



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 :**

---

## Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaires.

---

Présenté et soutenu par Mme *KITOUNI Roumeisa*

Le : 23/09/2021

**Jury d'évaluation :**

**Présidente du jury :** Melle **BOUCHEMAL K.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

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

**Examinatrice :** Mme **LOUALI Y.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

*Année universitaire*  
*2020 - 2021*

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie Dieu, qui m'a donnée la patience, la force pour atteindre mes buts et le courage pour bien mener ce travail.

Je remercie particulièrement mon encadrante *Mlle MOUELLEF Adra*, maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1, pour ses qualités humaines et sa gentillesse. Merci d'avoir accepté de m'encadrer, de m'avoir proposé le thème de mémoire.

Je présente aussi mes remerciements à l'ensemble des jurys qui ont accepté d'évaluer ce travail, la présidente de jury *Mlle BOUCHEMAL K.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1. Et l'examinatrice *Mme LOUALI Y.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1.

*Toute ma gratitude à mes camarades de promotion.*

Mes remerciements s'adressent aussi à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

# DEDICACES

**À mon père pour sa patience, sa gentillesse et son soutien moral.**

**À ma mère, que dieu lui fasse miséricorde.**

*À mon frère et ma sœur.*

*À mes chères amies surtout : marwa.*

*À mes amis d'études.*

**KITOUNI Roumeisa**

# **Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.**

## **Résumé**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 ainsi que des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes sous stress abiotique.

## **Mots clés :**

Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaires,

## **Study of wheat tolerance in response to abiotic stresses: molecular changes.**

### **Abstract**

Cereals are considered a primary source of human and animal nutrition. Among these grains, wheat occupies a strategic place in the food system and in the national economy. Abiotic stresses impose limits on the growth, development and yield of wheat. Several researchers are studying the behavior of wheat under abiotic stress conditions

The adaptive strategies put in place induce modifications in the transcriptional and translational programs of genes and molecules. Understanding the physiological and molecular mechanisms of tolerance to abiotic stresses in wheat remains essential in order to overcome the harmful effects of stress and improve tolerance, and the production of wheat under these abiotic stresses. The recent availability of genomic and biotechnological tools, offers numerous opportunities to efficiently introduce targeted modifications into the genome, to study the functional aspects of various components of the genome in various plants and offers potential pathways for the production of tolerant crops under abiotic stress.

### **Key words:**

Wheat, tolerance, abiotic stress, adaptive strategies, molecular mechanisms,

## دراسة تحمل القمح استجابة للضغوط اللاأحيائية: التغيرات الجزيئية

### الملخص

تعتبر الحبوب مصدرًا رئيسيًا لتغذية الإنسان والحيوان. من بين هذه الحبوب ، يحتل القمح مكانة إستراتيجية في النظام الغذائي والاقتصاد الوطني. تفرض الضغوط اللاأحيائية قيودًا على نمو وتطور وإنتاجية القمح. يدرس العديد من الباحثين سلوك القمح في ظل ظروف القيود اللاأحيائية . تؤدي الاستراتيجيات التكيفية الموضوعة إلى تعديلات في برامج النسخ والترجمة للجينات والجزيئات. يظل فهم الآليات الفسيولوجية والجزيئية لتحمل الضغوط اللاأحيائية في القمح أمرًا ضروريًا للتغلب على الآثار الضارة للإجهاد وتحسين مقاومة وإنتاج القمح تحت هذه الضغوط اللاأحيائية . التوافر الأخير للأدوات الجينومية والبيوتكنولوجية يوفر فرصًا عديدة لإدخال تعديلات مستهدفة بكفاءة في الجينوم ، لدراسة الجوانب الوظيفية لمختلف مكونات الجينوم في نباتات مختلفة ، ويوفر مسارات محتملة لإنتاج المحاصيل المقاومة للإجهاد اللاأحيائي.

### الكلمات المفتاحية :

القمح ، المقاومة ، والضغط اللاأحيائي ، والاستراتيجيات التكيفية ، والآليات الجزيئية .

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Morphologie de blé dur .....	4
<b>Figure 02</b> : Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale).....	4
<b>Figure 03</b> : Origine et diffusion de <i>Triticum turgidum</i> .....	6
<b>Figure 04</b> : Origines généalogiques du blé .....	7
<b>Figure 05</b> : Cycle de développement du blé .....	9
<b>Figure 06</b> : Production, utilisation et stocks de blé .....	11
<b>Figure 07</b> : La production nationale du blé dur,du blé tendre et l'orge .....	12
<b>Figure 08</b> : Facteurs influençant la croissance des plantes .....	14
<b>Figure 09</b> : Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress.....	15
<b>Figure 10</b> : synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante.....	28
<b>Figure 11</b> : les deux types de voies de transduction.....	29
<b>Figure 12</b> : le contrôle du GABA shunt.....	33

# SOMMAIRE

# SOMMAIRE

## Introduction

.....	1
-------	---

## CHAPITRE I : Généralités sur le blé

1. Description botanique de la plante du blé .....	3
2. Classification botanique .....	5
3. Origine géographique du blé.....	5
4. Origine génétique du blé .....	6
5. Cycle de développement du blé .....	8
5.1. Période végétative .....	8
5.2. Période reproductive .....	8
5.3. Période de maturation .....	8
6. Exigences de la culture du blé .....	
6.1. Exigences pédoclimatiques.....	
6.1.1. Température .....	9
6.1.2. Lumière .....	9
6.1.3. Le sol .....	10
6.1.4. L'eau .....	10
6.2. Exigences culturales .....	11
6.2.1. Préparation du sol .....	10
6.2.2. Semis .....	10
6.2.3. Fertilisation .....	11
6.2.4. L'entretien et rotation des cultures .....	11
7. Importance et production du blé dur .....	11
7.1. Importance du blé .....	11
7.2. Production du blé .....	11
7.2.1. Dans le monde .....	11
7.2.2. En Algérie .....	12

## CHAPITRE II : Stress abiotiques et stratégies d'adaptation chez le blé

1. Notion de stress .....	14
2. Stress abiotique .....	15
2.1. Stress hydrique .....	16
2.2. Stress thermique .....	16
2.3. Stress salin .....	17
3. Effets des stress abiotiques sur le blé .....	18
3.1. Effet du stress hydrique .....	18
3.2. Effet du stress thermique .....	20
3.3. Effet du stress salin .....	21
4. Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques .....	23
4.1. Adaptation du blé au stress hydrique .....	23
4.1.1. Évitement .....	23
4.1.2. Échappement ou l'esquive .....	23
4.1.3. Tolérance .....	24

4.2. Adaptation du blé au stress thermique .....	24
4.3. Adaptation du blé au stress salin .....	25

### **CHAPITRE III : Mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques**

1. Réponses moléculaire et cellulaire aux stress abiotiques chez les végétaux .....	28
2. Perception et signalisation d'un stress .....	28
3. Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA .....	29
4. Expression des gènes de tolérance au stress abiotique .....	30
4.1. Accumulation des osmolytes .....	30
4.1.1. Sucres et dérivés .....	31
4.1.2. Mannitol .....	31
4.1.3. Proline .....	32
4.1.4. Glycine-bétaïne .....	32
4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique) .....	32
4.2. Enzymes de détoxication des ROS .....	33
4.3. Hormones : Acide abscissique .....	33
4.4. Expression des protéines sous conditions de stress environnemental .....	34
4.4.1. Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines .....	35
4.4.2. Protéines déhydrines : LEA .....	36
4.4.3. Protéines HSP : heat shock proteins .....	37
5. Utilisation des gènes de tolérance au stress abiotique : approches biotechnologiques .....	38
<b>Conclusion</b> .....	40
<b>Références bibliographiques</b> .....	41

# **INTRODUCTION**

## **Introduction**

Les céréales occupent à l'échelle mondiale une place primordiale dans les systèmes agricoles, ils sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale (Slama et *al.*, 2005). Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale.

Le blé dur constitue la première ressource en alimentation humaine et la principale source de protéines, il sert principalement à la fabrication de semoule, matière première des pâtes alimentaires, des couscous et des galettes (Feillet, 2000). Le blé fournit également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles.

La production du blé dur en Algérie est inférieure à sa consommation (Anonyme, 2016). Cette faible production est souvent expliquée par l'influence des mauvaises conditions climatiques associées, notamment à la sécheresse, la désertification, l'érosion, et la salinisation des sols. Selon la FAO et d'après les premières estimations pour 2019, la production céréalière mondiale devrait remonter de 2,7 pour cent après avoir accusé un recul en 2018, et si les conditions météorologiques sont normales jusqu'à la fin de quelle campagne, la production mondiale de céréales devrait atteindre un nouveau record, soit 2,722 milliards de tonnes (y compris le riz en équivalent de riz usiné).

Le blé cultivé dans les pays à climat méditerranéen, caractérisé par une période d'augmentation de la température couplée par une baisse de précipitation, subit une fluctuation de facteurs abiotiques affectant les conditions de croissance et de développement. La sécheresse, le pH, la salinité, le déséquilibre des nutriments (toxicité et déficience minérale) et les températures extrêmes constituent, souvent, les principales contraintes environnementales affectant la production agricole. Le stress abiotique est donc considéré comme le principal responsable des pertes associées aux cultures ; la sécheresse et la salinité sont responsables de 17 et 20% de pertes, respectivement, alors que la température élevée ou basse est responsable de 40 et 15% de pertes respectivement, 8% de pertes sont liées à d'autres facteurs (Athar et Ashraf, 2009).

De nombreuses études ont abordé l'influence de ces contraintes sur la culture du blé dur en particulier et sur les moyens pour en réduire les effets (Mouellef, 2010). La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparaît comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994). Les gènes impliqués dans la réponse à la contrainte abiotique, qu'ils soient induits ou réprimés, codent

pour une large gamme de protéines assurant diverses fonctions (Vinocur et Altman, 2005 ; De Leornadis et al., 2010).

Grâce aux progrès réalisés dans le domaine de la génomique, les scientifiques sont capables de connaître les gènes qui interviennent dans la tolérance des plantes aux contraintes abiotiques. Ces dernières années, l'utilisation de marqueurs moléculaires en identification variétale a connu un développement spectaculaire. De plus, 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 tolérante au stress abiotique (Mouellef, 2019).

Le but de cette synthèse bibliographique est de résumer l'état des connaissances actuelles sur les stratégies moléculaires de la tolérance au stress abiotique chez le blé.

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

- Le premier chapitre, représente les différentes connaissances bibliographiques sur l'origine, l'importance et la production du blé ;
- Le deuxième chapitre, aborde les stress abiotiques (hydrique, salin, thermique), leur impact sur les plantes, les mécanismes et les stratégies d'adaptation ;
- Le dernier chapitre de ce mémoire est consacré aux mécanismes moléculaires de tolérance du blé et l'expression des gènes impliqués dans la tolérance au stress abiotique chez *Triticum durum* Desf.

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

**CHAPITRE I :**  
**Généralités sur le blé**

- **Description botanique de la plante du blé**

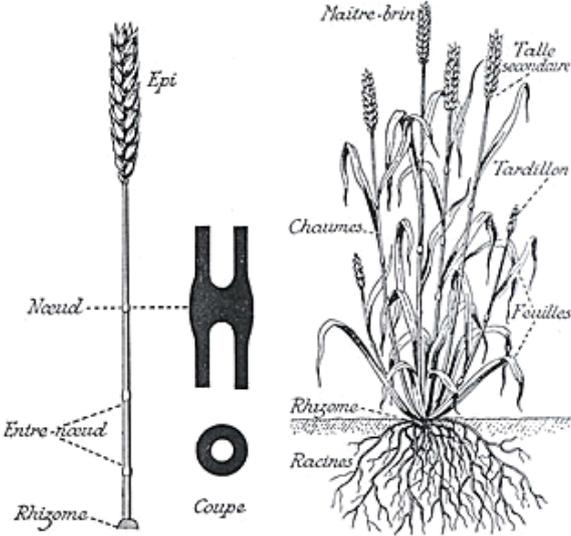
Le blé dur, est une graminée annuelle de hauteur moyenne pouvant atteindre jusqu'à 1.5m selon les variétés. Comme pour d'autres graminées, les feuilles de blé dur se composent d'une base (gaine) entourant la tige, d'une partie terminale qui s'aligne avec les nervures parallèles et d'une extrémité pointue. Au point d'attache de la gaine de la feuille se trouve une membrane mince et transparente (ligule) comportant deux petits appendices latéraux (oreillettes) (Figure 01) (Clement et Prat, 1970).

La tige aérienne porte le nom de chaume ; elle est creuse et cylindrique ; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds par des diaphragmes. Chaque nœud est le point d'attache d'une feuille (Moule, 1971). Les entre-nœuds sont creux chez les blés tendres et ils sont pleins chez les blés durs (Belaid, 1996). La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Au niveau des nœuds ; au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé (Figure 01) (Dupont et Guignard, 2012).

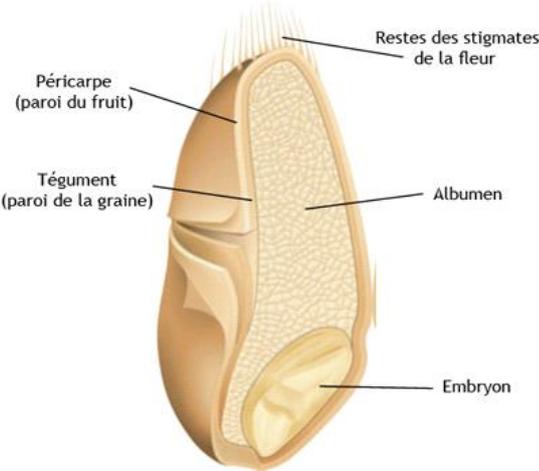
Les racines du blé sont pourvues de nombreuses racines, dites fasciculées vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base la tige. Le système racinaire comprend ; des racines séminales produites par la plantule durant la levée (6 racines chez le blé dur) (Hamadache, 2001 ; Monneveux, 1992 in Boulal *et al.*, 2007) ; et des racines adventives (latérales) qui se forment plus tard à partir des nœuds à la base de la plante et constituent le système racinaire permanent (Belaid, 1996 ; Boulal *et al.*, 2007).

La tige principale et chaque brin portent une inflorescence en épi terminal. L'inflorescence du blé dur est un épi muni d'un rachis portant des épillets séparés par de courts entre nœuds (Figure 01) (Bozzini, 1988). Chaque épillet compte deux glumes (bractées) renfermant deux à cinq fleurs distiques sur une rachéole. Chaque fleur parfaite est enfermée dans des structures semblables à des bractées, soit la glumelle inférieure (lemma ou lemme) et la glumelle supérieure (paléa). Chacune compte trois étamines à anthères biloculaires, ainsi qu'un pistil à deux styles à stigmates plumeux. À maturité, le grain de pollen fusiforme contient habituellement trois noyaux. Chaque fleur peut produire un fruit à une seule graine, soit le caryopse. Chaque graine contient un large endosperme et un embryon aplati situé à l'apex de la graine et à proximité de la base de la fleur (Bozzini, 1988). Le grain de blé 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 la surface dorsale (Figure 02)

(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%) (Feillet, 2000),



**Figure 01 :** Morphologie du blé dur (AAINB, 2003)



**Figure 02 :** Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale)

- **Classification botanique du blé dur**

Le blé dur (*Triticum durum* Desf.) est une plante herbacée qui appartient à la classe des Monocotylédones, de la famille des Poacées, de la tribu des Triticées et du genre *Triticum* (PARTS *et al.*, 1971). Cette famille comprend 600 genres et plus de 5000 espèces (Feuillet, 2000).

D'après la classification de Cronquist (1981) et APG III (2009), le blé dur est une monocotylédone classée de la manière suivante :

**Classification de Cronquist (1981)**

Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Liliopsida
Sous-classe	Commelinidae
Ordre	Cyperales
Famille	Gramineae
Tribu	Triticeae
Genre	<u><i>Triticum</i></u>
Espèce	<u><i>Triticum turgidum</i></u>
Sous-espèce	<i>Triticum turgidum</i> subsp. <i>durum</i> (Desf.)
Synonymes	<i>Triticum durum</i>

**Classification APG III (2009)**

Ordre	Poales
Famille	Poaceae

- **Origine géographique du blé**

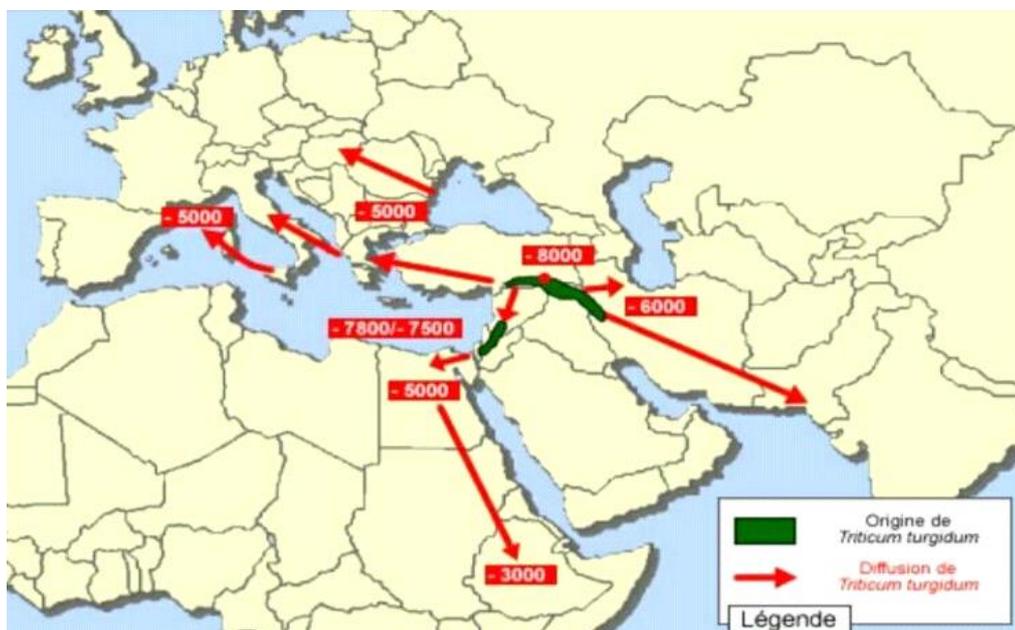
L'histoire du blé dur s'est trouvée liée à celle de l'Homme par la naissance de l'agriculture durant la révolution néolithique il y a environ 10 000 ans, en Mésopotamie (Shewry 2009). L'origine géographique des blés est un des points les plus discutés ; à ce sujet plusieurs théories et hypothèses ont été émises (Valdeyron, 1961). Selon Cook *et al.*, (1991), le moyen orient est le centre géographique d'origine à partir duquel l'espèce *Triticum durum* Desf s'est différenciée dans trois centres secondaires différents qui sont : le bassin occidental de la Méditerranée le sud de la Russie et le proche orient. Bonjean et Picard, 1990, 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.

Dans le même temps, le blé dur est introduit en Asie et en Afrique. Son introduction en Amérique, et plus encore en Australie, n'est que très récente (Figure 03).

Vavilov, en (1934), a fait intervenir, pour la première fois dans la classification, l'origine géographique en distinguant nettement deux sous espèces :

- La sous espèce *Europeum* Vav., se trouve dans les Balkans et la Russie.
- La sous espèce *Mediterraneum* Vav., rencontrée dans le bassin méditerranéen.

La culture du blé dur est actuellement concentrée dans les pays du bassin méditerranéen, les Dakotas des Etats-Unis, le Canada, et l'Argentine.



**Figure 3 :** Origine et diffusion du *Triticum turgidum* (Bonjean, 2001)

- **Origine génétique du blé**

L'observation du comportement des chromosomes pendant la méiose et les résultats d'expériences d'hybridation ont montré que les génomes des graminées peuvent souvent être regroupés en deux types distincts, chaque type a reçu un nom A, B ou D. Génétiquement, Le blé dur est allo tétraploïde (deux génomes : AABB), comptant au total 28 chromosomes ( $2n=4x=28$ ), contenant le complément diploïde complet des chromosomes de chacune des espèces souches. Comme telle, chaque paire de chromosomes du génome (A) a une paire de chromosomes homologues dans le génome (B), à laquelle elle est étroitement apparentée (Wall *et al.*, 1971). L'allopolyploïdie est un phénomène résultant de l'hybridation d'un ensemble d'espèces d'un même

genre dont les degrés de ploïdie sont différents (Gorenflot et al, 1990), qui joue un rôle fondamental dans l'évolution du blé (Kihara et al 1919).

D'un point de vue phylogénétique, le blé dur est une espèce issue de croisement naturel entre *Triticum monococcum* (porteur de génome AA) et *Aegilops Speltio* (porteur de génome BB) suivi d'un doublement chromosomique qui a permis l'apparition d'un blé dur sauvage de type AABB *Triticum turgidum ssp. dicoccoïdes* ancêtre du blé dur, qui a ensuite progressivement évolué vers *Triticum turgidum ssp.dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé) (REBAHI, 2007).

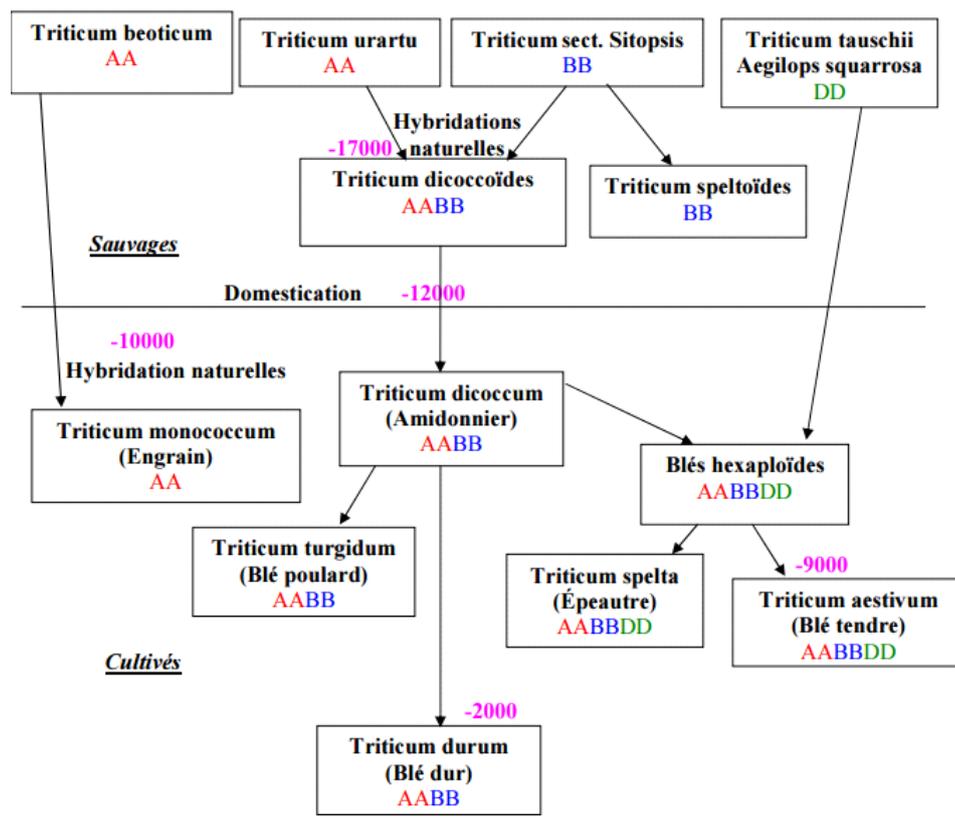


Figure 4 : Origines généalogique du blé dur (Naville, 2005)

- **Cycle de développement du blé**

Le blé possède un cycle biologique annuel réparti en périodes végétative et reproductrice (Soltner, 2005). Pour Gautier (1991) la maturation constitue une troisième période.

- **Période végétative**

Elle débute par la germination qui correspond à une activation métabolique de l'embryon décelable par les échanges respiratoires de la graine. C'est un processus préparatoire à l'élongation de la racicule et de la coléoptile (Boyeldieu, 1999). La levée est définie par l'apparition de la

première feuille qui traverse la coléoptile. Le stade début tallage est repéré dès que la plante possède trois à quatre feuilles et une tige sur le maître brin à l'aisselle de la feuille la plus âgée (Gate, 1995).

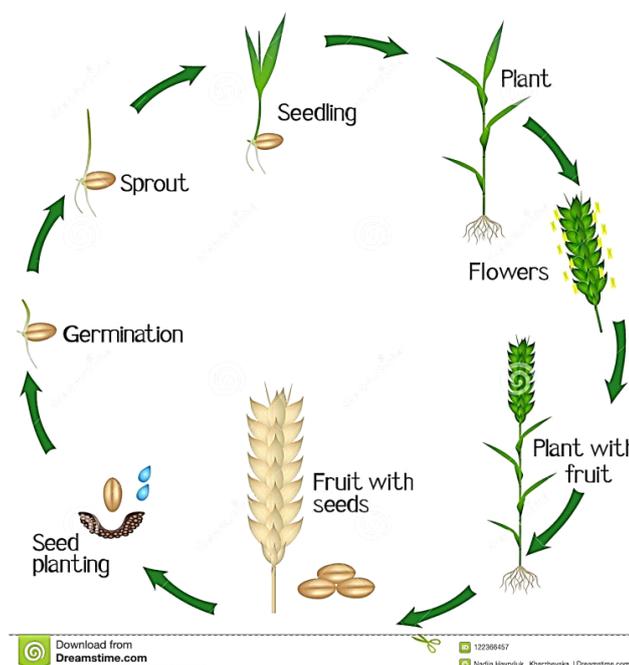
- **Période reproductrice**

La période reproductrice se caractérise par la formation et la croissance de l'épi. Elle s'étend du stade épi-1cm, montaison, au stade de la floraison. La montaison débute à la fin du tallage. Elle se distingue par l'allongement des entre-nœuds et la différenciation des pièces florales (Grandcourt et prats, 1971).

Le stade de l'épiaison –floraison se réalise au stade méiose pollinique, la gaine de la dernière feuille s'écarte progressivement suite à l'allongement des derniers entre-nœuds de la tige, la gaine s'éclate et le sommet de l'épi sort de la dernière gaine (Gate, 1995).

- **Période de maturation**

A ce stade, l'élongation du dernier entre-nœud assure l'élévation de l'épi au-dessus de la dernière feuille. Le stade gonflement du grain est marqué par une photosynthèse intense pour l'élaboration des substances de réserve, l'amidon migre vers l'albumen du grain qui grossit tandis que l'embryon se forme. Cette migration nécessite une circulation d'eau où il peut y avoir échaudage en cas de stress hydrique (Moule, 1998). Le grain évolue en trois stades : laiteux, pâteux et dur. Entre les stades laiteux et pâteux, la quantité d'eau contenue dans le grain est stable, c'est le palier hydrique (Robert *et al.*, 1993).



## Figure 05 : Cycle de développement du blé

- **Exigences de culture du blé**

- **Exigences pédoclimatiques**

- **Température**

Mekhlouf *et al.*, (2001) situent les exigences en température pour les stades suivants :

- Stade levée : La somme des températures =120°C.
- Stade tallage : La somme des températures =450°C.
- Stade plein tallage : La somme des températures =500°C.
- Stade épi 1cm : La somme des températures = 600°C.

- **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'éclaircements (Latreche, 2011).

- **Le sol**

Le sol agit par l'intermédiaire de ses propriétés physiques, chimiques et biologiques. Il intervient par sa composition en éléments minéraux, en matière organique, sa structure, et jouent un rôle important dans la nutrition du végétal, déterminant ainsi l'espérance du rendement en grain. Le blé dur apprécie les sols limoneux, argileux calcaires ou les sols argileux siliceux profonds, et 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 sont sensibles à la salinité ; Le pH optimal se situe dans une gamme comprise entre 6 à 8. (Nadjah 2015 *In* Nabti, 2020).

- **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, 2000). 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 le 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 *In* Naima et al., 2011).

- **Exigences culturales**

- **Préparation du sol**

Le blé nécessite un sol bien préparé et ameubli sur une profondeur de 12 à 15 cm pour les terres patentées (limoneuses en générale) ou 20 à 25 cm pour les autres terres. Le sol doit être légèrement motteux et suffisamment tassé en profondeur, une structure fine en surface pour permettre un semis régulier et peu profond (Ouanzar, 2012).

- **Semis**

La date de semis est un facteur limitant vis-à-vis au rendement, c'est pourquoi la date propre à chaque région doit être respectée sérieusement pour éviter les méfaits climatiques, en Algérie il peut commencer dès la fin d'octobre avec un écartement entre les lignes de 15 à 25 cm et une profondeur de semis de 2,5 à 3 cm (Latreche, 2011).

- **Fertilisation**

La fertilisation azote-phosphorique est très importante dans les sols surtout dans les régions sahariennes dont les sols sont squelettique, elle sera en fonction des potentialités des variétés, le fractionnement de l'azote est une nécessité du fait de la grande mobilité de cet élément, en plus des autres éléments qui sont nécessaire dont le potassium, (Ouanzar, 2012).

- **L'entretien et rotation des cultures**

Eliminer les mauvaises herbes soit par une lutte mécanique ou chimique. Il est nécessaire de prévoir une rotation des cultures tout au moins sur une partie des zones de production dans le respect des indications prévues. La rotation présente en effet divers avantages dont l'amélioration de la structure et la fertilité du sol (Ouanzar, 2012).

- **Importance et production du blé dur**

- **Importance du blé**

Les blés sont des composants essentiels du régime alimentaire de nombreux pays. Ils constituent la première ressource en alimentation humaine, et la principale source de glucides, de calories et de protéines. Ils fournissent également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles. La presque totalité de la nutrition de la population mondiale est fournie par les aliments en grains dont 95% sont produits par les principales cultures céréaliennes (Bonjean et Picard, 1990). Le blé est une céréale aux enjeux économique très importants. En volume récolté, avec estimation 2518.8Mt en 2013/2014. 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. En termes de production commerciale et d'alimentation humaine, cette espèce est la deuxième plus importante du genre *Triticum* après le blé tendre (*Triticum aestivum* L.).

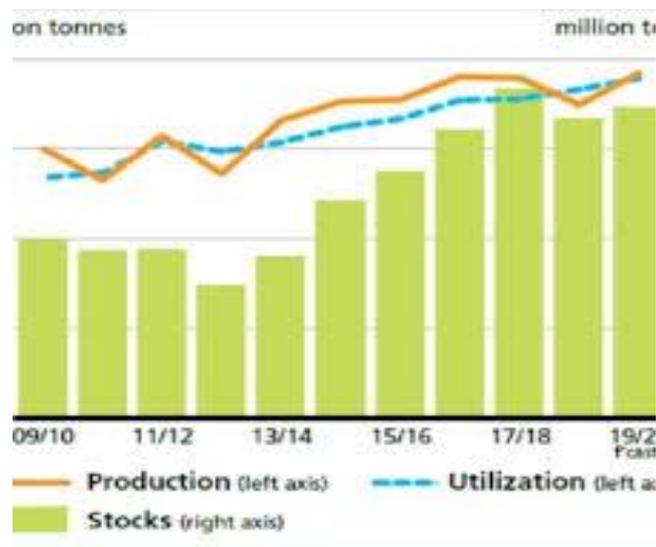
- **Production du blé**

- **Dans le monde**

Le blé occupe la première place pour la production mondiale et la deuxième après le riz, comme source de nourriture pour les populations humaines, il assure 15% de ses besoins énergétiques (Bajji, 1999). Il représente 30% de la production mondiale des céréales et 20% de la ration alimentaire consommée par la population mondiale. En 2018, la production mondiale du blé a atteint 758 millions de tonnes selon la FAO. En 2019, la production de blé dur se replie à 1,55 Mt (- 13,8 % sur 1 ans). Les surfaces affichent une forte baisse, de 354 milliers d'hectares en 2018 à 249 milliers d'hectares en 2019. La production mondiale du blé dur est de 29.3 millions de tonnes moyennes.

La FAO revoit à la hausse ses prévisions de production mondiale de céréales pour l'année 2019, à 2708 Mt, soit + 23 Mt par rapport à l'estimation de juillet et + 2,1 % comparé à 2018. Les principaux pays exportateurs du blé dur sont : le Canada, les Etats-Unis, l'Union Européenne (80 % des parts de marchés) et le Mexique. Par ailleurs, les principaux pays importateurs sont : l'Algérie, l'Italie et le Maroc (pays méditerranéens : 2/3 des échanges mondiaux) (Crystel, 2014). Leurs importations augmentent régulièrement, en relation avec une production déficitaire parfois irrégulière, et une population en hausse (Renaud, 2014). Le marché mondial du blé est segmenté en différents groupes de pays qui ont diverses capacités de production et de consommation de blé, ce qui rend ce marché plus propice à la volatilité des prix. Seulement 20% de la production mondiale du blé est échangée et il s'agit d'un marché de surplus et d'excédents. Cependant ce commerce

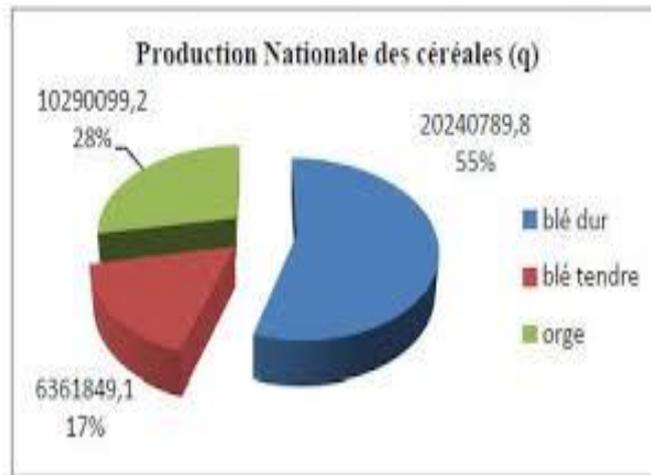
mondial du blé a été multiplié par trois entre 1961 et 2005 et le blé conforte ainsi sa place de céréale « la plus échangée » dans le monde.



**Figure 6 :** Production, utilisation et stocks de blé (CIC, 2019).

- **En Algérie**

L'Algérie avant les années 1830, exportait son blé au Monde entier. Actuellement, elle importe son blé et se trouve dépendante du marché international (Mouellef, 2010). La superficie totale de l'Algérie est de 238 millions d'hectares. La superficie agricole représente 3% de ce total. La surface agricole utile (SAU) est de 7.14 millions d'hectares, dont près de la moitié est laissée en jachère chaque campagne (Cadi, 2005). L'Algérie est classée comme l'un des pays les plus consommateurs de blé de la région du Moyen-Orient. Sur le marché mondial, elle demeure toujours parmi les grands importateurs de céréales (en particulier le blé dur et le blé tendre) du fait de la faible capacité de la filière nationale à satisfaire les besoins de consommation croissants de la population (Ammar, 2015). La production nationale était 3.3 mt en 2016 et 4 mt en 2015. Pourtant la superficie réservée à la culture des céréales ne cesse d'augmenter, selon le MAPRP la superficie globale emblavée en céréales durant la campagne 2017/2018 est évaluée à 3.444.122 hectares, avec une production de 34,8 millions de quintaux dont 57% du blé, qui sera encore augmenté 5% durant la campagne 2019 (Benamara Et Djotni, 2018).



**Figure 7 :** La production nationale de blé dur, blé tendre et orge (ONFAA, 2015).

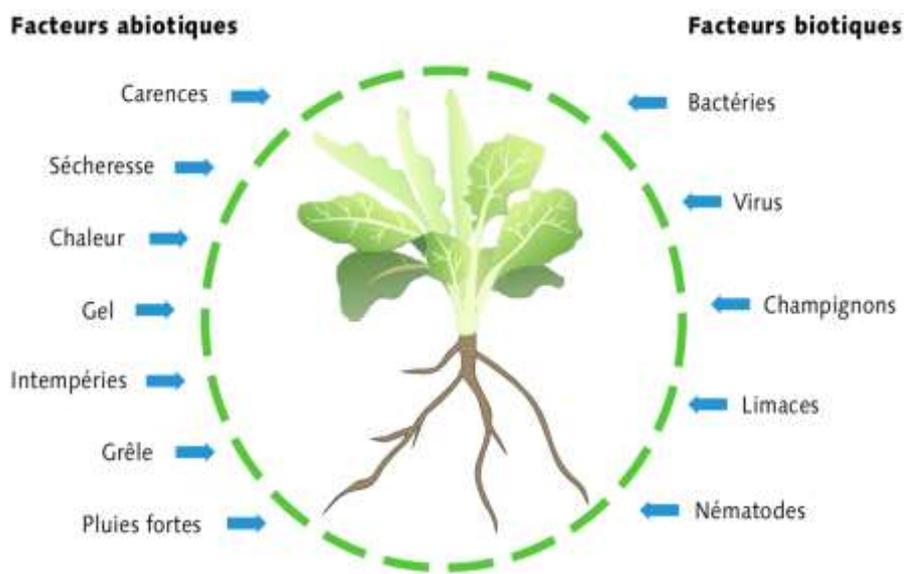
La production algérienne de blé dur est très instable d'une année à l'autre. (Mazouz et al, 2006). La cause principale est le faible niveau de productivité obtenu, soit 9 à 11 quintaux/hectare. Cette faible productivité est due à des contraintes abiotiques (pluviométrie surtout), biotiques (adventices, surtout) et humaines (itinéraires techniques appliqués etc...).

**CHAPITRE II :**  
**Stress abiotiques et stratégies**  
**d'adaptation chez le blé**

- **Notion de stress**

Un stress désigne à la fois l'action d'un agent agresseur et les réactions qu'il entraîne dans l'organisme agressé, une force qui tend à inhiber les systèmes normaux. Le stress perturbe les structures normales et la coordination des processus variés au niveau moléculaire, cellulaire, et de l'organisme entier (Larcher, 2001).

Le stress chez les plantes apparaît avec des significations différentes en biologie, qui convergent principalement en attribuant le stress à n'importe quel facteur environnemental défavorable pour une plante (Levitt, 1980). Selon Laval-martin et Mazliak, (1995) le stress est toute pression dominante exercée par un paramètre de l'environnement perturbant le fonctionnement habituel de la plante et tout facteur qui limite la production de la matière sèche au-dessous de son potentiel génétique. La plante accomplit le retour à la stabilisation et les réactions de répartition par un réajustement d'états adaptés et le maintien de grands pouvoirs de résistance, qui font tous appel à une énergie additionnelle et métabolique. On distingue deux grandes catégories de stress ; stress biotique (nématode, larve d'insecte, moisissure, bactérie...) et stress abiotique (sécheresse, excès d'eau, salinité, stress oxydatif, acidité du sol, stress thermique...).

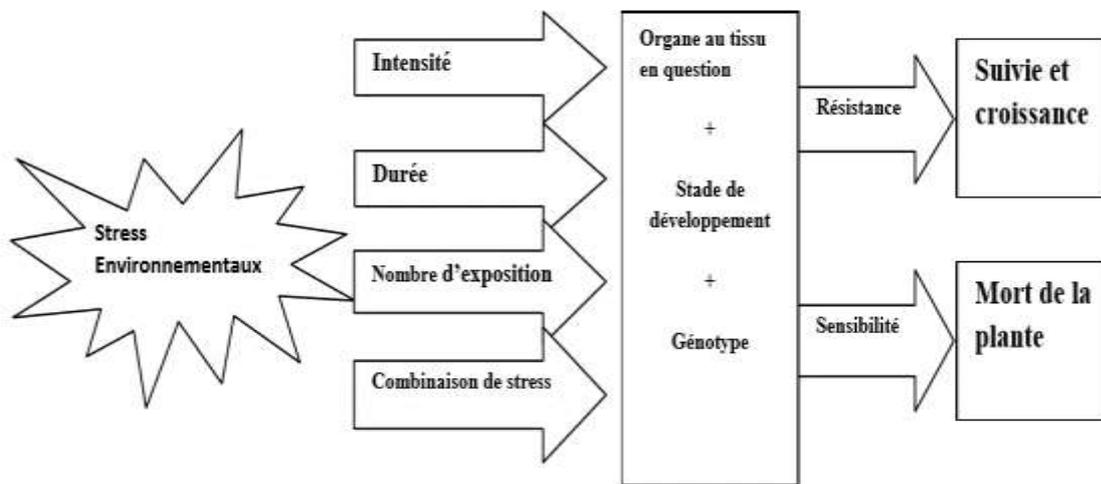


**Figure 08** : Facteurs influençant la croissance des plantes

- **Stress abiotique**

Le stress abiotique est défini comme l'impact négatif des facteurs non vivants sur des organismes vivants dans un environnement spécifique. Ces facteurs influent négativement sur la performance de la population ou la physiologie des individus (Vinebrooke *et al.*, 2004). Les

plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse ou inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles et la structure des sols etc. Les stress environnementaux nés de la fluctuation des facteurs abiotiques (sécheresse, salinité, température) affectent les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes (Madhava Rao *et al.*, 2006). Les stress abiotiques peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques, phénologiques et peuvent même entraîner la mort des plantes (shilpi et Narendra, 2005 ; Less et GalilI, 2008 ; Guo et David ho, 2008).



**Figure 09 :** Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress selon Bray *et al.*, (2000).

### • Stress hydrique

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. La demande en eau de la plante est quant à elle déterminée par le niveau de transpiration ou évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol. Ce genre de stress est une baisse ou un excès de la disponibilité de l'eau

dans le milieu d'installation des cultures, il en résulte alors une réduction de la croissance de la plante et/ou de sa reproduction par rapport au potentiel du génotype. Le stress hydrique constitue un problème majeur dans beaucoup d'environnements arides et semi arides où les précipitations changent d'une année à l'autre, et où les plantes se trouvent dans des périodes longues de déficit hydrique (Foudili et Gasmi, 2017).

La sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés (Atti, 2002).

Le manque d'eau ou déficit hydrique représente le stress abiotique le plus sévère auquel la culture du blé dur fait face dans les conditions de productions des zones arides et semi- arides (Chennafi et *al.*, 2006). Les risques du manque d'eau sont et deviendront de plus en plus fréquents et persistants, à l'avenir, par suite des changements climatiques causés par l'effet de serre (Witcombe et *al.*, 2009). En effet, selon Trinchant et *al.*, (2004), chaque année, les surfaces perdues à cause des stress hydrique et salin varient autour de 20 millions d'hectare dans le monde. En Algérie, la rareté et le caractère irrégulier 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 (Kara et Bellkhiri, 2011). L'adaptation est un mécanisme nécessaire pour les variétés à adopter dans les régions arides et semi- arides, pour tolérer la sécheresse (Slama et *al.*, 2005).

#### • Stress thermique

Le stress thermique est souvent défini quand les températures sont assez hautes (chaleur) ou basses (froid) pendant un temps suffisant pour qu'elles endommagent irréversiblement la fonction ou le développement des plantes (Oukarroum, 2007). Le froid, y compris le refroidissement (0-15°C) et la congélation (<0°C), est un stress abiotique qui détruit le développement et la productivité des végétaux (Guo et *al.*, 2018)

La sensibilité des plantes aux températures extrêmes est très variable, certaines sont exterminées ou affaiblies par des baisses modérées de températures, alors que d'autres parfaitement acclimatées, sont capables de suivre au froid (des dizaines de C° en dessous de zéro), le stress provoqué par des températures élevées induit la synthèse d'un groupe de protéines particulières (Ferhati,2007).

On appelle températures critiques, les températures minima et maxima au-dessous et au-dessus desquelles le végétal est tué. Elles sont extrêmement variables suivant les espèces et

selon le stade de végétation. Ainsi, la contrainte thermique reste un processus complexe qui est variable selon l'intensité (degré de la température), la durée et les taux d'augmentation ou de diminution de la température (Amrouche et Mesbah, 2017).

Dans les environnements méditerranéens, les hautes températures de fin de cycle sont considérées comme un facteur important de limitation de rendement. Des températures, au-dessus de 30°C, affectent le poids final de grain (Al-Khatib et Paulsen, 1984). L'effet des hautes températures peut modifier, non seulement le poids final de grain du blé, mais aussi le nombre de grains par épi et par unité de surface (Calderini et *al.*, 1999).

#### • Stress salin

La salinité est l'un des stress abiotiques les plus sévères qui atteignent la productivité des plantes en causant de graves dommages, dans certains cas elle peut conduire à leur perte (Bourizq, 2019). La salinité peut être naturelle, liée à la faible pluviométrie et le fort ensoleillement, ou induite par les pratiques agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation d'engrais chimiques. Le taux élevé de sel dans les sols exerce un effet toxique sur les plantes et crée un désordre métabolique et une inhibition de la croissance et du développement (Djanaguiraman, et *al.* 2012). Selon leur sensibilité au sel, les plantes sont classées en deux grandes catégories : les glycophytes désignant les plantes qui ne tolèrent pas de fortes concentrations en sel et les halophytes qui sont résistantes. D'après Herrero et Synder, (1997) la salinité des sols plutôt un phénomène dynamique que statique, donc plusieurs mesures sont nécessaires pour évaluer son statut. Les principales manifestations de l'installation de ce phénomène sont les quantités importantes des sels plus solubles que le gypse dans la solution du sol. Mais également l'importance du sodium sur le complexe d'échange. Il est généralement établi une fois l'apparition de ce phénomène est souvent accompagnée par la formation des sols.

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, Le fort ensoleillement et la faible pluviométrie font accumuler les sels dissous en surface. Ces accumulations transforment profondément les propriétés physiques et chimiques du sol avec pour conséquence principale un milieu qui devient non productif voir stérile, Le sol est alors colonisé d'une manière plus au moins dense par des peuplements de plantes halophytes. Le stress salin est un facteur limitant

provoqué par l'accumulation d'ions sodium (Na<sup>+</sup>) et chlore (Cl<sup>-</sup>) principalement dans le sol, en zones arides et semi-arides à cause des activités naturelles et anthropiques (Bourizq, 2019). Effectivement, les sols salins produits sont moins de 50% que les sols normaux. En revanche, les techniques de sélection génétique peuvent être bénéfiques dans l'amélioration des cultures face à ce type de stress (Bourizq, 2019).

- **Effets des stress abiotiques sur le blé**

- **Effet du stress hydrique**

Selon Soltner (1990), l'eau a une grande importance dans la croissance de la plante. Un stress hydrique limite sérieusement la croissance de la plante et sa reproduction par rapport au potentiel du géotype (Bouakaz et Hamadouche, 2015). L'un des premiers effets provoqués par le déficit hydrique est une réduction de la croissance végétative. La croissance de la partie aérienne, et surtout celle des feuilles, est généralement plus sensible que celle des racines (Hopkins, 2003). Le stress hydrique fait réduire le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire et la longévité des feuilles (Atti, 2002). Toutefois, si le stress est sévère on peut observer aussi un arrêt total du développement foliaire (Hegarty et Ross, 1978).

Pour le blé dur, la diminution du rendement est d'environ 2q/ha, chaque fois que le stress hydrique s'élève de 10mm (Kara, 2001). L'organe qui est touché en premier lieu est le limbe de la feuille. Il cesse sa croissance, s'enroule et après le stade anthèse, accélère sa sénescence en cas de stress prolongé. Il se produit alors une réduction de la taille et de la surface des feuilles. Le stress hydrique diminue l'indice foliaire et la durée de vie de la feuille ainsi que la capacité photosynthétique (Shao et *al.*, 2005). Il peut également diminuer la pression de turgescence de la plante et provoquer une perte d'eau du contenu cellulaire. Cette perte de l'état de turgescence peut engendrer à son tour des effets physiologiques très importants. Le degré de sensibilité au déficit hydrique varie avec le stade de développement du blé (périodes végétative, reproductrice et maturation).

Le stress hydrique a deux conséquences quasi simultanées sur le tallage du blé (Casals, 1996). La première est l'arrêt du processus de tallage qui se traduit par un arrêt de la croissance des bourgeons axillaires. Une carence hydrique précoce durant la phase végétative réduit donc le nombre et la taille des talles chez le blé (Stark et Longley, 1986 ; Davidson et Chevalier, 1990 ; Blum et *al.*, 1990). La seconde est la réduction de la vitesse de croissance des talles les plus jeunes (Assem, 2006). Donc un déficit hydrique contrôle la croissance végétative en

réduisant la vigueur de la plante. Les plantes soumises à un déficit hydrique voient généralement leur sénescence s'accélérer ; et une perte trop importante d'eau par transpiration peut conduire à la mort des cellules (Bouchabke et *al.*, 2006).

Le stress hydrique agit négativement sur le rendement de culture et la qualité des produits (Benkhelif, 2016). Il se manifeste par la production très réduite du nombre de grains par épi, du nombre d'épis par plante (Condon et al, 2004), et du nombre d'épis par unité de surface réduisant par conséquent le rendement économique de la culture, qui peut baisser de plus de 80%. Chez les céréales, le stress hydrique affecte la composition de la graine. Les concentrations relatives des différents composés sont modifiées : une augmentation des teneurs en protéines et une baisse des teneurs en amidon et en huile des graines (Hireche, 2006).

#### • Effet du stress thermique

Le stress thermique est l'un des stress abiotiques qui limitent le développement de la plante, en effet lors des trente dernières années, la température de la terre a augmenté de 0.2°C. Chaque décennie, un réchauffement de 1.4 jusqu'à 5.8°C est prévu au cours du 21<sup>ème</sup> siècle. (Braun et *al.*, 2002). L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température (Wahid et *al.*, 2007). Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température (Simões-Araújo et *al.*, 2003).

Les hautes températures sont parmi les facteurs importants intervenant dans la limitation des rendements. Elles affectent fortement les organes floraux et la formation des fruits, ainsi que le fonctionnement de l'appareil photosynthétique (El Madidi et Zivy, 1993). Une chaleur excessive agit sur la plante en provoquant une déshydratation résultant d'une transpiration accélérée. Le stress thermique peut provoquer aussi la génération excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et les espèces réactifs d'azote (RNS). Ces derniers jouent le rôle de signaux de transduction. Un déséquilibre entre la production et le balayage de ces composés peut causer de nombreux dommages cellulaires (Hasanuzzaman et *al.*, 2012). Hauchinal et *al.*, (1993) notent une réduction du rendement du grain de blé des semis tardifs, liée à une diminution du nombre d'épis et du poids moyen du grain, causée par les effets des hautes températures. (Combe et Picard, 1994) rapportent que le remplissage du grain est affecté par les hautes températures, surtout pendant le pallier hydrique.

Les céréales sont fortement confrontées à ce stress. Son effet sur le semis se matérialise par une réduction de la longueur de la coléoptile, et du nombre de plantes levées par unité de surface, dans ce cas la plante ne peut pas s'ancrer en profondeur et devient très sensible. À des

températures plus élevées, l'activité respiratoire des grains augmente considérablement et est en partie responsable de la perte de matière sèche. Des températures excessives peuvent également interférer avec le contrôle de la synthèse de l'amidon et la régulation du transfert de la photosynthèse vers l'endosperme. (Ibrahim et Quick, 2001) montrent 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 à les utiliser au rythme imposé par le stress thermique.

Contrairement à la température plus basse qui se produit dans la même phase, le stress thermique conduit principalement à la stérilité des plantes femelles. A -30 °C, un tiers des ovaires ont des sacs foetaux absents ou peu développés (Gate, 1997). Masse et *al.*, (1985) ont remarqué que les chutes de fertilité des épis en semis très précoces sont dues aux dégâts de gel des épis au cours de la montaison et que ceci est d'autant plus marqué que la variété est précoce à la montaison. Gate, (1995) précise qu'une seule journée à une température minimale inférieure à -4°C entre le stade épi -1cm et un nœud pénalise le nombre de grains par épi. La tolérance génétique aux basses températures est cependant nécessaire pour ce type de variété pour réduire les risques de rendement nul en année gélive (Mekhlouf et *al.*, 2005 ; Annichiarico et *al.*, 2005).

Les basses températures hivernales affectent rarement les blés sous climat méditerranéen, sauf au-dessus de milles mètres, lors des années où le froid survient sans enneigement des sols. La plupart des blés cultivés montrent une résistance limitée au froid, mais les parties endommagées sont généralement remplacées par des talles plus jeunes (Baldy, 1993). Blouet et *al.*, (1984) trouvent que des températures inférieures ou égales à -5°C sont néfastes durant la phase germination-levée. Pour réduire les risques de baisse de rendement du grain liés aux effets du gel tardif, la tolérance aux basses températures est recherchée (Mekhlouf et *al.*, 2001).

- **Effet du stress salin**

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). L'effet dépressif de la salinité sur la germination du blé peut être de nature :

- **Osmotique** : la salinité inhibe l'absorption de l'eau, la mobilisation des réserves et leur transport vers l'embryon.

- **Toxique** : la salinité provoque une accumulation cellulaire de sels ce qui va perturber les enzymes en relation avec la physiologie des graines en germination, empêchant la levée de dormance des embryons, diminuant ainsi la capacité de germination (Boumdouha et Krim, 2019).

La réduction du pouvoir germinatif est due à l'augmentation de la pression osmotique de la solution du sol, qui ralentit l'imbibition et limite l'absorption de l'eau nécessaire au déclenchement des processus métaboliques impliqués dans la germination (Hajlaoui et *al.*, 2007). La germination est considérée comme une étape déterminante pour la réussite de la croissance des plantes dans les milieux salés (Tahraoui, 2016).

Chez les céréales, l'effet du sel sur la croissance et le développement de la plante se manifeste à partir d'un seuil critique de concentration en sels, et cela dépendra de l'espèce (Brahimi, 2017). En effet, lorsque les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  s'accumulent dans les tissus végétaux, ils affectent l'assimilation des cations essentiels comme  $\text{K}^+$  et la  $\text{Ca}^{2+}$ . Par conséquent, une concurrence entre le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Ca}^{2+}$  dans les sites de fixation apoplasmiques s'installe, il en résulte une réduction du taux de croissance et des activités fonctionnelles racinaires. Les conséquences de cet effet se traduisent par une réduction de la biomasse sèche, de la surface foliaire, de la longueur de racines, et un retard de tallage (Brahimi, 2017).

Chez le blé, la diminution de la surface foliaire est considérée comme la principale stratégie pour arriver à la limitation de la disponibilité de l'eau en conditions saline. Effectivement, le stress salin atteint l'activité physiologique de la feuille, et plus précisément la photosynthèse, qui constitue la cause principale de la diminution de la productivité végétale (Benmakhlouf, 2018).

L'effet de la salinité sur la photosynthèse se manifeste également par la réduction de l'assimilation du  $\text{CO}_2$ , la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II. La baisse de l'activité photosynthétique se manifeste par une diminution du taux de chlorophylle et de caroténoïdes dans les feuilles ce qui engendre la chlorose des feuilles âgées qui finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian, 2000). Le stress salin peut aussi inhiber la biosynthèse des phytohormones, principalement l'acide gibbérellique et la kinétine qui jouent un rôle important dans la germination des graines. Par contre, l'acide abscissique est stimulé en conditions de stress (Arif, 2015).

- **Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques**

- **Adaptation du blé au stress hydrique**

- **Évitement**

L'évitement est défini comme la capacité d'une plante à supporter une sécheresse en évitant une déshydratation des tissus. Donc, le maintien du potentiel hydrique interne satisfaisant en présence de contrainte hydrique (Turner, 1986). La première réponse est l'aptitude des racines à exploiter les réserves en eau du sol sous stress (Adda et *al.*, 2005). La seconde réponse est constituée par la réduction de la surface foliaire ; la régulation de l'ouverture et la fermeture des stomates (Ludlow et *al.*, 1990), la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire (Clarck, 1986). L'acide abscissique (ABA : C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>O<sub>4</sub>) des stomates, joue un rôle majeur dans l'évitement du stress par son action sur la fermeture des stomates, la réduction de l'élongation des feuilles et sa promotion de l'extension des racines (Tardieu, 1996). La déshydratation ou le traitement à l'ABA des tissus mènent à une synthèse massive de nouvelles transcriptions protéiques. Ces transcriptions codent pour la synthèse de polypeptides de protéines dites LEA (Late Embryogenesis Abundant proteins), qui s'expriment dans le grain en cours de maturation (Blum, 1996).

- **Échappement ou l'esquive**

L'exploitation de l'esquive comme stratégie d'adaptation aux stress s'est faite dans le contexte agricole en cherchant à faire coïncider le développement de la culture ou du moins les phases les plus sensibles avec les périodes où le stress est moins intense. Ceci s'est fait par des études de l'influence de la variabilité de la durée des phases de développement sur la productivité de la plante, dans le but de déduire la durée la plus optimale pour que les stades sensibles puissent se réaliser à des périodes où les risques de stress sont moins pénalisants (Witcombe et *al.*, 2009).

La précocité chez les céréales en zones méditerranéennes est un mécanisme largement exploité par les agriculteurs.

La précocité peut donc être utilisée comme critère de sélection pour améliorer la production dans les zones sèches. C'est l'un des traits les plus importants dans l'adaptation des plantes. Cependant la sélection de variétés à cycle court ne permettent pas toujours d'améliorer le rendement dans le cas où le déficit hydrique se déclare en cours du cycle de développement (Khalifaoui, 1985).

- **La tolérance**

Cette stratégie consiste à maintenir les fonctions de la plante: croissance, transpiration et la photosynthèse, malgré le déficit hydrique (Jean-pierre et *al.*, 2006). La tolérance à la déshydratation implique des mécanismes intracellulaires qui visent à préserver l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus lorsque le potentiel hydrique diminue (Laurent et Sané, 2007).

L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques (Santarius, 1993). Par ailleurs, il apparaît comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Il a été observé chez différentes espèces végétales dont le blé. L'ajustement osmotique maintient l'ouverture des stomates et l'assimilation du CO<sub>2</sub> (Kameli et Losel, 1996). Il améliore l'efficacité d'utilisation d'eau, retarde la sénescence, et maintient le transfert des assimilats vers le grain, augmentant par conséquent l'indice de récolte (Araus et *al.*, 1999). Selon Condon et *al.*, (2004), l'ajustement osmotique et le rendement grain, chez les céréales, sont corrélés sous une large gamme de stress. La capacité d'ajustement osmotique élevée améliore le rendement en grain à des niveaux allant de 11 et 17% par rapport au rendement des géotypes présentant une faible capacité d'ajustement osmotique.

#### • **Adaptation du blé au stress thermique**

Les plantes sont des organismes poïkilothermes, de la même température que leur environnement ; elles n'ont donc pas la possibilité d'éviter le stress dû aux changements de température. Parmi les mécanismes de tolérance au gel, le mécanisme de tolérance le plus classique repose sur l'évitement de la congélation (évitement du strain) au niveau intracellulaire. Le refroidissement progressif des tissus ne provoque pas immédiatement la congélation du contenu cellulaire riche en solutés et pauvre en points de nucléation (maintien en état de surfusion), mais provoque dans un premier temps une congélation de l'apoplaste, pauvre en solutés et dont le point de congélation est souvent élevé (entre -10 et 0°C). Si la descente en température se poursuit en dessous de ce point de congélation, la formation de cristaux à l'intérieur des cellules provoque des dommages irréparables.

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 peut 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 du CO<sub>2</sub> diminue plus vite que celle de l'O<sub>2</sub>. Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO<sub>2</sub> dans les plantes en C4 (blé) permettent d'éviter cette contrainte.
- La modulation des proportions en acides gras membranaires saturés /insaturés, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrêmes. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte de chaleur.

- **Adaptation du blé au stress salin**

La tolérance à la salinité est un processus complexe, qui peut varier selon les espèces et les variétés. En effet, la plante déclenche des mécanismes de tolérance qui consistent à s'adapter aux stress osmotique, ionique et oxydatif provoqués par la salinité. Ces mécanismes permettent la régulation du déséquilibre nutritionnel, l'élimination ou l'accumulation dans différents organes, tissus, cellules et compartiments cellulaires des sels en excès, et l'ajustement de la pression osmotique interne grâce à l'accumulation de certains solutés organiques ainsi qu'à la mise en action des systèmes antioxydants (Zerroumda, 2012).

L'exclusion des ions est une stratégie qui permet aux plantes de survivre en condition de stress salin et d'exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique (Blumwald et al., 2004 ; Munns 2005). 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 des 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 des sels des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus. Le maintien d'une faible concentration de (Na<sup>+</sup>) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na<sup>+</sup>) 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. L'exclusion n'est, cependant, pas toujours synonyme de tolérance au stress salin. En effet certains génotypes, sensibles au stress salin, accumulent fortement moins d'ions Na<sup>+</sup> dans la tige comparativement aux génotypes tolérants (Zerroumda, 2012). L'exclusion du sodium est réalisée par l'action combinée d'une série de protéines de

type SOS « salt overly sensitive » qui sont des antiports  $\text{Na}^+ / \text{H}^+$  localisés au niveau de la membrane plasmique (Zhu, 2003).

L'ajustement osmotique est considéré comme l'un des mécanismes les plus importants pour s'adapter au stress salin et hydrique. Le stress salin provoque un déficit hydrique chez les plantes, mais elles sont capables de le supporter en ajustant rapidement leur potentiel osmotique avec celui du milieu extérieur, dans le but de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019). Cet ajustement peut être réalisé par une augmentation des concentrations en  $\text{K}^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , réponse caractéristique des céréales. Lorsque la plante s'adapte osmotiquement au milieu salin et que sa turgescence est restaurée, le déficit hydrique ne constitue plus un facteur limitant à la croissance sur un milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019).

Popova *et al.*, (2003) ont montré que sous un stress salin une expression accrue de NADP-isocitrate déshydrogénase spécifique qui est impliquée dans la biosynthèse de la proline. Cette dernière permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et intervient à tous les stades du développement du végétal (Grennan, 2006 ; Martinez *et al.*, 2007). L'ajustement osmotique peut se faire également par le biais de métabolites, tels que les sucres solubles et la proline. Ces composés s'accumulent dans les feuilles selon l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité (Benmakhlouf, 2018). Si les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont accumulés dans les vacuoles de la cellule, les ions  $\text{K}^+$  et les solutés organiques devraient s'accumuler dans le cytoplasme et les organites pour équilibrer la pression osmotique. Les solutés organiques qui s'accumulent le plus souvent sous stress salin sont la proline et la glycine bêtaïne, bien que d'autres molécules peuvent s'accumuler à des moindres degrés (Hasegawa *et al.*, 2000).

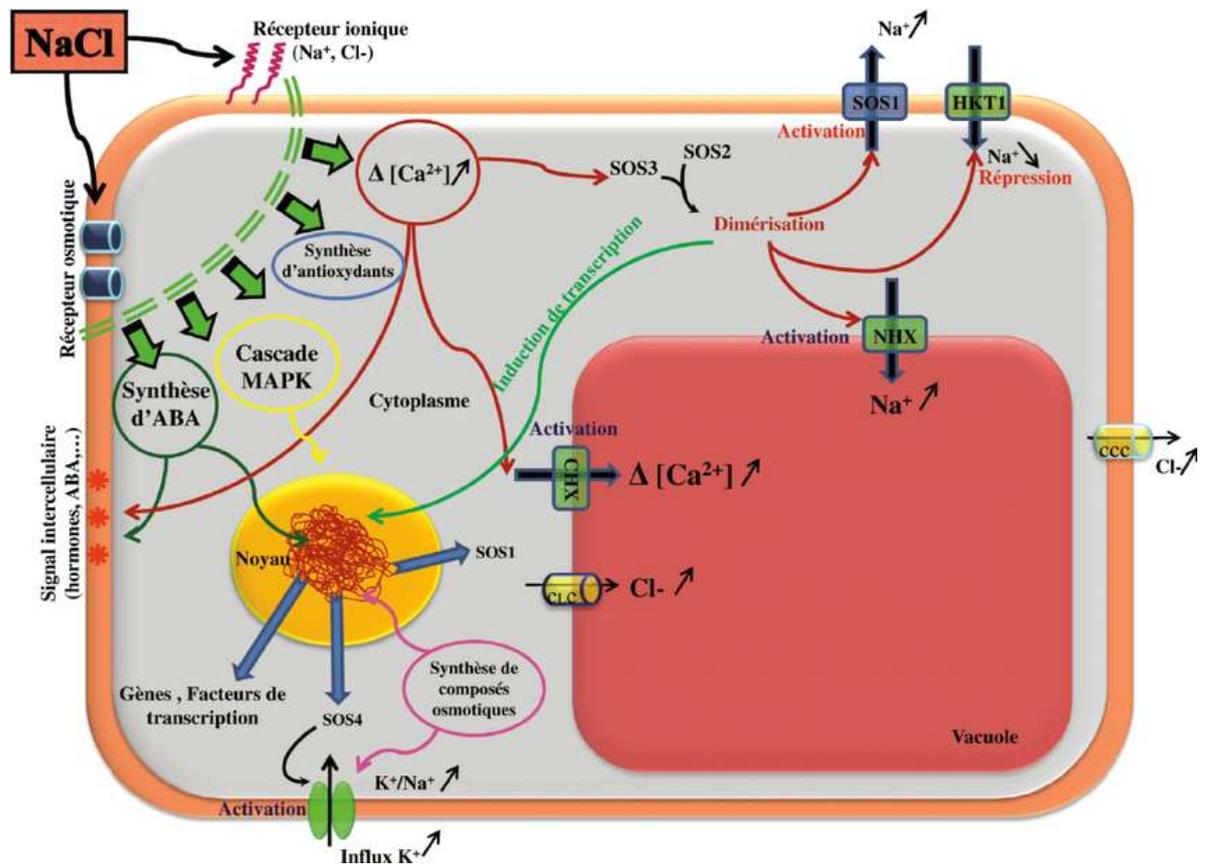
**CHAPITRE III :**  
**Mécanismes moléculaires de tolérance**  
**aux stress abiotiques**

- **Réponses moléculaires et cellulaires aux stress abiotiques : chez les végétaux**

La réponse de la plante aux stress comme la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes implique des gènes catégorisés classiquement en deux groupes (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). Les gènes de fonction codent pour des protéines assurant une protection directe de la cellule végétale face au stress, par des voies de régulation-signalisation générales et spécifiques (Reguira et *al.*, 2012).

De manière générale, les senseurs détectent le signal stress et initient des cascades de signalisation qui permettent la réponse de la plante. L'initiation et la régulation de ces processus de réponse aux stress impliquent principalement des molécules de signalisation comme les phytohormones, les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), les espèces réactives de l'azote et de l'oxygène (Peaterse et *al.*, 2012 ; Stael et *al.*, 2015 ; Baxter et *al.*, 2014). **Figure 10.** Une variété de gènes répond au stress abiotique dans diverses espèces de plante. Dans les premières heures d'un stress, l'expression d'environ 30% des gènes est régulée (Kreps et al, 2002). Ces gènes induits lors des conditions de stress ont pour fonction non seulement de protéger les cellules du déficit en eau par la production de protéines importantes pour le métabolisme, mais aussi de réguler l'expression des gènes pour la transduction du signal dans la réponse au stress (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Les gènes régulateurs du signal stress jouent un rôle important dans la transduction du signal où sont impliqués les récepteurs ancrés à la membrane, les senseurs de calcium, les protéines kinases, les protéines phosphatases et les facteurs de transcription.



**Figure 10 :** synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante (Mahajan, 2008)

### • Perception et signalisation d'un stress

Afin que la cellule puisse réagir à un stress, elle doit avant tout convertir les signaux perçus au niveau physique, en signaux biochimiques, perçus alors au niveau moléculaire, entraînant une transduction du signal (Virilouvet., 2011). La cascade d'événements moléculaires conduisant au développement de la tolérance au stress comporte :

- La perception du signal de stress par les récepteurs de la membrane cellulaire qui captent les variations du milieu externe ;
- La transduction du signal du stress du cytoplasme vers le noyau cellulaire, suivie d'une cascade d'événements 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 ; et

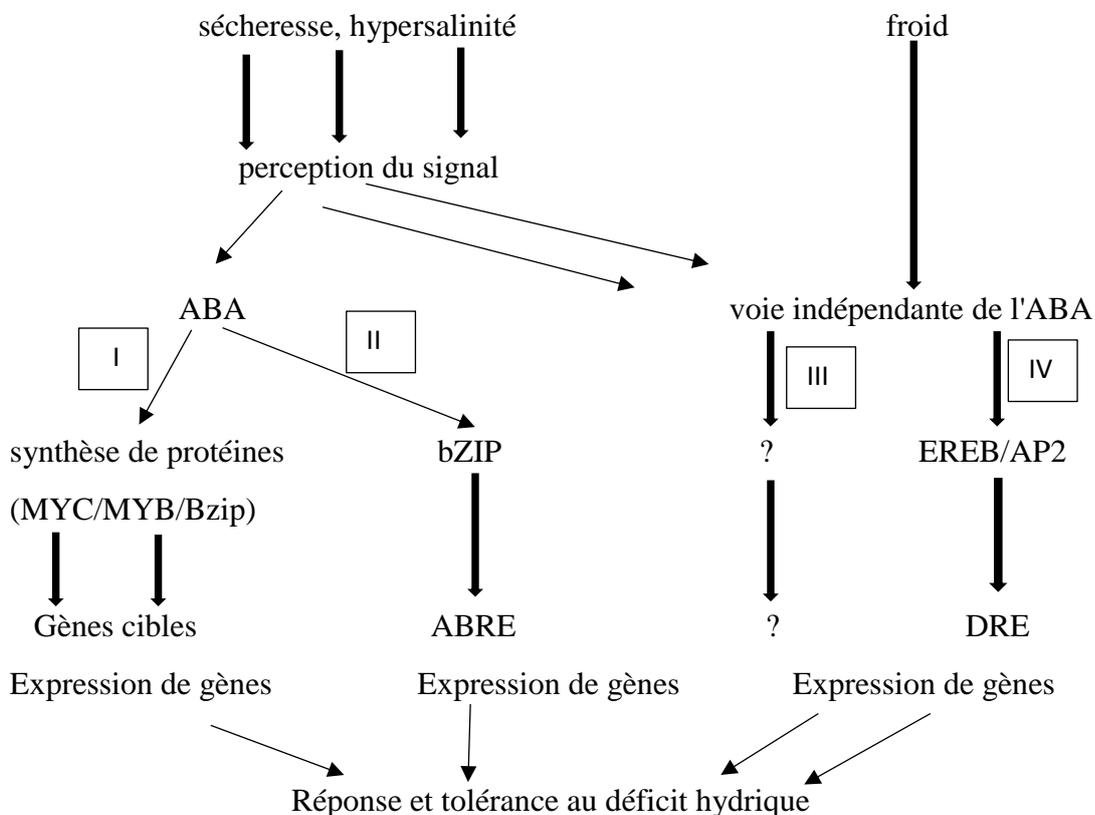
- l'expression des gènes du stress codant des protéines qui gèrent la situation de stress en réparant ou en maintenant l'homéostasie cellulaire.

Les changements de l'expression génique qui se produisent au niveau cellulaire sont intégrés dans la réponse de la plante entière. L'importance et la rapidité de la réponse cellulaire au stress dépendent de la durée et de l'intensité du stress (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2002).

### • Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA

Le stress abiotique induit une augmentation des niveaux d'ABA, qui joue un rôle important dans la tolérance des plantes à la sécheresse, aux salinités élevées et au froid (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). 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). Il existe également des gènes induits par un stress mais qui ne répondent pas à un apport exogène d'ABA. Cela indique que la réponse au stress se fait via deux types de voies de transduction :

- dépendantes de l'ABA (voies de transduction I et II),
- indépendantes de l'ABA (voies de transduction III et IV). (Campalans *et al* 1999).



**Figure 11 :** les deux types de voies de transduction

- **Expression de gènes de tolérance au stress abiotique**

Le blé est exposé à de divers stress abiotiques. Comme la salinité et le stress hydrique qui affectent les conditions de croissances et de développements. La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparait comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994).

Les changements qui se produisent au niveau du métabolisme primaire font partie de la réponse générale au stress. En effet, de nombreux gènes qui varient au cours du stress hydrique varient de la même manière pour d'autres stress environnementaux (Deepika et Anil, 1999). Lors d'un stress, il existe un assortiment de gènes pouvant être exprimés ou réprimés ; 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 produits des gènes induits en conditions de stress hydrique en deux groupes :

- Le 1er groupe : comporte 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 des NOS et ROS et diverses protéases.
- Le 2ème groupe : 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.
- **Accumulation des osmolytes**

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique, (Farooq et al, 2009). Ils s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, Leur principal rôle

étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant de l'intérieur vers l'extérieur) 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 (Tuteja, 2005) on cite parmi eux :

- **Les Sucres et leurs dérivés**

Si les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils ont également un rôle non énergétique d'osmorégulateur et d'osmoprotectants. En effet Ces osmotocums participent eux aussi au maintien de la balance de la force osmotique, pour garder la turgescence au niveau des feuilles de blé en conditions de stress (Najdjm., 2008). Les sucres sont qualifiés d'osmolytes compatibles. Les osmolytes compatibles s'accumulent principalement dans le cytosol. Un osmolyte compatible est une molécule qui reste exclue de la surface d'une protéine et de sa sphère d'hydratation proche, qui tend à stabiliser sa structure spatiale, elle protège les membranes contre la déshydratation (Rhodes, 1987). L'accumulation de sucres tels que saccharose, le tréhalose, les hexoses et les oligosaccharides de la famille du raffinoses et des polyols, est obtenue le plus souvent, par une hydrolyse accrue de l'amidon (Plessis., 2009), permettant aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

- **Mannitol**

Le Mannitol est la forme réduite du mannose. Ce sucre alcool se retrouve très largement distribué chez les plantes. 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.

- **Proline**

L'accumulation de la proline n'est pas spécifique au déficit hydrique, elle s'accumule également sous l'effet de la salinité (Stewart et Larher, 1980), des basses températures (Chu et al 1978) et des hautes températures (Paleg et al., 1981). L'étude des relations entre tolérance à la contrainte hydrique et accumulation de la proline suppose donc que soit écartée toute éventualité d'intervention d'autres contraintes provoquant également des augmentations de

teneur en proline (excès thermiques, salinité). La proline joue un rôle d'osmoticum qui améliore la tolérance aux stress. Cette accumulation régule le pH cytoplasmique et constitue une réserve d'azote utilisable par la plante en conditions de stress (Tal et Rosenthal, 1979). L'accumulation de la proline chez les plantes soumises à des contraintes physiques a fait l'objet de nombreuses études et a été même préconisée par plusieurs auteurs comme test précoce de sélection pour la tolérance au stress.

- **Glycine-bétaïne**

La synthèse de la bétaïne augmente considérablement lorsque l'organisme est exposé à des facteurs environnementaux qui modifient les conditions internes des cellules. Ces conditions défavorables peuvent être créées par des stress tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse ... (Neffar, 2013). Les méthodes d'action de ces osmoprotecteurs ne sont pas encore toutes élucidées mais il est évident que, jusqu'à un certain point, la bétaïne agirait comme un "capteur d'eau" qui permettrait de stabiliser la conformation des protéines, leur permettant ainsi d'être fonctionnelles lorsque les conditions sont préjudiciables (Vinocur et Altman, 2005).

Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, l'éthylène, le calcium 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).

#### **4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique)**

Le  $\Delta$  acide aminé butyrique (GABA) est synthétisé par la glutamate décarboxylase (GAD), une enzyme localisée dans le cytosol. Le GABA est métabolisé par deux protéines mitochondriales du GABA-shunt, la GABA Transaminase (GABA-T) et la Semi Aldéhyde Succinique Déshydrogénase (SSADH), en deux étapes avant d'entrer le cycle de Krebs (Snedden et al 1996). La GAD est une enzyme calcium-calmoduline dépendante, elle s'active sous stress, en modifiant la concentration du  $Ca^{++}$  du cytosol et induisant une augmentation du GABA (Baum et al., 1993; Mazzucotelli et al., 2006). Le SSADH est régulé par l'ATP et le NADH, ce qui suggère que le contrôle du GABA shunt dépend de l'énergie mitochondriale.

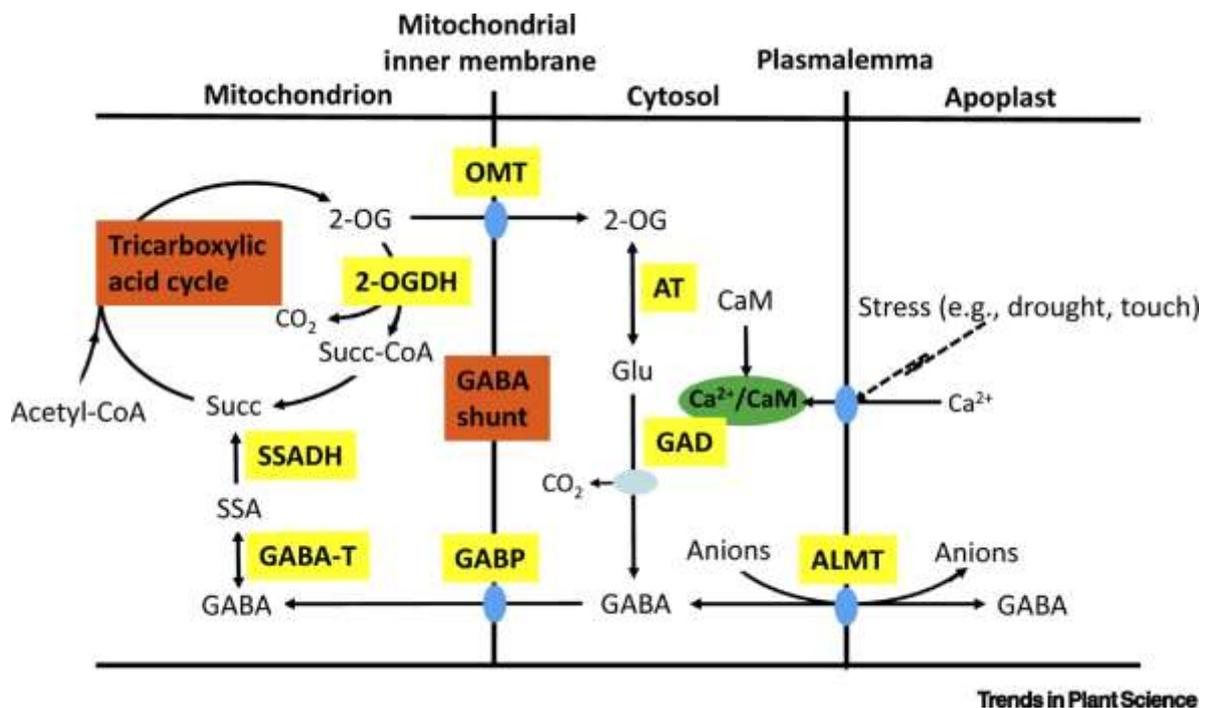


Figure 12 : le controle du GABA shunt ( Life sci, 2017)

- **Enzymes de détoxication**

Les cellules stressées, au même titre que les cellules non stressées, produisent des composés oxydants, éliminés par le système de défense des plantes. Leur production et leur dégradation sont en équilibre, dans les cellules non stressées. L'une des conséquences des stress environnementaux, y compris le stress hydrique, est une augmentation de la quantité des espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui endommagent les structures cellulaires par oxydation (Zerrad et *al.*, 2008 ; Mathur et *al.*, 2008). Afin de contrôler le niveau des ROS et protéger leurs cellules, les plantes ont développé un système de défense antioxydant crucial, pour le maintien de l'intégrité des systèmes photosynthétiques lors d'une contrainte hydrique. Parmi les enzymes du système antioxydant on peut citer : les superoxydes dismutases (SOD), les catalases (CAT), les glutathions peroxydases (GPX), les ascorbates peroxydases (APX) (Battagland., 2010).

- **Hormones : Acide abscissique**

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'augmentation de la concentration en l'acide abscissique (ABA) dans la partie aérienne ou la réduction en cytokinine est parmi les réponses physiologiques provoquées par le stress salin. Selon des études récentes, l'ABA exogène peut augmenter la tolérance au froid des plantes en augmentant la teneur en sucres solubles, en proline, la rétention d'eau et la photosynthèse. Ceci diminue la peroxydation des lipides membranaires et les lésions de la membrane cellulaire (Hang *et al.*, 2015).

- **Expression des protéines sous conditions de stress environnemental**

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et de ce fait de nombreux chercheurs abordent la tolérance 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.

Le processus d'acclimatation diffère d'une espèce à l'autre mais, implique souvent l'accumulation de protéines protectrices, notamment les protéines Late embryogenesis abundant (LEA), les protéines antigélatantes (AFP) et les protéines cold shock (CSP) (Ruelland *et al.*, 2009). La COR15A est la protéine LEA la mieux caractérisée qui réside à la surface de la membrane pendant la déshydratation et stabilise le stress dû au gel des membranes cellulaires (Liu *et al.*, 2015). Les AFP se lient aux surfaces spécifiques des cristaux de glace en formation et inhibent leur croissance (Wenet *et al.*, 2016). Les CSP sont composés d'un seul domaine de cold shock (CSD) et fonctionnent comme des chaperons d'ARN dans les bactéries et les plantes (Nakaminami *et al.*, 2005). CSP2 et CSP3 d'*Arabidopsis* sont d'importants régulateurs de tolérance au gel (Sasaki *et al.*, 2013).

- **Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines**

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). Les gènes codant les protéines membranaires intrinsèques représentent environ 25% du génome (Stevens *et al.*, 2000), reflétant ainsi l'importance de cette classe de protéine. Le passage aisé de l'eau à travers les membranes, a longtemps été considéré comme un phénomène de simple diffusion, à travers la bicouche lipidique, ce qui n'explique pas à lui seul, la grande perméabilité des biomembranes (Chaumont., 2010).

La découverte des protéines intra membranaires, plus intéressante encore, les aquaporines peuvent intervenir dans la réponse des plantes à divers stress biotiques, en effet, les stimuli environnementaux incluant, la sécheresse et la salinité, peuvent réguler l'expression des PIPs et des TIPs au niveau des transcrits, Mais aussi au niveau protéique. Toutefois, la modulation de l'expression des gènes AQP en réponse à divers stress de déshydratation, appuie leur implication présumée dans la tolérance au stress hydrique et salin. Les MIP (pour Major Intrinsic Proteine), ont abouti à une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires, responsables du transport transmembranaire chez les plantes (Maurel., 1997).

Les MIP forment des canaux transmembranaires, assurant le transport passif de petites molécules polaires telles que : l'eau. La perméabilité des membranes dépend de l'interaction protéine-membrane ou de la phosphorylation/ déphosphorylation de ces dernières. Les MIP responsables du transport spécifique de l'eau sont nommés aquaporines (Forrest., 2009). 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).

- **Protéines déhydrines : LEA**

Les LEA (Late Embryogenesis Abundant) constituent une famille multigénique dont la majeure partie des protéines sont cytosoliques et hydrophiles (Garay Arroyo et *al.*, 2000). Les déhydrines sont caractérisées par une large gamme de masses moléculaires 9-200 KDa (Hamla, 2016). ce sont des protéines en majorité très hydrophiles qui semblent impliquées dans la protection des structures cellulaires, ce qui en fait des protéines potentiellement très importantes dans la vie des cellules. Elles sont très nombreuses et diverses et forment un très vaste ensemble de familles de protéines. Les LEA sont riches en glycine et les résidus de lysine, mais pauvres en cystéine et tryptophane (Allagulova et *al.*, 2003) et de ce fait elles résistent à la dénaturation thermique et à la dénaturation acide. La particularité de toutes les déhydrines consiste au partage de trois domaines hautement conservés : le segment-K présent dans toutes les déhydrines et qui est riches en lysine, du côté C-terminal, (séquence hautement conservée), ainsi que le segment Y et une chaîne de sérines contiguë ou segment-S. Les protéines DHNs présentent une grande diversité concernant le nombre et l'ordre de leur segment YSK ; la caractérisation biochimique de ses différentes formes, permettra la clarification de ces différences et la détermination de leur implication fonctionnelle.

Les LEA, forment un groupe remarquable de protéines induites par le stress hydrique et qu'on trouve chez toutes les plantes (Campbell et Close, 1997), elles n'ont pas de fonctions enzymatiques, mais elles sont très efficaces dans la protection de membrane cellulaire et des protéines par des structures quaternaires (Close, 1996). Ramanjulu et Bartels, (2002) ont proposé que ces protéines puissent jouer un rôle en protégeant les structures cytoplasmiques pendant la déshydratation. Ces protéines sont synthétisées et accumulées pendant les périodes du stress hydrique et après stress osmotique dans tous les organes de la plante.

Ces protéines peuvent protéger les autres macromolécules ou structures cellulaires aidant à maintenir l'intégrité des membranes cellulaires (Longxing et al, 2010). McCubbin et Kay, (1985) ont montré que la protéine LEA 'Em' de blé tendre (*Triticum aestivum*) était considérablement plus hydratée que la plupart des protéines globulaires. 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). Plusieurs autres protéines LEA ont été identifiées chez différentes espèces végétales et elles ont montré une importance dans la tolérance au froid ou à la congélation (Houde et *al.*, 2004).

- **Protéines HSP : heat shock proteins**

En condition de stress thermique, la cellule active l'expression de protéines spécialisées connues sous le nom des chaperonnes ou de protéines de choc thermique (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 constituent des composants majeurs impliqués dans le maintien de l'homéostasie cellulaire en conditions normales et de stress, elles jouent un rôle dans l'adaptation des plantes au stress. 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 HSP jouent un rôle critique dans la régulation de la qualité de certaines protéines (structure, assemblage, repliement), elles les entretiennent après leur dénaturation suite à un stress thermique. 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). Les protéines HSP70 protègent les protéines contre la dénaturation, préviennent l'agrégation des protéines dénaturées 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 chaperonnes 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.

- **Quelques exemples d'Utilisation de ces approches biotechnologiques dans l'amélioration du blé**

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.

L'emploi de ces techniques de biotechnologies végétales s'est avéré efficace pour faire des progrès dans la compréhension des mécanismes intervenants dans la tolérance aux stress (Benderradji, 2013). L'identification de gènes induits en condition de stress, constitue une approche très prometteuse en amélioration des plantes. En effet, l'isolement de gènes candidats et leur caractérisation devrait permettre à court terme leur transfert à d'autres fonds génétiques plus performants et qui sont généralement plus sensibles aux stress abiotiques.

De nombreux sélectionneurs de céréales visent l'intégration des nombreuses techniques de génétique, de biologie moléculaire et de biotechnologies, développées au cours des dernières années, dans les schémas traditionnels de production et d'amélioration génétique du blé. Ces biotechnologies ont élargi l'éventail des possibilités d'intégration qui s'offrent au phytogénéticien tout en modifiant les méthodologies de croisements, de sélection, d'évaluation et de mise en marché de semences améliorées. L'accessibilité de l'ADN génomique joue un rôle très important dans la régulation de la transcription. En effet, l'ADN génomique est une molécule dynamique qui subit des modifications organisationnelles et structurales en réponse aux stimuli.

La sélection assistée par des marqueurs (SAM) devient de plus en plus un complément nécessaire aux schémas de sélection classique d'amélioration des céréales (Hospital, 2001). Les marqueurs sont, en effet, considérés comme des caractères liés au caractère principal à sélectionner. (Paterson et *al.*, 1991), montrent l'existence de QTL (Quantitative Traits Loci) spécifiques pour l'adaptation à certains milieux. Pour obtenir donc, des variétés stables, il faut accumuler dans un même fond génétique, le maximum de QTL d'adaptation. La SAM devrait permettre de construire plus rapidement et avec plus de sécurité de tels génotypes.

## **CONCLUSION**

## **Conclusion**

La production du blé en Algérie ne parvient pas à satisfaire la demande des consommateurs en forte augmentation, et à cause des différents types de stress abiotiques, ce qui conduit à des importations régulières.

L'amélioration génétique de cette céréale reste basée sur la recherche d'une meilleure tolérance aux stress abiotiques, pour adapter la plante à la variabilité du milieu afin d'augmenter et de stabiliser sa productivité.

Les plantes tel que le blé soumises aux stress abiotiques montrent des changements radicaux au niveau de leur métabolisme, via des changements au niveau de la structure, via de l'organisation cellulaire et de la plante entière. La modification du métabolisme en réponse au stress est essentiellement due à une modification de la régulation des gènes, de nombreux gènes sont soit surexprimés ou sous-exprimés sous conditions du stress. C'est pourquoi, les améliorations des techniques d'analyses différentielles ont été d'une importance capitale pour l'étude des phénomènes de réponse et d'adaptation des plantes aux stress abiotiques.

Plusieurs mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires impliqués dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques. L'étude de tolérance du blé au stress étant un phénomène complexe faisant intervenir de nombreux gènes, l'approche de génétique directe qui passe par la décomposition d'un caractère quantitatif en éléments plus simples à hérédité peut fournir un très bon outil d'analyse, compte tenu de la disponibilité de carte génétique saturée chez de nombreux organismes.

Actuellement, Il est indispensable de combiner les approches physiologique, biochimique, génétique, ainsi que les techniques de biologie moléculaire afin d'avoir une approche intégrée des phénomènes qui régissent la réponse au stress, et de pouvoir identifier les gènes les plus fortement impliqués dans la tolérance. Il devient donc important de développer différentes méthodes ou techniques pour améliorer les performances de blé en termes de rendements, de qualité et de valeur nutritionnelle en conditions des stress abiotiques.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## Liste des références

- **AAINB. 2003.** Le Blé. Association Nationale des Professeurs de Boulangerie <http://aainb.com/le-ble/>
- **Agastian, P., Kingsley, S. J., & Vivekanandan, M. (2000).** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38(2), 287-290.
- **Akkaya, A., Dokuyucu, T., Kara, R., Akcura, M.,(2006).** Harmonization ratio of post- to pre anthesis durations by thermal times for durum wheat cultivars in a Mediterranean environment, pp 404–408.
- **Al Khatib, K., and Paulsen G.M., (1984).** Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Plant Physiol.* 61: 363-368.
- **Allagulova, C. R., Gimalov, F. R., Shakirova, F. M., & Vakhitov, V. A. (2003).** The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry (Moscow)*, 68(9), 945-951.
- **Ammar, M. (2015).** Organisation de la chaîne logistique dans la filière céréales en Algérie états des lieux et perspective. Thèse de Doctorat de CIHEAM Montpellier, pp: 17-20.
- **Amrouche I, Mesbah El-kahina A. (2017).** Effet du stress abiotique sur l'accumulation des protéines totales chez deux variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine, 2017, p 96.
- **Araus JL., Amado T., Casadesus J., Asbati A. et Nachit MM.. 1999.** Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant*
- **Arif F. (2015).** Effets du stress salin et d'osmoprotecteurs naturels sur la germination de blé dur (*Triticum durum*) inoculé par *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de Doctorat. Algérie : Université Ferhat Abbas Sétif 1, p 205.
- **Assem, N., El Hafid, L., Haloui, B., & El Atmani, k. (2006).** Effets du stress hydrique appliqué au stade trois feuilles sur le rendement en grains de dix variétés de blé cultivées au Maroc oriental. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 17 (4) : 499-505.
- **BABI. (2005).** contribution à l'étude de la fertilisation azotée et potassique sur blé dur (*Triticum durum* L. Var-SIMITO) sous pivot à Hassi ben abdallah (Ouargla) mémoire d'Ingénieure INA. pp4-10.
- **Badraoui H, Meziani S. 2019.** Effet de la contrainte saline sur la germination et la croissance de quelques variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université 8 Mai 1945 Guelma, p 248.
- **Bajji M., (1999).** étude des mécanismes de résistance au stress hydrique chez le blé dur: caractérisation de cultivars différant par leurs niveaux de résistance à la sécheresse et de variants somaclonaux sélectionnés In vitro. Thèse de doctorat. Univ. Louvain.
- **Baldy C. (1992)** Effet du climat sur la croissance et le stress hydrique du blé en Méditerranée Occidentale. In Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne, diversité génétique et amélioration variétale. Montpellier, 1992.
- **Barcelo A., and Sevilla F., 2001.** Antioxidant systems and  $O_2/H_2O_2$  production in the apoplast of *Pisum sativum* L. leaves: its relation with NaCl induced necrotic lesions in minor veins.

Plant Physiol., 127: 817-31.

- **Baum, G., Chen, Y. A. L. I., Arazi, T., Takatsuji, H., & Fromm, H. (1993).** A plant glutamate decarboxylase containing a calmodulin binding domain. Cloning, sequence, and functional analysis. *Journal of Biological Chemistry*, 268(26), 19610-19617.
- **Baxter, A., Mittler, R., & Suzuki, N. (2014).** ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of experimental botany*, 65(5), 1229-1240.
- **BEKHOUCHE H, (1992).** Etude de la germination de quelques lignées de pois chiche, soumis à la salinité .Croissance anatomie des racines. Mémoire D.E. S, Biol. Vég, Université d'Oran.
- **Belaid D., 1996.** Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed. Office des publications
- **Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhriss, M., & Ben Abdullah, F. (2010).** Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(7), 4216-4222.
- **Benamara Hadjira Et Djotni Sarra., (2018).** ; Etude D'optimisation De La Fertilisation
- **Benderradji, L. (2013).** Selection In vitro pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le ble tendre (*Triticum aestivum* L.).
- **Benkhellef I. (2016).** Stratégies génomiques pour une meilleure tolérance au stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.).Université des Frères Mentouri Constantine 1Mémoire. 1-22 p.
- **Benmakhlouf Z. (2018).** Etude de l'effet des phytohormones sur la croissance du blé dur (*Triticum durum* Desf.) var. Kebir cultivée dans des conditions salines. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine1, p 152.
- **Blouet A. Gaillard B. Masse J. (1984).** Le gel et les céréales. Exemple d'étude des risques du gel hivernal en Lorraine. *Perspectives Agricoles*, 85 :20-25.
- **Blum A. 1996.** Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20:pp.135-148.
- **BLUM A., 1989-** osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Corp Sci. Vol. 29*, pp 230-233.
- **Blumwald, E., Grover, A., & Good, A. G. (2004, September).** Breeding for abiotic stress resistance: challenges and opportunities. In *New directions for a diverse planet*". *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia*.
- **Bonjean, A., et Picard, E. 1990.** Les céréales à paille origine, historique, économie et sélection. Eds Nathan, 235 p.
- **Bouchabke O., Tardieu F., Simonneau T., (2006).** Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water saturated soil. *Plant Cell and Environment*. 29: 1138-1148.
- **Boulal H., Zaghouane O., EL Mourid M. et Rezgui S., 2007** - Guide pratique de la
- **Boumdouha S, Krim K. (2019).** Quelques Caractères physiologiques et morphologiques de tolérance de blé dur (*Triticum durum* Desf.) de deux génotypes (WAHA et GTA) à la salinité. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 79.
- **Bourizq Z. (2019).** Caractérisation phénotypique et génotypique des germoplasmes de blé

(*Triticum aestivum* L.) vis-à-vis de la salinité [En ligne]. Mémoire de Master. Maroc : Université Moulay Ismail, , p 92. Disponible sur

- **Boyeldieu J. (1999).** Encyclopédie des techniques agricoles : production végétale-Blé Tendre Ed : Paris.20-20.
- **Bozzuni A (1988).** Origin, Distribution, And Production Of Durum Wheat Whith
- **Brahimi Rahimi H. (2017).** Variations phénotypiques pour la tolérance aux stress salin et hydrique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 76.
- **Braun V., Buchner O., et Neuner G. (2002).** Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*, 40(4), 587-595.
- **Bray E, Bailey-Serres J, Weretinlyk E. 2000.** Responses to abiotic stresses In : *Biochemistry and Molecular Biology of plants* . Buchanan W, Gruissem W, Jones R, Eds . 2000 American Society of plant physiologists. P: 1158-1203
- **Cadi, A. (2005).** Caractérisation des zones céréalières potentielles à travers le nord d'Algérie. *Céréaliculture N°44-1er Semester* : 36-39.
- **Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., (1999).** Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. The Haworth Press Inc., New York, pp: 351–377.
- **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.
- **Campbell, S. A., & Close, T. J. (1997).** Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits. *The New Phytologist*, 137(1), 61-74.
- **Cauderon., (1979).** Etudes des relations physiologiques chez le blé : cytogénétique et biochimique .Journées d'études .Biochimie et génétique du blé .INRA. Paris .Pp30-33.
- **Chaumont, F., & Tyerman, S. D. (2014).** Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant physiology*, 164(4), 1600-1618.
- **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: 854-860.
- **Chu, T. M., Jusaitis, M., Aspinall, D., & Paleg, L. G. (1978).** Accumulation of free proline at low temperatures. *Physiologia Plantarum*, 43(3), 254-260.
- **CIC (2019).** Conseil International des Céréales. <https://www.igc.int/fr/>
- **Clement G. et Parts J., (1970).** les céréales. collection d'enseignement agricole. 2ème Ed. 351 p.
- **Close .T.J; (1996).** Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologiplantarum*, 97(4), 795-803.
- **Combe.L et Picard.D. (1994).** Elaboration des rendements des principales cultures annuelles. Editions INRA. 191 pages. commerce international des céréales, Bilan de la campagne

céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Condon AG., Richards RA., Rebetzke GJ., Farquhar GD.. 2004.** Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Botany*, 55: pp.2447-2460.
- **Cook J., Johnson V.A., Allan R. E, 1991.** Le blé. In : Greef.M.W.(Eds). Méthodes traditionnelles de sélection des plantes: un aperçu historique destiné à servir de référence pour l'évaluation du rôle de la biotechnologie moderne. Organisation de coopération et de développement économiques, Belgique, 27-38p.
- **Crystel L., 2014.** Le marché du blé dur : service agronomie- Economie Environnement. Mercredi 06 Février 2014. Édition : ARVALIS. n. 79.
- **Davidson, D. J., & Chevalier, P. M. (1990).** Pre-anthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci*; 30 : 832-6.
- **Debaeke, P., Puech, J., & Casals, M. L. (1996).** Elaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. I. Etude en lysimètres. *Agronomie*, 16 : 3-23.
- **Deepika, M., & Anil, G. (1999).** Transcript levels of genes encoding various glycolytic and fermentation enzymes change in response to abiotic stress. *Plant Sci*, 146, 41-51.
- **Djellad K., (2017),** Contribution A L'étude De L'influence Des Mauvaises Herbes Sur Les Rendements Des Cereales Dans La Region De Tlemcen, Memoire De Master, Universite De Tlemcen.
- **Drevon J.J., Saadallah K., Hajji M., Abdelly C. (2001)** .“Genotypic variability for tolerance to salinity of N<sub>2</sub>-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) “, *Agronomy*, 21, 675-682.
- **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.
- **Dupant F., Guignard J. (2012).** Botanique, les familles des plantes. In : 15<sup>ème</sup> Edition, el sevier masson. 13-21.
- **El Madidi S et Zivy M. (1993).** Variabilité génétique des protéines de choc thermique et thermo-tolérance chez le blé. In : Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire des gènes. Edition AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. pp 173-181.
- **Ellis .R. J; (1990).** Molecular chaperones: the plant connection. *Science*, 250(4983), 954-959.
- **Farooq M., Ahid A.W., Obayashi N.K., Uita D.F., Asra D., (2009).** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. P:4.
- **Feillet .P.(2000).** Le grain de blé : Composition et utilisation. Editions Quae. INRA, Paris, p23-25-308.
- **Forrest, K. (2008).** Investigation of the gene family encoding aquaporins, the protein channels regulating water movement, in wheat. Environment and Biotechnology Centre, Faculty of Life and Social Sciences, Swinburne University of Technology.
- **Foudili D, Gasmi A.** Stress de la sécheresse chez quatre variétés du blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Un examen sur quelque caractéristique morphologique et sur les pigments [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf- M'Sila, 2017, p 78. Disponible
- **Garay-Arroyo, A., Colmenero-Flores, J. M., Garcarrubio, A., & Covarrubias, A. A.**

- (2000). Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit. *Journal of Biological Chemistry*, 275(8), 5668-5674
- **Gate P., (1995).** Ecophysiologie du blé : de la plante à la culture. Ed Lavoisier. 78-81-429p.
  - **Gautier J. (1991).** Notation d'agriculture. Ed. Gautier, Paris, pp575.
  - **Grandcourt M.C., Prats J. (1971).** Les céréales. Ed. J.B Bailliers et Fils, 360 p
  - **Grennan A. K., 2006.** High Impact Abiotic Stress in Rice. An «Omic» Approach; *Plant Physiology*, April 2006, Vol. 140, pp. 1139-1141.
  - **HAJLAOUI M, DENDEN. BOUSLAM A. (2007).** Etude de la variabilité intra spécifique de tolérance au stress salin du pois chiche (*cicerarietinum L.*) au stade de germination. *TROPICULTURA*, 35, 3pp168-173.
  - **Hamla C.,(2016).** Caractérisation des gènes de tolérance à la sécheresse chez le blé dur : étude du rôle des déhydrines et des aquaporines. Thèse. Université Mentouri, Constantine Faculté de biologie Département de Biologie Végétale et Écologie. p32-33.
  - **Hasegawa P.M., Bressan R. A., Zhu J. K. and Bohnert H. J., 2000.** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 463-499. - **Hernandez J.A., Ferrer M.A., Jimenez A., Ros-**
  - **Hauchinal R.R., J.P. Tandon, P.M. Salimath (1994).** Variation and adaptation wheat varieties to heat tolerance in Peninsular India. In: Saunders, D. A. and G. P. Hettel EDS, *Wheat in heat stressed environments, irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems*, Mexico, D.F., Cimmyt, 175- 183
  - **Hegarty, T. W., & Ross, H. A. (1978).** Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea var. italica*) and cress (*Lepidium sativum*). *Annals of Botany*, 42:1003–1005.
  - **HERRERO J. ET SYNDER L. (1997).** Aridity and irrigation in argon, Spain. *Journal of aride envirennements* 35 Spain. Pp 535-547.
  - **Hillel D., 2000.** Salinity Management for Sustainable Irrigation. The World Bank, Washington, D.C.
  - **Hireche, YA. (2006).** Réponse de la luzerne (*Medicago sativa L.*) au stress hydrique et à la profondeur de semis. Mémoire de mastère, Batna, Algérie: Université Al Hady Lakhdar-Batna.
  - **Hopkins, W. G. (2003).** *Physiologie végétale*. 2ème édition. De Boeck, Bruscelles: 61-476.
  - **Hospital, F.,(2001).** Size of donor chromosome segments around introgressed loci and reduction of linkage drag in marker-assisted backcross programs. *Genetics*, 158: 1363 -1379.
  - **Houde M., Dhindsar R., Sarhan F. 1992.** A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. *Mol Gen Genet*, 234. P: 43-48.
  - **Hsiao T.C., Acevedo E., 1974-** plant responses to water deficits, wwater use. Efficiency and drought resistance. *Edit. Agric. Meteorol.* Vol.14, pp 59-84.
  - **Hsissou D. (1994).** Sélection In vitro et caractérisation de mutants de blé dur tolérants à la sécheresse. Thèse de doctorat. Univ. Catholique de Louvain.
  - **Ibrahim A.M.H. et Quick, J.S., (2001).** Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermostability. *Crop Sci.* 41: 5. 1405-1407p

- **Jean-Pierre A. Philippe D. Bernard I. Gilles L. Bernard S. François T. Alban T, 2006 .** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA. France. 72 p.
- **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.
- **Kameli A., Losel DM., 1996.** Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytol.*, 132: pp.57-62.
- **Kara Y. (2001).** Etude de caractères morphophysologiques d'adaptation à la sécheresse du blé dur et de quelques espèces apparentées, Intérêt potentiel de ces espèces pour l'amélioration de ces caractères. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Constantine, 402p
- **Kara, Y., & Bellkhir, C. (2011).** Etude des caractères d'adaptation au déficit hydrique de quelques variétés de blé dur et d'espèces sauvages apparentées: intérêt potentiel de ces variétés pour l'amélioration de la production. *Courrier du Savoie*, N°11, 119-126.
- **KHALFAOUI JLB., 1985-** conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologique Oléagineux; vol.40, pp 329-334.
- **Kreps, J. A., Wu, Y., Chang, H. S., Zhu, T., Wang, X., & Harper, J. F. (2002).** Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant physiology*, 130(4), 2129-2141.
- **Laberche J.C. (2004).** La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris, p154 -163.
- **LARCHER, W, 2001.** *Physiologie plant ecologie*. 4 the edition .Ed. Based on the translation of the third edition. 350.
- **Laurent H. Sané P, 2007 .** Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie*. Concept et application. Ed. Quae. Paris. 246p.
- **Levitt J., (1985).** Relationship of dehydration rate to drought avoidance, dehydration tolerance and dehydration avoidance of cabbage leaves, and to their acclimation during drought - induced water stress. *Plant Cell Environ* .8.287-96.
- **Liu, J., Wang, H., & Chua, N. H. (2015).** Long noncoding RNA transcriptome of plants. *Plant biotechnology journal*, 13(3), 319-328.
- **Madhava Rao K.V., Raghavendra A. S. et Janardhan Reddy K. 2006.** Printed in the Netherlands. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer: 1-14p.
- **Malasses L., 1996.** *Economie de production et de consommation*; Ed ujas; pp 32-40.
- **Maloufi, A. (1991).** Contribution à l'inventaire de l'entomofaune des céréales et des grains stockés dans la région de Batna.
- **Mathur, P., Vadez, V., & Sharma, K. K. (2008).** Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant cell reports*, 27(3), 411-424.
- **Maurel .C, Chrispeels .M.J; (2001).** Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant physiology*, 125(1), 135-138.
- **Maurel, C. (1997).** Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual review of plant biology*, 48(1), 399-429.

- **Mazouz L.,(2006).** Etude de la contribution des paramètres phéno- morphologiques dans l'adaptation du blé dur (Triticum durum Desf.) dans l'étage bioclimatique semi-aride .Mémoire de Magistère. Université Hadj Lakhdar Batna.
- **Mazzucotelli, E., Belloni, S., Marone, D., De Leonardis, A. M., Guerra, D., Di Fonzo, N., ... & Mastrangelo, A. M. (2006).** The E3 ubiquitin ligase gene family in plants: regulation by degradation. *Current genomics*, 7(8), 509-522.
- **Mahajan, S., Pandey, G.K., and Tuteja, N. 2008.** Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch.Biochem. Biophys.* 471(2) : 146–158. doi:10.1016/j.abb.2008.01.010. PMID:18241665.
- **McCubbin W., Kay C. 1985** .Hydrodynamic and optical properties of the wheat Em protein. *Can J Biochem*, 63. P: 803 - 810.
- **Mekhlouf A., Bouzerzour H., Dehbi F., & Hannachi A., (2001).** Rythme de développement et variabilité de réponses du blé dur (Triticum durum Desf.) aux basses températures. Tentatives de sélection pour la tolérance au gel. In *Proceeding Séminaire sur la valorisation des milieux semi-arides*. Oum El Bouaghi, 23 : 75-80
- **Mouellef .A. (2010).** Caractères physiologiques et biochimiques de tolérances du blé dur (triticum durum Desf.) au stress hydrique. Mémoire, université mentouri, constantine Faculté de biologie, Département de Biologie Végétale et Ecologie, p10-11.
- **Mouellef .A. (2019).** Etude comparative de l'accumulation d'osmolytes et des pigments chlorophylliens, en conditions de stress hydrique chez le blé dur (Triticum durum Desf.). Thèse de Doctorat en science. Université des frères Mentouri, Constantine.
- **Moule C. (1998).** Céréales technique d'avenir, pyrotechnies spéciale, Bases Scientifique et techniques de la production des principales espèces de grande culture en France, Ed : la maison rustique, Paris, 313p.
- **NAIMA, B. D., TAHAR, H. M., & AREZKI, M. (2011).** EFFET D'UN APPORT DE PHOSPHORE SUR UNE CULTURE DE BLÉ TENDRE CONDUITE EN CONDITIONS IRRIGUÉES. *Revue des bio ressources*, 1(1), 8-8.
- **Najdjm, B., El jaafari, S., jlibène, M., Jacquemin, J. M. (2008).** Application des marqueurs moléculaires dans l'amélioration du blé tendre pour la résistance aux maladies et aux insectes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 7: 17- 35.
- **Nakaminami, K., Sasaki, K., Kajita, S., Takeda, H., Karlson, D., Ohgi, K., & Imai, R. (2005).** Heat stable ssDNA/RNA-binding activity of a wheat cold shock domain protein. *FEBS letters*, 579(21), 4887-4891.
- **Naville M., (2005).** La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé. Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés ENS Cachan – département Biochimie et Génie Biologique Université Paris XI.
- **Neffar F.,( 2013).** Analyse de l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotique dans différents génotypes de blé dur (Triticum durum) et d'orge (Hordeum vulgare) soumis à la sécheresse. Thèse. Université Ferhat Abbas.Sétif.p :42-62-63.
- **Obaton M., 1995-** Differential sensitivity of the physiological mechanisms tonhydric deficit for soybean. INRA, Inter drought, 17.
- **[ONFAA]** Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires, 2015. Le

commerce international des céréales, Bilan de la campagne céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Ouanzar S. (2012).** Etude comparative de l'effet du semis direct et du labour conventionnel sur le comportement du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse Magister, Université de Sétif, 67 p.
- **Paleg L., Douglas T., Van Dal A., Keech D. 1981.** Proline, betaine and phenotypic traits. *New phytol.* 137. P: 61-74.
- **Partas et Clement-Grancourt M. (1971) :** Les céréales. Ed J.B. Baillièrre et fils.
- Paterson, A. H., Tanksley, S. D., Sorrells, M. E., (1991). DNA markers in plant improvement. *Adv Agron*, 46: 39 - 90. protein 70 systems to reactivate a heat denatured protein. *Plant Physiol*, 122: 189- 198.
- **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 *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- **Plessis, A. 2009.** Analysis of *Arabidopsis thaliana* mutants affected in water deficit tolerance. Thèse Doct.
- **Ramanjulu S. Bartels D. 2002.** Drought and desiccation-induced modulation of gene relation to environmental stress. In: *The biochemistry of plants*, vol. 5: Amino acids and derivatives, Mifflin ed., Academic Press. P: 609-635.
- **Rawson D.M., Willmer A.J., Turner A.P.P., (1993).** Whole-cell Biosensors for environmental monitoring. *Biosensors*, 4: 299-311.
- **Rayburne , et Gill B.S. ,1985 -** Molecular evidence of the origin and evolution of chromosome 4A in polyploide wheats . *can. J , genet Cytol* : 246- 250.
- **Ramesh S.A., Shelp B.J., 2017.** *cell. Mol. Life Sci*; 74: 1577-1603.
- **Rebahi W, 2007 :** Effet de stress salin sur la germination de quelque variété de blé dur (*triticum durum* Desf).
- **Reguera, M., Bassil, E., & Blumwald, E. (2014).** Intracellular NHX-type cation/H<sup>+</sup> antiporters in plants. *Molecular plant*, 7(2), 261-263.
- **Renaud, A. 2014.** Depuis 50 ans, l'offre mondiale de céréales s'est régulièrement adaptée à la demande. *Agreste Synthèses – Grandes cultures –Céréales*, Janvier 2014, n. 229/2014, 7p. *Rev. Phytopathol*, 39:103-133. *rhizosphere. Lynch J. M.*: 11-34.
- **Robert D., Gate P., Couvreur F. (1993).** Les stades du blé. Editions ITCF. 28 p.
- **Rodríguez- Gamir, J., Intrigliolo, D. S., Primo- Millo, E., & Forner- Giner, M. A. (2010).** Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia plantarum*, 139(2), 159-169.
- **Ruelland, E., Vaultier, M. N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009).** Cold signalling and cold acclimation in plants. *Advances in botanical research*, 49, 35-150.
- **Sasaki T, Burr B (2000)** International rice genome sequencing project: the effort to completely sequence the rice genome. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 138-141

- **Schulze .E. D, Freibauer .A; (2005).** Carbon unlocked from soils. *Nature*, 437(7056), 205-206.
- **Shao H.B., Liang Z.S. Shao M.A. Sun S.M. & Hu Z.M. (2005).** Investigation of dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during two vegetative-growth stages at water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 43:221-227
- **Shinozaki .K, Yamaguchi-Shinozaki .K; (1997).** Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant physiology*, 115(2), 327.
- **Simões-Araújo, J. L., Rumjanek, N. G., & Margis-Pinheiro, M. (2003).** Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 33–41.
- **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.
- **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.
- **Snedden, W. A., Koutsia, N., Baum, G., & Fromm, H. (1996).** Activation of a Recombinant *Petunia* Glutamate Decarboxylase by Calcium/Calmodulin or by a Monoclonal Antibody Which Recognizes the Calmodulin Binding Domain (\*). *Journal of Biological Chemistry*, 271(8), 4148-4153.
- **Soltner D. (2005).** Les Grandes productions végétales 20 eme Ed coll.sci et Tec Agri, 21-140p.
- **Soltner D., (2000)** .Phytotechnie générale : les bases de la production végétales. Tome 1 : le sol et son amélioration. Sciences et techniques agricoles, 22ième édition, 467 p.
- **Soltner, D. (1990).** Les grandes productions végétales : Céréales, plantes sarclées, prairies.Coll. Sciences et Techniques agricoles. 17 ème Ed. 464 pages.
- **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.
- **Stael, S., Kmiecik, P., Willems, P., Van Der Kelen, K., Coll, N. S., Teige, M., & Van Breusegem, F. (2015).** Plant innate immunity–sunny side up?. *Trends in plant science*, 20(1), 3-11.
- **Stevens, T. J., & Arkin, I. T. (2000).** Do more complex organisms have a greater proportion of membrane proteins in their genomes?. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 39(4), 417-420.
- **Stewart, G. R., & Larher, F. (1980).** Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In *Amino acids and derivatives* (pp. 609-635). Academic Press.
- **Tahraoui S. (2016).** Effet des sels solubles sur la production de la biomasse et l'absorption des éléments minéraux chez l'orge (*Hordium vulgare*) et le blé dur (*Triticum durum*) [En ligne].Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Khider Biskra, p 150.

- **Tardieu F. 1996.** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant growth regulation*, 20: pp.93-104.
- **Trinchant, J. C., Boscari, A., Spennato, G., Van de Sype, G., & Le Rudulier, D. (2004).** Proline Betaine Accumulation and Metabolism in Alfalfa Plants under NaCl Stress. Exploring Its Compartmentalization in Nodules. *Plant Physiology*, 135: 1583-1594.
- **Tuteja N.,(2005).** Prokaryotic and eukaryotic: Essential molecular motor proteins for cellular machinery. *Eur. J. Biochem.* 271, 1835–1848pp.
- **Valdeyron L., (1961).** Ressources génétique des blés. *Revue scientifique française* p27-38.
- **Vinebrooke, Rolf D., et al. 2004.** Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS*. 104: 451-457
- **Vinocur .B, Altman .A; (2005).** Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-
- **Virlouvet .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.
- **Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007).** Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 61, 199–223.
- **Wall A.M., Ripley R. & Gale M.D. (1971).** The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic pairing. *Genet Res.* 18: 329 - 339 p.
- **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, S. J., Liu, Q. M., & Zhang, D. F. (2004).** Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, impact and rehabilitation. *Land degradation & development*, 15(2), 115-121.
- **Witcombe, J. R., Hollington, P. A., Howarth, C. J., Reader, S., & Steele, K. A. (2009).** Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture, *Phil. Trans. R. Soc.* 363 (B): 703-716.
- **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.
- **Zerrad, W., Maataoui, B. S., Hilali, S., El Antri, S., & Hmyene, A. (2008).** Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de ble dur. *Leb. Sci. J*, 9, 27-36.
- **Zerrounda M., (2012).** Approches physiologiques et métaboliques pour la sélection de variétés d'orge tolérantes vis-à-vis d'une contrainte saline. Thèse de doctorat. École Nationale Supérieure Agronomique -El Harrach –Alger Département d'Amélioration des Productions Végétales et Ressources Génétiques : 23-25.

- **Zhu, J. K. (2003).** Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current opinion in plant biology*, 6(5), 441-445.

**Titre** : Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.

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

**Résumé :**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 sous stress abiotique.

**Mots clés** : Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaire,

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

Jury d'évaluation :

**Président** : Mlle BOUCHEMAL K. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Encadrant** : Mlle MOUELLEF A. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Examinatrice** : Mme LOUALI Y. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Date de soutenance** : 23/09/2021



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 :**

---

## Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaires.

---

Présenté et soutenu par Mme *KITOUNI Roumeisa*

Le : 23/09/2021

**Jury d'évaluation :**

**Présidente du jury :** Melle **BOUCHEMAL K.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

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

**Examinatrice :** Mme **LOUALI Y.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

*Année universitaire*  
*2020 - 2021*

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie Dieu, qui m'a donnée la patience, la force pour atteindre mes buts et le courage pour bien mener ce travail.

Je remercie particulièrement mon encadrante *Mlle MOUELLEF Adra*, maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1, pour ses qualités humaines et sa gentillesse. Merci d'avoir accepté de m'encadrer, de m'avoir proposé le thème de mémoire.

Je présente aussi mes remerciements à l'ensemble des jurys qui ont accepté d'évaluer ce travail, la présidente de jury *Mlle BOUCHEMAL K.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1. Et l'examinatrice *Mme LOUALI Y.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1.

*Toute ma gratitude à mes camarades de promotion.*

Mes remerciements s'adressent aussi à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

# DEDICACES

**À mon père pour sa patience, sa gentillesse et son soutien moral.**

**À ma mère, que dieu lui fasse miséricorde.**

*À mon frère et ma sœur.*

*À mes chères amies surtout : marwa.*

*À mes amis d'études.*

**KITOUNI Roumeisa**

# **Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.**

## **Résumé**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 ainsi que des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes sous stress abiotique.

## **Mots clés :**

Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaires,

## **Study of wheat tolerance in response to abiotic stresses: molecular changes.**

### **Abstract**

Cereals are considered a primary source of human and animal nutrition. Among these grains, wheat occupies a strategic place in the food system and in the national economy. Abiotic stresses impose limits on the growth, development and yield of wheat. Several researchers are studying the behavior of wheat under abiotic stress conditions

The adaptive strategies put in place induce modifications in the transcriptional and translational programs of genes and molecules. Understanding the physiological and molecular mechanisms of tolerance to abiotic stresses in wheat remains essential in order to overcome the harmful effects of stress and improve tolerance, and the production of wheat under these abiotic stresses. The recent availability of genomic and biotechnological tools, offers numerous opportunities to efficiently introduce targeted modifications into the genome, to study the functional aspects of various components of the genome in various plants and offers potential pathways for the production of tolerant crops under abiotic stress.

### **Key words:**

Wheat, tolerance, abiotic stress, adaptive strategies, molecular mechanisms,

## دراسة تحمل القمح استجابة للضغوط اللاأحيائية: التغيرات الجزيئية

### الملخص

تعتبر الحبوب مصدرًا رئيسيًا لتغذية الإنسان والحيوان. من بين هذه الحبوب ، يحتل القمح مكانة إستراتيجية في النظام الغذائي والاقتصاد الوطني. تفرض الضغوط اللاأحيائية قيودًا على نمو وتطور وإنتاجية القمح. يدرس العديد من الباحثين سلوك القمح في ظل ظروف القيود اللاأحيائية . تؤدي الاستراتيجيات التكيفية الموضوعة إلى تعديلات في برامج النسخ والترجمة للجينات والجزيئات. يظل فهم الآليات الفسيولوجية والجزيئية لتحمل الضغوط اللاأحيائية في القمح أمرًا ضروريًا للتغلب على الآثار الضارة للإجهاد وتحسين مقاومة وإنتاج القمح تحت هذه الضغوط اللاأحيائية . التوافر الأخير للأدوات الجينومية والبيوتكنولوجية يوفر فرصًا عديدة لإدخال تعديلات مستهدفة بكفاءة في الجينوم ، لدراسة الجوانب الوظيفية لمختلف مكونات الجينوم في نباتات مختلفة ، ويوفر مسارات محتملة لإنتاج المحاصيل المقاومة للإجهاد اللاأحيائي.

### الكلمات المفتاحية :

القمح ، المقاومة ، والضغط اللاأحيائي ، والاستراتيجيات التكيفية ، والآليات الجزيئية .

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Morphologie de blé dur .....	4
<b>Figure 02</b> : Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale).....	4
<b>Figure 03</b> : Origine et diffusion de <i>Triticum turgidum</i> .....	6
<b>Figure 04</b> : Origines généalogiques du blé .....	7
<b>Figure 05</b> : Cycle de développement du blé .....	9
<b>Figure 06</b> : Production, utilisation et stocks de blé .....	11
<b>Figure 07</b> : La production nationale du blé dur,du blé tendre et l'orge .....	12
<b>Figure 08</b> : Facteurs influençant la croissance des plantes .....	14
<b>Figure 09</b> : Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress.....	15
<b>Figure 10</b> : synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante.....	28
<b>Figure 11</b> : les deux types de voies de transduction.....	29
<b>Figure 12</b> : le contrôle du GABA shunt.....	33

# SOMMAIRE

# SOMMAIRE

## Introduction

.....	1
-------	---

## CHAPITRE I : Généralités sur le blé

1. Description botanique de la plante du blé .....	3
2. Classification botanique .....	5
3. Origine géographique du blé.....	5
4. Origine génétique du blé .....	6
5. Cycle de développement du blé .....	8
5.1. Période végétative .....	8
5.2. Période reproductive .....	8
5.3. Période de maturation .....	8
6. Exigences de la culture du blé .....	
6.1. Exigences pédoclimatiques.....	
6.1.1. Température .....	9
6.1.2. Lumière .....	9
6.1.3. Le sol .....	10
6.1.4. L'eau .....	10
6.2. Exigences culturales .....	11
6.2.1. Préparation du sol .....	10
6.2.2. Semis .....	10
6.2.3. Fertilisation .....	11
6.2.4. L'entretien et rotation des cultures .....	11
7. Importance et production du blé dur .....	11
7.1. Importance du blé .....	11
7.2. Production du blé .....	11
7.2.1. Dans le monde .....	11
7.2.2. En Algérie .....	12

## CHAPITRE II : Stress abiotiques et stratégies d'adaptation chez le blé

1. Notion de stress .....	14
2. Stress abiotique .....	15
2.1. Stress hydrique .....	16
2.2. Stress thermique .....	16
2.3. Stress salin .....	17
3. Effets des stress abiotiques sur le blé .....	18
3.1. Effet du stress hydrique .....	18
3.2. Effet du stress thermique .....	20
3.3. Effet du stress salin .....	21
4. Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques .....	23
4.1. Adaptation du blé au stress hydrique .....	23
4.1.1. Évitement .....	23
4.1.2. Échappement ou l'esquive .....	23
4.1.3. Tolérance .....	24

4.2. Adaptation du blé au stress thermique .....	24
4.3. Adaptation du blé au stress salin .....	25

### **CHAPITRE III : Mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques**

1. Réponses moléculaire et cellulaire aux stress abiotiques chez les végétaux .....	28
2. Perception et signalisation d'un stress .....	28
3. Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA .....	29
4. Expression des gènes de tolérance au stress abiotique .....	30
4.1. Accumulation des osmolytes .....	30
4.1.1. Sucres et dérivés .....	31
4.1.2. Mannitol .....	31
4.1.3. Proline .....	32
4.1.4. Glycine-bétaïne .....	32
4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique) .....	32
4.2. Enzymes de détoxication des ROS .....	33
4.3. Hormones : Acide abscissique .....	33
4.4. Expression des protéines sous conditions de stress environnemental .....	34
4.4.1. Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines .....	35
4.4.2. Protéines déhydrines : LEA .....	36
4.4.3. Protéines HSP : heat shock proteins .....	37
5. Utilisation des gènes de tolérance au stress abiotique : approches biotechnologiques .....	38
<b>Conclusion</b> .....	40
<b>Références bibliographiques</b> .....	41

# **INTRODUCTION**

## **Introduction**

Les céréales occupent à l'échelle mondiale une place primordiale dans les systèmes agricoles, ils sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale (Slama et *al.*, 2005). Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale.

Le blé dur constitue la première ressource en alimentation humaine et la principale source de protéines, il sert principalement à la fabrication de semoule, matière première des pâtes alimentaires, des couscous et des galettes (Feillet, 2000). Le blé fournit également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles.

La production du blé dur en Algérie est inférieure à sa consommation (Anonyme, 2016). Cette faible production est souvent expliquée par l'influence des mauvaises conditions climatiques associées, notamment à la sécheresse, la désertification, l'érosion, et la salinisation des sols. Selon la FAO et d'après les premières estimations pour 2019, la production céréalière mondiale devrait remonter de 2,7 pour cent après avoir accusé un recul en 2018, et si les conditions météorologiques sont normales jusqu'à la fin de quelle campagne, la production mondiale de céréales devrait atteindre un nouveau record, soit 2,722 milliards de tonnes (y compris le riz en équivalent de riz usiné).

Le blé cultivé dans les pays à climat méditerranéen, caractérisé par une période d'augmentation de la température couplée par une baisse de précipitation, subit une fluctuation de facteurs abiotiques affectant les conditions de croissance et de développement. La sécheresse, le pH, la salinité, le déséquilibre des nutriments (toxicité et déficience minérale) et les températures extrêmes constituent, souvent, les principales contraintes environnementales affectant la production agricole. Le stress abiotique est donc considéré comme le principal responsable des pertes associées aux cultures ; la sécheresse et la salinité sont responsables de 17 et 20% de pertes, respectivement, alors que la température élevée ou basse est responsable de 40 et 15% de pertes respectivement, 8% de pertes sont liées à d'autres facteurs (Athar et Ashraf, 2009).

De nombreuses études ont abordé l'influence de ces contraintes sur la culture du blé dur en particulier et sur les moyens pour en réduire les effets (Mouellef, 2010). La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparaît comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994). Les gènes impliqués dans la réponse à la contrainte abiotique, qu'ils soient induits ou réprimés, codent

pour une large gamme de protéines assurant diverses fonctions (Vinocur et Altman, 2005 ; De Leornadis et al., 2010).

Grâce aux progrès réalisés dans le domaine de la génomique, les scientifiques sont capables de connaître les gènes qui interviennent dans la tolérance des plantes aux contraintes abiotiques. Ces dernières années, l'utilisation de marqueurs moléculaires en identification variétale a connu un développement spectaculaire. De plus, 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 tolérante au stress abiotique (Mouellef, 2019).

Le but de cette synthèse bibliographique est de résumer l'état des connaissances actuelles sur les stratégies moléculaires de la tolérance au stress abiotique chez le blé.

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

- Le premier chapitre, représente les différentes connaissances bibliographiques sur l'origine, l'importance et la production du blé ;
- Le deuxième chapitre, aborde les stress abiotiques (hydrique, salin, thermique), leur impact sur les plantes, les mécanismes et les stratégies d'adaptation ;
- Le dernier chapitre de ce mémoire est consacré aux mécanismes moléculaires de tolérance du blé et l'expression des gènes impliqués dans la tolérance au stress abiotique chez *Triticum durum* Desf.

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

**CHAPITRE I :**  
**Généralités sur le blé**

- **Description botanique de la plante du blé**

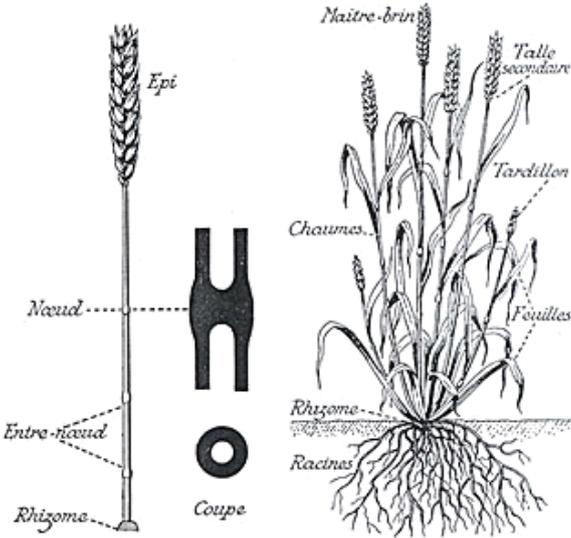
Le blé dur, est une graminée annuelle de hauteur moyenne pouvant atteindre jusqu'à 1.5m selon les variétés. Comme pour d'autres graminées, les feuilles de blé dur se composent d'une base (gaine) entourant la tige, d'une partie terminale qui s'aligne avec les nervures parallèles et d'une extrémité pointue. Au point d'attache de la gaine de la feuille se trouve une membrane mince et transparente (ligule) comportant deux petits appendices latéraux (oreillettes) (Figure 01) (Clement et Prat, 1970).

La tige aérienne porte le nom de chaume ; elle est creuse et cylindrique ; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds par des diaphragmes. Chaque nœud est le point d'attache d'une feuille (Moule, 1971). Les entre-nœuds sont creux chez les blés tendres et ils sont pleins chez les blés durs (Belaid, 1996). La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Au niveau des nœuds ; au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé (Figure 01) (Dupont et Guignard, 2012).

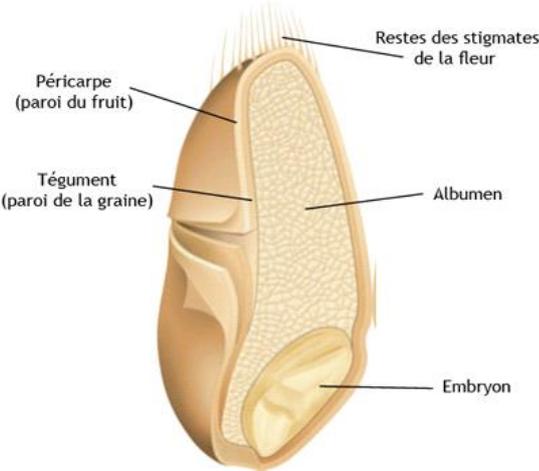
Les racines du blé sont pourvues de nombreuses racines, dites fasciculées vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base la tige. Le système racinaire comprend ; des racines séminales produites par la plantule durant la levée (6 racines chez le blé dur) (Hamadache, 2001 ; Monneveux, 1992 in Boulal *et al.*, 2007) ; et des racines adventives (latérales) qui se forment plus tard à partir des nœuds à la base de la plante et constituent le système racinaire permanent (Belaid, 1996 ; Boulal *et al.*, 2007).

La tige principale et chaque brin portent une inflorescence en épi terminal. L'inflorescence du blé dur est un épi muni d'un rachis portant des épillets séparés par de courts entre nœuds (Figure 01) (Bozzini, 1988). Chaque épillet compte deux glumes (bractées) renfermant deux à cinq fleurs distiques sur une rachéole. Chaque fleur parfaite est enfermée dans des structures semblables à des bractées, soit la glumelle inférieure (lemma ou lemme) et la glumelle supérieure (paléa). Chacune compte trois étamines à anthères biloculaires, ainsi qu'un pistil à deux styles à stigmates plumeux. À maturité, le grain de pollen fusiforme contient habituellement trois noyaux. Chaque fleur peut produire un fruit à une seule graine, soit le caryopse. Chaque graine contient un large endosperme et un embryon aplati situé à l'apex de la graine et à proximité de la base de la fleur (Bozzini, 1988). Le grain de blé 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 la surface dorsale (Figure 02)

(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%) (Feillet, 2000),



**Figure 01 :** Morphologie du blé dur (AAINB, 2003)



**Figure 02 :** Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale)

- **Classification botanique du blé dur**

Le blé dur (*Triticum durum* Desf.) est une plante herbacée qui appartient à la classe des Monocotylédones, de la famille des Poacées, de la tribu des Triticées et du genre *Triticum* (PARTS *et al.*, 1971). Cette famille comprend 600 genres et plus de 5000 espèces (Feuillet, 2000).

D'après la classification de Cronquist (1981) et APG III (2009), le blé dur est une monocotylédone classée de la manière suivante :

**Classification de Cronquist (1981)**

Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Liliopsida
Sous-classe	Commelinidae
Ordre	Cyperales
Famille	Gramineae
Tribu	Triticeae
Genre	<u><i>Triticum</i></u>
Espèce	<u><i>Triticum turgidum</i></u>
Sous-espèce	<i>Triticum turgidum</i> subsp. <i>durum</i> (Desf.)
Synonymes	<i>Triticum durum</i>

**Classification APG III (2009)**

Ordre	Poales
Famille	Poaceae

- **Origine géographique du blé**

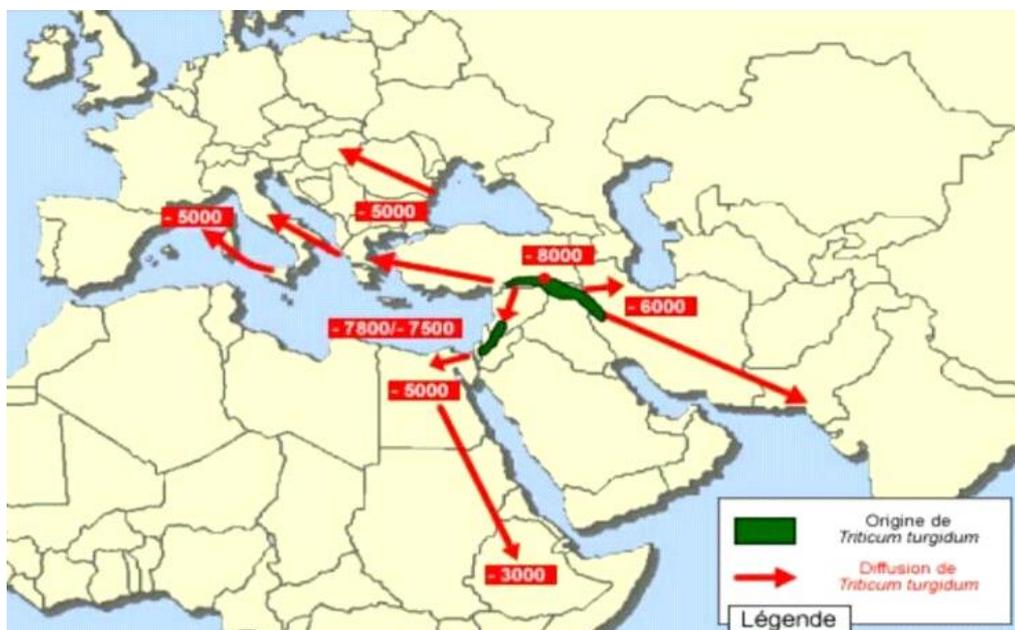
L'histoire du blé dur s'est trouvée liée à celle de l'Homme par la naissance de l'agriculture durant la révolution néolithique il y a environ 10 000 ans, en Mésopotamie (Shewry 2009). L'origine géographique des blés est un des points les plus discutés ; à ce sujet plusieurs théories et hypothèses ont été émises (Valdeyron, 1961). Selon Cook *et al.*, (1991), le moyen orient est le centre géographique d'origine à partir duquel l'espèce *Triticum durum* Desf s'est différenciée dans trois centres secondaires différents qui sont : le bassin occidental de la Méditerranée le sud de la Russie et le proche orient. Bonjean et Picard, 1990, 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.

Dans le même temps, le blé dur est introduit en Asie et en Afrique. Son introduction en Amérique, et plus encore en Australie, n'est que très récente (Figure 03).

Vavilov, en (1934), a fait intervenir, pour la première fois dans la classification, l'origine géographique en distinguant nettement deux sous espèces :

- La sous espèce Europeum Vav., se trouve dans les Balkans et la Russie.
- La sous espèce Mediterraneum Vav., rencontrée dans le bassin méditerranéen.

La culture du blé dur est actuellement concentrée dans les pays du bassin méditerranéen, les Dakotas des Etats-Unis, le Canada, et l'Argentine.



**Figure 3 :** Origine et diffusion du *Triticum turgidum* (Bonjean, 2001)

- **Origine génétique du blé**

L'observation du comportement des chromosomes pendant la méiose et les résultats d'expériences d'hybridation ont montré que les génomes des graminées peuvent souvent être regroupés en deux types distincts, chaque type a reçu un nom A, B ou D. Génétiquement, Le blé dur est allo tétraploïde (deux génomes : AABB), comptant au total 28 chromosomes ( $2n=4x=28$ ), contenant le complément diploïde complet des chromosomes de chacune des espèces souches. Comme telle, chaque paire de chromosomes du génome (A) a une paire de chromosomes homologues dans le génome (B), à laquelle elle est étroitement apparentée (Wall *et al.*, 1971). L'allopolyplôïdie est un phénomène résultant de l'hybridation d'un ensemble d'espèces d'un même

genre dont les degrés de ploïdie sont différents (Gorenflot et al, 1990), qui joue un rôle fondamental dans l'évolution du blé (Kihara et al 1919).

D'un point de vue phylogénétique, le blé dur est une espèce issue de croisement naturel entre *Triticum monococcum* (porteur de génome AA) et *Aegilops Speltio* (porteur de génome BB) suivi d'un doublement chromosomique qui a permis l'apparition d'un blé dur sauvage de type AABB *Triticum turgidum ssp. dicoccoïdes* ancêtre du blé dur, qui a ensuite progressivement évolué vers *Triticum turgidum ssp.dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé) (REBAHI, 2007).

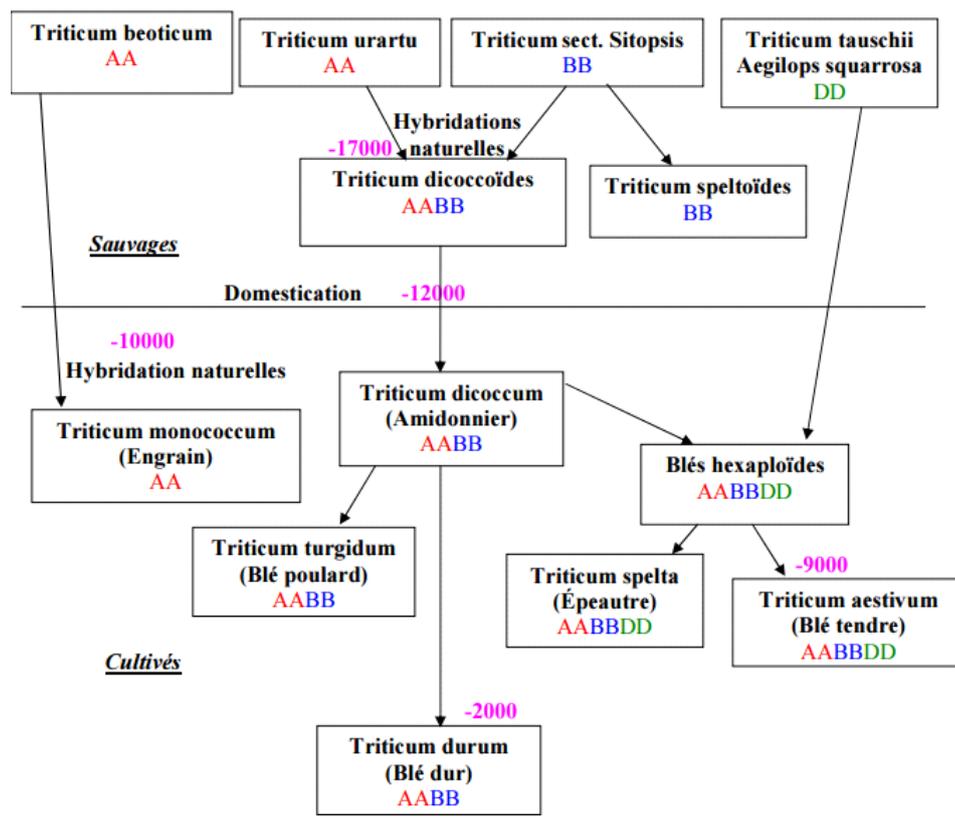


Figure 4 : Origines généalogique du blé dur (Naville, 2005)

- **Cycle de développement du blé**

Le blé possède un cycle biologique annuel réparti en périodes végétative et reproductrice (Soltner, 2005). Pour Gautier (1991) la maturation constitue une troisième période.

- **Période végétative**

Elle débute par la germination qui correspond à une activation métabolique de l'embryon décelable par les échanges respiratoires de la graine. C'est un processus préparatoire à l'élongation de la racicule et de la coléoptile (Boyeldieu, 1999). La levée est définie par l'apparition de la

première feuille qui traverse la coléoptile. Le stade début tallage est repéré dès que la plante possède trois à quatre feuilles et une tige sur le maître brin à l'aisselle de la feuille la plus âgée (Gate, 1995).

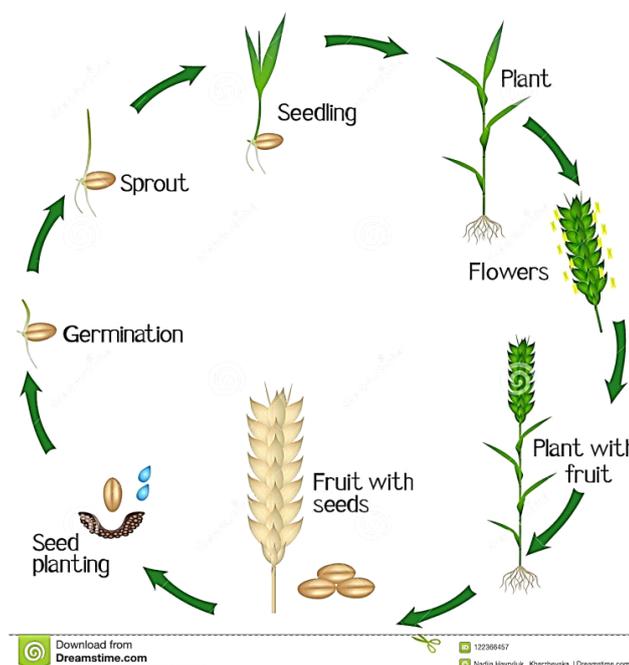
- **Période reproductrice**

La période reproductrice se caractérise par la formation et la croissance de l'épi. Elle s'étend du stade épi-1cm, montaison, au stade de la floraison. La montaison débute à la fin du tallage. Elle se distingue par l'allongement des entre-nœuds et la différenciation des pièces florales (Grandcourt et prats, 1971).

Le stade de l'épiaison –floraison se réalise au stade méiose pollinique, la gaine de la dernière feuille s'écarte progressivement suite à l'allongement des derniers entre-nœuds de la tige, la gaine s'éclate et le sommet de l'épi sort de la dernière gaine (Gate, 1995).

- **Période de maturation**

A ce stade, l'élongation du dernier entre-nœud assure l'élévation de l'épi au-dessus de la dernière feuille. Le stade gonflement du grain est marqué par une photosynthèse intense pour l'élaboration des substances de réserve, l'amidon migre vers l'albumen du grain qui grossit tandis que l'embryon se forme. Cette migration nécessite une circulation d'eau où il peut y avoir échaudage en cas de stress hydrique (Moule, 1998). Le grain évolue en trois stades : laiteux, pâteux et dur. Entre les stades laiteux et pâteux, la quantité d'eau contenue dans le grain est stable, c'est le palier hydrique (Robert *et al.*, 1993).



## Figure 05 : Cycle de développement du blé

- **Exigences de culture du blé**

- **Exigences pédoclimatiques**

- **Température**

Mekhlouf *et al.*, (2001) situent les exigences en température pour les stades suivants :

- Stade levée : La somme des températures =120°C.
- Stade tallage : La somme des températures =450°C.
- Stade plein tallage : La somme des températures =500°C.
- Stade épi 1cm : La somme des températures = 600°C.

- **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'éclaircements (Latreche, 2011).

- **Le sol**

Le sol agit par l'intermédiaire de ses propriétés physiques, chimiques et biologiques. Il intervient par sa composition en éléments minéraux, en matière organique, sa structure, et jouent un rôle important dans la nutrition du végétal, déterminant ainsi l'espérance du rendement en grain. Le blé dur apprécie les sols limoneux, argileux calcaires ou les sols argileux siliceux profonds, et 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 sont sensibles à la salinité ; Le pH optimal se situe dans une gamme comprise entre 6 à 8. (Nadjah 2015 *In* Nabti, 2020).

- **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, 2000). 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 le 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 *In* Naima et al., 2011).

- **Exigences culturales**

- **Préparation du sol**

Le blé nécessite un sol bien préparé et ameubli sur une profondeur de 12 à 15 cm pour les terres patentées (limoneuses en générale) ou 20 à 25 cm pour les autres terres. Le sol doit être légèrement motteux et suffisamment tassé en profondeur, une structure fine en surface pour permettre un semis régulier et peu profond (Ouanzar, 2012).

- **Semis**

La date de semis est un facteur limitant vis-à-vis au rendement, c'est pourquoi la date propre à chaque région doit être respectée sérieusement pour éviter les méfaits climatiques, en Algérie il peut commencer dès la fin d'octobre avec un écartement entre les lignes de 15 à 25 cm et une profondeur de semis de 2,5 à 3 cm (Latreche, 2011).

- **Fertilisation**

La fertilisation azote-phosphorique est très importante dans les sols surtout dans les régions sahariennes dont les sols sont squelettique, elle sera en fonction des potentialités des variétés, le fractionnement de l'azote est une nécessité du fait de la grande mobilité de cet élément, en plus des autres éléments qui sont nécessaire dont le potassium, (Ouanzar, 2012).

- **L'entretien et rotation des cultures**

Eliminer les mauvaises herbes soit par une lutte mécanique ou chimique. Il est nécessaire de prévoir une rotation des cultures tout au moins sur une partie des zones de production dans le respect des indications prévues. La rotation présente en effet divers avantages dont l'amélioration de la structure et la fertilité du sol (Ouanzar, 2012).

- **Importance et production du blé dur**

- **Importance du blé**

Les blés sont des composants essentiels du régime alimentaire de nombreux pays. Ils constituent la première ressource en alimentation humaine, et la principale source de glucides, de calories et de protéines. Ils fournissent également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles. La presque totalité de la nutrition de la population mondiale est fournie par les aliments en grains dont 95% sont produits par les principales cultures céréaliennes (Bonjean et Picard, 1990). Le blé est une céréale aux enjeux économique très importants. En volume récolté, avec estimation 2518.8Mt en 2013/2014. 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. En termes de production commerciale et d'alimentation humaine, cette espèce est la deuxième plus importante du genre *Triticum* après le blé tendre (*Triticum aestivum* L.).

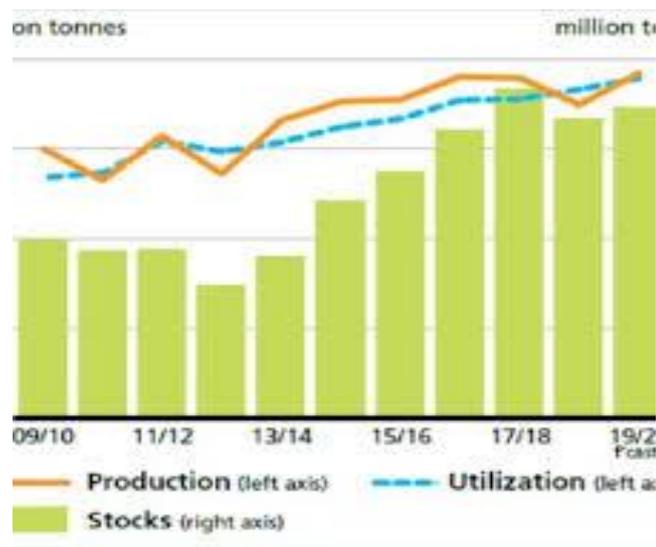
- **Production du blé**

- **Dans le monde**

Le blé occupe la première place pour la production mondiale et la deuxième après le riz, comme source de nourriture pour les populations humaines, il assure 15% de ses besoins énergétiques (Bajji, 1999). Il représente 30% de la production mondiale des céréales et 20% de la ration alimentaire consommée par la population mondiale. En 2018, la production mondiale du blé a atteint 758 millions de tonnes selon la FAO. En 2019, la production de blé dur se replie à 1,55 Mt (- 13,8 % sur 1 ans). Les surfaces affichent une forte baisse, de 354 milliers d'hectares en 2018 à 249 milliers d'hectares en 2019. La production mondiale du blé dur est de 29.3 millions de tonnes moyennes.

La FAO revoit à la hausse ses prévisions de production mondiale de céréales pour l'année 2019, à 2708 Mt, soit + 23 Mt par rapport à l'estimation de juillet et + 2,1 % comparé à 2018. Les principaux pays exportateurs du blé dur sont : le Canada, les Etats-Unis, l'Union Européenne (80 % des parts de marchés) et le Mexique. Par ailleurs, les principaux pays importateurs sont : l'Algérie, l'Italie et le Maroc (pays méditerranéens : 2/3 des échanges mondiaux) (Crystel, 2014). Leurs importations augmentent régulièrement, en relation avec une production déficitaire parfois irrégulière, et une population en hausse (Renaud, 2014). Le marché mondial du blé est segmenté en différents groupes de pays qui ont diverses capacités de production et de consommation de blé, ce qui rend ce marché plus propice à la volatilité des prix. Seulement 20% de la production mondiale du blé est échangée et il s'agit d'un marché de surplus et d'excédents. Cependant ce commerce

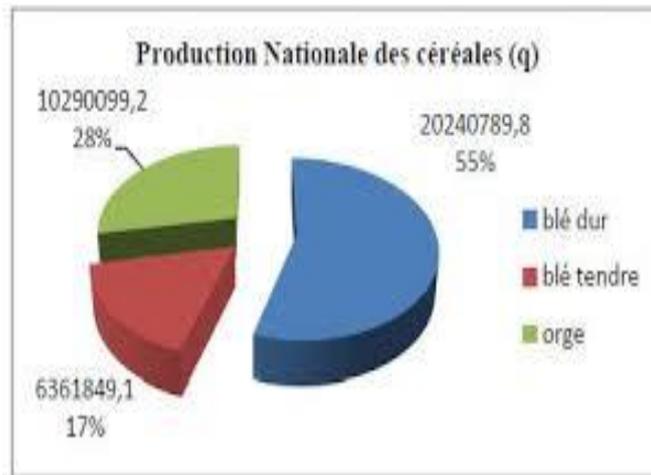
mondial du blé a été multiplié par trois entre 1961 et 2005 et le blé conforte ainsi sa place de céréale « la plus échangée » dans le monde.



**Figure 6 :** Production, utilisation et stocks de blé (CIC, 2019).

- **En Algérie**

L'Algérie avant les années 1830, exportait son blé au Monde entier. Actuellement, elle importe son blé et se trouve dépendante du marché international (Mouellef, 2010). La superficie totale de l'Algérie est de 238 millions d'hectares. La superficie agricole représente 3% de ce total. La surface agricole utile (SAU) est de 7.14 millions d'hectares, dont près de la moitié est laissée en jachère chaque campagne (Cadi, 2005). L'Algérie est classée comme l'un des pays les plus consommateurs de blé de la région du Moyen-Orient. Sur le marché mondial, elle demeure toujours parmi les grands importateurs de céréales (en particulier le blé dur et le blé tendre) du fait de la faible capacité de la filière nationale à satisfaire les besoins de consommation croissants de la population (Ammar, 2015). La production nationale était 3.3 mt en 2016 et 4 mt en 2015. Pourtant la superficie réservée à la culture des céréales ne cesse d'augmenter, selon le MAPRP la superficie globale emblavée en céréales durant la campagne 2017/2018 est évaluée à 3.444.122 hectares, avec une production de 34,8 millions de quintaux dont 57% du blé, qui sera encore augmenté 5% durant la campagne 2019 (Benamara Et Djotni, 2018).



**Figure 7 :** La production nationale de blé dur, blé tendre et orge (ONFAA, 2015).

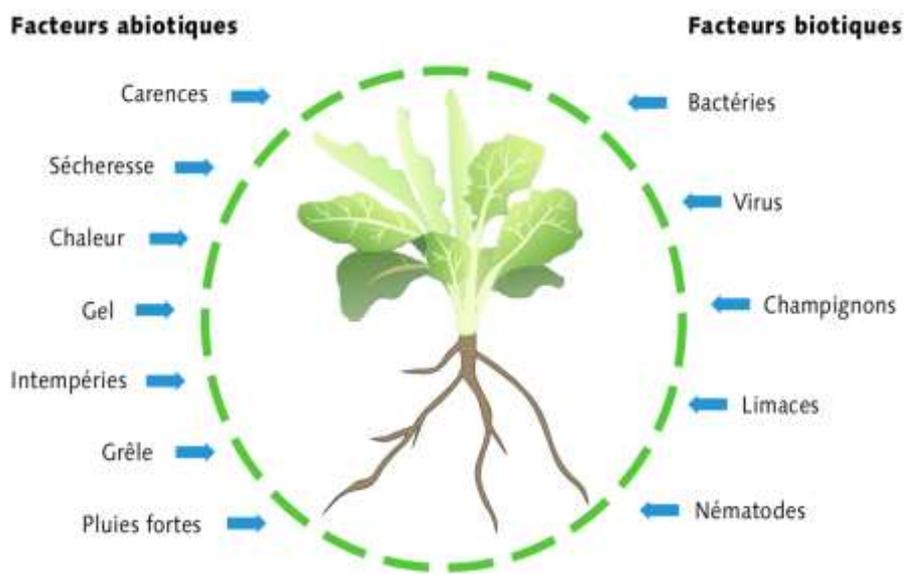
La production algérienne de blé dur est très instable d'une année à l'autre. (Mazouz et al, 2006). La cause principale est le faible niveau de productivité obtenu, soit 9 à 11 quintaux/hectare. Cette faible productivité est due à des contraintes abiotiques (pluviométrie surtout), biotiques (adventices, surtout) et humaines (itinéraires techniques appliqués etc...).

**CHAPITRE II :**  
**Stress abiotiques et stratégies**  
**d'adaptation chez le blé**

- **Notion de stress**

Un stress désigne à la fois l'action d'un agent agresseur et les réactions qu'il entraîne dans l'organisme agressé, une force qui tend à inhiber les systèmes normaux. Le stress perturbe les structures normales et la coordination des processus variés au niveau moléculaire, cellulaire, et de l'organisme entier (Larcher, 2001).

Le stress chez les plantes apparaît avec des significations différentes en biologie, qui convergent principalement en attribuant le stress à n'importe quel facteur environnemental défavorable pour une plante (Levitt, 1980). Selon Laval-martin et Mazliak, (1995) le stress est toute pression dominante exercée par un paramètre de l'environnement perturbant le fonctionnement habituel de la plante et tout facteur qui limite la production de la matière sèche au-dessous de son potentiel génétique. La plante accomplit le retour à la stabilisation et les réactions de répartition par un réajustement d'états adaptés et le maintien de grands pouvoirs de résistance, qui font tous appel à une énergie additionnelle et métabolique. On distingue deux grandes catégories de stress ; stress biotique (nématode, larve d'insecte, moisissure, bactérie...) et stress abiotique (sécheresse, excès d'eau, salinité, stress oxydatif, acidité du sol, stress thermique...).

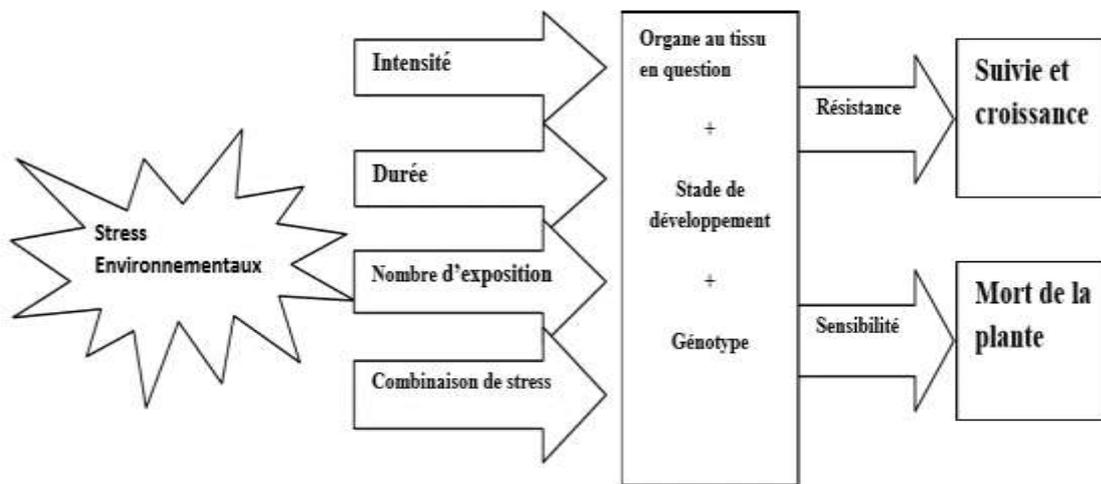


**Figure 08 :** Facteurs influençant la croissance des plantes

- **Stress abiotique**

Le stress abiotique est défini comme l'impact négatif des facteurs non vivants sur des organismes vivants dans un environnement spécifique. Ces facteurs influent négativement sur la performance de la population ou la physiologie des individus (Vinebrooke *et al.*, 2004). Les

plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse ou inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles et la structure des sols etc. Les stress environnementaux nés de la fluctuation des facteurs abiotiques (sécheresse, salinité, température) affectent les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes (Madhava Rao *et al.*, 2006). Les stress abiotiques peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques, phénologiques et peuvent même entraîner la mort des plantes (shilpi et Narendra, 2005 ; Less et GalilI, 2008 ; Guo et David ho, 2008).



**Figure 09** : Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress selon Bray *et al.*, (2000).

### • Stress hydrique

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. La demande en eau de la plante est quant à elle déterminée par le niveau de transpiration ou évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol. Ce genre de stress est une baisse ou un excès de la disponibilité de l'eau

dans le milieu d'installation des cultures, il en résulte alors une réduction de la croissance de la plante et/ou de sa reproduction par rapport au potentiel du génotype. Le stress hydrique constitue un problème majeur dans beaucoup d'environnements arides et semi arides où les précipitations changent d'une année à l'autre, et où les plantes se trouvent dans des périodes longues de déficit hydrique (Foudili et Gasmi, 2017).

La sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés (Atti, 2002).

Le manque d'eau ou déficit hydrique représente le stress abiotique le plus sévère auquel la culture du blé dur fait face dans les conditions de productions des zones arides et semi- arides (Chennafi et *al.*, 2006). Les risques du manque d'eau sont et deviendront de plus en plus fréquents et persistants, à l'avenir, par suite des changements climatiques causés par l'effet de serre (Witcombe et *al.*, 2009). En effet, selon Trinchant et *al.*, (2004), chaque année, les surfaces perdues à cause des stress hydrique et salin varient autour de 20 millions d'hectare dans le monde. En Algérie, la rareté et le caractère irrégulier 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 (Kara et Bellkhiri, 2011). L'adaptation est un mécanisme nécessaire pour les variétés à adopter dans les régions arides et semi- arides, pour tolérer la sécheresse (Slama et *al.*, 2005).

#### • Stress thermique

Le stress thermique est souvent défini quand les températures sont assez hautes (chaleur) ou basses (froid) pendant un temps suffisant pour qu'elles endommagent irréversiblement la fonction ou le développement des plantes (Oukarroum, 2007). Le froid, y compris le refroidissement (0-15°C) et la congélation (<0°C), est un stress abiotique qui détruit le développement et la productivité des végétaux (Guo et *al.*, 2018)

La sensibilité des plantes aux températures extrêmes est très variable, certaines sont exterminées ou affaiblies par des baisses modérées de températures, alors que d'autres parfaitement acclimatées, sont capables de suivre au froid (des dizaines de C° en dessous de zéro), le stress provoqué par des températures élevées induit la synthèse d'un groupe de protéines particulières (Ferhati,2007).

On appelle températures critiques, les températures minima et maxima au-dessous et au-dessus desquelles le végétal est tué. Elles sont extrêmement variables suivant les espèces et

selon le stade de végétation. Ainsi, la contrainte thermique reste un processus complexe qui est variable selon l'intensité (degré de la température), la durée et les taux d'augmentation ou de diminution de la température (Amrouche et Mesbah, 2017).

Dans les environnements méditerranéens, les hautes températures de fin de cycle sont considérées comme un facteur important de limitation de rendement. Des températures, au-dessus de 30°C, affectent le poids final de grain (Al-Khatib et Paulsen, 1984). L'effet des hautes températures peut modifier, non seulement le poids final de grain du blé, mais aussi le nombre de grains par épi et par unité de surface (Calderini et *al.*, 1999).

#### • Stress salin

La salinité est l'un des stress abiotiques les plus sévères qui atteignent la productivité des plantes en causant de graves dommages, dans certains cas elle peut conduire à leur perte (Bourizq, 2019). La salinité peut être naturelle, liée à la faible pluviométrie et le fort ensoleillement, ou induite par les pratiques agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation d'engrais chimiques. Le taux élevé de sel dans les sols exerce un effet toxique sur les plantes et crée un désordre métabolique et une inhibition de la croissance et du développement (Djanaguiraman, et *al.* 2012). Selon leur sensibilité au sel, les plantes sont classées en deux grandes catégories : les glycophytes désignant les plantes qui ne tolèrent pas de fortes concentrations en sel et les halophytes qui sont résistantes. D'après Herrero et Synder, (1997) la salinité des sols plutôt un phénomène dynamique que statique, donc plusieurs mesures sont nécessaires pour évaluer son statut. Les principales manifestations de l'installation de ce phénomène sont les quantités importantes des sels plus solubles que le gypse dans la solution du sol. Mais également l'importance du sodium sur le complexe d'échange. Il est généralement établi une fois l'apparition de ce phénomène est souvent accompagnée par la formation des sols.

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, Le fort ensoleillement et la faible pluviométrie font accumuler les sels dissous en surface. Ces accumulations transforment profondément les propriétés physiques et chimiques du sol avec pour conséquence principale un milieu qui devient non productif voir stérile, Le sol est alors colonisé d'une manière plus au moins dense par des peuplements de plantes halophytes. Le stress salin est un facteur limitant

provoqué par l'accumulation d'ions sodium (Na<sup>+</sup>) et chlore (Cl<sup>-</sup>) principalement dans le sol, en zones arides et semi-arides à cause des activités naturelles et anthropiques (Bourizq, 2019). Effectivement, les sols salins produits sont moins de 50% que les sols normaux. En revanche, les techniques de sélection génétique peuvent être bénéfiques dans l'amélioration des cultures face à ce type de stress (Bourizq, 2019).

- **Effets des stress abiotiques sur le blé**

- **Effet du stress hydrique**

Selon Soltner (1990), l'eau a une grande importance dans la croissance de la plante. Un stress hydrique limite sérieusement la croissance de la plante et sa reproduction par rapport au potentiel du génotype (Bouakaz et Hamadouche, 2015). L'un des premiers effets provoqués par le déficit hydrique est une réduction de la croissance végétative. La croissance de la partie aérienne, et surtout celle des feuilles, est généralement plus sensible que celle des racines (Hopkins, 2003). Le stress hydrique fait réduire le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire et la longévité des feuilles (Atti, 2002). Toutefois, si le stress est sévère on peut observer aussi un arrêt total du développement foliaire (Hegarty et Ross, 1978).

Pour le blé dur, la diminution du rendement est d'environ 2q/ha, chaque fois que le stress hydrique s'élève de 10mm (Kara, 2001). L'organe qui est touché en premier lieu est le limbe de la feuille. Il cesse sa croissance, s'enroule et après le stade anthèse, accélère sa sénescence en cas de stress prolongé. Il se produit alors une réduction de la taille et de la surface des feuilles. Le stress hydrique diminue l'indice foliaire et la durée de vie de la feuille ainsi que la capacité photosynthétique (Shao et *al.*, 2005). Il peut également diminuer la pression de turgescence de la plante et provoquer une perte d'eau du contenu cellulaire. Cette perte de l'état de turgescence peut engendrer à son tour des effets physiologiques très importants. Le degré de sensibilité au déficit hydrique varie avec le stade de développement du blé (périodes végétative, reproductrice et maturation).

Le stress hydrique a deux conséquences quasi simultanées sur le tallage du blé (Casals, 1996). La première est l'arrêt du processus de tallage qui se traduit par un arrêt de la croissance des bourgeons axillaires. Une carence hydrique précoce durant la phase végétative réduit donc le nombre et la taille des talles chez le blé (Stark et Longley, 1986 ; Davidson et Chevalier, 1990 ; Blum et *al.*, 1990). La seconde est la réduction de la vitesse de croissance des talles les plus jeunes (Assem, 2006). Donc un déficit hydrique contrôle la croissance végétative en

réduisant la vigueur de la plante. Les plantes soumises à un déficit hydrique voient généralement leur sénescence s'accélérer ; et une perte trop importante d'eau par transpiration peut conduire à la mort des cellules (Bouchabke et *al.*, 2006).

Le stress hydrique agit négativement sur le rendement de culture et la qualité des produits (Benkhelif, 2016). Il se manifeste par la production très réduite du nombre de grains par épi, du nombre d'épis par plante (Condon et al, 2004), et du nombre d'épis par unité de surface réduisant par conséquent le rendement économique de la culture, qui peut baisser de plus de 80%. Chez les céréales, le stress hydrique affecte la composition de la graine. Les concentrations relatives des différents composés sont modifiées : une augmentation des teneurs en protéines et une baisse des teneurs en amidon et en huile des graines (Hireche, 2006).

#### • Effet du stress thermique

Le stress thermique est l'un des stress abiotiques qui limitent le développement de la plante, en effet lors des trente dernières années, la température de la terre a augmenté de 0.2°C. Chaque décennie, un réchauffement de 1.4 jusqu'à 5.8°C est prévu au cours du 21<sup>ème</sup> siècle. (Braun et *al.*, 2002). L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température (Wahid et *al.*, 2007). Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température (Simões-Araújo et *al.*, 2003).

Les hautes températures sont parmi les facteurs importants intervenant dans la limitation des rendements. Elles affectent fortement les organes floraux et la formation des fruits, ainsi que le fonctionnement de l'appareil photosynthétique (El Madidi et Zivy, 1993). Une chaleur excessive agit sur la plante en provoquant une déshydratation résultant d'une transpiration accélérée. Le stress thermique peut provoquer aussi la génération excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et les espèces réactifs d'azote (RNS). Ces derniers jouent le rôle de signaux de transduction. Un déséquilibre entre la production et le balayage de ces composés peut causer de nombreux dommages cellulaires (Hasanuzzaman et *al.*, 2012). Hauchinal et *al.*, (1993) notent une réduction du rendement du grain de blé des semis tardifs, liée à une diminution du nombre d'épis et du poids moyen du grain, causée par les effets des hautes températures. (Combe et Picard, 1994) rapportent que le remplissage du grain est affecté par les hautes températures, surtout pendant le pallier hydrique.

Les céréales sont fortement confrontées à ce stress. Son effet sur le semis se matérialise par une réduction de la longueur de la coléoptile, et du nombre de plantes levées par unité de surface, dans ce cas la plante ne peut pas s'ancrer en profondeur et devient très sensible. À des

températures plus élevées, l'activité respiratoire des grains augmente considérablement et est en partie responsable de la perte de matière sèche. Des températures excessives peuvent également interférer avec le contrôle de la synthèse de l'amidon et la régulation du transfert de la photosynthèse vers l'endosperme. (Ibrahim et Quick, 2001) montrent 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 à les utiliser au rythme imposé par le stress thermique.

Contrairement à la température plus basse qui se produit dans la même phase, le stress thermique conduit principalement à la stérilité des plantes femelles. A  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , un tiers des ovaires ont des sacs foetaux absents ou peu développés (Gate, 1997). Masse et *al.*, (1985) ont remarqué que les chutes de fertilité des épis en semis très précoces sont dues aux dégâts de gel des épis au cours de la montaison et que ceci est d'autant plus marqué que la variété est précoce à la montaison. Gate, (1995) précise qu'une seule journée à une température minimale inférieure à  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$  entre le stade épi  $-1\text{cm}$  et un nœud pénalise le nombre de grains par épi. La tolérance génétique aux basses températures est cependant nécessaire pour ce type de variété pour réduire les risques de rendement nul en année gélive (Mekhlouf et *al.*, 2005 ; Annichiarico et *al.*, 2005).

Les basses températures hivernales affectent rarement les blés sous climat méditerranéen, sauf au-dessus de milles mètres, lors des années où le froid survient sans enneigement des sols. La plupart des blés cultivés montrent une résistance limitée au froid, mais les parties endommagées sont généralement remplacées par des talles plus jeunes (Baldy, 1993). Blouet et *al.*, (1984) trouvent que des températures inférieures ou égales à  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  sont néfastes durant la phase germination-levée. Pour réduire les risques de baisse de rendement du grain liés aux effets du gel tardif, la tolérance aux basses températures est recherchée (Mekhlouf et *al.*, 2001).

- **Effet du stress salin**

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). L'effet dépressif de la salinité sur la germination du blé peut être de nature :

- **Osmotique** : la salinité inhibe l'absorption de l'eau, la mobilisation des réserves et leur transport vers l'embryon.

- **Toxique** : la salinité provoque une accumulation cellulaire de sels ce qui va perturber les enzymes en relation avec la physiologie des graines en germination, empêchant la levée de dormance des embryons, diminuant ainsi la capacité de germination (Boumdouha et Krim, 2019).

La réduction du pouvoir germinatif est due à l'augmentation de la pression osmotique de la solution du sol, qui ralentit l'imbibition et limite l'absorption de l'eau nécessaire au déclenchement des processus métaboliques impliqués dans la germination (Hajlaoui et *al.*, 2007). La germination est considérée comme une étape déterminante pour la réussite de la croissance des plantes dans les milieux salés (Tahraoui, 2016).

Chez les céréales, l'effet du sel sur la croissance et le développement de la plante se manifeste à partir d'un seuil critique de concentration en sels, et cela dépendra de l'espèce (Brahimi, 2017). En effet, lorsque les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  s'accumulent dans les tissus végétaux, ils affectent l'assimilation des cations essentiels comme  $\text{K}^+$  et la  $\text{Ca}^{2+}$ . Par conséquent, une concurrence entre le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Ca}^{2+}$  dans les sites de fixation apoplasmiques s'installe, il en résulte une réduction du taux de croissance et des activités fonctionnelles racinaires. Les conséquences de cet effet se traduisent par une réduction de la biomasse sèche, de la surface foliaire, de la longueur de racines, et un retard de tallage (Brahimi, 2017).

Chez le blé, la diminution de la surface foliaire est considérée comme la principale stratégie pour arriver à la limitation de la disponibilité de l'eau en conditions saline. Effectivement, le stress salin atteint l'activité physiologique de la feuille, et plus précisément la photosynthèse, qui constitue la cause principale de la diminution de la productivité végétale (Benmakhlouf, 2018).

L'effet de la salinité sur la photosynthèse se manifeste également par la réduction de l'assimilation du  $\text{CO}_2$ , la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II. La baisse de l'activité photosynthétique se manifeste par une diminution du taux de chlorophylle et de caroténoïdes dans les feuilles ce qui engendre la chlorose des feuilles âgées qui finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian, 2000). Le stress salin peut aussi inhiber la biosynthèse des phytohormones, principalement l'acide gibbérellique et la kinétine qui jouent un rôle important dans la germination des graines. Par contre, l'acide abscissique est stimulé en conditions de stress (Arif, 2015).

- **Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques**

- **Adaptation du blé au stress hydrique**

- **Évitement**

L'évitement est défini comme la capacité d'une plante à supporter une sécheresse en évitant une déshydratation des tissus. Donc, le maintien du potentiel hydrique interne satisfaisant en présence de contrainte hydrique (Turner, 1986). La première réponse est l'aptitude des racines à exploiter les réserves en eau du sol sous stress (Adda et *al.*, 2005). La seconde réponse est constituée par la réduction de la surface foliaire ; la régulation de l'ouverture et la fermeture des stomates (Ludlow et *al.*, 1990), la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire (Clarck, 1986). L'acide abscissique (ABA : C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>O<sub>4</sub>) des stomates, joue un rôle majeur dans l'évitement du stress par son action sur la fermeture des stomates, la réduction de l'élongation des feuilles et sa promotion de l'extension des racines (Tardieu, 1996). La déshydratation ou le traitement à l'ABA des tissus mènent à une synthèse massive de nouvelles transcriptions protéiques. Ces transcriptions codent pour la synthèse de polypeptides de protéines dites LEA (Late Embryogenesis Abundant proteins), qui s'expriment dans le grain en cours de maturation (Blum, 1996).

- **Échappement ou l'esquive**

L'exploitation de l'esquive comme stratégie d'adaptation aux stress s'est faite dans le contexte agricole en cherchant à faire coïncider le développement de la culture ou du moins les phases les plus sensibles avec les périodes où le stress est moins intense. Ceci s'est fait par des études de l'influence de la variabilité de la durée des phases de développement sur la productivité de la plante, dans le but de déduire la durée la plus optimale pour que les stades sensibles puissent se réaliser à des périodes où les risques de stress sont moins pénalisants (Witcombe et *al.*, 2009).

La précocité chez les céréales en zones méditerranéennes est un mécanisme largement exploité par les agriculteurs.

La précocité peut donc être utilisée comme critère de sélection pour améliorer la production dans les zones sèches. C'est l'un des traits les plus importants dans l'adaptation des plantes. Cependant la sélection de variétés à cycle court ne permettent pas toujours d'améliorer le rendement dans le cas où le déficit hydrique se déclare en cours du cycle de développement (Khalifaoui, 1985).

- **La tolérance**

Cette stratégie consiste à maintenir les fonctions de la plante: croissance, transpiration et la photosynthèse, malgré le déficit hydrique (Jean-pierre et *al.*, 2006). La tolérance à la déshydratation implique des mécanismes intracellulaires qui visent à préserver l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus lorsque le potentiel hydrique diminue (Laurent et Sané, 2007).

L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques (Santarius, 1993). Par ailleurs, il apparaît comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Il a été observé chez différentes espèces végétales dont le blé. L'ajustement osmotique maintient l'ouverture des stomates et l'assimilation du CO<sub>2</sub> (Kameli et Losel, 1996). Il améliore l'efficacité d'utilisation d'eau, retarde la sénescence, et maintient le transfert des assimilates vers le grain, augmentant par conséquent l'indice de récolte (Araus et *al.*, 1999). Selon Condon et *al.*, (2004), l'ajustement osmotique et le rendement grain, chez les céréales, sont corrélés sous une large gamme de stress. La capacité d'ajustement osmotique élevée améliore le rendement en grain à des niveaux allant de 11 et 17% par rapport au rendement des géotypes présentant une faible capacité d'ajustement osmotique.

#### • **Adaptation du blé au stress thermique**

Les plantes sont des organismes poïkilothermes, de la même température que leur environnement ; elles n'ont donc pas la possibilité d'éviter le stress dû aux changements de température. Parmi les mécanismes de tolérance au gel, le mécanisme de tolérance le plus classique repose sur l'évitement de la congélation (évitement du strain) au niveau intracellulaire. Le refroidissement progressif des tissus ne provoque pas immédiatement la congélation du contenu cellulaire riche en solutés et pauvre en points de nucléation (maintien en état de surfusion), mais provoque dans un premier temps une congélation de l'apoplaste, pauvre en solutés et dont le point de congélation est souvent élevé (entre -10 et 0°C). Si la descente en température se poursuit en dessous de ce point de congélation, la formation de cristaux à l'intérieur des cellules provoquent des dommages irréparables.

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 peut 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 du CO<sub>2</sub> diminue plus vite que celle de l'O<sub>2</sub>. Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO<sub>2</sub> dans les plantes en C4 (blé) permettent d'éviter cette contrainte.
- La modulation des proportions en acides gras membranaires saturés /insaturés, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrêmes. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte de chaleur.

- **Adaptation du blé au stress salin**

La tolérance à la salinité est un processus complexe, qui peut varier selon les espèces et les variétés. En effet, la plante déclenche des mécanismes de tolérance qui consistent à s'adapter aux stress osmotique, ionique et oxydatif provoqués par la salinité. Ces mécanismes permettent la régulation du déséquilibre nutritionnel, l'élimination ou l'accumulation dans différents organes, tissus, cellules et compartiments cellulaires des sels en excès, et l'ajustement de la pression osmotique interne grâce à l'accumulation de certains solutés organiques ainsi qu'à la mise en action des systèmes antioxydants (Zerroumda, 2012).

L'exclusion des ions est une stratégie qui permet aux plantes de survivre en condition de stress salin et d'exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique (Blumwald et al., 2004 ; Munns 2005). 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 des 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 des sels des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus. Le maintien d'une faible concentration de (Na<sup>+</sup>) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na<sup>+</sup>) 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. L'exclusion n'est, cependant, pas toujours synonyme de tolérance au stress salin. En effet certains génotypes, sensibles au stress salin, accumulent fortement moins d'ions Na<sup>+</sup> dans la tige comparativement aux génotypes tolérants (Zerroumda, 2012). L'exclusion du sodium est réalisée par l'action combinée d'une série de protéines de

type SOS « salt overly sensitive » qui sont des antiports  $\text{Na}^+ / \text{H}^+$  localisés au niveau de la membrane plasmique (Zhu, 2003).

L'ajustement osmotique est considéré comme l'un des mécanismes les plus importants pour s'adapter au stress salin et hydrique. Le stress salin provoque un déficit hydrique chez les plantes, mais elles sont capables de le supporter en ajustant rapidement leur potentiel osmotique avec celui du milieu extérieur, dans le but de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019). Cet ajustement peut être réalisé par une augmentation des concentrations en  $\text{K}^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , réponse caractéristique des céréales. Lorsque la plante s'adapte osmotiquement au milieu salin et que sa turgescence est restaurée, le déficit hydrique ne constitue plus un facteur limitant à la croissance sur un milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019).

Popova *et al.*, (2003) ont montré que sous un stress salin une expression accrue de NADP-isocitrate déshydrogénase spécifique qui est impliquée dans la biosynthèse de la proline. Cette dernière permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et intervient à tous les stades du développement du végétal (Grennan, 2006 ; Martinez *et al.*, 2007). L'ajustement osmotique peut se faire également par le biais de métabolites, tels que les sucres solubles et la proline. Ces composés s'accumulent dans les feuilles selon l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité (Benmakhlouf, 2018). Si les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont accumulés dans les vacuoles de la cellule, les ions  $\text{K}^+$  et les solutés organiques devraient s'accumuler dans le cytoplasme et les organites pour équilibrer la pression osmotique. Les solutés organiques qui s'accumulent le plus souvent sous stress salin sont la proline et la glycine bêtaïne, bien que d'autres molécules peuvent s'accumuler à des moindres degrés (Hasegawa *et al.*, 2000).

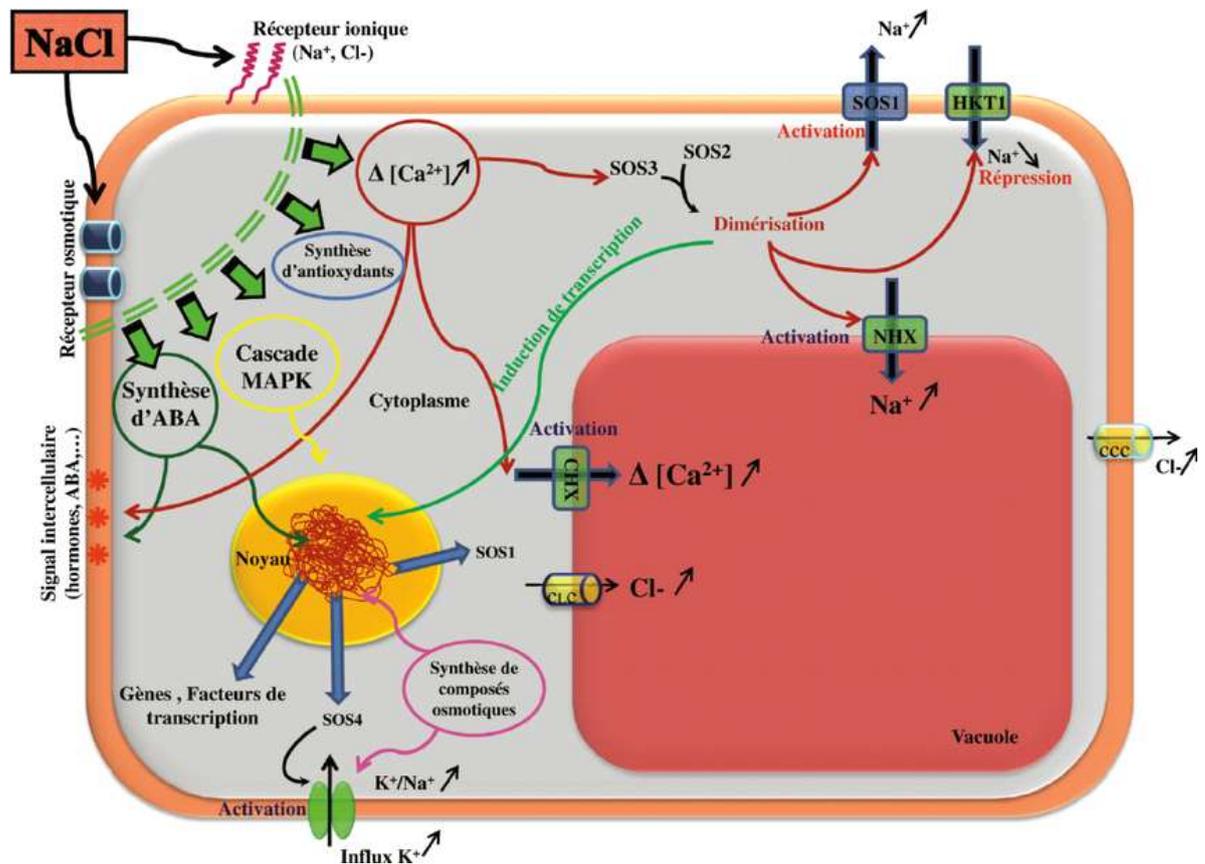
**CHAPITRE III :**  
**Mécanismes moléculaires de tolérance**  
**aux stress abiotiques**

- **Réponses moléculaires et cellulaires aux stress abiotiques : chez les végétaux**

La réponse de la plante aux stress comme la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes implique des gènes catégorisés classiquement en deux groupes (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). Les gènes de fonction codent pour des protéines assurant une protection directe de la cellule végétale face au stress, par des voies de régulation-signalisation générales et spécifiques (Reguira et *al.*, 2012).

De manière générale, les senseurs détectent le signal stress et initient des cascades de signalisation qui permettent la réponse de la plante. L'initiation et la régulation de ces processus de réponse aux stress impliquent principalement des molécules de signalisation comme les phytohormones, les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), les espèces réactives de l'azote et de l'oxygène (Peatarse et *al.*, 2012 ; Stael et *al.*, 2015 ; Baxter et *al.*, 2014). **Figure 10.** Une variété de gènes répond au stress abiotique dans diverses espèces de plante. Dans les premières heures d'un stress, l'expression d'environ 30% des gènes est régulée (Kreps et al, 2002). Ces gènes induits lors des conditions de stress ont pour fonction non seulement de protéger les cellules du déficit en eau par la production de protéines importantes pour le métabolisme, mais aussi de réguler l'expression des gènes pour la transduction du signal dans la réponse au stress (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Les gènes régulateurs du signal stress jouent un rôle important dans la transduction du signal où sont impliqués les récepteurs ancrés à la membrane, les senseurs de calcium, les protéines kinases, les protéines phosphatases et les facteurs de transcription.



**Figure 10 :** synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante (Mahajan, 2008)

### • Perception et signalisation d'un stress

Afin que la cellule puisse réagir à un stress, elle doit avant tout convertir les signaux perçus au niveau physique, en signaux biochimiques, perçus alors au niveau moléculaire, entraînant une transduction du signal (Virilouvet., 2011). La cascade d'événements moléculaires conduisant au développement de la tolérance au stress comporte :

- La perception du signal de stress par les récepteurs de la membrane cellulaire qui captent les variations du milieu externe ;
- La transduction du signal du stress du cytoplasme vers le noyau cellulaire, suivie d'une cascade d'événements 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 ; et

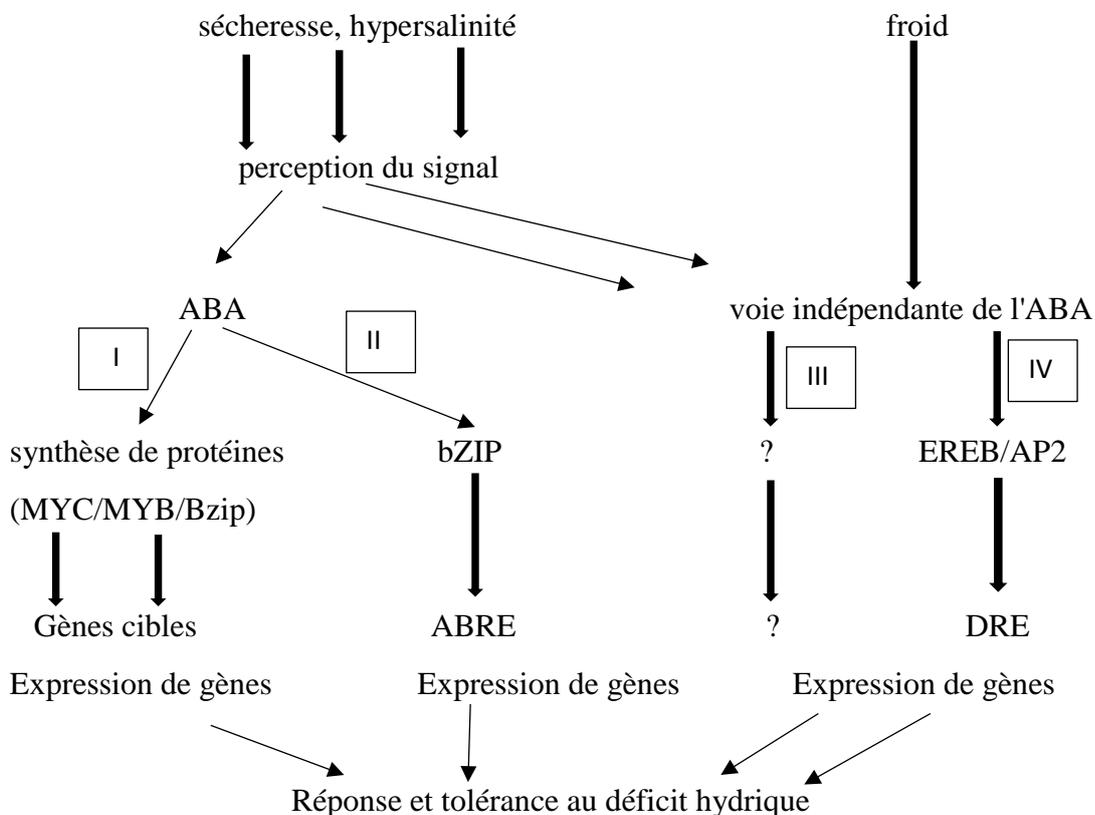
- l'expression des gènes du stress codant des protéines qui gèrent la situation de stress en réparant ou en maintenant l'homéostasie cellulaire.

Les changements de l'expression génique qui se produisent au niveau cellulaire sont intégrés dans la réponse de la plante entière. L'importance et la rapidité de la réponse cellulaire au stress dépendent de la durée et de l'intensité du stress (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2002).

### • Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA

Le stress abiotique induit une augmentation des niveaux d'ABA, qui joue un rôle important dans la tolérance des plantes à la sécheresse, aux salinités élevées et au froid (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). 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). Il existe également des gènes induits par un stress mais qui ne répondent pas à un apport exogène d'ABA. Cela indique que la réponse au stress se fait via deux types de voies de transduction :

- dépendantes de l'ABA (voies de transduction I et II),
- indépendantes de l'ABA (voies de transduction III et IV). (Campalans *et al* 1999).



**Figure 11 :** les deux types de voies de transduction

- **Expression de gènes de tolérance au stress abiotique**

Le blé est exposé à de divers stress abiotiques. Comme la salinité et le stress hydrique qui affectent les conditions de croissances et de développements. La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparait comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994).

Les changements qui se produisent au niveau du métabolisme primaire font partie de la réponse générale au stress. En effet, de nombreux gènes qui varient au cours du stress hydrique varient de la même manière pour d'autres stress environnementaux (Deepika et Anil, 1999). Lors d'un stress, il existe un assortiment de gènes pouvant être exprimés ou réprimés ; 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 produits des gènes induits en conditions de stress hydrique en deux groupes :

- Le 1er groupe : comporte 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 des NOS et ROS et diverses protéases.
- Le 2ème groupe : 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.
- **Accumulation des osmolytes**

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique, (Farooq et al, 2009). Ils s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, Leur principal rôle

étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant de l'intérieur vers l'extérieur) 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 (Tuteja, 2005) on cite parmi eux :

- **Les Sucres et leurs dérivés**

Si les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils ont également un rôle non énergétique d'osmorégulateur et d'osmoprotectants. En effet Ces osmotocums participent eux aussi au maintien de la balance de la force osmotique, pour garder la turgescence au niveau des feuilles de blé en conditions de stress (Najdjm., 2008). Les sucres sont qualifiés d'osmolytes compatibles. Les osmolytes compatibles s'accumulent principalement dans le cytosol. Un osmolyte compatible est une molécule qui reste exclue de la surface d'une protéine et de sa sphère d'hydratation proche, qui tend à stabiliser sa structure spatiale, elle protège les membranes contre la déshydratation (Rhodes, 1987). L'accumulation de sucres tels que saccharose, le tréhalose, les hexoses et les oligosaccharides de la famille du raffinoses et des polyols, est obtenue le plus souvent, par une hydrolyse accrue de l'amidon (Plessis., 2009), permettant aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

- **Mannitol**

Le Mannitol est la forme réduite du mannose. Ce sucre alcool se retrouve très largement distribué chez les plantes. 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.

- **Proline**

L'accumulation de la proline n'est pas spécifique au déficit hydrique, elle s'accumule également sous l'effet de la salinité (Stewart et Larher, 1980), des basses températures (Chu et al 1978) et des hautes températures (Paleg et al., 1981). L'étude des relations entre tolérance à la contrainte hydrique et accumulation de la proline suppose donc que soit écartée toute éventualité d'intervention d'autres contraintes provoquant également des augmentations de

teneur en proline (excès thermiques, salinité). La proline joue un rôle d'osmoticum qui améliore la tolérance aux stress. Cette accumulation régule le pH cytoplasmique et constitue une réserve d'azote utilisable par la plante en conditions de stress (Tal et Rosenthal, 1979). L'accumulation de la proline chez les plantes soumises à des contraintes physiques a fait l'objet de nombreuses études et a été même préconisée par plusieurs auteurs comme test précoce de sélection pour la tolérance au stress.

- **Glycine-bétaïne**

La synthèse de la bétaïne augmente considérablement lorsque l'organisme est exposé à des facteurs environnementaux qui modifient les conditions internes des cellules. Ces conditions défavorables peuvent être créées par des stress tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse ... (Neffar, 2013). Les méthodes d'action de ces osmoprotecteurs ne sont pas encore toutes élucidées mais il est évident que, jusqu'à un certain point, la bétaïne agirait comme un "capteur d'eau" qui permettrait de stabiliser la conformation des protéines, leur permettant ainsi d'être fonctionnelles lorsque les conditions sont préjudiciables (Vinocur et Altman, 2005).

Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, l'éthylène, le calcium 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).

#### **4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique)**

Le  $\Delta$  acide aminé butyrique (GABA) est synthétisé par la glutamate décarboxylase (GAD), une enzyme localisée dans le cytosol. Le GABA est métabolisé par deux protéines mitochondriales du GABA-shunt, la GABA Transaminase (GABA-T) et la Semi Aldéhyde Succinique Déshydrogénase (SSADH), en deux étapes avant d'entrer le cycle de Krebs (Snedden et al 1996). La GAD est une enzyme calcium-calmoduline dépendante, elle s'active sous stress, en modifiant la concentration du  $Ca^{++}$  du cytosol et induisant une augmentation du GABA (Baum et al., 1993; Mazzucotelli et al., 2006). Le SSADH est régulé par l'ATP et le NADH, ce qui suggère que le contrôle du GABA shunt dépend de l'énergie mitochondriale.

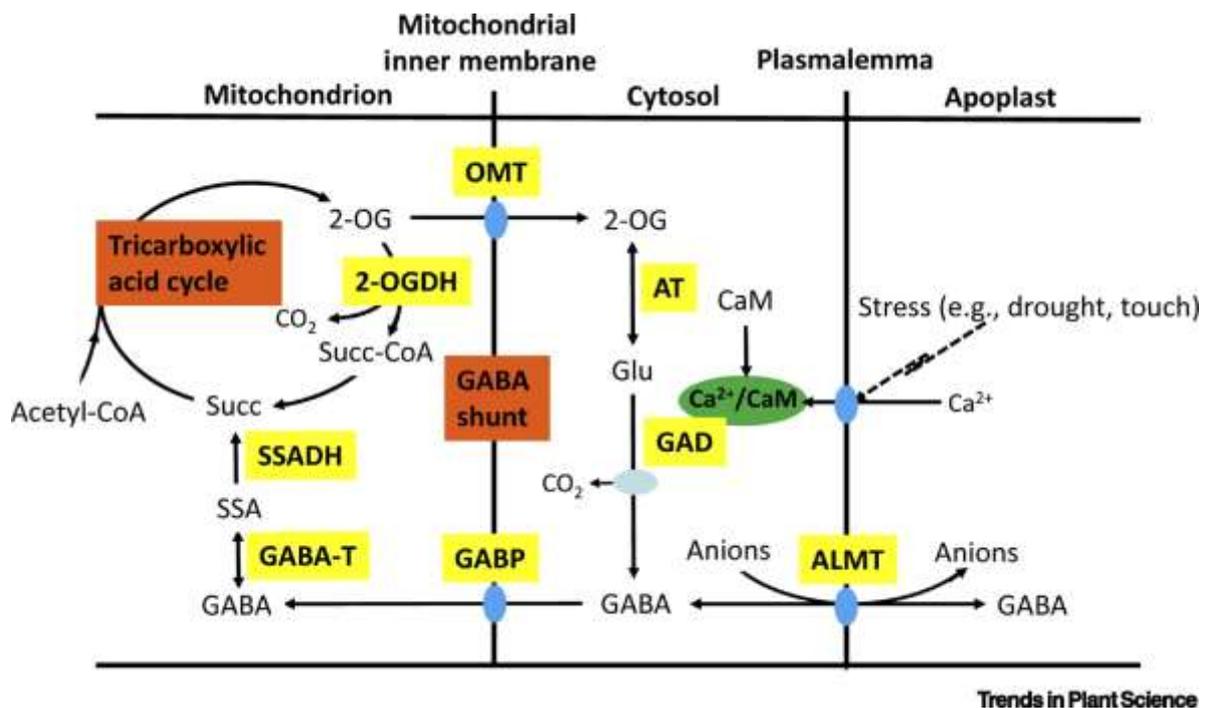


Figure 12 : le controle du GABA shunt ( Life sci, 2017)

- **Enzymes de détoxication**

Les cellules stressées, au même titre que les cellules non stressées, produisent des composés oxydants, éliminés par le système de défense des plantes. Leur production et leur dégradation sont en équilibre, dans les cellules non stressées. L'une des conséquences des stress environnementaux, y compris le stress hydrique, est une augmentation de la quantité des espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui endommagent les structures cellulaires par oxydation (Zerrad et *al.*, 2008 ; Mathur et *al.*, 2008). Afin de contrôler le niveau des ROS et protéger leurs cellules, les plantes ont développé un système de défense antioxydant crucial, pour le maintien de l'intégrité des systèmes photosynthétiques lors d'une contrainte hydrique. Parmi les enzymes du système antioxydant on peut citer : les superoxydes dismutases (SOD), les catalases (CAT), les glutathions peroxydases (GPX), les ascorbates peroxydases (APX) (Battagland., 2010).

- **Hormones : Acide abscissique**

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'augmentation de la concentration en l'acide abscissique (ABA) dans la partie aérienne ou la réduction en cytokinine est parmi les réponses physiologiques provoquées par le stress salin. Selon des études récentes, l'ABA exogène peut augmenter la tolérance au froid des plantes en augmentant la teneur en sucres solubles, en proline, la rétention d'eau et la photosynthèse. Ceci diminue la peroxydation des lipides membranaires et les lésions de la membrane cellulaire (Hang *et al.*, 2015).

- **Expression des protéines sous conditions de stress environnemental**

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et de ce fait de nombreux chercheurs abordent la tolérance 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.

Le processus d'acclimatation diffère d'une espèce à l'autre mais, implique souvent l'accumulation de protéines protectrices, notamment les protéines Late embryogenesis abundant (LEA), les protéines antigélatantes (AFP) et les protéines cold shock (CSP) (Ruelland *et al.*, 2009). La COR15A est la protéine LEA la mieux caractérisée qui réside à la surface de la membrane pendant la déshydratation et stabilise le stress dû au gel des membranes cellulaires (Liu *et al.*, 2015). Les AFP se lient aux surfaces spécifiques des cristaux de glace en formation et inhibent leur croissance (Wenet *et al.*, 2016). Les CSP sont composés d'un seul domaine de cold shock (CSD) et fonctionnent comme des chaperons d'ARN dans les bactéries et les plantes (Nakaminami *et al.*, 2005). CSP2 et CSP3 d'*Arabidopsis* sont d'importants régulateurs de tolérance au gel (Sasaki *et al.*, 2013).

- **Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines**

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). Les gènes codant les protéines membranaires intrinsèques représentent environ 25% du génome (Stevens *et al.*, 2000), reflétant ainsi l'importance de cette classe de protéine. Le passage aisé de l'eau à travers les membranes, a longtemps été considéré comme un phénomène de simple diffusion, à travers la bicouche lipidique, ce qui n'explique pas à lui seul, la grande perméabilité des biomembranes (Chaumont., 2010).

La découverte des protéines intra membranaires, plus intéressante encore, les aquaporines peuvent intervenir dans la réponse des plantes à divers stress biotiques, en effet, les stimuli environnementaux incluant, la sécheresse et la salinité, peuvent réguler l'expression des PIPs et des TIPs au niveau des transcrits, Mais aussi au niveau protéique. Toutefois, la modulation de l'expression des gènes AQP en réponse à divers stress de déshydratation, appuie leur implication présumée dans la tolérance au stress hydrique et salin. Les MIP (pour Major Intrinsic Proteine), ont aboutit à une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires, responsables du transport transmembranaire chez les plantes (Maurel., 1997).

Les MIP forment des canaux transmembranaires, assurant le transport passif de petites molécules polaires telles que : l'eau. La perméabilité des membranes dépend de l'interaction protéine-membrane ou de la phosphorylation/ déphosphorylation de ces dernières. Les MIP responsables du transport spécifique de l'eau sont nommés aquaporines (Forrest., 2009). 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).

- **Protéines déhydrines : LEA**

Les LEA (Late Embryogenesis Abundant) constituent une famille multigénique dont la majeure partie des protéines sont cytosoliques et hydrophiles (Garay Arroyo et *al.*, 2000). Les déhydrines sont caractérisées par une large gamme de masses moléculaires 9-200 KDa (Hamla, 2016). ce sont des protéines en majorité très hydrophiles qui semblent impliquées dans la protection des structures cellulaires, ce qui en fait des protéines potentiellement très importantes dans la vie des cellules. Elles sont très nombreuses et diverses et forment un très vaste ensemble de familles de protéines. Les LEA sont riches en glycine et les résidus de lysine, mais pauvres en cystéine et tryptophane (Allagulova et *al.*, 2003) et de ce fait elles résistent à la dénaturation thermique et à la dénaturation acide. La particularité de toutes les déhydrines consiste au partage de trois domaines hautement conservés : le segment-K présent dans toutes les déhydrines et qui est riches en lysine, du côté C-terminal, (séquence hautement conservée), ainsi que le segment Y et une chaîne de sérines contiguë ou segment-S. Les protéines DHNs présentent une grande diversité concernant le nombre et l'ordre de leur segment YSK ; la caractérisation biochimique de ses différentes formes, permettra la clarification de ces différences et la détermination de leur implication fonctionnelle.

Les LEA, forment un groupe remarquable de protéines induites par le stress hydrique et qu'on trouve chez toutes les plantes (Campbell et Close, 1997), elles n'ont pas de fonctions enzymatiques, mais elles sont très efficaces dans la protection de membrane cellulaire et des protéines par des structures quaternaires (Close, 1996). Ramanjulu et Bartels, (2002) ont proposé que ces protéines puissent jouer un rôle en protégeant les structures cytoplasmiques pendant la déshydratation. Ces protéines sont synthétisées et accumulées pendant les périodes du stress hydrique et après stress osmotique dans tous les organes de la plante.

Ces protéines peuvent protéger les autres macromolécules ou structures cellulaires aidant à maintenir l'intégrité des membranes cellulaires (Longxing et al, 2010). McCubbin et Kay, (1985) ont montré que la protéine LEA 'Em' de blé tendre (*Triticum aestivum*) était considérablement plus hydratée que la plupart des protéines globulaires. 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). Plusieurs autres protéines LEA ont été identifiées chez différentes espèces végétales et elles ont montré une importance dans la tolérance au froid ou à la congélation (Houde et *al.*, 2004).

- **Protéines HSP : heat shock proteins**

En condition de stress thermique, la cellule active l'expression de protéines spécialisées connues sous le nom des chaperonnes ou de protéines de choc thermique (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 constituent des composants majeurs impliqués dans le maintien de l'homéostasie cellulaire en conditions normales et de stress, elles jouent un rôle dans l'adaptation des plantes au stress. 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 HSP jouent un rôle critique dans la régulation de la qualité de certaines protéines (structure, assemblage, repliement), elles les entretiennent après leur dénaturation suite à un stress thermique. 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). Les protéines HSP70 protègent les protéines contre la dénaturation, préviennent l'agrégation des protéines dénaturées 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 chaperonnes 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.

- **Quelques exemples d'Utilisation de ces approches biotechnologiques dans l'amélioration du blé**

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.

L'emploi de ces techniques de biotechnologies végétales s'est avéré efficace pour faire des progrès dans la compréhension des mécanismes intervenants dans la tolérance aux stress (Benderradji, 2013). L'identification de gènes induits en condition de stress, constitue une approche très prometteuse en amélioration des plantes. En effet, l'isolement de gènes candidats et leur caractérisation devrait permettre à court terme leur transfert à d'autres fonds génétiques plus performants et qui sont généralement plus sensibles aux stress abiotiques.

De nombreux sélectionneurs de céréales visent l'intégration des nombreuses techniques de génétique, de biologie moléculaire et de biotechnologies, développées au cours des dernières années, dans les schémas traditionnels de production et d'amélioration génétique du blé. Ces biotechnologies ont élargi l'éventail des possibilités d'intégration qui s'offrent au phytogénéticien tout en modifiant les méthodologies de croisements, de sélection, d'évaluation et de mise en marché de semences améliorées. L'accessibilité de l'ADN génomique joue un rôle très important dans la régulation de la transcription. En effet, l'ADN génomique est une molécule dynamique qui subit des modifications organisationnelles et structurales en réponse aux stimuli.

La sélection assistée par des marqueurs (SAM) devient de plus en plus un complément nécessaire aux schémas de sélection classique d'amélioration des céréales (Hospital, 2001). Les marqueurs sont, en effet, considérés comme des caractères liés au caractère principal à sélectionner. (Paterson et *al.*, 1991), montrent l'existence de QTL (Quantitative Traits Loci) spécifiques pour l'adaptation à certains milieux. Pour obtenir donc, des variétés stables, il faut accumuler dans un même fond génétique, le maximum de QTL d'adaptation. La SAM devrait permettre de construire plus rapidement et avec plus de sécurité de tels génotypes.

## **CONCLUSION**

## **Conclusion**

La production du blé en Algérie ne parvient pas à satisfaire la demande des consommateurs en forte augmentation, et à cause des différents types de stress abiotiques, ce qui conduit à des importations régulières.

L'amélioration génétique de cette céréale reste basée sur la recherche d'une meilleure tolérance aux stress abiotiques, pour adapter la plante à la variabilité du milieu afin d'augmenter et de stabiliser sa productivité.

Les plantes tel que le blé soumises aux stress abiotiques montrent des changements radicaux au niveau de leur métabolisme, via des changements au niveau de la structure, via de l'organisation cellulaire et de la plante entière. La modification du métabolisme en réponse au stress est essentiellement due à une modification de la régulation des gènes, de nombreux gènes sont soit surexprimés ou sous-exprimés sous conditions du stress. C'est pourquoi, les améliorations des techniques d'analyses différentielles ont été d'une importance capitale pour l'étude des phénomènes de réponse et d'adaptation des plantes aux stress abiotiques.

Plusieurs mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires impliqués dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques. L'étude de tolérance du blé au stress étant un phénomène complexe faisant intervenir de nombreux gènes, l'approche de génétique directe qui passe par la décomposition d'un caractère quantitatif en éléments plus simples à hérédité peut fournir un très bon outil d'analyse, compte tenu de la disponibilité de carte génétique saturée chez de nombreux organismes.

Actuellement, Il est indispensable de combiner les approches physiologique, biochimique, génétique, ainsi que les techniques de biologie moléculaire afin d'avoir une approche intégrée des phénomènes qui régissent la réponse au stress, et de pouvoir identifier les gènes les plus fortement impliqués dans la tolérance. Il devient donc important de développer différentes méthodes ou techniques pour améliorer les performances de blé en termes de rendements, de qualité et de valeur nutritionnelle en conditions des stress abiotiques.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## Liste des références

- **AAINB. 2003.** Le Blé. Association Nationale des Professeurs de Boulangerie <http://aainb.com/le-ble/>
- **Agastian, P., Kingsley, S. J., & Vivekanandan, M. (2000).** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38(2), 287-290.
- **Akkaya, A., Dokuyucu, T., Kara, R., Akcura, M.,(2006).** Harmonization ratio of post- to pre anthesis durations by thermal times for durum wheat cultivars in a Mediterranean environment, pp 404–408.
- **Al Khatib, K., and Paulsen G.M., (1984).** Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Plant Physiol.* 61: 363-368.
- **Allagulova, C. R., Gimalov, F. R., Shakirova, F. M., & Vakhitov, V. A. (2003).** The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry (Moscow)*, 68(9), 945-951.
- **Ammar, M. (2015).** Organisation de la chaîne logistique dans la filière céréales en Algérie états des lieux et perspective. Thèse de Doctorat de CIHEAM Montpellier, pp: 17-20.
- **Amrouche I, Mesbah El-kahina A. (2017).** Effet du stress abiotique sur l'accumulation des protéines totales chez deux variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine, 2017, p 96.
- **Araus JL., Amado T., Casadesus J., Asbati A. et Nachit MM.. 1999.** Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant*
- **Arif F. (2015).** Effets du stress salin et d'osmoprotecteurs naturels sur la germination de blé dur (*Triticum durum*) inoculé par *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de Doctorat. Algérie : Université Ferhat Abbas Sétif 1, p 205.
- **Assem, N., El Hafid, L., Haloui, B., & El Atmani, k. (2006).** Effets du stress hydrique appliqué au stade trois feuilles sur le rendement en grains de dix variétés de blé cultivées au Maroc oriental. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 17 (4) : 499-505.
- **BABI. (2005).** contribution à l'étude de la fertilisation azotée et potassique sur blé dur (*Triticum durum* L. Var-SIMITO) sous pivot à Hassi ben abdallah (Ouargla) mémoire d'Ingénieure INA. pp4-10.
- **Badraoui H, Meziani S. 2019.** Effet de la contrainte saline sur la germination et la croissance de quelques variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université 8 Mai 1945 Guelma, p 248.
- **Bajji M., (1999).** étude des mécanismes de résistance au stress hydrique chez le blé dur: caractérisation de cultivars différant par leurs niveaux de résistance à la sécheresse et de variants somaclonaux sélectionnés In vitro. Thèse de doctorat. Univ. Louvain.
- **Baldy C. (1992)** Effet du climat sur la croissance et le stress hydrique du blé en Méditerranée Occidentale. In Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne, diversité génétique et amélioration variétale. Montpellier, 1992.
- **Barcelo A., and Sevilla F., 2001.** Antioxidant systems and  $O_2/H_2O_2$  production in the apoplast of *Pisum sativum* L. leaves: its relation with NaCl induced necrotic lesions in minor veins.

Plant Physiol., 127: 817-31.

- **Baum, G., Chen, Y. A. L. I., Arazi, T., Takatsuji, H., & Fromm, H. (1993).** A plant glutamate decarboxylase containing a calmodulin binding domain. Cloning, sequence, and functional analysis. *Journal of Biological Chemistry*, 268(26), 19610-19617.
- **Baxter, A., Mittler, R., & Suzuki, N. (2014).** ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of experimental botany*, 65(5), 1229-1240.
- **BEKHOUCHE H, (1992).** Etude de la germination de quelques lignées de pois chiche, soumis à la salinité .Croissance anatomie des racines. Mémoire D.E. S, Biol. Vég, Université d'Oran.
- **Belaid D., 1996.** Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed. Office des publications
- **Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhriss, M., & Ben Abdullah, F. (2010).** Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(7), 4216-4222.
- **Benamara Hadjira Et Djotni Sarra., (2018).** ; Etude D'optimisation De La Fertilisation
- **Benderradji, L. (2013).** Selection In vitro pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le ble tendre (*Triticum aestivum* L.).
- **Benkhellef I. (2016).** Stratégies génomiques pour une meilleure tolérance au stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.).Université des Frères Mentouri Constantine 1Mémoire. 1-22 p.
- **Benmakhlouf Z. (2018).** Etude de l'effet des phytohormones sur la croissance du blé dur (*Triticum durum* Desf.) var. Kebir cultivée dans des conditions salines. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine1, p 152.
- **Blouet A. Gaillard B. Masse J. (1984).** Le gel et les céréales. Exemple d'étude des risques du gel hivernal en Lorraine. *Perspectives Agricoles*, 85 :20-25.
- **Blum A. 1996.** Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20:pp.135-148.
- **BLUM A., 1989-** osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Corp Sci. Vol. 29*, pp 230-233.
- **Blumwald, E., Grover, A., & Good, A. G. (2004, September).** Breeding for abiotic stress resistance: challenges and opportunities. In *New directions for a diverse planet*". *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia*.
- **Bonjean, A., et Picard, E. 1990.** Les céréales à paille origine, historique, économie et sélection. Eds Nathan, 235 p.
- **Bouchabke O., Tardieu F., Simonneau T., (2006).** Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water saturated soil. *Plant Cell and Environment*. 29: 1138-1148.
- **Boulal H., Zaghouane O., EL Mourid M. et Rezgui S., 2007** - Guide pratique de la
- **Boumdouha S, Krim K. (2019).** Quelques Caractères physiologiques et morphologiques de tolérance de blé dur (*Triticum durum* Desf.) de deux génotypes (WAHA et GTA) à la salinité. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 79.
- **Bourizq Z. (2019).** Caractérisation phénotypique et génotypique des germoplasmes de blé

(*Triticum aestivum* L.) vis-à-vis de la salinité [En ligne]. Mémoire de Master. Maroc : Université Moulay Ismail, , p 92. Disponible sur

- **Boyeldieu J. (1999).** Encyclopédie des techniques agricoles : production végétale-Blé Tendre Ed : Paris.20-20.
- **Bozzuni A (1988).** Origin, Distribution, And Production Of Durum Wheat Whith
- **Brahimi Rahimi H. (2017).** Variations phénotypiques pour la tolérance aux stress salin et hydrique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 76.
- **Braun V., Buchner O., et Neuner G. (2002).** Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*, 40(4), 587-595.
- **Bray E, Bailey-Serres J, Weretnyk E. 2000.** Responses to abiotic stresses In : *Biochemistry and Molecular Biology of plants* . Buchanan W, Gruissem W, Jones R, Eds . 2000 American Society of plant physiologists. P: 1158-1203
- **Cadi, A. (2005).** Caractérisation des zones céréalières potentielles à travers le nord d'Algérie. *Céréaliculture N°44-1er Semester* : 36-39.
- **Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., (1999).** Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. The Haworth Press Inc., New York, pp: 351–377.
- **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.
- **Campbell, S. A., & Close, T. J. (1997).** Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits. *The New Phytologist*, 137(1), 61-74.
- **Cauderon., (1979).** Etudes des relations physiologiques chez le blé : cytogénétique et biochimique .Journées d'études .Biochimie et génétique du blé .INRA. Paris .Pp30-33.
- **Chaumont, F., & Tyerman, S. D. (2014).** Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant physiology*, 164(4), 1600-1618.
- **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: 854-860.
- **Chu, T. M., Jusaitis, M., Aspinall, D., & Paleg, L. G. (1978).** Accumulation of free proline at low temperatures. *Physiologia Plantarum*, 43(3), 254-260.
- **CIC (2019).** Conseil International des Céréales. <https://www.igc.int/fr/>
- **Clement G. et Parts J., (1970).** les céréales. collection d'enseignement agricole. 2ème Ed. 351 p.
- **Close .T.J; (1996).** Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia Plantarum*, 97(4), 795-803.
- **Combe.L et Picard.D. (1994).** Elaboration des rendements des principales cultures annuelles. Editions INRA. 191 pages. commerce international des céréales, Bilan de la campagne

céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Condon AG., Richards RA., Rebetzke GJ., Farquhar GD.. 2004.** Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Botany*, 55: pp.2447-2460.
- **Cook J., Johnson V.A., Allan R. E., 1991.** Le blé. In : Greef M.W. (Eds). Méthodes traditionnelles de sélection des plantes: un aperçu historique destiné à servir de référence pour l'évaluation du rôle de la biotechnologie moderne. Organisation de coopération et de développement économiques, Belgique, 27-38p.
- **Crystel L., 2014.** Le marché du blé dur : service agronomie- Economie Environnement. Mercredi 06 Février 2014. Édition : ARVALIS. n. 79.
- **Davidson, D. J., & Chevalier, P. M. (1990).** Pre-anthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci*; 30 : 832-6.
- **Debaeke, P., Puech, J., & Casals, M. L. (1996).** Elaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. I. Etude en lysimètres. *Agronomie*, 16 : 3-23.
- **Deepika, M., & Anil, G. (1999).** Transcript levels of genes encoding various glycolytic and fermentation enzymes change in response to abiotic stress. *Plant Sci*, 146, 41-51.
- **Djellad K., (2017),** Contribution A L'étude De L'influence Des Mauvaises Herbes Sur Les Rendements Des Cereales Dans La Region De Tlemcen, Memoire De Master, Universite De Tlemcen.
- **Drevon J.J., Saadallah K., Hajji M., Abdelly C. (2001) .** "Genotypic variability for tolerance to salinity of N<sub>2</sub>-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) ", *Agronomy*, 21, 675-682.
- **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.
- **Dupant F., Guignard J. (2012).** Botanique, les familles des plantes. In : 15<sup>ème</sup> Edition, el sevier masson. 13-21.
- **El Madidi S et Zivy M. (1993).** Variabilité génétique des protéines de choc thermique et thermo-tolérance chez le blé. In : Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire des gènes. Edition AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. pp 173-181.
- **Ellis .R. J; (1990).** Molecular chaperones: the plant connection. *Science*, 250(4983), 954-959.
- **Farooq M., Ahid A.W., Obayashi N.K., Uita D.F., Asra D., (2009).** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. P:4.
- **Feillet .P. (2000).** Le grain de blé : Composition et utilisation. Editions Quae. INRA, Paris, p23-25-308.
- **Forrest, K. (2008).** Investigation of the gene family encoding aquaporins, the protein channels regulating water movement, in wheat. Environment and Biotechnology Centre, Faculty of Life and Social Sciences, Swinburne University of Technology.
- **Foudili D, Gasmi A.** Stress de la sécheresse chez quatre variétés du blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Un examen sur quelques caractéristiques morphologiques et sur les pigments [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf- M'Sila, 2017, p 78. Disponible
- **Garay-Arroyo, A., Colmenero-Flores, J. M., Garcarrubio, A., & Covarrubias, A. A.**

- (2000). Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit. *Journal of Biological Chemistry*, 275(8), 5668-5674
- **Gate P., (1995).** Ecophysiologie du blé : de la plante à la culture. Ed Lavoisier. 78-81-429p.
  - **Gautier J. (1991).** Notation d'agriculture. Ed. Gautier, Paris, pp575.
  - **Grandcourt M.C., Prats J. (1971).** Les céréales. Ed. J.B Bailliers et Fils, 360 p
  - **Grennan A. K., 2006.** High Impact Abiotic Stress in Rice. An «Omic» Approach; *Plant Physiology*, April 2006, Vol. 140, pp. 1139-1141.
  - **HAJLAOUI M, DENDEN. BOUSLAM A. (2007).** Etude de la variabilité intra spécifique de tolérance au stress salin du pois chiche (*cicerarietinum L.*) au stade de germination. *TROPICULTURA*, 35, 3pp168-173.
  - **Hamla C.,(2016).** Caractérisation des gènes de tolérance à la sécheresse chez le blé dur : étude du rôle des déhydrines et des aquaporines. Thèse. Université Mentouri, Constantine Faculté de biologie Département de Biologie Végétale et Écologie. p32-33.
  - **Hasegawa P.M., Bressan R. A., Zhu J. K. and Bohnert H. J., 2000.** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 463-499. - **Hernandez J.A., Ferrer M.A., Jimenez A., Ros-**
  - **Hauchinal R.R., J.P. Tandon, P.M. Salimath (1994).** Variation and adaptation wheat varieties to heat tolerance in Peninsular India. In: Saunders, D. A. and G. P. Hettel EDS, *Wheat in heat stressed environments, irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems*, Mexico, D.F., Cimmyt, 175- 183
  - **Hegarty, T. W., & Ross, H. A. (1978).** Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea* var. *italica*) and cress (*Lepidium sativum*). *Annals of Botany*, 42:1003–1005.
  - **HERRERO J. ET SYNDER L. (1997).** Aridity and irrigation in argon, Spain. *Journal of aride envirennements* 35 Spain. Pp 535-547.
  - **Hillel D., 2000.** *Salinity Management for Sustainable Irrigation*. The World Bank, Washington, D.C.
  - **Hireche, YA. (2006).** *Réponse de la luzerne (Medicago sativa L.) au stress hydrique et à la profondeur de semis*. Mémoire de mastère, Batna, Algérie: Université Al Hady Lakhdar-Batna.
  - **Hopkins, W. G. (2003).** *Physiologie végétale*. 2éme édition. De Boeck, Bruscelles: 61-476.
  - **Hospital, F.,(2001).** Size of donor chromosome segments around introgressed loci and reduction of linkage drag in marker-assisted backcross programs. *Genetics*, 158: 1363 -1379.
  - **Houde M., Dhindsar R., Sarhan F. 1992.** A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. *Mol Gen Genet*, 234. P: 43-48.
  - **Hsiao T.C., Acevedo E., 1974-** plant responses to water deficits, wwater use. Efficiency and drought resistance. *Edit. Agric. Meteorol.* Vol.14, pp 59-84.
  - **Hsissou D. (1994).** Sélection In vitro et caractérisation de mutants de blé dur tolérants à la sécheresse. Thèse de doctorat. Univ. Catholique de Louvain.
  - **Ibrahim A.M.H. et Quick, J.S., (2001).** Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermostability. *Crop Sci.* 41: 5. 1405-1407p

- **Jean-Pierre A. Philippe D. Bernard I. Gilles L. Bernard S. François T. Alban T, 2006 .** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA. France. 72 p.
- **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.
- **Kameli A., Losel DM., 1996.** Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytol.*, 132: pp.57-62.
- **Kara Y. (2001).** Etude de caractères morphophysologiques d'adaptation à la sécheresse du blé dur et de quelques espèces apparentées, Intérêt potentiel de ces espèces pour l'amélioration de ces caractères. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Constantine, 402p
- **Kara, Y., & Bellkhiri, C. (2011).** Etude des caractères d'adaptation au déficit hydrique de quelques variétés de blé dur et d'espèces sauvages apparentées: intérêt potentiel de ces variétés pour l'amélioration de la production. *Courrier du Savoie*, N°11, 119-126.
- **KHALFAOUI JLB., 1985-** conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologique Oléagineux; vol.40, pp 329-334.
- **Kreps, J. A., Wu, Y., Chang, H. S., Zhu, T., Wang, X., & Harper, J. F. (2002).** Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant physiology*, 130(4), 2129-2141.
- **Laberche J.C. (2004).** La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris, p154 -163.
- **LARCHER, W, 2001.** *Physiologie plant ecologie*. 4 the edition .Ed. Based on the translation of the third edition. 350.
- **Laurent H. Sané P, 2007 .** Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie. Concept et application*. Ed. Quae. Paris. 246p.
- **Levitt J., (1985).** Relationship of dehydration rate to drought avoidance, dehydration tolerance and dehydration avoidance of cabbage leaves, and to their acclimation during drought - induced water stress. *Plant Cell Environ* .8.287-96.
- **Liu, J., Wang, H., & Chua, N. H. (2015).** Long noncoding RNA transcriptome of plants. *Plant biotechnology journal*, 13(3), 319-328.
- **Madhava Rao K.V., Raghavendra A. S. et Janardhan Reddy K. 2006.** Printed in the Netherlands. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer: 1-14p.
- **Malasses L., 1996.** *Economie de production et de consommation*; Ed ujas; pp 32-40.
- **Maloufi, A. (1991).** Contribution à l'inventaire de l'entomofaune des céréales et des grains stockés dans la région de Batna.
- **Mathur, P., Vadez, V., & Sharma, K. K. (2008).** Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant cell reports*, 27(3), 411-424.
- **Maurel .C, Chrispeels .M.J; (2001).** Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant physiology*, 125(1), 135-138.
- **Maurel, C. (1997).** Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual review of plant biology*, 48(1), 399-429.

- **Mazouz L.,(2006).** Etude de la contribution des paramètres phéno- morphologiques dans l'adaptation du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans l'étage bioclimatique semi-aride .Mémoire de Magistère. Université Hadj Lakhdar Batna.
- **Mazzucotelli, E., Belloni, S., Marone, D., De Leonardis, A. M., Guerra, D., Di Fonzo, N., ... & Mastrangelo, A. M. (2006).** The E3 ubiquitin ligase gene family in plants: regulation by degradation. *Current genomics*, 7(8), 509-522.
- **Mahajan, S., Pandey, G.K., and Tuteja, N. 2008.** Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch.Biochem. Biophys.* 471(2) : 146–158. doi:10.1016/j.abb.2008.01.010. PMID:18241665.
- **McCubbin W., Kay C. 1985** .Hydrodynamic and optical properties of the wheat Em protein. *Can J Biochem*, 63. P: 803 - 810.
- **Mekhlouf A., Bouzerzour H., Dehbi F., & Hannachi A., (2001).** Rythme de développement et variabilité de réponses du blé dur (*Triticum durum* Desf.) aux basses températures. Tentatives de sélection pour la tolérance au gel. In *Proceeding Séminaire sur la valorisation des milieux semi-arides*. Oum El Bouaghi, 23 : 75-80
- **Mouellef .A. (2010).** Caractères physiologiques et biochimiques de tolérances du blé dur (*triticum durum* Desf.) au stress hydrique. Mémoire, université mentouri, constantine Faculté de biologie, Département de Biologie Végétale et Ecologie, p10-11.
- **Mouellef .A. (2019).** Etude comparative de l'accumulation d'osmolytes et des pigments chlorophylliens, en conditions de stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse de Doctorat en science. Université des frères Mentouri, Constantine.
- **Moule C. (1998).** Céréales technique d'avenir, pyrotechnies spéciale, Bases Scientifique et techniques de la production des principales espèces de grande culture en France, Ed : la maison rustique, Paris, 313p.
- **NAIMA, B. D., TAHAR, H. M., & AREZKI, M. (2011).** EFFET D'UN APPORT DE PHOSPHORE SUR UNE CULTURE DE BLÉ TENDRE CONDUITE EN CONDITIONS IRRIGUÉES. *Revue des bio ressources*, 1(1), 8-8.
- **Najdjm, B., El jaafari, S., jlibène, M., Jacquemin, J. M. (2008).**, Application des marqueurs moléculaires dans l'amélioration du blé tendre pour la résistance aux maladies et aux insectes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 7: 17- 35.
- **Nakaminami, K., Sasaki, K., Kajita, S., Takeda, H., Karlson, D., Ohgi, K., & Imai, R. (2005).** Heat stable ssDNA/RNA-binding activity of a wheat cold shock domain protein. *FEBS letters*, 579(21), 4887-4891.
- **Naville M., (2005).** La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé. Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés ENS Cachan – département Biochimie et Génie Biologique Université Paris XI.
- **Neffar F.,( 2013).** Analyse de l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotique dans différents génotypes de blé dur (*Triticum durum*) et d'orge (*Hordeum vulgare*) soumis à la sécheresse. Thèse. Université Ferhat Abbas.Sétif.p :42-62-63.
- **Obaton M., 1995-** Differential sensitivity of the physiological mechanisms tonhydric deficit for soybean. INRA, Inter drought, 17.
- **[ONFAA]** Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires, 2015. Le

commerce international des céréales, Bilan de la campagne céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Ouanzar S. (2012).** Etude comparative de l'effet du semis direct et du labour conventionnel sur le comportement du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse Magister, Université de Sétif, 67 p.
- **Paleg L., Douglas T., Van Dal A., Keech D. 1981.** Proline, betaine and phenotypic traits. *New phytol.* 137. P: 61-74.
- **Partas et Clement-Grancourt M. (1971) :** Les céréales. Ed J.B. Baillière et fils.
- Paterson, A. H., Tanksley, S. D., Sorrells, M. E., (1991). DNA markers in plant improvement. *Adv Agron*, 46: 39 - 90. protein 70 systems to reactivate a heat denatured protein. *Plant Physiol*, 122: 189- 198.
- **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 *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- **Plessis, A. 2009.** Analysis of *Arabidopsis thaliana* mutants affected in water deficit tolerance. Thèse Doct.
- **Ramanjulu S. Bartels D. 2002.** Drought and desiccation-induced modulation of gene relation to environmental stress. In: *The biochemistry of plants*, vol. 5: Amino acids and derivatives, Mifflin ed., Academic Press. P: 609-635.
- **Rawson D.M., Willmer A.J., Turner A.P.P., (1993).** Whole-cell Biosensors for environmental monitoring. *Biosensors*, 4: 299-311.
- **Rayburne , et Gill B.S. ,1985 -** Molecular evidence of the origin and evolution of chromosome 4A in polyploide wheats . *can. J , genet Cytol* : 246- 250.
- **Ramesh S.A., Shelp B.J., 2017.** *cell. Mol. Life Sci*; 74: 1577-1603.
- **Rebahi W, 2007 :** Effet de stress salin sur la germination de quelque variété de blé dur (*triticum durum* Desf).
- **Reguera, M., Bassil, E., & Blumwald, E. (2014).** Intracellular NHX-type cation/H<sup>+</sup> antiporters in plants. *Molecular plant*, 7(2), 261-263.
- **Renaud, A. 2014.** Depuis 50 ans, l'offre mondiale de céréales s'est régulièrement adaptée à la demande. *Agreste Synthèses – Grandes cultures –Céréales*, Janvier 2014, n. 229/2014, 7p. *Rev. Phytopathol*, 39:103-133. *rhizosphere. Lynch J. M.*: 11-34.
- **Robert D., Gate P., Couvreur F. (1993).** Les stades du blé. Editions ITCF. 28 p.
- **Rodríguez- Gamir, J., Intrigliolo, D. S., Primo- Millo, E., & Forner- Giner, M. A. (2010).** Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia plantarum*, 139(2), 159-169.
- **Ruelland, E., Vaultier, M. N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009).** Cold signalling and cold acclimation in plants. *Advances in botanical research*, 49, 35-150.
- **Sasaki T, Burr B (2000)** International rice genome sequencing project: the effort to completely sequence the rice genome. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 138-141

- **Schulze .E. D, Freibauer .A; (2005).** Carbon unlocked from soils. *Nature*, 437(7056), 205-206.
- **Shao H.B., Liang Z.S. Shao M.A. Sun S.M. & Hu Z.M. (2005).** Investigation of dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during two vegetative-growth stages at water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 43:221-227
- **Shinozaki .K, Yamaguchi-Shinozaki .K; (1997).** Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant physiology*, 115(2), 327.
- **Simões-Araújo, J. L., Rumjanek, N. G., & Margis-Pinheiro, M. (2003).** Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 33–41.
- **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.
- **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.
- **Snedden, W. A., Koutsia, N., Baum, G., & Fromm, H. (1996).** Activation of a Recombinant *Petunia* Glutamate Decarboxylase by Calcium/Calmodulin or by a Monoclonal Antibody Which Recognizes the Calmodulin Binding Domain (\*). *Journal of Biological Chemistry*, 271(8), 4148-4153.
- **Soltner D. (2005).** Les Grandes productions végétales 20 eme Ed coll.sci et Tec Agri, 21-140p.
- **Soltner D., (2000)** .Phytotechnie générale : les bases de la production végétales. Tome 1 : le sol et son amélioration. Sciences et techniques agricoles, 22ième édition, 467 p.
- **Soltner, D. (1990).** Les grandes productions végétales : Céréales, plantes sarclées, prairies.Coll. Sciences et Techniques agricoles. 17 ème Ed. 464 pages.
- **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.
- **Stael, S., Kmiecik, P., Willems, P., Van Der Kelen, K., Coll, N. S., Teige, M., & Van Breusegem, F. (2015).** Plant innate immunity–sunny side up?. *Trends in plant science*, 20(1), 3-11.
- **Stevens, T. J., & Arkin, I. T. (2000).** Do more complex organisms have a greater proportion of membrane proteins in their genomes?. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 39(4), 417-420.
- **Stewart, G. R., & Larher, F. (1980).** Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In *Amino acids and derivatives* (pp. 609-635). Academic Press.
- **Tahraoui S. (2016).** Effet des sels solubles sur la production de la biomasse et l'absorption des éléments minéraux chez l'orge (*Hordium vulgare*) et le blé dur (*Triticum durum*) [En ligne].Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Khider Biskra, p 150.

- **Tardieu F. 1996.** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant growth regulation*, 20: pp.93-104.
- **Trinchant, J. C., Boscari, A., Spennato, G., Van de Sype, G., & Le Rudulier, D. (2004).** Proline Betaine Accumulation and Metabolism in Alfalfa Plants under NaCl Stress. Exploring Its Compartmentalization in Nodules. *Plant Physiology*, 135: 1583-1594.
- **Tuteja N.,(2005).** Prokaryotic and eukaryotic: Essential molecular motor proteins for cellular machinery. *Eur. J. Biochem.* 271, 1835–1848pp.
- **Valdeyron L., (1961).** Ressources génétique des blés. *Revue scientifique française* p27-38.
- **Vinebrooke, Rolf D., et al. 2004.** Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS*. 104: 451-457
- **Vinocur .B, Altman .A; (2005).** Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-
- **Virlouvet .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.
- **Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007).** Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 61, 199–223.
- **Wall A.M., Ripley R. & Gale M.D. (1971).** The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic pairing. *Genet Res.* 18: 329 - 339 p.
- **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, S. J., Liu, Q. M., & Zhang, D. F. (2004).** Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, impact and rehabilitation. *Land degradation & development*, 15(2), 115-121.
- **Witcombe, J. R., Hollington, P. A., Howarth, C. J., Reader, S., & Steele, K. A. (2009).** Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture, *Phil. Trans. R. Soc.* 363 (B): 703-716.
- **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.
- **Zerrad, W., Maataoui, B. S., Hilali, S., El Antri, S., & Hmyene, A. (2008).** Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de ble dur. *Leb. Sci. J*, 9, 27-36.
- **Zerrounda M., (2012).** Approches physiologiques et métaboliques pour la sélection de variétés d'orge tolérantes vis-à-vis d'une contrainte saline. Thèse de doctorat. École Nationale Supérieure Agronomique -El Harrach –Alger Département d'Amélioration des Productions Végétales et Ressources Génétiques : 23-25.

- **Zhu, J. K. (2003).** Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current opinion in plant biology*, 6(5), 441-445.

**Titre** : Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.

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

**Résumé :**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 sous stress abiotique.

**Mots clés** : Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaire,

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

Jury d'évaluation :

**Président** : Mlle BOUCHEMAL K. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Encadrant** : Mlle MOUELLEF A. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Examinatrice** : Mme LOUALI Y. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Date de soutenance** : 23/09/2021



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 :**

---

## Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaires.

---

Présenté et soutenu par Mme *KITOUNI Roumeisa*

Le : 23/09/2021

**Jury d'évaluation :**

**Présidente du jury :** Melle **BOUCHEMAL K.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

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

**Examinatrice :** Mme **LOUALI Y.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

*Année universitaire*  
*2020 - 2021*

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie Dieu, qui m'a donnée la patience, la force pour atteindre mes buts et le courage pour bien mener ce travail.

Je remercie particulièrement mon encadrante *Mlle MOUELLEF Adra*, maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1, pour ses qualités humaines et sa gentillesse. Merci d'avoir accepté de m'encadrer, de m'avoir proposé le thème de mémoire.

Je présente aussi mes remerciements à l'ensemble des jurys qui ont accepté d'évaluer ce travail, la présidente de jury *Mlle BOUCHEMAL K.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1. Et l'examinatrice *Mme LOUALI Y.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1.

*Toute ma gratitude à mes camarades de promotion.*

Mes remerciements s'adressent aussi à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

# DEDICACES

**À mon père pour sa patience, sa gentillesse et son soutien moral.**

**À ma mère, que dieu lui fasse miséricorde.**

*À mon frère et ma sœur.*

*À mes chères amies surtout : marwa.*

*À mes amis d'études.*

**KITOUNI Roumeisa**

# **Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.**

## **Résumé**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 ainsi que des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes sous stress abiotique.

## **Mots clés :**

Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaires,

## **Study of wheat tolerance in response to abiotic stresses: molecular changes.**

### **Abstract**

Cereals are considered a primary source of human and animal nutrition. Among these grains, wheat occupies a strategic place in the food system and in the national economy. Abiotic stresses impose limits on the growth, development and yield of wheat. Several researchers are studying the behavior of wheat under abiotic stress conditions

The adaptive strategies put in place induce modifications in the transcriptional and translational programs of genes and molecules. Understanding the physiological and molecular mechanisms of tolerance to abiotic stresses in wheat remains essential in order to overcome the harmful effects of stress and improve tolerance, and the production of wheat under these abiotic stresses. The recent availability of genomic and biotechnological tools, offers numerous opportunities to efficiently introduce targeted modifications into the genome, to study the functional aspects of various components of the genome in various plants and offers potential pathways for the production of tolerant crops under abiotic stress.

### **Key words:**

Wheat, tolerance, abiotic stress, adaptive strategies, molecular mechanisms,

## دراسة تحمل القمح استجابة للضغوط اللاأحيائية: التغيرات الجزيئية

### الملخص

تعتبر الحبوب مصدرًا رئيسيًا لتغذية الإنسان والحيوان. من بين هذه الحبوب ، يحتل القمح مكانة إستراتيجية في النظام الغذائي والاقتصاد الوطني. تفرض الضغوط اللاأحيائية قيودًا على نمو وتطور وإنتاجية القمح. يدرس العديد من الباحثين سلوك القمح في ظل ظروف القيود اللاأحيائية . تؤدي الاستراتيجيات التكيفية الموضوعة إلى تعديلات في برامج النسخ والترجمة للجينات والجزيئات. يظل فهم الآليات الفسيولوجية والجزيئية لتحمل الضغوط اللاأحيائية في القمح أمرًا ضروريًا للتغلب على الآثار الضارة للإجهاد وتحسين مقاومة وإنتاج القمح تحت هذه الضغوط اللاأحيائية . التوافر الأخير للأدوات الجينومية والبيوتكنولوجية يوفر فرصًا عديدة لإدخال تعديلات مستهدفة بكفاءة في الجينوم ، لدراسة الجوانب الوظيفية لمختلف مكونات الجينوم في نباتات مختلفة ، ويوفر مسارات محتملة لإنتاج المحاصيل المقاومة للإجهاد اللاأحيائي.

### الكلمات المفتاحية :

القمح ، المقاومة ، والضغط اللاأحيائي ، والاستراتيجيات التكيفية ، والآليات الجزيئية .

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Morphologie de blé dur .....	4
<b>Figure 02</b> : Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale).....	4
<b>Figure 03</b> : Origine et diffusion de <i>Triticum turgidum</i> .....	6
<b>Figure 04</b> : Origines généalogiques du blé .....	7
<b>Figure 05</b> : Cycle de développement du blé .....	9
<b>Figure 06</b> : Production, utilisation et stocks de blé .....	11
<b>Figure 07</b> : La production nationale du blé dur,du blé tendre et l'orge .....	12
<b>Figure 08</b> : Facteurs influençant la croissance des plantes .....	14
<b>Figure 09</b> : Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress.....	15
<b>Figure 10</b> : synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante.....	28
<b>Figure 11</b> : les deux types de voies de transduction.....	29
<b>Figure 12</b> : le contrôle du GABA shunt.....	33

# **SOMMAIRE**

# SOMMAIRE

## Introduction

.....	1
-------	---

## CHAPITRE I : Généralités sur le blé

1. Description botanique de la plante du blé .....	3
2. Classification botanique .....	5
3. Origine géographique du blé.....	5
4. Origine génétique du blé .....	6
5. Cycle de développement du blé .....	8
5.1. Période végétative .....	8
5.2. Période reproductive .....	8
5.3. Période de maturation .....	8
6. Exigences de la culture du blé .....	
6.1. Exigences pédoclimatiques.....	
6.1.1. Température .....	9
6.1.2. Lumière .....	9
6.1.3. Le sol .....	10
6.1.4. L'eau .....	10
6.2. Exigences culturales .....	11
6.2.1. Préparation du sol .....	10
6.2.2. Semis .....	10
6.2.3. Fertilisation .....	11
6.2.4. L'entretien et rotation des cultures .....	11
7. Importance et production du blé dur .....	11
7.1. Importance du blé .....	11
7.2. Production du blé .....	11
7.2.1. Dans le monde .....	11
7.2.2. En Algérie .....	12

## CHAPITRE II : Stress abiotiques et stratégies d'adaptation chez le blé

1. Notion de stress .....	14
2. Stress abiotique .....	15
2.1. Stress hydrique .....	16
2.2. Stress thermique .....	16
2.3. Stress salin .....	17
3. Effets des stress abiotiques sur le blé .....	18
3.1. Effet du stress hydrique .....	18
3.2. Effet du stress thermique .....	20
3.3. Effet du stress salin .....	21
4. Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques .....	23
4.1. Adaptation du blé au stress hydrique .....	23
4.1.1. Évitement .....	23
4.1.2. Échappement ou l'esquive .....	23
4.1.3. Tolérance .....	24

4.2. Adaptation du blé au stress thermique .....	24
4.3. Adaptation du blé au stress salin .....	25

### **CHAPITRE III : Mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques**

1. Réponses moléculaire et cellulaire aux stress abiotiques chez les végétaux .....	28
2. Perception et signalisation d'un stress .....	28
3. Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA .....	29
4. Expression des gènes de tolérance au stress abiotique .....	30
4.1. Accumulation des osmolytes .....	30
4.1.1. Sucres et dérivés .....	31
4.1.2. Mannitol .....	31
4.1.3. Proline .....	32
4.1.4. Glycine-bétaïne .....	32
4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique) .....	32
4.2. Enzymes de détoxication des ROS .....	33
4.3. Hormones : Acide abscissique .....	33
4.4. Expression des protéines sous conditions de stress environnemental .....	34
4.4.1. Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines .....	35
4.4.2. Protéines déhydrines : LEA .....	36
4.4.3. Protéines HSP : heat shock proteins .....	37
5. Utilisation des gènes de tolérance au stress abiotique : approches biotechnologiques .....	38
<b>Conclusion</b> .....	40
<b>Références bibliographiques</b> .....	41

# **INTRODUCTION**

## **Introduction**

Les céréales occupent à l'échelle mondiale une place primordiale dans les systèmes agricoles, ils sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale (Slama et *al.*, 2005). Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale.

Le blé dur constitue la première ressource en alimentation humaine et la principale source de protéines, il sert principalement à la fabrication de semoule, matière première des pâtes alimentaires, des couscous et des galettes (Feillet, 2000). Le blé fournit également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles.

La production du blé dur en Algérie est inférieure à sa consommation (Anonyme, 2016). Cette faible production est souvent expliquée par l'influence des mauvaises conditions climatiques associées, notamment à la sécheresse, la désertification, l'érosion, et la salinisation des sols. Selon la FAO et d'après les premières estimations pour 2019, la production céréalière mondiale devrait remonter de 2,7 pour cent après avoir accusé un recul en 2018, et si les conditions météorologiques sont normales jusqu'à la fin de quelle campagne, la production mondiale de céréales devrait atteindre un nouveau record, soit 2,722 milliards de tonnes (y compris le riz en équivalent de riz usiné).

Le blé cultivé dans les pays à climat méditerranéen, caractérisé par une période d'augmentation de la température couplée par une baisse de précipitation, subit une fluctuation de facteurs abiotiques affectant les conditions de croissance et de développement. La sécheresse, le pH, la salinité, le déséquilibre des nutriments (toxicité et déficience minérale) et les températures extrêmes constituent, souvent, les principales contraintes environnementales affectant la production agricole. Le stress abiotique est donc considéré comme le principal responsable des pertes associées aux cultures ; la sécheresse et la salinité sont responsables de 17 et 20% de pertes, respectivement, alors que la température élevée ou basse est responsable de 40 et 15% de pertes respectivement, 8% de pertes sont liées à d'autres facteurs (Athar et Ashraf, 2009).

De nombreuses études ont abordé l'influence de ces contraintes sur la culture du blé dur en particulier et sur les moyens pour en réduire les effets (Mouellef, 2010). La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparaît comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994). Les gènes impliqués dans la réponse à la contrainte abiotique, qu'ils soient induits ou réprimés, codent

pour une large gamme de protéines assurant diverses fonctions (Vinocur et Altman, 2005 ; De Leornadis et al., 2010).

Grâce aux progrès réalisés dans le domaine de la génomique, les scientifiques sont capables de connaître les gènes qui interviennent dans la tolérance des plantes aux contraintes abiotiques. Ces dernières années, l'utilisation de marqueurs moléculaires en identification variétale a connu un développement spectaculaire. De plus, 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 tolérante au stress abiotique (Mouellef, 2019).

Le but de cette synthèse bibliographique est de résumer l'état des connaissances actuelles sur les stratégies moléculaires de la tolérance au stress abiotique chez le blé.

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

- Le premier chapitre, représente les différentes connaissances bibliographiques sur l'origine, l'importance et la production du blé ;
- Le deuxième chapitre, aborde les stress abiotiques (hydrique, salin, thermique), leur impact sur les plantes, les mécanismes et les stratégies d'adaptation ;
- Le dernier chapitre de ce mémoire est consacré aux mécanismes moléculaires de tolérance du blé et l'expression des gènes impliqués dans la tolérance au stress abiotique chez *Triticum durum* Desf.

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

**CHAPITRE I :**  
**Généralités sur le blé**

- **Description botanique de la plante du blé**

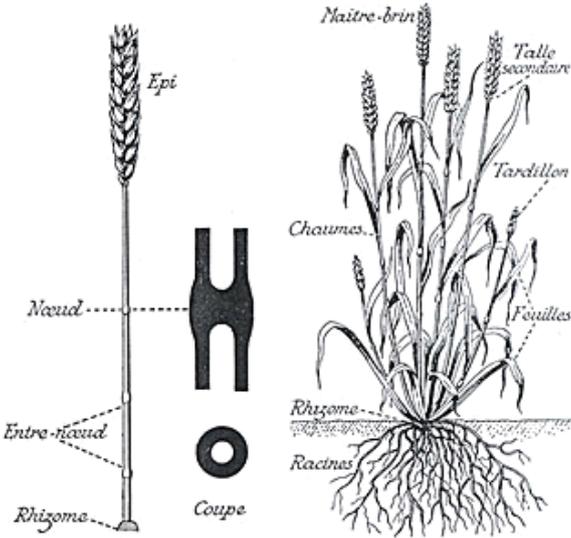
Le blé dur, est une graminée annuelle de hauteur moyenne pouvant atteindre jusqu'à 1.5m selon les variétés. Comme pour d'autres graminées, les feuilles de blé dur se composent d'une base (gaine) entourant la tige, d'une partie terminale qui s'aligne avec les nervures parallèles et d'une extrémité pointue. Au point d'attache de la gaine de la feuille se trouve une membrane mince et transparente (ligule) comportant deux petits appendices latéraux (oreillettes) (Figure 01) (Clement et Prat, 1970).

La tige aérienne porte le nom de chaume ; elle est creuse et cylindrique ; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds par des diaphragmes. Chaque nœud est le point d'attache d'une feuille (Moule, 1971). Les entre-nœuds sont creux chez les blés tendres et ils sont pleins chez les blés durs (Belaid, 1996). La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Au niveau des nœuds ; au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé (Figure 01) (Dupont et Guignard, 2012).

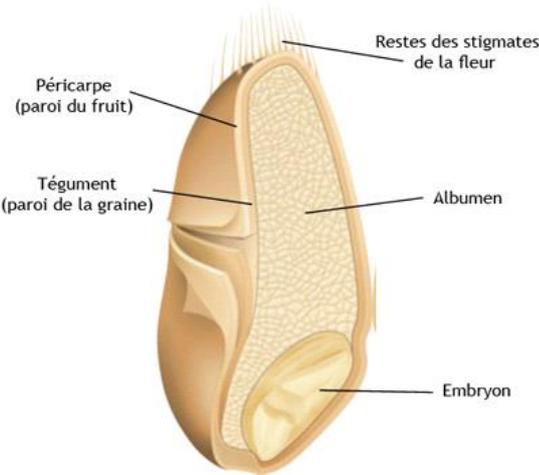
Les racines du blé sont pourvues de nombreuses racines, dites fasciculées vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base la tige. Le système racinaire comprend ; des racines séminales produites par la plantule durant la levée (6 racines chez le blé dur) (Hamadache, 2001 ; Monneveux, 1992 in Boulal *et al.*, 2007) ; et des racines adventives (latérales) qui se forment plus tard à partir des nœuds à la base de la plante et constituent le système racinaire permanent (Belaid, 1996 ; Boulal *et al.*, 2007).

La tige principale et chaque brin portent une inflorescence en épi terminal. L'inflorescence du blé dur est un épi muni d'un rachis portant des épillets séparés par de courts entre nœuds (Figure 01) (Bozzini, 1988). Chaque épillet compte deux glumes (bractées) renfermant deux à cinq fleurs distiques sur une rachéole. Chaque fleur parfaite est enfermée dans des structures semblables à des bractées, soit la glumelle inférieure (lemma ou lemme) et la glumelle supérieure (paléa). Chacune compte trois étamines à anthères biloculaires, ainsi qu'un pistil à deux styles à stigmates plumeux. À maturité, le grain de pollen fusiforme contient habituellement trois noyaux. Chaque fleur peut produire un fruit à une seule graine, soit le caryopse. Chaque graine contient un large endosperme et un embryon aplati situé à l'apex de la graine et à proximité de la base de la fleur (Bozzini, 1988). Le grain de blé 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 la surface dorsale (Figure 02)

(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%) (Feillet, 2000),



**Figure 01 :** Morphologie du blé dur (AAINB, 2003)



**Figure 02 :** Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale)

- **Classification botanique du blé dur**

Le blé dur (*Triticum durum* Desf.) est une plante herbacée qui appartient à la classe des Monocotylédones, de la famille des Poacées, de la tribu des Triticées et du genre *Triticum* (PARTS *et al.*, 1971). Cette famille comprend 600 genres et plus de 5000 espèces (Feuillet, 2000).

D'après la classification de Cronquist (1981) et APG III (2009), le blé dur est une monocotylédone classée de la manière suivante :

**Classification de Cronquist (1981)**

Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Liliopsida
Sous-classe	Commelinidae
Ordre	Cyperales
Famille	Gramineae
Tribu	Triticeae
Genre	<u><i>Triticum</i></u>
Espèce	<u><i>Triticum turgidum</i></u>
Sous-espèce	<i>Triticum turgidum</i> subsp. <i>durum</i> (Desf.)
Synonymes	<i>Triticum durum</i>

**Classification APG III (2009)**

Ordre	Poales
Famille	Poaceae

- **Origine géographique du blé**

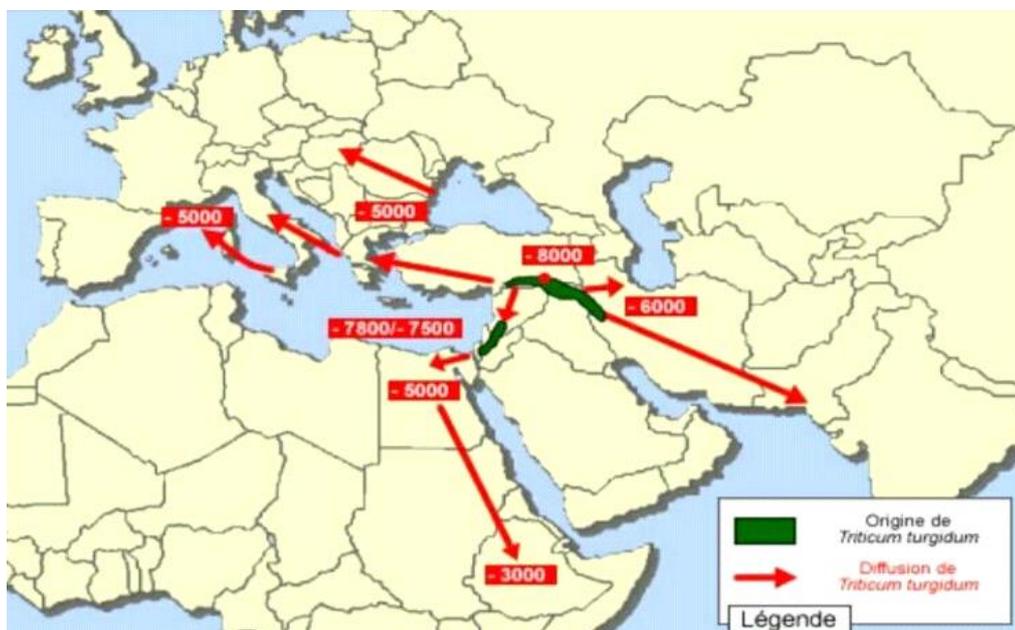
L'histoire du blé dur s'est trouvée liée à celle de l'Homme par la naissance de l'agriculture durant la révolution néolithique il y a environ 10 000 ans, en Mésopotamie (Shewry 2009). L'origine géographique des blés est un des points les plus discutés ; à ce sujet plusieurs théories et hypothèses ont été émises (Valdeyron, 1961). Selon Cook *et al.*, (1991), le moyen orient est le centre géographique d'origine à partir duquel l'espèce *Triticum durum* Desf s'est différenciée dans trois centres secondaires différents qui sont : le bassin occidental de la Méditerranée le sud de la Russie et le proche orient. Bonjean et Picard, 1990, 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.

Dans le même temps, le blé dur est introduit en Asie et en Afrique. Son introduction en Amérique, et plus encore en Australie, n'est que très récente (Figure 03).

Vavilov, en (1934), a fait intervenir, pour la première fois dans la classification, l'origine géographique en distinguant nettement deux sous espèces :

- La sous espèce Europeum Vav., se trouve dans les Balkans et la Russie.
- La sous espèce Mediterraneum Vav., rencontrée dans le bassin méditerranéen.

La culture du blé dur est actuellement concentrée dans les pays du bassin méditerranéen, les Dakotas des Etats-Unis, le Canada, et l'Argentine.



**Figure 3 :** Origine et diffusion du *Triticum turgidum* (Bonjean, 2001)

- **Origine génétique du blé**

L'observation du comportement des chromosomes pendant la méiose et les résultats d'expériences d'hybridation ont montré que les génomes des graminées peuvent souvent être regroupés en deux types distincts, chaque type a reçu un nom A, B ou D. Génétiquement, Le blé dur est allo tétraploïde (deux génomes : AABB), comptant au total 28 chromosomes ( $2n=4x=28$ ), contenant le complément diploïde complet des chromosomes de chacune des espèces souches. Comme telle, chaque paire de chromosomes du génome (A) a une paire de chromosomes homologues dans le génome (B), à laquelle elle est étroitement apparentée (Wall *et al.*, 1971). L'allopolyploïdie est un phénomène résultant de l'hybridation d'un ensemble d'espèces d'un même

genre dont les degrés de ploïdie sont différents (Gorenflot et al, 1990), qui joue un rôle fondamental dans l'évolution du blé (Kihara et al 1919).

D'un point de vue phylogénétique, le blé dur est une espèce issue de croisement naturel entre *Triticum monococcum* (porteur de génome AA) et *Aegilops Speltio* (porteur de génome BB) suivi d'un doublement chromosomique qui a permis l'apparition d'un blé dur sauvage de type AABB *Triticum turgidum ssp. dicoccoïdes* ancêtre du blé dur, qui a ensuite progressivement évolué vers *Triticum turgidum ssp.dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé) (REBAHI, 2007).

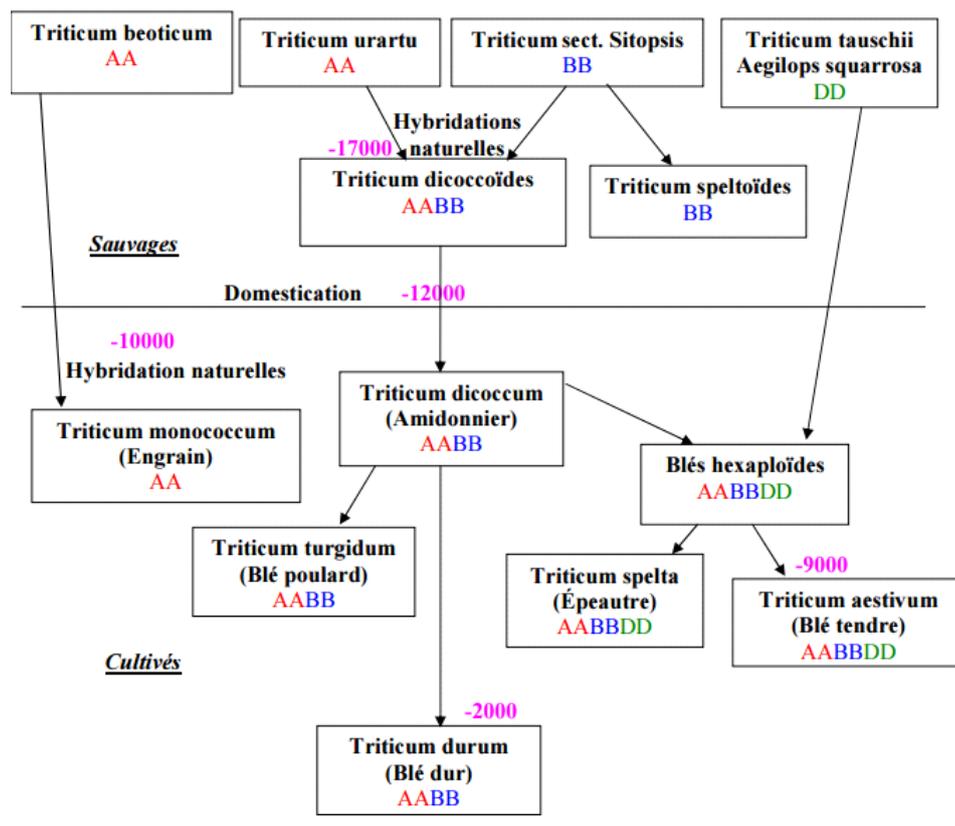


Figure 4 : Origines généalogique du blé dur (Naville, 2005)

- **Cycle de développement du blé**

Le blé possède un cycle biologique annuel réparti en périodes végétative et reproductrice (Soltner, 2005). Pour Gautier (1991) la maturation constitue une troisième période.

- **Période végétative**

Elle débute par la germination qui correspond à une activation métabolique de l'embryon décelable par les échanges respiratoires de la graine. C'est un processus préparatoire à l'élongation de la radicule et de la coléoptile (Boyeldieu, 1999). La levée est définie par l'apparition de la

première feuille qui traverse la coléoptile. Le stade début tallage est repéré dès que la plante possède trois à quatre feuilles et une tige sur le maitre brin à l'aisselle de la feuille la plus âgée (Gate, 1995).

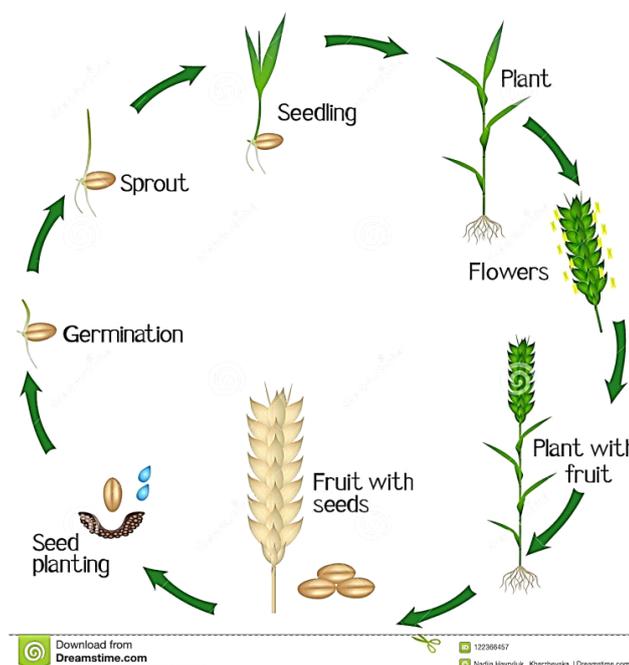
- **Période reproductrice**

La période reproductrice se caractérise par la formation et la croissance de l'épi. Elle s'étend du stade épi-1cm, montaison, au stade de la floraison. La montaison débute à la fin du tallage. Elle se distingue par l'allongement des entre-nœuds et la différenciation des pièces florales (Grandcourt et prats, 1971).

Le stade de l'épiaison –floraison se réalise au stade méiose pollinique, la gaine de la dernière feuille s'écarte progressivement suite à l'allongement des derniers entre-nœuds de la tige, la gaine s'éclate et le sommet de l'épi sort de la dernière gaine (Gate, 1995).

- **Période de maturation**

A ce stade, l'élongation du dernier entre-nœud assure l'élévation de l'épi au-dessus de la dernière feuille. Le stade gonflement du grain est marqué par une photosynthèse intense pour l'élaboration des substances de réserve, l'amidon migre vers l'albumen du grain qui grossit tandis que l'embryon se forme. Cette migration nécessite une circulation d'eau où il peut y avoir échaudage en cas de stress hydrique (Moule, 1998). Le grain évolue en trois stades : laiteux, pâteux et dur. Entre les stades laiteux et pâteux, la quantité d'eau contenue dans le grain est stable, c'est le palier hydrique (Robert *et al.*, 1993).



## Figure 05 : Cycle de développement du blé

- **Exigences de culture du blé**

- **Exigences pédoclimatiques**

- **Température**

Mekhlouf *et al.*, (2001) situent les exigences en température pour les stades suivants :

- Stade levée : La somme des températures =120°C.
- Stade tallage : La somme des températures =450°C.
- Stade plein tallage : La somme des températures =500°C.
- Stade épi 1cm : La somme des températures = 600°C.

- **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'éclaircements (Latreche, 2011).

- **Le sol**

Le sol agit par l'intermédiaire de ses propriétés physiques, chimiques et biologiques. Il intervient par sa composition en éléments minéraux, en matière organique, sa structure, et jouent un rôle important dans la nutrition du végétal, déterminant ainsi l'espérance du rendement en grain. Le blé dur apprécie les sols limoneux, argileux calcaires ou les sols argileux siliceux profonds, et 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 sont sensibles à la salinité ; Le pH optimal se situe dans une gamme comprise entre 6 à 8. (Nadjah 2015 *In* Nabti, 2020).

- **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, 2000). 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 le 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 *In* Naima et al., 2011).

- **Exigences culturelles**

- **Préparation du sol**

Le blé nécessite un sol bien préparé et ameubli sur une profondeur de 12 à 15 cm pour les terres patentées (limoneuses en générale) ou 20 à 25 cm pour les autres terres. Le sol doit être légèrement motteux et suffisamment tassé en profondeur, une structure fine en surface pour permettre un semis régulier et peu profond (Ouanzar, 2012).

- **Semis**

La date de semis est un facteur limitant vis-à-vis au rendement, c'est pourquoi la date propre à chaque région doit être respectée sérieusement pour éviter les méfaits climatiques, en Algérie il peut commencer dès la fin d'octobre avec un écartement entre les lignes de 15 à 25 cm et une profondeur de semis de 2,5 à 3 cm (Latreche, 2011).

- **Fertilisation**

La fertilisation azote-phosphorique est très importante dans les sols surtout dans les régions sahariennes dont les sols sont squelettique, elle sera en fonction des potentialités des variétés, le fractionnement de l'azote est une nécessité du fait de la grande mobilité de cet élément, en plus des autres éléments qui sont nécessaire dont le potassium, (Ouanzar, 2012).

- **L'entretien et rotation des cultures**

Eliminer les mauvaises herbes soit par une lutte mécanique ou chimique. Il est nécessaire de prévoir une rotation des cultures tout au moins sur une partie des zones de production dans le respect des indications prévues. La rotation présente en effet divers avantages dont l'amélioration de la structure et la fertilité du sol (Ouanzar, 2012).

- **Importance et production du blé dur**

- **Importance du blé**

Les blés sont des composants essentiels du régime alimentaire de nombreux pays. Ils constituent la première ressource en alimentation humaine, et la principale source de glucides, de calories et de protéines. Ils fournissent également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles. La presque totalité de la nutrition de la population mondiale est fournie par les aliments en grains dont 95% sont produits par les principales cultures céréaliennes (Bonjean et Picard, 1990). Le blé est une céréale aux enjeux économique très importants. En volume récolté, avec estimation 2518.8Mt en 2013/2014. 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. En termes de production commerciale et d'alimentation humaine, cette espèce est la deuxième plus importante du genre *Triticum* après le blé tendre (*Triticum aestivum* L.).

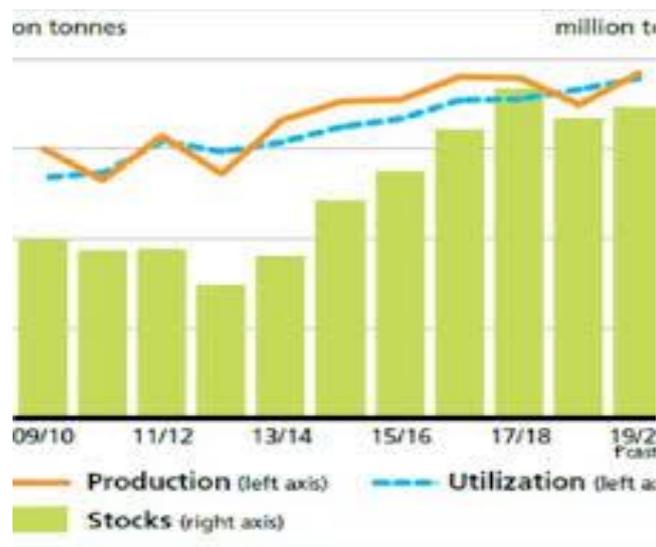
- **Production du blé**

- **Dans le monde**

Le blé occupe la première place pour la production mondiale et la deuxième après le riz, comme source de nourriture pour les populations humaines, il assure 15% de ses besoins énergétiques (Bajji, 1999). Il représente 30% de la production mondiale des céréales et 20% de la ration alimentaire consommée par la population mondiale. En 2018, la production mondiale du blé a atteint 758 millions de tonnes selon la FAO. En 2019, la production de blé dur se replie à 1,55 Mt (- 13,8 % sur 1 ans). Les surfaces affichent une forte baisse, de 354 milliers d'hectares en 2018 à 249 milliers d'hectares en 2019. La production mondiale du blé dur est de 29.3 millions de tonnes moyennes.

La FAO revoit à la hausse ses prévisions de production mondiale de céréales pour l'année 2019, à 2708 Mt, soit + 23 Mt par rapport à l'estimation de juillet et + 2,1 % comparé à 2018. Les principaux pays exportateurs du blé dur sont : le Canada, les Etats-Unis, l'Union Européenne (80 % des parts de marchés) et le Mexique. Par ailleurs, les principaux pays importateurs sont : l'Algérie, l'Italie et le Maroc (pays méditerranéens : 2/3 des échanges mondiaux) (Crystel, 2014). Leurs importations augmentent régulièrement, en relation avec une production déficitaire parfois irrégulière, et une population en hausse (Renaud, 2014). Le marché mondial du blé est segmenté en différents groupes de pays qui ont diverses capacités de production et de consommation de blé, ce qui rend ce marché plus propice à la volatilité des prix. Seulement 20% de la production mondiale du blé est échangée et il s'agit d'un marché de surplus et d'excédents. Cependant ce commerce

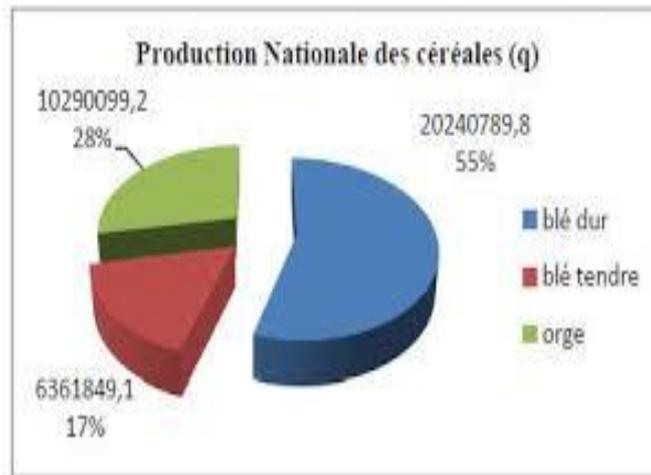
mondial du blé a été multiplié par trois entre 1961 et 2005 et le blé conforte ainsi sa place de céréale « la plus échangée » dans le monde.



**Figure 6 :** Production, utilisation et stocks de blé (CIC, 2019).

- **En Algérie**

L'Algérie avant les années 1830, exportait son blé au Monde entier. Actuellement, elle importe son blé et se trouve dépendante du marché international (Mouellef, 2010). La superficie totale de l'Algérie est de 238 millions d'hectares. La superficie agricole représente 3% de ce total. La surface agricole utile (SAU) est de 7.14 millions d'hectares, dont près de la moitié est laissée en jachère chaque campagne (Cadi, 2005). L'Algérie est classée comme l'un des pays les plus consommateurs de blé de la région du Moyen-Orient. Sur le marché mondial, elle demeure toujours parmi les grands importateurs de céréales (en particulier le blé dur et le blé tendre) du fait de la faible capacité de la filière nationale à satisfaire les besoins de consommation croissants de la population (Ammar, 2015). La production nationale était 3.3 mt en 2016 et 4 mt en 2015. Pourtant la superficie réservée à la culture des céréales ne cesse d'augmenter, selon le MAPRP la superficie globale emblavée en céréales durant la campagne 2017/2018 est évaluée à 3.444.122 hectares, avec une production de 34,8 millions de quintaux dont 57% du blé, qui sera encore augmenté 5% durant la campagne 2019 (Benamara Et Djotni, 2018).



**Figure 7 :** La production nationale de blé dur, blé tendre et orge (ONFAA, 2015).

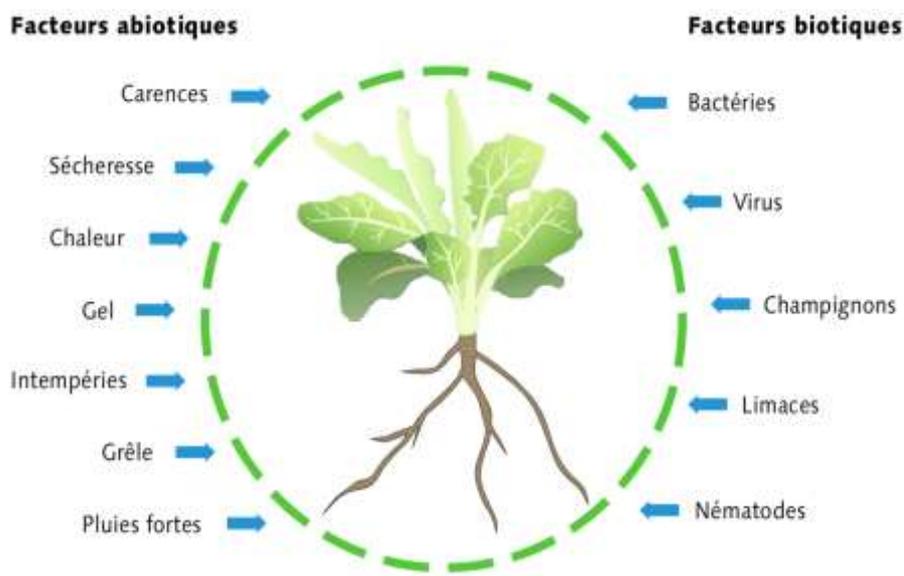
La production algérienne de blé dur est très instable d'une année à l'autre. (Mazouz et al, 2006). La cause principale est le faible niveau de productivité obtenu, soit 9 à 11 quintaux/hectare. Cette faible productivité est due à des contraintes abiotiques (pluviométrie surtout), biotiques (adventices, surtout) et humaines (itinéraires techniques appliqués etc...).

**CHAPITRE II :**  
**Stress abiotiques et stratégies**  
**d'adaptation chez le blé**

- **Notion de stress**

Un stress désigne à la fois l'action d'un agent agresseur et les réactions qu'il entraîne dans l'organisme agressé, une force qui tend à inhiber les systèmes normaux. Le stress perturbe les structures normales et la coordination des processus variés au niveau moléculaire, cellulaire, et de l'organisme entier (Larcher, 2001).

Le stress chez les plantes apparaît avec des significations différentes en biologie, qui convergent principalement en attribuant le stress à n'importe quel facteur environnemental défavorable pour une plante (Levitt, 1980). Selon Laval-martin et Mazliak, (1995) le stress est toute pression dominante exercée par un paramètre de l'environnement perturbant le fonctionnement habituel de la plante et tout facteur qui limite la production de la matière sèche au-dessous de son potentiel génétique. La plante accomplit le retour à la stabilisation et les réactions de répartition par un réajustement d'états adaptés et le maintien de grands pouvoirs de résistance, qui font tous appel à une énergie additionnelle et métabolique. On distingue deux grandes catégories de stress ; stress biotique (nématode, larve d'insecte, moisissure, bactérie...) et stress abiotique (sécheresse, excès d'eau, salinité, stress oxydatif, acidité du sol, stress thermique...).

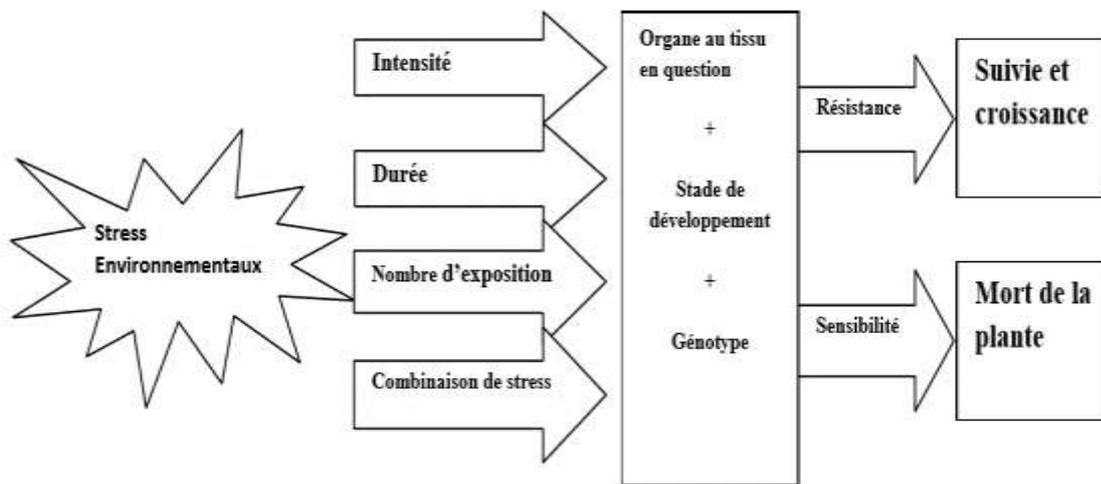


**Figure 08** : Facteurs influençant la croissance des plantes

- **Stress abiotique**

Le stress abiotique est défini comme l'impact négatif des facteurs non vivants sur des organismes vivants dans un environnement spécifique. Ces facteurs influent négativement sur la performance de la population ou la physiologie des individus (Vinebrooke *et al.*, 2004). Les

plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse ou inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles et la structure des sols etc. Les stress environnementaux nés de la fluctuation des facteurs abiotiques (sécheresse, salinité, température) affectent les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes (Madhava Rao *et al.*, 2006). Les stress abiotiques peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques, phénologiques et peuvent même entraîner la mort des plantes (shilpi et Narendra, 2005 ; Less et GalilI, 2008 ; Guo et David ho, 2008).



**Figure 09 :** Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress selon Bray *et al.*, (2000).

### • Stress hydrique

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. La demande en eau de la plante est quant à elle déterminée par le niveau de transpiration ou évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol. Ce genre de stress est une baisse ou un excès de la disponibilité de l'eau

dans le milieu d'installation des cultures, il en résulte alors une réduction de la croissance de la plante et/ou de sa reproduction par rapport au potentiel du génotype. Le stress hydrique constitue un problème majeur dans beaucoup d'environnements arides et semi arides où les précipitations changent d'une année à l'autre, et où les plantes se trouvent dans des périodes longues de déficit hydrique (Foudili et Gasmi, 2017).

La sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés (Atti, 2002).

Le manque d'eau ou déficit hydrique représente le stress abiotique le plus sévère auquel la culture du blé dur fait face dans les conditions de productions des zones arides et semi- arides (Chennafi et *al.*, 2006). Les risques du manque d'eau sont et deviendront de plus en plus fréquents et persistants, à l'avenir, par suite des changements climatiques causés par l'effet de serre (Witcombe et *al.*, 2009). En effet, selon Trinchant et *al.*, (2004), chaque année, les surfaces perdues à cause des stress hydrique et salin varient autour de 20 millions d'hectare dans le monde. En Algérie, la rareté et le caractère irrégulier 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 (Kara et Bellkhiri, 2011). L'adaptation est un mécanisme nécessaire pour les variétés à adopter dans les régions arides et semi- arides, pour tolérer la sécheresse (Slama et *al.*, 2005).

#### • Stress thermique

Le stress thermique est souvent défini quand les températures sont assez hautes (chaleur) ou basses (froid) pendant un temps suffisant pour qu'elles endommagent irréversiblement la fonction ou le développement des plantes (Oukarroum, 2007). Le froid, y compris le refroidissement (0-15°C) et la congélation (<0°C), est un stress abiotique qui détruit le développement et la productivité des végétaux (Guo et *al.*, 2018)

La sensibilité des plantes aux températures extrêmes est très variable, certaines sont exterminées ou affaiblies par des baisses modérées de températures, alors que d'autres parfaitement acclimatées, sont capables de suivre au froid (des dizaines de C° en dessous de zéro), le stress provoqué par des températures élevées induit la synthèse d'un groupe de protéines particulières (Ferhati,2007).

On appelle températures critiques, les températures minima et maxima au-dessous et au-dessus desquelles le végétal est tué. Elles sont extrêmement variables suivant les espèces et

selon le stade de végétation. Ainsi, la contrainte thermique reste un processus complexe qui est variable selon l'intensité (degré de la température), la durée et les taux d'augmentation ou de diminution de la température (Amrouche et Mesbah, 2017).

Dans les environnements méditerranéens, les hautes températures de fin de cycle sont considérées comme un facteur important de limitation de rendement. Des températures, au-dessus de 30°C, affectent le poids final de grain (Al-Khatib et Paulsen, 1984). L'effet des hautes températures peut modifier, non seulement le poids final de grain du blé, mais aussi le nombre de grains par épi et par unité de surface (Calderini et *al.*, 1999).

#### • Stress salin

La salinité est l'un des stress abiotiques les plus sévères qui atteignent la productivité des plantes en causant de graves dommages, dans certains cas elle peut conduire à leur perte (Bourizq, 2019). La salinité peut être naturelle, liée à la faible pluviométrie et le fort ensoleillement, ou induite par les pratiques agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation d'engrais chimiques. Le taux élevé de sel dans les sols exerce un effet toxique sur les plantes et crée un désordre métabolique et une inhibition de la croissance et du développement (Djanaguiraman, et *al.* 2012). Selon leur sensibilité au sel, les plantes sont classées en deux grandes catégories : les glycophytes désignant les plantes qui ne tolèrent pas de fortes concentrations en sel et les halophytes qui sont résistantes. D'après Herrero et Synder, (1997) la salinité des sols plutôt un phénomène dynamique que statique, donc plusieurs mesures sont nécessaires pour évaluer son statut. Les principales manifestations de l'installation de ce phénomène sont les quantités importantes des sels plus solubles que le gypse dans la solution du sol. Mais également l'importance du sodium sur le complexe d'échange. Il est généralement établi une fois l'apparition de ce phénomène est souvent accompagnée par la formation des sols.

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, Le fort ensoleillement et la faible pluviométrie font accumuler les sels dissous en surface. Ces accumulations transforment profondément les propriétés physiques et chimiques du sol avec pour conséquence principale un milieu qui devient non productif voir stérile, Le sol est alors colonisé d'une manière plus au moins dense par des peuplements de plantes halophytes. Le stress salin est un facteur limitant

provoqué par l'accumulation d'ions sodium (Na<sup>+</sup>) et chlore (Cl<sup>-</sup>) principalement dans le sol, en zones arides et semi-arides à cause des activités naturelles et anthropiques (Bourizq, 2019). Effectivement, les sols salins produits sont moins de 50% que les sols normaux. En revanche, les techniques de sélection génétique peuvent être bénéfiques dans l'amélioration des cultures face à ce type de stress (Bourizq, 2019).

- **Effets des stress abiotiques sur le blé**

- **Effet du stress hydrique**

Selon Soltner (1990), l'eau a une grande importance dans la croissance de la plante. Un stress hydrique limite sérieusement la croissance de la plante et sa reproduction par rapport au potentiel du génotype (Bouakaz et Hamadouche, 2015). L'un des premiers effets provoqués par le déficit hydrique est une réduction de la croissance végétative. La croissance de la partie aérienne, et surtout celle des feuilles, est généralement plus sensible que celle des racines (Hopkins, 2003). Le stress hydrique fait réduire le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire et la longévité des feuilles (Atti, 2002). Toutefois, si le stress est sévère on peut observer aussi un arrêt total du développement foliaire (Hegarty et Ross, 1978).

Pour le blé dur, la diminution du rendement est d'environ 2q/ha, chaque fois que le stress hydrique s'élève de 10mm (Kara, 2001). L'organe qui est touché en premier lieu est le limbe de la feuille. Il cesse sa croissance, s'enroule et après le stade anthèse, accélère sa sénescence en cas de stress prolongé. Il se produit alors une réduction de la taille et de la surface des feuilles. Le stress hydrique diminue l'indice foliaire et la durée de vie de la feuille ainsi que la capacité photosynthétique (Shao et *al.*, 2005). Il peut également diminuer la pression de turgescence de la plante et provoquer une perte d'eau du contenu cellulaire. Cette perte de l'état de turgescence peut engendrer à son tour des effets physiologiques très importants. Le degré de sensibilité au déficit hydrique varie avec le stade de développement du blé (périodes végétative, reproductrice et maturation).

Le stress hydrique a deux conséquences quasi simultanées sur le tallage du blé (Casals, 1996). La première est l'arrêt du processus de tallage qui se traduit par un arrêt de la croissance des bourgeons axillaires. Une carence hydrique précoce durant la phase végétative réduit donc le nombre et la taille des talles chez le blé (Stark et Longley, 1986 ; Davidson et Chevalier, 1990 ; Blum et *al.*, 1990). La seconde est la réduction de la vitesse de croissance des talles les plus jeunes (Assem, 2006). Donc un déficit hydrique contrôle la croissance végétative en

réduisant la vigueur de la plante. Les plantes soumises à un déficit hydrique voient généralement leur sénescence s'accélérer ; et une perte trop importante d'eau par transpiration peut conduire à la mort des cellules (Bouchabke et *al.*, 2006).

Le stress hydrique agit négativement sur le rendement de culture et la qualité des produits (Benkhelif, 2016). Il se manifeste par la production très réduite du nombre de grains par épi, du nombre d'épis par plante (Condon et al, 2004), et du nombre d'épis par unité de surface réduisant par conséquent le rendement économique de la culture, qui peut baisser de plus de 80%. Chez les céréales, le stress hydrique affecte la composition de la graine. Les concentrations relatives des différents composés sont modifiées : une augmentation des teneurs en protéines et une baisse des teneurs en amidon et en huile des graines (Hireche, 2006).

#### • Effet du stress thermique

Le stress thermique est l'un des stress abiotiques qui limitent le développement de la plante, en effet lors des trente dernières années, la température de la terre a augmenté de 0.2°C. Chaque décennie, un réchauffement de 1.4 jusqu'à 5.8°C est prévu au cours du 21<sup>ème</sup> siècle. (Braun et *al.*, 2002). L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température (Wahid et *al.*, 2007). Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température (Simões-Araújo et *al.*, 2003).

Les hautes températures sont parmi les facteurs importants intervenant dans la limitation des rendements. Elles affectent fortement les organes floraux et la formation des fruits, ainsi que le fonctionnement de l'appareil photosynthétique (El Madidi et Zivy, 1993). Une chaleur excessive agit sur la plante en provoquant une déshydratation résultant d'une transpiration accélérée. Le stress thermique peut provoquer aussi la génération excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et les espèces réactifs d'azote (RNS). Ces derniers jouent le rôle de signaux de transduction. Un déséquilibre entre la production et le balayage de ces composés peut causer de nombreux dommages cellulaires (Hasanuzzaman et *al.*, 2012). Hauchinal et *al.*, (1993) notent une réduction du rendement du grain de blé des semis tardifs, liée à une diminution du nombre d'épis et du poids moyen du grain, causée par les effets des hautes températures. (Combe et Picard, 1994) rapportent que le remplissage du grain est affecté par les hautes températures, surtout pendant le pallier hydrique.

Les céréales sont fortement confrontées à ce stress. Son effet sur le semis se matérialise par une réduction de la longueur de la coléoptile, et du nombre de plantes levées par unité de surface, dans ce cas la plante ne peut pas s'ancrer en profondeur et devient très sensible. À des

températures plus élevées, l'activité respiratoire des grains augmente considérablement et est en partie responsable de la perte de matière sèche. Des températures excessives peuvent également interférer avec le contrôle de la synthèse de l'amidon et la régulation du transfert de la photosynthèse vers l'endosperme. (Ibrahim et Quick, 2001) montrent 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 à les utiliser au rythme imposé par le stress thermique.

Contrairement à la température plus basse qui se produit dans la même phase, le stress thermique conduit principalement à la stérilité des plantes femelles. A  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , un tiers des ovaires ont des sacs foetaux absents ou peu développés (Gate, 1997). Masse et *al.*, (1985) ont remarqué que les chutes de fertilité des épis en semis très précoces sont dues aux dégâts de gel des épis au cours de la montaison et que ceci est d'autant plus marqué que la variété est précoce à la montaison. Gate, (1995) précise qu'une seule journée à une température minimale inférieure à  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$  entre le stade épi  $-1\text{cm}$  et un nœud pénalise le nombre de grains par épi. La tolérance génétique aux basses températures est cependant nécessaire pour ce type de variété pour réduire les risques de rendement nul en année gélive (Mekhlouf et *al.*, 2005 ; Annichiarico et *al.*, 2005).

Les basses températures hivernales affectent rarement les blés sous climat méditerranéen, sauf au-dessus de milles mètres, lors des années où le froid survient sans enneigement des sols. La plupart des blés cultivés montrent une résistance limitée au froid, mais les parties endommagées sont généralement remplacées par des talles plus jeunes (Baldy, 1993). Blouet et *al.*, (1984) trouvent que des températures inférieures ou égales à  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  sont néfastes durant la phase germination-levée. Pour réduire les risques de baisse de rendement du grain liés aux effets du gel tardif, la tolérance aux basses températures est recherchée (Mekhlouf et *al.*, 2001).

- **Effet du stress salin**

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). L'effet dépressif de la salinité sur la germination du blé peut être de nature :

- **Osmotique** : la salinité inhibe l'absorption de l'eau, la mobilisation des réserves et leur transport vers l'embryon.

- **Toxique** : la salinité provoque une accumulation cellulaire de sels ce qui va perturber les enzymes en relation avec la physiologie des graines en germination, empêchant la levée de dormance des embryons, diminuant ainsi la capacité de germination (Boumdouha et Krim, 2019).

La réduction du pouvoir germinatif est due à l'augmentation de la pression osmotique de la solution du sol, qui ralentit l'imbibition et limite l'absorption de l'eau nécessaire au déclenchement des processus métaboliques impliqués dans la germination (Hajlaoui et *al.*, 2007). La germination est considérée comme une étape déterminante pour la réussite de la croissance des plantes dans les milieux salés (Tahraoui, 2016).

Chez les céréales, l'effet du sel sur la croissance et le développement de la plante se manifeste à partir d'un seuil critique de concentration en sels, et cela dépendra de l'espèce (Brahimi, 2017). En effet, lorsque les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  s'accumulent dans les tissus végétaux, ils affectent l'assimilation des cations essentiels comme  $\text{K}^+$  et la  $\text{Ca}^{2+}$ . Par conséquent, une concurrence entre le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Ca}^{2+}$  dans les sites de fixation apoplasmiques s'installe, il en résulte une réduction du taux de croissance et des activités fonctionnelles racinaires. Les conséquences de cet effet se traduisent par une réduction de la biomasse sèche, de la surface foliaire, de la longueur de racines, et un retard de tallage (Brahimi, 2017).

Chez le blé, la diminution de la surface foliaire est considérée comme la principale stratégie pour arriver à la limitation de la disponibilité de l'eau en conditions saline. Effectivement, le stress salin atteint l'activité physiologique de la feuille, et plus précisément la photosynthèse, qui constitue la cause principale de la diminution de la productivité végétale (Benmakhlouf, 2018).

L'effet de la salinité sur la photosynthèse se manifeste également par la réduction de l'assimilation du  $\text{CO}_2$ , la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II. La baisse de l'activité photosynthétique se manifeste par une diminution du taux de chlorophylle et de caroténoïdes dans les feuilles ce qui engendre la chlorose des feuilles âgées qui finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian, 2000). Le stress salin peut aussi inhiber la biosynthèse des phytohormones, principalement l'acide gibbérellique et la kinétine qui jouent un rôle important dans la germination des graines. Par contre, l'acide abscissique est stimulé en conditions de stress (Arif, 2015).

- **Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques**

- **Adaptation du blé au stress hydrique**

- **Évitement**

L'évitement est défini comme la capacité d'une plante à supporter une sécheresse en évitant une déshydratation des tissus. Donc, le maintien du potentiel hydrique interne satisfaisant en présence de contrainte hydrique (Turner, 1986). La première réponse est l'aptitude des racines à exploiter les réserves en eau du sol sous stress (Adda et *al.*, 2005). La seconde réponse est constituée par la réduction de la surface foliaire ; la régulation de l'ouverture et la fermeture des stomates (Ludlow et *al.*, 1990), la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire (Clarck, 1986). L'acide abscissique (ABA : C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>O<sub>4</sub>) des stomates, joue un rôle majeur dans l'évitement du stress par son action sur la fermeture des stomates, la réduction de l'élongation des feuilles et sa promotion de l'extension des racines (Tardieu, 1996). La déshydratation ou le traitement à l'ABA des tissus mènent à une synthèse massive de nouvelles transcriptions protéiques. Ces transcriptions codent pour la synthèse de polypeptides de protéines dites LEA (Late Embryogenesis Abundant proteins), qui s'expriment dans le grain en cours de maturation (Blum, 1996).

- **Échappement ou l'esquive**

L'exploitation de l'esquive comme stratégie d'adaptation aux stress s'est faite dans le contexte agricole en cherchant à faire coïncider le développement de la culture ou du moins les phases les plus sensibles avec les périodes où le stress est moins intense. Ceci s'est fait par des études de l'influence de la variabilité de la durée des phases de développement sur la productivité de la plante, dans le but de déduire la durée la plus optimale pour que les stades sensibles puissent se réaliser à des périodes où les risques de stress sont moins pénalisants (Witcombe et *al.*, 2009).

La précocité chez les céréales en zones méditerranéennes est un mécanisme largement exploité par les agriculteurs.

La précocité peut donc être utilisée comme critère de sélection pour améliorer la production dans les zones sèches. C'est l'un des traits les plus importants dans l'adaptation des plantes. Cependant la sélection de variétés à cycle court ne permettent pas toujours d'améliorer le rendement dans le cas où le déficit hydrique se déclare en cours du cycle de développement (Khalifaoui, 1985).

- **La tolérance**

Cette stratégie consiste à maintenir les fonctions de la plante: croissance, transpiration et la photosynthèse, malgré le déficit hydrique (Jean-pierre et *al.*, 2006). La tolérance à la déshydratation implique des mécanismes intracellulaires qui visent à préserver l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus lorsque le potentiel hydrique diminue (Laurent et Sané, 2007).

L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques (Santarius, 1993). Par ailleurs, il apparaît comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Il a été observé chez différentes espèces végétales dont le blé. L'ajustement osmotique maintient l'ouverture des stomates et l'assimilation du CO<sub>2</sub> (Kameli et Losel, 1996). Il améliore l'efficacité d'utilisation d'eau, retarde la sénescence, et maintient le transfert des assimilates vers le grain, augmentant par conséquent l'indice de récolte (Araus et *al.*, 1999). Selon Condon et *al.*, (2004), l'ajustement osmotique et le rendement grain, chez les céréales, sont corrélés sous une large gamme de stress. La capacité d'ajustement osmotique élevée améliore le rendement en grain à des niveaux allant de 11 et 17% par rapport au rendement des géotypes présentant une faible capacité d'ajustement osmotique.

#### • **Adaptation du blé au stress thermique**

Les plantes sont des organismes poïkilothermes, de la même température que leur environnement ; elles n'ont donc pas la possibilité d'éviter le stress dû aux changements de température. Parmi les mécanismes de tolérance au gel, le mécanisme de tolérance le plus classique repose sur l'évitement de la congélation (évitement du strain) au niveau intracellulaire. Le refroidissement progressif des tissus ne provoque pas immédiatement la congélation du contenu cellulaire riche en solutés et pauvre en points de nucléation (maintien en état de surfusion), mais provoque dans un premier temps une congélation de l'apoplaste, pauvre en solutés et dont le point de congélation est souvent élevé (entre -10 et 0°C). Si la descente en température se poursuit en dessous de ce point de congélation, la formation de cristaux à l'intérieur des cellules provoquent des dommages irréparables.

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 peut 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 du CO<sub>2</sub> diminue plus vite que celle de l'O<sub>2</sub>. Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO<sub>2</sub> dans les plantes en C4 (blé) permettent d'éviter cette contrainte.
- La modulation des proportions en acides gras membranaires saturés /insaturés, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrêmes. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte de chaleur.

- **Adaptation du blé au stress salin**

La tolérance à la salinité est un processus complexe, qui peut varier selon les espèces et les variétés. En effet, la plante déclenche des mécanismes de tolérance qui consistent à s'adapter aux stress osmotique, ionique et oxydatif provoqués par la salinité. Ces mécanismes permettent la régulation du déséquilibre nutritionnel, l'élimination ou l'accumulation dans différents organes, tissus, cellules et compartiments cellulaires des sels en excès, et l'ajustement de la pression osmotique interne grâce à l'accumulation de certains solutés organiques ainsi qu'à la mise en action des systèmes antioxydants (Zerroumda, 2012).

L'exclusion des ions est une stratégie qui permet aux plantes de survivre en condition de stress salin et d'exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique (Blumwald et al., 2004 ; Munns 2005). 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 des 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 des sels des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus. Le maintien d'une faible concentration de (Na<sup>+</sup>) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na<sup>+</sup>) 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. L'exclusion n'est, cependant, pas toujours synonyme de tolérance au stress salin. En effet certains génotypes, sensibles au stress salin, accumulent fortement moins d'ions Na<sup>+</sup> dans la tige comparativement aux génotypes tolérants (Zerroumda, 2012). L'exclusion du sodium est réalisée par l'action combinée d'une série de protéines de

type SOS « salt overly sensitive » qui sont des antiports  $\text{Na}^+ / \text{H}^+$  localisés au niveau de la membrane plasmique (Zhu, 2003).

L'ajustement osmotique est considéré comme l'un des mécanismes les plus importants pour s'adapter au stress salin et hydrique. Le stress salin provoque un déficit hydrique chez les plantes, mais elles sont capables de le supporter en ajustant rapidement leur potentiel osmotique avec celui du milieu extérieur, dans le but de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019). Cet ajustement peut être réalisé par une augmentation des concentrations en  $\text{K}^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , réponse caractéristique des céréales. Lorsque la plante s'adapte osmotiquement au milieu salin et que sa turgescence est restaurée, le déficit hydrique ne constitue plus un facteur limitant à la croissance sur un milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019).

Popova *et al.*, (2003) ont montré que sous un stress salin une expression accrue de NADP-isocitrate déshydrogénase spécifique qui est impliquée dans la biosynthèse de la proline. Cette dernière permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et intervient à tous les stades du développement du végétal (Grennan, 2006 ; Martinez *et al.*, 2007). L'ajustement osmotique peut se faire également par le biais de métabolites, tels que les sucres solubles et la proline. Ces composés s'accumulent dans les feuilles selon l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité (Benmakhlouf, 2018). Si les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont accumulés dans les vacuoles de la cellule, les ions  $\text{K}^+$  et les solutés organiques devraient s'accumuler dans le cytoplasme et les organites pour équilibrer la pression osmotique. Les solutés organiques qui s'accumulent le plus souvent sous stress salin sont la proline et la glycine bêtaïne, bien que d'autres molécules peuvent s'accumuler à des moindres degrés (Hasegawa *et al.*, 2000).

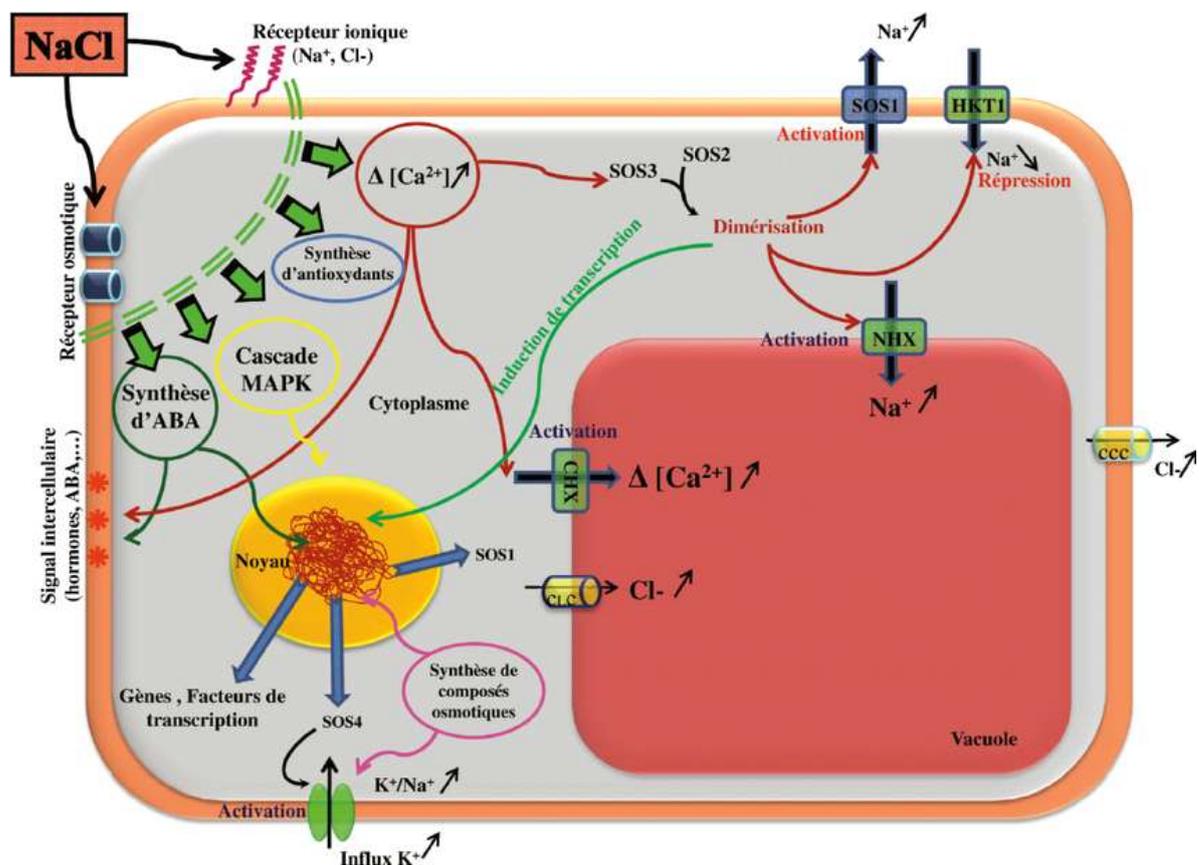
**CHAPITRE III :**  
**Mécanismes moléculaires de tolérance**  
**aux stress abiotiques**

- **Réponses moléculaires et cellulaires aux stress abiotiques : chez les végétaux**

La réponse de la plante aux stress comme la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes implique des gènes catégorisés classiquement en deux groupes (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). Les gènes de fonction codent pour des protéines assurant une protection directe de la cellule végétale face au stress, par des voies de régulation-signalisation générales et spécifiques (Reguira et *al.*, 2012).

De manière générale, les senseurs détectent le signal stress et initient des cascades de signalisation qui permettent la réponse de la plante. L'initiation et la régulation de ces processus de réponse aux stress impliquent principalement des molécules de signalisation comme les phytohormones, les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), les espèces réactives de l'azote et de l'oxygène (Peaterse et *al.*, 2012 ; Stael et *al.*, 2015 ; Baxter et *al.*, 2014). **Figure 10.** Une variété de gènes répond au stress abiotique dans diverses espèces de plante. Dans les premières heures d'un stress, l'expression d'environ 30% des gènes est régulée (Kreps et al, 2002). Ces gènes induits lors des conditions de stress ont pour fonction non seulement de protéger les cellules du déficit en eau par la production de protéines importantes pour le métabolisme, mais aussi de réguler l'expression des gènes pour la transduction du signal dans la réponse au stress (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Les gènes régulateurs du signal stress jouent un rôle important dans la transduction du signal où sont impliqués les récepteurs ancrés à la membrane, les senseurs de calcium, les protéines kinases, les protéines phosphatases et les facteurs de transcription.



**Figure 10 :** synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante (Mahajan, 2008)

### • Perception et signalisation d'un stress

Afin que la cellule puisse réagir à un stress, elle doit avant tout convertir les signaux perçus au niveau physique, en signaux biochimiques, perçus alors au niveau moléculaire, entraînant une transduction du signal (Virilouvet., 2011). La cascade d'événements moléculaires conduisant au développement de la tolérance au stress comporte :

- La perception du signal de stress par les récepteurs de la membrane cellulaire qui captent les variations du milieu externe ;
- La transduction du signal du stress du cytoplasme vers le noyau cellulaire, suivie d'une cascade d'événements 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 ; et

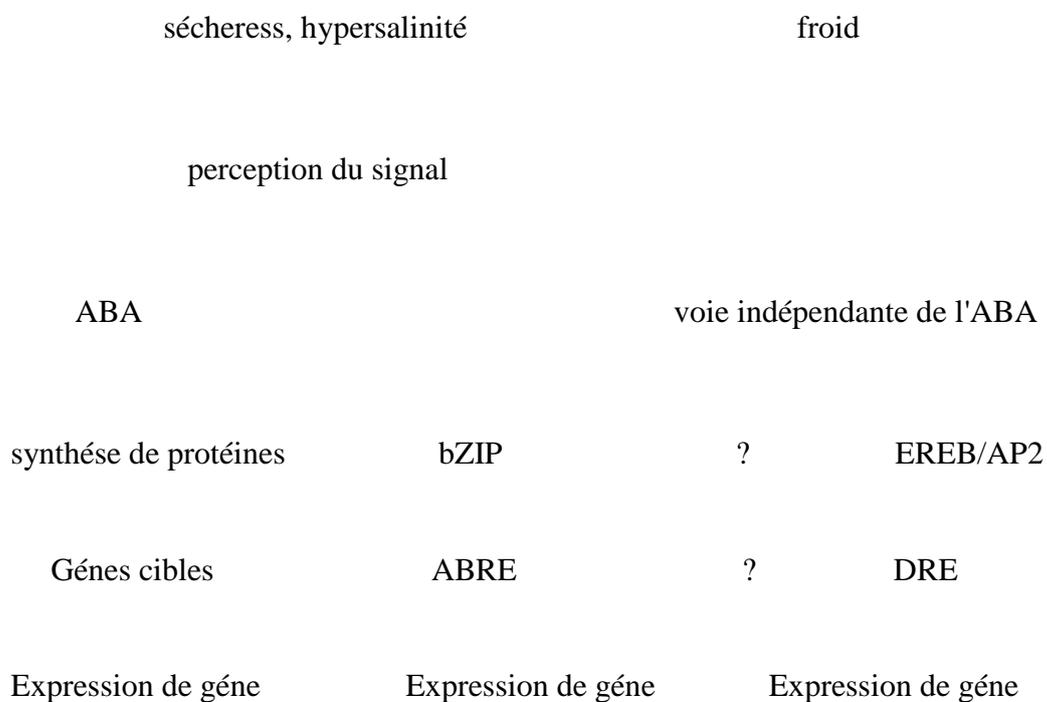
- l'expression des gènes du stress codant des protéines qui gèrent la situation de stress en réparant ou en maintenant l'homéostasie cellulaire.

Les changements de l'expression génique qui se produisent au niveau cellulaire sont intégrés dans la réponse de la plante entière. L'importance et la rapidité de la réponse cellulaire au stress dépendent de la durée et de l'intensité du stress (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2002).

- **Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA**

Le stress abiotique induit une augmentation des niveaux d'ABA, qui joue un rôle important dans la tolérance des plantes à la sécheresse, aux salinités élevées et au froid (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). 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). Il existe également des gènes induits par un stress mais qui ne répondent pas à un apport exogène d'ABA. Cela indique que la réponse au stress se fait via deux types de voies de transduction :

- dépendantes de l'ABA (voies de transduction I et II),
- indépendantes de l'ABA (voies de transduction III et IV). (Campalans *et al* 1999).



Réponse et tolérance au déficit hydrique

**Figure 11** : les deux types de voies de transduction

- **Expression de gènes de tolérance au stress abiotique**

Le blé est exposé à de divers stress abiotiques. Comme la salinité et le stress hydrique qui affectent les conditions de croissances et de développements. La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparait comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994).

Les changements qui se produisent au niveau du métabolisme primaire font partie de la réponse générale au stress. En effet, de nombreux gènes qui varient au cours du stress hydrique varient de la même manière pour d'autres stress environnementaux (Deepika et Anil, 1999). Lors d'un stress, il existe un assortiment de gènes pouvant être exprimés ou réprimés ; 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 produits des gènes induits en conditions de stress hydrique en deux groupes :

- Le 1er groupe : comporte 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 des NOS et ROS et diverses protéases.
- Le 2ème groupe : 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.
- **Accumulation des osmolytes**

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement

solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique, (Farooq et al, 2009). Ils s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, Leur principal rôle étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant de l'intérieur vers l'extérieur) 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 (Tuteja, 2005) on cite parmi eux :

- **Les Sucres et leurs dérivés**

Si les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils ont également un rôle non énergétique d'osmorégulateur et d'osmoprotectants. En effet Ces osmotocums participent eux aussi au maintien de la balance de la force osmotique, pour garder la turgescence au niveau des feuilles de blé en conditions de stress (Najdjm., 2008). Les sucres sont qualifiés d'osmolytes compatibles. Les osmolytes compatibles s'accumulent principalement dans le cytosol. Un osmolyte compatible est une molécule qui reste exclue de la surface d'une protéine et de sa sphère d'hydratation proche, qui tend à stabiliser sa structure spatiale, elle protège les membranes contre la déshydratation (Rhodes, 1987). L'accumulation de sucres tels que 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), permettant aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

- **Mannitol**

Le Mannitol est la forme réduite du mannose. Ce sucre alcool se retrouve très largement distribué chez les plantes. 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.

- **Proline**

L'accumulation de la proline n'est pas spécifique au déficit hydrique, elle s'accumule également sous l'effet de la salinité (Stewart et Larher, 1980), des basses températures (Chu et

al 1978) et des hautes températures (Paleg et *al.*, 1981). L'étude des relations entre tolérance à la contrainte hydrique et accumulation de la proline suppose donc que soit écartée toute éventualité d'intervention d'autres contraintes provoquant également des augmentations de teneur en proline (excès thermiques, salinité). La proline joue un rôle d'osmoticum qui améliore la tolérance aux stress. Cette accumulation régule le pH cytoplasmique et constitue une réserve d'azote utilisable par la plante en conditions de stress (Tal et Rosenthal, 1979). L'accumulation de la proline chez les plantes soumises à des contraintes physiques a fait l'objet de nombreuses études et a été même préconisée par plusieurs auteurs comme test précoce de sélection pour la tolérance au stress.

- **Glycine-bétaïne**

La synthèse de la bétaïne augmente considérablement lorsque l'organisme est exposé à des facteurs environnementaux qui modifient les conditions internes des cellules. Ces conditions défavorables peuvent être créées par des stress tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse ... (Neffar, 2013). Les méthodes d'action de ces osmoprotecteurs ne sont pas encore toutes élucidées mais il est évident que, jusqu'à un certain point, la bétaïne agirait comme un "capteur d'eau" qui permettrait de stabiliser la conformation des protéines, leur permettant ainsi d'être fonctionnelles lorsque les conditions sont préjudiciables (Vinocur et Altman, 2005).

Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, l'éthylène, le calcium 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).

#### **4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique)**

Le  $\Delta$  acide aminé butyrique (GABA) est synthétisé par la glutamate décarboxylase (GAD), une enzyme localisée dans le cytosol. Le GABA est métabolisé par deux protéines mitochondriales du GABA-shunt, la GABA Transaminase (GABA-T) et la Semi Aldéhyde Succinique Déshydrogénase (SSADH), en deux étapes avant d'entrer le cycle de Krebs (Snedden et *al* 1996). La GAD est une enzyme calcium-calmoduline dépendante, elle s'active sous stress, en modifiant la concentration du  $Ca^{++}$  du cytosol et induisant une augmentation du GABA (Baum et *al.*, 1993; Mazzucotelli et *al.*, 2006). Le SSADH est régulé par l'ATP et le NADH, ce qui suggère que le contrôle du GABA shunt dépend de l'énergie mitochondriale.

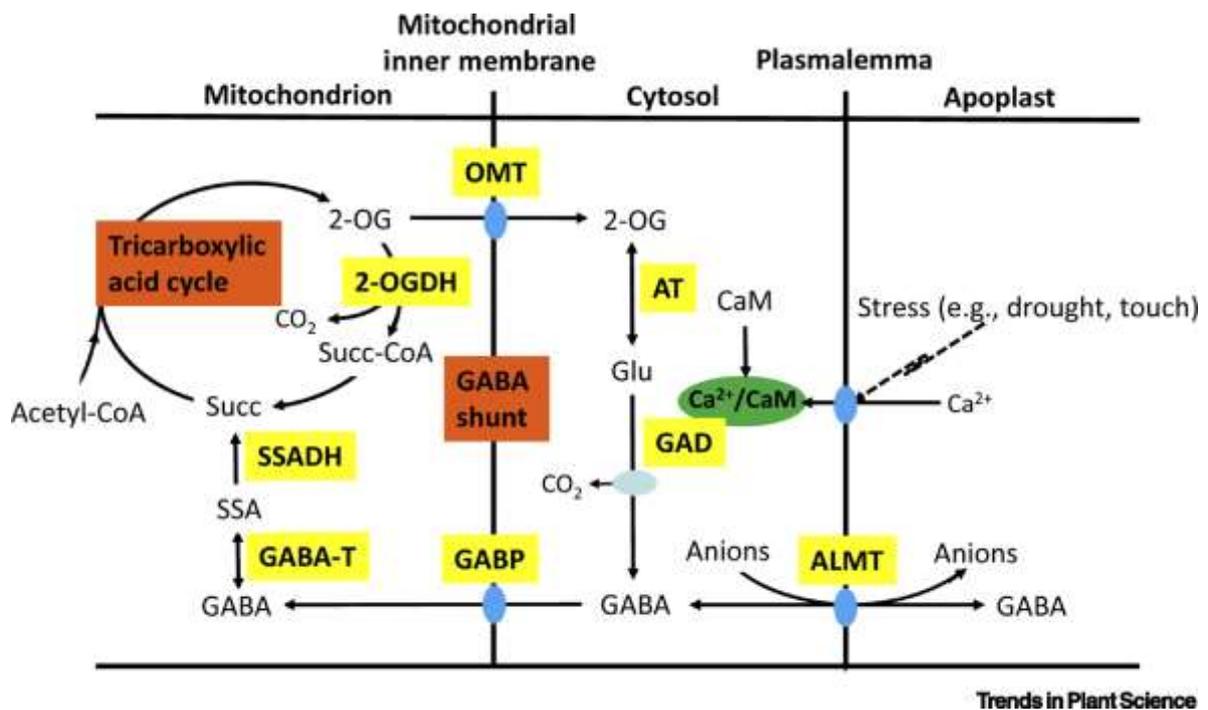


Figure 12 : le controle du GABA shunt ( Life sci, 2017)

- **Enzymes de détoxication**

Les cellules stressées, au même titre que les cellules non stressées, produisent des composés oxydants, éliminés par le système de défense des plantes. Leur production et leur dégradation sont en équilibre, dans les cellules non stressées. L'une des conséquences des stress environnementaux, y compris le stress hydrique, est une augmentation de la quantité des espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui endommagent les structures cellulaires par oxydation (Zerrad et *al.*, 2008 ; Mathur et *al.*, 2008). Afin de contrôler le niveau des ROS et protéger leurs cellules, les plantes ont développé un système de défense antioxydant crucial, pour le maintien de l'intégrité des systèmes photosynthétiques lors d'une contrainte hydrique. Parmi les enzymes du système antioxydant on peut citer : les superoxydes dismutases (SOD), les catalases (CAT), les glutathions peroxydases (GPX), les ascorbates peroxydases (APX) (Battagland., 2010).

- **Hormones : Acide abscissique**

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'augmentation de la concentration en l'acide abscissique (ABA) dans la partie aérienne ou la réduction en cytokinine est parmi les réponses physiologiques provoquées par le stress salin. Selon des études récentes, l'ABA exogène peut augmenter la tolérance au froid des plantes en augmentant la teneur en sucres solubles, en proline, la rétention d'eau et la photosynthèse. Ceci diminue la peroxydation des lipides membranaires et les lésions de la membrane cellulaire (Hang *et al.*, 2015).

- **Expression des protéines sous conditions de stress environnemental**

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et de ce fait de nombreux chercheurs abordent la tolérance 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.

Le processus d'acclimatation diffère d'une espèce à l'autre mais, implique souvent l'accumulation de protéines protectrices, notamment les protéines Late embryogenesis abundant (LEA), les protéines antigélatantes (AFP) et les protéines cold shock (CSP) (Ruelland *et al.*, 2009). La COR15A est la protéine LEA la mieux caractérisée qui réside à la surface de la membrane pendant la déshydratation et stabilise le stress dû au gel des membranes cellulaires (Liu *et al.*, 2015). Les AFP se lient aux surfaces spécifiques des cristaux de glace en formation et inhibent leur croissance (Wenet *et al.*, 2016). Les CSP sont composés d'un seul domaine de cold shock (CSD) et fonctionnent comme des chaperons d'ARN dans les bactéries et les plantes (Nakaminami *et al.*, 2005). CSP2 et CSP3 d'*Arabidopsis* sont d'importants régulateurs de tolérance au gel (Sasaki *et al.*, 2013).

- **Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines**

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). Les gènes codant les protéines membranaires intrinsèques représentent environ 25% du génome (Stevens *et al.*, 2000), reflétant ainsi l'importance de cette classe de protéine. Le passage aisé de l'eau à travers les membranes, a longtemps été considéré comme un phénomène de simple diffusion, à travers la bicouche lipidique, ce qui n'explique pas à lui seul, la grande perméabilité des biomembranes (Chaumont., 2010).

La découverte des protéines intra membranaires, plus intéressante encore, les aquaporines peuvent intervenir dans la réponse des plantes à divers stress biotiques, en effet, les stimuli environnementaux incluant, la sécheresse et la salinité, peuvent réguler l'expression des PIPs et des TIPs au niveau des transcrits, Mais aussi au niveau protéique. Toutefois, la modulation de l'expression des gènes AQP en réponse à divers stress de déshydratation, appuie leur implication présumée dans la tolérance au stress hydrique et salin. Les MIP (pour Major Intrinsic Proteine), ont aboutit à une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires, responsables du transport transmembranaire chez les plantes (Maurel., 1997).

Les MIP forment des canaux transmembranaires, assurant le transport passif de petites molécules polaires telles que : l'eau. La perméabilité des membranes dépend de l'interaction protéine-membrane ou de la phosphorylation/ déphosphorylation de ces dernières. Les MIP responsables du transport spécifique de l'eau sont nommés aquaporines (Forrest., 2009). 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).

- **Protéines déhydrines : LEA**

Les LEA (Late Embryogenesis Abundant) constituent une famille multigénique dont la majeure partie des protéines sont cytosoliques et hydrophiles (Garay Arroyo et *al.*, 2000). Les déhydrines sont caractérisées par une large gamme de masses moléculaires 9-200 KDa (Hamla, 2016). ce sont des protéines en majorité très hydrophiles qui semblent impliquées dans la protection des structures cellulaires, ce qui en fait des protéines potentiellement très importantes dans la vie des cellules. Elles sont très nombreuses et diverses et forment un très vaste ensemble de familles de protéines. Les LEA sont riches en glycine et les résidus de lysine, mais pauvres en cystéine et tryptophane (Allagulova et *al.*, 2003) et de ce fait elles résistent à la dénaturation thermique et à la dénaturation acide. La particularité de toutes les déhydrines consiste au partage de trois domaines hautement conservés : le segment-K présent dans toutes les déhydrines et qui est riches en lysine, du côté C-terminal, (séquence hautement conservée), ainsi que le segment Y et une chaîne de sérines contiguë ou segment-S. Les protéines DHNs présentent une grande diversité concernant le nombre et l'ordre de leur segment YSK ; la caractérisation biochimique de ses différentes formes, permettra la clarification de ces différences et la détermination de leur implication fonctionnelle.

Les LEA, forment un groupe remarquable de protéines induites par le stress hydrique et qu'on trouve chez toutes les plantes (Campbell et Close, 1997), elles n'ont pas de fonctions enzymatiques, mais elles sont très efficaces dans la protection de membrane cellulaire et des protéines par des structures quaternaires (Close, 1996). Ramanjulu et Bartels, (2002) ont proposé que ces protéines puissent jouer un rôle en protégeant les structures cytoplasmiques pendant la déshydratation. Ces protéines sont synthétisées et accumulées pendant les périodes du stress hydrique et après stress osmotique dans tous les organes de la plante.

Ces protéines peuvent protéger les autres macromolécules ou structures cellulaires aidant à maintenir l'intégrité des membranes cellulaires (Longxing et al, 2010). McCubbin et Kay, (1985) ont montré que la protéine LEA 'Em' de blé tendre (*Triticum aestivum*) était considérablement plus hydratée que la plupart des protéines globulaires. 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). Plusieurs autres protéines LEA ont été identifiées chez différentes espèces végétales et elles ont montré une importance dans la tolérance au froid ou à la congélation (Houde et *al.*, 2004).

- **Protéines HSP : heat shock proteins**

En condition de stress thermique, la cellule active l'expression de protéines spécialisées connues sous le nom des chaperonnes ou de protéines de choc thermique (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 constituent des composants majeurs impliqués dans le maintien de l'homéostasie cellulaire en conditions normales et de stress, elles jouent un rôle dans l'adaptation des plantes au stress. 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 HSP jouent un rôle critique dans la régulation de la qualité de certaines protéines (structure, assemblage, repliement), elles les entretiennent après leur dénaturation suite à un stress thermique. 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). Les protéines HSP70 protègent les protéines contre la dénaturation, préviennent l'agrégation des protéines dénaturées 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 chaperonnes 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.

- **Quelques exemples d'Utilisation de ces approches biotechnologiques dans l'amélioration du blé**

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.

L'emploi de ces techniques de biotechnologies végétales s'est avéré efficace pour faire des progrès dans la compréhension des mécanismes intervenants dans la tolérance aux stress (Benderradji, 2013). L'identification de gènes induits en condition de stress, constitue une approche très prometteuse en amélioration des plantes. En effet, l'isolement de gènes candidats et leur caractérisation devrait permettre à court terme leur transfert à d'autres fonds génétiques plus performants et qui sont généralement plus sensibles aux stress abiotiques.

De nombreux sélectionneurs de céréales visent l'intégration des nombreuses techniques de génétique, de biologie moléculaire et de biotechnologies, développées au cours des dernières années, dans les schémas traditionnels de production et d'amélioration génétique du blé. Ces biotechnologies ont élargi l'éventail des possibilités d'intégration qui s'offrent au phytogénéticien tout en modifiant les méthodologies de croisements, de sélection, d'évaluation et de mise en marché de semences améliorées. L'accessibilité de l'ADN génomique joue un rôle très important dans la régulation de la transcription. En effet, l'ADN génomique est une molécule dynamique qui subit des modifications organisationnelles et structurales en réponse aux stimuli.

La sélection assistée par des marqueurs (SAM) devient de plus en plus un complément nécessaire aux schémas de sélection classique d'amélioration des céréales (Hospital, 2001). Les marqueurs sont, en effet, considérés comme des caractères liés au caractère principal à sélectionner. (Paterson et *al.*, 1991), montrent l'existence de QTL (Quantitative Traits Loci) spécifiques pour l'adaptation à certains milieux. Pour obtenir donc, des variétés stables, il faut accumuler dans un même fond génétique, le maximum de QTL d'adaptation. La SAM devrait permettre de construire plus rapidement et avec plus de sécurité de tels génotypes.

## **CONCLUSION**

## **Conclusion**

La production du blé en Algérie ne parvient pas à satisfaire la demande des consommateurs en forte augmentation, et à cause des différents types de stress abiotiques, ce qui conduit à des importations régulières.

L'amélioration génétique de cette céréale reste basée sur la recherche d'une meilleure tolérance aux stress abiotiques, pour adapter la plante à la variabilité du milieu afin d'augmenter et de stabiliser sa productivité.

Les plantes tel que le blé soumises aux stress abiotiques montrent des changements radicaux au niveau de leur métabolisme, via des changements au niveau de la structure, via de l'organisation cellulaire et de la plante entière. La modification du métabolisme en réponse au stress est essentiellement due à une modification de la régulation des gènes, de nombreux gènes sont soit surexprimés ou sous-exprimés sous conditions du stress. C'est pourquoi, les améliorations des techniques d'analyses différentielles ont été d'une importance capitale pour l'étude des phénomènes de réponse et d'adaptation des plantes aux stress abiotiques.

Plusieurs mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires impliqués dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques. L'étude de tolérance du blé au stress étant un phénomène complexe faisant intervenir de nombreux gènes, l'approche de génétique directe qui passe par la décomposition d'un caractère quantitatif en éléments plus simples à hérédité peut fournir un très bon outil d'analyse, compte tenu de la disponibilité de carte génétique saturée chez de nombreux organismes.

Actuellement, Il est indispensable de combiner les approches physiologique, biochimique, génétique, ainsi que les techniques de biologie moléculaire afin d'avoir une approche intégrée des phénomènes qui régissent la réponse au stress, et de pouvoir identifier les gènes les plus fortement impliqués dans la tolérance. Il devient donc important de développer différentes méthodes ou techniques pour améliorer les performances de blé en termes de rendements, de qualité et de valeur nutritionnelle en conditions des stress abiotiques.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## Liste des références

- **AAINB. 2003.** Le Blé. Association Nationale des Professeurs de Boulangerie <http://aainb.com/le-ble/>
- **Agastian, P., Kingsley, S. J., & Vivekanandan, M. (2000).** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38(2), 287-290.
- **Akkaya, A., Dokuyucu, T., Kara, R., Akcura, M.,(2006).** Harmonization ratio of post- to pre anthesis durations by thermal times for durum wheat cultivars in a Mediterranean environment, pp 404–408.
- **Al Khatib, K., and Paulsen G.M., (1984).** Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Plant Physiol.* 61: 363-368.
- **Allagulova, C. R., Gimalov, F. R., Shakirova, F. M., & Vakhitov, V. A. (2003).** The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry (Moscow)*, 68(9), 945-951.
- **Ammar, M. (2015).** Organisation de la chaîne logistique dans la filière céréales en Algérie états des lieux et perspective. Thèse de Doctorat de CIHEAM Montpellier, pp: 17-20.
- **Amrouche I, Mesbah El-kahina A. (2017).** Effet du stress abiotique sur l'accumulation des protéines totales chez deux variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine, 2017, p 96.
- **Araus JL., Amado T., Casadesus J., Asbati A. et Nachit MM.. 1999.** Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant*
- **Arif F. (2015).** Effets du stress salin et d'osmoprotecteurs naturels sur la germination de blé dur (*Triticum durum*) inoculé par *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de Doctorat. Algérie : Université Ferhat Abbas Sétif 1, p 205.
- **Assem, N., El Hafid, L., Haloui, B., & El Atmani, k. (2006).** Effets du stress hydrique appliqué au stade trois feuilles sur le rendement en grains de dix variétés de blé cultivées au Maroc oriental. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 17 (4) : 499-505.
- **BABI. (2005).** contribution à l'étude de la fertilisation azotée et potassique sur blé dur (*Triticum durum* L. Var-SIMITO) sous pivot à Hassi ben abdallah (Ouargla) mémoire d'Ingénieure INA. pp4-10.
- **Badraoui H, Meziani S. 2019.** Effet de la contrainte saline sur la germination et la croissance de quelques variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université 8 Mai 1945 Guelma, p 248.
- **Bajji M., (1999).** étude des mécanismes de résistance au stress hydrique chez le blé dur: caractérisation de cultivars différant par leurs niveaux de résistance à la sécheresse et de variants somaclonaux sélectionnés In vitro. Thèse de doctorat. Univ. Louvain.
- **Baldy C. (1992)** Effet du climat sur la croissance et le stress hydrique du blé en Méditerranée Occidentale. In Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne, diversité génétique et amélioration variétale. Montpellier, 1992.
- **Barcelo A., and Sevilla F., 2001.** Antioxidant systems and  $O_2/H_2O_2$  production in the apoplast of *Pisum sativum* L. leaves: its relation with NaCl induced necrotic lesions in minor veins.

Plant Physiol., 127: 817-31.

- **Baum, G., Chen, Y. A. L. I., Arazi, T., Takatsuji, H., & Fromm, H. (1993).** A plant glutamate decarboxylase containing a calmodulin binding domain. Cloning, sequence, and functional analysis. *Journal of Biological Chemistry*, 268(26), 19610-19617.
- **Baxter, A., Mittler, R., & Suzuki, N. (2014).** ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of experimental botany*, 65(5), 1229-1240.
- **BEKHOUCHE H, (1992).** Etude de la germination de quelques lignées de pois chiche, soumis à la salinité .Croissance anatomie des racines. Mémoire D.E. S, Biol. Vég, Université d'Oran.
- **Belaid D., 1996.** Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed. Office des publications
- **Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhriss, M., & Ben Abdullah, F. (2010).** Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(7), 4216-4222.
- **Benamara Hadjira Et Djotni Sarra., (2018).** ; Etude D'optimisation De La Fertilisation
- **Benderradji, L. (2013).** Selection In vitro pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le ble tendre (*Triticum aestivum* L.).
- **Benkhellef I. (2016).** Stratégies génomiques pour une meilleure tolérance au stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.).Université des Frères Mentouri Constantine 1Mémoire. 1-22 p.
- **Benmakhlouf Z. (2018).** Etude de l'effet des phytohormones sur la croissance du blé dur (*Triticum durum* Desf.) var. Kebir cultivée dans des conditions salines. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine1, p 152.
- **Blouet A. Gaillard B. Masse J. (1984).** Le gel et les céréales. Exemple d'étude des risques du gel hivernal en Lorraine. *Perspectives Agricoles*, 85 :20-25.
- **Blum A. 1996.** Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20:pp.135-148.
- **BLUM A., 1989-** osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Corp Sci. Vol. 29*, pp 230-233.
- **Blumwald, E., Grover, A., & Good, A. G. (2004, September).** Breeding for abiotic stress resistance: challenges and opportunities. In *New directions for a diverse planet*". *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia*.
- **Bonjean, A., et Picard, E. 1990.** Les céréales à paille origine, historique, économie et sélection. Eds Nathan, 235 p.
- **Bouchabke O., Tardieu F., Simonneau T., (2006).** Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water saturated soil. *Plant Cell and Environment*. 29: 1138-1148.
- **Boulal H., Zaghouane O., EL Mourid M. et Rezgui S., 2007** - Guide pratique de la
- **Boumdouha S, Krim K. (2019).** Quelques Caractères physiologiques et morphologiques de tolérance de blé dur (*Triticum durum* Desf.) de deux génotypes (WAHA et GTA) à la salinité. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 79.
- **Bourizq Z. (2019).** Caractérisation phénotypique et génotypique des germoplasmes de blé

(*Triticum aestivum* L.) vis-à-vis de la salinité [En ligne]. Mémoire de Master. Maroc : Université Moulay Ismail, , p 92. Disponible sur

- **Boyeldieu J. (1999).** Encyclopédie des techniques agricoles : production végétale-Blé Tendre Ed : Paris.20-20.
- **Bozzuni A (1988).** Origin, Distribution, And Production Of Durum Wheat Whith
- **Brahimi Rahimi H. (2017).** Variations phénotypiques pour la tolérance aux stress salin et hydrique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 76.
- **Braun V., Buchner O., et Neuner G. (2002).** Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*, 40(4), 587-595.
- **Bray E, Bailey-Serres J, Weretnyk E. 2000.** Responses to abiotic stresses In : *Biochemistry and Molecular Biology of plants* . Buchanan W, Gruissem W, Jones R, Eds . 2000 American Society of plant physiologists. P: 1158-1203
- **Cadi, A. (2005).** Caractérisation des zones céréalières potentielles à travers le nord d'Algérie. *Céréaliculture N°44-1er Semester* : 36-39.
- **Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., (1999).** Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. The Haworth Press Inc., New York, pp: 351–377.
- **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.
- **Campbell, S. A., & Close, T. J. (1997).** Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits. *The New Phytologist*, 137(1), 61-74.
- **Cauderon., (1979).** Etudes des relations physiologiques chez le blé : cytogénétique et biochimique .Journées d'études .Biochimie et génétique du blé .INRA. Paris .Pp30-33.
- **Chaumont, F., & Tyerman, S. D. (2014).** Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant physiology*, 164(4), 1600-1618.
- **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: 854-860.
- **Chu, T. M., Jusaitis, M., Aspinall, D., & Paleg, L. G. (1978).** Accumulation of free proline at low temperatures. *Physiologia Plantarum*, 43(3), 254-260.
- **CIC (2019).** Conseil International des Céréales. <https://www.igc.int/fr/>
- **Clement G. et Parts J., (1970).** les céréales. collection d'enseignement agricole. 2ème Ed. 351 p.
- **Close .T.J; (1996).** Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia Plantarum*, 97(4), 795-803.
- **Combe.L et Picard.D. (1994).** Elaboration des rendements des principales cultures annuelles. Editions INRA. 191 pages. commerce international des céréales, Bilan de la campagne

céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Condon AG., Richards RA., Rebetzke GJ., Farquhar GD.. 2004.** Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Botany*, 55: pp.2447-2460.
- **Cook J., Johnson V.A., Allan R. E, 1991.** Le blé. In : Greef.M.W.(Eds). Méthodes traditionnelles de sélection des plantes: un aperçu historique destiné à servir de référence pour l'évaluation du rôle de la biotechnologie moderne. Organisation de coopération et de développement économiques, Belgique, 27-38p.
- **Crystel L., 2014.** Le marché du blé dur : service agronomie- Economie Environnement. Mercredi 06 Février 2014. Édition : ARVALIS. n. 79.
- **Davidson, D. J., & Chevalier, P. M. (1990).** Pre-anthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci*; 30 : 832-6.
- **Debaeke, P., Puech, J., & Casals, M. L. (1996).** Elaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. I. Etude en lysimètres. *Agronomie*, 16 : 3-23.
- **Deepika, M., & Anil, G. (1999).** Transcript levels of genes encoding various glycolytic and fermentation enzymes change in response to abiotic stress. *Plant Sci*, 146, 41-51.
- **Djellad K., (2017),** Contribution A L'étude De L'influence Des Mauvaises Herbes Sur Les Rendements Des Cereales Dans La Region De Tlemcen, Memoire De Master, Universite De Tlemcen.
- **Drevon J.J., Saadallah K., Hajji M., Abdelly C. (2001) .** "Genotypic variability for tolerance to salinity of N<sub>2</sub>-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) ", *Agronomy*, 21, 675-682.
- **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.
- **Dupant F., Guignard J. (2012).** Botanique, les familles des plantes. In : 15<sup>ème</sup> Edition, el sevier masson. 13-21.
- **El Madidi S et Zivy M. (1993).** Variabilité génétique des protéines de choc thermique et thermo-tolérance chez le blé. In : Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire des gènes. Edition AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. pp 173-181.
- **Ellis .R. J; (1990).** Molecular chaperones: the plant connection. *Science*, 250(4983), 954-959.
- **Farooq M., Ahid A.W., Obayashi N.K., Uita D.F., Asra D., (2009).** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. P:4.
- **Feillet .P.(2000).** Le grain de blé : Composition et utilisation. Editions Quae. INRA, Paris, p23-25-308.
- **Forrest, K. (2008).** Investigation of the gene family encoding aquaporins, the protein channels regulating water movement, in wheat. Environment and Biotechnology Centre, Faculty of Life and Social Sciences, Swinburne University of Technology.
- **Foudili D, Gasmi A.** Stress de la sécheresse chez quatre variétés du blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Un examen sur quelque caractéristique morphologique et sur les pigments [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf- M'Sila, 2017, p 78. Disponible
- **Garay-Arroyo, A., Colmenero-Flores, J. M., Garcarrubio, A., & Covarrubias, A. A.**

- (2000). Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit. *Journal of Biological Chemistry*, 275(8), 5668-5674
- **Gate P., (1995).** Ecophysiologie du blé : de la plante à la culture. Ed Lavoisier. 78-81-429p.
  - **Gautier J. (1991).** Notation d'agriculture. Ed. Gautier, Paris, pp575.
  - **Grandcourt M.C., Prats J. (1971).** Les céréales. Ed. J.B Bailliers et Fils, 360 p
  - **Grennan A. K., 2006.** High Impact Abiotic Stress in Rice. An «Omic» Approach; *Plant Physiology*, April 2006, Vol. 140, pp. 1139-1141.
  - **HAJLAOUI M, DENDEN. BOUSLAM A. (2007).** Etude de la variabilité intra spécifique de tolérance au stress salin du pois chiche (*cicerarietinum L.*) au stade de germination. *TROPICULTURA*, 35, 3pp168-173.
  - **Hamla C.,(2016).** Caractérisation des gènes de tolérance à la sécheresse chez le blé dur : étude du rôle des déhydrines et des aquaporines.Thèse. Université Mentouri,Constantine Faculté de biologie Département de Biologie Végétale et Écologie.p32-33.
  - **Hasegawa P.M., Bressan R. A., Zhu J. K. and Bohnert H. J., 2000.** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 463-499. - **Hernandez J.A., Ferrer M.A., Jimenez A., Ros-**
  - **Hauchinal R.R., J.P. Tandon, P.M. Salimath (1994).** Variation and adaptation wheat varieties to heat tolerance in Peninsular India. In: Saunders, D. A. and G. P. Hettel EDS, *Wheat in heat stressed environments, irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems*, Mexico, D.F., Cimmyt, 175- 183
  - **Hegarty, T. W., & Ross, H. A. (1978).** Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea var. italica*) and cress (*Lepidium sativum*).*Annals of Botany*, 42:1003–1005.
  - **HERRERO J. ET SYNDER L. (1997).** Aridity and irrigation in argon, Spain. *Journal of aride envirennements* 35 Spain. Pp 535-547.
  - **Hillel D., 2000.** Salinity Management for Sustainable Irrigation. The World Bank, Washington, D.C.
  - **Hireche, YA. (2006).** Réponse de la luzerne (*Medicago sativa L.*) au stress hydrique et à la profondeur de semis. Mémoire de mastère, Batna, Algérie: Université Al Hady Lakhdar-Batna.
  - **Hopkins, W. G. (2003).** *Physiologie végétale*. 2éme édition. De Boeck, Bruscelles: 61-476.
  - **Hospital, F.,(2001).**Size of donor chromosome segments around introgressed loci and reduction of linkage drag in marker-assisted backcross programs. *Genetics*, 158: 1363 -1379.
  - **Houde M., Dhindsar R., Sarhan F. 1992.** A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae.*Mol Gen Genet*, 234. P: 43-48.
  - **Hsiao T.C., Acevedo E., 1974-** plant responses to water deficits, wwater use. Efficiency and drought resistance. *Edit. Agric. Meteorol.*Vol.14, pp 59-84.
  - **Hsissou D. (1994).** Sélection In vitro et caractérisation de mutants de blé dur tolérants à la sécheresse. Thèse de doctorat. Univ. Catholique de Louvain.
  - **Ibrahim A.M.H. et Quick, J.S., (2001).** Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermostability.*Crop Sci.* 41: 5. 1405-1407p

- **Jean-Pierre A. Philippe D. Bernard I. Gilles L. Bernard S. François T. Alban T, 2006 .** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA. France. 72 p.
- **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.
- **Kameli A., Losel DM., 1996.** Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytol.*, 132: pp.57-62.
- **Kara Y. (2001).** Etude de caractères morphophysologiques d'adaptation à la sécheresse du blé dur et de quelques espèces apparentées, Intérêt potentiel de ces espèces pour l'amélioration de ces caractères. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Constantine, 402p
- **Kara, Y., & Bellkhir, C. (2011).** Etude des caractères d'adaptation au déficit hydrique de quelques variétés de blé dur et d'espèces sauvages apparentées: intérêt potentiel de ces variétés pour l'amélioration de la production. *Courrier du Savoie*, N°11, 119-126.
- **KHALFAOUI JLB., 1985-** conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologique Oléagineux; vol.40, pp 329-334.
- **Kreps, J. A., Wu, Y., Chang, H. S., Zhu, T., Wang, X., & Harper, J. F. (2002).** Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant physiology*, 130(4), 2129-2141.
- **Laberche J.C. (2004).** La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris, p154 -163.
- **LARCHER, W, 2001.** *Physiologie plant ecologie*. 4 the edition .Ed. Based on the translation of the third edition. 350.
- **Laurent H. Sané P, 2007 .** Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie*. Concept et application. Ed. Quae. Paris. 246p.
- **Levitt J., (1985).** Relationship of dehydration rate to drought avoidance, dehydration tolerance and dehydration avoidance of cabbage leaves, and to their acclimation during drought - induced water stress. *Plant Cell Environ* .8.287-96.
- **Liu, J., Wang, H., & Chua, N. H. (2015).** Long noncoding RNA transcriptome of plants. *Plant biotechnology journal*, 13(3), 319-328.
- **Madhava Rao K.V., Raghavendra A. S. et Janardhan Reddy K. 2006.** Printed in the Netherlands. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer: 1-14p.
- **Malasses L., 1996.** *Economie de production et de consommation*; Ed ujas; pp 32-40.
- **Maloufi, A. (1991).** Contribution à l'inventaire de l'entomofaune des céréales et des grains stockés dans la région de Batna.
- **Mathur, P., Vadez, V., & Sharma, K. K. (2008).** Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant cell reports*, 27(3), 411-424.
- **Maurel .C, Chrispeels .M.J; (2001).** Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant physiology*, 125(1), 135-138.
- **Maurel, C. (1997).** Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual review of plant biology*, 48(1), 399-429.

- **Mazouz L.,(2006).** Etude de la contribution des paramètres phéno- morphologiques dans l'adaptation du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans l'étage bioclimatique semi-aride .Mémoire de Magistère. Université Hadj Lakhdar Batna.
- **Mazzucotelli, E., Belloni, S., Marone, D., De Leonardis, A. M., Guerra, D., Di Fonzo, N., ... & Mastrangelo, A. M. (2006).** The E3 ubiquitin ligase gene family in plants: regulation by degradation. *Current genomics*, 7(8), 509-522.
- **Mahajan, S., Pandey, G.K., and Tuteja, N. 2008.** Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch.Biochem. Biophys.* 471(2) : 146–158. doi:10.1016/j.abb.2008.01.010. PMID:18241665.
- **McCubbin W., Kay C. 1985** .Hydrodynamic and optical properties of the wheat Em protein. *Can J Biochem*, 63. P: 803 - 810.
- **Mekhlouf A., Bouzerzour H., Dehbi F., & Hannachi A., (2001).** Rythme de développement et variabilité de réponses du blé dur (*Triticum durum* Desf.) aux basses températures. Tentatives de sélection pour la tolérance au gel. In *Proceeding Séminaire sur la valorisation des milieux semi-arides*. Oum El Bouaghi, 23 : 75-80
- **Mouellef .A. (2010).** Caractères physiologiques et biochimiques de tolérances du blé dur (*triticum durum* Desf.) au stress hydrique. Mémoire, université mentouri, constantine Faculté de biologie, Département de Biologie Végétale et Ecologie, p10-11.
- **Mouellef .A. (2019).** Etude comparative de l'accumulation d'osmolytes et des pigments chlorophylliens, en conditions de stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse de Doctorat en science. Université des frères Mentouri, Constantine.
- **Moule C. (1998).** Céréales technique d'avenir, pyrotechnies spéciale, Bases Scientifique et techniques de la production des principales espèces de grande culture en France, Ed : la maison rustique, Paris, 313p.
- **NAIMA, B. D., TAHAR, H. M., & AREZKI, M. (2011).** EFFET D'UN APPORT DE PHOSPHORE SUR UNE CULTURE DE BLÉ TENDRE CONDUITE EN CONDITIONS IRRIGUÉES. *Revue des bio ressources*, 1(1), 8-8.
- **Najdjm, B., El jaafari, S., jlibène, M., Jacquemin, J. M. (2008).**, Application des marqueurs moléculaires dans l'amélioration du blé tendre pour la résistance aux maladies et aux insectes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 7: 17- 35.
- **Nakaminami, K., Sasaki, K., Kajita, S., Takeda, H., Karlson, D., Ohgi, K., & Imai, R. (2005).** Heat stable ssDNA/RNA-binding activity of a wheat cold shock domain protein. *FEBS letters*, 579(21), 4887-4891.
- **Naville M., (2005).** La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé. Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés ENS Cachan – département Biochimie et Génie Biologique Université Paris XI.
- **Neffar F.,( 2013).** Analyse de l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotique dans différents génotypes de blé dur (*Triticum durum*) et d'orge (*Hordeum vulgare*) soumis à la sécheresse. Thèse. Université Ferhat Abbas.Sétif.p :42-62-63.
- **Obaton M., 1995-** Differential sensitivity of the physiological mechanisms tonhydric deficit for soybean. INRA, Inter drought, 17.
- **[ONFAA]** Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires, 2015. Le

commerce international des céréales, Bilan de la campagne céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Ouanzar S. (2012).** Etude comparative de l'effet du semis direct et du labour conventionnel sur le comportement du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse Magister, Université de Sétif, 67 p.
- **Paleg L., Douglas T., Van Dal A., Keech D. 1981.** Proline, betaine and phenotypic traits. *New phytol.* 137. P: 61-74.
- **Partas et Clement-Grancourtm. (1971) :** Les céréales. Ed J.B. Baillière et fils.
- Paterson, A. H., Tanksley, S. D., Sorrells, M. E., (1991). DNA markers in plant improvement. *Adv Agron*, 46: 39 - 90. protein 70 systems to reactivate a heat denatured protein. *Plant Physiol*, 122: 189- 198.
- **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 *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- **Plessis, A. 2009.** Analysis of *Arabidopsis thaliana* mutants affected in water deficit tolerance. Thèse Doct.
- **Ramanjulu S. Bartels D. 2002.** Drought and desiccation-induced modulation of gene relation to environmental stress. In: *The biochemistry of plants*, vol. 5: Amino acids and derivatives, Mifflin ed., Academic Press. P: 609-635.
- **Rawson D.M., Willmer A.J., Turner A.P.P., (1993).** Whole-cell Biosensors for environmental monitoring. *Biosensors*, 4: 299-311.
- **Rayburne , et Gill B.S. ,1985 -** Molecular evidence of the origin and evolution of chromosome 4A in polyploide wheats . *can. J , genet Cytol* : 246- 250.
- **Ramesh S.A., Shelp B.J., 2017.** *cell. Mol. Life Sci*; 74: 1577-1603.
- **Rebahi W, 2007 :** Effet de stress salin sur la germination de quelque variété de blé dur (*triticum durum* Desf).
- **Reguera, M., Bassil, E., & Blumwald, E. (2014).** Intracellular NHX-type cation/H<sup>+</sup> antiporters in plants. *Molecular plant*, 7(2), 261-263.
- **Renaud, A. 2014.** Depuis 50 ans, l'offre mondiale de céréales s'est régulièrement adaptée à la demande. *Agreste Synthèses – Grandes cultures –Céréales*, Janvier 2014, n. 229/2014, 7p. *Rev. Phytopathol*, 39:103-133. *rhizosphere. Lynch J. M.*: 11-34.
- **Robert D., Gate P., Couvreur F. (1993).** Les stades du blé. Editions ITCF. 28 p.
- **Rodríguez- Gamir, J., Intrigliolo, D. S., Primo- Millo, E., & Forner- Giner, M. A. (2010).** Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia plantarum*, 139(2), 159-169.
- **Ruelland, E., Vaultier, M. N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009).** Cold signalling and cold acclimation in plants. *Advances in botanical research*, 49, 35-150.
- **Sasaki T, Burr B (2000)** International rice genome sequencing project: the effort to completely sequence the rice genome. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 138-141

- **Schulze .E. D, Freibauer .A; (2005).** Carbon unlocked from soils. *Nature*, 437(7056), 205-206.
- **Shao H.B., Liang Z.S. Shao M.A. Sun S.M. & Hu Z.M. (2005).** Investigation of dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during two vegetative-growth stages at water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 43:221-227
- **Shinozaki .K, Yamaguchi-Shinozaki .K; (1997).** Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant physiology*, 115(2), 327.
- **Simões-Araújo, J. L., Rumjanek, N. G., & Margis-Pinheiro, M. (2003).** Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 33–41.
- **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.
- **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.
- **Snedden, W. A., Koutsia, N., Baum, G., & Fromm, H. (1996).** Activation of a Recombinant *Petunia* Glutamate Decarboxylase by Calcium/Calmodulin or by a Monoclonal Antibody Which Recognizes the Calmodulin Binding Domain (\*). *Journal of Biological Chemistry*, 271(8), 4148-4153.
- **Soltner D. (2005).** Les Grandes productions végétales 20 eme Ed coll.sci et Tec Agri, 21-140p.
- **Soltner D., (2000)** .Phytotechnie générale : les bases de la production végétales. Tome 1 : le sol et son amélioration. Sciences et techniques agricoles, 22ième édition, 467 p.
- **Soltner, D. (1990).** Les grandes productions végétales : Céréales, plantes sarclées, prairies.Coll. Sciences et Techniques agricoles. 17 ème Ed. 464 pages.
- **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.
- **Stael, S., Kmiecik, P., Willems, P., Van Der Kelen, K., Coll, N. S., Teige, M., & Van Breusegem, F. (2015).** Plant innate immunity–sunny side up?. *Trends in plant science*, 20(1), 3-11.
- **Stevens, T. J., & Arkin, I. T. (2000).** Do more complex organisms have a greater proportion of membrane proteins in their genomes?. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 39(4), 417-420.
- **Stewart, G. R., & Larher, F. (1980).** Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In *Amino acids and derivatives* (pp. 609-635). Academic Press.
- **Tahraoui S. (2016).** Effet des sels solubles sur la production de la biomasse et l'absorption des éléments minéraux chez l'orge (*Hordium vulgare*) et le blé dur (*Triticum durum*) [En ligne].Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Khider Biskra, p 150.

- **Tardieu F. 1996.** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant growth regulation*, 20: pp.93-104.
- **Trinchant, J. C., Boscari, A., Spennato, G., Van de Sype, G., & Le Rudulier, D. (2004).** Proline Betaine Accumulation and Metabolism in Alfalfa Plants under NaCl Stress. Exploring Its Compartmentalization in Nodules. *Plant Physiology*, 135: 1583-1594.
- **Tuteja N.,(2005).** Prokaryotic and eukaryotic: Essential molecular motor proteins for cellular machinery. *Eur. J. Biochem.* 271, 1835–1848pp.
- **Valdeyron L., (1961).** Ressources génétique des blés. *Revue scientifique française* p27-38.
- **Vinebrooke, Rolf D., et al. 2004.** Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS*. 104: 451-457
- **Vinocur .B, Altman .A; (2005).** Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-
- **Virlouvet .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.
- **Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007).** Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 61, 199–223.
- **Wall A.M., Ripley R. & Gale M.D. (1971).** The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic pairing. *Genet Res.* 18: 329 - 339 p.
- **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, S. J., Liu, Q. M., & Zhang, D. F. (2004).** Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, impact and rehabilitation. *Land degradation & development*, 15(2), 115-121.
- **Witcombe, J. R., Hollington, P. A., Howarth, C. J., Reader, S., & Steele, K. A. (2009).** Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture, *Phil. Trans. R. Soc.* 363 (B): 703-716.
- **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.
- **Zerrad, W., Maataoui, B. S., Hilali, S., El Antri, S., & Hmyene, A. (2008).** Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de ble dur. *Leb. Sci. J*, 9, 27-36.
- **Zerrounda M., (2012).** Approches physiologiques et métaboliques pour la sélection de variétés d'orge tolérantes vis-à-vis d'une contrainte saline. Thèse de doctorat. École Nationale Supérieure Agronomique -El Harrach –Alger Département d'Amélioration des Productions Végétales et Ressources Génétiques : 23-25.

- **Zhu, J. K. (2003).** Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current opinion in plant biology*, 6(5), 441-445.

**Titre** : Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.

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

**Résumé :**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 sous stress abiotique.

**Mots clés** : Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaire,

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

Jury d'évaluation :

**Président** : Mlle BOUCHEMAL K. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Encadrant** : Mlle MOUELLEF A. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Examinatrice** : Mme LOUALI Y. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Date de soutenance** : 23/09/2021



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 :**

---

## Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaires.

---

Présenté et soutenu par Mme *KITOUNI Roumeisa*

Le : 23/09/2021

**Jury d'évaluation :**

**Présidente du jury :** Melle **BOUCHEMAL K.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

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

**Examinatrice :** Mme **LOUALI Y.** Maitre de conférences B. UFM Constantine1

*Année universitaire*  
*2020 - 2021*

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie Dieu, qui m'a donnée la patience, la force pour atteindre mes buts et le courage pour bien mener ce travail.

Je remercie particulièrement mon encadrante *Mlle MOUELLEF Adra*, maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1, pour ses qualités humaines et sa gentillesse. Merci d'avoir accepté de m'encadrer, de m'avoir proposé le thème de mémoire.

Je présente aussi mes remerciements à l'ensemble des jurys qui ont accepté d'évaluer ce travail, la présidente de jury *Mlle BOUCHEMAL K.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1. Et l'examinatrice *Mme LOUALI Y.* Maître de conférences B à l'université des frères Mentouri Constantine 1.

*Toute ma gratitude à mes camarades de promotion.*

Mes remerciements s'adressent aussi à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

# DEDICACES

**À mon père pour sa patience, sa gentillesse et son soutien moral.**

**À ma mère, que dieu lui fasse miséricorde.**

*À mon frère et ma sœur.*

*À mes chères amies surtout : marwa.*

*À mes amis d'études.*

**KITOUNI Roumeisa**

# **Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.**

## **Résumé**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 ainsi que des voies potentielles pour la production de plantes cultivées tolérantes sous stress abiotique.

## **Mots clés :**

Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaires,

## **Study of wheat tolerance in response to abiotic stresses: molecular changes.**

### **Abstract**

Cereals are considered a primary source of human and animal nutrition. Among these grains, wheat occupies a strategic place in the food system and in the national economy. Abiotic stresses impose limits on the growth, development and yield of wheat. Several researchers are studying the behavior of wheat under abiotic stress conditions

The adaptive strategies put in place induce modifications in the transcriptional and translational programs of genes and molecules. Understanding the physiological and molecular mechanisms of tolerance to abiotic stresses in wheat remains essential in order to overcome the harmful effects of stress and improve tolerance, and the production of wheat under these abiotic stresses. The recent availability of genomic and biotechnological tools, offers numerous opportunities to efficiently introduce targeted modifications into the genome, to study the functional aspects of various components of the genome in various plants and offers potential pathways for the production of tolerant crops under abiotic stress.

### **Key words:**

Wheat, tolerance, abiotic stress, adaptive strategies, molecular mechanisms,

## دراسة تحمل القمح استجابة للضغوط اللاأحيائية: التغيرات الجزيئية

### الملخص

تعتبر الحبوب مصدرًا رئيسيًا لتغذية الإنسان والحيوان. من بين هذه الحبوب ، يحتل القمح مكانة إستراتيجية في النظام الغذائي والاقتصاد الوطني. تفرض الضغوط اللاأحيائية قيودًا على نمو وتطور وإنتاجية القمح. يدرس العديد من الباحثين سلوك القمح في ظل ظروف القيود اللاأحيائية . تؤدي الاستراتيجيات التكيفية الموضوعة إلى تعديلات في برامج النسخ والترجمة للجينات والجزيئات. يظل فهم الآليات الفسيولوجية والجزيئية لتحمل الضغوط اللاأحيائية في القمح أمرًا ضروريًا للتغلب على الآثار الضارة للإجهاد وتحسين مقاومة وإنتاج القمح تحت هذه الضغوط اللاأحيائية . التوافر الأخير للأدوات الجينومية والبيوتكنولوجية يوفر فرصًا عديدة لإدخال تعديلات مستهدفة بكفاءة في الجينوم ، لدراسة الجوانب الوظيفية لمختلف مكونات الجينوم في نباتات مختلفة ، ويوفر مسارات محتملة لإنتاج المحاصيل المقاومة للإجهاد اللاأحيائي.

### الكلمات المفتاحية :

القمح ، المقاومة ، والضغط اللاأحيائي ، والاستراتيجيات التكيفية ، والآليات الجزيئية .

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Morphologie de blé dur .....	4
<b>Figure 02</b> : Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale).....	4
<b>Figure 03</b> : Origine et diffusion de <i>Triticum turgidum</i> .....	6
<b>Figure 04</b> : Origines généalogiques du blé .....	7
<b>Figure 05</b> : Cycle de développement du blé .....	9
<b>Figure 06</b> : Production, utilisation et stocks de blé .....	11
<b>Figure 07</b> : La production nationale du blé dur,du blé tendre et l'orge .....	12
<b>Figure 08</b> : Facteurs influençant la croissance des plantes .....	14
<b>Figure 09</b> : Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress.....	15
<b>Figure 10</b> : synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante.....	28
<b>Figure 11</b> : les deux types de voies de transduction.....	29
<b>Figure 12</b> : le contrôle du GABA shunt.....	33

# **SOMMAIRE**

# SOMMAIRE

## Introduction

.....	1
-------	---

## CHAPITRE I : Généralités sur le blé

1. Description botanique de la plante du blé .....	3
2. Classification botanique .....	5
3. Origine géographique du blé.....	5
4. Origine génétique du blé .....	6
5. Cycle de développement du blé .....	8
5.1. Période végétative .....	8
5.2. Période reproductive .....	8
5.3. Période de maturation .....	8
6. Exigences de la culture du blé .....	
6.1. Exigences pédoclimatiques.....	
6.1.1. Température .....	9
6.1.2. Lumière .....	9
6.1.3. Le sol .....	10
6.1.4. L'eau .....	10
6.2. Exigences culturales .....	11
6.2.1. Préparation du sol .....	10
6.2.2. Semis .....	10
6.2.3. Fertilisation .....	11
6.2.4. L'entretien et rotation des cultures .....	11
7. Importance et production du blé dur .....	11
7.1. Importance du blé .....	11
7.2. Production du blé .....	11
7.2.1. Dans le monde .....	11
7.2.2. En Algérie .....	12

## CHAPITRE II : Stress abiotiques et stratégies d'adaptation chez le blé

1. Notion de stress .....	14
2. Stress abiotique .....	15
2.1. Stress hydrique .....	16
2.2. Stress thermique .....	16
2.3. Stress salin .....	17
3. Effets des stress abiotiques sur le blé .....	18
3.1. Effet du stress hydrique .....	18
3.2. Effet du stress thermique .....	20
3.3. Effet du stress salin .....	21
4. Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques .....	23
4.1. Adaptation du blé au stress hydrique .....	23
4.1.1. Évitement .....	23
4.1.2. Échappement ou l'esquive .....	23
4.1.3. Tolérance .....	24

4.2. Adaptation du blé au stress thermique .....	24
4.3. Adaptation du blé au stress salin .....	25

### **CHAPITRE III : Mécanismes moléculaires de tolérance aux stress abiotiques**

1. Réponses moléculaire et cellulaire aux stress abiotiques chez les végétaux .....	28
2. Perception et signalisation d'un stress .....	28
3. Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA .....	29
4. Expression des gènes de tolérance au stress abiotique .....	30
4.1. Accumulation des osmolytes .....	30
4.1.1. Sucres et dérivés .....	31
4.1.2. Mannitol .....	31
4.1.3. Proline .....	32
4.1.4. Glycine-bétaïne .....	32
4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique) .....	32
4.2. Enzymes de détoxication des ROS .....	33
4.3. Hormones : Acide abscissique .....	33
4.4. Expression des protéines sous conditions de stress environnemental .....	34
4.4.1. Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines .....	35
4.4.2. Protéines déhydrines : LEA .....	36
4.4.3. Protéines HSP : heat shock proteins .....	37
5. Utilisation des gènes de tolérance au stress abiotique : approches biotechnologiques .....	38
<b>Conclusion</b> .....	40
<b>Références bibliographiques</b> .....	41

# **INTRODUCTION**

## **Introduction**

Les céréales occupent à l'échelle mondiale une place primordiale dans les systèmes agricoles, ils sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale (Slama et *al.*, 2005). Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale.

Le blé dur constitue la première ressource en alimentation humaine et la principale source de protéines, il sert principalement à la fabrication de semoule, matière première des pâtes alimentaires, des couscous et des galettes (Feillet, 2000). Le blé fournit également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles.

La production du blé dur en Algérie est inférieure à sa consommation (Anonyme, 2016). Cette faible production est souvent expliquée par l'influence des mauvaises conditions climatiques associées, notamment à la sécheresse, la désertification, l'érosion, et la salinisation des sols. Selon la FAO et d'après les premières estimations pour 2019, la production céréalière mondiale devrait remonter de 2,7 pour cent après avoir accusé un recul en 2018, et si les conditions météorologiques sont normales jusqu'à la fin de quelle campagne, la production mondiale de céréales devrait atteindre un nouveau record, soit 2,722 milliards de tonnes (y compris le riz en équivalent de riz usiné).

Le blé cultivé dans les pays à climat méditerranéen, caractérisé par une période d'augmentation de la température couplée par une baisse de précipitation, subit une fluctuation de facteurs abiotiques affectant les conditions de croissance et de développement. La sécheresse, le pH, la salinité, le déséquilibre des nutriments (toxicité et déficience minérale) et les températures extrêmes constituent, souvent, les principales contraintes environnementales affectant la production agricole. Le stress abiotique est donc considéré comme le principal responsable des pertes associées aux cultures ; la sécheresse et la salinité sont responsables de 17 et 20% de pertes, respectivement, alors que la température élevée ou basse est responsable de 40 et 15% de pertes respectivement, 8% de pertes sont liées à d'autres facteurs (Athar et Ashraf, 2009).

De nombreuses études ont abordé l'influence de ces contraintes sur la culture du blé dur en particulier et sur les moyens pour en réduire les effets (Mouellef, 2010). La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparaît comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994). Les gènes impliqués dans la réponse à la contrainte abiotique, qu'ils soient induits ou réprimés, codent

pour une large gamme de protéines assurant diverses fonctions (Vinocur et Altman, 2005 ; De Leornadis et al., 2010).

Grâce aux progrès réalisés dans le domaine de la génomique, les scientifiques sont capables de connaître les gènes qui interviennent dans la tolérance des plantes aux contraintes abiotiques. Ces dernières années, l'utilisation de marqueurs moléculaires en identification variétale a connu un développement spectaculaire. De plus, 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 tolérante au stress abiotique (Mouellef, 2019).

Le but de cette synthèse bibliographique est de résumer l'état des connaissances actuelles sur les stratégies moléculaires de la tolérance au stress abiotique chez le blé.

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

- Le premier chapitre, représente les différentes connaissances bibliographiques sur l'origine, l'importance et la production du blé ;
- Le deuxième chapitre, aborde les stress abiotiques (hydrique, salin, thermique), leur impact sur les plantes, les mécanismes et les stratégies d'adaptation ;
- Le dernier chapitre de ce mémoire est consacré aux mécanismes moléculaires de tolérance du blé et l'expression des gènes impliqués dans la tolérance au stress abiotique chez *Triticum durum* Desf.

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

**CHAPITRE I :**  
**Généralités sur le blé**

- **Description botanique de la plante du blé**

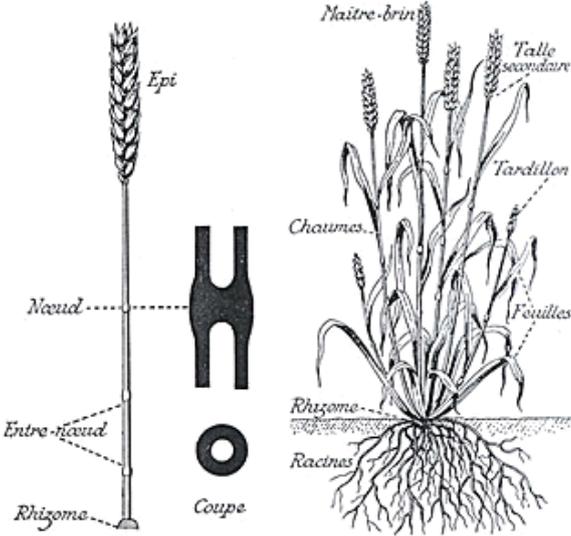
Le blé dur, est une graminée annuelle de hauteur moyenne pouvant atteindre jusqu'à 1.5m selon les variétés. Comme pour d'autres graminées, les feuilles de blé dur se composent d'une base (gaine) entourant la tige, d'une partie terminale qui s'aligne avec les nervures parallèles et d'une extrémité pointue. Au point d'attache de la gaine de la feuille se trouve une membrane mince et transparente (ligule) comportant deux petits appendices latéraux (oreillettes) (Figure 01) (Clement et Prat, 1970).

La tige aérienne porte le nom de chaume ; elle est creuse et cylindrique ; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds par des diaphragmes. Chaque nœud est le point d'attache d'une feuille (Moule, 1971). Les entre-nœuds sont creux chez les blés tendres et ils sont pleins chez les blés durs (Belaid, 1996). La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Au niveau des nœuds ; au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé (Figure 01) (Dupont et Guignard, 2012).

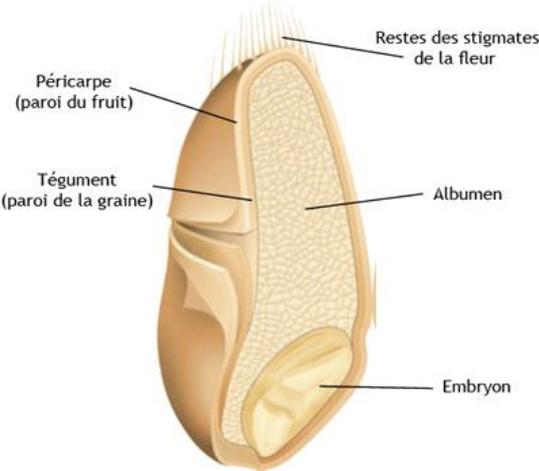
Les racines du blé sont pourvues de nombreuses racines, dites fasciculées vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base la tige. Le système racinaire comprend ; des racines séminales produites par la plantule durant la levée (6 racines chez le blé dur) (Hamadache, 2001 ; Monneveux, 1992 in Boulal *et al.*, 2007) ; et des racines adventives (latérales) qui se forment plus tard à partir des nœuds à la base de la plante et constituent le système racinaire permanent (Belaid, 1996 ; Boulal *et al.*, 2007).

La tige principale et chaque brin portent une inflorescence en épi terminal. L'inflorescence du blé dur est un épi muni d'un rachis portant des épillets séparés par de courts entre nœuds (Figure 01) (Bozzini, 1988). Chaque épillet compte deux glumes (bractées) renfermant deux à cinq fleurs distiques sur une rachéole. Chaque fleur parfaite est enfermée dans des structures semblables à des bractées, soit la glumelle inférieure (lemma ou lemme) et la glumelle supérieure (paléa). Chacune compte trois étamines à anthères biloculaires, ainsi qu'un pistil à deux styles à stigmates plumeux. À maturité, le grain de pollen fusiforme contient habituellement trois noyaux. Chaque fleur peut produire un fruit à une seule graine, soit le caryopse. Chaque graine contient un large endosperme et un embryon aplati situé à l'apex de la graine et à proximité de la base de la fleur (Bozzini, 1988). Le grain de blé 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 la surface dorsale (Figure 02)

(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%) (Feillet, 2000),



**Figure 01 :** Morphologie du blé dur (AAINB, 2003)



**Figure 02 :** Structure schématique d'un grain de blé (coupe longitudinale)

- **Classification botanique du blé dur**

Le blé dur (*Triticum durum* Desf.) est une plante herbacée qui appartient à la classe des Monocotylédones, de la famille des Poacées, de la tribu des Triticées et du genre *Triticum* (PARTS *et al.*, 1971). Cette famille comprend 600 genres et plus de 5000 espèces (Feuillet, 2000).

D'après la classification de Cronquist (1981) et APG III (2009), le blé dur est une monocotylédone classée de la manière suivante :

**Classification de Cronquist (1981)**

Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Liliopsida
Sous-classe	Commelinidae
Ordre	Cyperales
Famille	Gramineae
Tribu	Triticeae
Genre	<u><i>Triticum</i></u>
Espèce	<u><i>Triticum turgidum</i></u>
Sous-espèce	<i>Triticum turgidum</i> subsp. <i>durum</i> (Desf.)
Synonymes	<i>Triticum durum</i>

**Classification APG III (2009)**

Ordre	Poales
Famille	Poaceae

- **Origine géographique du blé**

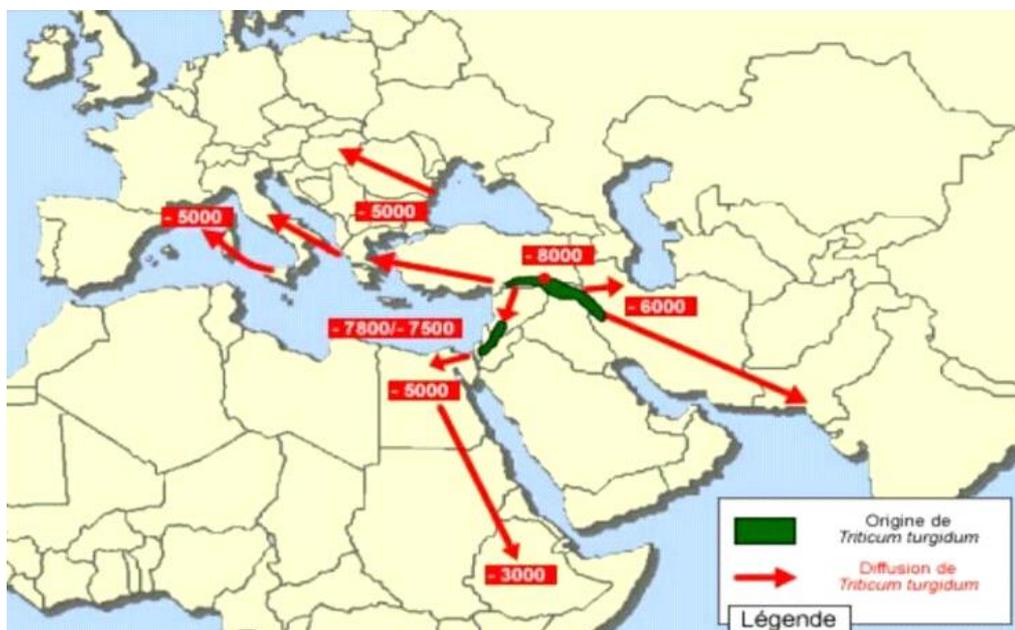
L'histoire du blé dur s'est trouvée liée à celle de l'Homme par la naissance de l'agriculture durant la révolution néolithique il y a environ 10 000 ans, en Mésopotamie (Shewry 2009). L'origine géographique des blés est un des points les plus discutés ; à ce sujet plusieurs théories et hypothèses ont été émises (Valdeyron, 1961). Selon Cook *et al.*, (1991), le moyen orient est le centre géographique d'origine à partir duquel l'espèce *Triticum durum* Desf s'est différenciée dans trois centres secondaires différents qui sont : le bassin occidental de la Méditerranée le sud de la Russie et le proche orient. Bonjean et Picard, 1990, 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.

Dans le même temps, le blé dur est introduit en Asie et en Afrique. Son introduction en Amérique, et plus encore en Australie, n'est que très récente (Figure 03).

Vavilov, en (1934), a fait intervenir, pour la première fois dans la classification, l'origine géographique en distinguant nettement deux sous espèces :

- La sous espèce *Europeum* Vav., se trouve dans les Balkans et la Russie.
- La sous espèce *Mediterraneum* Vav., rencontrée dans le bassin méditerranéen.

La culture du blé dur est actuellement concentrée dans les pays du bassin méditerranéen, les Dakotas des Etats-Unis, le Canada, et l'Argentine.



**Figure 3 :** Origine et diffusion du *Triticum turgidum* (Bonjean, 2001)

- **Origine génétique du blé**

L'observation du comportement des chromosomes pendant la méiose et les résultats d'expériences d'hybridation ont montré que les génomes des graminées peuvent souvent être regroupés en deux types distincts, chaque type a reçu un nom A, B ou D. Génétiquement, Le blé dur est allo tétraploïde (deux génomes : AABB), comptant au total 28 chromosomes ( $2n=4x=28$ ), contenant le complément diploïde complet des chromosomes de chacune des espèces souches. Comme telle, chaque paire de chromosomes du génome (A) a une paire de chromosomes homologues dans le génome (B), à laquelle elle est étroitement apparentée (Wall *et al.*, 1971). L'allopolyploïdie est un phénomène résultant de l'hybridation d'un ensemble d'espèces d'un même

genre dont les degrés de ploïdie sont différents (Gorenflot et al, 1990), qui joue un rôle fondamental dans l'évolution du blé (Kihara et al 1919).

D'un point de vue phylogénétique, le blé dur est une espèce issue de croisement naturel entre *Triticum monococcum* (porteur de génome AA) et *Aegilops Speltio* (porteur de génome BB) suivi d'un doublement chromosomique qui a permis l'apparition d'un blé dur sauvage de type AABB *Triticum turgidum ssp. dicoccoïdes* ancêtre du blé dur, qui a ensuite progressivement évolué vers *Triticum turgidum ssp. dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé) (REBAHI, 2007).

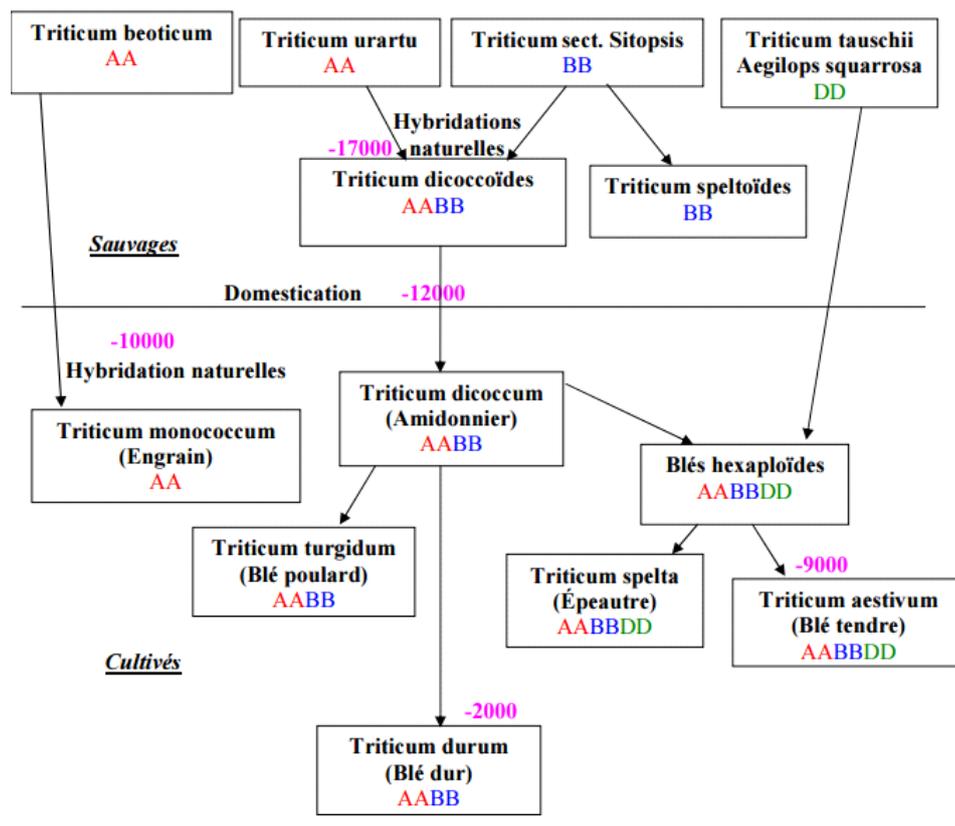


Figure 4 : Origines généalogique du blé dur (Naville, 2005)

- **Cycle de développement du blé**

Le blé possède un cycle biologique annuel réparti en périodes végétative et reproductrice (Soltner, 2005). Pour Gautier (1991) la maturation constitue une troisième période.

- **Période végétative**

Elle débute par la germination qui correspond à une activation métabolique de l'embryon décelable par les échanges respiratoires de la graine. C'est un processus préparatoire à l'élongation de la racine et de la coléoptile (Boyeldieu, 1999). La levée est définie par l'apparition de la

première feuille qui traverse la coléoptile. Le stade début tallage est repéré dès que la plante possède trois à quatre feuilles et une tige sur le maître brin à l'aisselle de la feuille la plus âgée (Gate, 1995).

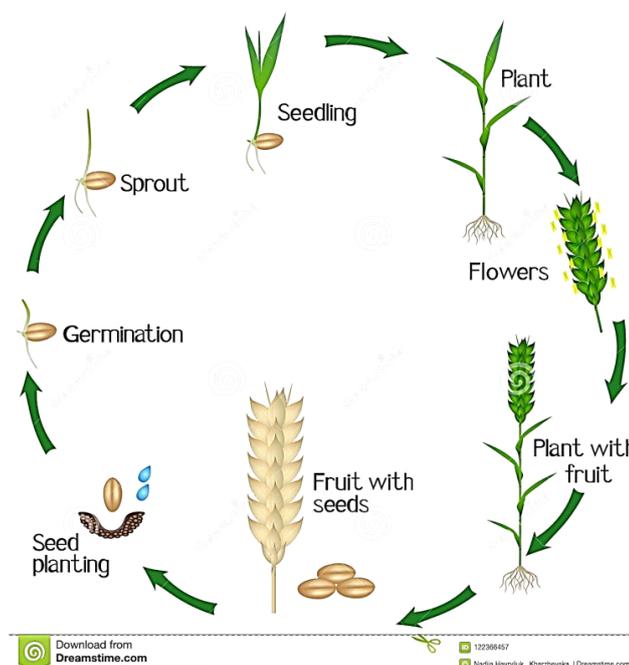
- **Période reproductrice**

La période reproductrice se caractérise par la formation et la croissance de l'épi. Elle s'étend du stade épi-1cm, montaison, au stade de la floraison. La montaison débute à la fin du tallage. Elle se distingue par l'allongement des entre-nœuds et la différenciation des pièces florales (Grandcourt et prats, 1971).

Le stade de l'épiaison –floraison se réalise au stade méiose pollinique, la gaine de la dernière feuille s'écarte progressivement suite à l'allongement des derniers entre-nœuds de la tige, la gaine s'éclate et le sommet de l'épi sort de la dernière gaine (Gate, 1995).

- **Période de maturation**

A ce stade, l'élongation du dernier entre-nœud assure l'élévation de l'épi au-dessus de la dernière feuille. Le stade gonflement du grain est marqué par une photosynthèse intense pour l'élaboration des substances de réserve, l'amidon migre vers l'albumen du grain qui grossit tandis que l'embryon se forme. Cette migration nécessite une circulation d'eau où il peut y avoir échaudage en cas de stress hydrique (Moule, 1998). Le grain évolue en trois stades : laiteux, pâteux et dur. Entre les stades laiteux et pâteux, la quantité d'eau contenue dans le grain est stable, c'est le palier hydrique (Robert *et al.*, 1993).



## Figure 05 : Cycle de développement du blé

- **Exigences de culture du blé**

- **Exigences pédoclimatiques**

- **Température**

Mekhlouf *et al.*, (2001) situent les exigences en température pour les stades suivants :

- Stade levée : La somme des températures =120°C.
- Stade tallage : La somme des températures =450°C.
- Stade plein tallage : La somme des températures =500°C.
- Stade épi 1cm : La somme des températures = 600°C.

- **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'éclaircements (Latreche, 2011).

- **Le sol**

Le sol agit par l'intermédiaire de ses propriétés physiques, chimiques et biologiques. Il intervient par sa composition en éléments minéraux, en matière organique, sa structure, et jouent un rôle important dans la nutrition du végétal, déterminant ainsi l'espérance du rendement en grain. Le blé dur apprécie les sols limoneux, argileux calcaires ou les sols argileux siliceux profonds, et 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 sont sensibles à la salinité ; Le pH optimal se situe dans une gamme comprise entre 6 à 8. (Nadjah 2015 *In* Nabti, 2020).

- **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, 2000). 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 le 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 *In* Naima et al., 2011).

- **Exigences culturales**

- **Préparation du sol**

Le blé nécessite un sol bien préparé et ameubli sur une profondeur de 12 à 15 cm pour les terres patentées (limoneuses en générale) ou 20 à 25 cm pour les autres terres. Le sol doit être légèrement motteux et suffisamment tassé en profondeur, une structure fine en surface pour permettre un semis régulier et peu profond (Ouanzar, 2012).

- **Semis**

La date de semis est un facteur limitant vis-à-vis au rendement, c'est pourquoi la date propre à chaque région doit être respectée sérieusement pour éviter les méfaits climatiques, en Algérie il peut commencer dès la fin d'octobre avec un écartement entre les lignes de 15 à 25 cm et une profondeur de semis de 2,5 à 3 cm (Latreche, 2011).

- **Fertilisation**

La fertilisation azote-phosphorique est très importante dans les sols surtout dans les régions sahariennes dont les sols sont squelettique, elle sera en fonction des potentialités des variétés, le fractionnement de l'azote est une nécessité du fait de la grande mobilité de cet élément, en plus des autres éléments qui sont nécessaire dont le potassium, (Ouanzar, 2012).

- **L'entretien et rotation des cultures**

Eliminer les mauvaises herbes soit par une lutte mécanique ou chimique. Il est nécessaire de prévoir une rotation des cultures tout au moins sur une partie des zones de production dans le respect des indications prévues. La rotation présente en effet divers avantages dont l'amélioration de la structure et la fertilité du sol (Ouanzar, 2012).

- **Importance et production du blé dur**

- **Importance du blé**

Les blés sont des composants essentiels du régime alimentaire de nombreux pays. Ils constituent la première ressource en alimentation humaine, et la principale source de glucides, de calories et de protéines. Ils fournissent également une ressource privilégiée pour l'alimentation animale et de multiples applications industrielles. La presque totalité de la nutrition de la population mondiale est fournie par les aliments en grains dont 95% sont produits par les principales cultures céréaliennes (Bonjean et Picard, 1990). Le blé est une céréale aux enjeux économique très importants. En volume récolté, avec estimation 2518.8Mt en 2013/2014. 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. En termes de production commerciale et d'alimentation humaine, cette espèce est la deuxième plus importante du genre *Triticum* après le blé tendre (*Triticum aestivum* L.).

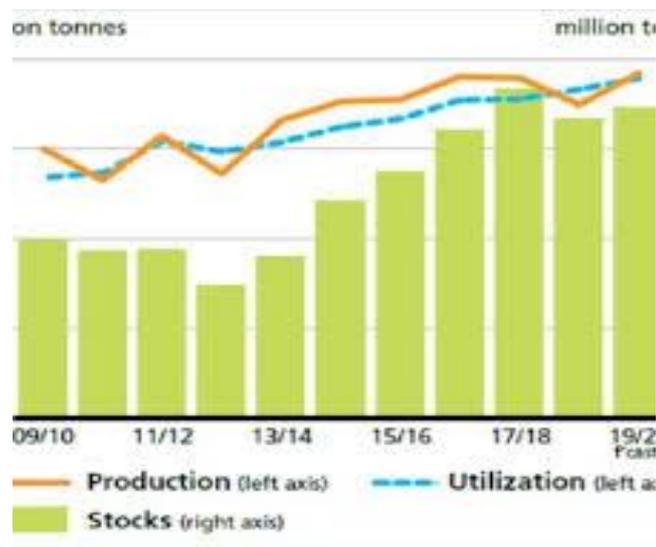
- **Production du blé**

- **Dans le monde**

Le blé occupe la première place pour la production mondiale et la deuxième après le riz, comme source de nourriture pour les populations humaines, il assure 15% de ses besoins énergétiques (Bajji, 1999). Il représente 30% de la production mondiale des céréales et 20% de la ration alimentaire consommée par la population mondiale. En 2018, la production mondiale du blé a atteint 758 millions de tonnes selon la FAO. En 2019, la production de blé dur se replie à 1,55 Mt (- 13,8 % sur 1 ans). Les surfaces affichent une forte baisse, de 354 milliers d'hectares en 2018 à 249 milliers d'hectares en 2019. La production mondiale du blé dur est de 29.3 millions de tonnes moyennes.

La FAO revoit à la hausse ses prévisions de production mondiale de céréales pour l'année 2019, à 2708 Mt, soit + 23 Mt par rapport à l'estimation de juillet et + 2,1 % comparé à 2018. Les principaux pays exportateurs du blé dur sont : le Canada, les Etats-Unis, l'Union Européenne (80 % des parts de marchés) et le Mexique. Par ailleurs, les principaux pays importateurs sont : l'Algérie, l'Italie et le Maroc (pays méditerranéens : 2/3 des échanges mondiaux) (Crystel, 2014). Leurs importations augmentent régulièrement, en relation avec une production déficitaire parfois irrégulière, et une population en hausse (Renaud, 2014). Le marché mondial du blé est segmenté en différents groupes de pays qui ont diverses capacités de production et de consommation de blé, ce qui rend ce marché plus propice à la volatilité des prix. Seulement 20% de la production mondiale du blé est échangée et il s'agit d'un marché de surplus et d'excédents. Cependant ce commerce

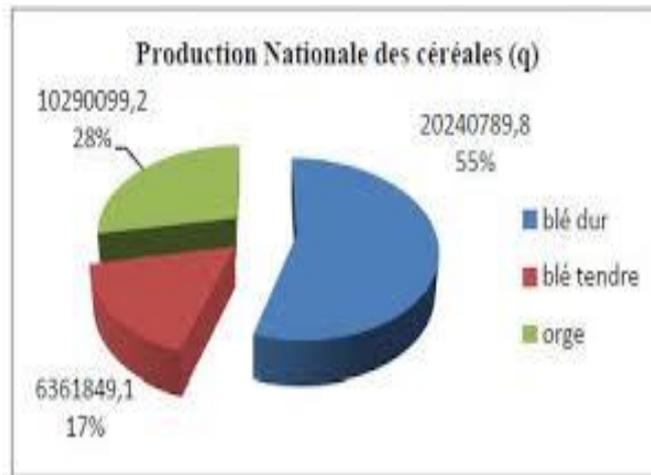
mondial du blé a été multiplié par trois entre 1961 et 2005 et le blé conforte ainsi sa place de céréale « la plus échangée » dans le monde.



**Figure 6 :** Production, utilisation et stocks de blé (CIC, 2019).

- **En Algérie**

L'Algérie avant les années 1830, exportait son blé au Monde entier. Actuellement, elle importe son blé et se trouve dépendante du marché international (Mouellef, 2010). La superficie totale de l'Algérie est de 238 millions d'hectares. La superficie agricole représente 3% de ce total. La surface agricole utile (SAU) est de 7.14 millions d'hectares, dont près de la moitié est laissée en jachère chaque campagne (Cadi, 2005). L'Algérie est classée comme l'un des pays les plus consommateurs de blé de la région du Moyen-Orient. Sur le marché mondial, elle demeure toujours parmi les grands importateurs de céréales (en particulier le blé dur et le blé tendre) du fait de la faible capacité de la filière nationale à satisfaire les besoins de consommation croissants de la population (Ammar, 2015). La production nationale était 3.3 mt en 2016 et 4 mt en 2015. Pourtant la superficie réservée à la culture des céréales ne cesse d'augmenter, selon le MAPRP la superficie globale emblavée en céréales durant la campagne 2017/2018 est évaluée à 3.444.122 hectares, avec une production de 34,8 millions de quintaux dont 57% du blé, qui sera encore augmenté 5% durant la campagne 2019 (Benamara Et Djotni, 2018).



**Figure 7 :** La production nationale de blé dur, blé tendre et orge (ONFAA, 2015).

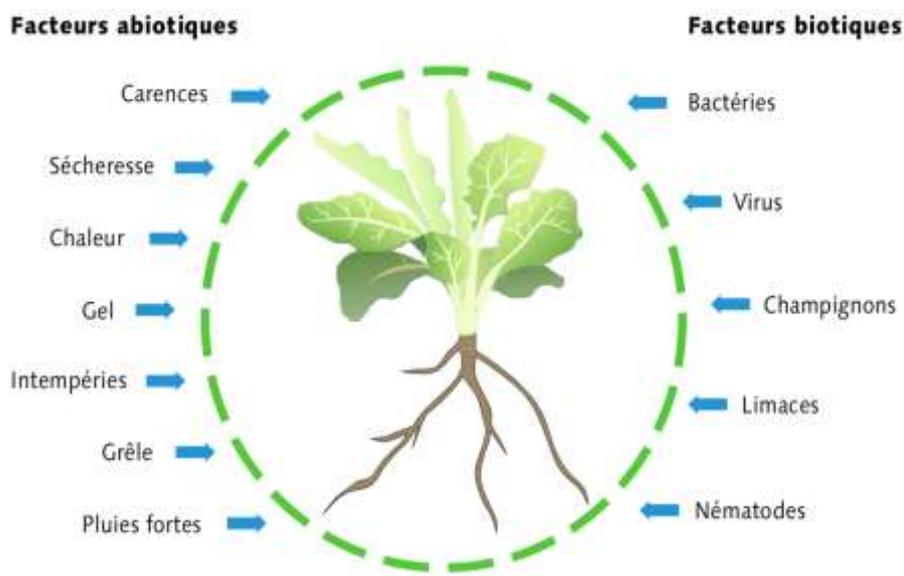
La production algérienne de blé dur est très instable d'une année à l'autre. (Mazouz et al, 2006). La cause principale est le faible niveau de productivité obtenu, soit 9 à 11 quintaux/hectare. Cette faible productivité est due à des contraintes abiotiques (pluviométrie surtout), biotiques (adventices, surtout) et humaines (itinéraires techniques appliqués etc...).

**CHAPITRE II :**  
**Stress abiotiques et stratégies**  
**d'adaptation chez le blé**

- **Notion de stress**

Un stress désigne à la fois l'action d'un agent agresseur et les réactions qu'il entraîne dans l'organisme agressé, une force qui tend à inhiber les systèmes normaux. Le stress perturbe les structures normales et la coordination des processus variés au niveau moléculaire, cellulaire, et de l'organisme entier (Larcher, 2001).

Le stress chez les plantes apparaît avec des significations différentes en biologie, qui convergent principalement en attribuant le stress à n'importe quel facteur environnemental défavorable pour une plante (Levitt, 1980). Selon Laval-martin et Mazliak, (1995) le stress est toute pression dominante exercée par un paramètre de l'environnement perturbant le fonctionnement habituel de la plante et tout facteur qui limite la production de la matière sèche au-dessous de son potentiel génétique. La plante accomplit le retour à la stabilisation et les réactions de répartition par un réajustement d'états adaptés et le maintien de grands pouvoirs de résistance, qui font tous appel à une énergie additionnelle et métabolique. On distingue deux grandes catégories de stress ; stress biotique (nématode, larve d'insecte, moisissure, bactérie...) et stress abiotique (sécheresse, excès d'eau, salinité, stress oxydatif, acidité du sol, stress thermique...).

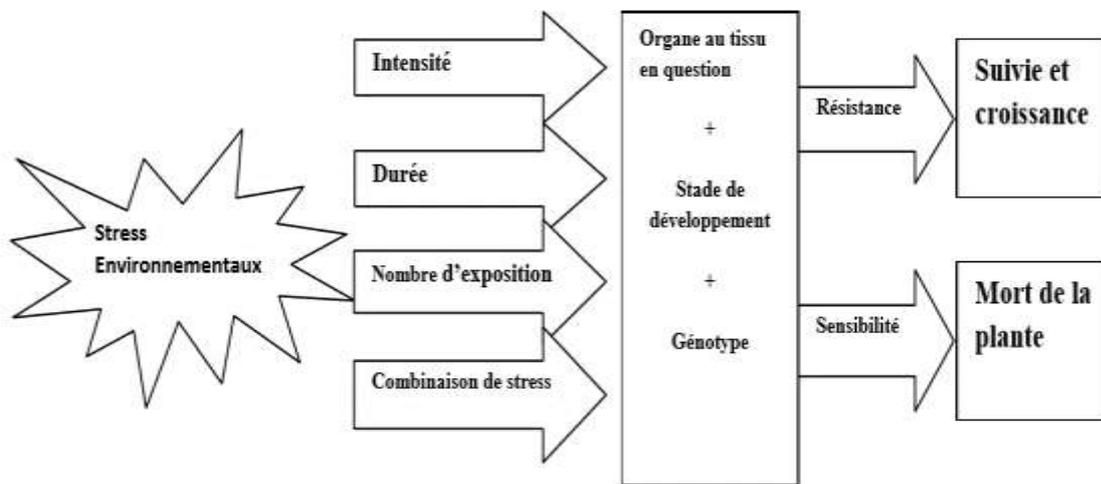


**Figure 08 :** Facteurs influençant la croissance des plantes

- **Stress abiotique**

Le stress abiotique est défini comme l'impact négatif des facteurs non vivants sur des organismes vivants dans un environnement spécifique. Ces facteurs influent négativement sur la performance de la population ou la physiologie des individus (Vinebrooke *et al.*, 2004). Les

plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse ou inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles et la structure des sols etc. Les stress environnementaux nés de la fluctuation des facteurs abiotiques (sécheresse, salinité, température) affectent les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes (Madhava Rao *et al.*, 2006). Les stress abiotiques peuvent imposer aux plantes des modifications métaboliques, physiologiques, phénologiques et peuvent même entraîner la mort des plantes (shilpi et Narendra, 2005 ; Less et GalilI, 2008 ; Guo et David ho, 2008).



**Figure 09 :** Facteurs déterminant la réponse de la plante au stress selon Bray *et al.*, (2000).

### • Stress hydrique

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. La demande en eau de la plante est quant à elle déterminée par le niveau de transpiration ou évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol. Ce genre de stress est une baisse ou un excès de la disponibilité de l'eau

dans le milieu d'installation des cultures, il en résulte alors une réduction de la croissance de la plante et/ou de sa reproduction par rapport au potentiel du génotype. Le stress hydrique constitue un problème majeur dans beaucoup d'environnements arides et semi arides où les précipitations changent d'une année à l'autre, et où les plantes se trouvent dans des périodes longues de déficit hydrique (Foudili et Gasmi, 2017).

La sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés (Atti, 2002).

Le manque d'eau ou déficit hydrique représente le stress abiotique le plus sévère auquel la culture du blé dur fait face dans les conditions de productions des zones arides et semi- arides (Chennafi et *al.*, 2006). Les risques du manque d'eau sont et deviendront de plus en plus fréquents et persistants, à l'avenir, par suite des changements climatiques causés par l'effet de serre (Witcombe et *al.*, 2009). En effet, selon Trinchant et *al.*, (2004), chaque année, les surfaces perdues à cause des stress hydrique et salin varient autour de 20 millions d'hectare dans le monde. En Algérie, la rareté et le caractère irrégulier 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 (Kara et Bellkhiri, 2011). L'adaptation est un mécanisme nécessaire pour les variétés à adopter dans les régions arides et semi- arides, pour tolérer la sécheresse (Slama et *al.*, 2005).

#### • Stress thermique

Le stress thermique est souvent défini quand les températures sont assez hautes (chaleur) ou basses (froid) pendant un temps suffisant pour qu'elles endommagent irréversiblement la fonction ou le développement des plantes (Oukarroum, 2007). Le froid, y compris le refroidissement (0-15°C) et la congélation (<0°C), est un stress abiotique qui détruit le développement et la productivité des végétaux (Guo et *al.*, 2018)

La sensibilité des plantes aux températures extrêmes est très variable, certaines sont exterminées ou affaiblies par des baisses modérées de températures, alors que d'autres parfaitement acclimatées, sont capables de suivre au froid (des dizaines de C° en dessous de zéro), le stress provoqué par des températures élevées induit la synthèse d'un groupe de protéines particulières (Ferhati,2007).

On appelle températures critiques, les températures minima et maxima au-dessous et au-dessus desquelles le végétal est tué. Elles sont extrêmement variables suivant les espèces et

selon le stade de végétation. Ainsi, la contrainte thermique reste un processus complexe qui est variable selon l'intensité (degré de la température), la durée et les taux d'augmentation ou de diminution de la température (Amrouche et Mesbah, 2017).

Dans les environnements méditerranéens, les hautes températures de fin de cycle sont considérées comme un facteur important de limitation de rendement. Des températures, au-dessus de 30°C, affectent le poids final de grain (Al-Khatib et Paulsen, 1984). L'effet des hautes températures peut modifier, non seulement le poids final de grain du blé, mais aussi le nombre de grains par épi et par unité de surface (Calderini et *al.*, 1999).

#### • Stress salin

La salinité est l'un des stress abiotiques les plus sévères qui atteignent la productivité des plantes en causant de graves dommages, dans certains cas elle peut conduire à leur perte (Bourizq, 2019). La salinité peut être naturelle, liée à la faible pluviométrie et le fort ensoleillement, ou induite par les pratiques agricoles comme l'irrigation ou l'utilisation d'engrais chimiques. Le taux élevé de sel dans les sols exerce un effet toxique sur les plantes et crée un désordre métabolique et une inhibition de la croissance et du développement (Djanaguiraman, et *al.* 2012). Selon leur sensibilité au sel, les plantes sont classées en deux grandes catégories : les glycophytes désignant les plantes qui ne tolèrent pas de fortes concentrations en sel et les halophytes qui sont résistantes. D'après Herrero et Synder, (1997) la salinité des sols plutôt un phénomène dynamique que statique, donc plusieurs mesures sont nécessaires pour évaluer son statut. Les principales manifestations de l'installation de ce phénomène sont les quantités importantes des sels plus solubles que le gypse dans la solution du sol. Mais également l'importance du sodium sur le complexe d'échange. Il est généralement établi une fois l'apparition de ce phénomène est souvent accompagnée par la formation des sols.

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, Le fort ensoleillement et la faible pluviométrie font accumuler les sels dissous en surface. Ces accumulations transforment profondément les propriétés physiques et chimiques du sol avec pour conséquence principale un milieu qui devient non productif voir stérile, Le sol est alors colonisé d'une manière plus au moins dense par des peuplements de plantes halophytes. Le stress salin est un facteur limitant

provoqué par l'accumulation d'ions sodium (Na<sup>+</sup>) et chlore (Cl<sup>-</sup>) principalement dans le sol, en zones arides et semi-arides à cause des activités naturelles et anthropiques (Bourizq, 2019). Effectivement, les sols salins produits sont moins de 50% que les sols normaux. En revanche, les techniques de sélection génétique peuvent être bénéfiques dans l'amélioration des cultures face à ce type de stress (Bourizq, 2019).

- **Effets des stress abiotiques sur le blé**

- **Effet du stress hydrique**

Selon Soltner (1990), l'eau a une grande importance dans la croissance de la plante. Un stress hydrique limite sérieusement la croissance de la plante et sa reproduction par rapport au potentiel du génotype (Bouakaz et Hamadouche, 2015). L'un des premiers effets provoqués par le déficit hydrique est une réduction de la croissance végétative. La croissance de la partie aérienne, et surtout celle des feuilles, est généralement plus sensible que celle des racines (Hopkins, 2003). Le stress hydrique fait réduire le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire et la longévité des feuilles (Atti, 2002). Toutefois, si le stress est sévère on peut observer aussi un arrêt total du développement foliaire (Hegarty et Ross, 1978).

Pour le blé dur, la diminution du rendement est d'environ 2q/ha, chaque fois que le stress hydrique s'élève de 10mm (Kara, 2001). L'organe qui est touché en premier lieu est le limbe de la feuille. Il cesse sa croissance, s'enroule et après le stade anthèse, accélère sa sénescence en cas de stress prolongé. Il se produit alors une réduction de la taille et de la surface des feuilles. Le stress hydrique diminue l'indice foliaire et la durée de vie de la feuille ainsi que la capacité photosynthétique (Shao et *al.*, 2005). Il peut également diminuer la pression de turgescence de la plante et provoquer une perte d'eau du contenu cellulaire. Cette perte de l'état de turgescence peut engendrer à son tour des effets physiologiques très importants. Le degré de sensibilité au déficit hydrique varie avec le stade de développement du blé (périodes végétative, reproductrice et maturation).

Le stress hydrique a deux conséquences quasi simultanées sur le tallage du blé (Casals, 1996). La première est l'arrêt du processus de tallage qui se traduit par un arrêt de la croissance des bourgeons axillaires. Une carence hydrique précoce durant la phase végétative réduit donc le nombre et la taille des talles chez le blé (Stark et Longley, 1986 ; Davidson et Chevalier, 1990 ; Blum et *al.*, 1990). La seconde est la réduction de la vitesse de croissance des talles les plus jeunes (Assem, 2006). Donc un déficit hydrique contrôle la croissance végétative en

réduisant la vigueur de la plante. Les plantes soumises à un déficit hydrique voient généralement leur sénescence s'accélérer ; et une perte trop importante d'eau par transpiration peut conduire à la mort des cellules (Bouchabke et *al.*, 2006).

Le stress hydrique agit négativement sur le rendement de culture et la qualité des produits (Benkhelif, 2016). Il se manifeste par la production très réduite du nombre de grains par épi, du nombre d'épis par plante (Condon et al, 2004), et du nombre d'épis par unité de surface réduisant par conséquent le rendement économique de la culture, qui peut baisser de plus de 80%. Chez les céréales, le stress hydrique affecte la composition de la graine. Les concentrations relatives des différents composés sont modifiées : une augmentation des teneurs en protéines et une baisse des teneurs en amidon et en huile des graines (Hireche, 2006).

#### • Effet du stress thermique

Le stress thermique est l'un des stress abiotiques qui limitent le développement de la plante, en effet lors des trente dernières années, la température de la terre a augmenté de 0.2°C. Chaque décennie, un réchauffement de 1.4 jusqu'à 5.8°C est prévu au cours du 21<sup>ème</sup> siècle. (Braun et *al.*, 2002). L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température (Wahid et *al.*, 2007). Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température (Simões-Araújo et *al.*, 2003).

Les hautes températures sont parmi les facteurs importants intervenant dans la limitation des rendements. Elles affectent fortement les organes floraux et la formation des fruits, ainsi que le fonctionnement de l'appareil photosynthétique (El Madidi et Zivy, 1993). Une chaleur excessive agit sur la plante en provoquant une déshydratation résultant d'une transpiration accélérée. Le stress thermique peut provoquer aussi la génération excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et les espèces réactifs d'azote (RNS). Ces derniers jouent le rôle de signaux de transduction. Un déséquilibre entre la production et le balayage de ces composés peut causer de nombreux dommages cellulaires (Hasanuzzaman et *al.*, 2012). Hauchinal et *al.*, (1993) notent une réduction du rendement du grain de blé des semis tardifs, liée à une diminution du nombre d'épis et du poids moyen du grain, causée par les effets des hautes températures. (Combe et Picard, 1994) rapportent que le remplissage du grain est affecté par les hautes températures, surtout pendant le pallier hydrique.

Les céréales sont fortement confrontées à ce stress. Son effet sur le semis se matérialise par une réduction de la longueur de la coléoptile, et du nombre de plantes levées par unité de surface, dans ce cas la plante ne peut pas s'ancrer en profondeur et devient très sensible. À des

températures plus élevées, l'activité respiratoire des grains augmente considérablement et est en partie responsable de la perte de matière sèche. Des températures excessives peuvent également interférer avec le contrôle de la synthèse de l'amidon et la régulation du transfert de la photosynthèse vers l'endosperme. (Ibrahim et Quick, 2001) montrent 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 à les utiliser au rythme imposé par le stress thermique.

Contrairement à la température plus basse qui se produit dans la même phase, le stress thermique conduit principalement à la stérilité des plantes femelles. A -30 °C, un tiers des ovaires ont des sacs foetaux absents ou peu développés (Gate, 1997). Masse et *al.*, (1985) ont remarqué que les chutes de fertilité des épis en semis très précoces sont dues aux dégâts de gel des épis au cours de la montaison et que ceci est d'autant plus marqué que la variété est précoce à la montaison. Gate, (1995) précise qu'une seule journée à une température minimale inférieure à - 4°C entre le stade épi -1cm et un nœud pénalise le nombre de grains par épi. La tolérance génétique aux basses températures est cependant nécessaire pour ce type de variété pour réduire les risques de rendement nul en année gélive (Mekhlouf et *al.*, 2005 ; Annichiarico et *al.*, 2005).

Les basses températures hivernales affectent rarement les blés sous climat méditerranéen, sauf au-dessus de milles mètres, lors des années où le froid survient sans enneigement des sols. La plupart des blés cultivés montrent une résistance limitée au froid, mais les parties endommagées sont généralement remplacées par des talles plus jeunes (Baldy, 1993). Blouet et *al.*, (1984) trouvent que des températures inférieures ou égales à -5°C sont néfastes durant la phase germination-levée. Pour réduire les risques de baisse de rendement du grain liés aux effets du gel tardif, la tolérance aux basses températures est recherchée (Mekhlouf et *al.*, 2001).

- **Effet du stress salin**

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). L'effet dépressif de la salinité sur la germination du blé peut être de nature :

- **Osmotique** : la salinité inhibe l'absorption de l'eau, la mobilisation des réserves et leur transport vers l'embryon.

- **Toxique** : la salinité provoque une accumulation cellulaire de sels ce qui va perturber les enzymes en relation avec la physiologie des graines en germination, empêchant la levée de dormance des embryons, diminuant ainsi la capacité de germination (Boumdouha et Krim, 2019).

La réduction du pouvoir germinatif est due à l'augmentation de la pression osmotique de la solution du sol, qui ralentit l'imbibition et limite l'absorption de l'eau nécessaire au déclenchement des processus métaboliques impliqués dans la germination (Hajlaoui et *al.*, 2007). La germination est considérée comme une étape déterminante pour la réussite de la croissance des plantes dans les milieux salés (Tahraoui, 2016).

Chez les céréales, l'effet du sel sur la croissance et le développement de la plante se manifeste à partir d'un seuil critique de concentration en sels, et cela dépendra de l'espèce (Brahimi, 2017). En effet, lorsque les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  s'accumulent dans les tissus végétaux, ils affectent l'assimilation des cations essentiels comme  $\text{K}^+$  et la  $\text{Ca}^{2+}$ . Par conséquent, une concurrence entre le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Ca}^{2+}$  dans les sites de fixation apoplasmiques s'installe, il en résulte une réduction du taux de croissance et des activités fonctionnelles racinaires. Les conséquences de cet effet se traduisent par une réduction de la biomasse sèche, de la surface foliaire, de la longueur de racines, et un retard de tallage (Brahimi, 2017).

Chez le blé, la diminution de la surface foliaire est considérée comme la principale stratégie pour arriver à la limitation de la disponibilité de l'eau en conditions saline. Effectivement, le stress salin atteint l'activité physiologique de la feuille, et plus précisément la photosynthèse, qui constitue la cause principale de la diminution de la productivité végétale (Benmakhlouf, 2018).

L'effet de la salinité sur la photosynthèse se manifeste également par la réduction de l'assimilation du  $\text{CO}_2$ , la conductance stomatique, et le ralentissement de l'activité du transport des électrons du photosystème II. La baisse de l'activité photosynthétique se manifeste par une diminution du taux de chlorophylle et de caroténoïdes dans les feuilles ce qui engendre la chlorose des feuilles âgées qui finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian, 2000). Le stress salin peut aussi inhiber la biosynthèse des phytohormones, principalement l'acide gibbérellique et la kinétine qui jouent un rôle important dans la germination des graines. Par contre, l'acide abscissique est stimulé en conditions de stress (Arif, 2015).

- **Stratégies d'adaptations du blé aux stress abiotiques**

- **Adaptation du blé au stress hydrique**

- **Évitement**

L'évitement est défini comme la capacité d'une plante à supporter une sécheresse en évitant une déshydratation des tissus. Donc, le maintien du potentiel hydrique interne satisfaisant en présence de contrainte hydrique (Turner, 1986). La première réponse est l'aptitude des racines à exploiter les réserves en eau du sol sous stress (Adda et *al.*, 2005). La seconde réponse est constituée par la réduction de la surface foliaire ; la régulation de l'ouverture et la fermeture des stomates (Ludlow et *al.*, 1990), la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire (Clarck, 1986). L'acide abscissique (ABA : C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>O<sub>4</sub>) des stomates, joue un rôle majeur dans l'évitement du stress par son action sur la fermeture des stomates, la réduction de l'élongation des feuilles et sa promotion de l'extension des racines (Tardieu, 1996). La déshydratation ou le traitement à l'ABA des tissus mènent à une synthèse massive de nouvelles transcriptions protéiques. Ces transcriptions codent pour la synthèse de polypeptides de protéines dites LEA (Late Embryogenesis Abundant proteins), qui s'expriment dans le grain en cours de maturation (Blum, 1996).

- **Échappement ou l'esquive**

L'exploitation de l'esquive comme stratégie d'adaptation aux stress s'est faite dans le contexte agricole en cherchant à faire coïncider le développement de la culture ou du moins les phases les plus sensibles avec les périodes où le stress est moins intense. Ceci s'est fait par des études de l'influence de la variabilité de la durée des phases de développement sur la productivité de la plante, dans le but de déduire la durée la plus optimale pour que les stades sensibles puissent se réaliser à des périodes où les risques de stress sont moins pénalisants (Witcombe et *al.*, 2009).

La précocité chez les céréales en zones méditerranéennes est un mécanisme largement exploité par les agriculteurs.

La précocité peut donc être utilisée comme critère de sélection pour améliorer la production dans les zones sèches. C'est l'un des traits les plus importants dans l'adaptation des plantes. Cependant la sélection de variétés à cycle court ne permettent pas toujours d'améliorer le rendement dans le cas où le déficit hydrique se déclare en cours du cycle de développement (Khalifaoui, 1985).

- **La tolérance**

Cette stratégie consiste à maintenir les fonctions de la plante: croissance, transpiration et la photosynthèse, malgré le déficit hydrique (Jean-pierre et *al.*, 2006). La tolérance à la déshydratation implique des mécanismes intracellulaires qui visent à préserver l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus lorsque le potentiel hydrique diminue (Laurent et Sané, 2007).

L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques (Santarius, 1993). Par ailleurs, il apparaît comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Il a été observé chez différentes espèces végétales dont le blé. L'ajustement osmotique maintient l'ouverture des stomates et l'assimilation du CO<sub>2</sub> (Kameli et Losel, 1996). Il améliore l'efficacité d'utilisation d'eau, retarde la sénescence, et maintient le transfert des assimilates vers le grain, augmentant par conséquent l'indice de récolte (Araus et *al.*, 1999). Selon Condon et *al.*, (2004), l'ajustement osmotique et le rendement grain, chez les céréales, sont corrélés sous une large gamme de stress. La capacité d'ajustement osmotique élevée améliore le rendement en grain à des niveaux allant de 11 et 17% par rapport au rendement des géotypes présentant une faible capacité d'ajustement osmotique.

#### • **Adaptation du blé au stress thermique**

Les plantes sont des organismes poïkilothermes, de la même température que leur environnement ; elles n'ont donc pas la possibilité d'éviter le stress dû aux changements de température. Parmi les mécanismes de tolérance au gel, le mécanisme de tolérance le plus classique repose sur l'évitement de la congélation (évitement du strain) au niveau intracellulaire. Le refroidissement progressif des tissus ne provoque pas immédiatement la congélation du contenu cellulaire riche en solutés et pauvre en points de nucléation (maintien en état de surfusion), mais provoque dans un premier temps une congélation de l'apoplaste, pauvre en solutés et dont le point de congélation est souvent élevé (entre -10 et 0°C). Si la descente en température se poursuit en dessous de ce point de congélation, la formation de cristaux à l'intérieur des cellules provoque des dommages irréparables.

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 peut 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 du CO<sub>2</sub> diminue plus vite que celle de l'O<sub>2</sub>. Le « gaspillage » énergétique que représente l'activité oxygénase de la Rubisco est accentué. Les mécanismes de concentration du CO<sub>2</sub> dans les plantes en C4 (blé) permettent d'éviter cette contrainte.
- La modulation des proportions en acides gras membranaires saturés /insaturés, en particulier dans les membranes chloroplastiques, passe parmi les mécanismes majeurs d'acclimatation et d'adaptation aux températures extrêmes. Une forte proportion d'acides gras saturés dans les lipides membranaires aura tendance à apporter de la stabilité sous une contrainte de chaleur.

- **Adaptation du blé au stress salin**

La tolérance à la salinité est un processus complexe, qui peut varier selon les espèces et les variétés. En effet, la plante déclenche des mécanismes de tolérance qui consistent à s'adapter aux stress osmotique, ionique et oxydatif provoqués par la salinité. Ces mécanismes permettent la régulation du déséquilibre nutritionnel, l'élimination ou l'accumulation dans différents organes, tissus, cellules et compartiments cellulaires des sels en excès, et l'ajustement de la pression osmotique interne grâce à l'accumulation de certains solutés organiques ainsi qu'à la mise en action des systèmes antioxydants (Zerroumda, 2012).

L'exclusion des ions est une stratégie qui permet aux plantes de survivre en condition de stress salin et d'exclure le sodium du cytoplasme vers l'extérieur de la cellule. Dans ce cas, les plantes limitent l'entrée des éléments salins et les rejettent dans le compartiment apoplasmique (Blumwald et al., 2004 ; Munns 2005). 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 des 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 des sels des racines vers les feuilles mais les gènes qui les gouvernent sont encore largement inconnus. Le maintien d'une faible concentration de (Na<sup>+</sup>) dans les feuilles peut être dû à un mécanisme d'exclusion qui provoque une accumulation de (Na<sup>+</sup>) 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. L'exclusion n'est, cependant, pas toujours synonyme de tolérance au stress salin. En effet certains génotypes, sensibles au stress salin, accumulent fortement moins d'ions Na<sup>+</sup> dans la tige comparativement aux génotypes tolérants (Zerroumda, 2012). L'exclusion du sodium est réalisée par l'action combinée d'une série de protéines de

type SOS « salt overly sensitive » qui sont des antiports  $\text{Na}^+ / \text{H}^+$  localisés au niveau de la membrane plasmique (Zhu, 2003).

L'ajustement osmotique est considéré comme l'un des mécanismes les plus importants pour s'adapter au stress salin et hydrique. Le stress salin provoque un déficit hydrique chez les plantes, mais elles sont capables de le supporter en ajustant rapidement leur potentiel osmotique avec celui du milieu extérieur, dans le but de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019). Cet ajustement peut être réalisé par une augmentation des concentrations en  $\text{K}^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , réponse caractéristique des céréales. Lorsque la plante s'adapte osmotiquement au milieu salin et que sa turgescence est restaurée, le déficit hydrique ne constitue plus un facteur limitant à la croissance sur un milieu salin (Badraoui et Meziani, 2019).

Popova *et al.*, (2003) ont montré que sous un stress salin une expression accrue de NADP-isocitrate déshydrogénase spécifique qui est impliquée dans la biosynthèse de la proline. Cette dernière permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) et intervient à tous les stades du développement du végétal (Grennan, 2006 ; Martinez *et al.*, 2007). L'ajustement osmotique peut se faire également par le biais de métabolites, tels que les sucres solubles et la proline. Ces composés s'accumulent dans les feuilles selon l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité (Benmakhlouf, 2018). Si les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont accumulés dans les vacuoles de la cellule, les ions  $\text{K}^+$  et les solutés organiques devraient s'accumuler dans le cytoplasme et les organites pour équilibrer la pression osmotique. Les solutés organiques qui s'accumulent le plus souvent sous stress salin sont la proline et la glycine bêtaïne, bien que d'autres molécules peuvent s'accumuler à des moindres degrés (Hasegawa *et al.*, 2000).

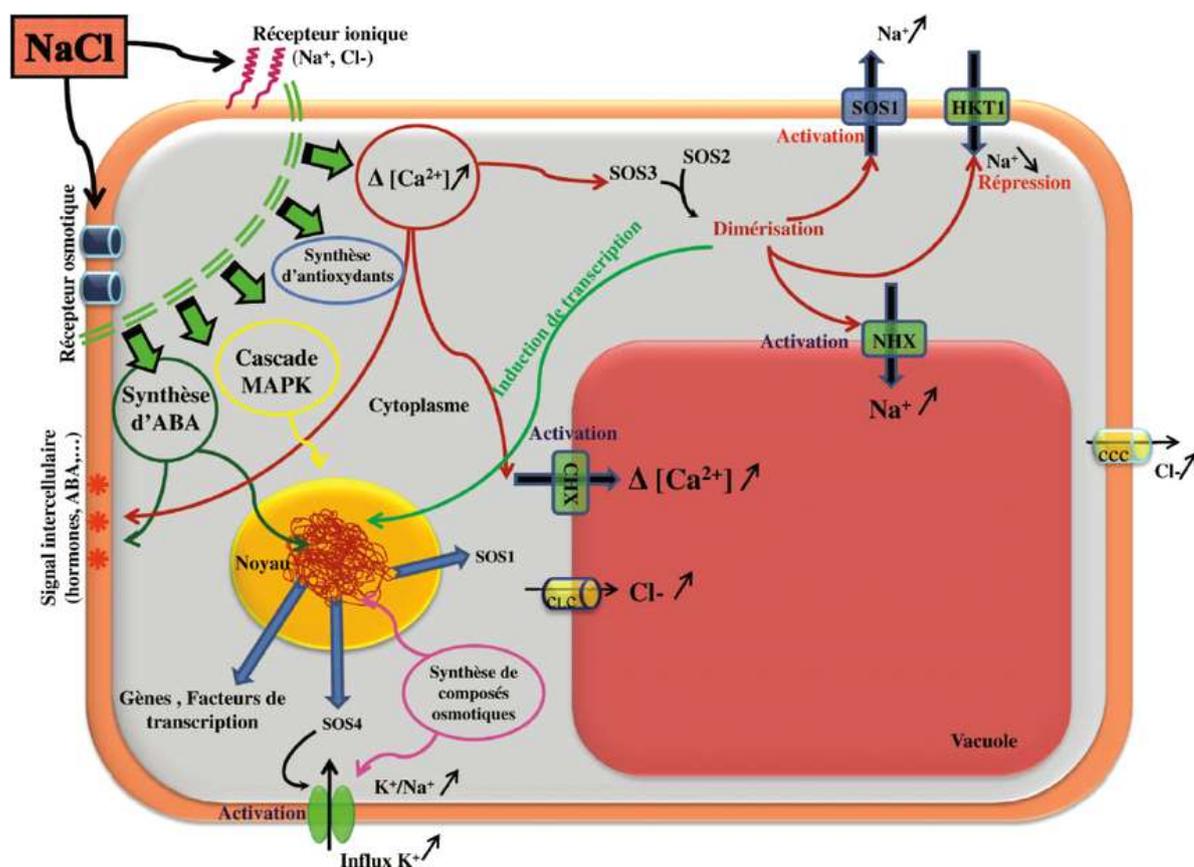
**CHAPITRE III :**  
**Mécanismes moléculaires de tolérance**  
**aux stress abiotiques**

- **Réponses moléculaires et cellulaires aux stress abiotiques : chez les végétaux**

La réponse de la plante aux stress comme la sécheresse, la salinité, les températures extrêmes implique des gènes catégorisés classiquement en deux groupes (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). Les gènes de fonction codent pour des protéines assurant une protection directe de la cellule végétale face au stress, par des voies de régulation-signalisation générales et spécifiques (Reguira et *al.*, 2012).

De manière générale, les senseurs détectent le signal stress et initient des cascades de signalisation qui permettent la réponse de la plante. L'initiation et la régulation de ces processus de réponse aux stress impliquent principalement des molécules de signalisation comme les phytohormones, les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), les espèces réactives de l'azote et de l'oxygène (Peaterse et *al.*, 2012 ; Stael et *al.*, 2015 ; Baxter et *al.*, 2014). **Figure 10.** Une variété de gènes répond au stress abiotique dans diverses espèces de plante. Dans les premières heures d'un stress, l'expression d'environ 30% des gènes est régulée (Kreps et al, 2002). Ces gènes induits lors des conditions de stress ont pour fonction non seulement de protéger les cellules du déficit en eau par la production de protéines importantes pour le métabolisme, mais aussi de réguler l'expression des gènes pour la transduction du signal dans la réponse au stress (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Les gènes régulateurs du signal stress jouent un rôle important dans la transduction du signal où sont impliqués les récepteurs ancrés à la membrane, les senseurs de calcium, les protéines kinases, les protéines phosphatases et les facteurs de transcription.



**Figure 10 :** synthèse des principaux mécanismes cellulaires de perception, signalisation et réponse au stress salin (NaCl) chez la plante (Mahajan, 2008)

### • Perception et signalisation d'un stress

Afin que la cellule puisse réagir à un stress, elle doit avant tout convertir les signaux perçus au niveau physique, en signaux biochimiques, perçus alors au niveau moléculaire, entraînant une transduction du signal (Virilouvet., 2011). La cascade d'événements moléculaires conduisant au développement de la tolérance au stress comporte :

- La perception du signal de stress par les récepteurs de la membrane cellulaire qui captent les variations du milieu externe ;
- La transduction du signal du stress du cytoplasme vers le noyau cellulaire, suivie d'une cascade d'événements 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 ; et

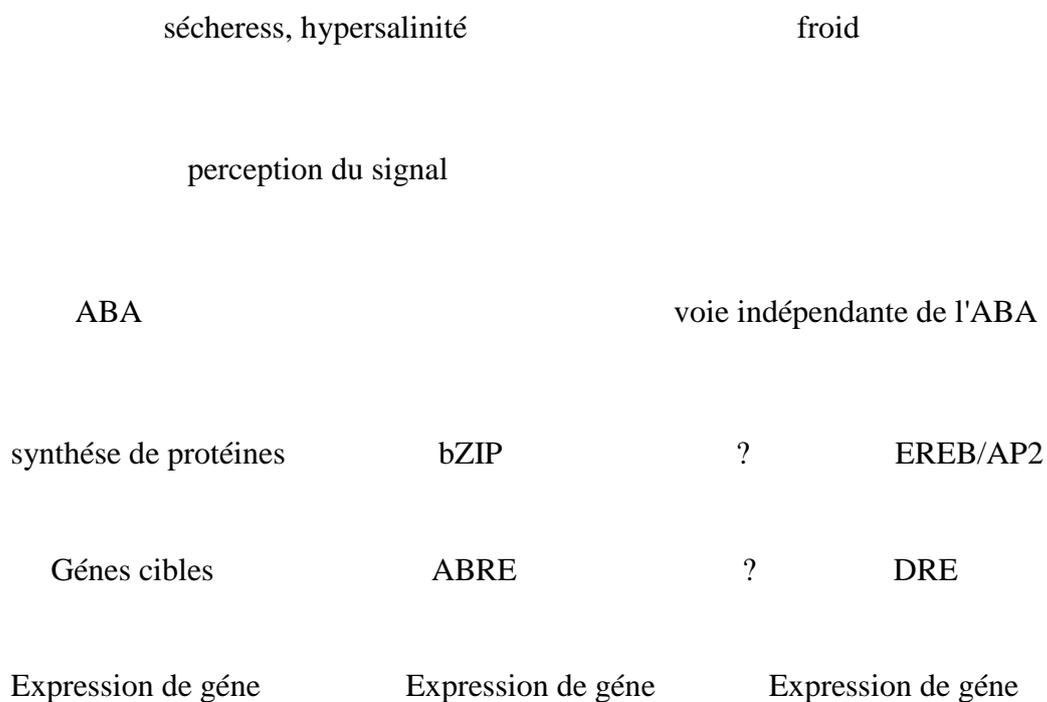
- l'expression des gènes du stress codant des protéines qui gèrent la situation de stress en réparant ou en maintenant l'homéostasie cellulaire.

Les changements de l'expression génique qui se produisent au niveau cellulaire sont intégrés dans la réponse de la plante entière. L'importance et la rapidité de la réponse cellulaire au stress dépendent de la durée et de l'intensité du stress (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2002).

- **Voies de transduction dépendantes et indépendantes de l'ABA**

Le stress abiotique induit une augmentation des niveaux d'ABA, qui joue un rôle important dans la tolérance des plantes à la sécheresse, aux salinités élevées et au froid (Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1997). 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). Il existe également des gènes induits par un stress mais qui ne répondent pas à un apport exogène d'ABA. Cela indique que la réponse au stress se fait via deux types de voies de transduction :

- dépendantes de l'ABA (voies de transduction I et II),
- indépendantes de l'ABA (voies de transduction III et IV). (Campalans *et al* 1999).



Réponse et tolérance au déficit hydrique

**Figure 11** : les deux types de voies de transduction

- **Expression de gènes de tolérance au stress abiotique**

Le blé est exposé à de divers stress abiotiques. Comme la salinité et le stress hydrique qui affectent les conditions de croissances et de développements. La tolérance globale d'une plante au stress abiotiques apparait comme le résultat de nombreuses modifications phénologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, du développement et de la production (Hsissou, 1994).

Les changements qui se produisent au niveau du métabolisme primaire font partie de la réponse générale au stress. En effet, de nombreux gènes qui varient au cours du stress hydrique varient de la même manière pour d'autres stress environnementaux (Deepika et Anil, 1999). Lors d'un stress, il existe un assortiment de gènes pouvant être exprimés ou réprimés ; 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 produits des gènes induits en conditions de stress hydrique en deux groupes :

- Le 1er groupe : comporte 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 des NOS et ROS et diverses protéases.
- Le 2ème groupe : 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.
- **Accumulation des osmolytes**

Afin de se protéger contre un stress osmotique en conditions stressantes, les plantes synthétisent en grande quantité des solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement

solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique, (Farooq et al, 2009). Ils s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, Leur principal rôle étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant de l'intérieur vers l'extérieur) 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 (Tuteja, 2005) on cite parmi eux :

- **Les Sucres et leurs dérivés**

Si les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils ont également un rôle non énergétique d'osmorégulateur et d'osmoprotectants. En effet Ces osmotocums participent eux aussi au maintien de la balance de la force osmotique, pour garder la turgescence au niveau des feuilles de blé en conditions de stress (Najdjm., 2008). Les sucres sont qualifiés d'osmolytes compatibles. Les osmolytes compatibles s'accumulent principalement dans le cytosol. Un osmolyte compatible est une molécule qui reste exclue de la surface d'une protéine et de sa sphère d'hydratation proche, qui tend à stabiliser sa structure spatiale, elle protège les membranes contre la déshydratation (Rhodes, 1987). L'accumulation de sucres tels que 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), permettant aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

- **Mannitol**

Le Mannitol est la forme réduite du mannose. Ce sucre alcool se retrouve très largement distribué chez les plantes. 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.

- **Proline**

L'accumulation de la proline n'est pas spécifique au déficit hydrique, elle s'accumule également sous l'effet de la salinité (Stewart et Larher, 1980), des basses températures (Chu et

al 1978) et des hautes températures (Paleg et *al.*, 1981). L'étude des relations entre tolérance à la contrainte hydrique et accumulation de la proline suppose donc que soit écartée toute éventualité d'intervention d'autres contraintes provoquant également des augmentations de teneur en proline (excès thermiques, salinité). La proline joue un rôle d'osmoticum qui améliore la tolérance aux stress. Cette accumulation régule le pH cytoplasmique et constitue une réserve d'azote utilisable par la plante en conditions de stress (Tal et Rosenthal, 1979). L'accumulation de la proline chez les plantes soumises à des contraintes physiques a fait l'objet de nombreuses études et a été même préconisée par plusieurs auteurs comme test précoce de sélection pour la tolérance au stress.

- **Glycine-bétaïne**

La synthèse de la bétaïne augmente considérablement lorsque l'organisme est exposé à des facteurs environnementaux qui modifient les conditions internes des cellules. Ces conditions défavorables peuvent être créées par des stress tels que la chaleur, la salinité, la sécheresse ... (Neffar, 2013). Les méthodes d'action de ces osmoprotecteurs ne sont pas encore toutes élucidées mais il est évident que, jusqu'à un certain point, la bétaïne agirait comme un "capteur d'eau" qui permettrait de stabiliser la conformation des protéines, leur permettant ainsi d'être fonctionnelles lorsque les conditions sont préjudiciables (Vinocur et Altman, 2005).

Par ailleurs, la régulation des réponses aux stress abiotiques peut aussi se faire par l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique, l'éthylène, le calcium 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).

#### **4.1.5. Gaba-shunt ( $\Delta$ -acide amine butyrique)**

Le  $\Delta$  acide aminé butyrique (GABA) est synthétisé par la glutamate décarboxylase (GAD), une enzyme localisée dans le cytosol. Le GABA est métabolisé par deux protéines mitochondriales du GABA-shunt, la GABA Transaminase (GABA-T) et la Semi Aldéhyde Succinique Déshydrogénase (SSADH), en deux étapes avant d'entrer le cycle de Krebs (Snedden et *al* 1996). La GAD est une enzyme calcium-calmoduline dépendante, elle s'active sous stress, en modifiant la concentration du  $Ca^{++}$  du cytosol et induisant une augmentation du GABA (Baum et *al.*, 1993; Mazzucotelli et *al.*, 2006). Le SSADH est régulé par l'ATP et le NADH, ce qui suggère que le contrôle du GABA shunt dépend de l'énergie mitochondriale.

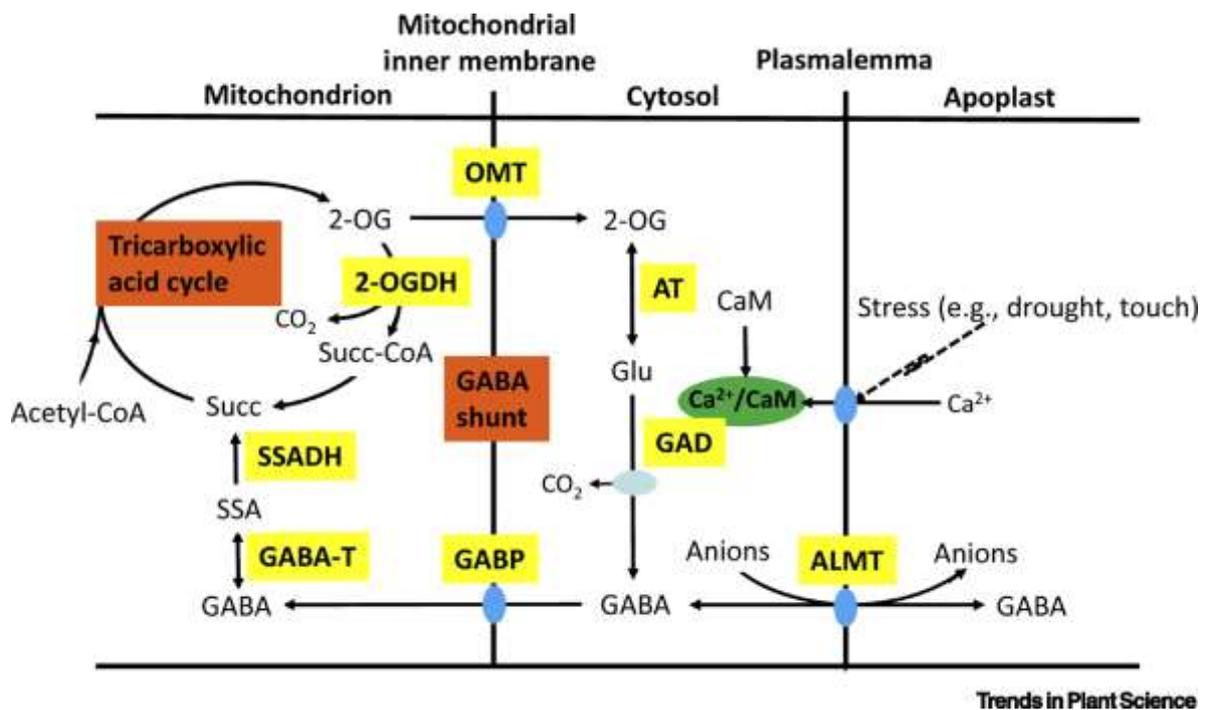


Figure 12 : le controle du GABA shunt ( Life sci, 2017)

- **Enzymes de détoxication**

Les cellules stressées, au même titre que les cellules non stressées, produisent des composés oxydants, éliminés par le système de défense des plantes. Leur production et leur dégradation sont en équilibre, dans les cellules non stressées. L'une des conséquences des stress environnementaux, y compris le stress hydrique, est une augmentation de la quantité des espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui endommagent les structures cellulaires par oxydation (Zerrad et *al.*, 2008 ; Mathur et *al.*, 2008). Afin de contrôler le niveau des ROS et protéger leurs cellules, les plantes ont développé un système de défense antioxydant crucial, pour le maintien de l'intégrité des systèmes photosynthétiques lors d'une contrainte hydrique. Parmi les enzymes du système antioxydant on peut citer : les superoxydes dismutases (SOD), les catalases (CAT), les glutathions peroxydases (GPX), les ascorbates peroxydases (APX) (Battagland., 2010).

- **Hormones : Acide abscissique**

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'augmentation de la concentration en l'acide abscissique (ABA) dans la partie aérienne ou la réduction en cytokinine est parmi les réponses physiologiques provoquées par le stress salin. Selon des études récentes, l'ABA exogène peut augmenter la tolérance au froid des plantes en augmentant la teneur en sucres solubles, en proline, la rétention d'eau et la photosynthèse. Ceci diminue la peroxydation des lipides membranaires et les lésions de la membrane cellulaire (Hang *et al.*, 2015).

- **Expression des protéines sous conditions de stress environnemental**

Les protéines de stress jouent un rôle dans l'adaptation de la plante et de ce fait de nombreux chercheurs abordent la tolérance 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.

Le processus d'acclimatation diffère d'une espèce à l'autre mais, implique souvent l'accumulation de protéines protectrices, notamment les protéines Late embryogenesis abundant (LEA), les protéines antigélatantes (AFP) et les protéines cold shock (CSP) (Ruelland *et al.*, 2009). La COR15A est la protéine LEA la mieux caractérisée qui réside à la surface de la membrane pendant la déshydratation et stabilise le stress dû au gel des membranes cellulaires (Liu *et al.*, 2015). Les AFP se lient aux surfaces spécifiques des cristaux de glace en formation et inhibent leur croissance (Wenet *et al.*, 2016). Les CSP sont composés d'un seul domaine de cold shock (CSD) et fonctionnent comme des chaperons d'ARN dans les bactéries et les plantes (Nakaminami *et al.*, 2005). CSP2 et CSP3 d'*Arabidopsis* sont d'importants régulateurs de tolérance au gel (Sasaki *et al.*, 2013).

- **Protéines MIP (Major Intrinsic proteins) : aquaporines**

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). Les gènes codant les protéines membranaires intrinsèques représentent environ 25% du génome (Stevens *et al.*, 2000), reflétant ainsi l'importance de cette classe de protéine. Le passage aisé de l'eau à travers les membranes, a longtemps été considéré comme un phénomène de simple diffusion, à travers la bicouche lipidique, ce qui n'explique pas à lui seul, la grande perméabilité des biomembranes (Chaumont., 2010).

La découverte des protéines intra membranaires, plus intéressante encore, les aquaporines peuvent intervenir dans la réponse des plantes à divers stress biotiques, en effet, les stimuli environnementaux incluant, la sécheresse et la salinité, peuvent réguler l'expression des PIPs et des TIPs au niveau des transcrits, Mais aussi au niveau protéique. Toutefois, la modulation de l'expression des gènes AQP en réponse à divers stress de déshydratation, appuie leur implication présumée dans la tolérance au stress hydrique et salin. Les MIP (pour Major Intrinsic Proteine), ont aboutit à une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires, responsables du transport transmembranaire chez les plantes (Maurel., 1997).

Les MIP forment des canaux transmembranaires, assurant le transport passif de petites molécules polaires telles que : l'eau. La perméabilité des membranes dépend de l'interaction protéine-membrane ou de la phosphorylation/ déphosphorylation de ces dernières. Les MIP responsables du transport spécifique de l'eau sont nommés aquaporines (Forrest., 2009). 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).

- **Protéines déhydrines : LEA**

Les LEA (Late Embryogenesis Abundant) constituent une famille multigénique dont la majeure partie des protéines sont cytosoliques et hydrophiles (Garay Arroyo et *al.*, 2000). Les déhydrines sont caractérisées par une large gamme de masses moléculaires 9-200 KDa (Hamla, 2016). ce sont des protéines en majorité très hydrophiles qui semblent impliquées dans la protection des structures cellulaires, ce qui en fait des protéines potentiellement très importantes dans la vie des cellules. Elles sont très nombreuses et diverses et forment un très vaste ensemble de familles de protéines. Les LEA sont riches en glycine et les résidus de lysine, mais pauvres en cystéine et tryptophane (Allagulova et *al.*, 2003) et de ce fait elles résistent à la dénaturation thermique et à la dénaturation acide. La particularité de toutes les déhydrines consiste au partage de trois domaines hautement conservés : le segment-K présent dans toutes les déhydrines et qui est riches en lysine, du côté C-terminal, (séquence hautement conservée), ainsi que le segment Y et une chaîne de sérines contiguë ou segment-S. Les protéines DHNs présentent une grande diversité concernant le nombre et l'ordre de leur segment YSK ; la caractérisation biochimique de ses différentes formes, permettra la clarification de ces différences et la détermination de leur implication fonctionnelle.

Les LEA, forment un groupe remarquable de protéines induites par le stress hydrique et qu'on trouve chez toutes les plantes (Campbell et Close, 1997), elles n'ont pas de fonctions enzymatiques, mais elles sont très efficaces dans la protection de membrane cellulaire et des protéines par des structures quaternaires (Close, 1996). Ramanjulu et Bartels, (2002) ont proposé que ces protéines puissent jouer un rôle en protégeant les structures cytoplasmiques pendant la déshydratation. Ces protéines sont synthétisées et accumulées pendant les périodes du stress hydrique et après stress osmotique dans tous les organes de la plante.

Ces protéines peuvent protéger les autres macromolécules ou structures cellulaires aidant à maintenir l'intégrité des membranes cellulaires (Longxing et al, 2010). McCubbin et Kay, (1985) ont montré que la protéine LEA 'Em' de blé tendre (*Triticum aestivum*) était considérablement plus hydratée que la plupart des protéines globulaires. 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). Plusieurs autres protéines LEA ont été identifiées chez différentes espèces végétales et elles ont montré une importance dans la tolérance au froid ou à la congélation (Houde et *al.*, 2004).

- **Protéines HSP : heat shock proteins**

En condition de stress thermique, la cellule active l'expression de protéines spécialisées connues sous le nom des chaperonnes ou de protéines de choc thermique (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 constituent des composants majeurs impliqués dans le maintien de l'homéostasie cellulaire en conditions normales et de stress, elles jouent un rôle dans l'adaptation des plantes au stress. 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 HSP jouent un rôle critique dans la régulation de la qualité de certaines protéines (structure, assemblage, repliement), elles les entretiennent après leur dénaturation suite à un stress thermique. 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). Les protéines HSP70 protègent les protéines contre la dénaturation, préviennent l'agrégation des protéines dénaturées 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 chaperonnes 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.

- **Quelques exemples d'Utilisation de ces approches biotechnologiques dans l'amélioration du blé**

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.

L'emploi de ces techniques de biotechnologies végétales s'est avéré efficace pour faire des progrès dans la compréhension des mécanismes intervenants dans la tolérance aux stress (Benderradji, 2013). L'identification de gènes induits en condition de stress, constitue une approche très prometteuse en amélioration des plantes. En effet, l'isolement de gènes candidats et leur caractérisation devrait permettre à court terme leur transfert à d'autres fonds génétiques plus performants et qui sont généralement plus sensibles aux stress abiotiques.

De nombreux sélectionneurs de céréales visent l'intégration des nombreuses techniques de génétique, de biologie moléculaire et de biotechnologies, développées au cours des dernières années, dans les schémas traditionnels de production et d'amélioration génétique du blé. Ces biotechnologies ont élargi l'éventail des possibilités d'intégration qui s'offrent au phytogénéticien tout en modifiant les méthodologies de croisements, de sélection, d'évaluation et de mise en marché de semences améliorées. L'accessibilité de l'ADN génomique joue un rôle très important dans la régulation de la transcription. En effet, l'ADN génomique est une molécule dynamique qui subit des modifications organisationnelles et structurales en réponse aux stimuli.

La sélection assistée par des marqueurs (SAM) devient de plus en plus un complément nécessaire aux schémas de sélection classique d'amélioration des céréales (Hospital, 2001). Les marqueurs sont, en effet, considérés comme des caractères liés au caractère principal à sélectionner. (Paterson et *al.*, 1991), montrent l'existence de QTL (Quantitative Traits Loci) spécifiques pour l'adaptation à certains milieux. Pour obtenir donc, des variétés stables, il faut accumuler dans un même fond génétique, le maximum de QTL d'adaptation. La SAM devrait permettre de construire plus rapidement et avec plus de sécurité de tels génotypes.

## **CONCLUSION**

## **Conclusion**

La production du blé en Algérie ne parvient pas à satisfaire la demande des consommateurs en forte augmentation, et à cause des différents types de stress abiotiques, ce qui conduit à des importations régulières.

L'amélioration génétique de cette céréale reste basée sur la recherche d'une meilleure tolérance aux stress abiotiques, pour adapter la plante à la variabilité du milieu afin d'augmenter et de stabiliser sa productivité.

Les plantes tel que le blé soumises aux stress abiotiques montrent des changements radicaux au niveau de leur métabolisme, via des changements au niveau de la structure, via de l'organisation cellulaire et de la plante entière. La modification du métabolisme en réponse au stress est essentiellement due à une modification de la régulation des gènes, de nombreux gènes sont soit surexprimés ou sous-exprimés sous conditions du stress. C'est pourquoi, les améliorations des techniques d'analyses différentielles ont été d'une importance capitale pour l'étude des phénomènes de réponse et d'adaptation des plantes aux stress abiotiques.

Plusieurs mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires impliqués dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques. L'étude de tolérance du blé au stress étant un phénomène complexe faisant intervenir de nombreux gènes, l'approche de génétique directe qui passe par la décomposition d'un caractère quantitatif en éléments plus simples à hérédité peut fournir un très bon outil d'analyse, compte tenu de la disponibilité de carte génétique saturée chez de nombreux organismes.

Actuellement, Il est indispensable de combiner les approches physiologique, biochimique, génétique, ainsi que les techniques de biologie moléculaire afin d'avoir une approche intégrée des phénomènes qui régissent la réponse au stress, et de pouvoir identifier les gènes les plus fortement impliqués dans la tolérance. Il devient donc important de développer différentes méthodes ou techniques pour améliorer les performances de blé en termes de rendements, de qualité et de valeur nutritionnelle en conditions des stress abiotiques.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## Liste des références

- **AAINB. 2003.** Le Blé. Association Nationale des Professeurs de Boulangerie <http://aainb.com/le-ble/>
- **Agastian, P., Kingsley, S. J., & Vivekanandan, M. (2000).** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38(2), 287-290.
- **Akkaya, A., Dokuyucu, T., Kara, R., Akcura, M.,(2006).** Harmonization ratio of post- to pre anthesis durations by thermal times for durum wheat cultivars in a Mediterranean environment, pp 404–408.
- **Al Khatib, K., and Paulsen G.M., (1984).** Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Plant Physiol.* 61: 363-368.
- **Allagulova, C. R., Gimalov, F. R., Shakirova, F. M., & Vakhitov, V. A. (2003).** The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry (Moscow)*, 68(9), 945-951.
- **Ammar, M. (2015).** Organisation de la chaîne logistique dans la filière céréales en Algérie états des lieux et perspective. Thèse de Doctorat de CIHEAM Montpellier, pp: 17-20.
- **Amrouche I, Mesbah El-kahina A. (2017).** Effet du stress abiotique sur l'accumulation des protéines totales chez deux variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine, 2017, p 96.
- **Araus JL., Amado T., Casadesus J., Asbati A. et Nachit MM.. 1999.** Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant*
- **Arif F. (2015).** Effets du stress salin et d'osmoprotecteurs naturels sur la germination de blé dur (*Triticum durum*) inoculé par *Pseudomonas fluorescens*. Thèse de Doctorat. Algérie : Université Ferhat Abbas Sétif 1, p 205.
- **Assem, N., El Hafid, L., Haloui, B., & El Atmani, k. (2006).** Effets du stress hydrique appliqué au stade trois feuilles sur le rendement en grains de dix variétés de blé cultivées au Maroc oriental. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 17 (4) : 499-505.
- **BABI. (2005).** contribution à l'étude de la fertilisation azotée et potassique sur blé dur (*Triticum durum* L. Var-SIMITO) sous pivot à Hassi ben abdallah (Ouargla) mémoire d'Ingénieure INA. pp4-10.
- **Badraoui H, Meziani S. 2019.** Effet de la contrainte saline sur la germination et la croissance de quelques variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université 8 Mai 1945 Guelma, p 248.
- **Bajji M., (1999).** étude des mécanismes de résistance au stress hydrique chez le blé dur: caractérisation de cultivars différant par leurs niveaux de résistance à la sécheresse et de variants somaclonaux sélectionnés In vitro. Thèse de doctorat. Univ. Louvain.
- **Baldy C. (1992)** Effet du climat sur la croissance et le stress hydrique du blé en Méditerranée Occidentale. In Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne, diversité génétique et amélioration variétale. Montpellier, 1992.
- **Barcelo A., and Sevilla F., 2001.** Antioxidant systems and  $O_2/H_2O_2$  production in the apoplast of *Pisum sativum* L. leaves: its relation with NaCl induced necrotic lesions in minor veins.

Plant Physiol., 127: 817-31.

- **Baum, G., Chen, Y. A. L. I., Arazi, T., Takatsuji, H., & Fromm, H. (1993).** A plant glutamate decarboxylase containing a calmodulin binding domain. Cloning, sequence, and functional analysis. *Journal of Biological Chemistry*, 268(26), 19610-19617.
- **Baxter, A., Mittler, R., & Suzuki, N. (2014).** ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of experimental botany*, 65(5), 1229-1240.
- **BEKHOUCHE H, (1992).** Etude de la germination de quelques lignées de pois chiche, soumis à la salinité .Croissance anatomie des racines. Mémoire D.E. S, Biol. Vég, Université d'Oran.
- **Belaid D., 1996.** Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed. Office des publications
- **Ben Ahmed, C., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhriss, M., & Ben Abdullah, F. (2010).** Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(7), 4216-4222.
- **Benamara Hadjira Et Djotni Sarra., (2018).** ; Etude D'optimisation De La Fertilisation
- **Benderradji, L. (2013).** Selection In vitro pour la tolérance aux stress salin et thermique chez le ble tendre (*Triticum aestivum* L.).
- **Benkhellef I. (2016).** Stratégies génomiques pour une meilleure tolérance au stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.).Université des Frères Mentouri Constantine 1Mémoire. 1-22 p.
- **Benmakhlouf Z. (2018).** Etude de l'effet des phytohormones sur la croissance du blé dur (*Triticum durum* Desf.) var. Kebir cultivée dans des conditions salines. Mémoire de Master. Algérie : Université des Frères Mentouri Constantine1, p 152.
- **Blouet A. Gaillard B. Masse J. (1984).** Le gel et les céréales. Exemple d'étude des risques du gel hivernal en Lorraine. *Perspectives Agricoles*, 85 :20-25.
- **Blum A. 1996.** Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20:pp.135-148.
- **BLUM A., 1989-** osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Corp Sci. Vol. 29*, pp 230-233.
- **Blumwald, E., Grover, A., & Good, A. G. (2004, September).** Breeding for abiotic stress resistance: challenges and opportunities. In *New directions for a diverse planet*". *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia*.
- **Bonjean, A., et Picard, E. 1990.** Les céréales à paille origine, historique, économie et sélection. Eds Nathan, 235 p.
- **Bouchabke O., Tardieu F., Simonneau T., (2006).** Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water saturated soil. *Plant Cell and Environment*. 29: 1138-1148.
- **Boulal H., Zaghouane O., EL Mourid M. et Rezgui S., 2007** - Guide pratique de la
- **Boumdouha S, Krim K. (2019).** Quelques Caractères physiologiques et morphologiques de tolérance de blé dur (*Triticum durum* Desf.) de deux génotypes (WAHA et GTA) à la salinité. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 79.
- **Bourizq Z. (2019).** Caractérisation phénotypique et génotypique des germoplasmes de blé

(*Triticum aestivum* L.) vis-à-vis de la salinité [En ligne]. Mémoire de Master. Maroc : Université Moulay Ismail, , p 92. Disponible sur

- **Boyeldieu J. (1999).** Encyclopédie des techniques agricoles : production végétale-Blé Tendre Ed : Paris.20-20.
- **Bozzuni A (1988).** Origin, Distribution, And Production Of Durum Wheat Whith
- **Brahimi Rahimi H. (2017).** Variations phénotypiques pour la tolérance aux stress salin et hydrique chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf - M'Sila, p 76.
- **Braun V., Buchner O., et Neuner G. (2002).** Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*, 40(4), 587-595.
- **Bray E, Bailey-Serres J, Weretinlyk E. 2000.** Responses to abiotic stresses In : *Biochemistry and Molecular Biology of plants* . Buchanan W, Gruissem W, Jones R, Eds . 2000 American Society of plant physiologists. P: 1158-1203
- **Cadi, A. (2005).** Caractérisation des zones céréalières potentielles à travers le nord d'Algérie. *Céréaliculture N°44-1er Semester* : 36-39.
- **Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., (1999).** Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. The Haworth Press Inc., New York, pp: 351–377.
- **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.
- **Campbell, S. A., & Close, T. J. (1997).** Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits. *The New Phytologist*, 137(1), 61-74.
- **Cauderon., (1979).** Etudes des relations physiologiques chez le blé : cytogénétique et biochimique .Journées d'études .Biochimie et génétique du blé .INRA. Paris .Pp30-33.
- **Chaumont, F., & Tyerman, S. D. (2014).** Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant physiology*, 164(4), 1600-1618.
- **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: 854-860.
- **Chu, T. M., Jusaitis, M., Aspinall, D., & Paleg, L. G. (1978).** Accumulation of free proline at low temperatures. *Physiologia Plantarum*, 43(3), 254-260.
- **CIC (2019).** Conseil International des Céréales. <https://www.igc.int/fr/>
- **Clement G. et Parts J., (1970).** les céréales. collection d'enseignement agricole. 2ème Ed. 351 p.
- **Close .T.J; (1996).** Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologiplantarum*, 97(4), 795-803.
- **Combe.L et Picard.D. (1994).** Elaboration des rendements des principales cultures annuelles. Editions INRA. 191 pages. commerce international des céréales, Bilan de la campagne

céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Condon AG., Richards RA., Rebetzke GJ., Farquhar GD.. 2004.** Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Botany*, 55: pp.2447-2460.
- **Cook J., Johnson V.A., Allan R. E., 1991.** Le blé. In : Greef M.W. (Eds). Méthodes traditionnelles de sélection des plantes: un aperçu historique destiné à servir de référence pour l'évaluation du rôle de la biotechnologie moderne. Organisation de coopération et de développement économiques, Belgique, 27-38p.
- **Crystel L., 2014.** Le marché du blé dur : service agronomie- Economie Environnement. Mercredi 06 Février 2014. Édition : ARVALIS. n. 79.
- **Davidson, D. J., & Chevalier, P. M. (1990).** Pre-anthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci*; 30 : 832-6.
- **Debaeke, P., Puech, J., & Casals, M. L. (1996).** Elaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. I. Etude en lysimètres. *Agronomie*, 16 : 3-23.
- **Deepika, M., & Anil, G. (1999).** Transcript levels of genes encoding various glycolytic and fermentation enzymes change in response to abiotic stress. *Plant Sci*, 146, 41-51.
- **Djellad K., (2017),** Contribution A L'étude De L'influence Des Mauvaises Herbes Sur Les Rendements Des Cereales Dans La Region De Tlemcen, Memoire De Master, Universite De Tlemcen.
- **Drevon J.J., Saadallah K., Hajji M., Abdelly C. (2001)** . "Genotypic variability for tolerance to salinity of N<sub>2</sub>-fixing common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) ", *Agronomy*, 21, 675-682.
- **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.
- **Dupant F., Guignard J. (2012).** Botanique, les familles des plantes. In : 15<sup>ème</sup> Edition, el sevier masson. 13-21.
- **El Madidi S et Zivy M. (1993).** Variabilité génétique des protéines de choc thermique et thermo-tolérance chez le blé. In : Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire des gènes. Edition AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. pp 173-181.
- **Ellis .R. J; (1990).** Molecular chaperones: the plant connection. *Science*, 250(4983), 954-959.
- **Farooq M., Ahid A.W., Obayashi N.K., Uita D.F., Asra D., (2009).** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. P:4.
- **Feillet .P. (2000).** Le grain de blé : Composition et utilisation. Editions Quae. INRA, Paris, p23-25-308.
- **Forrest, K. (2008).** Investigation of the gene family encoding aquaporins, the protein channels regulating water movement, in wheat. Environment and Biotechnology Centre, Faculty of Life and Social Sciences, Swinburne University of Technology.
- **Foudili D, Gasmi A.** Stress de la sécheresse chez quatre variétés du blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Un examen sur quelques caractéristiques morphologiques et sur les pigments [En ligne]. Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Boudiaf- M'Sila, 2017, p 78. Disponible
- **Garay-Arroyo, A., Colmenero-Flores, J. M., Garcarrubio, A., & Covarrubias, A. A.**

- (2000). Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit. *Journal of Biological Chemistry*, 275(8), 5668-5674
- **Gate P., (1995).** Ecophysiologie du blé : de la plante à la culture. Ed Lavoisier. 78-81-429p.
  - **Gautier J. (1991).** Notation d'agriculture. Ed. Gautier, Paris, pp575.
  - **Grandcourt M.C., Prats J. (1971).** Les céréales. Ed. J.B Bailliers et Fils, 360 p
  - **Grennan A. K., 2006.** High Impact Abiotic Stress in Rice. An «Omic» Approach; *Plant Physiology*, April 2006, Vol. 140, pp. 1139-1141.
  - **HAJLAOUI M, DENDEN. BOUSLAM A. (2007).** Etude de la variabilité intra spécifique de tolérance au stress salin du pois chiche (*cicerarietinum L.*) au stade de germination. *TROPICULTURA*, 35, 3pp168-173.
  - **Hamla C.,(2016).** Caractérisation des gènes de tolérance à la sécheresse chez le blé dur : étude du rôle des déhydrines et des aquaporines. Thèse. Université Mentouri, Constantine Faculté de biologie Département de Biologie Végétale et Écologie. p32-33.
  - **Hasegawa P.M., Bressan R. A., Zhu J. K. and Bohnert H. J., 2000.** Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 463-499. - **Hernandez J.A., Ferrer M.A., Jimenez A., Ros-**
  - **Hauchinal R.R., J.P. Tandon, P.M. Salimath (1994).** Variation and adaptation wheat varieties to heat tolerance in Peninsular India. In: Saunders, D. A. and G. P. Hettel EDS, *Wheat in heat stressed environments, irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems*, Mexico, D.F., Cimmyt, 175- 183
  - **Hegarty, T. W., & Ross, H. A. (1978).** Differential sensitivity to moisture stress of seed germination and seedling radicle growth in calabrese (*Brassica oleracea var. italica*) and cress (*Lepidium sativum*). *Annals of Botany*, 42:1003–1005.
  - **HERRERO J. ET SYNDER L. (1997).** Aridity and irrigation in argon, Spain. *Journal of aride envirennements* 35 Spain. Pp 535-547.
  - **Hillel D., 2000.** *Salinity Management for Sustainable Irrigation*. The World Bank, Washington, D.C.
  - **Hireche, YA. (2006).** *Réponse de la luzerne (Medicago sativa L.) au stress hydrique et à la profondeur de semis*. Mémoire de mastère, Batna, Algérie: Université Al Hady Lakhdar-Batna.
  - **Hopkins, W. G. (2003).** *Physiologie végétale*. 2ème édition. De Boeck, Bruscelles: 61-476.
  - **Hospital, F.,(2001).** Size of donor chromosome segments around introgressed loci and reduction of linkage drag in marker-assisted backcross programs. *Genetics*, 158: 1363 -1379.
  - **Houde M., Dhindsar R., Sarhan F. 1992.** A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. *Mol Gen Genet*, 234. P: 43-48.
  - **Hsiao T.C., Acevedo E., 1974-** plant responses to water deficits, wwater use. Efficiency and drought resistance. *Edit. Agric. Meteorol.* Vol.14, pp 59-84.
  - **Hsissou D. (1994).** Sélection In vitro et caractérisation de mutants de blé dur tolérants à la sécheresse. Thèse de doctorat. Univ. Catholique de Louvain.
  - **Ibrahim A.M.H. et Quick, J.S., (2001).** Genetic control of high temperature tolerance in wheat as measured by membrane thermostability. *Crop Sci.* 41: 5. 1405-1407p

- **Jean-Pierre A. Philippe D. Bernard I. Gilles L. Bernard S. François T. Alban T, 2006 .** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA. France. 72 p.
- **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.
- **Kameli A., Losel DM., 1996.** Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytol.*, 132: pp.57-62.
- **Kara Y. (2001).** Etude de caractères morphophysologiques d'adaptation à la sécheresse du blé dur et de quelques espèces apparentées, Intérêt potentiel de ces espèces pour l'amélioration de ces caractères. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Constantine, 402p
- **Kara, Y., & Bellkhiri, C. (2011).** Etude des caractères d'adaptation au déficit hydrique de quelques variétés de blé dur et d'espèces sauvages apparentées: intérêt potentiel de ces variétés pour l'amélioration de la production. *Courrier du Savoie*, N°11, 119-126.
- **KHALFAOUI JLB., 1985-** conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction des mécanismes physiologique Oléagineux; vol.40, pp 329-334.
- **Kreps, J. A., Wu, Y., Chang, H. S., Zhu, T., Wang, X., & Harper, J. F. (2002).** Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant physiology*, 130(4), 2129-2141.
- **Laberche J.C. (2004).** La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris, p154 -163.
- **LARCHER, W, 2001.** *Physiologie plant ecologie*. 4 the edition .Ed. Based on the translation of the third edition. 350.
- **Laurent H. Sané P, 2007 .** Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie. Concept et application*. Ed. Quae. Paris. 246p.
- **Levitt J., (1985).** Relationship of dehydration rate to drought avoidance, dehydration tolerance and dehydration avoidance of cabbage leaves, and to their acclimation during drought - induced water stress. *Plant Cell Environ* .8.287-96.
- **Liu, J., Wang, H., & Chua, N. H. (2015).** Long noncoding RNA transcriptome of plants. *Plant biotechnology journal*, 13(3), 319-328.
- **Madhava Rao K.V., Raghavendra A. S. et Janardhan Reddy K. 2006.** Printed in the Netherlands. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer: 1-14p.
- **Malasses L., 1996.** *Economie de production et de consommation*; Ed ujas; pp 32-40.
- **Maloufi, A. (1991).** Contribution à l'inventaire de l'entomofaune des céréales et des grains stockés dans la région de Batna.
- **Mathur, P., Vadez, V., & Sharma, K. K. (2008).** Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant cell reports*, 27(3), 411-424.
- **Maurel .C, Chrispeels .M.J; (2001).** Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant physiology*, 125(1), 135-138.
- **Maurel, C. (1997).** Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual review of plant biology*, 48(1), 399-429.

- **Mazouz L.,(2006).** Etude de la contribution des paramètres phéno- morphologiques dans l'adaptation du blé dur (Triticum durum Desf.) dans l'étage bioclimatique semi-aride .Mémoire de Magistère. Université Hadj Lakhdar Batna.
- **Mazzucotelli, E., Belloni, S., Marone, D., De Leonardis, A. M., Guerra, D., Di Fonzo, N., ... & Mastrangelo, A. M. (2006).** The E3 ubiquitin ligase gene family in plants: regulation by degradation. *Current genomics*, 7(8), 509-522.
- **Mahajan, S., Pandey, G.K., and Tuteja, N. 2008.** Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Arch.Biochem. Biophys.* 471(2) : 146–158. doi:10.1016/j.abb.2008.01.010. PMID:18241665.
- **McCubbin W., Kay C. 1985** .Hydrodynamic and optical properties of the wheat Em protein. *Can J Biochem*, 63. P: 803 - 810.
- **Mekhlouf A., Bouzerzour H., Dehbi F., & Hannachi A., (2001).** Rythme de développement et variabilité de réponses du blé dur (Triticum durum Desf.) aux basses températures. Tentatives de sélection pour la tolérance au gel. In *Proceeding Séminaire sur la valorisation des milieux semi-arides*. Oum El Bouaghi, 23 : 75-80
- **Mouellef .A. (2010).** Caractères physiologiques et biochimiques de tolérances du blé dur (triticum durum Desf.) au stress hydrique. Mémoire, université mentouri, constantine Faculté de biologie, Département de Biologie Végétale et Ecologie, p10-11.
- **Mouellef .A. (2019).** Etude comparative de l'accumulation d'osmolytes et des pigments chlorophylliens, en conditions de stress hydrique chez le blé dur (Triticum durum Desf.). Thèse de Doctorat en science. Université des frères Mentouri, Constantine.
- **Moule C. (1998).** Céréales technique d'avenir, pyrotechnies spéciale, Bases Scientifique et techniques de la production des principales espèces de grande culture en France, Ed : la maison rustique, Paris, 313p.
- **NAIMA, B. D., TAHAR, H. M., & AREZKI, M. (2011).** EFFET D'UN APPORT DE PHOSPHORE SUR UNE CULTURE DE BLÉ TENDRE CONDUITE EN CONDITIONS IRRIGUÉES. *Revue des bio ressources*, 1(1), 8-8.
- **Najdjm, B., El jaafari, S., jlibène, M., Jacquemin, J. M. (2008).**, Application des marqueurs moléculaires dans l'amélioration du blé tendre pour la résistance aux maladies et aux insectes. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 7: 17- 35.
- **Nakaminami, K., Sasaki, K., Kajita, S., Takeda, H., Karlson, D., Ohgi, K., & Imai, R. (2005).** Heat stable ssDNA/RNA-binding activity of a wheat cold shock domain protein. *FEBS letters*, 579(21), 4887-4891.
- **Naville M., (2005).** La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé. Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés ENS Cachan – département Biochimie et Génie Biologique Université Paris XI.
- **Neffar F.,( 2013).** Analyse de l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotique dans différents génotypes de blé dur (Triticum durum) et d'orge (Hordeum vulgare) soumis à la sécheresse. Thèse. Université Ferhat Abbas.Sétif.p :42-62-63.
- **Obaton M., 1995-** Differential sensitivity of the physiological mechanisms tonhydric deficit for soybean. INRA, Inter drought, 17.
- **[ONFAA]** Observatoire National des filières Agricoles et Agroalimentaires, 2015. Le

commerce international des céréales, Bilan de la campagne céréalière 2014/2015, 3-5p.

- **Ouanzar S. (2012).** Etude comparative de l'effet du semis direct et du labour conventionnel sur le comportement du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse Magister, Université de Sétif, 67 p.
- **Paleg L., Douglas T., Van Dal A., Keech D. 1981.** Proline, betaine and phenotypic traits. *New phytol.* 137. P: 61-74.
- **Partas et Clement-Grancourt. (1971) :** Les céréales. Ed J.B. Baillièrre et fils.
- Paterson, A. H., Tanksley, S. D., Sorrells, M. E., (1991). DNA markers in plant improvement. *Adv Agron*, 46: 39 - 90. protein 70 systems to reactivate a heat denatured protein. *Plant Physiol*, 122: 189- 198.
- **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 *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- **Plessis, A. 2009.** Analysis of *Arabidopsis thaliana* mutants affected in water deficit tolerance. Thèse Doct.
- **Ramanjulu S. Bartels D. 2002.** Drought and desiccation-induced modulation of gene relation to environmental stress. In: *The biochemistry of plants*, vol. 5: Amino acids and derivatives, Mifflin ed., Academic Press. P: 609-635.
- **Rawson D.M., Willmer A.J., Turner A.P.P., (1993).** Whole-cell Biosensors for environmental monitoring. *Biosensors*, 4: 299-311.
- **Rayburne , et Gill B.S. ,1985 -** Molecular evidence of the origin and evolution of chromosome 4A in polyploide wheats . *can. J , genet Cytol* : 246- 250.
- **Ramesh S.A., Shelp B.J., 2017.** *cell. Mol. Life Sci*; 74: 1577-1603.
- **Rebahi W, 2007 :** Effet de stress salin sur la germination de quelque variété de blé dur (*triticum durum* Desf).
- **Reguera, M., Bassil, E., & Blumwald, E. (2014).** Intracellular NHX-type cation/H<sup>+</sup> antiporters in plants. *Molecular plant*, 7(2), 261-263.
- **Renaud, A. 2014.** Depuis 50 ans, l'offre mondiale de céréales s'est régulièrement adaptée à la demande. *Agreste Synthèses – Grandes cultures –Céréales*, Janvier 2014, n. 229/2014, 7p. *Rev. Phytopathol*, 39:103-133. *rhizosphere. Lynch J. M.*: 11-34.
- **Robert D., Gate P., Couvreur F. (1993).** Les stades du blé. Editions ITCF. 28 p.
- **Rodríguez- Gamir, J., Intrigliolo, D. S., Primo- Millo, E., & Forner- Giner, M. A. (2010).** Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia plantarum*, 139(2), 159-169.
- **Ruelland, E., Vaultier, M. N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009).** Cold signalling and cold acclimation in plants. *Advances in botanical research*, 49, 35-150.
- **Sasaki T, Burr B (2000)** International rice genome sequencing project: the effort to completely sequence the rice genome. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 138-141

- **Schulze .E. D, Freibauer .A; (2005).** Carbon unlocked from soils. *Nature*, 437(7056), 205-206.
- **Shao H.B., Liang Z.S. Shao M.A. Sun S.M. & Hu Z.M. (2005).** Investigation of dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during two vegetative-growth stages at water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 43:221-227
- **Shinozaki .K, Yamaguchi-Shinozaki .K; (1997).** Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant physiology*, 115(2), 327.
- **Simões-Araújo, J. L., Rumjanek, N. G., & Margis-Pinheiro, M. (2003).** Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 33–41.
- **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.
- **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.
- **Snedden, W. A., Koutsia, N., Baum, G., & Fromm, H. (1996).** Activation of a Recombinant *Petunia* Glutamate Decarboxylase by Calcium/Calmodulin or by a Monoclonal Antibody Which Recognizes the Calmodulin Binding Domain (\*). *Journal of Biological Chemistry*, 271(8), 4148-4153.
- **Soltner D. (2005).** Les Grandes productions végétales 20 eme Ed coll.sci et Tec Agri, 21-140p.
- **Soltner D., (2000)** .Phytotechnie générale : les bases de la production végétales. Tome 1 : le sol et son amélioration. Sciences et techniques agricoles, 22ième édition, 467 p.
- **Soltner, D. (1990).** Les grandes productions végétales : Céréales, plantes sarclées, prairies.Coll. Sciences et Techniques agricoles. 17 ème Ed. 464 pages.
- **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.
- **Stael, S., Kmiecik, P., Willems, P., Van Der Kelen, K., Coll, N. S., Teige, M., & Van Breusegem, F. (2015).** Plant innate immunity–sunny side up?. *Trends in plant science*, 20(1), 3-11.
- **Stevens, T. J., & Arkin, I. T. (2000).** Do more complex organisms have a greater proportion of membrane proteins in their genomes?. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 39(4), 417-420.
- **Stewart, G. R., & Larher, F. (1980).** Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In *Amino acids and derivatives* (pp. 609-635). Academic Press.
- **Tahraoui S. (2016).** Effet des sels solubles sur la production de la biomasse et l'absorption des éléments minéraux chez l'orge (*Hordium vulgare*) et le blé dur (*Triticum durum*) [En ligne].Mémoire de Master. Algérie : Université Mohamed Khider Biskra, p 150.

- **Tardieu F. 1996.** Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant growth regulation*, 20: pp.93-104.
- **Trinchant, J. C., Boscari, A., Spennato, G., Van de Sype, G., & Le Rudulier, D. (2004).** Proline Betaine Accumulation and Metabolism in Alfalfa Plants under NaCl Stress. Exploring Its Compartmentalization in Nodules. *Plant Physiology*, 135: 1583-1594.
- **Tuteja N.,(2005).** Prokaryotic and eukaryotic: Essential molecular motor proteins for cellular machinery. *Eur. J. Biochem.* 271, 1835–1848pp.
- **Valdeyron L., (1961).** Ressources génétique des blés. *Revue scientifique française* p27-38.
- **Vinebrooke, Rolf D., et al. 2004.** Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS*. 104: 451-457
- **Vinocur .B, Altman .A; (2005).** Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-
- **Virlouvet .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.
- **Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007).** Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 61, 199–223.
- **Wall A.M., Ripley R. & Gale M.D. (1971).** The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homoeologous meiotic pairing. *Genet Res.* 18: 329 - 339 p.
- **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, S. J., Liu, Q. M., & Zhang, D. F. (2004).** Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, impact and rehabilitation. *Land degradation & development*, 15(2), 115-121.
- **Witcombe, J. R., Hollington, P. A., Howarth, C. J., Reader, S., & Steele, K. A. (2009).** Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture, *Phil. Trans. R. Soc.* 363 (B): 703-716.
- **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.
- **Zerrad, W., Maataoui, B. S., Hilali, S., El Antri, S., & Hmyene, A. (2008).** Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de ble dur. *Leb. Sci. J*, 9, 27-36.
- **Zerrounda M., (2012).** Approches physiologiques et métaboliques pour la sélection de variétés d'orge tolérantes vis-à-vis d'une contrainte saline. Thèse de doctorat. École Nationale Supérieure Agronomique -El Harrach –Alger Département d'Amélioration des Productions Végétales et Ressources Génétiques : 23-25.

- **Zhu, J. K. (2003).** Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current opinion in plant biology*, 6(5), 441-445.

**Titre** : Étude de tolérance du blé en réponse aux stress abiotiques : changements moléculaire.

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

**Résumé :**

Les céréales sont considérées comme une principale source de nutrition humaine et animale. Parmi ces céréales, le blé occupe une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie nationale. Les stress abiotiques imposent des limites à la croissance, au développement et au rendement du blé. Plusieurs chercheurs étudient le comportement du blé en conditions des contraintes abiotiques.

Les stratégies adaptatives mises en place induisent des modifications dans les programmes transcriptionnels et traductionnels des gènes et des molécules. La compréhension des mécanismes physiologiques et moléculaires de tolérance aux stress abiotiques chez le blé, demeure primordiale afin de pallier aux effets néfastes du stress et d'améliorer la tolérance, et la production du blé sous ces stress abiotiques. 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 sous stress abiotique.

**Mots clés** : Blé, tolérance, stress abiotique, stratégies adaptatives, mécanismes moléculaire,

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

Jury d'évaluation :

**Président** : Mlle BOUCHEMAL K. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Encadrant** : Mlle MOUELLEF A. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Examinatrice** : Mme LOUALI Y. Maitre de conférences B. UFM Constantine1.

**Date de soutenance** : 23/09/2021