

Abréviations

ABA : acide abscissique

AS : acide salicylique

BSR : biomasse sèche des racines

GA₃ : acide gibbérellique

Ip : Imperial

ITS : indice de tolérance à la salinité

MS : matière sèche

PS : poids sec

Rg : Rio grande

S : sable

SAB : sérum albumine bovin

SB : sable plus bentonite

VG : valeur germinative

PG : pourcentage de germination

VGJ : vitesse de germination journalière

SR : surface des racines

TER : teneur en eau des racines

CRE_f : contenu relatif en eau foliaire

TET : teneur en eau totale

G.j⁻¹ : graines par jour

ddl : degré de liberté

meq : milléquivalent

La liste des figures	Pages
Fig. 1- Synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante	38
Fig. 2- Taux de germination (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet hormonal	51
Fig. 3- Taux de germination (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl	52
Fig. 4- Taux de germination (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet hormonal.	53
Fig. 5- Taux de germination (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl	54
Fig. 6- Valeur germinative (%) après 48 heures du semi des graines de tomate sous l'effet hormonal	56
Fig. 7- Valeur germinative (%) après 48 heures du semi des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones et le NaCl	57
Fig. 8- Valeur germinative (%) après 96 heures du semi des graines de tomate sous l'effet hormonal	58
Fig. 9- Valeur germinative (%) après 96 heures du semi des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl.	59
Fig. 10- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.	60
Fig. 11- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl	61
Fig. 12- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones	62
Fig. 13- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl	64
Fig. 14- Protéines totales solubles ($\mu\text{g}.\text{g}^{-1}$ de MF) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.	65
Fig. 15- Protéines totales solubles ($\mu\text{g}.\text{g}^{-1}$ de MF) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl	66
Fig. 16- Protéines totales solubles ($\mu\text{g}.\text{g}^{-1}$ de MF) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.	67
Fig. 17- Protéines totales solubles ($\mu\text{g}.\text{g}^{-1}$ de MF) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl	69
Fig. 18- Surface des racines (cm^2) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles	75
Fig. 19- Biomasse sèche racinaire (g) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles	77
Fig. 20- Indice de tolérance à la salinité (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles	79
Fig. 21- Teneur en eau totale (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles	82

Fig. 22- Teneur en eau des racines (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	83
Fig. 23- Contenu relatif en eau foliaire (CRE _f) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	85
Fig. 24- Na ⁺ (mg.100 g ⁻¹ de PS) dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	90
Fig. 25- Na ⁺ (mg.100 g ⁻¹ de PS) dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	91
Fig. 26- Ratios sélectifs Na ⁺ feuilles/ racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	93
Fig. 27- K ⁺ (mg.100 g ⁻¹ de MS) dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	94
Fig. 28 – K ⁺ (mg.100 g ⁻¹ de MS) dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	95
Fig. 29 – Ratios sélectifs de K ⁺ feuilles/K ⁺ racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	97
Fig. 30 – Rapport de sélectivité Na ⁺ /K ⁺ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	98
Fig. 31 – Rapport de sélectivité Na ⁺ /K ⁺ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	99
Fig. 32 – Rapport de sélectivité Na ⁺ /Ca ⁺⁺ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	100
Fig. 33- Rapport de sélectivité Na ⁺ /Ca ⁺⁺ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	102
Fig. 34 – Rapport de sélectivité Ca ⁺⁺ /K ⁺ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	103
Fig. 35– Rapport de sélectivité Ca ⁺⁺ /K ⁺ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	105
Fig. 36- Taux de protéines totales foliaires (µg.g ⁻¹ de PF) de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	110
Fig. 37- Teneur en proline (µg.100 mg ⁻¹ de MS) dans les racines de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	112
Fig. 38- Teneur en proline (µg.100 mg ⁻¹ de MS) dans les tiges de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	113
Fig. 39- Teneur en proline (µg.100 mg ⁻¹ de MS) dans les feuilles de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles	115

La Liste des tableaux	Pages
Tableau 1 – Les caractéristiques du matériel végétal étudié	39
Tableau 2- Caractéristiques physico-chimiques de la bentonite utilisée	43
Tableau 3- Solution nutritive de Hoagland	43
Tableau 4- Composition de la solution saline	45
Tableau 5- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, du taux de germination à 48 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones .	52
Tableau 6. ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, du taux de germination à 48 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl .	53
Tableau 7. ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, du taux de germination à 96 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones	54
Tableau 8. ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, du taux de germination à 96 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl .	55
Tableau 9. ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, de la valeur germinative à 48 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones	56
Tableau 10- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, de la valeur germinative à 48 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl .	57
Tableau 11- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, de la valeur germinative à 96 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones .	58
Tableau 12- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, de la valeur germinative à 96 heures des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl .	59
Tableau 13- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des sucres totaux solubles à 48 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones .	61
Tableau 14- ANOVA à deux facteurs mélangé aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, des sucres totaux solubles , après 48 heures de germination, des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl .	62
Tableau 15- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des sucres totaux solubles à 96 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des phytohormones .	63
Tableau 16- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, des sucres totaux solubles , après 96 heures de germination , des	64

deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Tableau 17- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles** après 48 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**. 65

Tableau 18- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles**, après 48 heures de germination, des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**. 66

Tableau 19- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles** après 96 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**. 68

Tableau 20- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles**, après 96 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**. 69

Tableau 21- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **surface des racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 76

Tableau 22- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **biomasse sèche racinaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 78

Tableau 23- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de **l'indice de tolérance à la salinité (ITS)** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 79

Tableau 24- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **teneur en eau totale (%)** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 83

Tableau 25- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **teneur en eau des racines (%)** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 84

Tableau 26- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, du **contenu relatif en eau foliaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 86

Tableau 27- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de **Na⁺** dans les **feuilles** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 91

Tableau 28- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de **Na⁺** dans les **racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 92

Tableau 29- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, du **ratio sélectif Na⁺ feuilles/racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. 93

Tableau 30- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de K⁺ dans les feuilles de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	95
Tableau 31- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de Na⁺ dans les racines de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	96
Tableau 32- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du ratio sélectif K⁺ feuilles/racines de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	97
Tableau 33- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Na⁺/K⁺ foliaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	98
Tableau 34- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Na⁺/K⁺ racinaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	100
Tableau 35- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Na⁺/Ca⁺⁺ foliaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	101
Tableau 36- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Na⁺/Ca⁺⁺ racinaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	102
Tableau 37- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Ca⁺⁺/K⁺ foliaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	104
Tableau 38 - ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport Ca⁺⁺/K⁺ racinaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	105
Tableau 39- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des teneurs en protéines totales foliaires ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF) de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	111
Tableau 40- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des teneurs en proline ($\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les racines de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	112
Tableau 41- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des teneurs en proline ($\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les tiges de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	114
Tableau 42- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des teneurs en proline ($\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les feuilles de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl ₂ au stade 5 feuilles.	115

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	16
CHAPITRE I - CONSIDERATIONS BIBLIOGRAPHIQUES	19
I- LA SALINITE	19
1- Définition	
2- Origine et importance de la salinité	
II- LES EFFETS DE LA SALINITE SUR LES DIFFERENTS STADES PHYSIOLOGIQUES DE LA PLANTE	21
1- La germination	
2- La croissance	
3- Le développement végétatif	
4- L'état hydrique de la plante	
5- Le comportement hormonal de la plante sous l'effet du stress salin	
III- LES MECANISMES D'ADAPTATIONS DE LA PLANTE A LA SALINITE	28
1- Tolérance chez les plantes cultivées	
2- Réaction de la plante au stress	
3- Mécanismes de tolérance au stress salin	
CHAPITRE II - MATERIELS ET METHODES	39
1- Matériel végétal	
2- Méthodes d'étude	
2.1- Germination	
2.2- Méthodes d'analyses	
2.3- Croissance	
3- Analyse statistique	
CHAPITRE III- REPONSES DES VARIETES DE TOMATE AU STADE GERMINATION ET AU COURS DE LEUR CROISSANCE SOUS SALINITE	51
I - CARACTERISATION DES PARAMETRES DE LA GERMINATION DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN	51
1- Effets conjugués ABA, GA ₃ , AS et NaCl sur le taux de germination	
2- Effets conjugués ABA, GA ₃ , AS et NaCl sur la valeur germinative	
3- Effets conjugués ABA, GA ₃ , AS et NaCl sur les sucres totaux solubles dans la graines	

4-	Effets conjugués ABA, GA ₃ , AS et NaCl sur les protéines totales solubles dans la graine.	
II-	CARACTERISATION DES PARAMETRES DE CROISSANCE DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES	74
1-	Morphologie du système racinaire	74
2-	Surface des racines	
3-	Biomasse sèche racinaire	
4-	Indice de tolérance à la salinité.	
III-	CARACTERISATION DES PARAMETRES HYDRIQUES DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES	82
1-	Teneur en eau totale des plantes entières (TET)	82
2-	Teneur en eau des racines (TER)	
3-	Contenu relatif en eau foliaire (CREf)	
IV-	CARACTERISATION DES PARAMETRES MINERAUX DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES	90
1-	Variations du Na ⁺ dans les feuilles et les racines	90
2-	Variations de K ⁺ dans les feuilles et les racines	
3-	Rapport de sélectivité Na ⁺ /K ⁺ dans les feuilles et les racines	
4-	Rapport de sélectivité Na ⁺ /Ca ⁺⁺ dans les feuilles et les racines	
5-	Rapport de sélectivité Ca ⁺⁺ /K ⁺ dans les feuilles et les racines	
V-	CARACTERISATION DES PARAMETRES METABOLIQUES DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES	110
1-	Les caractéristiques des protéines totales foliaires	
2-	L'évolution de la teneur en proline dans les organes	
	CONCLUSION GENERALE	121
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	124
	ARTICLE SCIENTIFIQUE	138
	ANNEXE	151

INTRODUCTION

La tomate (*Lycopersicon esculentum* L.) est cultivée dans des pays à climat sec et chaud où les sols salés couvrent de grandes surfaces, ce qui pose le problème de son adaptation à la salinité pour son extension dans les surfaces cultivées. Dans les régions à climat méditerranéen, le problème de la salinité est accentué par la présence de concentrations élevées en chlorure de sodium dans les eaux d'irrigation.

Destinée à la consommation en frais ou à la transformation industrielle, la tomate est l'un des légumes le plus consommé principalement pour son apport en provitamine A sous forme de terpènes caroténoïdes (Boumendjel et al., 2012). C'est un produit agricole riche en éléments nutritifs, notamment en lycopène, caroténoïde prédominant de la tomate avec un taux de 80% (Rajoria et al., 2010). Le lycopène responsable de la couleur rouge foncé des fruits mûres de tomate a suscité beaucoup d'attention ces dernières années en raison de son effet bénéfique dans la prévention de certaines pathologies (Markovic et al., 2006 ; Sawadogo et al., 2015). Des études épidémiologiques ont en effet montré que la consommation de tomates et des produits à base de tomates pourraient prévenir certaines maladies chroniques tels que les cancers de la cavité buccale, du pharynx, de l'œsophage, de l'estomac, du rectum, de la prostate et du sein (Vaishampayan et al., 2007, Ferreira et al., 2000) ainsi que les risques de maladies cardiovasculaires (Riccioni, 2009).

En Algérie, la culture de la tomate occupe une place prépondérante dans l'économie agricole. Près de 33 000 ha sont consacrés annuellement à sa culture (maraîchère et industrielle), pour une production moyenne de 11 millions de quintaux avec des rendements moyens de 311 Qx/ha (MADR 2009). Ces derniers demeurent faibles et assez éloignés de ceux enregistrés dans d'autres pays du bassin méditerranéen (Tunisie, Maroc, Espagne, France, Italie) producteurs de tomate, où les rendements varient entre 350 Qx/ha à 1500 Qx/ha selon les statistiques de la FAO (2008).

Cependant, la demande alimentaire en ce produit est sans cesse croissante du fait d'une démographie croissante et l'utilisation de terres marginales, dont certains cas présentent une forte salinité. Dans de nombreuses zones de production agricole, l'utilisation de l'eau de qualité médiocre pour l'irrigation et l'application de quantités excessives d'engrais minéraux sont les principales causes du processus de salinisation des sols cultivés en tomate.

La salinité du sol est une contrainte abiotique majeure qui affecte négativement les aspects physiologique et biochimique de la plante, en entraînant une réduction de son rendement

(Ruiz-Lozano *et al.*, 2012 ; Almeida *et al.*, 2014). En plus, elle induit un stress osmotique, une sécheresse physiologique et un déséquilibre ionique, désactivant ainsi les fonctions vitales cellulaires de la plante (Djerroudi *et al.*, 2011 ; Taffouo *et al.*, 2013; Gupta and Huang, 2014).

Cette contrainte affecte à la baisse la disponibilité hydrique, réduit le taux de la respiration (Cramer *et al.*, 2013), la distribution des sels minéraux (Babu *et al.*, 2012) et les variations de la pression de turgescence (Shabala and Munns, 2012). Ainsi, les plantes déclenchent des mécanismes hormonaux, physiologique et biochimique soit en tolérant ou en résistant à cette contrainte (Almeida *et al.*, 2014 ; Eraslan *et al.*, 2015).

Le stress salin influe sur la croissance à travers de nombreuses facettes du métabolisme, tel que l'absorption des éléments nutritifs et leur distribution au sein de la plante, l'altération de la photosynthèse (Taffouo *et al.*, 2013), la synthèse des protéines, l'accumulation des solutés organiques, l'équilibre hormonal et la disponibilité de l'eau (Karuppasamy *et al.*, 2014). En outre, la réduction de la croissance due à la salinité est également attribuable à la toxicité des ions et au déséquilibre nutritif. Cet état entraîne non seulement l'augmentation de l'accumulation du sodium (Na^+) et du chlorure (Cl^-) dans les plantes, mais aussi il affecte l'antagoniste de l'absorption des éléments essentiels comme le potassium (K^+), le calcium (Ca^{++}) et le magnésium (Mg^{++}) en compétition avec le Na^+ et les nitrates (NO^{--}) par contraste avec le Cl^- (Zörb *et al.*, 2005).

De nombreux chercheurs ont axé leurs travaux notamment sur la sélection des variétés adaptées à ces régions, soit par une amélioration génétique qui reste, sans doute le moyen le plus accessible ou par une étude approfondie des différents mécanismes d'adaptation. L'amélioration de la tolérance à la salinité serait d'une grande valeur pour une culture modérément sensible comme la tomate, quand elle est cultivée sur des sols qui ont des problèmes de salinité. Dans les dernières décennies, des progrès considérables ont abouti à la recherche de plantes tolérantes à la salinité par la sélection conventionnelle et les techniques de sélection (Ashraf, 2002). Alors que la plupart des procédures de sélection sont basées sur les différences de caractères agronomiques, qui représentent la combinaison des effets génétiques et environnementaux sur la croissance des plantes et intègrent les mécanismes physiologiques conférant la tolérance à la salinité (Ashraf and Harris, 2004).

Ces mécanismes d'adaptation utilisés par la plante pour survivre à la salinité ne sont pas encore bien compris. La contrainte principale est qu'il existe très peu d'indicateurs pour la tolérance ou la résistance à la salinité des plantes qui pourraient pratiquement être utilisés par les sélectionneurs pour l'amélioration de la tomate ou d'autres spéculations vis-à-vis de la salinité des sols . Ceci est en partie dû au fait que les mécanismes de tolérance à la salinité sont

si complexes que la variation se produit non seulement entre les espèces mais, dans de nombreux cas, également entre les variétés d'une même espèce (Ashraf, 2002).

Des travaux ont été menés sur le comportement des espèces végétales à la salinité, en présence seulement du chlorure de sodium (Perez-Alfocea et *al.*, 1996 ; Shibli et *al.*, 2007 ; Rivero et *al.*, 2014). Alors, que très peu d'études se sont intéressées à la physiologie et la biochimie des plantes de la tomate stressée simultanément aux chlorures de sodium et de calcium.

Le présent travail a pour objectif de suivre dans une première étape, les réponses des graines de deux variétés de tomate industrielle soumises à un régime hormonal sous salinité au NaCl. Dans une seconde étape, nous suivrons par une analyse de la croissance des plantes et des caractéristiques hydriques et minérales sous contrainte saline au NaCl associé au CaCl₂, cultivées sur substrat sableux et substrat sableux bentonisé. Cette expérimentation s'achève par un examen des paramètres biochimiques pour évaluer la réponse des plantes sous ce régime salin.

CHAPITRE I - CONSIDERATIONS BIBLIOGRAPHIQUES

I- LA SALINITE

1- Définition

La salinité des sols est caractérisée par une forte concentration de sels solubles. Les sols sont classés comme salins où la conductivité électrique d'un extrait de pâte saturée à 25°C (CE_{eps}) est égale ou supérieure à 4 dS/m ou plus (USDA-ARS, 2008), ce qui équivaut à environ 40 mM de NaCl et génère une pression osmotique d'environ 0,2 MPa. Cette définition de la salinité qui dérive de la CE_{eps} , réduit considérablement le rendement de la plupart des espèces cultivées.

Il est prouvé que la salinité est liée étroitement avec les cations Na^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+} , tandis que le Cl^- , le sulfate (SO_4^{2-}) et le bicarbonate (HCO_3^-) sont des anions qui contribuent à la salinité du sol. Toutefois, le NaCl est considéré comme le sel le plus important parce que le Na^+ et le Cl^- sont toxiques pour les plantes quand ils sont accumulés avec des fortes concentrations (Kaewmanee et al., 2013). En plus, les concentrations élevées de Na^+ dans la solution du sol entraîne une détérioration de la structure du sol, ce qui exacerbe l'effet de la salinité en empêchant le drainage ainsi que la disponibilité de l'eau sera affectée en rendant le sol sec (Bennett et al., 2009). En présence de fortes concentrations de NaCl, la plupart des plantes exclut le Na^+ et le Cl^- par les racines et l'eau sera captée par le sol (Munns, 2005). La salinité réduit les rendements des cultures agricoles dans de nombreuses régions arides et semi-arides du monde où la pluviométrie est insuffisante pour un lessivage des sels dans la zone racinaire (Rengasamy, 2006).

La conséquence des phénomènes écologiques, les sols sont classés selon leurs propriétés physico-chimiques. Selon l'équipe du laboratoire Américain de la salinité (USDA) en 1955, a établi un système de classification des sols salins et sodiques en trois grandes catégories :

Les sols salins : Les sols salins sont définis comme ayant une conductivité électrique (CE) supérieure à 4 déciSiemens/mètre (dS/m) et le taux de sodium échangeable moins de 13. Ce type de sol contient une grande quantité de sels solubles est suffisamment élevée pour inhiber la germination des graines et la croissance de la plupart des plantes cultivées. Les sols salins sont caractérisés par leur forte concentration en NaCl et un potentiel osmotique élevé.

Les sols salins-alcalins : les sols salins-alcalins ont une CE supérieure à 4 dS/m et un taux de sodium échangeable supérieur à 13. Ce sol contient suffisamment de sodium échangeable pour inhiber la croissance de la plupart des plantes cultivées.

Les sols alcalins : Les sols alcalins ont une CE de moins de 4 dS/m et un taux de sodium échangeable supérieur à 13. Il est chargé de hautes concentrations en sodium échangeable.

Selon Darwish et *al.*, (2005), la salinité naturelle ou primaire est la plus répandue et la plus réalisée, tandis que la salinité secondaire, causée par l'érosion ou l'irrigation, ne cesse de croître. En dehors de la salinité naturelle, une proportion importante des terres agricoles cultivées est devenue saline à cause du défrichement ou de l'irrigation, qui tous deux causent une augmentation de la concentration des sels dans la zone racinaire et la nappe phréatique. Dans le monde, sur les 1500 millions d'hectares des terres agricoles non irriguées, les 32 millions d'hectares (2 %) sont affectés par la salinité secondaire à divers degrés. Parmi les 230 millions d'hectares des terres irriguées, 45 millions d'hectares (20 %) sont affectés par le sel (FAO, 2008). Les terres irriguées représentent seulement 15 % des terres cultivées, elles produisent un tiers de l'alimentation mondiale.

Les sels sont communs et leur présence dans les sols est nécessaire, car beaucoup des sels comme (les nitrates et le potassium) sont essentiels à la nutrition des plantes. Les sels ont pour origine l'altération des minéraux, la fertilisation minérale, l'amendement des sols par (le gypse, les composts et les fumiers) ou les apports d'irrigation (Seeling, 2009).

2- Origine et importance de la salinité

Malgré le caractère essentiel du chlorure de sodium et des microéléments comme pour toutes les plantes supérieures en tant qu'éléments minéraux nutritifs pour les nombreuses plantes halophiles et certaines espèces C4, l'accumulation de sel peut convertir les zones agricoles dans des environnements défavorables, réduire la biodiversité locale, limiter la croissance et la reproduction des plantes et peut conduire à la toxicité pour les plantes sensibles exemple les glycophytes. La plupart des plantes cultivées sont sensibles au stress salin, dont le NaCl entraîne une réduction des hydrates de carbone qui sont nécessaires pour la croissance cellulaire. Les glucides sont fournis principalement par le processus de la photosynthèse, sont généralement plus faibles dans les plantes exposées à la salinité et surtout le NaCl (Parida and Das, 2005), et ce serait en outre, conduire à une restriction de la disponibilité de l'eau et le déséquilibre dans l'absorption des éléments nutritifs par les plantes (Arzani, 2008) avec l'inhibition de la germination des semences en raison des perturbations ioniques, des effets osmotiques et toxiques.

La productivité agricole dans les régions arides et semi-arides est très faible. Cela est dû à une multitude de stress abiotiques. Parmi ces derniers, la salinité du sol limite la production agricole dans une grande mesure (Munns 2002). La présence de sel dans le milieu de croissance

provoque de nombreux effets néfastes sur la croissance des plantes, qui sont dues à un faible potentiel osmotique de la solution du sol (stress osmotique), les effets d'ions spécifiques (stress salin), les déséquilibres nutritionnels, ou une combinaison de ces facteurs (Marschner, 1995).

Tous ces facteurs entraînent des effets néfastes sur la croissance végétale et le développement aux niveaux physiologique et biochimique (Munns and James, 2003), et au niveau moléculaire (Tester and Devenport, 2003). L'équilibre osmotique est essentiel pour les plantes en croissance en milieu salin.

La plupart des cultures sont sensibles à la salinité provoquée par de fortes concentrations de sels dans le sol. Les influences les plus dominantes sur la variabilité du rendement (autres que le climat) sont les facteurs physico-chimiques du sol tel que la texture et la salinité (Whelan and McBratney, 2003).

La salinité limite l'absorption de l'eau par la plante en réduisant le potentiel osmotique et donc le potentiel total de l'eau du sol (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012). Les effets de la salinité sur les végétaux peuvent être de nature osmotique (réduction de l'absorption de l'eau par la plante après une pression osmotique élevée), toxique (transport et accumulation de quantités excessives de certains ions, notamment Na^+ dans les parties aériennes) ou nutritionnelle (déficience dans l'absorption de certains ions essentiels, K^+ et Ca^{++} en particulier) (Bacha *et al.*, 2015).

La salinité des sols est un stress abiotique majeur qui affecte les processus physiologiques et métaboliques, conduisant à la réduction de la croissance et du rendement (Shabala *et al.*, 2012). En effet, un grand nombre d'études ont été signalés concernant la réponse des plantes à l'environnement salin (Flowers, 2004 ; Maggio *et al.*, 2007 ; Kausar *et al.*, 2014).

II- LES EFFETS DE LA SALINITE SUR LES DIFFERENTS STADES PHYSIOLOGIQUES DE LA PLANTE

Le milieu salin provoque de nombreux effets négatifs sur le comportement physiologique de la plante, ce qui est dû au faible potentiel osmotique de la solution du sol (stress osmotique) et aux effets des ions spécifiques (stress salin), à un déséquilibre nutritionnel ou une combinaison de ces facteurs (Kausar *et al.*, 2014). Tous ces facteurs ont des effets négatifs sur la germination, la croissance et le développement des activités physiologiques et biochimiques chez les plantes (Rasool *et al.*, 2013).

En outre, la sensibilité d'une espèce au sel varie au cours de son développement. Il est bien établi que le comportement d'un végétal diffère suivant que la salinité du milieu extérieur

est maintenue constante, en continuelle augmentation ou fluctuante (Momayezi *et al.*, 2009). Des travaux montrent que la résistance à la salinité des plantes adultes est plus élevée que lors de la germination des graines du blé (El-Hendawy *et al.*, 2011) et la luzerne (Khan and Gul, 2006). Cependant d'autres chercheurs expliquent que la comparaison entre les différents stades de la plante est extrêmement difficile, car les critères utilisés ne pouvant être les mêmes ; mais il est évident qu'une plante, pour être utilisable sur sol salé, doit à la fois germer, croître, produire et éventuellement se reproduire de la façon satisfaisante dans de telles conditions.

1- La germination

La germination des graines est une étape importante et vulnérable pour le cycle de développement des angiospermes terrestres et de déterminer l'établissement du semi et la croissance des plantes. Malgré l'importance de la germination des graines sous stress salin (Zhang *et al.*, 2014), le mécanisme de la tolérance à la salinité chez les graines est relativement mal compris, en particulier en comparaison avec la quantité d'information actuellement disponible sur la physiologie et la biochimie des végétaux de la tolérance à la salinité (Rivero *et al.*, 2014 ; Parihar *et al.*, 2015).

Bien que, la salinité des sols constitue un facteur limitant en agriculture, car elle inhibe la germination et le développement de la plantule. Le chlorure de sodium présent dans le sol retarde la germination des graines (Siddique *et al.*, 2015). La présence de NaCl dans la solution nutritive freine la germination d'autant plus que la concentration saline est élevée (Saeed *et al.*, 2014). Selon les mêmes auteurs, la présence de chlorure de sodium entraîne une augmentation de la durée du processus de la germination et retarde par conséquent la levée, car, les stress salin et osmotique sont responsables à la fois de l'inhibition ou un retard de germination et de la levée des graines.

D'autres travaux montrent que l'effet du stress salin sur la germination peut être attribué soit à un effet osmotique et/ou une toxicité des ions spécifiques à l'émergence de la racine ou le développement des semis (Abdelkader *et al.*, 2015). Ainsi, la germination, la levée et la survie précoce sont particulièrement sensibles à la salinité du substrat, cependant, la réussite du semis dépend de la fréquence et la quantité des précipitations ainsi que sur la capacité de la semence à germer et de lever, tandis qu'il y a une diminution de l'humidité du sol et du potentiel osmotique (Cha-um *et al.*, 2013).

Selon Zapata *et al.*, (2004), la germination des graines de tomate est inhibée par des concentrations de 150 mM de NaCl, en revanche, chez les graines d'*Atriplex ssp*, ces concentrations n'entraînent qu'un simple retard de germination. Puisque, l'effet dépressif peut

être de nature osmotique ou toxique, selon les espèces, pour les graines de l'*Atriplex patula* ne germent qu'en présence de 20 g.l⁻¹ de NaCl, mais le font après passage dans l'eau distillée (Ungar, 1996). D'autres travaux signalent que seul le processus de germination, et non la capacité germinative, est altéré en milieu salé (Khan et al., 2009).

Le stress salin peut affecter la germination de deux façons :

- en diminuant la vitesse d'entrée et la quantité d'eau absorbée par les graines ;
- en augmentant la pénétration d'ions qui peuvent s'accumuler dans les graines à des doses qui deviennent toxiques.

La germination de la graine commence avec son imbibition dans l'eau suivie de l'activation des systèmes biochimiques conduisant à la rupture de la couche de recouvrement et culmine avec l'émergence de la radicule (Khan et al., 2009). Ce processus est inhibée par la salinité du substrat en raison de l'imbibition inadéquate, la toxicité ionique, l'interférence avec le métabolisme, la destruction des enzymes et le déséquilibre des régulateurs de croissance (Ungar, 1995).

Les graines des plantes halophiles sont généralement plus tolérantes au stress salin et à la température lors de leur stockage dans le sol et germent généralement au printemps dans les régions tempérées ou après les pluies de mousson dans les régions subtropicales où la salinité du sol et la température est réduite (Khan et al., 2009). Cependant, au moment de la germination, ces graines deviennent également plus sensibles aux petites perturbations dans les différents niveaux de salinité, d'eau, de lumière et de température (Khan et al., 2009).

La survie des plantes, dans un milieu donné, dépend en grande partie de leur réaction au stade de germination et aussi à l'intra spécificité variétale. Dans une étude comparative entre le blé dur et l'orge, le blé dur s'avère plus sensible au NaCl au stade percée de la radicule et l'émergence du coléoptile que l'orge, qui, lui, a montré une résistance (Garthwaite et al., 2005). Chez l'*Atriplex halimus* L., la vitesse de germination est ralentie à partir de 9 g.l⁻¹ de NaCl ; est d'avantage inhibée à des concentrations plus élevées, cette inhibition est de nature osmotique (Khan et al., 2009).

Cela pourrait expliquer le fait que les graines obtenues à partir de plantes cultivées dans des milieux salins peuvent être plus tolérantes à la salinité que ceux des milieux non salins, mais une telle augmentation de la tolérance n'a pas toujours été observée (Bewley, 1997).

2- La croissance

L'exposition des plantes au stress salin débute habituellement avec l'exposition des racines à ce stress. Etant donné, que la salinité dans le sol affecte la disponibilité des éléments nutritifs et de l'eau, en créant un stress osmotique, c'est la sécheresse physiologique, en provoquant la réduction générale de la croissance et de la photosynthèse des plantes (Munns and Tester, 2008). Cependant, le phénomène de l'inhibition de la croissance est d'après Munns *et al.*, (2006) due à deux raisons, tout d'abord, la présence de sel dans la solution du sol qui réduit la capacité de la plante à absorber l'eau, et cela conduit à une croissance plus lente, par effet osmotique ou un déficit hydrique. Et à des quantités excessives de sel dans le flux de transpiration qui endommagent les cellules foliaires responsables de la transpiration qui réduit encore la croissance.

En conséquence, la salinité affecte fortement la croissance des racines et la morphologie, les différentes réponses aux niveaux physiologiques, biochimiques et moléculaires sont détectées, même dans les différentes zones racinaires (Sharp *et al.*, 2004). Ces changements dans le système racinaire vont causer un changement dans le bilan hydrique, ionique et la production de signaux (hormones) qui communiquent des informations à la tige (Munns *et al.*, 2000). La plante entière est alors affectée lorsque les racines se développent dans un milieu salin ; la biomasse racinaire est affectée négativement (Saboora *et al.*, 2006).

Des expériences ont confirmé que la salinité réduit la capacité des plantes à utiliser l'eau et elle entraîne une réduction du taux de croissance, ainsi que des changements dans les processus métaboliques de la tomate (Cramer *et al.*, 1995 ; Cuartero and Fernandez-Munöz, 1998). Gama *et al.*, (2007), expliquent chez les plantes qui poussent dans des conditions salines sont stressées essentiellement de trois manières :

- 1° La réduction de leur potentiel hydrique dans la zone racinaire provoquant un déficit en eau ;
- 2° Une phytotoxicité de ces ions tels que le Na^+ et le Cl^- ;
- 3° Un déséquilibre des éléments nutritifs par la dépression dans l'absorption et/ou le transport.

La salinité affecte les plantes physiologiquement à bien des égards, leurs réponses varient considérablement selon l'espèce, le stade de croissance, les conditions climatiques de la culture (Ashraf *et al.*, 2008). Ainsi, les plantes halophytes dicotylédones montrent une croissance optimale à des concentrations de 50-250 mM de NaCl (Flowers *et al.*, 1986), tandis que les halophytes monocotylédones poussent généralement de manière optimale en l'absence

de sel ou, si la croissance est stimulée par une faible concentration de 50 mM de NaCl ou moins (Glenn *et al.*, 1999).

La réponse de la croissance de différentes plantes à la salinité indique que la réaction de certains chevauchements d'espèces cultivées/halophytes (Maas, 1986). La position individuelle d'une espèce ou d'une variété dans ce spectre n'est pas constante mais peut changer en fonction des facteurs tels que l'âge de la plante, le climat, le régime de l'humidité du sol, la fertilité des sols et les pratiques culturelles (Munns and Tester, 2008).

3- Le développement végétatif

La présence dans le sol de fortes teneurs en sel a le même effet que la sécheresse, en réduisant la quantité d'eau assimilable par les racines des plants. Cet effet résulte de la différence des concentrations de sel entre les végétaux et le sol ; le gradient osmotique créé entre le sol et la plante empêche l'absorption de l'eau par les racines et, s'il est suffisamment élevé, provoque le dessèchement de la plante. Selon le degré de salinité, cet effet réduit la capacité de croissance des cultures et diminue les rendements annuels (Flowers and Colmer, 2008).

La salinité affecte négativement le développement de la plante, notamment en réduisant la croissance de la partie aérienne chez les glycophytes. Un retard de croissance important est signalé chez la plupart des glycophytes dès 50 mM dans la solution du sol (Zhang *et al.*, 2011).

Par contre chez les halophytes, la croissance ne semble guère diminuer que pour des concentrations beaucoup plus élevées, l'exemple des espèces de l'*Atriplex halimus* L. à partir de 500 mM de NaCl voit sa production diminuer (Debez *et al.*, 2003), et de *Cacile maritima* la masse de la partie aérienne n'est réduite qu'à des concentrations de NaCl relativement élevées (300 à 500 mM), alors qu'à 100 mM de NaCl aucun effet n'est observé (Debez *et al.*, 2006).

L'inhibition de la croissance observée dans de nombreuses plantes soumises à la salinité est souvent associée à une diminution de leur capacité de photosynthèse. La baisse des taux de photosynthèse nette induite par la salinité diffère dans les différents génotypes. En général, les taux de photosynthèse nette et de conductance stomatique des génotypes tolérants au sel sont moins affectés par la salinité par rapport aux génotypes sensibles au sel (Lopez-Climent *et al.*, 2008).

La limitation induite par le sel de la performance photosynthétique peut être due à une limitation stomatique (Debez *et al.*, 2008). Depuis, la salinité limite fortement la fixation photosynthétique du CO₂, le taux d'absorption d'énergie lumineuse par les pigments

photosynthétiques dépasse le taux de sa consommation dans les chloroplastes (Foyer and Noctor, 2005).

La réduction de la croissance due à la salinité est également attribuée à la toxicité d'ions et au déséquilibre nutritionnel, ce qui provoque non seulement une accumulation élevée de sodium (Na^+) et de chlorure (Cl^-) dans les plantes, mais aussi affecte l'absorption des éléments nutritifs antagonistes essentiels tels que le potassium (K^+), le calcium (Ca^{2+}) et le magnésium (Mg^{2+}) en concurrence avec le Na^+ et les nitrates (NO_3^-) en contraste avec le Cl^- (Zörb *et al.*, 2005). Le Stress salin en plus des composants connus du stress osmotique et à la toxicité d'ions, se manifeste aussi comme un stress oxydatif (Esfandiari *et al.*, 2007).

4- L'état hydrique de la plante

La salinité élevée provoque deux effets du stress hyper-ionique et hyper-osmotique, et la conséquence est peut-être la disparition de la plante (Zhu, 2001). Le plus souvent, le stress est causé par de fortes concentrations de Na^+ et de Cl^- dans la solution du sol. Le bilan hydrique de la plante affecte et cause probablement la réduction initiale de la croissance (Yeo, 1998).

En conséquence, l'état hydrique de la feuille est perturbé par la présence des sels minéraux à fortes concentrations dans la solution nutritive, de même, les potentiels hydrique et osmotique sont cependant abaissés (Chaves *et al.*, 2009). La diminution des potentiels hydrique et osmotique en présence de sel dans le milieu de culture est observée chez diverses espèces : *Hordeum vulgare* (Horie *et al.*, 2011), *Oryza sativa* (Habib *et al.*, 2013), *Lycopersicon esculentum* L. (Rivero *et al.*, 2014), *Durum wheat* (Ouerghi *et al.*, 2015).

Lors d'un déficit hydrique, l'activité physiologique de la feuille, et plus particulièrement la photosynthèse et la conductance stomatique sont affectées, car, la photosynthèse, avec la croissance cellulaire, sont parmi les principaux processus touchés par la salinité (Ashraf and Harris, 2013). Cependant, la réduction de la photosynthèse est liée à la diminution du potentiel hydrique foliaire, qui dépend à la fois de la fermeture des stomates, avec pour conséquence une diminution de la conductance et la diffusion du CO_2 et d'une limitation biochimique du chloroplaste à fixer le CO_2 (Flexas *et al.*, 2007).

Le contrôle de la régulation stomatique fait intervenir la turgescence cellulaire mais également des messagers racinaires, comme l'acide abscissique (ABA) (Verslues *et al.*, 2006). Dans une telle situation, l'altération de l'état hydrique de la feuille peut conduire à augmenter la sensibilité des stomates à l'ABA (Verslues *et al.*, 2006).

Toutefois, le potentiel osmotique ne suffirait pas à lui seul à caractériser l'état hydrique des plantes soumises au sel, la connaissance de la turgescence s'impose pour établir le bilan hydrique, pour le contrôle de la résistance stomatique et de la transpiration (Kaya *et al.*, 2001).

L'état hydrique de la plante est difficile à évaluer car il peut changer tellement de minute en minute, autant que la conductance stomatique sur laquelle, à court terme, il dépend entièrement. En outre, le contenu relatif en eau ou « Relative Water Content » peut avoir une signification physiologique directe de l'état hydrique du végétal, étant relié au volume vacuolaire, il peut permettre de connaître durant le stress la concentration en solutés ou une accumulation active des composants osmotiques (Lafitte, 2002). Le RWC, même si une méthode commode et largement utilisé pour évaluer l'état de l'eau de la plante.

En milieu salin, les plantes absorbent des quantités importantes de sodium et de chlore, mais le transport et l'accumulation de ces éléments semblent souvent dépendre du degré de tolérance de l'espèce considérée (Munns *et al.*, 2006). L'augmentation de la teneur de solutés dans les cellules des plantes traitées à la salinité provoque une sortie d'eau, un RWC faible sous l'effet de NaCl. Ceci est prouvé dans les mesures de la relation hydrique chez le blé dur, lorsque la pression de turgescence (calculée à partir de la différence entre le potentiel hydrique total et le potentiel osmotique) demeure inchangée par la salinité, mais le RWC significativement diminue (Rampino *et al.*, 2012).

5- Le comportement hormonal de la plante sous l'effet du stress salin

On pense que l'effet dépressif de la salinité sur la germination pourrait être lié à une baisse des niveaux d'hormones endogènes (Peleg *et al.*, 2011). Toutefois, l'intégration des régulateurs de croissance végétale chez de nombreuses cultures légumières améliore la performance des graines. Par ailleurs, les différentes hormones telles que, l'ABA, la GA₃, l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène jouent un rôle important dans la réponse des plantes aux conditions de stress.

Les traitements physiologiques afin d'améliorer la germination des graines sous diverses conditions de stress sont intensivement étudiés dans les deux dernières décennies, ainsi, des efforts concertés sont entrepris pour atténuer les effets néfastes de la salinité en application des régulateurs de croissance végétale (Shabala and Munns, 2012). Ainsi, les effets néfastes des sels élevés sur la germination des graines de tomate, peuvent être réduits dans une certaine mesure par des apports exogènes avec la bonne concentration d'une hormone appropriée.

Toutefois, l'hormone végétale, acide abscissique (ABA), est impliquée dans le contrôle des processus de développement, telle que la dormance des graines et des bourgeons (Gavassi

et *al.*, 2014). Elle supprime la croissance et favorise la sénescence (Yamburenko et *al.*, 2013). Sa biosynthèse est stimulée par le stress, en particulier les contraintes associées à la déshydratation (sécheresse, salinité, froid), ainsi, son rôle majeur dans la réponse des plantes aux facteurs de stress abiotiques et la défense contre les pathogènes (Qin et *al.*, 2011). Les récepteurs et les composantes essentielles de la signalisation de l'ABA sont identifiés (Raghavendra et *al.*, 2010). La signalisation de l'ABA conduit à des changements dans l'expression de plusieurs milliers de gènes nucléaires et interagit avec les réseaux de signalisation d'autres facteurs tels que la lumière (Lau and Deng, 2010), les sucres (Wingler and Roitsch, 2008) et d'autres hormones.

Par ailleurs, l'analyse de l'impact de l'ABA, un puissant inhibiteur de la germination des graines chez *Brassica napus*, montre que ni le potentiel osmotique de l'axe de la cellule de l'embryon, ni leur capacité d'absorption de l'eau sont affectés par la présence de l'ABA, mais plutôt le relâchement de la paroi cellulaire est empêché, ce qui entraîne l'inhibition de la germination (Gimeno-Gilles et *al.*, 2009). L'effet inhibiteur du stress salin sur la germination des graines est atténué par des phytohormones, y compris l'acide gibbérellique (GA₃) (Gavassi et *al.*, 2014), l'éthylène (Chang et *al.*, 2010), la cytokinine (Ismail, 2003) et les molécules messagères tels que l'oxyde nitrique (NO) (Zhao et *al.*, 2007). Toutefois, Kaur et *al.*, (1998) rapportent que l'application de la GA₃ augmente le pourcentage de germination, la croissance des racines et aide à surmonter les effets préventifs du stress salin sur la germination, en plus améliore la mobilisation des réserves d'amidon et l'augmentation de l'activité de l'amylase dans les cotylédons, ce qui conduit finalement à une meilleure croissance des plants. En effet, plusieurs enzymes sont sécrétées en réponse à la gibbérelline, en plus la GA₃ est connue pour induire une augmentation de l'activité de la phytase et l'acide phosphatase chez le seigle et l'orge au cours du processus de germination (Nasri et *al.*, 2014). Kaur et *al.*, (1998) mentionnent que les graines dont la germination est inhibée par de forte salinité peuvent être cultivées dans un milieu fourni avec de la GA₃.

Autre phytohormone, l'acide salicylique est un composé phénolique, il joue un rôle important dans le mécanisme de défense comme un régulateur contre les contraintes biotiques et abiotiques (Shahba et *al.*, 2014). Il semble aussi, qu'il provoque la diminution de l'effet toxique et néfaste du stress salin et augmente la germination (Echi et *al.*, 2013). En outre, il est largement rapporté que l'acide salicylique inhibe la germination des graines par une dose-dépendante chez de nombreuses espèces (Jayakannan et *al.*, 2015), bien que, l'effet inverse a également été rapporté dans des conditions de stress salin (Lee et *al.*, 2010).

En revanche, les plantes produisent des protéines en réponse aux stress abiotiques et biotiques et beaucoup de ces protéines sont induites par des phytohormones telles que l'ABA et l'acide salicylique (Shahba et *al.*, 2014), en même temps, l'acide salicylique est impliqué dans la synthèse de la kinase, c'est une protéine connue, qui joue un rôle important dans la régulation et la différenciation de la division cellulaire.

III- LES MECANISMES D'ADAPTATIONS DE LA PLANTE A LA SALINITE

1- Tolérance chez les plantes cultivées

Les plantes diffèrent grandement dans leur tolérance à la salinité, comme reflètent leurs différentes réponses à la croissance. Parmi les cultures maraichères, la fève (*Vicia fabae*) peu tolérante, la betterave rouge (*Beta vulgaris*) tolérante et la tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) moyennement tolérante.

La variation de la tolérance à la salinité des espèces dicotylédones est encore plus grande que celle des espèces monocotylédones. Certaines légumineuses sont très sensibles, d'autant plus sensible que le riz (*Oryza sativa*) (Taffouo et *al.*, 2009) ; la luzerne (*Medicago sativa*) est très tolérante, et les halophytes telles que (*Atriplex* spp.) continue de croître à des salinités supérieures à celles de l'eau de mer (Flowers and Colmer, 2008). Beaucoup d'halophytes dicotylédones nécessitent une concentration assez élevée de NaCl (100 à 200 mM) pour une croissance optimale (Flowers et *al.*, 2010).

Les espèces tolérantes et en particulier les halophytes accumulent des quantités importantes de sodium dans la partie aérienne, alors que les racines sont moins riches en sodium que les feuilles (Flowers and Colmers, 2008), l'exemple de *Beta vulgaris* (Turan et *al.*, 2009), de l'*Atriplex halimus* (Silveira et *al.*, 2009), de *Crithmum maritimum* L. (Atia et *al.*, 2011). Alors que chez les glycophytes, comme le haricot, l'abricotier et l'avocatier, il y a une limitation de la migration du sodium vers les feuilles d'où des difficultés d'ajustement osmotique en milieu riche en sels et des troubles d'alimentation au niveau des racines (Ashraf, 2004).

Presque la totalité de l'abaissement du potentiel osmotique est due à l'absorption du Na⁺ et du Cl⁻ chez les halophytes et les glycophytes (Hanana et *al.*, 2011). La plupart des plantes excluent le Na⁺ et le Cl⁻ par les racines tandis que l'eau est captée par le sol (Munns, 2005). Les halophytes, représentent la flore naturelle des sols très salins, sont capables de maintenir cette exclusion à des salinités plus élevées que les glycophytes. Par exemple, l'espèce *Hordeum marinum*, exclut à la fois le Na⁺ et le Cl⁻ au moins jusqu'à 450 mM de NaCl (Garthwaite et *al.*, 2005). Parce que la salinité est une caractéristique commune des régions arides et semi-arides, qu'il n'est pas étonnant que les plantes développent des mécanismes pour tolérer le faible

potentiel d'eau des sols causé par la salinité et la sécheresse, ainsi la tolérance au stress osmotique est une caractéristique majeure des glycophytes et des halophytes.

2- Réaction de la plante au stress salin

Pour comprendre les mécanismes physiologiques responsables de la tolérance à la salinité chez les espèces végétales, il est nécessaire de savoir si leur croissance est limitée par l'effet osmotique du sel dans le sol, ou l'effet toxique du sel dans la plante. Dans la plus simple analyse de la réponse d'une plante au stress salin, la réduction de la croissance se déroule en deux phases selon Munns, (2005) : une réponse rapide à l'augmentation de la pression osmotique externe, et une réponse plus lente due à l'accumulation de Na^+ dans les feuilles.

Phase 1 : L'effet osmotique, qui commence immédiatement après l'augmentation de la concentration en sel dans les racines autour d'un certain seuil, le taux de croissance diminue significativement (Munns, 2005). Chez les céréales, l'effet majeur de la salinité sur la surface foliaire totale est une réduction du nombre de talles, chez les espèces dicotylédones, l'effet majeur est spectaculaire, le raccourcissement individuelle de la taille des feuilles, ou le nombre de tiges. Curieusement, la croissance des tiges est plus sensible que la croissance des racines, un phénomène qui se produit également dans les sols déshydratés et pour lequel il n'existe encore aucune explication mécanique (Munns and Tester, 2008).

Phase 2 : les ions spécifiques, la phase de réaction des plantes à la salinité commence quand le sel s'accumule à des concentrations toxiques dans les feuilles âgées, puis elles meurent. Le stress osmotique non seulement a un effet immédiat sur la croissance, mais il a aussi un effet plus important sur le taux de croissance que le stress ionique. Pour la plupart des espèces, le Na^+ semble atteindre une concentration toxique, avant le Cl^- , et donc la plupart des études se sont concentrées sur l'exclusion de Na^+ et le contrôle du transport de Na^+ dans la plante (Munns and Tester, 2008).

Cependant, pour certaines espèces, telles que le soja, les agrumes et la vigne, l'ion Cl^- est considéré comme le plus toxique (Storey and Walker, 1999). La preuve en est l'association entre les différences génétiques dans le taux d'accumulation de Cl^- dans les feuilles et la tolérance à la salinité de la plante. Cette différence peut survenir parce que le Na^+ est retenu de manière efficace dans les racines et les tiges ligneuses qui atteignent peu les feuilles, et l'ion K^+ devient le principal cation. Ainsi Cl^- , qui continue de passer à la lamina, devient le composant le plus toxique significatif de la solution saline (Munns and Tester, 2008).

3- Mécanismes de tolérance au stress salin

Les mécanismes de tolérance à la salinité se répartissent en trois catégories :

3.1- Tolérance au stress osmotique.

Le stress osmotique réduit immédiatement l'expansion des cellules dans les racines et les jeunes feuilles et provoque la fermeture des stomates. Une diminution de la réponse au stress osmotique entraînerait une croissance plus grande de la feuille et de la conductance stomatique, mais l'augmentation de la surface foliaire qui en résulte serait bénéfique pour les plantes qui ont suffisamment d'eau disponible. Une plus grande expansion de la surface foliaire serait productive quand un approvisionnement en eau est assuré, mais pourrait être indésirable dans les systèmes où l'eau est limitée (Munns and Tester, 2008).

La diminution du taux de croissance des feuilles, après une augmentation de la salinité des sols est principalement due à l'effet osmotique du sel autour des racines. Une augmentation soudaine de la salinité des sols provoque la perte d'eau des cellules foliaires, mais cette perte de volume cellulaire et la turgescence est transitoire. En quelques heures, les cellules retrouvent leur volume initial et grâce à la turgescence d'ajustement osmotique, mais malgré cela, le taux d'élongation cellulaire est réduit (Rivero et *al.*, 2014).

Les plantes modifient la composition de leur « sève », elles peuvent accumuler le Na^+ et le Cl^- pour ajuster la pression osmotique et la turgescence des tissus nécessaires pour maintenir la croissance (Almeida et *al.*, 2014). Cette accumulation doit être compatible avec une tolérance métabolique de la concentration ou avec une compartimentation entre les divers composants de la cellule ou de la plante. Elle nécessite relativement peu de dépense d'énergie. En revanche, si cette accumulation n'a pas lieu, la plante devra synthétiser des solutés organiques pour ajuster sa pression osmotique. Il faudra une importante biomasse pour assurer la dépense énergétique nécessaire à une telle synthèse (Almeida et *al.*, 2014).

La réduction de développement des feuilles est due au sel du milieu extérieur de la racine, cependant, cette réduction est largement due à l'effet osmotique du sel (Davenport et *al.*, 2005). L'ajustement osmotique apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation à la salinité (Silveira et *al.*, 2009). L'intérêt croissant qui lui est porté est lié aux différents facteurs : l'ajustement osmotique permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...), il peut intervenir à tous les stades du développement et son caractère inductible suggère qu'il n'a pas (ou peu) d'incidence sur le rendement potentiel (Munns et *al.*, 2006).

3.2- L'excrétion

Elle se fait par les glandes et les poils vésiculeux ; elle est propre aux halophytes (Khan and Gul, 2006) et permet le maintien d'une concentration constante de sel dans les cellules foliaires grâce à un mécanisme actif de transport contre un gradient de concentration.

L'évitement permet le maintien d'un potentiel hydrique élevé dans la plante. Ceci peut être obtenu par une réduction de la transpiration qui est souvent associée à une réduction de la productivité (Yoshida et *al.*, 2015). La limitation de la transpiration est en effet en grande partie obtenue par une fermeture des stomates qui limite l'assimilation du gaz carbonique et la photosynthèse (Kaymakanova and Stoeva, 2008). D'autres mécanismes, moins «contre-productifs», peuvent toutefois également entrer en jeu : le maintien d'une teneur élevée en gaz carbonique dans la chambre sous-stomatique ou recyclage du gaz carbonique issu de la respiration (Flexas et *al.*, 2007). La fermeture des stomates est sensible à des messages émis par les racines et transmis aux feuilles via le xylème, messages «informant» ces dernières de la réduction des disponibilités en eau au niveau du sol (Chaves et *al.*, 2009).

La transpiration peut enfin être affectée par le phénomène d'enroulement foliaire, lui-même induit par la perte de turgescence (Hsiao et *al.*, 1984) l'enroulement foliaire, fréquent chez de nombreuses plantes cultivées (blé, sorgho..) peut donc être considéré comme un indicateur de perte de turgescence en même temps qu'un caractère d'évitement de la déshydratation.

3.3- Les cellules de signalisation du stress

Une réponse efficace à l'environnement est particulièrement importante pour les plantes, comme des organismes sessiles. Cela signifie une capacité des cellules environnantes rapidement le sens des signaux. Des signaux systémiques générés par les tissus exposés à la loi des stress abiotiques et biotiques dans la coordination et l'exécution des réponses au stress des plantes en termes d'ajustements métaboliques et développementaux. Sous l'effet de la salinité et de la sécheresse, ces réponses sont déclenchées par des signaux primaires du stress osmotique ou par les métabolites secondaires du signal que, généralement, augmentent ou diminuent dans un mode transitoire. Ces derniers comprennent des hormones (par exemple, l'ABA, l'éthylène et la cytokinine), ROS et des seconds messagers intracellulaires (par exemple des phospholipides, des sucres, etc.) (Hanana et *al.*, 2011).

La sécheresse et la salinité déclenchent la production de l'ABA dans les racines qui est transporté vers les pousses entraînant la fermeture des stomates et éventuellement restreindre

la croissance cellulaire. L'ABA est une hormone végétale, sesquiterpène (C15) lipophile, qui joue un rôle important dans plusieurs aspects de la croissance et du développement des plantes, en commençant par la germination jusqu'à la fructification, mais également, elle intervient dans l'adaptation aux stress abiotiques (Pardo, 2010). Elle est également impliquée dans la signalisation à longue distance du stress des racines aux feuilles (Rock et *al.*, 2010).

Au niveau des différentes membranes de la cellule, il existe des récepteurs du stress tels que les canaux à eau (aquaporines) et ioniques qui sont osmo- et mécano-sensibles (Rock et *al.*, 2010). Ces derniers interagiraient avec des protéines pseudo-réceptrices couplées elles-mêmes à d'autres protéines intracellulaires et dont l'investigation du mode d'action sur le métabolisme de l'ABA est en cours et fait l'objet de controverses entre les chercheurs (Pandey et *al.*, 2009 ; Park et *al.*, 2009). Ainsi, malgré la multitude et l'abondance des données physiologiques, biochimiques et moléculaires impliquant cette hormone dans les programmes de développement cellulaire ainsi que dans les réponses aux différents types de stress, les différentes voies qui les relient entre elles demeurent encore un vaste domaine à élucider (Rock et *al.*, 2010). La réduction de la turgescence des cellules suite au stress osmotique conduit à une synthèse et accumulation d'ABA qui va activé les mécanismes de réponse et d'adaptation au stress (Xiong and Zhu, 2002). Cette accumulation est variable selon les tissus (Chinnusamy et Zhu 2003). La nature des réponses cellulaires à l'ABA dépend du type de cellule, et cela n'exclut pas l'existence de différentes voies de signalisation par l'ABA au niveau d'un même type de cellules (Rock, 2000). L'ABA ajuste le statut hydrique de la cellule à travers la régulation de la fermeture des stomates et l'expression de gènes associés au transport d'ions et à la biosynthèse d'osmolytes et de protéines LEA (Shinozaki and Yamaguchi Shinozaki, 2007). Chez la vigne, des études récentes ont montré que l'ABA jouait un rôle capital dans l'induction de l'expression de gènes de réponse aux stress salin et hydrique (Cramer et *al.*, 2007). La transduction du signal ABA en vue de la fermeture des stomates (Wilkinson and Davies, 2002) ou de l'induction de l'expression de gènes de réponse au stress est réalisée via le calcium (Schroeder et *al.*, 2001). Shi et Zhu (2002) ont démontré que l'ABA induisait une augmentation de la transcription du gène *AtNHX1* via une protéine phosphatase ABI1. Qin et Zeevaart (2002) ont suggéré que l'ABA exerçait sur sa propre accumulation un rétrocontrôle négatif, mécanisme qui, dans le cas d'un excès d'ABA, provoque les réactions de catabolisme et de dégradation de l'ABA afin de réduire sa concentration.

L'expression des gènes de réponse à la salinité peut être aussi induite par l'application exogène d'ABA (Cramer et *al.*, 2007).

Les concentrations d'ABA dans la zone de croissance de l'orge traité au sel augmentent transitoirement, mais retournent à la valeur faible initiale après 24 h, alors que le taux de croissance des feuilles est encore réduit (Fricke et *al.*, 2004). Les mutants déficients d'ABA chez le maïs et la tomate de type sauvage ont généralement les mêmes taux de croissance dans les feuilles sous stress hydrique que salin (Voisin et *al.*, 2006), indiquant qu'il y a un autre facteur limitant. Les gibbérellines (GAs) sont un bon candidat. L'ABA peut inhiber l'élongation des feuilles de l'orge en abaissant la teneur des actifs en GA, comme indiqué par les traitements exogènes avec l'ABA et la GA et les mesures des GAs endogènes dans la zone d'élongation (Munns and Tester, 2008).

L'accumulation de preuves montre que les membres d'une classe de régulateurs négatifs de la croissance, les protéines DELLA sont responsables de la médiation de l'effet de croissance des gibbérellines dans un certain nombre d'espèces, et d'intégrer les signaux provenant d'une gamme de conditions et d'hormones de stress abiotique, notamment la salinité (Achard et *al.*, 2006). Les protéines DELLA peuvent être les coordinateurs centraux qui adaptent la croissance des plantes aux différents environnements (Achard et *al.*, 2006).

3.4- L'exclusion de Na⁺

Le génotype résistant recèle la faculté d'exclure le sel par les feuilles (Davenport et *al.*, 2005). L'exclusion se manifeste au niveau du transport à longue distance. James et *al.*, (2006) remarquent chez le blé dur, la migration du sodium vers les tiges et les feuilles pour se localiser à des teneurs d'autant plus élevées que l'absorption du K⁺ est diminuée sans être inhibée dans les milieux les plus concentrés.

Le site principal de la toxicité de Na⁺ pour la plupart des plantes est le limbe de la feuille, où le Na⁺ s'accumule après être transporté par le flux de transpiration, plutôt que dans les racines (Munns, 2002). Une plante transpire 50 fois plus d'eau que ce qu'elle conserve dans les feuilles (Munns et *al.*, 2006), excluant ainsi le Na⁺ des feuilles est important, d'autant plus, pour les espèces vivaces qu'annuelles, parce que les feuilles des plantes vivaces vivent et transpirent plus longtemps.

Il existe une forte corrélation entre l'exclusion du sel et la tolérance au sel chez de nombreuses espèces (Munns et James, 2003), récemment Haq et *al.*, (2009) rapportent chez *Oryza sativa*, ainsi que chez *Triticum durum* (Desf.) (James et *al.*, 2006). Dans ces espèces qui conservent le Na⁺ dans les racines ligneuses ou les tiges, il y a une forte corrélation entre l'exclusion de Cl⁻ et la tolérance au sel, comme le concombre (Huang et *al.*, 2009). La

concentration en Na^+ et Cl^- dans les racines est rarement beaucoup plus élevée que dans la solution externe, et est souvent inférieure (Munns, 2005).

Au niveau cellulaire, des quantités élevées de Na^+ et Cl^- arrivent dans les feuilles peuvent être tolérées par des adaptations anatomiques et intracellulaires partitionnement (Munns and Tester, 2008). Les halophytes dicotylédones illustrent deux types d'adaptations anatomiques induites par le sel : l'augmentation de la taille des cellules en raison de l'augmentation du volume de la vacuole (succulence) et l'excrétion de Na^+ et Cl^- par les glandes salines (trichomes modifiés) ou vessies (cellules de l'épiderme modifiées) (Munns, 2002).

La compartimentation est illustrée par les halophytes, qui détiennent des concentrations plus de 500 mM de NaCl sur une base du tissu de la feuille, mais qui ne montrent aucun signe de dommages (Flowers and Colmers, 2008). Les feuilles d'orge peuvent tolérer des concentrations proches de ces endommagements sans le montrer (Tavakkoli et al., 2011), comme de nombreuses autres espèces, dans ces espèces, le sel doit être séquestré dans les vacuoles.

Les enzymes halophytes ne sont pas plus tolérantes au sel in vitro que les enzymes correspondants non halophytes, suggérant la compartimentation de Na^+ est un mécanisme essentiel dans toutes les plantes, plutôt que le résultat de l'évolution de la tolérance des fonctions enzymatiques dans les plantes de milieux salins (Khare et al., 2015).

Ainsi, les différences dans les niveaux d'expression des AtNHX1 ou AtAVP1 peuvent affecter le potentiel de séquestration du Na^+ dans les vacuoles de la feuille. La tolérance à la salinité augmente la gamme des gènes des plantes des espèces surexprimant NHX ou AtAVP1 (Almeida et al., 2014), indique la faisabilité d'un tel mécanisme et suggère que ce processus est important pour la tolérance de Na^+ , non seulement chez *Arabidopsis*, mais aussi pour d'autres espèces végétales.

L'Augmentation de l'efficacité de la compartimentation intracellulaire peut expliquer les différences dans la tolérance à la salinité, est étroitement liées entre les espèces. Cette hypothèse est soutenue par les conclusions d'un stress salin qui induit beaucoup plus d'activités d'antiport Na^+/H^+ dans l'espèce tolérante au sel *Plantago maritima* que dans l'espèce sensible *Plantago médias* (Staal et al., 1991).

Nous concluons que l'exclusion de Na^+ demeure un facteur important, et l'augmentation de l'exclusion de Na^+ par les méthodes conventionnelles ou transgéniques pourraient augmenter la tolérance à la salinité, mais ces résultats indiquent d'autres mécanismes peuvent être importantes dans de nombreux espèces, en particulier à haute salinité.

La concentration de K^+ dans le cytoplasme par rapport à celle de Na^+ peut être un facteur contribuant à la tolérance à la salinité (Almeida et al., 2014). Chez *Arabidopsis*, une quantité supplémentaire de K^+ fournie allège le phénotype du SOS mutant, qui peut être due à une augmentation de la concentration de K^+ cytoplasmique. Selon Chen et al., (2005), il existe chez l'orge une corrélation négative entre le Na^+ actif et l'efflux de K^+ , l'âge du semis et la tolérance à la salinité de l'orge à la maturité. Ce phénomène peut être lié à l'état de K^+ de la racine, même si une forte relation entre concentration de K^+ de la feuille et la tolérance à la salinité n'a pas été montrée (Munns and Tester, 2008).

Souvent la question posée : « Pourquoi se concentrer uniquement sur le Na^+ , Pourquoi ne pas également envisager le Cl^- ? » Cette question concerne en particulier pour les espèces qui accumulent de fortes concentrations de Cl^- et non Na^+ dans les feuilles, par exemple comme le soja, boisé vivaces comme l'avocat, et les espèces qui sont couramment cultivés sur l'exclusion de Cl^- comme les porte-greffes de la vigne et des agrumes. Pour ces espèces, la toxicité Cl^- est plus importante que la toxicité Na^+ . Toutefois, cette déclaration ne signifie pas que Cl^- est plus toxique métaboliquement que Na^+ , plutôt ces espèces sont mieux à exclure Na^+ par les feuilles que Cl^- . Par exemple, le Na^+ n'augmente pas dans le limbe de la feuille de la vigne qu'après plusieurs années d'exposition aux sols salins, puis l'exclusion au sein du pousses racine, tige, et pétiole vers le bas, le Na^+ commence à s'accumuler dans le limbe de la feuille, tandis que les concentrations Cl^- augmentent progressivement dans le limbe (Prior et al., 2007). Ainsi, Na^+ peut être plus un soluté toxique, mais parce que la plante gère mieux le transport de Na^+ que le transport de Cl^- , le Cl^- devient un composant potentiellement plus toxique.

3.5- Tolérance des tissus

La tolérance nécessite la compartimentation de Na^+ et de Cl^- au niveau cellulaire et intracellulaire pour éviter des concentrations toxiques dans le cytoplasme, en particulier dans les cellules du mésophile de la feuille (Munns, 2005). La toxicité se produit avec le temps, après que le Na^+ dans les feuilles augmente à des concentrations élevées dans les feuilles âgées. Dans ces dernières, la concentration en sel va bientôt devenir assez élevée pour endommager les cellules, sauf s'ils peuvent créer une compartimentation du sel dans les vacuoles, protégeant ainsi le cytoplasme de la toxicité des ions (Munns and Tester, 2008).

En plus des mécanismes de tolérance des tissus discutés ci-dessus, d'autres mécanismes de tolérance à la salinité rien à voir avec l'exclusion de Na^+ pourraient également être important dans ces plantes.

3.6- Approches génétiques

De nombreuses études sont menées afin de déterminer si Na^+ est plus ou moins toxique que Cl^- . Les approches les plus convaincantes pour tester la toxicité des ions Na^+ et Cl^- contre sont des approches génétiques. Chez la tomate, la variation génétique dans la tolérance à la salinité est en corrélation avec l'accumulation de Na^+ dans la feuille, mais pas d'accumulation de Cl^- (Zhang and Blumwald, 2001). Cependant, la variation génétique dans la tolérance à la salinité est corrélée avec l'accumulation de Cl^- dans les feuilles (Munns and Tester, 2008). Cependant, le chargement de Cl^- dans le xylème est très probablement un mécanisme passif mené par les canaux d'anions tels que ceux caractérisés par Gilliham and Tester, (2005). Ces canaux sont régulés par l'ABA, qui peut servir à limiter le transfert de Cl^- dans des conditions salines.

Une étude radioactive montre que le chargement de Cl^- dans le xylème racinaire est plus faible dans les génotypes de vigne qui ont moins d'accumulation de Cl^- (Tregeagle et al., 2010). Le contrôle du transport de Cl^- aux pousses peut être dû à une charge réduite de Cl^- via les canaux d'anions, mais peut aussi être dû à la récupération active de l'augmentation du flux de Cl^- du xylème. Les sites du tissu de Cl^- indiquent que l'accumulation de Cl^- peut être récupérée à partir du xylème dans les pétioles, les tiges et les racines.

3.7- Photosynthèse et conductance stomatique

Le plus dramatique et facilement mesurable, la réaction de la plante entière à la salinité est une diminution de l'ouverture stomatique. La réponse stomatique est sans doute induite par l'effet osmotique du sel du milieu extérieur de la racine. La salinité affecte la conductance stomatique immédiatement, d'abord et transitoirement perturbé en raison des relations hydriques et peu après en raison de la synthèse locale de l'ABA (Fricke et al., 2006). Cette réponse stomatique est probablement réglée par des signaux de la racine en commun avec les plantes dans un sol sec (Davies et al., 2005), comme en témoigne la fermeture des stomates dans les plantes traitées au sel dont l'état hydrique est maintenu élevée en appliquant une pression équilibrée (Termaat and Munns, 1986).

Les taux de photosynthèse par unité de surface foliaire dans les plantes traitées au sel sont souvent inchangés, même si la conductance stomatique est réduite (James et al., 2002). Car, la réduction de la surface foliaire due à la salinité signifie que la photosynthèse de la plante est toujours réduite.

Avec l'apparition du stress salin, un taux réduit de la photosynthèse n'est certainement pas la seule cause d'une réduction de croissance en raison de la rapidité de l'évolution des taux

d'expansion foliaire décrite plus tôt (Fricke *et al.*, 2004), et aussi en raison de l'augmentation des glucides stockés (Munns *et al.*, 2000).

A forte salinité, les sels peuvent s'accumuler dans les feuilles à des niveaux excessifs. Aussi, les sels peuvent s'accumuler dans l'apoplaste et causent une déshydratation cellulaire, ils peuvent s'accumuler dans le cytoplasme et inhibent les enzymes impliquées dans le métabolisme des glucides, ou ils peuvent s'accumuler dans les chloroplastes et exercent un effet toxique direct sur les processus de la photosynthèse.

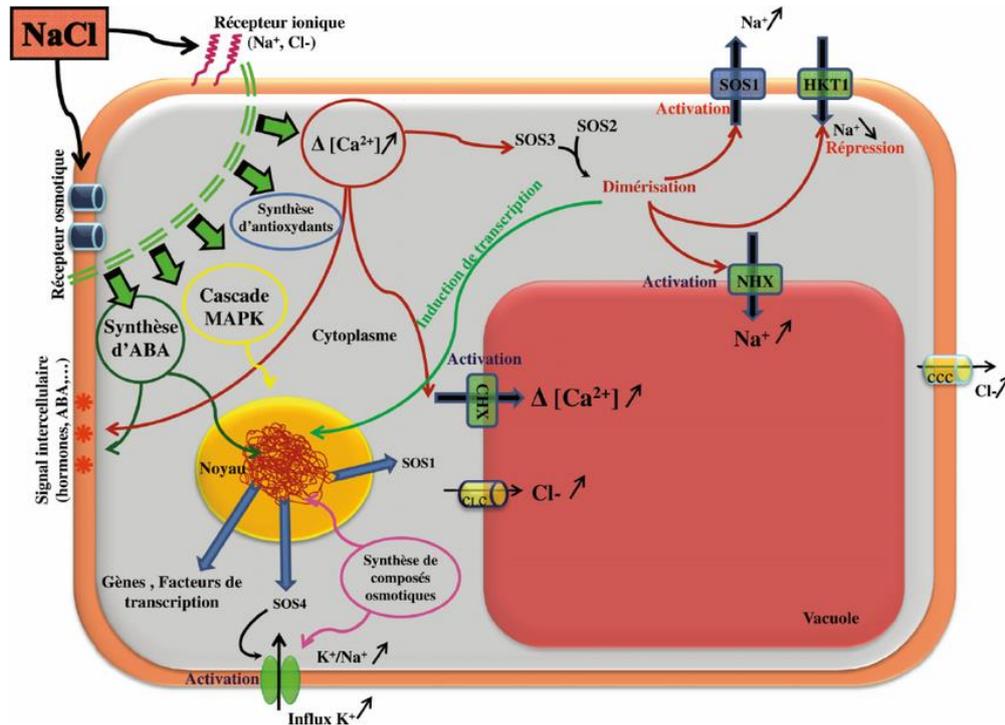


Fig. 1. Synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante (Hanana *et al.*, 2011)

En résumé, les mécanismes de perception puis de signalisation constituent les événements précoces de l'adaptation des plantes au stress. Les principales voies empruntées lors de la signalisation du stress salin sont celles du calcium, de l'ABA, des MAPKinases, de SOS et de l'éthylène (Hanana *et al.*, 2011). Or le problème de la salinité est dû en grande partie à la toxicité des ions sodium et chlorure. De ce fait, la capacité des plantes à réduire leur teneur dans le cytoplasme semble être un des éléments décisifs de la tolérance à la salinité. Cela peut se faire soit par leur exclusion hors de la cellule, soit par leur compartimentation vacuolaire. La plante doit aussi réagir face au stress osmotique provoqué par la salinité, notamment en adoptant une stratégie osmotique qui consiste à synthétiser des solutés organiques osmoprotecteurs tels que la proline, les bêtaïnes et certains sucres.

CHAPITRE II- MATERIEL ET METHODES

1- Matériel végétal

La tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) est une espèce de plantes herbacées de la famille des Solanacées. Deux variétés de tomate industrielle sont utilisées dans notre expérimentation, Rio grande (variété fixe) et Imperial (hybride F₁), dont quelques caractéristiques sont énumérées dans le tableau.

Tableau 1 – Les caractéristiques du matériel végétal étudié.

Caractéristiques	Rio grande	Imperial
Maturité	150 jours	110 jours
Viscosité	5,5 à 5,7	5,7
Forme du fruit	Ronde légèrement allongée	Ronde et côtelée
Poids du fruit	100 gr	150 gr
Fermeté	Molle	Excellente
Rendement (Qx/Ha)	240	300 à 350
Résistance aux maladies	V, F ₁ et F ₂ , Alternaria	V, F ₁ , F ₂ , N, ASC, BSK-0
Destination	Double fin	Marché au frais et concentré

Source: Rio grande (Harris Moran Seeds Company, 2000); Imperial (Atlas Seeds Incorporation, 2001).

2- Méthodes d'étude

Les expériences sont réalisées selon deux méthodes distinctes : un premier travail a porté sur la germination des graines effectuée au laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université d'Oran. Un deuxième travail a concerné une analyse du comportement de la croissance des plantes au laboratoire de Physiologie Végétale à l'Université de Mostaganem.

2.1- La germination

Les graines sont traitées pendant 10 minutes dans une solution à 50% d'hypochlorite de sodium, puis lavées et rincées à l'eau distillée. De chaque variété, 30 graines sont semées dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre, contenant une double couche de papier filtre stérile. Puis, les boîtes sont humidifiées avec des quantités égales de 5 ml d'eau distillée et diverses solutions hormonales seules ou mélangées. Les traitements sont conçus à partir des solutions suivantes : Témoin (eau distillée), lot 1 à 0,005 mM d'ABA (Acide absiscique), lot 2 à 0,005 mM de GA₃ (Acide gibbérellique), lot 3 à 0,5 mM d'AS (Acide salicylique), lot 4 à 100 mM de NaCl (Chlorure de Sodium). Les boîtes de Pétri sont placées dans l'étuve à 25°C. Chaque traitement est répété trois fois.

Le comptage des graines est effectué à 24h d'intervalle, afin de déterminer le taux de

germination et la valeur germinative, avec ou sans NaCl en présence ou en absence d'hormones. Les observations ont porté sur deux stades de germination des graines, à 48 h et 96 h du semis.

Le taux de germination (G %) est exprimé par le rapport du nombre de graines germées sur le nombre total de graines.

$$TG \% = 100 (XT/N)$$

XT est le nombre total de graines germées et N le nombre total des graines mises à germer.

La valeur germinative (VG), en tant que mesure intégrée de la qualité des semences, est utilisée par plusieurs spécialistes de la semence (Djavanshir and Pourbeik, 1976) selon la relation suivante :

$$VG = \left(\frac{\sum VGJ}{N}\right)\left(\frac{PG}{10}\right)$$

VG : Valeur Germinative ; PG : Pourcentage Final de Germination ; VGJ : Vitesse de Germination Journalière, obtenue en divisant le pourcentage de germination cumulé par le nombre de jours écoulés depuis le semis ; $\sum VGJ$: total obtenu en additionnant les diverses VGJ déterminées à partir des comptages journaliers.

2.2- Méthodes d'analyses

Des analyses et des dosages sont réalisés sur les sucres solubles et les protéines totales solubles des graines.

a- Sucres solubles

*** Extraction**

Les sucres solubles totaux (saccharose, glucose, fructose, leurs dérivés méthyles et les polysaccharides) sont dosés par la méthode Dubois et *al.*, (1956). Elle consiste à prendre 100 mg de matériel végétal, dans des tubes à essai, on ajoute 03 ml d'éthanol à 80% pour faire l'extraction des sucres, puis on laisse à température ambiante pendant 48h.

Au moment du dosage, les tubes sont placés dans l'étuve à 80°C pour faire évaporer l'alcool. Dans chaque tube, 20 ml d'eau distillée est ajouté à l'extrait.

• Dosage

2 ml de la solution à analyser sont mises dans des tubes en verre propres, additionné d'un ml de phénol à 5 % ; puis on ajoute rapidement 5 ml d'acide sulfurique concentré tout en évitant de verser de l'acide contre les parois du tube.

Après, l'obtention d'une solution jaune orange à la surface, on passe au vortex pour homogénéiser la solution. Ensuite les tubes sont laissés pendant 10 min et sont placés au bain-marie pour 10 à 20 min à une température de 30°C. La densité optique est lue à une longueur d'onde de 585 nm.

- **Courbe d'étalonnage**

Une courbe d'étalonnage est préparée à partir d'une solution mère de glucose allant de 10 à 100 $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$.

- b- Protéines totales**

- * Extraction**

2.5 g de matière fraîche de chaque échantillon sont extraits avec 15 ml de chacun des milieux, préalablement refroidi :

- Eau distillée pH 7.0 ;
- Tampon tris-HCl 0.05 M. pH 9.0 ;
- Tampon borate de sodium 0.05 M. pH 9.0

Les échantillons sont d'abord broyés au mortier en présence de sable siliceux lavés à l'acide puis repris dans un potier pour parfaire l'extraction.

Les extraits sont vigoureusement agités et placés à froid (4°C) où l'extraction continue durant 16h. Ils sont ensuite filtrés à travers une toile " ville de MOP" centrifugés à 10500 g pendant 10 minutes à 0°C puis conservés à -20°C. Ces échantillons peuvent être utilisés directement sans congélation.

- **Dosage**

Par la technique de Bradford (1976)

Préparation de la solution Bradford :

- 100 g de bleu de Coomassie G 250 (Serva)
- 50 ml d'éthanol à 95%, 4 heures d'agitation (filtre)
- 100 ml d'acide phosphorique 85% ;
- Compléter à 1000 ml H₂O.

2 ml de réactif de Bradford sont ajoutés aux extraits à 100 μl . La solution obtenue est agitée, la densité optique est lue après 2 mn de réaction dans les mêmes conditions que pour la courbe d'étalonnage.

La densité optique du mélange est mesurée à 595 nm.

- **Courbe d'étalonnage**

Une courbe d'étalonnage est réalisée à partir des quantités de sérum albumine bovin (S.A.B) (Fraction V₁ Merck) allant de 10 à 100 g de protéines.

Pour faire une gamme S.A.B (ex 1mg SAB.ml⁻¹ H₂O)

Cuve n°	1	2	3	4	5	6
S A B	0	20	40	60	80	100
Tampon	100	80	60	40	20	0
Sol Brad ml	2	2	2	2	2	2

La teneur en protéines est déterminée de la façon suivante :

$$\frac{Q*\delta}{p} \text{ (}\mu\text{g de protéines.gramme}^{-1}\text{ de matière fraîche)}$$

Où Q = quantité de protéines lue sur la courbe (en μg)

δ = dilution 1/21 (100 μl d'extrait pour 2100 μl du volume final).

P = poids de l'échantillon en gramme.

2.3- La croissance

2.3.1- Mode de culture

La culture est menée dans deux types de substrat différents : Le sable et le sable mélangé à la bentonite. Le substrat est placé dans des pots en plastique de diamètre 15 cm et de hauteur 17 cm avec une contenance de 1,3 kg.

- Préparation du substrat de culture

- **Le sable** : Il est préalablement lavé à l'acide chlorhydrique dilué, rincé abondamment à l'eau distillée pour faire disparaître les chlorures et séché dans une étuve à 105°C. Ainsi préparé, le sable constitue un support de la plante, permet l'aération des racines et présente l'avantage de ne pas fixer les ions (Demolon, 1968). Au préalable le fond des pots est tapissé avec une couche d'un cm d'épaisseur de gravier de 0,5 cm de diamètre servant de drains. Sur cette couche est déposée une bande à gaz pour retenir le sable.
- **La bentonite** : C'est une argile qui provient d'un gisement situé sur la rive droite de la Tafna au sud-est de la ville de Maghnia (Nord-Ouest Algérien), dont les caractéristiques sont indiquées dans le tableau 2.

Après dessèchement naturel, la bentonite est broyée puis mélangée au sable avec une dose de 10%. Le mélange Sable/Bentonite est soigneusement homogénéisé manuellement, ensuite rempli dans des pots.

Tableau 2. Caractéristiques physico-chimiques de la bentonite utilisée (Bendella, 1994).

Constituants	Teneur en %
Calcaire total	15.5
Capacité de rétention en eau	79.4
Matière organique	0.26
pH (1/10)	8.4
CE (eps) dS.m ⁻¹	1.4
CEC meq/100g	64

a- Semis

2 à 3 graines sont semées par pot à une profondeur de 1 cm, suivi d'une irrigation à l'eau distillée. Dès la germination, un arrosage à la solution nutritive de Hoagland (1938) (Tableau 5), diluée au 1/1000^e est apporté avec une dose de 30 % de la capacité de rétention (soit 57 ml par pot) ; la capacité de rétention de sable est de 190 ml. Cette capacité de rétention, elle correspond à la quantité d'eau retenue, après 48 heures d'égouttement de l'eau libre par un sol préalablement gorgé d'eau.

Tableau 3- Solution nutritive de Hoagland (Hoagland and Aron, 1950)

Solution mère	Poids (g.l ⁻¹)
KNO ₃	191.9
(NO ₃) ₂ Ca, 4H ₂ O	21.0
NO ₃ NH ₄	61.5
SO ₄ Mg, 7H ₂ O	54.4
PO ₄ H ₂ K	34.23
PO ₄ K ₂ H, 3H ₂ O	1.8
Cl ₃ Mn, 4H ₂ O	0.176
CuSO ₄ , 7H ₂ O	0.219
ZnSO ₄ , 7H ₂ O	2.861
H ₃ BO ₃	0.285
MO ₇ O ₂₄ NH ₄ , 7H ₂ O	0.05
EDTA ferrique	Traces
*EDTA = C ₁₀ H ₁₂ FeN ₂ NaO ₈	

A l'apparition des premières feuilles, la fréquence d'arrosage est de deux fois par semaine avec un taux de 60 % de la capacité de rétention (soit 114 ml par pot). Cet apport est renouvelé pour éviter l'épuisement des éléments nutritifs et l'accumulation des sels dans le substrat par évaporation de l'eau.

b- Expérimentation

L'expérience suit un dispositif en trois blocs aléatoires complets (BAC), l'application de cette méthode en raison de sa simplicité et elle permet de faire la comparaison des blocs avec aisance.

Le champ expérimental est divisé en trois blocs (A, B et C), chaque bloc est subdivisé en seize (16) parcelles élémentaires, appelées traitements composés de deux variétés de tomate Rio grande (Rg) et Imperial (Ip) cultivées dans deux types de substrat le sable (S) et le mélange SB (Sable/Bentonite), stressées avec quatre concentrations salines (Témoin, 100, 200 et 300 meq.l⁻¹ de NaCl+CaCl₂). La répartition de ces traitements dans les trois blocs est aléatoire. La culture est conduite dans des pots en plastique de 1,3 kg de substrat (voir dispositif expérimental).

c- Dispositif expérimental

Bloc A

SV ₁ T	S/BV ₁ T	S/BV ₁ D ₃	SV ₂ D ₃
S/BV ₁ D ₂	SV ₁ D ₃	SV ₂ T	S/BV ₂ D ₂
SV ₂ D ₁	S/BV ₂ D ₁	SV ₁ D ₁	S/BV ₁ D ₁
S/BV ₂ D ₃	SV ₂ D ₂	S/BV ₂ T	SV ₁ D ₂

Bloc B

SV ₁ D ₃	S/BV ₁ T	S/BV ₁ D ₃	SV ₂ D ₁
S/BV ₁ D ₁	SV ₁ D ₂	SV ₂ D ₃	S/BV ₂ D ₂
SV ₂ T	S/BV ₂ D ₁	SV ₁ T	S/BV ₁ D ₂
S/BV ₂ D ₃	SV ₂ D ₂	S/BV ₂ T	SV ₁ D ₁

Bloc C

SV ₁ D ₂	S/BV ₁ D ₁	S/BV ₁ D ₃	SV ₂ D ₁
S/BV ₁ T	SV ₁ T	SV ₂ T	S/BV ₁ D ₁
SV ₂ D ₃	S/BV ₂ T	SV ₁ D ₁	S/BV ₁ D ₂
S/BV ₂ D ₂	SV ₂ TD ₂	S/BV ₂ D ₃	SV ₁ D ₃

Blocs : A, B et C ;

Variétés : V₁ (Rio grande), V₂ (Imperial) ;

Traitements : T (Témoin), D₁ (100 meq), D₂ (200 meq) et D₃ (300 meq de NaCl+CaCl₂) ;

Substrats : Sable (S), Sable/Bentonite (S/B).

d- Les conditions de l'expérimentation

L'essai est mené en blocs aléatoires dans une chambre climatisée où les conditions climatiques sont contrôlées : avec une température journalière variant entre 20 et 25°C ; un éclairage de 09 h/24 h soit de 08 h à 17h et une humidité relative entre 65 et 70%.

e- La solution saline

La solution saline (Tableau) est composée d'une association de deux sels le NaCl+CaCl₂ (v/v) à 100, 200 et 300 meq.l⁻¹, le témoin est arrosé à la solution nutritive. L'usage du CaCl₂ dans cette composition s'impose en raison du rôle physiologique du calcium chez les végétaux dans la régulation de la croissance et du développement (Cramer *et al.*, 1985). En outre, le NaCl associé au CaCl₂ produit un milieu salin alors que la solution obtenue avec seulement du NaCl, est plutôt sodique.

Le stress est appliqué avec une irrigation à la solution saline au 40^{ème} jour du semis soit au stade 5 feuilles puis répétée selon une fréquence d'un apport par trois jours jusqu'au 55^{ème} jour. Une semaine après, les échantillons sont prélevés pour subir les différentes analyses.

Tableau 4. Composition de la solution saline

Meq.l⁻¹	0	100	200	300
NaCl (g.l⁻¹)	*	5,84	11,68	17,52
CaCl₂ (g.l⁻¹)	*	5,54	11,08	16,62

* : Témoin arrosé à la solution nutritive

2.3.2- Méthodes analytiques

A la fin du choc salin, un prélèvement est effectué de trois plants (un plant par bloc) par traitement pour les différentes analyses. Pour apprécier la réponse du matériel végétal vis à vis du stress salin, une étude de la morphologie du système racinaire, des caractéristiques hydriques (le taux de croissance relatif, la teneur en eau des racines, le contenu relatif en eau foliaire et la teneur en eau des plantes entières), du bilan minéral (Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺ et le Cl⁻) dans les racines et les feuilles, du métabolisme azoté (les protéines totales foliaires et la proline libre) est expérimentée.

a- Morphologie du système racinaire

Des photos sont réalisées pour évaluer et comparer la densité du système racinaire des plantes des deux variétés cultivées sur les types de substrat soumises au stress salin au stade 5 feuilles.

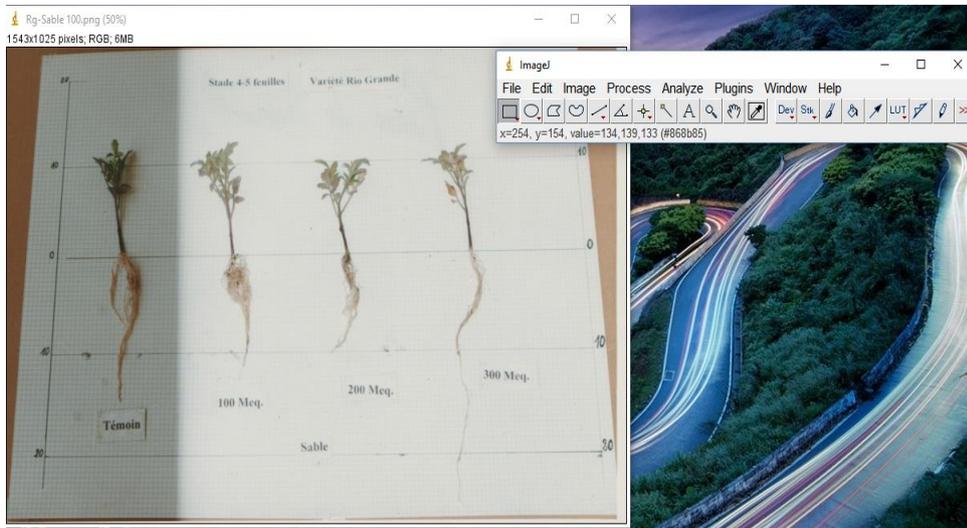
- Surface racinaire

Afin de déterminer la surface racinaire de nos deux variétés, les images du système

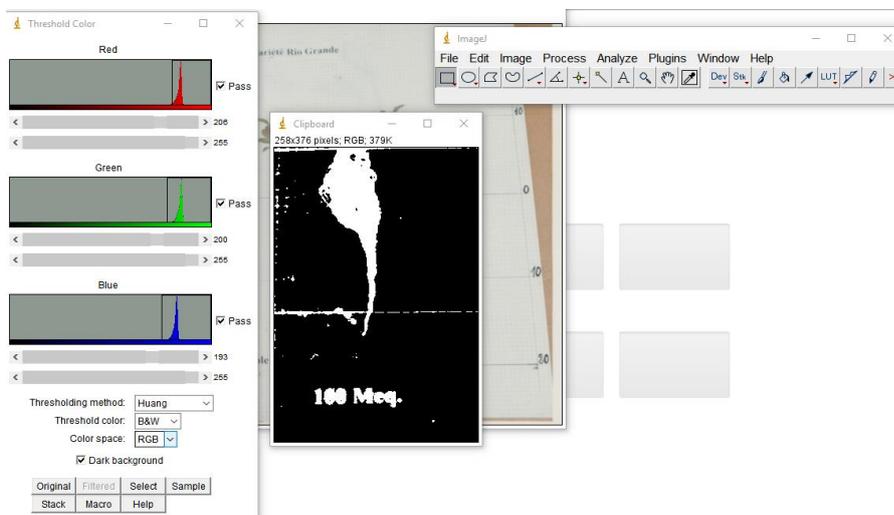
racinaire sont traitées à l'aide du logiciel ImageJ, cette partie expérimentale a été réalisée avec l'aide du département XLIM-SIC. Futuroscope (Poitiers), France.

Les étapes à suivre pour déterminer la surface racinaire à l'aide du logiciel ImageJ :

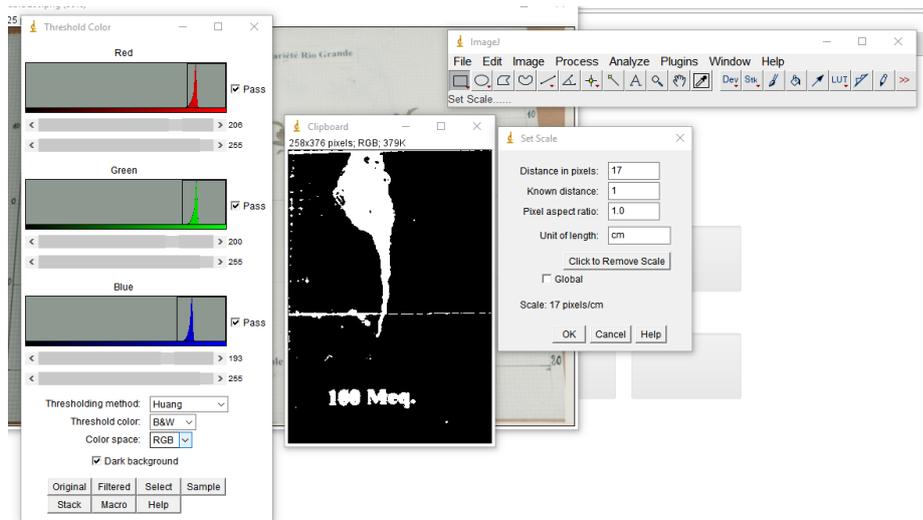
1- Ouverture du fichier puis sélection de la photo à analyser :



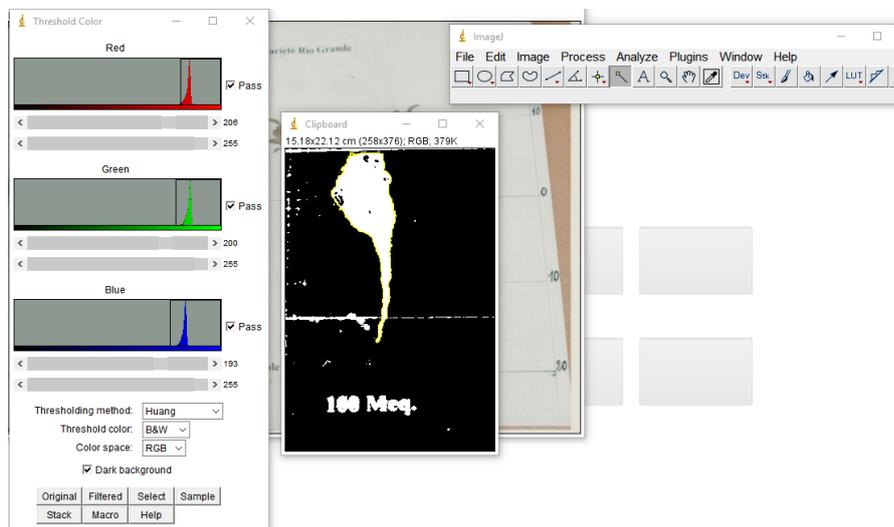
2- Délimiter la racine à mesurer :



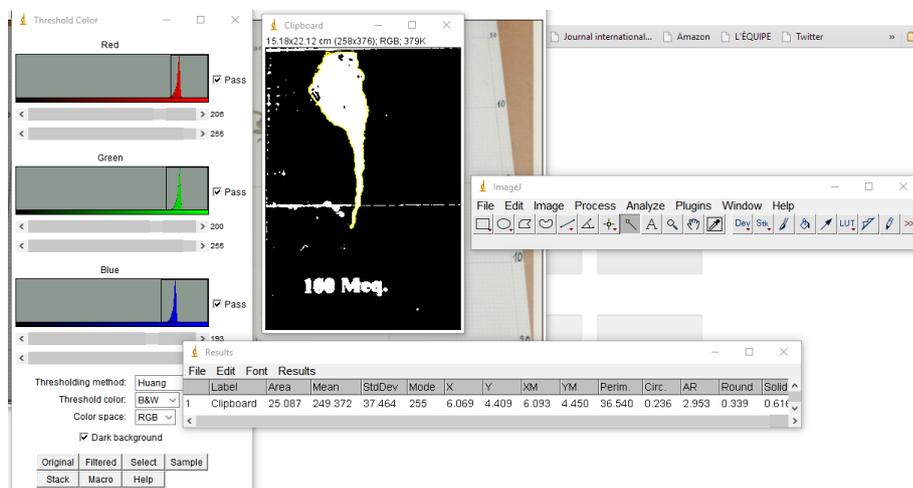
3- Paramétrage de l'échelle en pixels/cm



4- Délimiter la surface à l'aide du bâton magique en colorant le pourtour de la racine



5- La dernière étape, les résultats sont affichés dans un tableau en cliquant sur analyse.



2.3.3- Indice de tolérance à la salinité

L'indice de tolérance à la salinité est calculé par le rapport entre la biomasse sèche racinaire obtenue sur NaCl+CaCl₂ et celle obtenue sur milieu dépourvu de salinité (témoin).

$$\text{ITS} = \text{BSR du traitement salin} / \text{BSR du traitement non traité (témoin)}$$

2.3.4- Teneur en eau

Des pesées de la racine ou de la plante fraîche, suivi d'un passage à l'étuve pendant 24 heures à 80°C, afin de déterminer le poids sec de la racine ou de la plante entière.

$$\text{La teneur en eau} = \frac{PF - PS}{PF} * 100$$

PF: Poids frais

PS: Poids sec

2.3.5- Contenu relatif en eau foliaire (CRE_f)

Après une pesée d'un échantillon de dix disques foliaires frais, le poids frais est déterminé, suivit d'une saturation de ces échantillons à l'eau distillée pendant 6 heures, le poids à saturation est obtenu. Enfin, pour évaluer le poids sec et le contenu relatif en eau foliaire, ces disques foliaires sont placés dans l'étuve pendant 24 heures à 80°C.

$$\text{CRE}_f = \frac{MF - MS}{MFS - MS} * 100$$

MF = Masse de matière fraîche de l'échantillon

MS = Masse de matière sèche de l'échantillon

MFS = Masse de l'échantillon à la pleine turgescence

2.3.6- Ions minéraux

Trois plants par traitement sont prélevés, après un passage à l'étuve à 80°C pendant 24 heures, les organes racines et feuilles ont subi une analyse des différents minéraux. Le dosage se pratique en milieu composé de H₂O₂ et HClO₄ à partir de 0,5 g de cendres placés dans des matras de 100 ml, auxquelles sont ajoutés 12,5 d'eau oxygénée (H₂O₂). Après un repos d'une nuit, l'acide perchlorique HClO₄ est ajouté. Le tout est placé sur une rampe et chauffé doucement, puis refroidit progressivement. Ensuite, l'eau distillée est ajouté jusqu'à 100 ml. Le dosage est effectué par un spectrophotomètre à flamme.

Le pourcentage de chaque élément est calculé par la formule suivante :

$$\% (\text{Na}^+, \text{K}^+ \text{ et le } \text{Ca}^{++}) = \left(\frac{n}{D}\right) * \left(\frac{V}{10^4}\right) * p = \text{en g.}100 \text{ g}^{-1} \text{ de M.S.}$$

n : un chiffre gluonométrique

D : dilution= 1

V : volume d'extraction= 100ml

P : poids de l'échantillon

2.3.7- Protéines totales solubles

La méthode d'analyses des protéines totales solubles au niveau des feuilles des plantes de tomate stressées est énumérée plus haut dans la partie germination.

2.3.8- Proline

De chaque traitement, trois plantes sont prélevées et séparées de leurs feuilles, tiges et racines. Le matériel végétal séjourne dans une étuve à 80° C pendant 24 heures, puis est vigoureusement broyé pour l'extraction et le dosage de la proline.

- **Extraction**

La technique à l'éthanol de Nguyen et Paquin, (1971) est utilisée en raison de sa simplicité et permet d'obtenir un rendement en proline plus significatif.

Environ 400 mg de matériel végétal sont broyés dans 5 ml d'éthanol à 95%, suivi de trois rinçages et lavages avec 5 ml d'éthanol à 70%, des surnageants combinés (environ 20 ml), 5 ml sont prélevés auxquels sont ajoutés 2 ml de chloroforme et 3 ml d'eau.

Le tout est agité et laissé au repos pendant une nuit à 0°C pour une bonne séparation, d'où : la phase inférieure, soit 4 ml contient des lipides, la phase supérieure soit 6 ml contient des acides aminés, des sucres, des acides organiques et d'autres composés solubles.

- **Dosage**

Le dosage fait appel à la méthode de Singh *et al.*, (1973), modifiée. Dans une éprouvette munie d'un bouchon, sont prélevés 0,2 à 1,0 ml de la phase supérieure, en évitant de toucher à la phase inférieure. Sont ajoutés alors 10ml d'eau suivi, après agitation de 5 ml de ninhydrine (0,125 g dans 2 ml de H₃PO₄ 6 M, plus 3 ml de CH₃COOH glacial) et 5 ml de CH₃COOH glacial. Après agitation et chauffage au bain marie à 100°C pendant 45 minutes. Le mélange refroidit et le chromatophore formé extrait avec 5 à 15 ml de benzène suivant l'intensité de la coloration. Le tout est agité vigoureusement puis laissé reposer entre 25 à 30 minutes.

La densité optique de la solution est lue au moyen d'un spectrophotomètre à 515 nm, est linéaire pour des concentrations de proline de 0 à 0.04 µM.ml⁻¹. La courbe d'étalonnage de la proline.

Des solutions étalon sont obtenues à partir d'une solution mère à 0,125% dans HCl à 0.3 N. Les dilutions sont faites avec HCl 0.3 N pour obtenir des concentrations de 0.1 ; 0.2 et 0.4 µg.ml⁻¹.

La densité optique est lue au moyen d'un colorimètre à 515 nm.

Proline ($\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$)	0	100	200	400
D.O (515nm)	0	0,215	0,354	0,465

3- Analyse statistique

Les données collectées de la partie expérimentale sont analysées à l'aide de l'ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement et la comparaison des moyennes est déterminée à l'aide du test de Fisher-Snedecor à 5% est appliquée.

CHAPITRE III- REPONSES DES VARIETES DE TOMATE AU STADE GERMINATION ET AU COURS DE LEUR CROISSANCE SOUS SALINITE

I- CARACTERISATION DES PARAMETRES DE LA GERMINATION DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN

1- Effet conjugué ABA, GA₃, AS et NaCl sur le taux de germination

1.1- Après 48 heures du semis

- En absence de NaCl

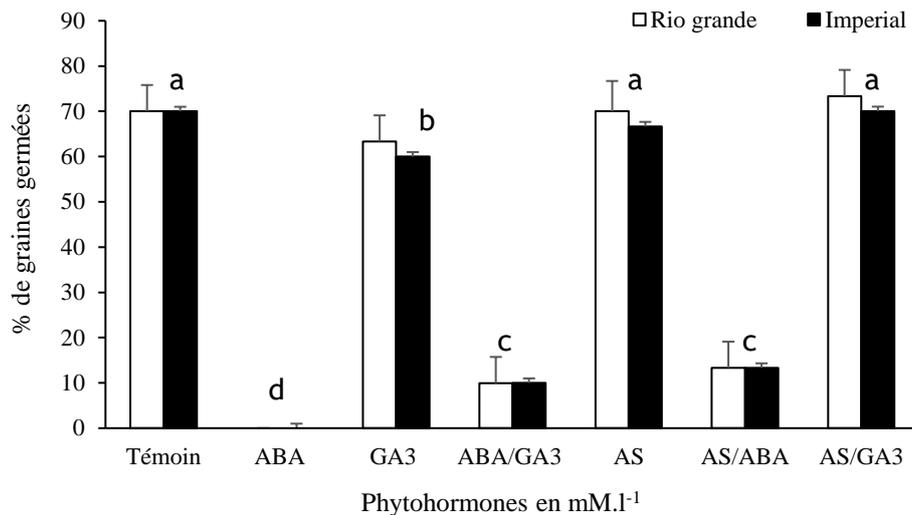


Fig. 2- Taux de germination (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet hormonal. Les données représentent la moyenne de trois répétitions et la barre d'erreur indique l'écart type moyen. Les différentes lettres au sein du même groupe montrent que la différence est significative à $p < 0.05$. Les mêmes lettres montrent que la différence est non significative.

Après 48 heures du semis, la germination des graines de tomate est influencée par la présence des phytohormones dans le milieu (Fig. 2). Les deux variétés de tomate Rg et Ip enregistrent respectivement des taux de germination plus élevés sous l'effet de l'AS/GA₃ (73.37 et 70.03 %), de l'acide salicylique (70 et 66.7 %) par rapport aux graines témoins (70.03 et 70%) (Fig. 1). Cependant, les graines ayant reçues de la solution hormonale GA₃ expriment un taux de germination allant de 63.33 % pour Rg à 60 % pour Ip.

Les graines ayant reçues de l'ABA ne germent pas, dès que l'AS est apporté à la solution ABA, les graines réagissent sensiblement avec des taux voisins pour les deux variétés (13.33 %), ces taux demeurant tout de même sensiblement inférieurs à celle des graines témoins (70.03 % pour Rg et 70 % pour Ip) (Fig. 2). Sous le traitement combiné l'AG₃/ABA, la germination se produit de manière très lente, puisque les taux de graines germinées (9.97 pour Rg et 10 pour Ip) ne dépassent pas ceux signalés chez les graines recevant la solution hormonale ABA/AS.

Tableau 5– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, du **taux de germination à 48 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,07	ns
Traitement	6	4.18 10 ⁻⁹	***
Variétés*Traitement	6	0,97	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

L'analyse de la variance à deux facteurs permis de voir un effet hormonal hautement significatif sur les deux variétés de tomate (Tableau 5). L'étude de la comparaison des moyennes à l'aide du test de Fisher-Snedecor à 5% mentionne quatre groupes, le groupe « a » (témoin, AS/GA₃ et AS) est supérieur à « b » (GA₃), lui-même est supérieur à « c » (ABA/GA₃ et ABA/SA), et enfin, le groupe « d » où la germination est inhibée sous ABA seul (Fig. 2).

- **En présence du NaCl**

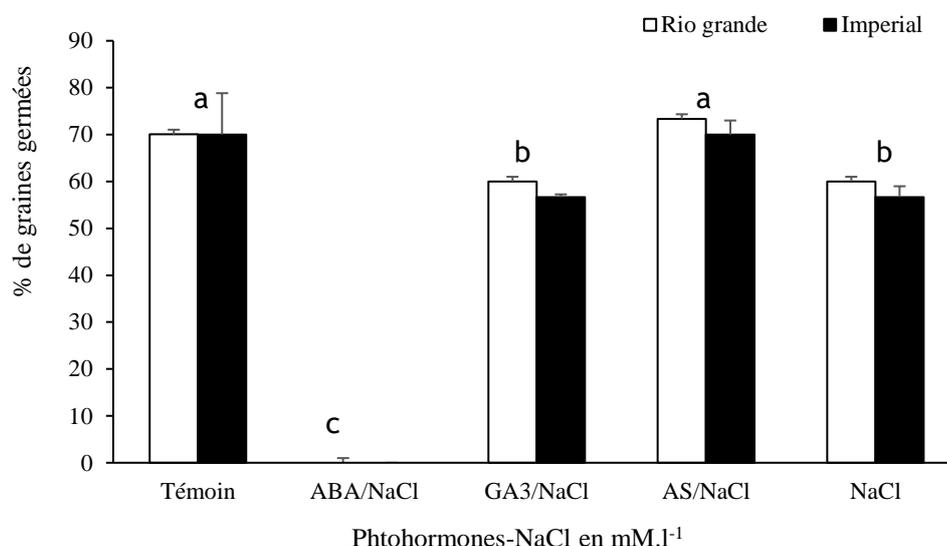


Fig. 3- Taux de germination (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

Le stress salin (100 mM de NaCl) stimule la germination de la tomate (Fig. 3). Puisque, le maximum de graines germées est sous l'effet de l'AS/NaCl (73.33 et 70%), puis viennent ceux enregistré sous l'effet de GA₃/NaCl et de NaCl avec des taux semblables (60 et 56.7%) respectivement par Rg et Ip, enfin, le traitement ABA/NaCl inhibe la germination (Fig. 3).

Par ailleurs, l'étude statistique montre un effet phytohormones-NaCl hautement significatif sur la tomate (Tableau 6). Cependant, la comparaison des moyennes à l'aide du test

de Fisher-Snedecor à 5% permis d'émerger quatre groupes, le groupe « a » (témoin et AS/NaCl) est supérieur à « b » (GA₃/NaCl et NaCl), ce groupe est lui-même est supérieur au groupe « c » où la germination est inhibée pour les graines traitées avec l'ABA associé à NaCl (Fig. 3).

Tableau 6- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, **du taux de germination à 48 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,06	ns
Traitement	4	2,66 10 ⁻⁶	***
Variétés*Traitement	4	0,97	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

1.2- Après 96 heures du semis

- En absence de NaCl

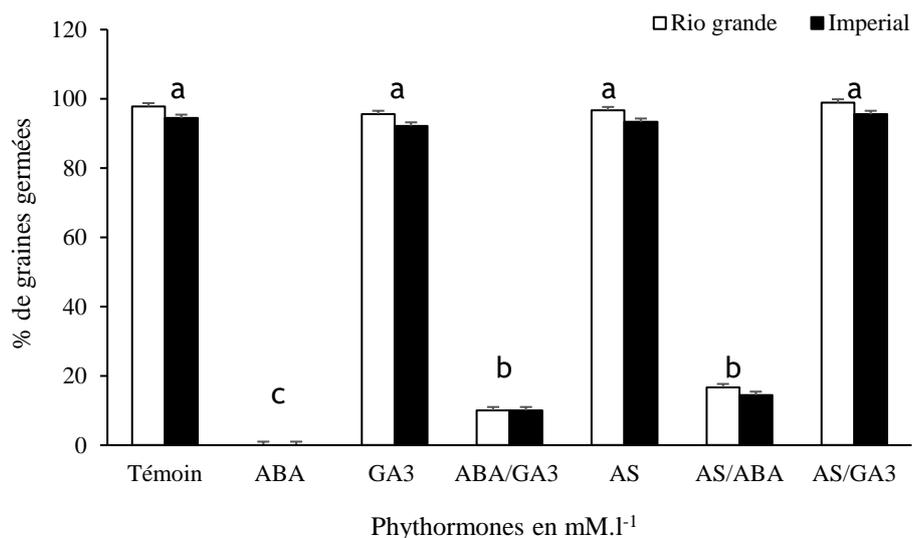


Fig. 4- Taux de germination (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

L'observation de la germination des deux variétés de tomate, après 96 heures du semis, rebondi significativement (Fig. 4). Cependant, les graines témoins enregistrent des taux de germination de (97.8 et 94.4%) respectivement pour Rg et Ip. En présence des phytohormones dans le milieu de la graine n'améliore pas la germination par rapport au témoin. Cependant, des données semblables sont enregistrées respectivement chez Rg et Ip, sous l'effet AS/GA₃ (98.9 et 95.6%), AS (96.7 et 93.3 %) et GA₃ (95.6 et 92.2 %), enfin, ces quatre traitements forment le groupe « a » (Fig. 4).

Les deux variétés voient leur germination inhiber sous l'effet l'ABA (groupe « c »). En revanche, l'ABA associé à GA₃ ou AS montre une faible réponse des graines (groupe « b »), qui s'est manifesté avec des taux de germination variant entre (10 pour les deux variétés) ou (16,7 et 14,4%) respectivement pour Rg et Ip. En revanche, l'ABA associé à GA₃ ou AS montre une faible réponse des graines, qui se manifeste avec des taux de germination variant entre (10 pour les deux variétés) ou (16.7 et 14.4%) respectivement pour Rg et Ip.

A ce temps de la germination, un effet variétal et hormonal hautement significatif est observé (Tableau 7).

Tableau 7– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, **du taux de germination à 96 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,009	***
Traitement	6	2.24 10 ⁻¹⁰	***
Variétés*Traitement	6	0,97	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

- **En présence de NaCl**

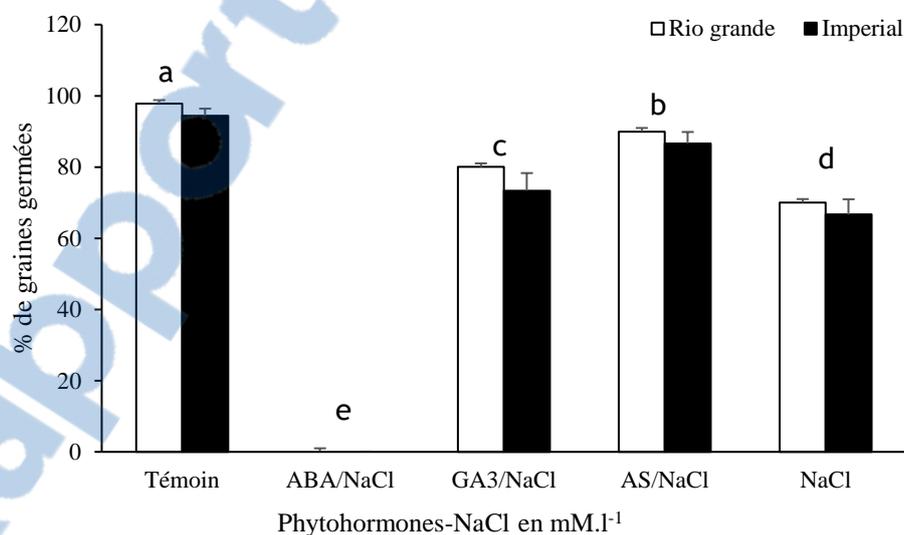


Fig. 5- Taux de germination (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

Les données de la germination de la tomate montrent que la contrainte saline induite par 100 mM de NaCl conduit à une diminution progressive du pourcentage de germination avec le prolongement de la germination dans le temps par rapport au témoin (Fig. 5). Ce dernier

enregistre des taux au-delà de 94%, par contre, les graines stressées au NaCl (100 mM) répondent significativement à la baisse (70 et 66,7%) respectivement pour Rg et Ip.

Cependant, la germination dans les milieux phytohormones additionnés au NaCl progresse sous l'effet de GA₃/NaCl, pour atteindre 80,03% chez Rg et 73,4% chez Ip, ces taux évoluent d'avantage en milieu AS/NaCl, où respectivement Rg et Ip expriment (89,9 et 86,6%). Par contre, l'ABA associé au NaCl inhibe la germination des graines de la tomate (Fig. 5). La comparaison des moyennes, à partir du test de Fisher-Snedecor à 5%, donne cinq groupes de moyenne (a, b, c, d et e) (Fig. 5).

L'analyse statistique révèle deux effets, le premier est significatif celui des variétés, le deuxième est hautement significatif celui de la combinaison phytohormones-NaCl (Tableau 8).

Tableau 8- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, du **taux de germination à 96 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,03	*
Traitement	4	2.67 10 ⁻⁶	***
Variétés*Traitement	4	0,61	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

2- Effet conjugué d'ABA, GA₃, AS et NaCl sur la valeur germinative

2.1- Après 48 heures du semis

- En absence de NaCl

Après 48 heures de germination, les graines de Rg et Ip sous l'effet de l'ABA n'affichent aucune valeur germinative, tandis que, les deux autres traitements AS/ABA et ABA/GA₃ semblent lever la dormance des graines, ce qui pousse les graines de la tomate d'exprimer respectivement une valeur germinative de 2,5 et 1,65 % pour Rg et 2,65 et 1,6 % pour Ip. L'analyse de la variance classe ces groupes en « d » (Fig. 6).

Par ailleurs, les graines exposées au GA₃ affichent une valeur germinative variée entre 60,2 et 53,9 % successivement pour Rg et Ip, cependant, les deux variétés de tomate Rg et Ip réagissent mieux à l'AS, car, elles expriment respectivement des taux allant de 73,68 à 66,9 %. La valeur germinative s'accroît davantage sous l'action de GA₃/AS ; ces valeurs obtenues fluctuent entre 81,01% pour Rg et 73,83% pour Ip.

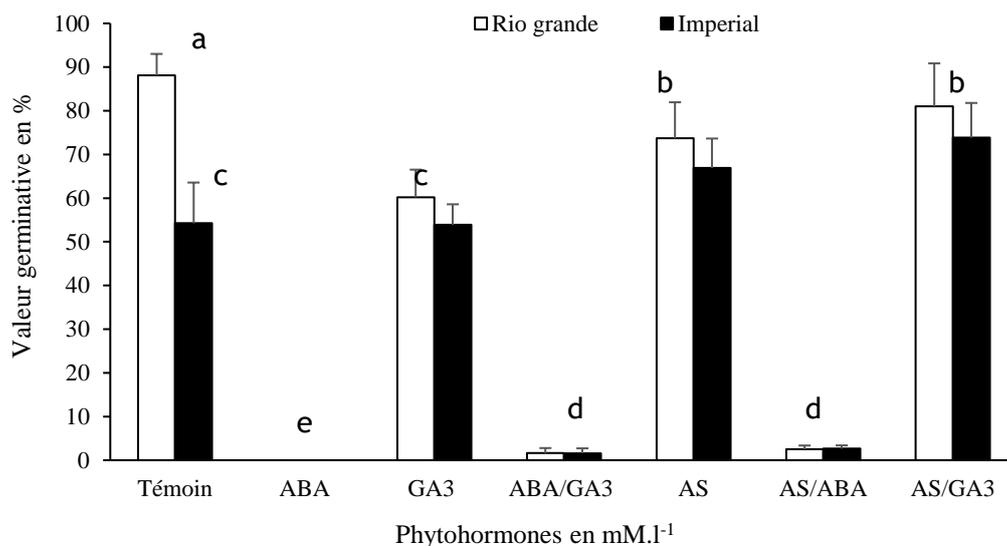


Fig. 6- Valeur germinative (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

Les résultats obtenus révèlent un effet phytohormones hautement significatif, ainsi qu'un effet hautement significatif celui de la combinaison traitement variétés, par, aucun effet variétal (Tableau 9). L'étude statistique à l'aide du test de Fisher-Snedecor au seuil de 5% fait ressortir plusieurs groupes de moyenne (a, b, c, d, et e) (Fig. 6).

Tableau 9– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, de la **valeur germinative à 48 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,14	ns
Traitement	6	0,00017	***
Variétés*Traitement	6	0,00017	***
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif,

* : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

- En Présence de NaCl

Après 48 heures de germination, les graines des deux variétés de tomate (Rg et Ip) soumises au NaCl présentent des valeurs germinatives respectives de 58.12 et 48.22%, ces données sont moyennement identiques à celles du milieu NaCl enrichi en GA₃ (Rg à 54.13% et Ip à 48.17 %). Par contre, dès que le milieu reçoit de l'AS, la valeur germinative des graines de tomate augmente significativement, ainsi, la variété Rg enregistre une valeur de 80.72 % et Ip 73.59% (Fig. 7). Ces données demeurent très proches de ceux enregistrées pour les graines

témoins (Rg à 88.08% et Ip à 54.25%). En revanche, l'effet de l'ABA inhibe la germination, si bien qu'aucune graine ne germe au cours des tests.

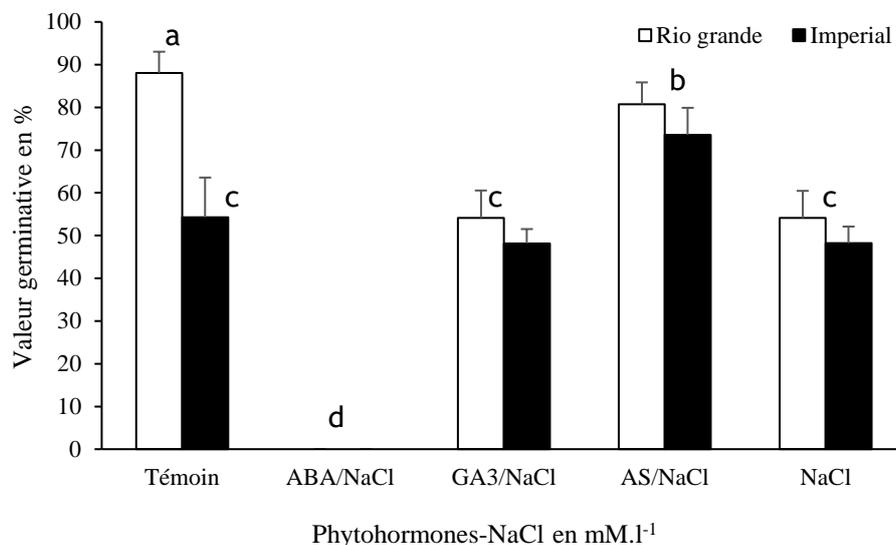


Fig. 7- Valeur germinative (%) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

L'analyse de la variance à deux facteurs révèle un effet hautement significatif de tous les facteurs calculés (Tableau 10). La comparaison des moyennes à l'aide du test de Fisher-Snedecor au seuil de 5% fait ressortir plusieurs groupes de moyenne (a, b, c, et d) (Fig. 7).

Tableau 10- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, de la **valeur germinative à 48 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	2.63 10 ⁻⁵	***
Traitement	4	1.66 10 ⁻¹⁵	***
Variétés*Traitement	4	0,0002	***
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

2.2- Après 96 heures du semis

- En absence de NaCl

Au bout de 96 heures de germination (Fig. 8), les résultats indiquent que l'ajout de l'AS dans la solution apportée à la graine donne des valeurs germinatives nettement supérieures par rapport aux autres conditions de traitement. Ainsi, l'effet de l'AS/GA₃ provoque une progression significative des valeurs germinatives allant de 73.36 à 68.5% ; ces chiffres restent

supérieurs à ceux observés pour les graines témoins (Rg à 71.72% et Ip à 66.9%). En revanche, les graines traitées à l'AS seul évoluent avec des taux légèrement inférieurs à celles témoin (70.14% pour Rg et 65.56% pour Ip).

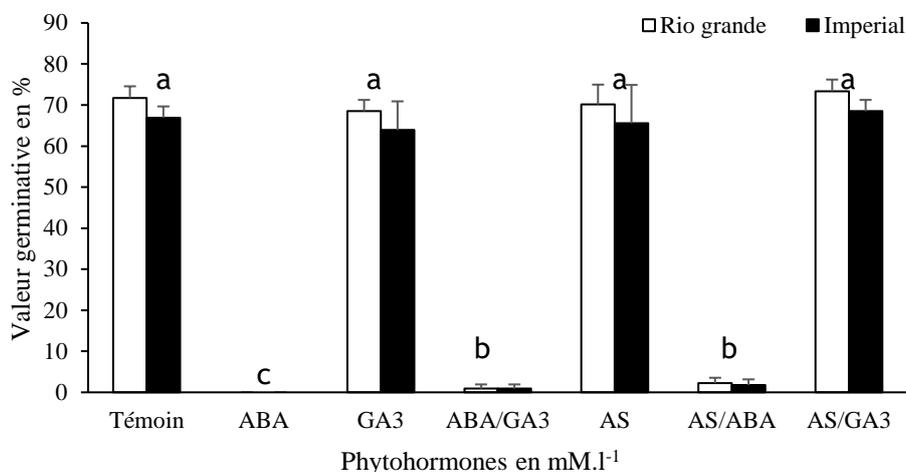


Fig. 8- Valeur germinative (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

Par contre, les graines traitées à l'ABA/GA₃ et l'AS/ABA présentent des valeurs germinatives faibles avec des valeurs qui arrivent juste à 2.25%. Sinon, dans le milieu de l'ABA seul, aucune valeur germinative n'est signalée, puisque, aucune graine ne germe.

L'analyse de la variance à deux facteurs révèle un effet variétal significatif, alors qu'un effet hormonal hautement significatif est enregistré (Tableau 11). Cependant, à l'aide du test de Fisher-Snedecor au seuil de 5%, la comparaison des moyennes trois groupes (a, b, et c) surgissent (Fig. 8).

Tableau 11- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, de la **valeur germinative à 96 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,024	*
Traitement	6	1.48 10 ⁻⁸	***
Variétés*Traitement	6	0,715	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

- En présence de NaCl

Les observations sur la valeur germinative des deux variétés de tomate (Rg et Ip) montrent une influence significative du NaCl à 100 mM (Fig. 9). Cet effet de la salinité sur la

germination est progressif avec le temps (96 heures). Les variétés témoins enregistrent des valeurs germinatives allant de 71.72 % pour Rg à 66.9 % pour Ip ; ces valeurs restent supérieures à celles enregistrées pour les graines exposées aux autres traitements.

Le NaCl seul dans le milieu stresse les graines de la tomate, puisqu'il influe sur les résultats obtenus, ainsi, la variété Rg affiche une valeur germinative de 37 %, la variété Ip arrive à 33.58 %. En revanche, l'association GA₃/NaCl obtient des taux variant entre 48.11 % pour Rg et 40.49 % pour Ip, ou combiné avec l'AS enregistre des valeurs germinatives passant de 60.89 % chez Rg à 56.4 % chez Ip. Quant à la combinaison NaCl/ABA n'exprime aucune valeur germinative (Fig. 9).

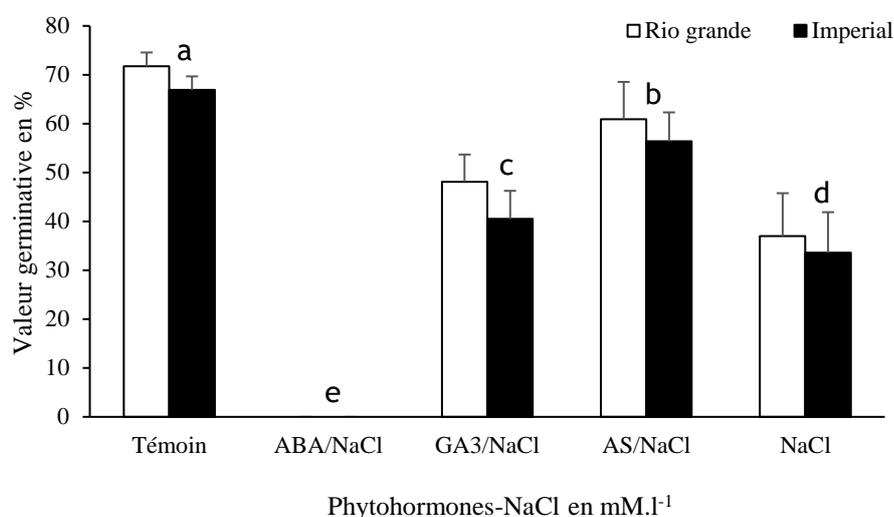


Fig. 9- Valeur germinative (%) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

L'analyse statistique à l'aide du test de Fisher-Snedecor à 5 % montre un effet variétal significatif et un effet hautement significatif des phytohormones combinées avec NaCl (Tableau 12). Quant à la comparaison des moyennes désigne cinq groupes (a, b, c, d et e) (Fig. 9).

Tableau 12- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, de la **valeur germinative à 96 heures** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0.029	*
Traitement	4	2.13 10 ⁻⁵	***
Variétés*Traitement	4	0,83	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

3- Effet conjugué d'ABA, GA₃, AS et NaCl sur les sucres totaux solubles

3.1- Après 48 heures du semis

- En absence de NaCl

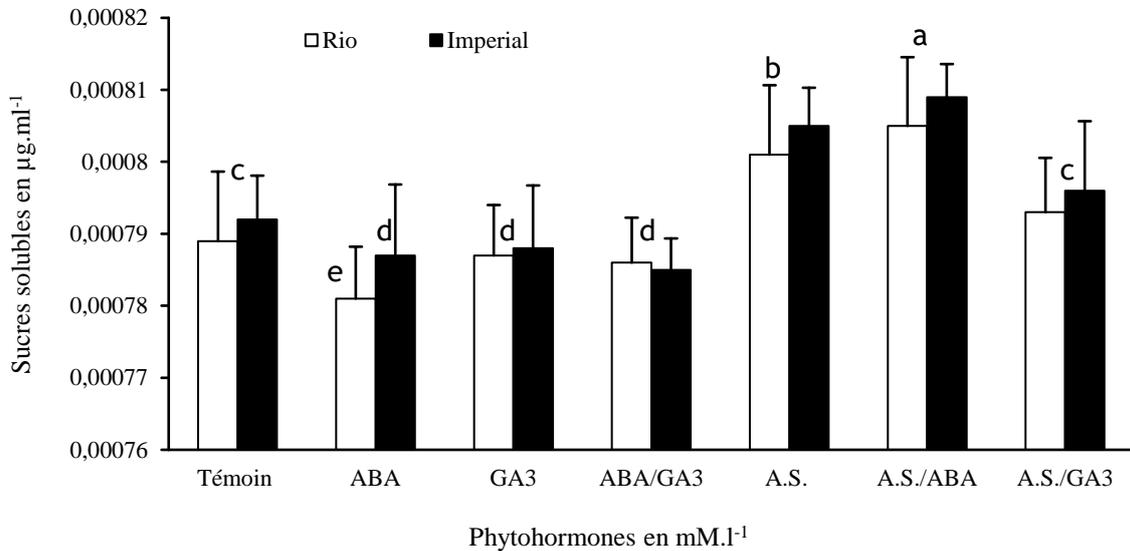


Fig. 10- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g.ml}^{-1}$) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

Après deux jours de germination, les graines de tomate (Rg et Ip) réagissent différemment aux différentes hormones (Fig. 10). L'ABA diminue les taux de sucres dans les graines germées, en donnant des valeurs variant entre $7,81 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et $7,87 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ respectivement chez Rg et Ip ; le GA₃ enregistre des teneurs pour Rg de $7,87 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et pour Ip de $7,88 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$. Cependant, l'association des deux hormones ABA/GA₃ affiche des taux de sucres allant de $7,86 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ à $7,85 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ comparativement au témoin qui exprime des teneurs passant de $7,89 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ à $7,92 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ successivement pour Rg et Ip.

Un fait très significatif est apparu avec l'apport exogène de l'AS seul ou associé aux autres hormones ou au milieu NaCl. Les taux en sucres enregistrés sous l'effet de l'AS sont supérieurs au témoin. D'où, les graines germées qui ont reçues de l'AS expriment (Rg à $8,01 \cdot 10^{-4}$ et Ip à $8,05 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$) et les deux combinaisons AS/ABA et l'AS/GA₃ donnent respectivement des valeurs oscillant entre (Rg à $8,05 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et Ip à $8,09 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$) et (Rg à $7,93 \mu\text{g.ml}^{-1}$ et Ip à $7,96 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$).

Tableau 13- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, **des sucres totaux solubles à 48 heures de germination** des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,047	*
Traitement	6	8.54 10 ⁻⁵	***
Variétés*Traitement	6	0,98	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

A l'aide du test de Fisher-Snedecor au seuil de 5%, la comparaison des moyennes a fait ressortir plusieurs groupes de moyenne (a, b, c, d et e) (Fig. 10). L'effet variétal est significatif, par contre, les phytohormones combinées au NaCl présentent un effet très significatif ; aucun effet significatif n'est signalé par l'interaction variétés-traitements (Tableau 13),

- **En présence de NaCl**

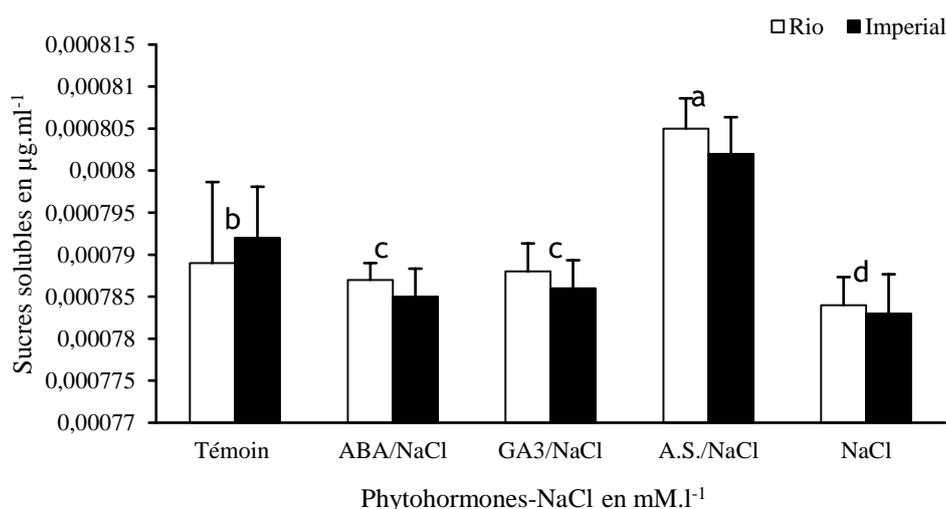


Fig. 11- Sucres totaux solubles (µg.ml⁻¹) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl

Le NaCl (100 mM) influe sur la teneur en sucres solubles (Fig. 11) ; puisque les taux de sucres enregistrés sont inférieurs aux ceux enregistrés par les variétés témoin (H₂O). Ainsi, sous l'effet respectif des traitements (ABA/NaCl, GA₃/NaCl et NaCl), la variété Rg enregistre des teneurs en sucres totaux solubles variant entre 7.87 10⁻⁴, 7.88 10⁻⁴ et 7.84 10⁻⁴ µg.ml⁻¹, contre, la variété Ip qui affiche des valeurs passant de 7.85 10⁻⁴, 7.86 10⁻⁴ à 7.83 10⁻⁴ µg.ml⁻¹ comparées aux teneurs affichées par le témoin allant de 7.89 10⁻⁴ à 7.92 10⁻⁴ µg.ml⁻¹.

Enfin, les graines ayant reçues la solution AS/NaCl montrent des taux en sucres nettement supérieurs à ceux enregistrés par les variétés témoins (Rg à $8.05 \cdot 10^{-4} \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ et Ip à $8.02 \cdot 10^{-4} \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ par Ip).

L'étude statistique à l'aide du test de Fisher-Snedecor exprime un effet hautement significatif de la combinaison phytohormone-NaCl (Tableau 14), cependant, la comparaison des moyennes fait ressortir quatre groupes (a, b, c et d) (Fig. 11).

Tableau 14- ANOVA à deux facteurs mélangé aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à $P=5\%$, **des sucres totaux solubles**, après **48 heures** de germination, des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0.61	ns
Traitement	4	$2.03 \cdot 10^{-5}$	***
Variétés*Traitement	4	0,88	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5 \%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

3.2- Après 96 heures du semis

- En absence de NaCl

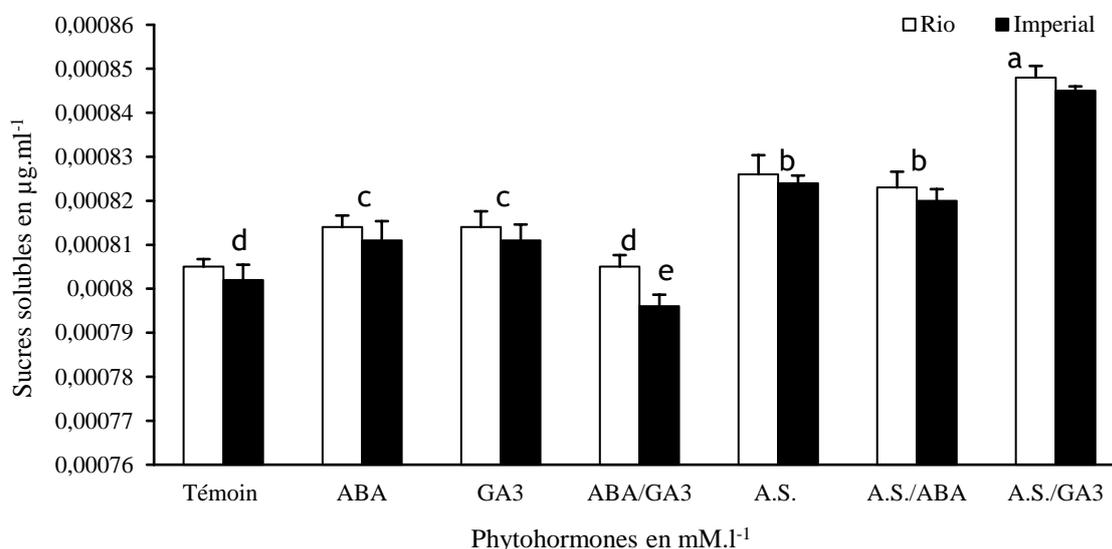


Fig. 12- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones

Les résultats obtenus dans la figure 12, des taux de sucres dans les graines germées des deux variétés de tomate (Rg et Ip) sous l'effet hormonal, montrent une augmentation des teneurs des sucres solubles totales avec le prolongement de la germination dans le temps par rapport au

témoin. Ce dernier enregistre des teneurs en carbohydrates variant entre (Rg à $8.05 \cdot 10^{-4}$ et Ip à $8.02 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$), en revanche, les graines traitées aux hormones répondent significativement à l'augmentation. Ainsi, les graines germées sous l'effet de l'AS/GA₃ donnent des taux de (Rg à $8.48 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et Ip à $8.45 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$), sous l'effet de l'AS (Rg à $8.26 \cdot 10^{-4}$ et Ip à $8.24 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$) et enfin, la combinaison AS/ABA (Rg à $8.23 \cdot 10^{-4}$ et Ip à $8.2 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$).

Les deux traitements ABA et GA₃ affichent des valeurs entre $8.11 \cdot 10^{-4}$ et $8.14 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ respectivement par Rg et Ip ; ces données restent supérieures à celles affichées par le témoin. Cependant, la variété Ip sous l'effet de l'association ABA/GA₃ enregistre des taux en sucres ($7.96 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$), ces teneurs sont considérées comme les plus faibles du test. Par ailleurs, l'analyse de la variance à deux facteurs montre qu'il existe un effet variétal très significatif et un effet hautement significatif des phytohormones (Tableau 15). Aussi, l'étude de la figure 12 révèle l'existence de cinq groupes de moyenne (a, b, c, d et e).

Tableau 15- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, **des sucres totaux solubles à 96 heures** de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,005	**
Traitement	6	$1.87 \cdot 10^{-6}$	***
Variétés*Traitement	6	0,51	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

- En présence de NaCl

Le stress salin (100 mM de NaCl) affecte le taux en sucres pour les deux variétés de tomate (Rg et Ip), puisque un effet significatif est exprimé (Fig. 13). Cet effet de la salinité sur les carbohydrates est progressif dans la durée de la germination, car, le témoin enregistre des valeurs variant entre $8.05 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Rg et $8.02 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Ip ; ces valeurs restent inférieures à celles enregistrées pour les graines exposées aux autres traitements.

Le NaCl seul dans le milieu enregistre de faibles taux avec (Rg à $8,08 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et Ip à $8,03 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$). En revanche, le NaCl associé au GA₃ obtient des teneurs variant entre $8.27 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Rg et $8.24 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Ip, ou combiné avec l'AS qui enregistre des valeurs passant de $8.25 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Rg à $8.23 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ pour Ip. Quant au mélange ABA/NaCl exprime un léger avantage par rapport au témoin avec (Rg à $8,09 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$ et Ip à $8,06 \cdot 10^{-4} \mu\text{g.ml}^{-1}$) (Fig. 13).

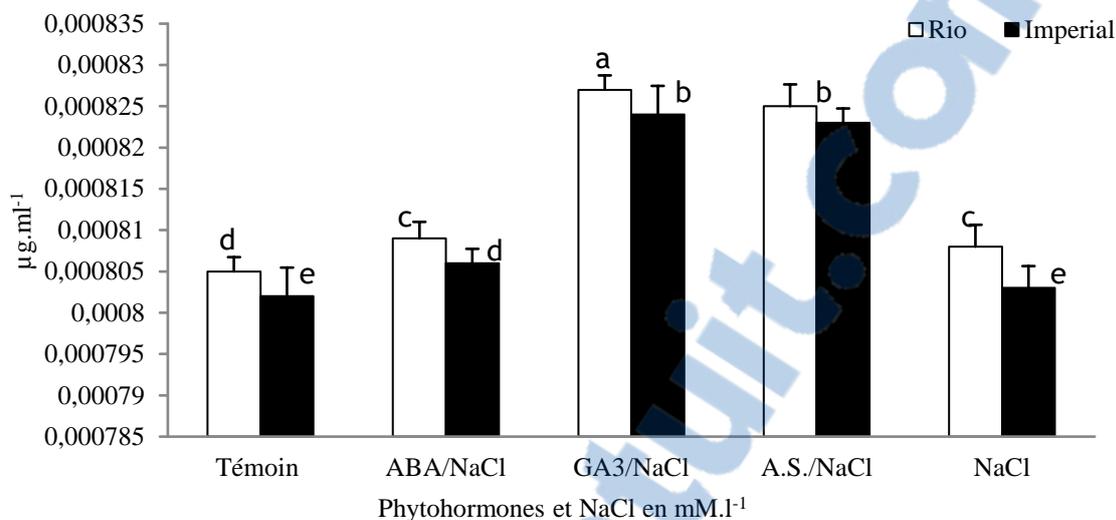


Fig. 13- Sucres totaux solubles ($\mu\text{g.ml}^{-1}$) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

L'analyse de la variance révèle un effet variétal très significatif, en revanche, un effet salinité combinée aux phytohormones hautement significatif est enregistré (Tableau 16). Outre, la comparaison des moyennes à l'aide du test de Fisher-Snedecor donne cinq groupes (a, b, c, d et e) (Fig. 13).

Tableau 16- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à $P=5\%$, des sucres totaux solubles, après 96 heures de germination, des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,002	**
Traitement	4	$2,083 \cdot 10^{-5}$	***
Variétés*Traitement	4	0,99	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5 \%$), ns: non significatif, * $P < 0,05$, ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$.

4- Effet conjugué d'ABA, GA₃, AS et NaCl sur les protéines totales solubles

4.1- Après 48 heures du semis

- En absence de NaCl

Après 48h de germination, les graines germées de Rg et Ip sous l'effet d'ABA/GA₃ présentent des taux en protéines totales solubles respectifs variant entre (0,0187 et 0,0185 $\mu\text{g.g}^{-1}$

¹ de M.F.). Ces valeurs restent nettement supérieures aux graines ayant reçu H₂O (témoin) qui expriment des teneurs allant de (Rg à 0,0184 µg.g⁻¹ de M.F. et Ip à 0,0182 µg.g⁻¹ de M.F.) (Fig. 14). En revanche, ces taux en protéines diminuent sous l'effet des autres hormones et leur association.

Il faut signaler que la plus faible valeur (0,0173 µg.g⁻¹ de M.F.) est enregistrée par la variété Ip sous le traitement ABA ; aussi, la variété Rg exprime la même valeur sous le traitement AS/ABA. Les observations de nos résultats, montrent une meilleure réaction de la variété Rg, qui accumule plus de protéines que la variété Ip, sauf, sous l'effet ABA/GA₃.

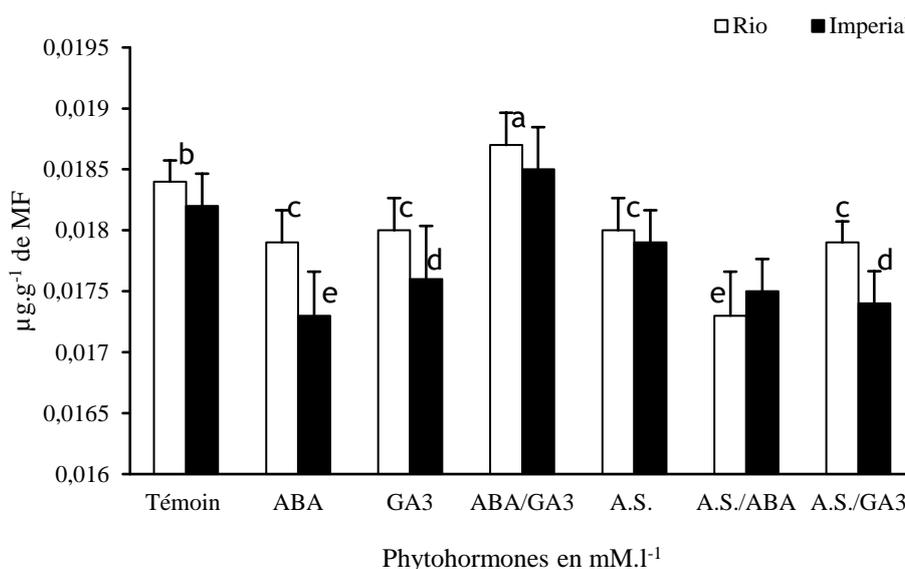


Fig. 14- Protéines totales solubles (µg.g⁻¹ de M.F.) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

Tableau 17- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles** après 48 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,045	*
Traitement	6	0.0069	**
Variétés*Traitement	6	0,98	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

L'analyse de la variance à l'aide du test de Fisher-Snedecor au seuil de 5% montre un effet variétal significatif et un effet hormonal très significatif (Tableau 17). Aussi, la comparaison des moyennes fait ressortir plusieurs groupes de moyenne (a, b, c, d et e) (Fig. 14).

- **En présence de NaCl**

L'effet combiné des phytohormones au NaCl sur la germination des graines de la tomate enregistre une accumulation très importante sous l'effet de l'association GA₃/NaCl (Rg à 0.0186 µg.g⁻¹ de M.F. et Ip à 0.0184 µg.g⁻¹ de M.F.), suivi par celui des graines germées sous l'effet de NaCl seul avec (0.0183 µg.g⁻¹ de M.F. pour Rg et 0.0184 µg.g⁻¹ de M.F. pour Ip). Puis viennent les variétés témoins qui expriment des teneurs en protéines allant de 0.0182 à 0.01816 µg.g⁻¹ de M.F. respectivement pour Rg et Ip (Fig. 15).

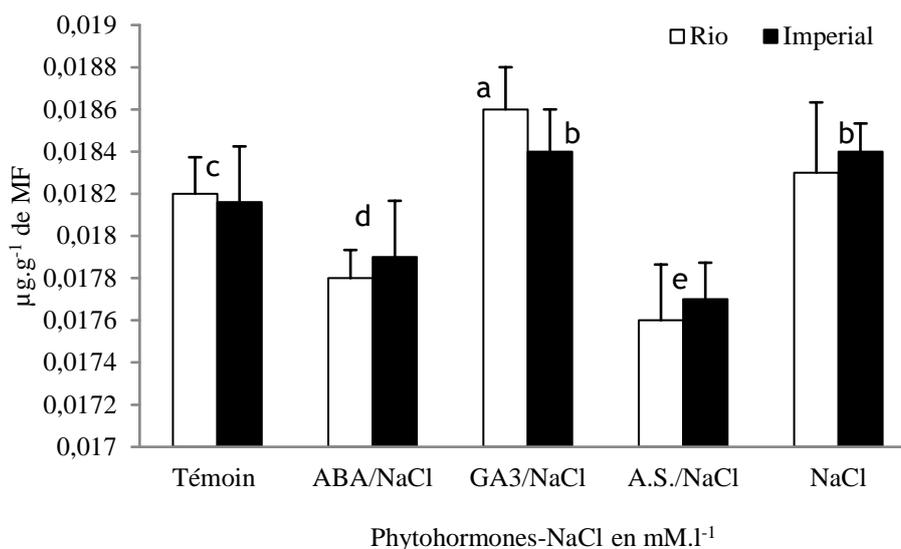


Fig. 15- Protéines totales solubles (µg.g⁻¹ de M.F.) après 48 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl

Cependant, l'ajout de l'acide salicylique au milieu salin (AS/NaCl) ne permet pas à la graine d'exprimer des quantités importantes de protéines, car, sous cet effet les deux variétés de tomate enregistrent le plus faible taux (Rg à 0.0176 et Ip à 0.0177 µg.g⁻¹ de M.F.). Enfin, sous l'action d'ABA/NaCl les graines montrent valeurs inférieures au témoin (Rg à 0.0178 et Ip à 0.0179 µg.g⁻¹ de M.F) (Fig. 15).

Tableau 18- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à P=5%, **des protéines totales solubles**, après **48 heures de germination**, des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné **phytohormones-NaCl**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0.76	ns
Traitement	4	0.0041	*
Variétés*Traitement	4	0,808	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

Les calculs statistiques donnent un effet significatif des phytohormones combinées au NaCl, en revanche, aucun effet variétal (Tableau. 18). Par ailleurs, la comparaison des moyennes à l'aide du test de Fisher-Snedecor à P=5% fait ressortir six groupes (a, b, c, d et e) (Fig. 15).

4.2- Après 96 heures du semis

- En absence de NaCl

Après 96 heures de germination (Fig. 16), les résultats indiquent que l'ajout de l'AS dans la solution apportée à la graine a donné des teneurs en protéines totales solubles nettement supérieures par rapport aux autres conditions de traitement. Ainsi, l'effet des deux combinaisons hormonales AS/ABA et AS/GA₃ provoquent respectivement une progression significative des taux en protéines allant de 0,0183 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. à 0,0182 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. et de 0,0181 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. à 0,018 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. successivement pour Rg et Ip. Ces teneurs restent supérieures au témoin, qui oscille entre 0,0179 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. pour Rg et 0,0178 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F. pour Ip.

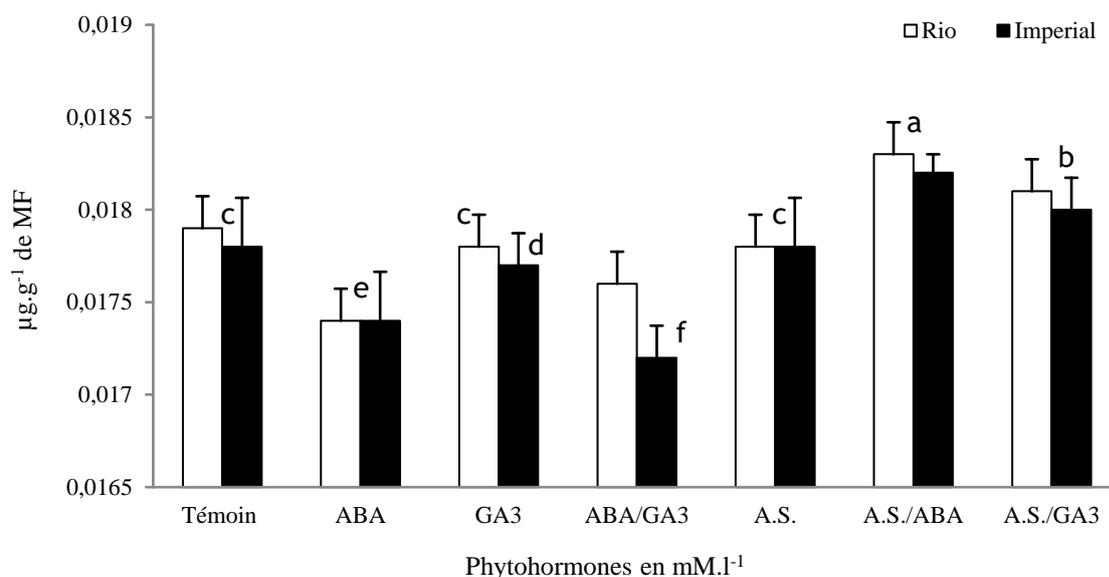


Fig. 16- Protéines totales solubles ($\mu\text{g.g}^{-1}$ de MF) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet des phytohormones.

En revanche, les graines germées sous les différents autres traitements expriment des données inférieures au témoin ; ainsi, les deux variétés de tomate (Rg et Ip) accumulent respectivement pour GA₃ (0.0178 et 0.0177 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F.), AS (0.0178 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F.), ABA (0.0174 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F.) et ABA/GA₃ (0.0176 et 0.0172 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de M.F.).

L'étude statistique à l'aide du test Fisher-Snedecor à P=5 % montre un effet des

phytohormones hautement significatif, par contre, aucun effet variétal n'est observé (Tableau 19). Aussi, la comparaison des moyennes fait ressortir six groupes de moyenne (a, b, c, d, e et f) (Fig. 16).

Tableau 19- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test Fisher-Snedecor à P=5%, des **protéines totales solubles** après **96 heures** de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet des **phytohormones**.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0,065	ns
Traitement	6	0.0008	***
Variétés*Traitement	6	0,62	ns
Total	41		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * : P< 0.05, ** : P< 0.01, *** : P< 0.001.

- En présence de NaCl

Les observations sur la teneur en protéines solubles totales dans les graines germées des deux variétés de tomate (Rg et Ip) expriment une influence significative des phytohormones combinées au NaCl (Fig. 17). Cet effet sur les protéines est évolutif avec la durée de la germination (96 heures).

Les graines traitées avec du H₂O (témoin) enregistrent des taux allant de 0,0175 µg.g⁻¹ de MF pour Rg à 0,0177 µg.g⁻¹ de MF pour Ip ; ces valeurs demeurent inférieures à celles enregistrées par les graines stressées avec GA₃/NaCl et l'AS/NaCl. Ces derniers expriment respectivement des valeurs en protéines totales oscillant entre (Rg à 0,018 et Ip à 0,0182 µg.g⁻¹ de MF) et (Rg à 0,0187 et Ip à 0,0186 µg.g⁻¹ de M.F.).

Les plus bas teneurs en protéines totales solubles sont observés chez la tomate arrosée avec 100 mM de NaCl ; les deux variétés Rg et Ip affichent respectivement 0,0175 µg.g⁻¹ et Ip 0,0177 µg.g⁻¹ de MF. Par ailleurs, l'ajout de l'ABA au NaCl donne des valeurs plus importantes que le NaCl seul, puisque, respectivement Rg et Ip enregistrent 0,01782 et 0,01779 µg.g⁻¹ de MF (Fig. 17).

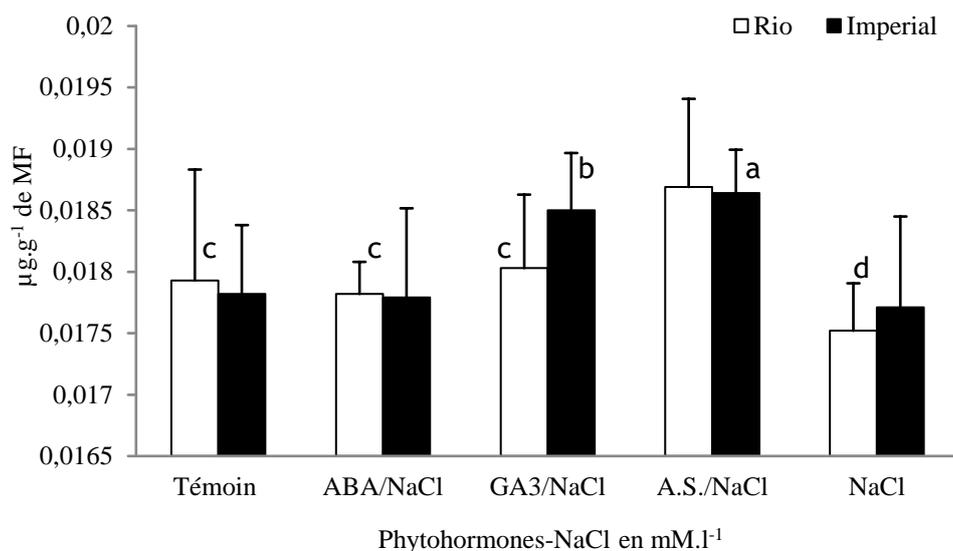


Fig. 17- Protéines totales solubles ($\mu\text{g.g}^{-1}$ de MF) après 96 heures du semis des graines de tomate sous l'effet combiné des phytohormones-NaCl

Tableau 20- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec le test de Fisher-Snedecor à $P=5\%$, des protéines totales solubles, après 96 heures de germination des deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip sous l'effet combiné phytohormones-NaCl.

Source de variance	ddl	F	P
Variétés	1	0.42	ns
Traitement	4	0.016	*
Variétés*Traitement	4	0,947	ns
Total	29		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5 \%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

L'analyse de la variance à deux facteurs montre un effet significatif des phytohormones mélangées avec de la salinité (NaCl), en revanche, pas d'effet variétal, ni celui de la combinaison variétés-traitements (Tableau 20). Outre, la comparaison des moyennes permis de déceler quatre groupes (a, b, c et d) (Fig. 17).

Discussion

Des stratégies sont utilisées pour améliorer la germination des graines sous les conditions salines. Les tentatives pour améliorer la tolérance à la salinité par des méthodes de sélection végétale sont longues et laborieuses, et s'appuient sur la variabilité génétique. En outre, de nombreuses autres tentatives sont réalisées pour surmonter ce problème, y compris la bonne gestion et l'application exogène des phytohormones. Dans ce contexte, l'acide gibbéréllique (GA_3), l'acide abscissique (ABA) et l'acide salicylique (AS) sous stress salin sont testés lors de

cette expérience menée sur les graines de deux variétés de tomate industrielle en présence ou non de NaCl à deux stades de germination (48 et 96 h) permet de conclure les points suivants :

Au bout de 48 heures de germination, l'ABA a révélé son effet inhibiteur de la germination des graines de Rg et Ip, soit en présence ou en absence de NaCl. Cette inhibition est levée par l'addition de l'AS au milieu ABA. Cet effet inhibiteur de l'ABA sur la germination des graines s'est manifesté de nouveau, après 96 heures du semis. L'action conjuguée de l'AS et l'ABA présume que l'AS présente un effet antagoniste à l'ABA et donc permet une activité embryonnaire de la graine résultant de leur levée de dormance (Oracz *et al.*, 2009 ; Chitnis *et al.*, 2014). Il est admis que l'ABA a une responsabilité dans l'entrée en dormance de la graine alors qu'il possède un effet inverse lors de la levée (Gavassi *et al.*, 2014).

Selon le même auteur, les plantes déficientes en ABA ne présentent pas de dormance primaire, alors que, la surexpression des gènes de la voie de biosynthèse de cette hormone entraîne un état de dormance plus profond.

L'application exogène de GA₃ sur les graines augmente le taux de germination. D'après, Gimeno-Gilles (2009), les espèces végétales déficientes en GA₃ sont incapables d'accomplir cette phase de développement. Ce qui explique que la germination des graines de tomate est principalement stimulée par l'action opposée des gibbérélines vis-à-vis de l'ABA. Ce phénomène est rapporté par d'autres chercheurs comme Oracz *et al.* (2009), Chitnis *et al.* (2014) et Gavassi *et al.* (2014).

L'ajout de l'AS sur les graines améliore la germination des deux variétés de tomate (Rg et Ip). Szepesi *et al.* (2005), confirment nos résultats, en utilisant une concentration de 0,5 mM d'AS sur les graines de tomate ; ils remarquent que le taux de germination augmente. D'autres évoquent l'effet bénéfique de l'AS sur la germination des graines comme Ghoohestani *et al.* (2012), Anaya *et al.* (2015). Nos observations montrent que l'effet combiné AS/GA₃ agit sur les graines avec des taux de germination très élevés.

Dans nos conditions, le NaCl à 100 mM appliqué aux graines des Rg et Ip à 48 heures du semis, stimule et augmente la germination ; par contre, au-delà de ce délai la germination devient plus lente. Nos observations indiquent que la réaction de la tomate à la salinité diffère selon la variété et le temps de germination. La durée dans le temps dans les conditions salines affaiblit la faculté de la graine à germer et retarde le processus de germination des graines des deux variétés, bien que la variété Rg montre une certaine tolérance par rapport à la variété Ip. Ces résultats, en accord avec ceux d' Afzal *et al.* (2006) et Sardoei et Mohammadi (2014) montrent que la germination des graines de la tomate est significativement retardée par le NaCl. En outre, Cuartero et Fernandez-Munoz (1999) rapportent que les graines de tomate traitées

avec 80 mM de NaCl voient leur germination retardée de 50% du temps de germination. Plusieurs investigations concluent qu'il existe un retard et une diminution de la germination des graines chez plusieurs espèces sous l'effet du stress salin, comme le médicago (Wang et *al.*, 2012), la laitue (Grahm et *al.*, 2015), le maïs (Aghamir et *al.*, 2015), le concombre (Zhang et *al.*, 2014).

L'addition de GA₃ dans le milieu salin (100 mM de NaCl) semble stimuler la germination de la tomate. Nos résultats concordent avec ceux obtenus par Gavassi et *al.* (2014), ces derniers attestent que le GA₃ est impliqué dans la réponse des plantes au stress salin et de contrer les effets néfastes du stress. De même, Iqbal et Ashraf (2013) constatent que le NaCl associé à GA₃ améliore la germination des graines de blé, grâce à l'activité d'une enzyme spécifique, qui participe à la synthèse de l'ARN et des protéines. Cela peut s'expliquer aussi par le fait que le GA₃ réduit l'action de l'ABA dans les graines à travers l'activation de leurs enzymes du catabolisme ou en bloquant la voie de sa biosynthèse (Iqbal and Ashraf, 2013).

En outre, l'AS agit significativement sur les réponses des graines des deux variétés de tomate ; son association avec le NaCl atténue l'effet de la salinité. L'addition de l'AS à 0,5 mM dans le milieu de la germination en présence de NaCl (100 mM) déclenche la germination en augmentant le taux de graines germées et la valeur germinative. Ces résultats concordent avec les travaux de Jafar et *al.* (2012) qui constatent une amélioration des graines de blé en présence de l'AS en milieu salin ; données corroborées avec ceux d'El-Tayeb (2005), Motamedi et *al.* (2013) et Shahba et *al.* (2014). D'après Miura and Tada, (2014) l'AS est considéré comme une hormone de croissance, il joue un rôle important dans la régulation de la réponse au stress abiotique, comme il améliore la tolérance à la salinité.

Le rôle des hormones de croissance végétale sous stress salin est essentiel dans la variation des réponses physiologiques qui mèneront éventuellement à l'adaptation à un environnement défavorable. Néanmoins, le niveau fonctionnel d'hormones végétales et leur concentration relative dans les tissus, peuvent avoir différents impacts sur la germination des graines et la tolérance au stress salin. Bien que, des changements dans l'équilibre des régulateurs de croissance induites par la salinité, peuvent largement expliquer l'inhibition de la germination (Li et *al.*, 2014). La compréhension de l'action hormonale sur le processus de germination est une clé majeure pour améliorer la germination des espèces sensibles à la salinité et leur développement dans les conditions salines et la réponse de la graine au stress salin grâce aux métabolites de type osmoticum responsable de la tolérance aux contraintes environnementales.

Pour vérifier l'ampleur de la tolérance à la salinité de nos graines, nous avons évalué le contenu des protéines totales solubles et des sucres solubles totaux. Après 48h de germination, les teneurs en protéines ont augmenté sous les deux traitements GA₃/NaCl et NaCl ; au contraire, les protéines ont baissé sous l'effet de l'ABA/NaCl et l'AS/NaCl. Au 5^{ème} jour de germination, sous l'effet des différents traitements associés au NaCl, le contenu des protéines dans les graines a augmenté, excepté sous l'effet de NaCl seul. Ces résultats confirment ceux de Shahba et *al.* (2010). D'autres travaux indiquent une diminution de la teneur en protéines dans des conditions salines chez plusieurs espèces végétales, l'*Atriplex halimus* L. (Ouiza et *al.*, 2010), *Oriza sativa* L. (Amirjani, 2010), *Capsicum annum* L. (Argyropoulou, 2011), *Cicer arietinum* (Keshavkant et *al.*, 2012) et *Triticum durum* (Hameed et *al.*, 2013). Cette réduction est peut être attribuée à l'effet inhibiteur des ions accumulés tels que le sodium et le chlorure.

Par ailleurs, l'apport exogène de GA₃ et de l'AS à la solution saline semble améliorer la teneur en protéines des graines germées. Ces données sont confirmées par Agamy et *al.* (2013) chez la tomate et Shaddad et *al.* (2013) chez le blé. Cependant, Shi et *al.* (2014) explique que l'AS est impliqué dans la synthèse d'une protéine particulière, la kinase, cette protéine joue un rôle important dans la régulation et la différenciation de la division cellulaire.

Le stress salin (100 mM de NaCl) augmente la teneur des sucres solubles des graines germées des deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip). Ces observations sont en accord avec celles de Nawaz et *al.* (2013), Hameed et *al.* (2013) et Adda et *al.* (2014). Certains investigations menées par Parvaneh et *al.* (2012) concluent que les concentrations en sucres (les polysaccharides de réserve) s'élèvent toujours après une exposition de la plante à la salinité. D'autres comme Wu et *al.* (2013), évoquent l'importance de ces accumulations des solutés organiques (glucides solubles et insolubles) de jouer un rôle important dans l'augmentation de la pression osmotique interne. Cette réaction de la plante a déjà été considérée comme une réponse au stress salin (Afzal et *al.*, 2006). Aussi, Jat and Sharma (2006) remarquent une augmentation des sucres sur des graines de blé prétraitées au GA₃ en milieu salin.

L'apport exogène de l'AS seul ou associé à la salinité augmente le taux des sucres dans la graine germée de la tomate. Ces résultats sont confirmés par Dong et *al.* (2011), sur les graines de concombre, qui ont remarqué que l'apport exogène de l'AS en milieu salin augmente le taux des sucres. Selon les mêmes auteurs, cette accumulation des sucres solubles, après un apport d'AS à la germination de la graine en milieu salin, peut rétablir l'équilibre osmotique. Il est prouvé que l'AS joue un rôle dans les réponses adaptatives des plantes au stress osmotique et il intervient dans le mécanisme de défense tel un régulateur contre les contraintes abiotiques (Shahba et *al.*, 2014). De même, Lee et *al.*, (2010) évoquent l'importance de l'AS en

contribuant à la régularisation des divers aspects de la réponse des plantes aux stress abiotiques grâce à une large signalisation avec d'autres hormones de croissance.

VI- CARACTERISATION DES PARAMETRES DE CROISSANCE DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES

La quantification des paramètres de croissance concerne la description morphologique, la surface et la biomasse sèche des racines en milieu salin, selon le substrat de culture ainsi que l'étude de l'indice de tolérance à la salinité par rapport à la biomasse sèche racinaire.

1- Morphologie du système racinaire

Les photos (A, B, C et D) illustrent l'effet de la salinité sur la morphologie racinaire des deux variétés de tomate (Rg et Ip) cultivées dans deux substrats de culture différents (S et SB). Les racines diminuent en longueur et en vigueur avec l'accroissement de la concentration en NaCl+CaCl₂. Cependant, ces figures montrent que les deux variétés expriment un système racinaire avec une densité importante de manière significative chez le témoin tandis que les différences apparaissent dans les autres conditions du traitement.



A: Variété Rio grande (Rg) cultivée sur sable (S)



B: Variété Rg cultivée sur le mélange sable+bentonite (SB)



C: Variété Imperial (Ip) cultivée sur sable (S)



D: Variété Ip cultivée sur le mélange sable+bentonite (SB)

Nous constatons chez la variété Ip (photo C et D), une sensibilité aux sels, cette réponse est exprimée par une densité racinaire très faible, qui évolue plutôt à une élongation de la racine

quelque soit la concentration saline. En outre, les deux variétés présentent une densité racinaire qui évolue à la baisse avec l'augmentation de la salinité dans le substrat S (photos A et C), dans le mélange SB, les racines tendent à progresser beaucoup plus vers la longueur que vers la densité racinaire (photo B et D). Par ailleurs, une étude des deux paramètres de la croissance racinaire comme la surface et la biomasse sèche des racines est réalisée afin d'acquérir plus de résultats à interpréter et d'en tirer plus de connaissance sur nos deux variétés de tomate testées dans les conditions de stress salin.

2- Surface des racines

L'impact des différentes concentrations en NaCl+CaCl₂ appliquées (0, 100, 200 et 300 meq) sur les variétés de tomate testées sur les deux substrats (S et SB) montre qu'en absence de sels les plantes présentent un meilleur développement des parties racinaires. Dès que la salinité s'élève dans le milieu de culture, la surface des racines pour les deux variétés de tomate (Rg et Ip) cultivées sur S et SB diminue (Fig. 18). Il convient de noter que les plantes cultivées sur le substrat bentonisé (SB) présentent une meilleure surface racinaire dans les deux variétés par rapport à celles cultivées sur le sable (S).

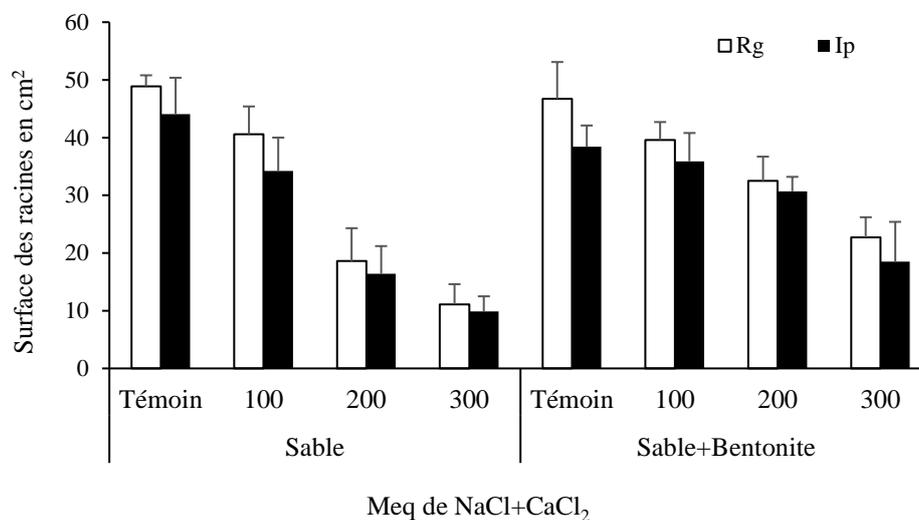


Fig. 18– Surface des racines (cm²) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. Les données représentent la moyenne de trois répétitions et la barre d'erreur indique l'écart type moyen.

L'étude de la surface des racines de la tomate stressée aux NaCl+CaCl₂, cultivée sur le substrat sable seul (S) exprime une diminution très prononcée de la surface sous les hautes salinités (200 et 300 meq), ainsi, Rg et Ip affichent respectivement une surface racinaire, à 200 meq (18.6 et 16.4 cm²) et enfin à 300 meq (11.1 et 9.9 cm²) comparées au témoin (48.9 et 44.07

cm²) et 100 meq (40.6 et 34.2 cm²). En revanche, le système racinaire dans les deux variétés de tomate stressées aux sels et testées sur le substrat sable bentonisé (SB) montrent un meilleur système racinaire bien fourni par rapport aux plantes menées sur le sable seul. Puisque, les chiffres affichés par ces deux variétés sous l'action respective de 100, 200 et 300 meq sont de 39.6, 32.5 et 22.7 cm² pour Rg et de 35.9, 30.7 et 18.5 cm² pour Ip (Fig.18).

En somme, la variété Rg se comporte mieux que la variété Ip sur les deux substrats de culture et en particulier sur le sable mélangé à la bentonite. Nos observations décèlent chez le substrat SB un bon développement du système racinaire en milieu salin. Cependant, l'analyse de la variance pour la variété Rg montre qu'il existe un effet significatif du sel et un effet très significatif de l'interaction substrat-sel, sinon, aucun effet du substrat. Pour la variété Ip, aucun effet n'est enregistré, sauf, celui de l'interaction, où il existe une différence significative (Tableau 21).

Tableau 21– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **surface des racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

<i>Source de variance</i>	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,27415165	ns
Traitement	3	0,03905149	*
Substrat*Traitement	3	0,00846233	**
Total	23		

b- Imperial

<i>Source de variance</i>	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,35378822	ns
Traitement	3	0,06421593	ns
Substrat*Traitement	3	0,01636003	*
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

3- Biomasse sèche racinaire (BSR)

Les mesures de la biomasse sèche racinaire (BSR) sont faites sur des plantes cultivées sur les substrats S et SB pendant 15 jours en présence de NaCl+CaCl₂. La figure 19, montre que la salinité affecte à la baisse la BSR, cependant, les deux variétés expriment une BSR importante de manière significative chez le témoin. Une concentration de 100 meq NaCl+CaCl₂ induit une baisse très marquée de BSR. Cette chute respective de la BSR pour les deux variétés

de tomate Rg et Ip est d'environ 45.75 et 34.37% sur le substrat sable seul (S) et de 36 et 21.93% pour les plantes cultivées sur le mélange (SB) comparativement au témoin. Aucun effet dépressif supplémentaire n'est observé à la dose supérieure de 200 meq pour les plantes cultivées sur le sable (S), sinon une légère influence est ressentie pour les plantes menées sur le mélange SB. A 300 meq de NaCl+CaCl₂, la BSR chute avec des moyennes variant de 58.82 à 43.13 % pour la variété Rg et de 54.87 à 41.94 % pour la variété Ip cultivées respectivement sur le S et SB par rapport aux plantes témoins (Fig. 19).

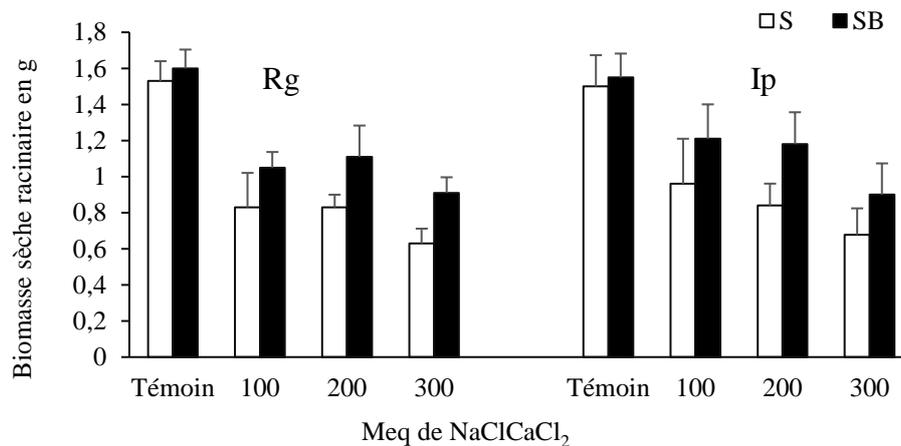


Fig. 19- Biomasse sèche racinaire (g) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

L'effet du substrat sur la biomasse sèche racinaire (BSR) est illustré par la figure 18. La BSR des racines de la tomate cultivée sur le substrat composé de sable mélangé à la bentonite affiche des valeurs sensiblement élevées que celles des racines des plantes conduites sur substrat sableux. Manifestement, les moyennes enregistrées de la BSR respectivement sous l'effet de 100, 200 et 300 meq de sels oscillent entre 0.83, 0.83 et 0.63 g pour Rg sur substrat S et 1.05, 1.11 et 0.91 g sur substrat SB comparées à celles enregistrées pour le témoin (1.53 g sur S et 1.6 g sur SB).

Toutefois, cette BSR produite par la variété Ip est sensiblement supérieure à celle de la variété Rg ; cependant, les valeurs enregistrées sur substrat sableux varient entre 0.96, 0.84 et 0.67g. En revanche, les variétés cultivées sur substrat SB expriment des poids nettement supérieurs allant de 1.21 à 1.18 et 0.9 g respectivement sous traitement salin 100, 200 et 300 meq de NaCl+CaCl₂ par rapport au témoin (1.5 g sur substrat sableux S et 1.55 g sur substrat sable bentonite).

La comparaison de l'évolution de la BSR (Fig. 19) montre que le stress salin entraîne une chute de la biomasse sèche racinaire aussi bien pour les plantes issues du substrat S que

pour celles du substrat SB. Cette chute devient de plus en plus nette au fur et à mesure que le niveau du stress s'accroît.

L'analyse statistique révèle que le substrat induit un effet significatif pour les deux variétés, cependant, l'effet sel est très significatif pour Rg et significatif pour Ip (Tableau 22).

Tableau 22– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de la **biomasse sèche racinaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,02	*
Traitement	3	0,004	**
Substrat*Traitement	3	0,43	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,03	*
Traitement	3	0,01	*
Substrat*Traitement	3	0,55	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

4- Indice de tolérance à la salinité (ITS)

Le calcul de l'ITS, basé sur la BSR des deux variétés étudiées (Fig. 20), semble indiquer que la tolérance a tendance à diminuer au fur et à mesure avec l'augmentation du niveau de NaCl+CaCl₂ dans le milieu de culture.

Les valeurs affichées dans la figure 20 montrent que les plantes de tomate cultivées sur le substrat sable bentonisé (SB) enregistrent un indice de tolérance à la salinité (ITS) plus important que celui affiché par la tomate menée sur le substrat sable seul. Il convient de noter que le niveau de tolérance des plantes des deux variétés s'exprime nettement sous les traitements salins à 100 et 200 meq de NaCl+CaCl₂, aussi bien sous substrat S que pour celui SB. Par exemple, les résultats indiquent que les valeurs de l'ITS sous l'effet de 100 et 200 meq de sels varient entre 0.54 pour la variété Rg et entre 0.63 à 0.56 pour la variété Ip sur le substrat S.

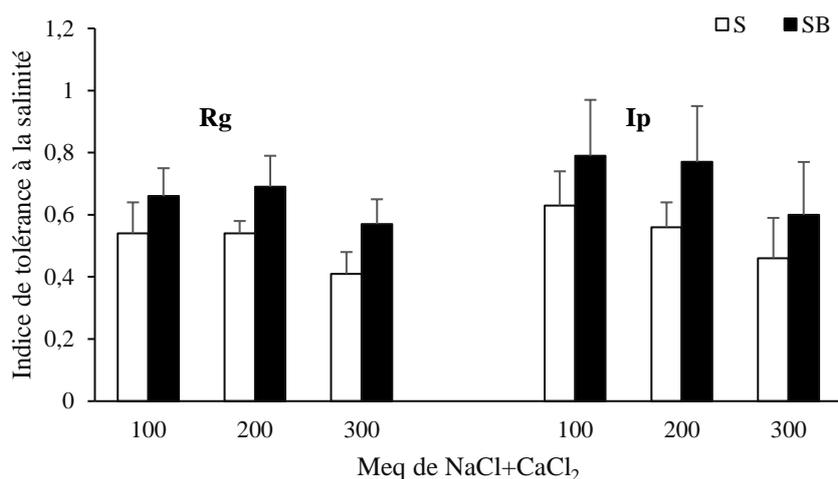


Fig. 20- Indice de tolérance à la salinité (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB stressées au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

En revanche, sur le mélange SB, les deux variétés affichent des ITS allant de 0.66 à 0.69 pour la variété Rg et de 0.79 à 0.77 pour la variété Ip. Par ailleurs, les calculs statistiques expriment un effet du traitement sel très significatif pour les deux variétés de tomate et une différence significative du substrat pour Rg, en revanche, la variété n'enregistre aucune différence significative (Tableau 23).

Tableau 23– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de l'indice de tolérance à la salinité (ITS) de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a- Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,02	*
Traitement	2	0,004	**
Substrat*Traitement	2	0,43	ns
Total	17		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,1	ns
Traitement	2	0,004	**
Substrat*Traitement	2	0,002	**
Total	17		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

Discussion

La réduction de la biomasse de la tomate dans des conditions de solution saline est un indicateur majeur de la limitation de la croissance. La salinité a eu des effets néfastes non seulement sur la biomasse sèche racinaire, mais aussi sur les autres paramètres morphologiques tels que la surface et la densité racinaire. De nombreux travaux rapportent que cette réduction du poids de la biomasse végétale et de la croissance est observée sur le riz (Dhanyalakshmi et *al.*, 2013), la tomate (Taffouo et *al.*, 2013), la fève (Oufdou et *al.*, 2014) et le blé dur (Bouthour et *al.*, 2015).

Chez la tomate, les différentes concentrations de sels ont considérablement affecté à la baisse la biomasse sèche et la surface des racines ; ceci résulte d'une déficience de la photosynthèse, après 15 jours de traitement salin, évoluant vers la sénescence induite sous salinité rapporté par Taffouo et *al.* (2013). Vraisemblablement, l'ajout de CaCl_2 à la solution NaCl agit sur le potentiel osmotique qui induit un stress salin affectant la surface et la biomasse des racines. Sous l'effet de 100 meq $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$, une légère diminution de cette biomasse se manifeste par rapport au témoin ; cette réduction de biomasse se poursuit de manière importante sous haute salinité confirmé par ailleurs par Shiyab et *al.* (2013).

Ces deux paramètres de croissance déterminent la capacité de la tolérance à la salinité. En plus, la réduction de ces paramètres morphologiques dans ces conditions est indicative comme facteur limitant de la croissance. Selon Rivero et *al.* (2014), le choc salin en tant qu'ensemble, peut réduire la capacité d'absorption d'eau de la plante et, finalement, réduire la croissance. Cette diminution de la croissance induite par la salinité chez la tomate est signalée dans d'autres travaux (Ghanem et *al.*, 2011 ; Shiyab et *al.*, 2013 et Wang et *al.*, 2015). La réduction de la croissance des plantes dans des conditions salines peut être due soit à la diminution de la disponibilité d'osmoticum, soutenue par les valeurs de la résistance stomatique des plantes, ou à l'accumulation excessive des ions dans les tissus végétaux (Wang et *al.*, 2015). Les mêmes auteurs ajoutent que la salinité peut inhiber la croissance des racines, modifier le potentiel hydrique externe, augmenter la toxicité des ions, ou causer un déséquilibre ionique, et peut même, imposer des restrictions biochimiques sur l'expansion de la paroi cellulaire, qui à son tour peut inhiber la croissance des racines. En outre, il existe une relation entre la réduction de la surface des racines et la diminution de la BSR dans les deux variétés à la suite du stress salin.

La racine constitue comme un des organes exprimant la sensibilité aux gradients de salinité. En effet, des travaux sur la tomate ont montré que le poids sec des racines affiche une baisse lorsque la salinité du milieu augmente (Lovelli et *al.*, 2012). Par ailleurs, nos résultats

indiquent que les plantes cultivées sur substrat sableux bentonisé montrent une forme de résistance évaluée par l'indice de tolérance à la salinité jusqu'à un niveau de concentration en NaCl+CaCl₂ de 200 meq. Ceci présume que les variétés de tomate testées semblent mettre en œuvre une stratégie d'évitement du stress. Cette réponse est cependant différente, selon toujours l'indice de tolérance à la salinité, entre les deux variétés ; la variété Ip exprime une tolérance à la salinité plus élevée que celle de la variété Rg. Actuellement, il est bien établi que les fortes salinités dans le milieu de culture causent un retard de croissance de la plante (Latef and Chaoxing, 2011). En contrepartie, les racines présentent des caractéristiques qui peuvent jouer un rôle actif dans l'absorption ionique et hydrique comme la longueur des racines, la densité racinaire, le nombre, la longueur et la surface des poils absorbants (Garcia-Abellan et al., 2015).

Nos observations montrent une légère amélioration de la croissance des racines de la tomate stressée à la salinité obtenue sur le substrat mélange SB par rapport à celles issues du substrat sable seul (S). Cramer (2002) signale que le calcium est le seul ion pour lequel le changement de la concentration est fortement corrélé avec la résistance au sel. En effet, l'apport de Ca²⁺ au système racinaire par la bentonite et la solution saline, peut contrarier l'effet néfaste de Na⁺ sur la croissance des racines, plusieurs auteurs notent que le Ca²⁺ en milieu salin améliore la croissance des racines et donne une résistance à la salinité (Shabani et al., 2012 ; Taffouo et al., 2013 ; Bacha et al., 2015). Bacha et al. (2015) confirment que la concentration intracellulaire de Ca²⁺ régule la réponse de la plante à la sécheresse et à la salinité, et est impliquée dans la transduction des signaux des stress hydrique et salin chez les plantes.

VII- CARACTERISATION DES PARAMETRES HYDRIQUES DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES

1- Teneur en eau totale des plantes entières (TET)

Les résultats de l'expérience réalisée pour déterminer la teneur en eau totale de la plante de tomate sous l'action de la salinité montrent que les deux variétés réagissent différemment selon la concentration saline et selon le substrat de culture. La teneur en eau traduit le degré d'hydratation des tissus, elle reste relativement élevée et insensible à la salinité quelle que soit la concentration de NaCl dans le milieu de culture.

La TET pour les variétés de tomate testées évolue sous l'influence des concentrations salines (Fig. 21) ; ainsi, les deux variétés Rg et Ip expriment respectivement une TET maximale à 100 meq de NaCl+CaCl₂ oscillant entre 87.63 et 86.73% sur substrat S et 89.33 et 88.87% pour la tomate cultivée sur SB. Tandis que les variétés cultivées comme témoin sur substrat S enregistrent des TET basses avec (84.3 % pour Rg et 83.49 % pour Ip), par contre, le témoin sur SB donne des teneurs allant de 88.13 % pour Rg et 87.57 % pour Ip.

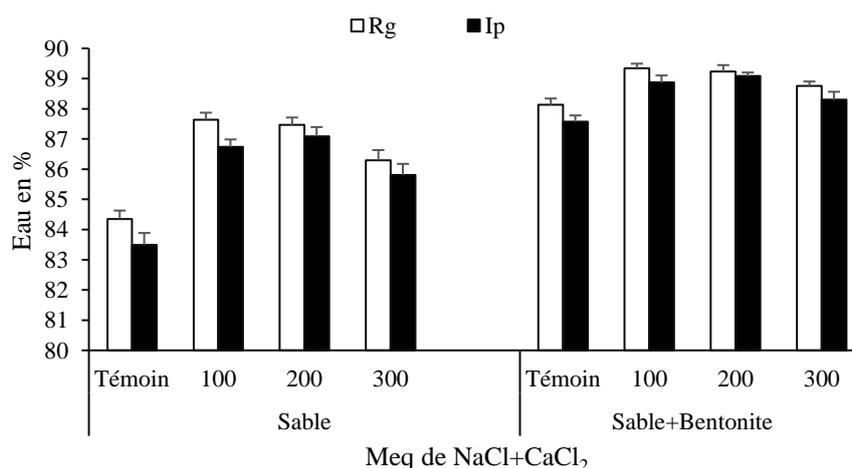


Fig. 21- Teneur en eau totale (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

Il faut signaler que la TET diminue sensiblement sous l'effet de 300 meq de NaCl+CaCl₂ ; les deux variétés de tomate Rg et Ip enregistrent respectivement des pourcentages de 86.29 et 85.81% cultivées sur substrat S, cette réduction de la TET est moins importante pour les plantes cultivées sur substrat SB avec 88.76 % pour Rg et 88.30% pour Ip (Fig. 21).

L'analyse des données du tableau 24 montre qu'il existe un effet substrat significatif pour Rg et hautement significatif pour Ip, par contre, aucune différence significative du traitement sel. Cependant, l'interaction substrat-sel présente un effet hautement significatif pour les deux variétés.

Tableau 24– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de la **teneur en eau totale (%)** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,01	*
Traitement	3	0,123	ns
Substrat*Traitement	3	0,00002	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,01	***
Traitement	3	0,09	ns
Substrat*Traitement	3	0,0002	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

2- Teneur en eau des racines (TER)

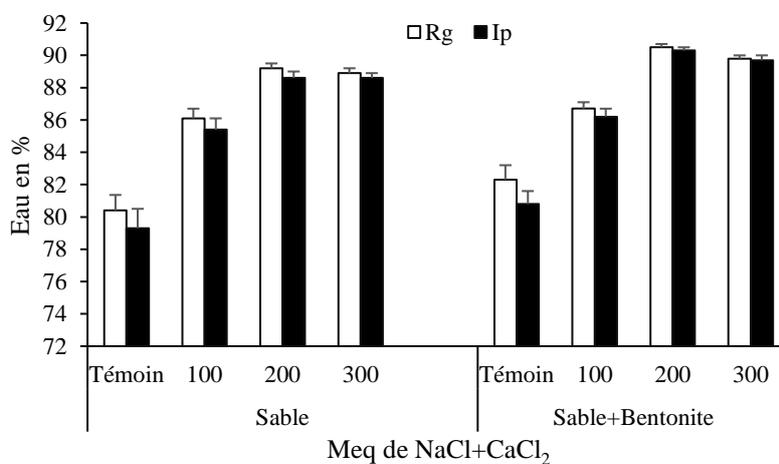


Fig. 22- Teneur en eau des racines (%) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles

La figure 22 présente l'évolution de la teneur en eau des racines des plantes de tomate en fonction de la salinité et du substrat de culture. Les résultats mentionnent une réaction significative à la hausse de la TER avec l'augmentation de la salinité du milieu de culture. A 100 meq de NaCl+CaCl₂, la TER évolue pour les deux variétés Rg et Ip pour afficher respectivement des teneurs allant de 86.1 à 85.4 % pour les plantes cultivées sur substrat S et entre 86.7 et 86.2 % sur substrat SB.

A 200 meq, la TER continue son évolution pour atteindre son maximum d'environ 89.2 et 88.6% pour la tomate cultivée sur substrat sable seul (S) par rapport aux plantes arrosées à la solution nutritive sans sels, qui enregistrent une TER plus faible avec 80.4% pour la variété Rg et 79.3% pour la variété Ip.

La teneur en eau des racines pour les deux variétés de tomate cultivées sur substrat sable bentonisé (SB) atteint son maximum sous l'effet de la concentration de 200 meq de NaCl+CaCl₂, avec 90.5% pour la variété Rg et 90.3% pour la variété Ip par rapport aux valeurs affichées par les variétés témoins (82.3 % pour Rg et 80.8 % pour Ip). Au-delà de 200 meq, la TER pour Rg et Ip diminue pour marquer respectivement des valeurs sous l'effet de 300 meq allant de 88.9 à 89.8% pour les plantes menées sur substrat S et 88.6 et 89.7% sur substrat SB, tout de même, ces valeurs restent supérieures à celles affichées par les variétés témoins (Fig. 22).

Tableau 25– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de la **teneur en eau des racines** (%) de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,022	*
Traitement	3	0,0005	***
Substrat*Traitement	3	0,27	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,0007	***
Traitement	3	0,002	**
Substrat*Traitement	3	0,76	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

Généralement, les deux variétés cultivées sur SB manifestent des teneurs en eau des racines (TER) plus élevées que celles obtenues sur S. L'analyse de la variance à deux facteurs exprime une différence hautement significative du substrat pour Ip et significative pour Rg, alors qu'il existe un effet sel hautement significatif pour Rg et très significatif pour Ip. Cependant, il n'existe aucun effet significatif de l'interaction substrat-sel pour les deux variétés de tomate testées (Tableau 25).

3- Contenu relatif en eau foliaire (CRE_f)

Le CRE_f évolue à la baisse pour les plantes de tomate cultivées sur deux substrats distincts en milieu salin ; les résultats de ce test montrent que les deux variétés de tomate ont réagi d'une façon similaire (Fig. 23) ; l'effet substrat semble avoir été de nature à modifier la turgescence cellulaire ; en effet, une augmentation est remarquée chez les variétés cultivées sur le mélange SB par rapport celles menées sur le substrat S.

Par ailleurs, les plantes arrosées avec seulement de la solution nutritive (témoin) enregistrent des CRE_f très importants par rapport aux plantes traitées à la salinité, puisque, les deux variétés Rg et Ip menées sur le substrat sable seul (S) donnent respectivement des taux qui passent de 75.33 et 72 % sur le sable (S) et 85 et 83 % sur le mélange (SB). En revanche, les plus faibles CRE_f sont obtenus sous l'effet de 300 meq de NaCl+CaCl₂ avec (58 % pour Rg et 57 % pour Ip) sur S et (71 % pour Rg et 68 % pour Ip) sur SB (Fig. 23).

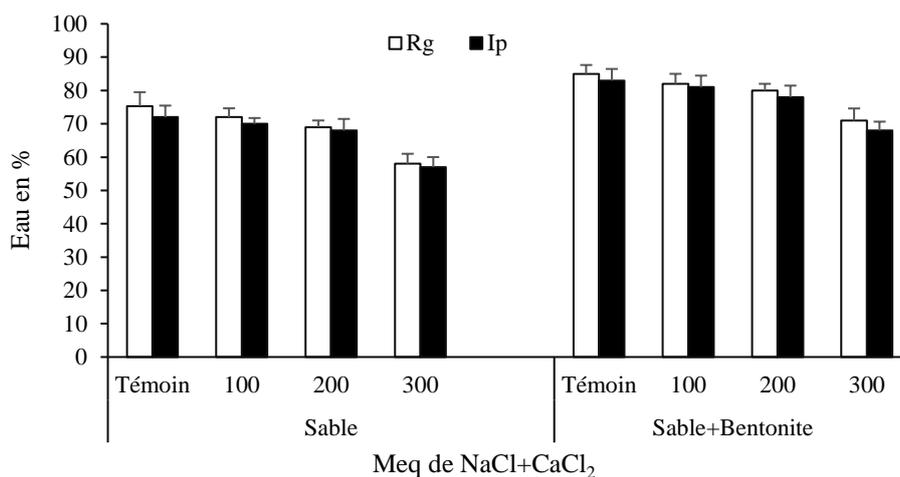


Fig. 23- Contenu relatif en eau foliaire (CRE_f) des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles

Sous l'influence de 100 et 200 meq de NaCl+CaCl₂, le CRE_f diminue chez les plantes issues des deux substrats, ainsi, sur le sable (S), les deux variétés Rg et Ip enregistrent successivement un CRE_f qui varie entre 72 à 70 % à 100 meq et 69 et 68 % à 200 meq. En revanche, les plantes cultivées sur le sable bentonisé (SB) montrent des taux CRE_f importants avec (82 et 80% pour Rg) et (81 et 78% pour Ip) respectivement sous l'action de 100 et 200 meq de NaCl+CaCl₂ (Fig. 23).

La tomate cultivée sur le substrat SB présente des CRE_f nettement supérieurs à ceux de la tomate menée sur le substrat S. Par ailleurs, la comparaison entre les deux variétés expérimentées montre que la variété Rg s'adapte mieux au milieu salin. Cependant, l'étude

statistique montre qu'il existe un effet hautement significatif du substrat sur le CRE_f pour les deux variétés de tomate, alors qu'il existe un effet très significatif du sel pour la variété Rg et un effet très significatif pour Ip (Tableau 26).

Tableau 26– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du **contenu relatif en eau foliaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,0007	***
Traitement	3	0,002	**
Substrat*Traitement	3	0,76	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,00027	***
Traitement	3	0,00088	***
Substrat*Traitement	3	0,98	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

Discussion

La diversité de l'influence de la salinité sur la plante offre une gamme importante de critères physiologiques qui peuvent éclaircir la tolérance à la salinité de certaines espèces végétales. En effet, l'analyse de la teneur en eau totale, la teneur en eau des racines ainsi que le contenu relatif en eau (CRE_f), permet d'élucider d'une manière globale le bilan hydrique de la plante et de mesurer l'aptitude à instaurer une meilleure osmorégulation et de maintenir une turgescence cellulaire (Morant-Manceau et al., 2004). Bien que, le stress salin est un phénomène complexe qui conduit souvent à un stress osmotique dû à la diminution des quantités d'eau disponible au niveau de la racine, suite à la réduction de l'aptitude des plantes à absorber l'eau.

Le statut hydrique de la tomate est influencé par le traitement salin, en plus, l'effet du substrat conjugué à la salinité a aussi son influence sur les trois paramètres hydriques étudiés (TET, TER et le CRE_f). Ce dernier paramètre diminue significativement sous l'effet de la salinité, les résultats obtenus montrent que la salinité est inversement proportionnelle au CRE_f , ces données sont en parfaite concordance avec celles obtenues sur la tomate par Kaya et Ashraf, (2015). En revanche, les deux paramètres mesurés (la TET et la TER) se sont révélés avec une

disponibilité en eau plus élevée que le témoin chez les deux variétés cultivées sur les deux substrats.

En outre, l'état hydrique de la variété Rg s'est montré mieux que la variété Ip, cependant, les variétés menées sur le substrat S ont présenté des valeurs moins importantes que celles cultivées sur le substrat bentonisé (SB), ceci revient probablement à l'effet de la bentonite qui a favorisé la disponibilité de l'eau à la plante. Nos deux variétés de tomate se sont montrées sensibles aux fortes concentrations salines (300 meq de NaCl+CaCl₂), puisque, l'effet des sels s'est traduit par la diminution de la disponibilité de l'eau pour la plante, due à l'augmentation de la pression osmotique du substrat, ce qui provoque une diminution de la turgescence.

Le contenu relatif en eau foliaire (CRE_f) représente un bon indicateur de l'état hydrique, il diminue légèrement chez les plantes stressées à la salinité. Cela se remarque particulièrement lorsque les deux variétés testées sont soumises à 300 meq de sels, ce qui semble être un comportement de résistance au stress salin. C'est pourquoi l'absorption d'eau est maintenue à un niveau suffisant pour éviter la déshydratation des tissus de la plante et pouvoir ainsi diluer les sels introduits dans les cellules. Il est bien admis que le choc salin induit des changements au niveau de l'état hydrique de la plante, réduit le CRE_f et l'absorption hydrique par les racines (Kaya and Ashraf, 2015). Ce que considèrent certains physiologistes, que le CRE_f comme l'une des caractéristiques importantes qu'influe sur l'état hydrique et aussi comme une mesure du bilan hydrique de la plante, ce qui reflète l'activité métabolique dans les tissus, et utilisée comme un indice le plus significatif de la tolérance à la salinité. Cette teneur est plus élevée dans les phases initiales de développement des feuilles et diminue au fur et à mesure que la matière sèche s'accumule dans les feuilles matures (Anjum et al., 2011).

Cette diminution de la teneur en eau de la plante en réponse à la salinité est signalée dans un grand nombre de plantes ; lorsque les feuilles sont soumises à une salinité, ces feuilles présentent d'importantes réductions du potentiel hydrique et du CRE_f, enfin, selon Rivero et al. (2014), le choc salin affecte à la fois la croissance des feuilles et l'état hydrique de la plante. Toute de même, le comportement des deux variétés de tomate testées par rapport à la teneur en eau en fonction de la salinité semble identique. Effectivement, face à de fortes concentrations salines, les pertes en eau des feuilles diminuent considérablement afin de conserver une certaine turgescence cellulaire permettant une aptitude à la salinité. Egalement, plus le stress est sévère, et plus les pertes d'eau par les feuilles ne diminuent. Aussi, d'importantes variations des valeurs enregistrées chez les deux variétés, ces résultats obtenus montrent que l'influence du stress salin à travers les pertes en eau par transpiration s'exprime beaucoup plus chez les plantes de la variété Ip que Rg, des travaux récents sur la culture de la tomate menés par Rivero et al. (2014)

concordent avec nos résultats. Les données obtenues dans cette expérience peuvent aussi s'expliquer par le phénomène d'ajustement osmotique, caractérisé par la diminution du potentiel hydrique, permettant ainsi de maintenir les mouvements d'eau vers les feuilles et par conséquent leur turgescence.

Cette attitude de nos deux variétés de tomate testées, en montrant une légère diminution du potentiel hydrique, c'est le contraire qui se passe pour les plantes tolérantes à la salinité, ce type de plantes peut maintenir leurs performances pour une croissance normale en raison de leur ajustement osmotique. Comme, ils précisent Shabala et *al.* (2012), que la salinité est une contrainte qui peut causer l'épuisement de l'eau de la cellule, conduisant à un stress osmotique, cet ajustement osmotique nécessaire dans les conditions de salinité pourrait conduire à une accumulation ionique, ce qui augmente le potentiel de turgescence (Rivero et *al.*, 2014). Cependant, une augmentation de la pression de turgescence n'est pas toujours en relation avec une augmentation de la teneur en eau dans la cellule, comme la taille des cellules peut être réduite dans des conditions de salinité (Shabala and Munns, 2012). Rivero et *al.* (2014) montrent que la salinité réduit l'expansion cellulaire dans les plantes de tomate, qui est dû à la combinaison du potentiel osmotique à la diminution du potentiel hydrique et l'augmentation du potentiel de turgescence. Ceci est en accord avec d'autres théories, car le potentiel hydrique, le potentiel de soluté et le potentiel de turgescence sont liées entre eux dans les cellules végétales et sont nettement affectés lorsque les plantes sont exposées au stress salin (Rivero et *al.*, 2014).

Comme un principe général, lorsque les plantes sont expérimentées à un stress osmotique élevé en raison d'un faible potentiel hydrique extérieure, une baisse du potentiel de soluté (plus négatif) est stimulé, ce processus est appelé l'ajustement osmotique (Ashraf, 2004). Cet ajustement osmotique sous stress salin est due à l'absorption d'ions du milieu extérieur et/ou l'accumulation d'osmoticum organiques (Rivero et *al.*, 2014). Aussi, l'effet osmotique produit par la salinité du sol peut causer des perturbations dans l'équilibre hydrique de la plante et l'inhibition de la croissance, en provoquant la fermeture des stomates et la réduction de la photosynthèse (Wang et *al.*, 2015). Ainsi, l'arrêt de la croissance a lieu lorsque la turgescence diminue en dessous du seuil de rendement de la paroi cellulaire, et déshydratation cellulaire débute lorsque la différence du potentiel hydrique est supérieure qui peut être compensée par la perte de turgescence (Amjad et *al.*, 2014).

Cependant, la compréhension des mécanismes qui leur confèrent une tolérance et ses effets sur les relations hydriques de la plante, aidera à déterminer l'amélioration de la tolérance et les pratiques culturales qui finiront à conduire à une production agricole plus fiable sur les sols salins. Avec la découverte des aquaporines, une avancée majeure dans la compréhension

de la circulation de l'eau à travers les cellules est née (Ashraf, 2004). Les aquaporines sont des pores protéiniques présents dans les membranes de tous les vivants organismes qui facilitent le transport de l'eau et d'autres petites solutés neutres (Maurel et *al.*, 2008). Des investigations sur les aquaporine des champignons (Aroca et *al.*, 2009 ; Estrada et *al.*, 2013) ont prouvé que des aquaporines fongiques pourraient compenser la régulation de la baisse des aquaporines des cellules du végétal hôte causés par le stress osmotique. Effectivement, un gène d'aquaporine a été identifié dans le champignon qui peut avoir un rôle dans le transport de l'eau à partir du mycélium en croissance dans des conditions osmotiques favorables du mycélium au stress salin (Aroca et *al.*, 2009). Chez les plantes, ces gènes ont un rôle dans la régulation du développement et la réponse au stress (Roberts, 2003), y compris la salinité (Xu and Shi 2006). Selon Estrada et *al.*, (2013), l'adaptation à la salinité peut être lié à la régulation positive significative des gènes codés pour les aquaporines.

En revanche, cette connaissance approfondie de la régulation des aquaporines peut permettre au développement des stratégies de la sélection végétale ou de génie génétique pour l'augmentation de la croissance sous le stress salin ou d'autres stress abiotiques. Ainsi, l'accent devrait être mis sur le développement récent de la biologie moléculaire pour améliorer la tolérance au sel chez les plantes dans le contexte de nos connaissances actuelles sur les relations hydriques et d'autres caractéristiques de la plante apparentée et utile pour la tolérance au sel.

VIII- CARACTERISATION DES PARAMETRES MINERAUX DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES

1- Variations du Na⁺ dans la plante

1.1- Dans les feuilles

Sous l'effet de la contrainte saline, la teneur moyenne en Na⁺ des feuilles augmente significativement avec l'intensité du stress salin pour les deux variétés de tomate cultivées sur les deux substrats de cultures (S et SB) (Fig. 24). Les valeurs les plus faibles sont enregistrées chez les plantes cultivées sur le substrat sable bentonisé ; cependant, la variété Ip accumule de faibles teneurs en Na⁺ par rapport à Rg. En revanche, les feuilles issues des plantes de tomate cultivées sur le substrat sableux absorbent et accumulent des quantités en Na⁺ allant de 5.23 à 7.83 et 9.73 mg.100 g⁻¹ de MS pour la variété Rg et de 5.7 à 8.2 et 10.1 mg.100 g⁻¹ de MS pour Ip respectivement aux milieux 100, 200 et 300 meq de NaCl+CaCl₂ contre des valeurs marquées par le témoin (3.8 mg.100 g⁻¹ de MS pour Rg et 3.98 mg.100 g⁻¹ de MS pour Ip).

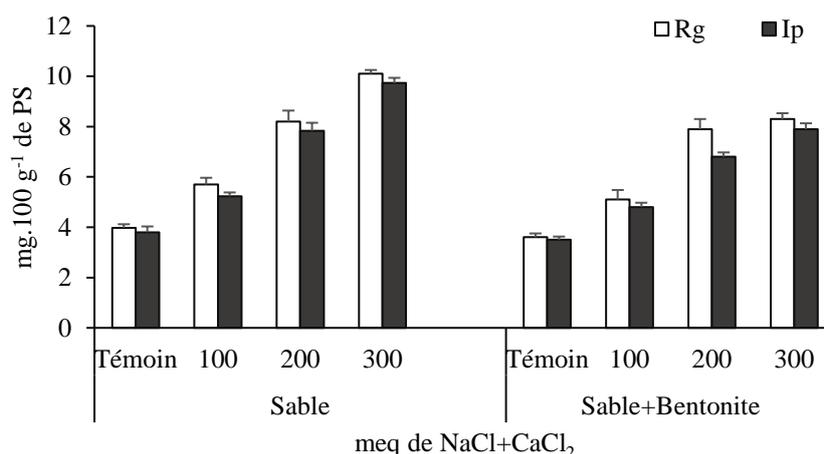


Fig. 24– Na⁺ (mg.100 g⁻¹ de PS) dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles. Les données représentent la moyenne de trois répétitions et la barre d'erreur indique l'écart type moyen.

Par ailleurs, les variétés menées sur le substrat SB accumulent moins de Na⁺ dans les feuilles avec des taux variant entre 5.1, 7.9 et 8.3 mg.100 g⁻¹ de MS pour Rg et de 4.8, 6.8 à 7.9 mg.100 g⁻¹ de MS pour Ip successivement sous l'influence de 100, 200 et 300 meq de NaCl+CaCl₂ par rapport aux plantes témoins qui enregistrent 3.6 mg.100 g⁻¹ de MS pour Rg et 3.5 mg.100 g⁻¹ de MS pour Ip (Fig. 24). Il faut signaler que les teneurs des feuilles en Na⁺ sont 2 et 3 fois plus élevées à 200 et 300 meq par rapport au témoin pour les deux variétés de tomate cultivées sur les substrats S et SB.

L'analyse de la variance à deux facteurs ne donne aucun effet substrat, mais il existe une différence très significative du traitement sel pour les deux variétés sur l'ion Na⁺, en revanche, l'interaction exprime un effet très significatif pour Rg et hautement significatif pour Ip (Tableau 27).

Tableau 27– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de Na⁺ dans les **feuilles** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0.1	ns
Traitement	3	0,004	**
Substrat*Traitement	3	0,002	**
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,078	ns
Traitement	3	0,005	**
Substrat*Traitement	3	0,0004	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

1.1- Dans les racines

L'évolution de Na⁺ dans les racines de la tomate menée sur le substrat sable et/ou la bentonite arrosée avec les sels suit la même cinétique enregistrée dans les feuilles (Fig. 25).

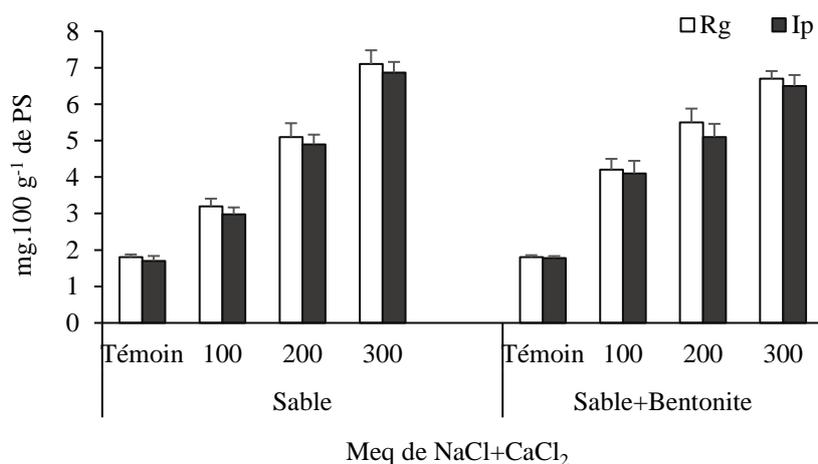


Fig. 25– Na⁺ (mg.100 g⁻¹ de PS) dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

L'accumulation significative de Na⁺ respectivement pour Rg et Ip sur le substrat sable passe de 1.8 et 1.7 mg.100 g⁻¹ de PS chez le témoin à 7.1 et 6.87 mg.100 g⁻¹ de PS sous l'effet de 300 meq de sels (soit 4 fois plus).

La tomate, cultivée sur le substrat bentonisé, enregistre dans le milieu sans sels des valeurs en Na⁺ de 1.8 mg.100 g⁻¹ de PS pour Rg et 1.78 mg.100 g⁻¹ de PS pour Ip. Ces valeurs restent faibles comparées à celles enregistrées sous l'effet de 300 meq, puisque, les teneurs en Na⁺ ont augmenté de 73 % pour les deux variétés Rg et Ip. Ces valeurs sont élevées avec 6.7 mg.100 g⁻¹ de PS pour Rg et 6.5 mg.100 g⁻¹ de PS pour Ip.

Par ailleurs, le substrat SB accumule moins de Na⁺ dans les racines par rapport au substrat S et ceci pour les deux variétés de tomate (Fig. 25). L'étude de l'anova à deux facteurs révèle un effet stress salin très significatif pour les deux variétés, un effet substrat significatif pour Rg et pas de signification pour la variété Ip. Cependant, l'effet interaction substrat-sel est très significatif pour la variété Ip, alors que la variété ne présente aucun effet interaction (Tableau 28).

Tableau 28– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, de Na⁺ dans les racines de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,047	*
Traitement	3	0,001	**
Substrat*Traitement	3	0,23	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,44	ns
Traitement	3	0,005	**
Substrat*Traitement	3	0,001	**
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

1.3- Ratio Na⁺ feuilles/racines

Les observations sur les ratios sélectifs Na⁺ feuilles/racines pour les deux variétés de tomate (Rg et Ip) expriment un effet hautement significatif de la salinité et du substrat (Tableau 29). Les deux paramètres (sels et substrats) influent sur l'accumulation de Na⁺ foliaire et

racinaire ; cet effet augmente avec l'augmentation de la concentration saline, puisque le témoin enregistre respectivement sur les substrats S et SB des ratios variant entre 2.245 et 1.94 pour Rg et de 2.294 à 1.94 pour Ip ; ces taux restent supérieurs à ceux enregistrés par les plantes irriguées avec les autres traitements salins. Cependant, ce ratio sélectif de Na⁺ feuilles/racines pour les deux variétés Rg et Ip est toujours supérieur à 1, ce qui montre que le sodium des feuilles est plus élevé que celui des racines (Fig. 26). La tomate absorbe et exporte des quantités importantes de Na⁺ dans ses parties aériennes. L'absorption de Na⁺ augmente en fonction des concentrations de NaCl dans le milieu.

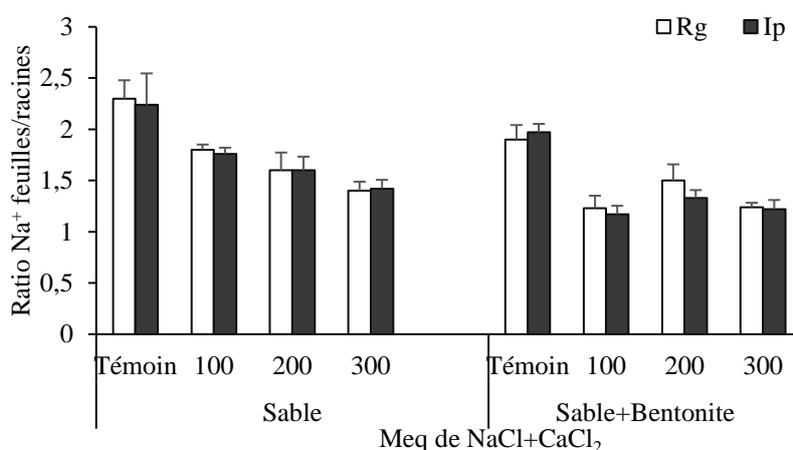


Fig. 26– Ratios sélectifs Na⁺ feuilles/ racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

Tableau 29– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, du **ratio sélectif Na⁺ feuilles/racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,0006	***
Traitement	3	0,000002	***
Substrat*Traitement	3	0,11	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,025	*
Traitement	3	0,02	*
Substrat*Traitement	3	0,12	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

Le taux d'accumulation de Na^+ en réponse à la salinité du milieu révèle des différences significatives entre les deux substrats, aussi bien pour les feuilles que pour les racines. La variété Rg enregistre un effet hautement significatif du substrat et du sel, pour la variété Ip, un effet significatif du substrat et du sel. En revanche, aucun effet significatif de l'interaction substrat-sel pour les deux variétés (Tableau 29).

2- Variation de K^+ dans la plante

2.1- Dans les feuilles

La teneur en K^+ dans les feuilles de la tomate diminue significativement avec l'augmentation de la salinité de l'eau d'irrigation (Fig. 27). Les deux variétés Rg et Ip ont répondu de la même manière sur les deux substrats. Cependant, la variété Ip enregistre moins de K^+ que Rg, aussi, le substrat S montre des valeurs moins importantes que celles du mélange SB. En outre, sous l'effet de la haute concentration de 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$, les deux variétés menées sur les deux substrats expriment les teneurs faibles en K^+ dans les feuilles (Fig. 27).

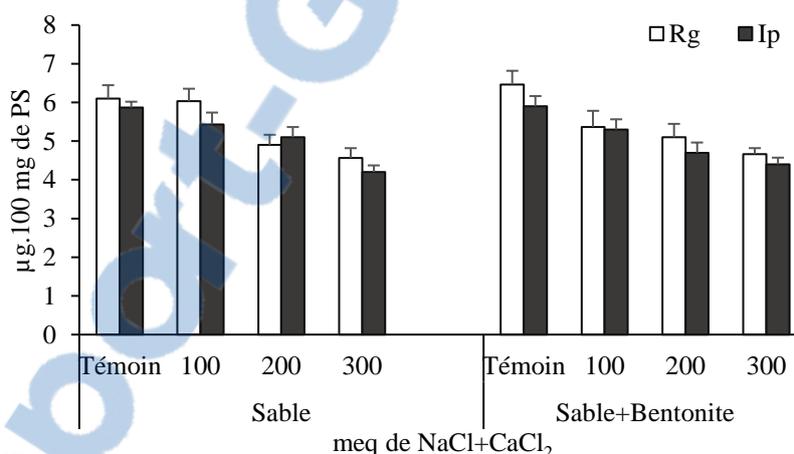


Fig. 27- K^+ ($\text{mg} \cdot 100 \text{ g}^{-1}$ de PS) dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur deux substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles. Les données représentent la moyenne de trois répétitions et la barre d'erreur indique l'écart type moyen.

Les ions K^+ foliaires de Rg et Ip issues du substrat sable sans apport de sels affichent respectivement entre 6.1 et 5.87 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$, ces valeurs diminuent sous l'effet de 300 de sels à 4.56 et 4.2 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$ (Fig. 27). Sur le substrat bentonisé (SB), les variétés témoins affichent des données en K^+ variant entre 6.46 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$ pour Rg et 5.9 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$ pour Ip, ces teneurs diminuent sensiblement sous l'effet de 300 meq de sels pour arriver à 4.67 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$ pour Rg et 4.4 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg de PS}^{-1}$ pour Ip.

L'analyse de la variance souligne une différence significative du traitement salin alors qu'il n'existe aucune différence significative du substrat et de l'interaction substrat-traitement pour les deux variétés de tomate (Tableau 30).

Tableau 30– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de K^+ dans les feuilles de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $NaCl+CaCl_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,97	ns
Traitement	3	0,039	*
Substrat*Traitement	3	0,056	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,59	ns
Traitement	3	0,01	*
Substrat*Traitement	3	0,2	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

2.2- Dans les racines

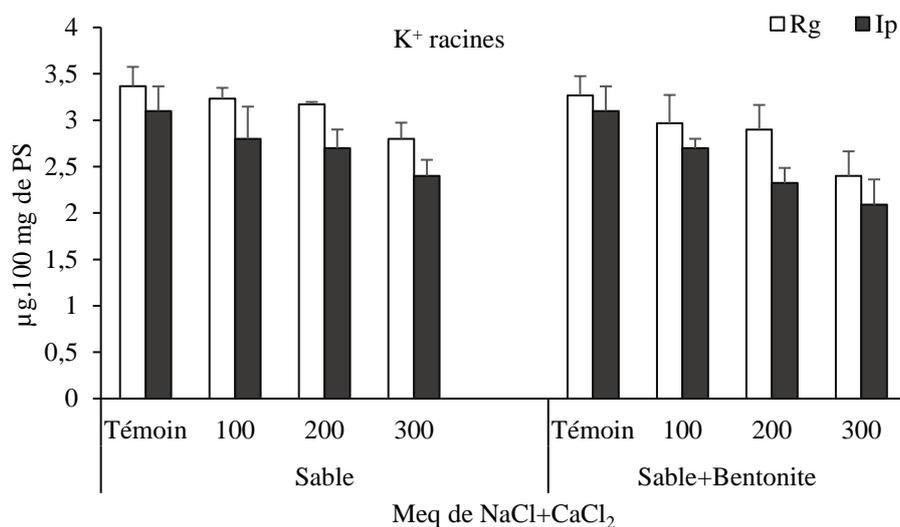


Fig. 28 – K^+ ($mg.100\ g^{-1}$ de PS) dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $NaCl+CaCl_2$ au stade 5 feuilles.

La figure 28 regroupe les bilans nets de l'accumulation de K^+ dans les racines de la tomate cultivée dans le sable et le sable bentonisé stressées aux $NaCl+CaCl_2$. L'accumulation

de K^+ dans les racines diminue pour les deux variétés, mais cet effet est moins marqué chez la variété Rg que chez la variété Ip. Aux deux concentrations de 200 et 300 meq de $NaCl+CaCl_2$, les taux d'accumulation en K^+ diminuent 16.9 et 22.6% sur le substrat sableux par rapport au témoin, en revanche, les deux variétés de tomate cultivée sur le sable bentonisé expriment des taux de 26.6 et 32.6%. Les deux substrats de cultures S et SB accumulent des quantités sensiblement identiques de K^+ dans les racines de Rg et Ip sous l'action de la salinité.

Les calculs statistique à l'aide du test Fisher-Snedecor à $P=5\%$ montrent qu'il existe un effet significatif du substrat et du sel mais aucune différence de leur interaction pour la variété Rg, par contre, la variété Ip ne présente pas de différence significative du traitement substrat, mais, il existe un effet significatif du traitement sel et de leur interaction (Tableau 31).

Tableau 31– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, de Na^+ dans les racines de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $NaCl+CaCl_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,024	*
Traitement	3	0,013	*
Substrat*Traitement	3	0,68	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,12	ns
Traitement	3	0,021	*
Substrat*Traitement	3	0,48	*
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

2.3- Variation du ratio K^+ feuilles/racines

Le ratio sélectif K^+ des parties aériennes et les parties racinaires affiche une tendance générale à la baisse, particulièrement dans les plantes cultivées sur le substrat sableux (Fig. 30). Cette baisse est particulièrement remarquable au niveau des fortes concentrations salines, sauf, à 300 meq de $NaCl+CaCl_2$ pour les variétés menées sur le substrat SB. Dans nos conditions expérimentales, ce ratio est toujours supérieur à 1, il est élevé au niveau des feuilles que dans les racines. En effet, le potassium est très sollicité au niveau du compartiment aérien pour la

réalisation des métabolismes cellulaires où il est généralement employé comme cofacteur dans les réactions enzymatiques et biochimiques.

En revanche, aucun effet significatif n'est observé (Tableau 32).

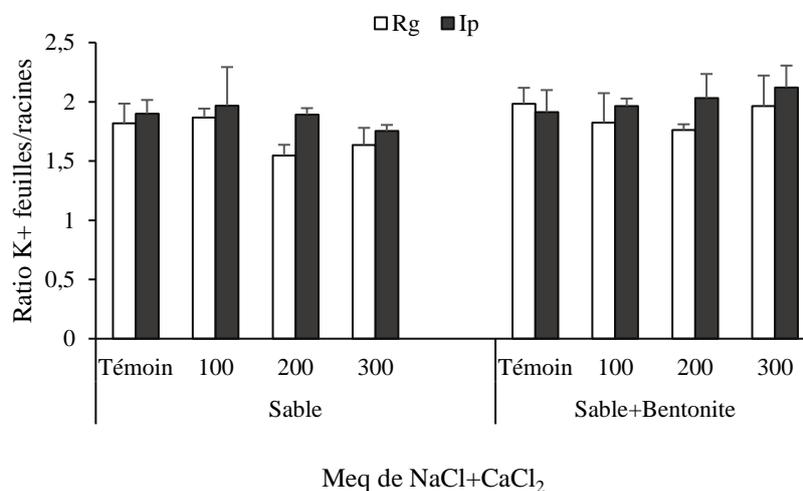


Fig. 29 – Ratios sélectifs de K⁺ feuilles/racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles

Tableau 32– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, du **ratio sélectif K⁺ feuilles/racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,12	ns
Traitement	3	0,31	ns
Substrat*Traitement	3	0,28	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,22	ns
Traitement	3	0,95	ns
Substrat*Traitement	3	0,25	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

3- Rapports de sélectivité Na^+/K^+

3.1- Dans les feuilles

Vraisemblablement, les plantes transportent dans leurs feuilles des quantités importantes de Na^+ que de K^+ en raison de l'excès de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ dans le milieu en présence de fortes concentrations en sels (200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$) (Fig. 30). Le rapport Na^+/K^+ foliaire chez les deux variétés de tomate Rg et Ip cultivées sur les substrats S et SB est inférieur à 1 aux deux traitements témoin et 100 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$.

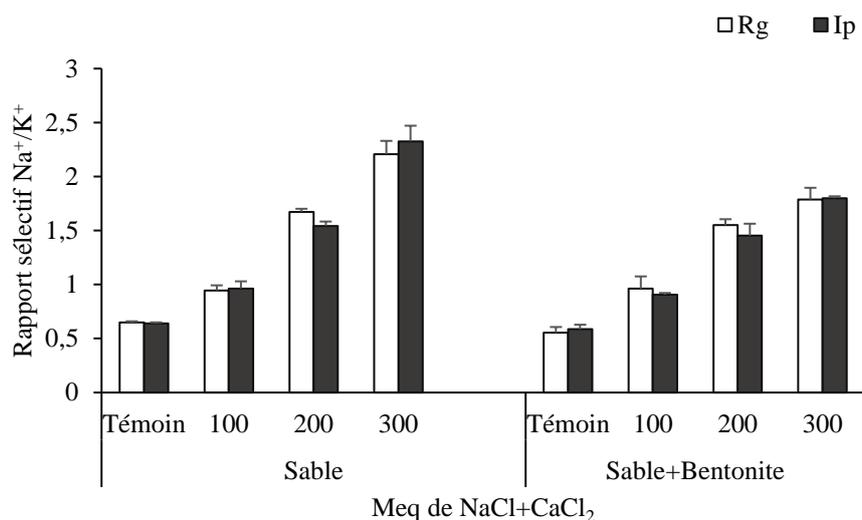


Fig. 30 – Rapport de sélectivité Na^+/K^+ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

Tableau 33– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du **rapport Na^+/K^+ foliaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,18	ns
Traitement	3	0,005	**
Substrat*Traitement	3	0,0007	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,21	ns
Traitement	3	0,009	**
Substrat*Traitement	3	0,00005	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

Par contre, dès que le niveau de salinité s'élève dans le milieu de la plante, ce rapport dépasse le chiffre de 1. Les variétés Rg et Ip menées sur le substrat S enregistrent respectivement des rapports Na^+/K^+ des feuilles allant de 1.67 à 2.21 à 200 meq et sous l'effet de 300 meq entre 1.54 et 2.33 ; ces taux sont moins importants sur le substrat SB, avec 1.55 et 1.79 pour Rg et 1.45 et 1.8 pour Ip respectivement aux 200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$.

L'analyse de la variance en tableau 33, n'indique aucun effet significatif du substrat sur le rapport Na^+/K^+ foliaire des deux variétés testées, par contre, nous signalons un effet très significatif du traitement sel et de l'interaction sels-substrats pour les variétés Rg et Ip.

3.2- Dans les racines

L'ajout de la salinité dans le milieu de la plante provoque une augmentation du rapport Na^+/K^+ dans les racines de la tomate. Les deux variétés Rg et Ip arrosées avec seulement de la solution nutritive (témoin) produisent un rapport Na^+/K^+ bas dans les racines qui est égal à 0.527 et 0.535 respectivement pour Rg et Ip sur le substrat sableux, cependant, sur le substrat sable bentonisé affiche un rapport variant entre 0.57 pour Rg et 0.576 pour Ip (Fig 31). Les racines de la tomate absorbent et accumulent plus de Na^+ que de K^+ en milieu salin, ainsi, la variété Rg cultivée sur les deux substrats S et SB affiche des ratios Na^+/K^+ respectifs à la salinité de 100 meq (0.99 et 1.52), à 200 meq (1.6 et 1.9) et enfin, à 300meq (2.52 et 2.82). Néanmoins, la variété Ip absorbe plus de Na^+ que de K^+ dans les racines avec des rapports respectifs de 1.07, 1.82 et 2.86 sur le sable et 1.52, 2.2 et 3.15 sur le sable bentonisé respectivement sous 100, 200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ (Fig. 31).

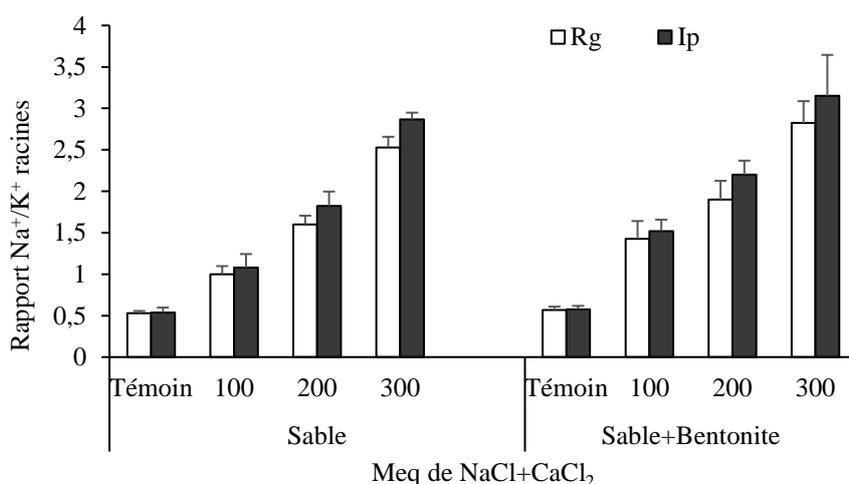


Fig. 31 – Rapport de sélectivité Na^+/K^+ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles

L'analyse de la variance à deux facteurs révèle pour les deux variétés de tomate Rg et Ip une différence significative du substrat et très significative du sel, alors qu'il n'existe aucune différence significative de leur interaction (Tableau 34).

Tableau 34– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du **rapport Na^+/K^+ racinaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,04	*
Traitement	3	0,001	**
Substrat*Traitement	3	0,23	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,04	*
Traitement	3	0,001	**
Substrat*Traitement	3	0,39	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

4- Rapport de sélectivité $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les feuilles et les racines

4.1- Dans les feuilles

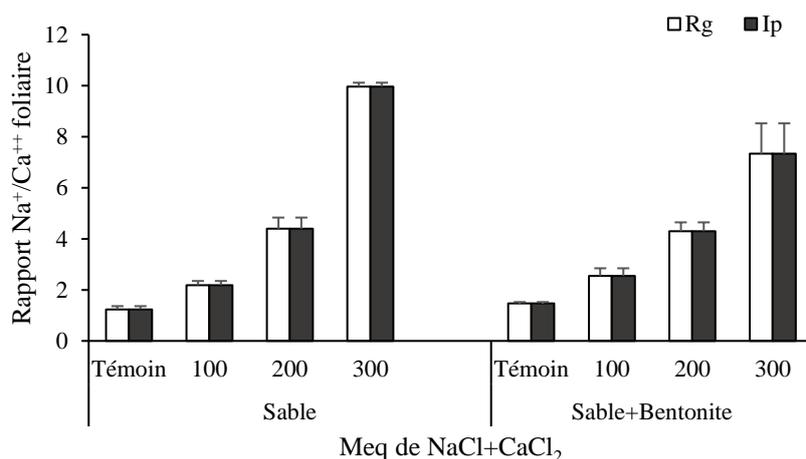


Fig. 32 – Rapport de sélectivité $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

Les rapports $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ foliaires augmentent avec l'accroissement de la salinité dans le milieu de culture pour les deux variétés de tomate cultivées sur les deux substrats (Fig. 32). Ainsi, les deux variétés Rg et Ip enregistrent à 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ avec 9.96 et 7.33

respectivement sur le substrat S et SB. Cependant, les plus bas rapports $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ sont atteints par les feuilles des plantes de tomate arrosées à la solution nutritive, puisque pour les plantes cultivées sur substrat S affichent un rapport de 1.24 contre 1.47 par les variétés issues du substrat SB.

Les observations des rapports $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ foliaires selon le substrat de culture montrent que les plantes menées sur le mélange SB donnent un rapport **$\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ foliaire** plus important aux deux traitements (témoin et 100 meq), dès que la salinité augmente dans le milieu, ce rapport s'inverse aux (200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$) (Fig. 32).

L'étude statistique exprime un effet significatif du traitement sel pour la variété Ip et hautement significatif de l'interaction sel-substrat pour les deux variétés, en même temps, aucun effet significatif n'est observé du traitement substrat pour les deux variétés de tomate stressées. Aussi, la variété Rg n'a enregistré aucun effet significatif du traitement sel (Tableau 35).

Tableau 35– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du **rapport $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ foliaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,44	ns
Traitement	3	0,08	ns
Substrat*Traitement	3	$2,6 \cdot 10^{-8}$	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,5	ns
Traitement	3	0,01	*
Substrat*Traitement	3	0,0001	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

4.2- Dans les racines

Des rapports très élevés de $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les racines des deux variétés de tomate Rg et Ip issues du substrat sableux sont supérieurs à 5 à 200 meq et plus de 10 sous l'effet de 300 meq de sels (Fig. 33). En revanche, les plantes de tomate cultivées sur le sable bentonisé, ces rapports ne dépassent pas les taux de 4.75 pour Rg et 5.25 pour Ip à 300 meq, ce rapport $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les racines sous l'effet respectif de 100 et 200 meq de sels, enregistre des taux variant entre 3.53 pour Rg et 3.7 pour Ip et entre 2.56 pour Rg et 2.68 pour Ip (Fig. 33).

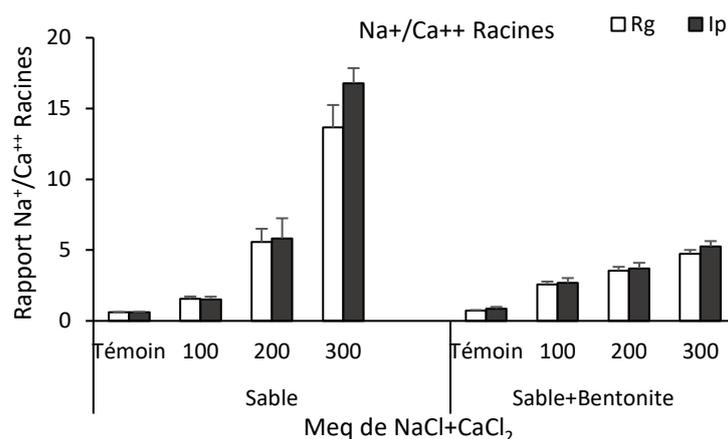


Fig. 33- Rapport de sélectivité $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

Les plus faibles taux de $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ dans les racines sont obtenus dans le milieu témoin, respectivement les substrats S et SB affichent des rapports variant entre 0.61 et 0.737 pour Rg et 0.6 et 0.857 pour Ip. En ce qui concerne l'interaction entre le substrat et la salinité, le substrat sable bentonisé constitue de manière significative des rapports $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ plus faibles dans les racines à tous les niveaux de salinité appliquées.

Tableau 36- ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du **rapport $\text{Na}^+/\text{Ca}^{++}$ racinaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,35	ns
Traitement	3	0,21	ns
Substrat*Traitement	3	$2,9 \cdot 10^{-9}$	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0,37	ns
Traitement	3	0,23	ns
Substrat*Traitement	3	$6,52 \cdot 10^{-11}$	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

L'analyse de la variance à l'aide du test de Fisher-Snedecor à $P=5\%$, ne donne aucun effet significatif des traitements salinité et substrat, en revanche, l'interaction entre les deux

traitements présente un effet hautement significatif pour les deux variétés Rg et Ip (Tableau 36).

5- Rapport de sélectivité $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ dans les feuilles et les racines

5.1- Dans les feuilles

Le rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ foliaires des plantes de tomate cultivées sur le sable avec ou sans bentonite diminue significativement avec l'accroissement de la salinité dans le milieu de la plante (Fig. 34). Les feuilles de Rg et Ip accumulent respectivement un ratio $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ plus élevé chez le témoin (0.54 et 0.52 pour le substrat S) et (0.42 et 0.41 pour le substrat SB), tandis que, ce rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ est faible à 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ (0.225 et 0.23 pour le substrat S) et (0.33 et 0.25 pour le mélange SB).

Les deux variétés menées sur le substrat sableux ont un rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ foliaire qui chute brutalement avec l'accroissement du stress salin, alors que, celles cultivées sur le substrat SB, cette chute est progressive et lente (Fig. 34). Par ailleurs, ce rapport demeure important pour la tomate cultivée sur le substrat S par rapport à celle cultivée sur le substrat SB, sauf, à 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ où ce rapport est très faible sur le substrat S avec un taux qui varie entre 0.22 et 0.23 comparé au substrat SB qui affiche 0.33 et 0.25 respectivement pour Rg et Ip.

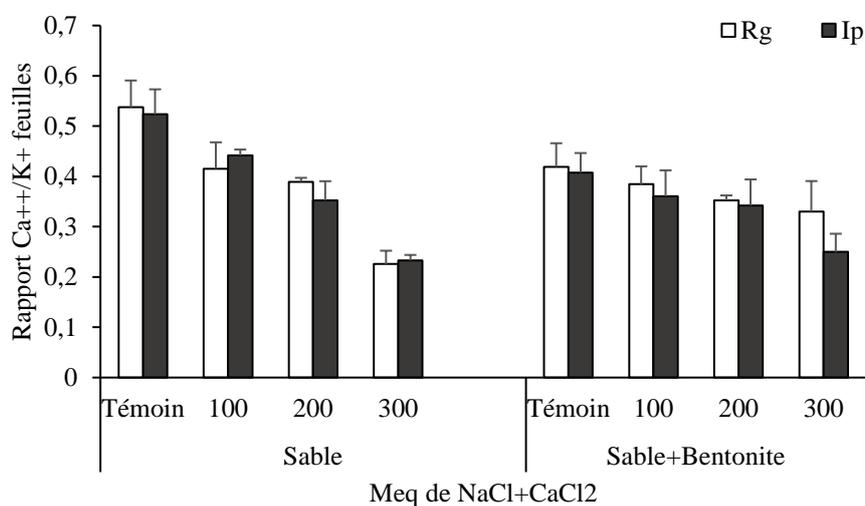


Fig. 34 – Rapport de sélectivité $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ dans les feuilles des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

Les résultats de l'analyse de la variance concernant le rapport de sélectivité $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ foliaire montrent qu'il n'existe aucun effet significatif du traitement substrat pour les deux variétés de tomate. En revanche, il existe une différence significative du traitement sel pour Ip,

mais pas pour Rg ; cependant, l'effet interaction est très significatif pour Rg et significatif pour Ip (Tableau 37).

Tableau 37– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, du rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ foliaire de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,68	ns
Traitement	3	0,18	ns
Substrat*Traitement	3	0,002	**
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0,21	ns
Traitement	3	0,048	*
Substrat*Traitement	3	0,03	*
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

5.2- Dans les racines

Les observations des données affichées en figure 35, indiquent que les plantes de tomate cultivées sur le substrat S accumulent plus de potassium que de calcium sous l'effet du stress salin. Les deux variétés de tomate Rg et Ip arrosées avec seulement de la solution nutritive (témoin) enregistrent respectivement un ratio $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ racinaire (0,86 et 0,88) pour les plantes issues du substrat S et (0,77 et 0,68) sur le substrat SB, ces rapports sont considérés comme les plus élevés dans ce test.

D'autre part, le rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ racinaire des plantes cultivées sur le substrat S diminue d'une manière significative respectivement pour les variétés Rg et Ip aux niveaux supérieurs de salinité, ainsi, ces données varient entre 0,65 et 0,7 sous l'effet de 100 meq, entre 0,29 et 0,32 sous 200 meq et entre 0,19 et 0,17 sous 300 meq. Par contre, ces rapports sont très importants dans plantes menées sur le substrat SB, puisque sous l'effet de 100 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$, ce rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ racinaire oscille entre 0,55 et 0,57, entre 0,54 et 0,59 sous 200 meq et entre 0,59 et 0,6 sous l'influence de 300 meq (Fig. 35).

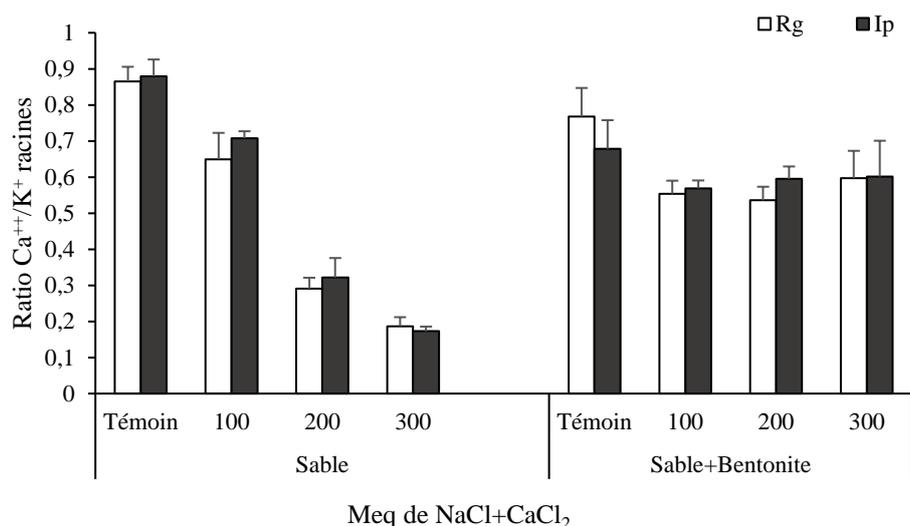


Fig. 35– Rapport de sélectivité Ca⁺⁺/K⁺ dans les racines des plantes de tomate cultivées sur substrats S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

L'interaction entre la salinité de la solution d'irrigation et les substrats de culture indique, quand salinité augmente, le taux de Ca⁺⁺/K⁺ dans les racines de la tomate cultivée sur le substrat S diminue considérablement ; en revanche, les racines des plantes cultivées sur le substrat SB donnent un Ca⁺⁺/K⁺ stable sous les deux niveaux de sels (100 et 200 meq), mais il marque une légère augmentation sous les hautes salinités (300meq).

Tableau 38– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec alpha=5%, du **rapport Ca⁺⁺/K⁺ racinaire** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0.42	ns
Traitement	3	0.24	ns
Substrat*Traitement	3	4.21 10 ⁻⁷	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	<i>ddl</i>	F	P
Substrats	1	0.59	ns
Traitement	3	0.41	ns
Substrat*Traitement	3	2.88 10 ⁻⁸	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à P= 5 %), ns: non significatif, * P< 0.05, **: P< 0.01, *** : P< 0.001.

Les observations des résultats affichés du **rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ racinaire** de deux variétés Rg et Ip par le tableau 38, ne mentionnent aucun effet significatif des deux traitements substrats et sels, par contre, ils donnent un effet hautement significatif de la combinaison substrats- stress salin pour les deux variétés de tomate analysées.

Discussion

La sélectivité et l'accumulation des ions sont mentionnées pour être des méthodes les plus importantes pour la compréhension des mécanismes de tolérance à la salinité chez la plante (Sykes, 1985). Les mécanismes de sélectivité ionique incluent la limitation dans l'absorption des ions toxiques et le maintien d'une nutrition minérale normale. Ces plantes pourraient être plus tolérantes au sel que celles qui ne restreignent pas l'accumulation des ions et perdent l'équilibre des éléments nutritifs (Weimberg and Shannon, 1988). Le terme «inclusif» est utilisé pour distinguer ce type de plante (Juan et al., 2005). L'accumulation des ions a eu lieu chez certaines espèces végétales qui prennent des ions de haute concentration pour l'ajustement osmotique. Les mécanismes physiologiques de cette technique basée sur la séquestration du sel loin des sites métaboliques et synthétisent des solutés compatibles pour l'équilibre osmotique (Flowers, 2004). Le terme «inclusif» est utilisé pour caractériser ce type de plantes (Romero et al., 1997).

Dans notre expérience, les deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur les deux substrats S et SB soumises aux différentes concentrations de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ ont montré des variations dans l'accumulation des ions minéraux Na^+ , K^+ , et Ca^{++} exprimée en $\text{mg}\cdot 100\text{g}^{-1}$ de matière sèche, et leurs rapports dans les feuilles et les racines. En effet, le Na^+ augmente significativement sous l'effet du stress salin, en particulier, pour la variété Rg avec des valeurs très élevées, et spécialement dans les plantes cultivées dans le substrat S. Apparemment, cette augmentation de Na^+ , elle résulte de la diminution du potentiel osmotique du contenu cellulaire et d'un niveau élevé d'absorption d'eau (Silva et al., 2015). Sachant, que les plantes tolérantes au sel accumulent de faibles concentrations en Na^+ , par contre, les variétés sensibles présentent des concentrations en Na^+ très élevées dans le système végétatif, lorsqu'elles sont soumises au stress salin (Shabala et al., 2013).

Le potassium dans les feuilles et les racines de la tomate diminue sensiblement aux fortes concentrations de sels, cependant, cet ion s'accumule plus dans les feuilles que dans les racines. Aussi, la variété Rg a absorbé plus de K^+ que la variété Ip. Par ailleurs, les plantes menées sur le substrat bentonisé (SB) ont absorbé et accumulé plus de K^+ que celles cultivées sur le substrat sableux (S). Ainsi, le rapport Na^+/K^+ que ce soit dans les feuilles ou les racines s'accroît avec l'élévation des niveaux de salinité dans le milieu de culture. En revanche, ce

rapport est variable selon le substrat de culture utilisé, puisque, pour les feuilles issues du substrat S enregistre des rapports Na/K nettement supérieurs aux ceux du substrat SB, en revanche, les rapports dans les racines, les données s'inversent en montrant une supériorité du substrat SB.

Les observations montrent que le sodium reste prédominant dans les organes étudiés, relativement à l'ion K^+ , car ce dernier est légèrement présent avec des quantités plus ou moins importantes uniquement dans les racines des plantes témoins cultivées sur les deux substrats. Cette caractéristique ionique se rencontre généralement chez les espèces où la teneur élevée en K^+ est liée à la tolérance à la salinité (Asins *et al.*, 2012). Par contre, les concentrations en K^+ dans les feuilles des plantes témoins et 100 meq sont supérieures aux teneurs de Na^+ quel que soit le substrat de culture. Sous toutes les doses de $NaCl+CaCl_2$, le rapport Na^+/K^+ est largement supérieur à 1 dans les feuilles et les racines ; ces observations montrent que le sodium surpasse le potassium. Selon Almeida *et al.*, (2014) chez la tomate, la tolérance à la salinité est souvent associée aux capacités particulières de maintenir une teneur élevée en K^+ . Auparavant, Taffouo *et al.*, (2010) relatent que la tolérance à la salinité chez la tomate, est principalement liée à la capacité de maintenir un rapport faible de Na^+/K^+ de la plante. En effet, la capacité des végétaux d'exclure le Na^+ absorbé et la capacité des cellules à retenir K^+ peut contribuer à la fois à ce trait de la tolérance à la salinité (Almeida *et al.*, 2014). Selon Taffouo *et al.*, (2010) la diminution du rapport Na^+/K^+ et la sélectivité de Na^+ réduisent la translocation de la racine aux feuilles et contribuent à la tolérance à la salinité des glycophytes sensibles. Par ailleurs, les caractères tels que le rendement, les dommages causés aux feuilles, la survie, la vigueur, et la hauteur de la plante sont les critères les plus couramment utilisés pour identifier la tolérance à la salinité, seulement, aucun d'entre eux n'est directement lié à la capacité de la plante à maintenir une cytosolique optimale du rapport Na^+/K^+ .

Effectivement, le rapport Na^+/K^+ dans les feuilles des plantes stressées au sel salin est un meilleur indicateur global de la capacité de la plante à choisir et à utiliser le K^+ sous l'effet de sel, c'est ce qu'expliquent Asins *et al.*, (2012), le maintien d'un faible rapport Na^+/K^+ est important pour la tolérance à la salinité. Nos observations dégagent des résultats qui montrent que la salinité influe sur l'ion K^+ dans les racines des deux variétés, qui diminue ; en revanche, il augmente dans les feuilles. Les teneurs élevées en Na^+ dans les organes inhibent la rentrée de K^+ ou augmentent la fuite des tissus et réduisent la croissance des cellules.

Il est connu que Na^+ dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que K^+ et Ca^{2+} . Il y aurait une compétition entre Na^+ et Ca^{2+} pour les mêmes sites de fixation apoplasmique. Selon Haouala *et al.*, (2007) cet interaction entre Na^+ et Ca^{2+} influe sur la

croissance des racines des plantes. En revanche, nos données montrent que Ca^{2+} s'accumule en faibles quantités dans les feuilles et les racines des deux variétés de tomate cultivées sur les deux substrats. En outre, les feuilles accumulent plus de Na^+ que de Ca^{2+} ; ces résultats sont confirmés par Taffouo et *al.*, (2010) en travaillant sur la tomate.

Par ailleurs, la salinité de la solution nutritive ne modifie pas la teneur foliaire en Ca^{2+} pour les deux variétés de tomate Rg et Ip ; par contre, il y a une nette augmentation pour les plantes issues du substrat SB. A travers ces données, le stress salin a agi fortement sur l'absorption et la concentration interne de Ca^{2+} dans les racines et les feuilles des deux variétés de tomate, il en résulte un rapport $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ élevé. Cependant, les teneurs en Ca^{2+} dans les racines restent inférieures aux teneurs dans les feuilles. Indiscutablement, ce déséquilibre nutritionnel est une cause possible des réductions de la croissance en présence de sel lorsque des ions essentiels comme K^+ , Ca^{2+} ou NO_3^- deviennent limitant (Tunçtürk et *al.*, 2011). En outre, l'interaction $\text{Na}^+-\text{Ca}^{2+}$ sous stress salin affecte les propriétés membranaires des plantes, la teneur et le transport ionique, ce qui provoque des changements cytoplasmiques dans l'activité et les propriétés de Ca^{2+} .

Cependant, les paramètres comme la croissance de la plante, la photosynthèse, la nutrition, le transport hydrique et ionique sont, modulés en conséquence (Zhang et *al.*, 2010). Selon les mêmes auteurs, un apport de Ca^{2+} dans les feuilles peut améliorer le remplacement des ions Ca^{2+} déplacés, rétablissant ainsi la stabilité des parois cellulaires et l'intégrité de la membrane plasmique, ce qui facilite plus la sélectivité de Na^+/K^+ , augmente l'exclusion de Na^+ et la tolérance à la salinité des plantes est améliorée. Par ailleurs, l'addition des concentrations en Ca^{2+} dans le milieu de culture pourrait atténuer les effets inhibiteurs du stress salin (Kaya et *al.*, 2003).

Les observations sur le rapport $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ mentionnent une augmentation significative sous l'influence du stress salin, puisque Ca^{2+} diminue pour les deux variétés Rg et Ip. Cet effet toxique de Na^+ peut être amélioré avec des apports supplémentaires en Ca^{2+} (Bacha et *al.*, 2015), puisque, l'effet de Ca^{2+} est susceptible d'être plus complexe, toutefois, les plantes peuvent être protégées de la toxicité due à l'inhibition de l'accumulation excessive de Na^+ dans les racines et les tiges (Bacha et *al.*, 2015). Cette réduction de l'accumulation de Na^+ est due à l'inhibition partielle de l'afflux unidirectionnel de Na^+ dans les racines par Ca^{2+} (Tester and Davenport, 2003). En revanche, le rapport $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ dans les feuilles et les racines de la tomate diminue avec l'accroissement de la salinité dans le milieu de la plante. La tomate menée sur le substrat sable bentonisé présente des rapports $\text{Ca}^{++}/\text{K}^+$ partiellement équilibrés.

En résumé, le traitement salin augmente de manière significative les concentrations de

Na^+ ainsi que le rapport Na^+/K^+ dans les racines et les feuilles de la tomate, en revanche, K^+ et Ca^{2+} sont réduits. Plusieurs travaux de recherche évoquent que le stress salin affecte la nutrition minérale chez les plantes cultivées (Taffouo *et al.*, 2010 ; Radhouane *et al.*, 2013 et Almeida *et al.*, 2014). Simultanément, nos observations ont mis en évidence l'absorption de K^+ et son transport vers la partie aérienne des feuilles de la plante et sont significativement réduits avec l'augmentation de la salinité dans les deux variétés. Ce qui provoque une compétition entre le Na^+ et l'absorption de K^+ ; par conséquent le rapport Na^+/K^+ est un index qui indique le seuil de toxicité par Na^+ , plus il est bas, plus l'accumulation de Na^+ est forte et plus il y a de toxicité donc l'aptitude à tolérer le sel est liée à une bonne sélectivité Na^+/K^+ (Ashraf and Foolad, 2005). De plus, ce rapport dépend de la concentration de Ca^{2+} qui conditionne l'absorption des monovalents (Bacha *et al.*, 2015). Il semble donc que la protection de la plante contre les effets toxiques de Na^+ soit associée à une amélioration de la nutrition calcique et au maintien d'une bonne sélectivité en faveur de K^+ (Radhouane *et al.*, 2013). En effet, l'amendement du sable avec la bentonite a permis de voir une alimentation ionique correcte de la plante par les racines placées dans un milieu témoin, et élimine totalement les effets inhibitrices du sel sur la croissance, c'est donc le sel du milieu qui perturbe l'alimentation minérale de la plante. Lors du comportement de la plante par rapport aux concentrations de sels testées, nous déduisons que l'accumulation de Na^+ dans les feuilles n'est pas responsable de la réduction de la croissance, les symptômes de sensibilité qui apparaissent correspondent à l'arrêt de l'absorption nette de K^+ et de Ca^{2+} par les racines.

Par ailleurs, la solubilité de Na^+ comparativement à celle de K^+ et de Ca^{2+} , l'ion sodium est disponible dans la solution du sol et s'échange plus facilement avec les ions du complexe et les ions du Ca^{++} reste dans la solution du sol (à la disposition de la plante), ainsi dans le substrat mélangé à la bentonite, la plante absorbe l'eau avec les autres ions au profit du Na^+ qui est fixé par le complexe absorbant. Dans le substrat sableux qui présente une faible CEC, le Na^+ en solution est absorbé par la plante. En effet, l'augmentation de la capacité de rétention est due au fait que la texture sableuse passe à une texture sablo-limoneuse. Quand la capacité d'échange cationique augmente, il y a plus d'ions disponibles dans le substrat amendé, ce qui favorise les échanges avec la solution du sol et la plante s'alimente facilement dans cette solution. La bentonite met plus d'éléments nutritifs et d'eau à la disposition de la culture que le substrat sableux, d'autres, à cause du lessivage lié à la perméabilité du sable qui retient moins d'éléments nutritifs que le mélange sable/bentonite. En général, les deux variétés réagissent aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$, c'est la concentration de 300 meq.l^{-1} qui influe fortement sur l'ensemble des deux substrats. L'adjonction de la bentonite au sable a permis d'atténuer l'effet du sel.

V-CARACTERISATION DES PARAMETRES METABOLIQUES DE LA PLANTE SOUS STRESS SALIN AU STADE 5 FEUILLES

2- Evolution des protéines totales foliaires

Les teneurs en protéines totales foliaires pour les deux variétés de tomate testées ont baissé significativement avec la progression de la salinité dans les deux substrats de culture (S et SB) (Fig. 36). Ainsi, chez les témoins, les teneurs en protéines sont restées plus importantes, ainsi, respectivement Rg et Ip ont enregistré des quantités allant de 3.98 à 3.9 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF sur le sable (S) et 3.67 et 3.6 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF pour les plantes menées sur le mélange SB comparativement aux teneurs en protéines dosées chez les plantes traitées par les sels. Les réductions les plus importantes sont notées en présence de 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$.

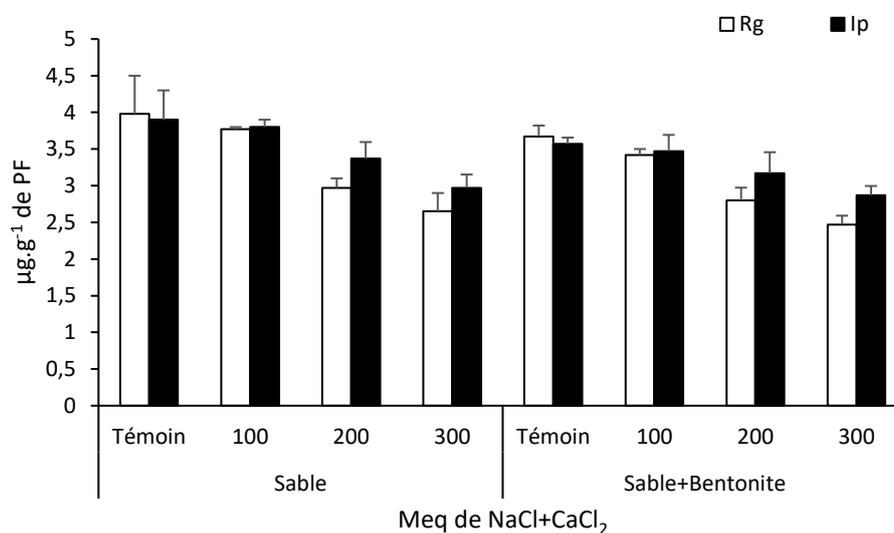


Fig. 36- Taux de protéines totales foliaires ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF) de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

La variété Ip semble présenter des taux en protéines, toutes concentrations confondues sauf pour le témoin, les teneurs les plus élevées avec (3.8, 3.4 et 2.97 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF) pour les plantes issues du substrat S ; cependant, sur le substrat sable mélangé à la bentonite (SB) la variété Ip affiche des teneurs allant de 3.5, 3.2 à 2.87 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF respectivement aux 100, 200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$. Ces teneurs restent importantes par rapport à celles enregistrées par la variété Rg, cette dernière montre des valeurs oscillant entre 3.8, 3.4 et 2.97 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF issue du substrat S et entre 3.5, 3.2 et 2.87 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de PF issue du substrat SB successivement sous l'effet de 100, 200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ (Fig. 36).

En général, l'effet de la salinité s'est traduit chez les deux variétés de tomate par une diminution des teneurs en protéines, cependant cette diminution est remarquée chez les plantes

cultivées sur le substrat SB.

L'étude statistique révèle un effet significatif du substrat pour les deux variétés de tomate, de même, il existe une différence hautement significative du traitement sel pour la variété Rg et très significative pour la variété Ip. Sinon, l'interaction substrat-stress salin ne présente aucun effet significatif (Tableau 39).

Tableau 39– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des **teneurs en protéines totales foliaires** ($\mu\text{g.g}^{-1}$ de PF) de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.01	*
Traitement	3	0.0008	***
Substrat*Traitement	3	0.85	ns
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.023	*
Traitement	3	0.005	**
Substrat*Traitement	3	0.76	ns
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

3- Evolution de la teneur en proline dans les organes

Les résultats obtenus révèlent que les organes juvéniles présentent déjà une capacité de synthèse de la proline à ce stade de la vie de la tomate (Figures 37, 38, 39). Cette synthèse varie selon la concentration saline, le type de substrat et la nature du matériel végétal. Par ailleurs, la proline dans les deux variétés suit une cinétique d'évolution très significative dans les racines, les tiges et les feuilles caractérisées par une grande accumulation aux fortes concentrations salines (200 et 300 meq de $\text{NaCl}+\text{CaCl}_2$).

Afin de mettre en évidence les différences dans les teneurs en proline en fonction de la nature de la plante, une comparaison de ce composé dans les racines, les tiges et les feuilles est considérée.

2.1- Variations de la teneur en proline dans les racines

Dans les racines, la teneur en proline sous contrainte saline est très importante chez les deux variétés de tomate. La teneur en proline de la tomate cultivée sur le substrat S, elle passe de $36.5 \mu\text{g.100 mg}^{-1}$ de matière sèche MS chez le témoin à 42, 79 et $101 \mu\text{g.100 mg}^{-1}$ de MS

pour la variété Rg, et de 38.5 chez le témoin à 50, 87 et 110 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS pour la variété Ip respectivement à 100, 200 et 300 meq de $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$ (Fig. 37).

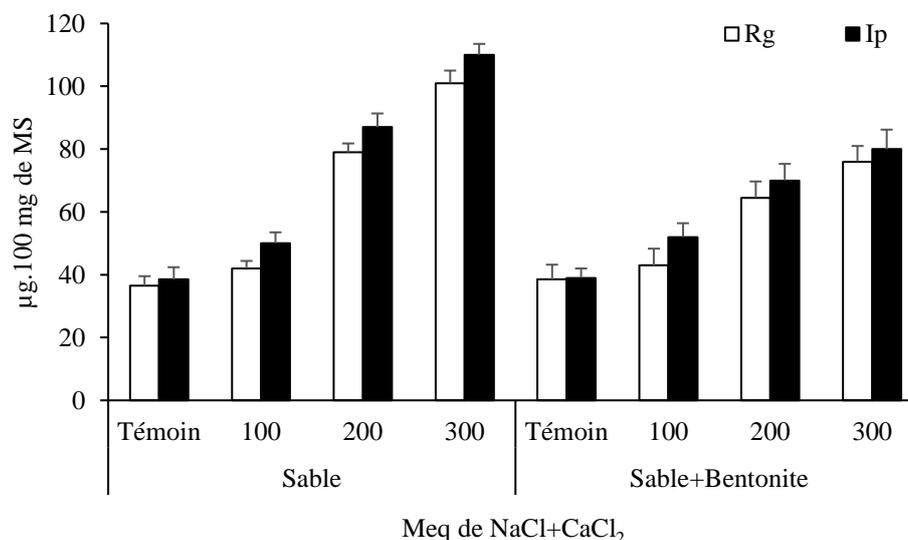


Fig. 37- Teneur en proline ($\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les racines de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

Tableau 40– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des **teneurs en proline** ($\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS) **dans les racines** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.25	ns
Traitement	3	0.02	*
Substrat*Traitement	3	$1.9 \cdot 10^{-10}$	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.24	ns
Traitement	3	0.039	*
Substrat*Traitement	3	$5.46 \cdot 10^{-10}$	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

En revanche, sur le substrat mélange SB, l'accumulation de la proline dans les racines varie entre 38.5 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS chez le témoin à 43, 64.5 et 76 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS pour Rg, et de 39 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS chez le témoin à 52, 70 et 80 $\mu\text{g} \cdot 100 \text{ mg}^{-1}$ de MS pour Ip respectivement à 100, 200 et 300 meq de sels (Fig. 37). Par ailleurs, la variété Ip affiche des

taux en proline plus importants que la variété Rg, en revanche, la tomate cultivée sur le substrat S accumule dans les racines plus de proline que celle cultivée sur le mélange SB.

En tableau 40, l'analyse de la variance à deux facteurs ne montre aucun effet significatif du traitement substrat, alors que, le traitement salin présente un effet significatif pour les deux variétés. Cependant, l'interaction de ces deux traitements donne une différence hautement significative sur la teneur en proline dans les racines de la tomate.

2.2- Variations de la teneur en proline dans les tiges

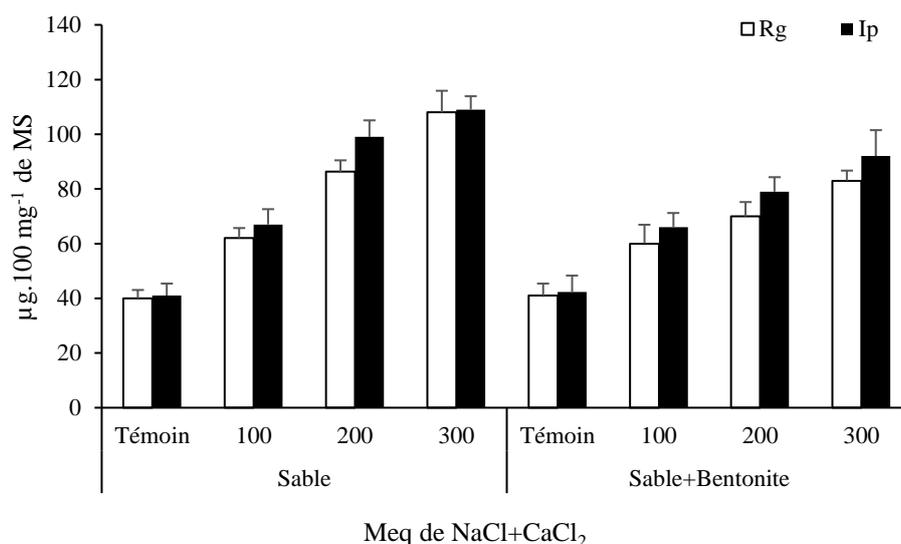


Fig. 38- Teneur en proline ($\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les tiges de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

L'accumulation de la proline dans les tiges de la tomate progresse avec la concentration en sels du milieu (Fig. 38). Cette progression augmente significativement dans les tiges des plantes stressées aux sels comparativement au témoin. Les concentrations 100, 200 et 300 meq de sels produisent respectivement des quantités en proline dans les tiges de la variété Rg menée sur substrat S variant entre 62, 86.3 et 108 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS, contre 67, 99 et 109 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS pour la variété Ip. Ces données accumulées sous l'effet du stress salin sont nettement supérieures aux valeurs affichées par les variétés témoin (arrosées avec seulement de la solution nutritive) variant entre 40 et 41 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS respectivement pour Rg et Ip.

La comparaison entre les deux substrats montre que les plantes de tomate cultivées sur substrat SB accumulent moins de proline que celles menée sur le substrat S, ainsi, les variétés Rg et Ip enregistrent respectivement des valeurs variant entre 60 et 66 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS, 70 et 79 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS et entre 83 et 92 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS sous l'effet respectif de 100, 200

et 300 meq. Par ailleurs, les plantes témoins enregistrent des teneurs variant entre 41 et 42.3 $\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS respectivement pour Rg et Ip (Fig. 38).

Les calculs statistiques désignent un effet significatif du stress salin et un effet hautement significatif de l'interaction substrat-sel sur la teneur en proline dans les tiges des deux variétés de tomate. En revanche, aucun effet significatif signalé du substrat (Tableau 41).

Tableau 41– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des **teneurs en proline** ($\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS) **dans les tiges** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.19	ns
Traitement	3	0.028	*
Substrat*Traitement	3	$2.3 \cdot 10^{-5}$	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.24	ns
Traitement	3	0.039	*
Substrat*Traitement	3	$5.47 \cdot 10^{-10}$	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P= 5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

2.3- Variations de la teneur en proline dans les feuilles

La figure 39 montre que la teneur en proline dans les feuilles de la tomate augmente avec le stress salin. En effet, chez les plantes arrosées à la solution nutritive sans sels (témoins), la proline s'accumule faiblement dans les feuilles avec des teneurs oscillant entre 59 et 69 $\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS sur le substrat S et entre 62.3 et 70 $\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS sur le substrat SB respectivement pour Rg et Ip.

Dans le milieu salé enrichi aux différentes concentrations de NaCl+CaCl₂, la proline libre s'accumule sensiblement dans les feuilles ; elle augmente chez les plantes menées sur le sable seul (S) pour atteindre respectivement à 100, 200 et 300 Meq des teneurs variant entre 67, 98.7 et 138.3 $\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS pour la variété Rg et de 78.5, 99 et 149 $\mu\text{g}\cdot 100\text{ mg}^{-1}$ de MS pour la variété Ip. Par contre, les feuilles de la tomate cultivée sur le substrat SB accumule moins de proline que celles issues du substrat S.

Cependant, les feuilles des plantes de tomate cultivées sur le substrat SB expriment des

valeurs oscillant entre 66 et 74.7 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS à 100 meq, entre 78 et 85 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS à 200 meq et entre 113.3 et 126 $\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS à 300 meq respectivement par les variétés Rg et Ip (Fig. 38).

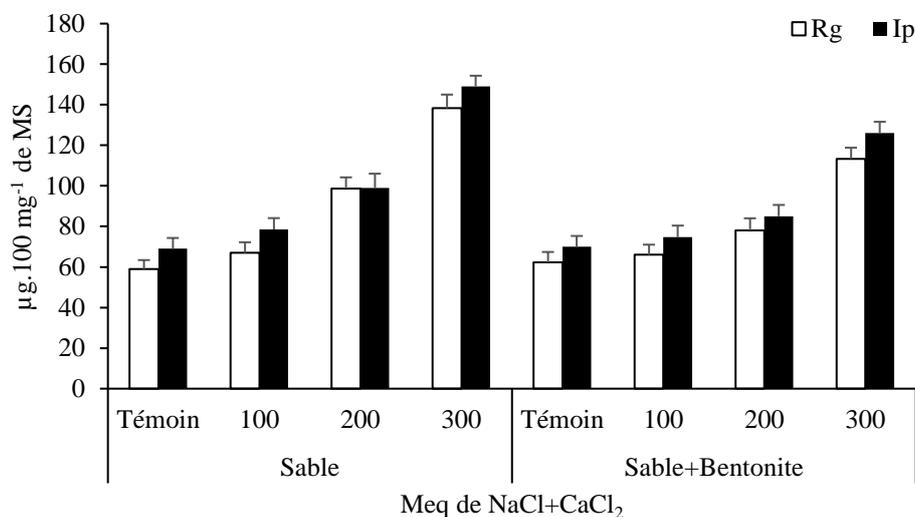


Fig. 39- Teneur en proline ($\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS) dans les feuilles de deux variétés de tomate industrielle (Rg et Ip) cultivées sur substrat S et SB sous stress au NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles

Tableau 42– ANOVA à deux facteurs mélangés aléatoirement avec $\alpha=5\%$, des **teneurs en proline** ($\mu\text{g}.100 \text{ mg}^{-1}$ de MS) **dans les feuilles** de deux variétés de tomate industrielle Rg et Ip cultivées sur deux substrats S et SB stressées aux NaCl+CaCl₂ au stade 5 feuilles.

a - Rio grande

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.20	ns
Traitement	3	0.02	*
Substrat*Traitement	3	$8.98 \cdot 10^{-6}$	***
Total	23		

b- Imperial

Source de variance	ddl	F	P
Substrats	1	0.15	ns
Traitement	3	0.008	**
Substrat*Traitement	3	$8.11 \cdot 10^{-5}$	***
Total	23		

ddl: degré de liberté, F: coefficient de Fisher-Snedecor (test à $P=5\%$), ns: non significatif, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

Effectivement, l'analyse de ces résultats montre que les deux variétés de tomate cultivées sur le substrat S accumulent des teneurs en proline dans les feuilles sous l'effet des concentrations de NaCl+CaCl₂, plus importantes que celles cultivées sur le substrat SB.

Les calculs statistiques à l'aide du test Fisher-Snedecor à P=5%, le stress salin présente un effet significatif pour Rg et très significatif pour Ip, l'interaction substrat-traitement est hautement significative pour les deux variétés. Par contre, aucun effet significatif de même pour l'interaction substrat-sel, en revanche, l'effet substrat ne présente aucun effet significatif (Tableau 42).

Discussion

Des résultats que nous venons de décrire, il convient de retenir les points essentiels :

La plante de la tomate testée à l'égard des protéines totales solubles et la proline répond au stress salin. Dans cette investigation, il est écrit que le niveau des protéines totales solubles dans les feuilles des deux variétés de tomate Rg et Ip cultivées dans deux substrats de culture le sable seul (S) et le sable mélangé à la bentonite (SB) baisse avec l'apport de NaCl+CaCl₂ dans la solution nutritive. Le choix de ce paramètre métabolique est reconnu comme un bon indicateur de l'état physiologique de la plante (Doganlar et *al.*, 2010). En effet, le principal effet du stress salin est la perte de l'eau intracellulaire, les plantes ont tendance à accumuler de nombreux métabolites tels que « les solutés compatibles » qui empêchent la perte d'eau de la cellule et protègent les protéines cellulaires (Mahajan and Tuteja, 2005).

Nos observations montrent que le contenu des protéines totales solubles dans les feuilles de nos deux variétés de tomate Rg et Ip diminuent significativement sous l'effet de la salinité du milieu. Cet effet de la salinité sur les protéines est rapporté par Meloni et *al.* (2004) et Yurekli et *al.* (2004) en travaillant sur *Phaseolus vulgaris*, ces auteurs résumant qu'un stress salin sévère réduit le contenu des protéines dans les feuilles. En outre, d'autres études soutiennent nos conclusions, comme Doganlar et *al.* (2010), après un traitement de différentes variétés de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) pendant le semis, avec des concentrations de NaCl, ils remarquent que le contenu en protéines totales diminue avec l'augmentation des concentrations salines. La salinité interfère avec la consommation et l'absorption de l'azote, les conditions salines affectent les différents stades du métabolisme azoté, comme l'absorption, la réduction ionique et la synthèse des protéines. Aussi, la réduction de la quantité des protéines en milieu salin, est due aux changements dans l'activité cytoplasmique et de leur niveau à la suite de la perturbation du mécanisme de synthèse. Cependant, la réduction des taux des protéines totales foliaires de *Phaseolus vulgaris* soumise à la salinité, est surtout liée à l'inhibition de la voie métabolique des protéines (Doganlar et *al.*, 2010).

En revanche, la teneur en protéines peut également être affectée négativement ou positivement par le stress de sel. Les résultats de Kapoor et Srivastava (2010) sur *Vigna mungo*

L. contredisent nos conclusions, dans cette étude, ils observent une augmentation de la teneur en protéines lors de l'augmentation de la concentration saline. D'autres comme Sibole et *al.* (2003) signalent que le traitement de la plante de trèfle (*Medicago citrna* L.) avec différentes concentrations de NaCl augmentent la teneur en protéines solubles dans les plantes. De même, Ashraf et Harris (2004) constatent, chez les variétés tolérantes au sel d'orge, de tournesol, du mil et du riz, une augmentation de la teneur en protéines solubles. Aussi, Tort et Turkyilmaz (2004) enregistrent chez l'orge, une grande augmentation du contenu des protéines après un traitement salin. D'autres comme Ashraf et Harris, (2004) signalent la présence en quantité élevée d'acides aminés totaux libres dans les feuilles chez les lignées tolérantes au sel que dans les lignées sensibles au sel, l'exemple des plantes de tournesol et carthame.

En réalité, les plantes pour lutter contre la salinité du sol, elles expriment des changements génétiques, en même temps, elles accumulent des protéines (Zhu, 2000). Selon Shahba et *al.*, (2010) cette accumulation des protéines agit comme un régulateur osmotique sous le stress salin. Cependant, il existe de nombreux rapports sur les modifications des protéines ainsi que les phases compatibles des plantes qui s'adaptent au changement environnemental (Kong-Ngern et *al.*, 2005).

Assurément, Dantas et *al.*, (2005) montrent qu'en réponse aux stress biotiques et abiotiques, les plantes produisent des matériaux à faible poids moléculaire tels que les acides aminés et les polyamines solubles dans la solution intracellulaire qui réduisent le potentiel hydrique et jouent un rôle dans la lutte contre les stress liés à l'environnement chez les organismes vivants. Il est mis en évidence d'autres composés supplémentaires qui sont impliqués dans la perturbation de la synthèse protéique, sous stress salin, qui induit l'apparition des composés comme la proline, les acides aminés non protéiques, la citrulline et l'ornithine (Ashraf and Harris, 2004). Cette conclusion est soutenue par d'autres études sur plusieurs espèces végétales qui démontrent que le stress salin et hydrique induisent la proline (Radhouane, 2013 ; Rivero et *al.*, 2014).

Les plantes expriment une aptitude à synthétiser de la proline quelque soit le traitement à la salinité ; sa teneur varie selon l'organe et la salinité du milieu, des observations identiques sont signalées chez plusieurs espèces cultivées comme le blé (Shaddad et *al.*, 2013), *Vicia faba* et *Pisum sativum* (Dawood et *al.*, 2014), *Lycopersicon esculentum* L. (Rivero et *al.* 2014) et *Oryza sativa* (Bagdi et *al.*, 2015). Ces différents résultats prouvent que la réponse au stress salin dépend de l'espèce végétale, de la variété dans la même espèce végétale, du stade de développement de la plante, de la durée et la concentration saline.

Dans le présent travail, l'évolution des niveaux de salinité (100, 200 et 300 meq de

NaCl+CaCl₂) influe sur la teneur de la proline dans les racines, les tiges et les feuilles, aussi, le contenu de la proline est plus important dans le substrat sable que dans le mélange sable/bentonite, en même temps, la plus forte concentration de proline est identifiée dans les feuilles. Selon Manivannan *et al.*, (2007), l'ajout de CaCl₂ à NaCl augmente la teneur en proline, principalement en raison de la dégradation des protéines riches en proline et la synthèse de la proline. D'après plusieurs auteurs, la proline survient généralement chez les plantes supérieures, son accumulation se fait plus que d'autres acides aminés sous l'effet du stress salin (Babu *et al.*, 2012 ; Eraslan *et al.*, 2012 ; Rivero *et al.*, 2014 ; Leung, 2015 et Iqbal *et al.*, 2015). Cette spécificité de la proline, est l'un des traits communs chez de nombreuses monocotylédones sous les conditions difficiles de stress de l'environnement (Wyn Jones and Storey, 1978). En outre, la tolérance à la salinité des variétés de tomate dépend de la capacité de synthétiser la proline dans des conditions de stress salin (Maggio *et al.*, 2002). Des observations similaires sont menées par Eraslan *et al.* (2012), Rivero *et al.* (2014) et Leung (2015). Toutefois, l'un des mécanismes le plus important chez les plantes supérieures sous le stress salin est l'accumulation de soluté compatible tel que la proline. Rivero *et al.* (2014) soulignent que l'accumulation de la proline est une réponse commune à un large éventail de stress biotique et abiotique tel que la salinité, effectivement, cette accumulation est considérée comme une réaction de défense primaire afin de maintenir la pression osmotique cellulaire chez de nombreuses cultures (Babu *et al.*, 2012).

Par ailleurs, des études sont réalisées sur le riz, le sorgho et le maïs, en comparant les variétés résistantes et les variétés sensibles au niveau de la même espèce, montrent que la proline s'accumule en quantité importante dans les variétés tolérantes au sel que dans les variétés sensibles (Iqbal *et al.*, 2015). Nous avons comparé nos deux variétés de tomate sous l'effet de NaCl+CaCl₂, nous avons décelé que la proline s'accumule faiblement chez la variété Rio grande (Rg) par rapport à la variété Imperial (Ip). Les résultats obtenus par Almeida *et al.* (2014) confirment nos conclusions, puisque ces chercheurs ont travaillé sur des tomates sauvages et cultivées, ils remarquent que l'accumulation de la proline dans les espèces de tomate sensible au sel, plus que dans les espèces sauvages tolérantes. Selon toujours les mêmes auteurs, l'accumulation de la proline est liée à de plus faibles concentrations de Na⁺ dans les feuilles.

La corrélation entre la production de la biomasse et l'accumulation n'est pas liée dans des travaux menés par Juan *et al.* (2005) et Almeida *et al.* (2014) sur la tomate cultivée dans un milieu salin, et ceci, malgré l'augmentation significative de l'accumulation de la proline en raison de la salinité. Cela suggère que, bien que l'accumulation de la proline soit une réponse

commune à un stress salin, il n'est pas, en soi, la force motrice de la tolérance à la salinité dans la tomate

D'autres conclusions signalent qu'il existe une relation négative entre l'accumulation de la proline et la tolérance à la salinité chez *Vigna mungo* (Ashraf, 1989). De même, Lutts et *al.* (1999) observent chez les variétés de riz résistantes au sel, une faible accumulation de proline dans leurs feuilles que chez les variétés sensibles au sel. Même constat est vu chez la tomate par Aziz et *al.* (1998). Compte tenu de ces rapports contrastés sur le rôle de la proline dans la tolérance au sel, son utilisation comme critère de sélection pour la tolérance à la salinité est controversé. Malgré les questions ci-dessus, la concentration de la proline dans de nombreuses plantes tolérantes au sel est jugée plus élevée que dans celles sensibles au sel (Desnigh and Kanagaraj, 2007).

Par ailleurs, l'accumulation de solutés compatibles, tels que la proline en réponse aux stress hydrique et salin chez les plantes, est suggérée de se produire principalement dans le cytosol pour équilibrer le potentiel osmotique de la vacuole où principalement les solutés non-compatibles (par exemple des ions inorganiques) sont séquestrés (Claussen, 2005). Zhang et *al.* (2006) concluent que les espèces végétales tolérantes au sel peuvent éventuellement survivre dans un état de stress salin à l'aide d'autres mécanismes de défense tels que l'homéostasie ionique, l'anti-oxydation et les systèmes hormonaux. Pour cette raison, l'évaluation d'un certain nombre de paramètres dans les plantes soumises au sel entraînerait à l'identification de certains critères efficaces pour classer les plantes pour la tolérance à la salinité (Cha-Um and Kirdmanee, 2009).

Comprendre la biosynthèse, la dégradation, le transport et le rôle de la proline au cours du stress et les événements de signalisation qui régulent l'accumulation du stress induit sont essentiels dans le développement de la tolérance au stress chez les plantes. L'accroissement du niveau de la proline est une réponse commune des plantes stressées, rapporté par Eraslan et *al.*, (2012) et Rivero et *al.* (2014)

Cependant, l'augmentation de la teneur en proline dans les organes de la plante peut être due à l'expression des gènes codant des enzymes clés de la synthèse de la proline Pyrroline-5-carboxylate (P5C) et une faible activité des enzymes oxydants (proline déshydrogénase) qui est contrôlée par les stress osmotique et salin (Rivero et *al.*, 2014). Ces derniers montrent que l'accumulation de la proline dans les feuilles et, surtout, dans les racines est considérée comme un trait sensible au sel de la tomate, qui peut être utilisé dans l'amélioration des plantes aux différents degrés de tolérance. Enfin, la proline peut aussi agir en tant que molécule de signalisation/régulation capable d'activer les multiples réponses qui sont la composante du

processus d'adaptation (Amini and Ehsanpour, 2005).

Aussi, il faut signaler le rôle de la proline dans l'osmorégulation, l'ajustement osmotique, la protection de la structure cellulaire et sa fonction dans la tolérance au sel est généralement discuté dans plusieurs travaux de recherche (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012 ; Misra and Misra, 2012 ; Slama *et al.*, 2014). Enfin, l'accumulation endogène de la proline dans les plantes stressées au sel est considérée comme indicateur efficace pour la tolérance au sel.

Dans cette expérience, l'augmentation de la teneur en proline dans les plantes cultivées sur le sable seul (S) sous contrainte saline, est probablement due à la dégradation de la protéine riche en proline ou la synthèse de novo de la proline selon Iqbal *et al.* (2015). Dans le cas des plantes menées sur le substrat sable bentonisé (SB) riche en calcium, la concentration de la proline est réduite en comparaison avec les plantes issues du substrat S pauvre en calcium. Nous soulignons le rôle profond de CaCl_2 pour atténuer l'effet du stress salin chez les plants de tomate et son utilisation comme un appui efficace dans les cultures, aussi, les indicateurs de stress tels que les protéines totales solubles et la proline peuvent, par conséquent, de plus en plus important pour les futures investigations sur les seuils de stress sur la productivité et la qualité des produits de la tomate.

CONCLUSION GENERALE

Le travail réalisé au cours de cette thèse s'inscrit dans le cadre général de l'écophysiologie. Il a eu pour objectifs la caractérisation des paramètres de la germination des graines de deux variétés de tomate industrielle sous stress au NaCl seul en présence ou non de phytohormones et la caractérisation de la croissance de la tomate conduite sur substrat sable et sable bentonisé soumise à la salinité au NaCl+CaCl₂.

Au **stade germination**, les résultats indiquent que la tomate se comporte comme une plante moyennement tolérante à la salinité. Outre leur bonne capacité germinative, les graines des deux variétés ont exprimé une adaptation à la salinité. En effet, les expériences menées ont montré que les phytohormones jouent un rôle dans la réponse des plantes à la salinité. Nos résultats ont conclu que l'apport hormonal de l'acide salicylique et l'acide gibbérellique 3 a augmenté la capacité des graines de la tomate à germer dans des conditions salines, alors que l'ABA exogène inhibe cette germination.

Au début de la germination des graines (48 heures), les taux de protéines ont augmenté en présence de NaCl et GA₃/NaCl ; elles ont baissé dans les graines soumises à la salinité enrichie à l'ABA ou l'AS. Après 96 heures, les protéines ont davantage augmenté dans les graines sous les mêmes traitements sauf pour celles stressées seulement au NaCl. Par ailleurs, le **stress salin** associé à l'hormone l'**acide salicylique** a favorisé l'accumulation des **sucres solubles** dans les graines. Cette accumulation de sucres signe de tolérance.

D'autre part, la salinité affecte les paramètres morphologiques de la racine, **la biomasse sèche, la surface et la densité racinaire**. Cependant, une légère amélioration de la croissance des racines de la tomate stressée à la salinité est observée pour la tomate cultivée sur le substrat sable-bentonite par rapport à celles des plantes cultivées sur substrat sable.

L'évaluation de l'**indice de tolérance à la salinité** a révélé que le substrat sable bentonisé assure une forme de résistance pour ces variétés de tomate stressées jusqu'à un niveau de salinité de 200 meq de NaCl+CaCl₂.

Le **statut hydrique** de la tomate semble influencé par le traitement salin, en plus, l'effet du substrat conjugué à la salinité a aussi son effet sur les trois paramètres hydriques étudiés la **teneur en eau totale de la plante, la teneur en eau des racines** et le **contenu relatif en eau foliaire**. Ce dernier paramètre diminue significativement sous l'effet de la salinité. En revanche, les **teneurs en eau totale de la plante** et des **racines** restent plus élevées.

L'**accumulation des ions minéraux Na⁺, K⁺, et Ca⁺⁺** et leurs ratios varient selon la concentration du milieu et le type de substrat. Les feuilles et les racines sont significativement plus riches en **Na⁺** pour les plantes cultivées sur le substrat sable. En revanche, l'accumulation

du K^+ des feuilles et des racines de la tomate ralentit sensiblement sous les milieux les plus concentrés, cependant, cette accumulation du K^+ reste beaucoup plus foliaire que racinaire.

Le ratio Na^+/K^+ aussi bien des feuilles ou des racines croît avec l'élévation des niveaux de salinité dans le milieu de culture. En revanche, ce ratio varie selon le substrat de culture utilisé, si bien que pour les feuilles des plantes conduites sur substrat sable, le ratio est nettement supérieur.

Le stress salin n'a pas modifié la teneur foliaire en Ca^{++} des plantes ; par contre, il y a une nette augmentation de ce cation dans les feuilles des plantes sur substrat sable bentonisé. A travers ces données, la salinité du milieu a agi fortement sur l'absorption et la concentration interne de Ca^{++} dans les racines et les feuilles de la tomate. D'autre part, il en résulte un rapport Na^+/Ca^{++} élevé. Par ailleurs, le complexe sable-bentonite a favorisé une **alimentation minérale** par les racines des plantes comparativement aux plantes témoins (substrat sable seul) ; de plus, ce substrat semble atténuer l'effet inhibiteur du NaCl sur la croissance.

Cependant, les résultats obtenus sur le Na^+ dans les feuilles et les racines comparés à ceux de K^+ et de Ca^{++} , signifient vraisemblablement que le cation Na^+ soit disponible dans la solution du sol et s'échange plus facilement avec les ions de la bentonite et les cations du Ca^{++} . Dans le substrat sable bentonisé, la plante a absorbé davantage d'eau mis en évidence par la teneur en eau déterminée dans nos analyses en transportant les autres ions au profit du Na^+ qui pourrait être fixé par le complexe absorbant,.

En revanche, pour le substrat sable, en raison de sa faible CEC, le Na^+ en solution est absorbé par la plante. En effet, il est possible d'augmenter la teneur en eau à un potentiel hydrique donné d'un matériau sableux à partir de l'ajout d'argile. Cette teneur en bentonite de 10% ajoutée a été très significative. Ainsi, cette augmentation de la capacité de rétention est due à la nature du substrat sable additionné de bentonite créant ce changement de texture par rapport au substrat sable seul. La bentonite favorise la rétention des sels minéraux et l'eau pour les mettre à la disposition de la plante ; alors que pour le sable cette capacité est pratiquement perdue en raison de sa faible imperméabilité.

Au plan métabolique, la salinité et la nature du substrat de culture ont influé sur les protéines **totales foliaires** et la **proline** dans la plante. Par ailleurs, la teneur en proline reste plus importante dans les plantes conduites sur substrat sable que sous le complexe sable-bentonite. Il faut tout de même signaler que la proline s'accumule plus dans la partie foliaire de la plante que dans les autres organes. D'après, nos résultats l'addition de $CaCl_2$ à la solution du milieu de la plante a eu un rôle significatif dans l'atténuation partielle de l'effet du stress salin.

En général, les deux variétés de tomate testées ont réagi aux deux types de stress, sous

NaCl et CaCl₂, dans le substrat sable bentonite. Les deux variétés de tomate (Rio grande et Imperial) semblent exprimer une forme d'adaptation à la salinité au stade 5 feuilles, résultant probablement de l'effet du CaCl₂ (contrecarrant le NaCl) aidé par la nature du complexe bentonite sable.

En plus de la tolérance acquise par la plante sur ce type de substrat, d'autres réactions physiologiques de la plante sont associées, comme sa capacité d'accumulation de plus de matière fraîche sous stress, tout en minimisant l'accumulation du Na⁺ et en favorisant celle du K⁺, ainsi que la production des métabolites tels que les sucres dans les graines germées, les **protéines totales solubles** dans les feuilles et la **proline** dans les différents organes de la plante. Ces accumulations de ces métabolites chez la tomate, seraient impliquées dans les mécanismes d'ajustement osmotique et serviraient aussi comme osmoprotecteurs. Ces deux éléments métaboliques peuvent être considérés comme « marqueurs biochimiques » du degré de tolérance au stress salin et par conséquent peuvent être utilisés pour la sélection précoce de variétés tolérantes au sel chez l'espèce étudiée.

Par ailleurs, l'étude de la réaction physiologique de la tomate en milieu salin n'est pas une finalité en soit, elle constitue le point de départ d'études plus ciblées. Ce type d'approche permet d'avoir une vue globale de la réaction physiologique de la plante à son environnement, est potentiellement intéressante pour des études futures possibles sur l'identification des gènes conférant la tolérance aux stress abiotiques et leur transfert à des fonds génétiques plus performant. Aussi, le facteur hormonal comme de l'acide salicylique pour atténuer l'effet dépressif du sel sur la morpho-physiologie de la tomate, permettrait de préconiser son usage dans les programmes de l'amélioration de la tomate aux stress abiotiques comme biotique.

Nos résultats montrent qu'il est possible de pratiquer de l'amendement des sols sableux avec de la bentonite à un pourcentage de 10%, mais l'extension de tels résultats aux sols reste à confirmer avec d'autres expérimentations.

Aussi, du point de vue de la physiologie, des travaux de recherche plus approfondis et plus ciblés, sont possibles de contribuer dans cette amélioration de l'espèce étudiée sous les contraintes de la salinité pour répondre non seulement à la préservation de la sécurité alimentaire mais aussi à sa valorisation dans le domaine de la santé.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdelkader, S., Ramzi, C., Mustapha, R., Houcine, B., M'barek, B. N., Inagaki, M. N., & Abdallah, B.** 2015. Effect of Salt Stress on Germination and Biological Growth of 50 Genotypes of Durum Wheat (*Triticum durum* Desf). *Pakistan Journal of Nutrition*, 14(12), 957.
- Achard, P., Cheng, H., De Grauwe, L., Decat, J. and Schoutteten, H.** et al. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science* 311:91–94
- Adda, A., Regagba Z., Latigui, A. and Merah, O.** 2014. Effect of Salt Stress on α -amylase Activity, Sugars Mobilization and Osmotic Potential of *Phaseolus vulgaris* L. Seeds Var. 'Cocorose' and 'Djadida' During Germination. *Journal of Biologica Sciences* 14 (5): 370-375.
- Afzal, I., Shahzad, M.A., Basra, M.F. and Nawaz, A.** 2006. Alleviation of Salinity Stress in Spring Wheat by Hormonal Priming with ABA, Salicylic Acid and Ascorbic Acid. *International Journal of Agriculture & Biology*. 1560–8530.
- Agamy RA, Hafez EE, Taha TH.** 2013. Acquired resistant motivated by salicylic acid applications on salt stressed tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *American-Eurasian J. Agric. and Environ. Sci.*, 13: 50-57
- Aghamir, F., Bahrami, H. A., Malakouti, M. J., Eshghi, S.** 2015. Magnetized Water Effects on Seed Germination and Seedling Growth of Corn (*Zea mays*) Under Saline Conditions. *American Journal of Life Science Researches*, 3(2).
- Almeida, P., de Boer, G., and de Boer, A. H.** 2014. Differences in shoot Na⁺ accumulation between two tomato species are due to differences in ion affinity of HKT1;2. *J. Plant Physiol.* 171, 438–447.
- Amini, F. and Ehsanpour, A.A.** 2005. Soluble Proteins, Proline, Carbohydrates and Na⁺/K⁺ Changes in Two Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Cultivars under in vitro Salt Stress. *Am. J. Biochem and Biotech.*, 1(4), 204-208
- Amirjani, M. R.** 2010. Effect of NaCl on Some Physiological Parameters of Rice. *EJBS*, 3(1): 6-16.
- Amjad, M., Akhtar, J., HAQ, M. A. U., Imran, S., and Jacobsen, S. E.** 2014. Soil and foliar application of potassium enhances fruit yield and quality of tomato under salinity. *Turkish Journal of Biology*, 38(2), 208-218.
- Anaya, F., Fghir, R., Wahbi, S. and Loutfi, K.,** 2015. Influence of salicylic acid on seed germination of *Vicia faba* L. under salt stress. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*.
- Anjum, S.A., Wang, L.C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L.L. and Zou, C.M.** 2011. Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *J Agron Crop Sci* 197:177–185
- Argyropoulou, KE.** 2011. Response of four greenhouse pepper hybrids to NaCl salinity-<http://dspace.lib.cranfield.ac.uk/handle/1826/7140>
- Aroca R, Ruíz-Lozano JM.** 2009. Induction of plant tolerance to semi-arid environments by beneficial soil microorganisms. A review. In: Lichtfouse E, ed. *Climate change, intercropping, pest control and beneficial microorganisms, sustainable agriculture reviews* vol. 2. Springer Science
- Arzani, A.** 2008. Improving salinity tolerance in crop plants: a biotechnological view, *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant* 44:373–383.
- Ashraf, M and Foolad, M.R.** 2005. Pre-sowing seed treatment—A shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions - *Advances in Agronomy*, Volume 88, Pages 223–271. Elsevier

- Ashraf, M.** 1989. The effect of NaCl on water relations, chlorophyll, and protein and proline contents of two cultivars of blackgram (*Vigna mungo* L.). – *Plant Soil* 119: 205–210
- Ashraf, M.** 2002. Salt tolerance of cotton: some new advances. – *Crit. Rev. Plant Sci.* 21(1): 1–30.
- Ashraf, M.** 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants, *Flora* 199, 361-376.
- Ashraf, M. and Harris, P.J.C.** 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants, *Plant Science.* 166 :3-16.
- Ashraf, M., and Harris, P. J. C.** 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190.
- Ashraf, M., Athar HR, Harris PJC, Kwon TR.** 2008. Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Adv Agron.* 97:45-110.
- Asins, J. M., Villalta, I., Aly, M. M., Olias, R., Morales, P. A., Huertas, R., et al.** 2012. Two closely linked tomato HKT coding genes are positional candidates for the major tomato QTL involved in Na⁺/K⁺ homeostasis. *Plant Cell Environ.* 36, 1171–1191.
- Atia A, Smaoui A, Barhoumi Z, Abdelly C, Debez A.** 2011. Differential response to salinity and water deficit stress in *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf. Provenances during germination. *Plant Biol*; 13:541-5.
- Aziz, A., J. Martin-Tanguy, J. and F. Larher, F.** 1998. Stress-induced changes in polyamine and tyramine levels can regulate proline accumulation in tomato leaf discs treated with sodium chloride, *Physiol. Plant.* 104: 195–202.
- Babu, M.A., Singh, D. and Gothandam, K.M.** 2012. The effect of salinity on growth, hormone and mineral elements in leaf and fruit of tomato cultivar PKM1. *J Anim Plant Sci* 22:159–164.
- Bacha, H., Ródenas, R., López-Gómez, E., García-Legaz, M.F., Nieves-Cordones, M., Rivero, RM., Martínez, V., Botella, M.A. and Rubio, F.** 2015. High Ca²⁺ reverts the repression of highaffinity K⁺ uptake produced by Na⁺ in *Solanum lycopersicum* L. (var. microtom) plants. *Journal of Plant Physiology.* 180: 72–79.
- Bagdi, D.L. and Shaw, B.P.** 2012. Analysis of proline metabolic enzymes in *Oryza sativa* under salt stress. *J.Expt. Biol.*34, 677-681.
- Bennett, S.J., Barrett-Lennard, E.G. and Colmer, T.D.** 2009. Salinity and waterlogging as constraints to salt land pasture production: a review. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 129: 349–360.
- Bewley, J. D.** 1997. Seed germination and dormancy. *The plant cell*, 9(7), 1055.
- Boumendjel, M., Houhamdi, M., Samar, M., Sabeg, H., Boutebba, A., et Soltane, M.** 2012. Effet des traitements thermiques d'appertisation sur la qualité biochimique, nutritionnelle et technologique du simple, double et triple concentré de tomate. *Sciences & Technologie C*, (36), 51-59.
- Bouthour, D., Kalai, T., Chaffei, H.C., Gouia, H. and Corpas, F.J.** 2015. Differential response of NADP-dehydrogenases and carbon metabolism in leaves and roots of two durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars (Karim and Azizi) with different sensitivities to salt stress. *Journal of Plant Physiology.* Volume 179, Pages 56–63
- Chang, C., Wang, B., Shi, L., Li, X., Duo, L. and Zhang, W.** 2010. Alleviation of salt stress-induced inhibition of seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by ethylene and glutamate, *Journal of Plant Physiology.* 167:1152-1156.
- Cha-Um, S., and Kirdmanee, C.** 2009. Proline accumulation, photosynthetic abilities, and growth characters of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and water-deficit stress. *Agric Sci China* 8: 51-58.
- Cha-um, S., Takabe, T., and Kirdmanee, C.** 2013. Osmotic potential, photosynthetic abilities and growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings in responses to

- polyethylene glycol-induced water deficit. *African Journal of Biotechnology*, 9(39), 6509-6516.
- Chaves, M.M., Flexa, J., and Pinheiro, C.** 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell, *Annals of Botany* 103: 551–560, 2009.
- Chen, S.F., Zhu, Y.L., Liu, Y.L. and Li, S.J.** 2005. Effects of NaCl stress on activities of protective enzymes, contents of osmotic adjustment substances and photosynthetic characteristics in grafted tomato seedlings. *Acta Hort. Sin.* 32, 609–613.
- Chinnusamy, V., and Zhu, J.K.** 2003. Plant responses to abiotic stress. *Topics in current genetics*. Vol. 4. Sous la direction de H. Hirt et K. Shinozaki. Springer-Verlag, Berlin. p. 242–271.
- Chitnis, V. R., Gao, F., Yao, Z., Jordan, M. C., Park, S., and Ayele, B. T.** 2014. After-ripening induced transcriptional changes of hormonal genes in wheat seeds: the cases of brassinosteroids, ethylene, cytokinin and salicylic acid. *PLoS one*, 9(1), e87543.
- Claussen, W.** 2005. Proline as a measure of stress in tomato plants. *Plant Sci.*, 168, 241–248.
- Cramer, G.R.** 2002. Response of abscisic acid mutants of *Arabidopsis* to salinity. *Funct. Plant Biol.* 29: 561–567.
- Cramer, G.R., Ergül, A., Grimplet, J., Tillett, R.L., Tattersall, E.A.R., Bohlman, M.C., Vincent, D., Sonderegger, J., Evans, J., Osborne, C., Quilici, D., Schlauch, K.A., Schooley, D.A., and Cushman, J.C.** 2007. Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Funct. Integr. Genomics*, 7(2): 111–134.
- Cramer, G. R., Van Sluyter, S. C., Hopper, D. W., Pascovici, D., Keighley, T., and Haynes, P. A.** 2013. Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC plant biology*, 13(1), 49.
- Cramer, M. D., Schierholt, A., Wang, Y. Z., and Lips, S. H.** 1995. The influence of salinity on the utilization of root anaplerotic carbon and nitrogen metabolism in tomato seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 46(10), 1569-1577.
- Cuartero, J., and Fernandez-Munoz, R.** 1999. Tomato and salinity. *Scientia Horticulturae*; 78, 83–125.
- Dantas, B.F., Ribeiro, L.D.S. and Aragao, C.A.** 2005. Physiological response of cowpea seeds to salinity stress. *Rev Bras Sementes*. 27: 144-148.
- Darwish, T., Atallah, T., El Moujabber, M. and Khatib, N.** 2005. Salinity evolution and crop response to secondary soil salinity in two agro-climatic zones in Lebanon. *Agr Water Manage.* 78:152-64.
- Davenport, R., James, R.A., Zakrisson-Plogander, A., Tester, M. and Munns, R.** 2005. Control of Sodium Transport in Durum Wheat. *Plant Physiology*, Vol. 137, pp. 807–818.
- Davies, W.J., Kudoyarova, G. and Hartung, W.** 2005. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *J. Plant Growth Regul.* 24:285–95.
- Dawood, M. G., Taie, H. A. A., Nassar, R. M. A., Abdelhamid, M. T., and Schmidhalter, U.** 2014. The changes induced in the physiological, biochemical and anatomical characteristics of *Vicia faba* by the exogenous application of proline under seawater stress. *South African Journal of Botany*, 93, 54-63.
- Debez, A., Chaibi, W. and Bouzid, S.** 2003. Physiological responses and structural modifications in *Atriplex halimus* L. plants exposed to salinity, in Lieth, H., Mochtchenko M. (eds.): *Tasks for Vegetation Science*. Vol 38, *Cash Crop Halophytes: Recent Studies*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 19–30.

- Debez, A., Koyro, H.W., Grignon, H., Abdelly, C. and Huchzermeyer, B.** 2008. Relationship between the photosynthetic activity and the performance of *Cakile maritima* after long-term salt treatment. *Physiol. Plant.*, 133: 373-385.
- Debez, A., Saadaoui, D., Ramani, B., Ouerghi, Z., Koyro, H.W., Huchzermeyer, B. and Abdelly, C.** 2006. Leaf H⁺-ATPase activity and photosynthetic capacity of *Cakile maritima* under increasing salinity. *Environ. Exp. Bot.*, 57, 285-229.
- Desnigh, R., and Kanagaraj, G.** 2007. Influence of salinity stress on photosynthesis and antioxidant systems in two cotton varieties. *Gen. Appl. Plant Physiol.* 33(3-4): 221-234.
- Dhanyalakshmi, K. H., Vijayalakshmi, C., and Boominathan, P.** 2013. Evaluation of physiological and biochemical responses of rice (*Oryza sativa* L.) varieties to salt stress. *Indian Journal of Agricultural Research*, 47(2).
- Djerroudi, O., Bissati, S., Belkhodja, M.** 2011. Biochemical response of two *Atriplex* species (*Atriplex halimus* L. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt) under salt stress conditions. *IJPBB*, 3: 163-168.
- Doganlar, Z.B., Demir, K., Basak, H. and Gul, I.** 2010. Effects of salt stress on pigment and total soluble protein contents of three different tomato cultivars. *African Journal of Agricultural Research* Vol. 5(15), pp. 2056-2065.
- Dong, C-J., Wang, X-L. and Shang, Q-M.** 2011. Salicylic acid regulates sugar metabolism that confers tolerance to salinity stress in cucumber seedlings. *Scientia horticulturae*, vol. 129, no 4, p. 629-636.
- Echi, R.M., Asli, D.E., Vajedi, S.J. and Kashani, Z.F.** 2013. The effect of kinetin treatment on indices of germination and activity of canola seed enzymes under salt stress, *International Journal of Biosciences*, Vol. 3, No. 6, p. 190-197.
- El-Hendawy, S.E., Hu, Y., Sakagami, J.I. and Schmidhalter, U.** 2011. Screening Egyptian wheat genotypes for salt tolerance at early growth stages. *Int. J. Plant Prod.* 5: 283–298.
- El-Tayeb, M.A.** 2005. Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regul.*, 45: 212–24.
- Eraslan, F., Elkarim, A. K. H. A., Gunes, A., and Inal, A.** 2012. Effect of nutrient induced salinity on growth, membrane permeability, nitrate reductase activity, proline content and macronutrient concentrations of tomato grown in greenhouse. In *Proceedings of World Academy of Science, Engineering and Technology* (No. 71, p. 1915). World Academy of Science, Engineering and Technology (WASET).
- Eraslan, F., Inal, A., Gunes, A., Alpaslan, M., and Atikmen, N. C.** 2015. Comparative Physiological and Growth Responses of Tomato and pepper Plants to Fertilizer Induced Salinity and Salt Stress. *Fresenius Environmental Bulletin*, 24(5 A), 1774-1778.
- Esfandiari, E., Shekari, F., Shekari, F. and Esfandiari, M.** 2007. The effect of salt stress on antioxidant enzymes activity and lipid peroxidation on the wheat seedling. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj.* 35(1): 48-56.
- Estrada, B., Aroca, R., Maathuis, F. J., Barea, J. M., and Ruiz-Lozano, J.** 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis. *Plant, cell & environment*, 36(10), 1771-1782.
- FAO.** 2008. FAO Land and Plant Nutrition Management Service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>.
- Ferreira, A. L. A., Yeum, K. J., Liu, C., Smith, D., Krinsky, N. I., Wang, X. D., and Russell, R. M.** 2000. Tissue distribution of lycopene in ferrets and rats after lycopene supplementation. *The Journal of nutrition*, 130(5), 1256-1260.
- Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H. and Ribas-Carbo, M.** 2007. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell & Environment* 30: 1284–1298
- Flowers, T.J.** 2004. Improving crop salt tolerance. *J Exp Bot*; 55:307–19.

- Flowers, T.J. and Colmer, T.D.** 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytol.*, 179: 945-963.
- Flowers, T.J., Galal, H.K. and Bromham, L.** 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37(7) 604–612.
- Flowers, T.J., Hajibagheri, M.A. and Clipson, N.J.W.** 1986. Halophytes. *Q. Rev. Biol.* 61:313–37.
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D. and Kudoyarova, G.** 2004. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate response to salinity in barley leaves. *J. Exp. Bot.* 55:1115–23.
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Wei, W., Alexandersson, E., Miller, A. et al.** 2006. The short-term growth response to salt of the developing barley leaf. *J. Exp. Bot.* 57:1079–95.
- Gama, P.B.S., Inanaga, S., Tanaka, K. and Nakazawa, R.** 2007. Physiological response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings to salinity stress. *African Journal of Biotechnology* Vol. 6 (2), pp. 079-088.
- Garcia-Abellan, J. O., Fernandez-Garcia, N., Lopez-Berenguer, C., Egea, I., Flores, F. B., Angosto, T., and Olmos, E.** 2015. The tomato res mutant, which accumulates JA in roots in non-stressed conditions, restores cell structure alterations under salinity. *Physiologia plantarum*, 155(3), 296-314.
- Garthwaite, A.J., Von Bothmer, R. and Colmer, T.D.** 2005. Salt tolerance in wild *Hordeum* species is associated with restricted entry of Na⁺ and Cl⁻ into the shoots. *J. Exp. Bot.* 56:2365–78.
- Gavassi, M. A., Fernandes, G. C., Monteiro, C.C., Pereira Peres, L. E., Carvalho, R.F.** 2014. Seed Germination in Tomato: A Focus on Interaction between Phytochromes and Gibberellins or Abscisic Acid. *American Journal of Plant Sciences*, 4, 5, 2163-2169.
- Ghanem ME, Martinez-Andujar C, Albacete A, Pospisilova H, Dodd IC, Perez Alfocea F, et al.** 2011. Nitrogen form alters hormonal balance in salt-treated tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *J Plant Growth Regul* ; 30:144–57.
- Ghoohestani, A., Gheisary, H., Zahedi, S. M., and Dolatkhahi, A.** 2012. Effect of seed priming of tomato with salicylic acid, ascorbic acid and hydrogen peroxide on germination and plantlet growth in saline conditions. *International Journal of Agronomy and Plant Production*, 3 (Special Issue), 700-704.
- Gilliham, M. and Tester, M.** 2005. The regulation of anion loading to the maize root xylem. *Plant Physiol.* 137:819–28.
- Gimeno-Gilles, C.** 2009. Etude cellulaire et moléculaire de la germination chez *Medicago truncatula*. Thèse de doctorat en Biologie Cellulaire et Moléculaire Végétale. Université d'Angers (France), 174 pages
- Glenn, E.P. and Brown, J.J.** 1999. Salt Tolerance and Crop Potential of Halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18(2):227–255.
- Grahn, C. M., Hellier, B., Benedict, C., and Miles, C.** 2015. Screening USDA Lettuce (*Lactuca sativa* L.) Germplasm for Ability to Germinate under Cold Conditions. *HortScience*, 50(8), 1155-1159.**Hameed et al., 2013**
- Gupta, B., and Huang, B.** 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International journal of genomics*
- Habib, N., Ashraf, M., and Shahbaz, M.** 2013. Effect of exogenously applied nitric oxide on some key physiological attributes of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress. *Pak J Bot*, 45(5), 1563-1569.
- Hanana, M., Hamrouni, L., Cagnac, O., and Blumwald, E.** 2011. Mécanismes et stratégies cellulaires de tolérance à la salinité (NaCl) chez les plantes. *Environmental Reviews*, 19(NA), 121-140.

- Haouala, F., Ferjani, H. and Ben El Hadj, S.** 2007. Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na⁺, K⁺ et Ca²⁺) et du chlore (Cl⁻) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais et du chiendent. *Biotechnologie*. Volume 11, numéro 3, 235-244.
- Haq, T. U., Akhtar, J., Nawaz, S. and Ahmad, R.** 2009. Morpho-physiological response of rice (*Oryza sativa* L.) varieties to salinity stress. *Pak. J. Bot.*, 41(6): 2943-2956.
- Horie, T., Kaneko, T., Sugimoto, G., Sasano, S., Panda, S. K., Shibasaka, M., and Katsuhara, M.** 2011. Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant and Cell Physiology*, 52(4), 663-675.
- Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yamba, E.B. and Turner, N.C.** 1984. Influence of Osmotic adjustment on Leaf Rolling and Tissue Death in Rice (*Oryza sativa* L.), *Plant Physiol.* 75, 338-341
- Huang, Y., Zhu, J., Zhen, A., Chen, L., Bie, Z.L.** 2009. Organic and inorganic solutes accumulation in the leaves and roots of grafted and ungrafted cucumber plants in response to NaCl stress. *J. Food Agric. Environ.* 7, 703–708.
- Iqbal, M., and Ashraf, M.** 2013. Alleviation of salinity-induced perturbations in ionic and hormonal concentrations in spring wheat through seed preconditioning in synthetic auxins. *Acta physiologiae plantarum*, 35(4), 1093-1112.
- Iqbal, N., Umar, S., and Khan, N. A.** 2015. Nitrogen availability regulates proline and ethylene production and alleviates salinity stress in mustard (*Brassica juncea*). *Journal of plant physiology*, 178, 84-91.
- Ismail, A.M.** 2003. Effect of Salinity on the physiological responses of selected lines/variety of wheat. *Acta Agronomica Hungarica*, 51(1), pp. 1-9.
- Jafar, M. Z., Farooq, M., Cheema, M. A., Afzal, I., Basra, S. M. A., Wahid, M. A., and Shahid, M.** 2012. Improving the performance of wheat by seed priming under saline conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198(1), 38-45.
- James, R.A., Davenport, R.J. and Munns, R.** 2006. Physiological characterisation of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat: Nax1 and Nax2. *Plant Physiol.* 142:1537–47.
- James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R. and Von Caemmerer, S.** 2002. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Funct. Plant Biol.* 29:1393–403.
- Jat, N. K., and Sharma, V.** 2006. The interactive effect of salinity and PGR on certain biochemical parameters in wheat seedlings. *American Journal of Plant Physiology*, 1(2), 132-141.
- Jayakannan, M., Bose, J., Babourina, O., Rengel, Z., and Shabala, S.** 2015. Salicylic acid in plant salinity stress signalling and tolerance. *Plant Growth Regulation*, 76(1), 25-40.
- Juan M. Ruiz, B., Rivero R.M, and Romero, L.** Nicotine-free and salt-tolerant tobacco plants obtained by grafting to salinity-resistant rootstocks of tomato *Physiologia Plantarum* 124: 465–475. 2005
- Kaewmanee, K., Krammart, P., Sumranwanich, T., Choktaweekarn, P., and Tangtermsirikul, S.** 2013. Effect of free lime content on properties of cement-fly ash mixtures. *Construction and Building Materials*, 38: 829-836.
- Kapoor, K., and Srivastava, A.** 2010. Assessment of salinity tolerance of Vinga mungo var. Pu-19 using ex vitro and in vitro methods. *Asian J. Biotechnol.* 2(2), 73-85.
- Karupphasamy, K. S., Kumar, S. R., Krishnakumar, S., Varshini, V., Susithra, N., Kavitha, S., and Rajendran, V.** 2014. Effect of Sodium Chloride on Soluble Protein, Nitrate Reductase Activity, Proline and Catalase Enzyme Activity of Green Gram Cultivars (Co6 And Co8). *Legume Genomics and Genetics*, 5(5).
- Kaur, S., Gupta, A.K. and Kaur, N.** 1998. Gibberellic acid and kinetin partially reverse the effect of water stress on germination and seedling growth. *Plant Growth Regul.*, 25: 29-33.

- Kausar, A., Ashraf, M. Y., and Niaz, M.** 2014. Some physiological and genetic determinants of salt tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench): Biomass production and nitrogen metabolism. *Pakistan Journal of Botany*, 46(2), 515-519.
- Kaya, C., Ashraf, M. and Sönmez, O.** 2015. Promotive effect of exogenously applied thiourea on key physiological parameters and oxidative defense mechanism in salt-stressed *Zea mays* L. plants. *Turk J Bot.* 39: 786-795.
- Kaya, C., Kirnak, H., and Higgs, D.** 2001. Enhancement of growth and normal growth parameters by foliar application of potassium and phosphorus in tomato cultivars grown at high (NaCl) salinity. *J. Plant Nutr.* 24, 357–367.
- Kaya, M.D., Ipek, A. and Ozturk, A.** 2003. Effects of different soil salinity levels on germination and seedling growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Turk. J. Agric. For.* 27, 221–227.
- Kaymakanova, M., and Stoeva, N.** 2008. Physiological reaction of bean plants (*Phaseolus vulg.* L.) to salt stress. *Gen. Appl. Plant Physiology, Special*, (34), 3-4.
- Keshavkant S, Padhan J, Parkhey S, Naithani SC.** 2012 Physiological and antioxidant responses of germinating *Cicer arietinum* seeds to salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology: a Comprehensive Russian Journal on Modern Phytophysiology* 59, 206–211
- Khan, M.A. and Gul, B.** 2006. Halophyte seed germination. *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants*. Volume 40 of the series *Tasks for Vegetation Science* pp 11-30.
- Khan, M.A., Shirazi, M.U., Khan, M.A., Mujtaba, S.M., Islam, E., Mumtaz, S., Shereen, A., Ansar R.U. and Ashraf. M.Y.** 2009. Role of Proline, K/Na Ratio and Chlorophyll Content in Salt Tolerance of Wheat (*Triticum Aestivum* L.). *Pak. J. Bot.* 41(2): 633-638.
- Khare, T., Kumar, V., and Kishor, P. K.** 2015. Na⁺ and Cl⁻ ions show additive effects under NaCl stress on induction of oxidative stress and the responsive antioxidative defense in rice. *Protoplasma*, 252(4), 1149-1165.
- Kong-Ngern, K., Daduang, S., Wongkham, C.H., Bunnag, S., Kosittrakun, M., and Theerakulpisut, P.** 2005. Protein Profiles in Response to Salt Stress in Leaf Sheaths of Rice Seedlings, *Sci. Asia*, vol. 31, pp. 403–408.
- Lafitte, R.** 2002. Relationship between leaf relative water content during reproductive stage water deficit and grain formation in rice *Field Crop Research* 76, 165-174.
- Latef, A. A. H. A., and Chaoxing, H.** 2011. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 127(3), 228-233.
- Lau, O.S. and Deng, X.W.** 2010. Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Current Opinion in Plant Biology.* 13:1-7.
- Lee, S., Kim, S-G. and Park, C-M.** 2010. Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, Vol. 188, Issue 2, pp. 626-637.
- Leung, D. W.** 2015. Relationship Between Changes in Contents of Nitric Oxide and Amino Acids Particularly Proline in Plants Under Abiotic Stress. In *Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress* (pp. 341-352). Springer International Publishing.
- Li, X., Guo, C., Gu, J., Duan, W., Zhao, M., Ma, C., and Xiao, K.** 2014. Overexpression of VP, a vacuolar H⁺-pyrophosphatase gene in wheat (*Triticum aestivum* L.), improves tobacco plant growth under Pi and N deprivation, high salinity, and drought. *Journal of experimental botany*, 65(2), 683-696.
- Lopez-Climent, M.F., Arbona, V., Pérez-Clemente, R.P. and Gomez-Cadenas, A.** 2008. Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. *Environmental and Experimental Botany.* 62: 176–184.

- Lovelli, S., Scopa, A., Perniola, M., Di Tommaso, T., and Sofo, A.** 2012. Abscisic acid root and leaf concentration in relation to biomass partitioning in salinized tomato plants. *Journal of plant physiology*, 169(3), 226-233.
- Lutts, S., Majerus, V. and Kinet, J.M.** 1999. NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiol. Plant.* 105: 450–458.
- Maas, E.V.** 1986. Salt tolerance of plants. *Appl. Agric. Res.* 1, p. 12–26.
- MADR.** 2009. Statistiques Agricoles. Série B. Alger. Algérie.
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P. and Fujita, T.** 2002. Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant J.* 31, 699–712.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A. and De Pascale, S.** 2007. Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environ Exp Bot.* 59:276–82.
- Mahajan, S., and Tuteja, N.** 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2), 139-158.
- Manivannan, P., Jaleel, C. A., Sankar, B., Somasundaram, R., Murali, P. V., Sridharan, R., and Panneerselvam, R.** 2007. Salt stress mitigation by calcium chloride in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 49(2), 105-109.
- Marković, K., Hruškar, M., and Vahčić, N.** 2006. Lycopene content of tomato products and their contribution to the lycopene intake of Croatians. *Nutrition Research*, 26(11), 556-560.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edition London. Academic Press
- Maurel, C., Verdoucq, L., Luu, D.T., Santoni, V.,** 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 595–624
- Meloni, D.A., Gulotta, M.R., Martínez, C.A. and Oliva, M.A.** 2004. The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*. *Braz. J. Plant Physiol.*, 16: 39–46.
- Misra, N., and Misra, R.** 2012. Salicylic acid changes plant growth parameters and proline metabolism in *Rauwolfia serpentina* leaves grown under salinity stress. *American-Eurasian J Agric Environ Sci*, 12(12), 601-1609.
- Miura, K. and Tada, Y.** 2014. Regulation of water; salinity and cold stress responses by salicylic acid. *Front. Plant Sci.* 4, 5, e4
- Momayezi, M.R., Zaharah, A.R., Hanafi, M.M. and Mohd Razi, I.** 2009. Seed germination and proline accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) as affected by salt concentrations, *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Sciences.* 32 (2), 247 - 259.
- Morant-Manceau, A., Pradier, E., & Tremblin, G.** 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 161(1), 25-33.
- Motamedi, M., Khodarahmpour, Z. and Ahakpaz, F.** 2013. Influence of salicylic acid pretreatment on germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under salt stress. *IJB.* Vol. 3, No. 8, p. 226-233.
- Munns, R., Hare, R. A., James, R. A. and Rebetzke, G. J.** 2000. Genetic variation for salt tolerance of durum wheat. – *Aust. J. Agric. Res.* 51: 69– 74.
- Munns, R.** 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25: 239–250.
- Munns R, James RA.** 2003. Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil.* 253:201–18
- Munns R.** 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* 167:645–63.
- Munns, R., James, R.A. and Lauchli, A.** 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* 57: 1025–43.
- Munns, R., and Tester, M.** 2008. Mechanisms of salinity tolerance, *Annu. Rev. Plant Biol.* 59:651-81.

- Nasri, F., Koshesh, S. M., Ghaderi, N., Akbar Mozafari, A., and Javadi, T.** 2014. Improving germination and dormancy breaking in *Alstroemeria ligtu* hybrid seeds. *Trakia Journal of Sciences*, 1, 38-46.
- Nawaz, K., Hussain, K., Majeed, A., Khan, F., Afghan, S., and Ali, K.** 2013. Fatality of salt stress to plants: Morphological, physiological and biochemical aspects. *African Journal of Biotechnology*, 9(34).
- Oraz, K., El-Maarouf Bouteau, H., Bogatek, R., Corbineau, F., and Bailly, C.** 2009. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signalling during germination. *Plant Physiol* 150:494–505.
- Ouerghi, F., Ben-Hammouda, M., Teixeira Da Silva, J. A., Albouchi, A., Bouzaien, G., Aloui, S., and Nasraoui, B.** 2015. The effects of vapor gard on some physiological traits of durum wheat and barley leaves under water stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus (ACS)*, 79(4), 261-267.
- Oufdou, K., Benidire, L., Lyubenova, L., Daoui, K., Fatemi, Z. E. A., and Schröder, P.** 2014. Enzymes of the glutathione–ascorbate cycle in leaves and roots of rhizobia-inoculated faba bean plants (*Vicia faba* L.) under salinity stress. *European Journal of Soil Biology*, 60, 98-103.
- Ouiza, D.Z., Belkhodja, M., Bissati, S., and Hadjadj, S.** 2010. Effect of salt stress on the proline accumulation in young plants of *Atriplex Halimus* L. and *Atriplex Canescens*. *Eur. J. Sci. Res.* 41(2): 249-260
- Pandey, S., Nelson, D.C., and Assmann, S.M.** 2009. Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis*. *Cell*, 136(1): 136–148.
- Pardo, J.M.** 2010. Biotechnology of water and salinity stress tolerance. *Curr. Opin. Biotechnol.* 21(2): 185–196.
- Parida, A.K. and Das, A.B.** 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. Volume 60, Issue 3, Pages 324–349.
- Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V. P., and Prasad, S. M.** 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(6), 4056-4075.
- Park, S.-Y., Fung, P., Nishimura, N., Jensen, D.R., Fujii, H., Zhao, Y., Lumba, S., Santiago, J., Rodrigues, A., Chow, T.F., Alfred, S.E., Bonetta, D., Finkelstein, R., Provart, N.J., Desveaux, D., Rodriguez, P.L., McCourt, P., Zhu, J.K., Schroeder, J.I., Volkman, B.F., and Cutler, S.R.** 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*, 324(5930): 1068–1071.
- Parvaneh, R., Hosseini, S. M., and Tavakoli, S.** 2012. The studying effect of drought stress on germination, proline, sugar, lipid, protein and chlorophyll content in purslane (*Portulaca oleracea* L.) leaves. *Magnesium*, 2(4), 7.
- Perez-Alfocea, F., Balibrea, M. E., Santa Cruz, A., and Estan, M. T.** 1996. Agronomical and physiological characterization of salinity tolerance in a commercial tomato hybrid. *Plant and Soil*, 180(2), 251-257.
- Prior, L. D., Grieve, A. M., Bevington, K. B., and Slavich, P. G.** 2007. Long-term effects of saline irrigation water on 'Valencia' orange trees: relationships between growth and yield, and salt levels in soil and leaves. *Crop and Pasture Science*, 58(4), 349-358.
- Qin, F., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K.** 2011. Achievements and challenges in understanding plant abiotic stress responses and tolerance. *Plant Cell Physiol* 52:1569–1582.
- Qin, X., and Zeevaart, J.A.D.** 2002. Overexpression of a 9-cisepoxycarotenoid dioxygenase gene in *Nicotiana plumbaginifolia* increases abscisic acid and phaseic acid levels and enhances drought tolerance. *Plant Physiol.* 128(2) : 544–551.

- Radhouane, L.** 2013. Comparaison de la nutrition minérale du mil (*Pennisetum glaucum* LR Br.) en présence de stress hydrique et de stress salin. *Journal of Applied Biosciences*, 66, 5114-5129.
- Raghavendra, A.S., Gonugunta, V.K., Christmann, A. and Grill, E.** 2010. ABA perception and signalling. *Trends Plant Sci.* 15:395-401.
- Rajoria, A., Kumar, J., and Chauhan, A. K.** 2010. Anti-oxidative and anti-carcinogenic role of lycopene in human health-a review. *Journal of Dairying Foods & Home Sciences*, 29.
- Rampino, P., Mita, G., Fasano, P., Borrelli, G. M., Aprile, A., Dalessandro, G., and Perrotta, C.** 2012. Novel durum wheat genes up-regulated in response to a combination of heat and drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 56, 72-78.
- Rasool, R., Hameed, A., Azooz, M.M., Rehman, M., Siddiqi, T.O. and Ahmad, P.** 2013. Salt stress: causes, types and responses of plants. *Ecophysiology and responses of plants under salt stress. Acta Physiologiae Plantarum.* Volume 35, Issue 4, pp 1039-1050.
- Rengasamy, P.** 2006. World salinization with emphasis on Australia. *J. Exp. Bot.* 57: 1017–1023.
- Riccioni, G.** 2009. Carotenoids and cardiovascular disease. *Current atherosclerosis reports*, 11(6), 434-439.
- Rivero, R.M. Teresa C. M., Mittler, R. Francisco Rubio, F. Garcia-Sanchez, F. and Martinez, V.** 2014. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants *Plant, Cell and Environment* 37, 1059–1073.
- Rivero, R.M. Teresa C. M., Mittler, R. Francisco Rubio, F. Garcia-Sanchez, F. and Martinez, V.** 2014. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants *Plant, Cell and Environment* 37, 1059–1073.
- Rivero, R.M. Teresa C. M., Mittler, R. Francisco Rubio, F. Garcia-Sanchez, F. and Martinez, V.** 2014. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants *Plant, Cell and Environment*, 37, 1059–1073.
- Roberts, S. D., and Powell, M. D.** 2003. Comparative ionic flux and gill mucous cell histochemistry: effects of salinity and disease status in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 134(3), 525-537.
- Rock, C.D.** 2000. Pathways to abscisic acid-regulated gene expression. *New Phytol.* 148(3) : 357–396.
- Rock, C.D., Sakata, Y., and Quatrano, R.S.** 2010. Stress signaling I: The role of abscisic acid (ABA). *Chap. 3. Dans Abiotic stress adaptation in plants: Physiological, molecular and genomic foundation.* p. 33–73.
- Romero, L., Belakbir, A., Ragala, L., and Ruiz, J. M.** 1997. Response of plant yield and leaf pigments to saline conditions: effectiveness of different rootstocks in melon plants (*Cucumis melo* L.). *Soil Science and Plant Nutrition*, 43(4), 855-862.
- Ruiz-Lozano, J. M., Porcel, R., Azcón, C., and Aroca, R.** 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *Journal of Experimental Botany*, 63(11), 4033-4044
- Saboora, A., Kiarostami, K., Behroozbayati, F., and Hajhashemi, S.** 2006. Salinity (NaCl) tolerance of wheat genotypes at germination and early seedling growth. *Pak. J. Biol. Sci.* 9(11), 2009-2021.
- Saeed, R., Ahmad, R., Mirbahar, A. A., and Jehan, B.** 2014. Germination indices of egg plant (*Solanum melongena* L.) under sea salt salinity. *Int. J. Biol. Biotech*, 11(1), 51-55.
- Sardoei, A. S., and Mohammadi, G. A.** 2014. Study of salinity effect on germination of

- tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) genotypes. *European Journal of Experimental Biology*, 4(1), 283-287.
- Sawadogo, I., Koala, M., Dabire, C., Ouattara, L. P., Bazie, V. B. E. J. T., Hema, A., and Nebie, R. H.** 2015. Etude de l'influence des modes de transformation sur les teneurs en lycopène de quatre variétés de tomates de la région du nord du Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 9(1), 362-370.
- Schroeder, J. I., Allen, G. J., Hugouvieux, V., Kwak, J. M., and Waner, D.** 2001. Guard cell signal transduction. *Annual review of plant biology*, 52(1), 627-658.
- Seeling, B.** (2009). Salinity and sodicity in North Dakota soils.
- Shabala, L., Mackay, A., Tian, Y., Jacobsen, S-E., Zhou, D. and Shabala, S.** 2012. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Physiologia Plantarum*. Volume 146, Issue 1, Pages 26-38.
- Shabala, S., and Munns, R.** 2012. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. *Plant stress physiology*, 59-93.
- Shabala, S., Hariadi, Y., and Jacobsen, S. E.** 2013. Genotypic difference in salinity tolerance in quinoa is determined by differential control of xylem Na⁺ loading and stomatal density. *Journal of Plant Physiology*, 170(10), 906-914.
- Shabani, E., Tabatabaei, S. J., Bolandnazar, S., and Ghasemi, K.** 2012. Vegetative growth and nutrient uptake of salinity stressed Cherry tomato in different calcium and potassium level.
- Shaddad, M. A. K., HM, A. E. S., and Mostafa, D.** 2013. Role of gibberellic acid (GA3) in improving salt stress tolerance of two wheat cultivars. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 5(4), 50-57.
- Shahba, Z., Baghizadeh, A. and Yosefi, M.** 2010. The salicylic acid effect on the tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) germination, growth and photosynthetic pigment under salinity stress (NaCl). *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. Vol. 6 No. 3, pp. 4-16.
- Shahba, Z., Baghizadeh, A., Yousefi, M., and Ohadi, M.** 2014. Effect of Salicylic Acid on Oxidative Stress Caused by NaCl Salinity in *Lycopersicum Esculentum* Mill. *Research Journal of Environmental Sciences*, 8(1), 49.
- Sharp, R.E., Poroyko, V., Hejlek, L.G., Spollen, W.G. Springer, G.K.** et al. 2004. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *Journal of Experimental Botany* 55: 2343-51.
- Shi, H., and Zhu, J.K.** 2002. Regulation of expression of the vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene AtNHX1 by salt stress and abscisic acid. *Plant Mol. Biol.* 50(3) : 543–550.
- Shi, H., Wang, X., Ye, T., Chen, F., Deng, J., Yang, P., and Chan, Z.** 2014. The Cysteine2/Histidine2-Type transcription factor Zinc Finger of *Arabidopsis thaliana* 6 modulates biotic and abiotic stress responses by activating salicylic acid-related genes and C-Repeat-Binding Factor genes in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 165(3), 1367-1379.
- Shibli, R. A., Kushad, M., Yousef, G. G., and Lila, M. A.** 2007. Physiological and biochemical responses of tomato micro-shoots to induced salinity stress with associated ethylene accumulation. *Plant growth regulation*, 51(2), 159-169.
- Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K.** 2007. Gene networks involved in drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 58(2) : 221–227.
- Shiyab, S. M., Shatnawi, M. A., Shibli, R. A., Al Smeirat, N. G., Ayad, J., and Akash, M. W.** 2013. Growth, nutrient acquisition, and physiological responses of hydroponic grown tomato to sodium chloride salt induced stress. *Journal of plant nutrition*, 36(4), 665-676.
- Sibole, J. V., Cabot, C., Poschenrieder, C., and Barceló, J.** 2003. Efficient leaf ion partitioning, an overriding condition for abscisic acid-controlled stomatal and leaf growth

responses to NaCl salinization in two legumes. *Journal of Experimental Botany*, 54(390), 2111-2119.

Siddikee, M. A., Sundaram, S., Chandrasekaran, M., Kim, K., Selvakumar, G., and Sa, T. 2015. Halotolerant bacteria with ACC deaminase activity alleviate salt stress effect in canola seed germination. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 58(2), 237-241.

Silva, E. N., Silveira, J. A. G., Rodrigues, C. R. F., & Viégas, R. A. 2015. Physiological adjustment to salt stress in *Jatropha curcas* is associated with accumulation of salt ions, transport and selectivity of K⁺, osmotic adjustment and K⁺/Na⁺ homeostasis. *Plant Biology*, 17(5), 1023-1029.

Silveira, J.A.G., Araujo, S.A.M., Santos Lima, J.P.M. and Viégas, R.A. 2009. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. *Environmental and Experimental Botany*. 66: 1–8.

Slama, I., Abdelly, C., Bouchereau, A., Flowers, T., and Savouré, A. 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of botany*, 115(3), 433-447.

Staal, M., Maathuis, F., Elzenga, T., Overbeek, J., and Prins, H. 1991. Na⁺/H⁺ antiport activity of the salt tolerant *Plantago maritima* and the salt-sensitive *Plantago media*. *Physiol. Plant.* 82:179–184.

Storey, R. and Walker, R.R. 1999. Citrus and salinity. *Sci. Hortic.* 78:39–81.

Sykes, S. R. 1985. A glasshouse screening procedure for identifying citrus hybrids, which restrict chloride accumulation in shoot tissues. *Crop and Pasture Science*, 36(6), 779-789.

Szepesi, A., Csiszár, J., Bajkán, S., Gémes, K., Horváth, K., Erdei, L., Deér, A.K., Simon, M.L. and Tari, I. 2005. Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt and osmotic stress. *Acta Biologica*. Volume. 49 (1-2): 123-125.

Taffouo, V. D., Nouck, A. H., Dibong, S. D., and Amougou, A. 2013. Effects of salinity stress on seedlings growth, mineral nutrients and total chlorophyll of some tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars. *African Journal of Biotechnology*, 9(33).

Taffouo, V.D., Kemdem Kouamou, J., Tchiengue Ngalangue, L.M., Nandjou Ndjeudji, B.A., Amougou Akoa. 2009. Effects of salinity stress on growth, ions partitioning and yield of some cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) cultivars. *Int. J. Bot.* 5(2): 135-145.

Taffouo, V.D., Nouck, A.H., Dibong, S.D., and Amougou, A. 2010. Effects of salinity stress on seedlings growth, mineral nutrients and total chlorophyll of some tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars, *African Journal of Biotechnology* Vol. 9(33), pp. 5366-5372.

Tavakkoli, E., Fatehi, F., Coventry, S., Rengasamy, P., and McDonald, G. K. 2011. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 2189-2203.

Termaat, A. and Munns, R. 1986. Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl-specific effects on plant growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:509–22.

Tester, M. and Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91: 503– 507.

Tort, N., and Turkyilmaz, B. 2004. A physiological investigation on the mechanisms of salinity tolerance in some barley culture forms. *JFS*, 27, 1-16.

Tregeagle, J. M., Tisdall, J. M., Tester, M., and Walker, R. R. 2010. Cl⁻ uptake, transport and accumulation in grapevine rootstocks of differing capacity for Cl⁻ exclusion. *Functional Plant Biology*, 37(7), 665-673.

Tunçtürk, M., Tunçtürk, R., Yildirim, B. and Çiftçi, V. 2011. Effect of salinity stress on plant fresh weight and nutrient composition of some Canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *Afr. J. Biotechnol.* 10(10):1827-1832.

- Turan, M.A., Elkarim, A.H.A., Taban, N. and Taban, S.** 2009. Effect of salt stress on growth, stomatal resistance, proline and chlorophyll concentrations on maize plant. *African J. of Agri. Res.* 4(9): 893 – 897.
- Ungar, I.A.** 1995. Seed germination and seed-bank ecology of halophytes, in : J. Kigel, G. Galili (Eds.), *Seed Development and Germination*, Marcel Dekker, New York. Pp. 599–627.
- Ungar, I.A.** 1996. Effect of Salinity on Seed Germination, Growth, and Ion Accumulation of *Atriplex patula* (Chenopodiaceae), *American Journal of Botany* 83(5): 604-607.
- USDA-ARS.** 2008. Research Databases. Bibliography on Salt Tolerance. George E. Brown, Jr. Salinity Lab. US Dep. Agric., Agric. Res. Serv. Riverside, CA.
- Vaishampayan, U., Hussain, M., Banerjee, M., Seren, S., Sarkar, F. H., Fontana, J., and Kucuk, O.** 2007. Lycopene and soy isoflavones in the treatment of prostate cancer. *Nutrition and cancer*, 59(1), 1-7.
- Verslues, P.E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J. and Zhu, J.K.** 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant J.* 45, 523-539.
- Voisin, A-S., Reidy, B., Parent, B., Rolland, G., Redondo, E., Gerents, D., Tardieu, F. and Muller, B.** 2006. Are ABA, ethylene or their interaction involved in the response of leaf growth to soil water deficit? An analysis using naturally occurring variation or genetic transformation of ABA production in maize. *Plant, Cell and Environment*. Volume 29, Issue 9. Pages 1829–1840.
- Wang, F., Xu, Y. G., Wang, S., Shi, W., Liu, R., Feng, G., and Song, J.** 2015. Salinity affects production and salt tolerance of dimorphic seeds of *Suaeda salsa*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 95, 41-48.
- Wang, Y., Li, L., Cui, W., Xu, S., Shen, W., and Wang, R.** 2012. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant and soil*, 351(1-2), 107-119.
- Weimberg, R., and Shannon, M. C.** 1988. Vigor and salt tolerance in 3 lines of tall wheatgrass. *Physiologia Plantarum*, 73(2), 232-237.
- Whelan, B.M. and McBratney. A.B.** 2003. Definition and interpretation of potential management zones in Australia. In M. Unkovich and G. O’Leary (ed.) *Proc. 11th Australian Agronomy Conf.* ASA, Horsham, Australia.
- Wilkinson, S., and Davies, W.J.** 2002. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.* 25(2) : 195–210.
- Wingler, A. and Roitsch, T.** 2008. Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. *Plant Biol (Stuttg)*. 10 (Suppl 1):50-62.
- Wu, D., Cai, S., Chen, M., Ye, L., Chen, Z., Zhang, H., and Zhang, G.** 2013. Tissue metabolic responses to salt stress in wild and cultivated barley. *PLoS one*, 8(1), e55431.
- Wyn Jones, R.G. and Storey, R.** 1978. Salt stress and comparative physiology in the Gramineae: IV. Comparison of salt stress in *Spartina X townsendii* and three barley cultivars, *Aust. J. Plant Physiol.* 5 : 839–850.
- Xiong, L., and Zhu, J.K.** 2002. Salt tolerance. *The Arabidopsis book*. American Society of Plant Biologists, p.22
- Xu, W. F., and Shi, W. M.** 2006. Expression profiling of the 14-3-3 gene family in response to salt stress and potassium and iron deficiencies in young tomato (*Solanum lycopersicum*) roots: analysis by real-time RT-PCR. *Annals of botany*, 98(5), 965-974.
- Yamburenko, M.V., Zubo, Y.O., Vanková, R., Kusnetsov, V.V., Kulaeva, O.N., Börner, T.** 2013. Abscisic acid represses the transcription of chloroplast genes. *J Exp Bot* 64 (14): 4491–4502.

- Yeo, A.** 1998. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Sci. Hort.* 78, 159–174.
- Yoshida, Y., Marubodee, R., Ogiso-Tanaka, E., Iseki, K., Isemura, T., Takahashi, Y., and Ehara, H.** 2015. Salt tolerance in wild relatives of adzuki bean, *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1-11.
- Yurekli, F., Porgali, Z. B., and Turkan, I. S. M. A. I. L.** 2004. Variations in abscisic acid, indole-3-acetic acid, gibberellic acid and zeatin concentrations in two bean species subjected to salt stress. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 46, 201-212.
- Zapata, P. J., Serrano, M., Pretel, M. T., Amorós, A., and Botella, M. Á.** 2004. Polyamines and ethylene changes during germination of different plant species under salinity. *Plant Science*, 167(4), 781-788.
- Zhang, H., Irving, L.J., McGill, C., Matthew, C., Zhou, D. and Kemp, P.** 2010. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator. *Ann. Bot.* 106: 1027-1035.
- Zhang, H., Liu, Y., Wen, F., Yao, D., Wang, L., Guo, J. and Jiang, M.** 2014. A novel rice C2H2-type zinc finger protein, ZFP36, is a key player involved in abscisic acid-induced antioxidant defence and oxidative stress tolerance in rice. *Journal of experimental botany*, 65(20), 5795-5809.
- Zhang, H.X., and Blumwald, E.** 2001. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nat. Biotechnol.* 19(8) : 765–768.
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J. and Ismail, A.M.** 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Res.*, 97: 111-119.
- Zhang, N., Si, H. J., Wen, G., Du, H. H., Liu, B. L., and Wang, D.** 2011. Enhanced drought and salinity tolerance in transgenic potato plants with a BADH gene from spinach. *Plant Biotechnology Reports*, 5(1), 71-77.
- Zhao, M-G., Qiu-Ying Tian, Q-Y., and Zhang, W-H.** 2007. Nitric oxide synthase-dependent nitric oxide production is associated with salt tolerance in *Arabidopsis*, *Plant Physiology*, Vol. 144.
- Zhu, J. K.** 2000. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 124(3), 941-948.
- Zhu, J. K.** 2001. Plant salt tolerance. *Trends in plant science*, 6(2), 66-71.
- Zörb, C., Noll, A., Karl, S., Leib, K. and Yan, F.** 2005. Molecular characterization of Na⁺/H⁺ antiporters (ZmNHX) of maize (*Zea mays* L.) and their expression under salt stress. *J. Plant Physiol.*, 162: 55-66.

ARTICLE SCIENTIFIQUE

RESEARCH PAPER

Germination of the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in response to salt stress combined with hormones

M. Arbaoui*, N. Yahia, M. Belkhodja

Department of Biology, University of Oran 1, Ahmed Ben Bella, Oran, Algeria

*** Corresponding Author:** M. Arbaoui: medarbaoui58@gmail.com

International Journal of Agronomy and Agricultural Research (IJAAR)

ISSN: 2223-7054 (Print) 2225-3610 (Online)

<http://www.innspub.net>

Vol. 7, No. 3, p. 14-24, 2015

Article published on September 09, 2015

Abstract

Salt stress is a major environmental constraint most limiting plant productivity. Seeking salt-tolerant crops requires an examination of the behavior of the plant development including seed germination stage. The effects of NaCl stress (100 mM) combined or not with different solutions of phytohormones ABA (0.005 mM), GA3 (0.005 mM) and SA (0.5 mM) on germination of two processing tomato cultivars named Rio Grande (Rg) and Imperial (Ip) were investigated. Seeds were subjected to salt stress, combined or not with hormones, at two stages of development (48 and 96 hours). The results shows that the germination rate and germinate value of the two processing cultivars of tomato were influenced by the different treatments. On the other hand, salicylic acid as GA3 attenuate the effect of NaCl. Instead, the middle enriched with ABA inhibits seed germination. Moreover, the tested stress conditions had shown a significant variability in the germination and handling between the two germination stages. Nevertheless, the effect of GA3 and SA on the germination of two processing tomato varieties to improve the inhibitory effect of ABA and salinity was discussed.

Key words: Germination, Salinity, Phytohormones, Processing tomato.

Introduction

Salinity and drought are the main constraints that limit agricultural production in the world and in particular in arid and semi-arid regions. In many crops, the seed germination and early seedling growth are the most sensitive stages to environmental stresses, such as salinity (Foolad, 2004). However, plant species differ in their sensitivity or tolerance to salt stress (Cony and Trione, 1998). NaCl in the seed middle cause the inhibitory effects on germination (Kaveh *et al.*, 2011), significantly reduces the rate and the final percentage of germination (Liopa-

Tsakalidia *et al.*, 2012), also, it retards the development of the plant and reduces the yield of crops (Iqbal and Ashraf, 2007). However, these negative effects on the seeds germination can be mitigate by phytohormones (Nasri *et al.*, 2012).

According Wang *et al.* (2001), in response to salinity, abscisic acid (ABA) and jasmonic acid (JA) increase, while the indole-3-acetic acid (IAA) and salicylic acid (SA) decrease. Egamberdieva, (2009) reports that the exogenous application of plant growth regulators (PGRs), produced some benefit in alleviating the adverse effects of salt stress and they improve germination, as gibberellins (Afzal *et al.*, 2006), auxins (Khan *et al.*, 2004), cytokinins (Gul *et al.*, 2000).

The phytohormones abscisic acid (ABA) controls various aspects of plant growth and development (Hirayama and Shinozaki, 2007). During vegetative growth, one of the major roles of ABA is to mediate adaptive responses to various environmental stresses, such as drought, high salinity (Javid *et al.*, 2011).

However, an exogenous supply of ABA inhibits the germination and accumulates in plants in response to salt stress (Jakab *et al.*, 2005). This inhibition is, in part, due to a sharp drop of gibberellic acid (GA) during imbibition (Atia *et al.*, 2009). Gibberellins (GAs) are endogenous plant growth regulators, stimulates the seed germination (Gupta and Chakrabarty, 2013). Liopa-Tsakalidia *et al.* (2012) confirmed that an exogenous supply of GA3 in the seed middle increases the germination percentage and the seedling growth, and provided an interesting approach to counter the salt effects. In a saline environment for seeds with germination were inhibited can be grown with applied GA3 (Iqbal and Ashraf, 2013).

Salicylic acid (SA) is a plant phenolic compound, it is used as a growth regulator (Agamy *et al.*, 2013), it promotes various physiological processes, such as germination, growth, photosynthesis, transport and uptake of solutes, and finally, it induces anatomical leaf and chloroplast structural changes (Sakhabutdinova *et al.*, 2003). Horvath *et al.* (2007), showed that pretreatment of seeds with low concentrations of salicylic acid (SA) improves the tolerance to abiotic stresses from several plant species, through the strengthening of antioxidant capacity.

Recently, many results shows the importance of the SA to determine the plants sensitivity to salinity, especially during the seeds germination; examples *Hordeum vulgare* (El-Tayeb, 2005), *Zea mays* (Günes *et al.*, 2007), *Phaseolus vulgaris* (Palma *et al.*, 2009). Experiments conducted to determine the concentration of salicylic acid to bring the germination meddle in order to improve salt tolerance of plants. El-Tayeb (2005) had confirmed that tolerance to salinity increases for barley grains after being soaked in a solution of 1 mM SA before planting. Shakirova *et al.* (2003) applying a concentration of 0.05 mM SA, shows that growth of was

improved in saline. These reports shows that the SA had an effect on the induction of tolerance to stress that depends on the planted plant and the SA concentration. El-Mergawi and Abdel Wahed (2004) confirmed that SA effect on the physiological process is variable; it stimulates certain processes or inhibits others, depending on its concentration, the cultivated species and environmental conditions. The present work was to investigate the effect of GA3 and SA on the germination of two processing tomato varieties to improve the inhibitory effect of ABA and salinity.

Materials and methods

Plant materials

Two processing tomato varieties (*Lycopersicon esculentum* Mill. cvs "Rio Grande (Rg) and Imperial (Ip)") were used as plant material for this experience.

Germination experiment

Seeds were treated for 10 min in 50 % of sodium hypochlorite solution, then washed and rinsed with distilled water. For each variety, 30 seeds were sown in a Petri dish 9 cm in diameter, containing a double layer of sterile filter paper. Then, dishes were moistened with equal amounts of 5 ml consecutively water distilled and various hormonal solutions only or mixed.

NaCl and hormones treatments

The treatments were designed from the following solutions: (a) H₂O (control), (b) 0.005 mM ABA, (c) 0.005 mM GA₃, (d) 0.5 mM SA, (e) 100 mM NaCl. The Petri dishes were placed in oven at 25°C. Each treatment was repeated three times. Finally, counting seeds was carried out at 24 h intervals, to determine the germination rate and germination value, with or without NaCl. Then, observations were carried on two stages of seed germination, 48 h and 96 h of the seedlings.

Measured parameters

Germination rate

The germination rate (G %) is expressed as the ratio of the number of germinated seeds on the total number of seeds. $G = 100\% (XT / N)$ where XT is the total number of germinated seeds and N is the total number of seeds germinated.

Germination value

The germination value (VG) as integrated quality seed extent, had used by several specialists seed

(Djavanshir and Pourbeik, 1976). Its formula is as follows:

Were GV: Germination Value; SDG: GP: Germination Percentage; Speed Daily Germination; obtained by dividing the percentage of germination accumulated by the number of days since sowing.

Σ SDG: total obtained by aggregating the various SDG determined from daily counts.

Statistical analysis

The data collected was transformed to normalize before analyzed using analysis of ANOVA and the mean comparison using the Newman-Keuls test ($P < 0.05$). Statistical analysis were conducted using Statistical Analysis System STATSTICA 10.1 version (Stat Soft, Inc. France).

Results

Combined effects of ABA, GA3, SA and NaCl on the germination rate

After 48 hours of sowing

48 hours after the sowing, the germination of *Lycopersicon esculentum* Mill. was influenced by the presence of phytohormones in the middle of the seed (Fig. 1).

Both varieties of Rg and Ip tomato unregistered respectively under the effect of GA3/AS (73.7 and 70.03%), salicylic acid (70 and 66.7%) and GA3 (63.33 and 60%) compared to the control which posted (70.03 and 70%). However, germination inhibited by ABA. Except in meddle supplemented with GA3 or salicylic acid unregistered successively (9.96 for Rg and 10% for Ip) and (10 for the two cultivars).

Moreover, salt stress (100 mM NaCl) stimulated germination of tomato (Fig. 1). Since a maximum of germination obtained by treating SA/NaCl (73.33 and 70%). However, these rates have fallen under the influence of GA3/NaCl and only NaCl, which marked germination with a similar (60 and 56.7%) respectively Rg and Ip, finally the ABA/NaCl treatment inhibited germination (Fig.1).

These observations showed a highly significant effect between treatments (Table 1).

Table 1. ANOVA of normalized rate of germination after 48 hours.

Source of variance	df	F	P
Variety	1	2.80	ns
Treatment	10	298.35	***
Variety*Treatment	10	0.244	ns
Error	50		

df: degree of freedom, F: coefficient of Fisher-Snedecor (test at level 5 %), ns: non significant, * $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

The study of the comparison of means using the Newman-Keuls test at 5%, mean of four groups have emerged. The group "a" (control, SA/NaCl, SA/GA3 and SA) is significantly higher than

"b" (GA3, GA3/NaCl and NaCl), it is significantly higher than "c" (ABA/GA3 and ABA/SA), finally, the group "d" (ABA alone or with NaCl) gave no germinated seed, this group is significantly lower than the three groups mentioned above (Fig. 1).

After 96 hours of sowing

The observation of germination after 96 hours in both varieties of *Lycopersicon esculentum* Mill. Had rebounded significantly (Fig. 2). However, control seeds registered a germination rate respectively for Rg and Ip (97.8 and 94.4%). Similarly, germination gave similar numbers of relatively under the effect of SA/GA3 (98.9 and 95.6%) and SA (96.7 and 93.3%) and GA3 (95.6 and 92.2%) of these four treatments form the group "a" (Fig. 2).

In addition to that, the data showed that the saline constraints 100mM NaCl-induced led to a gradual reduction in the percentage of germination with the prolongation of germination time compared to the control (Fig. 2). This last registered rate above 94% which is significantly higher than the group "d" of stressed seeds with NaCl (100 mM) significantly match the lower (70 and 66.7%) respectively for Rg and Ip. Supplemented NaCl phytohormones in the middle, germination is progressing under the GA3/NaCl effect (80.03 and 73.04%) respectively for Rg and Ip, these rates were changing more workplace SA/NaCl, where respectively Rg and Ip express (89.9 and 86.6%).

Finally, the two varieties had their germination inhibit under effect ABA alone or with NaCl. However, the ABA associated with GA3 or SA showed a weakness response seeds, which manifested itself with germination rates varying between (10 for both varieties) or (16.7 and 14.4%) respectively for Rg and Ip. At this time of germination, a highly significant difference was observed between the different treatments (Table 2).

Table 2. ANOVA of normalized rate of germination after 96 hours.

Source of variance	df	F	P
Variety	1	8,74	**
Treatment	10	781,82	***
Variety*Treatment	10	0,44	ns
Error	50		

df: degree of freedom, F: coefficient of Fisher-Snedecor (test at level 5 %), ns: non-significant, * P< 0.05, **: P<0.01, *** : P< 0.001.

Combined effects of ABA, GA3, AS and NaCl on the germinate value

After 48 hours of sowing

Concerning the effects of combined ABA, GA3, AS and NaCl on the germinate value after 48 hours of the sowing, the results shown clearly that the germinate value of the tomato expressed

no value under the ABA and ABA/NaCl effect (Fig. 3). In contrast, the addition of salicylic acid and gibberellic acid to the ABA, helped raise seed dormancy, however, in both ABA/SA and ABA/GA3, Rg and Ip respectively have expressed a germinate value (2.5 and 2.65) and (1.65 and 1.6).

The hormonal effect was felt in seeds exposed to GA3 presenting data (60.2 and 53.9) and SA (73.8 and 66.9) respectively for Rg and Ip. These values increase as a result of the GA3/SA association which displays (91.01) for Rg and (73.83) for Ip. These data presented in table 3 shows a highly significant between treatments.

Table 3. ANOVA of germinate value after 48 hours.

Source of variance	df	F	P
Variety	1	25,88	***
Treatments	10	245,62	***
Variety*Treatment	10	8,136	***
Error	50		

df: degree of freedom, F: coefficient of Fisher-Snedecor (test at level 5 %), ns: non-significant, * P< 0.05, **: P<0.01, *** : P< 0.001.

Also, the treatment of 100 mM of NaCl affected the germinate value of the tomato, both Rg and Ip varieties have presented respectively (54.1 and 48.22), these values are displayed under GA3/NaCl effect. However, the SA/NaCl treatment gave a maximum value of 80.72 by Rg and 73.59 by Ip. However, these data are still lower than the control (88.08 and 54.25) successively by Rg and Ip.

Table 4. ANOVA of germinate value after 96 hours.

Source of variance	df	F	P
Variety	1	2,42	ns
Treatment	10	185,92	
Variety*Treatment	10	0,57	***
Error	50	ns	

df: degree of freedom, F: coefficient of Fisher-Snedecor (test at level 5 %), ns: non-significant, * P< 0.05, **: P<0.01, *** : P< 0.001.

Analysis of variance revealed a significant effect between treatments (Table. 3), in addition, the comparison of means, using the Newman-Keuls test at the 5%, threshold had emerged more mean groups (a , b, c, d, e, f and g) (Fig. 3).

After 96 hours of sowing

Regarding the germinate value after 96 hours of the sowing (Fig. 4), the results indicated that the addition of salicylic acid in the medium of the seed gave germinate values of tomato significantly higher compared to other treatments. Thus, treatment SA/GA3 unregistered germinate values (73.36 and 68.5) higher than the control (71.72 and 66.9), respectively by Rg and Ip. However, salicylic acid alone presented by 70.14 by Rg and 65.56 by Ip, these values remain lower than the control (65.5 and 70.2) respectively for Rg and Ip. To a lesser degree, the seeds treated with GA3 expressed 52.5 by Rg and 60.8 by Ip. However, the ABA alone or in combination with NaCl canceled the germination value. However, the ABA associated with GA3 or salicylic acid gave low germination value of 0.91 the two varieties for the first treatment and 2.25 by 1.8 by Rg and Ip for the second treatment.

Moreover, salt stress (100 mM NaCl) decreased the germinate value of the tomato over time compared to seeds irrigated with distilled water (control) (Fig. 4). However, the two varieties have registered under the influence of 100 mM NaCl worth 37 by Rg and 33.58 by Ip, these figures are much lower than that of irrigated seeds with H₂O (71.72 per Rg and 66.9 per Ip).

Phytohormones environments combined with NaCl gave in response to GA3/NaCl germinate values of 48.11 per Rg and 40.49 by Ip, at the same time, the combination SA/NaCl allowed to display values greater with 60,89 per Rg and 56,4 per Ip. Finally, the ABA/NaCl treatment expressed no germination value for both tomato varieties.

Fig. 1. Germination rate after 48 hours of sowing of two processing tomato varieties (Rg and Ip) under combined phytohormones-NaCl effect. Data represent the mean of tree replication and error bars indicate SD. Different letters among a groups show significantly different values at $p < 0.05$. The same letters show no significantly different values.

Statistical analysis using the Newman-Keuls test showed a highly significant effect between treatments (Table. 4). In addition, the comparison of means identified six groups (a, b, c, d, e and f) (Fig. 4).

Discussion

Strategies were used to improve seed growth in saline conditions. One of them was to screening salinity tolerant genotypes. Attempts to improve salt tolerance in plant breeding methods are time consuming and laborious, and rely on the existing genetic variability. In addition, many other attempts were made to overcome this problem, including the proper management and exogenous application of phytohormones. In this context, gibberellic acid (GA3), Abscisic acid (ABA) and salicylic acid (SA) under salt stress were tested during this experiment carried out on seeds of two processing tomato varieties with or without NaCl in two germination stages (48 and 96 hours) concluded the following:

After 48 hours of sowing, ABA reveals his inhibiting effect on seeds germination of Rg and Ip, either with or without NaCl. This inhibition is thrown under ABA/SA effect. The ABA inhibitory effect on the seeds germination occurs again, after 96 hours of sowing and the ABA middle supplemented with the SA allows the end of seeds dormancy of two tomato varieties.

ABA in the seed middle controls the maturation of the seed; in addition, it is responsible for the induction and maintenance of the primary state of dormancy.

According to Gimeno-Gilles, (2009), ABA does not improve germination; on the contrary, the ABA inhibits germination. However, ABA-deficient plants are not primary dormancy, whereas overexpression of genes of this hormone biosynthesis pathway leads to a state of deep dormancy (Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006).

The exogenous application of GA3 on seed increases the germination rate. After that, Gimeno-Gilles (2009), deficient plant species in GA3 are unable to complete this phase of development. This shows that the seed's germination is mainly conducted by the opposite action of the ABA and gibberellins, this phenomenon is reported by other researchers as Weitbrecht *et al.* (2011). Furthermore, the addition of SA to the irrigation solution of seeds increases the germination rate of Rg and Ip. Szepesi *et al.* (2006), confirm our results, using 0.5 mM SA concentration, they notice an increase tomato germination. Others evoke the beneficial effect of SA on seeds germination (Linkies and Leubner-Metzger, 2012). Our test shows the effect of the combination SA/GA3, manifesting itself with very high germination rates.

Fig. 2. Germination rate after 96 hours of germination of two processing tomato varieties (Rg and Ip) under combined phytohormones-NaCl effect. Data represent the mean of tree replication and error bars indicate SD. Different letters among a groups show significantly different values at $p < 0.05$. The same letters show no significantly different values.

The concentration of 100 mM NaCl applied on tomato seeds (Rg and Ip), after 48 hours of sowing, stimulates and increases germination. On the other hand, the germination is delayed after 96 hours of sowing. These results indicate that the reaction of tomato at the salinity differs with the variety and time of germination. The duration time in the saline conditions weakened the faculty and retards the process of germination for both varieties, although, the seeds of the Rg variety show some tolerance than the Ip variety.

Fig. 3. Germinate value after 48 hours of sowing of two processing tomato varieties (Rg and Ip) under combined phytohormones-NaCl effect. Data represent the mean of tree replication and error bars indicate SD. Different letters among a groups show significantly different values at $p < 0.05$. The same letters show no significantly different values.

These results are in agreement with those obtained by Ashraf and O'Leary, (1997) and Afzal *et al.* (2006), show that the germination of tomato seeds is significantly delayed by the salt. In addition, Cuartero and Fernandez-Munoz (1999) report that with 80 mM of NaCl-treated tomato seeds are germination is delayed by 50% of germination time, this delay is multiplied by two for the seeds irrigated with 190 mM NaCl. Others like Shahba *et al.* (2010) indicate that there is a delay and a decrease in seeds germination in several plants under the influence of salt stress.

Fig. 4. Germinate value after 96 hours of sowing of two processing tomato varieties (Rg and Ip) under combined phytohormones-NaCl effect. Data represent the mean of tree replication and error bars indicate SD. Different letters among a groups show significantly different values at $p < 0.05$. The same letters show no significantly different values.

Addition of GA3 in middle saline (100mM NaCl) is beneficial to the tomato, these observations confirm that GA3 improves germination under saline conditions. Thus, Liopa-Tsakalidia *et al.* (2012) attest that the GA3 is involved in the governance of the plants response at salt stress and the harmful effects of stress. Bejaoui (1985) notes that NaCl associated with GA3 improves seeds germination, a metabolic response of the seed, through the activity of a specific enzyme, which is involved in the synthesis of RNA and protein. This can be also explained by the fact that GA3 reduced the ABA level in seed through the activation of their enzymes for catabolism or blocking the way of its biosynthesis (Atia *et al.*, 2009). It should be noted, the involvement of ABA in response to stress, in particular, salt stress, but is also involved in response to biotic stresses and in the development process (Nitsch *et al.*, 2012).

In addition, the SA exhibits significant responses of seeds germination for both tomato varieties, and its association with NaCl mitigates the salt effect. This effect was also observed under the GA3 treatment with NaCl. However, the association SA/GA3 occurs very high germination rate. These results are related to previous work, Afzal *et al.* (2006) which noted an improvement in seeds pretreated with a solution SA compared to untreated seeds. These data are consistent with those El-Tayeb (2005) and Motamedi *et al.* (2013). According Gunes *et al.* (2007), the SA could be used as potential growth regulator to improve plants tolerance to salinity.

Finally, the important role of phytohormones for plants under saline stress is essential in the variation of physiological responses that eventually lead to adaptation to an unfavorable environment. However, the functional level of phytohormones, and their relative concentration in the tissues, can have different impacts on the germination of seeds and salt stress tolerance. Thus, understanding of hormone action on the germination process is a major key to improve

species germination sensitive to salinity, and subsequently their development in saline conditions.

Conclusion

This study was carried out to test the seed tolerance of tomato to salinity, using regulators growth as ABA, GA3 and SA conjugated to NaCl. At this germination stage, the results show that the SA and GA3 minimize the negative salt effects. Salicylic acid (SA) at 0.5mM concentrations the seeds middle, significantly improved the tomato germination performance under salt stress (100mM NaCl) and could be used to mitigate the adverse effect of salt stress. Imperial variety was very promising with 100 mM NaCl.

References

- Afzal I, Shahzad MA, Basra MF, Nawaz A.** 2006. Alleviation of Salinity Stress in Spring Wheat by Hormonal Priming with ABA, Salicylic Acid and Ascorbic Acid. *International Journal of Agriculture Biology* **1**, 23-28.
- Agamy RA, Hafez EE, Taha TH.** 2013. Acquired Resistant Motivated by Salicylic Acid Applications on Salt Stressed Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences* **13**, 50-57.
- Ashraf M, O'Leary JW.** 1997. Responses of a salt-tolerant and a salt-sensitive line of sunflower to varying sodium/calcium ratios in saline sand culture. *Journal of Plant Nutrition* **20**, 2-3.
- Atia A, Debez A, Barhoumi Z, Smaoui A, Abdelly C.** 2009. ABA, GA3, and nitrate may control seed germination of *Crithmum maritimum* (Apiaceae) under saline conditions. *Comptes Rendus Biologies* **332**, 704–710.
- Bejaoui M.** 1985. Interactions between NaCl and some phytohormones on soybean growth. *Journal of Plant Physiology* **120**, 95–110.
- Cony MA, Trione SO.** 1998. Inter- and intraspecific variability in *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. *Journal of Arid Environments* **40**, 307-317.
- Cuartero J, Fernandez-Munoz R.** 1999. Tomato and salinity. *Scientia Horticulturae* **78**, 83–125.
- Djavanshir K, Pourbeik H.** 1976. Germination value. A new formula. *Silvae Genet.* **25**, 79-83.
- Egamberdieva D.** 2009. Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum* **31**, 861–864.

- El-Mergawi RA, Abdel-Wahed MSA.** 2004. Diversity in Salicylic acid effects on growth criteria and different indole acetic acid forms among faba bean and maize. *Egyptian Journal of Agronomy* **26**, 49-61.
- El-Tayeb MA.** 2005. Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regulation* **45**, 212–24.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G.** 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* **171**, 501-523.
- Foolad MR.** 2004. Recent advances in genetics of salt tolerance in tomato. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **76**, 101–119.
- Gimeno-Gilles C, Lelie E, Viaua L, Malik-Ghulama M, Ricoult C, Niebel A, Leduc N, Anis M, Limamia AM.** 2009. ABA-Mediated Inhibition of Germination Is Related to the Inhibition of Genes Encoding Cell-Wall Biosynthetic and Architecture: Modifying Enzymes and Structural Proteins in *Medicago truncatula* Embryo Axis. *Molecular Plant* **2**, 108–119.
- Gul B, Khan MA, Weber DJ.** 2000. Alleviation salinity and dark-enforced dormancy in *Allenrolfea occidentalis* seeds under various thermoperiods. *Australian Journal of Botany* **48**, 745–752.
- Gunes Y, Inal A, Alpaslan M, Eraslan F, Bagci EG, Cicek GN.** 2007. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *Journal of Plant Physiology* **164**, 728-736.
- Gupta R, Chakrabarty SK.** 2013. Gibberellic acid in plant still a mystery unresolved. *Plant Signaling and Behavior* **8(9)**, e25504.
- Hirayama H, Shinozaki K.** 2007. Perception and transduction of abscisic acid signals: keys to the function of the versatile plant hormone ABA. *Trends in Plant Science* **12**, Number 8.
- Horvath E, Szalai G, Janda T.** 2007. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *Journal Plant Growth Regulation* **26**, 290–300.
- Iqbal M, Ashraf M.** 2013. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environmental and Experimental Botany* **86**, 76– 85.
- Iqbal M, Ashraf M.** 2007. Seed treatment with auxins modulates growth and ion partitioning in saltstressed wheat plants. *Journal of Integrative Plant Biology* **49**, 1003–1015.
- Jakab G, Ton J, Flors V, Zimmerli L, Metraux JP, Mauch-Mani B.** 2005. Enhancing Arabidopsis salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. *Plant Physiology* **139**, 267–274.

- Javid MG, Sorooshzadeh A, Moradi F, Sanavy SM, Allahdadi I.** 2011. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *AJCS* **5**, 726-734.
- Kaveh H, Nemati H, Farsi M, Vatandoost-Jartoodeh S.** 2011. How salinity affect germination and emergence of tomato lines. *Journal of Biological and Environmental Sciences* **5**, 159–163.
- Khan MA, Gul B, Weber DJ.** 2004. Action of plant growth regulators and salinity on the seed germination of *Ceratoides lanata*, *Canadian Journal Botany* **82**, 37–42.
- Linkies A, Leubner-Metzger G.** 2012. Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination. *Plant cell Reports* **31**, 253-270.
- Liopa-Tsakalidi A, Kaspiris G, Salahas G, Barouchas P.** 2012. Effect of salicylic acid (SA) and gibberellic acid (GA3) pre-soaking on seed germination of stevia (*Stevia rebaudiana*) under salt stress. *Journal of Medicinal Plants Research* **6**, 416-423.
- Motamedi M, Khodarahmpour Z, Ahakpaz F.** 2013. Influence of salicylic acid pretreatment on germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under salt stress. *IJB* **3**, 226-233.
- Nasri N, Mahmoudi H, Baatour O, M'rah S, Kaddour R, Lachâal M.** 2012. Effect of exogenous gibberellic acid on germination, seedling growth and phosphatase activities in Lettuce under salt stress. *African Journal of Biotechnology* **11**, 11967-11971.
- Nitsch L, Kohlen W, Oplaat C, Charnikhova T, Cristescu S, Michieli P, Wolters-Arts M, Bouwmeester H, Mariani C, Vriezen WH, Rieu I.** 2012. ABA-deficiency results in reduced plant and fruit size in tomato. *Journal of Plant Physiology* **169**, 878–883.
- Palma F, Lluch C, Iribarne C, Garcia-Garrido JM, Tejera Garcia NA.** 2009. Combined effect of salicylic acid and salinity on some antioxidant activities, oxidative stress and metabolite accumulation in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Growth Regulation* **58**, 307–316.
- Sakhabutdinova AR, Fatkhutdinova DR, Bezrukova MV, Shakirova FM.** 2003. Salicylic acid prevents the damaging action of stress factors on wheat plants. *Bulgarian Journal Plant Physiology* **29**, 314-319.
- Shahba Z, Baghizadeh A, Yosefi M.** 2010. The salicylic acid effect on the tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) germination, growth and photosynthetic pigment under salinity stress (NaCl). *Journal of Stress Physiology and Biochemistry* **6**, 4-16.
- Shakirova FM, Sakhabutdinova AR, Bezrukova MV, Fatkhutdinova RA, Fatkhutdinova DR.** 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science* **164**, 317–322.

- Szepesi A, Csiszár J, Bajkán S, Gémes K, Horváth K, Erdei L, Deér AK, Simon ML, Tari I.** 2005. Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt and osmotic stress. *Acta Biologica* **49**, 123-125.
- Wang Y, Mopper S, Hasentein KH.** 2001. Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *Journal of Chemical Ecology* **27**, 327-342.
- Weitbrecht K, Müller K, Leubner-Metzger G.** 2011. First off the mark: early seed germination. *Journal Experimental Botany* **62**, 3289-3309.

ANNEXE

1- Taux de Germination 48 heures
- **Phytohormones**

Moyenne								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moyenne
Rg	70,03	0	63,33	9,96	70	13,33	73,36	42,86
Ip	70	0	60	10	66,66	13,33	70,03	41,43
Moyenne	70,02	0	61,66	9,98	68,33	13,33	71,7	42,14

Variance								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	33,33	0	33,33	33,33	44,89	33,33	33,33	1013,48
Ip	77,89	0	12	7	6,33	4,33	33,33	930,56
	44,49	0	21,47	16,13	23,82	15,06	30	948,84

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne						
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	70,03	0	60	73,33	60	52,67
Ip	70	0	56,66	70	56,67	50,67
Moyenne	70,01	0	58,33	71,66	58,33	51,67

Variance						
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	33,33	0	13	5,33	12	782,67
Ip	77,89	0	0,33	9	5,33	738,93
	44,49	0	8,67	9,07	10,26	735,61

2- Taux de Germination 96 heures
- **Phytohormones**

Moyenne								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moyenne
Rg	97,77	0	95,55	10	96,66	16,66	98,88	59,36
Ip	94,44	0	92,22	10	93,33	14,44	95,55	57,14
Moyenne	96,11	0	93,88	10	95	15,55	97,22	58,25

Variance								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	3,70	0	3,7	33,33	11,11	33,33	3,70	2037,35
Ip	3,70	0	25,92	33,33	44,44	48,14	3,70	1923,65
	6,29	0	15,18	26,67	25,56	34,07	6,29	1933,46

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne						
	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	97,8	0	80,03	89,96	70	67,56
Ip	94,43	0	73,36	86,63	66,67	64,22
Moyenne	96,12	0	76,7	88,3	68,33	65,89

Variance						
	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	3,63	0	11,3	33,33	19	1325,83
Ip	3,85	0	24,33	10,33	18,34	1214,35
	6,39	0	27,588	20,8	18,27	1229,18

3- Valeur germinative à 48 heures

- **Phytohormones**

Moyenne								
	Témoïn	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moyenne
Rg	88,08	0	60,2	1,65	73,68	2,5	81,01	43,87
Ip	54,25	0	53,9	1,6	66,9	2,65	73,83	36,16
Moyenne	71,16	0	57,05	1,625	70,29	2,575	77,42	40,01

Variance								
	Témoïn	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	24,38	0	39,99	1,27	68,38	0,75	96,76	1509,43
Ip	86,85	0	21,99	1,24	45,57	0,5425	63,32	1016,6
	387,9	0	36,69	1,007	59,38	0,52	79,50	1247,45

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne						
	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	88,08	0	54,13	80,72	54,12	55,41
Ip	54,25	0	48,16	73,59	48,22	44,84
Moyenne	71,16	0	51,14	77,155	51,17	50,128

Variance						
	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	24,38	0	41,16	26,28	40,18	1043,51
Ip	86,85	0	11,22	39,69	15,05	653,59
	387,90	0	31,62	41,64	32,53	848,16

4- Valeur germinative à 96 heures

- Phytohormones

Moyenne								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moyenne
Rg	71,72	0	68,5	0,91	70,13	2,25	73,36	40,98
Ip	66,91	0	63,91	0,91	65,55	1,8	68,5	38,23
Moyenne	69,31	0	66,20	0,91	67,84	2,02	70,93	39,6

Variance								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	8,05	0	7,52	1,02	23,36	1,68	8,05	1262,81
Ip	7,52	0	48,77	1,02	87,14	1,83	7,52	1114,31
	13,15	0	28,81	0,81	50,5	1,46	13,32	1161,52

- Phytohormones-NaCl

Moyenne							
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl		
Rg	71,73	0	48,11	60,89	37,01		43,55
Ip	66,9	0	40,49	56,4	33,585		39,47
Moyenne	69,32	0	44,305	58,64	35,29		41,51

Variance							
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl		
Rg	7,97	0	30,92	58,49	76,71		679,65
Ip	7,67	0	33,18	34,84	68,94		584,92
	13,25	0	43,07	43,38	61,78		614,77

5- Teneur en sucres à 48 heures

- Phytohormones

	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moyenne
Rg	7.89 10 ⁻⁴	7.8 10 ⁻⁴	7.87 10 ⁻⁴	7.86 10 ⁻⁴	8.01 10 ⁻⁴	8.05 10 ⁻⁴	7.93 10 ⁻⁴	7.91 10 ⁻⁴
Ip	7.92 10 ⁻⁴	7.87 10 ⁻⁴	7.88 10 ⁻⁴	7.85 10 ⁻⁴	8.05 10 ⁻⁴	8.05 10 ⁻⁴	7.96 10 ⁻⁴	7.94 10 ⁻⁴
Moy	7.9 10 ⁻⁴	7.8 10 ⁻⁴	7.8 10 ⁻⁴	7.8 10 ⁻⁴	8.03 10 ⁻⁴	8.05 10 ⁻⁴	7.9 10 ⁻⁴	7.9 10 ⁻⁴

Variance								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	9,3E-11	5,2E-11	4,9E-11	3,9E-11	9,3E-11	9,1E-11	5,7E-11	1,13E-10
Ip	3,7E-11	9,7E-11	7,6E-11	1,9E-11	2,8E-11	2,1E-11	9,3E-11	9,95E-11
	5,47E-11	7,04E-11	5,03E-11	2,35E-11	5,32E-11	4,48E-11	6,27E-11	1,05E-10

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	0,000789	0,000787	0,000788	0,000805	0,000784	0,0007906
Ip	0,000792	0,000785	0,000786	0,000802	0,000783	0,0007896
Moyenne	0,0007905	0,000786	0,000787	0,0008035	0,0007835	0,0007901

Variance	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	9,3E-11	7E-12	1,9E-11	1,3E-11	2,1E-11	8,04E-11
Ip	3,7E-11	1,9E-11	1,9E-11	1,9E-11	3,7E-11	6,9543E-11
	5,47E-11	1,16E-11	1,64E-11	1,55E-11	2,35E-11	7,2645E-11

6- Teneur en sucres à 96 heures

- **Phytohormones**

Moyenne	Témoïn	ABA	GA3	ABA/GA3	A.S.	A.S./ABA	A.S./GA3	
Rio grande	0,000805	0,000814	0,000814	0,000805	0,000826	0,000823	0,000848	0,00081929
Imperial	0,000802	0,000811	0,000811	0,000796	0,000824	0,00082	0,000845	0,00081557
	0,0008035	0,0008125	0,0008125	0,0008005	0,000825	0,0008215	0,0008465	0,00081743

Variance

	Témoïn	ABA	GA3	ABA/GA3	A.S.	A.S./ABA	A.S./GA3	
Rg	7,68E-10	3,81E-10	1,69E-10	1,461E-09	1,2E-09	1,351E-09	7,84E-10	8,1351E-10
Ip	9,19E-10	3,27E-10	3,64E-10	8,23E-10	1,332E-09	1,3E-09	6,75E-10	8,0886E-10
	6,775E-10	2,859E-10	2,159E-10	9,379E-10	1,014E-09	1,0631E-09	5,863E-10	7,9493E-10

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	0,000805	0,000809	0,000827	0,000825	0,000808	0,0008148
Ip	0,000802	0,000806	0,000824	0,000823	0,000803	0,0008116
Moyenne	0,0008035	0,0008075	0,0008255	0,000824	0,0008055	0,0008132

Variance	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	3E-12	4E-12	3E-12	7E-12	7E-12	9,5314E-11
Ip	1,2E-11	3E-12	1,2E-11	3E-12	7E-12	1,084E-10
	8,7E-12	5,5E-12	8,7E-12	5,2E-12	1,31E-11	1,0099E-10

7- Teneur en protéines à 48 heures

- **Phytohormones**

	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	Moy
Rg	0,0184	0,0179	0,018	0,0187	0,018	0,0173	0,0179	0,018
Ip	0,0182	0,0173	0,0176	0,0185	0,0179	0,0175	0,0174	0,017
Moy	0,0183	0,0176	0,0178	0,0186	0,01795	0,0174	0,01765	0,0179

Variance								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	AS	AS / ABA	AS/GA3	
Rg	3,6 E-07	3,7E-07	1,9E-07	6,1E-07	4,9 E-07	9,1 E-07	7,3 E-07	5,3 E-07
Ip	5,7 E-07	6,1E-07	9,1 E-07	1,09 E-06	2,8E-07	1,27 E-06	4,8 E-07	7,01E-07
	3,8 E-07	5 E-07	4,8 E-07	6,92E-07	3,11E-07	8,84E-07	5,59E-07	6,2 E-07

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne						
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	0,01823333	0,0178	0,0186	0,0176	0,0183	0,01810667
Ip	0,0182	0,01793333	0,0184	0,0177	0,0184	0,01812667
Moyenne	0,01821667	0,01786667	0,0185	0,01765	0,01835	0,01811667

Variance						
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	1,03 E-07	3 E-08	7E-08	7E-08	2,1E-07	2,0781E-07
Ip	7E-08	4,33 E-08	7E-08	3E-08	3E-08	1,1495E-07
	6,96 E-08	3,46 E-08	6,8E-08	4,3E-08	9,9E-08	1,5592E-07

8- Teneur en protéines à 96 heures

- **Phytohormones**

Moyenne								
	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	A.S.	A.S./ABA	A.S./GA3	
Rio grande	0,0179	0,0174	0,0178	0,0176	0,0178	0,0183	0,0181	0,0178
Imperial	0,0178	0,0174	0,0177	0,0172	0,0178	0,0182	0,018	0,0177
	0,01785	0,0174	0,01775	0,0174	0,0178	0,01825	0,01805	0,0177

Variance

	Témoin	ABA	GA3	ABA/GA3	A.S.	A.S./ABA	A.S./GA3	
Rg	3E-08	3E-08	3E-08	3E-08	3E-08	3E-08	3E-08	1,015 E-07
Ip	7E-08	7E-08	3E-08	3E-08	7E-08	1E-08	3E-08	1,351 E-07
	4,3E-08	4E-08	2,7E-08	7,2E-08	4E-08	1,9E-08	2,7E-08	1,188 E-07

- **Phytohormones-NaCl**

Moyenne						
	Témoin	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	

Rg	0,01793	0,01782	0,01803	0,01869	0,01752	0,017998
Ip	0,01782	0,01779	0,0185	0,01864	0,01771	0,018092
Moyenne	0,017875	0,017805	0,018265	0,018665	0,017615	0,018045

Variance						
	Témoïn	ABA/NaCl	GA3/NaCl	AS/NaCl	NaCl	
Rg	8,137E-07	6,79E-08	3,577E-07	5,143E-07	1,492E-07	4,314E-07
Ip	5,317E-07	8,923E-07	0,00000039	2,107E-07	9,253E-07	5,8812E-07
	5,4179E-07	3,8435E-07	3,6535E-07	2,9075E-07	4,4063E-07	4,9447E-07

9- Surface des racines

a-Rio grande

Moyenne

	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	48,86	40,63	18,63	11,13	29,81
Sable+Bentonite	46,7	39,6	32,5	22,73	35,38
	47,78	40,116	25,56	16,93	32,6

Variance					
	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	3,57	23,36	32,17	12,003	273,12
Sable+Bentonite	40,44	9,67	17,29	12,46	100,2
	19,013	13,53	77,47	50,15	186,63

b-Imperial

Moyenne

	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	44,0666667	34,2	16,3666667	9,9	26,1333333
Sable+Bentonite	38,3666667	35,9	30,7333333	18,5333333	30,8833333
	41,2166667	35,05	23,55	14,2166667	28,5083333

Variance					
	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	39,9633333	33,28	24,7033333	6,73	222,373333
Sable+Bentonite	13,8633333	23,61	6,3233333	47,1233333	80,2706061
	31,2776667	23,623	74,331	43,9016667	150,628623

10- La teneur en eau totale de la plante

a- Variété Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
----------------	---------------	------------	------------	------------	--

Sable	84,3471404	87,6345854	87,4639224	86,2957753	86,4353559
Sable+Bentonite	88,1352006	89,337448	89,2328796	88,7628331	88,8670903
	86,2411705	88,4860167	88,348401	87,5293042	87,6512231

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,08020426	0,05616286	0,06148981	0,11337724	1,93192266
Sable+Bentonite	0,04255899	0,0249352	0,04624134	0,02028864	0,27025082
	4,35392524	0,9023615	0,98185532	1,87937857	2,59582183

b- Variété Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	83,4920584	86,7341882	87,0920754	85,8093546	85,7819192
Sable+Bentonite	87,5753848	88,8733102	89,0820731	88,3001289	88,4577243
	85,5337216	87,8037492	88,0870742	87,0547418	87,1198217

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,15725886	0,06346298	0,09181572	0,13435023	2,22694533
Sable+Bentonite	0,04236531	0,05400576	0,0147267	0,0704483	0,40552173
	5,0819162	1,41974034	1,23064419	1,94310633	3,12681457

11- Teneur en eau des racines

a- Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	80,4368241	86,0558321	89,1936368	88,9820279	86,1670802
Sable+Bentonite	82,2725386	86,7133991	90,5100451	89,7921074	87,3220225
	81,3546814	86,3846156	89,8518409	89,3870676	86,7445514

Variance	Témoïn	100	200	300	
S	0,92259039	0,35217107	0,11612643	0,07889724	13,8851026
SB	0,74517421	0,12640043	0,0324979	0,05899667	11,6657899
	1,67806018	0,3211469	0,57932899	0,2520262	12,5679638

b- Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	79,3366868	85,3559351	88,6413411	88,6065149	85,4851195
Sable+Bentonite	80,7821189	86,2148962	90,2690977	89,6863052	86,7381045
	80,0594029	85,7854157	89,4552194	89,14641	86,111612

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	1,36920029	0,52742905	0,13482447	0,06863391	16,0704041
Sable+Bentonite	0,6874556	0,22854638	0,04796874	0,06804039	15,7078143

	1,44944455	0,52373441	0,86799482	0,40445388	15,6078361
--	------------	------------	------------	------------	------------

12- CRE_f

a- Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	75,33333333	72	69	58	68,58333333
Sable+Bentonite	85	82	80	71	79,5
	80,16666667	77	74,5	64,5	74,04166667

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	17,33333333	7	4	9	52,9924242
Sable+Bentonite	7	9	4	13	35,7272727
	37,76666667	36,4	39,5	59,5	73,5199275

b- Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	72	70	68	57	66,75
Sable+Bentonite	83	81	78	68	77,5
	77,5	75,5	73	62,5	72,125

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	12	3	12	9	43,2954545
Sable+Bentonite	12	12	12	7	44,0909091
	45,9	42,3	39,6	42,7	71,9402174

13- Matière sèche des racines

a- Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	1,53	0,83	0,83	0,63	0,955
Sable+Bentonite	1,6	1,05	1,1	0,91	1,165
	1,565	0,94	0,965	0,77	1,06

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,0121	0,0364	0,0049	0,0067	0,13842727
Sable+Bentonite	0,0109	0,0075	0,03	0,0075	0,08426364
	0,01067	0,03208	0,03583	0,0292	0,1180087

b- Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	1,5	0,96	0,84	0,68	0,995
Sable+Bentonite	1,55	1,21	1,18	0,9	1,21
	1,525	1,085	1,01	0,79	1,1025

Variance	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,03	0,0625	0,0147	0,0217	0,12693636
Sable+Bentonite	0,0175	0,0364	0,0313	0,0301	0,07894545

	0,01975	0,05831	0,05308	0,03524	0,11052391
--	---------	---------	---------	---------	------------

14- Indice de tolérance à la salinité

a- Rio grande

Moyenne	100	200	300	
Sable	0,53946023	0,54333985	0,41408013	0,49896007
Sable+Bentonite	0,66031908	0,68754444	0,57165648	0,63984
	0,59988966	0,61544214	0,4928683	0,56940003

Variance	100	200	300	
Sable	0,00824382	0,00194831	0,00513716	0,00788773
Sable+Bentonite	0,00876846	0,01044718	0,00662259	0,0092136
	0,01118697	0,01119669	0,01215299	0,01330134

b- Imperial

Moyenne	100	200	300	
Sable	0,63487395	0,56176471	0,4605042	0,55238095
Sable+Bentonite	0,78958333	0,77113095	0,59012446	0,71694625
	0,71222864	0,66644783	0,52531433	0,6346636

Variance	100	200	300	
Sable	0,01240608	0,00615052	0,0172998	0,01471453
Sable+Bentonite	0,03126302	0,03205384	0,02869355	0,03211356
	0,02464814	0,02843201	0,02343777	0,02920545

15- Na⁺ dans les feuilles de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	3,96666667	5,7	8,2	10,0666667	6,98333333
SB	3,56666667	5,13333333	7,9	8,33333333	6,23333333
	3,76666667	5,41666667	8,05	9,2	6,60833333

Variance

	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,04333333	0,07	0,19	0,02253333	5,98682424
Sable+Bentonite	0,02333333	0,14333333	0,16	0,05333333	4,29878788
	0,07466667	0,18166667	0,167	0,93168	5,06594493

16- Na⁺ dans les feuilles d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	3,76666667	5,23333333	7,83333333	9,73333333	6,64166667
Sable+Bentonite	3,45333333	4,8	6,8	7,93333333	5,74666667
	3,61	5,01666667	7,31666667	8,83333333	6,19416667
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	

Sable	0,05333333	0,02333333	0,10333333	0,04333333	5,82992424
Sable+Bentonite	0,01653333	0,03	0,03	0,05333333	3,30904242
	0,0574	0,07766667	0,37366667	1,01066667	4,57977319

17- K+ dans les feuilles de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	6,1	6,03333333	4,9	4,56666667	5,4
Sable+Bentonite	6,46666667	5,36666667	5,1	4,66666667	5,4
	6,28333333	5,7	5	4,61666667	5,4
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,12	0,10333333	0,07	0,06333333	0,56545455
Sable+Bentonite	0,12333333	0,17333333	0,12	0,02333333	0,56181818
	0,13766667	0,244	0,088	0,03766667	0,53913043

18- K+ dans les feuilles d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	5,86666667	5,43333333	5,1	4,2	5,15
SB	5,9	5,3	4,7	4,4	5,075
	5,88333333	5,36666667	4,9	4,3	5,1125
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,02333333	0,09333333	0,07	0,03	0,44818182
Sable+Bentonite	0,07	0,07	0,07	0,03	0,40568182
	0,03766667	0,07066667	0,104	0,036	0,40983696

19- Na+ dans les racines de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,77666667	3,23333333	5,06666667	7,06666667	4,28583333
Sable+Bentonite	1,83666667	4,2	5,46666667	6,73333333	4,55916667
	1,80666667	3,71666667	5,26666667	6,9	4,4225
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00603333	0,04333333	0,14333333	0,14333333	4,35557197
Sable+Bentonite	0,00323333	0,09	0,14333333	0,04333333	3,62131742
	0,00478667	0,33366667	0,16266667	0,108	3,83452391

20- Na+ dans les racines d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,65333333	2,98333333	4,9	6,86666667	4,10083333
Sable+Bentonite	1,78	4,1	5,1	6,5	4,37

	1,71666667	3,54166667	5	6,68333333	4,23541667
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,01853333	0,03543333	0,07	0,08333333	4,27248106
Sable+Bentonite	0,0028	0,12	0,13	0,09	3,29436364
	0,01334667	0,43625667	0,092	0,10966667	3,63782591

21- Ratio Na+ Feuilles / racines

a- Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	2,24531201	1,76458705	1,62618017	1,42764194	1,76593029
Sable+Bentonite	1,94484492	1,22600733	1,45215165	1,23821671	1,46530515
	2,09507847	1,49529719	1,53916591	1,33292933	1,61561772
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,03188674	0,00262141	0,02998447	0,00793838	0,11238138
Sable+Bentonite	0,02008618	0,0148985	0,02510903	0,00186335	0,10370965
	0,04787331	0,0940284	0,03112318	0,01468527	0,1269241

b- Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	2,29425134	1,75667491	1,60292781	1,41991432	1,76844209
Sable+Bentonite	1,94096601	1,17492877	1,33676325	1,22321316	1,4189678
	2,11760867	1,46580184	1,46984553	1,32156374	1,59370495
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,09344139	0,00365361	0,01770029	0,00762634	0,13829859
Sable+Bentonite	0,00687722	0,00703144	0,00592525	0,00810612	0,10792945
	0,0775706	0,10580259	0,03070329	0,01790039	0,14962183

22- K⁺ dans les racines de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	3,36666667	3,23333333	3,17	2,8	3,1425
Sable+Bentonite	3,26666667	2,96666667	2,9	2,4	2,88333333
	3,31666667	3,1	3,035	2,6	3,01291667
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,04333333	0,01333333	0,0007	0,03	0,06403864
Sable+Bentonite	0,04333333	0,09333333	0,07	0,07	0,15606061
	0,03766667	0,064	0,05015	0,088	0,12278678

23- K⁺ dans les racines d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,65333333	2,98333333	4,9	6,86666667	4,10083333
Sable+Bentonite	1,78	4,1	5,1	6,5	4,37
	1,71666667	3,54166667	5	6,68333333	4,23541667
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,01853333	0,03543333	0,07	0,08333333	4,27248106
Sable+Bentonite	0,0028	0,12	0,13	0,09	3,29436364
	0,01334667	0,43625667	0,092	0,10966667	3,63782591

24- Ratio K⁺ Feuilles / racines

25- Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,81744529	1,86608016	1,54604514	1,6357206	1,7163228
Sable+Bentonite	1,98329493	1,82247765	1,76118827	1,96332894	1,88257245
	1,90037011	1,8442789	1,65361671	1,79952477	1,79944762
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,02787745	0,00575713	0,00826925	0,02080035	0,02998555
Sable+Bentonite	0,01811828	0,06261407	0,002401	0,06661664	0,03677604
	0,02665013	0,02791883	0,01815407	0,06716497	0,03913961

26- Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,89896326	1,96714744	1,89117071	1,75250836	1,87744744
Sable+Bentonite	1,91268875	1,96289513	2,03116595	2,12117204	2,00698047
	1,90582601	1,96502128	1,96116833	1,9368402	1,94221396
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,01351911	0,10604852	0,00304102	0,00271809	0,0294159
Sable+Bentonite	0,03463447	0,00413031	0,04142202	0,03404051	0,02743926
	0,01931795	0,04407696	0,02366482	0,05547731	0,03156868

27- Na⁺/K⁺ dans les feuilles de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,65	0,94666667	1,67333333	2,21666667	1,37166667
Sable+Bentonite	0,55333333	0,96	1,54666667	1,79	1,2125
	0,60166667	0,95333333	1,61	2,00333333	1,29208333
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,0001	0,00213333	0,00063333	0,01223333	0,41359697

Sable+Bentonite	0,00303333	0,0133	0,00223333	0,0112	0,26271136
	0,00405667	0,00622667	0,00596	0,06398667	0,33006069

28- Na+/K+ dans les feuilles d'Imperial

Moyenne	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,64	0,96333333	1,54333333	2,32666667	1,36833333
Sable+Bentonite	0,58666667	0,90666667	1,45333333	1,8	1,18666667
	0,61333333	0,935	1,49833333	2,06333333	1,2775
Variance					
	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,0001	0,00443333	0,00163333	0,02093333	0,45316061
Sable+Bentonite	0,00173333	0,00023333	0,01213333	0,0003	0,2441697
	0,00158667	0,00283	0,00793667	0,09170667	0,34211522

29- Na+/K+ dans les racines de Rio grande

Moyenne	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,52733333	0,999	1,6	2,52833333	1,41366667
Sable+Bentonite	0,56666667	1,42833333	1,9	2,82333333	1,67958333
	0,547	1,21366667	1,75	2,67583333	1,546625
Variance					
	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00080133	0,009703	0,0112	0,01665833	0,61644879
Sable+Bentonite	0,00173333	0,04520833	0,0513	0,06963333	0,75555663
	0,001478	0,07726267	0,052	0,06062417	0,67462303

30- Na+/K+ dans les racines d'Imperial

Moyenne	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,53563218	1,07796474	1,82220519	2,86510591	1,57522701
Sable+Bentonite	0,57639396	1,51984127	2,19924095	3,15227674	1,86193823
	0,55601307	1,29890301	2,01072307	3,00869132	1,71858262
Variance					
	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00380896	0,02720185	0,03046516	0,00689403	0,84501626
Sable+Bentonite	0,00170149	0,01903817	0,02886371	0,24277823	1,02090601
	0,00270263	0,07707247	0,06637834	0,12460903	0,91384196

31- Na+/Ca++ dans les feuilles de Rio grande

Moyenne	Témoïn	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,23833333	2,18666667	4,39333333	9,96666667	4,44625
Sable+Bentonite	1,46666667	2,54666667	4,3	7,33333333	3,91166667
	1,3525	2,36666667	4,34666667	8,65	4,17895833

Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,01575833	0,02613333	0,19463333	0,02333333	12,5584051
Sable+Bentonite	0,00333333	0,09013333	0,12	1,42333333	5,67028788
	0,0232775	0,08538667	0,12846667	2,659	8,79262169

32- Na⁺/Ca⁺⁺ dans les feuilles d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	1,23827586	2,18666667	4,39333333	9,96666667	4,44623563
Sable+Bentonite	1,46666667	2,54666667	4,3	7,33333333	3,91166667
	1,35247126	2,36666667	4,34666667	8,65	4,17895115
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,01573995	0,02613333	0,19463333	0,02333333	12,5585023
Sable+Bentonite	0,00333333	0,09013333	0,12	1,42333333	5,67028788
	0,02327802	0,08538667	0,12846667	2,659	8,79266418

33- Na⁺/Ca⁺⁺ dans les racines de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,611	1,55166667	5,56616667	13,66	5,34720833
Sable+Bentonite	0,73666667	2,56666667	3,53666667	4,75	2,8975
	0,67383333	2,05916667	4,55141667	9,205	4,12235417
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,000333	0,02933733	0,88220358	2,5249	29,5307554
Sable+Bentonite	0,00103333	0,04443333	0,07903333	0,0675	2,38552955
	0,00528417	0,33857577	1,62015584	24,85339	16,829807

34- Na⁺/Ca⁺⁺ dans les racines d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,60333333	1,51666667	5,82	16,7833333	6,18083333
Sable+Bentonite	0,85666667	2,68	3,70666667	5,25333333	3,12416667
	0,73	2,09833333	4,76333333	11,0183333	4,6525
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00173333	0,03693333	2,0433	1,14603333	45,6976811
Sable+Bentonite	0,01763333	0,1204	0,15453333	0,14583333	2,86466288
	0,027	0,46893667	2,21898667	40,3990167	25,6628283

35- Ca⁺⁺/K⁺ dans les feuilles de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,53750543	0,415376	0,38936398	0,22576045	0,39200146

Sable+Bentonite	0,41914423	0,38443511	0,35250464	0,32984634	0,37148258
	0,47832483	0,39990556	0,37093431	0,27780339	0,38174202
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00282448	0,00274462	6,012E-05	0,00069751	0,01461235
Sable+Bentonite	0,00218844	0,0012619	9,2936E-05	0,00370078	0,00255341
	0,00620798	0,00188981	0,00046881	0,00500948	0,00831955

36- Ca⁺⁺/K⁺ dans les feuilles d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,52358509	0,44150483	0,35216094	0,23283444	0,38752133
Sable+Bentonite	0,40758413	0,36020202	0,34202899	0,24974722	0,33989059
	0,46558461	0,40085343	0,34709496	0,24129083	0,36370596
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00245676	0,00014059	0,0014666	0,0001209	0,0134716
Sable+Bentonite	0,00150659	0,00269103	0,00269061	0,00130965	0,00507017
	0,00562221	0,00311569	0,00169368	0,00065803	0,00945963

37- Ca⁺⁺/K⁺ dans les racines de Rio grande

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,86501473	0,64926686	0,29038305	0,1867374	0,49785051
Sable+Bentonite	0,76788594	0,55402686	0,53561508	0,59716489	0,61367319
	0,81645034	0,60164686	0,41299907	0,39195114	0,55576185
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00165276	0,00537285	0,00093862	0,00062739	0,08271773
Sable+Bentonite	0,00627366	0,0012986	0,00141691	0,00572606	0,01186773
	0,00600077	0,00538978	0,01898384	0,0530766	0,04873606

38- Ca⁺⁺/K⁺ dans les racines d'Imperial

Moyenne	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,87962587	0,70737179	0,32136228	0,17268673	0,52026167
Sable+Bentonite	0,67836376	0,56902727	0,59505041	0,6014911	0,61098314
	0,77899482	0,63819953	0,45820635	0,38708892	0,5656224
Variance					
	Témoin	100meq	200meq	300meq	
Sable	0,00214457	0,00038862	0,00295014	0,00016883	0,0895337
Sable+Bentonite	0,00629282	0,00047256	0,00118531	0,00985756	0,00504997
	0,01552689	0,00608623	0,02412574	0,05917251	0,04738273

39- Taux de protéines foliaire

a- Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	3,98	3,77	2,97	2,65	3,3425
Sable+Bentonite	3,65666667	3,42	2,8	2,47	3,08666667
	3,81833333	3,595	2,885	2,56	3,21458333
Variance					
	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,2692	0,0009	0,0169	0,0625	0,39285682
Sable+Bentonite	0,02263333	0,0064	0,03	0,0147	0,25844242
	0,14809667	0,03967	0,02743	0,0406	0,32856504

b- Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	3,9	3,8	3,37	2,97	3,51
Sable+Bentonite	3,56666667	3,45666667	3,16666667	2,86666667	3,26416667
	3,73333333	3,62833333	3,26833333	2,91833333	3,38708333
Variance					
	Témoïn	100	200	300	
Sable	0,16	0,01	0,0507	0,0333	0,19547273
Sable+Bentonite	0,00743333	0,04963333	0,08223333	0,01583333	0,10895379
	0,10030667	0,05921667	0,06557667	0,02285667	0,16136069

40- Teneur en proline des racines

a- Rio grande

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	36,5	42	78,9	101,333333	64,6833333
Sable+Bentonite	38,5	43	64,5333333	76	55,5083333
	37,5	42,5	71,7166667	88,6666667	60,0958333
Variance					
	Témoïn	100	200	300	
Sable	4,75	1	1,33	4,33333333	780,485152
Sable+Bentonite	1,71	1	3,45333333	4	260,148106
	3,784	1,1	63,8336667	195,866667	519,65433

b- Imperial

Moyenne	Témoïn	100	200	300	
Sable	38	50	87	110	71,25
Sable+Bentonite	39	52	70	80	60,25
	38,5	51	78,5	95	65,75
Variance					
	Témoïn	100	200	300	

Sable	1	3	3	3	903,659091
Sable+Bentonite	1	9	7	7	278,386364
	1,1	6	90,7	274	596,891304

41- Teneur en proline des tiges

a- Rio grande

Moyenne	Témoin	100	200	300	
Sable	39,6666667	61,6666667	86,3333333	108	73,9166667
Sable+Bentonite	41	59,8333333	70	82,6666667	63,375
	40,3333333	60,75	78,1666667	95,3333333	68,6458333
Variance					
	Témoin	100	200	300	
Sable	9,3333333	4,3333333	4,3333333	63	734,44697
Sable+Bentonite	7	5,5833333	7	4,3333333	257,778409
	7,0666667	4,975	84,5666667	219,466667	503,532156

b- Imperial

Moyenne	Témoin	100	200	300	
Sable	38	50	87	110	71,25
Sable+Bentonite	39	52	70	80	60,25
	38,5	51	78,5	95	65,75
Variance					
	Témoin	100	200	300	
Sable	1	3	3	3	903,659091
Sable+Bentonite	1	9	7	7	278,386364
	1,1	6	90,7	274	596,891304

42- Teneur en proline des feuilles

a- Rio grande

Moyenne	Témoin	100	200	300	
Sable	59	68	98,6666667	138,666667	91,0833333
Sable+Bentonite	62,3333333	66	78	113,333333	79,9166667
	60,6666667	67	88,3333333	126	85,5
Variance					
	Témoin	100	200	300	
Sable	7	3	6,3333333	8,3333333	1063,7197
Sable+Bentonite	16,3333333	13	28	30,3333333	458,628788
	12,6666667	7,6	141,866667	208	760,608696

b- Imperial

Moyenne	Témoin	100	200	300	
Sable	69	78,6666667	99	149	98,9166667
Sable+Bentonite	70	74,6666667	85	126	88,9166667
	69,5	76,6666667	92	137,5	93,9166667

Variance					
	Témoin	100	200	300	
Sable	7	6,33333333	12	7	1045,90152
Sable+Bentonite	28	14,33333333	13	7	543,537879
	14,3	13,06666667	68,8	164,3	786,253623