



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



Université des Frères Mentouri Constantine 1
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

جامعة الاخوة منتوري قسنطينة 1
كلية علوم الطبيعة والحياة

Département : Biologie et Ecologie Végétale

قسم : البيولوجيا و علم البيئة النباتية

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Biotechnologies

Spécialité : *Biotechnologie et Génomique Végétale*

Intitulé :

***Stratégies et mécanismes moléculaires de tolérance aux
stresses abiotiques chez le blé.***

Présenté et soutenu par : *Nabti Nourhane*

Le : 09/07/2020

Jury d'évaluation :

Présidente du jury : Mme BOUSBAA R. Maitre de conférences A. UFM Constantine1

Encadrant : Melle MOUELLEF A. Maitre de conférences B. UFM Constantine1

Examinatrice : Mme MAOUGAL R. T. Maitre de conférences B. INATAA-UFM Constantine1

*Année universitaire
2019 - 2020*

Remerciement

Je remercie avant tout ALLAH tout puissant, de m'avoir guidé toutes les années d'étude et m'avoir donné la volonté, la patience et le courage pour terminer ce travail.

Mon respect et ma gratitude envers :

*Mon encadreur : **Melle Mouellef Adra**, maître de conférences classe B à l'Université des Frères Mentouri Constantine1, Pour sa clairvoyance, soutien, Assistance, ses conseils qui ont été d'un apport considérable dans mon approche du sujet et son traitement. Je ne vous remercierais jamais assez Madame.*

Je remercie également :

*Madame **Bousba Ratiba**, maître de conférences classe A à l'Université des Frères Mentouri Constantine 1 pour avoir bien voulu présider le jury.*

*Madame **Maougal Rim Tinhinen**, maître de conférences classe B à l'INATAA., l'Université des Frères Mentouri Constantine 1 pour examiner et jurer ce travail.*

L'ensemble des enseignants de la spécialité Biotechnologie et génomique végétale pour avoir consacré leur temps et leur savoir- faire afin de nous faire bénéficier de la meilleure Formation.

A tous ceux qui nous ont aidés de près ou de loin à la réalisation de travail.

Dédicace

Je dédie ce travail à :

A mes chères parents pour leurs amour, leur encouragements et leur sacrifices pendant toute ma vie car aucun mot ne pourra exprimer ma haute gratitude et profonde affection pour m'avoir soutenu moralement et matériellement durant toutes mes études.

*Mon fiancé : **Derbal Chams Eddine** pour ses encouragements.*

*Mon adorable frère : **Mohamed.***

*Mes jolies sœurs : **Narimane, Salsabil et surtout Aya.***

Mes oncles, mes tantes, mes grand parents.

Tous mes cousins et cousines.

*Toutes mes amies : surtout **Khaoula, Ahlem, Zayneb et***

Kawter.

Toutes mes camarades de la promotion 2019-2020

Biotechnologie et génomique végétale.

Nourhane

Stratégies et mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé

Résumé

Les stress abiotiques et biotiques sont les principales contraintes qui menacent considérablement la culture et la production des plantes dans le monde. Plusieurs approches morpho-physiologique, biochimiques et moléculaires ont été étudiées et analysées par plusieurs chercheurs dans le but d'améliorer la tolérance des plantes au stress abiotique.

La disponibilité récente d'outils génomiques et biotechnologiques offre de nombreuses opportunités d'introduire efficacement des modifications ciblées dans le génome, pour étudier les aspects fonctionnels de divers composants du génome dans diverses plantes et offre des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes au stress abiotique. L'utilisation des marqueurs moléculaires s'impose comme une nécessité première pour l'étude de la tolérance du blé au stress. Les marqueurs moléculaires sont utilisés dans le domaine de la sélection végétale dans l'objectif est de connaître le génome grâce à la réalisation des cartes génétique de développer des plantes plus performantes, plus productives, tolérantes à des stress biotique et abiotiques ou capables de croître dans des conditions difficiles. De plus, l'intégration du système CRISPR/Cas9 dans les schémas de sélection devrait donner aux obtenteurs la possibilité de mieux contrôler, de faciliter l'étude des fonctions des gènes / génomes et d'accélérer la création de nouvelles variétés tolérance au stress abiotique.

Globalement, le rythme rapide de développement, l'utilisation de la SAM (sélection assisté par marqueurs) et les applications émergentes du système CRISPR-Cas9 promettent immense contribution à la compréhension de la régulation des gènes réseaux sous-jacents à la réponse / adaptation au stress abiotique et programmes d'amélioration des cultures pour développer une tolérance au stress chez les plantes.

Mots clé : Blé, stress abiotique, tolérance, marqueurs moléculaires, CRISPR/Cas9 .

Strategies and molecular mechanisms of abiotic stress tolerance in wheat

Summary

Abiotic and biotic stresses are the main constraints which considerably threaten the cultivation and production of plants worldwide. Several morpho-physiological, biochemical and molecular approaches have been studied and analyzed by several researchers in order to improve the tolerance of plants to abiotic stress.

The recent availability of genomic and biotechnological tools offers many opportunities to effectively introduce targeted modifications into the genome to study the functional aspects of various genome components in various plants and offers potential pathways for the production of stress-tolerant crops abiotic. The use of molecular markers is a primary necessity for the study of wheat tolerance to stress. Markers molecules are used in the field of plant selection with the aim of knowing the genome through the creation of genetic maps to develop more efficient, more productive plants, tolerant to biotic and abiotic stresses or capable of growing under conditions difficult. In addition, the integrations of the CRISPR / Cas9 système introbreeding schemes should give breeders the possibility of better control, of facilitating the study of the functions of genes / genomes and of accelerating the creation of new varieties tolerant to Abiotic stress.

Overall, the rapid pace of development, use of SAM, and emerging applications of the CRISPR/ Cas9 system promise immense contribution to understanding the regulation of gene networks underlying the response / adaptation to Abiotic stress and programs. Crop improvements to develop stress tolerance in plants.

Key words: Wheat, abiotic stress, tolerance, molecular marker, CRISPR / Cas9.

الإستراتيجيات والآليات الجزيئية لتحمل الإجهاد اللاحيوي في القمح

ملخص

الإجهاد اللاحيوي والحيوي هي القيود الرئيسية التي تهدد إلى حد كبير زراعة وإنتاج النباتات في جميع أنحاء العالم. تمت دراسة وتحليل العديد من الأساليب المورفولوجية والكيميائية الحيوية والجزيئية من قبل العديد من الباحثين من أجل تحسين تحمل النباتات للإجهاد اللاحيوي.

توفر أدوات الجينوم والتكنولوجيا الحيوية مؤخرًا يسخر العديد من الفرص لإدخال تعديلات مستهدفة بشكل فعال على الجينوم لدراسة الجوانب الوظيفية لمكونات الجينوم المختلفة في النباتات المختلفة ويقدم مسارات محتملة لإنتاج المحاصيل التي تتحمل الإجهاد لا حيوي. يعد استخدام الواسمات الجزيئية ضرورة أساسية لدراسة تحمل القمح للإجهاد. تستخدم الواسمات الجزيئية في مجال انتقاء النباتات بهدف معرفة الجينوم من خلال تحقيق الخرائط الجينية لتطوير نباتات أكثر كفاءة وإنتاجية، ومقاومة للإجهاد اللاحيوي والحيوي أو قدرة على النمو في ظروف صعبة. بالإضافة إلى ذلك، فإن دمج نظام CRISPR / Cas9 في مخططات الانتخاب يجب أن يمنح المربين الفرصة للتحكم بشكل أفضل، وتسهيل دراسة وظائف الجينات / الجينومات، والإسراع في إنتاج أنواع جديدة تتحمل الإجهاد اللاحيوي .

بشكل عام، يساهم المعدل السريع للتطور واستخدام SAM والتطبيقات الناشئة لنظام CRISPR-Cas9 بشكل هائل في فهم تنظيم جينات الشبكة الكامنة في الاستجابة / التكيف مع الإجهاد اللاحيوي وبرامج تحسين المحاصيل لتطوير تحمل الإجهاد في النباتات .

الكلمات المفتاحية: القمح، الإجهاد اللاحيوي، التحمل، الواسمات الجزيئية، CRISPR / Cas9.

Liste des figures

N°	Titre des figures	Page
01	Origine géographique du blé Dur.	04
02	Origine génétique du blé dur.	05
03	Morphologie de blé dur.	06
04	Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale).	07
05	Stades phrénologiques du blé.	08
06	Mécanisme d'action des cellules de garde face au déficit hydrique.	20
07	Illustration des stratégies (exclusion et inclusion) des ions.	22
08	Les voies de signalisations impliquées dans les réponses à différents stress dont la sécheresse.	26
09	voies de biosynthèse de la proline.	29

SOMMAIRE

Sommaire

Introduction	01
---------------------------	----

CHAPITRE I : Généralité sur le blé dur

1. Historique du blé.....	03
2. Origine du blé dur.....	03
2.1. Origine géographique.....	03
2.2. Origine génétique.....	04
3. Description et classification botanique	05
3.1. La taxonomie et la morphologie du blé.....	05
3.2 La phénologie du blé dur.....	07
4. Exigence du blé.....	08
4.1. Le sol	08
4.2 .Température.....	09
4.3. La Lumière.....	09
4.4. L'eau.....	09
5. Production et importance du blé dur	09
5.1. Dans le monde.....	09
5.2. En Algérie.....	10

CHAPITRE II : Stress abiotiques, impacts sur les plantes.

1. Conséquences du changement climatique	11
2. Notion de stress.....	11
3. Stress abiotique	12
3.1. Stress hydrique	12
3.1.1. Notion de stress hydrique.....	12
3.1.2. Impact du stress hydrique chez les plantes	12
3.2. Stress salin	13
3.2.1. Notion de stress salin.....	13
3.2.2. Impact du stress salin chez les plantes	14
3.3. Stress thermique.....	16
3.3.1. Notion de stress thermique.....	16
3.3.2. Impact du stress thermique chez les plantes	16

CHAPITRE III : Stratégies d'adaptations des plantes aux stress abiotiques

1. Les mécanismes d'adaptation au stress hydrique chez le blé.....	18
--	----

Sommaire

1.1. Adaptation phénologique.....	18
1.2. Adaptation morphologique.....	19
1.3. Adaptation physiologique	19
2. Les mécanismes d'adaptation au stress salin chez le blé.....	21
2.1. Homéostasie ionique.....	21
2.1.1. Exclusion des ions.....	21
2.1.2. La compartimentation vacuolaire ou l'inclusion.....	22
2.2. Homéostasie osmotique.....	22
3. Les mécanismes d'adaptation au stress thermique chez le blé.....	23

CHAPITRE VI : Mécanismes moléculaires et l'amélioration de la tolérance des plantes aux stress abiotiques.

1. Mécanismes moléculaires impliqués dans la réponse au stress.....	25
1.1. Perception et signalisation d'un stress.....	25
1.2. Les gènes et leurs produits induits en cas de stress abiotique.....	26
2. Accumulation des osmotocums.....	27
2.1. Les sucres	27
2.2. Le mannitol	28
2.3. Les bêtaïnes.....	28
2.4. La proline	28
3. Biosynthèse des hormones végétales	29
3.1. L'acide abscissique.....	30
3.2. Rôles de l'acide abscissique.....	30
4. Synthèse des protéines liées à la tolérance aux stress abiotiques : impliquées dans la protection des structures cellulaires.....	32
4.1. Les déhydrines.....	32
4.2. Les aquaporines : pour modifier la conductivité hydraulique des tissus.....	33
4.3. Les protéines HSP (heatshockproteins)	33
5. Biotechnologie et approches moléculaires pour l'étude de la tolérance aux stress abiotiques.....	34
5.1. Les marqueurs moléculaires.....	35
5.2. Le génie génétique.....	37
5.3. CRISPR/Cas9.....	39
Conclusion	40
Références bibliographiques.....	41

INTRODUCTION

Introduction

De nos jours les cultures céréalières occupent une place importante dans l'alimentation de tous les pays du monde, et surtout les pays africains (Nadjeh, 2016). Parmi les céréales cultivées en Afrique, il se trouve que la culture du blé est d'une importance primordiale parce qu'elle représente la matière première pour des produits d'alimentation de base pour l'homme (pain, pâtes alimentaires, couscous, biscuits), et aussi pour l'animale de ferme tel que les volailles (Amallah, 2017).

En Algérie, environ 3.5 millions d'ha des superficies agricoles sont consacrés à la culture des céréales, cette dernière occupent une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale (Djermoun, 2009). Cela a été confirmé selon les statistiques de l'année 2017 de l'ONFAA (observatoire National des Filières Agricole et Agronomie), dont 40% est occupée par le blé dur.

Les stress biotiques et abiotiques sont les principales contraintes qui menacent considérablement la culture et la production de blé. Plusieurs améliorateurs, généticiens, biotechnologues ont sélectionné les géotypes les plus tolérants et les plus productifs dans tels conditions. La recherche d'une meilleure adaptation à la variation environnementale est devenue une nécessité pour stabiliser les rendements de ces régions. La variation des rendements est engendrée par la sensibilité des nouveaux cultivars aux divers stress biotiques et abiotiques qui caractérisent le milieu de production. Le caractère, le plus utilisé en sélection, est le rendement lui-même. Cette sélection directe s'est révélée, le plus souvent, inefficace dans l'identification de géotypes adaptés et tolérants les stress (Benddaradji, 2013).

L'amélioration de rendement et de la qualité du blé dur passe par la création variétale et le choix de critères fiables pour l'identification de mécanismes d'adaptation aux contraintes environnementales. Parmi ces critères, la stabilité du rendement, la tolérance aux stress abiotiques, la résistance aux maladies et une bonne qualité technologique restent les plus recherchés (Ben belkacemet *al.*, 1995).

Les techniques de biotechnologies végétales et de la génomique permettent aujourd'hui d'analyser la plante en tant que système, dans son intégralité et, en conséquence, contribuent à mieux comprendre la fonction biologique et les interactions des gènes exprimés dans certaines conditions afin de créer un matériel végétal tolérant aux différentes formes de contraintes environnementales (salinité, sécheresse...etc.) permettant ainsi aux aires de cultures d'assurer une meilleure suffisance alimentaire (Benderradjiet *al.*, 2016 ; Mouellef, 2019).

Introduction

Le développement des marqueurs moléculaires durant les dernières années offre la possibilité d'établir de nouvelles approches pour améliorer les stratégies de sélection. Ces dernières années, l'utilisation de marqueurs moléculaires en identification variétale a connu un développement spectaculaire. Les marqueurs moléculaires offrent en effet l'opportunité de contourner les difficultés liées aux observations morphologiques en identifiant des variétés directement à partir de leur ADN. D'autre part, le développement de nouveaux modules de régulation à partir de composants naturellement existants (gènes, promoteurs, éléments cis-régulateurs et petits ARN) peuvent faciliter l'ingénierie des signalisations / processus régulateurs et métaboliques pour moduler la plante tolérance au stress abiotique.

L'objectif de notre travail est de faire une synthèse bibliographique sur les mécanismes et les stratégies moléculaires de la tolérance au stress abiotique chez le blé et l'utilisation des outils biochimiques, moléculaire et biotechnologiques pour l'amélioration de la production de cette céréale en présence des contraintes abiotiques.

Ce mémoire est structuré en quatre chapitres qui sont précédés par une introduction :

- Le premier chapitre, représente les différentes connaissances bibliographiques sur l'origine, l'importance et la culture du blé ;
- Le deuxième chapitre, aborde les stress abiotiques (hydrique, salin, thermique), l'impact du sur les plantes et les mécanismes d'adaptation ;
- Le troisième chapitre, illustre les stratégies d'adaptations des plantes aux stress abiotiques et ;
- Le dernier chapitre de ce mémoire consacre aux mécanismes moléculaires et l'amélioration de la tolérance des plantes aux stress abiotiques

Le manuscrit est finalisé, par une conclusion, suivies de la liste de références bibliographiques.

CHAPITRE I :

Généralité sur le blé dur

1. Historique du blé

A travers une synthèse bibliographique le blé est l'espèce avec laquelle l'homme a commencé à manipuler la nature et gérer le milieu (Benbelkacem, 2000). Il fait partie des trois céréales dont les grains sont utilisés pour la nourriture humaine ou animale ; blé, riz, maïs. Le terme de blé vient probablement du gaulois Blato (à l'origine du vieux français blaie, blee, blaiier, blaver, d'où le verbe emblaver, qui signifie ensemercer en blé) et désigne les grains qui, broyés, fournissent de la farine, pour des bouillies (polenta), des crêpes ou du pain.

Les premiers indices d'une agriculture apparaissent vers 9.000 ans avant Jésus-Christ dans le croissant fertile. On trouve dans les villages du début du Néolithique l'engrain (*Triticum monococcum*), l'amidonnier (*Triticum dicoccum*), l'orge, la lentille, le pois, la vesce, le pois chiche et le lin. Par la suite, les techniques de panification s'améliorent grâce aux Hébreux, Grecs, et enfin Romains qui en répandent l'usage à travers l'Europe. Le blé est rapidement adopté par les civilisations présentes comme matière première de base pour la fabrication du pain, en raison de sa composition en gluten supérieure aux autres céréales. A travers les siècles et les générations, le grain de blé a conservé toutes ses valeurs et reste un élément essentiel à notre alimentation. Aujourd'hui le blé fait partie de notre quotidien, présent dans de nombreuses compositions.

2. Origine du blé dur

2.1. Origine géographique

Le blé sauvage tétraploïde était largement répandu au Proche-Orient, où les humains ont commencé à le récolter dans la nature (Bousnae, 2012), la plupart des recherches archéologiques ont confirmé que les origines du blé se situent dans les zones du croissant fertile (Boulal *et al.*, 2007) plus précisément au sud de l'Anatolie et au nord de la Syrie. C'est à partir de cette zone que le blé a été diffusé vers l'Afrique, l'Asie et l'Europe (figure 01). À la fin du XVIIIe siècle, le blé est exporté en Amérique du Nord par les Anglais. La route la plus ancienne de diffusion des céréales vers les pays du Maghreb fut à partir de la péninsule italienne et de la Sicile (Bonjean, 2001), certains auteurs affirment que le monde Romain a largement contribué à la diffusion des céréales du bassin méditerranéen vers l'Europe centrale et l'Europe de l'Ouest.

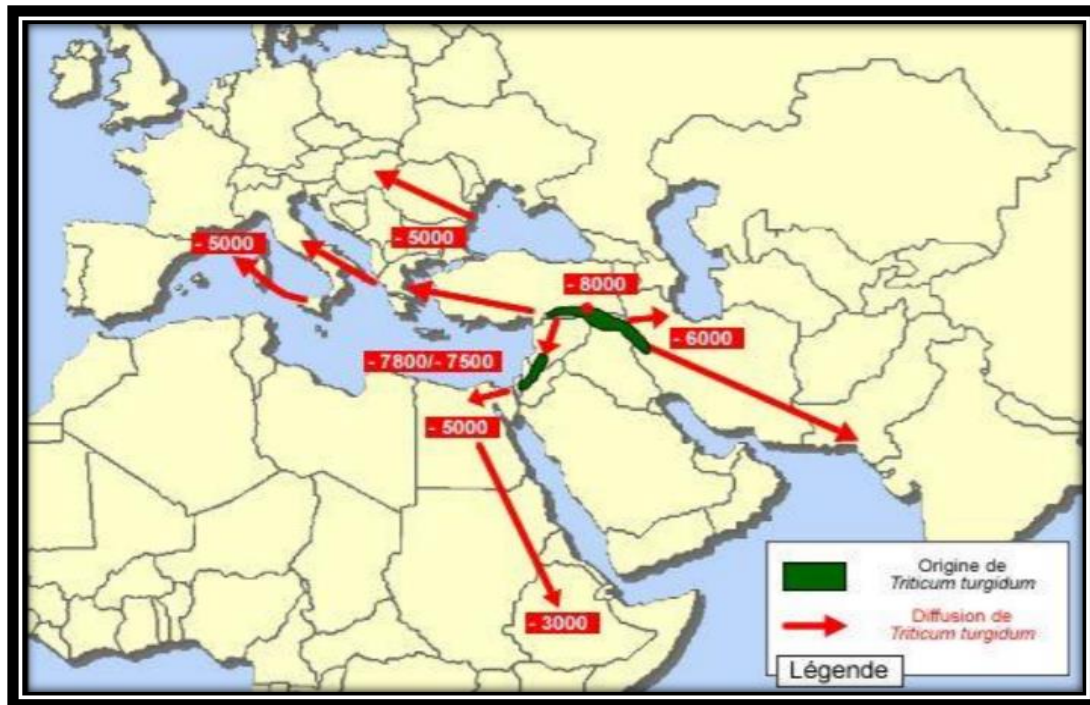


Figure 01 : Origine géographique du blé dur (d'après Zohary, 2000).

2.2. Origine génétique

La connaissance actuelle concernant l'origine des génomes des blés a été acquise grâce à des études cytologiques, mais le développement des outils moléculaires a permis d'affiner et de compléter ces connaissances (Rayburn et Gill, 1985 ; Picard, 1988). Kihara *et al.*, (1919) in Caudron, (1979) ont montré que l'allopolyploïde a joué un rôle fondamental dans l'évolution du blé. En fonction du degré de ploïdie, on peut différencier les blés diploïdes (génome AA), les blés tétraploïdes (génome AA et BB) et les blés hexaploïdes (génome AA, BB, et DD) (Feillet, 2000). D'après Auriou, (1978) le croisement naturel *Triticum monococcum* x *Aegilops Sitopsis* suivie des dédoublements chromosomiques a conduit à l'apparition du blé dur sauvage de type AABB (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) qui a progressivement évolué vers *Triticum turgidum* ssp. *dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé) ($2n = 28 = AABB$) (figure 02).

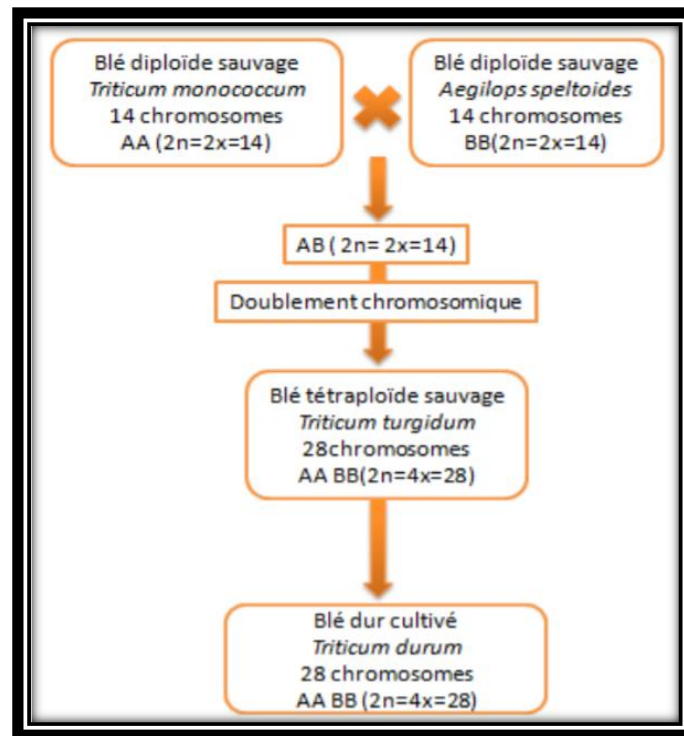


Figure 02 : Origine génétique du blé dur (Debiton, 2010)

3. Description et classification botanique

3.1. La taxonomie et la morphologie du blé

Le blé est une céréale autogame appartenant au groupe des angiospermes monocotylédones, de la famille des Poaceae, tribu des Triticées et genre *Triticum*. Les espèces du genre *Triticum* sont des herbacées annuelles produisant un fruit sec indéhiscence, le caryopse. Le blé tendre (*Triticum aestivum*) et le blé dur (*Triticum durum*) sont les deux espèces les plus cultivées dans le monde et en Algérie. Le blé dur est une céréale à paille, qui obéit à la classification détaillée est donnée par le tableau ci-dessous (tableau1).

Tableau 1 : Classification botanique du blé dur (*Triticum durum* Desf).

Règne	Plantea (végétale)
Embranchement	Angiospermes
Sous Embranchement	Spermaphytes
Classe	Monocotylédones
Sous classe	Commelinidae
Super Ordre	Commélimiflorales
Ordre	Poales
Famille	Graminae ou Poaceae
Genre	<i>Triticum</i>
Espèce	<i>Triticum durum</i> Desf.

Cette Graminée annuelle est de hauteur moyenne de 0,5 à 1,5m, le limbe des feuilles est aplati, le système racinaire comprend des racines séminales et des racines adventives. Elle possède une tige cylindrique, dressée, habituellement creuse et subdivisée en entrenœud, elle porte le nom chaume (certaines variétés possèdent toute fois des tiges pleines) (Soltner, 1988). Le nombre de brin dépend de la variété, des conditions de croissances et de la densité des cultures. La tige principale et chaque brin porte une inflorescence en épi terminal (figure 03)

Le grain de blé (caryopse) est de forme ovoïde, il montre une face dorsale (arrière) et une face ventrale (avant), un sommet et une base. La face dorsale est creusée d'un profond sillon qui s'allonge du sommet alla base. Le caryopse est surmonté d'une brosse, l'embryon est situé à la base de surface dorsale (Soltaner, 1988). Histologiquement, le grain de blé dur est formé de trois types de tissus le germe (3% du poids du grain), les enveloppes (17%) et l'albumen (80%) (Fredot, 2005 ; Feillet, 2000), voir la figure n°04.

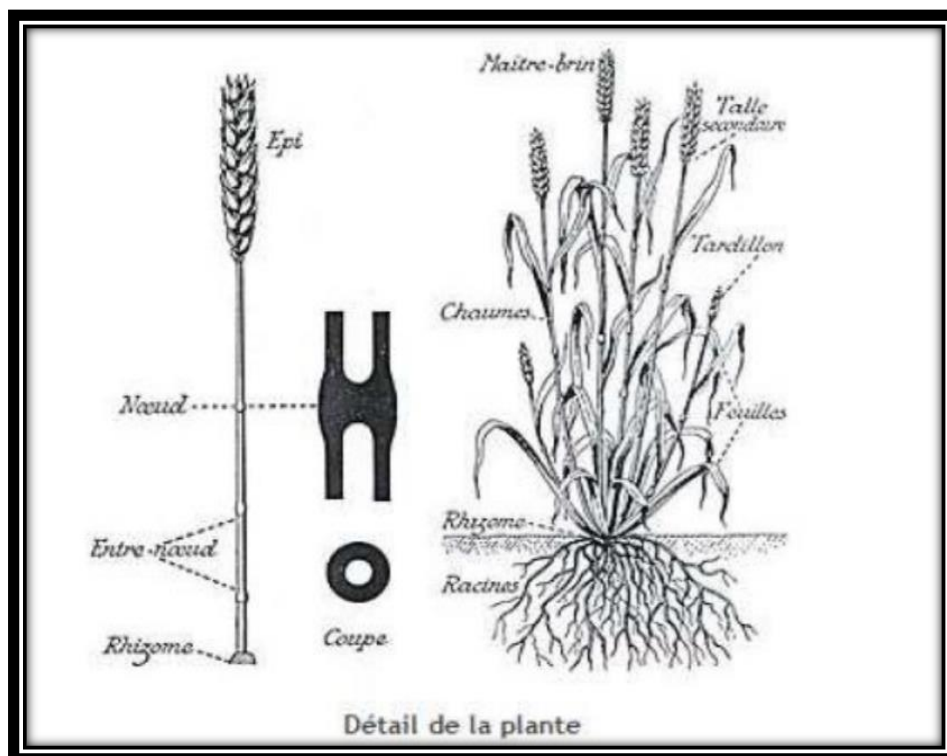


Figure 03: Morphologie de blé dur (Anonyme, 2003).

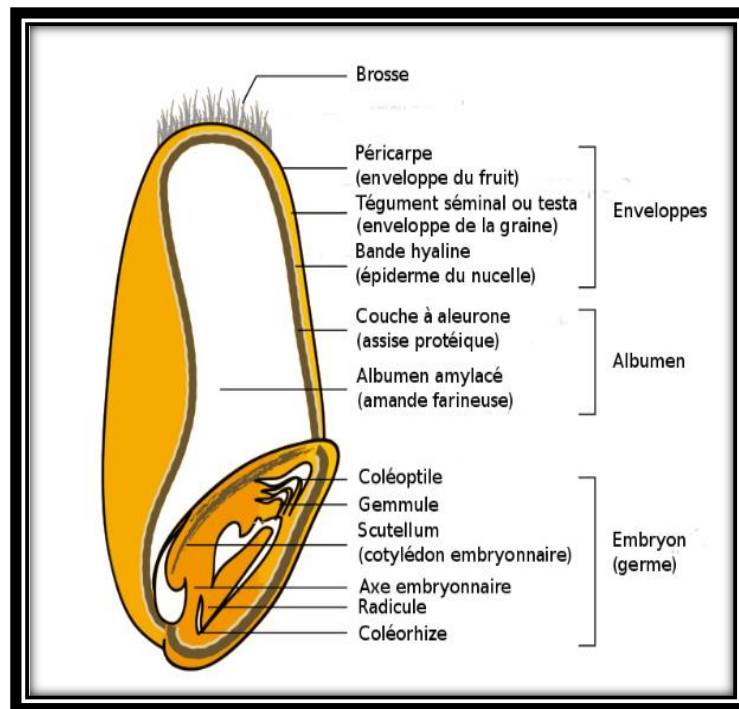


Figure 04 : Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale)

(Adapté de Surget et Barron, 2005).

3.2. La phénologie du blé dur

Le cycle de développement du blé est constitué d'une série d'étapes séparées par des stades repérés, permettant de diviser en deux périodes la vie des céréales. Une période végétative durant laquelle, la plante ne se différencie que des feuilles et des racines ; une période reproductrice dominée par l'apparition de l'épi et la formation du grain jusqu'à maturation (Abdi, 2015).

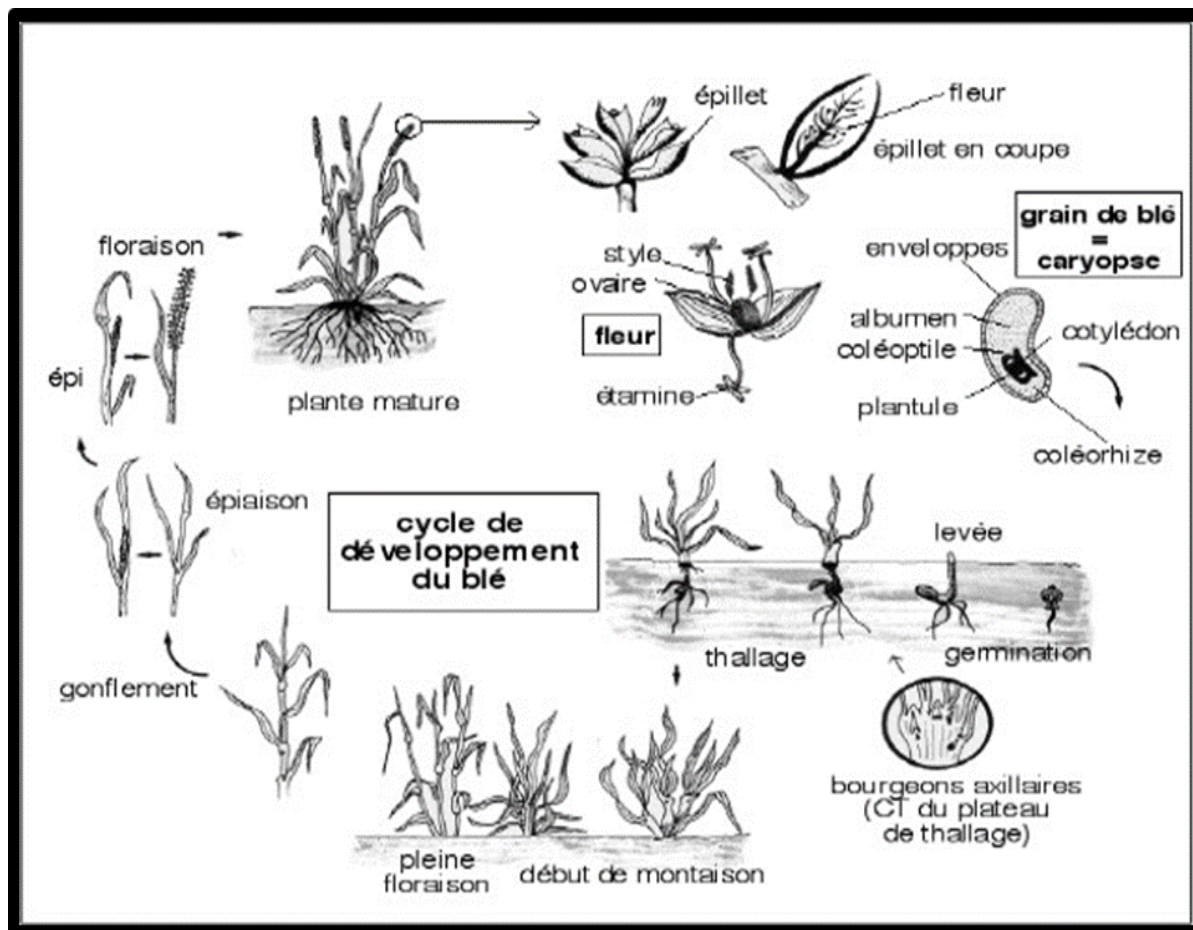


Figure05 : Stades phénologiques du blé (Nedjah,2015).

4. Exigence du blé

Le blé est une plante herbacée dont le développement est influencé par les facteurs de l'environnement (l'eau, éclairage, température, élément minéraux CO₂....). Pour un bon développement du blé, quelques exigences sont indispensables :

4.1.Le sol

Le blé dur apprécie les sols limoneux, argileux calcaires ou les sols argileux siliceux profonds, il a besoin d'un sol sain, se ressuyant bien en hiver. Pour les terres peu profondes, il y a risque de sécheresse en période critique (phase de palier hydrique). Du point de vue caractéristique chimique, les blés dur sont sensible à la salinité ; Le pH optimal se situe dans une gamme comprise entre 6 à 8. (Nedjah, 2015).

4.2.La température

A chaque phase du cycle végétatif du blé, la température reste un facteur qui conditionne la physiologie du blé ; à une température de zéro 0°C la germination est bloquée et la phase de croissance nécessite 15 à 25°C. L'aptitude à la montaison est aussi déterminée par les températures et la durée du jour (Zane, 1993). Les exigences globales en température sont assez importantes et varient entre 18 et 24°C selon les variétés. De même la température agit sur la vitesse de croissance, elle ne modifie pas les potentialités génétiques de croissance ; c'est la somme de température qui agit dans l'expression de ces potentialités. Chaque stade de développement du blé nécessite des températures particulières (Balaid, 1986).

4.3.La Lumière

La lumière est le facteur qui agit directement sur le bon fonctionnement de la photosynthèse et le comportement de blé. Un bon tallage est garanti, si le blé est placé dans les conditions optimales d'éclaircissements.

4.4.L'eau

Le blé exige une humidité permanente durant tout le cycle de développement, l'eau est demandée en quantité variable. Les besoins en eau sont estimés à environ 800 mm (Soltner, 1988). En zone aride, les besoins sont plus importants au vu des conditions climatiques défavorables. C'est de la phase épi 1 cm à la floraison que les besoins en eau sont les plus importants. La période critique en eau se situe 20 jours avant l'épiaison jusqu'à 30 à 35 jours après la floraison (Loue, 1982).

5. Production et importance du blé dur

5.1.Dans le monde

La culture de blé dur occupe une grande place dans certaines régions du monde, notamment dans les zones semi arides dont le climat est de type méditerranéen (Pena et Pfeiffer, 2005). Dans le monde, la superficie moyenne consacrée annuellement à sa culture est estimée à 8 millions d'ha, pour une production annuelle moyenne de 37.9 millions de tonnes entre 2006 et 2010 (Ice, 2011). La culture du blé dur est concentrée au Moyen-Orient, la Turquie, en Afrique du Nord, Russie, au Canada, l'Inde et l'Europe méditerranéenne. La moyenne de la production du blé dur entre 2006-2010 est de 9 millions de tonnes par an. L'Union Européenne reste le plus grand producteur du blé dur dans le monde. Le Canada est en deuxième rang avec 4.8 millions de tonnes par an, suivi de la Turquie et des Etats-Unis, avec 1.99 et 2.67 millions de tonnes métriques respectivement. Ces quatre pays fournissent à eux

seuls les deux tiers de la production mondiale (Ouanzar, 2013). Pour la campagne 2017/2018, la production mondiale de blé enregistre un nouveau pic à 758 Mt.

5.2. En Algérie

La culture du blé en Algérie est l'une des préoccupations principales du gouvernement notamment lorsqu'il s'agit de la sécurité alimentaire du pays. Il occupe une place centrale dans l'économie Algérienne. La production du blé occupe une place très importante dans la structure spatiale de l'activité agricole céréalière. En 2012, la superficie agricole consacrée à la production du blé dur était 1.4 millions d'ha (Bourihane et Mekkaoui, 2013).

Cependant, la production du blé en Algérie est encore faible et instable d'une année à l'autre, elle ne couvre que 20 à 25% des besoins du pays, le reste étant importé. La cause principale de cette faiblesse est due à des contraintes abiotiques, biotiques et humaines (Challali, 2007). Ce qui classe l'Algérie comme l'un des plus importants pays importateurs de céréales.

5.3. Importance du blé dur

Le blé est un composant essentiel du régime alimentaire de nombreux pays. Il est considéré comme étant la première source de glucides, de calories et une principale source de protéines. Ils fournissent également une ressource privilégiée pour l'alimentation humaine, animale et de multiples applications industrielles (Bonjean et Picard, 1990). Le grain du blé dur sert à la production de pâtes alimentaires, du couscous, et à bien d'autres mets comme le pain. D'ici 2050, une augmentation de 60 % de la production mondiale de blé sera nécessaire pour répondre à la demande d'une population croissante.

CHAPITRE II :
Stress abiotiques, impacts chez les plantes

1. Conséquences du changement climatique

Depuis quelques années, des études ont été menées pour vérifier qu'une évolution rapide du climat était en cours au niveau mondial. De nombreuses études prolongent sur le sujet et posent des constats et perspectives qui peuvent nous inquiéter sur le futur. La hausse des températures, l'augmentation du CO₂ atmosphérique, la diminution des précipitations, l'augmentation en nombre et en intensité des événements extrêmes entraînent déjà : la fonte des glaciers, l'élévation du niveau de la mer, et le changement des aires de répartition de certaines espèces végétales (Pachauri et Reisinger, 2007 in Mouellef, 2019). L'agriculture est à ce titre fortement exposée et se trouve face à un défi majeur dans certaines régions du monde.

Sous les conditions de production des principales zones céréalières algériennes, notamment celles des hauts plateaux, la plante est le plus souvent soumise à une série de contraintes de nature abiotique. Les plus importantes de ces contraintes, sont la variation de la précipitation, de la température, de l'humidité du sol, et de la salinité. Ces stress se traduisent chez les plantes par des changements morphologiques, physiologiques et moléculaires qui affectent leur mode de vie.

2. Notion de stress

Le terme « stress » définit l'ensemble des perturbations biologiques provoquées par une agression quelconque sur un organisme. C'est un processus qui induit une contrainte potentiellement néfaste sur un organisme vivant. Le stress est l'ensemble des conditions qui provoquent des changements des processus physiologique résultant éventuellement en dégâts, dommage blessures, inhibition de la croissance ou du développement. En effet, le stress signifie la déviation dans le développement et les fonctions normaux de la physiologie des plantes, il est perçu au niveau cellulaire puis transmis à la plante entière.

Le changement dans l'expression des gènes qui s'ensuit modifie la croissance et le développement, et influence les capacités reproductives de la plante, causant ainsi des dommages aux plantes (Benkoli et Bouzeghaia, 2016). On peut distinguer deux types de stress dans la nature, le stress abiotique dû principalement à des facteurs environnementaux comme la sécheresse, les températures extrêmes, excès d'eau (asphyxie racinaire) la salinité, ... etc. Et le stress biotique dû à une agression par un autre organisme : insectes, animal, etc. (Hopkins, 2003).

3. Stress abiotique

Provoqué par un défaut ou excès de l'environnement physico-chimique comme la sécheresse, les températures extrêmes et la salinité. Parmi les conditions environnementales qui peuvent causer un stress abiotique, on distingue : les inondation, la sécheresse, les basses ou hautes températures, la salinité excessive des sols ou des eaux, la présence d'un minéral inadéquat dans le sol, cas des métaux lourds, l'excès de lumière qui stimule la photo inhibition, le cas de faible éclaircissement, les radiations UV, les composés phyto-toxiques comme l'ozone qui est un haut réacteur oxydant, la pollution de l'air, les produits oxydés formés à partir des réactions de pesticides (tableau 02).

La sécheresse, le froid et la salinité sont les stress les plus fréquents et les plus étudiés. Ils peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques et phrénologiques. Le stress peut déclencher plusieurs réponses à plusieurs niveaux de la plante.

Tableau 02 : Les principaux stress environnementaux.

Les principaux stress environnementaux auxquels les plantes sont confrontées.
Température élevée (chaleur)
Faibles températures (froid et gel)
Excès d'eau (inondation, anoxie)
Déficit hydrique (sécheresse, faible potentiel hydrique)
Salinité
Radiations (lumière visible, ultraviolet)
Produits chimiques (pesticides, métaux lourds, polluants atmosphériques)
Biotiques (pathogènes, compétition)

3.1. Stress hydrique

3.1.1. Notion de stress hydrique

Le stress hydrique est l'un des stress environnementaux les plus importants, affectant la productivité agricole autour du monde (Boyer, 1982). Il occupe et continuera d'occuper une très grande place dans les chroniques agro-économiques.

Le stress hydrique peut se définir comme le rapport entre la quantité d'eau nécessaire à la croissance de la plante et la quantité d'eau disponible dans son environnement, sachant que la réserve d'eau utile pour la plante est la quantité d'eau du sol accessible par son système racinaire (Laberche, 2004). Le stress hydrique est toute restriction hydrique qui se traduit par une baisse de potentiel de la plante suite à une perturbation de son activité physiologique provoquée par un déficit de consommation en eau et communément appelé stress hydrique

(Mouellef, 2010). D'un point de vue physique le stress hydrique résulte d'un abaissement du potentiel hydrique dans l'air et/ou dans le sol en dessous d'une certaine valeur, dépendant du génotype, du phénotype et des caractéristiques du milieu (type de sol, température et du vent) (Lamaze *et al.*, 1994).

3.1.2. Impact du stress hydrique chez les plantes

Les stress abiotiques, notamment le stress hydrique, limitent sérieusement la croissance des plantes ainsi que la productivité végétale (Wang *et al.*, 2003). Le déficit hydrique constitue un important facteur limitant pour la production des cultures céréalières dans les zones arides et semi-arides (El Mouride *et al.*, 1996) qui se caractérisent par une forte irrégularité des précipitations (Foudili et Gasmi, 2017). Chaque année, les surfaces perdues à cause des stress hydrique et salin varient autour de 20 millions d'ha dans le monde. En Algérie, la rareté et le caractère irrégulière des précipitations (200 à 600 mm/an) peuvent être les facteurs d'une perte partielle ou totale de production, en particulier dans le cas des céréales.

Un stress hydrique se traduit par une réduction de la croissance de la plante et de sa production par rapport au potentiel du génotype. Un stress hydrique précoce affecte en parallèle la croissance des racines et des parties aériennes, le développement des feuilles et des organes reproducteurs (Mouellef, 2010).

La diminution de la photosynthèse, liée à la diminution de la teneur relative en eau et du potentiel hydrique foliaire est due essentiellement à la réduction de la pénétration du CO₂, limitée par une fermeture des stomates (Plaut et Federman, 1991). En effet, dépressif d'une contrainte hydrique sur la photosynthèse des végétaux résulte non seulement d'une baisse de la conductance stomatique, mais également d'une altération de l'appareil photosynthétique et / ou d'une diminution de la surface foliaire (Kaiser, 1987).

Un stress hydrique limite sérieusement la croissance de la plante et sa reproduction par rapport au potentiel du génotype (Bouakaz et Hamadouche, 2015). Il affecte en parallèle la croissance des racines et des parties aérienne, ainsi que le développement des feuilles et des organes reproducteurs (Attia, 2007 ; Neffar, 2013).

L'effet du déficit hydrique sur le rendement, dépend du stade au cours duquel ce déficit survient (Debaeke *et al.*, 1996). Ainsi, un déficit hydrique à la montaison se traduit par la chute du nombre d'épis par m², la régression intense des tailles et la baisse du nombre de grains par épi (Debaeke *et al.*, 1996). À la fin de la montaison, 10 à 15 jours avant l'épiaison,

la sécheresse réduit le nombre de fleurs fertiles par épillet (Debaeke *et al.*, 1996). Le manque d'eau après la floraison, combiné à des températures élevées, entraîne une diminution du poids de 1000 grains par altération de la vitesse de remplissage des grains et de la durée de remplissage (Triboï, 1990), provoquant ainsi l'échaudage (Benbelkacem et Kallou, 2001), ce qui entraîne une réduction du rendement. Par ailleurs, et pour bien se développer, la plante doit disposer de mécanismes d'adaptation qui lui permettent de supporter la sécheresse (Slama *et al.*, 2005).

3.2. Stress salin

3.2.1. Notion de stress salin

La salinité a été définie par plusieurs auteurs comme la présence d'une concentration excessive de sels solubles dans le sol ou dans l'eau d'irrigation (mahrouz, 2013). D'après Carter, (1975) la salinité se produit après l'évaporation de l'eau dans son état pur laissant derrière elle les sels et d'autres substances. Les sels présents dans les sols et dans les eaux d'irrigation, touchent tous les processus physiologique, perturbent la germination des graines, affectent la croissance des plantules ainsi que leurs développement et réduisent par conséquent la production des cultures (Ould Mohamedi *e tal.*, 2011). Cette réponse varie considérable en fonction du genre, de l'espèce et même de l'écotype ou de la variété (Epstein *et al.*, 1980).

Les sels dans les sols sont principalement composés de NaCl, mais aussi de calcium, magnésium, carbonate, bicarbonates, sulfates et d'autres ions. Ces ions sont toxiques pour la plupart des plantes à haut concentration. Le terme stress salin s'applique surtout à un excès d'ions, en particulier le N^+ et Cl^- (Boukraa, 2008) Les dommages causés par le stress salin à long terme résultent surtout d'un déséquilibre ionique, de la toxicité provoquée par le N^+ et d'un stress osmotique (Mahrouz, 2013).

La salinité se rencontre en de nombreuses zones arides et semi arides du bassin méditerranéen (Drevon *et al.*, 2001). En Algérie les facteurs qui contribuent à l'extension du phénomène de salinisation des terres sont liés à : l'aridité du climat qui porte sur plus de 95% du territoire, la qualité médiocre des eaux d'irrigation, le système de drainage souvent inexistant ou non fonctionnel et la conduite empirique des irrigations.

3.2.2. Impact du stress salin chez les plantes

L'accumulation de sels est une des principales menaces physiologiques qui pèse sur les écosystèmes. Le sel perturbe le développement des végétaux en limitant l'assimilation des

éléments nutritifs et en réduisant la qualité de l'eau à disposition pour les végétaux. Il affecte le métabolisme des organismes du sol et mène à une réduction importante de la fertilité du sol. La salinité excessive affecte la rhizosphère et limite la répartition des plantes dans leur habitat naturel (Denden *et al.*, 2005). Un niveau de salinité élevé des sols provoque le flétrissement des plantes du fait d'une augmentation de la pression osmotique et des effets toxiques des sels. La concentration en sels dans l'environnement d'une plante varie énormément, elle peut être insuffisante ou excessive. Beaucoup de sols et eaux contiennent des teneurs en sels qui peuvent inhiber la croissance et le rendement de l'agriculture.

La salinité inhibe la germination par son effet osmotique puisqu'elle affecte tous les processus de germination suite à la baisse du potentiel hydrique autour des graines, ce qui rend l'eau inaccessible pour la réhydratation et la reprise de la vie active de l'embryon (Maas et Poss, 1989).

Kafkai (1991), suggère que sous contrainte saline, la plante dépense plus d'énergie photosynthétique pour maintenir un statut hydrique élevé et pour la production de racines en vue de la recherche d'eau et/ou la réduction de la perte d'eau. Dans ces conditions, il semble que l'arrêt de la croissance foliaire soit déclenché par des signaux hormonaux (Munns, 2002) et qu'une part importante des photosynthétats soit alors réallouée à la croissance racinaire. C'est l'une des réponses anatomiques clefs aux stress osmotiques chez de nombreuses espèces, dont le caractère adaptatif apparaît évident puisqu'une augmentation du ratio masse des racines/masse de la canopée maximise la surface d'absorption de l'eau en diminuant la surface d'évaporation (Lahouel, 2014).

Au niveau des feuilles, l'effet de la salinité se traduit généralement par une réduction de la croissance végétative (réduction de la hauteur, nombre de tiges et de feuilles) qui est en fonction de la division et l'élongation cellulaire. Elle retarde la croissance des pousses qui sont plus sensibles aux sels que les racines mais elle pousse prématurément la plante vers la maturité. L'inhibition de la croissance foliaire chez les plantes sensibles est la première réponse à l'excès de sel dans le milieu. La diminution de la surface foliaire se présente comme étant la principale stratégie développée par le blé (dur et tendre) pour atténuer les effets de la limitation de la disponibilité de l'eau dans les conditions de stress salin (Alam *et al.*, 2002).

L'effet de salinité sur la photosynthèse se manifeste essentiellement par la réduction de l'assimilation du CO₂, la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II. La réduction de la photosynthèse par la salinité est l'une des causes majeures de la réduction de la croissance et de la productivité végétale

(Doumi, 2015). La baisse de l'activité photosynthétique se manifeste par une diminution du taux de chlorophylle et de caroténoïde dans les feuilles ce qui engendre la chlorose des feuilles âgées finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian, 2000 ; Mahrouz, 2013).

De nombreux facteurs endogènes et environnementaux influencent l'état d'ouverture des stomates. L'intégration de différents signaux par les cellules de garde permet de réguler le degré d'ouverture stomatique afin d'optimiser l'assimilation de CO₂ en fonction des conditions environnementales et de l'état physiologique de la plante.

La salinité va également entraîner la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Jajoo, 2013). L'excès de ROS déclenche des réactions phytotoxiques telles que la peroxydation des lipides, la dégradation des protéines et la mutation de l'ADN (Sreenivasulu *et al.*, 2000). En effet, à des concentrations élevées de sels, la croissance normale des plantes cultivées est limitée et le rendement des cultures est réduit (Doumi, 2015).

3.3. Stress thermique

3.3.1. Notion de stress thermique

Le stress thermique est souvent défini quand les températures sont assez hautes ou basses pendant un temps suffisant pour qu'elles endommagent irréversiblement la fonction ou le développement des plantes. Elles peuvent être endommagées de différentes manières, soit par des températures basses ou élevées de jour ou de nuit, par l'air chaud ou froid ou par les températures élevées du sol. Lorsque la température avoisine ces limites, la croissance diminue et au-delà, elle s'annule (Hopkins, 2003). La contrainte thermique est une fonction complexe qui varie selon l'intensité (degré de la température), la durée et les taux d'augmentation ou de diminution de la température (Oukarroum, 2007).

3.3.2. Impact du stress thermique chez les plantes

3.3.2.1. Hautes températures

Dans les zones arides et semi-arides d'altitude, le stress thermique peut intervenir même en début du cycle. Karou *et al.*, (1998) observent une forte réduction du nombre de plantes levées par unité de surface, suite aux effets des hautes températures automnales. Ces effets s'amenuisent à mesure que le semis est fait tardivement (Fischer, 1985).

L'effet des hautes températures au semis se manifeste par une réduction de la longueur de la coléoptile (Hazmoune, 2000). Rawson, (1988) réussit à montrer que l'effet pénalisant de l'élévation de la température est surtout dû au fait que la plante n'arrive pas à absorber les

éléments nutritifs et l'eau et les utiliser au rythme imposé par le stress thermique. Hauchinal *et al.*, (1993) remarquent une réduction du rendement des semis tardifs, liée à une diminution du nombre d'épi et du poids moyen du grain, causée par les effets des hautes températures. Ils notent aussi que l'effet pénalisant du stress thermique se matérialise par une accélération du développement et une réduction des dimensions des organes constitutifs de la plante. La résultante est un effet négatif sur la productivité globale de la plante. Wardlaw *et al.*, (1989) montrent que la baisse du rendement due au stress terminal, est corrélée positivement à la réduction du poids moyen du grain et à la variation du nombre de grain/m². L'élévation de la température, tard au cours du cycle de développement de la plante, et particulièrement après anthèse, est une contrainte à l'augmentation des rendements en zone semi-aride (Bouzerzour et Benmahammed, 1994).

L'effet des hautes températures se manifeste par une accélération de la sénescence foliaire et l'arrêt de la croissance du grain (Dakheel *et al.*, 1993). Wardlaw *et al.*, (1989) montrent que la température optimale pour le développement et le remplissage du grain, varie de 12 à 15 °C pour de nombreux génotypes de céréale à paille. Ils observent une diminution de 3 à 5 % du poids du grain pour chaque degré d'augmentation de la température à partir de la base des 12 à 15 °C. Dans l'écart des moyennes de températures de 12 à 15 °C, une réduction de la durée de remplissage est compensée par une augmentation du taux de remplissage, avec pour effet peu de variation du poids moyen du grain (Wardlaw *et al.*, 1989).

3.3.2.2. Basses températures

L'altitude et un climat de type méditerranéen imposent un hiver très froid et pluvieux, le froid hivernal limite la croissance au moment où l'eau est disponible et allonge le cycle de la plante pour l'exposer à la sécheresse du début de l'été (Chenaffi *et al.*, 2006). Les dégâts de gel tardif sont très fréquents sur céréales, rendant l'adoption des variétés précoces trop risquée (Bouzerzour et Benmahammed, 1994). L'adoption de la stratégie de l'esquive comme moyen pour échapper au stress thermique de fin de cycle, est peu opérante dans le cas où les génotypes précoces sélectionnés ne sont pas génétiquement résistants au froid (Mekhlouf *et al.*, 2006).

L'abaissement brutal de la température, en dessous de 0 °C, provoque de nombreuses perturbations au sein du végétal. Lorsque la température chute fortement, des cristaux de glace se forment dans les espaces intercellulaires déshydratant les cellules dont l'eau est appelée vers ces espaces. La membrane plasmique perd sa perméabilité spécifique et il y a perturbation du fonctionnement cellulaire (Nadjem, 2012).

La réversibilité du phénomène n'a lieu que si la structure cellulaire n'est pas fortement endommagée. Lors du dégel, les cellules intactes se réhydratent et redeviennent fonctionnelles (Blouet *et al.*, 1984). La déshydratation des cellules s'accompagne d'une augmentation de la concentration en substances organiques, et en sels minéraux.

D'après Passioura (1996), si le froid persiste, il y a dessèchement foliaire. Les basses températures réduisent la croissance durant l'hiver alors que les plantes peuvent utiliser plus efficacement l'eau stockée dans le sol suite à la faible demande climatique qui caractérise cette période.

CHAPITRE III :

Stratégies d'adaptations des plantes au aux stress abiotiques

Pour lutter les stress abiotiques, les plantes développent plusieurs stratégies adaptatives qui varient en fonction de l'espèce et des conditions du milieu. L'adaptation se définit comme la capacité d'une plante à croître et à donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des stress de périodicités connues. La notion d'adaptation est liée à celles de résistance et de tolérance aux stress. Belhassen *et al.*, (1996) classifient en trois grands types d'adaptation aux stress et qui sont, l'échappement ou esquivé, l'évitement et la tolérance. La tolérance globale d'une plante vis-à-vis du déficit hydrique est la résultante de nombreuses modifications phonologiques, anatomiques, morphologiques, physiologiques et biochimiques. Ces dernières interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Passioura, 2004).

1. Les mécanismes d'adaptation au stress hydrique chez le blé

1.1. Adaptation phénologique

Les rôles de la phénologie dans la contribution à l'adaptation se matérialisent par le décalage du cycle de développement par rapport aux événements climatiques. La phénologie permet d'éviter la coïncidence des phases critiques de développement de cycle de la plante avec l'avènement des accidents climatiques (Brisis, 1995). L'esquivé est une des stratégies d'amélioration variétale qui consiste à raccourcir le cycle d'une variété afin de lui permette de parvenir jusqu'à la maturité durant une période relativement moins stressante. On réduit alors le risque d'une forte perte de rendement, en échange d'une réduction du potentiel, stratégie dite conservatrice (Douib, 2013).

La précocité au stade épiaison est une composante importante d'esquivé des stress de fin de cycle chez le blé dur. L'adoption de variétés à cycle relativement court est nécessaire dans les régions arides à semi – arides compte tenu de la distribution temporelle des précipitations (Mekhlouf *et al.*, 2006). La mise en place d'une stratégie d'esquivé, selon Levitt (1980), conduite à inscrire le cycle de la culture à l'intérieur d'une période au cours de laquelle les potentiels initiaux sols et atmosphère du continuum sol – plante – atmosphère sont à l'optimum ; et permettent d'éviter une baisse du potentiel hydrique de la plante. Ceci est réalisé soit par la voie de techniques culturelles (choix de la date de semis), ou bien par la voie génétique (sélection de variété précoce). De ce fait l'utilité de la sélection sur la base de la précocité au stade épiaison se justifie par le souci de donner à la plante un cycle de développement qui lui permet d'esquiver les contraintes climatiques tels que le froid tardif (Bouzerzour et Benmahammed, 1994), la sécheresse et les hautes températures de fin de

cycle (Van Oosterom *et al.*, 1993). Abbassenne *et al.*, (1998) recommandent que soient étudiés les mécanismes génétiques et physiologiques qui sont à la base du contrôle de la précocité à l'épiaison, pour faciliter le choix de génotypes appropriés dans le recherche d'une plus grande adaptation à la variabilité climatique de la région semi-aride.

1.2. Adaptation morphologique

L'effet de la sécheresse peut se traduire, selon la stratégie adaptative de chaque espèce ou variété, par des modifications morphologiques pour augmenter l'absorption d'eau et / ou pour diminuer la transpiration et la compétition entre les organes pour les assimilés. Ces modifications affectent la partie aérienne ou souterraine (Slama *et al.*, 2005).

La diminution de la surface foliaire des feuilles et du nombre de talles est considérée comme une réponse ou adaptation au manque d'eau (Blum, 1996). Cette réduction de la surface foliaire est un moyen judicieux pour le contrôle des pertes d'eau, en ajustant la consommation en eau chez les céréales, ces dernières sont dites plantes économes (Chaves *et al.*, 2009). D'autre type d'adaptation foliaire développé à plus long terme par les plantes face à un manque d'eau est l'enroulement de la feuille.

L'efficacité de l'extraction de l'eau du sol par les racines figure parmi les types d'adaptation permettant à la plante d'éviter ou, plus exactement, de retarder la déshydratation de ses tissus (Turner *et al.*, 2001). L'augmentation de l'absorption peut être due à l'extension de l'absorption en profondeur et en surface, à la vitesse de croissance et de ramification des racines (Laurent et Sané, 2007). L'absorption d'eau est maximisée par un ajustement autrement dit, un investissement élevé au niveau des racines (Jackson *et al.*, 2000).

1.3. Adaptation physiologique

Lorsque l'évapotranspiration potentielle, déterminée par les caractéristiques de l'atmosphère, devient supérieure à ses possibilités d'alimentation en eau, la plante réagit en fermant ses stomates pour éviter de se dessécher (INRA, 2000). Cependant, il faut garder à l'esprit que les stomates sont des cellules isolées au milieu de l'épiderme et qui possèdent leurs propres mécanismes de régulation de la turgescence. Aussi leur fonctionnement peut être relativement indépendant de la turgescence de mésophylle (Laffray et Louguet, 1991). Ils sont constitués de deux cellules affrontées qui peuvent ainsi se déformer sous l'effet de variations de leur pression hydraulique interne et ouvrir plus ou moins l'ostiole à travers lequel s'échappe l'eau transpirée (Salmi, 2015).

L'augmentation du nombre de stomates par unité de surface pourrait être un des facteurs de résistance au stress hydrique chez les céréales si elle est accompagnée par une bonne activité physiologique (Slama, 2002). L'accroissement de la densité stomatique peut augmenter l'assimilation nette du CO₂ et diminuer la perte en eau. En effet, un nombre élevé de stomates peut engendrer des stomates de petite taille et à fermeture rapide (Djekoun et Ykhlef, 1996).

La fermeture des stomates est déclenchée par une diminution du potentiel hydrique du mésophylle. Une hormone l'acide abscissique (ABA) semble jouer un rôle important de la fermeture des stomates (Hopkin, 2003). L'accumulation d'ABA dans un orange, chez les plantes en conditions hydriques limitantes, est due d'abord à une augmentation de sa synthèse, mais peut être aussi le résultat d'une diminution de sa dégradation ou d'une augmentation de son importation à partir d'un autre compartiment (Cornic, 2008). D'après Tardieu et Simonneau (1998), on peut classer les plantes en deux groupes :

Les plantes dites isohydriques : comme la maïs, ferment rapidement leurs stomates lors d'un déficit hydrique. Ceci conduit à une économie de l'eau du sol disponible, mais entraîne une baisse précoce de la photosynthèse.

Les plantes dites anisohydriques : comme le tournesol, maintiennent tardivement leurs stomates ouverts. L'état hydrique des tissus de ces plantes tend à suivre celui du sol lorsque ce dernier se dessèche.

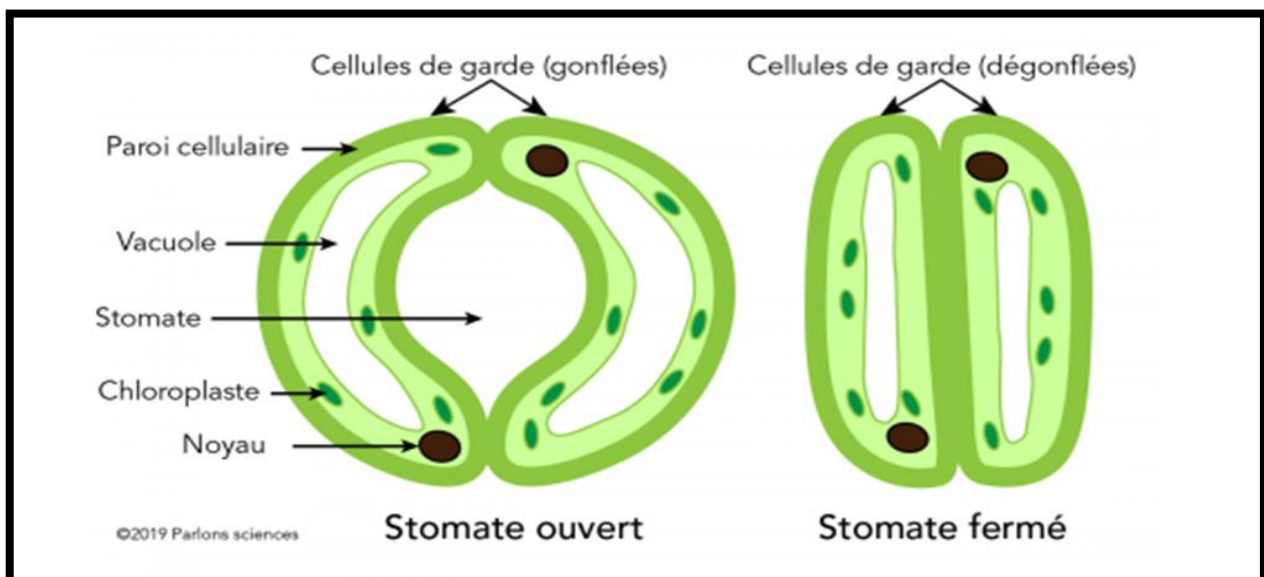


Figure 06 : Mécanismes d'action des cellules de garde face au déficit hydrique.

Pour limiter les pertes en eau par évaporation et aussi l'augmentation de la résistance à l'entrée du CO₂ atmosphérique nécessaire à la photosynthèse, l'économie de l'eau se traduit par une turgescence relative moins affectée par le stress conduisant à une dilution de la chlorophylle (Slayter, 1974 in Mouellef, 2010).

Le maintien d'un potentiel hydrique élevé et lié à l'aptitude à extraire l'eau du sol et à la capacité à limiter les pertes d'eau par transpiration (Turner, 1986). Clark *et al.*, (1991) suggèrent que la teneur relative en eau comme critère de criblage pour la sélection de lignées tolérantes à la contrainte hydrique.

L'ajustement osmotique peut aussi jouer un rôle important en aidant des feuilles partiellement flétries à redevenir turgescents lorsque l'apport d'eau reprend. En aidant la feuille à maintenir sa turgescence, l'ajustement osmotique permet aux plantes de garder leurs stomates ouverts et de prélever du CO₂ pour effectuer leur photosynthèse dans des conditions de stress hydriques modérés (Hopkin, 2003). Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs (El Midaoui *et al.*, 2007). Les solutés responsables de la régulation osmotique sont essentiellement des acides organiques, des acides aminés (proline, glycine-bétaine), des sucres solubles et certains constituants inorganiques (Richards *et al.*, 1997). La fonction principale des solutés compatibles est d'empêcher la perte d'eau pour maintenir la turgescence cellulaire et à maintenir le gradient de la reprise en eau dans la cellule. Ces accumulations de métabolite dans les cellules conduisent à une augmentation du potentiel osmotique et ont finalement abouti à une plus grande capacité d'absorption d'eau par les racines et l'économie d'eau dans les cellules (Salmi, 2015).

2. Les mécanismes d'adaptation au stress salin chez le blé

La tolérance des plantes à la salinité est définie comme étant la capacité des cultures à résister aux effets excessifs des sels au niveau de la rhizosphère (Hamdoud, 2012). D'une façon générale, la tolérance au sel n'est pas constante pour une même espèce ou variété. Elle peut changer en fonction de l'espèce, du génotype, l'âge, de l'état physiologique de l'organe. Pour réaliser cela, la plante doit posséder des mécanismes pour tolérer la salinité (Mahajan et Tuteja, 2008).

2.1. Homéostasie ionique

2.1.1. Exclusion des ions

Selon Sentenac et Berthomieu (2003), la plante empêche le sel de remonter jusqu'aux feuilles. Une première barrière existe au niveau de l'endoderme, couche interne de cellules de la

racine. Cependant, cette barrière peut être interrompue, en particulier lors de l'émergence des ramifications de la racine. D'autres mécanismes limitent le passage de sel des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus.

Il est aussi indiqué que la capacité d'exclusion de (Na^+) et / ou (Cl^-) des tiges est bien corrélée au degré de tolérance au sel. Le maintien d'une faible concentration de (Na^+) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na^+) dans les racines, évitant une translocation excessive aux tiges ; mais, il peut être aussi lié à une mobilité élevée de cet élément dans le phloème. Cependant, certaines mesures physiologiques concordent pour suggérer l'existence d'une expulsion active du sodium cytoplasmique vers l'apoplasme ou vers la vacuole, protégeant ainsi les équipements enzymatiques du cytoplasme dans les organes aériens (Greenway et Munns, 1980).

2.1.2. La compartimentation vacuolaire ou l'inclusion

Un organisme peut difficilement exclure totalement la Na^+ de ses tissus. Chez les plantes, la stratégie la plus efficace pour éviter la toxicité du Na^+ sur des sites métaboliques du cytoplasme est la compartimentation.

La compartimentation vacuolaire consiste à évacuer du cytoplasme les ions Na^+ en excès vers la vacuole afin d'éviter leur effet toxique et inhibiteur à l'encontre des processus enzymatiques (Flowers *et al.*, 1977). Elle peut également se faire à l'échelle de la plante entière, dans les organes les plus vieux ou les moins sensibles (Munns, 1993).

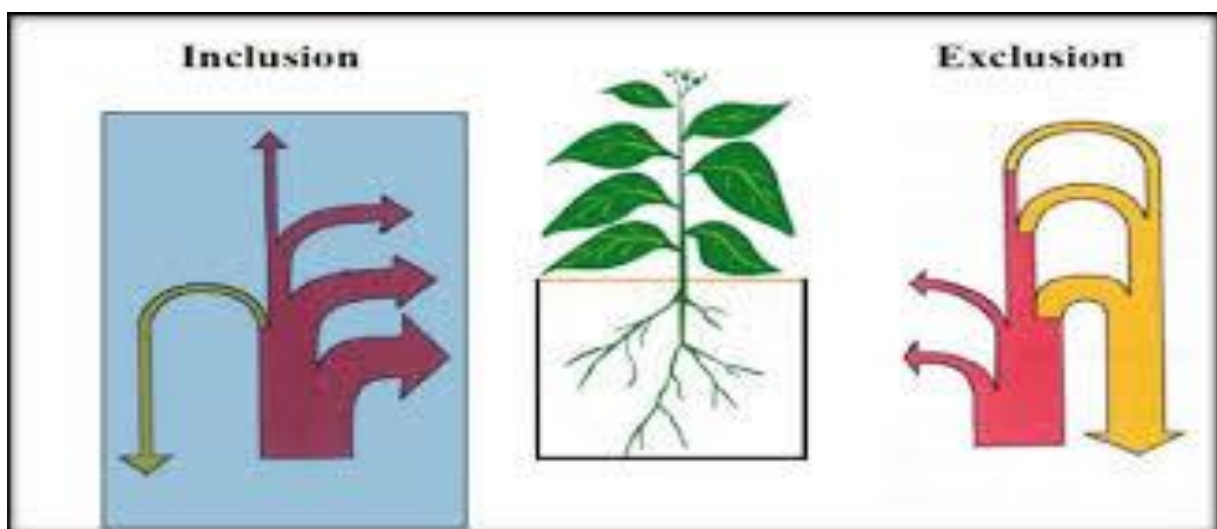


Figure 07 : Illustration des stratégies « exclusion et inclusion » des ions.

2.2. Homéostasie osmotique

Selon El Midaoui *et al.*, (2007) l'un des principaux caractères physiologiques de tolérance aux contraintes du milieu est l'ajustement osmotique. Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs qui peuvent être des ions tels que les K^+ , Na^+ et Cl^- ou des composés organiques tels les sucres solubles (fructose, glucose, tréhalose, raffinose, fructanes) et certains amino-acides (proline, glycine bétaine, β -alaninebétaine, prolinebétaine) conduisant à une réduction du potentiel osmotique permettant ainsi le maintien du potentiel de turgescence. L'accumulation de ces composés a été mise en évidence chez plusieurs espèces végétales soumises à la contrainte saline. Elle varie dans de larges proportions suivant l'espèce, le stade de développement et le degré de la salinité. Les différences d'accumulation des solutés (acides aminés libres, proline et sucres solubles totaux) entre les plantes témoins et les plantes soumises au stress salin sont très importantes.

Ce phénomène permet le maintien de nombreuses fonctions physiologique (photosynthèse, transpiration, croissance...) et peut intervenir à tous les stades du développement du végétal. Il permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques surtout dans les organes jeunes, la proline semblant jouer un rôle dans le maintien des pressions cytosolvacule et de régulation du pH (Hassani *et al.*, 2008).

3. Les mécanismes d'adaptation au stress thermique chez le blé

Les plantes sont incapables d'adapter la température de leurs tissus. Ces dernières ont mis au point plusieurs mécanismes qui leur permettent de tolérer de plus hautes températures, Parmi les mécanismes de tolérance à la chaleur, on citer :

La transpiration, un mécanisme simple et efficace qui met à profit l'énergie d'évaporation de l'eau pour refroidir les feuilles. La fermeture des stomates provoque des augmentations de température de plusieurs degrés.

Le métabolisme C4 : avec l'élévation de la température, la solubilité de CO_2 diminue plus vite que celle de O_2 . Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO_2 dans les plantes en C4 (blé) permettent d'éviter cette contrainte.

La modulation des proportions en acides gras membranaires saturé /insaturé, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrême. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte chaleur.

CHAPITRE IV :

Mécanismes moléculaires et l'amélioration de la tolérance des plantes aux stressés abiotiques

L'amélioration des plantes est basée sur une large utilisation de la variabilité génétique naturelle et sur des méthodes d'exploitation rapides et fiable de cette diversité dans les programmes de sélection. La sélection a joué un rôle déterminant dans l'accroissement de la production agricole au cours du siècle dernier, tant dans les pays développés que dans les pays en développement. Les sélectionneurs de blé dur mettent l'accent sur l'amélioration simultanée du comportement agronomique, de la tolérance aux contraintes environnementales.

Les changements qui se produisent au niveau du métabolisme primaire font partie de la réponse générale au stress. En effet, de nombreux gènes qui interviennent au cours du stress hydrique varient de la même manière pour d'autres stress environnementaux dont le stress salin et thermique (Deepika et Anil, 1999).

1. Mécanismes moléculaires impliqués dans la réponse au stress

La réponse des plantes aux stress abiotiques est complexe. Elle reflète l'intégration de variétés de mécanisme sous-jacent, à différents niveaux d'organisation. L'adaptation des plantes aux contraintes environnementales dépend de l'activation des cascades de réseaux moléculaires impliqués dans la perception du stress, la transduction des signaux, l'expression des gènes spécifiques relatifs aux stress abiotiques. Les stress, de manière générale, et chez les plantes en particulier, sont des sujets de recherche actifs environ 735.000 publications.

1.2. Perception et signalisation d'un stress

Sur le plan moléculaire, elle se manifeste par l'induction d'un ensemble de gènes, dont les produits vont permettre à la plante, de faire face aux stress abiotique. Le profil d'expression des gènes de réponse aux stress est très complexe. Afin que la cellule puisse réagir au stress, elle doit au début convertir les signaux perçus au niveau physique du milieu externe par les récepteurs de la membrane cellulaire, en signaux biochimiques, perçus alors au niveau moléculaires, entraînant une transduction du signal (Virlovet, 2011). La transduction du signal du stress du cytoplasme vers le noyau cellulaire, suivie d'une cascade d'évènements matérialisés par l'accumulation transitoire des ions Ca^{++} , l'activation des protéines de type kinases, l'accumulation de l'ABA et la modification de la structure de la membrane plasmique ; l'activation, dans le noyau, des facteurs de transcription associés à l'expression des gènes de réponse au stress (Figure 08). Les facteurs de transcription contrôlent alors l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress, incluant des changements morpho-physiologiques

et biochimiques. Ces gènes sont régis par deux voies de signalisation : ABA dépendante et ABA indépendante et peuvent être induits rapidement dans la perception du stress ou lentement suite à l'accumulation de l'ABA (Chaves *et al.*, 2003). L'accumulation de l'ABA active plusieurs gènes associés aux stress abiotiques, dont les produits peuvent être des protéines fonctionnelles ou des protéines de régulations.

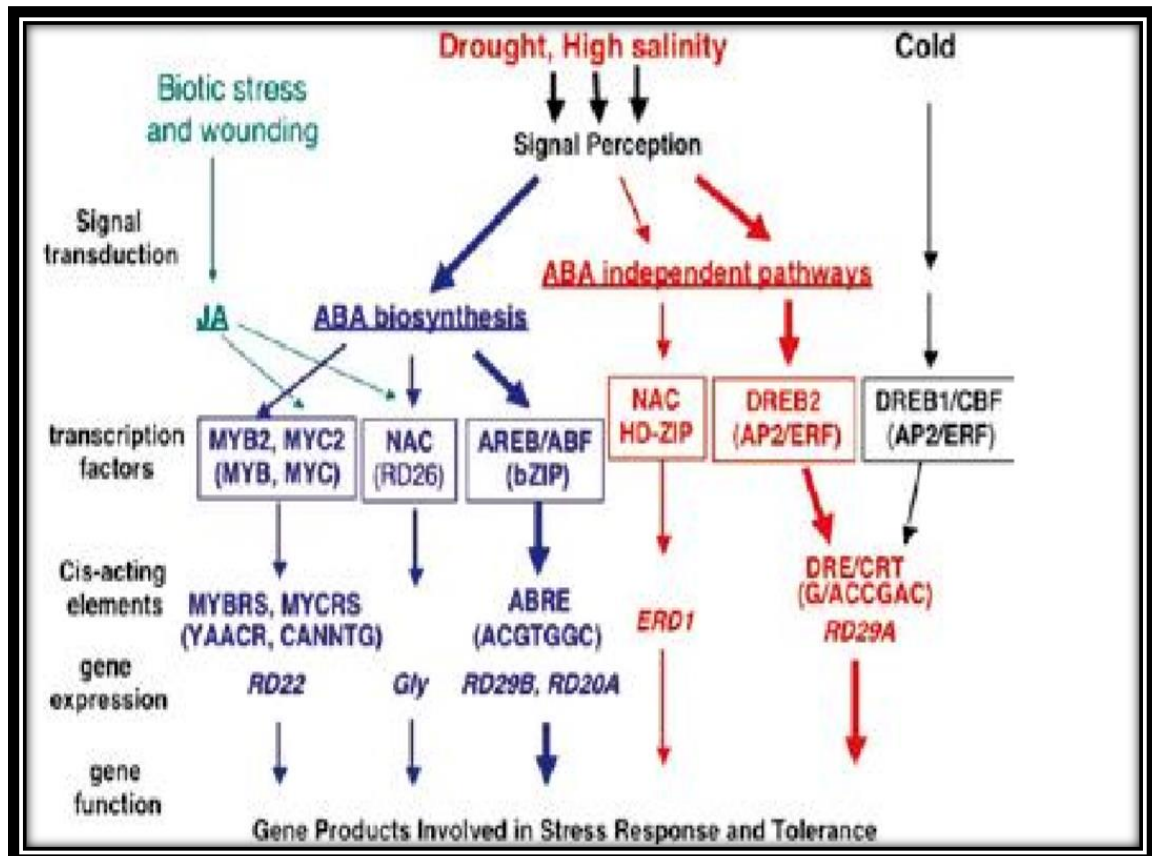


Figure 08: Les voies de signalisations impliquées dans les réponses à différents stress dont la sécheresse (Tardieu *et al.*, 2000)

1.3. Les gènes et leurs produits induits en cas de stress abiotique

Lors d'un stress abiotique, il existe un assortiment de gènes pouvant être exprimé ou réprimé ; les produits de ces gènes, exercent des fonctions dans la réponse et la tolérance des plantes au stress au niveau cellulaire (Wang *et al.*, 2003). Selon des analyses transcriptomiques faites sur *Arabidopsis* et sur le riz, Yamaguchi Shinozaki et Schinozaki., (2007) ont réparti les résultats des gènes induits en conditions de stress abiotique en deux groupes :

-Groupe 1: comprend des protéines dites fonctionnelles, exerçant une fonction dans la tolérance au stress, regroupant ainsi les protéines chaperonnes, les protéines LEA (déhydrines), les enzymes clés de la biosynthèse des osmolytes, les canaux à eau (aquaporines), les transporteurs de sucre et de proline, les enzymes de détoxification et diverses protéases.

-Groupe 2: comprend les protéines dites de régulation. Ce sont généralement, des protéines impliquées dans la régulation de la transduction du signal et de l'expression des gènes de stress. Elles incluent les facteurs de transcriptions, les protéines kinases, les protéines phosphatases, les enzymes impliquées dans le métabolisme des phospholipides, ainsi que d'autres molécules signales. Les gènes régulés par ces facteurs peuvent être impliqués dans la biosynthèse de molécules comme les hormones. Celles-ci peuvent, elles aussi, être impliquées dans la transmission du signal. Parmi ces hormones, l'ABA joue un rôle important dans la tolérance des plantes au stress hydrique, aux salinités élevées et au froid (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

2. Accumulation des osmoticums

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles tels que la proline, le glutamate, le γ -acide aminé butyrique, la glycine-bétaine, du mannitol, du sorbitol, du tréhalose et des déhydrines (Vinocur et Altman, 2005). Ces osmolytes jouent un rôle dans le maintien du métabolisme, en évitant la déshydratation cellulaire et en protégeant les structures membranaires, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant du dedans vers le dehors) d'eau de la cellule. Etant donné que l'augmentation du potentiel osmotique peut s'accompagner d'une accumulation d'ions, les osmolytes vont alors assurer la stabilisation des protéines, la prévention de l'intégrité membranaire ainsi que l'élimination des radicaux libres, tout en évitant la déshydratation cellulaire (Mahajan et Tuteja, 2005).

2.1. Les sucres

Les sucres sont considérés par plusieurs auteurs comme de bons osmorégulateurs qui peuvent jouer un rôle important dans l'ajustement osmotique et l'adaptation des plantes aux stress abiotiques (Slama, 2002). Ce sont des osmolytes compatibles qui s'accumulent principalement dans le cytosol, En conditions du stress, les sucres participent pour une large

part à l'abaissement du potentiel osmotique. En plus de ce rôle protecteur des membranes, il protège les processus par lesquels les enzymes sont synthétisées, ce qui impliquerait une meilleure tolérance de la plante à la dessiccation et donc par voie de conséquence à une meilleure résistance au stress (Duffus et Binnie, 1990). L'accumulation de sucres tels que le saccharose, le tréhalose, les hexoses et les oligosaccharides de la famille du raffinose et des polyols, est obtenue le plus souvent, par une hydrolyse accrue de l'amidon (Plessis, 2009).

2.2.Le mannitol

Le Mannitol est un sucre alcool, il présente la forme réduite du mannose. Il se retrouve très largement distribué chez les végétaux. Son accumulation est souvent mise en évidence lors de stress salins. Cette accumulation entraîne la diminution du potentiel osmotique dans le cytoplasme, il s'ensuit d'une augmentation de l'habileté de ce dernier à retenir l'eau et par conséquent atténuer l'effet de sécheresse physiologique que cause le stress.

2.3.Les bêtaïnes

La betterave est à l'origine du nom bêtaïne, car elle en contient des quantités importantes. Les bêtaïnes, qui ont la particularité d'être méthylées, sont issues soit de la proline, soit d'autres acides aminés. Le terme bêtaïne est utilisé invariablement pour désigner les composés suivants : la glycine bêtaïne, la β -alanine bêtaïne et la hydroxyproline bêtaïne. Elles interviennent au niveau de l'ajustement osmotique, de l'osmoprotection et de la protection des enzymes. En cas de stress salin, on considère que l'intensification du métabolisme de la choline (précurseur de la glycine bêtaïne) peut participer au maintien des flux transmembranaires, par un renouvellement plus intense de la phosphatidylcholine, choline phosphorylée qui est la composante majeure des membranes cellulaires. La glycine bêtaïne est principalement présente au niveau des chloroplastes où elle joue une fonction vitale dans la protection des membranes thylakoïdes et par conséquent dans le maintien de l'efficacité photosynthétique et aussi dans l'osmoprotection en stabilisant les macromolécules et en préservant les membranes sous stress. La relation entre l'accumulation de bêtaïne et la tolérance au stress salin semblerait être liée à l'espèce, voire même au génotype (Hanana *et al.*, 2011).

2.4.La proline

L'accumulation de la proline est considérée comme un critère de sélection de la tolérance au stress. Elle participe comme osmolyte à la rétention de l'eau dans le cytoplasme

ainsi qu'elle protège contre la dessiccation des membrane et la dénaturation des protéines (Ben Ahmed *et al.*, 2010). Sa nature amphiphile lui permettrait des interactions particulières entre les structures hydrophobes des protéines et le milieu aqueux du cytoplasme. Une forte concentration cytoplasmique de proline reste compatible avec les activités métaboliques de la cellule du fait de sa solubilité et son absence de toxicité.

De nombreux gènes codant pour des enzymes impliquées dans l'ajustement osmotique sont surexprimés lors d'un stress osmotique. Par exemple, parmi les gènes évoqués, on trouve la Pyrroline-5-carboxylate synthase, une enzyme clef dans la voie de biosynthèse de la proline. La proline est synthétisée selon deux voies distinctes, via le glutamate et l'ornithine. Dans la voie du glutamate, l'enzyme bi- fonctionnelle clef est la Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS). La première voie de synthèse de la proline, à partir de l'ornithine, recycle l' Δ^1 -pyrroline-2-carboxylate (P2C) grâce à l'ornithine alpha amino-transférase et à la P2C réductase (Delauney et Verma, 1993). La seconde voie enzymatique recycle l' Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate (P5C) grâce à l'ornithineamino-transférase et à la P5C réductase.

D'après Hamida-Sayari et al, (2005) ; Gill et Tuteja, (2010), la surexpression de P5CS chez la tomate transgénique entraîne l'augmentation du taux de cette molécule sous conditions de stress salin (Hamida-Sayari et *al.*, 2005 ; Gill et Tuteja, 2010). D'après Vendrus-colo et *al.*, (2007), La surexpression de P5CS a également augmenté la tolérance au stress de la pomme de terre, du riz et du blé transgéniques en raison de l'augmentation de la teneur en proline.

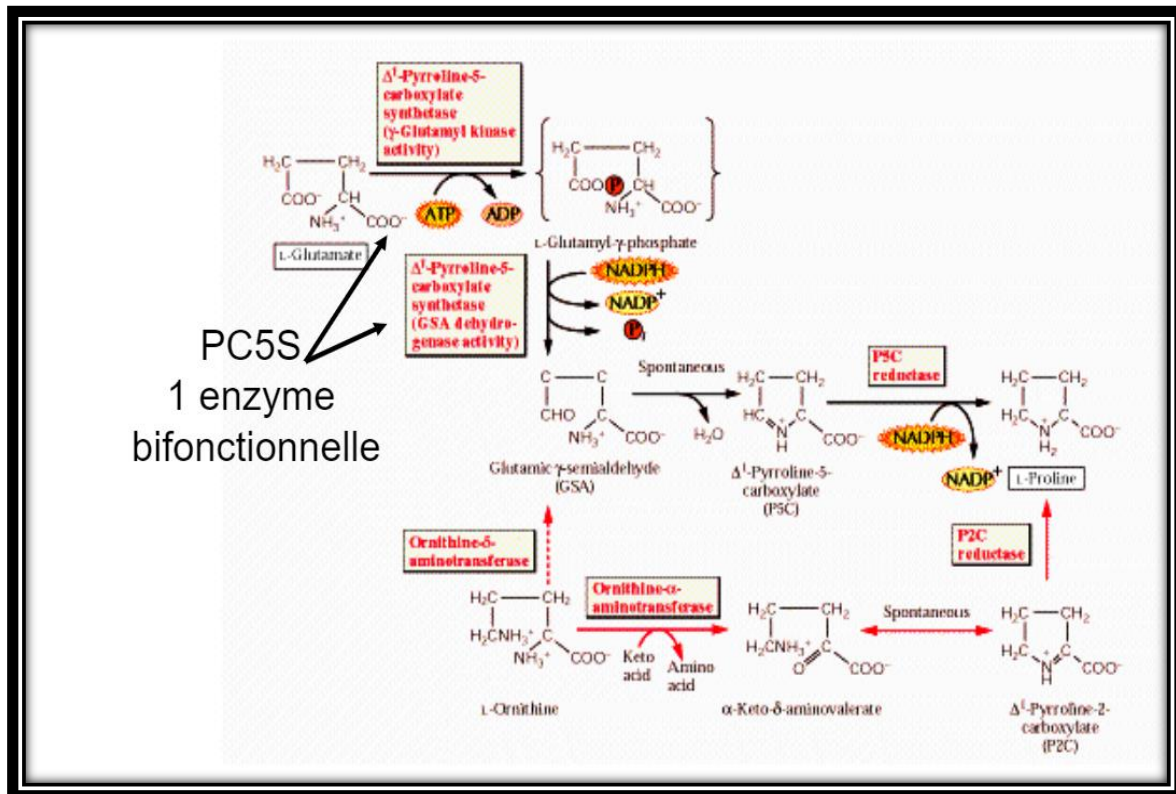


Figure 09: voies de biosynthèse de la proline.

3. Biosynthèse des hormones végétales

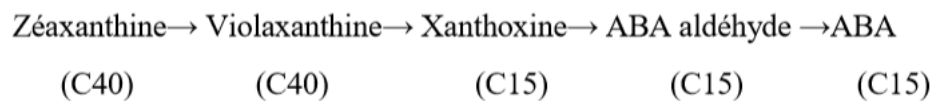
Par définition, une hormone végétale est une substance qui, libérée dans un organisme, modifie l'activité des autres cellules qui lui sont spécifiquement sensibles. On connaît six types d'hormones végétales pour lesquels on peut distinguer (Casal, 2002) : Auxines, gibbérellines, cytokinines, brassinostéroïdes, L'éthylène et l'acide abscissique. Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, éthylène ou autres. En effet, plusieurs gènes induits par les stress sont régulés par l'ABA. Ce dernier joue un rôle important dans la fermeture des stomates et l'induction de l'expression des gènes (Dubos, 2001). Ober et Sharp, (1994) mentionnent que l'ABA est nécessaire pour l'accumulation de la proline sous faible potentiel.

3.1.L'acide abscissique.

L'acide abscissique (ABA) est une phytohormone initialement impliquée dans l'abscission des feuilles et la dormance des bourgeons. Aujourd'hui, l'ABA est considéré comme le composant clé de l'adaptation des végétaux aux stress abiotiques, notamment la sécheresse et le stress salin (Finkelstein *et al.*, 2002). L'ABA est présent chez les plantes supérieures, les

mousses, les algues, les champignons et les cyanobactéries, mais pas chez les autres bactéries, les archées ni les hépatiques.

Deux voies de biosynthèse ont été successivement proposées pour l'ABA, la première dite voie en C15 correspondrait à la condensation de 3 molécules d'isopentenyl pyrophosphate selon un mécanisme analogue à celui de la synthèse des Gibbérellines (Kermode, 2005). La deuxième voie dite en C40 a été caractérisée plus récemment, elle correspond à une coupure de carténoïdes en C40 du type zeaxanthine selon la séquence (Seo *et al.*, 2004).



Lors de situations stressantes, la forte alcalinisation de l'apoplaste ralentirait le processus de simple diffusion de l'ABA vers le cytosol. Ce fait, ajouté à la difficulté de transporter l'ABA du cytosol à l'apoplaste pour son transport vers les cellules cibles, rend nécessaire l'existence de transporteurs. L'identification des transporteurs ABA dans les membranes des cellules cibles, telles que les membranes des cellules occlusives, a résolu le problème de la manière dont l'ABA parvient à pénétrer dans les cellules lorsque le transport passif décroît dans des conditions de stress.

3.2. Rôles de l'acide abscissique

Cette phytohormone peut induire ou prolonger la dormance des graines les conditions environnementales ne sont pas optimales pour initier la germination. La maturation de la graine est également caractérisée par une accumulation des réserves et l'acquisition de la tolérance à la dessiccation.

Une concentration élevée en ABA, y compris en ABA exogène, a un effet inhibiteur sur la croissance dû à la fois à une diminution de l'extensibilité cellulaire et à une inhibition de la division cellulaire (Liu *et al.*, 1994). Néanmoins, le fait que les mutants déficients dans la synthèse de l'ABA, présentent une croissance réduite (même en l'absence de stress) montre qu'à une plus faible concentration, l'ABA a un effet positif sur la croissance (Barrero *et al.*, 2005). Lorsqu'il est suffisamment concentré, l'ABA joue le rôle d'antagoniste de l'auxine, en inhibant l'élongation de la racine, mais à de plus faibles concentration, l'ABA peut induire la croissance des racines (Himmelbach *et al.*, 1998).

Le maintien de l'état de turgescence au niveau cellulaire lors d'un stress hydrique est indispensable pour la survie de la plante. Ce processus est associé aux divers processus de régulation stomatique, dans un premier temps, puis en second temps à l'accumulation de solutés compatibles (Ben Ahmed *et al.*, 2010). Un déficit hydrique est détecté par les racines en contact direct avec les zones desséchées du sol (Pirzad *et al.*, 2011). La synthèse d'acide abscissique (ABA) est alors induite dans les racines. L'ABA est une phytohormone dont le rôle essentiel est le maintien du fonctionnement de la plante en situation de stress (Jiang et Yu, 2009).

L'ABA produit est ensuite véhiculé jusqu'aux parties aériennes via les vaisseaux du xylème (Rodriguez-Gamir *et al.*, 2010). Ce processus prend place avant que l'abaissement du potentiel hydrique du sol n'entraîne de changement notable du potentiel hydrique foliaire. Ceci suggère que l'ABA, qui contrôle la fermeture stomatique des feuilles, est le signal racinaire permettant de réduire le flux transpiratoire lors d'un déficit hydrique (Li et Assmann, 2010). Plusieurs études ont montré que le sel engendre une accumulation de l'ABA au niveau foliaire mais les effets du sel restent tout de même loin d'être contrôlés par l'ABA.

L'ABA active plusieurs gènes associés aux stress, dont les produits peuvent être des protéines fonctionnelles ou des protéines de régulations (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 2007). Parmi les gènes induits par l'ABA, certains sont impliqués dans la réponse précoce (induite en quelques minutes) à la contrainte et d'autres dans la réponse tardive (plusieurs jours). Cela indique qu'il existe un nombre important des voies de transduction associées à la sécheresse (Chaves *et al.*, 2003): voie dépendantes de l'ABA et voie indépendantes de l'ABA.

4. Synthèse des protéines liées à la tolérance aux stress abiotiques : impliquées dans la protection des structures cellulaires

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et de ce fait de nombreux chercheurs abordent la résistance au stress par l'isolement et l'étude de ces molécules (Campalans *et al.*, 1999). Schulze *et al.*, (2005) ont écrit qu'une partie des protéines induites ont une fonction directe dans l'augmentation de la tolérance au stress (protéines fonctionnelles), d'autres ont une fonction dans la chaîne de transduction (protéines régulatrices) qui aboutiront à la production de protéines fonctionnelles.

4.1. Les déhydrines

Les déhydrines (DHN) font partie des protéines LEA (Late Embryogenesis-Abundant), s'accumulant très fortement pendant la phase tardive de la maturation des graines, mais aussi dans les tissus végétatifs en réponse : à la déshydratation, aux basses températures, à la salinité et à l'application de l'ABA (Hamla, 2016). Elles agissent comme chaperons dans la protection des protéines et des structures membranaires pendant la déshydratation (Bravo *et al.*, 2003). Ces protéines peuvent protéger les autres macromolécules ou structures cellulaires aidant à maintenir l'intégrité des membranes cellulaires (Longxing *et al.*, 2010). En effet, lorsque les plantes subissent un stress violent, les composés cellulaires ont tendance à se cristalliser, provoquant de nombreux dommages au sein de la cellule. Ce phénomène peut être contrecarré par les LEA, qui peuvent agir comme des solutés compatibles pour augmenter la viscosité du milieu intracellulaire et ainsi éviter sa cristallisation (Ramanjulu et Bartels, 2002).

Les déhydrines basiques s'expriment durant la déshydratation, alors que les déhydrines acides sont impliquées dans l'acclimatation au froid. Selon Danyluk *et al.*, (1998) l'accumulation de la déhydrine acide WCOR410 près de la membrane, sous conditions de basses températures, est un signe d'implication de cette protéine dans le contrôle du processus de la cryo-protection des membranes. Le fraisier transgénique, qui surexprime le gène WCOR410 de la déhydrine acide du blé, se montre tolérant aux basses températures (Houde *et al.*, 2004). La sur-expression du gène *hva1* chez le riz induit la résistance aux stress salin et hydrique (Xu *et al.*, 1996).

4.2. Les aquaporines : pour modifier la conductivité hydraulique des tissus

Les plantes se doivent de maintenir leur statut hydrique, tout au long de leur développement et dans des conditions environnementales parfois sévères. Elles équilibrent leur état hydrique en ajustant la conductibilité de l'eau de leurs tissus (Maurel et Chrispeels, 2001). L'absorption de l'eau se fait au niveau moléculaire grâce aux aquaporines. Les aquaporines peuvent réguler la conductivité hydraulique et augmenter de 10 à 20 fois la perméabilité à l'eau des membranes. Elles peuvent intervenir dans la réponse des plantes à divers stress biotiques et abiotiques (Maurel et Chrispeel, 2001). L'expression et l'activité des aquaporines sont modulées par la déshydratation. Smart *et al.*, (2001) ont montré que la répression des gènes d'aquaporines diminue la perméabilité à l'eau des membranes et peut conduire à la conservation cellulaire de l'eau pendant des périodes de contrainte hydrique. En

revanche, il y a des exemples de gènes d'aquaporines, qui sont exprimés pendant le stress hydrique ayant pour résultat une plus grande perméabilité et une augmentation du flux de l'eau (Yamada *et al.*, 1997).

4.3. Les protéines HSP (heat shock proteins):

Les plantes luttent contre le stress par la synthèse de plusieurs substances chimiques, particulièrement des protéines. En condition de stress thermique, la cellule active l'expression de protéines spécialisées connues sous le nom de protéines de choc thermique ou Heat Shock Proteins : HSP », néanmoins, on les trouve également surexprimées lors de l'exposition des plants à la sécheresse, ou à des fortes teneurs en sel (Wang *et al.*, 2004).

Les HSP sont des chaperonnes référencées selon les conditions de stress qui ont permis leur identification. Les chaperonnes constituent des composants majeurs impliqués dans le maintien de l'homéostasie cellulaire en conditions normales et de stress. Ces protéines jouent un rôle dans l'adaptation de la plante, elles assurent une protection lors d'un second stress et induisent ainsi une tolérance aux agressions qui suivent. De ce fait de nombreux chercheurs abordent la résistance au stress par l'isolement et l'étude de ces molécules. Les résultats de nombreuses études laissent supposer que les HSP sont impliquées dans des mécanismes de tolérance aux hautes températures (Campalans *et al.*, 1999). Elles se répartissent en 5 classes majeures, nommées en fonction du poids moléculaire des protéines : les HSP 100, HSP 90, les HSP 70, les HSP 60 et les sHSP (small heat shock proteins).

Les HSP100 agissent au niveau de deux principaux phénomènes ; d'un côté, l'aptitude à renaturer les protéines mal repliées et ainsi prévenir l'agrégation protéique et, de l'autre côté, la capacité de dégrader les protéines (Lee *et al.*, 2004).

Les protéines HSP 90 et HSP 70 jouent un rôle dans la structure et l'assemblage des protéines au sein du cytoplasme, de la mitochondrie et du réticulum endoplasmique ; ces protéines peuvent, d'autre part, participer au réassemblage des structures cellulaires endommagées par le choc de température. En plus de ces rôles, les membres de la famille HSP90 contribuent à de nombreux processus cellulaires, dont la transduction des signaux ainsi que le repliement, le transport cytoplasmique de précurseurs protéiques ou de récepteurs hormonaux, la dégradation des protéines et le contrôle du cycle cellulaire (Sreedhar *et al.*, 2004).

Des travaux récents ont montré que les protéines HSP 70 sont associées aux mouvements des protéines dans et à travers les différents compartiments de la cellule

eucaryotique. La fonction générale de ces protéines est d'assurer le bon repliement des protéines cellulaires. Les protéines HSP70 qui sont synthétisées constitutivement sont responsables du repliement adéquat des protéines nouvellement synthétisées. Les protéines HSP70, dont la synthèse est induite dans le cas d'un stress comme le choc thermique, ont une tâche différente mais connexe : elles protègent les protéines contre la dénaturation préviennent l'agrégation des protéines dénaturées (Ellis, 1990) et aident à la renaturation des protéines dénaturées (Ellis, 1990). Elles sont aussi impliquées dans les transports protéiques, la transduction du signal et l'activation de la transcription. Une hypothèse est que la HSP70 empêche la dénaturation protéinique pendant le stress.

Les protéines HSP-60 sont présentes dans le cytoplasme des cellules, ainsi que dans quelques organelles comme la mitochondrie, chloroplaste (Pecker et Craig, 1994). Ces protéines de 60 kDa s'associent à des protéines dénaturées et inhibent l'agrégation de ces protéines. Ceci facilite la renaturation des protéines dénaturées, par l'entremise d'autres protéines de la famille HSP (Martin *et al.*, 1992). Les chaperonines HSP 60 sont impliquées dans le transport des protéines mitochondriales codées par le noyau et synthétisées dans le cytoplasme.

Les HSPs (small heat shock proteins) peuvent jouer un rôle structurel pour conserver l'intégrité de la membrane cellulaire pendant le stress.

5. Biotechnologie et approches moléculaires pour la tolérance aux stress abiotiques

De nombreux chercheurs ont axé leurs travaux notamment sur la sélection des variétés adaptées aux régions à fortes contraintes abiotiques, soit par une amélioration génétique qui reste sans doute le moyen le plus efficace, soit par une méthode approfondie des différents mécanismes d'adaptation (Hazmoune, 2000). Un paramètre de sélection doit être simple à mesurer, reproductible d'un stade à l'autre et doit présenter, autant que possible, une corrélation avec la production en grains de la variété (Ben Salem *et al.*, 1997).

La génomique végétale est entrée dans l'ère de l'analyse fonctionnelle des gènes en s'appuyant sur les séquences des génomes, des collections de mutants induits et sur la variabilité naturelle de certaines espèces sauvages comme *Arabidopsis thaliana* ou cultivées comme le riz ou le maïs. Ces ressources génétiques permettent grâce à des outils d'analyse sophistiqués, d'associer un gène à une fonction physiologique et in fine à un caractère agronomique. Cette connaissance est utilisée soit en sélection de type conventionnel perfectionnée par la possibilité de suivre les régions d'intérêt du génome à l'aide de

marqueurs moléculaires (sélection assistée par marqueurs ou SAM), soit pour modifier par génie génétique certains gènes qui sont ensuite introduits par transgénèse.

5.1. Les marqueurs moléculaires

L'utilisation des marqueurs moléculaires renforce la sélection classique. Elle identifie et étiquette les gènes d'intérêts. Un marqueur moléculaire est un locus polymorphe qui renseigne sur le génotype de l'individu qui le porte. Un bon marqueur doit être à hérédité simple, multi-allélique et codominant. Les marqueurs moléculaires correspondent donc au polymorphisme révélé au niveau de l'ADN. L'analyse de ce polymorphisme par les techniques de biologie moléculaire s'adresse à l'ensemble du génome, qu'il soit ou non traduit en protéines, et est indépendante des conditions de l'environnement.

La sélection assistée par des marqueurs (SAM) améliore la gestion et la manipulation de la variabilité génétique pour construire des génotypes cumulant des gènes favorables. Grâce aux marqueurs nucléaires, il devient, en effet possible, d'une part, de mieux lire le génotype à travers le phénotype, et d'autre part, de contrôler les recombinaisons entre locus en cause. Ceci est d'autant plus intéressant que les marqueurs morphologiques car ils sont relativement peu influencés par la fluctuation environnementale. Ils sont aussi indépendants de l'organe mesuré ou analysé du stade de développement du sujet concerné. La SAM devient de plus en plus un complément nécessaire aux schémas de sélection classique d'amélioration des céréales (Benderradji, 2013).

Les marqueurs moléculaires directement issus du polymorphisme existant au niveau de l'ADN, sont désormais utilisés fréquemment pour l'analyse des ressources génétiques et dans les programmes d'amélioration des plantes. Ces méthodes peuvent être regroupées en deux grandes catégories :

- les marqueurs de type RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) qui se repose sur la mise en évidence de la variabilité de la séquence nucléotidique de l'ADN génomique après digestion par des enzymes de restriction ;
- les marqueurs basés sur la méthode de PCR (Polymerase Chain Reaction). Les marqueurs basés sur la technique PCR tendent à remplacer les systèmes classiques (les marqueurs morphologiques, iso-enzymatique et RFLP) et deviennent très nombreux. Les plus largement utilisés chez le blé sont les microsatellites ou SSR (Simple Sequence Repeat) ; L'AFLP, (Amplified Fragment Length polymorphisme), la RAPD

(Randomly Amplified Polymorphic DNA), ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat) et SNP (Single Nucléotide Polymorphisme).

Le choix du système de marquage dépend de l'objectif précis fixé. En effet, les marqueurs RFLP et microsatellites sont spécifiques de locus, codominants et sont utilisés généralement pour la cartographie et la détection de QTL (Quantitative Trait Loci) tandis que les marqueurs RAPD et AFLP sont dominant, non spécifiques de locus et servent essentiellement à la saturation d'une région du génome au voisinage d'un gène d'intérêt en vue de son clonage. (Hernandez *et al.*, 1999).

Chez le maïs, il a été démontré qu'il est possible d'introduire par sélection assistée par marqueurs plusieurs régions du génome impliquées dans le rendement en condition de stress hydrique (Ribaut *et al.*, 2007).

Dans le cas du riz qui est une espèce qui consomme beaucoup d'eau (de l'ordre de 5 000 litres pour un kilogramme de grains) (Shen *et al.*, 2001) la sécheresse affecte de plus en plus les riz pluviaux. Un système racinaire profond et vigoureux est un caractère recherché pour subvenir aux besoins de la plante pendant des périodes de sécheresse qui affectent d'abord les couches supérieures du sol. A partir d'études mettant en évidence l'existence de gènes déterminants l'architecture racinaire, des marqueurs moléculaires des régions chromosomiques correspondantes ont été identifiés et ont été utilisés pour les transférer à d'autres variétés. Des chercheurs ont montré que l'orge sauvage (*Hordeums pontaneum*) présente une source de gènes de tolérance à la sécheresse pour l'orge cultivée (*Hordeum vulgare*) en région méditerranéenne et également de gènes qui peuvent améliorer le rendement en conditions non limitantes (Baum *et al.*, 2003).

5.2.Le génie génétique

L'introduction directe d'un petit nombre de gènes par génie génétique offre une alternative attrayante et une approche rapide pour l'amélioration de la tolérance aux stress abiotiques. La stratégie basée sur le génie génétique repose sur le transfert d'un ou plusieurs gènes qui codent soit pour un processus biochimique soit comme terminateurs de la voie des signaux de transcriptions. Les produits résultants de l'action des gènes introduits apportent une certaine protection, directe ou indirecte, vis à vis des stress abiotiques (Benderradji, 2013).

De nombreux travaux ont été réalisés depuis une quinzaine d'années majoritairement sur des plantes modèles. Une première voie d'amélioration biotechnologique de la tolérance

au déficit hydrique consiste à provoquer l'accumulation de métabolites protecteurs de la dessiccation par surproduction d'enzyme de leur métabolisme. Les gènes correspondants sont isolés de plantes ou de micro-organismes. De bons exemples concernent la production de glycine bêtaïne chez *Arabidopsis* et le colza, de fructane de sorbitol et de tréhalose chez le tabac et la pomme de terre. Les résultats sont variables et en particulier les concentrations de métabolites qui ne perturbent pas la physiologie de la plante sont parfois insuffisantes pour une protection efficace (Chenet *et al.*, 2002 ; karim *et al.*, 2007)).

Une autre possibilité consiste à prévenir l'entrée en sénescence en jouant sur le métabolisme hormonal. On sait depuis longtemps que la pulvérisation de cytokinine sur des feuilles âgées prévient leur entrée en sénescence. Un gène dont le promoteur est induit lors de l'entrée en sénescence (isolé d'un gène de protéine-kinase du haricot) et associé à une séquence qui code pour une iso-pentenyl transférase a été introduit par transformation dans le tabac. Dans ces conditions le niveau de cytokinine dans les cellules de feuilles augmente dès que celles-ci commencent leur processus de sénescence pendant un stress hydrique prolongé, ce qui retarde cette dernière et permet à la plante de reprendre un métabolisme normal dans l'éventualité d'une suspension du stress (Rivero *et al.*, 2007).

Le maintien de la turgescence racinaire est primordial pour la croissance du système racinaire au cours des épisodes de déficit hydrique. Cette turgescence dépend du volume de la vacuole qui en réaction concentre des solutés dans cette perspective. Une façon d'augmenter cette tendance à l'accumulation de cations dans la vacuole est d'activer la pompe à proton qui dans un premier temps va acidifier la vacuole. En réaction l'antiport sodium/proton va être activé de sorte que les protons soient échangés avec les cations cytoplasmiques, ce qui aura pour conséquence d'augmenter l'appel d'eau vers la vacuole et de provoquer la turgescence cellulaire. Une conséquence indirecte sera une augmentation de la masse racinaire, une reprise plus rapide des plantes après un épisode de sécheresse. Cette stratégie a été appliquée au maïs avec succès (Park *et al.*, 2005)).

Les facteurs de transcription régulent et d'une certaine manière coordonnent l'activité d'ensembles de gènes impliqués dans un processus biologique. Il est donc raisonnable de penser moduler plus efficacement la réponse au déficit hydrique en modifiant la régulation d'un facteur de transcription plutôt qu'en modifiant un gène particulier du réseau (Karaba *et al.*, 2007).

Dans ce contexte les gènes codant pour les Late Embryogenesis Protein Abundant (LEA), qui s'accumulent au cours de la dessiccation du grain et dans les tissus végétaux,

lorsque la plante expérience le déficit hydrique, ont émergé récemment comme des candidats attractifs pour la génomique de la tolérance au stress (Benderradji, 2013).

5.3.CRISPR/Cas9

La dernière technologie découverte est la technologie CRISPR/Cas9 (des acronymes anglais « Clustered Regularly Interspaced Palindromic Repeats » / « CRISPR Associated Protein9 »).

C'est à l'heure actuelle la nucléase la plus utilisée et étudiée que ce soit en recherche fondamentale ou appliquée, en biologie animale et humaine, végétale et microbienne. La modification ciblée d'une séquence d'ADN dans le génome d'une plante peut désormais être réalisée par le biais de nucléases dirigées. Parmi elles, le système CRISPR/Cas9 est le plus prometteur. Son application en recherche devrait permettre de progresser très rapidement dans l'analyse des mécanismes biologiques et vers la création de variétés adaptées à une agriculture durable et performante. La grande avancée qu'apporte cette nucléase par rapport aux technologies plus anciennes n'est pas liée à sa fonction qui reste identique, mais à son accessibilité technique et financière qui en fait un outil potentiellement abordable à davantage de laboratoires et permettant des éditions multiciblesse qui était impossible avec les technologies précédentes.

L'étude du système CRISPR/Cas9 a impliqué de nombreuses équipes dans le monde, parmi lesquelles les chercheurs français Philippe Horvath et Isabelle Charpentier ont joué un rôle déterminant. Le système CRISPR/Cas9 a déjà été appliqué à une large gamme d'espèces végétales. On compte ainsi, des tolérances aux maladies à l'oïdium chez le blé, au feu bactérien chez le riz et à des virus chez le concombre, et des modifications de profils de maturation chez la tomate. Une équipe de chercheurs de l'Université Purdue et de l'Académie des Sciences de la Chine a développé une variété de riz produisant 25 % à 35 % de grains en plus, grâce à des mutations effectuées sur 13 gènes associés à la phytohormone acide abscissique. Cette dernière a un rôle important dans la tolérance au stress des plantes et la suppression de la croissance (Sovová *et al.*, 2016).

CONCLUSION

Conclusion

Divers stress abiotiques, tels que la sécheresse, la salinité et la chaleur sont les principales contraintes à la production agricole. La réponse des plantes aux variations de ces contraintes, varie selon le type de stress et les caractéristiques de la plante. Un stress affecte la physiologie de l'organisme en altérant son métabolisme, sa croissance et son développement. Par ailleurs, la plante doit disposer des stratégies et des mécanismes d'adaptation qui lui permettent de supporter ces contraintes. La compréhension des bases moléculaires de la réponse des plantes à ces conditions environnementales a été au centre des recherches au cours des dernières décennies.

Au-delà de la sélection classique, différentes techniques biotechnologiques peuvent être utilisées pour améliorer la tolérance aux stress abiotiques dans le but d'augmenter, de stabiliser la productivité des plantes cultivées.

Plusieurs gènes / voies et réseaux de régulation impliqués dans les réponses au stress ont été élaborés en utilisant différentes approches. Un bon nombre de ces composants ont été utilisés pour concevoir la tolérance au stress abiotique dans les plantes modèles et les plantes cultivées via des approches biotechnologiques et / ou de sélection classiques. Le succès de la génération de plantes tolérantes au stress a été atteint dans une certaine mesure, ce qui a entraîné une augmentation du rendement des cultures.

L'utilisation des marqueurs moléculaires devient un outil essentiel dans les programmes de sélection. Les marqueurs moléculaires permettent de suivre les gènes influençant les performances, a ouvert la voie à une amélioration des évaluations.

Aujourd'hui, l'utilisation du système CRISPR/Cas9 permet de créer des mutants à la demande pour étudier les fonctions des gènes, leurs interactions ou leur régulation dans n'importe quelle voie métabolique. Il ouvre des perspectives presque illimitées de combinaisons de nouveaux allèles d'intérêt identifiés dans des espèces même sexuellement incompatibles.

En effet, développer des plantes tolérantes aux stress abiotiques permettrait en partie de résoudre les problèmes d'autosuffisance alimentaire de nombreux pays. Le but est la réduction du fossé existant entre les potentialités de rendement dans les conditions optimales et le rendement sous contrainte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Liste des références

- **Abbassenne .F, Bouzerzour. H, Hachemi. L ; (1998).** phénologie et production de blé dur (*triticumdurumdesf*) en zone semi- aride. Ann. Agron. Ina. N° 18, p24-36.
- **Alem.C ,etal ; (2002).** Adaptations hydrique et photosynthétique du blé dur et du blé tendre au stress salin. C. R. Biologies, Vol. 325, p1097-1109.
- **Attia.F, Garcia .F, Dedieu.F, Ben mariem.F, Kasraoui M.F, Lamaze T ; (2007).** Effet du stress hydrique sur la photosynthèse et la maturité phénologique du cépage Fer Servadou. 8ème Symposium International d'Enologie, Bordeaux, 25-27 juin, France.
- **Baum .M, Grando .S, Bakes .G, Jahoor .A, Sabbagh .A, Ceccarelli .S., (2003).** QTLs for agronomic traits in the mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross 'Arta'X *H. spontaneum* 41-1. TheorAppl Genet 2003; 107 : 1215-25.
- **Belhassen.E, This .D, Monneveux.PH ;(1996).** L'adaptation génétique face aux contraintes de sécheresse. Synthèse. Cahier agriculture N° 4, p251-261.
- **Benbelkacem .A; (2000).** Evaluation du progrès génétique chez quelque variété de blé dur (*triticumturidumLvardurum*) cultivées en Algérie. Options méditerranée 6 ; p105-110.
- **Benbelkacem.A, Kellou.K; (2001).** Évaluation du progrès génétique chez quelques variétés de blé dur (*Triticumturgidum L. var. durum*) cultivées en Algérie. Options méditerranéennes, 6 : p105-10.
- **Benbelkacem .A, Sadli .F, Brinis .L; (1995).** Research on durum wheat quality in Algeria. Options Mediterraneennes. Serie A: Seminairesmediterraneens (CIHEAM).
- **Blouet.A, Gaillard B, et Masse J; (1984).** Le gel et les céréales. Perspectives Agricoles 85: p20-25.
- **Blum .A; (1996).** Cropresponses to drought and the interpretation of adaptation plant growthregulation, 20 : p135 – 148.
- **Bonjean.A; (2001).** Histoire de la culture d n sont céréales et en particulier celle de blé Tendre (*TriticumaestivumL.*). Dossier de l'environnement de l'INRA, p 21- 29-37.
- **Bouakez.D et Hamadouche.I ; (2015).** Effet du stress hydrique au stade de germination sur la croissance de quelque génotype du blé dur (*TriticumdurumDesf.*).Mémoire. Université Frères Mentouri ,Constantine, p 1-5-15-20-22-25.
- **Boulal .H , Zaghouane .O, EL Mourid .M, Rezgui .S ; (2007).** Guide pratique de la conduite des céréales d'automne (blés et orge) dans le Maghreb (Algérie, Maroc, Tunisie), Ed. ITGC, INRA, ICARDA, Algérie, p 176.

Liste des références

- **Bousnae.I ; (2012).** Approches génomiques de l'amélioration du blé dur pour la tolérance aux stress abiotiques. Mémoire master. Université des frères Mentouri, Constantine Faculté Biologie et Ecologie Végétale, p 3-46-47.
- **Bouzerzour.H, Benmhamed.A; (1994).** Environmental factors limiting barley grain yield in the high plateaus of eastern Algeria. *Rachis* N° 12, p12-14.
- **Boyer J.S; (1982).** Plant productivity and environment. *Sci, New series.* 218, p443 - 448.
- **Bravo .J.M, Campo .S, Murillo .I, Coca .M & San Segundo .B; (2003).** Fungus-and wound-induced accumulation of mRNA containing a class II chitinase of the pathogenesis-related protein 4 (PR-4) family of maize. *Plant molecular biology*, 52(4), 745-759.
- **Brinis.L; (1995).** Etude de quelques mécanismes de tolérance de la sécheresse et de la déterminisme génétiques chez le blé dur *triticumdurumdesf* , Thèse de doctorat d'état, université d'Annaba, p 159.
- **Campalans .A, Messeguer .R, Goday .A, Pagès .M; (1999).** Plant responses to drought, from ABA signal transduction events to the action of the induced proteins. *Plant Physiology and Biochemistry*, 37(5), 327-340.
- **Chaves.M.M, Flexas .J; Pinheiro .C; (2009).** Photosynthesis underdrought and saltstress:regulationmechanismsfromwhole plant to cell. – *Ann. Bot.* 103, p 551–560.
- **Chellali.B; (2007).** Marché mondial des céréales : L'Algérie assure sa sécurité alimentaire. <http://www.lemaghrobdz.com/admin/folder01/une.pdf>.
- **Chen .THH, Murata .N., (2002).** Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *CurrOpin Plant Biol* ; 5: 250-7. 24.
- **Chenafi.H, Bouzerzour.H, Aidaoui.A, et Saci .A; (2006).** Yield response of durum wheat (*Triticum durum*, Desf) cultivar Waha to deficit irrigation under semi arid growth conditions. *Asian Journal plant Science*; 5, p854-860.
- **Clarke J. M, Romagosa .I, DePauw.R.M; (1991).** Screening durum wheat germplasm for dry growings conditions. Morphological and physiological criteria, *CropSci*, 3(1), p770-775.
- **Close .T.J; (1996).** Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia plantarum*, 97(4), 795-803.
- **Cornic.G; (2008).** Effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse foliaire: De l'utilisation expérimental des relations A/Ci et ACc, article, p36.

Liste des références

- **Dakheel.A. J, Nasi.I, Mahalakshmi.V, Peacock.J.M ; (1993)**. Morpho-physiological traits associated with adaptation of durum wheat to harsh Mediterranean environments. *Aspects of Applied Biology* 34, Physiology of varieties, p307- 297.
- **Debaeke.P, Cabelguenne.M, Casals .ML, Puech .J; (1996)**.Élaboration du rendement du blé d’hiver en conditions de déficit hydrique. II. Mise au point et test d’un modèle de simulation de la culture de blé d’hiver en conditions d’alimentation hydrique et azotée variées. *Epicphase-blé, Agronomie*, 16, p25 - 46.
- **Djekoun.A, Ykhlef.N ; (1996)**. Déficit hydrique, effets stomatiques et non-stomatiques et activité photosynthétique chez quelques géotypes de blé Tétraploïdes.3ème Réunion du réseau SEWANA, de blé dur IAV HASSAN II (Maroc).
- **Djermoun .A; (2009)**. La production céréalière en Algérie : les principales caractéristiques. *Nature & Technology*, (1), 45.
- **Drevon .J.J, Saadallah .K, Hajji .M, Abdelly .C; (2001)**. “Genotypic variability for tolerance to salinity of N₂-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) “, *Agronomy*, 21, p675-682.
- **Dubos .P, Courtois .H, Pannetier .B, Wilhelm .F. K, Zaikin .A. D, Schön .G; (2001)**. Josephson critical current in a long mesoscopic SNS junction. *Physical Review B*, 63(6), 064502.
- **Duffus .C.M, Binnie .J; (1990)**. Sucrose relationships during endosperm and embryo development in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry (Paris)*, 28(2), 161-165.
- **El Mourid .M, Karrou .M, EL Gharous .M ; (1996)**. La recherche en aridoculture respectueuse de l’environnement. *Al Awamia*, 92, 69-81.
- **Ellis .R. J; (1990)**. Molecular chaperones: the plant connection. *Science*, 250(4983), 954-959.
- **Epstein.E, Norlyn.D.W, Ruch .R.W, Kinsbury, A.F, Cunningham, A.F, Wrona; (1980)**. Saline culture of crops: a genetic approach, *Science* (2310), p399– 404.
- **Feillet.P;(2000)**. Le grain de blé : Composition et utilisation. Editions Quae. INRA, Paris, p308.
- **Finkelstein .R. R, Gampala .S. S, Rock .C. D; (2002)**. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *The Plant Cell*, 14(suppl 1), S15-S45.
- **Fischer .R. A; (1985)**. Number of kernels in wheat crops and influence of solar radiation and temperature. *Journ. Agric. Sci. Camb*, 105, p447-461.

Liste des références

- **Foudili.D, Gasmi.A; (2017).** stress de la sécheresse chez quatre variétés du blé dur (triticumdurumdesf) un examen sur quelque caractéristiques morphologiques et sur les pigments, Mémoire , université Mohamed Boudiaf, M'sila, Faculté des sciences, Département des sciences de la nature et de la vie, P6.
- **Hamdoud Nacera ; (2012).** effet du stress salin sur la croissance et la physiologie de la féverole (Vicia faba L.), p9.
- **Hanana .M, Hamrouni .L.O, Blumwald .E; (2011).**Mecanismeset strategies cellulaires de tolerance a salinite (NaCl) chez les plantes. Les Presses scientifiques du CNRC. 19 : 121–141p
- **Hassani et al; (2008).** Effet de la Salinité Sur L'eau et Certains Osmolytes Chez L'orge (HordeumVulgareL) European Journal of ScientificResearch. Vol23, N°1, p61-69.
- **Hauchinal .R.R, Tandon .JP, Salimath .PM; (1993).** Variation and adaptation of wheatvarieties to heattolerance in PeninsularIndia. Saunders, DA. andHettel GP. Eds, wheat in heatstressedenvironments, irrigated, dry areas and rice-wheatfarmingsystems, Mexico, D. F; Cimmyt, p175-183.
- **Hazmoune .T; (2000).** Etude comparée de l'appareil racinaire de quelques variétés de blé dur (TriticumdurumDesf.), 1er Symposium International sur la filière blé, Enjeux et Stratégie du 07 au 09 fev, Alger, p181-185.
- **Hazmoune .T; (2000).** Erosion of durum wheat varieties grown in Algeria. Perspectives. Erosion of durum wheat varieties grown in Algeria. Perspectives., (40), 291-294.
- **Hernandez .M. M, Heraso .C, Villarreal .M. L, Vargas-Arispuro .I &Aranda .E; (1999).** Biological activities of crude plant extracts from Vitextrifolia L.(Verbenaceae). Journal of ethnopharmacology, 67(1), 37-44.
- **Hincha .D. K, Hagemann .M; (2004).** Stabilization of model membranes during drying by compatible solutes involved in the stress tolerance of plants and microorganisms. Biochemical Journal, 383(2), 277-283.
- **Hopkinsw.W;(2003).** Les relations hydriques dans la plante entière, In: Physiologie végétale, Ed. De book &Larcier, Bruxelles, p44-58.
- **INRA; (2000).** La résistance des plantes à la sécheresse, Centre de Montpellier.
- **Jiang .W, Yu .D; (2009).** Arabidopsis WRKY2 transcription factor mediates seed germination and postgermination arrest of development by abscisic acid. BMC Plant Biology, 9(1), 96.

Liste des références

- **Kaiser.W. M; (1987).** Effect of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plant*, 71, p142-149.
- **Karaba .A, Dixit .S, Greco .R, al., (2007).** Improvement of water use efficiency in rice by expression of HARDY, an Arabidopsis drought and salt tolerance gene. *ProcNatlAcadSci USA*; 104 : 15270-5.
- **Karim .S, Aronsson .H, Ericson .H, al., (2007).** Improved drought tolerance without undesired side effects in transgenic plants producing trehalose. *Plant MolBiol*; 64: 371-86. 25.
- **Karou.M.R, El hanfid.D.H. Smith, et K. Samir ;(1998).**Physiological attributes associated with early- season drought resistance in spring durum wheat cultivars. *Can. J. Plant Sci*; 78, p227-237.
- **Kermode .A. R; (2005).** Role of abscisic acid in seed dormancy. *Journal of Plant Growth Regulation*, 24(4), 319-344.
- **Laberche.J.C; (2004).** La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris, p154 -163.
- **Laffray.D; Louguet; (1991).** L'appareil stomatique et la résistance à la sécheresse chez les végétaux ligneux. In Riedacker, A; Dreyer, E; Pafadnam, C. Joly, H., &Bory, G. (1993). *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre Observation DU Sahara et du sahel. John LibbeyEurotext. p21-46.
- **Lamaze.T, Tousch.D, Sarda.X, Grignon.C, Depigny-This .D, Monneveux .P, Belhassen .E; (1994).**Résistance de plantes a la sécheresse : mécanismes physiologiques. *Le sélectionneur Français*, 45, p75-85.
- **Laurent .H,Sané.P; (2007).** Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie. Concept et application*. Ed. Quae, Paris, p246.
- **Levitt .J; (1980).** Response of plants to environmental stress. *Water radiation salt and other stress*. Acad. Press. Now York vol, 6, p606.
- **Mahajan .S, Tuteja .N; (2008).** Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch Biochem. Biophys*. 471: 146 – 158p.
- **Mahajan .S, Tuteja .N; (2005).** Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2), 139-158.
- **Mahajan .S, Tuteja.N; (2008).** Calcium- and salt-stress signaling in plants:Shedding light on SOS pathway. *ArchBiochem. Biophys*. 471, p146–158.

Liste des références

- **Mahrouz.F; (2013).** Effet du stress salin sur la croissance et la composition chimique de l’*Atriplexcanescens*. Option : phytotechnie, p7.
- **Makhlouf.A, Bouzerzour.H, Benmhamed.A, Hadj Sahraoui .A, Harkati.N; (2006).** adaptation des variétés de blé dur (*triticumdurumdesf*) au climat semi- aride, article scientifique- Sécheresse vol.17 , N° 4, p507–5013.
- **Martin .T, Schmidt .R, Altmann .T, rommer .W. B; (1992).** Non-destructive assay systems for detection of β -glucuronidase activity in higher plants. *Plant Molecular Biology Reporter*, 10(1), 37-46.
- **Maurel .C, Chrispeels .M.J; (2001).** Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant physiology*, 125(1), 135-138.
- **Mouellef .A; (2010).** caractères physiologiques et biochimiques de tolérances du blé dur (*triticumdurumdessf*) au stress hydrique. Mémoire, université mentouri, constantine Faculté de biologie, Département de Biologie Végétale et Ecologie, p10-11.
- **Nadjem.K; (2012).** Contribution à l’étude des effets de semis direct sur l’efficience d’utilisation de l’eau et le comportement variétale de la culture de blé en région semis aride. Mémoire de Magister. Université Ferhat Abbas, Sétif.
- **Neffar .F ; (2013).** Analyse de l’expression des genes impliqués dans la réponse au stress a biotique dans different génotypes de blé dur(*Triticum durum*) et d’orge (*Hordeumvulgare*) soumis à la sécheresse. Thèse de doctorat .UniversitéFarhatabbas ,sétifFaculté P: 21-22
- **Ober .E. S, Sharp .R. E; (1994).**Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials (I. Requirement for increased levels of abscisic acid). *Plant Physiology*, 105(3), 981-987.
- **Oukarroum.A; (2007).**Vitalité des plantes d’orge (*Hordeumvulgare* L.) en conditions de stress hydrique et thermique analysée par la fluorescence chlorophyllienne. Thèse de doctortat 3878.Univ. Genève, Maroc.
- **Park .S. Li .J, Pittman. JK, al., (2005).** Up-regulation of a H⁺ -pyrophosphatase (H⁺ - Ppase) as a strategy to engineer drought-resistant crop plants. *ProcNatlAcadSci USA* 2005 ; 102 : 18830-5.
- **Passioura . J; (2004).** Increasing crop productivity when water is scarce: From breeding to field management In: Proceedings of the 4th International Crop Science Congress “New directions for a diverse planet” Brisbane, Australia.p12. www.regional.org-au/au/cs

Liste des références

- **Passioura.J. B; (1996).** Drought and droughttolerance » Plant growthregulation, 20, p79-83.
- **Pirzad .A, Shakiba .M.R, Zehtab-Salmasi .S, Mohammadi .S.A, Darvishzadeh .R, Samadi .A; (2011).** Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in Matricariachamomilla L. Journal of Medicinal Plants Research, 5(12), 2483-2488.
- **Plaut .Z, Federman.E; (1991).** Acclimation of CO2 assimilation in cottonleaves to water stress and salinity. Plant Physiol; 97, p515-522.
- **Plessis .A; (2009).** Analysis of Arabidopsis thaliana mutants affected in water deficit tolerance. ThèseDoct.
- **Ramanjulu .S, Bartels .D; (2002).** Drought-and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. Plant, cell & environment, 25(2), 141-151.
- **Rawson .H. M; (1988).** High temperatureeffect on the development and yield of wheat and practices to reducedeteriouseffects. In conf. On wheat production constraints in tropical environnement. Edsklatt. UNDP- Cimmyt, p44-62.
- **Rayburne, Gill .B.S ; (1985).** Molecular evidence of the origin and evolution of chromosome 4A in polyploidewheats. Can. J, genet Cytol, p246-250.
- **Ribaut .J.M, Ragot .M., (2007).** Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize : the backcross approach, perspectives, limitations and alternatives. J Exp Bot; 58 : 351-60.
- **Richards .R. A, Rebtzke.G. J, Van Herwaardlen.A. F, Dugganb.B. L, Condon.A; (1997).** Improving yield in rainfed environments through physiological plant breeding. DrylandAgriculture, 36, p254-66.
- **Rivero .RM, Kojima .M, Gepstein .A, al., (2007).** Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. ProcNatlAcadSci USA; 104: 19631-6.
- **Salmi .M; (2015).** Caractérisation morpho-physiologique et biochimique des quelques générations F2 de blé dur (triticumdurumdesf) sous conditions semi-aride, Mémoire , université Ferhat Abbas, Sétif, Faculté des sciences de la nature et de la vie Département des science agronomiques.
- **Schulze .E. D, Freibauer .A; (2005).** Carbon unlocked from soils. Nature, 437(7056), 205-206.
- **Sentenac.H,Berthomieu.P; (2003).** Découverte d'un nouveau mécanisme de tolérance des plantes au sel. UMR biochimie et physiologie moléculaire des plantes (Unité mixte Ecole

Liste des références

- nationale supérieure agronomique de Montpellier / Université/ CNRS/INRA). Service Presse INRA, p34.
- **Shen .L, Courtois .B, McNally .K.L, Robin .S, Li .Z., (2001).** Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection. *TheorAppl Genet* 2001 ; 103 : 75-83.
 - **Shinozaki .K, Yamaguchi-Shinozaki .K; (1997).** Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant physiology*, 115(2), 327.
 - **Slama .A, Ben Salem .M, Ben Naceur .M, Zid .E; (2005).** Les céréales en Tunisie : production, effet de la sécheresse et mécanismes de résistance (Inrat),16 (3), p225-229-15.
 - **Slama.A; (2002).** Étude comparative de la contribution des différentes parties du plant du blé dur dans la contribution du rendement en grains en irrigué et en conditions de déficit hydrique. Thèse de doctorat en biologie, faculté des sciences, Tunis.
 - **Smart .L. B, Moskal .W. A, Cameron .K.D, Bennett .A. B., (2001).** MIP genes are down-regulated under drought stress in *Nicotianaglauca*. *Plant and Cell Physiology*, 42(7), 686-693.
 - **Soltner.D;(1998).** Les grandes productions végétales : céréales, plantes sarclées, prairies. Sainte-Gemme-sur-Loire, Sciences et Techniques Agricoles.
 - **Sovová .T, Kerins, .G, Demnerova .K, Ovesna .J .** Genome Editing with Engineered Nucleases in Economically Important Animals and Plants : State of the Art in the Research Pipeline. *Curr. Issues Mol. Biol.* 21, 41–62.
 - **Sreedhar .S.L; (2004).** Applying new rules to existing process plant-a case study. In: Chemeca: 32nd Australasian Chemical Engineering Conference: Sustainable Processes. Engineers Australia, 2004. p. 276.
 - **Tardieu .F, Reymond .M , Hamard .P, Granier .C, Muller .B; (2000).** Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature. *Journal of experimental botany*, 51(350), 1505-1514.
 - **Triboï.E ;(1990).**Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre.*Agronomie*. 10, p191- 200.
 - **Turner .N; (1986).** Adaptation to water déficit:achanging perspective. *Aust J Plant Physiol*, 13, p175-190.
 - **Van Oosterom .V, T;Ceccarelli .S, Peacock .J.M; (1993).**Yield Response of barley to Rainfall and Temperature in MediterraneanEnvironments. *J.Agr.Sci.* N° 121, p307- 313.

Liste des références

- **Vinocur .B, Altman .A; (2005)**. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-132.
- **Virilouvet .C; (2011)**. Les entrepôts dans le monde romain antique, formes et fonctions. Premières pistes pour un essai de typologie. In *Horread'Hispanie et de la méditerranée romaine* (pp. 7-22). Casa de Velázquez.
- **Wang .W, Vinocur .B, Altman .A; (2003)**. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1), 1-14.
- **Wang.W.X, Brak .T, Vinocur.B, Shoseyov.O, Altman .A; (2003)**. Abiotic resistance and chaperones: possible physiological role of SP1, a stable and stabilizing protein from *Populus*. In: Vasil IK (ed), *Plant biotechnology 2000 and beyond*. Kluwer, Dordrecht, p439- 443.
- **Wardlaw.I.F, Dawson .I.A, Munibi.P.M; (1989)**. Tolerance of wheat to high temperature during reproductive stage. *Australian Journal research* 46: p15-24.
- **Yamada .S, Komori .T, Myers .P. N, Kuwata .S, Kubo .T, Imaseki .H; (1997)**. Expression of plasma membrane water channel genes under water stress in *Nicotiana excelsior*. *Plant and cell physiology*, 38(11), 1226-1231.
- **Yamaguchi-Shinozaki .K, Shinozaki .K; (2007)**. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 781-803.

Titre : Stratégies et mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé.

Mémoire de fin de cycle pour l'obtention du diplôme de Master en Biotechnologie et Génomique Végétale

Résumé :

Les stress abiotiques et biotiques sont les principales contraintes qui menacent considérablement la culture et la production des plantes dans le monde. Plusieurs approches morpho-physiologique, biochimiques et moléculaires ont été étudiées et analysées par plusieurs chercheurs dans le but d'améliorer la tolérance des plantes au stress abiotique.

La disponibilité récente d'outils génomiques et biotechnologiques offre de nombreuses opportunités d'introduire efficacement des modifications ciblées dans le génome, pour étudier les aspects fonctionnels de divers composants du génome dans diverses plantes et offre des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes au stress abiotique. L'utilisation des marqueurs moléculaires s'impose comme une nécessité première pour l'étude de la tolérance du blé au stress. Les marqueurs moléculaires sont utilisées dans le domaine de la sélection végétale dans l'objectif est de connaître le génome grâce à la réalisation des cartes génétique de développer des plantes plus performantes, plus productives, tolérantes à des stress biotique et abiotiques ou capables de croître dans des conditions difficiles. De plus, l'intégration du système CRISPR/Cas9 dans les schémas de sélection devrait donner aux obtenteurs la possibilité de mieux contrôler, de faciliter l'étude des fonctions des gènes / génomes et d'accélérer la création de nouvelles variétés tolérance au stress abiotique.

Globalement, le rythme rapide de développement, l'utilisation de la SAM et les applications émergentes du système CRISPR-Cas9 promettent immense contribution à la compréhension de la régulation des gènes réseaux sous-jacents à la réponse / adaptation au stress abiotique et programmes d'amélioration des cultures pour développer une tolérance au stress chez les plantes.

Mots clés : Blé, stress abiotique, marqueurs moléculaires, CRISPR/Cas9, tolérance.

Laboratoire de recherche : Génétique Biochimie et Biotechnologie Végétale(GBBV).

Jury d'évaluation :

Président : Mme BOUSBAA R. Maître de conférences A. UFM Constantine1.
Encadrant : Melle MOUELLEF A. Maître de conférences B. UFM Constantine1
Examinatrice : Mme MAOUGAL R. T Maître de conférences B. INATAA. UFM Constantine1

Date de soutenance : 09 /07/2020