

Etude de quelques critères adaptatifs de *Stipa lagascae* vis-à-vis du déficit hydrique



IABC 2015
International
TUNISIA

R. ABDELLAOUI^{1*}, F. BOUGHALLEB¹, Z. HADDED²

¹Laboratoire d'Ecologie Pastorale, Institut des Régions Arides-Médénine, Université Gâbes ; Elfjé 4119 Médénine-Tunisie
²Faculté des Sciences de Gâbes, Université Gâbes ; SidiRzig Gâbes-Tunisie

* Auteur correspondant: raoudhamabdellaoui@yahoo.com

Abstract - The random feature of annual precipitation and the severe and unpredictable drought in arid and Saharan Tunisian zones come often worsen the situation of wild plants that have known in recent decades increasing genetic erosion leading to a huge fodder deficit. However restoration activities in these areas require the use of local species due to their large acclimatization ability and easy natural regeneration.

The aim of this study is to discern some criteria involved in the process of tolerance of *Stipa lagascae* to water deficit. The seeds used were collected from Dar Dhaoui (33°17'E, 10°46'N), belonging to the Saharan bioclimatic stage. Seeding was carried out in pots under controlled conditions. At the age of three months, seedlings were subjected to drought for 0, 5, 10, 15, 20 and 30 days of withholding irrigation.

The obtained results showed that water deficit treatments significantly decreased the biomass production, the leaf water potential and the relative water content especially for 30 days of withholding irrigation. To prevent dehydration and maintain their internal turgor, stressed plants accumulated proline and soluble sugars. Evaluation of the antioxidant response, showed an increase in ascorbic acid content and guaiacol peroxidase activity at the beginning of water deficit, while the contents of polyphenols and α -tocopherol were amplified only for severe water stress (30 days). The anatomical study showed a decreased diameter of xylem vessels and a decrease of mesophyll cells' surface and the presence of expanded bulliform cells, which is a significant adaptation to water loss. These properties enabled *S. lagascae* to withstand water deficit. It seems interesting to identify the tolerance limit of *S. lagascae* by increasing the duration of water deficit; measuring the photosynthetic parameters and the chlorophyll fluorescence and assess the activity of other antioxidant enzymes.

Keywords: Water deficit, *Stipa lagascae*, growth, water relations, compatible compounds, antioxidant response, anatomical adaptations.

Résumé - La caractéristique aléatoire des précipitations annuelles et les sécheresses imprévisibles et sévères de la Tunisie aride et saharienne viennent souvent aggraver la situation des plantes spontanées, qui ont connues depuis quelques décennies une érosion génétique croissante conduisant à un déficit fourrager énorme. Toutefois les activités de restauration dans ces zones nécessitent le recours aux espèces locales en raison de leur grande capacité d'acclimatation et de leur régénération naturelle facile. Parmi ces espèces il y a eu lieu de signaler *Stipa lagascae*.

Le but est de discerner quelques caractères impliqués dans le processus de tolérance au déficit hydrique chez *Stipa lagascae*. Les semences utilisées ont été collectées à partir de la région de Dar Dhaoui (33°17'E, 10°46'N), appartenant à l'étage bioclimatique subsaharien. Le semis a été réalisé dans des pots sous conditions contrôlées. À l'âge de trois mois, ces plantules ont été soumises au déficit hydrique par arrêt d'irrigation pendant 30 jours en mesurant le niveau du stress tous les 5 jours. Les résultats obtenus ont montré que le stress hydrique a entraîné une réduction de la production de biomasse, une diminution du potentiel hydrique foliaire et du contenu relatif en eau surtout pour un stress de 30 jours. Afin d'éviter leur déshydratation et maintenir leur turgescence interne, les plantes stressées ont réagi par l'accumulation de proline et de sucres solubles. L'évaluation de la réponse antioxydante, a montré une augmentation de la teneur en acide ascorbique et de l'activité de guaiacol peroxydase dès le début du déficit hydrique, alors que les teneurs en polyphénols et en α -tocophérol sont amplifiées seulement pour un déficit hydrique sévère (30 jours). L'étude anatomique a montré



une réduction du diamètre des vaisseaux du xylème et une diminution de la surface des cellules du mésophylle et la présence de cellules bulliformes élargies, qui est une adaptation significative contre la perte d'eau. À la lumière de ces résultats, *S. lagascae* présente une tolérance élevée vis-à-vis du stress hydrique. Il nous semble intéressant d'identifier la limite de tolérance de *S. lagascae* en augmentant la durée du déficit hydrique ; de mesurer les paramètres photosynthétiques et la fluorescence chlorophyllienne et d'évaluer l'activité d'autres enzymes.

Mots clés: Déficit hydrique, *Stipa lagascae*, croissance, relations hydriques, composés compatibles, réponse antioxydante, adaptations anatomiques.

1. Introduction

Les stress environnementaux, notamment le stress hydrique, limitent sérieusement la croissance des plantes ainsi que leur productivité. Plusieurs symptômes ont été observés lors d'un déficit hydrique, les plus apparents sont la fanaison et le flétrissement des plantes ce qui engendre une réduction de la croissance (Gorai et al. 2010). La production de matière sèche est aussi influencée par le manque d'eau et elle est causée par la fermeture des stomates résultante du stress hydrique (Bezzala 2005).

Parmi les paramètres décrivant le statut hydrique de la plante on cite le potentiel hydrique (Ψ_w), qui est un paramètre utilisé par les physiologistes pour apprécier l'état d'hydratation des cellules, des organes ou de la plante entière. En conditions de sécheresse, la baisse du potentiel hydrique des plantes induit une importante perte de turgescence au niveau des feuilles (Boyer 1982). Le maintien d'un potentiel hydrique élevé est lié à l'aptitude à extraire l'eau du sol et à la capacité à limiter les pertes d'eau par transpiration (Turner 1986). Il caractérise une stratégie d'esquive à la déshydratation (Levitt 1980).

Face au stress hydrique la plante maintient la turgescence cellulaire par diminution du potentiel osmotique. C'est le mécanisme d'ajustement osmotique (Morgan 1984), des parois cellulaires plus rigides et des cellules de petites tailles (Wilson et al. 1980), qui est associé à une accumulation d'osmolytes (proline, glycinebétaine et sucres solubles) afin de conserver l'eau dans les cellules. Cette accumulation est en réalité une forme d'adaptation aux conditions de stress hydrique (Teulat et al. 2001). Maraghi et al. (2011) ont montré une élévation de la teneur en proline tout en précisant que cette accumulation est une conséquence directe du déficit hydrique. Des études antérieures sur des plantes indigènes des régions arides ont montré que la teneur en proline augmente de 10 à 40 $\mu\text{moles.g}^{-1}$ MS chez *Pancratiummaritimum* (Khedr et al. 2003). Au niveau des feuilles, la proline agit comme un osmoprotecteur des enzymes cytosoliques et des structures cellulaires chez les plantes soumises à une contrainte hydrique (Deuschle et al. 2001). Cet acide aminé protège les protéines contre la dénaturation, stabilise les membranes cellulaires en interagissant avec les phospholipides, fonctionne comme un radical hydroxyle et constitue une source d'énergie et d'azote (Ben Ahmed et al. 2009). Selon Bellinger et Lahrer (1987), l'augmentation de la teneur en proline permet la régulation du pH cytoplasmique et la stabilité des protéines membranaires. Les sucres sont aussi des osmorégulateurs qui favorisent une meilleure tolérance à la sécheresse (Sanchez et al. 1998). En effet, la synthèse des glucides est la conséquence essentielle des activités photosynthétiques. D'après Bensari et al. (1990), lors d'un déficit hydrique, les réserves amylacées sont progressivement utilisées et pourraient être un facteur de tolérance au manque d'eau. Même s'ils représentent des osmotiques beaucoup moins puissants, les sucres participent également au maintien de la balance de la force osmotique pour garder la turgescence et le volume cytosolique aussi élevés que possible et permettent également une préservation de l'intégrité membranaire dans les organes desséchés ainsi qu'une protection des protéines (Bouzoubaa et al. 2001). Depuis longtemps, il est connu que le taux des sucres augmente considérablement avec l'intensité du stress hydrique (Chimenti et al. 2006), en effet, ceci a été vérifié chez les plantes d'*Eucalyptus* soumises à différents régimes hydriques déficitaires (Chunyang et Kaiyun 2003).

Une conséquence du stress hydrique est l'apparition d'un stress oxydatif qui se définit comme le résultat d'un déséquilibre entre la balance des espèces réactives d'oxygènes (ERO) et les systèmes de défense (antioxydants), avec comme conséquence, l'apparition de dégâts souvent irréversibles pour la cellule (Haleng et al. 2007). Un des mécanismes de défense est le développement d'un système de défense antioxydant, qui inclut les enzymes antioxydants dont le superoxydedismutase (SOD), la catalase (CAT), le gaïacol peroxydase (GPX), l'ascorbate peroxydase, etc. L'autre système

antioxydant non enzymatique inclue le glutathion, l' α -tocophérol, la vitamine C, les caroténoïdes et les composés phénoliques (Flexas et al. 2006).

Il a été révélé à partir de nombreuses études que le stress hydrique cause des altérations anatomiques au niveau des feuilles tels que : la fermeture des stomates (Moussa 2006), une réduction de l'épaisseur des feuilles (El-Afry et al. 2012), une diminution du diamètre des vaisseaux de xylème (Nawazish et al. 2006 ; El-Afry et al. 2012). L'épaisseur totale de la feuille et celle du mésophylle ont diminué significativement chez les feuilles de *Ctenanthesetosa* soumises au déficit hydrique (Kutlu et al. 2009). Récemment, Farouk et Amany (2012) ont montré que l'épaisseur du parenchyme palissadique et lacuneux ainsi que la surface de la section transversale en xylème et phloème de *Vignaunguiculata* soumises au déficit hydrique ont été réduits par rapport au témoin.

La Tunisie semi-aride, aride et saharienne représente l'une des zones de diversité génétique les plus riches, où l'on peut recenser une grande variété écologique. Néanmoins la caractéristique aléatoire des précipitations annuelles et les sécheresses imprévisibles et sévères viennent souvent aggraver la situation des plantes spontanées, qui ont connues depuis quelques décennies une érosion génétique croissante ce qui a conduit à un déficit fourrager énorme. Il convient donc pour freiner ce processus, soit d'assurer une meilleure protection des écosystèmes ce qui pourrait favoriser leur restauration, soit d'essayer de réintroduire des espèces reconnues par leur potentiel pastoral et jouant plusieurs rôles dont principalement la fixation des sols, renforcer la fertilité des sols et les aider à absorber l'eau lorsque les précipitations sont fortes. Toutefois, les activités de restauration et de réhabilitation dans ces zones nécessitent le recours aux espèces locales, en raison de leur grande capacité d'acclimatation et de leur régénération naturelle facile, ce qui garantit à la plante un développement ultérieur. Les plantes des écosystèmes pastoraux arides ont pu développer des stratégies adaptatives afin de pouvoir vivre dans ces conditions de déficit en eau. Parmi ces espèces il y a eu lieu de signaler *Stipa lagascae*, espèce tolérante à la sécheresse, à usage multiple. Elle est considérée parmi les espèces les plus prometteuses pour la réhabilitation des parcours (Neffati 1994). Chaiebet Boukhris (1998) ont aussi confirmé que *Stipa lagascae* est une espèce qui se caractérise par un grand intérêt pastoral.

La compréhension des attributs éco physiologiques de cette espèce permet de renforcer nos connaissances sur les stratégies adoptées par les plantes xérophiiles dans un écosystème désertique changeant. C'est dans ce contexte que notre étude s'intègre et dont l'objectif est d'évaluer les potentialités productives et adaptatives de *Stipa lagascae* en conditions de déficit hydrique.

2. Matériel et méthodes

2. 1. Matériel végétal

Le matériel végétal choisi pour cette étude est *Stipa lagascae*. Le choix a été dicté pour l'importance que représente cette plante en tant qu'espèce d'intérêts écologiques et économiques. Les semences utilisées ont été collectées durant la campagne 2012 à partir de la région de Dar Dhaoui (33°17'E, 10°46'N), appartenant à l'étage bioclimatique subsaharien. Elles ont été séchées à l'air libre pendant 15 à 20 jours, nettoyées puis stockées à la température ambiante (25°C) dans la banque de semences du Laboratoire d'Ecologie Pastorale à l'Institut des Régions Arides de Médenine (IRA) jusqu'à leur utilisation.

2. 2. Méthodes

2. 2. 1. Conduite de la culture et application du stress

Le semis a été réalisé dans des pots sous conditions contrôlées dans une chambre de culture à une température de 25°C, une humidité relative (Hr) de 70% et une intensité lumineuse de 250 μ moles m⁻² s⁻¹. Dans un premier temps, les plantules de *Stipa* ont été irriguées tous les deux jours par une par l'eau de robinet pour les maintenir à la capacité au champ. À l'âge de trois mois, à raison de trois plants par pot, ces plantules ont été soumises au déficit hydrique par arrêt d'irrigation pendant une période de 30 jours en mesurant le niveau du stress tous les 5 jours. A chaque récolte, les plantes récoltées ont été réparties en deux lots: un premier lot conservé à -70°C pour les analyses biochimiques ultérieures et le deuxième lot placé dans une étuve à 60°C, pendant 72 h pour la détermination de la matière sèche.

2. 2. 2. Détermination du potentiel hydrique

Le potentiel hydrique (Ψ_w) est mesuré à l'aide d'une chambre à pression (PMS Instruments Co., Corvallis, OR, USA) selon la méthode de Scholander et al. (1965).

2. 2. 3. Dosage de la proline

La méthode suivie est celle de Trolls et Lindsley (1955), simplifiée et mise au point par Rasio et al. (1987). La Densité Optique (DO) a été déterminée à l'aide d'un spectrophotomètre (type Analytic Jena) à une longueur d'onde de 528 nm. La concentration en proline a été déterminée par le biais d'une courbe d'étalonnage préalablement établie à partir d'une série de solutions de concentrations connues en proline.

2. 2. 4. Dosage des sucres solubles

Les sucres solubles totaux sont dosés par la méthode au phénol de Dubois et al. (1956). La Densité Optique (DO) a été déterminée à l'aide d'un spectrophotomètre (type Analytic Jena) à une longueur d'onde de 485 nm. Les concentrations en sucres solubles (mg.g^{-1} MF) ont été calculées à partir d'une courbe d'étalonnage de glucose de concentrations connues.

2. 2. 5. Dosage de la vitamine C

La quantité de la vitamine C a été déterminée suivant la méthode de Law et Halliwell (1983). La DO a été déterminée à l'aide d'un spectrophotomètre (type Analytic Jena) à une longueur d'onde de 525 nm. Les teneurs en vitamine C (mg.g^{-1} MF) ont été calculées à partir d'une courbe d'étalonnage d'acide ascorbique de concentrations connues.

2. 2. 6. Dosage de la vitamine E

La vitamine E ou α -tocophérol a été dosée selon la méthode décrite par Backer et al. (1980) légèrement modifiée. La Densité Optique (DO) a été déterminée à l'aide d'un spectrophotomètre (type Analytic Jena) à une longueur d'onde de 520 nm. La quantité de l' α -tocophérol a été calculée en utilisant une courbe standard faite avec des concentrations connues d' α -tocophérol (0,1 à 0,5 mM). Les résultats ont été exprimés en mg.g^{-1} de matière fraîche.

2. 2. 7. Activité du gaïacol peroxydase (GPX)

L'activité GPX est déterminée selon la méthode décrite par Lin et Kao (1999). Le volume réactionnel (3ml) contient du tampon phosphate de potassium 50 mM, pH7; gaïacol (1%); H_2O_2 ; EDTA et l'extrait enzymatique. La réaction a été initiée par l'ajout de H_2O_2 . L'oxydation du gaïacol a été déterminée par la mesure de l'augmentation de l'absorbance à 470 nm. L'activité enzymatique est exprimée en unité d'activité spécifique par mg de protéine. Cette activité a été calculée en utilisant le coefficient d'extinction qui est $26,6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

2. 2. 8. Etude anatomique

Une étude anatomique a été effectuée sur les feuilles de *S. lagascae* soumise ou non au stress hydrique. L'étude histologique a été réalisée selon la méthode de Johansen (1940). L'observation microscopique des coupes est faite au moyen d'un microscope optique (Leitz, Allemagne), et photographiée avec un appareil photo numérique (Canon, USA). Les mesures de dimensions de tissus ont été réalisées par un micromètre oculaire.

2. 2. 10. Analyse statistique

L'analyse statistique des résultats (ANOVA) a été réalisée à l'aide du logiciel statistique SPSS 13. En cas de différences significatives au seuil de 5%, les tests post-hoc de Duncan ont été effectués. Les corrélations sont déterminées sur la base des valeurs moyennes. Leurs seuils de signification sont comparés à une table des valeurs critiques du coefficient de corrélation.

3. Résultats et discussion

Durant les 15 premiers jours, les plantes soumises aux stress hydriques semblent exprimer les mêmes potentialités de croissance (Figure 1a) que celles des plantes témoins avec une différence non significative ($p=0,12$). A partir du 20^{ème} jour d'application du stress, les différences entre les deux régimes hydriques sont devenues de plus en plus importantes. Durant cette période le manque d'eau a un effet significatif sur la production de matière sèche aérienne ($p=0,002$). En effet, la biomasse a été significativement inhibée et a représenté entre 69,3 et 94,2% de celle des plantes témoins. Ce ralentissement de la croissance est une fonction d'adaptation pour la survie des plantes sous stress,

permettant de réorienter les ressources des cellules (par exemple, l'énergie et les précurseurs métaboliques) en direction des réactions de défense contre le stress (Zhu 2001 ; Bezzala 2005).

Sous l'effet du traitement, le potentiel hydrique foliaire (Figure 1b) prend des valeurs inférieures à celles des plantes témoins le long de l'expérience, cette diminution du potentiel hydrique des plantes traitées s'accroît avec la durée du déficit hydrique. Durant les quinze premiers jours de l'application du stress, le Ψ_w a diminué d'une façon non significative. Au delà de cette période (20-30 jours), la baisse du potentiel hydrique a été plus prononcée et devient hautement significative. En effet, après 30 jours d'arrêt d'irrigation le potentiel hydrique foliaire des plantes traitées a subi une réduction de 47,22% par rapport à celui du témoin.

Chez certaines espèces, la tolérance aux stress abiotiques est associée à l'accumulation cytoplasmique des composés, appelés solutés compatibles, de faibles poids moléculaires, qui n'interfèrent pas avec les réactions biochimiques habituelles (Hasegawa et al. 2000). Chez *Stipa lagascae*, un déficit hydrique assez prolongé (30 jours) est accompagné par une augmentation de l'accumulation des sucres solubles et surtout de la proline, suggérant un probable rôle de ces osmolytes dans l'ajustement osmotique. Par ailleurs, on détecte une corrélation négative entre l'accumulation de la proline et le potentiel hydrique, ($r = 0,727$; Fig. 2). En outre, l'accumulation des solutés compatibles réduit le potentiel hydrique du cytoplasme et contribue à maintenir l'homéostasie hydrique dans plusieurs compartiments cellulaires (Sairan et Tyagi 2004), en améliorant la capacité des cellules à maintenir leur pression de turgescence pour des faibles potentiels hydriques. Chez *S. lagascae*, la baisse du potentiel hydrique serait donc liée au moins en partie à l'accumulation de ces composés compatibles, facilitant ainsi l'entrée et l'entretien de l'eau dans les cellules.

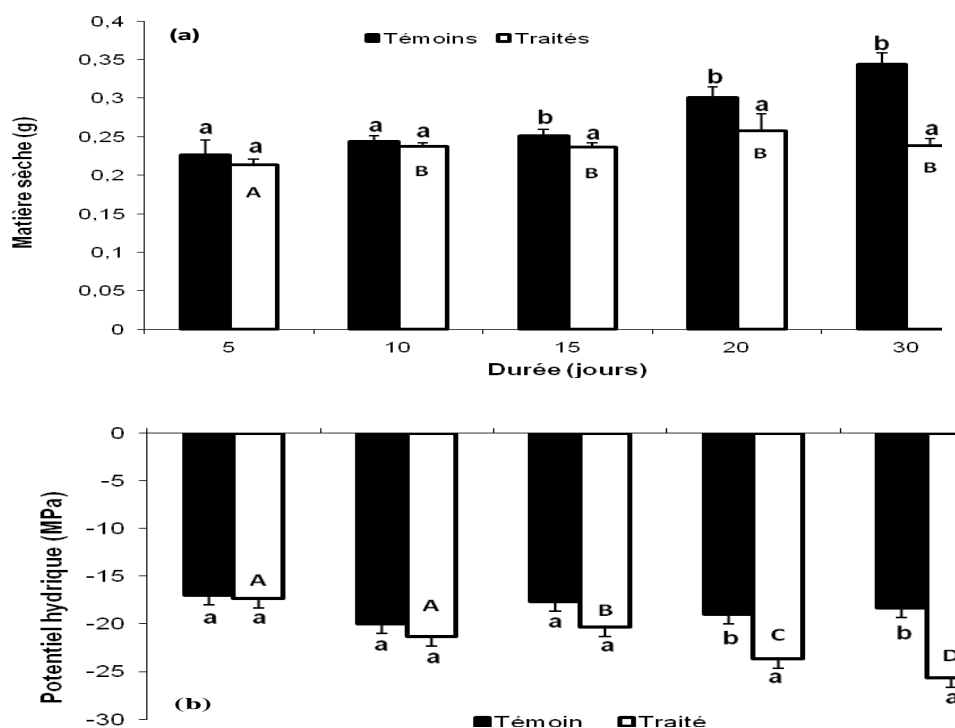


Figure 1. Evolution de la matière sèche des parties aériennes (a) et du potentiel hydrique (Ψ , b) de *Stipa lagascae* en fonction de la durée du déficit hydrique.

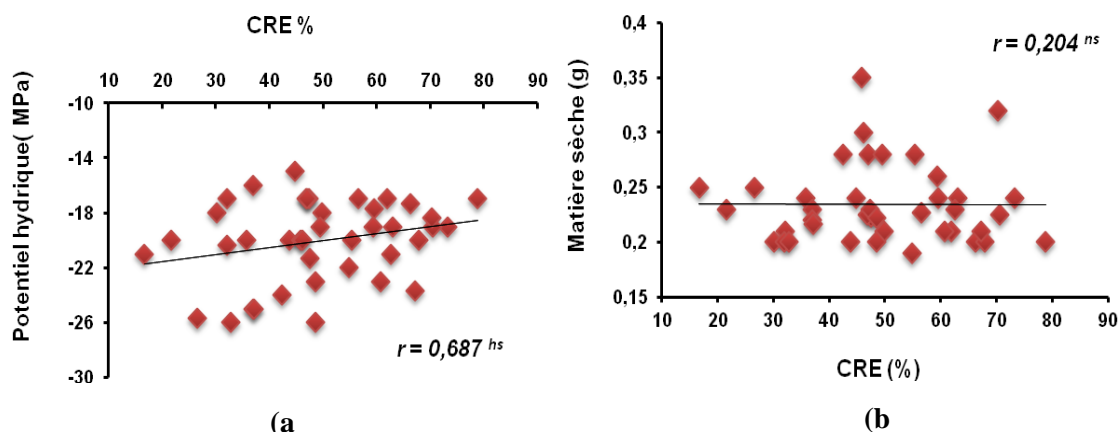


Figure 2. Relations linéaires entre le potentiel hydrique foliaire et la teneur en sucres solubles (a) et en proline (b) chez *S. lagascae*.

Les vitamines C et E, sont parmi les antioxydants non enzymatiques clés qui peuvent jouer un rôle essentiel dans la protection des plantes contre l'oxydation. Sous l'effet d'un stress sévère (30 j), les plantes stressées ont augmenté leur teneur en vitamines C et E significativement par rapport à leur témoin respectif. Ces résultats suggèrent une interaction positive entre l'acide ascorbique et l' α -tocophérol dans la protection des chloroplastes et d'autres compartiments cellulaires (Zhu 2001).

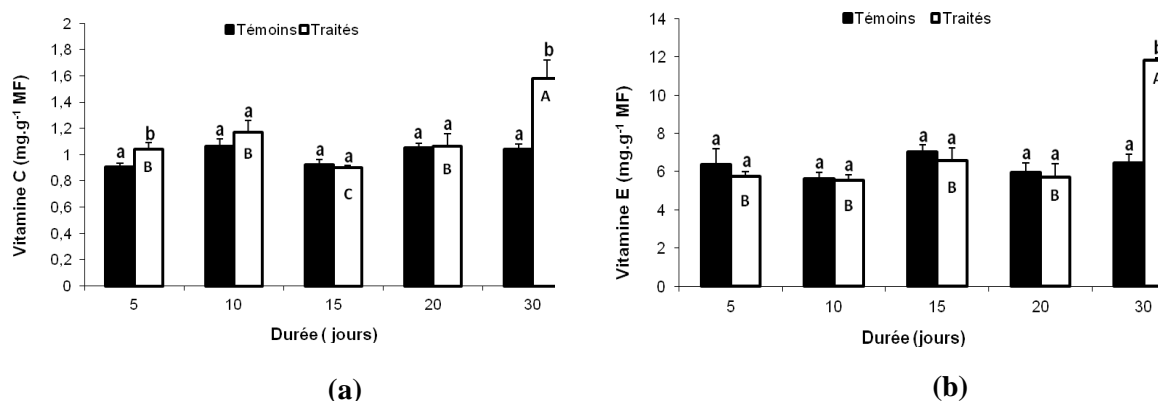


Figure 3. Variation de la quantité (mg.g⁻¹MF) de vitamine C (a) et de vitamine E (b) au niveau des plantes de *S. lagascae*, âgées de 3 mois sous l'effet du stress hydrique.

Nos résultats ont montré que l'activité maximale en gaïacol peroxydase a été mesurée dans les feuilles des plantes soumises à un arrêt d'irrigation de 20 jours (4,6 fois par rapport au témoin). Au delà de cette durée (30 jours), l'activité du gaïacol peroxydase a diminué significativement avec l'intensité du stress hydrique tout en restant statistiquement significative par rapport au témoin de la même date. Cette augmentation durant la période du stress hydrique pourrait diminuer la désintoxication des plantes par le H₂O₂ (Tatari et al. 2012).

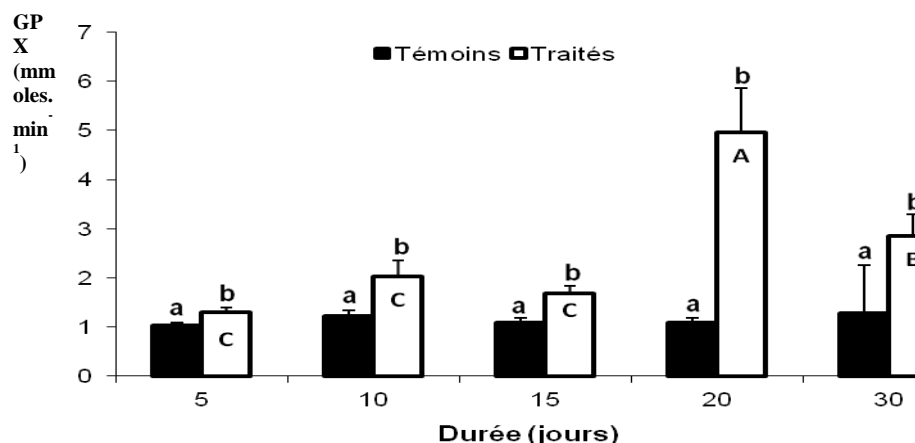


Figure 4. Variation de l'activité du gaïacol peroxydase (GPX) (mmoles.min⁻¹) au niveau des plantes de *S. lagascae*, âgées de 3 mois, sous l'effet du stress hydrique.

L'étude de l'anatomie foliaire (Tableau 1, Figure 5), montre qu'un déficit hydrique sévère (30 jours) a augmenté significativement l'épaisseur totale des feuilles. De même, l'épaisseur du mésophylle a été amplifiée significativement pour des stress hydriques élevés (20-30 jours). L'épaisseur de l'épiderme inférieur a montré une réduction pour les plantes soumises à un déficit hydrique sévère. Au contraire, le stress hydrique ne cause aucune diminution significative de l'épaisseur des épidermes supérieurs (Tableau 1). D'autre part, l'épaisseur de la cuticule a augmenté significativement de 6 à 31% par rapport aux témoins, chez les plantes soumises à un arrêt d'irrigation de 20 et 30 jours, respectivement. La longueur et la largeur de la gaine périvasculaire ont diminué significativement chez les feuilles de *S. lagascae* soumises à un déficit hydrique de 30 jours. Concernant les faisceaux vasculaires, on a trouvé une réduction significative de l'ordre de 16,8 à 17,5% par rapport aux témoins respectivement pour le diamètre des vaisseaux de xylème et phloème chez les plantes soumises à un arrêt d'irrigation de 30 jours. Le déficit hydrique a causé aussi la diminution de la taille des cellules du mésophylle (Figure 5a). Pareillement, on a observé l'enroulement des feuilles surtout chez les plantes soumises à un déficit hydrique prolongé (20-30 jours) (Figure 5b).

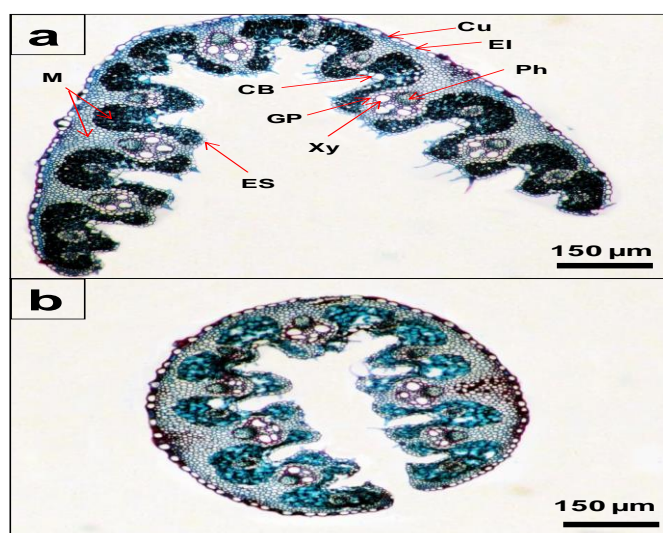


Fig. 5. Coupes transversales illustrant les modifications anatomiques des feuilles *S. lagascae* cultivée en absence (a) et en présence du déficit hydrique (b) après 30 jours de traitement. Bars = 150 µm. ES : épiderme supérieur; EI : épiderme inférieur; Cu : Cuticule; GP : gaine périvasculaire; CB : cellule bulliforme ; M : mésophylle; Ph : phloème; Xy : xylème.

Tableau 1. Les variations de certains paramètres anatomiques des feuilles de *Stipa lagascae* en fonction de la durée du stress hydrique.

Paramètres (µm)	Jour 10		Jour 20		Jour30	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité	Témoin	Traité
Epaisseur totale	203,75 ^C ±2,84	208,33 ^C ±4,30	226,25 ^B ±2,84	225 ^B ±1,92	242,08 ^A ±1,59	222,36 ^B ±13,36
Cuticule	1,04 ^C ±0,02	1,06 ^C ±0,02	1,06 ^C ±0,02	1,12 ^B ±0,02	1,06 ^C ±0,02	1,4 ^A ±0,02
Epidermeinférieur	10,79 ^A ±0,15	10,58 ^A ±0,17	10,70 ^A ±0,15	10,65 ^A ±0,13	10,70 ^A ±0,08	10,22 ^B ±0,17
Epidermesupérieur	5,93 ^A ±0,09	5,87 ^A ±0,17	5,95 ^A ±0,08	5,85 ^A ±0,15	5,86 ^A ±0,47	5,81 ^A ±0,43
Mésophylle	197,5 ^C ±2,15	197,91 ^C ±1,39	200 ^C ±1,46	208,91 ^B ±0,91	209,91 ^B ±2,44	224,91 ^A ±2,92
Gaine péri-vasculaire (longueur)	86,66 ^A ±2,72	87,50 ^A ±3,19	88,66 ^A ±1,98	89,41 ^A ±0,78	89 ^A ±1,18	76,41 ^B ±1,52
Gaine péri-vasculaire (largeur)	62,58 ^A ±2,28	63,25 ^A ±1,28	62,75 ^A ±1,10	62,16 ^A ±1,59	64,33 ^A ±0,60	58,33 ^B ±1,58
Xylème	17,37 ^B ±0,28	17,42 ^B ±0,17	17,62 ^B ±0,27	17,52 ^B ±0,17	19,41 ^A ±0,41	16,16 ^C ±0,43
Phloème	4,56 ^B ±0,14	4,52 ^B ±0,21	4,54 ^B ±0,14	4,58 ^B ±0,20	4,59 ^A ±0,23	3,79 ^C ±0,22

La diminution de la taille des cellules du mésophylle représente une réponse structurelle majeure à l'augmentation du stress hydrique. En effet, les petites cellules peuvent résister à la pression de turgescence mieux que les grandes cellules, et peuvent contribuer à l'entretien de la turgescence plus efficacement en présence de déficit hydrique (Burghardt et al. 2008). La réduction de la taille des cellules est raisonnablement interprétée comme un mécanisme de tolérance des feuilles pour maintenir la turgescence des tissus chez *S. lagascae* (Figure 6A). Les cellules bulliformes jouent un rôle important dans l'enroulement des feuilles pour éviter la perte d'eau pendant la sécheresse (Alvarez et al. 2008). La présence de cellules bulliformes considérablement élargies pour un déficit hydrique relativement prolongé (20 jours) est une adaptation significative contre la perte d'eau (Figure 6B). En outre, l'enroulement des feuilles a été défini comme étant un mouvement de conservation de l'eau (Srivastava, 2001). Le mécanisme par lequel les cellules motrices (cellules bulliformes) entraîne l'enroulement de la feuille a déjà été défini comme une nastie de turgescence qui dépend de la turgescence cellulaire pendant le déroulage de la feuille et de l'aplatissement des cellules lors de l'enroulement des feuilles. Ainsi, les cellules bulliformes réagissent rapidement aux contraintes hydriques ou thermiques en perdant leurs turgescence et deviennent aplatis résultant de l'enroulement du limbe et *vice versa*.

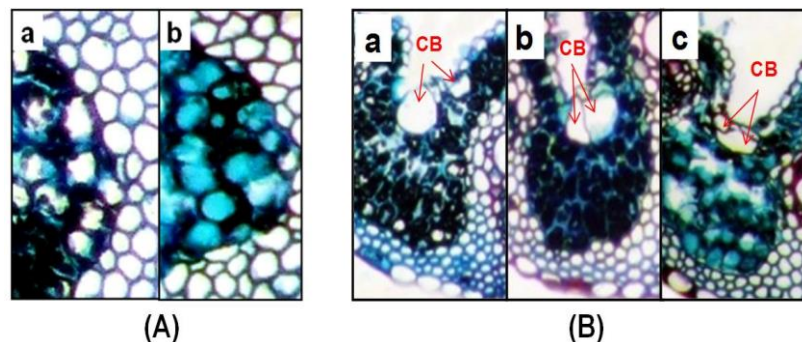


Fig. 6. Coupes transversales illustrant (A) la variation de la surface des cellules de mésophylle dans les feuilles de *S. lagascae* cultivée en absence (a) et en présence du déficit hydrique (b) et (B) le mouvement des cellules bulliformes dans les feuilles de *S. lagascae* cultivée en absence (a) et en présence du déficit hydrique de 20 jours (b) et 30 jours (c).

4. Conclusion

La tolérance à la sécheresse des plantes est une particularité physiologique à multiples facettes. Dans cette étude, nous montrons que l'exposition de *S. lagascae* au stress modéré (10 à 20 jours d'arrêt d'irrigation) active un ensemble d'ajustements physiologiques et anatomiques permettant aux plantes de résister à des conditions extrêmes de sécheresse. Il nous semble intéressant d'aborder les aspects suivants :

- Identifier la limite de tolérance de *S. lagascae* au stress hydrique sous conditions contrôlées en augmentant la durée du déficit hydrique ;
- compléter l'étude physiologique par des mesures des paramètres photosynthétiques et de fluorescence chlorophyllienne ;
- compléter l'approche antioxydante par la mesure de l'activité d'autres enzymes tels que : superoxydedismutase, la catalase, l'ascorbate peroxydase, etc.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout le personnel technique du Laboratoire d'Ecologie Pastorale de l'Institut des Régions Arides de Médenine- (IRA) pour leur aide à la conduite de ces expériences.

5. Références

- Alvarez JM, Rocha JF, Machado SR (2008)** Bulliform cells in *Loudetiopsisichrysothrix*(Nees) Conert and *Tristachyaleiostachya* Nees (Poaceae): Structure in relation to function. *Braz Arch Biol Technol* 51: 113-119.
- Backer H, Frank O, De Angells B, Feingold S (1980)** Plasma tocopherol in man at various times after ingesting free or ocetylaned tocopherol. *Nutrition Reports International* 21: 531-536.
- Bellinger Y, Larher F (1987)** Proline accumulation in higher plants: A redox buffer? *Plant Physiol* 6 :23-27.
- Ben Ahmed C, Ben Rouina B, Sensoy S, Boukhris M, Ben Abdallah F (2009)** Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environ Exp Bot* 67: 345–352.
- Bensari M, Calme SJ, Viala G (1990)** Répartition du carbone fixé par photosynthèse entre l'amidon et le saccharose dans la feuille de soja. Influence d'un déficit hydrique. *Plant physiol Biochimie* 28: 113-124.
- Bezzala A (2005)** Essai d'introduction de l'arganier (*Arganiaspinosa L. Skeels*) dans la zone de M'doukel et évaluation de quelques paramètres de résistance à la sécheresse. Magister en Sciences Agronomiques. Université de Hadj Lakhdar. 143p
- Bouzoubaa Z, El Mourid M, Karrou M, El Gharous M (2001)** Manuel d'analyse chimique et biochimique des plantes. INRA. Maroc.
- Boyer JS (1982)** Plant productivity and environment. *Sciences*. 218.
- Burghardt M, Burghardt A, Gall J, Rosenberger C, Riederer M (2008)** Ecophysiological adaptations of water relations of *Teucriumchamaedrys* L. to the hot and dry climate of xeric limestone sites in Franconia (Southern Germany). *Flora* 203: 3-13.
- Chaieb M, Boukhris M (1995)** Flore succincte et illustrée des zones arides sahariennes de Tunisie. Ed: l'Or du temps, 290.
- Chimenti CA, Marcantonio M, Hall AJ (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: 305-315.
- Chunyang L, Kaiyun W (2003)** Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *Uni of Helsinki. Finland. Forest Ecology and Management* 179: 377 – 385.

- Deuschle K, Funck D, Hellmann H, Daeschner K, Binder S, Frommer WB (2001)** A nuclear gene encoding mitochondrial Δ 1-pyrroline-5-carboxylate dehydrogenase and its potential role in protection from proline toxicity. *Plant J* 27 : 345–356.
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956)** Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal Chem* 28: 350-356.
- El-Afry MM, El-Nady MF, Abdelmonteleb EB (2012)** Anatomical studies on drought-stressed wheat plants (*Triticum aestivum* L.) treated with some bacterial strains. *Acta Biologica Szegediensis* 56(2): 165-174.
- Farouk S, Amany Ramadan A (2012)** Improving growth and yield of cowpea by foliar application of chitosan under water stress. *Egyptian Journal of Biology* 14: 14-26.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M (2006)** Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127: 343-352.
- Gorai M, Hachef A, Neffati M (2010)** Differential responses in growth and water relationship of *Medicago sativa* (L.) cv. Gabès and *Astragalus gombiformis* (Pom.) under water-limited conditions. *Emirates J Food Agr* 22 (1): 01-12.
- Haleng J, Pincemail J, Defraigne JO, Charlier C, Chapelle JP (2007)** Le stress oxydant. *Rev Med Liege* 62(10): 628-638.
- Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK, Bohnert HJ (2000)** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 51: 463-499.
- Johansen DA (1940)** Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co., New York, N.Y.
- Khedr A, Abbas MA, Wahid A, Quick WP, Abogadallah GM (2003)** Proline induces the expression of salt-stress responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L., to salt-stress. *J Exp Bot* 54 : 2553-62.
- Kutlu N, Terzi R, Tekeli C, Senel G, Battal P, Kadioglu A (2009)** Changes in anatomical structure and levels of endogenous phytohormones during leaf rolling in *Ctenanthesetosa*. *Turk J Biol* 33: 115-122.
- Levitt J (1980)** Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York: 606.
- Lin C C, Kao CH (1999)** NaCl induced changes in ionically bound peroxidase activity in roots of rice seedling. *Plant and Soil* 216:147-153.
- Maraghni M, Gorai M, Neffati M (2011)** The influence of water-deficit stress on growth, water relations and solute accumulation in wild jujube (*Ziziphus lotus*). *J Ornament Horticult Plant* 1 (2): 63-72.
- Moussa HR (2006)** Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. *Australian Journal of Crop Science* 1(1): 31-36.
- Morgan JM (1984)** Osmoregulation and water in higher plants. Wheat conference 2-9 May, Rabat, Morocco. *Annu Rev Plant Physiol* 35: 299-319.
- Nawazish S, Hameed M, Naurin S (2006)** Leaf anatomical adaptations of *Cenchrus ciliaris* L. from the salt range, Pakistan against drought stress. *Pak J Bot* 38(5): 1723-1730.
- Neffati M (1994)** Caractérisation morphologique de certaines espèces végétales Nord africaines, Implications pour l'amélioration pastorale. Thèse de docteur en sciences biologiques appliquées section agronomie. Université Gent : 264.
- Rasio A, Sorrentino G, Cedola MC, Pastore D, Wittner G (1987)** Osmotic and elastic adjustment of durum wheat leaves under stress conditions. *Genetic Agr* 41: 427-436.
- Sairan RK, Tyagi A (2004)** Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr Sci* 86: 407-421
- Sanchez FJ, Manzanares M, De Andres EF, Tenorio JL, Ayerbe L (1998)** Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crop Res* 59: 225–235.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemming EA (1965)** Sap Concentration in Halophytes and other plants. *Plant Physiol* 41: 529-532.
- Srivastava LM (2001)** Plant growth and development. Digital stock Inc: 718.
- Tatari M, Ghazvini R.F, Etemadi N, Ahadi AM, Mousavi A (2012)** Analysis of antioxidant enzymes activity, lipid peroxidation and proline content of *Agropyron desertorum* under drought stress. *South west J Hortic Biol Environ Craiova* 3(1): 9-24.
- Teulat B, Merah O, Souyris I, This D (2001)** QTLs for agronomic traits from Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor Appl Genet* 103: 774-787
- Troll W, Lindley J (1955)** A photometric method for the determination of proline. *J Biol Chem* 215: 655-660.
- Turner NC (1986)** Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust J Plant Physiol* 13: 175-190.
- Zhu JK (2001)** Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci* 6: 66-71.
- Wilson JR, Fisher MJ, Schulze ED, Dolby GR, Ludlow MM (1980)** Comparison between pressure-volume and low point-hygrometry techniques for determining water relation characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* 41: 77-88.