

ACCUMULATION D'OSMOTICUMS CHEZ LE BLE DUR (*Triticum durum Desf.*) SOUS STRESS HYDRIQUE

Ghania Chaib, PhD
Mostefa Benlaribi, Prof.

Laboratoire de Développement et Valorisation de Ressources Phytogénétiques
Département de Biologie et Ecologie Végétale, Faculté des Sciences de la
Nature et de la Vie Université Frères Mentouri Constantine, Algérie

Tahar Hazmoune, PhD

Département d'Agronomie, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Université, Skikda, Algérie

Abstract

In this work, the contents of proline and soluble sugars are estimated under different levels of water deficit: 75%, 35%, 25% and 12,5% of fields' capacity (FC). The study involved 10 genotypes of durum wheat (*Triticum durum Desf*) of different origins, local and introduced. The results show that the proline content in the leaves is low at 75% FC. The proline increases in parallel with the decrease of the water content in the medium of development, with the exception of 25% FC; however, this increase remains normal over 75% FC. Sugars evolve in the same manner as proline for 35% and 25% FC, except that for 12.5% FC, the content is the same as 75% FC. The varieties are classified into three categories: sensitive, less sensitive and tolerant to water shortage. The accumulation of osmolytes (sugars and proline) is regarded as a biochemical marker of water stress.

Keywords: Durum wheat (*Triticum durum Desf*), proline, soluble sugars, water deficit.

Resume

Dans ce travail, les teneurs en proline et en sucres solubles sont estimées sous différents niveaux du déficit hydrique ; 75%, 35%, 25% et 12,5% de la capacité aux champs (CC). L'étude a porté sur 10 génotypes du blé dur (*Triticum durum Desf.*) de différentes origines, locales et d'introduction. Les résultats obtenus montrent que la teneur en proline est faible dans les feuilles au niveau 75% CC. Elle augmente parallèlement avec

la diminution de la teneur en eau dans le milieu de développement à l'exception à 25% CC. Cependant, cette augmentation reste normale par rapport à 75% CC. Les sucres évoluent de la même manière que la proline pour 35% CC et 25% CC, sauf que pour 12,5% CC, la teneur rejoint celle de 75% CC. Les variétés sont classées en trois catégories : sensibles, moins sensibles et tolérantes au manque d'eau. L'accumulation des osmolytes (sucres et proline) est considérée comme marqueur biochimique du stress hydrique.

Mots Clés : Blé dur (*Triticum durum Desf.*), proline, sucres solubles, déficit hydrique.

Introduction

Le stress hydrique constitue un important facteur limitant la production des céréales. Il affecte tous les aspects de croissance. Il se traduit chez la plante par une série de modifications qui touchent les caractères morpho- physiologiques, biochimiques, génétiques et même les niveaux d'expression des gènes associés à la sécheresse (Mefti et *al.*, 2000). Les modifications moléculaires s'expriment au niveau de la plante et particulièrement au niveau des feuilles, par une nette accumulation d'osmolytes, tels que la proline, la glycine bêtaïne, les sucres solubles, le potassium et les nitrates à fin de garder le potentiel de turgescence aussi élevé que possible pour maintenir le potentiel osmotique (Morgan, 1984; Monneveux et This, 1997; Wang et *al.*, 2003; Shao HongBo et *al.*, 2006 ^(a); Saglam et *al.*, 2010).

En état de stress, la proline joue plusieurs fonctions à savoir : ajustement osmotique (Voetberg et Sharp, 1991), osmoprotecteur (Moradshahi et *al.*, 2004 ; Kishor et *al.*, 2005), antioxidant (Sharm et Dietz, 2006 ; Eliane et *al.*, 2007), régulateur de l'acidité cytosolique (Sivakumar et *al.*, 2000) , réserve de carbone et de nitrogène après disparition du stress (Diaz et *al.*, 1999 ; Kala and Godara, 2011), marqueur de stress (Chaib and Benlaribi, 2006 ; Chaib et *al.*, 2008) et caractère d'adaptation (Din et *al.*, 2011).

Aussi, lors d'un déficit hydrique, le métabolisme des hydrates de carbone s'affecte par l'accumulation des sucres solubles dans les tissus des plantes cultivées sous stress, notamment chez les feuilles (Kameli & Losel, 1995^(a) ; Zerrad et *al.*, 2006). L'accumulation des sucres n'est qu'un phénomène d'adaptation à la sécheresse, qui permet à la plante de maintenir sa turgescence par la diminution et l'ajustement du potentiel hydrique (Monneveux, 1991 ; Abdalla, 2011; Nazarli et *al.*, 2011). Les hydrates de carbone peuvent être un facteur essentiel dans l'accumulation de la proline (Stewart, 1972) où le saccharose joue un effet positif favorisant

l'accumulation chez les disques foliaires de colza incubés in vitro (Lahrer et al., 1993). La synthèse des protéines est liée automatiquement au métabolisme des glucides et à la respiration (dans le cycle de Krebs T.C.A) par l'intermédiaire de l' α kétooglutarate, qui forme le statut carbonique de la synthèse de la proline (Venekamp & Koot, 1988).

L'explication enzymatique se traduit par l'effet du stress hydrique sur la modification de l'activité enzymatique de glutamate déhydrogénase GDH (l'enzyme provissant la glutamate mitochondrial et α kétooglutarate pour la synthèse de la proline). La pyrroline -5- carboxylate réductase (P5CR) est la dernière étape de la biosynthèse de la proline. La glucose 6 phosphate déhydrogénase (G6PDH) libère le NAD(P)H pour la biosynthèse de la proline dans l'épiderme et les tissus de feuilles d'orge (Argandona & Pahlich 1991). Le GDH réduit le groupe amine de α kétooglutarate ou élimine le groupe amine oxydase du glutamate (Scriban, 1993). L'activité enzymatique de G6PDH est 4 fois plus grande lors du déficit hydrique ; ce qui implique son rôle dans l'activation de la voie des pentoses. Aussi, l'activité de P5CR augmente de 3 à 4 fois dans l'épiderme de tissus sujets au déficit hydrique (Argandona & Pahlich, 1991). Cette activité enzymatique peut être nécessaire pour stabiliser le taux de couplage de NADP / NADPH dans le cytoplasme de cellules sujettes au sécheresse (Pahlich, 1990).

Notre étude a pour objectif l'analyse de comportement de dix variétés de blé dur (*Triticum durum Desf.*), confrontées aux différents degrés d'intensité hydrique 75%, 35%, 25% et 12,5% de la capacité au champ (CC) par l'accumulation des osmotocums (proline et sucres solubles), et d'arriver à expliquer la relation entre la synthèse de ces deux osmotocums par voie biochimique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

L'étude a porté sur dix variétés de blé dur d'origines différentes : locale et d'introduction (Tableau n°1).

Tableau n° 1 : liste des variétés utilisés, leurs origines géographique et leurs caractéristiques.

Variétés	Abréviation	Origine	Caractéristiques
Bidi 17	Bi 17	I.T.G.C./Guelma/Algérie	Productivité moyenne, semi tardive, tallage faible, hauteur moyenne.
Hedba3	Hed	I.T.G.C./ Algérie	Productivité moyenne, tardive, tallage moyen, hauteur moyen. Tolérante au froid et sensible à la sécheresse.
Oued Znati	OZ	I.T.G.C./ Algérie	Assez productive et tolérante à la sécheresse, semi tardive, tallage moyen, hauteur moyen.
Guemgoum	GGR	I.T.G.C./	Productivité faible, très tardive, tallage

Rkhem		Tiaret/Algérie	faible, hauteur élevée.
Mouhamed Ben Bachir	MBB	I.T.G.C./ Setif/Algérie	Productivité moyenne, tolérante à la sécheresse, tardive, tallage moyen, hauteur moyen.
Djennah Khetaifa	DK	Tunisie/ Algérie	Sensible aux maladies, semi- tardive, tallage moyen.
Vitron	Vit	Espagne	Productive, précoce, tallage moyen, courte.
Korifla	Kor	Syria	Assez sensible aux maladies, précoce, tallage moyen.
Haurani	Hau	Syria/ Libanie	Semi- précoce, tallage faible, courte.
INRAT 69	INRAT	Tunisie	Productive, semi- précoce, tallage moyen à fort, hauteur faible.

Conduite de l'essai

L'essai est conduit dans des pots de 3 kg sur un sol agricole argilo limoneux abrité dans une serre en plastique. La température varie la nuit entre 9° et 15° et le jour entre 24° et 42°. L'humidité varie entre 75% et 100%. Le déficit hydrique est obtenu par suspension des arrosages à trois niveaux de stress (35%, 25% et 12,5% de la capacité au champ (CC)).

Méthodes de dosage

Le dosage de la proline est effectué par la méthode Troll et Lindsly (1955) modifié par Drier et Gorning (1974). Celui des sucres solubles est effectué par la méthode Dubois et *al.* (1956). Les deux dosages sont réalisés sur les quatrièmes et les cinquièmes feuilles des dix variétés de blé dur, aux traitements appropriés : sans déficit hydrique à 75% de la capacité au champ (CC) et aux différents degrés de stress hydrique (35%, 25% et 12,5% CC).

Etude Statistique

Les résultats obtenus sont la moyenne de quatre répétitions. Une analyse de variance à deux facteurs est effectuée suivie par le test de classement des moyennes de Newman Keuls (SNK) par le logiciel Stat-ITCF version 3.0.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

A-Proline

La teneur en proline augmente proportionnellement dans les feuilles de blé dur avec la diminution du contenu hydrique dans le sol. Cette teneur est faible à 75% CC (Fig.1a). Elle varie de 0,66 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS chez INRAT à 3,85 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS chez GGR. On remarque qu'elle est importante chez les deux variétés Dk (2,11 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS) et MBB ($\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS 2,99). Elle augmente chez toutes les variétés à 35% (CC) (Fig.1b) avec des taux

différents. Elle oscille entre 2,04 et 3,76 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS chez INRAT et Hed respectivement. Chez les variétés tardives, elle est de l'ordre de 2 à 12 fois la valeur initiale enregistrée à 75% CC; elle est plus que le double chez les variétés Hau, Hed et OZ. Subséquemment, cette teneur varie respectivement de 3 à 4 fois chez INRAT et Vit et de 6,5 fois chez Bi 17.

Ces résultats concordent avec ceux de Boggess et *al.* (1976) enregistrées chez les variétés d'orge soumises au stress hydrique mesuré par 1,5 MPa. La variété GGR a enregistré une valeur remarquable soit 46.38 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS; elle atteint 12 fois la valeur initiale à 75% CC. Ces résultats se rapprochent de celle d'Ali-Dib et *al.* (1994) avec une valeur de 15,7 fois celle initiale chez les variétés de blé dur cultivées. Par contre chez les variétés restantes, la teneur en proline augmente de 1,5 fois la valeur initiale. Cependant, il faut remarquer que les trois variétés Kor, Dk et MBB ne ressentent pas le stress à ce niveau.

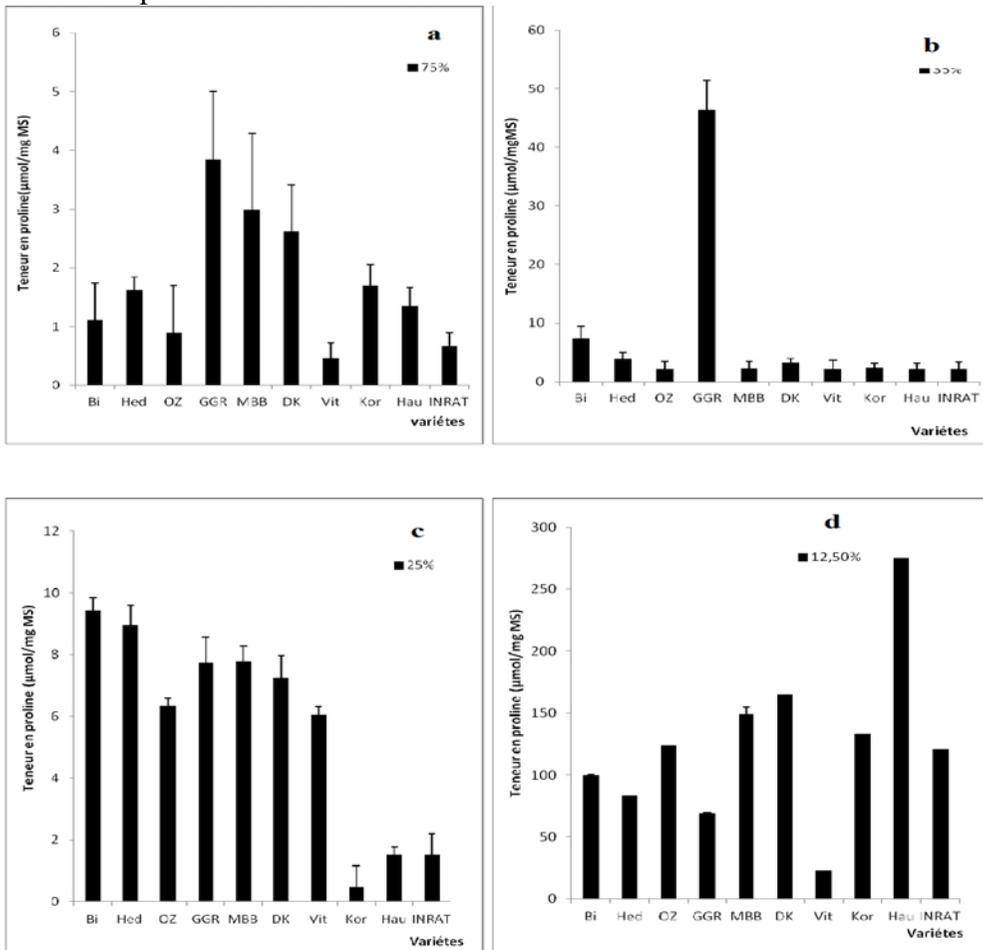


Fig. 1. Teneur en proline chez les dix variétés de blé dur aux quatre traitements d'expérience.

Une nette augmentation est enregistrée chez les variétés Bi17, Hed, OZ, Dk, Vit, MBB et Vit au stress modéré au traitement 25% CC (Fig.1c), alors que les quatre variétés restantes (GGR, Kor, Hau et INRAT) marquent une chute d'accumulation par rapport à 35% CC, qui à notre sens, peut être due aux deux facteurs non contrôlés : la température (Monneveux & Nemmar, 1986; Chaitanya et al., 2001) et luminosité (Joyce et al., 1992; Hayashi et al., 2000).

L'accumulation de la proline atteint un niveau très élevé au traitement 12,5% CC (Fig.1d). Sa teneur varie de 22,87 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS chez Vit à 275,85 $\mu\text{mol}/\text{mg}$ MS chez Hau; elle est de l'ordre de 17 à 273 fois la valeur initiale. La valeur maximale est enregistrée chez Hau (273 fois), INRAT (182 fois) et OZ (138 fois); Par contre, elle est de l'ordre de 50 à 90 fois chez les autres variétés à l'exception la variété GGR qui marque une augmentation de 17 fois la valeur initiale à 75% CC; ce qui montre que c'est une variété très adaptée au stress. Elle ne le réent qu'à un degré très sévère et répond par une faible augmentation par rapport aux autres variétés étudiées. C'est une variété population locale et d'un cycle de vie très tardif.

Selon nos résultats récapitulatifs (Fig. 2), la proline représente l'une des manifestations les plus remarquables de stress hydrique et osmotique, qui concorde bien avec celles obtenus par Monneveux et Nemmar (1986), Benlaribi et Monneveux(1988), Chaib et al. (2002) et Zhu et al. (2005).

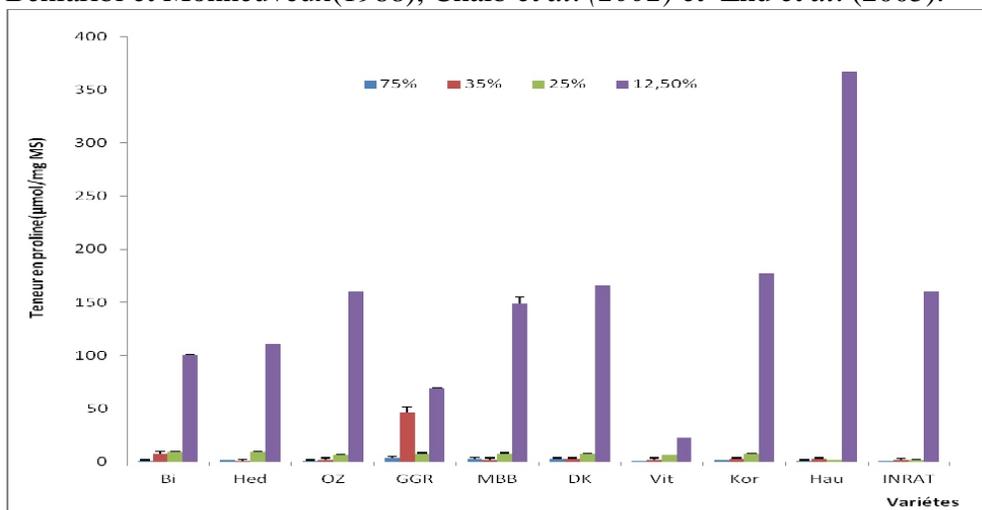


Fig. 2. Teneur en proline chez dix variétés de blé dur à différents niveaux de stress hydrique

L'analyse de la variance montre une différence hautement significative au seuil 5% (Tab1) entre les différents niveaux de stress, ainsi qu'entre les variétés étudiées et même entre l'interaction de deux facteurs variété et niveau de stress.

Tableau n°2 : Analyse de variance pour la proline

SCV	ddl	CM	Test F	Prob	ET	CV
Var totale	159	5925.15				
Var F1	9	7375.86	72.45	0.0000 ***		
Var F2	3	207026.38	2033.65	0.0000 ***		
Var intra F1 F2	27	8978.54	88.20	0.0000 ***		
Var Residu	120	101.80			10.80	17.5 %

*** : très hautement significative

Le test Newman Keuls (SNK) au seuil 5% classe le facteur niveau de stress en quatre groupes :

12.5%CC > 35% > 25 % > CC 75%=>148.726 > 7.788 > 5.788 >1.650

Plus que le niveau de stress appliqué augmente plus que les teneurs en proline deviennent plus marquées; cette augmentation dépend de deux facteurs : l'application et la durée du stress et la variété (Yoshiba et al., 1995; Kiyosue et al., 1996). La différence de taux d'accumulation entre les quatre niveaux de stress reflète les réponses des variétés envers l'augmentation du degré de stress. Ce que nous guide à rejoindre l'avis que l'accumulation des concentrations de proline est d'avantage une conséquence du stress plus qu'un mécanisme d'adaptation pour certaines variétés (Delauny & Verma, 1993 ; Hare & Cress, 1997); alors que, certains auteurs l'ont proposé comme technique de sélection des cultivars d'orge résistants à la sécheresse (Bellinger et al., 1991).

Le meme test (NSK) classe les dix variétés étudiés en quatre groupes:

Hau > Kor ; Dk ; OZ ; INRAT; MBB > GGR; Hed ; Bi > Vit <=> 92.96 > 45.49 ; 44.49 ; 43.52 ; 41.30 ; 40.51 > 32.36 ; 31.45 ; 29.86 >7.09

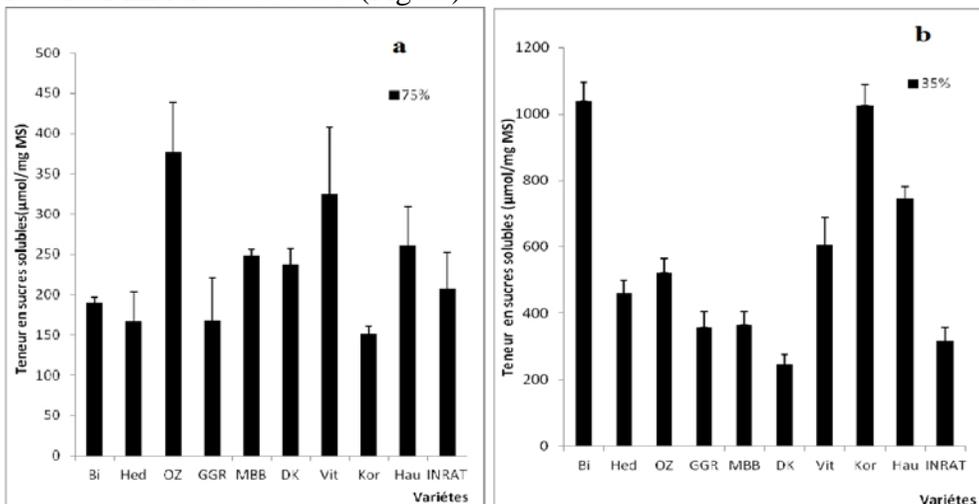
On remarque que ces groupes ont la capacité d'accumuler la proline mais avec des degrés différents gouvernés par le potentiel génétique de variétés étudiées; certaines variétés l'accumulent plus rapidement mais pas forcément en plus grandes quantités. Les variétés Hau et Vit ressentent le stress dès son installation à 35 % CC et commencent à accumuler de la proline; La variété Hau réagit fortement avec une teneur maximale, alors que, la variété Vit réagit faiblement envers le stress avec une faible accumulation; Hau est tolérante et Vit est sensible au stress. Le reste des variétés accumulent des teneurs importantes,, ce sont les variétés de deux groupes résistant (Dk, OZ, INRAT, MBB et Kor) et adapté (GGR, Hed et Bi) au stress. Singh et al. (1973) ont noté chez les céréales soumises à l'action de sécheresse des accumulations de proline d'autant plus importantes que les génotypes sont plus résistants. Des récents résultats sur le blé montre une corrélation entre le degré de stress hydrique et l'activation de l'enzyme (P5CR) pyroline -5- carboxylate reductase (Mattioni et al.,

1997). La variation d'accumulation de la proline entre les génotypes de blé reflète une biodiversité entre ces génotypes (Malki et al., 2002) et être préconisée comme test précoce de sélection pour la tolérance au déficit hydrique (Singh et al., 1972 ; Chaib, 1998)

La proline accumulée dans le cytoplasme (Ahmed et al., 1981; Pahlich et al., 1983) peut jouer un rôle déterminant dans l'ajustement osmotique de la vacuole (Stewart & Lee, 1974); cette hypothèse est contre versée, et la contribution de la proline dans l'ajustement est faible par rapport aux osmoticums totaux sous stress (Salsac & Monneveux, 1991). La teneur en proline augmente de 4 à 40 fois comme réponse au stress; malheureusement, cette forte augmentation contribue faiblement dans l'ajustement osmotique 1%, ce que ne signifie aucune relation entre l'accumulation de la proline et l'ajustement osmotique (Kameli & Losel, 1995_(b)).

B- Sucres solubles

La teneur en sucres solubles est aussi faible dans les feuilles à 75% CC (Fig.3a); la valeur maximale est marquée chez OZ (376,82 µmol/mg MS) et la valeur minimale chez Kor (151,92 µmol/mg MS). Cette teneur atteint de hauts niveaux à 35% CC(Fig.3b), et varie de 246,29 µmol/mg MS chez Dk à 1040,28 µmol/mg MS chez Bi et 1024,54 µmol/mg MS chez Kor. Elle augmente respectivement de 5 à 6 fois la valeur initiale chez Bidi et Kor. Cependant, elle diminue à 25% CC (Fig.3c) et varie entre 202,08 µmol/mg MS chez INRAT à 890,68 µmol/mg MS chez Vit; elle est de l'ordre de 2 à 3 fois chez Vit et Bi17 respectivement. Elle continue sa diminution au niveau 12,5 % CC, sauf qu'elle reste élevée proportionnellement par rapport à la valeur initiale à 75% CC (Fig.3d).



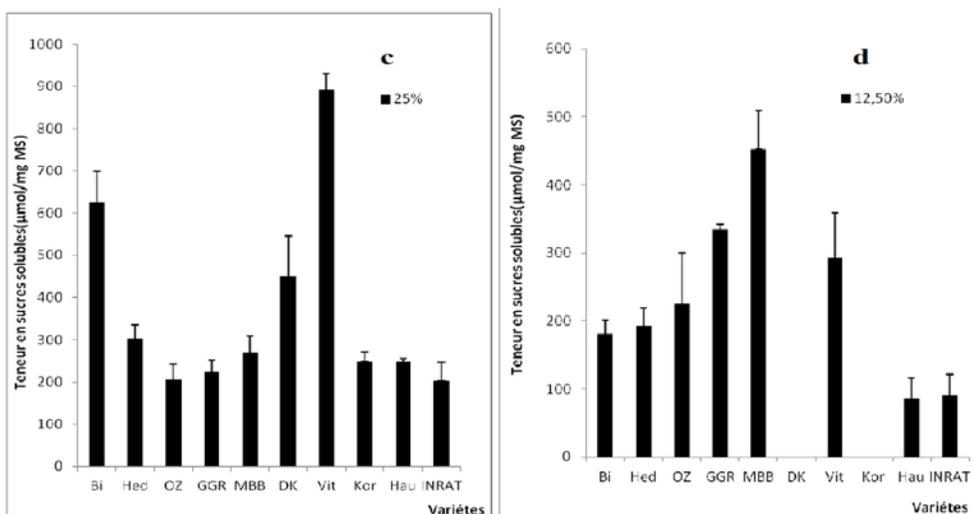


Fig. 3. Teneur en sucres solubles chez les dix variétés de blé dur aux quatre traitements d'expérience

Nos résultats concordent avec ceux de (Mefti et *al.*, 2000) qui ont confirmé que le déficit hydrique a causé une accumulation importante des sucres solubles au niveau des feuilles, alors que Shao HongBo et *al.* (2006 (b)) ont montré que la teneur en sucres solubles diminue chez la totalité de dix variétés de blé dur à cause d'une grande influence de la synthèse des sucres par le stress hydrique.

L'augmentation de la teneur en sucres solubles serait liée à une amélioration du taux de la photosynthèse induit par le stress (Ben Khaled et *al.*, 2003). Par ailleurs, il a été observé que sous stress hydrique, les réserves amylacées sont progressivement utilisées suite à leur conversion rapide en saccharose, qui pourrait être associé à une inhibition de la synthèse de l'amidon (Bensari et *al.*, 1990 ; Geigenberger et *al.*, 1997).

Les plantes stressées ont réagi par une augmentation de quantité des sucres au niveau de leurs cellules. Cette augmentation est, en réalité, un paramètre d'adaptation aux conditions de stress hydrique.

Il est à noter que, la teneur en sucres solubles à 12,5% CC est plus ou moins équivalente à 75% CC (Fig.4) chez la plupart des variétés. Cependant, il faut signaler que chez les deux variétés Dk et Kor, les plantes sont mortes.

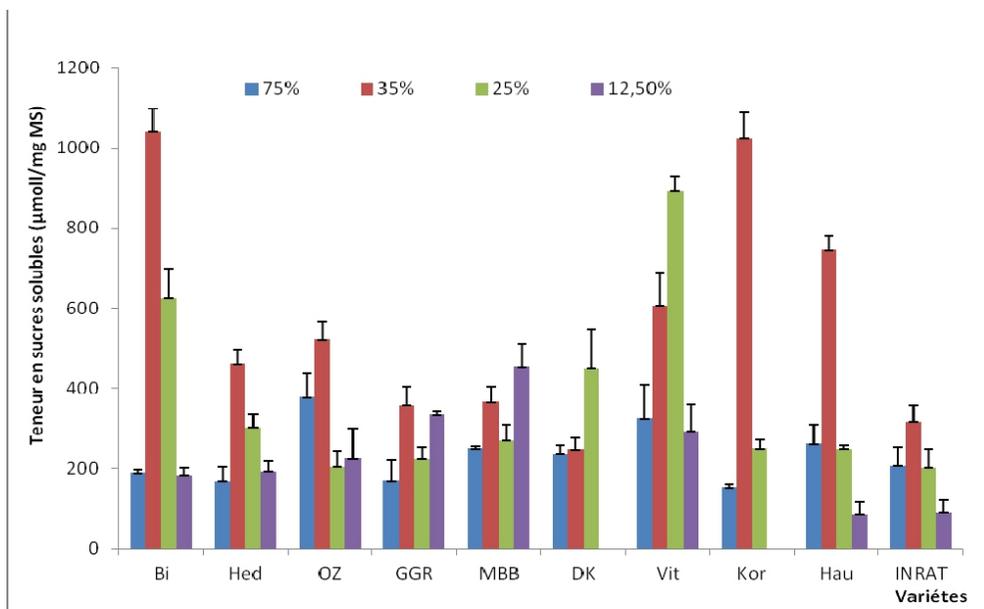


Fig. 4. Teneur en sucres solubles chez dix variétés de blé dur à différents niveaux de stress hydrique

L'analyse de la variance montre une différence hautement significative au seuil 5 % (Tab3) entre les différents niveaux de stress et entre les variétés étudiées et même pour l'interaction entre les deux facteurs variété et niveau de stress.

Tableau n°3 : Analyse de variance pour les sucres solubles.

SCV	ddl	CM	Test F	Prob	ET	CV
Var totale	159	5920.64				
Var F1	9	7355.87	77.35	0.0000 ***		
Var F2	3	206789.55	2174.53	0.0000 ***		
Var intra F1 F2	27	9014.79	94	0.0000 ***		
Var Residu	120	95.10			9.75	23.8

*** : très hautement significative

Le test SNK classe le facteur niveaux de stress en quatre groupes :
35% CC > 25% CC > 75% CC; 12.5 % CC ⇔ 568,31 > 366,48 > 232,27; 199,29

Le meme test SNK classe les dix variétés étudiés en quatre groupes:
Vit ; Bidi > Kor ; OZ ; Hau ; MBB ; Hedba ; GGR ; DK > INRAT. 528,51 ; 509,10 > 356,38 ; 350,79 ; 342,36 ; 331,64 ; 280,64 ; 270,86 ; 233,16 > 211,93.

La diminution de la concentration des sucres est due à leur stockage sous une forme complexe en substance de réserves et la diminution de la

production engendrée par le déficit hydrique occasionne une augmentation appréciable des teneurs en sucres.

Benlaribi(1990) a montré sur deux lignées présumés tolérantes à la sécheresse, que la teneur en sucres solubles des feuilles augmentent fortement au début de la phase de contrainte hydrique et diminue à son accentuation. Cela est dû à l'utilisation de ces carbohydrates dans la synthèse de la proline à travers la consommation de NADPH (Joyce et *al.*, 1984).

La stimulation de la synthèse de la proline par la lumière est due aux composés riches en énergie NAD(P)H de la photosynthèse 2 molécules de NAD(P)H ont été utilisés pour la synthèse d'une molécule de proline à partir de l'acide glutamique (Adams & Frank, 1980).

Glutamate $\xrightarrow{\text{NAD(P)H}}$ D'-pyrroline 5 carboxylates $\xrightarrow{\text{NAD(P)H}}$ Proline

L'oxydation complète d'une molécule de glucose aboutit à la formation de 6 NADH, 2 NAD(P)H, 4 FADH₂ et 2 molécules d'ATP, tandis que, l'oxydation partielle (à 2-oxoglutarate) ne libère que 2 NAD(P)H et 2 molécules d'ATP. Si, l'oxydation partielle est assumée avec le reste du squelette du carbone de la synthèse de la proline, pour les 2 molécules de proline synthétisées à partir de 2-oxoglutarate (nécessitant 6 NAD(P)H, 3 molécules de glucose seront utilisées pour satisfaire leur besoin en énergie (Joyce et *al.*, 1992)).

Ainsi, la synthèse de NAD(P)H est potentiellement 75 fois plus importante que celle exigée pour la synthèse de la proline (Joyce et *al.*, 1992). La production de NAD(P)H peut être aussi réduite par le stress, seulement; les travaux montrent qu'elle n'est pas fortement inhibée, sauf si elle est soumise à un stress sévère (Boyer, 1973).

L'activité photosynthétique est réduite de 30% (réaction à la lumière) sous stress hydrique (Aiyar, 1981); cette réduction est considérée comme une estimation de l'inhibition en énergie fixée. L'estimation de la production de NAD(P)H est 50 fois plus élevée que celle exigée pour la synthèse d'autres composés. Cependant, les calculs montrent qu'une énergie élevée est préférable pour la synthèse de la proline (Joyce et *al.*, 1992)).

L'enrichissement en osmoticums, notamment la proline, la glycine bétaine et les sucres solubles (tréhalose, sorbitol et mannitol) pourrait protéger les membranes de la dessiccation (Binet,1989; Naidi et *al.*, 1991). Les sucres participent au maintien des réactions de phosphorylations et de production d'énergie (Loretti et *al.*, 2001); Ils protègent les processus de synthèse des enzymes, ce qui impliquerait une meilleure tolérance de la plante à la sécheresse (Duffus et Binnie, 1990). C'est le cas des plantes de nos variétés locales Bi, Hed, OZ, GGR et MBB; ce sont les variétés au cycle de vie tardif et très tardif. Par contre, les deux variétés introduites DK semi tardive et Kor précoce sont mortes. Elles ne peuvent pas tolérer le

degré de stress appliqué (12,5 % CC) malgré leur importante accumulation de marqueur proline . Ces deux variétés sont trop sensibles aux agressions extérieures. Cependant, les trois variétés introduites (Vit , Hau et INRAT) ont pu surmonter à la sévérité au manque d'eau, par échapement ou esquivé ; ce sont des variétés précoces et semi précoce, elles évitent le stress.

Une corrélation faible et négative est observée ($r_1= 0.40$, $r_2 = - 0.21$ et $r_3 = - 0.23$) pour les trois niveaux de stress hydrique respectivement (75%, 35% et 12,5% CC) entre l'accumulation de la proline et les sucres solubles. Cette corrélation est étroitement positive ($r = 0.39$) au niveau de stress hydrique 25% CC. Deshmukh et *al.* (2001) montrent que sous stress hydrique, le contenu de la proline, de sucres réducteurs et du phénol augmente, alors que le contenu de protéines, d'amidon, des sucres non réducteurs et des sucres solubles diminue chez l'orge.

Dib et *al.* (1991) remarquent que les variations de la teneur en sucres solubles chez le blé dur sont beaucoup moins faible que la proline et les teneurs les moins élevées sont enregistré le 12^{ème} jour. En effet, les sucres représentent des osmoticums beaucoup moins puissants que la proline ; ils participent au maintien de la balance de la force osmotique.

Mahdid et Kameli (1998) ont rapporté que les solutés inorganiques contribuent beaucoup plus dans l'ajustement osmotique avec 77,3 % que les solutés organiques avec 22,65 %; dans ce cas, les sucres contribuent pour 19,66 % tandis que , la proline contribue pour 7,98 % chez l'orge. Bien que l'ajustement osmotique semble constituer une réponse générale au stress hydrique, toutes les espèces ne sont pas capables d'ajuster leurs concentrations de solutés.

La capacité de la plante à maintenir sa turgescence en état de stress hydrique est en corrélation positive avec le taux d'osmoregulateurs accumulés, ce qui leur a permis une meilleure résistance une meilleure résistance (Apel & Hirt, 2004 ; Chen & Gallie, 2004).

Conclusion

L'accumulation de la proline au niveau des feuilles est un phénomène lié au déficit hydrique. Il présente à l'intérieur d'une espèce donné une assez grande variabilité, lié au niveau de tolérance de génotype.

L'accumulation des sucres solubles reflète le rôle joué par le saccharose et les monosaccharides dans la diminution du potentiel hydrique dans l'ajustement osmotique chez les différentes plantes de blé dur, Elle leur confère une certaine aptitude à la tolérance au stress hydrique.

L'accumulation de ces osmolytes (sucres et proline) n'est qu'un phénomène d'adaptation à la sécheresse. Ces osmolytes permettent de protéger la plante à maintenir la turgescence de la cellule et l'intégrité des membranes cellulaires, afin d'assurer ses fonctions physiologiques. On les

considère des marqueurs biochimiques chez le blé dur pour le stress hydrique.

References:

Abdalla, M.M. Beneficial effects of diatomite on the growth, the biochemical contents and polymorphic DNA in *Lupinus albus* plants grown under water stress. Agriculture and Biology Journal of North America, 2011, **2(2)**, 207-220.

Adams E. et Frank L. Metabolisme of proline and hydroxyproline. Annal review of Biochemistry, 1980, 49, 1005-1062.

Ahmed I., Larher F. et Stewart G. R. The accumulation of α -acetylarnithine and other solutes in the salt marsh grass (*Puccinellia maritima*). Photochemistry, 1981, 20, 1501-1504.

Aiyar, P.S. The role of light in stress-stimulated proline accumulation in barley. Ph D.Thesis, University of Adelaide, 1981.

Ali Dib T., Monneveux P., Araus JL. Adaptation à la sécheresse et notion d'édiotype chez le blé dur. II. Caractères physiologiques d'adaptation. *Agronomie*. 1992, 12, 381-93.

Ali Dib T. A., Monneveux Ph., Acevedo E. et Nachit M. M. Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum. turgidum L. var. durum*). *Euphytica*. 1994, 79, 65-73.

Argandona N. et Pahlich E. Water stress on proline content and enzyme activities in Barley seedlings. *Phytochemistry*, 1991, 30(4), 1093-1094.

Apel K., and Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* ,2004, 55:373-399.

Bellinger Y., Bensaoud A. and Laher F. Physiological significance of proline accumulation, a trait of use to breeding for stress tolerance 1991,449-458. In: Acevedo E., Conesa A. P., Monneveux Ph. and Srivastava J. P. (Eds). *Physiology-Breeding of winter cereals for stressed Mediterranean Environments*. Montpellier, France, 3-6 July 1989. Colloques INRA N° 55.

Benlaribi M. et Monneveux Ph. Étude comparée du comportement, en situation de déficit hydrique de deux variétés Algériennes de blé dur (*Triticum durum* DesF) adaptées à la sécheresse C. R. Acad. Aric.Fr. 1988,74 (5): 73-83,

Benlaribi M. Adaptation au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* DesF) : Etude de caractères morphologiques et physiologiques. Thèse de doctorat d'état ISN.Université Constantine,1990.

Ben Khaled L, Gomez AM, Ouarraqi EM, Oihabi A. Physiological and biochemical responses to salt stress of mycorrhized and/or nodulated clover seedlings(*Trifolium alexandrinum L.*). *Agronomie* .2003,23, 571–80.

- Bensari, M. ; Calmes, J. & Viala, G. (Régulation du carbone fixé par photosynthèse entre l'amidon et le saccharose dans le feuille de soja: Influence d'un déficit hydrique. *Plant. Physiol.. Biochem.*, 1990, 28 (1), pp. 113-121.
- Binet P. Métabolisme et adaptation des végétaux supérieurs aux contraintes hydriques thermiques et salines. *Bull. Ecol. T.*, 1989, 20(1), 41-49.
- Bogges S. F. and Stewart C. R. The relationship between water stress induced proline accumulation and inhibition of protein synthesis in tobacco leaves. *Plant Science Letters*, 1980,17, 145-252.
- Bogges S.F. Aspinall D. and Paleg. Stress metabolism. IV: The significance of end product inhibition of proline synthesis and of compartmentation in relation. To stress induced proline accumulation. *Aust. J. plant. Phsiol.*, 1976, 3, 513-525.
- Boyer. Response of metabolism to low water potentials in plants. *Physiopathology*,1973, 29,230-231.
- Chaib G. Teneur en proline chez les différents organe de blé dur (*Triticum durum desf*) : essai d'explication des conditions d'accumulation sous manque d'eau. Thèse de magister. Université Constantine, Algérie 1998.
- Chaib.G., Malki .s et Benlaribi.M. l'accumulation de la proline dans les différents organes de blé dur (*Triticum durum* DESF) sous manque d'eau. III émes journées scientifiques sur le blé , 2002 ,29 ,30 et 31 Octobre Constantine, Algérie.
- Chaib G. et Benlaribi M .Proline Accumulation in durum wheat (*Triticum durum Desf.*) under water deficit. *Arab. Univ. J. Agric. Sci., Ain Schams Univ ,Cairo*.2006,14(1),235-247.
- Chaib G., Hazmoune T. et Benlaribi M. (2008).Impact de stress hydrique sur le test proline autant qu'indicateur à la biodiversité de blé dur .*Annales de l'INRGREF, Actes des Journées Scientifiques de l'INRGREF, « La biodiversité dans les aires Protégées » Hammamet, Tunisie, 11-13 Novembre 2008.Numéro Spécial (12),732-746.*
- Chaitanya K.V., Sundar D and Reddy A.R. Mulberry leaf metabolism under high temperature stress. *Biologica. Plantarm.* 2001, 44 (3):379-384.
- Chen Z., Gallie D.R. The Ascorbic acid redox state controls guard cell signaling and stomatal movement. *Plant cell.* 2004, 16,1143-1162.
- Delauney A.J., And Verma D.P.S. Proline iosynthésis and osmoregulation in plants .*Plant J.* 1993, 4,215-223.
- Deshmukh.RN, Laware.SL.et Dhupal.KN. Metabolic alteration in sorghum bicolor under water stress..*J.M.A.U*,2001, 1, 50-53.
- Dib A; Monneveux P et Araus, J.L., (1991) : Adaptation à la sécheresse et notion d'idéotype chez le blé dur. II caractères physiologiques d'adaptation. Elsevier, INRA Agro 1991, 12, 381-393.

- Diaz P., Borsani O., et Monzo J. Proline accumulation in plants as response to osmotic stress. *Agrociencia- Montevideo*.1999, 3, 1,1 10.
- Dubois M., Gilles, k L., Hamilton J.K., Reberg P.A et Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substanses .*Analatycal.Chemistry*, 1956, 28 (3), 350-356.
- Din, J., Khan, U., Ali, I., and Gurmani , R.A.(2011). Physiological and agronomic response of Canola varieties to drought stress. *The Journal of Animal and Plant Sciences* 2011, 21(1),78-82.
- Drier W. et Gorning M. Der einfluss boher Salzkonzentrationen auf verschiedene physiologische parameter von Maiswurzeln. *Wiss. Z der H.V. Berlin, Nath, Naturwiss*,1974 23, 641-644.
- Duffus, C.M. and J. Binnie. Sucharrose relationships during endosperm and embryo development in wheat. *Plant Physiol. Biochem.* 1990, 28,161-165.
- Eliane Cristina GruszkaVendruscolo, IvanSchuster,MarcosPileggi, Carlos Alberto Scapim, Hugo Bruno Correa Molinari,Celso Jamil Marur,and Luis Gonzaga Esteves Vieira..Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water in transgenic wheat.*journal of plant physiology*. 2007,164, 1367-1376.
- Geigenberger P.. Reimholz R. Geiger M. Merlo L. Canale V. and Stitt M. Resolution of sucrose and starch metabolism in potato tubers in response to short-term water deficit. *Planta* ,1997, 201, 502-518.
- Hayashi.F., IchinoT., Osanai.M et Wada.kOscillation and regulation of proline content by P5CS and ProDH gene expressions in the light /dark cycles in *Arabidopsis thaliana* L. *Plant and Cell Physiology*, 2000, 41 (10) :1096 -1101.
- Hare P.D., Cress W.A., Van Staden J. Detecting the roles of osmolytes accumulation during stress. *Plant cell and environment*. 1998, 21, 535-553.
- Joyce P. A., Peleg L.G. and Aspinall D. The requirement for low-intensity light in the accumulation of proline as a response to water deficit. *Journal of experimental botany*,1984, 35, 209-218.
- Joyce P.A., Aspinall D., Plaeg L.G. Photosynthesis and the accumulation of proline in response of water deficit. *J.plant physiol.* 1992, 19, 249-261.
- Lahrer F., Lepart L., Patrivalisky M., Chappart M., 1993. Effectors for the asmoinduced proline response in higher plants. *Plant Physiol .Biochemi*.1993, 31(6), 911-922.
- Loretti E, De Bellis L, Alpi A, Perata P. Why and how do plant cells sense sugars ? *Ann Bot .*, 2001, 88, 803-812.
- Kameli A et Losel D.M. Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *J. plant physiol.* 1995 (a),147,363-366.
- Kameli A et Losel D.M., (Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress, *New Phytol.*, 1995 (b), 125, 609-614.

- Kala, S. and Godara, A.K. Effect of moisture stress on leaf total proteins, proline and free amino acid content in commercial cultivars of *Ziziphus mauritiana*. Journal of Scientific Research, 2011, **55**, 65-69.
- Kishor PBK., Sangam S., Amrutha RN., Laxmi PS., Naidu KR., Rao KS. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Curr Sci 2005,88,424–38.
- Kiyosue T; Yoshiba Y ;Shinozoki.KY. A nuclear gene encoding. Mitochondrial praline dehydrogenase. An enzyme involving in praline metabolisme is upregulated by praline but downregulated by dehydrogenase in Arabidopsis. The plant cell. 1996, 8, 1323-1335.
- Mahdid M.et Kameli A. Etude Comparative de la contribution de l'ajustement osmotique chez l'orge (*Hordeum vulgare*) et la feve (*Vicia faba*) sous les conditions de sécheresse; Recherche Agronomique, 1998, 2 , 76-80.
- Malki S., Chaib G. Benlaribi M. Contribution à l'étude de la biodiversité du blé (*Triticum sp*) par le test de la proline. Séminaire international : biologie et environnement Constantine le 20.21 et 22 Octobre.Algérie 2002.
- Mattioni C., Lacerenza N.G., Troccoli A., Deleonardis A.M., Difonzo N. Watter and salt stress induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings.Physiol.Plant. 1997, 101. 787,792.
- Mefti M., Abdelguerfi A. et Chebouti A., Etude de la tolérance à la sécheresse chez quelques populations de *Medicago truncatula* (L.) Gaertn. Options Mediterraneennes HEAM , 2000 , 173-176.
- Monneveux Ph. and Nemmar M. Contribution à l'étude de la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum durum* DesF). Etude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. Agronomie.1986, 6(6),583-590.
- Monneveux P. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver ? In : AUPELF-UREF ed. L'améliorariion des plantes pour l'adapfrffion ou milieu arides, John Libbey Eurotext, Paris 1991 ,165-186.
- Monneveux Ph et This D. La génétique face au problème de la tolerance des plantes cultivées à la secheresse : Espoires et difficultés., sécheresse, 1997, 8 (1), 29-37.
- Moradshahi,A.,Eskandari, S.B. and Kholdebarin, B.Some Physiological responses of Canola(*Brassica napus* L.) to water deficit stress under laboratory conditions.Iranian Journal of Science and Technology,Transaction A,2004, 28(A1), 43-50.
- Morgan J.M.Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat ., Aust. J.Agric. Res.,1984, 34,607-614.

- Naidu B. P., Paleg L. G., Aspinall D., Jennings A. C. et Joues G. P. Amino acid and glycine betaine accumulation in gold stressed wheat seedlings. *Phytochemistry*, 1991, 30(2), 407-409.
- Nazarli, A., Faraji, F and Zardashti, M.R. Effect of drought stress and polymer on osmotic adjustment and photosynthetic pigments of sunflower *Cercetari Agronomice in Moldova*, 2001, 44(1) 35-42.
- Saglam, A., Terzi, R., Nar, H., Saruhan, N., Ayaz, A.F. and Kadioglu, A. Inorganic and Organic solutes In apoplastic and symplastic spaces contribute to osmotic Adjustment during leaf rolling in *Ctenanthe setosa*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2010, **52(1)**, 37–44.
- Salsac L. et Monneveux Ph. Relation entre la nutrition minérale et la tolérance au déficit hydrique, 1991, 49-66. In. Acevedo E. Conesa A. P. Monneveux Ph. Srivastava J. P. (Eds) *Physiology- breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environment*. Montpellier, France, 3-6 July 1989. Colloques INRA N° 55.
- Sharma SS., Dietz K.J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *J Exp Bot* .2006;57,711–26 .
- Scriban R. *Biotechnologie. Technique documentation Lavoisier*, 1993.
- Sho Hang bo., Chen Xiao- Yan., Chu Li-Ye., Zhao Xi-Ning., Wu Gang., Yuan Yong-Bing., Zhao Chang-Xing., Hu Zan-Min. Investigation on the relationship of proline with wheat anti drought under soil water deficits. *Colloida and surfaces B: Biointerfaces*, 2006(a),53,113-119.
- Shao H.B. Shao M.A., Liang Z.S., Osmotic adjustment comparison of 10 wheat (*Triticum aestivum L*) genotypes at soil water deficits, *Colloids Surf. B: Biointerfaces* , 2006 (b),47 (2) , 132–139.
- Singh TN, Aspinall D, Paleg LG., (1972). Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley : a potential metabolic measure of drought resistance. *Nature* ,1972, 236 , 188-198.
- Singh T.N. ; Aspinall D and Paleg L.G., (1973). Stress metabolism I- Nitrogen metabolism and grough in the barley plant during the water stress. *Aust.J.Biol.Sci.*, 1973, 26,65-76.
- Stewart, C.R. , Lee, J.A. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 1974,120 , 279-289.
- Sivakumar P, Sharmila P. Saradhip PP. Prolinealleviates salt-stress induced enhancement in Ruisco oxygenase activity. *Biochem Biophys Res Commun* 2000,279;512-50.
- Pahlich E., R. Kerres, H.-J. Jäger. Influence of water stress on the vacuole/extra-vacuole distribution of proline in protoplasts of *Nicotiana rustica*. *Plant Physiol.*, 72 (1983), pp. 590–591.
- Pahlich , E. *Annal Proceeding of the Phytochemical Society of Europe*. Oxford University Press, Oxford (in Press), 1990.

- Troll W. and Lindsley J. A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Chem.*, 1955, 215,655-660.
- Venekamp J.H. and Koot F. M., The source of free proline and asparagine in field bean plants, *Vicia faba L.* during and after a short period of water withholding. *J. plant physiol.*, 1988, 132, 102-109.
- Voetberg GS, Sharp R.E. Growth of the maize primary root in low water potentials. III. Roles of increased proline depositions in osmotic adjustment. *Plant Physiol* .1991,96,1125–1130.
- Yoshiba Y; Kiyosue T; Veda H; Mizugushi T ; Shinozaki K.Y ; Wada K ; Harada ; Y and Shinozaki K. Correlation between the induction of a gene for S-pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline to *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress . *The Plant*. 1995, 7(5), 751-760.
- Wang W.X., Brak.T., Vinocm B., Shoseryov et Altman A. Abiotic resistance and Chaptomes possible physiologicale role of SPI, a stable and stabilising protein from *Papulus Lu: Vasil .IK(ed)* plant biotechnology and beyoud kluwer Dordercht ,2003 , 439-443.
- Zerrad W, Hillali S, Mataoui B, El Antri S, Hmyene A. Etude comparative des mécanismes biochimiques et moléculaires de résistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur, *Biochimie, Substances naturelles et environnement Congrès international de biochimie. Agadir, 09-12 Mai ,2006, 361-376.*
- Zhu X., Gong H., Chen G., Wang S., Zhang C. Different solute levels in two spring wheat cultivars induced by progressive field water stress at different developmental stages. *Journal of Arid Environments* .2005, 62 , 1-14.