchine (Gargouri et al. 2009). La catéchine et l'épicatéchine peuvent ensuite se polymériser pour former les procyanidines (He et al. 2008).

c) Localisation cellulaire des composés phénoliques et des enzymes de biosynthèse

Les composés phénoliques, comme l'ensemble des métabolites secondaires se répartissent très inégalement entre les espèces végétales, les variétés, les stades d'évolution physiologique et les organes ou tissus considérés (Macheix et al., 2005).

La voie de l'acide shikimique appartient au métabolisme primaire et fournit les acides aminés aromatiques, parmi lesquels le précurseur du métabolisme des phénylpropanoïdes, la phénylalanine. Des études récentes ont également mis en lumière l'importance d'intermédiaires métaboliques de la voie du shikimate dans la voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes.

A l'échelle de la cellule, les composés phénoliques sont principalement répartis dans deux compartiments : les vacuoles et la paroi. Dans les vacuoles, les polyphénols sont conjugués, avec des sucres ou des acides organiques, ce qui permet d'augmenter leur solubilité et de limiter leur toxicité pour la cellule. Au niveau de la paroi, on trouve surtout de la lignine et des flavonoïdes liés aux structures pariétales. Les composés phénoliques sont synthétisés dans le cytosol (Macheix et al., 2005).

Au niveau tissulaire, la localisation des polyphénols est liée à leur rôle dans la plante et peut être très caractéristique. Au sein même des feuilles la répartition des composés est variable, par exemple les anthocyanes et les flavonoïdes sont majoritairement présents dans l'épiderme. Au niveau de la plante entière, il faut noter que certains composés ne sont accumulés que dans des organes bien définis (Cheynier et Sarni-Manchado, 2006).

Des études d'immunolocalisation ont permis de mettre en évidence la localisation d'une majorité des enzymes de biosynthèse des phénylpropanoïdes au niveau de la membrane du réticulum endoplasmique (Macheix et al., 2005). Plus particulièrement, les procyanidines seraient polymérisées dans la vacuole, après transport des catéchines glycosylées dans ce compartiment, avant d'être transportés dans la paroi (Zhao and Dixon, 2009).

d) Rôles des composés phénoliques.

Les composés phénoliques, principalement sous forme de lignines, sont des éléments structurels de la paroi cellulaire, constituant une barrière mécanique et microbiologique (Cvikrova et al., 2006). Les autres composés phénoliques non structurels ont de nombreux rôles :

- ✓ un rôle de protection contre les dommages UV : les substances phénoliques absorbent tous dans le domaine spectral de l'ultraviolet (UV) (Solovchenko and Merzlyak, 2003). Leur présence dans les tissus les plus externes des plantes (épiderme des feuilles, des fruits...) permettrait ainsi de limiter la pénétration de ces rayonnements et de protéger les structures végétales sensibles comme l'ADN, les pigments photosynthétiques, les lipides membranaire (Macheix et al., 2005).
- ✓ Les composés phénoliques sont présents dans la plupart des graines de plantes, en les protégeant contre les agents pathogènes microbiens et des insectes nuisibles et en participant à la maturation des graines et de la dormance (Routaboul et al., 2006).
- ✓ Les anthocyanes sont des pigments non-photosynthétiques responsables de la coloration des fleurs, des fruits (Crozier et al., 2006) et des graines (Winkel-Shirley, 2002). Se sont les pigments les plus colorés parmi les composés phénoliques (allant du rose au bleu en passant par le rouge, le mauve et le violet) ; ils attirent les insectes pollinisateurs et d'autres animaux frugivores, et facilite la dispersion des graines. Leur synthèse est également activée lors de stress liés à la lumière ou aux températures extrêmes (Christie et al., 1994). La fonction de colorants, plutôt comme co-pigments, est également attribuée aux flavonols et flavones, responsables en fonction de leurs structures pour les couleurs blanc, jaune et ivoire dans les tissus végétaux, et la pigmentation jaune est le résultat de la présence de chalcones.
- ✓ Les flavonoïdes et les isoflavonoïdes interviennent également comme signaux dans les interactions plante-microorganisme (Lattanzio et al., 2006 ; Shaw et al., 2006). Au cours de la symbiose avec *Rhizobium*, les flavonoïdes interviennent notamment dans la chimiotactisme et la nodulation des légumineuses (Fox et al., 2001 ; Cooper, 2004 ; Eckardt, 2006).
- ✓ Certains des composés phénoliques peuvent agir en tant que substances allélochimiques, compte tenu du fait que l'allélopathie est un phénomène biologique, dans lequel la croissance, la survie et la reproduction d'une espèce végétale est biochimiquement influencés par d'autres composés rejetés dans l'environnement par la plante, appelé composés allélochimiques. Jusqu'à présent, des études ont révélé que la catéchine, l'acide gallique, l'acide protocatéchuique, l'acide chlorogénique, l'acide caféique, l'hydroquinone, le 5, 7, 4'-trihydroxy-3',5'-diméthoxyflavone, stilbènes et d'autres composés phénoliques peuvent inhiber la croissance des plantes voisines (Weir et al., 2003; Kong et al., 2004 ; Li et al., 2010; Lobo et al., 2010 ; Scognamiglio et al., 2012).

L'accumulation de composés phénoliques dans les tissus végétaux est considérée comme une réponse adaptative chez les plantes dans des conditions environnementales défavorables. La capacité à synthétiser des composés phénoliques permet ainsi aux plantes de faire face aux contraintes environnementales (Pichersky et Gang, 2000). En outre, ces métabolites secondaires peuvent encore être physiologiquement importants en tant que moyens d'entreposage de carbone, accumulés pendant les périodes où l'azote est limité quand la croissance de la plante est réduite.

e) Intervention des composés phénoliques dans la détoxification des radicaux libres.

Les substances phénoliques des plantes possèdent un pouvoir antioxydant élevé (Teissèdre et al., 1996) qui dépend des facteurs biologiques (génotype, et ontogenèse des organes), édaphiques, et des conditions environnementales (température, salinité, stress hydrique et l'intensité lumineuse, pathogènes, déficience en éléments nutritifs) (Waśkiewicz et al., 2013). Les composés phénoliques (catéchines et d'autres flavanols) agissent comme des piègeurs des ROS générées par le système de transport d'électrons photosynthétiques en conditions de stress (Waśkiewicz et al., 2013).

Les groupes hydroxyles jouent un rôle crucial dans les activités fonctionnelles des flavonoïdes. Plus le nombre de groupements hydroxyle dans la molécule est élevé, plus l'activité antioxydante du composé est importante (Rice-Evans et al., 1996 ; Muzolf et al., 2008). La méthylation réduit généralement l'activité d'un flavonoïde, par rapport au composé natif (Borkowski et al., 2005). Leur potentiel de réduction est fonction de la structure catéchol de l'anneau benzoïque (B), de la position des doubles liaisons et de la quantité de groupements hydroxyles (Yamasaki et al., 1997).

Une propriété intéressante des composés phénoliques, plus particulièrement de la classe des flavonoïdes est leur facilité à céder un électron.

Plusieurs de ces composés ont un pouvoir antioxydant supérieur, sur une base molaire, à celui de l'acide ascorbique (Rice-Evans, 2001). Il existe une relation linéaire entre le pouvoir antioxydant des végétaux et la concentration en composés phénoliques (Cai et al., 2004).

L'utilité du pouvoir antioxydant des composés phénoliques dans la plante n'a pas encore été clairement démontrée, bien qu'il existe des peroxydases de classe III capables de réduire le peroxyde d'hydrogène H_2O_2 en utilisant le pouvoir antioxydant des composés phénoliques.

La synthèse des composés phénoliques se fait durant le développement normal de la plante, ils sont donc présents de façon constitutive. Cependant, leur concentration peut augmenter fortement en conditions de stress comme lors d'excès de radiations lumineuses, de stress hydrique, de basses températures, des carences nutritives, d'absorption de métaux lourds ou d'attaque par des herbivores ou des pathogènes. Cette accumulation en conditions de stress suggère que les composés phénoliques peuvent détoxifier des radicaux libres (Dixon et Paiva, 1995 ; Beclanan, 2000). De plus, les composés phénoliques accumulés lors de ces stress ont un pouvoir antioxydant particulièrement élevé.

III. Matériel et méthodes

III.1. Matériel végétal et conditions de culture

III.1.1. Matériel végétal utilisé

Cette étude a été menée sur deux espèces de légumineuse arborescentes, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. (Fig. 18); la première espèce est une plante endémique du sahel et du Sahara central et la seconde est une espèce introduite d'Amérique.

Les graines des deux espèces ont été fournies par la station de l'INRF (Institut National de Recherche Forestières) de Tamanrasset, Algérie. Les graines d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* sont récoltées sur une population d'arbres à proximité de l'Oued Amezédjine (région de Tamanrasset) tandis que les graines de *Parkinsonia aculeata* L. sont récoltées sur des arbres présents au niveau de l'arboretum de la station de l'INRF.

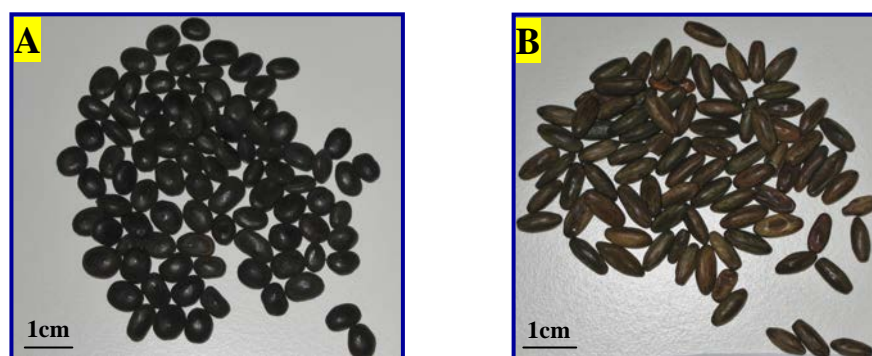


Figure 18. Graines d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B).

III.1.2. Conditions de culture

III.1.2.1 Mises en germination des graines

Après scarification mécanique, les graines des deux espèces ont été traitées avec l'hypochlorite de sodium 5 % pendant 10 min, puis rincées plusieurs fois avec de l'eau et enfin imbibées dans de l'eau déminéralisée pendant 5 h. Cent graines sont mises à germer sur du papier Wattman imbibé d'eau déminéralisée et placées dans des boîtes de Petri (Fig. 19). L'ensemble des boîtes est entreposé à l'obscurité, à une température de 29°C durant 4 jours dans une étuve.

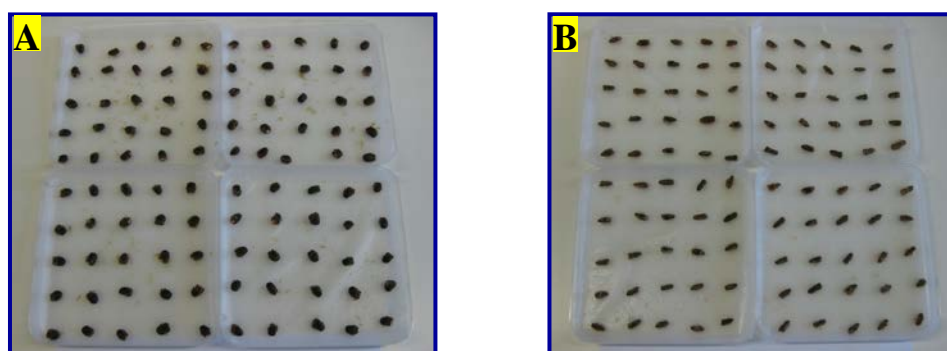


Figure 19. Mise en germination des graines d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B) dans des boîtes de Petri.

III.1.2.2 Mise en culture des plants

Les graines germées pendant 5 jours ont été transplantées dans des pots en plastique (11 cm x 12 cm, 20 cm de hauteur) contenant de la tourbe commerciale (terreau). Les plants en pots ont été distribués ou entreposés dans la serre selon un plan expérimental complètement aléatoire (Fig. 20). Les pots sont placés sous des conditions de température et d'éclairement contrôlées pendant 6 semaines. La température est de 29/25°C avec une photopériode de 16/8 h jour/nuit. La densité moyenne de flux de photon de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) est d'environ 230 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à la hauteur de la plante (Lampes Philips Lighting SA, Bruxelles, Belgique).

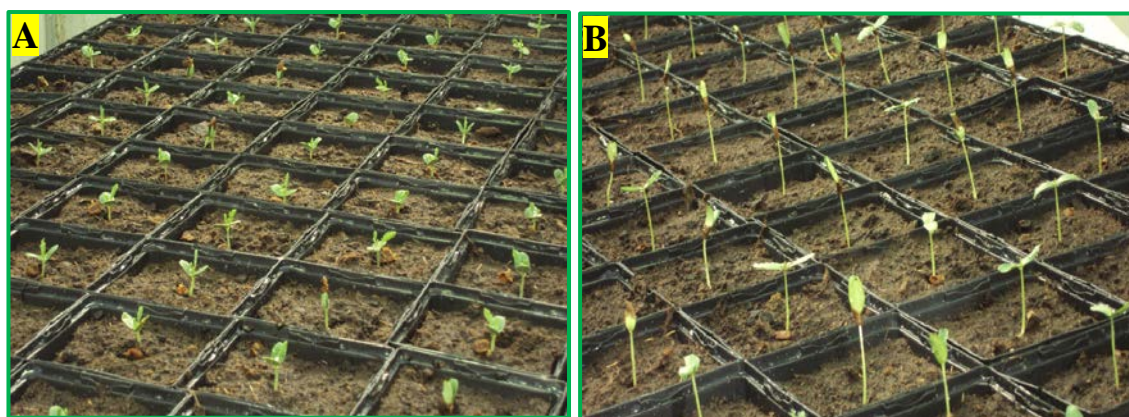


Figure 20. Mise en culture des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B) dans une serre contrôlée.

III.1.3. Application du stress hydrique.

Après six semaines de croissance (formation de 11 feuilles chez *Parkinsonia aculeata* L. et de 19 feuilles chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd). (Fig. 21), 120 plants uniformes sont sélectionnés pour chaque espèce. La veille du lancement du traitement, tous les pots sont saturés en eau puis laissés drainer toute la nuit. Le lendemain, le traitement du déficit hydrique a débuté. L'alimentation en eau a été supprimée pour 50% des plants pendant 22 jours pour *Parkinsonia aculeata* L. et 32 jours pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd., tandis que les 50% des plants restants qui constituent les plants témoins ont été arrosés toutes les 48h.



Figure 21. Plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B) âgés de six semaines de croissance.

III.2. Paramètres mesurés

III.2.1. Teneur en eau du sol.

La teneur en eau du sol (θ) est défini selon [Martínez et al., \(2003\)](#) comme suit :

$$W_w / DW \times 100$$

où W_w est le poids de l'eau contenue dans l'échantillon de sol et DW est le poids sec de l'échantillon. Les mesures de la teneur en eau du sol ont été réalisées à l'aide de sondes ThetaProbe (type de capteur d'humidité ML1 Delta-T Devices Ltd, Royaume-Uni). Cette sonde permet de suivre les variations de la constante diélectrique apparente et de les convertir en teneur en eau gravimétrique sur la base d'étalonnage obtenue pour le substrat considéré.

III.2.2. Paramètres morphologiques

III.2.2.1 Production de biomasse

La production pondérale des parties aériennes fraîches est déterminée immédiatement après le prélèvement. Les racines sont extraites du sol, lavées soigneusement pour réduire au minimum la perte des racines fines, séchées délicatement avec du papier buvard puis pesées pour déterminer leur poids frais. Les deux parties (Partie aérienne et souterraine) sont placées à l'étuve à 70 °C pendant 48 h pour déterminer leur poids sec. Les différentes mesures sont effectuées en utilisant une balance de précision.

III.2.2.2 Mesure de la surface foliaire

La surface foliaire (LA) de la 4^{ème} feuille pour *Parkinsonia aculeata* L. et de la 6^{ème} feuille pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. est mesurée à chaque prélèvement sur cinq répétitions pour chaque traitement à l'aide d'un planimètre (AM3000, ADC Bioscientific Ltd., Hoddesdon, England) ; les feuilles ont ensuite été récoltées et incubées pendant 48h à 70 °C pour déterminer le poids sec. La surface foliaire spécifique (SLA) a été calculée selon le rapport : surface foliaire / poids sec.

III.2.3. Paramètres physiologiques

III.2.3.1 Mesure de l'état hydrique de la plante

III.2.3.1.1. Teneur en eau foliaire (TEF)

Cette mesure est réalisée sur la 4^{ème} feuille pour *P. aculeata* et la 6^{ème} feuille pour *A. arabica* et sur cinq plants par traitement. Le poids frais est estimé au moment de la récolte et le poids sec après la mise des échantillons à l'étuve à 70°C pendant 48h. Le contenu en eau (en %) est obtenu par la formule suivante :

$$TEF (\%) = (PF - PS) / PF \times 100$$

III.2.3.1.2. La Teneur relative en eau (TRE)

La teneur relative en eau (TRE), permet de connaître le niveau de saturation en eau ou de turgescence de la plante (Barrs and Weatherley, 1962). La teneur relative en eau est le rapport entre la teneur en eau de l'échantillon au moment de sa récolte sur la teneur en eau maximale lorsque les cellules sont en pleine turgescence. La TRE est déterminée sur les deux feuilles composées appartenant à la 4^{ème} feuille pour *Parkinsonia aculeata* L. et la 6^{ème} feuille pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

Le poids frais (PF) est déterminé au moment de la récolte. Les feuilles sont ensuite trempées dans des piluliers contenant de l'eau déminéralisée de telle façon que la base du limbe coupée soit immergée dans l'eau. Les piluliers sont maintenus à l'obscurité et à 4°C pendant 5 h. Les échantillons sont récupérés, égouttés et légèrement séchés par du papier buvard et pesés pour déterminer le poids à pleine turgescence (PT). Le poids sec (PS) est obtenu après passage des échantillons à l'étuve à 70°C pendant 48 h. Ainsi, la Teneur Relative en Eau (TRE) est calculée selon la formule suivante :

$$TRE (\%) = [(PF - PS)] / [(PT - PS)] \times 100$$

III.2.3.1.3. Le potentiel hydrique

Le potentiel hydrique (Ψ_w) est mesuré par la technique de la chambre à pression de Scholander (PMS Instrument Co, Orlando, USA) entre 9h00 et 10h00 sur la partie aérienne de 6 plants différents par traitement. La partie aérienne fraîchement récoltée, est insérée dans un bouchon pour assurer son étanchéité et immédiatement placée dans la chambre. L'extrémité coupée dépasse de quelques millimètres à l'extérieur du bouchon afin de pouvoir observer l'affleurement de la sève au niveau de la section des vaisseaux. La pression appliquée est augmentée doucement dans la chambre jusqu'à ce que la sève apparaisse. La pression qui provoque la sortie de la première goutte, exprimée en MPa correspond à l'opposé du potentiel hydrique de la feuille. Pour plus de précision, l'observation se fait à la loupe binoculaire.

III.2.3.1.4. Le potentiel osmotique

Le potentiel osmotique (Ψ_s) des plants a été déterminé entre 9h00 et 10h00. Les 4 feuilles de chaque espèce (à partir de la 4^{ème} feuille pour *Parkinsonia aculeata* L. et de la 6^{ème} feuille pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd.) sont placées dans un tube Eppendorf (1.5 mL) perforé au préalable à quatre endroits et congelé dans l'azote liquide, ces échantillons sont alors conservés à -80°C.

Trois cycles de congélation/décongélation de l'échantillon (congélation à l'azote liquide et décongélation à l'air ambiant) sont menés afin d'assurer la rupture des membranes cellulaires. Les Eppendorfs perforées sont ensuite enchâssées dans des Eppendorfs intacts et centrifugées à 15.000 g à 4 °C durant 15 minutes. Le suc tissulaire est récupéré dans l'Eppendorf et stockée à -20 °C.

La mesure du potentiel osmotique (Ψ_s) se fait à l'aide d'un osmomètre « Vapor Pressure Osmometer Wescor 5520 ». L'appareil est calibré au moyen de standards de 290 mosmol.kg⁻¹ à 1000 mosmol.kg⁻¹. Un volume de 10 µL de chaque échantillon ou de standards est placé sur un petit disque en papier fourni par « Wescor ». Au cours des mesures, les échantillons sont conservés dans de la glace. Pour chaque échantillon, trois répétitions sont effectuées. La mesure obtenue s'exprime en mosmol.kg⁻¹. La conversion en MPa est réalisée par la formule de Van t'Hoff :

$$\psi_s(\text{MPa}) = -c(\text{mosmoles.kg}^{-1}) \times 2,58 \times 10^{-3}$$

Un ajustement de la valeur du potentiel osmotique des feuilles de plants stressés par rapport à la valeur de la teneur en eau des feuilles est effectué selon la formule suivante :

$$\psi_s \text{ ajusté (MPa)} = \psi_s(\text{MPa}) \times [(Teneur \text{ en eau stressé}) / (Teneur \text{ en eau témoin})]$$

III.2.3.2 Mesure de l'activité photosynthétique

III.2.3.2.1. La conductance stomatique

La conductance stomatique (g_s) a été déterminée entre 10h00 et 12h00 sur la surface des feuilles (la 4^{ème} feuille pour *Parkinsonia aculeata* L. et de la 6^{ème} feuille pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd), sur six plants par traitement, en utilisant un poromètre à diffusion AP4 (Delta-T Devices, Cambridge, Angleterre).

III.2.3.2.2. Les échanges gazeux

Les mesures du taux de transpiration instantanée (E en mmol H₂O. m⁻². s⁻¹), la concentration interne en CO₂ (C_i en µmol. mol⁻¹) et l'assimilation photosynthétique nette (A en µmol CO₂. m⁻². s⁻¹), sous une densité de flux de photons photosynthétiques (PPFD de 500 µmol m⁻². s⁻¹) ont été effectuées grâce à un analyseur à gaz infra-rouge (IRGA) à système ouvert (LI-6400, Li-Cor, USA), qui regroupe en une unité portable tous les éléments nécessaires pour la mesure des flux de vapeur d'eau et de CO₂. Les mesures (cinq par traitement) ont été effectuées de 10h00 à 12h00 sur la 4^{ème} feuille pour *Parkinsonia aculeata* L. et la 6^{ème} feuille pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd..

III.2.3.2.3. Fluorescence des chlorophylles

La fluorescence chlorophyllienne a été mesurée à l'aide d'un fluorimètre portable à lumière pulsée (FMS2; Lynn Hansatech, Roi, Royaume-Uni) sur la 4^{ème} feuille de *Parkinsonia aculeata* L. et la 6^{ème} feuille d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (six mesures par traitement). Les mesures ont été effectuées à une température ambiante.

Le niveau minimal de fluorescence (F_0) a été déterminé en mesurant la lumière modulée (0,1 mol. m⁻².s⁻¹). Le niveau maximal de fluorescence (F_m) avec tous les centres réactionnels ouverts du PSII a été déterminé par un pulse de saturation de 0,8 s à 8500 mol. m⁻².s⁻¹ dans des feuilles adaptées à l'obscurité pendant 20 min. Les feuilles ont été ensuite continuellement éclairées par

une lumière actinique blanche ($320 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) pendant 3 min, la valeur stationnaire de la fluorescence (F_s) a été enregistrée.

Un second pulse de saturation à $8500 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a été imposé pour déterminer le niveau maximal de fluorescence à l'état de lumière adaptée (F_m). La lumière actinique a été enlevée et le niveau minimal de fluorescence à l'état de lumière adaptée (F_0') a été déterminé par illumination de la feuille pendant 3 s avec un pulse de lumière rouge lointaine. En utilisant les deux propriétés lumineuse et sombre de la fluorescence, les paramètres suivant ont été calculés :

Efficiencce quantique maximale des PSIIs (F_v/F_m) à l'état adapté à l'obscurité :

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

Le quenching photochimique : $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$

Le quenching non photochimique : $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$

Efficiencce quantique du transport d'électrons par les PSIIs :

$$\phi_{SII} = (F_m' - F_s)/F_m'$$

III.2.3.2.4. Pigments photosynthétiques

La mesure de la concentration en chlorophylles totales ($a+b$) et en caroténoïdes totaux a été réalisée sur des feuilles fraîches (100 mg) broyées dans de l'azote liquide à l'aide d'un mortier en présence de 8 mL d'acétone à 80 % (v/v). Après extraction, l'extrait est centrifugé à 4500 g pendant 10 min, et le volume du surnageant obtenu est porté à 8 mL avec de l'acétone à 80 %. L'absorbance de l'extrait a été lue à 663.2, 646.8 et 470 nm en utilisant un spectrophotomètre Shimadzu UV-1800, et les concentrations en pigments ont été calculées selon les équations de [Lichtenthaler \(1987\)](#). Les résultats sont exprimés en mg.g^{-1} de MVS.

$$Chl_{(a+b)} = 7,15 \cdot A_{663,2} - 18,71 \cdot A_{646,8}$$

$$Caroténoïdes_{(x+c)} = 1000 \cdot A_{470} - (1,82 \cdot Chl_a) \cdot (85,02 \cdot Chl_b)/198$$

III.2.4. Paramètres biochimiques

III.2.4.1 Extraction et dosage des sucres solubles et amidon

Les sucres solubles et l'amidon sont estimés par la méthode de [Mc Cready et al. \(1950\)](#), cette méthode permet de doser à la fois les sucres solubles et d'estimer la quantité d'amidon ramenée à sa juste valeur par l'utilisation d'un facteur de correction de 0,9.

L'extraction à été réalisée à partir de 0,25 g de feuilles fraîches broyées dans l'azote liquide, mélangée à 4 mL d'éthanol à 70 % (v/v) et l'extrait est centrifugé à 8000 g pendant 10 min à 4 °C.

Le surnageant contenant les sucres solubles est récupéré et filtré. Deux autres extractions ont été réalisées à l'aide de 2 mL d'éthanol à 70 %. Les trois surnageants obtenus ont été combinés et portés à 7 mL avec de l'éthanol 70 %. L'extrait final est conservé à -20 °C.

L'amidon contenu dans le culot précédemment épuisé à trois reprises par l'éthanol est hydrolysé 2 fois avec 5 mL d'acide perchlorique à 50 %. Le mélange des deux extraits est incubé à froid pendant 15 minutes puis centrifugé à 8000 rpm pendant 5 minutes. Les deux surnageants obtenus sont ensuite mélangés et portés à 20 mL avec de l'eau déminéralisée dans une fiole jaugée.

Une aliquote (200 µL) de chaque extrait a été ajoutée à 1 mL de réactif à l'antrone. La solution a été placée dans le bain-marie bouillant pendant 10 min, puis refroidie à 4 °C, et les teneurs en sucres solubles et amidon ont été estimées à une absorbance de 625 nm (spectrophotomètre Beckman DU ® 640 Beckman Coulter, Inc, Brea, CA, États-Unis). Une courbe d'étalonnage a été établie en utilisant le glucose comme standard (à partir d'une solution mère de 500 µg.mL⁻¹), et les résultats sont donc exprimés en mg d'équivalents glucose par g de MVS.

III.2.4.2 Extraction et dosage de la proline libre

La proline libre a été quantifiée selon la méthode de [Bates et al. \(1973\)](#). Les feuilles fraîches (0,2 g) ont été broyées dans de l'azote liquide et homogénéisées avec 10 mL de l'acide sulfosalicylique à 3 %. L'extrait a été incubé à 70°C pendant 30 min dans un bain-Marie. L'extrait est refroidi puis filtré. A 2 mL du filtrat, 2 mL du réactif à la ninhydrine et 2 mL d'acide acétique glacial ont été ajoutés et le mélange a été incubé dans un bain-marie à 90 °C pendant 1h. La proline libre a été extraite avec 2 mL de toluène, la solution est agitée au vortex pendant 15 à 20 secondes. Après formation de la biphasé, la phase organique contenant la proline a été recueillie. L'absorbance a été mesurée à 520 nm (spectrophotomètre Beckman DU ® 640). La concentration en proline a été déterminée en utilisant une courbe standard préparée avec de la L-proline (solution mère à 40 µmoles.L⁻¹) et les résultats sont donc exprimés en µmole de proline par g de MVS.

III.2.4.3 Extraction et analyse des polyamines libres

Extraction. La matière végétale fraîche (250 mg) est congelée dans de l'azote liquide, puis broyée en poudre fine dans un mortier préalablement refroidi. Les polyamines libres sont extraites avec 500 µL de HClO₄ à 4 % (v/v) froid contenant 5 mg.L⁻¹ de 1,7- diaminoheptane (standard interne) après avoir vortexer vigoureusement, le mélange est laissé reposer pendant 1 h à 4 °C. L'homogénat a été centrifugé à 13 000 g à 4 °C pendant 20 min. Le culot a été ré-extrait avec 500 µL de HClO₄ 4% (v/v) et à nouveau centrifugé. Les deux surnageants ont été utilisés pour la détermination des polyamines libres.

Dansylation. Pour la détection de la fluorescence, les polyamines sont dérivées par dansylation selon la méthode de [Lefèvre et al. \(2001\)](#) avec quelques légères modifications. A 200 µL de surnageant sont ajoutés 200 µL de carbonate de sodium saturé (Na₂CO₃) et 500 µL de chlorure de dansyle (20 mg.mL⁻¹ d'acétone). Les échantillons sont homogénéisés pendant 10 s, puis incubés à l'obscurité et à 60 °C pendant 1 h. Pour éliminer l'excès du chlorure de dansyle, 250 µL de proline (150 mg.mL⁻¹) sont ajoutés. Après 1 heure d'incubation dans l'obscurité, l'acétone a été évaporée sous azote. Les polyamines dansylées sont ensuite extraites avec 1 mL d'acétate

d'éthyle et vortexer vigoureusement pendant 60 s. Le mélange a été stocké pendant 20 min à 4 °C afin d'obtenir une bonne séparation entre les phases organique et aqueuse. L'épiphase organique a été recueillie et séchée sous azote. L'extrait séché est dissous dans 1 mL de méthanol et filtré sur des microfiltres de 0,45 µm (CHROMAFIL SPE-45/15, Macherey-Nagel) ; 5 µL d'échantillon sont injectés sur une colonne Nucleodur C18 Pyramid (125 x 4,6 mm de diamètre interne ; taille des particules de 5 µm) (Macherey-Nagel, Düren, Allemagne) maintenue à 40 °C.

Dosage par HPLC-FLD. Les polyamines libres (putrescine, spermidine et spermine) sont dosées par chromatographie liquide à haute performance couplée à un détecteur de fluorescence (HPLC-FLD). Les analyses sont effectuées sur un système Shimadzu HPLC, équipé d'une unité solvant de livraison LC-20AT, d'un échantillonneur automatique SIL-HT_C et d'un détecteur de fluorescence RF-20A (Shimadzu, s'-Hertogenbosch, Pays-Bas) en utilisant respectivement 340 et 510 nm comme longueur d'onde d'excitation et d'émission. Le débit de la phase mobile était de 1,0 mL.min⁻¹. La phase mobile est constituée d'eau (éluant A) et d'acétonitrile (éluant B). Le programme de gradient était le suivant : 40% de B à 91% B (20 min), 91% de B à 100% de B (2 min), 100% de B (8 min), 100% de B à 40% B (1 min) et la colonne d'équilibrage à 40% de B pendant 4 min. La durée totale était de 35 min.

Les polyamines libres sont quantifiées à l'aide de six points de courbes d'étalonnage avec des solutions standard externe faites sur mesure et un standard interne (1,7-diaminoheptane), allant de 3,125 à 100 µM et toutes les dix injections, une solution étalon de contrôle a été utilisée pour confirmer l'étalonnage du système.

III.2.4.4 Extraction et dosage des polyphénols totaux et flavonoïdes totaux

L'extraction des polyphénols est effectuée sur des feuilles fraîches (0,3 g) broyées avec de l'azote liquide et homogénéisées dans 2 mL de méthanol à 80 %. Le mélange a été centrifugé à 10 000 g pendant 10 min à 4 °C.

La teneur en **polyphénols totaux** a été mesurée en utilisant le réactif de Folin-Ciocalteu, suivant la méthode de [Singleton and Rossi \(1965\)](#) avec de légères modifications. Une partie aliquote (20 µL) de l'échantillon a été ajouté à 1,58 mL d'eau déminéralisée et 100 µL du réactif de Folin-Ciocalteu. Après agitation, le mélange est incubé pendant 6 minutes, avant d'ajouter 300 µL de solution de carbonate de sodium (Na₂CO₃) à 2 %. Après 2h d'incubation à température ambiante et à l'obscurité, l'absorbance est mesurée à 765 nm. Les teneurs en polyphénols totaux sont exprimées en mg d'équivalents d'acide gallique par g de matière végétale fraîche (mg de GAE. g⁻¹ de MVF) par référence à une courbe étalon établie dans les mêmes conditions avec de l'acide gallique.

La teneur en **flavonoïdes totaux** est mesurée en utilisant un dosage colorimétrique mis au point par [Dewanto et al. \(2002\)](#). Une partie d'aliquote (250 µL) de l'échantillon est mélangée avec 1,25 mL d'eau déminéralisée et 75 µL de nitrate de sodium (NaNO₃) à 5 %. Après 6 min d'incubation, 150 µL de trichlorure d'aluminium (AlCl₃) à 10 % sont ajoutés et après 5min d'incubation, 500 µL de NaOH 1 M sont additionnés au mélange. Enfin, le mélange a été ajusté à 2,5 mL avec de l'eau déminéralisée. L'absorbance de la solution est déterminée à 510 nm. Les teneurs en flavonoïdes totaux ont été exprimées en mg d'équivalents (+)-catéchine par g de

matière végétale fraîche (mg de Catechins. g^{-1} de MVF), par référence à une courbe étalon établi dans les mêmes conditions avec de la (+)-catéchine.

III.2.4.5 Extraction et dosage des anthocyanes

Les anthocyanes ont été quantifiées en utilisant la méthode décrite par Mancinelli (1984). La matière fraîche foliaire (50 mg) broyée dans un mortier avec de l'azote liquide est homogénéisée dans 2 mL de méthanol acidifié (HCl 1 %) et maintenu à 4 °C pendant 4 h pour éviter la dégradation des chlorophylles, dont les produits peuvent interférer avec l'absorption des anthocyanes à 530 nm. Les débris ont été éliminés par centrifugation à 10.000 g pendant 30 min et le surnageant a été récupéré. Les anthocyanes ont été mesurées à partir d'extraits méthanoliques. Deux absorbances sont mesurées (A_{530} et A_{657}), $A_{530nm} - 0,25 A_{657nm}$, pour tenir compte des interférences avec les résidus de chlorophylle.

La teneur totale en anthocyanes est exprimée en mg d'équivalents en cyanidine-3-glucoside par 100 grammes de poids sec (mg Cyd-3-glu/g de PS), avec 29 600 comme coefficient d'extinction et 445,5 comme le poids moléculaire (Wrolstad, 1976).

III.2.4.6 Etude de l'activité de la Phénylalanine Ammonia-Lyase (PAL; EC 4. 3. 1. 5)

L'activité de la PAL est mesurée selon la méthode d'Olsen et al (2008). Environ 25 mg de feuilles fraîches ont été soigneusement broyées dans de l'azote liquide et homogénéisées avec 2 mL de tampon d'extraction (contenant 100 mM du Tris-HCl, pH 8,8, 12 mM de 2-mercaptoéthanol) à l'aide d'un mortier ; l'extraction est réalisée sur de la glace. Après centrifugation à 14000 g pendant 10 min à 4 °C, les incubations ont été effectuées à 37 °C pendant 1 h dans un mélange d'essai contenant 250 μ L d'extrait enzymatique, 500 μ L Tris-HCl à 100 mM (pH 8,8) et 50 μ L de de L-phénylalanine à 100 mM. La réaction est arrêtée par addition de 50 μ L d'HCl 5 M et centrifugé à 16.000 g pendant 15 min. L'absorbance est déterminé à 290 nm. L'activité de la PAL est exprimée en nmol d'acide trans-cinnamique formé par heure, par mg de protéines foliaires. Les protéines totales ont été dosée avec du BSA (sérum albumine bovine) comme standard en utilisant la méthode de Bradford (1976).

III.2.4.7 Dosage du malondialdéhyde (MDA)

La peroxydation des lipides est évaluée par la mesure de teneur en malondialdéhyde. Le protocole du dosage est celui décrit par Heath et Packer (1968) avec quelques modifications, 250 mg de matière foliaire fraîche ont été broyées dans de l'azote liquide et homogénéisés avec 10 mL d'acide trichloroacétique (TCA 5 % p/v). L'homogénat est centrifugé à 12 000 g pendant 10 min à 4 °C. A 2 mL du surnageant, sont ajoutés 2 mL d'acide thiobarbiturique (TBA 0,67 % p/v). Le mélange est incubé à 100 °C pendant 30 min et ensuite rapidement refroidi dans la glace. Après centrifugation à 12 000 g pendant 1 min à 4 °C pour éliminer la turbidité, l'absorbance du surnageant est lue à 532 nm et 600 nm. La valeur de l'absorbance non spécifique à 600 nm est soustraite de celle lue à 532 nm. La concentration en MDA est calculée en utilisant le coefficient d'extinction molaire 155 mM.cm^{-1} .

III.3. Analyses statistiques

Le logiciel STATISTICA (version 6.0; Statsoft Inc) a été employé pour toutes les analyses statistiques. Les données sont présentées sous forme d'une moyenne de 6 à 10 répétitions \pm l'écartype de cette moyenne. Les résultats obtenus ont fait l'objet d'une analyse de la variance des moyennes (ANOVA) pour déterminer les principaux effets de la durée du stress hydrique sur les paramètres physiologiques et biochimiques étudiés sur les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata*. Le test de Duncun a été effectué pour évaluer la signification des différences entre les moyennes des traitements (témoins et stressés) au seuil de $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$.

IV. Résultats et discussion

IV.1. Variation du statut hydrique d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. lors d'un arrêt d'arrosage

IV.1.1. Effet de l'arrêt d'arrosage sur le statut hydrique des plants d'*Acacia arabica*

IV.1.1.1 La teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol (θ) des pots témoins est stable tout le long de l'expérimentation et est maintenue à une valeur moyenne de 80,62 %. Celle des pots ayant subi un arrêt d'arrosage diminue progressivement. Des différences significatives ont été enregistrées dès le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.01$) ; la teneur en eau du sol diminue de 46 % ($p < 0.001$) le 22^{ème} jour et de 65 % ($p < 0.001$) le 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage par rapport au témoin (Fig. 22A).

IV.1.1.2 Potentiel hydrique

La figure 22B montre que le potentiel hydrique des feuilles des plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. varie entre $-0,60 \pm 0,05$ et $-0,95 \pm 0,05$ MPa.

Durant les 13 premiers jours d'arrêt d'arrosage le potentiel hydrique des plants stressés ne varie pas. La diminution du Ψ_w ne débute qu'après le 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et elle est d'autant plus accentuée que l'intensité de la contrainte hydrique appliquée est plus sévère ; le Ψ_w est de $-1,27 \pm 0,12$ le 15^{ème} jour ($p < 0.001$) et de $-2,13 \pm 0,3$ le 22^{ème} jour ($p < 0.001$). Au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, la valeur du potentiel hydrique enregistrée chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est de $-3,84 \pm 0,25$ MPa ($p < 0.001$).

IV.1.1.3 Teneur en eau foliaire (TEF) et Teneur relative en eau (TRE).

Chez les plants témoins, les valeurs enregistrées de la teneur en eau foliaire (TEF) et celles de la teneur relative en eau (TRE) sont maintenues respectivement aux alentours de 78,30 % et 94,41 % durant la période expérimentale (Fig. 22C, D). En réponse au stress hydrique la TEF et la TRE diminuent fortement à partir du 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. La différence entre les traitements augmente fortement en fonction de la durée du stress. A la fin du cycle de déshydratation (32^{ème} jour), nous notons un pourcentage de réduction par rapport au témoin de 28 % pour la TEF et de 55 % pour la TRE (Fig. 22C, D).

IV.1.1.4 Transpiration foliaire

L'évolution de la transpiration instantanée des plants d'*Acacia* ne montre de différence significatives entre les témoins et les stressés qu'à partir du 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.01$) (Fig. 22E). Les plants bien irrigués maintiennent leur transpiration dans un intervalle compris entre $4,29 \pm 0,34$ et $6,06 \pm 0,94$ $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. La transpiration diminue sensiblement ($P < 0.001$) suite à l'arrêt d'arrosage ; elle passe de $4,33 \pm 1,02$ à $1,16 \pm 0,12$ $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. La transpiration continue de baisser en fonction de la durée du stress pour atteindre des valeurs pratiquement nulles le 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($0,08 \pm 0,04$ $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

IV.1.1.5 Conductance stomatique

Chez les plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., la conductance stomatique (g_s) est comprise dans l'intervalle de 200 ± 17 et 324 ± 30 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fig. 22F). Les plants subissant un stress hydrique par arrêt d'arrosage ont une conductance stomatique sensiblement identique à ceux des témoins les 13 premiers jours de l'expérimentation. Au-delà du 13^{ème} jour, la conductance stomatique diminue progressivement ($p < 0.01$). Cette baisse de g_s est d'autant plus accentuée que l'intensité de la contrainte hydrique appliquée est plus sévère jusqu'à atteindre des valeurs quasi-nulles à la fin de l'expérimentation (Fig. 22F). Par ailleurs, nous pouvons signaler qu'au 22^{ème} jour de stress les stomates des plants stressés sont toujours ouverts.

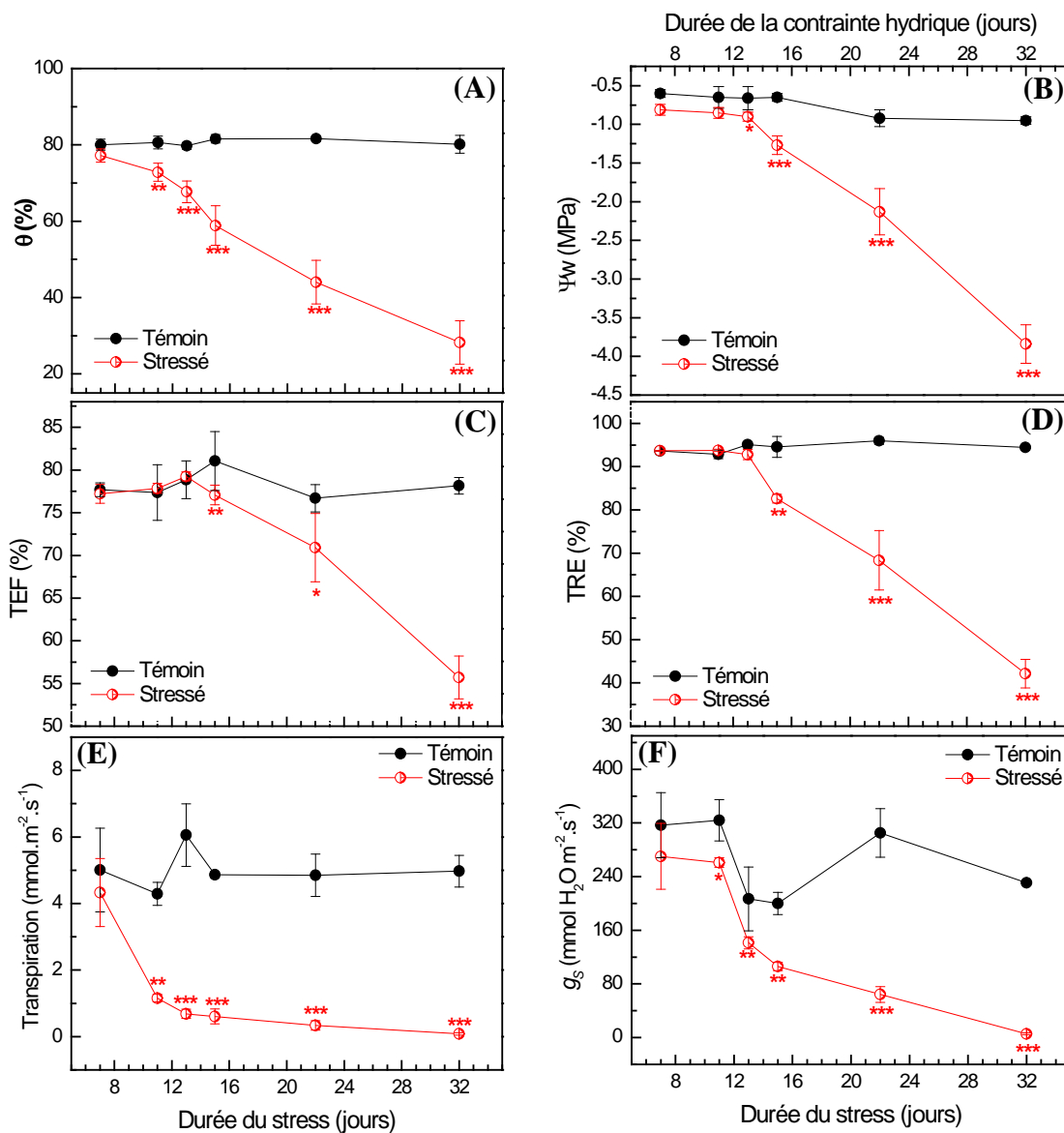


Figure 22. Evolution de la Teneur en eau du sol θ (exprimé en %, A), du potentiel hydrique, Ψ_w (B), Teneur en Eau Foliaire, TEF (C), Teneur Relative en Eau, TRE (D), transpiration foliaire et conductance stomatique, g_s (F) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne ($n = 6$). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.1.2. Effet de l'arrêt d'arrosage sur le statut hydrique des plants de *Parkinsonia aculeata*

IV.1.2.1 Teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol des pots témoins ne varie pas tout au long de l'expérimentation, soit une valeur moyenne de 81,60 %. Les différences entre les θ des pots des plants témoins et stressés sont significative dès le 7^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.05$), diminue progressivement au cours de l'expérimentation (Fig. 23A) et au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, la θ a chuté à 54 % ($p < 0.001$).

IV.1.2.2 Potentiel hydrique

Chez les plants témoins, les valeurs du Ψ_w oscillent entre $-0,53 \pm 0,06$ et $-0,8 \pm 0,11$ MPa (Fig. 23B). Le stress hydrique réduit significativement le Ψ_w des plants ($P < 0.001$). Les différences entre témoins et stressés ne commencent à être significatives qu'à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Cette baisse du Ψ_w est d'autant plus accentuée que l'intensité de la contrainte hydrique appliquée est plus sévère avec un Ψ_w de $-1,13 \pm 0,17$ MPa le 15^{ème} jour et de $-2,4 \pm 0,12$ MPa le 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (Fig. 23B).

IV.1.2.3 Teneur en eau foliaire et Teneur relative en eau.

Chez les plants témoins, les valeurs de la teneur en eau foliaire (TEF) et celles de la teneur relative en eau (TRE) sont maintenues respectivement aux alentours de 82,92 % et 95,06 % durant toute la période expérimentale (Fig. 23C, D). La teneur en eau foliaire (TEF) et la teneur relative en eau (TRE) diminuent à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage chez les plants stressés comparativement aux témoins. La différence entre les plants témoins et stressés devient de plus en plus importante en fonction de la durée du stress, soit un pourcentage de réduction de 19 % pour la TEF et de 50 % pour la TRE après le 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (Fig. 23C, D).

IV.1.2.4 Transpiration

La transpiration instantanée des plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L. est comprise dans un intervalle de $3,41 \pm 0,27$ à $4,95 \pm 0,35$ mmol.m⁻².s⁻¹ (Fig. 23E).

Une chute de la transpiration est observée chez les plants stressés le 7^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. La transpiration passe de $3,98 \pm 0,27$ à $0,62 \pm 0,20$ mmol.m⁻².s⁻¹ le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.001$). La transpiration continue de diminuer en fonction de la durée du stress pour atteindre à partir du 15^{ème} jour jusqu'à la fin du cycle (22 jours après l'arrêt d'arrosage) des valeurs quasiment nulles ($0,06 \pm 0,01$ mmol.m⁻².s⁻¹, $p < 0.001$) (Fig. 23E).

IV.1.2.5 Conductance stomatique

Chez les plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L., la conductance stomatique est dans l'intervalle de 151 ± 40 à 289 ± 71 mmol.m⁻².s⁻¹ (Fig. 23F).

La conductance stomatique chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. est proche de celle des témoins les premiers jours d'arrêt d'arrosage (jusqu'au 11^{ème} jour). Au-delà, la conductance stomatique diminue en fonction de la durée du stress, et baisse rapidement jusqu'au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.001$), puis progressivement jusqu'à atteindre des valeurs quasiment nulles à la fin de l'expérimentation ($p < 0.001$) (Fig. 23F).

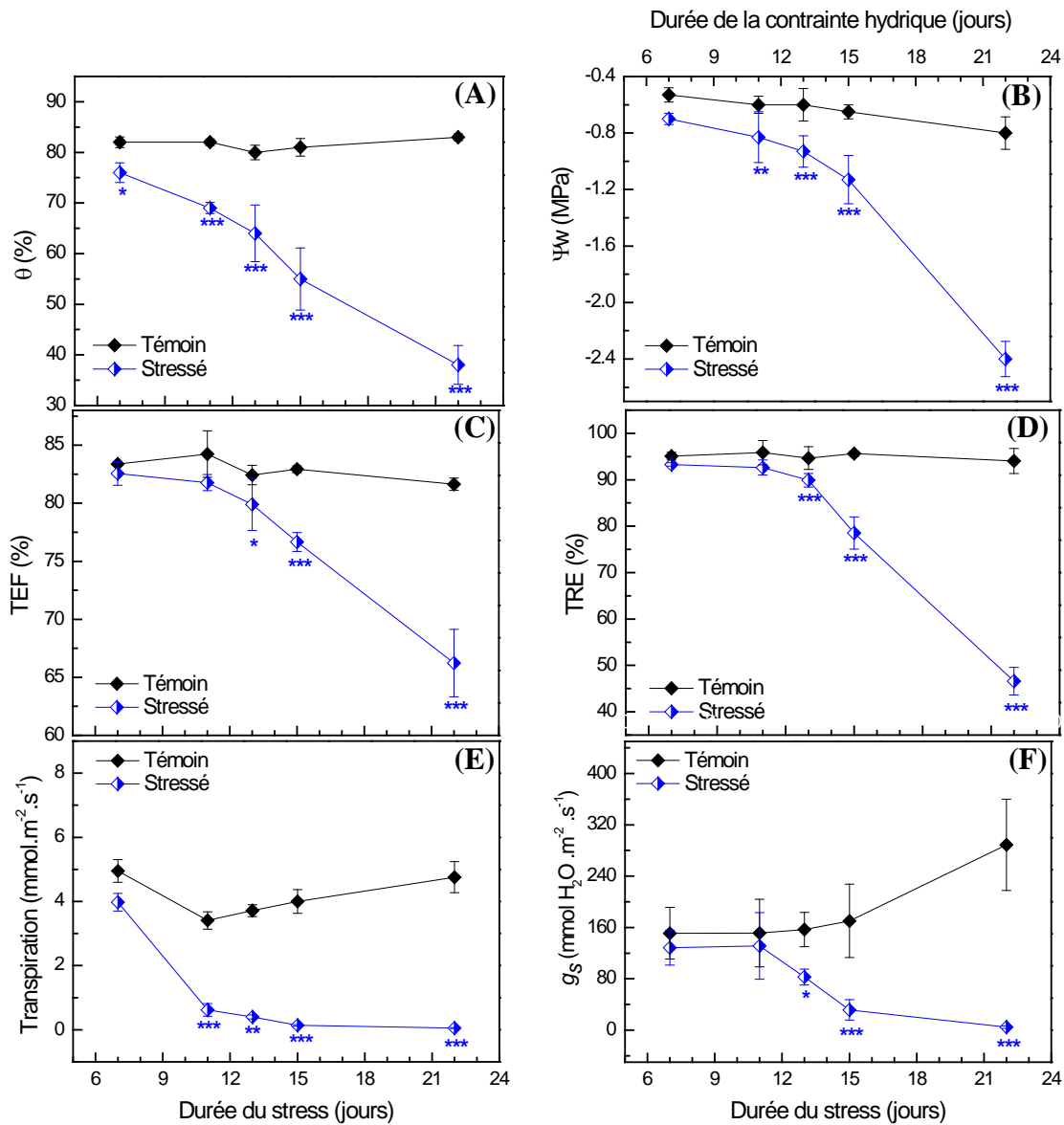


Figure 23. Evolution de la Teneur en eau su sol, θ (exprimé en %, **A**), du potentiel hydrique, Ψ_w (**B**), de la Teneur en Eau Foliaire, TEF (**C**), de la Teneur Relative en Eau, TRE (**D**), de la transpiration foliaire et de la conductance stomatique, g_s (**F**) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.1.3. Discussion

Les effets du stress hydrique dépendent de son intensité et de sa durée. Le contenu en eau des tissus diminue linéairement avec l'augmentation de la sévérité du stress (Reddy et al., 2004).

Le statut hydrique des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L. soumis à un stress hydrique par arrêt d'arrosage, est mesuré par deux paramètres, la TRE et le potentiel hydrique, qui caractérisent le taux d'hydratation des tissus de la plante ou reflètent le degré de la déshydratation que les plantes subissent (Cornic et Massacci, 1996).

Nos résultats montrent que chez les plants stressés d'*A. arabica* (Lam.) Willd., la TRE n'indique aucune différence significative avant le 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Puis elle baisse progressivement pour atteindre à la fin de l'expérimentation une TRE de 42,14±3,29 % (P<0,001). Cependant, une baisse significative du potentiel hydrique a lieu à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (P<0,05) et diminue graduellement jusqu'à atteindre un Ψ_w de -3,84±0,25 MPa (P<0,001) à la fin de l'expérimentation.

Par ailleurs, chez *P. aculeata* L., les résultats montrent que la TRE a diminué significativement à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et continue à diminuer rapidement avec la progression du stress pour atteindre une valeur de 46,61±2,95 % (P<0,001). De même, le potentiel hydrique a commencé à diminuer à partir du 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage pour atteindre à la fin de l'expérimentation une valeur de -2.40±0.12 MPa (P<0,001).

Trois degrés de stress sont définis en relation avec le potentiel hydrique (Hsiao, 1973) et la Teneur Relative en Eau (TRE) (Gonzalez et Gonsalez-Vilar, 2001). En fonction de la variation de la TRE nous avons distingués 3 niveaux de stress chez les deux espèces étudiées, et soumises au stress hydrique par arrêt d'arrosage pendant 32 jours pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et 22 jours pour *Parkinsonia aculeata* L. :

Pendant les treize premiers jours d'arrêt d'arrosage pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et les onze premiers jours pour *Parkinsonia aculeata* L., les plantes sont en situation de non-stress.

Du 13 ^{ème} au 15 ^{ème} jour pour <i>Acacia arabica</i>	}	Les plants sont soumis à un stress faible
Du 11 ^{ème} au 13 ^{ème} jour pour <i>Parkinsonia aculeata</i>		
Du 15 ^{ème} au 22 ^{ème} jour pour <i>Acacia arabica</i>	}	Les plants sont soumis à un stress modéré
Du 13 ^{ème} au 15 ^{ème} jour pour <i>Parkinsonia aculeata</i>		
Du 22 ^{ème} au 32 ^{ème} jour pour <i>Acacia arabica</i>	}	Les plants sont soumis à un stress sévère
Du 15 ^{ème} au 22 ^{ème} jour pour <i>Parkinsonia aculeata</i>		

Les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ressentent le stress plus tardivement que les plants de *Parkinsonia aculeata* L., sachant que les deux espèces sont cultivées dans les mêmes conditions contrôlées. La survie aux conditions de stress hydrique par arrêt d'arrosage est uniforme chez les deux espèces étudiées. En effet, les plants se sont fanés au cours d'une période de 34 jours pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de 24 jours pour *Parkinsonia aculeata* L..

La diminution de la TRE a été reportée chez les plants de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) ainsi que chez le câprier *Capparis spinosa* L soumis à un stress hydrique (Subramanian et al., 2006 ; Ozkur et al., 2009). Les génotypes soumis à un stress hydrique se comportent différemment ; les génotypes tolérant au stress hydrique, maintiennent un potentiel hydrique foliaire élevé longtemps et ne se fanent que plus tard comparativement aux génotypes sensibles (Ouvrard et al., 1996). Dans de nombreuses plantes ligneuses et arbustives, la TRE des feuilles atteint 40 à 50% et parfois jusqu'à 20% au cours d'un stress hydrique sévère, accompagnée par la sénescence des feuilles (Ngugi et al, 2003; Gindaba et al, 2004; Singh et Singh, 2006; Gallé et al, 2007).

Une réponse à court terme de la plante au stress hydrique, qui permet la réduction de la perte d'eau et l'augmentation de sa survie, est la fermeture des stomates. Les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. soumis à un déficit hydrique montre une fermeture des stomates conduisant à la réduction de la perte d'eau par transpiration. Outre la turgescence, la conductance stomatique (g_s) est le premier paramètre affecté par le stress hydrique : une diminution de la conductance stomatique (g_s) a été notée dès le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage qui correspond à une TRE de $93,76 \pm 0,26$ % et un potentiel hydrique de $-0,85 \pm 0,07$ MPa, alors qu'une diminution significative du potentiel hydrique (Ψ_w) n'a eu lieu que plus tard (13^{ème} jour pour le Ψ_w et le 15^{ème} jour pour la TRE). Le fait que la conductance stomatique à diminuer sans aucune modification du statut hydrique des plantes (TRE, Ψ_w) suggère que chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., la fermeture des stomates est un processus actif pour maintenir l'état hydrique de la plante en évitant la perte d'eau par transpiration (Cornic, 2000 ; Thompson et al., 2007; Schachtman and Goodger, 2008; Pinheiro and Chaves, 2010).

Par ailleurs, les plants de *Parkinsonia aculeata* L. maintiennent leurs stomates ouverts au cours de la première partie de la période de stress. En effet, la conductance stomatique est significativement différente entre les plants soumis à un stress hydrique et les plants témoins seulement à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ce qui correspond à une TRE de $89,90 \pm 1,45$ % et a un Ψ_w de $0,93 \pm 0,11$ MPa. Alors que le Ψ_w a commencé à diminuer plus tôt (le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage), le potentiel de turgescence à baisser considérablement à partir du 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Par conséquent, les plants de *Parkinsonia aculeata* L. conservent leurs stomates ouverts et probablement un taux de photosynthèse élevé.

La transpiration instantanée chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. diminue dès les premiers jours de l'application de l'arrêt d'arrosage (situation de non stress) Le stress hydrique a été signalé pour modifier directement la composition de cire cuticulaire et de modifier donc la perméabilité de la cuticule. La transpiration cuticulaire pourrait jouer un rôle chez *Parkinsonia aculeata* L.. La présence d'une cuticule imperméable a été décrite comme une caractéristique qui pourrait indiquer une tolérance à la sécheresse (Clarke et al., 1989 ; Jamaux et al., 1997). Les variétés de plantes avec une transpiration cuticulaire faible conservent leur teneur relative en eau (TRE) dans des conditions de déficit hydrique. Cependant il n'est pas clair que cette adaptation permette à la plante d'être productive dans des conditions de sécheresse.

IV.2. Evolution de la croissance et production de la matière sèche des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. lors d'un arrêt d'arrosage

IV.2.1. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres de croissance des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.

IV.2.1.1 Taux de croissance et nombre de feuilles

Chez les plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., le taux relatif de croissance en longueur des tiges et le nombre de feuilles augmentent régulièrement en fonction du temps (**Fig. 24A, B**). Aucune différence significative n'est enregistrée entre les plants témoins et les plants stressés jusqu'au 13^{ème} jour de contrainte hydrique. Après cette durée, la croissance des tiges est considérablement réduite chez les plants stressés et le processus d'élongation est complètement inhibé au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.001$). Un taux de réduction de 66 % comparativement aux témoins est observé à la fin de l'expérimentation (**Fig. 24A**). Les plants stressés ne produisent aucune nouvelle feuille après 22 jours de déshydratation (**Fig. 24B**).

IV.2.1.2 Surface foliaire et surface foliaire spécifique

Feuilles apparues avant l'application du stress

La surface foliaire (feuille n°7) demeure inchangée pendant les 15 premiers jours d'arrêt d'arrosage, puis diminue de manière significative jusqu'au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.001$; **Fig. 24C**). La surface foliaire spécifique (SFS) chez les plants stressés est identique à celle des témoins jusqu'au 22^{ème} jour de la contrainte hydrique, mais une différence significative est observée à la fin de l'expérimentation ($p < 0.001$; **Fig. 24D**). La diminution de la surface foliaire est due au fait que les cellules ne sont plus turgescentes.

Feuilles apparues après application du stress

La surface de la feuille n°16 nouvellement formée pendant la période de la contrainte hydrique, est identique à celle des témoins jusqu'au 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage puis elle diminue progressivement de manière significative ($p < 0.001$) jusqu'à la fin du cycle de déshydratation (**Fig. 24E**). La surface foliaire spécifique (SFS) ne montre une différence significative qu'au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0.001$; **Fig. 24F**).

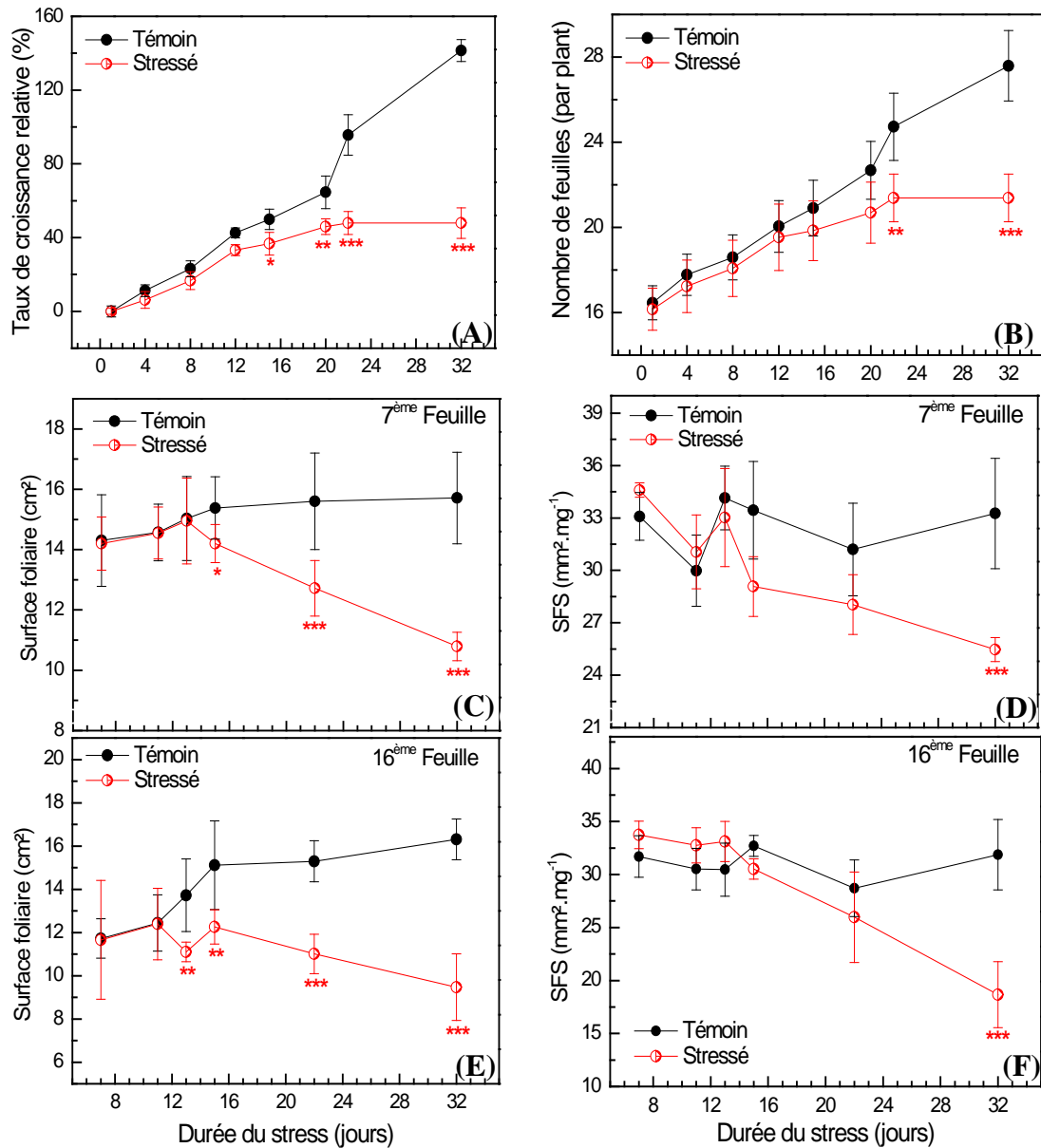


Figure 24. Evolution du taux de croissance relative (exprimé en % de la longueur initiale, **A**), nombre de feuilles (**B**), surface foliaire de la 7^{ème} (**C**) et de la 16^{ème} feuille (**D**) et surface foliaire spécifique, SFS de la 7^{ème} (**E**) et de la 16^{ème} feuille (**F**) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 10). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.2.2. Effet de l'arrêt d'arrosage sur la production de la matière sèche des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.

IV.2.2.1 Poids sec des parties aériennes

Le poids sec total des parties aériennes (Fig. 25A) chez les plants stressés augmente de la même manière que chez les plants témoins jusqu'au 11^{ème} jour de l'expérimentation, puis la production de la matière sèche diminue progressivement ($P < 0,05$), jusqu'à un arrêt total au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($P < 0,001$), où l'on observe une réduction de 45 % par rapport au témoin.

IV.2.2.2 Poids sec des racines

Le poids sec des racines des plants stressés évolue de manière identique à celle des plants témoins. Une différence significative n'est enregistrée qu'à la fin de la période de stress ($p < 0,001$), soit une réduction de 31 % comparativement au témoin dû à l'arrêt de production de la matière sèche (Fig. 25B).

IV.2.2.3 Rapport Partie racinaire/partie aérienne (PR/PA)

Le rapport PR/PA est stable chez les plants témoins tout le long de l'expérimentation. Chez les plants stressés le rapport PR/PA est constant et les valeurs sont similaires à celles des témoins jusqu'au 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, puis ce rapport augmente progressivement ($P < 0,05$) par rapport au témoin jusqu'à la fin de l'expérimentation (Fig. 25C). Cela signifie que la partie aérienne est plus sensible au stress hydrique que la partie racinaire

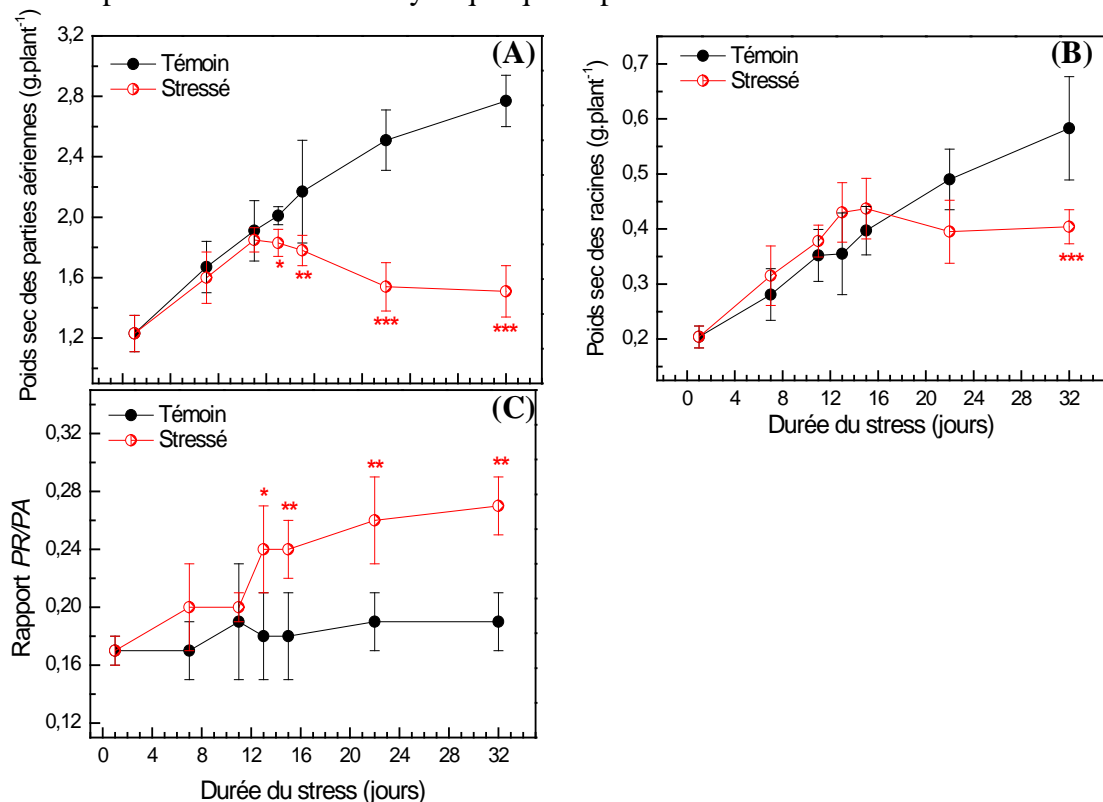


Figure 25. Evolution du poids sec des parties aériennes (A), des racines (B) et du rapport PR/PA (C) des plants témoins et stressés des d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 10). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.2.3. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres de croissance des plants de *Parkinsonia aculeata* L..

IV.2.3.1 Taux de croissance et nombre de feuilles

Chez les plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L. la croissance est constante et les feuilles apparaissent régulièrement. Cependant, chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., le taux relatif de croissance en longueur et le nombre de feuilles augmente progressivement jusqu'au 12^{ème} jour de contrainte hydrique, les valeurs enregistrées sont similaires à celles observées chez les témoins (**Fig. 26A**). La croissance commence à ralentir après le 12^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et à partir du 20^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, l'allongement est complètement arrêté chez les plants stressés ($P < 0.001$) et aucune nouvelle feuille n'est apparue après le 12^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 26B**), soit une réduction de taux de croissance relative de 49 % comparativement aux témoins (**Fig. 26A**).

IV.2.3.2 Surface foliaire et surface foliaire spécifique

Feuilles apparues avant l'application du stress

L'expansion de la feuille n°6, qui était déjà présente sur le plant au moment de l'application du stress, est considérablement réduite ($p < 0.05$) à partir du 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 26C**). La surface foliaire spécifique (SFS) était plus élevée chez les plantes stressées que chez les témoins jusqu'au 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, mais une tendance inverse a été observée au 15^{ème} et 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 26D**).

Feuilles apparues après application du stress

La surface foliaire de la feuille n°10 nouvellement formée durant la période de la contrainte hydrique est réduite par rapport au témoin, cette réduction est visible dès les premiers jours de l'application du déficit hydrique ; la différence entre les feuilles des plants stressés et témoins n'est significative ($p < 0.001$) qu'à partir du 11^{ème} jour et jusqu'à la fin de l'expérimentation (**Fig. 5E**). Aucune différence significative n'est enregistrée pour la surface foliaire spécifique (SFS) entre les feuilles des plants stressés et témoins jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Cependant la SFS diminue rapidement ($p < 0.001$) jusqu'à le fin de l'expérimentation (**Fig. 26F**).

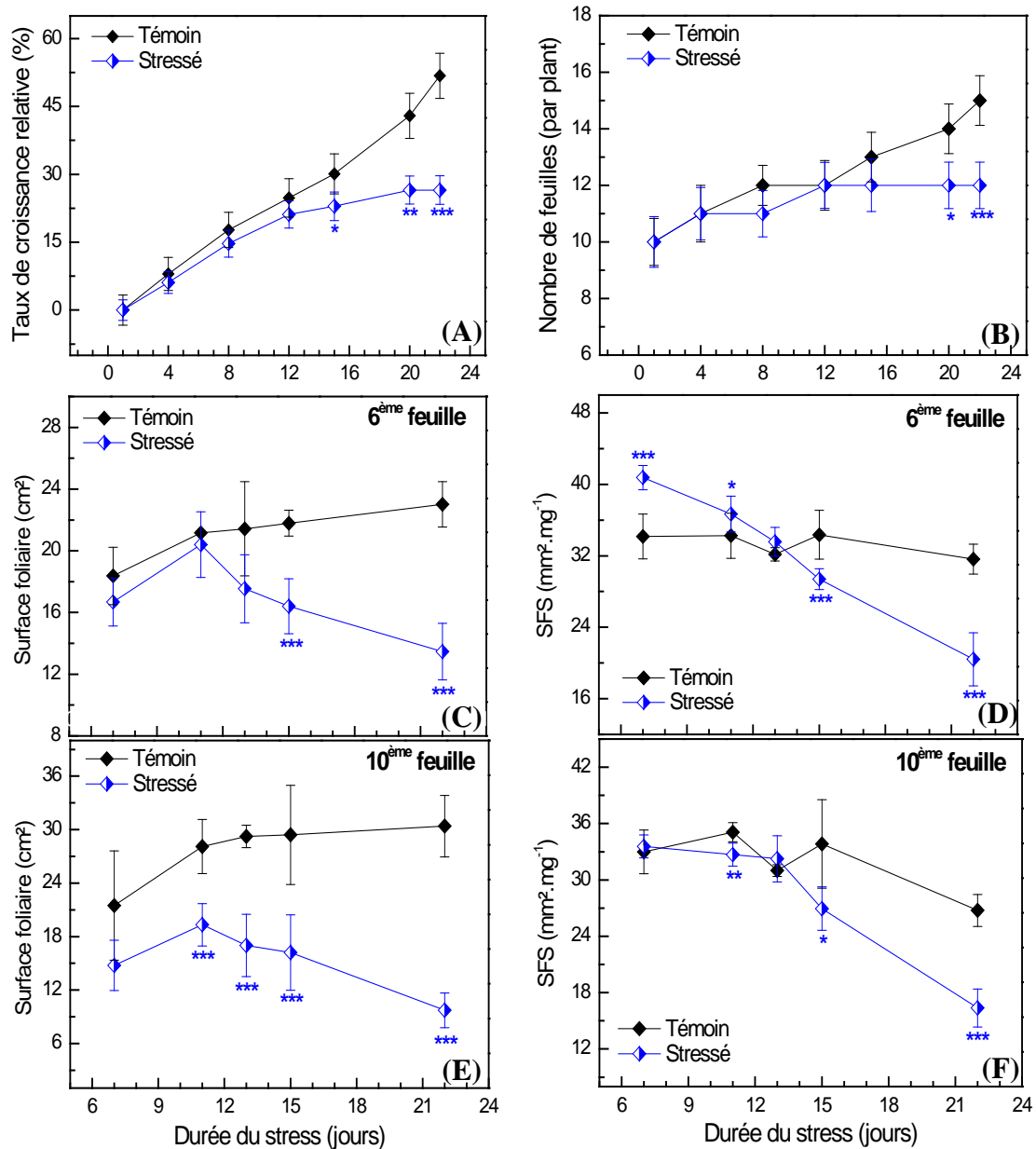


Figure 26. Evolution du taux de croissance relative (exprimé en % de la longueur initiale, **A**), du nombre de feuilles (**B**), de la surface foliaire de la 7^{ème} (**C**) et de la 16^{ème} feuille (**D**) et de la surface foliaire spécifique, SFS de la 6^{ème} (**E**) et de la 10^{ème} feuille (**F**) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 10). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.2.4. Effet de l'arrêt d'arrosage sur la production de la matière sèche des plants de *Parkinsonia aculeata* L..

IV.2.4.1 Poids sec des parties aériennes

L'arrêt de production de la matière sèche des parties aériennes provoqué par l'arrêt d'arrosage débute le 15^{ème} jour de stress ($P < 0,01$) et continue jusqu'à la fin de l'expérimentation ; une réduction de 52 % comparativement au témoin (Fig. 27A) est observée à la fin de l'expérimentation.

IV.2.4.2 Poids sec des racines

La biomasse des racines des plants témoins augmente progressivement en fonction du temps. Le déficit hydrique n'a aucun effet significatif sur le poids sec des racines des plants stressés par rapport aux témoins jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Cependant, la biomasse racinaire n'évolue plus après le 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0,001$) et jusqu'à la fin de l'expérimentation, soit une réduction de 52 % par rapport au témoin (Fig. 27B).

IV.2.4.3 Rapport partie aériennes /parties racinaires

Le déficit hydrique n'affecte pas le rapport PR/PA, ce dernier reste stable et identique à celui du témoin tout le long de l'expérimentation (Fig. 27C), ce qui signifie que les deux parties aérienne et souterraine sont affectées de la manière par le déficit hydrique.

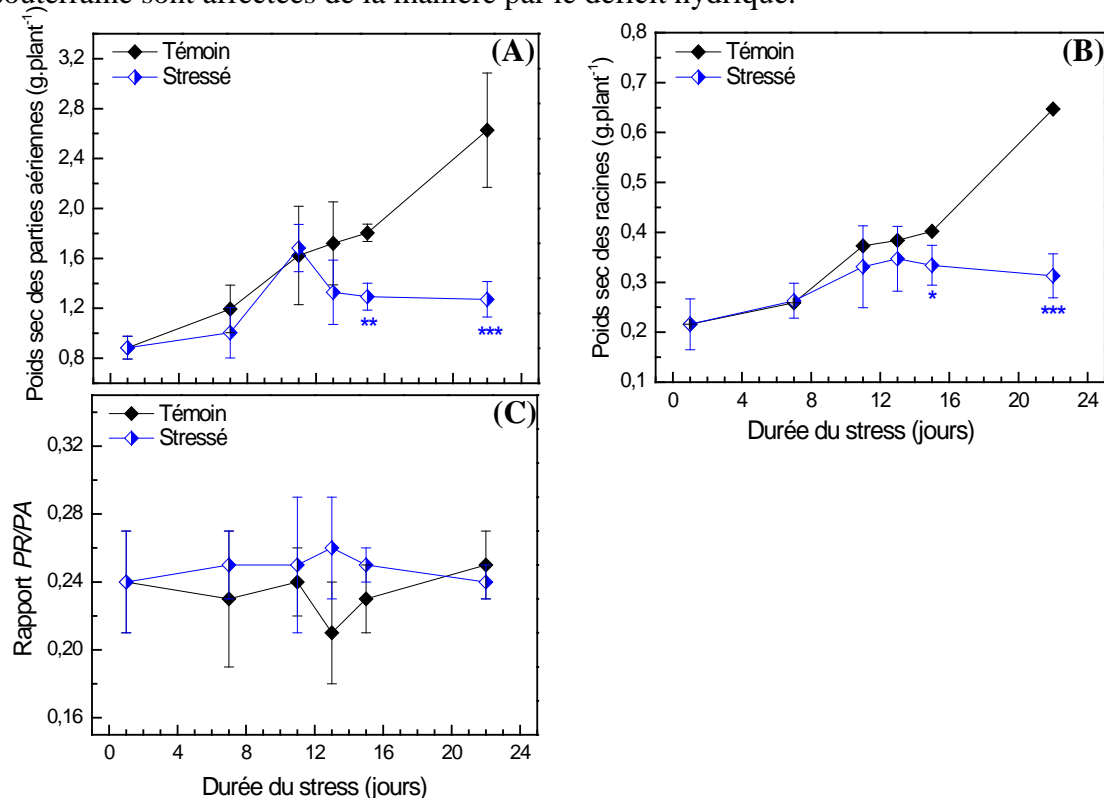


Figure 27. Evolution du poids sec des parties aériennes (A), des racines (B) et du rapport PR/PA (C) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 10). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.2.5. Discussion

Dans les tissus végétaux, la turgescence est la principale force responsable de l'élongation cellulaire. L'inhibition de l'élongation des plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est détectée à une TRE de $82,58 \pm 0,99$ % et à un Ψ_w de $-1,27 \pm 0,12$ MPa qui pourrait, être due à la diminution de la turgescence cellulaire. En effet, le potentiel de turgescence (Ψ_p) calculé par la différence $\Psi_w - \Psi_s$, montre que la turgescence a diminué de façon significative dès le 7^{ème} jour de la contrainte hydrique, soit un Ψ_p de $0,80 \pm 0,06$ et $0,50 \pm 0,01$ MPa respectivement pour les plants témoins et stressés, $P < 0,01$; (Tab. 9). Le potentiel de turgescence peut donc être considéré comme étant le premier paramètre modifié par le stress hydrique. A une TRE de $68,34 \pm 6,87$ % et un Ψ_w de $-2,13 \pm 0,30$ MPa, les plants stressés d'*A. arabica* (Lam.) Willd. présente un potentiel de turgescence (Ψ_p) proche de 0 ; nous constatons parallèlement l'arrêt de l'élongation de la tige et de l'apparition de nouvelles feuilles (Tab. 9).

Tableau 9. Evolution du Potentiel de turgescence; Ψ_p des plants témoins (T) et stressés (S) par d'arrêt d'arrosage d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L.

		Durée du stress (jours)						
		7	11	13	15	22	32	
Ψ_p (MPa)	<i>Acacia</i>	T	0,80±0,06	0,74±0,01	0,79±0,05	0,70±0,01	0,47±0,02	0,54±0,02
		S	0,50±0,01***	0,59±0,05**	0,57±0,01**	0,30±0,07***	0,00±0,24***	0,00±0,01***
	<i>Parkinsonia</i>	T	0,89±0,03	1,05±0,05	0,92±0,01	0,76±0,02	0,79±0,09	
		S	0,82±0,13	0,69±0,13***	0,60±0,04**	0,58±0,15	0,09±0,06***	

Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

Chez les plants stressés de *P. aculeata* L., nos données montrent que l'arrêt de l'élongation cellulaire cesse avant que les valeurs de Ψ_p atteignent 0 MPa, de même pour la formation de nouvelles feuilles ; soit un Ψ_p de $0,58 \pm 0,15$ MPa ($P < 0,05$) au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. La turgescence réelle baisse probablement en dessous du seuil de turgescence pour l'extensibilité de la paroi cellulaire seulement après 15 jours d'arrêt d'arrosage, de sorte qu'aucun allongement ne se produit. Le durcissement des couches externes de la paroi cellulaire par les phénomènes de lignification peut également être impliqué dans l'inhibition de l'élongation cellulaire de la plante et le stress hydrique provoque l'induction de ce durcissement de la paroi cellulaire, par rapport à la modification de la composition de la paroi cellulaire (Neumann, 1995; Moore et al., 2008, Maatallah et al, 2010). La modification des propriétés rhéologiques de la paroi cellulaire entraînée par les phytohormones peut également se produire chez les plantes soumises au stress hydrique (Sánchez-Rodríguez et al., 2010).

L'absence de l'apparition de nouvelles feuilles chez les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. et de *P. aculeata* L., suggère que l'activité du méristème apical de la tige destiné à former de nouvelles feuilles a été fortement affecté en réponse au stress hydrique et que non seulement l'élongation cellulaire, mais aussi la division cellulaire a été considérablement réduite, voire supprimée chez les plants stressés (Beemster et al., 2005 ; Vandoorne et al., 2012).

L'inhibition de la croissance des parties aériennes ne doit pas nécessairement être considérée comme un symptôme défavorable du stress hydrique. Elle pourrait également être liée à une tentative de réduire la consommation d'eau grâce à la limitation de la surface d'évaporation, ou comme la conséquence de l'utilisation de photosynthétats pour l'élongation des racines (Skirycz et Inzé, 2010 ; Muller *et al.*, 2011).

Le stress hydrique affecte non seulement l'aspect morphologique des plantes, mais modifie également le rapport de biomasse. Bradford et Hsiao (1982) et Sharp et Davies (1979) ont rapporté que le stress hydrique diminue drastiquement l'élongation des racines et de la zone d'expansion de la feuille, mais que ces deux processus ne sont pas touchés de la même manière. Nos résultats montrent que le poids sec des parties aériennes et des racines des deux espèces étudiées (*A. arabica* (Lam.) Willd. et *P. aculeata* L.) a tendance à diminuer au fur et à mesure que l'approvisionnement en eau diminue.

En conditions de stress hydrique, certaines plantes allouent généralement plus de biomasse à leur système racinaire de façon à favoriser une meilleure exploitation du sol et une meilleure absorption de l'eau. La croissance des parties aériennes est généralement plus réduite que la croissance des racines (Liu *et al.*, 2011), et la redistribution des photosynthétats est modifiée pour augmenter le rapport Parties racinaires/Parties aériennes (Crawford, 1989 ; Setter, 1990). C'est ce que nous observons chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. En effet, la réduction du poids sec au niveau des parties aériennes est plus importante qu'au niveau des racines, cela se traduit par une augmentation du rapport *PR/PA*. Cette redistribution des photosynthétats en faveur des racines au détriment des parties aériennes peut être un mécanisme adaptatif pour réduire la surface d'évaporation et faciliter l'absorption de l'eau (Liu and Stützel, 2004; Singh and Singh, 2006 ; Díaz-López *et al.*, 2012). Par contre, chez les plants stressés de *P. aculeata*, nos résultats ont montré que le poids sec des parties aériennes et racinaires (biomasse pondérale) a été affecté de la même manière. Les plants stressés de *P. aculeata* L., n'ont pas modifié la distribution de leur biomasse entre PA et PR. En effet, le rapport *PR/PA* est stable et très proche de celui des témoins tout le long de l'expérimentation ; l'arrêt de l'accumulation de la matière sèche a lieu au même moment dans toutes les parties du végétal et avec les mêmes proportions quand la TRE est de $78,53 \pm 3,49$ % d'où la stabilité du rapport.

Des études ont rapporté que le stress hydrique cause d'importantes réductions de la hauteur du plant, du nombre de feuilles, de la surface foliaire, du poids frais et sec des plants de coton et d'un certain nombre de Cucurbitacées (Timpa *et al.*, 1986, Akinci et Lösel, 2009 et 2010).

Nos résultats montrent que chez les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd., la surface foliaire est réduite à une TRE de $82,58 \pm 0,99$ % pour les feuilles déjà développées avant l'application du stress et seulement à une TRE de $92,81 \pm 1,19$ % pour les feuilles formées après le traitement. Par ailleurs, chez les plants stressés de *P. aculeata* L., la surface foliaire diminue significativement à une TRE de $78,53 \pm 3,49$ % et continue à diminuer jusqu'à la fin de l'expérimentation pour les feuilles déjà développées avant l'application du stress et seulement à une TRE de $92,63 \pm 1,62$ % pour les feuilles formées après l'application du stress.

La sensibilité des feuilles formées après l'application du stress est plus grande et cette réduction est probablement due d'une part à une diminution de la turgescence cellulaire comme dans le cas des feuilles déjà formées avant l'application du stress, et d'autre part à une réduction du nombre de cellules due à la diminution de la division cellulaire.

La réduction de la surface des feuilles formées après le début du stress hydrique peut être considérée comme étant une stratégie d'adaptation à la sécheresse (Abbate et al., 2004).

La surface foliaire spécifique (SFS) représente la surface de capture de lumière déployée par la masse sèche allouée (Hamilton et al., 2005). Une SFS élevée reflète l'apparition de feuilles plus minces, qui sont moins coûteuses à produire et à maintenir (Lee et Graham, 1986) permettant une capture opportuniste de l'énergie solaire pour les plantes (Grotkopp et Rajmánek, 2007). La surface foliaire spécifique (SFS) est un paramètre qui régule la réponse physiologique des plantes, tels que l'assimilation du carbone (Lambers et Poorter, 1992). Avec une SFS élevée les plants de *Ageratum houstonianum* peuvent produire une plus grande surface assimilatrice d'une quantité fixe de carbone, indiquant une plus grande capacité d'interception de la lumière (Zou et al., 2007).

La surface foliaire spécifique est un indicateur de l'épaisseur des feuilles, qui est souvent réduit dans des conditions de stress hydrique (Marcelis et al., 1998). La surface foliaire spécifique (SFS) (qui est le rapport entre la surface foliaire et la biomasse sèche foliaire) chez les plants stressés d'*A. arabica* (Lam.) Willd. est similaire à celle des plants témoins jusqu'à une TRE de $68,34 \pm 6,87$ % pour les feuilles formées avant et après le stress hydrique. Cependant la SFS diminue par rapport aux témoins quand le stress devient sévère. Par ailleurs, la surface foliaire spécifique (SFS) augmente dans la première période de stress hydrique chez les feuilles stressées de *P. aculeata* formées avant l'application du stress, alors que dans les feuilles formées après l'application du stress, la SFS reste proche des témoins, cependant pour les deux types de feuilles, la SFS diminue quand la TRE est de $78,53 \pm 3,49$ % et jusqu'à la fin de l'expérimentation.

Le stress hydrique agit sur les feuilles déjà formées des deux espèces étudiées, pour lesquelles la multiplication cellulaire est achevée, en arrêtant la croissance de cellules palissadiques ce qui provoque la diminution de la surface foliaire par rapport aux témoins. Cette diminution de la SFS est due à la perte de la turgescence cellulaire (Farooq et al., 2010a).

Pour les feuilles qui apparaissent après le déficit hydrique, la multiplication cellulaire est réduite ce qui diminue la surface foliaire. La SFS diminue également suite à la diminution du nombre de cellules formées dans la feuille réduisant ainsi sa surface. Des études ont montré qu'une baisse de la surface foliaire spécifique s'accompagnait de modifications anatomiques, notamment un épaississement des tissus de la feuille (Vidal et Pagnonec, 1985).

La réduction de la surface foliaire spécifique sous l'effet d'un stress hydrique est supposée être un moyen d'améliorer l'efficacité instantanée de l'utilisation de l'eau définie par le rapport A/E (assimilation nette du CO_2 /transpiration instantanée) (Wright et al., 1994 ; Craufurd et al., 1999). De même, la réduction de la perte d'eau par la fermeture des stomates sous l'effet d'un stress hydrique augmente l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Liu et al., 2005 ; Farooq et al., 2009).

Tableau 10. Evolution de l'efficacité instantanée de l'utilisation de l'eau définie par le rapport A/E des plants témoins (T) et stressés (S) par arrêt d'arrosage d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L..

		Durée du stress (jours)						
		7	11	13	15	22	32	
Rapport A/E (mmol CO ₂ · mol ⁻¹ H ₂ O)	<i>Acacia</i>	T	0,62±0,32	0,89±0,07	0,79±0,06	1,02±0,10	1,03±0,13	0,54±0,02
		S	0,69±0,17	2,16±0,10**	3,00±0,45***	2,40±0,10***	1,96±0,47*	3,38±0,38***
	<i>Parkinsonia</i>	T	1,01±0,11	0,98±0,15	1,12±0,07	1,46±0,08	0,96±0,09	
		S	0,93±0,04	8,55±3,14***	13,69±2,31***	13,48±2,54***	28,16±3,46***	

Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

L'efficacité instantanée de l'utilisation de l'eau permet de maintenir au mieux l'état métabolique de la plante et donc un meilleur potentiel de croissance des espèces agroforestières à usages multiples (Kumar *et al.*, 2003; Kusaka *et al.*, 2005). Par conséquent, les plantes en situation d'un stress hydrique faible ou modéré, améliore souvent leur efficacité de l'utilisation de l'eau (Tschaplinski *et al.*, 1998 ; Liu *et al.*, 2005 ; Yin *et al.*, 2005). En effet, chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L. (Tab. 10) le rapport A/E augmente par rapport aux témoins tout le long de l'expérimentation correspondant à une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau.

IV.3. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les paramètres liés à la photosynthèse

IV.3.1. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les pigments chlorophylliens chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L.

La concentration en chlorophylles totales (Fig. 28A) a été à peine modifiée par le stress hydrique chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ; les différences entre les plants témoins et stressés ne sont significatives qu'au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (p<0,01).

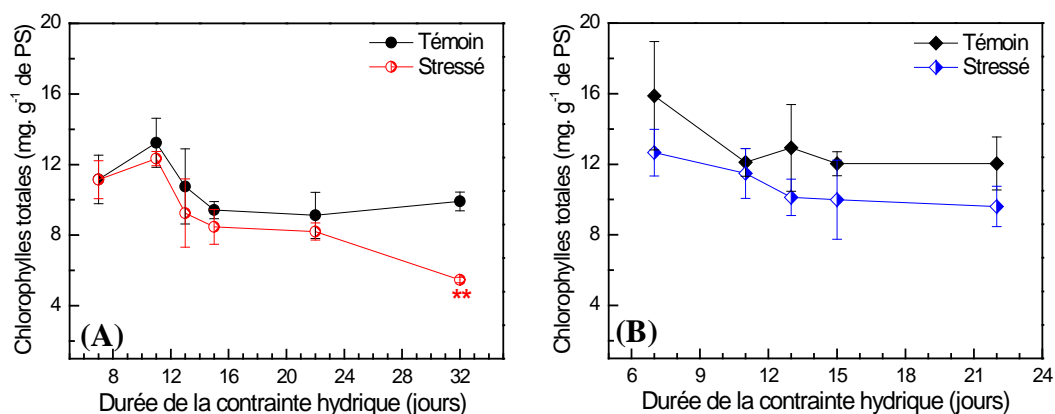


Figure 28. Evolution de la teneur en chlorophylles totales chez les plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

Par contre, chez *Parkinsonia aculeata* L., la concentration en pigments photosynthétiques des feuilles des plants stressés reste stable et proche de celles des témoins tout au long de l'expérimentation (Fig. 28B).

Chez les deux espèces étudiées, le rapport *Chl a/b* (Tab. 11) demeure inchangé par le stress hydrique tout au long de la période de stress.

Tableau 11. Evolution du rapport Chlorophylle *a/b* des feuilles des plants témoins et stressés par arrêt d'arrosage d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L..

			Durée du stress (jours)					
			7	11	13	15	22	32
Rapport Chl <i>a/b</i>	<i>Acacia</i>	Témoin	4,38	3,94	4,23	4,23	4,37	4,01
		Stressé	4,04	3,98	4,16	3,93	3,88	4,07
	<i>Parkinsonia</i>	Témoin	3,07	3,31	3,15	3,30	3,19	
		Stressé	3,32	3,27	3,34	3,29	3,24	

IV.3.2. Discussion

La teneur en chlorophylles est un facteur important pour la détermination de la capacité photosynthétique (Anjum et al., 2011).

Chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., le stress hydrique n'a eu aucune incidence sur la concentration en chlorophylles totales jusqu'à une TRE de $68,34 \pm 6,87$ %. Cependant, une réduction de la teneur en chlorophylles totales chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. à la fin de l'expérimentation a été constatée ; à cette période, les plants ont été soumis à une déshydratation sévère, la teneur en eau des feuille (WC) est réduite ; elle est inférieure à 55% et la TRE atteint $42,14 \pm 3,29$ %.

En ce qui concerne *Parkinsonia aculeata* L., nos résultats montrent que les pigments chlorophylliens restent stables dans les feuilles des plants stressés, même à une TRE de $46,61 \pm 2,95$ % correspondant au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Nous avons également remarqué que le rapport *Chl a/b* demeure stable tout le long de la période de stress, ce qui suggère que l'appareil photosynthétique n'est pas particulièrement sensible au stress hydrique.

Sous un stress hydrique sévère le contenu en chlorophylle diminue souvent en raison de la dégradation de la chlorophylle (Martinez-Ferri et al., 2004 ; Jaleel et al., 2009 ; Pompelli et al., 2010 ; Anjum et al., 2011). Le contenu en pigments chlorophylliens est réduit en conditions de stress hydrique particulièrement chez les plantes sensibles tels que l'orge (Oukarroum, 2007), le coton (Massacci et al., 2008) et *Catharanthus roseus* (Jaleel et al., 2008a et d). Cette réduction des pigments peut être considérée comme la conséquence d'une sénescence précoce, qui peut avoir un impact délétère marqué sur la photosynthèse nette (Ashraf et al., 1994 ; Pukacki et Kaminska-Rozek, 2005; Zhao et al., 2008 ; Ge et al., 2011).

Cependant chez les plantes tolérantes, telle que le *Parkinsonia aculeata* L. aucune réduction du contenu en chlorophylles totales n'est enregistrée ; ces résultats sont en accord avec ceux de Sapeta et al. (2013) sur les plants de *Jatropha curcas* soumises à un stress hydrique.

La réduction des pigments photosynthétiques chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. très stressées peut être liée à la photo-oxydation des pigments résultant du stress oxydatif causé par un excès d'énergie absorbée (Powles, 1984 ; Kato and Shimizu, 1985 ; Krause, 1988). Des études ont reporté que le contenu en chlorophylle diminue de manière significative chez les plants de tournesol (Kiani et al., 2008) et chez *Vaccinium myrtillus* (Tahkokorpi et al., 2007) soumises à un stress hydrique sévère. Un rapport Chl *a/b* constant malgré la diminution du contenu en chlorophylles chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. à la fin de l'expérimentation, pourrait être expliqué par un mécanisme d'adaptation qui empêcherait l'absorption de l'énergie en excès.

La chlorophylle est en perpétuel équilibre entre synthèse et dégradation (Jacob-Wilk et al., 1999). La régulation de la concentration en chlorophylles, via la balance dégradation/synthèse, pourrait alors être un moyen pour les plantes de se protéger contre un excès d'énergie lumineuse en conditions de sécheresse.

Selon les deux stratégies proposées par Kranner et al. (2002), *Parkinsonia aculeata* L. et *Acacia arabica* (Lam.) Willd. peuvent être classées parmi les espèces "homoiochlorophyllous" qui gardent leur pool de chlorophylle intact au cours du dessèchement. Une grande part de l'énergie lumineuse captée et convertie en énergie électrochimique au niveau des centres réactionnels serait alors en excès dans les chloroplastes de ces plantes. Pour faire face à cette situation, ces espèces devraient se munir d'importants mécanismes protecteurs contre les radicaux libres formés. En revanche, quand le stress se prolonge et devient de plus en plus sévère, une réduction de la chlorophylle a été enregistrée plus spécialement chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd..

La deuxième stratégie concerne les plantes sensibles qui sont classées parmi les espèces "poikilochlorophyllous", qui réduisent leur concentration en chlorophylle afin d'absorber moins d'énergie lumineuse et d'avoir ainsi moins d'énergie électrochimique en excès. La perte de chlorophylles pourrait ainsi être le signe d'un stress photooxydatif, ou plus probablement un mécanisme d'acclimatation de la machinerie photosynthétique.

IV.3.3. Effet de l'arrêt d'arrosage sur la fluorescence chlorophyllienne

La fluorescence de la chlorophylle a été régulièrement utilisée pour évaluer le rendement de la photosynthèse des plantes. Les quatre paramètres étudiés sont :

- ✓ Le rendement photosynthétique du PSII (Φ PSII),
- ✓ le ratio F_v/F_m qui représente l'efficacité maximale du PSII lorsque tous les centres réactionnels sont ouverts ; c'est la capacité à convertir sous forme chimique l'énergie lumineuse reçue. Ce ratio est un indicateur sensible des performances photosynthétiques.
- ✓ En fonction de la quantité de fluorescence émise et de l'apport énergétique initial, le quenching photochimique (qP) est mesuré, c'est la part d'énergie utilisée pour l'assimilation carbonée
- ✓ Le taux de transport des électrons (ETR).

IV.3.3.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

Les paramètres liés à la fluorescence sont légèrement modifiés par le stress hydrique. En effet, les deux paramètres : Efficacité photochimique du PSII (Fig. 29A) et le quenching photochimique, qP (Fig. 29B) demeurent identique chez les plants témoins et les stressés durant toute l'expérimentation.

En revanche, le rendement quantique maximum de la photochimie du PSII (Rapport F_v/F_m , Fig. 29C) commence à diminuer à partir du 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et diminue encore plus à la fin de l'expérimentation ($P < 0,001$). Le taux de transport des électrons (ETR) reste constant jusqu'au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. , mais diminue légèrement à la fin de l'expérimentation (Fig. 29D).

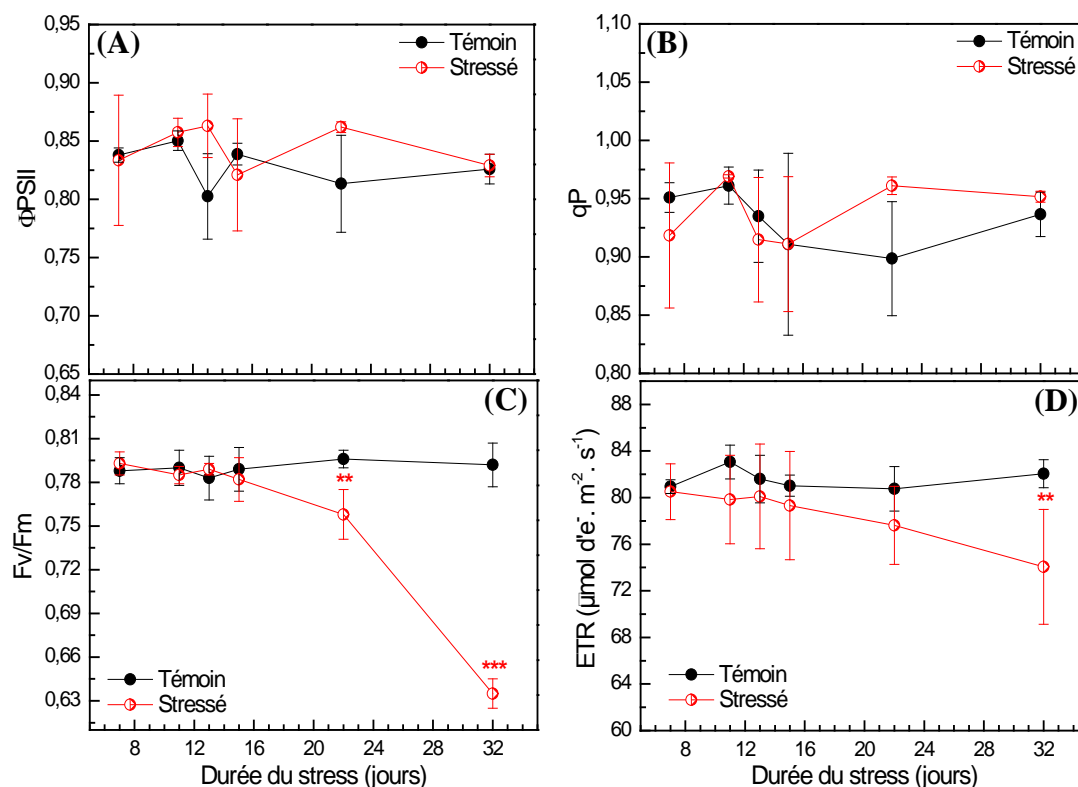


Figure 29. Evolution du rendement photosynthétique du PSII, Φ_{PSII} (A), quenching photochimique, qP (B), efficacité maximale du PSII, F_v/F_m (C) et le taux de transport des électrons, ETR (D) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne ($n = 6$). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.3.3.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

L'évolution des deux facteurs Φ PSII et le rapport F_v/F_m des plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. est similaire à celle des plants témoins jusqu'au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (Fig. 30A,C). Au-delà on note une baisse très hautement significative ($p < 0,001$) des deux paramètres à la fin de l'expérimentation. Le quenching photochimique (qP) qui représente la proportion de centres réactionnels du PSII ouverts (Fig. 30B) demeurent identique chez les plants témoins et stressés durant toute l'expérimentation. Toutefois, le taux de transfert des électrons (ETR) (Fig. 30D) chez les plants stressés diminue à la fin de l'expérimentation ($p < 0,001$).

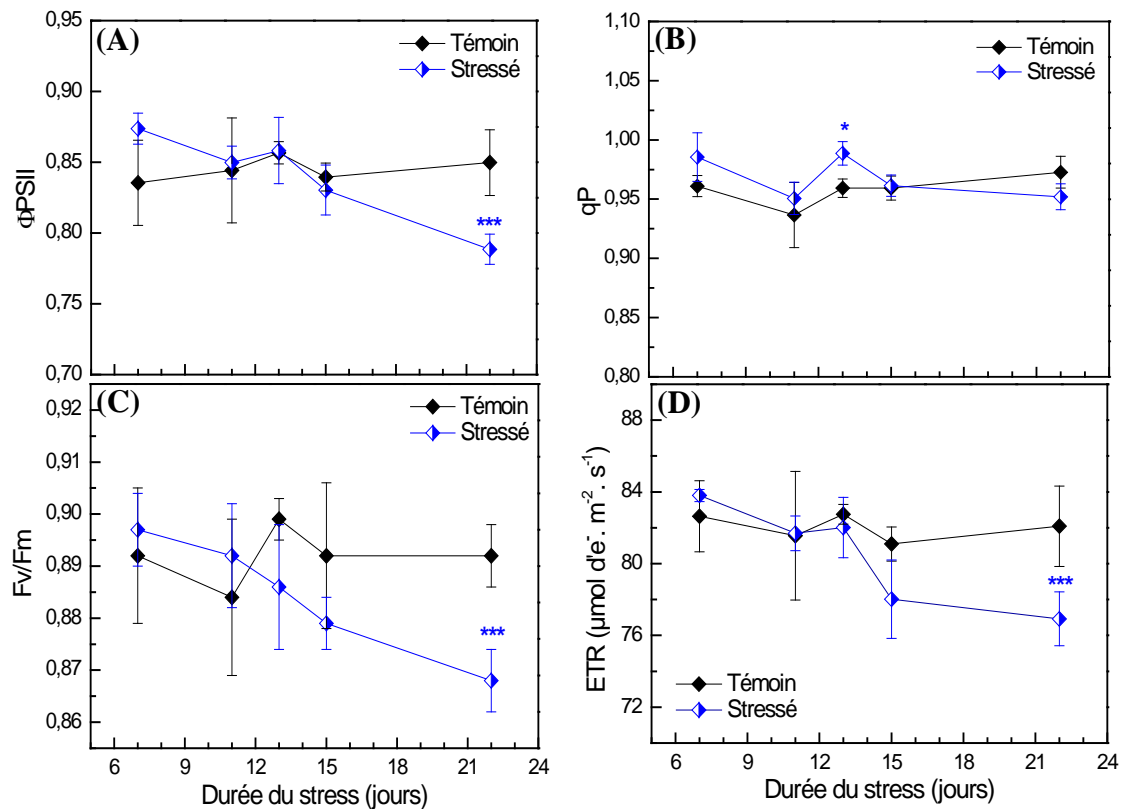


Figure 30. Evolution du rendement photosynthétique du PSII, Φ PSII (A), quenching photochimique, qP (B), efficacité maximale du PSII, F_v/F_m (C) et le taux de transport des électrons, ETR (D) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne ($n = 6$). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.3.3.3 Discussion

L'acclimatation des plantes aux changements des conditions environnementales telle que la sécheresse est essentielle à leur survie et à leur croissance. Les réponses des plantes au stress hydrique au niveau de la phase claire de la photosynthèse sont très complexes. Le stress hydrique inhibe l'activité photosynthétique dans les tissus en raison d'un déséquilibre entre la capture de la lumière et son utilisation (Foyer and Noctor, 2000).

La sous-régulation de l'efficacité du PSII pourrait être une stratégie permettant à la plante de mieux contrôler le transport d'électrons photosynthétiques ainsi que la production d'ATP et de NADPH qui serait en équilibre avec la diminution de la capacité d'assimilation du CO₂ chez les plants stressés (Baker and Rosenqvist, 2004). Une telle protection vis-à-vis de la photoinhibition conduit à un taux de transport des électrons (ETR) réduit (Flexas et al., 2004).

Chez les plants d'*A. arabica*, les résultats obtenus pour les paramètres liés à la fluorescence montrent que ni l'efficacité du PSII (Φ PSII), ni le quenching photochimique (qP) ne semblent être affectés par le stress hydrique, même sévère (TRE de 42,14±3,29 %) après 32 jours de traitement. Par conséquent, chez *A. arabica*, la photochimie du PSII n'a pas été affectée par le stress hydrique.

Chez les plants de *P. aculeata*, les données du rapport *Fv/Fm* qui est un indicateur sensible des performances photosynthétiques et les paramètres de fluorescence (Φ PSII et qP), ainsi que la composition en chlorophylles confirme que l'appareil photosynthétique n'est pas endommagé par le stress hydrique. Par ailleurs, à la fin de la période de stress, à une TRE de 46,61±2,95 % juste avant la mort de la majorité des plants, l'efficacité photochimique du PSII diminue ; cette baisse pourrait être associée à une altération du rapport *Fv/Fm* accompagnée d'une diminution du taux de transport des électrons (diminution du ETR). Lorsque l'énergie lumineuse absorbée par les organes photosynthétiques dépasse l'énergie utilisée et transférée, le rapport *Fv/Fm* diminue significativement. Ceci est un bon indicateur de la photoinhibition (Oquist et al., 1992 ; Demmig-Adams et Adams, 1992).

Toutefois, nous avons remarqué l'absence de l'impact du stress hydrique sur le quenching photochimique (qP), qui indique qu'une forte proportion de centres réactionnels du PSII est ouverte ; cela confirme l'hypothèse que l'appareil photosynthétique de *Parkinsonia aculeata* L. n'est pas particulièrement sensible au stress hydrique.

Suite à la fermeture des stomates provoquée par le stress hydrique, une diminution de la photosynthèse et donc du facteur Φ PSII est observée, ainsi qu'une réduction du flux d'électrons (Baker et Rosenqvist, 2004). Cette réduction du flux d'électrons (diminution du ETR) a été clairement rapportée (Flexas et al., 2004). Toutefois, le flux d'électrons, ainsi que le facteur Φ PSII, peut également être maintenu à une certaine valeur avec comme accepteur final de ces électrons les réactions de photorespiration (Cavender-Bares and Bazzaz, 2004).

Les effets directs du stress hydrique sur le fonctionnement du PSII dépendent de la sensibilité et/ou de la résistance des plantes étudiées. Certains auteurs suggèrent que sous un faible stress hydrique, la photochimie du PSII n'est pas affectée (Genty et al., 1987). Tandis qu'un stress sévère, diminue l'efficacité des PSII, Φ PSII (Genty et al., 1989 ; Meyer and De Kouchkovsky, 1993 ; Praexedes et al., 2006). D'autres, au contraire, ne notent aucune atteinte au fonctionnement des PSII (Cornic et Fresneau, 2002), même dans le cas d'un stress sévère et prolongé (Pankovic et al., 1999) sur *Helianthus annuus*.

IV.3.4. Effet de l'arrêt d'arrosage sur l'assimilation photosynthétique et la concentration interne du CO₂

IV.3.4.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

Le stress hydrique a induit chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. une diminution rapide du taux d'assimilation nette de CO₂ (A_n) qui atteint des valeurs proches de 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à la fin de l'expérimentation (Fig. 31A). En revanche, la concentration interne du CO₂ augmente chez les plants stressés comparativement aux témoins les premiers jours du traitement (jusqu'au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage), puis diminue progressivement ($P < 0,01$) à la fin de l'expérimentation (Fig. 31B).

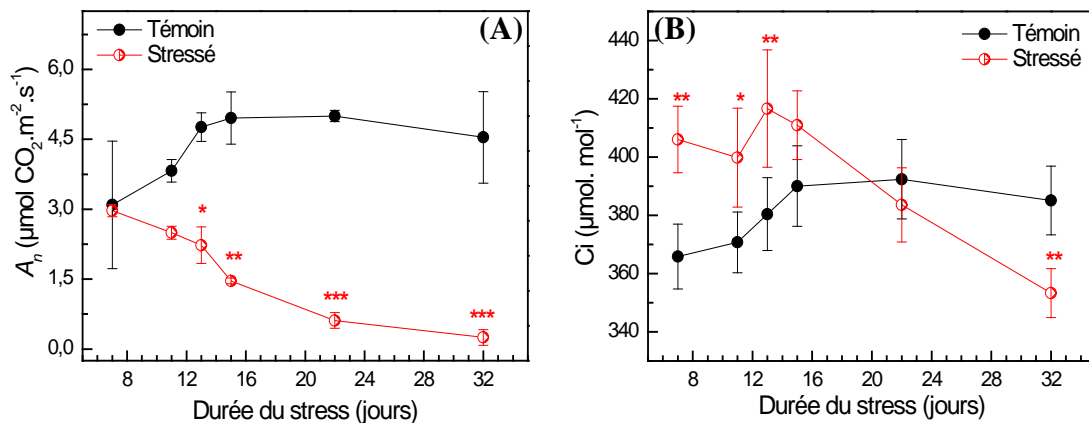


Figure 31. Evolution de l'assimilation nette du CO₂, A_n (A) et de la concentration interne en CO₂, C_i (B) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.3.4.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Durant les premiers jours de traitement, la photosynthèse nette (A_n) chez *Parkinsonia aculeata* L. augmente de manière significative par rapport aux témoins (jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage). La réduction de la photosynthèse nette ne survient qu'après le 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (Fig. 32A). La concentration interne en CO₂ dans les cavités stomatiques (C_i) augmente progressivement chez les plants stressés jusqu'au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0,001$), au-delà nous notons une chute de C_i à la fin de l'expérimentation pour rejoindre les valeurs des témoins (Fig. 32B).

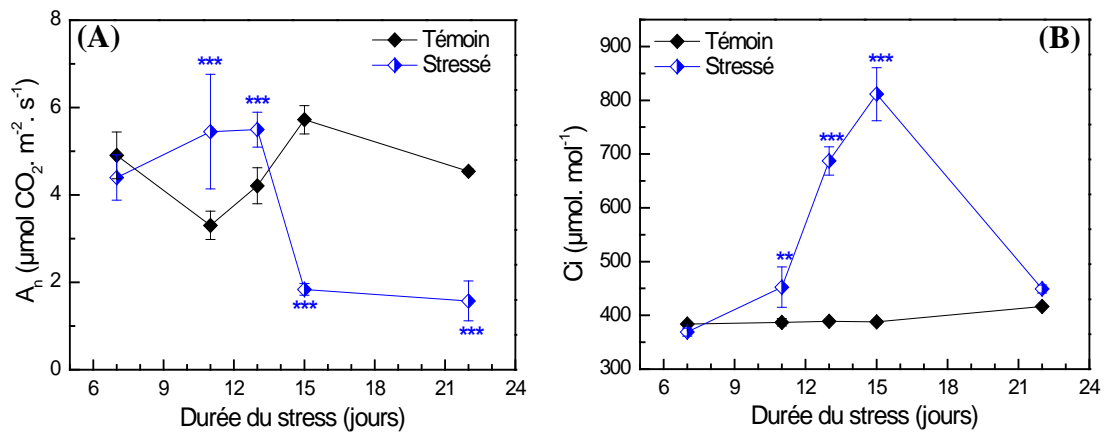


Figure 32. Evolution de l'assimilation nette du CO₂, A_n (A) et de la concentration interne en CO₂, C_i (B) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.3.4.3 Discussion

Lors d'un déficit hydrique, l'activité physiologique de la feuille, et plus particulièrement la photosynthèse et la conductance stomatique sont affectées (Lawlor, 2002 ; Lowlor et Cornic, 2002).

Chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. le stress hydrique induit, à une TRE de 92,81±1,19 % correspondant au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, une diminution substantielle et progressive du taux d'assimilation nette du CO₂ (A_n) par rapport au témoin. L'inhibition de la photosynthèse nette peut entraîner des dommages dans les photosystèmes conduisant à l'altération de la phase claire, la dégradation de la chlorophylle, la fermeture des stomates, l'inhibition de la Rubisco et de l'activité des autres enzymes, éléments clés de la régulation de la régénération du RuBP telles que La sedoheptulose-1,7-bisphosphatase (SBPase) et la fructose-1,6-bisphosphatase (Allen et al., 1998 ; Cornic et Fresneau, 2002 ; Lawlor, 2002 ; Parry et al., 2002 ; Flexas et al., 2004 ; Vandoorne et al., 2012).

Chez *A. arabica*, l'inhibition de la photosynthèse semble être liée à la fermeture des stomates, mais l'augmentation des valeurs de la concentration interne en CO₂ (C_i) enregistrées chez les plants stressés pendant la première phase de stress (Fig. 16A) montre que la concentration en CO₂ dans les cavités substomatales n'est pas un facteur limitant. Une telle augmentation, survenant malgré la fermeture des stomates, suggère que la conductance interne du transfert de CO₂ est limitée dans les plantes stressées tel que rapporté chez d'autres espèces soumises à un stress hydrique (Warren, 2008). Cette diminution de la conductance interne pourrait résulter d'une combinaison entre les facteurs anatomiques, morphologiques et biochimique des feuilles et la majorité de la résistance à la diffusion de gaz doit se produire dans la phase liquide à partir de la paroi des cellules vers le site de carboxylation. A partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, la concentration interne de CO₂ (C_i) diminue ; l'impact du stress sur la conductance interne pourrait être considérée comme réversible.

Chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L., la photosynthèse nette est stable les premiers jours de stress et ne diminue rapidement qu'à partir du 13^{ème} jour de déshydratation puis reste stable jusqu'au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage.

Le statut hydrique des plants de *Parkinsonia aculeata* L. diminue progressivement sont en fonction de la sévérité du stress hydrique. Malgré les très faibles valeurs de la TRE, cette espèce maintient une activité photosynthétique importante (une augmentation d'environ 30% par rapport aux témoins est constatée) jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. La fluorescence et les données des échanges gazeux ainsi que la composition en chlorophylles semblent confirmer que *Parkinsonia aculeata* L. est une espèce résistante à la sécheresse. Par conséquent, la diminution de la photosynthèse nette entre le 15^{ème} et le 22^{ème} jour pourrait être expliquée principalement par la fermeture des stomates, plutôt que par des composants non-stomatiques. Néanmoins, les valeurs de la concentration interne en CO₂ (*C_i*) montrent une augmentation progressive qui suggère que la conductance interne du transfert du CO₂ a été limitée.

Ainsi, l'inhibition de la photosynthèse chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. ne doit pas être considérée comme une conséquence du stress hydrique sur la phase claire de la photosynthèse, mais plutôt comme le résultat d'une limitation stomatique et/ou l'inhibition de l'activité des enzymes liées à la fixation du CO₂ (Parry et al., 2002).

La diminution de la photosynthèse due à la fermeture des stomates et à des processus non stomatiques (Lawlor and Cornic, 2002 ; Aranjuelo et al., 2007 ; Lawlor and Tezara, 2009 ; Chaves et al., 2009) serait le symptôme primaire du stress hydrique (Chaves et al., 2009). La réduction de l'assimilation du CO₂ en condition de déficit hydrique est souvent associée à la fermeture des stomates (Chaves et al., 2003). Une conductance stomatique plus élevée augmente généralement la diffusion du CO₂ dans la feuille et donc son incorporation dans la biomasse. Sous un stress hydrique faible ou modéré, la fermeture des stomates est le principal facteur limitant l'activité photosynthétique mais après un stress hydrique sévère une déficience métabolique survient (Medrano et al., 2002) y compris les dommages des enzymes photosynthétiques (Erice et al., 2011).

IV.4. Effet de l'arrêt d'arrosage sur l'ajustement osmotique

L'osmorégulation ou l'ajustement osmotique est l'une des stratégies de tolérance des plantes au stress hydrique. Les plantes soumises à un stress ont besoin de baisser leur potentiel osmotique interne pour maintenir leur turgescence. Cette baisse du potentiel osmotique qui est généralement acquis par l'augmentation de la concentration en osmotica cellulaire, soit par augmentation de la synthèse de solutés compatibles (Tester and Davenport, 2003 ; Ahmad and Sharma, 2008).

IV.4.1. Evolution du potentiel osmotique et du potentiel osmotique en pleine turgescence.

IV.4.1.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

Le potentiel osmotique reste constant chez les plants témoins d'*Acacia arabica* ; il varie entre $-1,39 \pm 0,13$ et $-1,45 \pm 0,10$ MPa. Par ailleurs, chez les plants faiblement stressés le potentiel osmotique (Ψ_s) reste identique à celui des plants témoins, puis il diminue progressivement pour atteindre une valeur de $-3,38 \pm 0,24$ MPa quand le stress est plus sévère (Fig. 33A).

Le potentiel osmotique en pleine turgescence ($\Psi_s;co$) commence à diminuer progressivement et de manière significative chez les plants stressés d'*A. arabica* quand le stress est modéré (**Fig. 33B**).

IV.4.1.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Le potentiel osmotique (Ψ_s) chez les plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L. est constant tout le long de l'expérimentation et varie entre $-1,41 \pm 0,07$ et $-1,59 \pm 0,21$ MPa. Chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., le potentiel osmotique ne diminue que lorsque le stress devient sévère pour atteindre un Ψ_s de $-1,99 \pm 0,06$ et $-2,49 \pm 0,19$ MPa à la fin de l'expérimentation (**Fig. 34A**).

Le potentiel osmotique en pleine turgescence ($\Psi_s;co$) diminue progressivement et de manière significative chez les plants stressés sévèrement (**Fig. 34B**).

IV.4.2. Evolution de la teneur en proline

IV.4.2.1 Chez *Acacia arabica*

La teneur en proline reste inchangée chez les plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., soit une valeur moyenne de $3,21 \pm 0,28 \mu\text{mol g}^{-1}$ de PS (**Fig. 33C**). Chez les plants stressés, la teneur en proline a suivi la même évolution que les plants témoins pendant un stress faible. Cependant, le stress hydrique conduit à une augmentation notable de la teneur en proline foliaire ($22,43 \pm 1,97 \mu\text{mol g}^{-1}$ de PS) quand le stress commence à devenir plus sévère à une TRE de $68,34 \pm 6,87$ %. A la fin de l'expérimentation, lorsque le stress est très sévère (TRE de $42,14 \pm 3,29$ %), une plus forte concentration en proline a été enregistrée ($98,97 \pm 5,69 \mu\text{mol g}^{-1}$ de PS).

IV.4.2.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., la teneur en proline suit la même allure que celle des plants témoins à un niveau de stress faible (**Fig. 34C**). Cependant, le déficit hydrique provoque une augmentation régulière la teneur en proline foliaire ; cette augmentation est en fonction de l'intensité du stress, et la teneur la plus élevée ($60,8 \pm 3,92 \mu\text{mol g}^{-1}$ de PS) a été enregistrée à la fin de l'expérimentation ($P \leq 0,001$).

IV.4.3. Evolution de la teneur en sucres solubles et en amidon

IV.4.3.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

La teneur en sucres solubles totaux et en amidon varie peu chez les plants stressés d'*A. arabica* quelque soit le niveau de stress hydrique (**Fig. 33D, E**).

IV.4.3.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

La teneur en sucres solubles augmente chez les plants stressés de *P. aculeata* L. par rapport aux plants témoins quand le stress est faible, soit une TRE de $92,63 \pm 1,62$ % (**Fig. 34D**), ce taux reste stable et élevé, soit deux fois plus que celui des plants témoins tout au long de l'expérimentation ($p < 0,01$). Par ailleurs, la teneur en amidon chez les plants stressés n'est pas significativement différent de celle des plants témoins (**Fig. 34E**), sauf à la fin de l'expérimentation ($p < 0,001$) où

une baisse significative a été enregistrée au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($70,31 \pm 5,01 \text{ mg. g}^{-1}$ de PS), soit une réduction de 50 % par rapport aux témoins.

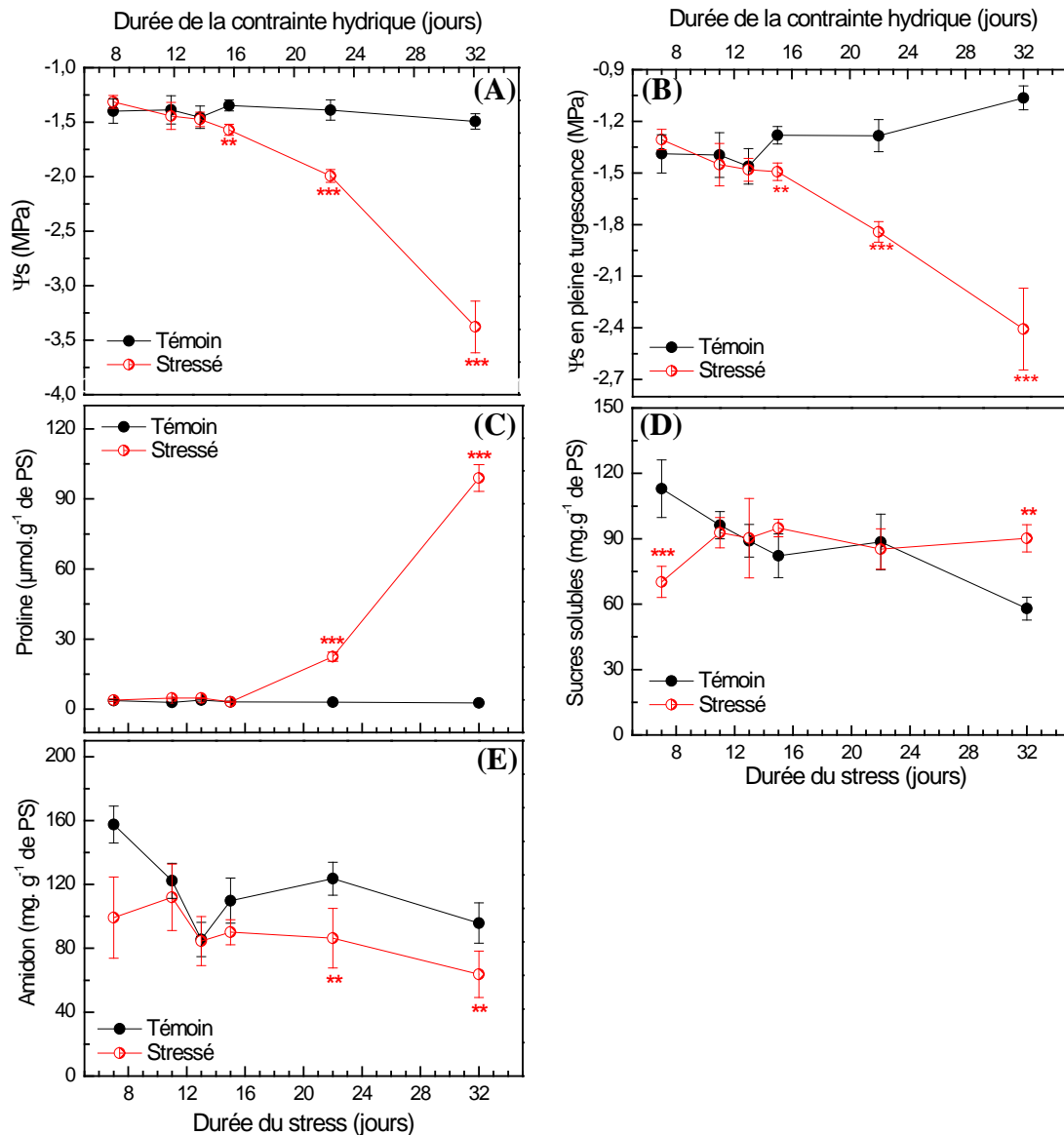


Figure 33. Evolution du potentiel osmotique, Ψ_s (A), Potentiel osmotique en pleine turgescence, Ψ_s, c (B), teneur en proline (C), en sucres solubles (D) et en amidon (E) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n=6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

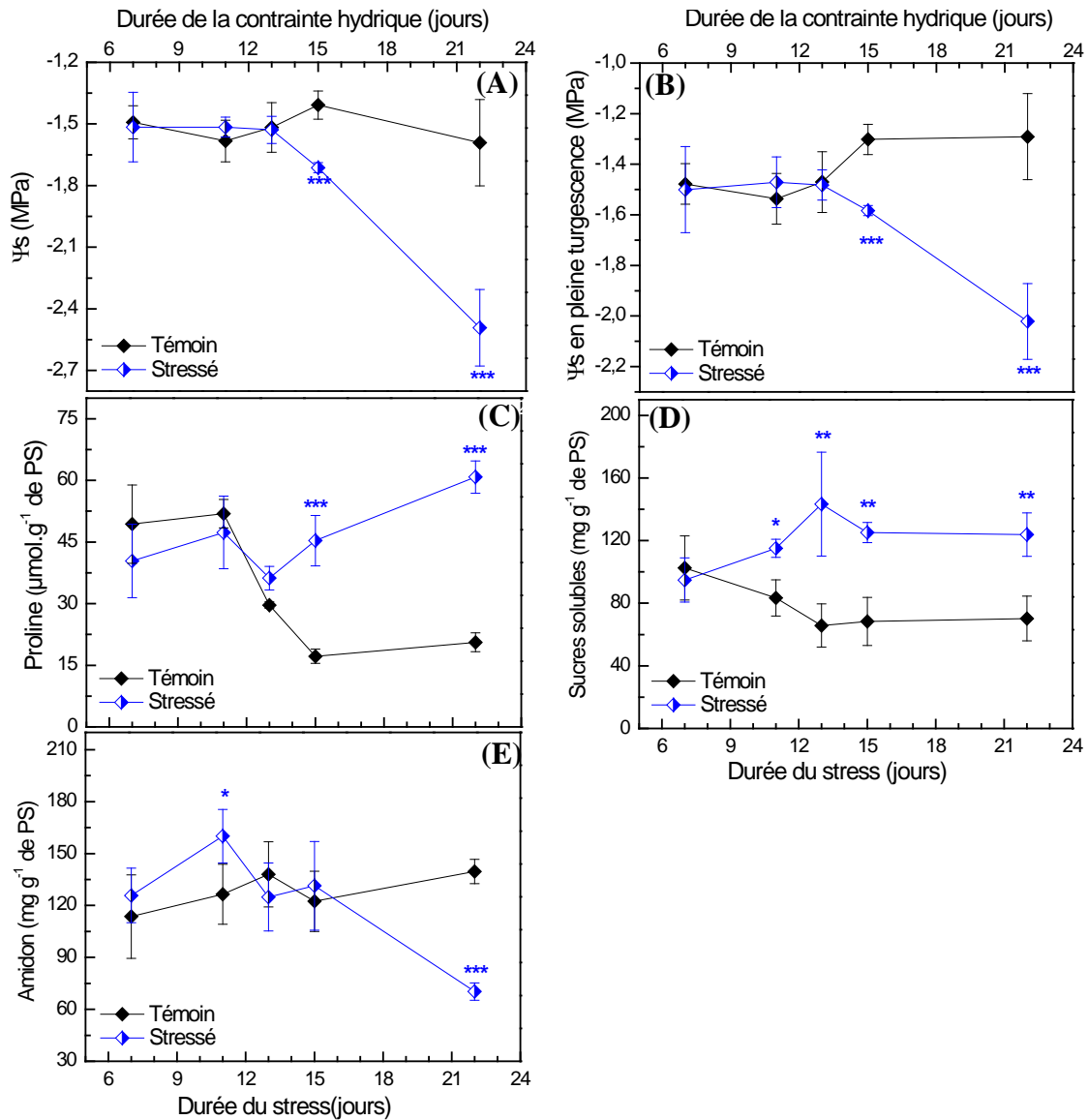


Figure 34. Evolution du potentiel osmotique, ψ_s (A), Potentiel osmotique en pleine turgescence, $\psi_{s,c}$ (B), teneur en proline (C), en sucres solubles (D) et en amidon (E) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n=6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.4.4. Evolution de la teneur en polyamines libres

IV.4.4.1 Chez *Acacia. arabica*

Sous des conditions non stressantes, le niveau de la putrescine (Put) augmente par rapport au témoin ($P < 0.001$), et continue d'augmenter avec la sévérité du stress jusqu'à la fin de l'expérimentation pour atteindre une teneur 6 fois plus importante que celle du témoin ($P < 0,001$) quand le stress est sévère (**Fig.35A**).

La teneur en Spermidine (Spd) et en spermine (Spm) est identique à celles des témoins dans des conditions de non-stress. A un stress hydrique modéré, la teneur en Spd diminue significativement par rapport au témoin, et elle diminue encore plus lorsque le stress est plus sévère, soit une réduction de 85 % au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 35B**). Cependant, la teneur en Spm reste proche de celle du témoin le 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage pour diminuer quand le stress est plus sévère (22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage), soit une réduction de 88 % comparativement au témoin (**Fig. 35C**).

IV.4.4.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Chez les plants témoins, la teneur en putrescine (Put) augmente en fonction du temps. Cependant, le stress hydrique augmente de manière significative la teneur en Put par rapport au témoin à partir du 7^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et cette teneur reste élevée même si le stress devient de plus en plus sévère (**Fig. 36A**).

Dans des conditions non stressantes la teneur en Spermedine (Spd) et en Spermine (Spm) des feuilles varie peu chez les témoins. Par contre, la teneur en Spd (**Fig. 36B**) et en Spm (**Fig. 36C**) augmente significativement par rapport au témoin ($P < 0,01$), dans des condition de non-stress (7^{ème} jour d'arrêt d'arrosage), ensuite cette teneur diminue progressivement en fonction de l'intensité du stress, soit une réduction de 57 % et de 63 % respectivement pour la Spd et la Spm comparativement au témoin.

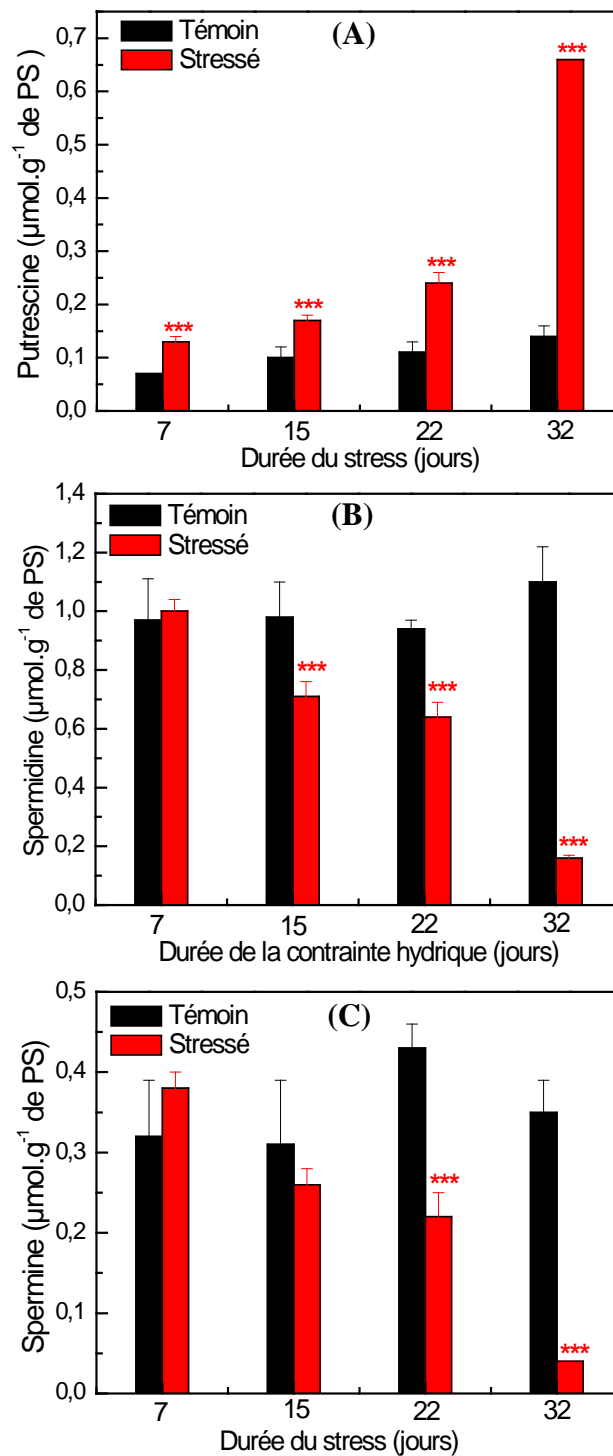


Figure 35. Evolution de la teneur en polyamines libres foliaires, putrescine (A), spermidine (B) et spermine (C) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n=6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

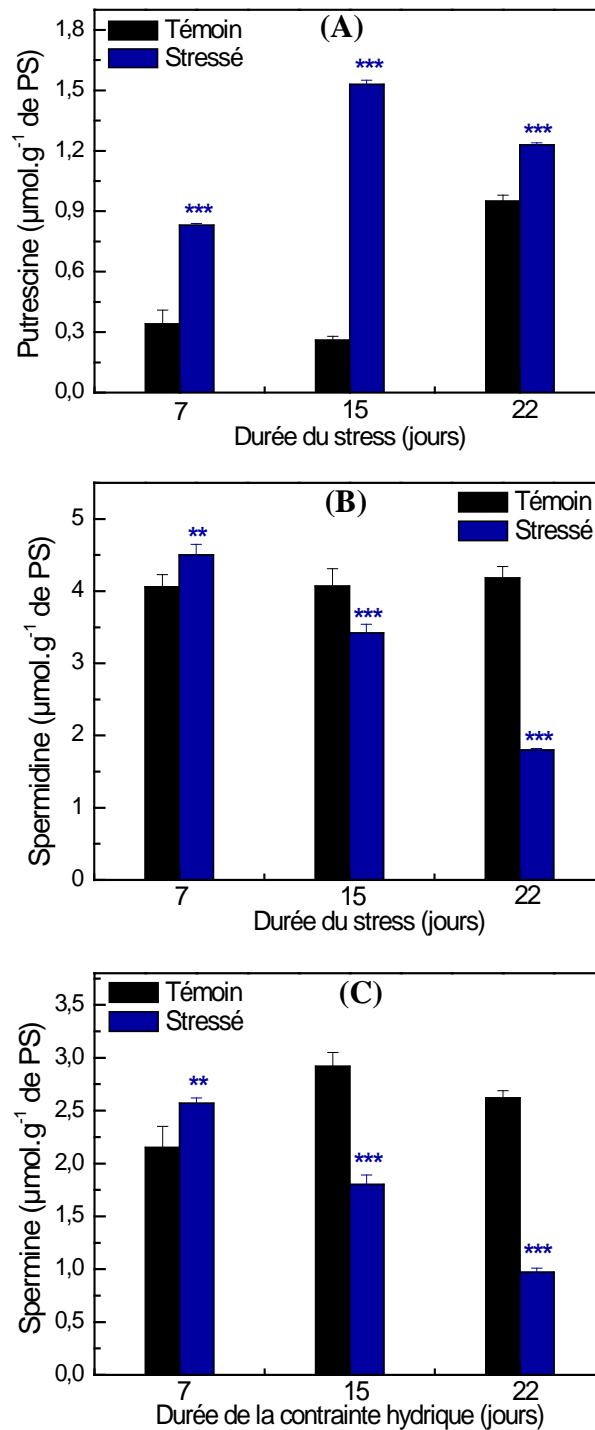


Figure 36. Evolution de la teneur en polyamines libres foliaires, putrescine (A), spermidine (B) et spermine (C) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n=6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.4.5. Discussion

L'objectif principal de l'ajustement osmotique est d'assurer le maintien de la turgescence cellulaire (Bajji et al., 2000) par l'accumulation d'osmolytes compatibles tels que la proline libre, la glycine bétaine, les sucres solubles...etc sous des conditions limitantes en eau (Manivannan et al., 2007 ; Farooq et al., 2008). Cependant, l'accumulation des osmolytes dépend principalement du statut hydrique et du stade de développement des plantes (Shao et al., 2006).

L'ajustement osmotique est l'une des clés de l'adaptation des plantes au niveau cellulaire en réduisant les effets néfastes induits par la sécheresse (Blum, 2005) ; il aide les plantes soumises au stress hydrique d'une part à maintenir la turgescence de leurs feuilles en améliorant la conductance stomatique pour un apport efficace du CO₂ (Kiani et al., 2007) et d'autre part il favorise la capacité de la racine à absorber plus d'eau (Chimenti et al., 2006).

Nos résultats montrent que, chez les deux espèces étudiées, bien que le potentiel osmotique (Ψ_s) ait diminué en réponse au stress hydrique, cette diminution n'était pas suffisante pour maintenir la turgescence et la teneur en eau (WC) dans les tissus stressés. La diminution du potentiel osmotique (Ψ_s) induite par le stress hydrique peut être la conséquence d'une accumulation passive de solutés issu d'une déshydratation cellulaire progressive, ou le résultat d'une synthèse active d'osmolytes solubles (Lutts et al., 1999). Ces deux processus ne s'excluent pas mutuellement et peuvent donc apparaître simultanément dans les tissus.

Pour vérifier si l'ajustement osmotique dans la plante résulte d'une déshydratation des feuilles ou d'une accumulation active des osmolytes dans la cellule. Bajji et al. (2000) ont utilisé une stratégie simple qui consiste à l'ajustement de la pression osmotique dans les cellules des plantes par élimination des processus de déshydratation par la formule suivante : $\Psi_{s;co} = \Psi_s \times (WC_S/WC_T)$, où $\Psi_{s;co}$ est le potentiel osmotique corrigée, Ψ_s est le potentiel osmotique réelle (mesuré) et WC_S et le WC_T représentent la teneur en eau des plants, respectivement pour les plants stressés et témoins.

Toutefois, lorsque le potentiel osmotique (Ψ_s) est ajustée par rapport à la teneur en eau des feuilles du contrôle, selon Bajji et al. (1998), une diminution du potentiel osmotique (Ψ_s) induite par le stress hydrique est encore enregistrée. Les plants d'*A. arabica* (Lam.) Willd. ont donc été en mesure de synthétiser des composés osmotiques qui pourraient aider la plante à protéger ses structures cellulaires en présence de faibles teneurs en eau.

Chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L., la diminution du potentiel osmotique (Ψ_s) induite par le stress hydrique ne survient pas avant que le stress ne devienne sévère (à une TRE de $78,53 \pm 3,49$ %) et elle est motivée uniquement par une déshydratation passive (les valeurs de $\Psi_{s;co}$ sont de -1,50 MPa et -1,58 MPa dans les plants stressés respectivement à un stress faible à modéré. Ce processus ne doit pas être considéré comme un ajustement osmotique "actif". L'accumulation de solutés a commencé à une TRE de $78,53 \pm 3,49$ % quand le stress est sévère et la valeur du $\Psi_{s;co}$ est de -2,02 MPa à une TRE de $46,61 \pm 2,95$ %. En d'autres termes, l'ajustement osmotique est un processus qui survient quand le stress est sévère chez *Parkinsonia aculeata* L. au moment où l'allongement est déjà complètement inhibé. Un tel délai entre le début du déficit hydrique et de l'induction de l'ajustement osmotique peut, au moins en partie, expliquer la teneur en eau (WC) relativement faible enregistré dans les feuilles stressées à la fin de l'expérimentation.

L'accumulation de proline libre augmente dans les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. quand le stress est sévère, ce qui correspond à une TRE de $68,34 \pm 6,87$ %, alors que le potentiel osmotique (Ψ_s) a déjà légèrement diminué en présence d'un stress modéré (TRE de $82,58 \pm 0,99$ %). De même, chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. la proline libre s'accumule quand le stress commence à devenir sévère, à cette période correspondant à une TRE de $78,53 \pm 3,49$ %, le potentiel osmotique des feuilles commence lui aussi à diminuer.

Une augmentation de l'accumulation de la proline peut aider les plantes à maintenir le statut hydrique de leurs tissus et éviter ainsi les dommages dûs à la sécheresse (Szabados et Savouré, 2010). Si la concentration en proline est estimée sur la base de la teneur en eau, et en supposant qu'elle s'accumule principalement dans le cytosol qui constitue environ 10% du volume total de cellules, cela n'explique seulement qu'une partie de la totalité de l'ajustement osmotique quand le stress est sévère. La proline est le soluté compatible le plus accumulé chez les plantes en réponse à la sécheresse. Plusieurs auteurs ont montré une forte corrélation entre l'élévation du niveau de proline et la capacité des plantes à survivre dans des conditions de stress salin et hydrique (Szabados et Savouré, 2010).

Outre son rôle dans l'ajustement osmotique, l'accumulation de la proline induite par le stress hydrique a également été démontrée pour protéger les tissus contre les dommages oxydatifs, en piégeant les radicaux libres (Smirnoff et Cumbes, 1989). Une teneur importante en proline pourrait être la conséquence de plusieurs facteurs: 1) stimulation de la biosynthèse de précurseurs; 2) oxydation lente de la proline ; 3) la dégradation rapide des protéines; 4) l'incorporation lente de la proline en protéines dues à une altération de la biosynthèse des protéines.

Nos résultats montrent également que les sucres solubles ne sont pas impliqués dans l'ajustement osmotique des plantes stressées d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., car leur concentration dans les feuilles était relativement faible et pratiquement inchangée en réponse au stress hydrique. Warren et al. (2011) ont récemment montré que d'autres métabolites tels que pinitol, l'acide pipécolique et l'acide 4-hydroxypipécolique peuvent représenter les principaux contributeurs à l'ajustement osmotique dans certaines espèces d'Acacias.

Cependant, l'accumulation des sucres solubles chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. devrait donc être considérée comme une conséquence de l'inhibition de la croissance plutôt que d'une tentative d'ajustement osmotique. L'accumulation des sucres solubles peut être expliquée par le fait que la photosynthèse est résistante à la sécheresse tandis que la croissance a été inhibée. Nos résultats montrent aussi que l'accumulation des sucres solubles chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et chez *Parkinsonia aculeata* L. ne résulte pas de la mobilisation de l'amidon. Cependant chez *Parkinsonia aculeata* L. à la fin de l'expérimentation quand le stress est plus sévère l'accumulation des sucres solubles pourrait résulter de la dégradation de l'amidon, ce dernier diminue alors que les sucres solubles augmentent.

L'implication des solutés compatibles telles que les polyamines dans l'ajustement osmotique est largement décrite chez de nombreuses espèces sous des conditions de stress biotiques et abiotiques (Alcázar et al., 2010). Ces composés à faible poids moléculaire jouent un rôle important pendant la croissance et le développement des plantes (Hussain et al., 2011 ; Moschou et al., 2012).

Les polyamines, spermidine, spermine et leur précurseur la putrescine sont les plus communs et donc les plus fréquemment étudiées, elles sont connues pour leur rôle de messagers intracellulaires qui transmettent les réponses physiologiques (Davies, 2004). Les concentrations en polyamines sont affectées par le stress hydrique chez certaines espèces végétales (Capell et al., 2004 ; Kasukabe et al., 2004 ; Pearson et al., 2013).

Nos résultats indiquent que les polyamines libres sont affectées d'une manière différente en fonction de l'intensité du stress hydrique. Il est à noter que les différents niveaux de stress hydrique, qu'il soit faible, modéré ou sévère provoque des changements au niveau de la teneur en putrescine. A la différence de la spermine et la spermidine et à quelques exceptions près, les différents niveaux de stress conduisent à une accumulation de la putrescine. Le contenu en polyamines libres, ne dépend pas seulement de leur biosynthèse mais aussi de leur transport, leur conjugaison et leur dégradation.

Nous avons observé dans nos échantillons que la teneur en putrescine à augmenter jusqu'à 6 fois chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. sous un stress hydrique sévère. Todorova et al. (2008) observe une augmentation jusqu'à 10 fois de la teneur en putrescine chez les plantes de blé soumises à un stress hydrique sévère.

Chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L., les polyamines libres (spermidine et spermine) s'accumulent sous l'effet du stress hydrique dans les premières phases de l'expérimentation, en situation de non-stress (à une TRE de $93,29 \pm 0,11$ %), alors qu'elles restent identiques aux témoins chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Cependant, un stress hydrique sévère conduit à une certaine diminution du contenu en spermidine et en spermine chez les deux espèces. Certaines études ont montré que les niveaux endogènes de la putrescine augmentent après certains stress (Flore, 1991), mais que les changements dans la teneur en spermidine et spermine sont ambigus.

Notre étude a montré que les niveaux sont élevés en putrescine chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L.. L'accumulation de la putrescine semble suffisante pour promouvoir la tolérance à la sécheresse chez *A. arabica* et *P. aculeata*. Nous avons montré aussi que les niveaux de la spermidine et de la spermine n'augmentent pas au cours de la déshydratation modérée et sévère mais plutôt ils sont réduits. Ces mêmes observations concordent avec ceux d'Alcázar et al. (2010), qui a montré que l'accumulation de la putrescine induite par la surexpression de l'arginine décarboxylase (ADC) augmente la tolérance à la sécheresse dans des plantes d'*Arabidopsis* matures cultivées dans le sol et soumis à une diminution progressive de la disponibilité de l'eau sur une période de deux semaines.

Les formes libres de la spermidine et la spermine ne sont pas significativement modifiées. Ces polyamines peuvent être principalement accumulées dans leurs formes liées (conjugués à de petites molécules telles que les acides phénoliques ou des macromolécules tels que les acides nucléiques et les protéines) (Todorova et al., 2008).

La spermidine et spermine conjuguées sont plus actives que la Putrescine dans la stabilisation des membranes et des constituants cellulaires, en se liant avec des groupes chargés négativement, afin que les deux polyamines puissent être impliquées dans la détoxication des espèces réactives d'oxygène produites par le déficit hydrique (Todorova et al., 2008).

Kasukabe et al. (2004) suggère que la Spermidine agit également comme un régulateur dans les voies de signalisation des stress, conduisant à une augmentation des mécanismes de tolérance au stress dans les feuilles des plantes soumises à des conditions de sécheresse. En outre, Ha et al. (1998) proposent également que la spermine peut protéger l'ADN dans des conditions de stress, et peut agir directement en tant que piègeur de radicaux libres. Les formes liées de spermidine et spermine ont été modifiées dans une plus grande mesure que les formes libres, elles pourraient être impliqués dans les mécanismes de protection des pousses de blé

IV.5. Effet de l'arrêt d'arrosage sur la peroxydation des lipides (Mesure du MDA)

Les membranes sont les principales cibles des processus de dégradation induits par la sécheresse. En réponse à un stress hydrique modéré, une diminution de la teneur en lipides membranaires a été constaté chez les plantes sensibles (Pham Thi et al, 1985 ; Monteiro de Paula et al., 1990). Cette réduction est largement corrélée avec l'inhibition de la voie de biosynthèse des lipides (Pham Thi et al, 1987 ; Monteiro de Paula et al., 1993) et à une stimulation des activités de dégradation et de peroxydation des lipides (El Maarouf et al., 1999 ; Matos et al , 2001). Cependant, une accumulation des lipides a été constatée lors d'un stress hydrique par arrêt d'arrosage chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. due à une activation de leur synthèse (Benadjaoud et al., 2013).

La peroxydation des lipides est une conséquence des dommages oxydatifs et a souvent été employé comme indicateur du stress oxydatif (Zhang et Kirkham, 1994).

IV.5.1. Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

La teneur en malondialdéhyde (MDA) chez les plants témoins reste constante tout le long de l'expérimentation, avec une valeur moyenne de $44,6 \pm 0,3$ nmol.g⁻¹ de PS (Fig. 37A) ; Elle est plus faible chez les plants stressés que chez les témoins après 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($P < 0,001$). Toutefois, la teneur en MDA était nettement plus élevée chez les plants stressés que chez les plants témoins au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($72,74 \pm 5$ nmol.g⁻¹ de PS), et une augmentation de 68% par rapport aux témoins a été relevée.

IV.5.2. Chez *Parkinsonia aculeata* L.

La teneur en malondialdéhyde augmente avec l'âge de la plante chez les plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L. (Fig. 37B). Chez les plants stressés, la teneur en MDA est constamment supérieure à celle des plants témoins jusqu'au 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Cependant, la teneur en MDA est particulièrement plus faible chez les plants stressés que chez les plants témoins après le 13^{ème} jour et ce, jusqu'à la fin de l'expérimentation ($P < 0,001$).

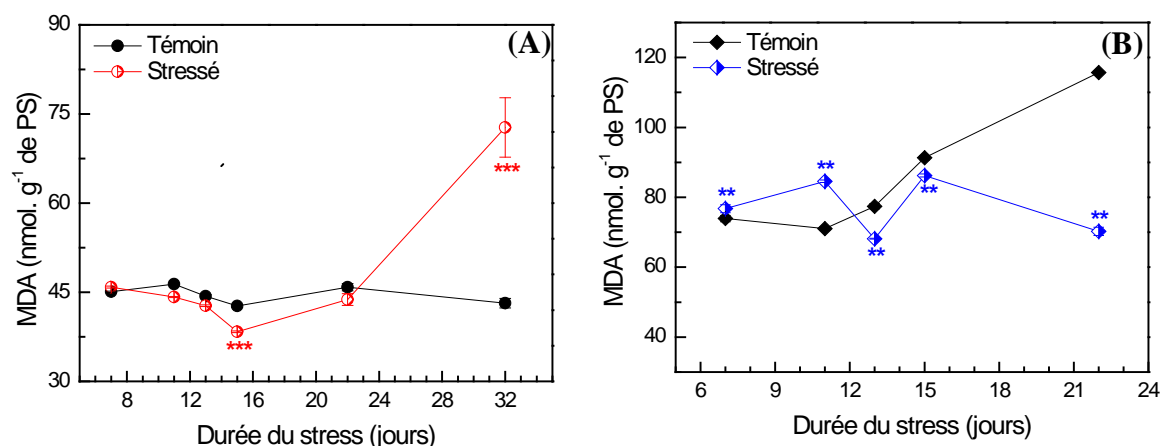


Figure 37. Evolution de la teneur en Malondialdéhyde, (MDA) des plants témoins et stressés de *Acacia arabica* (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.5.3. Discussion

De nombreux stress en particulier le déficit hydrique conduisent à une forte production des ROS qui engendrent un stress oxydatif (Foyer et Noctor, 2005). En effet, le déficit hydrique peut entraîner la peroxydation des lipides membranaires en catalysant la formation de radicaux libres ou espèces réactives de l'oxygène ($^1\text{O}_2$, O_2^- , $\cdot\text{OH}$, H_2O_2 , $\text{HOO}\cdot$) lesquels s'attaquent aux lipides insaturés conduisant à la libération d'hydroperoxydes ($\text{RO}\cdot$, $\text{ROO}\cdot$, $\text{RCOO}\cdot$, etc...) très nocifs pour les constituants cellulaires (Weckx et Clijesters, 1996 ; Jain and *al.*, 2001).

La peroxydation lipidique indique la fréquence des réactions des radicaux libres dans les tissus stressés et elle est généralement exprimée par la quantité de MDA, produit de la dégradation oxydative des lipides et des acides gras polyinsaturés. C'est un paramètre qui nous renseigne sur l'état structurel des membranes (Leul and Zhou, 1999 ; Gunes and *al.*, 2007).

Selon nos résultats, la baisse du MDA est observée chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. stressés suggérant une diminution de la dégradation des lipides membranaires et une meilleure protection des membranes des dommages oxydatifs. Cette meilleure protection chez *A. arabica* semble résulter d'un système antioxydatif plus efficace.

Cependant, une augmentation substantielle de la teneur en MDA au 32^{ème} jour, quand le stress devient sévère, montre une forte dégradation des lipides membranaires et confirme bien la présence d'un état de stress oxydatif important au niveau des feuilles d'*Acacia* déshydratées, qui pourrait être dû à l'accélération de la sénescence par l'augmentation des processus de dégradation.

L'augmentation de la production de MDA observée chez les plants témoins de *Parkinsonia aculeata* L. à la fin de l'expérimentation pourrait être liée à l'apparition d'un léger stress oxydatif même dans des conditions non stressantes, en particulier au cours du développement (Foyer et Noctor, 2012).

Dans les feuilles des plants stressés, une accumulation transitoire du MDA a été observée à un stress faible (TRE de $92,63 \pm 1,62$ %), le stress oxydatif est induit dès la manifestation du déficit hydrique. Les mécanismes efficaces permettant à la plante de faire face au stress oxydatif ne se seraient déclenchés que plus tard. Cette observation suggère que *P. aculeata* est, dans une certaine mesure, est capable de faire face au stress oxydatif.

Dans les feuilles des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. très stressés l'augmentation de la quantité de MDA indique que la sécheresse prolongée cause une accumulation des ROS provoquant une peroxydation accrue des lipides membranaires (Pastori and Trippi, 1993 ; Fu and Huang, 2001), notamment des lipides chloroplastiques riches en acides gras polyinsaturés (Benadjaoud et al., 2013). Les modifications observées au niveau des lipides du chloroplaste peuvent affecter la structure des membranes thylakoïdales et inhiber par conséquent la photosynthèse. Cette peroxydation peut entraîner une importante fuite d'électrolyte (Thompson et al., 1987). De ce fait, l'augmentation du MDA est considérée comme un symptôme des dégâts causés par le stress oxydatif (Munne-Bosch et Penuelas, 2003).

IV.6. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les mécanismes de photoprotection chez *A. arabica* et *P. aculeata*.

IV.6.1. Effet de l'arrêt d'arrosage sur la photorespiration exprimée par le rapport *ETR/A*

La photorespiration a pour origine la double affinité de la Rubisco pour le CO_2 et l' O_2 . En conditions naturelles, chez les plantes en C3 pour quatre molécules de CO_2 assimilées pour la photosynthèse, une molécule de CO_2 est perdue par la photorespiration. Lorsque les stomates se ferment en réponse à un stress hydrique, le rapport CO_2/O_2 diminue, la RubisCO fonctionne plus en tant qu'oxygénase favorisant la photorespiration (Lawlor et Cornic, 2002). Le calcul du rapport *ETR/A* nous indique l'orientation des électrons vers un puits alternatif autre que la photosynthèse, notamment la photorespiration qui peut être sollicité en conditions de stress hydrique.

IV.6.1.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

L'efficacité du taux de transfert des électrons (*ETR/A*) chez les plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est plutôt faible et stable durant toute l'expérimentation. Cependant le rapport *ETR/A* augmente fortement et de manière considérable chez les plants stressés ($P < 0,001$) après le 11^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (Fig. 38A).

IV.6.1.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

L'efficacité du taux de transport des électrons est stable chez les témoins, avec une valeur moyenne de $18,70 \pm 1,34 \mu\text{mol d'e}^- \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ de CO_2 . L'efficacité de transport des électrons (*ETR/A*) chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. est réduite et faible jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Une augmentation de ce rapport (*ETR/A*) est enregistrée dès le 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($p < 0,001$) (Fig. 38B).

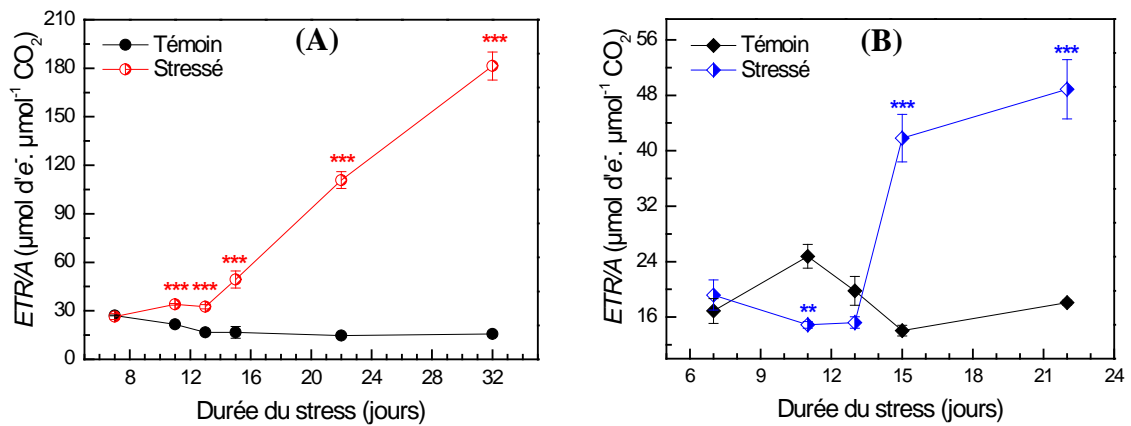


Figure 38. Evolution de l'efficacité de transport des électrons (Rapport ETR/A) des plants témoins et stressés de *Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne ($n = 6$). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.6.1.3 Discussion

Chez les plantes en C3, quand les stomates sont fermés sous l'effet d'une contrainte hydrique et que l'assimilation du CO_2 est réduite, la réduction photosynthétique de l'oxygène par la photorespiration augmente et permet la consommation de l'excès d'énergie de l'appareil photosynthétique (Baker et Rosenqvist, 2004). Dans notre cas, en condition de stress, la réduction photosynthétique de l' O_2 s'est avérée insuffisante pour la dissipation de l'excès de l'énergie lumineuse interceptée par les antennes collectrices du PSII.

Chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., une nette augmentation du rapport indicateur de la photorespiration ETR/A est observée quand le stress est faible et augmente encore plus quand le stress est sévère. La photorespiration chez les plants stressés est plus importante que chez les plants témoins. Une partie du flux d'électrons est donc orienté vers la photorespiration réduisant alors l'écart entre plants stressés et plants témoins au niveau de l'efficacité du PSII. Le flux d'électrons, ainsi que le facteur Φ_{PSII} , peuvent également être maintenu à une certaine valeur avec alors comme accepteur final de ces électrons, les réactions de photorespiration (Cavender-Bares and Bazzaz, 2004).

Le rapport ETR/A qui indique le niveau de photorespiration chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. quand le stress est faible (Jusqu'à une TRE de $89,90 \pm 1,45$ %) est faible et constant, ce qui confirme clairement que les électrons photosynthétiques ont été utilisés pour l'assimilation du CO_2 et que les réactions comme la photorespiration sont peu présentes. Cependant, dans des conditions de stress modéré à sévère le rapport ETR/A augmente de manière significative alors que l'assimilation nette de CO_2 (A_n) est réduite ; ce résultat suggère que l'énergie d'excitation dans l'appareil photosynthétique qui devrait être normalement consommée par assimilation du CO_2 est partiellement déviée vers la réduction photosynthétique de l' O_2 via la photorespiration, réaction Mehler-peroxydase ou le cycle eau-eau, conduisant à générer des espèces réactives de l'oxygène (ROS).

Lorsque le flux électronique vers la carboxylation est réduit, le flux électronique vers la photorespiration peut permettre de consommer les électrons excédentaires (Wingler et al., 2000 ; Cornic et Fresneau, 2002 ; Lawlor et Cornic, 2002). De plus, la photorespiration produit des

métabolites comme la sérine ou la glycine, qui sont des précurseurs d'antioxydants (tel le glutathion pour la glycine). La photorespiration participerait ainsi à la protection contre les dommages oxydatifs (Wingler et al., 2000).

D'autres puits alternatifs d'électrons, tels que la réaction de Mehler qui participe à l'utilisation d'électrons surnuméraires au niveau des PSI et la réduction des nitrates, peuvent être sollicités en conditions de stress hydrique. Cependant, la contribution des puits alternatifs, en particulier de la réaction de Mehler, dans la dissipation d'énergie électronique excédentaire reste faible, inférieure à 10 % (Chaves et al., 2002 ; Cornic et Fresneau, 2002 ; Flexas et Medrano, 2002).

IV.6.2. Effet de l'arrêt d'arrosage sur le quenching non-photochimique (NPQ)

Le quenching (atténuation) non photochimique (NPQ) est considéré comme un indicateur de l'énergie dissipée et donc non utile à l'assimilation carbonée (Joshi et al., 1995, Ruban et al., 2002, Parida et al., 2007). La dissipation de l'énergie d'excitation sous forme de chaleur est déterminée comme le quenching (atténuation) non photochimique (NPQ) de la fluorescence de la chlorophylle pendant le transport photosynthétique d'électrons. Ce paramètre joue un rôle clé dans la protection des PSII de la photoinhibition.

IV.6.2.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

Chez les plants témoins d'*A. arabica* le quenching non photochimique (NPQ) est stable, avec une valeur moyenne de $0,21 \pm 0,06$. Les valeurs du NPQ (Fig. 19A) sont significativement plus élevées chez les plants stressés dès que le stress est modéré (à partir du 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage) et continue d'augmenter avec la sévérité du stress hydrique ($p < 0,05$) (Fig. 39A).

IV.6.2.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Le quenching non-photochimique (NPQ) demeure identique chez les plants de *P. aculeata* témoins et stressés à un stress faible à modéré (jusqu'au 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage) puis augmente d'une manière drastique chez les plants stressés sévèrement (après le 15^{ème} jour d'arrêt d'arrosage) (Fig. 39B) pour réémettre 6 fois plus de lumière sous forme de chaleur le 22^{ème} jour de traitement que les témoins ($p < 0,001$).

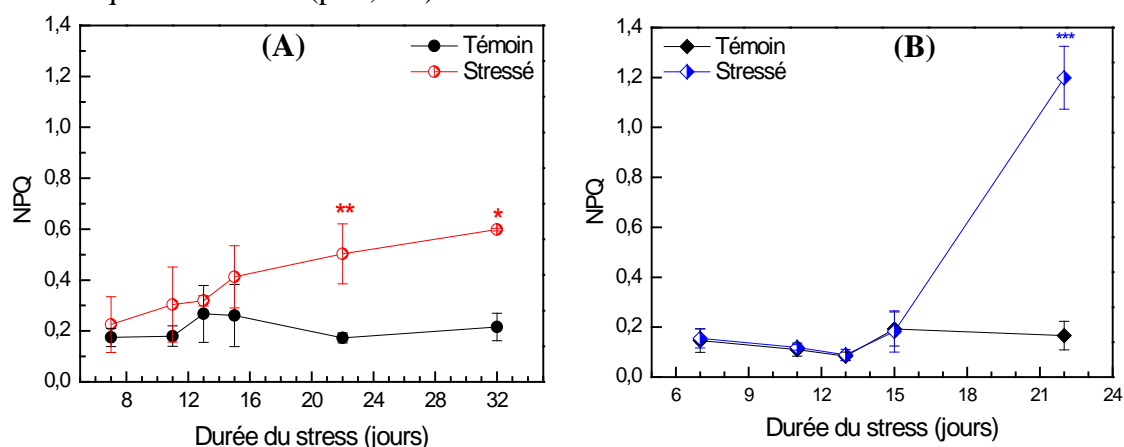


Figure 39. Evolution du quenching non-photochimique (NPQ) des plants témoins et stressés de *Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P < 0,05, **P < 0,01 ou ***P < 0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.6.2.3 Discussion

L'augmentation du quenching non photochimique (NPQ) induit par le stress est considérée comme une stratégie efficace pour éviter la surexcitation de l'appareil photosynthétique et la réémission d'une partie de l'énergie lumineuse en chaleur (Faria et al., 1996). Quantitativement, la dissipation thermique d'énergie est de loin la forme de dissipation d'énergie (lumineuse ou électronique) la plus importante. En effet, elle permet de dissiper plus de la moitié de l'énergie absorbée (jusqu'à 70 %) même chez des plantes bien irriguées (Chaves et al., 2002 ; Flexas et Medrano, 2002). Parmi toutes les voies de dissipation d'énergie possible, la part de la dissipation thermique peut s'élever jusqu'à 70-90 % lors d'un stress hydrique modéré à sévère (Flexas et Medrano, 2002).

Au niveau de la réémission de l'énergie incidente sous forme de chaleur (facteur NPQ), les plantes stressées d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L. ont un comportement proche de celui des témoins en conditions de stress faible et modéré. En effet, le facteur NPQ chez les plants d'*A. arabica* et de *P. aculeata* L. stressés et témoins est significativement constant à un certain niveau de potentiel hydrique (-1.27 MPa pour *A. arabica* et de -1.13 MPa pour le *P. aculeata*). En condition de stress hydrique sévère, quand le potentiel hydrique baisse de 50%, cette réémission de l'énergie incidente sous forme de chaleur est toutefois deux fois plus élevée chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et six fois plus élevée chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. comparativement à leurs témoins respectifs.

Chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L., à la fin de la période de stress, juste avant la sénescence de la majorité des plants, l'efficacité photochimique du PSII (Φ PSII) diminue, tandis que le quenching non photochimique (NPQ) augmente. La forte augmentation du quenching non-photochimique (NPQ) vers la fin de la période de stress chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., associé à une diminution de l'efficacité réelle du PSII indique une augmentation de la dissipation de l'énergie d'excitation du photosystème II (PSII) sous forme de chaleur qui pourrait jouer un rôle majeur dans la prévention de la photoinhibition lors de la déshydratation. Des résultats similaires ont été obtenus sur des plantes CAM (*Clusia minor* L.) sous l'effet du stress hydrique, avec une diminution de 34% du Φ PSII et une augmentation de 42% du NPQ (de Mattos et al., 1999).

Généralement, la diminution du rendement photosynthétique des PSII résulte aussi de la photoprotection, par augmentation de la dissipation thermique de l'énergie lumineuse induite par un excès d'absorption de lumière (Demmig-Adams and Adams, 1992 et 1996).

IV.6.3. Effet de l'arrêt d'arrosage sur les caroténoïdes

Les caroténoïdes correspondent en majorité aux pigments associés aux chlorophylles, en particulier le β -carotène. Les caroténoïdes possèdent plusieurs rôles au sein des membranes plastidiales. Certains sont localisés dans les antennes collectrices des photosystèmes et ils participent alors à la collecte de la lumière, permettant un flux d'énergie vers les chlorophylles (Britton, 1995), alors que d'autres sont connus pour leur capacité à atténuer efficacement l'oxygène singulet (1O_2) par transfert d'énergie (Foyer, 1997 ; Niyogi, 2000). Ils ont également un rôle clé dans la photoprotection en facilitant la dissipation thermique de l'énergie avec le

cycle des xanthophylles et en participant à la stabilisation des membranes biologiques (Havaux, 1998).

IV.6.3.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

La concentration en caroténoïdes (Fig. 40A) sont à peine modifiées par le stress hydrique chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd., les différences entre les plants témoins et stressés n'étant significative qu'à un stress sévère (après 22 jours d'arrêt d'arrosage) ($p < 0,01$). Le rapport Caroténoïdes/Chlorophylles (Tab. 12) augmente significativement chez les plants stressés à la fin de l'expérimentation ($p < 0,001$).

IV.6.3.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

La concentration en caroténoïdes dans les feuilles des plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. est restée stable et proche de celle des plants témoins tout le long de l'expérimentation (Fig. 40B). Nous avons également remarqués que le rapport caroténoïdes/chlorophylles totales (Tab. 12) est resté stable tout au long de la période de stress.

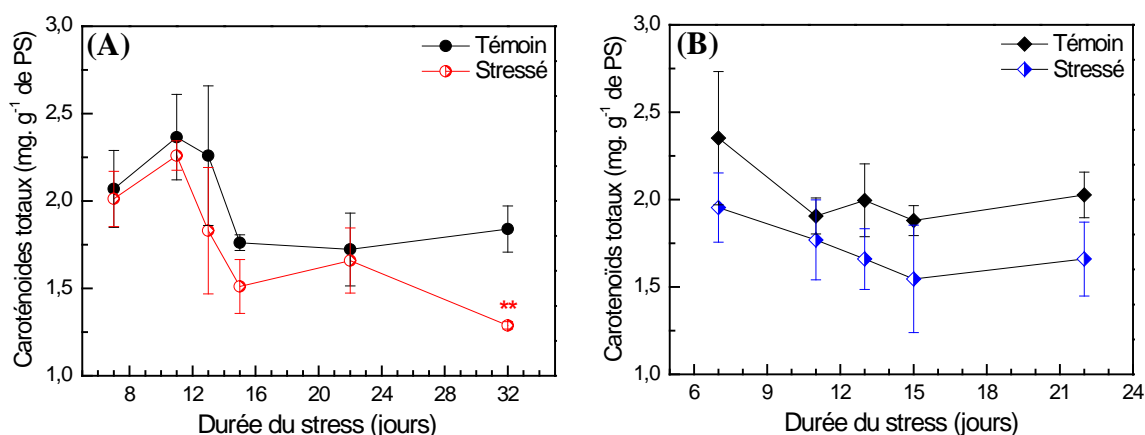


Figure 40. Evolution de la teneur en caroténoïdes des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (A) et de *Parkinsonia aculeata* L. (B). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

Tableau 12. Evolution du rapport Caroténoïdes/chlorophylles totales dans les feuilles des plants témoins et stressés par arrêt d'arrosage d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L.

			Durée de la contrainte hydrique (jours)					
			7	11	13	15	22	32
Rapport Car/Chl	<i>Acacia</i>	Témoin	0,19	0,18	0,21	0,19	0,19	0,19
		Stressé	0,18	0,18	0,20	0,18	0,20	0,24
	<i>parkinsonia</i>	Témoin	0,15	0,16	0,16	0,16	0,17	
		Stressé	0,15	0,15	0,16	0,16	0,17	

IV.6.3.3 Discussion

Chez *Acacia arabica* et *Parkinsonia aculeata* L., les caroténoïdes restent stables dans les feuilles stressées, même à un stress sévère (soit à une TRE de $68,34 \pm 6,87$ % pour *A. arabica* et une TRE de $46,61 \pm 2,95$ % pour *P. aculeata* L.). Nous avons également remarqué que le rapport *Caroténoïdes/Chlorophylles* reste stable tout le long de la période de stress, ce qui suggère que l'appareil photosynthétique n'était pas particulièrement sensible au stress hydrique.

Chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., une diminution significative de la teneur en caroténoïdes par rapport aux plants témoins a été enregistrée à la fin de l'expérimentation, à une TRE de $42,14 \pm 3,29$ %. Une augmentation importante du rapport *Car/Chl* a été également enregistrée lorsque le stress est sévère.

Les premiers mécanismes de dissipation d'énergie excédentaire ont lieu au niveau des antennes collectrices. Les caroténoïdes, en particulier le β -carotène, pigments annexes de la photosynthèse sont excités par l'énergie lumineuse, en même temps que la chlorophylle, et peuvent évacuer une partie de l'énergie reçue (Kranter et al., 2002).

La stabilisation des caroténoïdes chez les deux espèces étudiées montre que ces composés interviennent probablement pour éviter la photoinhibition. D'autres caroténoïdes, tels que les xanthophylles, permettent également d'évacuer l'énergie en excès, par dissipation thermique. Le cycle des xanthophylles, par la production de zéaxanthine, est un mécanisme très performant de protection des plantes. (Hopkins, 2003)

IV.6.4. Effet de l'arrêt d'arrosage sur le métabolisme phénolique

La voie des phénylpropanoïdes est une voie importante dans le métabolisme secondaire de la plante, et produit une variété de composés phénoliques avec des fonctions structurales liées à la défense, y compris la lignine, les acides phénoliques, stilbènes et flavonoïdes. Les composés phénoliques constituent chez les plantes le type de métabolites secondaires les plus abondants et sont généralement synthétisés par la voie du shikimate (Dixon et Paiva, 1995). La Phénylalanine ammoniac-lyase (PAL; EC 4.3.1.5) est une enzyme essentielle dans le métabolisme des phénylpropanoïdes, catalysant la formation de l'acide trans-cinnamique par l'intermédiaire de la désamination de la L-phénylalanine.

IV.6.4.1 Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd.

La teneur en **polyphénols totaux** (Fig. 41A) est relativement constante chez les plants témoins d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. (valeur moyenne de $343,27 \pm 18,22$ mg GAE.g⁻¹ de PS). Chez les plants stressés, la teneur en polyphénols totaux est similaire à celle des plants témoins jusqu'au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. Cependant une augmentation significative ($P < 0,001$) de 24% par rapport au témoin est notée à la fin de l'expérimentation ($456,53 \pm 33,14$ mg GAE.g⁻¹ de PS).

La teneur en **flavonoïdes** dans les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est restée inférieure à celle des plants témoins jusqu'au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, tandis qu'une augmentation très significative de 17% par rapport aux témoins est enregistrée au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($P < 0,001$) (Fig. 41B).

La teneur en **anthocyanes** chez les plants témoins est relativement stable tout le long de l'expérimentation (valeur moyenne de $0,23 \pm 0,05$ mg Cyd-3-glu.g⁻¹ de PS). Chez les plants stressés la teneur en anthocyanes augmente après le 7^{ème} jour et jusqu'au 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, soit une augmentation de 48 % par rapport aux témoins, au-delà la teneur en anthocyanes demeure stable et identique à celle des témoins. Toutefois, une accumulation drastique (55%) des anthocyanes a été observée chez les plants stressés au jour 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($0,58 \pm 0,03$ mg Cyd-3-glu.g⁻¹ de PS, $p < 0,001$) (Fig. 41C).

L'**activité de la PAL** (Fig. 41D) des plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd., est identique à celles des plants témoins le 7^{ème} jour d'arrêt d'arrosage. L'activité de cette enzyme augmente de façon significative à partir du 15^{ème} jour ($P < 0,01$), jusqu'au 32^{ème} jour d'arrêt d'arrosage ($P < 0,001$), où l'activité de la PAL est 3 fois plus importante que chez les plants témoins.

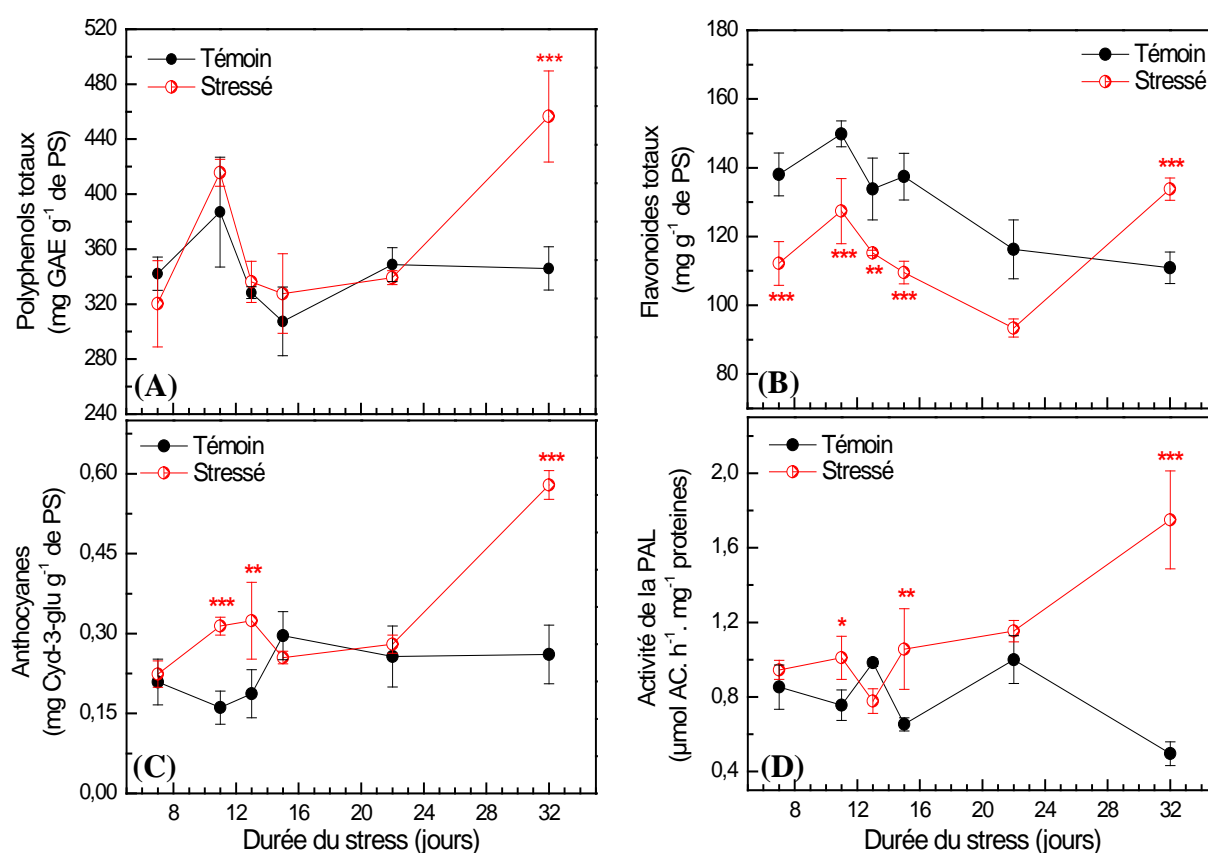


Figure 41. Evolution de la teneur en polyphénols totaux (A), flavonoides (B), Anthocyanes (C) et l'activité de la PAL (D) des plants témoins et stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne (n = 6). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à *P<0,05, **P<0,01 ou ***P<0,001 par le test multiple de Duncan.

IV.6.4.2 Chez *Parkinsonia aculeata* L.

Le stress hydrique induit une augmentation significative des **polyphénols totaux** à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage et jusqu'à la fin du traitement ($p < 0,001$) comparativement aux plants témoins (**Fig. 42A**).

Chez les plantes stressées, la teneur en **flavonoïdes totaux** n'augmente de façon significative qu'à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 42B**), et reste supérieure à celle des plants témoins jusqu'à la fin de l'expérimentation ($p < 0,001$), une augmentation de 36% par rapport aux témoins est observée.

La teneur en **anthocyanes** est relativement stable chez les témoins (valeur moyenne de $0,15 \pm 0,03$ mg Cyd-3-glu. g^{-1} de PS). La teneur en anthocyanes augmente progressivement de façon significative à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage jusqu'à la fin de l'expérimentation ($p < 0,001$) ; augmentation de 56% est constatée au 22^{ème} jour d'arrêt d'arrosage (**Fig. 42C**).

L'**activité de la phénylalanine ammoniac-lyase (PAL)** semble être légèrement stimulée par le stress hydrique à partir du 13^{ème} jour d'arrêt d'arrosage, mais la différence entre les plants stressés et les plants témoins n'est pas significative d'un point de vue statistique (**Fig. 42D**).

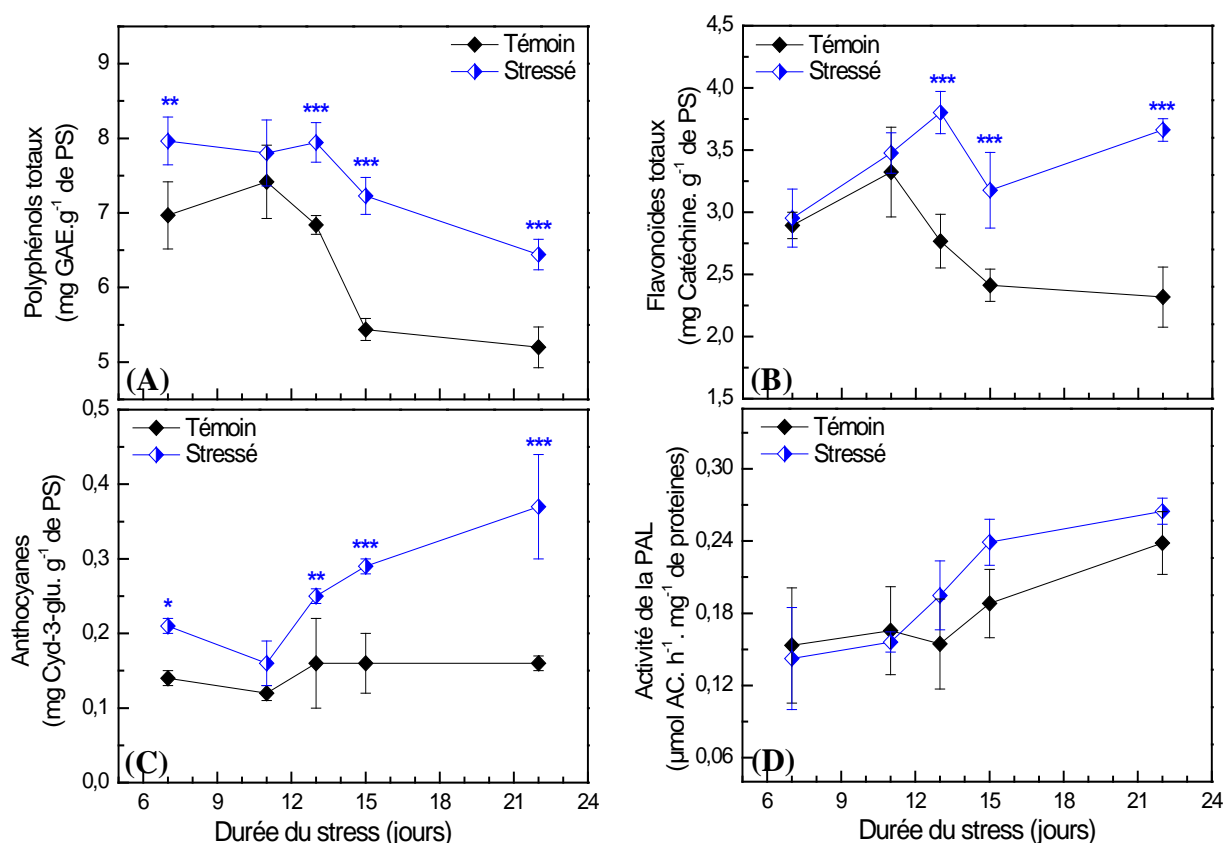


Figure 42. Evolution de la teneur en polyphénols totaux (A), flavonoïdes (B), Anthocyanes (C) et l'activité de la PAL (D) des plants témoins et stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne ($n = 6$). Les astérisques indiquent la différence significative avec les témoins à $*P < 0,05$, $**P < 0,01$ ou $***P < 0,001$ par le test multiple de Duncan.

IV.6.4.3 Discussion

Les métabolites secondaires, en particulier les phénylpropanoïdes, ont de multiples fonctions dans les réponses des plantes supérieures à un large éventail de stimuli environnementaux (Grace et Logan, 2000 ; Shakya et Navarre, 2006). En fait, la voie des phénylpropanoïdes, qui est responsable de la synthèse d'une gamme variée de métabolites phénoliques tels que les phénols simples (acides phénoliques et de dérivés) et les polyphénols (flavonoïdes et des composés polymériques), souvent induite par le stress, joue des rôles spécifiques dans la protection des végétaux (Grace et Logan, 2000).

L'exposition à un stress environnemental, tels que le déficit hydrique augmente la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) qui sont inévitablement produits lorsque le métabolisme photosynthétique est atteint (Sreenivasulu et al., 2000). Dans des conditions de stress, la biosynthèse des phénylpropanoïdes peut représenter une voie alternative pour la dissipation de l'énergie photochimique, ce qui a pour avantage supplémentaire d'améliorer la capacité antioxydante de la cellule (Grace et Logan, 2000; Parida et al., 2004 ; Ksouri et al., 2007). Les molécules antioxydantes sont synthétisées en permanence par les plantes. Néanmoins, lors d'un stress hydrique, la synthèse de ces composés est accrue, de manière à faire face à la contrainte photooxydative (Tattini et al, 2004 ; Castellarin et al, 2007 ; Agati et Tattini, 2010 ; Pollastri et Tattini, 2011).

Nos résultats montrent que le stress hydrique a pu déclencher une accumulation des composés phénoliques dans les feuilles des deux espèces étudiées *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. Ce déclenchement de l'accumulation des polyphénols totaux a lieu quand le stress est sévère chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. (TRE de 42,14±3,29 %) et à tous les niveaux de stress chez *Parkinsonia aculeata* L. (TRE à partir de 89,90±1,45 %). La plus forte concentration de ces composés phénoliques a été enregistrée à la fin de l'expérimentation, ce qui suggère que ces composés pourraient être impliqués dans la détoxification des ROS (Mruthunjaya et Hukkeri, 2008).

Notre étude a également montré que le taux des flavonoïdes chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd.. sont réduits par rapport aux témoins à des niveaux de stress faible et modéré. Cependant, un stress sévère provoque une légère augmentation de la teneur en flavonoïdes par rapport aux plants témoins à la fin de l'expérimentation. Par ailleurs, chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., l'accumulation des flavonoïdes se déclenche dès que le stress est faible et reste à un niveau élevé par rapport au témoin jusqu'à la fin de l'expérimentation.

Les flavonoïdes sont largement distribués et ont un effet important sur la physiologie des plantes. L'accumulation des flavonoïdes a été signalée chez plusieurs espèces de plantes sous des conditions de déficit hydrique (Tattini et al., 2004 ; Hernandez et al., 2006) ou d'autres conditions de stress (Christie et al., 1994 ; Vanderauwera et al, 2005). L'accumulation des flavonoïdes totaux a été accélérée après le traitement à la sécheresse. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus sur *Reaumuria soongorica* (Liu et al., 2013) et sur *Scutellaria baicalensis* (Yuan et al., 2012). Ces résultats indiquent que les flavonoïdes ont un rôle de protection lorsque les plantes sont exposées à la sécheresse.

Comme antioxydants, les flavonoïdes protègent les plantes de l'excès de lumière ou rayonnement UV-B (Gould et al., 2000 ; Jordan, 2002 ; Deavours et Dixon, 2005). En outre, ils peuvent agir

comme une soupape de libération de l'excès d'énergie pour les plantes soumises à des stress biotiques ou abiotiques (Hernandez et van Breusegem, 2010). Les flavonoïdes peuvent accomplir leurs fonctions antioxydantes à la fois par la prévention de la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Melidou et al., 2005; Agati et Tattini, 2010) et le balayage des ROS une fois formées (Jaakola et Hohtola, 2010).

Le stress hydrique induit des changements structuraux et fonctionnels au niveau cellulaire (Osakabe et al., 2014). Toutes les plantes possèdent un certain nombre de mécanismes pour se protéger des stress environnementaux. Pour éviter la déshydratation des cellules, la production d'anthocyanes augmente dans les tissus spécifiques des plantes. La capacité de modifier la production d'anthocyanes sous des conditions stressantes peut aider la plante à se protéger des effets nocifs de l'environnement. En effet, le stress hydrique entraîne une dépression des chlorophylles et libération de l'oxygène active tel que l'O⁻² et H₂O₂. Grâce à la capacité antioxydante des anthocyanes, ce pigment hydrosoluble joue un rôle de piègeur de radicaux libres et inhibe ainsi la peroxydation des lipides (Chalker-Scott, 1999).

Une légère accumulation des anthocyanes a été observée chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. comparativement aux témoins dans une situation de non-stress. En présence d'un stress faible à modéré, la teneur en anthocyanes est stable et identique à celle des témoins. Cependant, un stress sévère déclenche une accumulation accrue des anthocyanes. Chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., l'accumulation des anthocyanes se déclenche à un niveau de stress faible et elle devient de plus en plus importante d'autant plus que le stress est sévère.

Nos résultats ont montré une accumulation d'anthocyanes chez les deux espèces étudiées sous l'effet du stress hydrique, ce qui était conforme aux résultats obtenus par von-Wettberg et al. (2010) sur *Arabidopsis thaliana* et ceux de Liu et al. (2013) sur les plants de *Reaumuria soongorica* soumis au stress hydrique.

L'augmentation de la photoinhibition sous un stress hydrique, met en évidence le rôle des anthocyanes dans la photoprotection des chlorophylles dans les feuilles déshydratées (Hoch et al., 2001 ; Close and Beadle, 2003 ; Valladares et al., 2004 ; Merzlyak et al., 2008). Par ailleurs, les anthocyanes jouent un rôle dans l'osmorégulation comme solutés compatibles lors d'un stress osmotique du à la sécheresse ou au froid (Chalker-Scott 1999).

Les anthocyanes ont un lien avec les adaptations écophysiologiques à la sécheresse, en effet bien que ce rôle n'est pas souvent mentionné dans le contexte des plantes de milieux arides, les anthocyanes sont néanmoins associés au stress hydrique dans plusieurs études, et le meilleur exemple de tolérance à la sécheresse associé aux anthocyanes est celui présenté par les plantes de résurrection. Ces plantes, qui comprennent les genres *Craterostigma*, *Myrothamnus* et *Xerophyta*, sont capables de perdre la plupart de leur eau disponible, mais restent viables pendant des périodes prolongées. Au cours de ce processus, les plantes de résurrection remplacent leur grande vacuole centrale avec de petites vacuoles et augmentent leur teneur en anthocyanes de trois à quatre fois plus que les niveaux normaux (Sherwin et Farrant, 1998 ; Farrant, 2000).

Nos résultats ont montré que l'augmentation de la concentration des composés phénoliques dans les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. est associée à l'augmentation de l'activité de

la PAL. En effet, l'activité de la PAL est légèrement supérieure à celles des témoins dès les premiers jours de l'application de la contrainte hydrique. Elle reste sensiblement stable à un stress modéré, puis elle augmente fortement en présence d'un stress sévère. Par ailleurs, l'accumulation des composés phénoliques ne peut être associée à une augmentation significative de l'activité PAL pour les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L.. En effet, l'activité de la PAL chez les plants stressés de *P. aculeata* L. semble évoluer de la même manière que celle des plants témoins, mais elle semble légèrement plus importante pendant la période de stress.

La PAL est généralement considérée comme un marqueur biochimique indiquant la biosynthèse des composés phénoliques, c'est un indicateur sensible aux conditions de l'environnement (Sgarbi et al, 2003 ; Boudet 2007 ; Vogt 2010). L'activité de la PAL augmente en réponse à des molécules de signalisation, telles que ROS et joue un rôle majeur dans le contrôle du flux des composés phénoliques. Ces composés constituent un système de balayage des ROS dans les plantes. (Rice-Evans et al 1997). L'augmentation de l'activité de la PAL et d'autres enzymes de la voie des phénylpropanoïdes a été rapportée dans plusieurs espèces de plantes (Keles et Öncel, 2002 ; Dicko et al., 2005 ; Hura et al., 2008).

V. Discussion générale et conclusion

Dans le but d'améliorer la compréhension des mécanismes physiologiques qui interviennent dans la tolérance au stress hydrique, nous avons étudié les effets d'un déficit hydrique par arrêt d'arrosage sur deux légumineuses ligneuses, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L., espèces à croissance rapide, représentatives des essences des régions arides et semi-arides et d'origine géographique différentes.

Les réponses au déficit hydrique ont été étudiées au stade jeunes plants. Des paramètres physiologiques et biochimiques ont été étudiés et les résultats obtenus, que nous avons organisé en trois parties, ont permis de répondre en partie à nos objectifs

1. Le maintien du statut hydrique et de la photosynthèse ;
2. Le développement de système de photoprotection ;
3. L'accumulation de molécules protectrices.

Le maintien du statut hydrique et de la photosynthèse

Pour la survie dans des conditions de stress hydrique, nos deux espèces de légumineuses *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. présentent une relative uniformité. En effet, toutes les plantes sont mortes au cours d'une période de 34 jours pour *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et de 24 jours pour *Parkinsonia aculeata* L.. Cette homogénéité pourrait être liée au fait que notre matériel végétal provient d'un nombre limité de plants.

La teneur relative en eau (TRE), la teneur en eau foliaire (TEF), le potentiel hydrique foliaire, le potentiel osmotique, le potentiel de turgescence et le taux de transpiration, sont les caractères majeurs des relations hydriques des plantes, lesquels sont significativement affectés par un déficit hydrique dû à une diminution de l'approvisionnement en eau (Kirkham, 2005).

Les géotypes soumis à un stress hydrique se comportent différemment ; les géotypes tolérant, maintiennent un potentiel hydrique foliaire élevé longtemps et se fanent plus tard que les géotypes sensibles (Ouvrard et al, 1996). Les effets du stress hydrique dépendent aussi de son intensité et de sa durée. Le contenu en eau des tissus diminue linéairement avec l'augmentation de la sévérité du stress (Reddy et al., 2004).

Les deux espèces étudiées, ont montré des différences dans la réponse au stress hydrique. En effet, nos résultats montrent que chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii*, la croissance pondérale des parties aériennes est significativement affectée quand le stress est faible alors que la croissance des parties racinaires n'est affectée qu'en présence d'un stress hydrique sévère, d'où une augmentation du rapport de biomasse PR/PA chez les plants stressés.

Par contre, les plants de *Parkinsonia aculeata* L. faiblement stressés sont en mesure de maintenir leur biomasse (racinaire et aérienne) semblable à celle des plants témoins (bien irrigués). Cependant, à un stress hydrique modéré à sévère, la croissance pondérale des parties aériennes et

racinaires est affectée de la même manière, la stabilité du rapport de la biomasse *PR/PA* confirme ce résultat.

Pour un meilleur approvisionnement en eau, les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* stressés augmentent leur système racinaire au détriment de leur système aérien. La capacité à stimuler la croissance racinaire sous un déficit hydrique est un marqueur important de tolérance au stress et la redistribution des photosynthétats en faveur des racines est un mécanisme adaptatif pour réduire la surface d'évaporation et pour faciliter l'absorption de l'eau.

Pour une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau en condition de stress hydrique, les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* :

- Réduisent la perte d'eau par la fermeture précoce de leurs stomates.
- Augmentent la croissance de leur système racinaire au détriment de leur système aérien.

La décroissance de la conductance stomatique, significativement plus rapide pour les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. que pour les plants de *Parkinsonia aculeata* L, met en évidence une plus grande sensibilité d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* à la sécheresse édaphique. Les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* évitent le dessèchement en fermant rapidement leurs stomates au détriment de la photosynthèse, alors que les plants de *Parkinsonia aculeata* L. maintiennent leurs stomates plus longtemps ouverts, ce qui leur confère une activité photosynthétique plus soutenue à de faibles potentiels hydriques.

Le rendement quantique maximum de PSII mesuré par le rapport F_v/F_m après une longue période d'obscurité ne change pas même aux faibles TRE chez les deux espèces. Le taux de transport linéaire des électrons (ETR) ne diminue chez les plants stressés des deux espèces étudiés que sous l'effet d'un stress sévère. La déshydratation n'affecte pas la phase claire de la photosynthèse, en effet les deux paramètres Φ_{PSII} et q_P ne varient pas.

Par ailleurs, la phase sombre est affectée différemment chez les deux espèces. En effet, les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* manifestent une réduction importante de la photosynthèse nette, liée essentiellement à la réduction de la conductance stomatique par la fermeture des stomates (effets stomatiques), qui affecte directement la fixation du CO_2 . Par ailleurs, les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L., maintiennent la photosynthèse nette les premières phases de l'application de stress par le maintien de leurs stomates ouverts.

D'après les résultats des paramètres de relations hydriques des feuilles, *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* pourrait être considérée comme une plante tolérante au stress hydrique parce qu'elle maintient un statut hydrique adéquat sous un stress hydrique modéré. Le stress hydrique affecte de manière significative la croissance de la partie aérienne ainsi que le rapport de biomasse *PR/PA*. Bien que le taux de croissance des plantes soit généralement réduit lorsque l'approvisionnement en eau du sol est limité, la biomasse racinaire absolue des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* dans un sol sec tend à augmenter. Ce caractère est considéré comme un caractère de résistance au stress hydrique. Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd., la fermeture stomatique rapide pourrait être interprétée comme une meilleure adaptation à la sécheresse permettant à la plante d'économiser l'eau disponible et de maintenir une teneur en eau des tissus élevée. *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* est considéré comme une plante isohydriques ; cette espèce maintient une teneur relative en eau (TRE) et un potentiel

hydrique aussi proche que possible des plants témoins dans la première période du stress. Ainsi, les plantes isohydriques se caractérisent par une fermeture précoce des stomates favorisant la préservation de l'eau tissulaire (évitement) (Cruz De Carvalho et al., 1998 ; Costa França et al., 2000). Cette fermeture rapide réduit aussi les carboxylations photosynthétiques et donc la fabrication des oses et des métabolites nécessaires pour supporter le manque d'eau. Aussi, la plante doit survivre sur ses réserves. D'abord, elle augmente sa photorespiration qui permet de maintenir le métabolisme carboné et d'éliminer l'excès de pouvoir réducteur (Cornic, 2000). Ensuite, elle active le catabolisme qui permet à la plante de recycler les nutriments des parties âgées (azote des chloroplastes des feuilles âgées) et favoriser la survie des parties les plus jeunes qui assureront la reprise (Dramé et al., 2007).

Les résultats obtenus semblent indiquer que les plants de *Parkinsonia aculeata* L. ont répondu comme une espèce anisohydrique ; ces plantes au contraire se différencient par une fermeture tardive des stomates, qui a pour conséquence une déshydratation partielle de ses tissus par un abaissement de la teneur relative en eau (TRE) et du potentiel hydrique foliaire. Cependant cette réduction plus lente des stomates permet à la plante de conserver une activité photosynthétique assurant la production de métabolites nécessaires à la tolérance (Bohnert et al., 1995 ; Schultz, 2003) tout en limitant l'échauffement des tissus, ce qui suggère que *Parkinsonia aculeata* L. est une espèce résistante à la sécheresse.

Afin de minimiser les effets négatifs du stress hydrique, les plantes réagissent en modifiant leur modèle de croissance ainsi que par le développement d'un système de photoprotection et l'accumulation de substances protectrices.

Développement du système de photoprotection

Parmi les systèmes de photoprotection figure les systèmes de consommation des électrons. Lorsque le flux électronique vers la carboxylation est réduit, le flux électronique vers la photorespiration peut permettre de consommer les électrons excédentaires (Wingler et al., 2000 ; Cornic et Fresneau, 2000 ; Lawlor et Cornic, 2002).

Chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. une augmentation à la fois du rapport *ETR/A* (qui est un indicateur de la photorespiration et autres alternatives de transport des électrons vers l'O₂) (Flexas and Medrano, 2002) et du NPQ (un indicateur de la dissipation de l'énergie d'excitation du Photosystème II) (Björkman and Demmig-Adams, 1995) au cours du développement du stress représentent d'importants mécanismes photoprotecteurs pour éviter la photoinhibition, en préservant ainsi l'intégrité de l'appareil photosynthétique à un stade tardif de la déshydratation et en augmentant les composés antioxydants.

En effet, le photosystème II (PSII) joue un rôle central dans les processus de l'utilisation et de régulation de l'énergie lumineuse (Baker et Rosenqvist, 2004). Lorsque la fixation du CO₂ ne consomme plus assez d'énergie, d'autres voies métaboliques, telles que la photorespiration, peuvent contribuer au maintien du transfert non cyclique des électrons. Lorsque cette 'voie photochimique' est saturée, la dissipation thermique, par l'intermédiaire du cycle des xanthophylles, joue un rôle important au sein des mécanismes photoprotecteurs en limitant la destruction des PSII (Demmig-Adams et Adams, 1992).

Cependant, une augmentation supplémentaire de l'énergie lumineuse absorbée, conduit à une inactivation des PSII plus ou moins réversible, liée à des modifications structurales de la protéine D1 (Critchley et Russel, 1994). Ces modifications du fonctionnement photochimique peuvent être associées à une altération de la biochimie du chloroplaste.

Au cours des premières semaines de stress, une augmentation de la concentration interne en CO₂ (C_i) chez les plants stressés des deux espèces étudiées comparativement aux témoins suggère que la photorespiration reste limitée.

Les plantes dissipent aussi une partie de l'énergie reçue par sur-activation de voies métaboliques présentes. Les premiers effets de la sécheresse se manifestent par une augmentation de la fonction oxygénase de la Rubisco. Cette fonction permet de maintenir la synthèse de l'ATP par la photochimie et le cycle de Calvin et de limiter la formation de ROS à partir de la ferrédoxine (Lawlor, 2002).

De plus la photorespiration produit des métabolites comme la sérine ou la glycine, précurseurs d'antioxydants (tel que le glutathion pour la glycine). La photorespiration pourrait ainsi participer à la protection de l'appareil photosynthétique contre les dommages oxydatifs (Wingler et al., 2000 ; Murata et al., 2007).

Accumulation de molécules protectrices

Face au stress oxydatif généré par le stress hydrique, afin d'éliminer les ROS, une accumulation des polyphénols a été enregistrée chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et de *Parkinsonia aculeata* L.

Les mécanismes de tolérance au stress hydrique incluent l'homéostasie ionique, la biosynthèse et l'accumulation d'antioxydants pour le piégeage de radicaux libres afin de lutter contre les contraintes photo-oxydatives et d'osmolytes dans le cytoplasme pour assurer l'ajustement osmotique.

La peroxydation lipidique est considérée comme l'un des processus les plus dommageables qui augmente la perméabilité membranaire, et inactive les enzymes, les récepteurs et les canaux ioniques. Le produit final de la peroxydation lipidique est le malondialdéhyde (MDA) qui est utilisé comme un indice des dommages oxydatifs de la membrane (Calatayud et al., 2002 ; Ozkur et al., 2009). La faible production du malondialdéhyde (MDA) chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. est due probablement à une stimulation de l'activité du système de détoxification.

Les métabolites phénoliques jouent des rôles physiologiques et écologiques importants dans la résistance à différents types de stress (Ayaz et al., 2000). Ces métabolites ont plusieurs fonctions de défense et par conséquent, leur biosynthèse chez les plantes est généralement induite en réponse à des stimuli biotiques et abiotiques (Dixon et Paiva, 1995).

Nos résultats montrent que le stress hydrique a pu déclencher une accumulation des composés phénoliques dans les feuilles des deux espèces étudiées *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L.

La phénylalanine ammoniac-lyase, PAL (EC 4.3.1.5), est un indicateur sensible des conditions de stress et elle est généralement considérée comme un marqueur biochimique indiquant la synthèse des composés de structure et de protection. Elle joue un rôle essentiel dans la synthèse

des composés phénoliques en réponse à différents stimuli (Buchanan et al., 2000 ; Boudet, 2007 ; Vogt, 2010). Nos résultats ont montré que l'activité de cette enzyme augmente chez les plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* stressés sévèrement. En revanche, l'activité de la PAL ne varie pas trop chez les plants stressés de *Parkinsonia aculeata* L. par rapport au témoin. L'augmentation de l'activité de la PAL et l'accumulation des niveaux élevés de composés phénoliques chez *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* montre que cette espèce est résistante au stress hydrique.

La base moléculaire de l'action protectrice des composés phénoliques dans les plantes est considérée comme étant leurs propriétés de piégeage de radicaux libres et leurs propriétés anti-oxydantes.

Nos résultats suggèrent que les deux espèces étudiées ont une grande capacité d'ajustement osmotique en termes d'accumulation de proline, polyamines et anthocyanes, en particulier sous un stress sévère, (White et al., 2000 ; Chaves et al., 2003).

Dans notre travail, l'accumulation de la proline chez les plants soumis à un stress hydrique contribuerait au maintien du potentiel osmotique mais pourrait être également impliqués dans la protection contre les dommages oxydatifs ; En effet, de faibles niveaux de MDA sont observés chez les plants où la proline est fortement accumulée.

La proline fonctionne comme un osmoticum et comme un piègeur des ROS au même temps (Hare et Cress, 1997 ; Moustakas et al., 2011). Une accumulation de la proline a été enregistrée chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et *Parkinsonia aculeata* L. sous l'effet d'un stress hydrique sévère. L'accumulation de la proline a lieu dans le cytosol, expliquant la diminution du potentiel osmotique cytosolique ; le maintien de l'équilibre osmotique entre le cytosol et la vacuole s'expliquerait par l'accumulation dans le suc vacuolaire des anthocyanes. Les anthocyanes peuvent être impliqués dans la régulation osmotique (Choinski & Johnson, 1993 ; Chalker-Scott, 2002). En effet, le stress hydrique a provoqué une accumulation des anthocyanes chez les deux espèces étudiés.

Les anthocyanines semblent être impliqués dans la régulation osmotique (Choinski et Johnson, 1993, Chalker-Scott, 2002) mais sont principalement impliqués dans la photoprotection sous un stress hydrique (Gould et al., 2000 ; Hoch et al., 2001 ; Close et Beadle, 2003 ; Merzlyak et al., 2008). Les anthocyanes sont des composés idéals pour participer à la photoprotection contre les effets du stress hydrique. En effet, ces composés phénoliques sont situés dans les cellules du mésophylle palissadique et spongieux, et s'accumulent dans l'épiderme au cours du stress et de la sénescence et absorbent la lumière entre 400 et 600 nm (Close et Beadle 2003).

Les sucres solubles sont des signaux importants dans la régulation du métabolisme et du développement des plantes, comme source de carbone et d'énergie dans les cellules (Wingler et Roitsch, 2008). Les sucres solubles jouent un double rôle, comme des métabolites et comme des molécules de signalisation (Bolouri-Moghaddam et al., 2010 ; Smeekens et al., 2010) qui peuvent jouer un rôle important dans les mécanismes d'adaptation au stress (Ramel et al., 2009). Toutefois, nos résultats montrent que les sucres solubles ne sont pas impliqués dans l'ajustement osmotique des plantes stressées d'*A. arabica* ; en revanche, l'accumulation des sucres solubles

chez les plants de *Parkinsonia aculeata* L. pourrait être considérée comme une conséquence de l'inhibition de la croissance plutôt que d'une tentative d'ajustement osmotique.

La tolérance à la sécheresse a également été associée à la biosynthèse des polyamines (Tang et al., 2007). Notre étude a montré des niveaux élevés en putrescine libre chez les plants stressés d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et de *Parkinsonia aculeata* L. alors que les niveaux de spermidine et de la spermine n'augmentent pas; en effet, ces deux polyamines (Spd et Spm) peuvent être principalement accumulées dans leurs formes liées. L'accumulation de putrescine probablement dû à la surexpression de l'arginine décarboxylase (ADC) semble suffisante pour participer à la tolérance à la sécheresse chez *A. arabica* et *P. aculeata*.

Notre objectif était de comprendre les mécanismes de la tolérance des jeunes plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* et de *Parkinsonia aculeata* L. soumis à un déficit hydrique progressif par arrêt d'arrosage. Les plants des deux espèces semblent tolérants au stress hydrique. Nous avons constaté au cours de notre étude que les deux espèces parvenaient à gérer le manque d'eau par différentes stratégies.

Les jeunes plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* sont en mesure de faire face au déficit hydrique, grâce à leur capacité à réguler la fermeture de leurs stomates et une grande efficacité d'utilisation de l'eau; ces deux caractéristiques leur permettent de maintenir la concentration en chlorophylles, l'intégrité des photosystèmes et de limiter les conséquences néfastes du stress oxydatif apparu à la fin de l'expérimentation, estimé par une accumulation du MDA. La tolérance au déficit hydrique des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* serait aussi liée à la capacité de cette espèce à accumuler des polyphénols afin de faire face au stress oxydatif causé par un stress hydrique. Grâce à ces stratégies d'adaptation, nous pouvons éventuellement concevoir une méthodologie mieux adaptée pour la régénération d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* sur des sols arides.

Parkinsonia aculeata L. est une espèce tolérante au stress hydrique au stade jeune plantule; en effet, nos résultats montrent que la photosynthèse est maintenue durant les premières phases de l'application du stress, que la phase lumineuse de la photosynthèse était tolérante au stress hydrique et que les plantules ont été en mesure de limiter le stress oxydatif grâce à une accumulation importante des composés phénoliques.

Les résultats obtenus dans cette étude suggèrent que les deux espèces peuvent être cultivées dans des régions où la disponibilité en eau est limitée en raison de leurs grandes capacités d'ajustement osmotique et une protection antioxydante. Ces deux espèces étudiées dans ce travail semblent être performantes vis-à-vis du stress hydrique et peuvent être intégrées dans des programmes de revégétation et dans les stratégies de lutte contre la désertification.

Le recours à des espèces autochtones telles que *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii*, généralement plus adaptées au milieu devient une nécessité. De plus, les légumineuses sont souvent les plus utilisées dans ces programmes de restauration (Gómez-Aparicio et al., 2004; López-Pintor et al., 2006; Gómez-Aparicio, 2009). La nécessité de minimiser le risque de la faible régénération naturelle de cette espèce est prioritaire dans les grands programmes de reboisement et de restauration des écosystèmes arides.

Perspectives de recherche

L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse a apporté un grand nombre d'information sur le comportement physiologique des deux espèces étudiées : *Acacia arabica* (Lam.) Willd. et *Parkinsonia aculeata* L. Dans l'objectif d'approfondir ce travail, nous voulons d'une part le compléter dans un futur proche, et d'autre part, au vu des résultats déjà obtenus, lancer des pistes de recherche pour la poursuite de ce travail.

En régions arides, le stress hydrique n'est pas permanent et les stratégies d'irrigation pourraient en outre être envisagées. Les possibilités des plantes à récupérer après un stress sont des caractéristiques importantes qui permettent aux plantes de survivre dans des conditions défavorables. Il est souhaitable donc de refaire cette étude en appliquant une phase de réhydratation pour mieux apprécier le degré de tolérance des deux espèces étudiées.

Pour mieux comprendre l'intervention des composés phénoliques dans le mécanisme de protection contre le stress hydrique, il serait important de séparer, identifier et quantifier individuellement les flavonoïdes, les anthocyanes et les acides phénoliques par HPLC et LC-MS et déterminer les composés intervenant directement dans la tolérance au stress hydrique.

Outre la PAL, déjà prise en compte lors de ce travail, il serait intéressant de procéder à l'extraction et à la mesure de l'activité de la chalcone synthase (CHS), enzyme clé du métabolisme flavonique, ainsi que d'autres activités enzymatiques de ce métabolisme. Nous pouvons également envisager l'étude de l'expression des gènes de la PAL et d'autres enzymes clé du métabolisme phénolique (CHS, C4H, ...etc).

Une approche de terrain est indispensable pour valider les modèles expérimentaux en situations réelles, tenant compte d'une part de l'influence de paramètres climatiques et d'autre part de l'évolution ontogénique et phénologique de ces deux espèces vivaces.

Dans les zones arides et semi-arides, en plus des ressources hydriques insuffisantes, la qualité médiocre des ressources hydriques généralement salées, provoque une dégradation de la qualité des sols (salinisation, sodisation). Le cas d'une contrainte saline est en effet très souvent rapportée, ce qui nous pousse à envisager une étude du comportement éco-physiologique des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. et de *Parkinsonia aculeata* L. vis-à-vis du stress salin et d'évaluer ainsi le pouvoir de tolérance de ces deux espèces face à cette contrainte.

Le cycle des xanthophylles joue un rôle critique dans la protection du lumen des thylakoïdes contre la suracidification et la diminution de la sensibilité de la photoinhibition du PSII. En effet, il est intéressant donc d'étudier la variation du pool des pigments du cycle des xanthophylles (violaxanthine, antheroxanthine et zéaxanthine) en réponse au stress hydrique des deux espèces étudiées.

Une étude récente sur la composition lipidique des plants de *Parkinsonia aculeata* L. a montré que les membranes sont plutôt résistantes au stress hydrique. Il serait donc intéressant d'apprécier le comportement des plants d'*Acacia arabica* (Lam.) Willd. par l'étude du métabolisme lipidique en situation de stress hydrique.

VI. Références bibliographiques

A

Abass, S. M., Mohamed, H. I. (2011). Alleviation of adverse effects of drought stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by exogenous application of hydrogen peroxide. *Bangladesh Journal of Botany*, 40 (1), 75-83.

Abbate, P. E., Dardanelli, J. L., Cantarero, M. G., Maturano, M., Melchiori, R. J. M., Suero, E. E. (2004). Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Science*, 44 (2), 474-483.

Ackerson, R. C. (1981). Osmoregulation in cotton in response to water stress II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant physiology*, 67(3), 489-493.

Adams III, W. W., Zarter, C. R., Mueh, K. E., Demmig-Adams, B. (2006). Energy dissipation and photoinhibition: a continuum of photoprotection. In: Demmig-Adams B, Adams WWIII, Mattoo AK, eds. *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment. Advances in photosynthesis and respiration*, Vol. 21. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 49–64.

Agati, G., Tattini, M. (2010). Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytologist*, 186(4), 786-793.

Ahmad, P. (2010). Growth and antioxidant responses in mustard (*Brassica juncea* L.) plants subjected to combined effect of gibberellic acid and salinity. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 56(5), 575-588.

Ahmad, P., Kumar, A., Gupta, A., Hu, X., Hakeem, K. R., Azooz, M. M., Sharma, S. (2012a) Polyamines: role in plants under abiotic stress. In: Ashraf M, Öztürk M, Ahmad MSA, Aksoy A (eds) *Crop production for agricultural improvement*. Springer Science and Business Media, Netherlands, pp 491–512

Ahmad, P., Hakeem, K. R., Kumar, A., Ashraf, M., Akram, N.A. (2012b). Salt-induced changes in photosynthetic activity and oxidative defense system of three cultivars of mustard (*Brassica juncea* L.). *African Journal of Biotechnology*, 11(11), 2694-2703.

Ahmad, P., Jhon, R., Sarwat, M., Umar, S. (2008). Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum* L. under salt stress. *International Journal of Plant Production*, 2(4), 353-366.

Ahmad, P., Sharma, S. (2008). Salt stress and phyto-biochemical responses of plants. *Plant Soil Environ*, 54(3), 89-99.

Ahmad, P., Sharma, S., Srivastava, P. S. (2006). Differential Physio-biochemical Responses of High Yielding Varieties of Mulberry (*Morus alba*) under Alkalinity (Na_2CO_3) Stress in vitro. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 12(1), 59–66.

Akinci, S. (1997). Physiological responses to water stress by *Cucumis sativus* L. and related species. Ph.D. thesis, University of Sheffield.

- Akinci, S. and Lösel, D. M.** (2010). The effects of water stress and recovery periods on soluble sugars and starch content in cucumber cultivars. *Fresenius Environmental Bulletin*, **19**(2): 164-171.
- Akinci, S., & Losel, D. M.** (2009). The soluble sugars determination in Cucurbitaceae species under water stress and recovery periods. *Advances in Environmental Biology*, **3**(2), 175-183.
- Akinci, S., Lösel, D.M.** (2012). Plant water-stress response mechanisms. In: Prof. Ismail Md, Rahman M (ed) Water stress. InTech, ISBN: 978-953-307-963-9
- Albert, K. R., Ro-Poulsen, H., Mikkelsen, T. N., Michelsen, A., van der Linden, L., Beier, C.** (2011). Effects of elevated CO₂, warming and drought episodes on plant carbon uptake in a temperate heath ecosystem are controlled by soil water status. *Plant, cell and environment*, **34**(7), 1207-1222.
- Albouchi, A., Sebeï, H., Mezni, M.Y., El Aouni, M.H.** (2000). Influence de la durée d'une alimentation hydrique déficiente sur la production de biomasse, la surface transpirante et la densité stomatique d'*Acacia cyanophylla* Lindl. *Annales de l'INRGREF*, **4**, 138-61.
- Alcázar, R., Planas, J., Saxena, T., Zarza, X., Bortolotti, C., Cuevas, J., Altabella, T.** (2010). Putrescine accumulation confers drought tolerance in transgenic Arabidopsis plants over-expressing the homologous Arginine decarboxylase 2 gene. *Plant Physiology and Biochemistry*, **48**(7), 547-552.
- Alcázar, R., Cuevas, J. C., Planas, J., Zarza, X., Bortolotti, C., Carrasco, P., Salinas, J., Tiburcio, A. F., Altabella, T.** (2011). Integration of polyamines in the cold acclimation response. *Plant science*, **180**(1), 31-38.
- Ali, S. I.** (1973). Flora of West Pakistan, No. 36, Mimosaceae. *Department of Botany, University of Karachi*.
- Ali, S. I., Faruqi, S. A.** (1969). A taxonomic study of *Acacia nilotica* complex in W. Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, **1**(1-2), 1.
- Ali, S. I., Qaiser, M.** (1980). Hybridization in *Acacia nilotica* (Mimosoideae) complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **80**(1), 69-77.
- Allen, D. J., Nogues, S., Baker, N. R.** (1998). Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis?. *Journal of Experimental Botany*, **49**(328), 1775-1788.
- Anderson, J. M., & Chow, W. S.** (2002). Structural and functional dynamics of plant photosystem II. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **357**(1426), 1421-1430.
- Andersson, B., Aro, E. M.** (2001). Photodamage and D1 protein turnover in photosystem II. In *Regulation of photosynthesis* (pp. 377-393). Springer Netherlands.
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., Lei, W.** (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, **6**(9), 2026-2032.
- Anon**, 2001. NRM facts pest series. Prickly acacia *Acacia nilotica*. Queensland, Australia: Department of Natural Resources and Mines. In: <http://www.cabi.org/isc/datasheet/2342>.
- Antal, T. K., Sarvikas, P., Tyystjärvi, E.** (2009). Two-Electron Reactions S2QB→ S0QB and S3QB→ S1QB are Involved in Deactivation of Higher S States of the Oxygen-Evolving Complex of Photosystem II. *Biophysical journal*, **96**(11), 4672.

- Apel, K., Hirt, H.** (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 373-399.
- Aranjuelo, I., Irigoyen, J. J., Sánchez-Díaz, M.** (2007). Effect of elevated temperature and water availability on CO₂ exchange and nitrogen fixation of nodulated alfalfa plants. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2), 99-108.
- Arbonnier, M.** (2000). Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. CIRAD-MNHN-UICN, Montpellier, 539 p..
- Arbonnier, M.** (2002). Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest., Cirad/Mnhn, 2e édition, Paris, France, 576 p.
- Arnon, D. I.** (1955). The chloroplast as a complete photosynthetic unit. *Science*, 122(3157), 9-16.
- Aro, E. M., Suorsa, M., Rokka, A., Allahverdiyeva, Y., Paakkarinen, V., Saleem, A., Rintamäki, E.** (2005). Dynamics of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. *Journal of experimental botany*, 56(411), 347-356.
- Arrigoni, O., de Tullio, M. C.** (2002). Ascorbic acid: much more than just an antioxidant. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1569(1), 1-9.
- Asada, K.** (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual review of plant biology*, 50(1), 601-639.
- Ashraf, M., Wu, L.** (1994). Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13(1), 17-42.
- Atkinson, N. J., Urwin, P. E.** (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of experimental botany*, 63(10), 3523-3543.
- Ayaz, F. A., Kadioglu, A., Turgut, R.** (2000). Water stress effects on the content of low molecular weight carbohydrates and phenolic acids in *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler. *Canadian Journal of Plant Science*, 80(2), 373-378.
- Azooz, M. M.** (2002). Physiological responses of seedlings of two wheat cultivars (cv. Seds-1 and cv. Banyswif-3) to salt stress tolerance. *Journal of Union of Arab Biologists. Cairo Physiology and Algae*, 10, 39-55.

B

- Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., Correia, C. M.** (2006). Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 170(3), 596-605.
- Bajji, M., Bertin, P., Lutts, S., & Kinet, J. M.** (2004). Evaluation of drought resistance-related traits in durum wheat somaclonal lines selected in vitro. *Animal Production Science*, 44(1), 27-35.
- Bajji, M., Kinet, J. M., Lutts, S.** (1998). Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures. *Plant Science*, 137(2), 131-142.
- Bajji, M., Lutts, S., Kinet, J. M.** (2000). Physiological changes after exposure to and recovery from polyethylene glycol-induced water deficit in roots and leaves of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars differing in drought resistance. *Journal of plant physiology*, 157(1), 100-108.

- Baker, N. R., Rosenqvist, E.** (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of experimental botany*, 55(403), 1607-1621.
- Bamforth, C. W.** (1999). The science and understanding of the flavor stability of beer: a critical assessment. *Brauwelt International*, 17(2), 98–110.
- Barber, J., Andersson, B.** (1992). Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in biochemical sciences*, 17(2), 61-66.
- Barbosa, D. D. A., Prado, C. G.** (1991). Quantitative analysis of the growth of *Parkinsonia aculeata* L. in a greenhouse. *Phyton*, 52(1), 17-26.
- Barrs, H.D., Weatherley, P.E.** (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15(3), 413-428.
- Basu, N. M., Ray, G. K., De, N. K.** (1947). The vitamin-C and carotene content of several herbs and flowers used in ayurvedic system of medicine. *J. Indian. Chem. Soc.*, 24: 358-360.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., Teare, I. D.** (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-208.
- Beemster, G. T., De Veylder, L., Vercruyssen, S., West, G., Rombaut, D., Van Hummelen, P., Vuylsteke, M.** (2005). Genome-wide analysis of gene expression profiles associated with cell cycle transitions in growing organs of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 138(2), 734-743.
- 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*, 59(6), 1315-1326.
- Benadjaoud, A., Benhassaine-Kesri, G., Zachowski, A., Aïd, F.** (2013). Effects of dehydration and rehydration on the leaf lipids and lipid metabolism in *Parkinsonia aculeata* (Caesalpinaceae). *Botany*, 91(8), 505-513.
- Bendall, D. S., & Manasse, R. S.** (1995). Cyclic photophosphorylation and electron transport. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1229(1), 23-38.
- Bhatia, V. K., Gupta, S. R., Seshadri, T. R.** (1966). C-glycosides of the leaves of *parkinsonia aculeata*. *Tetrahedron*, 22(3), 1147-1152.
- Bienert, G. P., Møller, A. L., Kristiansen, K. A., Schulz, A., Møller, I. M., Schjoerring, J. K., Jahn, T. P.** (2007). Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxide across membranes. *Journal of Biological Chemistry*, 282(2), 1183-1192.
- Björkman O., Demmig-Adams B.** (1995). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In *Ecophysiology of photosynthesis* (pp. 17-47). Springer Berlin Heidelberg.
- Blum, A.** (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. *Crop and Pasture Science*, 56(11), 1159-1168.
- Bohm, B.** (1998). Introduction of flavonoids. Harwood academic publishers, Singapore.
- Bohnert, H. J., Jensen, R. G.** (1996). Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 14(3), 89-97.
- Bohnert, H. J., Nelson, D. E., Jensen, R. G.** (1995). Adaptations to environmental stresses. *Plant cell*, 7(7), 1099–1111.

- Bolouri-Moghaddam, M. R., Le Roy, K., Xiang, L., Rolland, F., Van den Ende, W.** (2010). Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. *FEBS journal*, 277(9), 2022-2037.
- Bond, W. J., Loffell, D.** (2001). Introduction of giraffe changes acacia distribution in a South African savanna. *African Journal of Ecology*, 39(3), 286-294.;
- Borkowski, T., Szymusiak, H., Gliszczyńska-Swigło, A., Tyrakowska, B.** (2005). The effect of 3-O- β -glucosylation on structural transformations of anthocyanidins. *Food research international*, 38(8), 1031-1037.
- Bota, J., Medrano, H., Flexas, J.** (2004). Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New phytologist*, 162(3), 671-681.
- Bottner, P., Couteaux, M. M., Vallejo, V. R.** (1995). Soil organic matter in mediterranean-type climatic changes: a case study-the soils of the mediterranean basin. In: Moreno JM, Oechel WC (eds) *Global change and mediterranean-type ecosystems*. Ecological studies, vol 117. Springer-Verlag, New York, pp 306–325 ecosystems and global
- Boudet, A. M.** (2007). Evolution and current status of research in phenolic compounds. *Phytochemistry*, 68(22), 2722-2735.
- Boureima S., Oukarroum A., Diouf M., Cisse N., Van Damme P.** (2012). Screening for drought tolerance in mutant germplasm of sesame (*Sesamum indicum*) probing by chlorophyll a fluorescence. *Environmental and Experimental Botany*, 81: 37-43.
- Bradford, K. J., Hsiao, T. C.** (1982). Physiological responses to moderate water stress. In: *Encyclopedia of plant physiology, new series*, vol. 12B, *Physiological plant ecology II, Water relations and carbon assimilation* (ed. by O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler), pp. 263-324. Springer-Verlag, Berlin.
- 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*, 72(1), 248-254.
- Brenan, J. P. M.** (1983). *Manual on taxonomy of Acacia species. Present taxonomy of four species of Acacia (A. albida, A. senegal, A. nilotica, A. tortilis)*. FAO, Rome, Italy. 47 pp.
- Britton, G.** (1995). Structure and properties of carotenoids in relation to function. *The FASEB Journal*, 9(15), 1551-1558.
- Browne, F. G.** (1968). *Pests and diseases of forest plantation trees: an annotated list of the principal species occurring in the British Commonwealth*. Clarendon Press, Oxford University Press, Oxford.
- Brunck, F.** (1994). Pests and diseases of *Acacia nilotica*. *Bois et Forêts des Tropiques*, (239) 59-65
- Buchanan, B. B., Jones, R. L.** (2000). *Biochemistry & molecular biology of plants* (Vol. 40). Rockville: American Society of Plant Physiologists.
- Burkill, H. M.** (1995). *The useful plants of west tropical Africa, 2nd Edition. Volume 3, Families J–L*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, United Kingdom. 857 pp.

C

- Cai, Y., Luo, Q., Sun, M., Corke, H.** (2004). Antioxidant activity and phenolic compounds of 112 traditional Chinese medicinal plants associated with anticancer. *Life sciences*, 74(17), 2157-2184.
- Calatayud, A., Ramirez, J. W., Iglesias, D. J., Barreno, E.** (2002). Effects of ozone on photosynthetic CO₂ exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant systems in lettuce leaves. *Physiologia Plantarum*, 116(3), 308-316.
- Capell, T., Bassie, L., Christou, P.** (2004). Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(26), 9909-9914.
- Cardon, D.** (2003). Le Monde des Teintures Naturelles. Belin, Paris. *Chemistry*, 49, 4478-4481.
- Carter, A. M., Rem, N. C.** (1974). Pollen studies in relation to hybridization in *Cercidium* and *Parkinsonia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Madroño*, 22(6), 303-311.
- Carter, J. O.** (1994). *Acacia nilotica*: a tree legume out of control. In R. C.Gutteridge & H. M.Shelton (Eds.), Forage tree legumes in tropical agriculture (pp. 338–351). Wallingford: CAB International.
- Castellarin, S. D., Matthews, M. A., Di Gaspero, G., Gambetta, G. A.** (2007). Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta*, 227(1), 101-112.
- Castrillo, M.** (1992). Sucrose metabolism in bean plants under water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 43(12), 1557-1561.
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Stanca, A. M.** (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105(1), 1-14.
- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F. A.** (2004). From leaves to ecosystems: using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. In *Chlorophyll a Fluorescence* (pp. 737-755). Springer Netherlands.
- Chaieb, N., González, J. L., López-Mesas, M., Bouslama, M., Valiente, M.** (2011). Polyphenols content and antioxidant capacity of thirteen faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes cultivated in Tunisia. *Food Research International*, 44(4), 970-977.
- Chalker-Scott, L.** (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and photobiology*, 70(1), 1-9.
- Chalker-Scott, L.** (2002). Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues?. *Advances in Botanical Research*, 37, 103-127.
- Chapin, F.S.** (1991). Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In: Mooney HA, Winner WE, Peli EJ (eds) Response of plants to multiple stresses. *Academic Press*, San Diego, p 67–88
- Chaves, M. M.** (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of experimental Botany*. 42(1), 1-16.
- Chaves, M. M., Costa J. M., Saibo, N. J. M.** (2011). Recent advances in photosynthesis under drought and salinity. Plant Responses to drought and Salinity stress Developments in a Post-Genomic Era. In: *Advances in Botanical Research*, 57, 49-104.

- Chaves, M. M., Flexas, J., Pinheiro, C.** (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany*, 103(4), 551-560.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., Pereira, J. S.** (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional plant biology*, 30(3), 239-264.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., ... & Pinheiro, C.** (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907-916.
- Chaves, M. M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J. M., Santos, T., Regalado, A. P., Lopes, C. M.** (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of botany*, 105(5), 661-676.
- Cheyrier, V., & Sarni-Manchado, P.** (2006). Les polyphénols en agroalimentaire. *Lavoisier-Tec & Doc, Paris*, 50-59.
- Chimenti, C. A., Marcantonio, M., Hall, A. J.** (2006). Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field crops research*, 95(2), 305-315.
- Choinski, J. S., Johnson, J. M.** (1993). Changes in photosynthesis and water status of developing leaves of *Brachystegia spiciformis* Benth. *Tree physiology*, 13(1), 17-27.
- Choudhary, N. L., Sairam, R. K., Tyagi, A.** (2005). Expression of D¹-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene during drought in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian journal of biochemistry & biophysics*, 42, 366-370.
- Choudhury, N. K., Behera, R. K.** (2001). Photoinhibition of photosynthesis: role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents. *Photosynthetica*, 39(4), 481-488.
- Christie, P. J., Alfenito, M. R., Walbot, V.** (1994). Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways: enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings. *Planta*, 194(4), 541-549.
- Claes, B., Dekeyser, R., Villarroel, R., Van den Bulcke, M., Bauw, G., Van Montagu, M., Caplan, A.** (1990). Characterization of a rice gene showing organ-specific expression in response to salt stress and drought. *The Plant Cell Online*, 2(1), 19-27.
- Clarke, J. M., Romagosa, I., Jana, S., Srivastava, J. P., & Mc Caig, T. N.** (1989). Relationship of excised-leaf water loss rate and yield of durum wheat in diverse environments. *Canadian Journal of Plant Science*, 69(4), 1075-1081.
- Close, D. C., Beadle, C. L.** (2003). The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review*, 69(2), 149-161.
- Cooper, J. E.** (2004). Multiple responses of rhizobia to flavonoids during legume root infection. *Advances in Botanical Research*, 41, 1-62.
- Cornic G., Massacci, A.** (1996). Leaf photosynthesis under drought stress, in: Baker N.R., (Ed.), *Photosynthesis and the Environment*, (pp. 347-366). Kluwer Academic Publishers, Springer, The Netherlands.
- Cornic, G.** (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in plant science*, 5(5), 187-188.
- Cornic, G., Fresneau, C.** (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89(7), 887-894.

- Costa França, M. G., Pham Thi, A. T., Pimentel, C., Pereyra Rossiello, R. O., Zuily-Fodil, Y., Laffray, D.** (2000). Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 43(3), 227-237.
- Craufurd, P. Q., Wheeler, T. R., Ellis, R. H., Summerfield, R. J., Williams, J. H.** (1999). Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Science*, 39(1), 136-142.
- Crawford, R. M. M.** (1989). Studies in plant survival. Ecological case histories of plant adaptation to adversity. Studies in Ecology, Vol. 11. pp.177-202. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- Critchley, C., Russell, A. W.** (1994). Photoinhibition of photosynthesis in vivo: the role of protein turnover in photosystem II. *Physiologia Plantarum*, 92(1), 188-196.
- Crozier, A., Clifford, M.N., Ashihara, H.** (2006). Plant Secondary Metabolites: Occurrence, Structure and Role in the Human Diet. Edt Blackwell Publishing Ltd.
- Cruz de Carvalho, M. H., Laffray, D., Louguet, P.** (1998). Comparison of the physiological responses of *Phaseolus vulgaris* and *Vigna unguiculata* cultivars when submitted to drought conditions. *Environmental and experimental botany*, 40(3), 197-207.
- Cvikrová, M., Malá, J., Hrubcová, M., Eder, J.** (2006). Soluble and cell wall-bound phenolics and lignin in *Ascochyta blight* infected Norway spruces. *Plant science*, 170(3), 563-570.

D

- Davies, P.J.** (2004). The plant hormones: their nature, occurrence and function. In: Davies PJ (ed) Plant hormones, biosynthesis, signal transduction, action. Kluwer, Dordrecht
- De Boeck, H. J., Verbeeck, H.** (2011). Drought-associated changes in climate and their relevance for ecosystem experiments and models. *Biogeosciences*, 8(5), 1121-1130.
- de Carvalho, K., de Campos, M. K. F., Domingues, D. S., Pereira, L. F. P., Vieira, L. G. E.** (2013). The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Molecular biology reports*, 40(4), 3269-3279.
- de Carvalho, K., de Campos, M. K. F., Domingues, D. S., Pereira, L. F. P., Vieira, L. G. E.** (2013). The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Molecular biology reports*, 40(4), 3269-3279.
- de Mattos, E. A., Herzog, B., Lüttge, U.** (1999). Chlorophyll fluorescence during CAM-phases in *Clusia minor* L. under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 50(331), 253-561.
- Deavours, B. E., Dixon, R. A.** (2005). Metabolic engineering of isoflavonoid biosynthesis in alfalfa. *Plant Physiology*, 138(4), 2245-2259.
- Delauney, A. J., Verma, D. P. S.** (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The plant journal*, 4(2), 215-223.
- Demmig-Adams, B., Adams Iii, W. W.** (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual review of plant biology*, 43(1), 599-626.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W. W.** (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in plant science*, 1(1), 21-26.

- Deveze, M.** (2004). Parkinsonia. Approaches to the management of Parkinsonia in Australia.
- Dewanto, V., Wu, X., Liu, R. H.** (2002). Processed sweet corn has higher antioxidant activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50(17), 4959-4964.
- Dhindsa, R. S., Cleland, R. E.** (1975). Water stress and protein synthesis II. Interaction between water stress, hydrostatic pressure, and abscisic acid on the pattern of protein synthesis in *Avena coleoptiles*. *Plant physiology*, 55(4), 782-785.
- Díaz-López, L., Gimeno, V., Simón, I., Martínez, V., Rodríguez-Ortega, W. M., García-Sánchez, F.** (2012). *Jatropha curcas* seedlings show a water conservation strategy under drought conditions based on decreasing leaf growth and stomatal conductance. *Agricultural Water Management*, 105, 48-56.
- Dicko, M. H., Gruppen, H., Barro, C., Traore, A. S., van Berkel, W. J., Voragen, A. G.** (2005). Impact of phenolic compounds and related enzymes in sorghum varieties for resistance and susceptibility to biotic and abiotic stresses. *Journal of chemical ecology*, 31(11), 2671-2688.
- Dimmitt, M. A.** (1987). The hybrid palo verde'Desert Museum : a new, superior tree for desert landscapes. *Desert plants (USA)*.
- Divya, B., Mruthunjaya, K., Manjula, S. N.** (2011). *Parkinsonia aculeata*: a phytopharmacological review. *Asian Journal of Plant Sciences*, 10(3), 175-181.
- Dixon, R. A., Paiva, N. L.** (1995). Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *The plant cell*, 7(7), 1085.
- Djellouli, Y.** (1990). Flore et Végétation de l'Algérie septentrional. Thèse de doctorat d'Etat, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene (U.S.T.H.B.), Alger, 239 p
- Djibril, S., Mohamed, O. K., Diaga, D., Diégane, D., Abaye, B. F., Maurice, S., Alain, B.** (2005). Growth and development of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings under drought and salinity stresses. *African Journal of Biotechnology*, 4(9), 968-972.
- DNR (Department of Natural Resources).** (1998). DNR facts. Pest series : *Parkinsonia aculeata*. Queensland Government, Department of Natural Resources, Land Protection, pp 36.
- Dowling, D. K., Simmons, L. W.** (2009). Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663), 1737-1745.
- Dure, L., Chlan, C.** (1981). Developmental Biochemistry of Cottonseed Embryogenesis and Germination XII. Purification and properties of principal storage proteins. *Plant physiology*, 68(1), 180-186.

E

- Eckardt, N. A.** (2006). The role of flavonoids in root nodule development and auxin transport in *Medicago truncatula*. *The Plant Cell Online*, 18(7), 1539-1540.
- Eisikowitch, D., Masad, Y.** (1982). Preferences of honeybees for different ornamental nectar-yielding plants during the dearth period in Israel. *Bee World*, 63(2), 77-82.
- El Amin, H. M.** (1973). Sudan Acacias. Forest Research Institute Bulletin, No.1. Khartoum, Sudan.
- El Maarouf, H., Zuily-Fodil, Y., Gareil, M., d'Arcy-Lameta, A., Pham-Thi, A. T.** (1999). Enzymatic activity and gene expression under water stress of phospholipase D in two cultivars of

Vigna unguiculata L. Walp. differing in drought tolerance. *Plant molecular biology*, 39(6), 1257-1265.

El-Sayed, N. H., Ahmed, A. A., Ishak, M. S., Kandil, F. E. (1991). Luteolin 7, 4'-dimethyl ether 6-C-glucoside from *Parkinsonia aculeata*. *Phytochemistry*, 30(7), 2442.

Erice, G., Sanz-Sáez, A., Aranjuelo, I., Irigoyen, J. J., Aguirreolea, J., Avice, J. C., Sanchez-Diaz, M. (2011). Photosynthesis, N₂ fixation and taproot reserves during the cutting regrowth cycle of alfalfa under elevated CO₂ and temperature. *Journal of plant physiology*, 168(17), 2007-2014.

Eriksson, S. K., Harryson, P. (2011). Dehydrins: molecular biology, structure and function. In *Plant desiccation tolerance* (pp. 289-305). Springer Berlin Heidelberg.

Ernst, W. H. O., Decelle, J. E., Tolsma, D. J., Verweij, R. A. (1990). Lifecycle of the bruchid beetle *Bruchidius uberatus* and its predation of *Acacia nilotica* seeds in a tree savanna in Botswana. *Entomologia experimentalis et applicata*, 57(2), 177-190.

F

Faria, T., García-Plazaola, J. I., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J. S., Chaves, M. M. (1996). Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology*, 16(1-2), 115-123.

Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Cheema, Z. A., Cheema, M. A., & Khaliq, A. (2008). Physiological role of exogenously applied glycinebetaine to improve drought tolerance in fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194(5), 325-333.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: *Sustainable Agriculture* (pp. 153-188). Springer Netherlands.

Farooq, M., Kobayashi, N., Ito, O., Wahid, A., Serraj, R. (2010). Broader leaves result in better performance of indica rice under drought stress. *Journal of plant physiology*, 167(13), 1066-1075.

Farrant, J. M. (2000). A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species. *Plant Ecology*, 151(1), 29-39.

Feng, Y. L., Fu, G. L., Zheng, Y. L. (2008). Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, 228(3), 383-390.

Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Mariano Escalona, J. O. S. É., Galmés, J., Gulías, J., Medrano, H. (2004). Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of applied Biology*, 144(3), 273-283.

Flexas, J., Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183-189.

Flores, H. E. (1991). Changes in polyamine metabolism in response to abiotic stress. In: *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*, (eds, R.D. Slocum & H.E. Flores) pp 213-228. CRC Press. Boca Raton. FL.

Floridata. (2001). Plant profile: *Parkinsonia aculeata*. http://www.floridata.com/ref/p/park_acu.cfm (Consulté le 16 août 2014).

- Fournier-Oraggi, L. A.** (2002). *Parkinsonia aculeata* L.. In: Tropical tree seed manual. Vozzo, JA (ed.). pp 597-598.
- Fox, J. E., Starcevic, M., Kow, K. Y., Burow, M. E., McLachlan, J. A.** (2001). Nitrogen fixation: endocrine disrupters and flavonoid signalling. *Nature*, 413(6852), 128-129.
- Foyer, C. H.** (1997). Oxygen metabolism and electron transport in photosynthesis. *Cold Spring Harbor Monograph Archive*, 34, 587-621.
- Foyer, C. H., Noctor, G.** (2000). Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytologist*, 146: 359–388.
- 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 & Environment*, 28(8), 1056-1071.
- Foyer, C. H., Noctor, G.** (2012). Managing the cellular redox hub in photosynthetic organisms. *Plant, cell & environment*, 35(2), 199-201.
- Frommer, W. B., Sonnewald, U.** (1995). Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species. *Journal of Experimental Botany*, 46(6), 587-607.
- Fu, J., Huang, B.** (2001). Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 45(2), 105-114.

G

- Gallé, A., Haldimann, P., Feller, U.** (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*, 174(4), 799-810.
- Galston, A. W., Sawhney, R. K.** (1990). Polyamines in plant physiology. *Plant physiology*, 94(2), 406-410.
- Galston, A. W., Kaur-Sawhney, R., Altabella, T., Tiburcio, A. F.** (1997). Plant Polyamines in Reproductive Activity and Response to Abiotic Stress. *Botanica Acta*, 110(3), 197-207.
- Gargouri, M., Manigand, C., Mauge, C., Granier, T., Langlois d'Estaintot, B., Cala, O., Gallois, B.** (2009). Structure and epimerase activity of anthocyanidin reductase from *Vitis vinifera*. *Acta Crystallographica Section D: Biological Crystallography*, 65(9), 989-1000.
- Ge, Z. M., Zhou, X., Kellomäki, S., Wang, K. Y., Peltola, H., Martikainen, P. J.** (2011). Responses of leaf photosynthesis, pigments and chlorophyll fluorescence within canopy position in a boreal grass (*Phalaris arundinacea* L.) to elevated temperature and CO₂ under varying water regimes. *Photosynthetica*, 49(2), 172-184.
- Genty, B., Briantais, J. M., & Da Silva, J. B. V.** (1987). Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. *Plant Physiology*, 83(2), 360-364.
- Genty, B., Briantais, J. M., Baker, N. R.** (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1), 87-92.
- Ghannoum, O.** (2009). C4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 103(4), 635-644.
- Gill, S. S., Tuteja, N.** (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930.

- Gindaba, J., Rozanov, A., Negash, L.** (2004). Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, 201(1), 119-129.
- Giovannelli, A., Deslauriers, A., Fragnelli, G., Scaletti, L., Castro, G., Rossi, S., Crivellaro, A.** (2007). Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus×canadensis* Mönch 'I-214' and *P. deltoides* Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth. *Journal of experimental botany*, 58(10), 2673-2683.
- Gómez-Aparicio, L.** (2009). The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6), 1202-1214.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., Baraza, E.** (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4), 1128-1138.
- González, L., González-Vilar, M.** (2001). Determination of relative water content. In *Handbook of plant ecophysiology techniques* (pp. 207-212). Springer Netherlands.
- Gould, K. S., Markham, K. R., Smith, R. H., Goris, J. J.** (2000). Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. *Journal of Experimental Botany*, 51(347), 1107-1115.
- Grace, S. C., Logan, B. A.** (2000). Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1402), 1499-1510.
- Groppa, M. D., Benavides, M. P.** (2008). Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino acids*, 34(1), 35-45.
- Grotkopp, E., Rejmánek, M.** (2007). High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany*, 94(4), 526-532.
- Grovel, R.** (1993). *L'Acacia nilotica* var *Tomentosa*. Revue mensuelle : *le Flamboyant* vol. 27 . 5-7.
- Gu, M., Rom, C. R., Robbins, J. A., Oosterhuis, D. M.** (2007). Effect of water deficit on gas exchange, osmotic solutes, leaf abscission, and growth of four birch genotypes (*Betula* L.) under a controlled environment. *Hortscience*, 42(6), 1383-1391.
- Guerrier, G., Brignolas, F., Thierry, C., Courtois, M., Kahlem, G.** (2000). Organic Solutes Protect Drought-Tolerant *Populus euramericana* Against Reactive Oxygen Species. *Journal of plant physiology*, 156(1), 93-99.
- Gunes, A., Inal, A., Bagci, E. G., Coban, S., Sahin, O.** (2007). Silicon increases boron tolerance and reduces oxidative damage of wheat grown in soil with excess boron. *Biologia Plantarum*, 51(3), 571-574.
- Gupta, R. K.** (1993). Multipurpose trees for agroforestry and wasteland utilisation. Multipurpose trees for agroforestry and wasteland utilization (577 pp). Oxford & IBH publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India.
- Guy, C., Kaplan, F., Kopka, J., Selbig, J., Hinch, D. K.** (2008). Metabolomics of temperature stress. *Physiologia Plantarum*, 132(2), 220-235.

H

- Ha, H. C., Sirisoma, N. S., Kuppusamy, P., Zweier, J. L., Woster, P. M., Casero, R. A.** (1998). The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(19), 11140-11145.
- Hakala, M., Tuominen, I., Keränen, M., Tyystjärvi, T., Tyystjärvi, E.** (2005). Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1706(1), 68-80.
- Hamilton, M. A., Murray, B. R., Cadotte, M. W., Hose, G. C., Baker, A. C., Harris, C. J., Licari, D.** (2005). Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8(10), 1066-1074.
- Han, Y., Vimolmangkang, S., Soria-Guerra, R. E., Korban, S. S.** (2012). Introduction of apple ANR genes into tobacco inhibits expression of both CHI and DFR genes in flowers, leading to loss of anthocyanin. *Journal of experimental botany*, 63, 2437-2447.
- Harborne, J. B.** (1986). In : Cody, V., Middleton, E., Harborne, J. B. (Eds), *Plant Flavonoids in Biology and Medicine*, Alan R. Liss: New York, 1986, pp.15-24.
- Hare, P. D., Cress, W. A.** (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant growth regulation*, 21(2), 79-102.
- Havaux, M.** (1998). Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science*, 3(4), 147-151.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Mauricio Bini, L., De Marco, P., Blackburn, T. M.** (2007). Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography*, 30(3), 375-384..
- Hawkins, J. A.** (2001). *Parkinsonia aculeata* (Mexican paloverde). In: Beverley, C., V. Bonham & L. Charles (eds.), *Forestry Compendium*, CABI Publishing, Wallingford, UK.
- He, F., Pan, Q. H., Shi, Y., Duan, C. Q.** (2008). Biosynthesis and genetic regulation of proanthocyanidins in plants. *Molecules*, 13(10), 2674-2703.
- Heath, R. L., Packer, L.** (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of biochemistry and biophysics*, 125(1), 189-198.
- Heckathorn, S. A., DeLucia, E. H., Zielinski, R. E.** (1997). The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. *Physiologia Plantarum*, 101(1), 173-182.
- Hernández, I., Alegre, L., Munné-Bosch, S.** (2006). Enhanced oxidation of flavan-3-ols and proanthocyanidin accumulation in water-stressed tea plants. *Phytochemistry*, 67(11), 1120-1126.
- Hernández, I., Van Breusegem, F.** (2010). Opinion on the possible role of flavonoids as energy escape valves: Novel tools for nature's Swiss army knife?. *Plant Science*, 179(4), 297-301.
- Heuer, B., Nadler, A.** (1995). Growth and development of potatoes under salinity and water deficit. *Crop and Pasture Science*, 46(7), 1477-1486.
- Hideg, É., Spetea, C., Vass, I.** (1994). Singlet oxygen production in thylakoid membranes during photoinhibition as detected by EPR spectroscopy. *Photosynthesis research*, 39(2), 191-199.

- Hoch, W. A., Zeldin, E. L., McCown, B. H.** (2001). Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree Physiology*, 21(1), 1-8.
- Hocking, D.** (1993). *Parkinsonia aculeata*. In 'Trees for drylands', ed. D. Hocking, pp. 258-60. *International Science Publisher*, New York
- Holm, L., Pancho, J. V., Herberger, J. P., Plucknett, D. L.** (1979). *A geographical atlas of world weeds*. John Wiley and Sons Inc. Toronto, Canada. 391 pp.
- Hong, Z., Lakkineni, K., Zhang, Z., Verma, D. P. S.** (2000). Removal of feedback inhibition of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology*, 122(4), 1129-1136.
- Hopkins, W. G.** (2003). *Physiologie végétale*. De Boeck Supérieur.
- Howes, E. L.** (1946). Local chemotherapy of wounds; tissue toxicity of certain antibacterial substances. *Surgery, gynecology & obstetrics*, 83, 1-14.
- Hsiao, T. C.** (1973). Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Hsu, Y. T., Kao, C. H.** (2003). Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant, cell & environment*, 26(6), 867-874.
- Hughes, C.E.** (1989). *Parkinsonia*. In: HughesCE, ed. *Intensive study of multipurpose tree genetic resources*. Oxford, UK: Oxford Forestry Institute, 80-88.
- Hura, T., Hura, K., Grzesiak, S.** (2008). Contents of Total Phenolics and Ferulic Acid, and PAL Activity during Water Potential Changes in Leaves of Maize Single-Cross Hybrids of Different Drought Tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194(2), 104-112.
- Hussain, S. S., Ali, M., Ahmad, M., Siddique, K. H.** (2011). Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology advances*, 29(3), 300-311.

I

- Irigoyen, J. J., Einerich, D. W., Sánchez-Díaz, M.** (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum*, 84(1), 55-60.
- Islam, M. A., Blake, T. J., Kocacinar, F., Lada, R.** (2003). Ambiol, spermine, and aminoethoxyvinylglycine prevent water stress and protect membranes in *Pinus strobus* L. under drought. *Trees*, 17(3), 278-284.
- Isley, D.** (1975). Leguminosae of the United States: subfamily Caesalpinoideae. *Mem. N. Y. Bot. Gard.*, 25, 1-228.
- Ismail, A. M., Azooz, M. M.** (2002). Response of *Vicia faba* to salinity and vitamins. *Indian journal of plant physiology*, 7(3), 298-301.

J

- Jaakola, L., Hohtola, A.** (2010). Effect of latitude on flavonoid biosynthesis in plants. *Plant, cell & environment*, 33(8), 1239-1247.
- Jacob-Wilk, D., Holland, D., Goldschmidt, E. E., Riov, J., Eyal, Y.** (1999). Chlorophyll breakdown by chlorophyllase: isolation and functional expression of the Chlase1 gene from

- ethylene-treated Citrus fruit and its regulation during development. *The Plant Journal*, 20(6), 653-661.
- Jaganath, I. B., Crozier, A. L. A. N.** (2010). Dietary flavonoids and phenolic compounds. *Plant Phenolics and Human Health: Biochemistry, Nutrition, and Pharmacology*, 1-49.
- Jain, M., Mathur, G., Koul, S., Sarin, N.** (2001). Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Reports*, 20(5), 463-468.
- Smirnov, N. (1993). Tansley Review No. 52. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 27-58.
- Jaleel, C. A., Gopi, R., Panneerselvam, R.** (2007a). Alterations in lipid peroxidation, electrolyte leakage, and proline metabolism in *Catharanthus roseus* under treatment with triadimefon, a systemic fungicide. *Comptes Rendus Biologies*, 330(12), 905-912.
- Jaleel, C. A., Gopi, R., Sankar, B., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R.** (2008d). Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *Comptes Rendus Biologies*, 331(1), 42-47.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R.** (2007e). Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59(2), 150-157.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Lakshmanan, G. M. A., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R.** (2008a). Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 61(2), 298-303.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007b). Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*, 60(1), 110-116.
- Jaleel, C. A., Riadh, K., Gopi, R., Manivannan, P., Inès, J., Al-Juburi, H. J., Panneerselvam, R.** (2009). Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(3), 427-436.
- Jamaux, I., Steinmetz, A., Belhassen, E.** (1997). Looking for molecular and physiological markers of osmotic adjustment in sunflower. *New phytologist*, 137(1), 117-127.
- Jansen, P. C. M., Cardon, D.** (2005). Ressources végétales de l'Afrique tropicale 3. *Colorants et tanins. Fondation PROTA, CTA, Wageningen, Pays-Bas*. 238pp.
- Jordan, B. R.** (2002). Review: Molecular response of plant cells to UV-B stress. *Functional Plant Biology*, 29(8), 909-916.
- Joshi, B., Cai, A. L., Keiper, B. D., Minich, W. B., Mendez, R., Beach, C. M., Rhoads, R. E.** (1995). Phosphorylation of eukaryotic protein synthesis initiation factor 4E at Ser-209. *Journal of Biological Chemistry*, 270(24), 14597-14603.
- Jouve, L., Hoffmann, L., Hausman, J. F.** (2004). Polyamine, carbohydrate, and proline content changes during salt stress exposure of aspen (*Populus tremula* L.): involvement of oxidation and osmoregulation metabolism. *Plant Biology*, 6(1), 74-80.
- Jury, W. A., Vaux, H.** (2005). The role of science in solving the world's emerging water problems. *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of america*, 102(44), 15715-15720.

K

- Kamal, R., Mathur, N.** (2007). Rotenoids from *Parkinsonia aculeata* L and their in vitro amoebicidal activity. *Asian J Exp Sci*, 21, 317-323.
- Kameli, A., Lösel, D. M.** (1996). Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New phytologist*, 132(1), 57-62.
- Kang, J., Hwang, J. U., Lee, M., Kim, Y. Y., Assmann, S. M., Martinoia, E., Lee, Y.** (2010). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 107(5), 2355-2360.
- Karpinski, S., Szechynska-Hebda, M.** (2010). Secret life of plants: from memory to intelligence. *Plant signaling & behavior*, 5(11), 1391.
- Kasukabe, Y., He, L., Nada, K., Misawa, S., Ihara, I., Tachibana, S.** (2004). Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 45(6), 712-722.
- Kato, M., Shimizu, S.** (1985). Chlorophyll metabolism in higher plants VI. Involvement of peroxidase in chlorophyll degradation. *Plant and cell physiology*, 26(7), 1291-1301.
- Keleş, Y., Öncel, I.** (2002). Response of antioxidative defence system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Science*, 163(4), 783-790.
- Kiani, S. P., Talia, P., Maury, P., Grieu, P., Heinz, R., Perrault, A., Sarrafi, A.** (2007). Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Science*, 172(4), 773-787.
- Kiani, S.P., Maury, P., Sarrafi, A., Grieu, P.** (2008). QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant Science*, 175(4), 565-573.
- Kim, J. Y., Mahé, A., Brangeon, J., Prioul, J. L.** (2000). A maize vacuolar invertase, IVR2, is induced by water stress. Organ/tissue specificity and diurnal modulation of expression. *Plant physiology*, 124(1), 71-84.
- Kim, J., van Iersel, M. W.** (2011). Slowly developing drought stress increases photosynthetic acclimation of *Catharanthus roseus*. *Physiologia plantarum*, 143(2), 166-177.
- Kim, T. H., Maik, B. Č.** (2010). Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual review of plant biology*, 61, 561.
- Kirkham, M.B.** (2005). Principles of Soil and Plant Water Relations, Elsevier: Amsterdam, p. 500.
- Koca, H., Bor, M., Özdemir, F., Türkan, İ.** (2007). The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 344-351.
- Kong, C., Xu, X., Zhou, B., Hu, F., Zhang, C., Zhang, M.** (2004). Two compounds from allelopathic rice accession and their inhibitory activity on weeds and fungal pathogens. *Phytochemistry*, 65(8), 1123-1128.
- Königshofer, H., Lechner, S.** (2002). Are polyamines involved in the synthesis of heat-shock proteins in cell suspension cultures of tobacco and alfalfa in response to high-temperature stress?. *Plant Physiology and Biochemistry*, 40(1), 51-59.

- Kovács, Z., Simon-Sarkadi, L., Szűcs, A., Kocsy, G.** (2010). Differential effects of cold, osmotic stress and abscisic acid on polyamine accumulation in wheat. *Amino acids*, 38(2), 623-631.
- Koyro, H. W., Ahmad, P., Geissler, N.** (2012). Abiotic stress responses in plants: an overview. In: *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change* (pp. 1-28). Springer New York.
- Koyro, H. W., Lieth, H., Gul, B., Ansari, R., Huchzermeyer, B., Abideen, Z., Khan, M. A.** (2014). Importance of the Diversity within the Halophytes to Agriculture and Land Management in Arid and Semiarid Countries. In *Sabkha Ecosystems: Volume IV: Cash Crop Halophyte and Biodiversity Conservation*. Springer Netherlands, 175-198
- Kozaki, A., Takeba, G.** (1996). Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature* 384, 557-560.
- Kozłowski, T. T., Pallardy, S. G.** (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review*, 68(2), 270-334.
- Kranner, I., Beckett, R. P., Wornik, S., Zorn, M., Pfeifhofer, H. W.** (2002). Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status. *The Plant Journal*, 31(1), 13-24.
- Krause, G. H.** (1988). Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 74(3), 566-574.
- Kreslavski, V. D., Los, D. A., Allakhverdiev, S. I., Kuznetsov, V. V.** (2012). Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(2), 141-154.
- Krieger-Liszkay, A., Fufezan, C., Trebst, A.** (2008). Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. *Photosynthesis Research*, 98(1-3), 551-564.
- Ksouri, R., Megdiche, W., Debez, A., Falleh, H., Grignon, C., Abdelly, C.** (2007). Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritime*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(3), 244-249.
- Kumar, A., Taylor, M., Altabella, T., Tiburcio, A. F.** (1997). Recent advances in polyamine research. *Trends in Plant Science*, 2(4), 124-130.
- Kumar, S. G., Reddy, A. M., Sudhakar, C.** (2003). NaCl effects on proline metabolism in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) with contrasting salt tolerance. *Plant science*, 165(6), 1245-1251.
- Kusaka, M., Lalusin, A. G., Fujimura, T.** (2005). The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) Leeke) cultivars with different root structures and osmoregulation under drought stress. *Plant science*, 168(1), 1-14.
- Kusano, T., Berberich, T., Tateda, C., Takahashi, Y.** (2008). Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*, 228(3), 367-381.

L

- Lajudie, P., Laurent-Fulele, E., Willems, A., Torek, U., Coopman, R., Collins, M. D., Gillis, M.** (1998). *Allorhizobium undicola* gen. nov., sp. nov., nitrogen-fixing bacteria that efficiently nodulate *Neptunia natans* in Senegal. *International journal of systematic bacteriology*, 48(4), 1277-1290.

- Lalonde, S., Tegeder, M., Throne-Holst, M., Frommer, W. B., Patrick, J. W.** (2003). Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant, Cell & Environment*, 26(1), 37-56.
- Lambers, H., Poorter, H.** (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 188-261.
- Lattanzio, V., Lattanzio, V. M., Cardinali, A.** (2006). Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. *Phytochemistry: Advances in research*, 661, 23-67.
- Lawlor, D. W.** (2002). Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of botany*, 89(7), 871-885.
- Lawlor, D. W., Cornic, G.** (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment*, 25(2), 275-294.
- Lawlor, D. W., Tezara, W.** (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103: 543-549.
- Le Houerou, H. N.** (1984). Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7(3), 213-247.
- Le Houérou, H. N., Bingham, R. L., Skerbek, W.** (1988). Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *Journal of arid Environments*, 15(1), 1-18.)
- Lee, T. M.** (1997). Polyamine regulation of growth and chilling tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) roots cultured in vitro. *Plant Science*, 122(2), 111-117.
- Lee, D. W., Graham, R.** (1986). Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *American Journal Botany*, 73, 1100-1108
- Lee, Y. P., Babakov, A., de Boer, B., Zuther, E., Hinch, D. K.** (2012). Comparison of freezing tolerance, compatible solutes and polyamines in geographically diverse collections of *Thellungiella* sp. and *Arabidopsis thaliana* accessions. *BMC plant biology*, 12(1), 131.
- Lefèvre, I., Gratia, E., Lutts, S.** (2001). Discrimination between the ionic and osmotic components of salt stress in relation to free polyamine level in rice (*Oryza sativa*). *Plant Science* 161: 943-952.
- Leite, A. C. R., Araújo, T. G., Carvalho, B. D. M., Maia, M. B. S., Lima, V. L. D. M.** (2010). Characterization of the antidiabetic role of *Parkinsonia aculeata* (Caesalpinaceae). *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2011 (1-9).
- Lemoine, R.** (2000). Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 1465(1), 246-262.
- Leul, M., Zhou, W. J.** (1999). Alleviation of waterlogging damage in winter rape by uniconazole application: effects on enzyme activity, lipid peroxidation, and membrane integrity. *Journal of plant growth regulation*, 18(1), 9-14.
- Li, X. P., Gilmore, A. M., Caffarri, S., Bassi, R., Golan, T., Kramer, D., Niyogi, K. K.** (2004). Regulation of photosynthetic light harvesting involves intrathylakoid lumen pH sensing by the PsbS protein. *Journal of Biological Chemistry*, 279(22), 22866-22874.

- Li, X. P., Müller-Moulé, P., Gilmore, A. M., Niyogi, K. K.** (2002). PsbS-dependent enhancement of feedback de-excitation protects photosystem II from photoinhibition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 15222-15227.
- Li, Z. H., Wang, Q., Ruan, X., Pan, C. D., Jiang, D. A.** (2010). Phenolics and plant allelopathy. *Molecules*, 15(12), 8933-8952.
- Lichtenthaler, H. K.** (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods enzymol*, 148, 350-382.
- Lisar, S. Y., Motafakkerzad, R., Hossain, M. M., Rahman, I. M.** (2012). *Water stress in plants: causes, effects and responses* (pp. 1-14). In: Rahman I.M.M., Hasegawa H. (Eds), *Water Stress*. InTech, Rijeka, Croatia
- Liu, K., Fu, H., Bei, Q., Luan, S.** (2000). Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements. *Plant Physiology*, 124(3), 1315-1326.
- Liu, F., Stützel, H.** (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus spp.*) in response to drought stress. *Scientia horticulturae*, 102(1), 15-27.
- Liu, F., Andersen, M. N., Jacobsen, S. E., Jensen, C. R.** (2005). Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying. *Environmental and Experimental Botany*, 54(1), 33-40.
- Liu, J. H., Kitashiba, H., Wang, J., Ban, Y., Moriguchi, T.** (2007). Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants. *Plant Biotechnology*, 24(1), 117-126.
- Liu, H., Wang, X., Wang, D., Zou, Z., Liang, Z.** (2011). Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Industrial Crops and Products*, 33(1), 84-88.
- Liu, M., Li, X., Liu, Y., Cao, B.** (2013). Regulation of flavanone 3-hydroxylase gene involved in the flavonoid biosynthesis pathway in response to UV-B radiation and drought stress in the desert plant, *Reaumuria soongorica*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73, 161-167.
- Llorens, L., Penuelas, J., Estiarte, M.** (2003). Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiologia plantarum*, 119(2), 231-243.
- Lobell, D. B., Hammer, G. L., McLean, G., Messina, C., Roberts, M. J., Schlenker, W.** (2013). The critical role of extreme heat for maize production in the United States. *Nature Climate Change*, 3(5), 497-501.
- Lobo, L. T., Silva, G. A. D., de Freitas, M. C., Souza Filho, A. P. S., Silva, M. N. D., Arruda, A. C., Arruda, M. S.** (2010). Stilbenes from *Deguelia rufescens* var. urucu (Ducke) AMG Azevedo leaves: effects on seed germination and plant growth. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 21(10), 1838-1844.
- Loka, D. A., Oosterhuis, D. M., Mattice, J. D., McMichael, B. L.** (2013). Polyamine Metabolism of the Cotton Flower and Its Sub-tending Leaf under Water-Deficit Stress in the Field. *American Journal of Plant Sciences*, 4:84-91.
- López-Pintor, A., Gómez Sal, A., Rey Benayas, J. M.** (2006). Shrubs as a source of spatial heterogeneity—the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta oecologica*, 29(3), 247-255.
- Luan, S.** (2002). Signalling drought in guard cells. *Plant, cell & environment*, 25(2), 229-237.

- Ludlow, M. M., Powles, S. B.** (1988). Effects of photoinhibition induced by water stress on growth and yield of grain sorghum. *Functional Plant Biology*, 15(2), 179-194.
- Luna, R. K.** (1996). Plantation Trees. International Book Distributors, Dehra Dun, p.975
- Lutts, S., Hausman, J. F., Quinet, M., Lefèvre, I.** (2013). Polyamines and their roles in the alleviation of ion toxicities in plants. In P. Ahmad et al. (eds.). *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress* (pp. 315-353). Springer New York.
- Lutts, S., Majerus, V., Kinet, J. M.** (1999). NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiologia Plantarum*, 105(3), 450-458.

M

- M'Baré, C. O.** (2001). Situation des ressources génétiques forestières de la Mauritanie. Atelier sous-régional FAO/IPGRI/CIRAF sur la conservation, la gestion, l'utilisation durable et la mise en valeur des ressources génétiques forestières de la zone sahélienne (Ouagadougou, 22-24 sept. 1998), Département des forêts, FAO. Bulletin. Hrsg : ORSTOM. 10^{ème} réunion du Réseau Erosion, Montpellier
- Ma, Y. Z., Holt, N. E., Li, X. P., Niyogi, K. K., Fleming, G. R.** (2003). Evidence for direct carotenoid involvement in the regulation of photosynthetic light harvesting. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(8), 4377-4382.
- Maatallah, S., Ghanem, M. E., Albouchi, A., Bizid, E., Lutts, S.** (2010). A greenhouse investigation of responses to different water stress regimes of *Laurus nobilis* trees from two climatic regions. *Journal of arid environments*, 74(3), 327-337.
- Macheix, J. J., Fleuriot, A., Jay-Allemand, C.** (2005). Les composés phénoliques des végétaux. 185pp
- Maiale, S., Sánchez, D. H., Guirado, A., Vidal, A., Ruiz, O. A.** (2004). Spermine accumulation under salt stress. *Journal of plant physiology*, 161(1), 35-42.
- Maire, R.** (1940). Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord no. 3198. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N*, 31, 33.
- Malgras, D.R.P.** (1992). Arbres et arbustes guérisseurs des savanes maliennes. Paris, Karthala, coll. Economie et Développement, 478 p.
- Mancinelli, A. L.** (1984). Photoregulation of Anthocyanin Synthesis VIII. Effect of Light Pretreatments. *Plant physiology*, 75(2), 447-453.
- Manivannan, P., Jaleel, C. A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Lakshmanan, G. A., Panneerselvam, R.** (2007). Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59(2), 141-149.
- Marcelis, L. F. M., Heuvelink, E., Goudriaan, J.** (1998). Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, 74(1), 83-111.
- Maroco, J. P., Pereira, J. S., Chaves, M. M.** (1997). Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in Sahelian species. *Functional Plant Biology*, 24(3), 381-387.
- Martínez, J. P., Ledent, J. F., Bajji, M., Kinet, J. M., Lutts, S.** (2003). Effect of water stress on growth, Na⁺ and K⁺ accumulation and water use efficiency in relation to osmotic adjustment in two populations of *Atriplex halimus* L. *Plant growth regulation*, 41(1), 63-73.

- Martínez, J. P., Lutts, S., Schanck, A., Bajji, M., Kinet, J. M.** (2004). Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L?. *Journal of plant physiology*, 161(9), 1041-1051.
- Martínez-Ferri, E., Manrique, E., Valladares, F., Balaguer, L.** (2004). Winter photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species. *Tree physiology*, 24(9), 981-990
- Martin-Tanguy, J.** (2001). Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). *Plant Growth Regulation*, 34(1), 135-148.
- Maslin, B. R.** (2001). Introduction to Acacia. *Flora of Australia*, 11, 3-13.
- Massacci, A., Nabiev, S. M., Pietrosanti, L., Nematov, S. K., Chernikova, T. N., Thor, K., Leipner, J.** (2008). Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(2), 189-195.
- Matos-Santos, A., Nobre, E. L., Costa, J. G. E., Nogueira, P. J., Macedo, A., Galvão-Teles, A., De Castro, J. J.** (2001). Relationship between the number and impact of stressful life events and the onset of Graves' disease and toxic nodular goitre. *Clinical endocrinology*, 55(1), 15-19.
- Maxwell, K., Johnson, G. N.** (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
- Mazza, G., Miniati, E.** (1993). *Anthocyanins in fruits, vegetables, and grains*. CRC press.
- McCready, R. M., Guggolz, J., Silveira, V., Owens, H. S.** (1950). Determination of starch and amylose in vegetables. *Analytical Chemistry*, 22(9), 1156-1158.
- McCree, K. J.** (1986). Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress. *Functional Plant Biology*, 13(1), 33-43.
- McVaugh, R.** (1987). Flora Novo-Galiciana, a descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Leguminosae. Vol. 5. The University of Michigan. *Ann Arbor, USA*.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J., Flexas, J.** (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89(7), 895-905.
- Meena, P. D., Kaushik, P., Shukla, S., Soni, A. K., Kumar, M., Kumar, A.** (2006). Anticancer and antimutagenic properties of *Acacia nilotica* (Linn.) on 7, 12-dimethylbenz (a) anthracene-induced skin papillomagenesis in Swiss albino mice. *Asian Pac J Cancer Prev*, 7(4), 627-632.
- Melidou, M., Riganakos, K., Galaris, D.** (2005). Protection against nuclear DNA damage offered by flavonoids in cells exposed to hydrogen peroxide: The role of iron chelation. *Free Radical Biology and Medicine*, 39(12), 1591-1600.
- Melis, A.** (1999). Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo?. *Trends in plant science*, 4(4), 130-135.
- Merzlyak, M. N., Chivkunova, O. B., Solovchenko, A. E., Naqvi, K. R.** (2008). Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *Journal of experimental botany*, 59(14), 3903-3911.
- Meyer, S., de Kouchkovsky, Y.** (1993). Electron transport, Photosystem II reaction centers and chlorophyll-protein complexes of thylakoids of drought resistant and sensitive Lupin plants. *Photosynthesis research*, 37(1), 49-60.

- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., Van Breusegem, F.** (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in plant science*, 9(10), 490-498.
- Mittler, R., Zilinskas, B. A.** (1991). Purification and characterization of pea cytosolic ascorbate peroxidase. *Plant Physiology*, 97(3), 962-968.
- Miyao, M., Ikeuchi, M., Yamamoto, N., Ono, T. A.** (1995). Specific degradation of the D1 protein of photosystem II by treatment with hydrogen peroxide in darkness: implications for the mechanism of degradation of the D1 protein under illumination. *Biochemistry*, 34(31), 10019-10026.
- Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitani, T., Kimura, K.** (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and experimental botany*, 53(2), 205-214.
- Monteiro de Paula, F., Pham Thi, A.T., Vieira da Silva, J., Justin, A.M., Demandre, C. and Mazliak, P.** (1990). Effects of water stress on the molecular species composition of polar lipids from vigna unguiculata leaves. *Plant Science*, 66(2), 185-193.
- Monteiro de Paula, F., Pham Thi, A.T., Zuily-Fodil, Y., Ferrari-Iliou, R., Vieira da Silva, J. and Mazliak, P.** (1993). Effects of water stress on the biosynthesis and degradation of polyunsaturated lipid molecular species in leaves of Vigna unguiculata. *Plant physiology and biochemistry*, 31(5), 707-715.
- Moore, J. P., Vitré-Gibouin, M., Farrant, J. M., Driouich, A.** (2008). Adaptations of higher plant cell walls to water loss: drought vs desiccation. *Physiologia Plantarum*, 134(2), 237-245.
- Moore, J., Westall, K., Ravenscroft, N., Farrant, J., Lindsey, G., Brandt, W.** (2005). The predominant polyphenol in the leaves of the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius*, 3, 4, 5 tri-O-galloylquinic acid, protects membranes against desiccation and free radical-induced oxidation. *Biochemical Journal*, 385, 301-308.
- Morosinotto, T., Caffarri, S., Dall'Osto, L., Bassi, R.** (2003). Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids. *Physiologia Plantarum*, 119(3), 347-354.
- Morsy, M. R., Jouve, L., Hausman, J. F., Hoffmann, L., Stewart, J. M.** (2007). Alteration of oxidative and carbohydrate metabolism under abiotic stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes contrasting in chilling tolerance. *Journal of plant physiology*, 164(2), 157-167.
- Moschou, P. N., Wu, J., Cona, A., Tavladoraki, P., Angelini, R., Roubelakis-Angelakis, K. A.** (2012). The polyamines and their catabolic products are significant players in the turnover of nitrogenous molecules in plants. *Journal of experimental botany*, 63(14), 5003-5015.
- Moustakas, M., Sperdouli, I., Kouna, T., Antonopoulou, C. I., Therios, I.** (2011). Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Growth Regulation*, 65(2), 315-325.
- Mruthunjaya, K., Hukkeri, V. I.** (2008). In vitro antioxidant and free radical scavenging potential of *Parkinsonia aculeata* Linn. *Pharmacognosy Magazine*, 4(13), 42-51.
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y.** (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 1715-1729.
- Munné-Bosch, S., Penuelas, J.** (2003). Photo- and antioxidative protection during summer leaf senescence in *Pistacia lentiscus* L. grown under mediterranean field conditions. *Annals of Botany*, 92(3), 385-391.

Munné-Bosch, S., Penuelas, J. (2004). Drought-induced oxidative stress in strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions. *Plant Science*, 166(4), 1105-1110.

Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1767(6), 414-421.

Muzolf, M., Szymusiak, H., Gliszczyńska-Świgło, A., Rietjens, I. M., Tyrakowska, B. E. (2008). pH-dependent radical scavenging capacity of green tea catechins. *Journal of agricultural and food chemistry*, 56(3), 816-823.

N

Neumann, P. M. (1995). The role of cell wall adjustments in plant resistance to water deficits. *Crop Science*, 35(5), 1258-1266.

Ngugi, M. R., Doley, D., Hunt, M. A., Dart, P., Ryan, P. (2003). Leaf water relations of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* in response to water deficit. *Tree physiology*, 23(5), 335-343.

Nishiyama, R., Watanabe, Y., Leyva-Gonzalez, M. A., Van Ha, C., Fujita, Y., Tanaka, M., Tran, L. S. P. (2013). Arabidopsis AHP2, AHP3, and AHP5 histidine phosphotransfer proteins function as redundant negative regulators of drought stress response. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(12), 4840-4845.

Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S., Murata, N. (2006). A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photo-inhibition of photosystem II. *Biochimica Biophysica Acta*, 1757, 742-749.

Niyogi, K. K. (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annual review of plant biology*, 50(1), 333-359.

Niyogi, K. K. (2000). Safety valves for photosynthesis. *Current opinion in plant biology*, 3(6), 455-460.

Niyogi, K. K., Li, X. P., Rosenberg, V., Jung, H. S. (2005). Is PsbS the site of non-photochemical quenching in photosynthesis?. *Journal of Experimental Botany*, 56(411), 375-382.

Njiti, C. F., Galiana, A. (1996). Symbiotic properties and Rhizobium requirements for effective nodulation of five tropical dry zone acacias. *Agroforestry Systems*, 34(3), 265-275.

Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H., Foyer, C. H. (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *Journal of experimental botany*, 53(372), 1283-1304.

Nogués, S., Baker, N. R. (2000). Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *Journal of Experimental Botany*, 51(348), 1309-1317.

Nongonierma, A. (1976). Contribution a l'etude biosystematique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale: 2. Caracteres des inflorescences et des fleurs. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, A, 38(3), 487-642.

O

- Ogren, W. L.** (2003). Affixing the O to Rubisco: discovering the source of photorespiratory glycolate and its regulation. *Photosynthesis research*, 76(1-3), 53-63.
- Okada, K., Ikeuchi, M., Yamamoto, N., Ono, T. A., Miyao, M.** (1996). Selective and specific cleavage of the D1 and D2 proteins of photosystem II by exposure to singlet oxygen: factors responsible for the susceptibility to cleavage of the proteins. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1274(1), 73-79.
- Olsen, K. M., Lea, U. S., Slimestad, R., Verheul, M., Lillo, C.** (2008). Differential expression of four Arabidopsis *PAL* genes; *PAL1* and *PAL2* have functional specialization in abiotic environmental-triggered flavonoid synthesis. *Journal of plant physiology*, 165(14), 1491-1499.
- Öquist, G., Anderson, J. M., McCaffery, S., Chow, W. S.** (1992). Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta*, 188(3), 422-431.
- Osakabe, Y., Kajita, S., Osakabe, K.** (2011). Genetic engineering of woody plants: current and future targets in a stressful environment. *Physiologia plantarum*, 142(2), 105-117.
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L. S. P.** (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in plant science*, 86(5), 1-8.
- Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., Tran, L. S. P.** (2013). Sensing the environment: key roles of membrane-localized kinases in plant perception and response to abiotic stress. *Journal of experimental botany*, 64(2), 445-458.
- Oukarroum, A., Madidi, S. E., Schansker, G., Strasser, R. J.** (2007). Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll *a* fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 438-446.
- Ouvrard, O., Cellier, F., Ferrare, K., Tusch, D., Lamaze, T., Dupuis, J. M., Casse-Delbart, F.** (1996). Identification and expression of water stress- and abscisic acid-regulated genes in a drought-tolerant sunflower genotype. *Plant Molecular Biology*, 31(4), 819-829.
- Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M., Turkan, I.** (2009). Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophytes *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environmental and experimental botany*, 66(3), 487-492.

P

- Panković, D., Sakač, Z., Kevrešan, S., Plesničar, M.** (1999). Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 50(330), 128-138.
- Parent, C., Capelli, N., Dat, J.** (2008). Formes réactives de l'oxygène, stress et mort cellulaire chez les plantes. *Comptes Rendus Biologies*, 331(4), 255-261.
- Parida, A. K., Dagaonkar, V. S., Phalak, M. S., Umalkar, G. V., Aurangabadkar, L. P.** (2007). Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotechnology Reports*, 1(1), 37-48.
- Parida, A. K., Das, A. B.** (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and environmental safety*, 60(3), 324-349.

- Parida, A. K., Das, A. B., Sanada, Y., Mohanty, P.** (2004). Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum*. *Aquatic Botany*, 80(2), 77-87.
- Park, S. W., Kaimoyo, E., Kumar, D., Mosher, S., Klessig, D. F.** (2007). Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. *Science*, 318(5847), 113-116.
- Parry, M. A., Andralojc, P. J., Khan, S., LEA, P. J., Keys, A. J.** (2002). Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany*, 89(7), 833-839.
- Parsons, W. T., Cuthbertson, E. G.** (1992). Noxious Weeds of Australia. Inkata Press, Melbourne. Proceedings of the VI International Symposium on Biological Control of Weeds, 855-862.
- Pastori, G. M., Trippi, V. S.** (1993). Antioxidative protection in a drought-resistant maize strain during leaf senescence. *Physiologia Plantarum*, 87(2), 227-231.
- Patton, A. J., Cunningham, S. M., Volenec, J. J., Reicher, Z. J.** (2007). Differences in freeze tolerance of zoysiagrasses: II. Carbohydrate and proline accumulation. *Crop Science*, 47(5), 2170-2181.
- Paul, M. J., Foyer, C. H.** (2001). Sink regulation of photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 52(360), 1383-1400.
- Pearson, M., Saarinen, M., Nummelin, L., Heiskanen, J., Roitto, M., Sarjala, T., Laine, J.** (2013). Tolerance of peat-grown Scots pine seedlings to waterlogging and drought: Morphological, physiological, and metabolic responses to stress. *Forest Ecology and Management*, 307, 43-53.
- Pelah, D., Wang, W., Altman, A., Shoseyov, O., Bartels, D.** (1997). Differential accumulation of water stress-related proteins, sucrose synthase and soluble sugars in *Populus* species that differ in their water stress response. *Physiologia Plantarum*, 99(1), 153-159.
- Pereira, J.S., Chaves, M.M.** (1993). Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. In: Smith JAC, Griffiths H (eds), *Plant responses to water deficits from cell to community*. Oxford: BIOS Scientific Publishers pp 237-251
- Petropoulos, S. A., Daferera, D., Polissiou, M. G., Passam, H. C. (2008). The effect of water deficit stress on the growth, yield and composition of essential oils of parsley. *Scientia horticulturae*, 115(4), 393-397.
- Pham Thi, A. T., Borrel-Flood, C., Vieira da Silva, J., Justin, A. M., Mazliak, P. (1987). Effects of drought on [1-14C]-oleic and [1-14C]-linoleic acid desaturation in cotton leaves. *Physiologia plantarum*, 69(1), 147-150.
- Pham Thi, A.T., Borrel-Flood, C., Vieira de Silva, J., Justin, A.M., Mazliak, P.** (1985). Effects of water stress on lipid metabolism in cotton leaves. *Phytochemistry*, 24(4) 723-727.
- Pichersky, E., Gang, D.R.** (2000). Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. *Trends in Plant Science*, 5(10), 439-445.
- PIER.** (2000). Invasive plant species : *Parkinsonia aculeate*. Institute of the Pacific Islands Ecosystems at Risk, USA. <http://www.hear.org/pier/> (Consulté le 26 août 2014).
- Pinheiro, C., Chaves, M. M.** (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. *Journal of Experimental Botany*, 62(3), 869-882.
- Pollastri, S., Tattini, M.** (2011). Flavonols: old compounds for old roles. *Annals of botany*, 1-9.

- Polle, A.** (2001). Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. *Plant Physiology*, 126(1), 445-462.
- Pompelli, M. F., Martins, S. C., Antunes, W. C., Chaves, A. R., DaMatta, F. M.** (2010). Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *Journal of plant physiology*, 167(13), 1052-1060.
- Porcel, R., Azcón, R., Ruiz-Lozano, J. M.** (2004). Evaluation of the role of genes encoding for Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS) during drought stress in arbuscular mycorrhizal Glycine max and Lactuca sativa plants. *Physiological and molecular plant pathology*, 65(4), 211-221.
- Powles, S. B.** (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*, 35(1), 15-44.
- Praxedes, S. C., DaMatta, F. M., Loureiro, M. E., Ferrão, M. A., Cordeiro, A. T.** (2006). Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 56(3), 263-273.
- Pugnaire, F.I., Serrano, L., Pardos, J.** (1999). Constraints by water stress on plant growth. In: Pessaraki M (ed) Hand book of plant and crop stress, 2nd edn. Marcel Dekker, Inc., New York, pp 271–283
- Pukacki, P. M., Kamińska-Rożek, E.** (2005). Effect of drought stress on chlorophyll a fluorescence and electrical admittance of shoots in Norway spruce seedlings. *Trees*, 19(5), 539-544.

Q

- Quézel, P.** (1954). *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar*. Mém. Inst. Rech. Sah. Alger, p. 164
- Quick, W. P., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M., Rodrigues, M. L., Passaharinho, J. A., Stitt, M.** (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell & Environment*, 15(1), 25-35.
- Quinet, M., Ndayiragije, A., Lefèvre, I., Lambillotte, B., Dupont-Gillain, C. C., Lutts, S.** (2010). Putrescine differently influences the effect of salt stress on polyamine metabolism and ethylene synthesis in rice cultivars differing in salt resistance. *Journal of experimental botany*, 61: 2719-2733.

R

- Racchi, M. L.** (2013). Antioxidant Defenses in Plants with Attention to *Prunus* and *Citrus* spp. *Antioxidants*, 2(4), 340-369.
- Rajasekaran, L. R., Blake, T. J.** (1999). New plant growth regulators protect photosynthesis and enhance growth under drought of jack pine seedlings. *Journal of plant growth regulation*, 18(4), 175-181.
- Ramagopal, S.** (1993). Advances in understanding the molecular biology of drought and salinity tolerance in plants-the first decade. *Advances in Plant Biotechnology and Biochemistry, Kanpur (India)*. Indian Society of Agricultural Biochemists, 39-48.

- Ramel, F., Sulmon, C., Bogard, M., Couée, I., Gouesbet, G.** (2009). Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets. *BMC Plant Biology*, 9(1), 28.
- Rasool, S., Ahmad, A., Siddiqi, T. O., Ahmad, P.** (2013). Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(4), 1039-1050.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., Vivekanandan, M.** (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of plant physiology*, 161(11), 1189-1202.
- Ren, J., Dai, W., Xuan, Z., Yao, Y., Korpelainen, H., Li, C.** (2007). The effect of drought and enhanced UV-B radiation on the growth and physiological traits of two contrasting poplar species. *Forest Ecology and Management*, 239(1), 112-119.
- Ribèreau-Gayon, P.** (1968). Les composés phenoliques des végétaux. Dunod ed, Paris. France.
- Ribereau-Gayon, P., Glories, Y., Maujean, A., Dubourdieu, D.** (1998). Traité d'œnologie. Tome II : Chimie du vin, stabilisation et traitements. Paris : Dunod.
- Rice-Evans, C.** (2001). Flavonoid antioxidants. *Current medicinal chemistry*, 8(7), 797-807.
- Rice-Evans, C. A., Miller, N. J., Paganga, G.** (1996). Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. *Free radical biology and medicine*, 20(7), 933-956.
- Rice-Evans, C., Miller, N., Paganga, G.** (1997). Antioxidant properties of phenolic compounds. *Trends in plant science*, 2(4), 152-159.
- Rodrigues, M. L., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M. M., Quick, W. P., Leegood, R. C., Pereira, J. S.** (1993). Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Functional Plant Biology*, 20(3), 309-321.
- Roháček, K., Soukupová, J., Barták, M.** (2008). Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. *Plant Cell Compartments-Selected Topics. Research Signpost, Kerala, India*, 41-104.
- Ross, J. H.** (1981). An analysis of the African Acacia species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia*, 13, 389-413.
- Routaboul, J. M., Kerhoas, L., Debeaujon, I., Pourcel, L., Caboche, M., Einhorn, J., Lepiniec, L.** (2006). Flavonoid diversity and biosynthesis in seed of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 224(1), 96-107.
- Ruban, A. V., Pascal, A. A., Robert, B., Horton, P.** (2002). Activation of zeaxanthin is an obligatory event in the regulation of photosynthetic light harvesting. *Journal of Biological Chemistry*, 277(10), 7785-7789.

S

- Sahki, A., Sahki, R.** (2004). *Le Hoggar: promenade botanique*. Atelier Ésope.
- Sakcali, M. S., Bahadir, H., Ozturk, M.** (2008). Ecophysiology of *Capparis spinosa* L.: a plant suitable for combating desertification. *Pak. J. Bot*, 40(4), 1481-1486.
- Sánchez, F. J., Manzanares, M., de Andres, E. F., Tenorio, J. L., Ayerbe, L.** (1998). Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field crops research*, 59(3), 225-235.

- Sánchez-Rodríguez, C., Rubio-Somoza, I., Sibout, R., Persson, S.** (2010). Phytohormones and the cell wall in *Arabidopsis* during seedling growth. *Trends in plant science*, 15(5), 291-301.
- Sankar, B., Jaleel, C. A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Panneerselvam, R.** (2008). Relative efficacy of water use in five varieties of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. under water-limited conditions. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 62(1), 125-129.
- Sapeta, H., Costa, J. M., Lourenco, T., Maroco, J., Van der Linde, P., Oliveira, M. M.** (2013). Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 85, 76-84.
- Sarvikas, P., Tyystjärvi, T., Tyystjärvi, E.** (2010). Kinetics of prolonged photoinhibition revisited: photoinhibited Photosystem II centres do not protect the active ones against loss of oxygen evolution. *Photosynthesis research*, 103(1), 7-17.
- Savouré, A., Jaoua, S., Hua, X. J., Ardiles, W., Van Montagu, M., Verbruggen, N.** (1995). Isolation, characterization, and chromosomal location of a gene encoding the Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS letters*, 372(1), 13-19.
- Schachtman, D. P., Goodger, J. Q.** (2008). Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in plant science*, 13(6), 281-287.
- Schroeder, J. I., Allen, G. J., Hugouvieux, V., Kwak, J. M., Waner, D.** (2001). Guard cell signal transduction. *Annual review of plant biology*, 52(1), 627-658.
- Schultz, H. R.** (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*, 26(8), 1393-1405.
- Schulze, E. D., Hall, A. E.** (1982). Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In *Physiological plant ecology II* (pp. 181-230). Springer Berlin Heidelberg.
- Scognamiglio, M., Esposito, A., D'Abrosca, B., Pacifico, S., Fiumano, V., Tsafantakis, N., Fiorentino, A.** (2012). Isolation, distribution and allelopathic effect of caffeic acid derivatives from *Bellis perennis* L. *Biochemical Systematics and Ecology*, 43, 108-113.
- Setter, T. L.** (1990). Transport/harvest index: photosynthate partitioning in stressed plants. *Plant biology*. Vol. 12. Stress responses In: plants: Adaptation and acclimation mechanisms. (ed. by Ruth G. Alscher, Jonathan R. Cumming). pp. 17-36. Wiley-Liss, U.S.A.
- Sgarbi, E., Baroni Fornasiero, R., Paulino Lins, A., Medeghini Bonatti, P.** (2003). Phenol metabolism is differentially affected by ozone in two cell lines from grape (*Vitis vinifera* L.) leaf. *Plant science*, 165(5), 951-957.
- Shah, C. B., Loomis, R. S.** (1965). Ribonucleic acid and protein metabolism in sugar beet during drought. *Physiologia plantarum*, 18(1), 240-254.
- Shakya, R., Navarre, D. A.** (2006). Rapid screening of ascorbic acid, glycoalkaloids, and phenolics in potato using high-performance liquid chromatography. *Journal of Agricultural and food Chemistry*, 54(15), 5253-5260.
- Shao, H. B., Chen, X. Y., Chu, L. Y., Zhao, X. N., Wu, G. Y., Yong, B., Zhao C. X., Hu, Z. M.** (2006). Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 53(1), 113-119.
- Sharp, R. E., Davies, W. J.** (1979). Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. *Planta*, 147(1), 43-49.

- Shaw, L. J., Morris, P., Hooker, J. E.** (2006). Perception and modification of plant flavonoid signals by rhizosphere microorganisms. *Environmental Microbiology*, 8(11), 1867-1880.
- Shen, W., Nada, K., Tachibana, S.** (2000). Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. *Plant Physiology*, 124(1), 431-440.
- Sherwin, H. W., Farrant, J. M.** (1998). Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. *Plant Growth Regulation*, 24(3), 203-210.
- Signorelli, S., Casaretto, E., Monza, J., Borsani, O.** (2015). Combined Abiotic Stress in Legumes. In *Combined Stresses in Plants* (pp. 123-145). Springer International Publishing.
- Singh, B., Singh, G.** (2006). Effects of controlled irrigation on water potential, nitrogen uptake and biomass production in *Dalbergia sissoo* seedlings. *Environmental and experimental botany*, 55(1), 209-219.
- Singh, N., Kumari, P., Singh, N., Damor, R.** (2011). Pharmacognostic and phytochemical study of leaves of *Quisqualis indica* Linn. *International Journal of Research in Pharmacy & Science*, 1(1).
- Singh, S. P.** (1989). *Wasteland development*. Agricole Publishing Academy. New Delhi, India
- Singleton, V. L., Rossi, J. A.** (1965). Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *American journal of Enology and Viticulture*, 16(3), 144-158.
- Skirycz, A., Inzé, D.** (2010). More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology*, 21(2), 197-203.
- Smeekens, S., Ma, J., Hanson, J., Rolland, F.** (2010). Sugar signals and molecular networks controlling plant growth. *Current opinion in plant biology*, 13(3), 273-278.
- Smethurst, C. F., Shabala, S.** (2003). Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. *Functional Plant Biology*, 30(3), 335-343.
- Smirnoff, N., Cumbes, Q. J.** (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28(4), 1057-1060.
- Smith, T. A.** (1984). Putrescine and inorganic ions. In *Phytochemical Adaptations to Stress* (pp. 7-54). Springer US.
- Smith, J., Burritt, D., Bannister, P.** (2001). Ultraviolet-B radiation leads to a reduction in free polyamines in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant growth regulation*, 35(3), 289-294.
- Solovchenko, A., Merzlyak, M.** (2003). Optical properties and contribution of cuticle to UV protection in plants: experiments with apple fruit. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2(8), 861-866.
- Sonnewald, U.** (2013). Physiology of metabolism.; In: Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J. W., Neuhaus, G., & Sonnewald, U. (2013). *Strasburger's Plant Sciences: Including Prokaryotes and Fungi*. Springer. pp 239-409
- Specht, J. E., Chase, K., Macrander, M., Graef, G. L., Chung, J., Markwell, J. P., Lark, K. G.** (2001). Soybean response to water. *Crop Science*, 41(2), 493-509.
- Sperdouli, I., Moustakas, M.** (2012). Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *Journal of plant physiology*, 169(6), 577-585.

- Sprent, J. I.** (1986). Potentials for nitrogen fixing legume trees in the tropics. *The International Tree Crops Journal* **4**, 49–55.
- Sreenivasulu, N., Grimm, B., Wobus, U., Weschke, W.** (2000). Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive seedlings of foxtail millet (*Setaria italica*). *Physiologia Plantarum*, *109*(4), 435-442.
- Stalikas, C. D.** (2007). Extraction, separation, and detection methods for phenolic acids and flavonoids. *Journal of separation science*, *30*(18), 3268-3295.
- Stewart, C. R.** (1971). Effect of wilting on carbohydrates during incubation of excised bean leaves in the dark. *Plant physiology*, *48*(6), 792-794.
- Subramanian, K. S., Santhanakrishnan, P., Balasubramanian, P.** (2006). Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress. *Scientia horticultrae*, *107*(3), 245-253.
- Szabados, L., Saviouré, A.** (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in plant science*, *15*(2), 89-97.

T

- Tahkokorpi, M., Taulavuori, K., Laine, K., Taulavuori, E.** (2007). After-effects of drought-related winter stress in previous and current year stems of *Vaccinium myrtillus* L. *Environmental and Experimental Botany*, *61*(1), 85-93.
- Taiz L, Zeiger E.** (2002). *Plant Physiology*, Ed 3 rd . Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- Takahashi, S., Badger, M. R.** (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in plant science*, *16*(1), 53-60.
- Tang, W., Newton, R. J., Li, C., Charles, T. M.** (2007). Enhanced stress tolerance in transgenic pine expressing the pepper CaPF1 gene is associated with the polyamine biosynthesis. *Plant cell reports*, *26*(1), 115-124.
- Tattini, M., Galardi, C., Pinelli, P., Massai, R., Remorini, D., Agati, G.** (2004). Differential accumulation of flavonoids and hydroxycinnamates in leaves of *Ligustrum vulgare* under excess light and drought stress. *New Phytologist*, *163*(3), 547-561.
- Teissedre, P. L., Frankel, E. N., Waterhouse, A. L., Peleg, H., German, J. B.** (1996). Inhibition of In Vitro Human LDL Oxidation by Phenolic Antioxidants from Grapes and Wines. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *70*(1), 55-61.
- Tester, M., Davenport, R.** (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, *91*(5), 503-527
- Thompson, A. J., Andrews, J., Mulholland, B. J., McKee, J. M. T., Hilton, H. W., Horridge, J. S., Farquhar, G. D., Smeeton, R. C., Smillie, I. R. A., Black, C. R., Taylor, I. B.** (2007). Overproduction of abscisic acid in tomato increases transpiration efficiency and root hydraulic conductivity and influences leaf expansion. *Plant Physiology*, *143*(4), 1905-1917.
- Thompson, J. E., Legge, R. L., Barber, R. F.** (1987). Tansley review No. 8. the role of free radicals in senescence and wounding. *New Phytologist*, 317-344.
- Thorp, J.R., Lynch, R.** (2000). The determination of weeds of national significance. National Weeds Strategy, Executive Committee Report, Launceston. P 234.

- Timpa, J. D., Burke, J. J., Quisenberry, J. E., Wendt, C. W.** (1986). Effects of water stress on the organic acid and carbohydrate compositions of cotton plants. *Plant physiology*, 82(3), 724-728.
- Todorova, D., Moskova, I., Sergiev, I., Alexieva, V., Mapelli, S.** (2008). Changes in endogenous polyamines and some stress markers content induced by drought, 4PU-30 and abscisic acid in wheat plants. In: Khan, N., Singh, S. (eds.), *Abiotic Stress and Plant Responses*. I. K. International Publishing House, New Delhi. pp 205-215.
- Tolbert, N. E.** (1982). Leaf peroxisomes. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 386(1), 254-268.
- Troup, R. S., Joshi, H. B.** (1983). The silviculture of Indian trees. Volume 4. Leguminosae. Controller of Publications, Delhi, India. 345 pp.
- Tschaplinski, T. J., Tuskan, G. A., Gebre, G. M., Todd, D. E.** (1998). Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a large-scale plantation. *Tree Physiology*, 18(10), 653-658.
- Türkan, I., Demiral, T.** (2009). Recent developments in understanding salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1), 2-9.
- Tuteja, N., Ahmad, P., Panda, B. B., Tuteja, R.** (2009). Genotoxic stress in plants: shedding light on DNA damage, repair and DNA repair helicases. *Mutation Research/Reviews in Mutation Research*, 681(2), 134-149.
- Tyystjärvi, E.** (2008). Photoinhibition of photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster. *Coordination Chemistry Reviews*, 252(3), 361-376.
- Tyystjärvi, E., Aro, E. M.** (1996). The rate constant of photoinhibition, measured in lincomycin-treated leaves, is directly proportional to light intensity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(5), 2213-2218.

V

- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D., Pearcy, R. W.** (2004). Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, 56(411), 483-494.
- Van Hees, A. F. M.** (1997). Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 54, No. 1, pp. 9-18). EDP Sciences.
- Van Klinken, R. D.** (2006). Biological control of *Parkinsonia aculeata*: what are we trying to achieve?. *Australian Journal of Entomology*, 45(4), 268-271.
- Van Klinken, R. D., Campbell, S. D., Heard, T. A., McKenzie, J., March, N.** (2009). The Biology of Australian Weeds: 54. '*Parkinsonia aculeata*' L. *Plant Protection Quarterly*, 24(3), 100.
- Van Klinken, R. D., Flack, L.** (2005). Wet heat as a mechanism for dormancy release and germination of seeds with physical dormancy. *Weed Science*, 53(5), 663-669.
- Van Klinken, R. D., Heard, T. A.** (2012). *Parkinsonia aculeata* L.–parkinsonia. *Biological control of weeds in Australia*. CSIRO Publishing, Melbourne, 437-447.
- Vanderauwera, S., Zimmermann, P., Rombauts, S., Vandenberghe, S., Langebartels, C., Gruissem, W., Van Breusegem, F.** (2005). Genome-wide analysis of hydrogen peroxide-

regulated gene expression in *Arabidopsis* reveals a high light-induced transcriptional cluster involved in anthocyanin biosynthesis. *Plant Physiology*, 139(2), 806-821.

Vandoorne, B., Mathieu, A. S., Van den Ende, W., Vergauwen, R., Périlleux, C., Javaux, M., Lutts, S. (2012). Water stress drastically reduces root growth and inulin yield in *Cichorium intybus* (var. *sativum*) independently of photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 63(12), 4359-4373.

Vassal, J. (1998). Les acacias au Sénégal : Taxonomie, écologie, principaux intérêts. In : Campa, C., Grignon, C., Guèye, M., Hamon, S. (Eds), L'acacia au Sénégal. Editions de l'ORS-TOM, Paris, pp. 15-33.

Verbruggen, N., Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. *Amino acids*, 35(4), 753-759.

Verbruggen, N., Villarroel, R., Van Montagu, M. (1993). Osmoregulation of a pyrroline-5-carboxylate reductase gene in *Arabidopsis thaliana*. *Plant physiology*, 103(3), 771-781.

Verma, S., Dubey, R. S. (2003). Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science*, 164(4), 645-655.

Vidal, A., Pagnonec, J. C. 1985. Effet de l'alimentation en eau sur quelques caractères morphologiques et anatomiques des feuilles de soja (*Glycine max* L. Miller). *Les Colloques*, 37, 199-223.

Vogt, T. (2010). Phenylpropanoid biosynthesis. *Molecular plant*, 3(1), 2-20.

von Wettberg, E. J., Stanton, M. L., Whittall, J. B. (2010). How anthocyanin mutants respond to stress: the need to distinguish between stress tolerance and maximal vigour. *Evolutionary Ecology Research*, 12(4), 457-476.

W

Wagner, D., Przybyla, D., op den Camp, R., Kim, C., Landgraf, F., Lee, K. P., Apel, K. (2004). The genetic basis of singlet oxygen-induced stress responses of *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 306(5699), 1183-1185.

Wagner, W. L., Herbst, D. R., Sohmer, S. H. (1999). *Manual of the Flowering Plants of Hawaii*, Vol. 2, Bishop Museum Press, University of Hawaii, Honolulu, HI., USA.

Waie, B., Rajam, M. V. (2003). Effect of increased polyamine biosynthesis on stress responses in transgenic tobacco by introduction of human *S*-adenosylmethionine gene. *Plant Science*, 164(5), 727-734.

Walters, D. R. (2003). Polyamines and plant disease. *Phytochemistry*, 64(1), 97-107.

Wang, R., Tischner, R., Gutiérrez, R. A., Hoffman, M., Xing, X., Chen, M., Coruzzi, G., Crawford, N. M. (2004). Genomic analysis of the nitrate response using a nitrate reductase-null mutant of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 136(1), 2512-2522.

Warren, C. R. (2008). Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1475-1487.

Warren, C. R., Aranda, I., Cano, F. J. (2011). Responses to water stress of gas exchange and metabolites in *Eucalyptus* and *Acacia* spp. *Plant, cell & environment*, 34(10), 1609-1629.

- Waśkiewicz, A., Muzolf-Panek, M., Goliński, P.** (2013). Phenolic content changes in plants under salt stress. In *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress* (pp. 283-314). Springer New York.
- Waters, E. R., Lee, G. J., Vierling, E.** (1996). Evolution, structure and function of the small heat shock proteins in plants. *Journal of Experimental Botany*, 47(3), 325-338.
- Weckx, J. E., Clijsters, H. M.** (1996). Oxidative damage and defense mechanisms in primary leaves of *Phaseolus vulgaris* as a result of root assimilation of toxic amounts of copper. *Physiologia Plantarum*, 96(3), 506-512.
- Weed Management guide.** (2003). Parkinsonia-Parkinsonia aculeate. CRC for Australian Weed Management. ISBN 1-920932-11-9. http://www.weeds.org.au/WoNS/Parkinsonia/docs/Weed_Management_Guide-Parkinsonia.pdf (Consulté le 21 août 2014).
- Weir, T. L., Bais, H. P., Vivanco, J. M.** (2003). Intraspecific and Interspecific Interactions Mediated by a Phytotoxin,(-)-Catechin, Secreted by the Roots of *Centaurea maculosa* (Spotted Knapweed). *Journal of chemical ecology*, 29(11), 2397-2412.
- Westgate, M. E., Schussler, J. R., Reicosky, D. C., Brenner, M. L.** (1989). Effect of water deficits on seed development in soybean II. Conservation of seed growth rate. *Plant Physiology*, 91(3), 980-985.
- White, D. A., Turner, N. C., Galbraith, J. H.** (2000). Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiology*, 20(17), 1157-1165.
- Whittaker, A., Bochicchio, A., Vazzana, C., Lindsey, G., Farrant, J.** (2001). Changes in leaf hexokinase activity and metabolite levels in response to drying in the desiccation-tolerant species *Sporobolus stapfianus* and *Xerophyta viscosa*. *Journal of Experimental Botany*, 52(358), 961-969.
- Wilkinson, S., Davies, W. J.** (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, cell & environment*, 33(4), 510-525.
- Wingler, A., Fritzius, T., Wiemken, A., Boller, T., Aeschbacher, R. A.** (2000). Trehalose induces the ADP-glucose pyrophosphorylase gene, ApL3, and starch synthesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 124(1), 105-114.
- Wingler, A., Roitsch, T.** (2008). Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. *Plant Biology*, 10(s1), 50-62.
- Winkel-Shirley, B.** (2001). Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology. *Plant physiology*, 126(2), 485-493.
- Winkel-Shirley, B.** (2002). Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current opinion in plant biology*, 5(3), 218-223.
- Wise, R. R.** (1995). Chilling-enhanced photooxidation: the production, action and study of reactive oxygen species produced during chilling in the light. *Photosynthesis Research*, 45(2), 79-97.
- Woods, W.** (1988). The potential for biological control of *Parkinsonia aculeata* L., phytophagous insects collected from the USA, Mexico and Costa Rica and the effect of insect damage on the growth and survival of the plant. MSc thesis, University of Western Australia, Perth, Australia.

Woods, W. (1992). Phytophagous insects collected from *Parkinsonia aculeata* (Leguminosae:Caesalpinaceae) in the Sonoran Desert region of the southwestern United States and Mexico. *Entomophaga*, 373, 465–474.

Wright, G. C., Rao, R. C., Farquhar, G. D. (1994). Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Science*, 34(1), 92-97.

Wrolstad, R.E. (1976). Color and pigment analyses in fruit products, Oregon State University. *Agricultural Experiment Station Buletinl*, 624:1–17.

X

Xiang, C., Werner, B. L., E'Lise, M. C., Oliver, D. J. (2001). The biological functions of glutathione revisited in Arabidopsis transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiology*, 126(2), 564-574.

Y

Yamaguchi, K., Takahashi, Y., Berberich, T., Imai, A., Takahashi, T., Michael, A. J., Kusano, T. (2007). A protective role for the polyamine spermine against drought stress in Arabidopsis. *Biochemical and biophysical research communications*, 352(2), 486-490.

Yamamoto, H. Y. (1979). Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher plants. *Pure and Applied Chemistry*, 51(3), 639-648.

Yamasaki, H., Sakihama, Y., Ikehara, N. (1997). Flavonoid-peroxidase reaction as a detoxification mechanism of plant cells against H₂O₂. *Plant Physiology*, 115(4), 1405-1412.

Yang, J., Zhang, J., Liu, K., Wang, Z., Liu, L. (2007). Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), 1545-1555.

Yang, S. L., Lan, S. S., Gong, M. (2009). Hydrogen peroxide-induced proline and metabolic pathway of its accumulation in maize seedlings. *Journal of plant physiology*, 166(15), 1694-1699.

Yin, C., Wang, X., Duan, B., Luo, J., Li, C. (2005). Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 53(3), 315-322.

Yokota, A., Takahara, K., Akashi, K. (2006). Water stress. In: Rao, K. M., Raghavendra, A. S., & Reddy, K. J. (eds). *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, (pp15-39).

Yoshiba, Y., Kiyosue, T., Katagiri, T., Ueda, H., Mizoguchi, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. (1995). Correlation between the induction of a gene for Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *The Plant Journal*, 7(5), 751-760.

Yuan, Y., Liu, Y., Wu, C., Chen, S., Wang, Z., Yang, Z., Huang, L. (2012). Water deficit affected flavonoid accumulation by regulating hormone metabolism in *Scutellaria baicalensis* Georgi roots. *PloS one*, 7(10), e42946.

Z

- Zhang, J., Kirkham, M. B.** (1994). Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant and Cell Physiology*, 35(5), 785-791.
- Zhao, F., Song, C. P., He, J., Zhu, H.** (2007). Polyamines improve K⁺/Na⁺ homeostasis in barley seedlings by regulating root ion channel activities. *Plant physiology*, 145(3), 1061-1072.
- Zhao, C. X., Guo, L. Y., Jaleel, C. A., Shao, H. B., Yang, H. B.** (2008). Prospects for dissecting plant-adaptive molecular mechanisms to improve wheat cultivars in drought environments. *Comptes Rendus Biologies*, 331, 579-586.
- Zhao, H., Yang, H.** (2008). Exogenous polyamines alleviate the lipid peroxidation induced by cadmium chloride stress in *Malus hupehensis* Rehd. *Scientia horticulturae*, 116(4), 442-447.
- Zhao, J., Dixon, R. A.** (2009). MATE transporters facilitate vacuolar uptake of epicatechin 3'-O-glucoside for proanthocyanidin biosynthesis in *Medicago truncatula* and *Arabidopsis*. *The Plant Cell Online*, 21(8), 2323-2340.
- Zhou, Y., Lam, H. M., Zhang, J.** (2007). Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *Journal of Experimental Botany*, 58(5), 1207-1217.
- Zsiros, O., Allakhverdiev, S. I., Higashi, S., Watanabe, M., Nishiyama, Y., Murata, N.** (2006). Very strong UV-A light temporally separates the photoinhibition of photosystem II into light-induced inactivation and repair. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1757(2), 123-129.

Abstract

The aim of this work is understanding the physiological mechanisms of a tolerance water stress of two leguminous *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* and *Parkinsonia aculeata* L.. The ability of these 2 species to cope in water deficit at a young seedling stage that is not well known, is the subject of this study. Seedlings of both species aged six weeks are subject to water stress by irrigation suppression for 32 days for *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* and 22 days for *P. aculeata* L. Three levels of stress were defined according to the variations of the TRE (low stress, moderate stress and severe stress).

According to the parameters studied *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* and *P. aculeata* L. adopt two different strategies to coping with stress water deficit. Plants of *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* avoid drying out rapidly closing their stomata at the expense of photosynthesis, when plants of *P. aculeata* L. maintain their stomata open longer, which gives them a stronger photosynthetic activity at low water potential. The root and shoot growth of *P. aculeata* L. are affected in the same way, while the *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* seedlings increases volume of their root system at the expense of their shoot for better water supply. The photosynthesis light reactions are estimated by chlorophyll fluorescence parameters does not seem affected by water stress to both species.

Water stress generates oxidative stress assessed by measuring the MDA content. To avoid photoinhibition during dehydration, the plants of *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* and *P. aculeata* L. develop photoprotective systems in response to water stress. It consists in a large increase in the thermal dissipation of the PSII excitation energy and an increase in the *ETR/A* indicator of the electrons orientation to wells other than photosynthesis, including photorespiration, this protects the photosynthetic apparatus against oxidative damage.

Our results suggest that both species have a high capacity for osmotic adjustment by accumulation of proline, polyamines and anthocyanins, especially under severe stress. However soluble sugars do not seem involved in osmotic adjustment in plants of *A. arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* but their accumulation in the stressed plants of *P. aculeata* L. could be considered as a consequence of the inhibition of growth rather than an attempt to osmotic adjustment. In addition to the above, water stress could trigger an accumulation of polyphenols, flavonoids and anthocyanins in the leaves of both species studied; these phenolic compounds are involved in the management of oxidative stress thus eliminating reactive oxygen species (ROS).

Acacia arabica (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii* and *Parkinsonia aculeata* L. seem to be performing species against water stress in young seedling stage and can be included in revegetation programs and fight against desertification strategies.

Keywords: *Acacia arabica* (Lam.) Willd. ssp. *Adansonii*, *Parkinsonia aculeata* L., water stress, water status, photosynthesis, osmotic adjustment, phenolic compounds.

المخلص

الهدف من هذا العمل هو تحسين المعلومات الخاصة بالآليات الفيزيولوجية التي تتحكم في قابلية النبات لمقاومة الإجهاد المائي. الدراسة تخص نوعين من الباقوليات الشجرية (السنط العربي (*Acacia arabica* (Lam.) Willd. Ssp. *Adansonii*) و الباركنسونيا الشائكة (*Parkinsonia aculeata* L.) هذان النوعان عند اكتمال النمو لهما القدرة على احتمال نقص الماء و لكن لا توجد معلومات عن قدرتهما على ذلك في السن المبكر و هذا هو الهدف الرئيسي من هذه الدراسة. نباتات من النوعين عمرها 6 أسابيع أخضعت إلى إجهاد مائي بتوقيف السقي لمدة 32 يوم للسنط العربي و 22 يوم للباركنسونيا الشائكة. ثلاثة مستويات من العجز المائي اختبرت بمقتضى تغيرات محتوى الماء النسبي (عجز متوسط ، عجز ضعيف ، عجز حاد).

على حسب العوامل المدروسة اظهرت هذه الدراسة ان السنط العربي (*Acacia arabica* (Lam.) Willd. Ssp. *Adansonii*) و الباركنسونيا الشائكة (*P. aculeata* L.) يتبنى إستراتيجيتين مختلفتين تحت ظروف الإجهاد المائي : نباتات السنط العربي تتجنب الجفاف بإغلاق سريع للتغور على حساب عملية التركيب الضوئي ، بينما الباركنسونيا تحافظ على إبقاء انفتاح ثغورها مدة أطول ، هذا ما يدعم عملية التركيب الضوئي تحت جهد مائي ضعيف . الجهد المائي يولد جهد تأكسدي يقدر بقياس MDA لتجنب الكبح الفوتوي. في حالة الجفاف نباتات السنط العربي و الباركنسونيا الشائكة تطور أنظمة لصيانة الفوتونات استجابة للجهد المائي المطبق. يشمل على ارتفاع هام في الاصراف الحراري للطاقة للمنبهة PSII المقاسة بعامل NPQ و ارتفاع العلاقة بين العلاقة *ETR/A* مؤشر لاتجاه الألكترونات للأنفق الغير منسوبة للتركيب الضوئي . لاسيما التنفس الفوتوي . الذي يحمي جهاز التركيب الضوئي من أضرار التأكسد .

النتائج المتحصل عليها تظهر أن النوعين المدروسين لهما قابلية كبيرة للتعديل الاموزي بتراكم بعض المركبات كالبيرولين (Proline) ، البوليامين (Polyamines)، الانتوسيان (Anthocyanes)، خاصة تحت ظروف الجهد الحاد. غير أن السكريات المنحلة ليس لها دخل في التعديل الاموزي عند نبات السنط العربي (*A. arabica*) لكن تراكمها عند الباركنسونيا الشائكة (*P. aculeata* L.) يمكن اعتبارها نتيجة لكبح النمو و ليس محاولة تعديل اموزي علاوة على هذه النتائج لاحظنا تراكم البوليفينولات (Polyphenols) ، الفلافونوات (Flavonoïdes) و الانتوسيانوات (Anthocyanes) على اثر الجهد المائي في أوراق البتتين المدروسين. هذه المركبات الفينولية المختلفة لها دور في تسير الجهد التاكسدي مبعدا الأنواع المنفصلة مع الأوكسجين (ROS) كخلاصة يمكن القول أن السنط العربي (*Acacia arabica* (Lam.) Willd) و الباركنسونيا الشائكة (*P. aculeata* L.) قد أوضحتا فعلا قدرتهما على مقاومة الجهد المائي في سن مبكر و يمكن إدماجهما في برامج التشجير و استراتيجيات محاربة التصحر.

الكلمات المفتاحية : السنط العربي ، الباركنسونيا الشائكة ، الجهد المائي ، النظام المائي ، التركيب الضوئي ، التعديل الاموزي ، المركبات الفينولية