



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية  
République Algérienne Démocratique et Populaire  
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



جامعة محمد البشير الإبراهيمي برج بوعريريج  
Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi B.B.A.  
كلية علوم الطبيعة والحياة وعلوم الأرض والكون  
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre et de l'Univers  
قسم العلوم الفلاحية  
Département des Sciences Agronomiques

## Mémoire

En vue de l'obtention du Diplôme de Master  
Domaine Des Sciences de la Nature et de la Vie  
Filière: Sciences Agronomiques  
Spécialité: Amélioration des plantes

## Thème

**Étude des variations morpho–physiologique et biochimiques  
au stade de germination et croissance de quelque variété de  
blé dur (*Triticum durum* Desf) sous stress hydrique.**

**Présenté par:** - Bendrimia Hafsa  
- Bensefia Sara

### Devant le jury :

Président:	M <sup>r</sup> NAOURI M.	MAA	(Univ: Bordj Bou Arreridj)
Encadrant:	M <sup>me</sup> KELAECHE H.	MAA	(Univ: Bordj Bou Arreridj)
Examineur:	M <sup>r</sup> MAAMRI KH.	MAA	(Univ: Bordj Bou Arreridj)

Année universitaire : 2017/2018

## **Remerciements**

*Tout d'abord, grâce à ALWVAHID qui nous a créé, nous a protégé, qui est toujours avec nous qu'il ne nous laisse jamais seule. Louanges à ALLAH. Nous voudrions remercier du fond du cœur M<sup>me</sup> Kelaleche Haizia, maître assistante à l'université Mohamed El Bachir El Ibrahimí B.B.A, qui a encadré cette étude au quotidien. Pour son soutien, pour ses conseils utiles et sa gentillesse et pour ses appréciations sur ce travail.*

*On tient à remercier profondément tout les techniciens et les ingénieurs de labo physiologie végétale et biochimie pour ses aides et ses précieux conseils. Nous remercions également toutes les personnes administratives du département d'Agronomie surtout chef département pour son service précieux.*

*Nous volons remercier le jury, qui accepte être un membre considérables de ce Travail, et examiner le fruit de ces mois de travail.*

*M<sup>r</sup> Naourí M, professeur à l'université Mohamed El Bachir El Ibrahimí B.B.A pour avoir bien voulu présider le jury.*

*M<sup>r</sup> Maamrí khalifa., maître assistante à l'université Mohamed El Bachir El Ibrahimí B.B.A pour examiner et juger ce travail.*

*Nos sincères remerciements vont à Monsieur Fellahí Zine elAbidine professeur à l'Université de BBA, qui a fait preuve d'une grande patience et qui a été d'une grande aide dans la réalisation de ce travail.*

*Toute ma gratitude à mes collègues de promotion ainsi qu'à d'autres étudiants.*

*Enfin, ce travail n'aurait pas été mené à terme sans les concessions et les encouragements de mes Parents auxquels nous disons tout simplement merci.*

*Un grand merci à toute notre famille.*

## *Dédicaces*

*À mes chers parents pour patience, gentillesse et pour leur soutien  
Moral et Surtout dans ma formation: Ahmed lakhder et Mebarka.*

*À mes frères: Choaib, Adem.*

*À mes belles sœurs: Assia, Asma.*

*À mes neveux: Abrar, Abd Essamie.*

*À mes chères amies: Bouchra, Houda, Amel B, Loubna, Wafa, Amel M,  
Narimen, Wisem, Amel D.*

*À mes amis d'études et surtout mon binôme Sara.*

*Et à toute ma famille.*

**HAFSA**

## *Dédicaces*

*À mes chers parents pour patience, gentillesse et pour leur soutien*

*Moral et Surtout dans ma formation: Abd elhamide et Deloula.*

*À mon époux : Walid et son famille.*

*À mes frères: Sliman et Mabrouk et son épouse serour.*

*À mes adorables sœurs: Hadjer, Ferial, Aicha et Radia.*

*À mes neveux: Amine, Djihane, Safwa, Takwa, Tamime et Joud.*

*À mes chères amies: Houda, Narimane, Wafa, Bouchra, Amel, Loubna,*

*Ismahane et Khawla.*

*À mon chère cousin: Kabil.*

*À mes amis d'études et surtout mon binôme Hafsa.*

*Et à toute ma famille.*

**SARA**

## Résumé

Le blé dur est considéré comme une culture stratégique en Algérie. Toutefois, la croissance de cette culture et leur amélioration sont limités par le déficit hydrique, qui constitue le principal stress abiotique limitant considérablement la productivité du blé dur (*Triticum durum* Desf).

L'objectif de ce travail est de déterminer l'effet du stress hydrique sur les paramètres morphologiques (Taux de germination, la longueur des racines principales et leurs ramifications, la longueur de coléoptile, et la longueur de la deuxième feuille), physiologiques (l'intégrité cellulaire, la teneur relative en eau) et biochimiques tel que l'accumulation de proline pour chaque variété du blé dur étudié (Waha, Bousselam et Vitron).

Les résultats obtenus selon l'analyse des variances montrent que le traitement de stress hydrique est impacté une diminution très hautement significatif sur le taux de germination, la longueur de coléoptile, la longueur des feuilles, le nombre des ramifications racinaires, la teneur relative en eau qui est plus remarquable au niveau des racines chez Bousselam (la variété sensible) par contre les variétés Waha et Vitron sont résistantes. En revanche, le stress hydrique entraîné une augmentation hautement significatif sur l'accumulation du proline et l'intégrité cellulaire qui est enregistrée chez les trois variétés de blé.

Notre étude nous a permis de conclure que le stress hydrique provoque des mêmes changements dans les différents paramètres étudiés chez les trois variétés mais à des degrés différents.

**Mots clés:** Blé dur (*Triticum durum* Desf), stress hydrique, paramètres morphologique, physiologiques et biochimiques, germination, croissance.

## ملخص:

يعتبر القمح الصلب كمحصول استراتيجي في الجزائر. ومع ذلك، فإن نمو هذا المحصول وتحسينه محدود بسبب نقص المياه الذي يعد من أهم العوامل البيولوجية التي لها تأثير سلبي على إنتاجية القمح الصلب (*Triticum durum* Desf).

الهدف من هذا العمل هو تحديد تأثير الإجهاد المائي على بعض المعايير المورفولوجية (نمو نبات، طول الجذر وتفرعاته، طول السويقة، طول الورقة الثانية)، الفيزيولوجية (خرابة الخلايا، المحتوى النسبي للماء) ، والبيوكيميائية مثل كمية البرولين من أجل كل نوع من القمح الصلب (واحة، بوسلام، فيترون).

دلّت نتائج التحليل الإحصائي للمعايير المقاسة أن الإجهاد المائي يسبب انخفاض كبير جدًا في معدل الإنبات، وطول السويقة، وطول الأوراق، طول الجذر وعدد تفرعاته، والمحتوى النسبي للماء، والتي أثبتت أن الصنف بوسلام هو الأكثر حساسية، في حين أن الصنفين واحة وفيترون هما الأكثر تأقلمًا. كما أدى الإجهاد المائي إلى زيادة كبيرة في تراكم كمية البرولين وتخريب الخلايا التي سجلت في جميع أنواع القمح الثلاثة.

سمحت دراستنا باستنتاج أن الإجهاد المائي يؤدي إلى نفس التغييرات في مختلف المعايير التي تمت دراستها لدى

الأصناف الثلاثة المدروسة لكن بدرجات مختلفة.

الكلمات المفتاحية: القمح الصلب (*Triticum durum* Desf)، الإجهاد المائي، المعايير المورفولوجية، الفيزيولوجية و البيوكيميائية، الإنبات، النمو.

## Abstract:

Durum wheat is considered as a strategic crop in Algeria. However, the growth of this crop and the improvement of its yield are limited by the lack of water, which is one of the major abiotic stress limiting considerably the productivity of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) in Algeria.

The objective of this work is to determine the effect of water stress on morphological parameters (germination rate, length of main roots and their ramifications, length of coleoptile, and length of second leaf), physiological (cell integrity, relative water content) and biochemicals such as proline accumulation for each variety of durum wheat (Waha, Bouselam and Vitron).

The results obtained from the analysis of variances show that water stress has led to a significant reduction in germination rate, root length and branching and also a decrease in the relative water content, which is more remarkable in the roots of Bouselam (the sensitive variety), on the other hand the Waha and Vitron varieties are resistant. Similarly, water stress increases the proline accumulation and cell integrity recorded in all three wheat varieties.

Our study allowed concluding that the water stress causes the same changes in the different parameters studied in the three varieties but to different degrees.

**Key words:** Durum wheat (*Triticum durum* Desf), water stress, morphological, physiological and biochemical parameters, germination, growth.

## Liste des abréviations

**%: Pour cent.**

**°C: Degré Celsius.**

**ABA: Acide Abscicique.**

**CIC: Conseil International des Céréales.**

**CIMMYT: Centre International pour l'amélioration de maïs et de blé.**

**cm: Centimètre.**

**DO: Densité optique.**

**F: Feuille.**

**FAO: Food and Agriculture Organisation.**

**Fig: Figure.**

**ha: hectares**

**IC: intégrité cellulaire.**

**ICARDA: International Center for Agricultural Research in the Dry Areas.**

**J: Jours.**

**Km: kilomètre.**

**LC: La longueur de coléoptile.**

**LF: La longueur de feuille.**

**LRP: La longueur de racine principale.**

**m: mètre.**

**MF: Matière fraîche.**

**mg: Milligramme.**

**mm: millimètre.**

**NRR: Le nombre des ramifications des racines.**

**OAIC: Office Algérien Interprofessionnel des Céréales.**

**ONFAA: Observatoire National des Filières Agricole et Agroalimentaire.**

**PF: Poids frais.**

**Prol: Proline.**

**PS: Poids sec.**

**PT: Poids de turgescence.**

**qx: quintaux**

**R: Racine.**

**Rep: Répétition.**

**S<sub>1</sub>: Stress 1.**

**S<sub>2</sub>: Stress 2.**

**T: Témoin.**

**T: Traitement.**

**Tab : Tableau.**

**TRE: Teneur Relative en Eau.**

**V: Variété.**

## Liste des tableaux

<b>Tableau I :</b> Bilan de blé dur dans le monde.....	<b>05</b>
<b>Tableau II:</b> Bilan de blé dur en Algérie exprimée en million tonne.....	<b>06</b>
<b>Tableau III:</b> Les caractéristiques agronomiques chez les trois variétés de blé dur.....	<b>22</b>
<b>Tableau IV:</b> Les variations des paramètres morphologiques: Taux de germination (TG), la longueur de racine principale (LRP), le nombre des ramifications des racines (NRR) et la longueur de coléoptile (LC) à la condition de stress hydrique.....	<b>31</b>
<b>Tableau V:</b> Carrés moyennes de l'analyse de la variance de taux de germination (TG), la longueur de racine principale (LRP), le nombre des ramifications des racines (NRR), et la longueur de coléoptile (LC) chez les trois variétés sous stress hydrique.....	<b>32</b>
<b>Tableau VI:</b> Les variations des paramètres morphologiques (la longueur de feuille (LF), la longueur de racine principale (LRP), le nombre de ramification des racines (NRR)), physiologiques (la teneur relative en eau (TRE), l'intégrité cellulaire (IC)), biochimiques (proline (Prol)) à la condition de stress hydrique.....	<b>40</b>
<b>Tableau VII:</b> Carrés moyennes de l'analyse de la variance de la longueur de feuille (LF), la longueur de racine principale (LRP), le nombre de ramification des racines (NRR), la teneur relative en eau (TRE), l'intégrité cellulaire (IC) et le proline (Prol) à la condition de stress hydrique.....	<b>40</b>

## Liste des figures

<b>Fig 01:</b> Anatomies du grain de blé.....	07
<b>Fig 02:</b> Le cycle de développement du blé.....	10
<b>Fig 03:</b> Mise à germination.....	23
<b>Fig 04:</b> Germination.....	23
<b>Fig 05:</b> Les mesures de la longueur de coléoptiles.....	24
<b>Fig 06:</b> Préparation des pots pour le semi.....	25
<b>Fig 07:</b> Transplantations.....	25
<b>Fig 08:</b> Les mesures d'élongations de la deuxième feuille.....	26
<b>Fig 09:</b> Les mesures de la longueur des racines.....	26
<b>Fig 10:</b> Comptage des ramifications. ....	26
<b>Fig 11:</b> Déterminé le poids de feuille et de racine.....	27
<b>Fig 12:</b> Les feuilles et les racines dans l'eau distillée.....	27
<b>Fig 13:</b> Les mesures avec le conductimètre.....	28
<b>Fig 14:</b> Courbe étalon du dosage de la proline.....	30
<b>Fig 15:</b> L'effet de stress hydrique sur taux de germination chez la variété Waha.....	32
<b>Fig 16:</b> L'effet de stress hydrique sur taux de germination chez la variété Bousselam.....	33
<b>Fig 17:</b> L'effet de stress hydrique sur le taux de germination chez la variété Vitron.....	33
<b>Fig 18:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Waha.....	34
<b>Fig 19:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Bousselam.....	34
<b>Fig 20:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Vitron.....	35
<b>Fig 21:</b> L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Waha.....	36
<b>Fig 22 :</b> L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Bousselam.....	36

<b>Fig 23:</b> L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Vitron.....	37
<b>Fig 24:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Waha.....	38
<b>Fig 25:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Bousselem.....	38
<b>Fig 26:</b> L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Vitron.....	38
<b>Fig 27:</b> L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Waha.....	41
<b>Fig 28:</b> L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Bousselem.....	41
<b>Fig 29:</b> L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Vitron.....	41
<b>Fig 30:</b> L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la racine principale chez les trois variétés.....	43
<b>Fig 31:</b> L'effet de stress hydrique sur le nombre des racines primaires et secondaires chez les trois variétés.....	45
<b>Fig 32:</b> L'effet de stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE) dans les feuilles chez les trois variétés.....	46
<b>Fig 33:</b> L'effet de stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE) dans les racines chez les trois variétés.....	46
<b>Fig 34:</b> L'effet de stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC) dans les feuilles chez les trois variétés.....	47
<b>Fig 35:</b> L'effet de stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC) dans les racines chez les trois variétés.....	48
<b>Fig 36:</b> L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline dans les feuilles ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ) chez les trois variétés.....	49
<b>Fig 37:</b> L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline dans les racines ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ) chez les trois variétés.....	49
<b>Fig 38:</b> Valeurs relatives moyennes, en pourcent (%) de la valeur maximale, prises par les variables mesurés chez les trois variétés au niveau de stress ( $S_1$ ).....	50
<b>Fig 39:</b> Valeurs relatives moyennes, en pourcent (%) de la valeur maximale, prises par les variables mesurés chez les trois variétés au niveau de stress ( $S_2$ ).....	50

<b>Sommaire</b>	
<b>Remerciements</b>	
<b>Résumé</b>	
<b>Liste des Abréviations</b>	
<b>Liste des Tableaux</b>	
<b>Liste des Figures</b>	
<b>Introduction</b> .....	01
<b>Partie I: Synthèse bibliographique</b>	
<b>Chapitre I: Généralité sur le blé</b>	
I.1. Historique.....	03
I.2. Origine de blé dur.....	03
I.3. Classification du blé dur .....	04
I.4. Importance et production du blé .....	04
I.5. Biologie et cycle de développement de blé.....	06
I.5.1. Caractères morphologiques.....	06
I.5.2. Le cycle de développement du blé dur.....	07
I.6. Les exigences pédoclimatiques du blé dur.....	10
<b>Chapitre II: Effet du stress hydrique sur les plantes</b>	
II.1. L'eau dans la plante.....	12
II.2. Définition du stress hydrique.....	12
II.3. L'effet du stress hydrique .....	13
II.3.1. L'effet du stress hydrique sur les différents organes du blé dur.....	13
II.3.2. L'effet de stress hydrique sur les paramètres physiologiques.....	14
II.3.3. L'effet de stress hydrique sur le rendement du blé dur.....	14
II.4. Les stratégies adaptatives du blé face à un déficit hydrique .....	15
II.4.1. Définition .....	15
II.4.2. Stratégies d'esquive.....	15
II.4.3. Stratégies d'évitement .....	15
II.4.3.1. Paramètres phénologiques .....	16
II.4.3.2. Paramètres morphologiques.....	16
II.4.3.3. Paramètres physiologiques.....	18
II.4.4. Stratégie de tolérance .....	19
<b>Chapitre II: Matériel et Méthodes</b>	
I. Matériel.....	22
I.1. L'objectif de l'essai.....	22

I.2. Présentation de Matériel végétal.....	22
I.3. Conduite et organisation de l'essai.....	22
II. Méthodes.....	23
II.1. Germination.....	23
II.2. Traitement appliqué et le niveau de stress et leur durée.....	23
II.2.1. Les paramètres mesurés au stade de germination.....	24
II.2.1.1. Taux de germination (G % ).....	24
II.2.1.2. La longueur de coléoptile.....	24
II.2.1.3. La longueur de racine principale et les ramifications.....	24
II.2.2. Les paramètres mesurés au stade de croissance.....	26
II.2.2.1. Les paramètres morphologiques.....	26
II.2.2.1.1. La mesure de la longueur de deuxièmes feuilles.....	26
II.2.2.1.2. Les paramètres racinaires.....	26
II.2.2.1.2.1. Les mesures de la longueur des racines.....	26
II.2.2.1.2.2. Le comptage de nombre des ramifications.....	26
II.2.2.2. Paramètres physiologiques.....	27
II.2.2.2.1. La teneur relative en eau (TRE % ).....	27
II.2.2.2.1. l'intégrité cellulaire (IC%).....	28
II.2.2.3. Paramètres biochimiques.....	28
II.2.2.3.1. Dosage de proline .....	29
III. Analyse statistique.....	30

### **Partie III: Résultats et discussion**

I. Analyse de la variance.....	31
I.1. L'effet de stress hydrique au cours de stade de germination.....	31
I.1.1. L'effet de stress hydrique sur le taux de germination.....	32
I.1.2. L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales.....	34
I.1.3. L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaire.....	36
I.1.4. L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile.....	37
I.2. L'effet de stress hydrique au cours de stade de croissance.....	39
I.2.1. Variation des paramètres morphologiques.....	40
I.2.1.1. L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille.....	40
I.2.1.2. L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la racine principale.....	42
I.2.1.3. L'effet de stress hydrique sur le nombre de la racine primaire et secondaire.....	44
I.2.2. Variation des paramètres physiologiques.....	46
I.2.2.1. L'effet de stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE).....	46

I.2.2.2. L'effet de stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC).....	47
I.2.3. Variation des paramètres biochimiques.....	49
I.2.3.1. L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ).....	49
II. Caractérisation des génotypes.....	50
<b>Conclusion</b> .....	53
<b>Références bibliographique</b>	

# Introduction

## Introduction

Les céréales occupent à l'échelle mondiale une place primordiale dans le système agricole. Les céréales sont considérées comme une principale source de la nutrition humaine et animale (**Slama et al., 2005**), selon (**FAO, 2007**) leur production arrive jusqu'à 2 Milliards de tonnes.

Parmi ces céréales, le blé dur (*Triticum durum* Desf.) compte parmi les espèces les plus anciennes et constitue une grande partie de l'alimentation de l'humanité. En plus de son intérêt comme une des principales céréales apportant l'énergie dans l'alimentation, le blé est aussi une source importante de protéines dans les pays en voie de développement.

En Algérie le blé occupe une place primordiale dans le système agricole voir plus de 3 millions d'hectares. Les grains du blé dur servent principalement à la fabrication de semoule, matière première des pâtes alimentaires, des pains et des galettes (**Feillet, 2000**). La consommation du blé augmente rapidement, principalement du fait de la croissance du nombre de consommateurs.

Selon les statistiques du Conseil International des Céréales dans l'année 2014/2015, la production de blé dur en Algérie est inférieure à la consommation (**FAO, 2016**). Cette faiblesse de la production de blé en Algérie était toujours liée aux effets du stress hydrique qui se fait ressentir de manière très importante depuis la dernière décennie et constitue un important (**Chaise et al., 2005**).

Le stress hydrique est l'un des stress environnementaux les plus importants, affectant les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes. En effet, on assiste à un stress hydrique lorsque la demande en eau dépasse la quantité disponible pendant une certaine période (**Madhavarao et al., 2006**). Il se traduit chez la plante par une série de modifications qui touchent les caractères morphologiques, physiologiques et biochimiques (**Brisson, 2008**).

Les plantes développent plusieurs stratégies adaptatives qui varient en fonction de l'espèce et des conditions du milieu pour lutter contre le manque d'eau, à partir de ces mécanismes, plusieurs améliorateurs, généticiens, biotechnologues ont sélectionné les génotypes les plus tolérants et les plus productifs dans telle condition (**Jean-pierre et al., 2006**).

Ce travail a pour objectif d'étudier l'effet de stress hydrique sur trois variétés de blé dur au cours de stade de germination et de croissance par l'étude de quelques paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques.

Ce mémoire est structuré en trois parties:

- ❖ Une première partie qui représente une synthèse bibliographique sur le blé dur (*Triticum durum* Desf), le stress hydrique et les mécanismes morpho-physiologiques et biochimiques de la tolérance des plantes au stress hydrique.
- ❖ Une deuxième partie qui englobe la description du matériel végétal, des conditions de culture et les différentes méthodes employées dans ce travail. Nous avons mis au point l'expression de trois variétés de blé dur (Waha, Bousselam, Vitron) sous un stress hydrique.
- ❖ Une troisième partie fait l'objet de la présentation des résultats obtenus dans ce travail et leur discussion.

Le mémoire est achevé, par une conclusion et des perspectives, suivies de la liste de références bibliographiques.

Partie I:

Synthèse Bibliographique

## Chapitre I. Généralités sur le blé dur

### I.1. Historique:

La culture des céréales a permis l'essor des grandes civilisations, car elle a constitué l'une des premières activités agricoles. En effet, Il ya plus de trois millions d'années, l'homme préhistorique était nomade, pratiquait la chasse et la cueillette des fruits pour assurer sa nourriture. Le nomadisme a progressivement laissé la place à la sédentarité qui permit la culture des céréales. Le blé est l'une de ces céréales connue depuis l'antiquité, sa culture remontée au mésolithique vers 7000 avant Jésus-Christ (**Ruel T, 2006**).

Le terme blé vient probablement du gaulois blato (à l'origine du vieux français blaise, qui signifie ensemercer en blé) et désigne les grains qui broyés, fournissant de la farine, pour des bouillies (polenta), des crêpes ou du pain. On trouve sous le nom de blé des espèces variées: le genre *Triticum* (du latin *Tritus*, us= broiement, frottement) (**Yves et de Buyer, 2000**).

### I.2. Origine du blé dur

#### I.2.1. Origine géographique:

La découverte du blé remonte à 15000 ans avant Jésus-Christ dans la région du croissant fertile, vaste territoire comprenant, la vallée du Jourdain et des zones adjacentes de Palestine, de la Jordanie, de l'Iraq, et la bordure Ouest de l'Iran (**Croston et williams, 1981**).

La base de divers éléments botaniques, génétiques et archéologiques, que le creuset de notre céréaliculture se situerait en une zone plus limitée « Croissant fertile », localisée autour de l'amont du Tigre et de l'Euphrate, dans des territoires actuels de la Syrie et de la Turquie. On croit que le blé dur provient des territoires actuels de la Turquie, de la Syrie, de l'Iraq et la bordure Ouest de l'Iran (**Feldman, 2001; Mouellef, 2010**).

#### I.2.2. Origine génétique:

Le blé dur remonte au croisement entre deux espèces ancestrales *Triticum monococcum* et une graminée sauvage du nom d'*Aegilops speltaoides*. Le blé dur (*Triticum durum*) appelé ainsi en raison de la dureté de son grain, possède  $2n=4x=28$  chromosomes. D'après (**Feillet, 2000**), le croisement naturel de *Triticum monococcum* (porteur du génome A)  $\times$  *Aegilops speltaoides* (porteur du génome B) a permis l'apparition d'un blé dur sauvage de type AABB (*Triticum turgidum ssp.dicoccoides*) qui a ensuite progressivement évolué vers *Triticum turgidum ssp.dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé).

### I.3. Classification du blé dur :

Le blé dur obéit à la classification suivante: (Feillet, 2000).

Règne.....	plantae.
Embranchement.....	Angiosperme.
Sous-embranchement.....	Spermaphyta.
Division.....	Magnoliophyta.
Classe.....	Monocotylédones.
Subclasse.....	Commlinidae.
Ordre.....	Cyperales.
Famille.....	Gramineae (poaceae).
Genre.....	Triticum-L.
Espèce.....	<i>Triticum durum</i> Desf.

### 1.4. Importance et production du blé

#### 1.4.1. Dans le monde:

L'année 2016 est bonne pour les céréales. Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde, devant le riz et derrière le maïs, premier pays producteur mondial de blé dur (FAO, 2016).

Les prévisions de la FAO sont bonnes également pour la campagne 2016-2017. La production mondiale de blé prévue pour 2016-2017 atteint les 742 millions de tonnes, et sa consommation estimée à 730,5 millions de tonnes. Elles seraient ainsi en retrait de 1,8 pour cent par rapport au niveau record de 2016, mais resteraient toujours au-dessus de la moyenne des cinq dernières années (FAO, 2016).

Les stocks mondiaux de blé atteignent un niveau important, estimés à 234 millions de tonnes en 2016/2017. D'après la FAO, les prix du blé devraient rester stables et relativement bas en 2016-2017.

Tableau I : Bilan de blé dur dans le monde.

Marché mondial du blé					
	2014/15	2015/16	2016/17	2017/18 estimation	2018/19 prévision (03 mai 2018)
	(..... millions de tonnes.....)				
<b>Production</b> <sup>1/</sup>	732.0	734.1	759.6	757.9	<b>746.6</b>
<b>Disponibilités</b> <sup>2/</sup>	928.7	950.6	995.9	1 015.5	<b>1 023.3</b>
<b>Utilisation</b>	712.5	709.2	734.5	737.7	<b>743.3</b>
<b>Commerce</b> <sup>3/</sup>	156.8	166.7	176.5	173.6	<b>174.1</b>
<b>Stocks de clôture</b> <sup>4/</sup>	216.5	236.3	257.6	276.7	<b>279.0</b>
	(..... pour cent.....)				
<b>Rapport stocks mondiaux- utilisation</b>	30.5	32.2	34.9	37.2	<b>36.9</b>
<b>Rapport stocks des principaux exportateurs- utilisation totale</b> <sup>5/</sup>	17.9	17.8	20.0	20.9	<b>19.2</b>

Source : FAO, 2016.

#### I.4.2. Dans l'Algérie:

Le blé dur, est la première céréale cultivée dans le pays, elle occupe annuellement une superficie d'environ 3,4 millions hectares (**MADR, 2012**).

Concentrée essentiellement dans la région des hauts plateaux dont on peut citer Oum El Bouaghi, Tiaret, Sétif, Souk Ahras, Tebessa, Constantine, Sidi Bel Abbes et Saida etc... (**Fritas., 2012**).

Les besoins de l'Algérie en céréales sont estimés à environ 8 millions de tonnes par an. L'Algérie est l'un des premiers importateurs de blé au monde, notamment le blé dur, la demande locale reste importante (**ONFAA, 2015**). La consommation Algérien consacre une part importante de leur budget à l'alimentation 52% en moyenne en 2016.

Selon l'**OAIC** l'Algérie a importé en 2016 près de 450 000 tonnes de blé car la production nationale en blé dur est faible, elle ne couvre que 20 à 25 % des besoins du pays, le reste étant importé.

Selon les données du (**CIC, 2016**) la production de blé en Algérie environ 40 de quintaux/hectare.

La cause principale de la faiblesse de la production du blé dur en Algérie est le faible niveau de productivité (rendement) obtenu, soit 9 à 11 quintaux/hectare, cette faible productivité est elle-même due à des contraintes abiotiques (pluviométrie surtout), biotiques (adventices) et humaines (itinéraires techniques appliqués etc...) (**Chellali, 2007**).

Selon (**Zitouni, 2006**) la superficie moyenne consacrée au blé se situe à environ 1,9 millions hectare mais avec un moyenne rendement (18qx/ha de blé dur et 17qx/ha de blé tendre).

**Tableau II:** Bilan de blé dur en Algérie exprimée en million tonne.

	2011-2012	2012-2013	2013-2014	2014-2015
Production	2,8	3.4	3.3	1.9
Consommation	8.9	9	9.7	9.7
Importation	6.3	6.4	7.4	6.9
Exportation	0.1	0.1	T	T

Source: FAO, 2016.

## I.5. Biologie et cycle de développement du blé :

### I.5.1. Caractères morphologiques

#### I.5.1.1. L'appareil végétatif:

L'appareil végétatif comprend le système racinaire et le système aérien (**Gate et Giban, 2003**).

**1.5.1.1.1. Le système racinaire:** est de type fasciculé. En cours de développement, deux systèmes se forment (**Belaid, 1996 in Ainaoui et Lafala, 2016**).

\* **Le système racinaire séminal (primaire):** fonctionne de la germination au tallage, ces racines sont associées dans le grain à différentes parties de l'embryon.

\* **Le système racinaire coronaire (secondaire):** apparaît au stade de tallage.

**1.5.1.1.2. Le système aérien:** est constitué d'une tige cylindrique, séparée par des nœuds, La tige principale appelée le maître brin et des tiges secondaires appelées talles qui naissent à la base de la plante, des feuilles sont à nervures parallèles et formées en deux parties:

- La partie inférieure entourant la jeune pousse qui est la gaine.

- La partie supérieure en forme de lame qui est le limbe.

#### I.5.1.2. Appareil reproducteur:

Les fleurs sont groupées en inflorescences de type épi. Ce dernier est constitué d'un axe appelé le rachis sur lequel sont fixés les épillets (**Belaid, 1996 in Ainaoui et Lafala, 2016**). Le blé est une plante monoïque à fleurs parfaites, elle se reproduit par voie sexuée et par l'autofécondation (espèce autogame) (**Soltner, 1999 in Ainaoui et Lafal, 2016**).

#### I.5.1.3. Grain de blé:

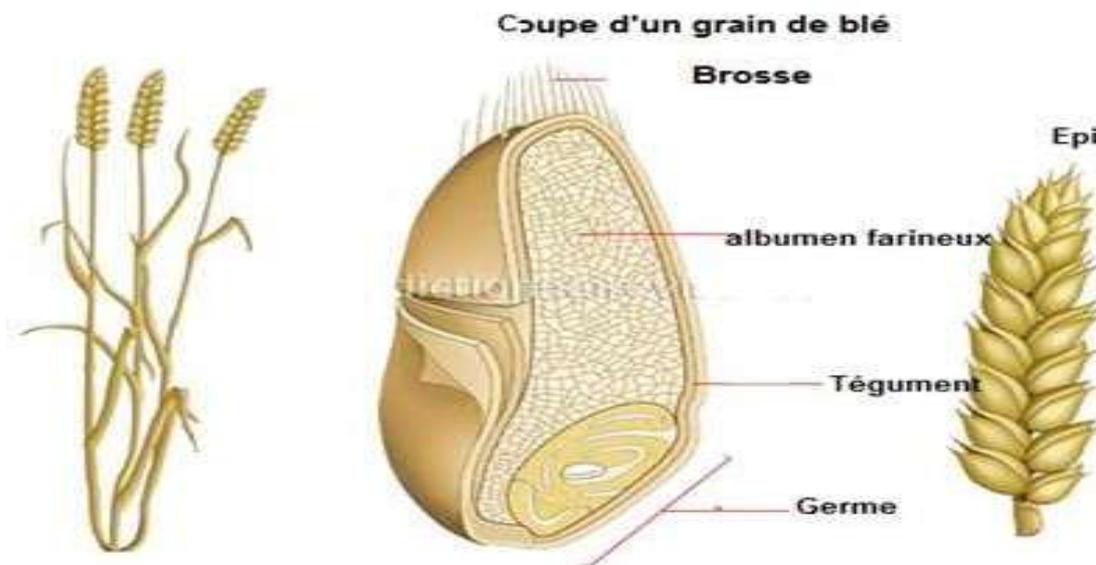
Sur le plan morphologique, le grain a une forme ovoïde de coloration blanchâtre à

brunâtre avec un sillon sur la face ventrale, il est de taille de 6.5 à 8.5 mm de long et son diamètre de 3 à 4mm. Histologiquement, le grain de blé dur est formé de trois types de tissus le germe (3% du poids du grain), les enveloppes (17%) et l'albumen (80%) (**Fredot, 2005**):

\* **Germe:** Il constitue un organe de réserve, riche en protéines et en lipides, en vitamine pour la jeune plantule et forme environ 2,5% à 3% du grain de blé. Le germe comprend deux parties: la plantule et le cotylédon qui contient l'essentiel des matières grasses du grain.

\* **Enveloppes:** Elles sont constituées par le péricarpe et le tégument séminal (riches en cellulose et de matière minérale) et l'assise protéique, qui est riche en lipides, protéines, matières minérales et vitamines.

\* **Albumen:** Elle donne la semoule caractéristique du blé, représente 82 à 85% du poids du grain. Elle est composée essentiellement d'amidon, de 10 à 12% de protéines et d'une faible proportion de matières minérales et de vitamines.



**Fig. 01:** Anatomie du grain de blé (**Fredot, 2005**).

### I.5.2. Cycle de développement du blé dur:

Selon (**Bouffenaar et al., 2006**) en général, toutes les céréales ont le même cycle de développement qui représente l'ensemble des modifications phénologiques qui apparaissent au cours du cycle de la culture, il se dépend essentiellement des températures et des photopériodes accumulées par la culture depuis sa germination. Trois périodes repères caractérisent le développement du blé à savoir: la période végétative, reproductrice, et de maturation.

## I.5.2.1. Période végétative:

Elle débute par le passage du grain de l'état de vie ralentie à l'état de vie active au cours de la germination qui se traduit par l'émergence de la radicule et des racines séminales et celle de l'élongation de la coléoptile (**Bouffenaar et al., 2006**). Elle se divise en deux phases dont leur durée s'étale jusqu'au fin tallage avec une croissance complètement végétative.

### I.5.2.1.1. Phase germination-levée:

Pour que la graine germe normalement, il faut que deux conditions soient réunies:

- 1- la graine soit capable de germer c'est à dire qu'elle est vivante et mûre.
- 2- Le sol doit fournir à la graine l'eau et l'oxygène et la chaleur nécessaires pour sa germination (**Soltner, 2005**).

Elle commence une vie active et se développe grâce aux réserves contenues dans cette dernière, elle se débute lorsque la graine commence à absorber de l'eau et elle se traduit par la sortie des racines séminales et par la croissance du coléoptile (**Boulale et al., 2007**).

La levée est notée quand 50% de plantules sont sorties de sol, pendant cette phase, les jeunes plantes sont sensibles au manque d'eau qui provoque une diminution de nombre (**Karou et al., 1998 in Labdelli, 2011**).

### I.5.2.1.2. Phase levée-tallage:

C'est un mode de développement propre aux graminées, il est caractérisé par 2 stades principaux :

**1- Stade de formation du plateau de tallage:** C'est le phénomène de "pré tallage" dans lequel le deuxième entre nœud qui porte le bourgeon terminal s'allongé à l'intérieur de la coléoptile, il stoppe sa montée à 2 centimètres sous la surface quelle que soit la profondeur du semis, a ce niveau il y aura l'apparition d'un renflement : c'est le futur plateau de tallage.

**2- Stade d'émission des talles:** À l'aisselle des premières feuilles du blé des bourgeons axillaires entre alors en activité pour donner de nouvelles pousses: les talles (**Soltner, 2005**). Dans cette phase, la plante se base dans leur alimentation sur les ressources de la graine et l'azote du sol parce que ses besoins sont faibles en éléments minéraux notamment l'azote jusqu'au stade 2-3 feuilles (**Austin et al., 1975 in Cherfia, 2010**).

## I.5.2.2. Période reproductrice

C'est la formation et la naissance de l'épi, le début de cette phase est marqué par une différenciation de l'ébauche d'épillet sur l'apex, ce stade la fin de la période végétative et l'acheminement vers la fonction de reproduction (**Bouffenaar et al., 2006**). Elle se divise en deux phases:

### I.5.2.2.1. Phase montaison et le gonflement

Durant cette phase, il y a l'allongement des entre nœuds d'un certain nombre de talles herbacées, les talles les plus âgées se trouvent couronnées par des épis alors que les talles suffisamment avancée meurent par la suite (**Masle, 1982 in Benchikh, 2015**). Cette phase est marquée par un agrandissement de la demande en eau, lumière et l'azote (**Gate, 1995; Clement et al., 1975 in Benchikh, 2015**).

La durée de cette phase est très peu variable: 28-30 jours, elle se termine au moment de la différenciation des stigmates des fleurs (**Bouffenaar et al., 2006**).

A partir de la montaison, les besoins en azote deviennent très importants et déterminent le nombre d'épis, le nombre de grain par épi et le poids maximal du grain (**Hebert, 1975 in Benchikh, 2015**).

### I.5.2.2.2. Phase d'épiaison et de fécondation

L'épiaison se détermine par l'apparition de l'épi hors de la gaine de la dernière feuille. Les épis dégainés fleurissent généralement entre 4 à 8 jours après l'épiaison (**Bahlouli et al., 2005**).

La fécondation a une durée peu variable (32 jours en moyenne), c'est durant cette période que s'achève la formation des organes floraux et s'effectue la fécondation.

## I.5.2.3. Période de maturation

### I.5.2.3.1. Phase de grossissement du grain:

Durant cette phase, l'embryon se développe et ainsi l'albumen se remplit par des substances de réserve, c'est la phase laiteux dont le grain s'écrase facilement (**Bouffenaar et al., 2006**).

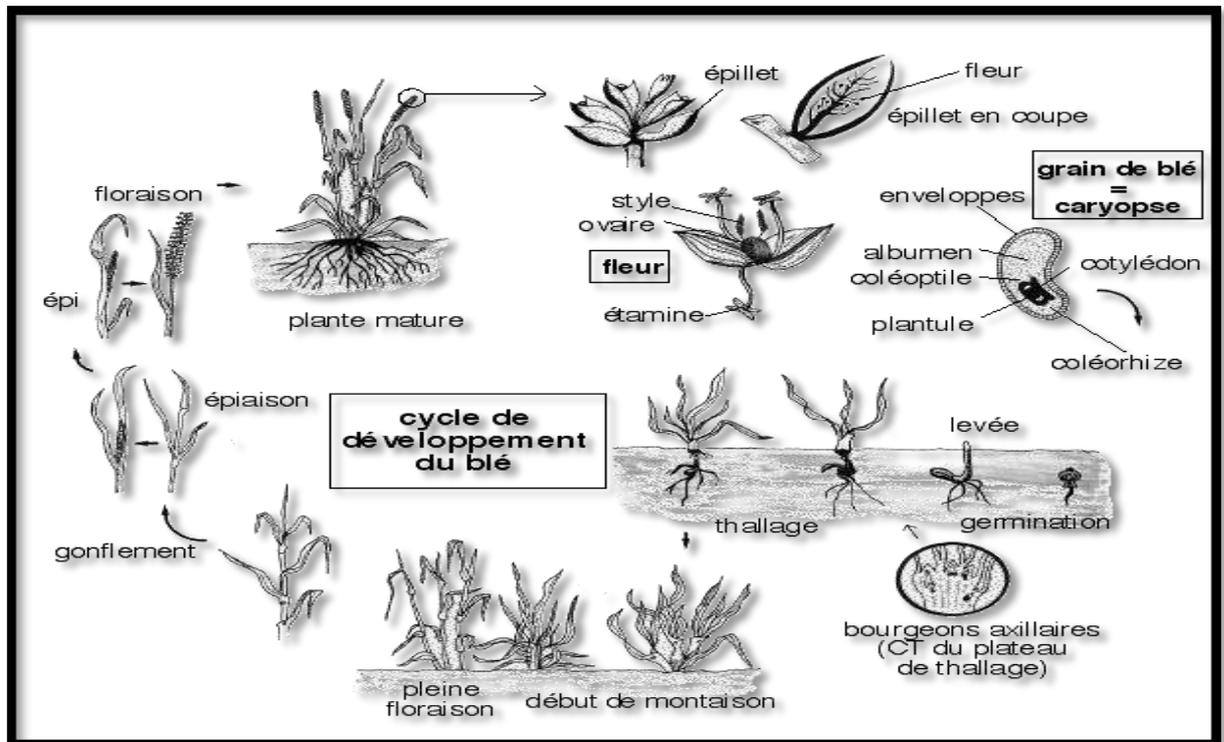
### I.5.2.3.2. Phase de Maturation:

C'est la dernière phase du cycle végétatif, la maturation correspond à l'accumulation de

l'amidon dans les grains puis à leur perte d'humidité (Soltner, 2005).

Le poids des grains continue d'augmenter contrairement au poids des tiges et feuilles, suite à la migration des substances glucidiques produites par la feuille étandard et stockées dans le pédoncule de l'épi (Gate, 2003).

Et enfin le stade de maturité physiologique dont le grain devient dur et accepte leur couleur jaunâtre (Bouffenaar *et al.*, 2006).



**Fig. 02:** Le cycle de développement du blé (Soltner, 2005).

## I.6. Exigences pédoclimatiques du blé dur :

Un bon comportement de la culture durant tout son cycle de développement exige la réunion de certains facteurs qui conduisent à l'observation d'un meilleur rendement et parmi les exigences on peut citer:

### I.6.1. Sol:

Les sols qui conviennent mieux à la production du blé dur sont ceux qui sont bien aérés, bien drainés, profonds et comportent au moins 0.5% de la matière organique, et à intervalle de pH de 5.5 à 7.5 (Kebede et Belay, 2001 in Allali, 2015).

Parmi les exigences du blé dur en sol, l'azote assimilable est nécessaire pour un bon rendement, une teneur élevée en protéines, un pigment jaune et la dureté de la graine, qui améliorent la qualité et le prix de la culture (Whitmore, 2000 in Allali, 2015).

### I.6.2. Climat :

Les facteurs climatiques ont une action prépondérante sur les différentes périodes de la vie du blé. (Clement et Prats, 1970 in Allali, 2015).

### I.6.3. Température :

La température minimale de la germination des graines du blé est de 3 °C, la floraison ne peut débuter que si la température dépasse 14 °C et est optimale à 16.5 °C. La maturation est optimale autour de 20 °C (Ahmadi et al., 2002).

Ces exigences sont variables selon les génotypes, les campagnes agricoles et les caractéristiques environnementales (Araus et al., 2003).

La température optimale de la croissance du blé ne devant pas excéder les 15 °C (14 °C-16 °C) avec un cumul de croissance avoisinant les 2400 °C (Zouaoui et Bensaid, 2007).

### I.6.4. Eau :

Les besoins d'eau sont faibles pendant l'installation de la plante et peuvent s'accroître jusqu'à atteindre un maximum en moyenne au mois de Mai qui sont de 166 mm à Bordj Bou Arreridj pour la culture de blé (Smadhi et al., 2002).

La consommation diminue jusqu'au stade fin maturité (Chennafi et al., 2008).

Les besoins d'eau correspondant à des bons rendements sont de 450 à 650 mm selon le climat et la longueur du cycle végétatif.

### I.6.5. Lumière :

La lumière est le facteur qui agit directement sur le bon fonctionnement de la photosynthèse et le comportement du blé. En effet, un bon tallage est garanti, si le blé est placé dans les conditions optimales d'éclairement (Soltner, 1990 in Allali, 2015).

Une certaine durée du jour (photopériodisme) est nécessaire pour la floraison et le développement des plantes.

## Chapitre II: Effet du stress hydrique sur les plantes

### II.1. L'eau dans la plante

Parler de l'eau chez les végétaux est quelque chose de commun. Chacun sait que pour se développer une plante a besoin d'eau et quand celle-ci vient à manquer les conséquences peuvent être graves (**Bernard, 2006**).

Elles ont trouve naturellement à l'état liquide, mais aussi sous forme de vapeur d'eau dans les chambres sous stomatiques des feuilles (**Laberche, 2004**).

La richesse en eau des plantes est variable selon les espèces, les organes et les milieux de vie. En effet, Il faut 1 500 litres d'eau pour obtenir 1 Kg de blé (**Bernard, 2006**).

Les rôles multiples assurés par l'eau au sein des plantes en font le premier facteur limitant leur fonctionnement (**Laberche, 2004**). Parmi ces rôles, nous pouvons citer :

- L'eau contribue au maintien de la structure de la cellule et en particulier de la structure colloïdale du cytoplasme.
- Elle est le siège des réactions métaboliques comme l'hydrolyse ou la photosynthèse.
- Elle permet la turgescence des cellules et par là même des tissus et des organes.
- Elle véhicule les nutriments minéraux et les produits du métabolisme.
- Par son rejet dans l'atmosphère sous forme de vapeur, elle emprunte à la plante sa chaleur latente de vaporisation. Elle permet à celle-ci d' supporter les rayonnements solaires et les divers échauffements climatiques.

### II.2. Définition de stress hydrique

Le stress hydrique est l'un des stress environnementaux les plus importants, affectant les conditions de croissance, le développement et le rendement des plantes (**Madhavarao et al., 2006**).

C'est un problème sérieux dans beaucoup d'environnements arides et semi-arides, où les précipitations changent d'année en année et où les plantes sont soumises à des périodes plus ou moins longues de déficit hydrique (**Boyer, 1982**).

Le stress hydrique du sol doit être décomposé en déficit hydrique et l'excès d'eau entraînant l'asphyxie (**Bezzala, 2005**).

En effet, on assiste à un stress hydrique lorsque la demande en eau dépasse la quantité disponible pendant une certaine période (**Madhavarao et al., 2006**).

Il se traduit chez la plante par une série de modifications qui touchent les caractères morphologiques, physiologiques, et biochimiques à partir du moment où les besoins en eau de la plante sont supérieurs aux quantités disponibles (**Mefiti et al., 2000**).

### II.3. Effet de stress hydrique:

#### II.3.1. L'effet de stress hydrique sur les différents organes du blé dur:

Le déficit hydrique a un effet dépressif sur le rendement des cultures et de ses composantes (**Bandurska et Stroinski, 2003**).

Pour le blé dur, la diminution du rendement est d'environ 2q/ha, chaque fois que le déficit hydrique s'élève de 10mm (**Kara, 2001**).

##### II.3.1.1. Sur les feuilles:

Le premier organe touché par le stress hydrique est le limbe de la feuille, il entraîne:

- La diminution de la croissance foliaire et sa vitesse par l'inhibition de la division cellulaire (**Granier et al., 2000**).
- Une réduction de la taille et de la surface foliaire après la floraison, soit par son enroulement et par son flétrissement total (**Martinez et al., 2003**).
- Réduction significative de la production de la biomasse totale, en réduisant le nombre d'organes portant des feuilles (**Albouchi et al., 2003**).
- Diminution de l'indice foliaire et la durée de vie de la feuille ainsi que la capacité photosynthétique (**Shao et al., 2005**).
- Diminution de 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.

##### II.3.1.2. Sur la tige:

Les symptômes remarquables sont :

- Le raccourcissement de la hauteur des tiges, un déficit de début de montaison réduit la longueur du dernier entre-nœuds (**Foulkes et al., 2007**).
- Perturbation de la translocation des réserves de la tige vers le grain (**Foulkes et al., 2007; Alvaro et al., 2008**).

##### II.3.1.3. Sur le système racinaire:

La racine représente le premier organe de détection de stress hydrique et, en particulier, leur extrémité qui est le site principale pour une telle perception (**Shimazaki et al., 2005**).

Un système racinaire capable d'extraire l'eau du sol qui est une caractéristique essentielle pour la résistance à la sécheresse (**Subbarao et al., 1995 in Labdelli Amina, 2011**).

Selon (**Daaloul et al., 2002**) démontrent que le stress hydrique entraîne :

- L'intensité des racines séminales ainsi que leur ramification dans les couches de sol les plus humides.

- Ainsi que leur nombre, réduisant le volume et la masse racinaire.
- Réduction de la croissance, mais aussi une diminution du diamètre. Cette réduction engendre une augmentation de la résistance au transfert de l'eau vers la partie aérienne.

### II.3.2. L'effet de stress hydrique sur les paramètres physiologiques

#### II.3.2.1. sur la photosynthèse:

Selon (**Hireche, 2006**) mis en évidence l'influence de stress hydrique sur la photosynthèse, ils s'accordent à dire que l'assèchement du sol diminue cette fonction, d'une manière générale, on distingue deux types d'action de stress hydrique:

- 1- Une augmentation de la résistance stomatique qui limite la diffusion du CO<sub>2</sub> vers l'intérieur de la feuille et diminue par le même le taux de photosynthèse.
- 2- Une action métabolique au niveau de la cellule ou au niveau des organites qui agira aussi bien sur la photosynthèse que la respiration.

Il est toutefois important de noter que ces effets ne sont possibles que pour des stress sévères et relativement longs, aboutissent à une diminution importante de la teneur en eau relative de la feuille.

#### II.3.2.2. Sur la transpiration:

Le bilan d'énergie du couvert végétal montre qu'une partie importante de l'énergie radiative incidente est dispersée sous forme de transpiration. Une réduction de la transpiration par fermeture stomatique se traduit donc par un échauffement de la feuille souvent de plusieurs degrés (**Leinonen et Jones, 2004**).

La fermeture des stomates est notamment déclenchée par signal chimique racinaire:

La molécule- signal est une phytochrome acide abscisique (ABA), synthétisé par les racines soumises à un déficit hydrique, et qui est véhiculé jusqu'aux feuilles par la sève brute.

Ce mécanisme est vérifié expérimentalement par le fait qu'un apport d'ABA exogène dans la sève provoque bien la fermeture des stomates. Le même effet est également obtenu si une partie des racines est soumise à une dessiccation alors que le reste de la plante est maintenu dans des conditions hydriques non limitantes (**Tardieu, 1997**).

### II.3.3. L'effet de stress hydrique sur le rendement du blé dur:

La culture de blé dur exige un total pluviométrique au dessus de 450mm, pour une croissance sans stress hydrique. Une bonne répartition de cette pluviométrie, tout le long du cycle, serait de 350mm du semis au stade gonflement à la maturité physiologique.

Le déficit hydrique de nature intermittente, est une des principales causes des pertes de rendement du blé dur, et en particulier le nombre de grains par épi et le poids moyen du grains (**Chenaffi et al., 2008**).

Le rendement en grains chez le blé dépend fortement du nombre de grains par épi, du poids de grains par épi et du nombre d'épi par m<sup>2</sup> (**Triboi, 1990 in Mouellef, 2010**).

L'effet du déficit hydrique sur ces composantes et par conséquent sur le rendement, dépend du stade au cours duquel ce déficit survient. Ainsi, un déficit hydrique à la montaison se traduit par la chute du nombre d'épi par m<sup>2</sup>, La régression intense des tailles et la baisse du nombre de grains par épi. A la fin de la montaison, La sécheresse réduit le nombre de fleurs fertiles par épillet (**Debaeke et al., 1996**).

## **II.4. Les stratégies adaptatives du blé face à un déficit hydrique**

### **II.4.1. Définition:**

L'adaptation se définit comme la capacité d'une plante à croître et à donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des stress de périodicités connues. Selon (**Berthet, 2006**), l'adaptation c'est la modification d'une structure ou d'une fonction, ou processus de modification d'une structure ou d'une fonction, dont on peut supposer ou démontrer qu'il est favorable à la survie de l'individu ou à sa multiplication dans un milieu donné.

Selon (**Huber, 2007**), face aux contraintes environnementales d'origine climatique (sécheresse, gel) et d'origine humaine (niveau de fertilisation azotée, pratiques agricoles, etc), les plantes ont développé des stratégies d'adaptation diverses. Les plantes mettent donc en œuvre des stratégies d'adaptation et de défense aux stress. Pour cela, elles possèdent des mécanismes de perception et de signalisation complexes leur permettant de produire une réponse plus ou moins spécifique à des stimulus perçus.

Pour lutter le manque d'eau, les plantes développent plusieurs stratégies adaptatives qui varient en fonction de l'espèce et des conditions du milieu (Esquive, Evitement et tolérance) (**Jean-pierre et al., 2006**).

### **II.4.2. Stratégie d'esquive:**

Est basée sur la plasticité de la phénologie de la variété. Elle consiste à réaliser le cycle pendant la période favorable en réduisant voire en annulant les effets du stress hydrique qui se produit au cours d'une phase sensible, comme la précocité (**Blum, 1988 in Morsli, 2009**).

### **II.4.3. Stratégie d'évitement:**

Cette stratégie consiste à empêcher que la plante soumise à des conditions hydriques défavorables ne subisse un stress hydrique trop important. Ces adaptations réduisent le risque

de perte de rendement, mais ont le plus souvent un coût en terme de rendement maximum (Jean-pierre et al., 2006). Les mécanismes d'évitement sont de type phénologiques, morphologique et physiologique.

#### II.4.3.1. Paramètres phénologiques:

Berthet, (2006) définit la phénologie comme l'étude des relations entre les variations climatiques saisonnières et les phénomènes biologiques périodiques (germination, floraison, migration, reproduction). Les paramètres phénologiques d'adaptation ou bien les paramètres de précocité définissent le calage du cycle vis-à-vis des contraintes environnementales. Selon (Ali Dib et al., 1992), la sélection de génotypes précoces permet d'éviter la coïncidence des stades critiques de développement (floraison - maturation) et les stades d'occurrences maximale de certains accidents climatiques (hautes températures, déficit hydrique, gel). La précocité constitue donc un important mécanisme d'évitement au stress hydrique de fin de cycle (Benlaribi, 1990; Ben Salem et al., 1997; Ben Naceur et al., 1999), elle assure une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau. En effet, les génotypes à croissance rapide et à maturité précoce utilisent mieux l'eau disponible et ils sont moins exposés aux stress environnementaux que les génotypes tardifs (Bajji, 1999).

#### II.4.3.2. Paramètres morphologiques:

En milieu variable, les caractères morphologiques peuvent jouer des rôles assez importants qui réduisent la variabilité des rendements en grains (Harrath, 2003).

### A- La partie aérienne

#### 1- Surface et enroulement foliaire:

Pour un contenu hydrique d'un sol donné, il faut chercher un développement de la surface foliaire qui rythme mieux la consommation de l'eau par la plante pour en conserver une partie afin d'assurer un remplissage adéquat du grain (Bota et al., 2001) suggèrent que les plantes à surface foliaire plus grande peuvent tolérer la déshydratation et maintenir un potentiel hydrique élevé.

Chez le blé, l'enroulement foliaire chez certaines variétés résistantes peut être considéré comme un indicateur de perte de turgescence en même temps qu'un caractère d'évitement de la déshydratation (Amokrane et al., 2002). Il contribue à la réduction de la transpiration (Monneveux et Belhassen, 1996), et joue un rôle conséquent dans la résistance aux températures élevées et au déficit hydrique de fin de cycle (Ortiz et al., 1991).

## 2- Hauteur de la plante:

La hauteur de la plante apparaît comme un critère de sélection important particulièrement pour les zones arides. (Meziani *et al.*, 1992), considèrent que la recherche de la tolérance à la sécheresse passe par l'augmentation de la hauteur de la paille. (Dakheel *et al.*, 1993) notent que la hauteur du chaume présente une corrélation modérée avec le rendement en grain sous stress sévère. En condition de stress hydrique, une paille haute est plus apte à stocker plus de réserves glucidiques, qui sont susceptibles d'être transférées vers le grain, au cours de la phase de remplissage (Ben Abdellah et Ben Salem, 1993).

## 3- Longueur du col d'épi:

Ce caractère a toutefois un déterminisme génétique plus complexe que celui de la hauteur de la plante (Hakimi, 1992). Le rôle de ce caractère s'expliquerait par les quantités d'assimilats stockés dans cette partie de la plante qui sont susceptibles d'être transportées vers le grain en conditions de déficit hydrique terminal (Gate *et al.*, 1993; Dakheel *et al.*, 1993). Les caractéristiques de l'épi (épi court à barbes peu développées) contribuent également à une limitation des pertes en eau (Febrero *et al.*, 1990).

## 4- Les barbes :

La longueur des barbes est un paramètre morphologique qui semble également étroitement lié à la tolérance au déficit hydrique terminal tout au moins chez le blé dur (Hadjichristodoulou, 1985). En effet, la présence de barbes, par leurs port dressé et leur position au voisinage immédiat de la graine augmente la possibilité d'utilisation de l'eau et l'élaboration de la matière sèche lors de la phase de formation du grain surtout après la sénescence des feuilles étendards (Monneveux et Nemmar, 1986; Gate *et al.*, 1993).

## 5- Glaucescence, cire et pilosité :

La glaucescence est un caractère qui réduit le taux de perte d'eau (transpiration cuticulaire) en condition de déficit hydrique et qui influence fortement le rendement et retardant la sénescence foliaire (Ludlow et Muchow, 1990 ; Upov, 1994).

La production de cire est liée à des facteurs environnementaux, faible humidité, forte radiation lumineuse, et réduction de la disponibilité de l'eau du sol (Levitt, 1980; Johanson *et al.*, 1983). Chez le blé, la réduction des pertes d'eau s'obtient en partie par la mise en place des barrières morphologiques des tissus foliaires dont les cires, caractère génétique ayant la faculté de s'extérioriser et de mieux s'exprimer en condition de déficit hydrique (Qariani *et al.*, 1997).

La pilosité des feuilles et des tiges, la glaucescence et la présence de cires sont considérées comme des facteurs d'adaptation à la sécheresse ; elles sont associées à un abaissement de la température des feuilles et à une réduction de la transpiration (**Ceccarelli, 1987; Qariani et al., 1997**).

#### **B- Le système racinaire:**

Le développement du système racinaire global joue un rôle essentiel dans l'alimentation hydrique et minérale de la plante particulièrement net en zones semi arides, où les quantités d'eau absorbées sont directement liées à la dynamique de croissance des racines (**Hurd, 1974; Richards et Passioura, 1981**). De nombreuses plantes adaptées aux zones arides ne contrôlent que très peu leurs pertes en eau par transpiration, mais possèdent un enracinement très profond capable d'extraire l'eau du sol. La croissance racinaire en conditions sèches peut être maintenue par l'ajustement osmotique qui limite la baisse du potentiel de turgescence (**Kramer et Boyer, 1995**).

#### **II.4.3.3. Paramètres physiologiques**

##### **II.4.3.3.1. La teneur relative en eau:**

**Scofield et al., (1988)** notent que la teneur en eau diminue lorsque le stress augmente, mais elle diminue plus vite chez les variétés sensibles que chez les variétés résistantes. La teneur relative en eau en plus de sa relation avec le volume cellulaire reflète plus précisément la balance entre l'eau disponible dans la feuille et le taux de transpiration, le potentiel osmotique et de turgescence (**Nouri, 2002**). Un stress hydrique intense induit une baisse de la teneur relative en eau (**Schonfeld et al., 1988 ; Muller et Whitsitt, 1996**) et une réduction des potentiels hydrique et osmotique de la feuilles (**Hafeez-khan et al.,1993**).

##### **II.4.3.3.2. Photosynthèse et la conductance stomatique**

Sous un stress hydrique, une diminution de la teneur en chlorophylle est remarquée chez le blé dur. La réduction de la photosynthèse, liée à la diminution du potentiel hydrique foliaire, est supposée dépendre à la fois de la fermeture des stomates, avec pour conséquence une diminution de la conductance à la diffusion du CO<sub>2</sub> et d'une limitation biochimique du chloroplaste à fixer le CO<sub>2</sub> (**El-Jaafari et Paul, 1993 ; Tardieu et Simoneau, 1997**).

La régulation de la conductance stomatique reste le mécanisme majeur intervenant à court terme pour limiter les pertes en eau (**Bota et al., 2001** ). Une faible conductance est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse L'efficacité d'utilisation de l'eau est alors augmentée en situation de stress (**Kiani et al., 2007**).

#### II.4.3.3.3. Température foliaire:

Selon (**Dakheel et al., 1993**), la capacité des plantes à maintenir une température foliaire basse est une indication de leur grande capacité à extraire l'eau du sol et à se rafraîchir par transpiration. Des températures basses du couvert végétal sont indicatives d'un potentiel hydrique foliaire élevé (**Blum et al., 1981**).

#### II.4.3.3.4. La régulation stomatique:

Le système stomatique a été largement étudié et est un des principaux acteurs de régulation de l'état hydrique de la plante (**Li et al., 2006; Schroeder et al., 2001**). La réduction de la perte en eau par la fermeture stomatique est un moyen d'adaptation précoce des plantes au déficit hydrique (**Assmann et al., 2000; Ykhlef, 2001**).

L'augmentation du nombre de stomates par unité de surface pourrait être un des facteurs de résistance au stress hydrique chez les céréales si elle est accompagnée par une bonne activité physiologique (**Erchidi et al., 2000; Slama, 2002**).

#### II.4.4. Stratégie de 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 est un exemple d'une telle adaptation, il permet le maintien d'une turgescence positive pour des teneurs en eau relativement faible (**Hopkinsw, 2003**).

L'ajustement osmotique, il consiste en la synthèse des molécules solubles, ce qui se traduit par une plus grande capacité d'attraction et de rétention des molécules d'eau.

Ces molécules, appelées osmoticum, s'accumulent le plus souvent dans le cytoplasme (**Nabors, 2008**).

Cette forte accumulation de solutés ioniques ou organiques dans les cellules provoque une diminution du potentiel osmotique. Les principales substances accumulées en réponse aux stress osmotiques peuvent être des acides aminés (proline), des sucres (saccharose, tréhalose, fructoses) (**Hopkinsw, 2003**).

La nature des osmolytes impliqués dans l'ajustement osmotique est généralement spécifique de l'espèce étudiée. Les solutés organiques ne perturbent généralement pas ou peu

le métabolisme des cellules et sont qualifiés à ce titre d'osmoticum compatibles (**Radhouane, 2011**).

#### **II.4.4.1. L'accumulation de la proline:**

Parmi les acides aminés pouvant être accumulés, la proline représente des manifestations les plus remarquables des stress hydriques et osmotiques. La proline est l'un des solutés compatibles le plus fréquemment accumulé en réponse à des contraintes environnementales variées et joue un rôle important dans la tolérance des plantes (**Ben Rejeb et al., 2012**).

L'accumulation de la proline, induite par les stress, peut être le résultat de trois processus complémentaires: stimulation de sa synthèse, inhibition de son oxydation et/ou altération de la biosynthèse des protéines. La proline est synthétisée selon deux voies distinctes, via le glutamate et l'ornithine (**Neffar, 2013**).

Son accumulation dans les feuilles de plantes qui souffrent d'un manque d'eau a été décrite très anciennement (**Cornic, 2008**).

Plus de son rôle osmotique, la proline semble aussi avoir un rôle dans l'enroulement foliaire, constituant un mécanisme de limitation de la transpiration chez les céréales, qui serait à l'accumulation d'acide abscisique (**ABA**) au niveau des feuilles, elle pourrait en outre jouer plusieurs rôles dans le métabolisme intracellulaire, dans la protection des membranes et des systèmes enzymatiques, et favoriserait la reprise après réhydratation (**Lepoivre, 2003**).

#### **II.4.4.2. L'accumulation des sucres solubles:**

La diminution du potentiel hydrique du sol en conditions de sécheresse provoque une perte importante de la turgescence au niveau de la plante (**Henchi, 1987 in Salmi, 2015**).

Le potentiel osmotique peut être maintenu pour un stress hydrique de faible ou moyenne intensité, par ajustement osmotique (**Dubos, 2001**).

Les sucres peuvent servir de composés solubles compatibles pour cet ajustement osmotique (**Dubos, 2001**).

Généralement, on pense que l'accumulation de sucres solubles peut avoir comme origine hydrolysé de réserves (en particulier, d'amidon) mais aussi une modification du métabolisme carboné, la dégradation de polysaccharides et une réduction de l'utilisation de carbohydrates plus importante que la réduction de la photosynthèse en conditions de déficit hydrique (**Lepoivre, 2003**).

De nombreuses études ont mis en évidence l'accumulation de sucres solubles lors de la dessiccation. Une idée principale en ressort: différents sucres solubles peuvent être présents dans des tissus bien hydratés, mais le saccharose est préférentiellement accumulé dans les tissus en déshydratation (**Dubos, 2001**).

La teneur en sucres solubles des feuilles des plants stressés augmente régulièrement et d'une manière significative en fonction de la diminution de la teneur relative en eau (**Berka et Aïd, 2009**).

### **II.4.4.3. La teneur en chlorophylle:**

La diminution de la photosynthèse, qui fait suite à la réduction de la teneur relative en eau et du potentiel hydrique foliaire, est causée par la réduction de la pénétration du CO<sub>2</sub>. La diminution de la photosynthèse nette peut être attribuée à la diminution de la concentration interne du CO<sub>2</sub> sans que la capacité photosynthétique des tissus de la feuille ne soit endommagée, (**El-jaafari et Paul, 1993; Bousba et al., 2009**) indiquent qu'une diminution de la teneur en chlorophylle est remarquée chez le blé dur sous stress hydrique.

Selon (**Tahri et al., 1997**) montrent que l'augmentation de la teneur en proline foliaire sous l'effet du stress suivie par un abaissement dans les teneurs en pigments chlorophylliens totaux (Chlorophylles a et b). Ainsi la variété qui accumule plus de proline est aussi celle qui connaît la plus forte diminution de ses teneurs en pigments chlorophylliens et vice versa.

Partie II:

Matériels et Méthodes

## Chapitre II: Matériel et Méthodes

### I. Matériel

#### I.1. L'objectif de l'essai:

Dans notre essai nous avons consisté à étudier et suivre l'effet de stress hydrique sur trois variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.), au cours de stade de germination et de croissance de chaque variété.

L'essai est réalisé dans le but d'une caractérisation des propriétés de tolérance au stress hydrique du blé dur par la mesure des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques.

#### I.2. Présentation de Matériel végétal:

Le matériel végétal utilisé est constitué de trois variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf) d'origines différentes: locale et introduite, les variétés de la famille des Poacées qui sont: Bousselam, Vitron, Waha les organes choisis pour réaliser cette étude sont les feuilles, et les racines (**Tab.III**).

**Tableau III** : Les caractéristiques agronomiques chez les trois variétés de blé dur.

Génotype	Nom	Origine	Cycle végétatif	Tolérance à la sécheresse	Productivité
1	Bousselam	Algérie	Précoce	Très sensible	Elevé
2	Vitron	Espagne	Demi-précoce	Sensible	Haute productivité
3	Waha	ICARDA/ CIMMYT Syrie	Précoce	Très sensible	bonne productivité

Source: (Ait Kaki, 2008).

#### I.3. Conduite et organisation de l'essai:

Le travail présenté tente à déterminer l'effet de stress hydrique et les méthodes adaptatives de la partie aérienne et sous terrain chez le blé dur. Les caractéristiques retenues au cours de cette étude sont d'ordres morphologiques, physiologiques, biochimiques. Cette étude comporte deux essais l'un dans des boîtes pétries et l'autre dans les pots.

L'essai a été réalisé au laboratoire de biologie végétale à l'Université de Mohamed EL Bachir El Ibrahimy de Bordj Bou-Arréridj en 25/03/2018.

## II. Méthodes

### II.1. Germination

#### II.1.1. Stérilisation:

Avant de mettre les grains dans les boîtes pétrie pour germer, ils sont désinfectés par l'eau de javel /l'eau distillée (10ml /90ml) pendant 20minutes, puis on rince les grains à l'eau distillée trois fois. Elles ont ensuite trempé dans l'eau distillée pendant 1h, ce qui permet de raccourcir le temps de germination.

#### II.1.2. Mise à germination:

Ces grains sont effectués dans des boîtes et on les couvre de papier absorbant à raison de 10 graines par boîte, 9 boîtes pour chaque variété, les graines sont arrosées avec 10ml d'eau distillé, et en suite placent ces boîtes à l'obscurité et mis en germination.



**Fig 3:** Mise à germination



**Fig 4:** Germination

### II.2. Traitement appliqué et le niveau de stress et leur durée

#### ❖ Dans les boîtes pétries:

Les trois variétés ont subi un stress hydrique aux degrés suivants:

- T (Témoin): Irriguée chaque jour.
- S<sub>1</sub> (Stress 1): L'arrêt de l'irrigation pendant 3 jours.
- S<sub>2</sub> (Stress 2): L'arrêt de l'irrigation pendant 5 jours.

Chaque traitement comporte trois répétitions. Ces traitements appliquées pour chaque variété jusqu'à l'arrêt de germination.

### II.2.1. Les paramètres mesurés au stade de germination

#### II.2.1.1. Taux de germination (G%):

Ce paramètre est exprimé en pourcentage et représente le nombre de graines germées par rapport au nombre total des graines initialement mises en germination.

Sur l'essai de germination ont été déterminé le pourcentage définitif de germination (G%) selon la formule suivante (Doran et Gunn, 1986):

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

Où:

XT: le nombre total de graines germées.

N: le nombre total des graines mises à germer.

Une graine est considérée germée lorsqu'elle présente sa radicule est visible après percée des téguments.

#### II.2.1.2. La longueur de coléoptile: Mesurée en cm à l'aide d'un papier millimètre.



Fig 05: Les mesures de la longueur de coléoptile.

#### II.2.1.3. La longueur de racine principale et les ramifications: Les mesures en cm à l'aide d'un papier millimètre.

##### ❖ Dans les pots:

##### ➤ Préparation des pots et le semi:

Après la germination des grains, On sélectionne les plantules qui ont la même taille et transplantées dans des pots à diamètre de 20cm, 9 pots pour chaque variété.

Les pots ont été remplis par 1/3 de sol, 1/3 de sable, 1/3 de terreau dans chaque pot. Les pots préparés ont répartis a raison de 9 pots/génotype, dans chaque pot 6/7 plantules.



**Fig 06:** Préparation des pots pour le semi.

Les semis ont été effectués manuellement à raison d'une façon homogène sur la surface de chaque pot à une profondeur de 2-3 cm.



**Fig 07:** Transplantations.

➤ **Traitement appliqué et le niveau de stress et leur durée:**

Les pots sont irrigués régulièrement chaque jour jusqu'à l'obtention de la deuxième feuille, à ce stade les trois variétés ont subi un stress hydrique aux degrés suivants:

- T (Témoin): Irriguée chaque jour.
- S<sub>1</sub> (Stress 1): L'arrêt de l'irrigation pendant 3 jours.
- S<sub>2</sub> (Stress 2): L'arrêt de l'irrigation pendant 5 jours.

Chaque traitement comporte trois pots et chaque pot comporte 3 répétitions (81 génotypes).

La contrainte hydrique est appliquée 18 jours après l'apparition de la deuxième feuille.

## II.2.2. Les paramètres mesurés au stade de croissance

### II.2.2.1. Les paramètres morphologiques

#### II.2.2.1.1. La mesure de la longueur de deuxième feuilles:

Chaque variété on a choisie 3 Rep de T, 3 Rep pour  $S_1$  et 3 Rep pour  $S_2$  et mesurée la longueur de la deuxième feuille, à l'aide d'un papier millimètre pendant 18 jours jusqu'un l'arrêt d'élongation.



**Fig 08:** Les mesures d'élongations de la deuxième feuille.

#### II.2.2.1.2. Les paramètres racinaires:

Après 18 jours de stress on prélevée les plants de chaque variété et notamment les racines pour mesurer leur longueur et les ramifications.

Séparée des racines par un jet modéré d'eau du robinet. Les racines sont ensuite lavées dans un bac avant de procéder aux mesures. Les paramètres étudiés sont:

**II.2.2.1.2.1. Les mesures de la longueur des racines :** Paramètre plus fréquemment retenu, est mesurée en cm à l'aide d'un papier millimètre.

**II.2.2.1.2.2. Le comptage de nombre des ramifications:** Déterminé par comptage des racines secondaires.



**Fig 09:** Les mesures de la longueur des racines.



**Fig 10:** Comptage des ramifications.

### II.2.2. Paramètres physiologiques

#### II.2.2.2.1. La teneur relative en eau (TRE %):

C'est l'un des principaux paramètres qui indique le niveau hydrique de la plante ou encore la turgescence cellulaire. La teneur relative en eau de la feuille étandard a été déterminée par la méthode décrite par (Serries, 1992). Selon cette méthode, une feuille (trois répétition) est coupée à la base du limbe. Le poids frais (PF) est obtenu par pesage immédiatement de retour au laboratoire de l'université.

Ces feuilles sont mises par la suite dans des boites pétries contenant de l'eau distillée et placées à l'obscurité dans un endroit frais, après 24 heures, les feuilles sont retirées, passées dans un papier buvard pour absorber l'eau de la surface, pesées de nouveau pour obtenir le poids turgide (PT) à saturation hydrique. Les feuilles sont enfin mises à l'étuve à 85°C pendant 24h et pesés pour avoir leur poids sec (PS). La teneur relative en eau est calculée par la formule de (Ali et al., 1999):

$$\text{TRE (\%)} = [(\text{PF}-\text{PS}) / (\text{PT}-\text{PS})] \times 100$$

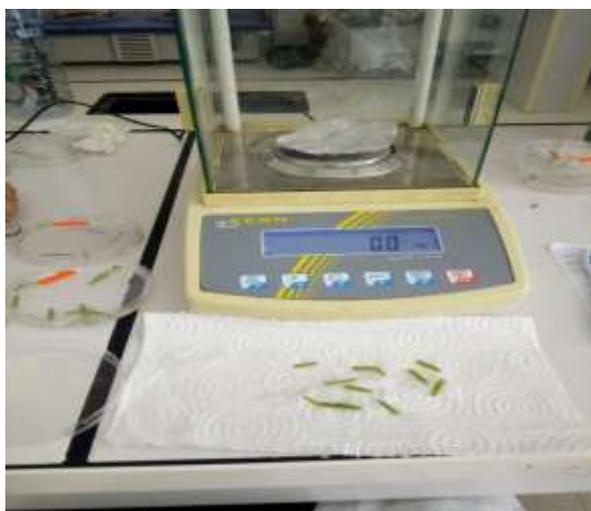
Où:

TRE = teneur relative en eau (%).

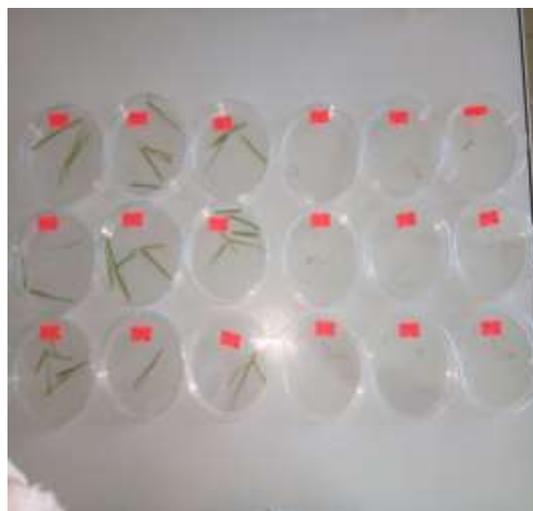
PF = poids de la matière fraîche (mg).

PS = poids de la matière sèche (mg).

PT = poids de la matière turgide (mg).



**Fig 11:** Déterminé le poids des feuilles et des racines.



**Fig 12 :** Les feuilles et les racines dans l'eau distillée.

#### II.2.2.2.2. L'intégrité cellulaire (IC %):

Le test de l'intégrité cellulaire (IC) est effectué sur la deuxième feuille, prises au hasard par génotype et traitement. Ces échantillons sont lavés à l'eau courante. Les feuilles et les racines sont découpées en segments de 1 cm de long. Un échantillon de 10 segments du limbe foliaire et racinaire est mis dans un tube à essai et lavé trois fois avec l'eau distillée pour enlever les poussières adhérentes qui influent sur les résultats du test.

A chaque tube on ajoute 10 ml d'eau distillée déminéralisée. Les tubes, ainsi traités, sont périodiquement agités manuellement et laissés à la température ambiante du laboratoire. Une première lecture est faite (EC1) avec le conductimètre 24 heures après. Les tubes sont ensuite mis au bain marie, dont la température est portée à 100°C, pendant 60 minutes. Une deuxième lecture de la conductivité est faite 24 heures après le passage des échantillons dans le bain marie (EC2). Le pourcentage de cellules endommagées par le stress hydrique est estimée, selon la procédure décrite par (Bajji *et al.*, 2001), comme suit:

$$\% \text{ IC} = 100 (\text{EC1} / \text{EC2})$$

Où % IC est le pourcentage des cellules endommagées par le déficit hydrique, EC1, et EC2 sont respectivement les conductivités du traitement avant et après passage au bain marie.



**Fig 13:** Les mesures avec le conductimètre.

#### II.2.2.3. Paramètres biochimiques:

Les paramètres biochimiques consistent à mesurer les quantités des constituants des organes biologiques en général sucres solubles; protéines totales; acides aminées; proline; lipides...etc.

**III.2.2.3.1. Dosage de proline:**

La proline ou acide pyrrolidine 2-carboxylique est l'un des vingt principaux acides aminés qui entrent dans la constitution des protéines. La proline est facilement oxydée par la ninhydrine ou tricetohydrindène. C'est sur cette réaction que se base le protocole de mise en évidence de la proline dans les échantillons foliaires (**El Jaafari, 1993**). La méthode suivie est celle de (**Troll et Lindsley, 1955**), simplifiée et mise au point par (**Rasio et al., 1987**).

Elle consiste à prendre 100 mg de matière fraîche dans des tubes à essai contenant 2 ml de méthanol à 40%. Le tout est chauffé à 85°C dans un bain-marie pendant 60mn. (Les tubes sont recouverts de papier aluminium pendant le chauffage pour éviter la volatilisation de l'alcool.) Après refroidissement ; on prélève 1ml d'extrait auquel il faut ajouter :

-1 ml d'acide acétique ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ).

-25 mg de ninhydrine ( $\text{C}_6\text{H}_6\text{O}_4$ ).

-1 ml de mélange contenant :

-120 ml d'eau distillée.

-300 ml d'acide acétique.

-80 ml d'acide orthophosphorique ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ .d=1.7).

La solution obtenue est portée à ébullition pendant 30 mn à 100°C, la solution vire au rose, après refroidissement, 5 ml de toluène sont rajoutés à la solution qui est agitée, deux phases se séparent (une phase supérieure à la couleur rouge contient la proline et une phase inférieure transparente sans proline). Après avoir éliminé la phase inférieure, la phase supérieure est récupérée est déshydratée par l'ajout d'une spatule de Sulfate de Sodium  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  anhydre (pour éliminer l'eau qu'elle contient). On détermine la densité optique (Do) à l'aide d'un spectrophotomètre (type 20D) sur une longueur d'onde de 528nm. Les valeurs obtenues sont converties en taux de proline par le biais d'une «courbe étalon» (Fig 14), préalablement établie à partir d'une série de solution de concentration en proline connue.

Cette courbe est utilisée pour déterminer les teneurs en proline dans les feuilles et les racines des plantes.

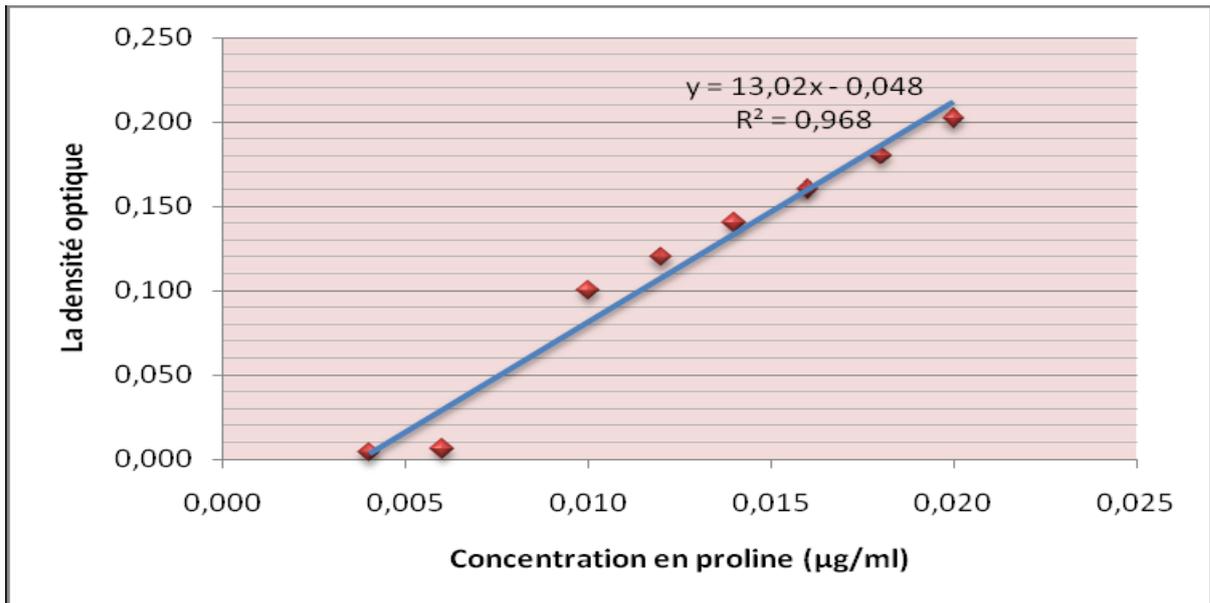


Fig 14: Courbe étalon du dosage de la proline.

### III. Analyse statistique

Les résultats, présentés sous forme d'histogrammes et des courbes, réalisés par le logiciel Excel 2007.

L'analyse statistique des données obtenues a été réalisée en utilisant le logiciel STATISTICA. La méthode utilisée est ANOVA.

Partie III:

Résultats et discussion

## I. Analyse de la variance:

L'analyse de la variance révèle un effet génotype significatif ; hautement significatif à très hautement significatif pour l'ensemble des caractères mesurer hormis la longueur des racines principales pour le quel la différence n'est significative (Tab V). Ces résultats indiquent la présence d'une variabilité assez importante entre les génotypes étudiés. Cette variabilité phénotypique sera analysée, dans ce qui suite, par groupe des caractères liée à la morphologie, physiologie et à la biochimie de la plante.

### I.1. Effet de stress hydrique au cours de stade de germination:

Au niveau de cette expérience, notre étude est sur l'effet de stress hydrique au stade de germination (Taux de germination, la longueur de coléoptile, la longueur de racine principale et leurs ramifications).

Plusieurs auteurs comme (Zhu, 2001 ; Taiz et Zeiger, 2002 ; Schulze et al., 2005) montrent que le stress hydrique est entraine une diminution de taux de germination, la longueur de coléoptile, la longueur de racine et leurs ramifications.

**Tableau IV:** Les variations des paramètres morphologiques: Taux de germination (TG), la longueur de racine principale (LRP), le nombre des ramifications des racines (NRR) et la longueur de coléoptile (LC) à la condition de stress hydrique.

Conditions	TG	LRP	NRR	LC
Témoins	100 (a)	5.61 (a)	7.77 (a)	2.87 (a)
Stress (S <sub>1</sub> )	94.44 (b)	5.01 (a)	7.44 (a)	1.94 (b)
Stress (S <sub>2</sub> )	84.44 (c)	4.72 (a)	6.11 (b)	0.95 (c)
LSD (5 %)	4.26	1.24	1.06	0.42

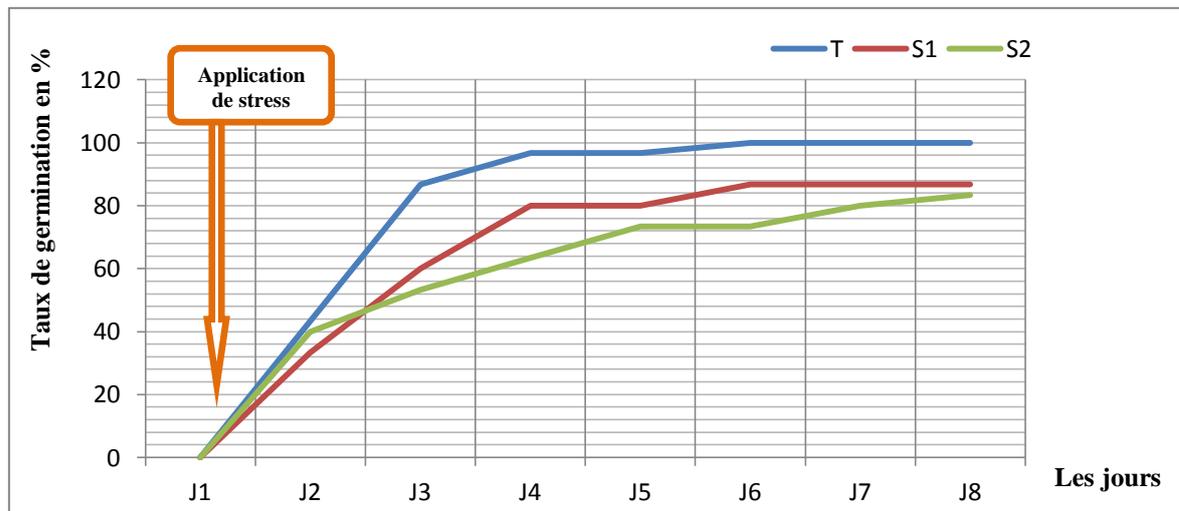
**Tableau V:** Carrés moyens de l'analyse de la variance de taux de germination (TG), la longueur de racine principale (LRP), le nombre des ramifications racinaires (NRR), et la longueur de coléoptile (LC) chez les trois variétés sous stress hydrique.

Variations	Df	TG	LRP	NRR	LC
Variété	2	70.37*	16.47***	2.33 <sup>ns</sup>	0.14 <sup>ns</sup>
Traitement	2	559.25***	1.85 <sup>ns</sup>	7 **	8.31 ***
V×T	4	42.59 <sup>ns</sup>	2.87 <sup>ns</sup>	0.33 <sup>ns</sup>	0.16 <sup>ns</sup>
Erreur	18	18.51	1.58	1.14	0.18
Totale	26				
CV (%)		4.62	24.60	15.06	22.25

\*: Significant, \*\*: Hautement significative, \*\*\*: Très hautement significative. ns: non significative.

### I.1.1. L'effet de stress hydrique sur le taux de germination :

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab V) à l'aide de l'analyse de la Variance, qui révèle que les traitements de stress hydrique à une différence très hautement significatif sur le taux de germination. Mais la différence entre les variétés est significatif, et non significative entre l'interaction (V×T) ce qui indique que les trois génotypes ne répondent pas de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab V).



**Fig 15:** L'effet de stress hydrique sur le taux de germination chez la variété Waha.

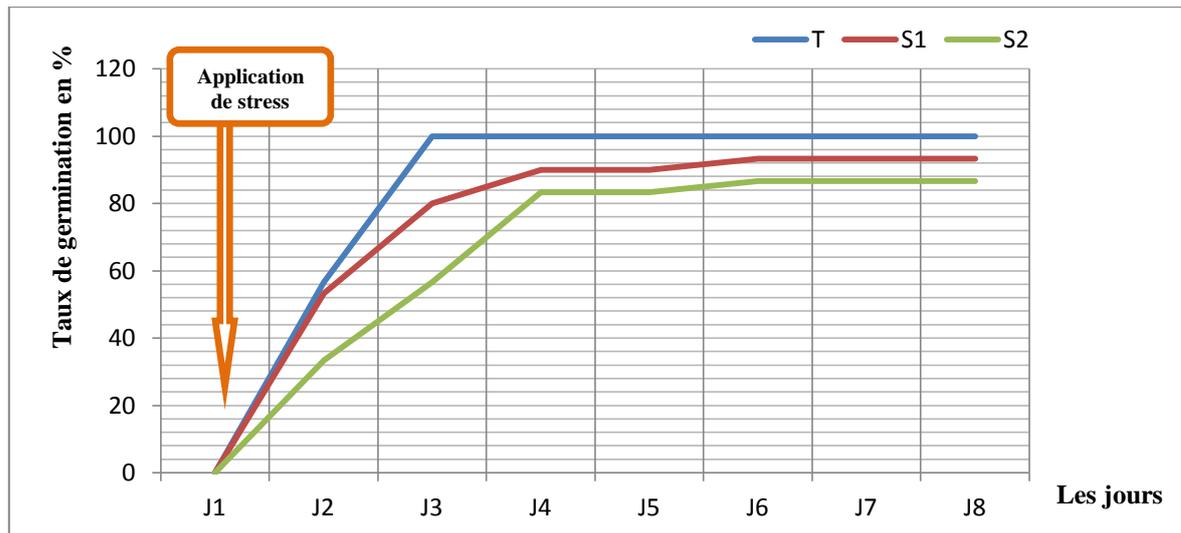


Fig 16: L'effet de stress hydrique sur le taux de germination chez la variété Bousselam.

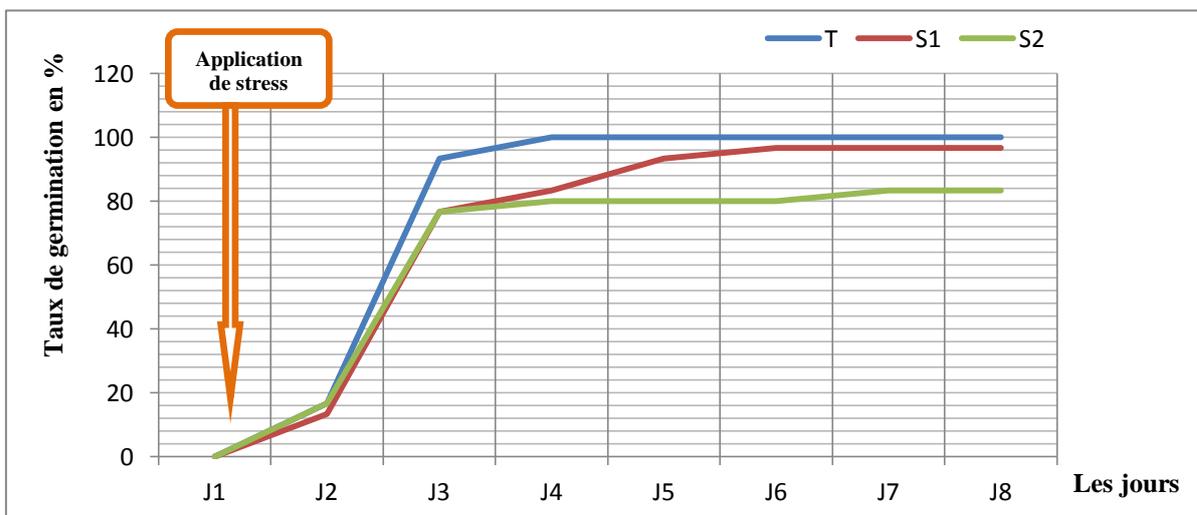


Fig 17: L'effet de stress hydrique sur le taux de germination chez la variété Vitron.

Les résultats obtenus dans les (Fig15-16-17) démontrent une diminution de taux de germination chez les stressées ( $S_1$  et  $S_2$ ), par rapport au témoin qui atteint la valeur maximum (100%) pour l'ensemble des trois variétés étudiées.

Au niveau de  $S_1$ , le taux le plus élevé et vite chez le génotype Vitron (96%); et relativement moins faible chez Waha et Bousselam (83%, 93%) respectivement,

Au niveau de  $S_2$  les 3 génotypes (Waha, Bousselam et Vitron) inscrivent une réduction de taux de germination évaluée à 80%.

Ces résultats confirment de nombreux travaux comme (Gill et al., 2003) qui démontrent que l'inhibition de la germination des graines résulterait en particulier d'une difficulté d'hydratation des tissus, qui se répercute sur le processus d'élongation de la racine et d'une difficulté de la pénétration de la molécule d'eau dans les graines, ce qui ne favorise

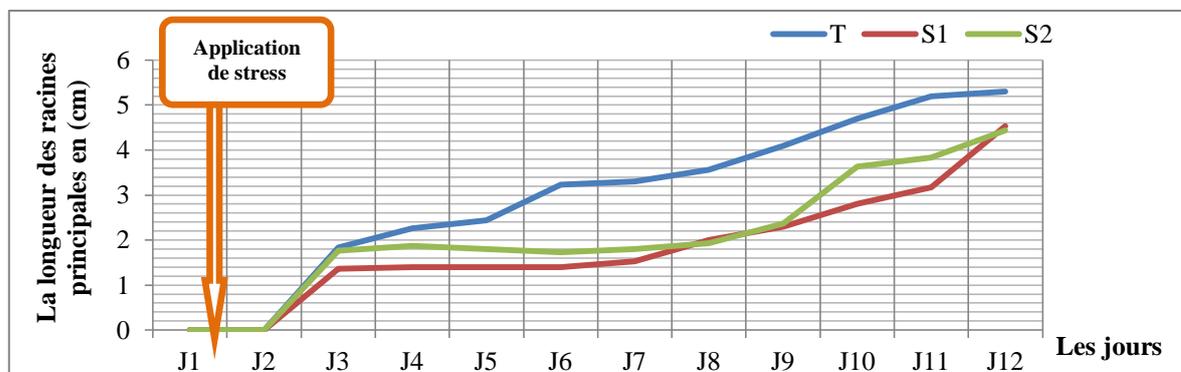
pas l'ajustement osmotique.

Cependant, il est à remarquer qu'un léger déficit hydrique améliore la faculté germinative. Un tel résultat a été affirmé par de nombreux auteurs et sur diverses cultures telles que le tournesol et le millet (Ashraf *et al.*, 2003).

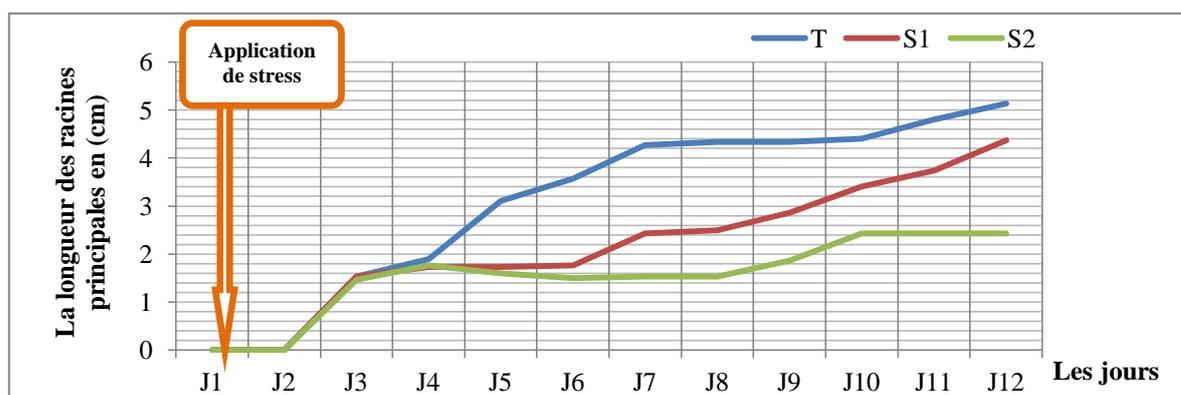
Nos résultats semblent concorder avec les travaux de (Feliachi *et al.*, 2001), qui montre que l'absence d'humidité suffisante, la graine même si elle est correctement placée dans le sol, elle n'évolue pas, retardant ainsi, la levée de la culture, et en cas de persistance de sécheresse, la situation peut se traduire par une absence de levée.

### I.1.2. L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales:

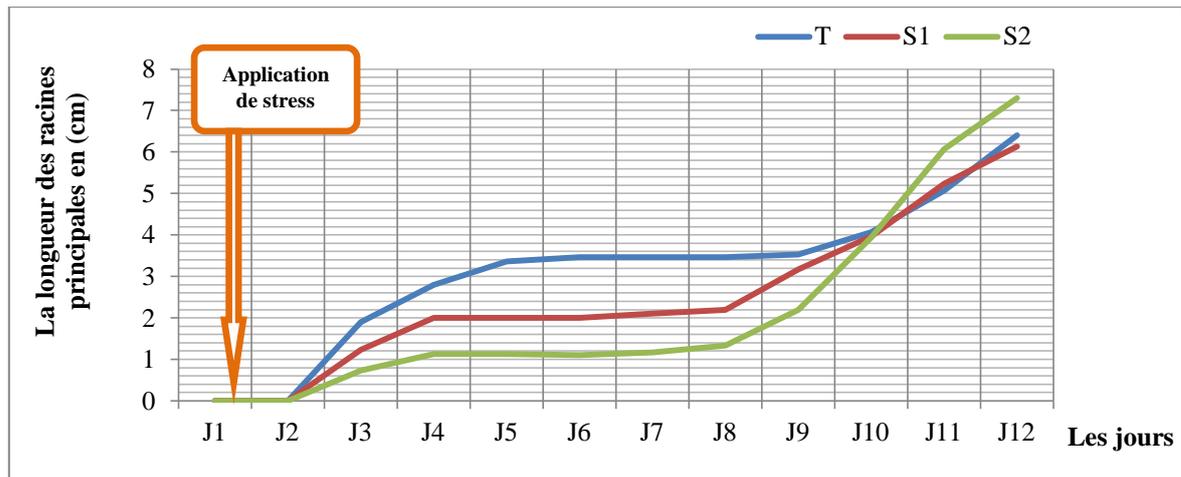
Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab IV) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèlent que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique et l'interaction (V×T) est impacté non significativement sur la longueur des racines, mais entre les variétés est très hautement significatif ce qui indique que ces trois génotypes ne répondent pas de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab IV).



**Fig 18:** L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Waha.



**Fig 19:** L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Bousselam.



**Fig 20:** L'effet de stress hydrique sur la longueur des racines principales chez la variété Vitron.

L'étude des résultats illustrés sur les (Fig 18-19-20), montre que la longueur des racines également affectée par le stress hydrique par rapport aux témoins.

Après l'application de stress hydrique au stade de germination, induit des réductions importantes des valeurs de la longueur des racines chez Bouselam et Waha varient entre 4,36cm, 4,53cm pour le S<sub>1</sub> et 2,43cm, 4,43cm pour le S<sub>2</sub> respectivement, Par contre le génotype Vitron inscrit une élongation des racines principales arrive jusqu'à 7,3cm au niveau de S<sub>2</sub> et dépassé la longueur des racines au niveau de témoin (6,4cm).

La réduction de la croissance racinaire est due probablement à un arrêt de la division et de l'élongation cellulaire au niveau de la racine (**Fraser et al., 1990**), conduisant à une sorte de tubérisation qui consiste à une lignification du système racinaire, qui permettent à la plante une « entrée en vie » ralentie, en attendant que les conditions redeviennent favorables.

Ces résultats indiquent que la longueur des racines est l'un des critères valables pour la sélection de la tolérance au stress hydrique, et les variétés les moins affectés par le stress hydrique sont les plus tolérantes (**Vartanian, 1973**). Selon ses propositions la variété Waha est la plus tolérante.

Mais la variété Vitron possède un système racinaire long en condition de stress ont confirmé nos résultats avec (**El Fakhri et al., 2010**); qui montre que le système racinaire capable d'extraire l'eau du sol serait un caractère essentiel pour l'adaptation à la déficite hydrique. Cette caractéristique revêt une importance particulière pour les cultures qui subissent régulièrement des déficits hydriques durant le cycle de croissance (**El Fakhri et al., 2010**).

C'est-à-dire, la variété qui développe un système racinaire important peut pomper l'eau à des profondeurs considérables ce qui lui permet de tolérer certaines périodes sèches (Sahnoune *et al.*, 2004; Adda *et al.*, 2005). Donc le génotype Vitron s'avère le plus tolérant.

L'effet du stress hydrique peut se traduire, selon la stratégie adaptative de chaque espèce ou variété par des modifications morphologiques, ces modifications affectent la partie aérienne ou souterraine par: réduction du système racinaire (Slama, 2005).

### 1.1.3. L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires:

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab V) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèlent que chez les trois variétés étudiées, le traitement de stress hydrique est impacté hautement significatif sur le nombre des racines formées, Mais une différence non significative sur les variétés et l'interaction (V×T) ce qui indique que les trois génotypes répondent de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab V).

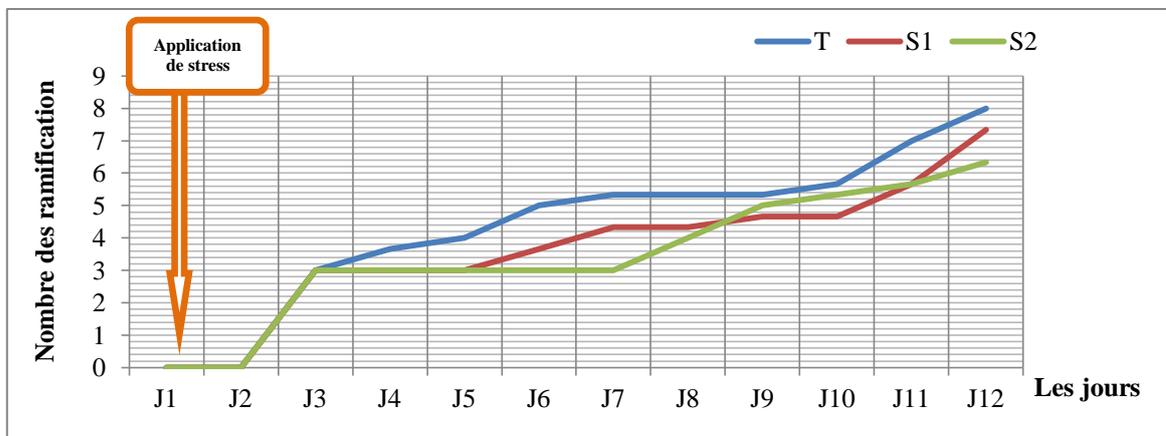


Fig 21: L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Waha.

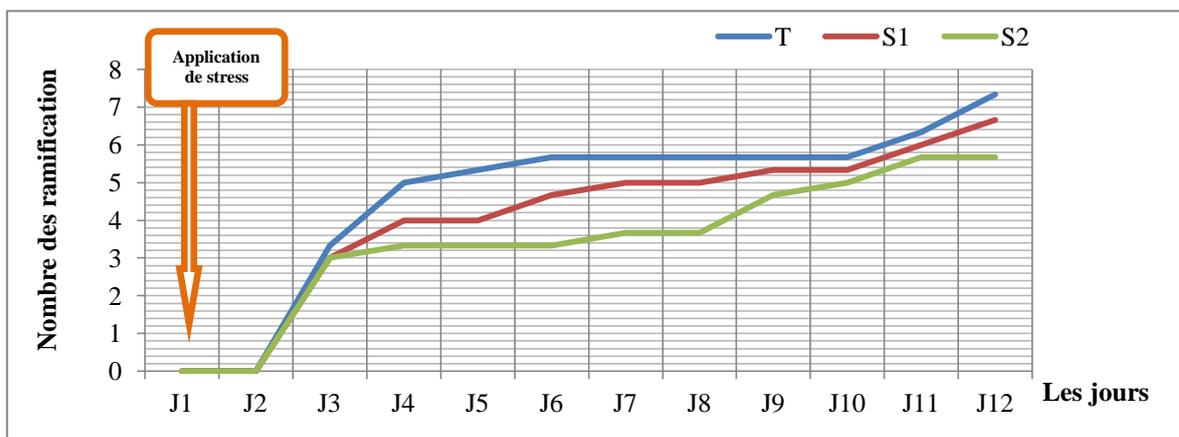


Fig 22: L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Bousselam.



**Fig 23:** L'effet de stress hydrique sur les nombres des ramifications racinaires chez la variété Vitron.

Les résultats illustrés dans les (Fig 21-22-23), montrent d'importance variations du nombre des racines apparues à travers les différents traitements hydriques ( $S_1$  et  $S_2$ ).

En effet, Le stress hydrique contribue à une diminution de ce nombre. D'une manière générale, c'est au niveau du témoin on note que les génotypes Waha et Vitron ont formé le nombre de racines le plus élevé avec une moyenne de 8 racines par plante. Par contre, le génotype Bousselam montre le plus faible nombre avec 7 racines par plante.

Les réductions enregistrées dans les traitements  $S_1$  et  $S_2$  montrent des nombres vacillants entre 5-6 et 7 racines par plante chez les trois variétés.

Le stress hydrique osmotique imposé a provoqué une réduction de la longueur et du nombre des racines, d'autant plus importante que le stress est sévère. Cette réduction peut être conséquente à un arrêt de la division et de l'élongation cellulaire au niveau des racines (Fraseur, 1990).

Les résultats de cette étude infirment ceux des autres auteurs comme (M. Jones, 1981 in Mouna El fakhri et al., 2010); montrant que le déficit hydrique inhibe plus la croissance du système racinaire que celle des organes aériens. En effet, pour ces auteurs, pour le blé dur, le déficit hydrique réduit en général la profondeur maximale des racines, le volume total racinaire et le nombre total des racines.

#### 1.1.4. L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile:

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab V) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés étudiées, le traitement de stress hydrique est impacté très hautement significatif sur la longueur de coléoptile. Mais une différence non significative sur les variétés et l'interaction ( $V \times T$ ) ce qui indique que les trois génotypes

répondent de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab V).

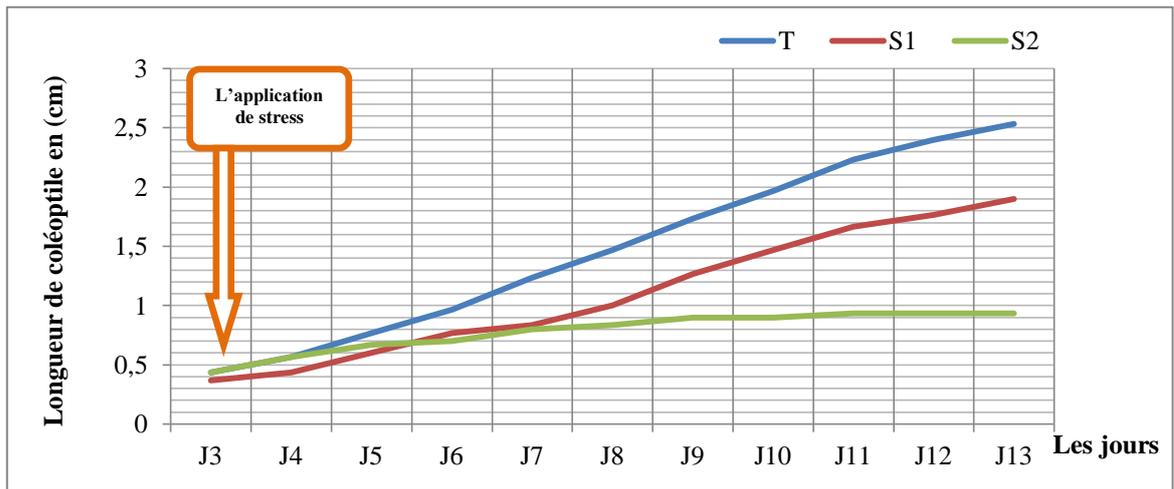


Fig 24: L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Waha.

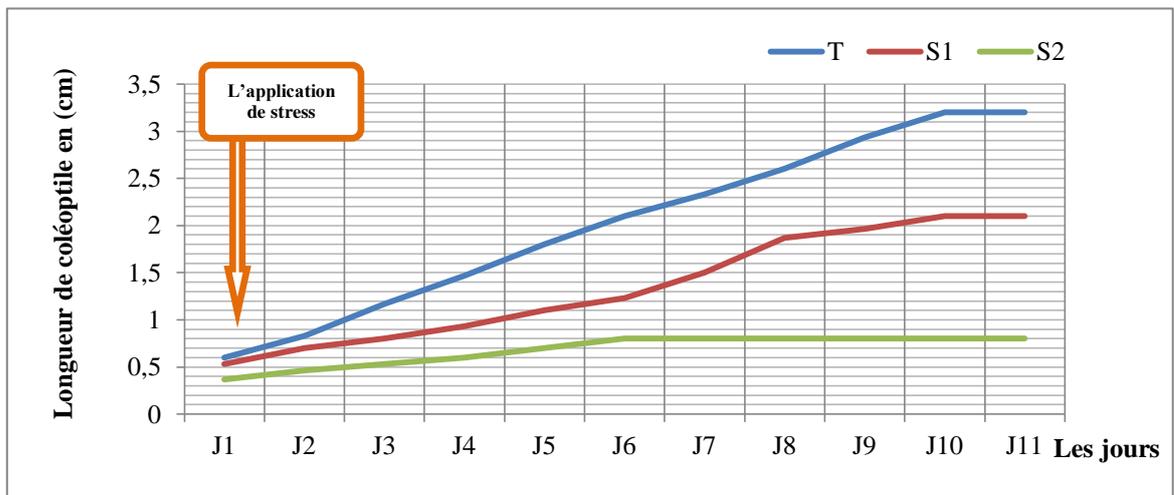


Fig 25: L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Bousselam.

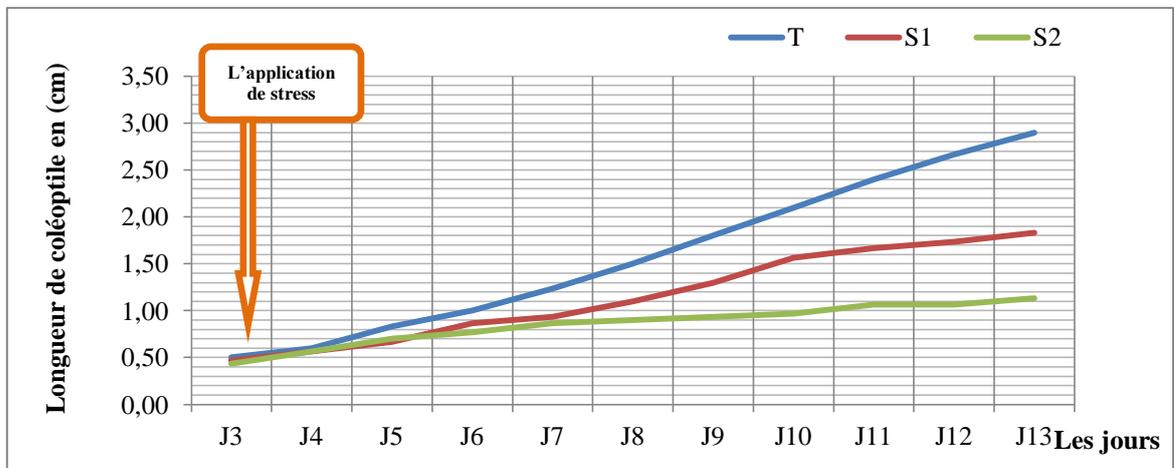


Fig 26: L'effet de stress hydrique sur la longueur de coléoptile chez la variété Vitron.

L'étude des résultats (Fig 24-25-26), démontre que l'élaboration de la longueur de la coléoptile est grandement conditionnée par la nature des génotypes conduits.

Les résultats indiquent que la longueur de la coléoptile variée avec l'application du stress, ainsi les plus longues coléoptiles sont enregistrées au niveau du témoin, avec des valeurs 2.53cm, 3.2cm, 2,9cm respectivement chez les variétés Waha, Bousselam, Vitron. Néanmoins, le stress hydrique provoqué dans le milieu de germination se traduit par une nette réduction des valeurs de cette longueur.

Au niveau des graines issues du milieu de germination traité à  $S_1$ , induit de réduction plus important de la longueur de cet organe par rapport aux témoins. A cet effet, les valeurs inscrites sont comprise entre 2.1cm chez Bousselam et 1,9cm chez Waha et Vitron.

En fonction de  $S_2$ , le génotype Vitron se présente comme le moins sensible (1,13cm). A l'opposé, les génotypes Waha et Bousselam se présentent comme les plus sensibles en enregistrant la plus importante réduction avec une moyenne de 0,8cm.

La sensibilité de la croissance en longueur du coléoptile au déficit hydrique a été évoquée par des nombreux résultats de recherche (Cseuz. L, 2009). Ces effets s'expriment par des contraintes dans le déroulement de la multiplication et la croissance cellulaires.

Les résultats obtenus lors de cette étude se confirment par ces travaux. Ainsi, l'abaissement du potentiel osmotique exprimant une intensification du déficit hydrique dans le milieu de germination, s'est soldée par une inhibition significative et équivalente de la croissance en longueur de cet organe. Cependant, on note une variabilité dans les degrés de sensibilité des génotypes conduits dans la tolérance au déficit hydrique pour la réalisation de cette étape de la morphogenèse.

## **I.2. Effet de stress hydrique au cours de stade de croissance:**

Au niveau de cette expérience, le comportement des trois variétés de blé dur étudiés vis-à-vis du stress hydrique est analysé par une étude morphologique (longueur des feuilles et racines), physiologique (teneur relative en eau et l'intégrité cellulaire), et biochimique (teneur en proline). Selon (Temagoult, 2009) les plantes répondent au déficit hydrique par des modifications morphologiques, physiologiques et biochimiques.

**Tableau VI:** Les variations des paramètres morphologiques (la longueur de feuille (LF), la longueur de racine principale (LRP), le nombre de ramification des racines (NRR)), physiologiques (la teneur relative en eau (TRE), l'intégrité cellulaire (IC)), biochimiques (proline (Prol)) à la condition de stress hydrique.

Conditions	LF	LRP	NRR	TRE F	TRE R	IC F	IC R	Prol F	Prol R
Témoins	23.22 (a)	12.95 (a)	7.77 (a)	90.93 (a)	76.48 (a)	66.51 (a)	77.92 (a)	1.63 (a)	1.33 (a)
Stress (S <sub>1</sub> )	20.27 (b)	12.94 (a)	6 (b)	82.18 (b)	52.85 (b)	52.78 (b)	75.08 (a)	1.32 (b)	0.72 (b)
Stress (S <sub>2</sub> )	19.38 (b)	10.58 (b)	5.55 (b)	68.53 (c)	41.17 (b)	34.41 (c)	70.38 (b)	0.97 (c)	0.35 (c)
LSD (5 %)	1.33	1.80	0.60	7.90	13.94	2.10	3.56	0.07	0.03

F = Feuille, R = Racine

**Tableau VII:** Carrés moyennes de l'analyse de la variance de la longueur de feuille (LF), la longueur de racine principale (LRP), le nombre de ramification des racines (NRR), la teneur relative en eau (TRE), l'intégrité cellulaire (IC) et le proline (Prol) à la condition de stress hydrique.

Variations	Df	LF	LRP	NRR	TRE F	TRE R	IC F	IC R	Prol F	Prol R
Variété	2	201.50***	5.29 <sup>ns</sup>	1.77*	599.18**	382.52 <sup>ns</sup>	3376.31***	162.94***	1.53***	0.66***
Traitement	2	36.23**	16.72*	12.44***	1146.71*	2912.54***	2333.90***	130.62**	0.98***	2.20***
V×T	4	17.03**	3.64 <sup>ns</sup>	3.88***	109.49 <sup>ns</sup>	32.20 <sup>ns</sup>	219.39*	466.43***	0.05***	0.06***
Erreur	18	1.82	3.31	0.37	63.63	198.39	4.53	12.97	0.05	0.00
Totale	26									
CV (%)		6.44	14.96	9.44	9.90	24.78	4.15	4.83	5.40	4.60

\* : Significative, \*\* : Hautement significative, \*\*\* : Très hautement significative. ns: non significative. F = Feuille, R = Racine

## I.2.1. Variation des paramètres morphologiques

### I.2.1.1. L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille:

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact très hautement significatif sur la longueur de deuxième feuille, et aussi entre les variétés et entre l'interaction (V×T) ce qui indique que les trois géotypes ne répondent pas de la même

manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab VII).

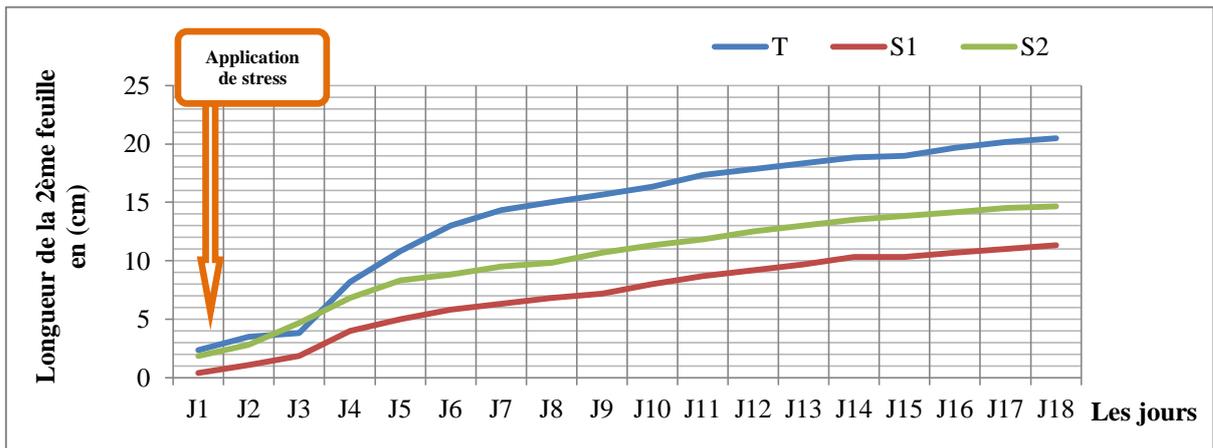


Fig 27: L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Waha..

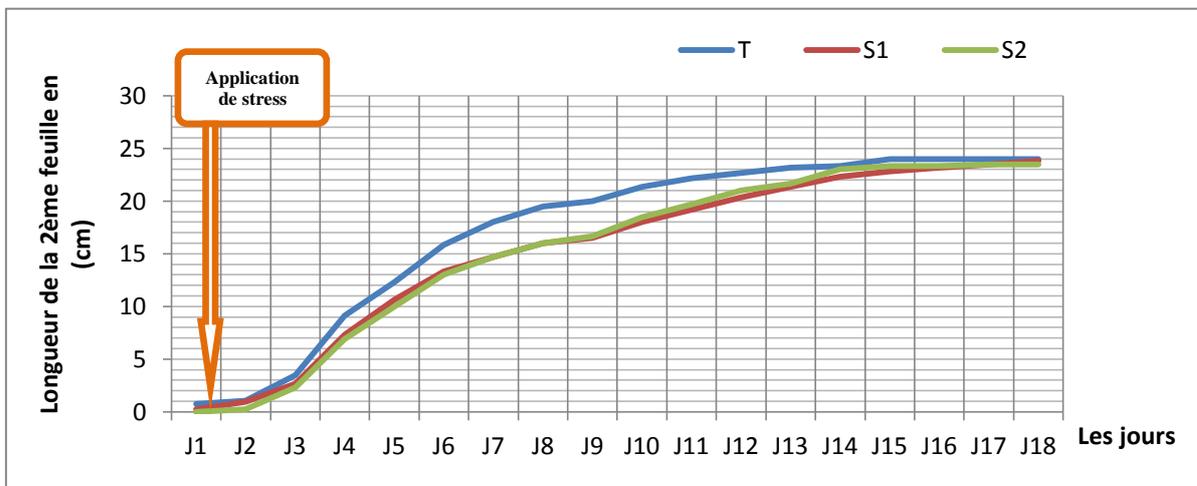


Fig 28: L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Bousselem.

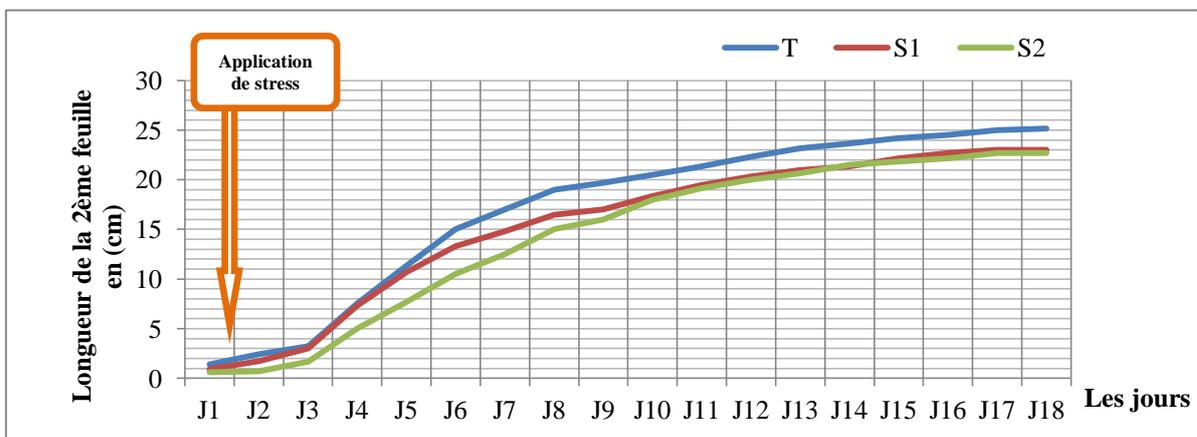


Fig 29: L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la deuxième feuille chez la variété Vitron.

Les résultats illustrés dans les (Fig 27-28-29) montrent que la longueur des feuilles également affectée par le stress hydrique; C'est-à-dire une diminution importante de la longueur des feuilles des différents génotypes étudiés en fonction de stress hydrique.

Chez les Témoins, les deux variétés (Bousselam et Vitron) présentent la longueur la plus grande (24cm-25,16cm) respectivement, contrairement à l'autre variété (Waha) qui inscrit la plus faible longueur avec une valeur de 20.5cm.

Sous conditions stressés ( $S_1$ -  $S_2$ ), nous avons observés une diminution de la longueur foliaire chez les différents génotypes testés par rapport aux témoins.

Chez la variété Waha, et on observe une diminution plus remarquable de la longueur des feuilles (11,33cm) au niveau de  $S_1$ , et (14,66cm) au niveau de  $S_2$ . Alors que chez la variété Vitron les valeurs enregistrées au niveau de  $S_1$  et  $S_2$  presque identique (23 cm), et la variété Mexicali n'est pas affectée par le stress hydrique.

La réduction de la longueur foliaire suite à la réduction de l'élongation cellulaire est l'une des conséquences du déficit hydrique (**Temagout, 2009**).

La longueur des feuilles est un paramètre très sensible au stress hydrique et à la haute température, se stress à considérablement réduit la longueur des feuilles. Ont confirmé nos résultats avec (**Bajji, 1999**), qui montre que L'effet du stress hydrique peut se traduire, selon la stratégie adaptative de chaque espèce ou génotype, par des modifications morphologiques pour augmenter l'absorption d'eau et pour diminuer la transpiration et la compétition entre les organes pour les assimilés.

Le développement végétatif sous conditions limitantes d'alimentation hydrique est fortement perturbé (**Ferryra et al., 2004**), on note principalement une diminution importante de la taille et la surface foliaire, Cette diminution est une des réponses des végétaux à la déshydratation, elle contribue à la conservation des ressources en eau, par la réduction de la transpiration ce qui permet la survie de la plante (**Lebon et al., 2004**).

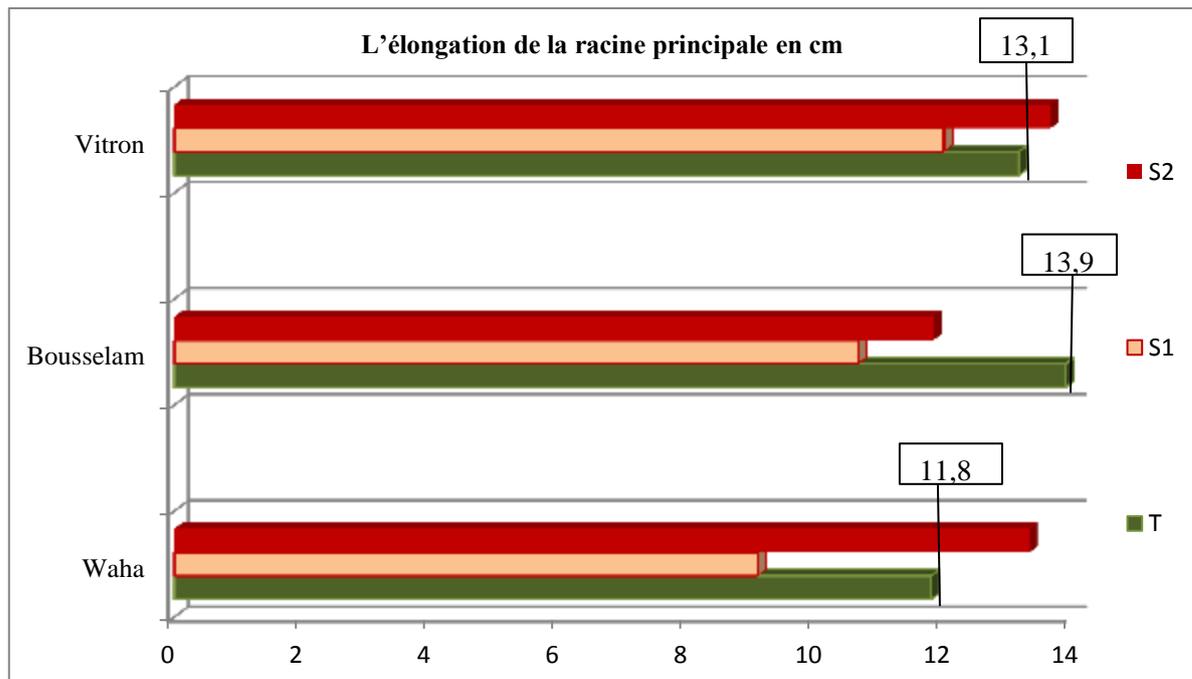
La diminution foliaire est considérée comme une réponse ou adaptation au manque d'eau (**Blum, 1996**).

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**).

#### **I.2.1.2. L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la racine principale:**

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact significatif sur la longueur de la racine principale. Mais une différence non significative sur

les variétés et l'interaction (V×T) ce qui indique que les trois génotypes répondent de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab VII).



**Fig 30:** L'effet de stress hydrique sur l'élongation de la racine principale chez les trois variétés.

L'étude des résultats illustrés dans la (Fig 30), montre que la longueur de la racine principale également affectée par le stress hydrique par rapport aux témoins.

Après l'application de stress hydrique et pour le S<sub>1</sub> on observe des réductions importantes des valeurs de la longueur des racines chez les trois variétés (Waha, Bousselam et Vitron).

Au niveau des témoins les valeurs des racines sont les plus élevées, avec une valeur maximale de 13,9cm enregistrée chez le génotype Bousselam et une valeur minimale de 11,8cm enregistrée chez le génotype Waha. Et le dernier génotype Vitron marque la valeur de longueur racinaire 13,16cm.

Sous l'effet S<sub>1</sub>, la longueur des racines fluctuent entre une valeur maximale de 12cm enregistrée chez le génotype Vitron et une valeur minimale de 9,1cm enregistrée chez le génotype Waha.

Au deuxième niveau de stress (S<sub>2</sub>), Une nette augmentation de la longueur des racines observée chez les génotypes Waha et Vitron (13,33cm; 13,66cm) plus grande que les témoins.

La longueur racinaire chez Bousselam variée entre 13,9cm, 10,66cm, 11,83cm pour le T, S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> par ordre.

Le stress hydrique imposé a provoqué une réduction de la longueur des racines, chez les variétés Waha et Bousselam. Ces résultats sont accordés avec les résultats de **(El Fakhri et al., 2010)**.

Les difficultés exprimées par les graines pour la prise d'eau dans ces milieux affectent négativement le déroulement de la multiplication et la croissance, cellulaires responsables de cette élongation racinaire, Ces résultats se confirment par les travaux de **(Taiz et Zeiger, 2002; Schulze et al., 2005)** qui démontrent que les faibles taux d'imbibition conduit probablement à un arrêt de la division et de l'élongation cellulaire au niveau des racines en croissance.

Plusieurs auteurs montrent que l'effet du stress hydrique peut se traduire, selon la stratégie adaptative de chaque espèce ou génotype, par des modifications morphologiques pour augmenter l'absorption d'eau et pour diminuer la transpiration et la compétition entre les organes pour les assimilés. Ces modifications affectent la partie aérienne ou souterraine **(Bajji, 1999)**.

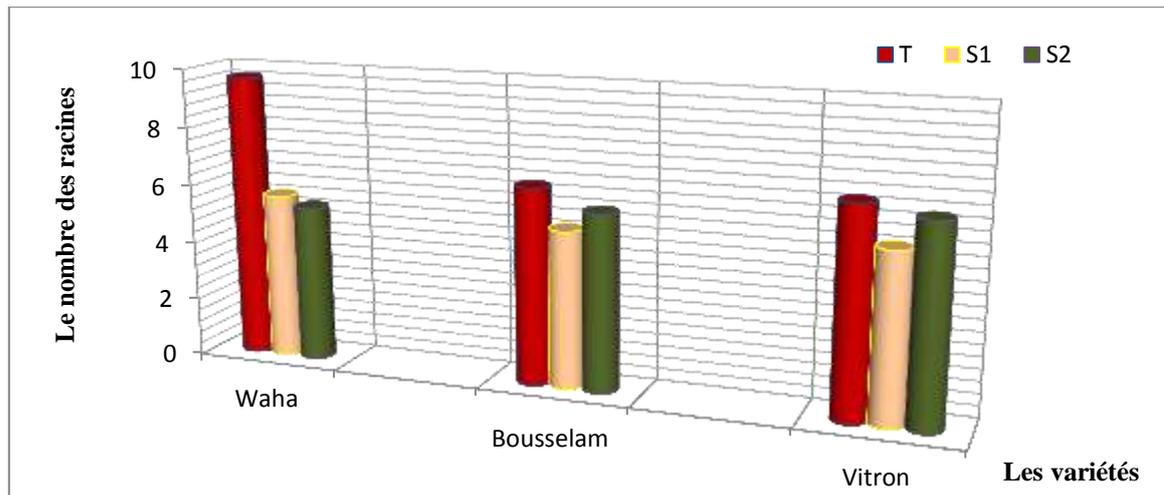
Ont confirmé nos résultats avec **(El hassani et Persoons, 1994)** qui montre que, souvent d'un système racinaire profond ce qui conférerait à la plante une capacité d'extraction de l'eau supérieure. Les plantes à enracinement superficielle et peu dense souffrent plus du déficit hydrique que ceux à enracinement profond.

Sous conditions de stress, l'assimilation de l'eau par la plante est directement liée au degré de développement du système racinaire **(Richard et Passioura, 2004)**. Toutefois, les caractéristiques du système racinaire varient en fonction des conditions édaphiques et climatiques. La relation entre le degré de développement du système racinaire et la tolérance de la sécheresse a été prouvée chez plusieurs espèces.

Selon **(Matsuura et al., 1996)** qui estiment qu'il existe une relation positive entre la longueur de la racine et la tolérance à la sécheresse on dit que Vitron est la variété la plus tolérante.

#### **I.2.1.3. L'effet de stress hydrique sur le nombre de la racine primaire et secondaire:**

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact très hautement significatif sur le nombre des racines primaires et secondaires, mais entre les variétés est significatif, et entre l'interaction (V×T) est très hautement significatif ce qui indique que les trois génotypes ne répondent pas de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab VII).



**Fig 31:** L'effet de stress hydrique sur le nombre des racines primaires et secondaires chez les trois variétés.

L'étude des résultats illustrés sur la (Fig 31), montre que le nombre des racines primaires et secondaires également peu affectée par le stress hydrique par rapport aux témoins.

Au niveau de témoin, variété Waha on note qu'est formé le nombre des racines le plus élevé 9 racines par plante. Par contre, le génotype Bousselam montre le plus faible nombre avec 6 racines par plante.

En fonction de  $S_1$ , les valeurs du nombre des racines se limitent à 5 racines par plante, accompagnées de quelques faibles variations de ce nombre.

Au cours de  $S_2$  qui induit des augmentations importantes des valeurs du nombre des racines chez Vitron et Bousselam 6 racines par plante.

Le stress hydrique osmotique imposé a provoqué une réduction de la longueur et du nombre des racines, d'autant plus importante que le stress est sévère. Cette réduction peut être conséquente à un arrêt de la division et de l'élongation cellulaire au niveau des racines (**Fraser, 1990**).

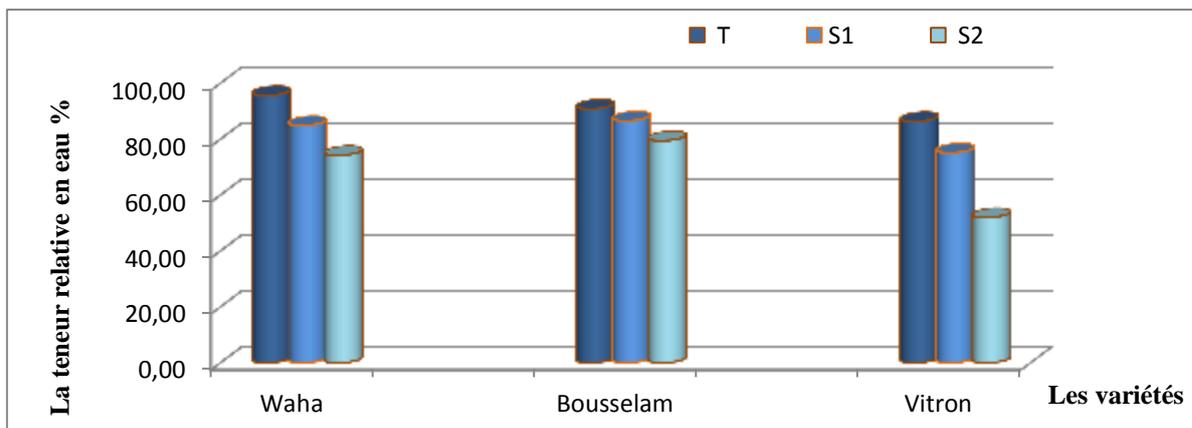
Nos résultats semblent concorder avec les travaux (**Adda et al., 2005**) qui montre que l'exploitation d'un plus grand volume de sol par les racines permet à la plante de satisfaire ses besoins en eau, de maintenir ses échanges gazeux et sa croissance en conditions de sécheresse.

C'est-à-dire, la variété qui développe un système racinaire important peut pomper l'eau à des profondeurs considérables ce qui lui permet de tolérer certaine périodes sèches (**Sahnoune et al., 2004**).

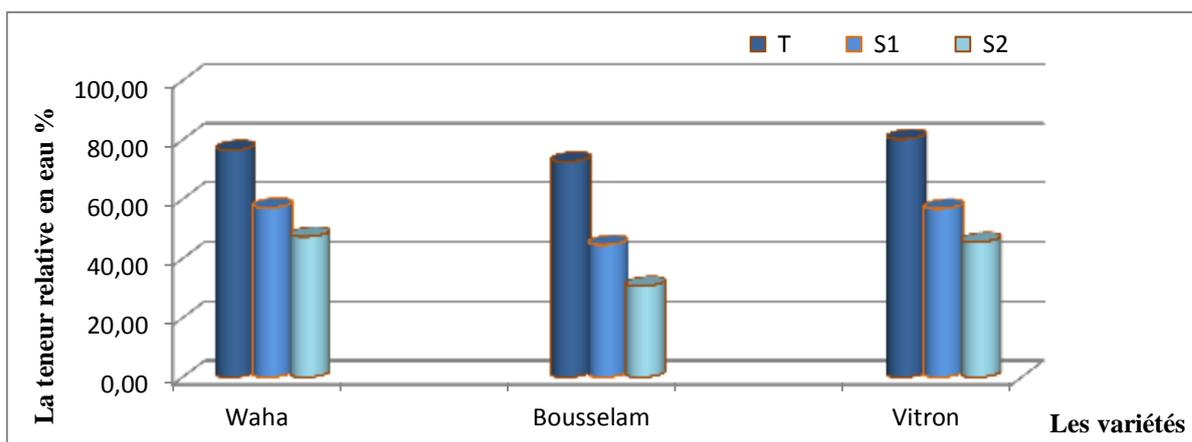
### I.2.2. Variation des paramètres physiologiques :

#### I.2.2.1. L'effet du stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE):

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact très hautement significatif sur la teneur en eau dans les feuille et les racines, mais entre les variétés est hautement significatif dans les feuilles et non significatif dans les racines, par contre entre l'interaction (V×T) dans les feuilles et les racines est non significatif (Tab VII).



**Fig 32:** L'effet de stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE) dans les feuilles chez les trois variétés.



**Fig 33:** L'effet de stress hydrique sur la teneur relative en eau (TRE) dans les racines chez les trois variétés.

Une comparaison entre l'évolution de la teneur relative en eau (TRE) chez les trois variétés de blé dur étudiées montre que le déficit hydrique entraîne une chute de la TRE et dans les deux organes (feuille, racine) (Fig32-33). Avec une diminution très importante chez la variété Bousselam (de 72,65% à 44,64% dans le S<sub>1</sub> et à 30,67% dans le S<sub>2</sub>) au niveau des racines, et une diminution chez la variété vitron (de 86,33% à 75,13% dans le S<sub>1</sub> et à 51,96%

dans le S<sub>2</sub>) au niveau des feuilles.

Par contre le pourcentage de TRE est élevé chez la variété Bousselam (T: 90%, S<sub>1</sub>: 86%, S<sub>2</sub>: 79%) au niveau des feuilles, et chez le génotype Vitron (T: 80%, S<sub>1</sub>: 56%, et S<sub>2</sub>: 45%) au niveau des racines.

La TRE est un indicateur très utilisé pour mettre en évidence l'état de la balance hydrique d'une plante. La chute observée des teneurs en eau chez les trois variétés.

La teneur en eau des feuilles, des racines de blé dur diminue proportionnellement avec la réduction d'eau contenue dans le sol (Bajji *et al.*, 2001).

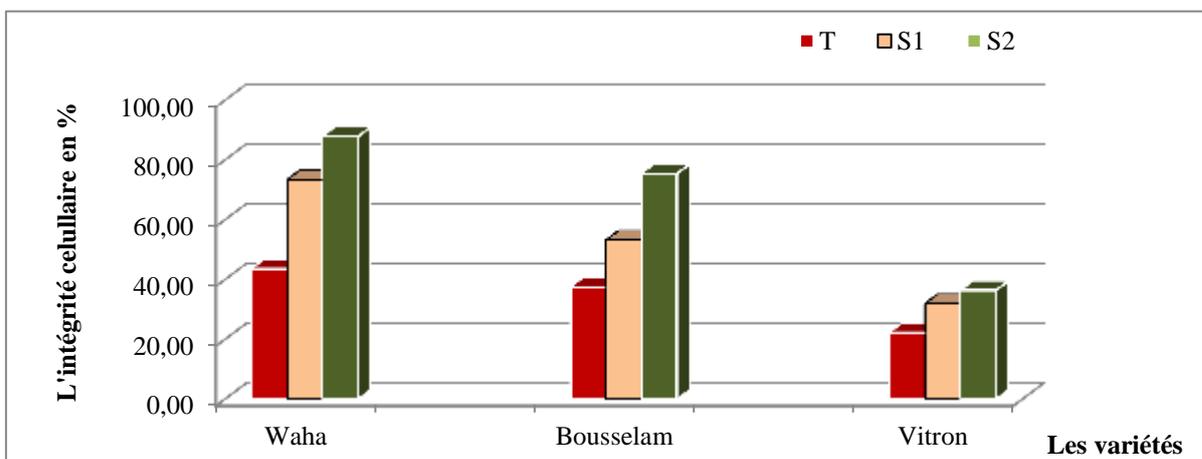
Le manque d'eau est un élément déterminant pour la croissance des plantes. Il induit chez les plantes stressées une diminution du contenu relatif en eau, et une réduction significative de la production de biomasse totale (Albouchi *et al.*, 2000).

L'analyse la teneur relative en eau permet de décrire d'une manière globale, le statut hydrique en réponse au stress hydrique, et d'évaluer l'aptitude à réaliser une bonne osmorégulation, et maintenir une turgescence cellulaire (EL Jaafari *et al.*, 2000).

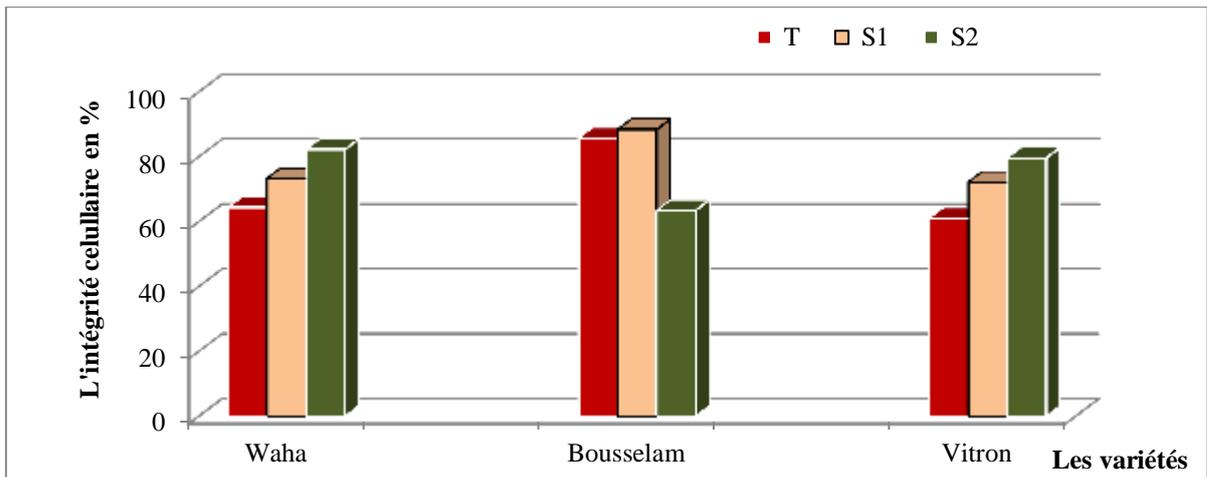
Clark et Mac-Caig, (1982) attirent l'attention sur l'utilisation de la teneur relative en eau comme indicateur de l'état hydrique de la plante sous stress.

### I.2.2. L'effet du stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC):

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact très hautement significatif sur l'intégrité cellulaire dans les feuille et hautement significatif dans les racines, et aussi entre les variétés et l'interaction (V×T) est très hautement significatif dans les feuilles et les racines (Tab VII).



**Fig 34:** L'effet de stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC) dans les feuilles chez les trois variétés.



**Fig 35:** L'effet de stress hydrique sur l'intégrité cellulaire (IC) dans les racines chez les trois variétés.

Les fig (34-35) représentent le pourcentage des cellules foliaire et racinaires endommagées sous l'effet du stress hydrique.

Les valeurs moyennes du dommage cellulaire les plus élevées sont notée dans les feuilles chez la variété Waha avec un taux de (T: 43%, S<sub>1</sub>: 73%, S<sub>2</sub>: 87%).

Parmi les 3 variétés étudiées, la variété Vitron semble la moins affectée sous l'effet du stress hydrique enregistre Les valeurs de dommage cellulaire les plus faibles (T: 22%, S<sub>1</sub>: 31%, S<sub>2</sub>: 36%) dans les feuilles et (T: 61%, S<sub>1</sub>: 72%, S<sub>2</sub>: 79%) dans les racines, par contre aux autres variétés.

Au niveau des racines les valeurs du dommage cellulaire les plus élevées sont enregistrent chez la variété Bousselam avec un taux de (T: 85%, S<sub>1</sub>: 88%, S<sub>2</sub>: 63%).

Le maintien de l'intégrité des membranes cellulaires en cas de stress hydrique est un des caractères universellement reconnus dans l'explication de la tolérance des plantes à la sécheresse.

Selon (Cornaire et al., 1995; Lefebvre et al., 2009), parmi les mécanismes qui peuvent intervenir dans le maintien de la turgescence cellulaire figure la résistance protoplasmique qui dépende de la capacité des cellules à résister à un dommage mécanique et à la dénaturation des protéines au niveau membranaire ou cytoplasmique.

Reynolds et al., (1994), trouvent une forte corrélation entre le pourcentage de dégâts cellulaires causés par le choc thermique et la réduction de la productivité des génotypes testés. Ceci suggère que la sélection sur la base d'un faible dommage cellulaire améliore significativement le rendement grain. De ce fait, la sélection pour cette caractéristique

privilégie la variété Vitron.

### I.2.3. Variation des paramètres biochimiques

#### I.2.3.1. L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ):

Les résultats sont vérifiés par le test statistique (Tab VII) à l'aide de l'analyse de la variance, qui révèle que chez les trois variétés, le traitement de stress hydrique est impact très hautement significatif sur la teneur en proline, et aussi entre les variétés et entre l'interaction ( $V \times T$ ) ce qui indique que les trois génotypes ne répondent pas de la même manière au stress hydrique concernant ce paramètre (Tab VII).

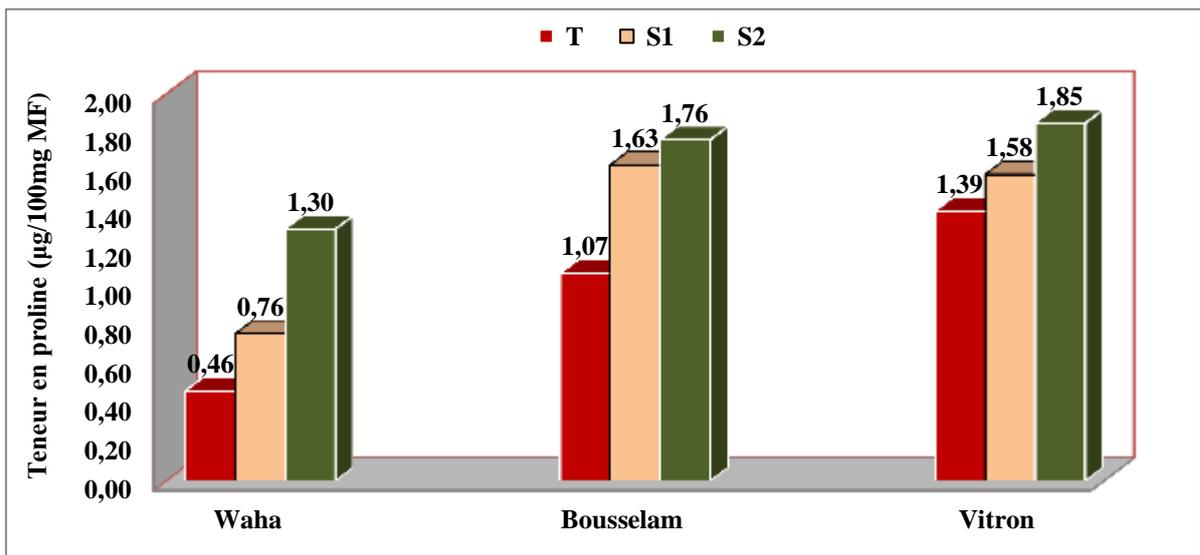


Fig. 36: L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline dans les feuilles ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ) chez les trois variétés.

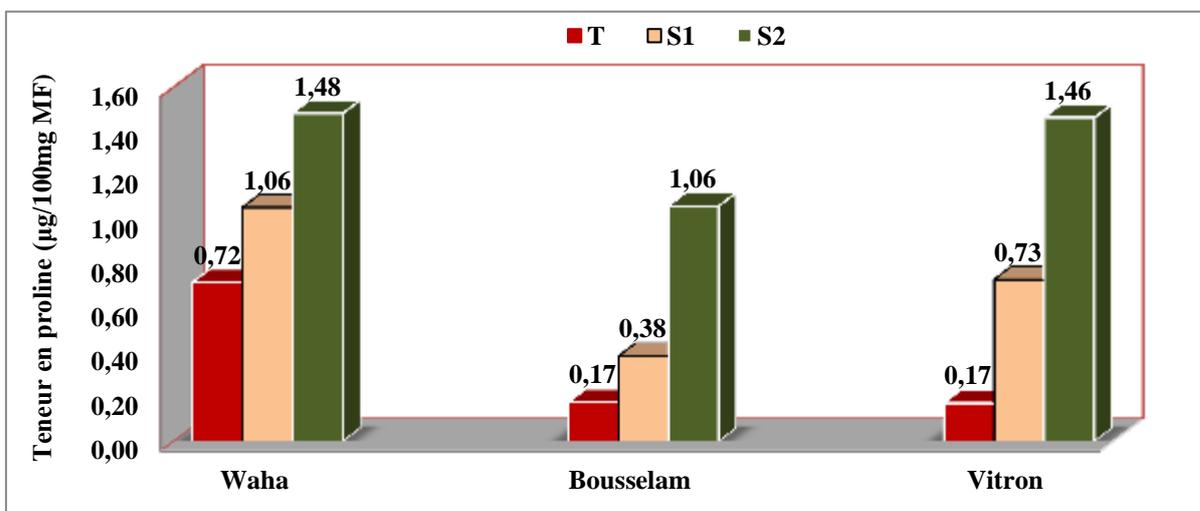


Fig 37: L'effet de stress hydrique sur la teneur en proline dans les racines ( $\mu\text{g}/100\text{mg MF}$ ) chez les trois variétés.

La teneur en proline est augmentée dans les feuilles de blé dur chez les stressés et surtout S<sub>2</sub> par rapport aux Témoins. Cette teneur est faible chez Waha (1.29µg/100mg MF), maximale chez Vitron (1.84µg/100mg MF), et chez Bousselam (1.76 µg/100mg MF). (Fig36).

Une accumulation importante de teneur en proline est également observée au niveau du système racinaire sous stress hydrique, cette teneur est faible chez Bousselam (1.06 µg/100mg MF), Maximale chez les deux variétés Waha et Vitron (1,48 µg/100mg MF); (1,46 µg/100mg MF) respectivement (Fig37).

Si l'on compare l'effet du stress hydrique sur le taux d'accumulation de proline au niveau des feuilles et des racines de blé dur, on peut noter que la teneur en proline est beaucoup plus importante dans les feuilles, c'est-à-dire la partie aérienne contient une forte accumulation de proline par rapport au système racinaire (Fig 37).

On conclure que la teneur en proline augmenté en conditions stressé chez les trois variétés, et chez les deux organes, par rapport aux Témoins.

Plusieurs auteurs montrent que l'augmentation de la teneur en proline est reliée directement à l'application du stress hydrique (**Cechin et al., 2006**).

Selon (**Wilfred, 2005**) la capacité d'accumuler la proline chez les plantes est un facteur variétal et un signe de tolérance au stress hydrique. Les trois variétés utilisent la proline comme une substance de résistance au stress hydrique (**Wang et al., 2003**) suggèrent que la proline aurait un rôle de réserve.

Alors que (**Hanson et al., 1977**) affirmé que l'accumulation de proline est plutôt une conséquence pathologique du stress, elle est liée à la sensibilité au stress.

L'accumulation de la proline libre est le cadre du processus d'ajustement osmotique qui est important pour l'adaptation au stress cellulaire de nombreuses espèces végétales telles que le blé. En effet, la teneur en proline est plus élevée en cas de déficit hydrique et, en particulier, chez les génotypes les plus résistants à la sécheresse (**Slama, 2002**).

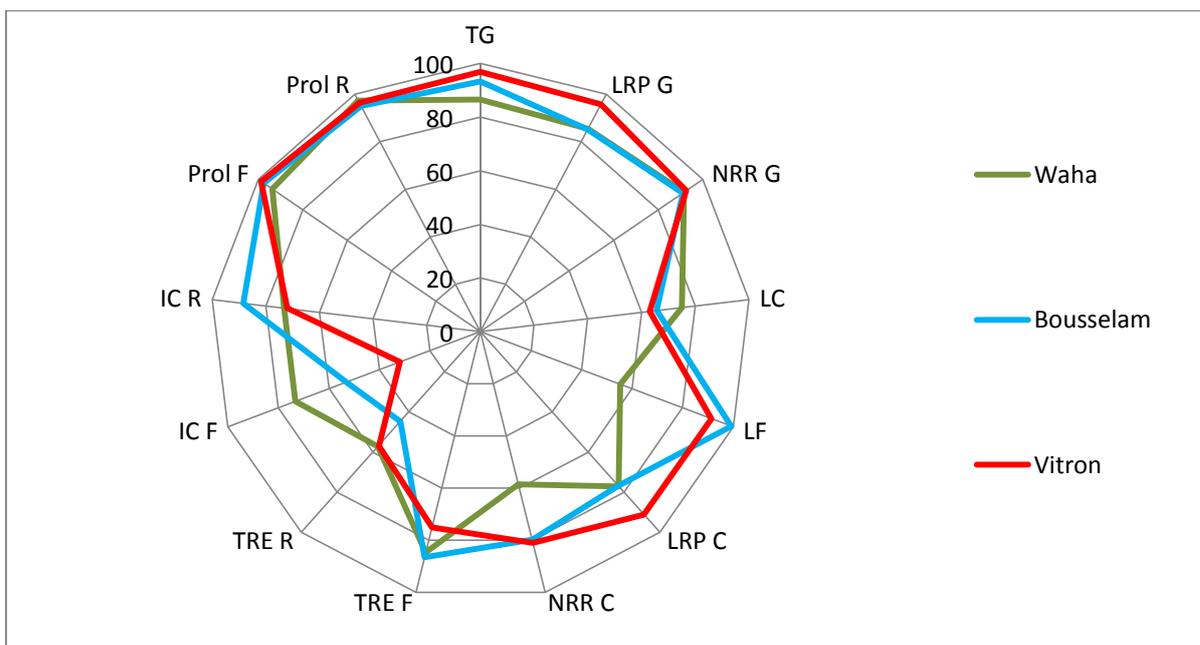
## II. Caractérisation des génotypes:

L'étude des valeurs moyennes, en pourcent de la valeur maximale permet de faire une caractérisation des trois variétés étudiées. Ces résultats montrent que la variété la plus intéressant est vitron qui se distingue par des valeurs moyennes élevées pour plusieurs caractères, comme le taux de germination, la longueur de racine principale et leur ramification dans les deux stades (germination et croissance) et la teneur en proline dans les feuilles et dans les racines (Fig 38 - 39).

Dans la fig (38 - 39) ont observe que les trois variétés atteintes des valeurs maximales dans les paramètres suivantes: l'accumulation de proline dans les feuilles et les racines, nombre des ramifications racinaires au stade de germination.

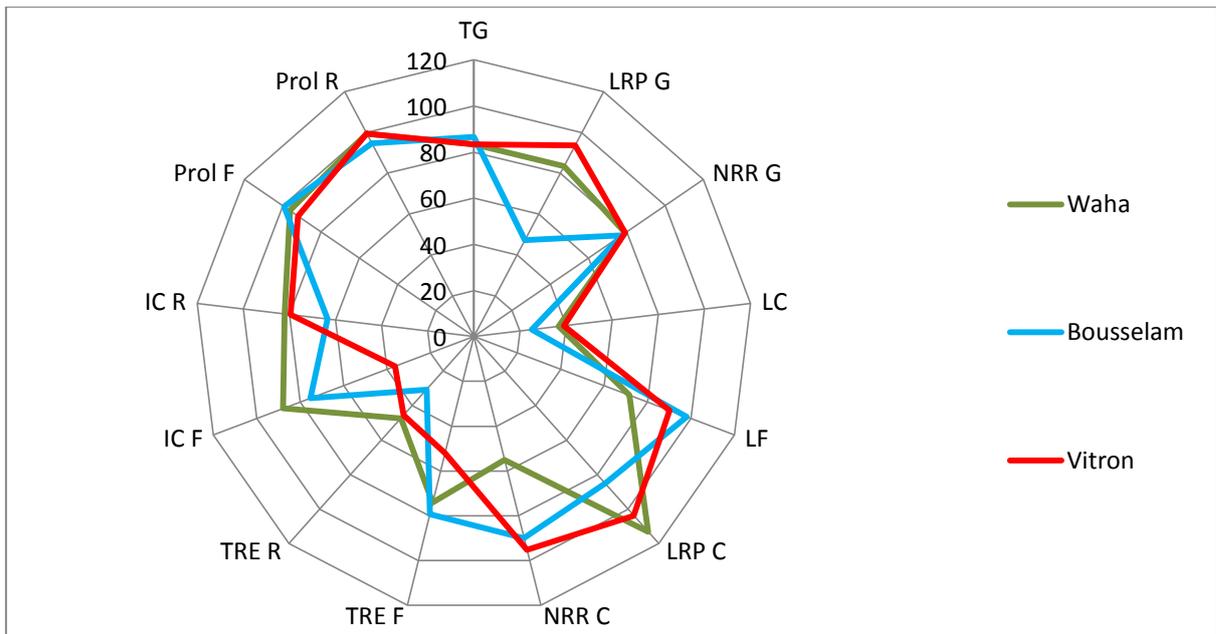
Les résultats de cette figure confirment les difficultés de trouver une variété qui se distingue par des valeurs élevées pour l'ensemble des paramètres mesurées.

Peu de différences apparaissent, en moyenne, entre les trois génotypes étudiés pour la longueur de coléoptiles, la longueur de deuxième feuille, teneur relative en eau, l'intégrité cellulaire. Tandis que l'intégrité cellulaire des feuilles montre la plus grande variabilité entre les différents génotypes suivis par la longueur des feuilles (Fig 38 - 39). Cette variabilité mérite d'être exploitée en sélection pour améliorer le rendement du blé dur dans les zones à forte variabilité climatique.



**Fig 38:** Valeurs relatives moyennes, en pourcent (%) de la valeur maximale, prises par les variables mesurés chez les trois variétés au niveau de stress ( $S_1$ ).

TG = Taux de germination (%), LRP G = Longueur de racine principale au stade de germination (cm), NRR G = Nombre des ramifications racinaires au stade de germination, LC = la longueur de coléoptiles (cm), LF = la longueur de deuxième feuille (cm), LRP C = Longueur de racine principale au stade de croissance (cm), NRR C = Nombre des ramifications racinaires au stade de croissance, TRE F = Teneur relative en eau dans les feuilles (%), TRE R = Teneur relative en eau dans les racines (%), IC F = Intégrité cellulaire dans les feuilles (%), IC R = Intégrité cellulaire dans les racines (%), Prol F = Teneur en proline dans les feuilles( $\mu\text{g}$ ), Prol R = Teneur en proline dans les racines ( $\mu\text{g}$ ).



**Fig 39:** Valeurs relatives moyennes, en pourcent (%) de la valeur maximale, prises par les variables mesurés chez les trois variétés au niveau de stress ( $S_2$ ).

TG = Taux de germination (%), LRP G = Longueur de racine principale au stade de germination (cm), NRR G = Nombre des ramifications racinaires au stade de germination, LC = la longueur de coléoptiles (cm), LF = la longueur de deuxième feuille (cm), LRP C = Longueur de racine principale au stade de croissance (cm), NRR C = Nombre des ramifications racinaires au stade de croissance, TRE F = Teneur relative en eau dans les feuilles (%), TRE R = Teneur relative en eau dans les racines (%), IC F = Intégrité cellulaire dans les feuilles (%), IC R = Intégrité cellulaire dans les racines (%), Prol F = Teneur en proline dans les feuilles ( $\mu\text{g}$ ), Prol R = Teneur en proline dans les racines ( $\mu\text{g}$ ).

Conclusion

### Conclusion:

La recherche et l'étude des paramètres d'adaptation au déficit hydrique constituent un travail incontournable dans toute tentative visant l'amélioration de la tolérance et la productivité du blé dur en zones régies par les déficits hydriques. L'effet de la sécheresse sur le comportement de cette espèce dépend de son intensité et l'époque de sa déclaration pendant le cycle de développement de la plante. L'implication des mécanismes de tolérance au déficit hydrique des différents organes conduit assurément à une variation de la période de leur extériorisation et mène également à des retombées d'utilités différentes sur l'élaboration du rendement chez cette espèce.

Le stress hydrique provoque des profondes modifications morpho-physiologique et biochimiques des différents organes végétatifs concernés dans cette étude. En effet la sécheresse du substrat induit une forte réduction de la masse végétative des deux parties de la plante, aérienne et racinaire. Néanmoins l'acuité des effets sur les deux parties de la plante et leur interaction s'avèrent très variables d'une manière générale et spécifiquement pour les différents génotypes conduits.

Dans le cadre de ce travail, le comportement de trois variétés de blé dur (Waha, Bousselam et Vitron) est analysé.

L'étude de la réponse au stress hydrique chez les trois variétés de blé dur testées révèle l'existence d'une grande variabilité pour la plupart des paramètres mesurés.

L'effet du stress hydrique est bien marqué entre les génotypes. Alors, nous avons étudiés la réponse de ces trois variétés de blé dur au stress hydrique par analyse comparative de quelques paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques et entre la partie racinaire et aérien.

Pour les caractères morphologiques étudiés, ceux qui interviennent fortement dans l'adaptation et aussi dans le rendement sont la Taux de germination, Longueur des racines principales et leurs ramifications, et la longueur de coléoptile, nous avons trouvés que la variété Vitron présenté les valeurs les plus élevées par rapport aux autres variétés, et donc Vitron est mieux adaptée au stress hydrique.

Concernant la longueur de la deuxième feuille, nous avons remarqués que la variété Bousselam à une augmentation de longueurs des feuilles par rapport aux autres variétés, qui est la plus tolérante dans ce paramètre.

Pour les paramètres physiologiques étudiés: l'intégrité cellulaire et la teneur relative en eau les variétés Bousselam et Waha occupent les premières places dans le classement.

Concernant les paramètres biochimiques étudiés, l'accumulation de proline observée chez les trois variétés, mais beaucoup plus au niveau des feuilles, chez la variété Vitron par rapport aux autres variétés, permet de conclure que le stress hydrique modifie la composition biochimique des organes.

Enfin, l'étude a montré que les trois variétés étudiées ont utilisé les mêmes stratégies de réponse au stress hydrique mais avec des fréquences différentes. Ces critères peuvent être utilisés comme paramètres de sélection et d'amélioration du rendement de blé dur dans les régions sèches. Dans le cadre d'un travail futur, il serait souhaitable:

- D'appliquer cette étude sur plusieurs stades de cycle de vie et sous différents régimes hydriques.
- Vérifier les résultats sur champ.
- Utiliser plusieurs variétés.
- Compléter le travail par des études de biologie moléculaire pour identifier les gènes responsables.

Références

bibliographiques

## Références bibliographiques

- **Adda A., Sahnoune M., Kaid-Harche M., Merah O., 2005:** Impact of water deficit intensity on durum wheat seminal roots. C.R. Biologies III. Plant biol. 328: 918-927p.
- **Ahmadi N., Hekimian L-C., Marchand, J. L., et Ouendeba B., 2002:** Mémento de l'agronome. France: Quae. 778 p.
- **Ainaoui S et Lafala Z, 2016 :** Etude comparative de l'effet du stress hydrique sur le Comportement de quatre génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf.). Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master, Université des Frères Mentouri Constantine. 19-20 p.
- **Ait Kaki S., 2008:** Contribution à l'aide de l'interaction génotype x milieu, pour la qualité technologique chez le blé dur en Algérie. Thèse doctorat, Université de Annaba, 174 p.
- **Albouchi A., Sebei H., Mezni M. Y. et EL Aouni M. H., 2000 :** Influence de la durée d'une alimentation hydrique déficiente sur la production de biomasse, la surface transpirante et la densité stomatique d'*Acacia cyanophylla*. Annales de l'INRGREF, 4: 138- 61p.
- **Ali Dib T., 1992 :** Contribution à l'étude de la tolérance à la sécheresse de blé dur. Etude de la diversité de caractères physiologiques d'adaptation. Thèse de doctorat, Montpellier, 196 p.
- **Ali M., Jensen C. R., Mogensen V.O. et Bahrun A., 1999 :** Drought adaptation of field grown wheat in relation to soil physical conditions. Plant and Soil 208: 149-159 p.
- **Allali K., 2015 :** Amélioration de la production du blé dur sous systèmes de culture innovants, p 3-5.
- **Alvaro F., Royo C., Garcia del Moral L.F. et Villegas D., 2008 :** Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in historical series of durum wheat. Crop Science, 48: 1523-1531p.
- **Amokrane A., Bouzerzour H., Benmahammed A., Djekoun A., 2002:** Caractérisation des variétés locales, Syriennes et européennes de blé dur évaluées Constantine, numéro spécial: 33 –38p.
- **Araus J. L., Villegas D., Aparicio N., Garcia del Moral L.F., El Hani S., Rharrabti Y., Ferrio J.P., et Royo C., 2003 :** Environmental factors determining carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions. Crop Sci., n. 43, 170-180 p.
- **Ashraf M., Kausar A., et Asraf My., 2003:** Alleviation of salt stress in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) through seed treatment. Agronomy, 23: 227-234.
- **Assmann S.M., Snyder J.A., Lee Y.J., 2000:** ABA-deficient ( *abal*) and ABA insensitive ( *ab1-1,abi21*) mutants of arabidopsis have a wild- type stomatal reponse to humidity . Plant Cell Environ . 23 :387-395.
- **Austin R.B., et Jones H.G., 1975 :**The physiology of wheat–Annual Report-Plant breeds inst. Cambridge inst. England, pp: 327-355.
- **Bahlouli F., Bouzerzour H., Benmahammed A., Hassous K.L., 2005:** Selection of high yielding and risk efficient durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars under semi arid conditions. *Pakistan Journal of Agronomy* 4, 360-365 p.
- **Bajji M., 1999 :** Etude 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 variantes soma clonales sélectionnés In vitro*. These de doctorat. Univ . Louvain.
- **Bajji M., Lutts S. et Kinet J-M., 2001 :** Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. Plant Sci 160, 669 -681p.
- **Bandurska H., et Stroinski A., 2003 :** ABA and proline accumulation in leaves and roots of wild (*Hordeum*

spontaneum) and cultivated (*Hordeum vulgare* 'Maresi') barley genotypes under water deficit conditions. *Acta Physiology of Plant* 25, 55-61p.

- **Belaid D., 1996** : Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed .OPU, Alger, 207 p.
- **Ben Naceur M., Gharbi M. S. et Paul R. 1999** : L'amélioration variétale et les autres actions contribuant à la sécurité alimentaire en Tunisie en matière de céréales. *Sécheresse*.10:27- 33 p.
- **Ben Rejeb K., Abdely C., et Savouré A., 2012** : La proline, un acide aminé multifonctionnel impliqué dans l' adaptation des plantes aux contraintes environnementales. *Biologie Aujourd'hui*, 206 (4): 291-299 p.
- **Ben Salem et Ben Abdallah N., 1993** : Paramètres morphologiques de sélection pour la résistance à la sécheresse des céréales. In : Monneveux P. et ben salem. M. Eds, Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale. Montpellier, 15-17. INRA. Les Colloques, pp: 173-190.
- **Ben salem M., Boussen H., et Slama A., 1997** : Evaluation de la résistance à la contrainte hydrique et calorique d'une collection de blé dur: recherche de paramètres précoces de sélection. Sixièmes Journées scientifiques du réseau Biotech.-Génie Génétique des plantes, Agence francophone pour l'enseignement supérieur et la recherche (AUPELF / U R E F). Orsay. *Sécheresse* 2, 75- 83 p.
- **Benchikh C., 2015** : Valorisation de la qualité de 3 variétés locales de blé dur (*Triticum durum* Desf.) cultivées en région semi-aride. en vue de l'obtention du diplôme de Magister Université EL Hadj Lakhdar Batna 26-27 p.
- **Benlarabi, M., et Monneveux P., 1988** : Etude 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. Agric. France*, 74 (5), 73-83p.
- **Berka S., et Aïd F., 2009** : Réponses physiologiques des plants d'*Argania spinosa* (L.) Skeels soumis à un déficit hydrique édaphique. *Sécheresse*, 20 (3), 296-302 p.
- **Bernard R., 2006** :L'eau et la vie. (Éd).Dauphin. Paris: 13- 59 p.
- **Berthet J., 2006** : Dictionnaire de biologie. De Boeck et Larcier s.a. 1ère édition. Edition De Boeck Université : 15-16 p.
- **Bezzala A., 2005** : Essai d'introduction de l'arganier (*Argania Spinosa* L.Skeels), dans la zone de M'doukel et évaluation de quelques paramètres de résistance à la sécheresse. Th.Magister. Université El Hadj Lakhdar, Batna, 143p.
- **Blum A., 1988**: Plant breeding for stress environment – Baco.reaton.Florida – Ed CRC Press INC – 223p.
- **Blum A., 1996**: Crop responses to drought and the interpretation of adaptation plant growth regulation. 20: 135 - 148 p.
- **Blum, A., Ebercom, A., 1981**: Cell membrane stability as a mesure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci*, 21 : 43-7 p.
- **Bota J., Flexas J., H. Medrano., 2001**: Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138, 353-361.
- **Boufenar-Zaghouane F., et Zaghouane O., 2006** : Guide des principales variétés de céréales à paille en Algérie (Blé dur, blé tendre, orge et avoine). 1 ère édition. Alger: ECRIE. 154 p.
- **Boulal H., Zaghouane O., EL Mourid M., et Rezgui S., 2007** : Guide pratique de la conduite des céréales d'automne (blé et orge) dans le Maghreb (Algérie, Maroc, Tunisie). Algérie: ITGC, INRA, ICARDA. 176 p.
- **Bousba R., Ykhlef N., et Djekoun A., 2009**: Water use efficiency and flag leaf photosynthetic in response

to water deficit of durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *World Journal of Agricultural Sciences* 5, 609 - 616p.

- **Boyer J. S., 1982:** Plant productivity and environment. Sci, New series 218, 443 - 448 p.
- **Brisson N., Launay M., Mary B., Beaudoin N., 2008:** Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model, first ed. Quae, Versailles. 297 p.
- **Ceccarelli S., 1987:** Wide adaptation: How wide? *Euphytic* 40, 197-205 p.
- **Cechin I., Rossi S.C., Oliveira V.C. et Fumis T.F., 2006:** Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. *PHOTOSYNTHECA* 44 (1), 143-146p.
- **Chaise L., Ferla A. J., Honore A., et Moukhli R., 2005 :** L'impact du changement climatique sur l'agriculture en Afrique. Atelier Changement Climatique. ENPC.
- **Chellali B., 2007 :** Marché mondial des céréales: L'Algérie assure sa sécurité alimentaire. <http://www.lemaghreb.dz.com/admin/folder01/une.pdf>. (31.05.2008).
- **Chennafi H., Bouzerzour H., Aidaoui A., et Chenafi A., 2008 :** Positionnement des exigences en eau de la culture du blé dur avec l'avènement du déficit climatique en milieu semi-aride des Hautes Plaines Sétifiennes (Algérie). In: Proceedings of the 5th International Conference on Land Degradation. Valenzanos, Bari, Italy, 18- 22 September 2008, 59-62 p.
- **Cherfia R., 2010 :** Etude de la variabilité morpho-physiologique et moléculaire d'une collection de blé dur algérien (*Triticum durum* Desf.). En vue de l'obtention du diplôme de Magistère en Biotechnologies végétales Université Mentouri, Constantine. 6 p.
- **CIC, 2016.** International Grains Council; World Grains Statistics, pp 12-19.
- **Clarke R.M., Depauw T.E., Townley Smith J., 1992:** *Crop Science* 32, 723-728p.
- **Clement G., et Prats J., 1970 :** Les céréales. Collection d'enseignement agricole. 2ème Ed. 351 p climatiques sur l'agriculture en Afrique. Atelier Changement Climatique. ENPC.
- **Cornaire B., Phamthi A. T., Zuily-Fodil Y., Daniel C., et Vieira Da Silva J. B., 1995:** Contribution to study on oil palm drought tolerance: Protoplasmic resistance. INRA, Inter drought, VI-7. Croston R. P. et Williams J.T. (1981). A world survey of wheat genetic resources. *IBRGR. Bulletin / 80/59*, 37 p.
- **Cornic G., 2008 :** Effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse foliaire: De l'utilisation expérimental des relations A/Ci et ACc, article, 36 p.
- **Croston R. P., et Williams J.T., 1981:** A world survey of wheat genetic resources. *IBRGR. Bulletin / 80/59*, 37 p.
- **Cseuz L., 2009:** Possibilities and limits of breeding wheat (*Triticum aestivum* L.) for drought tolerance. PhD Thesis SzentIstvan Univ, 18 p
- **Daaloul A., Bchini H., Sayar R., 2002 :** Variabilité génétique de quelques paramètres du système du blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous deux régimes hydrique, *Plant Genet .Resour, Newlett*, 129 2531p.
- **Dakheel A.J., Inadji V., Mahalazkshmi J.M. et Peacock., 1993:** Morphophysiological traits with adaptation of durum wheat to harsh Mediterranean environments. *Aspects of Applied Biology* 34,297-307p.
- **Debaeke p., Cabelguenne M., Cazals ML. et Puech J., 1996:** Elaboration du rendement du blé d'hiver en condition de déficit hydrique. IL mise au point et test d'un modèle de simulation de la culture de blé d'hiver en conditions d'alimentation hydrique et azotée variées p46, IN Aissi et Alouache 2011.
- **Dubos C., 2001 :** Réponse moléculaire de jeunes plants de pin maritime soumis à un stress hydrique en milieu hydroponique. Thèse de doctorat en biologie Forestière, Université Henri Poincaré, Nancy I: 225p.

- **El Fakhri M., Mahboub S., Benchekroiu M., Nsarellah N., 2010** : Effet du stress hydrique sur les caractéristiques d'enracinement du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Revue « Nature et Technologie » .n° 03.6/ 6-12.
- **El hassani T.A., et Persoons E., 1994** :Agronomie moderne. Bases physiologiques et agronomiques de la production végétale. (éd). AUPELF-UREF: 544 p.
- **El Jaafari S., 2000** : Contribution à l'étude des mécanismes biophysiques et biochimiques de résistance à la sécheresse chez le blé.Thèse de doctorat.Univ.Gembloux.Belgique: 214p.
- **El Jaafari, S., et Paul R., 1993** : Accumulation foliaire de proline et résistance à la sécheresse chez le blé (*Triticum aestivum* L). Arch Int Physiol Biochem Biophys 101: B8. Environmental and hormonal regulation of expression. *Plant Journal* 9, 879 - 889 p.
- **Erchidi A.E., Benbella M. et Talouizte A., 2000**: Relation entre certains paramètres contrôlant les pertes en eau et le rendement en grain chez neuf variétés de blé dur soumises au stress hydrique. Options méditerranéennes. Série A (Séminaires méditerranéens). 40 , 279 - 82 p.
- **FAO STAT., 2016**: céréales/données et BIILANS/> compagne 2014/15 /perspectives 2015/16.
- **FAO, 2007** : Perspective alimentaires. Analyse des marches mondiales. <http://www.fao.org>. <http://www.lemaghreb.dz.com/admin/folder01/une.pdf>. *African Journal of Biotechnology* Vol. 10(18), 3574-3578 p.
- **Febrero A., Brot J., Brown R.H., et Araus J.L., 1990**: The role of durum wheat ear as photosynthetic organ during grain filling. In: advanced trend in photosynthetic, Mallorca, Spain (unpublished).
- **Feillet P., 2000** : Le grain de blé, composition et utilisation. Edition INRA, paris : pp 23-25.
- **Feillet P., 2000** : Le grain du blé. Composition et utilisation. Ed. INRA, Paris, pp : 17-18. FERTIAL SPA /Groupe Villar Mir –Route des Salines-ANNABA. Fischer Ra, Wood Jt- 1979: Drought resistance in spring wheat cultivar III yields. Fokar M., Nguyen H .T.et Blum A., 1998. Heat tolerance in spring wheat II. Grain Filling *Euphytica* 104-915 p.
- **Feldman M., 2001**: Origin of Cultivated Wheat. In Bonjean A.P., et W.J. Angus. (éd.). The World Wheat Book: a history of wheat breeding. Intercept Limited. Andover. Angleterre : 3-58 p.
- **Feliachi K., Amroune R. et Khaldoune., 2001** : Impact de la sécheresse sur la production des céréales cultivées dans le nord de l'Algérie: céréaliculture N0 35.ED. ITGC. Algérie.
- **Ferryra R., Sellés G., Ruiz R.S.et Sellés I.M., 2004** : Effect of water stress induced at different growth stages on grapevine cv. Chardonnay on production and wine quality. *Acta Hort* 664, 233- 236p.
- **Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Weightman R., et Snape J.W., 2007**: Identifying physiological traits associated drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research* 103, 11-24p.
- **Fraser TE., Silk WK., et Rost TL., 1990**: effect of low water potential on cortical cell length in growing region of maize roots. *Plant Physiology* 93, 648-651p.
- **Fredot E., 2005** : Connaissance des aliments. 1ère édition. Lavoisier. Paris, 397p.
- **Fritas S., 2012** : Etude bioécologique du complexe des insectes liés aux cultures céréalières dans la région de Batna. (Algérie). Mémoire de Magistère. Université Abou Bakr Belkaid.Tlemcen.
- **Gate P., 1995** : Ecophysiologie du blé, Edit. Lavoisier, Paris, Techniques et Documentations, 429 p.
- **Gate P., Brain P., Colenne J., Briffaux G – 1993** : pour les céréales à paille à chaque variété son époque de survie - Perspectives agricoles 148 , 20-27 p.
- **Gate P., Giban M., 2003** : Stades du blé. Ed. Paris, ITCF, 68p.

- **Gill Pk., Sharma Ad., Singh P., Et Bhullar Ss., 2003:** Changes in germination, growth and soluble sugar contents of Sorghum bicolor (L.) Moench seeds under various abiotic stresses. *Plant Growth Regulation* 40: 157-162 p.
- **Granier C., Inzé D., et Tardieu F., 2000 :** Spatial distribution cell division rate can be deduced from that of P34cdc2 kinase activity in maize leaves grown in contrasting conditions of temperature and water status. *Plant Physiol* 124, 1393-1402 p.
- **Hadjichistodoulou A., 1985:** Stability performance of cereals in low rainfall areas as related to adaptative traits. In: drought tolerance in winter cereals. Srivastava J.P., Porceddu E., Acevodo E., Varma S.(éd). John Wiley and sons.UK: 191 -200 p.
- **Hafeez Khan A., Ashraf M.Y., Azmi A.R., 1993:** Osmotic justment wheat. A response to water stress. *Pak. J. Sci. Ind. Res.* 36, 151- 155p.
- **Hakimi M., 1992 :** Les systèmes traditionnels basés sur la culture de l'orge. *Porc. Symp. On the Agrnometeorology of rainfed barley and durum wheat in dry areas.* *J. Agri. Sci. Camb* 108 , 599-608 p.
- **Hanson AD, Nelson CE. Et Everson EH., 1977.** Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barely cultivars *Crop Science* 17, 720-726 p.
- **Harrath N., 2003 :** Analyse génétique de l'intégrité cellulaire et de la vitesse de dessèchement foliaire chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) . Mémoire de magister. Institut des sciences de la nature, centre universitaire Larbi Ben Mhidi, OEM, 50 p.
- **Hebert J., 1975 :**Techniques nouvelles de production du blé. Document I.T.C.F, 16p.
- **Hireche., 2006 :** Répense de la luzerne Médicago sativa (L) au stress hydrique et à la profondeur du semis. Thèse de Magister.Univ. EL Hadj Lakhdar. Batna :83 p.
- **Hopkinsw W., 2003 :** Les relations hydriques dans la plante entière. In: *Physiologie végétale.* Ed. De book and Larcier. Bruxelles. 44-58p.
- **Huber L., 2007 :** Bioclimatologie. Concepts et applications de santé de Parcevaux. 246p.
- **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 risqueaccru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA.France. 72 p.
- **Johanson D.A., Richards R.A., And Turner N.C., 1983:** Yield water relation gas exchange and surface reflectance on near- isogenic wheat lines differing in glaucousness. *Crop Sci* 23 , 318-325 p.
- **Kara Y., 2001:** Etude de caractères morpho-physiologiques 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 7.
- **Karou M ., Haffid R., Smith D.N., Samir K., 1998:** Roots and shoot growth water use and water use efficiency of spring durum wheat under early – season drought .*Agronomie* 18, 186 p.
- **Kebede B., and Belay G., 2001:** *Triticum durum.* In Brink, M., Belay, G (Editeurs). 2006. *Plant ressources of tropical Africa 1 : Cereals and pulses.* Backhu Publishers: Wageninge, Pays- Bas. 209 p.
- **Kiani P., 2007 :** Analyse génétique des réponses physiologiques du tournesol (*Helianthus annus* L.) soumis à la sécheresse. Thèse Doctorat de l'Institut National Polytechnique de Toulouse.
- **Kramer P.J. And Boyer J.S., 1995:** *Water relations of plants and soils* (Book). Academic Press, Inc.
- **Labdelli A., 2011 :** Etude des effets des variations morpho-structurales du système racinaire pour la

tolerance à la sécheresse du blé dur (*Triticum durum* Desf.) mémoire pour obtenir diplôme de magister, université d'Oran Es-Senia. 5 -10 p.

- **Laberche J.-C., 2004** : La nutrition de la plante In Biologie Végétale. Dunod. 2e (éd). Paris: 154 -163 p.
- **Laurent H., Sané P., 2007**. Transfert d'eau et d'énergie. In : Bioclimatologie. Concept et application. Ed. Quae. Paris. 246p.
- **Lebon E., Pellegrino A., Tardieu F. et Lecoeur J., 2004** : Shoot development in grapevine is affected by the modular branching pattern of the stem and intra and competition. Annals of Botany 93 , 263- 274 p.
- **Lefebvre V., Poormohammad Kiani S., et Durant-Tardif M., 2009**: A focus on natural variation for abiotic constraints response in a model species Arabidopsis thaliana. International Journal of molecular sciences 10, 3547-3582 p.
- **Lepoivre P., 2003** : Phytopathologie: Bases moléculaires et biologiques des pathosystèmes et fondements des stratégies de lutte. De Boeck Supérieur, 27-28 p.
- **Levitt J., 1980**: Responses of plant to environmental stresses. In water radiation, salt and other stresses. 2 eds. Academic press, New York pp. 275-282.
- **Li S., Assmann S.M., et Albert R., 2006**: Predicting essential components of signaling Plos Biology 4 :1732-1748.
- **Ludlow M.M., Et Muchow R.C., 1990**: A critical evaluation of traits for improving crop yield in water limited environment. Advance in agronomy 43, 107-143 p.
- **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, 1-4 p.
- **MADR., 2012** : Annuaire statistiques du Ministère de l' Agriculture et du Développement Rural. Série B.
- **Martinez D.E., Luquez V.M., Bartoli C.G., & Guamet J.J., 2003**: Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum* ), Physiology Plant, 119:1-7 p.
- **Masle J., 1982** : L'élaboration du nombre d'épis chez le blé d'hiver. Influence des différentes caractéristiques de la structure du peuplement sur l'utilisation de l'azote et de la lumière. Thèse Docteur Ingénieur. INA-PG (France) 201p.
- **Mefti M., Abdelguerfi A. et Chebouti A., 1998**: Etude de la tolérance à la sécheresse chez quelques populations de *Medicago truncatula* (L.) Gaertn. Science 5, 173-176.
- **Meziani L., Bammoun A., Hamou M. Et Brinis L., 1992** : Essai de définition des caractères d'adaptation du blé dur dans différentes zones agronomique de l'Algérie. In. Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétales. Montpellier (France) INRA (Les colloques N°64), 191-203p.
- **Monneveux P., Belhassen E., 1996**: The diversity of drought adaptation in the wide.Plant Growth Regulation 20, 85-92 p.
- **Monneveux Ph., Et Nemmar M., 1986** : Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et chez le blé dur (*Triticum durum* Desf).
- **Morsli L., 2009** : Adaptation du blé dur (*Triticum durum* desf) dans les conditions des hautes plaines constantinoises Thèse Présentée pour l'obtention du diplôme de Doctorat es- Sciences Université Badji Mokhtar (p 13).
- **Mouellef A., 2010** : Caractères physiologiques et biochimiques de tolérance du blé dur (*Triticum durum*

Desf) au stress hydrique. Mémoire En vue de l'obtention du diplôme de magistère en Biotechnologies Végétales. Université Ferhat Abbas Sétif (p 10).

- **Muller J.E., Whitsitt M.S., 1996:** Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth Regulation* 20, 124 -129 p.
- **Nabors M., 2008 :** Réponse des plantes aux hormones et aux stimuli environnementaux. In : biologie végétal. Structure, fonctionnement, écologie et biotechnologie. Ed. Pearson Education. France. 247p.
- **Neffar F., 2013 :** Analyse de l' expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotiques dans différents génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf) et d'orge (*Hordeum vulgare*) soumis à la sécheresse. Thèse doctorat en Sciences, Université Sétif. 86p.
- **Nouri L., 2002 :** Ajustement osmotique et maintien de l' activité photosynthétique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf ). En condition de déficit hydrique. Thèse de magistère en biologie végétale Univ Mentouri . Constantine . 77 p.
- **ONFAA, 2015:** Observatoire National des Filières Agricole et Agroalimentaire.
- **Ortiz-Ferrara G., Yau S.K., et Assad Moussa M., 1991:** Identification of agronomic traits associated with yield under stress conditions. in: *Physiology-breeding of winter cereals for stressed mediterranean environments*. Colloques 55, eds Montpellier, INRA Paris, 67-88 p.
- **Passioura J., 2004:** Increasing crop productivity when water is scarce : From breeding to field management In : *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress "New directions for a diverse planet"* Brisbane, Australia. 12p. [www.regional.org-au/au/cs](http://www.regional.org-au/au/cs).
- **Qariani L., Djekoune A. Et El- Jaafari S., 1997 :** In : *Adaptation des plantes aux conditions environnementales* IX S El Jaafari et Ph Monneveux eds, INRA- GRAM-eds.
- **Radhouane L., 2011 :** Comportement physiologique de deux espèces de tabac au stress salin. *Revue des régions arides*. Institut des régions arides-Médenine-Tunisie 5, 3-14p.
- **Rasio A., Sorrentino G., Cedola M.C., Pastore D., et Wittner G., 1987:** Osmotic and elastic adjustment of durum wheat leaves under stress conditions. *Genetic Agr* 41, 427 – 436 p.
- **Reynolds M. P., Balota M., Delgato M. I. B., Amani I., et Fischer R. A., 1994:** Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Aust. J. Plant. Physiology* 21, 717-730 p.
- **Richards R.A., Et Passioura J.B., 1981 :** Seminal root morphology and water use of wheat. II. Genetic variation. *Crop Sci.* 21 , 253-255 p.
- **Ruel T., 2006 :** Document sur la culture du blé, Ed: Educagri.18p.
- **Sahnoune m., Adda A., SOULEM S., Kaid-Harche M., Merah O., 2004:** Early water deficit effect on seminal root barley .C.R. Biologies III. Agron . 327 : 389-398 p.
- **Salmi M., 2015 :** Caractérisation morpho-physiologique et biochimique de quelques générations F2 de blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous conditions semi-arides mémoire Pour l' obtention du diplôme de Magister en agronomie (p20-21).
- **Schroeder, J.I., Kwak, J.M. & G.J. Allen., 2001:** Guard cell abscisic acid signalling and engineering of drought hardiness in plants. *Nature* 410:327-330.
- **Schulze E.D., Beck E. Et Muller-Hohenstein K., 2005:** *Plant ecology*. Edition Springer Berlin- Heidelberg. 692p.
- **Scofield T., Evans J., Cook M. G., et Wardlow I. F., 1988:** Factors influencing the rate and duration of

grain filling in wheat. Australian Journal of Plant physiology. 4, 785 – 797 p.

- **Serries H., 1992:** Agro-physiological consequences of a divergent selection based on foliar desiccation in sunflower. In: Physiology-breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments. Eds. Acevedo E.; Conese E.; Monneveux P. and Srivastava J.P., INRA.lescoloques 55, 211-225 p.
- **Shao H.B., Liang Z.S., Shao M.A., Sun S.M., et 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 p.
- **Shimazaki Y., Ookawa T., Hirasawa T., 2005:** The root tip and accelerating region suppress elongation of the decelerating region without any effects on cell turgor in primary roots of maize under water stress. Plant physiology; 139, 458-65 p.
- **Slama A, Ben Salem M., Ben Naceur M., and Zid E., 2005:** Les céréales en Tunisie: Production, effet de la sécheresse et mécanismes de résistance. Sécheresse 225-229 p.
- **Slama A., 2002 :** Etude comparative de la contribution des différentes parties du plant du blé dur dans la contribution du rendement en grains en irrigué et en conditions de déficit hydrique. Thèse de doctorat en biologie. Tunis.
- **Smadhi D., Mouhouche B., Mohamedou M., et Semiani M., 2002 :** Bilan hydrique et besoin d'irrigation de la céréaliculture en région semi-aride. H.T.E, Septembre -Décembre 2002, n. 124 p. 5358.
- **Soltner D., 1998 :** Les grandes productions végétales: céréales, plantes sarclées, prairies. Sainte-Gemme-sur-Loire, Sciences et Techniques Agricoles.
- **Soltner D., 2005 :** Les grandes productions végétales – céréales – Plantes sarclées - Prairies, Phytotechnie spéciale. 20<sup>ème</sup> édition. Édition: Sciences et techniques Agricoles. 471 p.
- **Soltner, D., 1990 :** Les grandes productions végétales: Céréales, plantes sarclées, prairies. Coll. Sciences et Techniques agricoles. 17<sup>ème</sup> Ed. 464 p.
- **Subbarao G.V., Johansen C., Slinkard A.E., Nageswara Rao R.C., saxena N.P., Chauhan Y.S., Crit J., 1995:** Rev Plant Sci. 14, 469-523 p.
- **Tahri E., Belabed A., et Sadki K., 1997:** Effet d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.). Bulletin de l'Institut Scientifique. Rebat, 21, 81-89 p .
- **Taiz Et Zeiger., 2002 :** Plant physiology. 3rd ed. Sinauer Association Publishers, Sunderland. 427p.
- **Tardieu F. 1997:** Drought perception by plants Do cells of droughted plants experience water stress, plant growth regulation, 104 p.
- **Temagoult M., 2009 :** Analyse de la variabilité de la réponse au stress hydrique chez des lignées recombinantes de Tournesol (*Helianthus annuus L.*) Thèse de Magistère Université Mentouri Constantine.
- **Triboi E., 1990:** Modèle d'élaboration du poids du grains chez le blé tendre .Agronomie, 191-200 p .
- **Troll et Lindsley., 1955:** A photometric method for the determination of proline. J. Biol. Chem, 215 , 655-660 p.
- **Upov., 1994 :** Principes directeurs pour la conduite de l'examen des caractères distinctifs, de l'homogénéité et de la stabilité. Blé tendre (*Triticum aestivum L.*). 55p.
- **Vartanian N., 1973 :** Particularités adaptatives de la moutarde blanche (*Sinapsis alba L.*) à la sécheresse. In : Réponses des plants aux facteurs climatiques. ( eds ) actes coll Uppsala. Unesco.
- **Wang W.X., Vinocur P., Altman A., 2003:** "Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures:

towards genetic engineering for stress tolerance”, *Planta*, 218,. 1-4 p.

- **Whitmore J.S., 2000:** Drought management of Farmland. The Netherlands : Kluwer. 362p.
- **Wilfried C., 2005:** Proline as a measure of stress in tomato plants. *Plant Sci* 168: 241.
- **Ykhlef N, 2001:** Photosynthèse, activité photochimique et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.). Thèse de doctorat d’Etat, Université Mentouri Constantine, 146p.
- **Yves H., et Buyer J., 2000 :** L’origine des blés. Pour les sciences hors série n° 26. pp60 -62.
- **Zhu J K., 2001:** Plant salt tolerance *Trends in Plant Sci.* 6, 66-71 p.
- **Zitouni, 2006 :** Cinétique de quelques paramètres physiologiques du blé dur *triticum durum* (variété vitron) sous contrainte hydrique dans la plaine de Mitidja. Mémoire Ing. INA. El-Herrach. Alger. 171p.
- **Zouaoui A., et Bensaid R., 2007 :** Détermination des exigences climatiques du blé dur (*Triticum durum* Desf. var. Mohamed Ben Bachir) en zone semi-aride. *Cahier. Agric.*, novembre-décembre 2007, Vol.16, n. 6,. 469-476 p.