

Article de recherche

Reçu: 06 octobre 2023 /Accepté: 21 avril 2024

Réponses morphophysiological et biochimiques des plants de caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) soumis à une contrainte hydrique appliquée

H. Gaba Chahboub^{1*}, M. Bouaziz², N. Bendrissou², O. Mebarki²,
N. Azizi², H. Himrane¹

¹ Institut National de Recherche Forestière (INRF), BP 37, Chéraga, Alger, Algérie.

² Université d'Alger 1 Benyoucef Benkhedda, Algérie.

* Auteur correspondant : gabahamida@gmail.com

ملخص

هذه الدراسة تقيم تأثير الجفاف على المعايير المورفولوجية، الفسيولوجية والكيميائية لنباتات الخروب. تشير النتائج إلى أن النباتات التي تعرضت لظروف مائية محدودة لم تتأثر بشكل كبير بنقص المياه. من الناحية المورفولوجية، لوحظ انخفاض طفيف في ارتفاع النباتات وكتلة الجذور الطازجة والجافة، على الرغم من عدم تحقيق الدلالة الإحصائية. ومع ذلك، تم تسجيل زيادة ملحوظة في طول الجذر الرئيسي ونسبة الطول بين الجذر الرئيسي وارتفاع النبات. بالإضافة إلى ذلك، لوحظ انخفاض ملحوظ في الكتلة الطازجة والجافة للأجزاء الهوائية، وعدد الأوراق، ومساحة الورق بالمقارنة مع النباتات الشاهدة. من الناحية الفسيولوجية والكيميائية، تم تسجيل انخفاض ملحوظ في المحتوى النسبي للماء، ومستويات الكلوروفيل الكلي والكاروتينويدات، وانخفاض غير ملحوظ في مستويات السكريات القابلة للذوبان والنشاء. بالإضافة إلى ذلك، تم ملاحظة زيادة ملحوظة في محتوى البرولين الحر.

الكلمات الرئيسية: الخروب؛ الجفاف؛ المحتوى النسبي للماء.

Abstract

This study assesses the impact of water stress on the morphological, physiological, and biochemical parameters of carob plants. The results indicate that plants subjected to limited water conditions were not significantly affected by the water deficit. Morphologically, a not significant decrease in plant height as well as fresh and dry root mass was observed in all stressed plants. However, a significant increase in the length of the main root and in the ratio between the length of the main root and plant height was recorded. Additionally, it has been noted a significant decrease in the fresh and dry mass of aerial parts, the number of leaflets, and leaf surface area was observed compared to control plants. On the physiological and biochemical scale, a significant decrease in relative water content, contents of total chlorophyll and carotenoids was recorded, with a non-significant decrease in soluble sugar and starch contents. Furthermore, a significant increase in free proline content was observed.

Keywords: carob tree; water stress; relative water content.

Résumé

Cette étude évalue l'impact de la contrainte hydrique sur les paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques des plants de caroubier. Les résultats indiquent que les plants soumis à des conditions hydriques limitées n'ont pas été considérablement affectés par le déficit d'eau. Au niveau morphologique, une légère diminution non significative de la hauteur des plants ainsi que de la masse fraîche et sèche des racines a été observée. Cependant, une augmentation significative de la longueur de la racine principale et du rapport entre la longueur de la racine principale et la hauteur du plant a été enregistrée. De plus, il a été noté une diminution significative de la masse fraîche et sèche des parties aériennes, du nombre de folioles et de la surface foliaire par rapport aux plants témoins. Sur le plan physiologique et biochimique, il a été enregistré une diminution significative de la teneur relative en eau, des teneurs de chlorophylle totale et de caroténoïdes, ainsi qu'une diminution non significative des teneurs de sucres solubles et d'amidon. En outre, une augmentation significative de la teneur en proline libre a été observée.

Mots clés : caroubier ; contrainte hydrique ; teneur relative en eau.

1. Introduction

La sécheresse est universellement reconnue comme le principal facteur limitant la production végétale à l'échelle mondiale, notamment en Afrique du Nord, qui devrait être encore plus affectée par un réchauffement climatique estimé entre 3 et 4°C selon les projections pour la zone méditerranéenne (Meftah, 2015). Ces changements climatiques pourraient se traduire par des étés plus chauds et secs, ainsi que par des phénomènes extrêmes plus fréquents tels qu'une prolongation des sécheresses, une augmentation de la fréquence des feux, des attaques d'insectes, de maladies et une diminution des précipitations pouvant atteindre 20% (FAO, 2013). Par conséquent, ce réchauffement climatique entraîne un recul de la couverture forestière, souvent irréversible (Roibu et al. 2020), ce qui a des répercussions négatives sur l'environnement, notamment l'érosion accélérée des sols et la désertification. Ainsi, le reboisement est largement considéré comme la solution la plus recommandée, car il constitue un enjeu majeur et une nécessité absolue pour les régions touchées, en particulier en sélectionnant des espèces de haute qualité morpho-physiologique, tolérantes aux aléas climatiques actuels et capables de se développer sur des sols érodés.

Le caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) est une espèce forestière et arboricole, qui présente des caractéristiques sclérophylles, xérophiles, thermophiles, héliophiles et calcicoles, originaire des zones arides et semi-arides de la Méditerranée et de la péninsule arabique. Cette espèce joue un rôle crucial sur les plans socio-économique et écologique, particulièrement dans les régions arides où les processus de désertification prennent des proportions alarmantes (Rejeb, 1995; Batlle et Tous, 1997; Manaut et al. 2015). En conséquence, le caroubier a été largement utilisé dans les programmes de reboisement dans les zones arides (Sakcali et Oztürk, 2004).

Le caroubier présente un potentiel productif élevé même pendant les périodes de sécheresse, tolérant différents niveaux de stress hydrique, ce qui en fait un choix judicieux pour le reboisement naturel des milieux arides. Il peut également maintenir l'équilibre hydrique dans des conditions envi-

ronnementales extrêmes (Ouzounidou et al. 2012). De plus, la stratégie d'évitement adoptée par le caroubier consiste à empêcher la plante soumise à des conditions hydriques défavorables de subir un stress hydrique sévère. Ceci est réalisé notamment par une réduction de la transpiration via une cuticule développée et des stomates partiellement ouverts (Belhassen et al. 1995). Par ailleurs, l'évitement du déficit hydrique peut se traduire par des modifications morphologiques visant à augmenter l'absorption d'eau, notamment par le développement d'un système racinaire adapté à la résistance au stress hydrique (Slama et al. 2005).

Le présent travail vise à contribuer à une meilleure compréhension de l'impact de la contrainte hydrique, appliquée par arrêt d'arrosage, sur le comportement morpho-physiologique et biochimique des plants de caroubier élevés dans les conditions contrôlées d'une serre expérimentale.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Les graines sont récoltées en août 2019 à partir d'un arbre semencier localisé à l'Institut National des Recherches Forestières (INRF, Bainem) (36° 45' N, 3° 25' E) (Figure 1). Elles ont subi une stérilisation avec du NaClO (16°) pendant 5 minutes, suivie de trois rinçages à l'eau distillée. Pour lever leur dormance tégumentaire, un traitement à l'H₂SO₄ (96%) a été appliqué pendant 10 minutes. Ensuite, les graines ont été immergées dans de l'eau distillée pendant 48 heures à température ambiante (20°C). La germination a été initiée dans des boîtes de Pétri recouvertes de papier filtre humide et placées dans une chambre de croissance à 25°C. Dès l'apparition de la radicule, les graines germées ont été transplantées en novembre 2019 dans la serre expérimentale de l'arboretum de Bainem.

2.2. Conditions de culture des plants de caroubier

L'application de la contrainte hydrique a été réalisée en arrêtant l'arrosage (avril 2021) sur des plants âgés de 17 mois. Le dispositif expérimental



Figure 1. *Ceratonia siliqua* : arbre à INRF Bainem (A) ; gousses (B) et graines (C).

comprend deux groupes : un groupe témoin, arrosé trois fois par semaine, et un groupe soumis à un stress hydrique par arrêt d'arrosage pendant 30 jours. Chaque groupe compte 12 plants répartis de manière aléatoire dans des conditions expérimentales contrôlées (température : 20°C jour/17°C nuit) avec une photopériode de 14 heures jour/10 heures nuit. Les deux groupes sont placés séparément dans les mêmes conditions (Figure 2).

2.3. Evaluation des paramètres biométriques

La morphologie des plants soumis au stress et des plants témoins a été évaluée en mesurant la hauteur de la partie aérienne, la longueur de la partie racinaire (racine principale), le rapport entre la partie racinaire et la partie aérienne, la surface fo-

liaire (à l'aide d'un papier millimétré), la biomasse fraîche des parties aériennes et racinaires. La biomasse sèche des parties aériennes et racinaires a été déterminée après séchage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures.

2.4. Mesure de la teneur relative en eau (TRE)

La Teneur Relative en Eau (TRE) est un indicateur du statut hydrique du plant. Les mesures de la TRE ont été effectuées sur des feuilles du même rang végétatif (4^{ème} feuille) et réalisées systématiquement une fois par semaine pendant une période expérimentale de trois semaines, soit 21 jours de contrainte hydrique. La TRE des feuilles a été déterminée selon la méthode décrite par Barrs (1968). Les feuilles ont été coupées à la base du limbe, puis



Figure 2. Dispositif expérimental comprenant deux lots de plants de caroubier âgés de 18 mois : plants témoins (A) ; plants stressés (B).

immédiatement pesées pour obtenir leur poids frais (PF). Ensuite, elles ont été placées dans des erlenmeyers remplis d'eau distillée et mis à l'obscurité dans un endroit frais ; après 24 heures, les feuilles ont été retirées, soigneusement séchées avec du papier, puis pesées à nouveau pour obtenir le poids de pleine turgescence (PT). Enfin, les feuilles ont été mises dans une étuve réglée à 70°C pendant 48 heures et pesées pour obtenir le poids sec (PS). La TRE a été calculée selon la formule de Clark et Mac-Caig (1982) :

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

2.5. Paramètres biochimiques

2.5.1. Extraction et dosage des pigments foliaires

Les pigments photosynthétiques ont été extraits avec de l'acétone (80%). Ensuite, les teneurs en chlorophylles totales (a, b) et en caroténoïdes ont été déterminées après lecture de la densité optique (DO) à 647 nm, 663 nm et 470 nm à l'aide d'un spectrophotomètre (Jenway 6300), conformément aux équations de Lichtenthaler (1987).

2.5.2. Extraction et dosage des sucres solubles et de l'amidon

Les sucres solubles et l'amidon sont dosés selon la méthode de McReady (1950), qui utilise l'anthrone pour transformer les glucides en furfural et ses dérivés furfuriques lorsqu'ils sont chauffés en milieu acide. L'anthrone, en milieu sulfurique et chauffé, se condense avec le furfural et ses dérivés pour former des complexes colorés en vert bleu en présence des hexoses. Une gamme étalon a été préparée à partir d'une solution mère de glucose à 100 µg/ml, qui sera utilisée pour déterminer la quantité de sucres solubles, exprimée en mg de glucose par gramme de matière fraîche (mg glucose/g MF). La quantité totale d'amidon est obtenue en multipliant la quantité totale de sucres solubles issue de l'hydrolyse par un facteur de pondération de 0,9 (facteur de McReady).

2.5.3. Extraction et dosage de la proline

La proline, ou acide pyrrolidine-2-carboxylique, est

l'un des vingt principaux acides aminés. Elle est facilement oxydée par la ninhydrine ou le tricétotrihydrindène. C'est sur cette réaction que repose le protocole de mise en évidence de la proline libre dans les échantillons foliaires, selon la méthode décrite par Rasio et al. (1987). La densité optique est mesurée à une longueur d'onde de 528 nm. Les valeurs obtenues sont ensuite converties en taux de proline à l'aide d'une courbe étalon établie à partir d'une série de solutions de concentrations en proline variant de 0 à 40 µmol/L. Les teneurs en proline dans les feuilles sont déterminées à l'aide de la formule suivante : $y = 5,3155x - 0,0139$.

2.6. Analyse statistique

Les données morphologiques, physiologiques et biochimiques ont été soumises à une analyse de variance (ANOVA) à un seul facteur, à savoir la contrainte hydrique. Les données sont présentées sous forme de moyenne sur la base de 5 répétitions pour chaque paramètre étudié.

3. Résultats

3.1. Longueur de la partie aérienne et racinaire

La longueur de la partie aérienne des plants témoins est de 30,16 cm, tandis qu'elle est de 28,66 cm pour les plants soumis à la contrainte hydrique, représentant une réduction non significative de 5%. En ce qui concerne la longueur de la partie racinaire, les plants stressés affichent des moyennes nettement plus élevées que les plants témoins. En effet, la longueur moyenne est de 34,33 cm pour les plants témoins et de 67,66 cm pour les plants stressés, ce qui équivaut à une augmentation de 97% (Figure 3).

3.2. Rapport entre la longueur de la partie racinaire et aérienne

La contrainte hydrique a induit une modification significative dans la répartition de la longueur entre les parties aériennes et racinaires, évaluée par le changement du rapport entre la longueur de la partie racinaire et celle de la partie aérienne. Dans le groupe témoin, ce rapport est de 1,14. Cependant, chez les plants soumis à la contrainte hy-

drique, ce ratio augmente de manière significative pour atteindre 2,26, marquant ainsi une augmentation de 100% (Figure 4).

3.3. Biomasse fraîche des parties aériennes et racinaires

Dans le groupe témoin, la biomasse fraîche moyenne des parties aériennes s'élève à 13,16 g, mais cette valeur diminue considérablement pour atteindre une moyenne de 7,13 g chez les plantes stressées, ce qui représente une réduction de 46%. De même, en ce qui concerne la biomasse fraîche des racines, les plantes témoins affichent des masses moyennes inférieures à celles des plantes soumises au stress. Les valeurs moyennes observées passent ainsi de 9,92 g chez les plantes témoins à 6,76 g chez les plantes stressées, ce qui équivaut à une diminution de 32% (Figure 5).

3.4. Biomasse sèche des parties aériennes et racinaires

La biomasse sèche aérienne des plants témoins est de 5,89 g. Cette valeur diminue pour atteindre en moyenne 4,64 g chez les plants soumis au stress hydrique, marquant ainsi une réduction de 21%. En ce qui concerne la biomasse sèche racinaire, bien que les plants stressés affichent une diminution, celle-ci n'est pas statistiquement significative. La biomasse moyenne est de 3,80 g chez les plants témoins et de 2,88 g chez les plants soumis au stress, représentant ainsi une réduction de 24%. (Figure 6).

3.5. Nombre de folioles

Le nombre moyen de folioles chez les plants témoins est de 33,33. Il diminue de manière significative chez les plants soumis au stress, atteignant ainsi une moyenne de 19 folioles, soit une réduction de 43% (Figure 7).

3.6. Surface foliaire

Sous l'effet de la contrainte hydrique appliquée, les surfaces foliaires des plants de caroubier diminuent. Initialement à 39 cm² chez les plants témoins, elles se réduisent de manière significative à

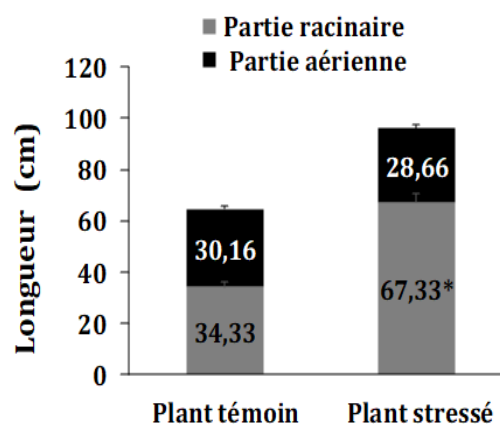


Figure 3. Effet de la contrainte hydrique sur la longueur de la partie aérienne et racinaire des plants de caroubier âgés de 18 mois. *Différence significative.

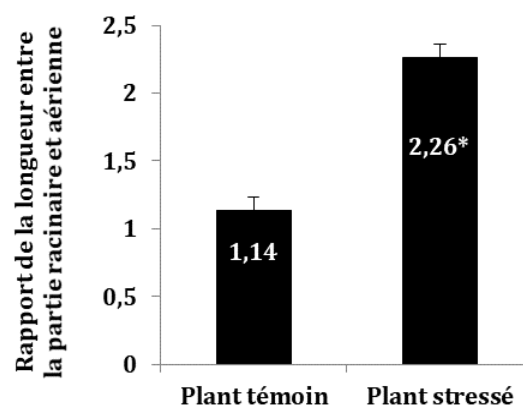


Figure 4. Effet de la contrainte hydrique sur le rapport entre la partie racinaire et la partie aérienne des plants de caroubier âgés de 18 mois. * Différence significative.

22,71 cm² chez les plants stressés, ce qui représente une réduction de 42% (Figure 8).

3.7. Teneur Relative en Eau (TRE)

La teneur relative en eau a été suivie pendant 21 jours stade correspondant au développement de la neuvième feuille. La Figure 9 montre que la teneur

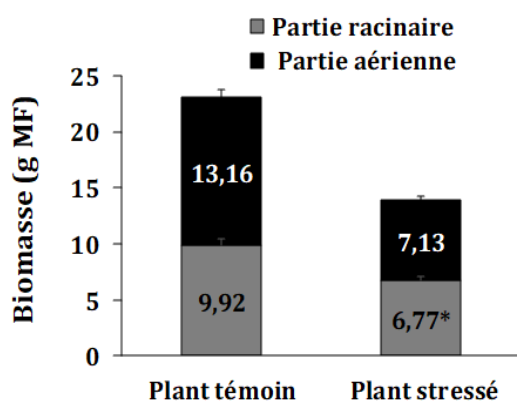


Figure 5. Effet de la contrainte hydrique sur la biomasse fraîche des parties aériennes et racinaires des plants de caroubier âgés de 18 mois. * Différence significative.

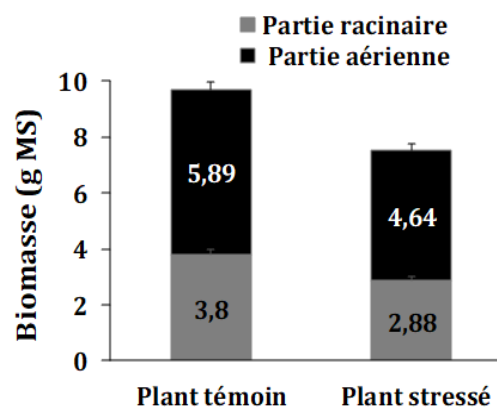


Figure 6. Effet de la contrainte hydrique sur la biomasse sèche des parties aériennes et racinaires des plants de caroubier âgés de 18 mois. * Différence significative.

relative en eau chez les plants témoins augmente progressivement en fonction du temps, elle passe de 71,54% à la fin de la première semaine jusqu'à 77,48% à la fin de la troisième semaine.

La TRE a été affectée par le stress hydrique dès la première semaine, celle-ci est de 59,03%, puis elle diminue significativement à 45,34% tout en restant inférieure à celle des plants témoins ; au bout de la troisième semaine, le taux de réduction de la TRE entre les plants témoins et les plants stressés est de 60,35% (Figure 9).

3.8. Teneur en chlorophylle totale et en caroténoïdes

Dans les feuilles des plants témoins la teneur en chlorophylle totale est de 1,92 mg/g MF (Matière Fraîche), sous l'effet de la contrainte hydrique appliquée, celle-ci passe à 1,21 mg/g MF soit une baisse significative de 37%. Comparée à celle des plants témoins, la teneur en caroténoïdes a significativement diminué chez les plants stressés, elle passe de 353,41 µg/g MF chez les plants témoins à

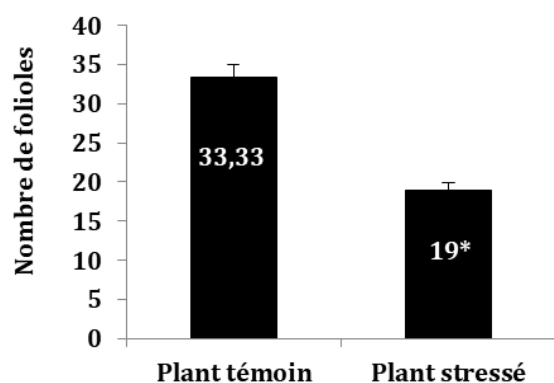


Figure 7. Effet de la contrainte hydrique sur le nombre de folioles des plants du caroubier âgé du 18 mois. *Différence significative.

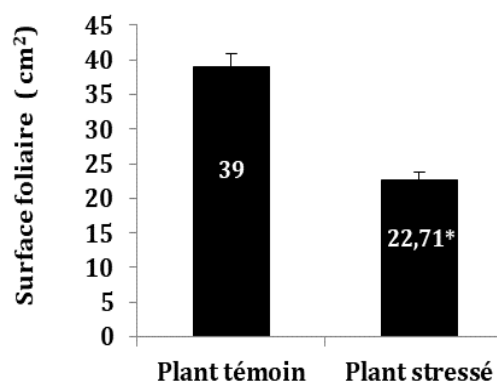


Figure 8. Effet de la contrainte hydrique sur la surface foliaire des plants de caroubier âgés de 18 mois. *Différence significative.

220 µg/g MF correspondant à un pourcentage de réduction de 38% (Figure 10 A et B).

3.9. Teneur en sucres solubles et en amidon

La teneur en sucres solubles dans les feuilles des plants témoins s'élève à 11,55 mg/g MF. Cette valeur connaît une légère baisse chez les plants stressés, atteignant 11,06 mg/g MF, ce qui équivaut à une réduction de 4%. De même, la teneur en amidon chez les plants témoins est de 10,5 mg/g MF, mais elle diminue de manière non significative chez les plants stressés, pour se situer à 9,96 mg/g MF (Figure 11).

3.10. Teneur en proline libre

L'arrêt d'arrosage des plants de caroubier a entraîné une augmentation significative de la teneur en proline chez les plants stressés. La teneur moyenne était de 81,95 µmole/g MF chez les plants stressés, comparativement à 53,87 µmole/g MF chez les plants témoins, marquant ainsi une augmentation significative de 52% (Figure 12).

4. Discussion

L'étude des aspects morphologiques a montré que la contrainte hydrique n'a pas affecté la hauteur des plants de caroubier, ceux-ci sont de taille relative

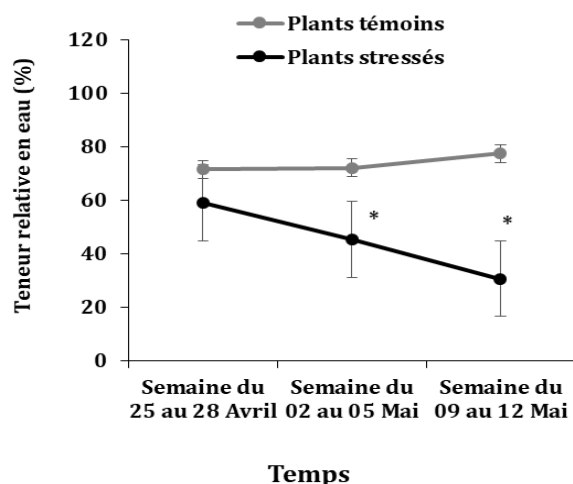


Figure 9. Effet de la contrainte hydrique sur la teneur relative en eau des plants de caroubier âgés de 18 mois. *Différence significative.

vement égale à celle des plants témoins. Contrairement à d'autres travaux qui montrent que l'application d'un stress hydrique sévère réduit la croissance en hauteur par rapport au témoin, cette réduction est de 63% chez *Pinus caribaea*, 65% chez *Pinus occarpa*, 35% chez *Quercus robur* et 26% chez *Fagus sylvatica* (Van Hees, 1997).

Par ailleurs, les plants de caroubier stressés présentent un système racinaire bien développé et bien ramifié, ce qui est relevé par une augmentation significative de la longueur de la partie raci-

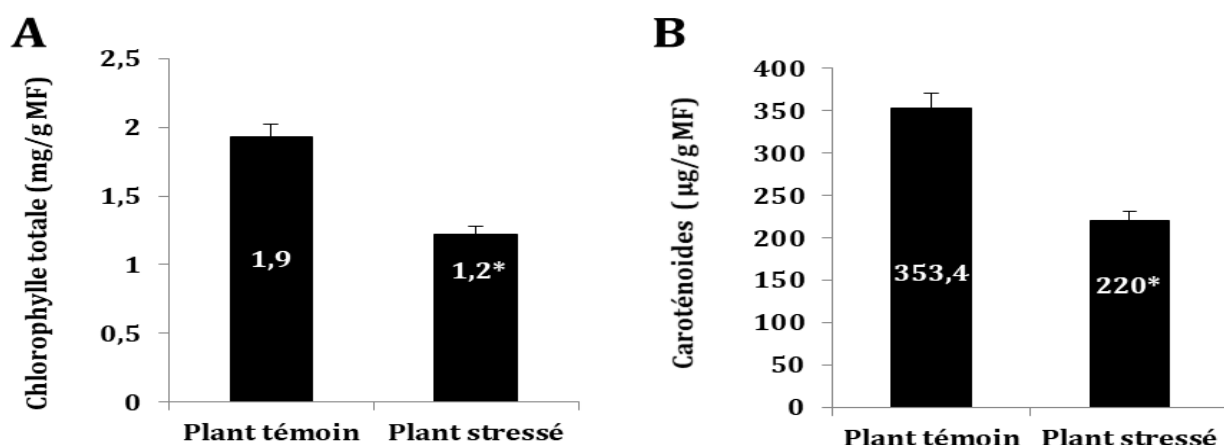


Figure 10. Effet de la contrainte hydrique sur la teneur en chlorophylle totale (A) et en caroténoïdes (B) des plants de caroubier âgés de 18 mois. *Différence significative.

naire. De plus, l'allocation de biomasse vers les racines s'est traduite aussi par une augmentation significative du rapport longueur de la partie racinaire sur la partie aérienne chez les plants stressés comparativement aux plants témoins, comme observé chez diverses espèces végétales (Albouchi et al. 2003).

Toutefois, le déficit de biomasse fraîche enregistré chez les plants stressés de caroubier n'a pas affecté de façon similaire les deux parties du plant. En effet, chez les plants stressés, la biomasse fraîche des racines a été moins affectée que celle des parties aériennes. Les mêmes résultats ont été obtenus par Albouchi et al. (2003) sur *Casuarina glauca*. En effet, le stress hydrique semble induire une allocation préférentielle de biomasse vers les racines. Il a également été révélé une réduction significative de la masse sèche de la partie aérienne chez les plants stressés.

D'une manière générale, la réduction de la surface foliaire est une réponse fréquente des végétaux sous des conditions déficitaires en eau (Granier et Tardieu, 2000). Celle-ci est considérée comme un caractère morphologique d'adaptation aux contraintes abiotiques (Attia et al. 2003).

Le développement de la partie racinaire aux dépens de la partie aérienne est considéré par plusieurs auteurs comme un critère de résistance à la sécheresse (Van Hees, 1997). Il permettrait une meilleure utilisation de l'eau disponible qui devient plus accessible. Ainsi, de nombreux travaux ont montré qu'un pré-conditionnement à la sécheresse appliqué au niveau de la pépinière favorisait la réussite des reboisements en conditions hydriques sévères, suite au développement préalable du système racinaire des plants à transplanter (Van Den Driessche, 1991). Ainsi, la diminution de la masse fraîche de la partie aérienne est accompagnée d'une réduction au niveau de la production des folioles ; nos résultats ont montré une diminution significative du nombre de folioles et de la surface foliaire chez les plants de caroubier stressés comparativement aux plants témoins.

Selon Angelopoulos et al. (1996), le caroubier adopte la stratégie d'évitement pour faire face à la contrainte hydrique. Ainsi, la perte en eau par transpiration est minimisée en grande partie par la fermeture des stomates au détriment de l'assimilation du carbone atmosphérique, engendrant la réduction de la surface foliaire par l'enroulement des

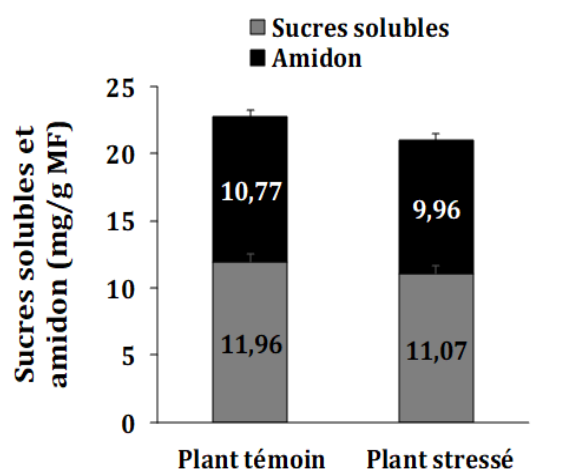


Figure 11. Effet de la contrainte hydrique sur la teneur en sucre solubles et en amidon des plants de caroubier âgés de 18 mois.

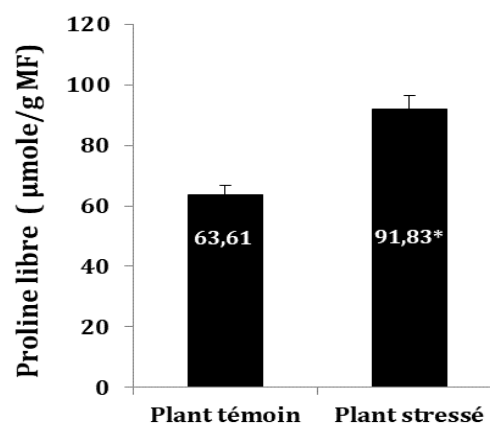


Figure 12. Effet de la contrainte hydrique sur la teneur en proline des plants de caroubier âgés de 18 mois. *Différence significative.

feuilles (Batlle et Tous, 1997), l'élimination des feuilles les plus âgées et la diminution de la croissance (Grandi et al. 2021). En effet, la récupération de l'eau par la plante peut être augmentée par un bon développement du système racinaire (Abdelkader et al. 2019), induisant ainsi une augmentation du rapport matière sèche entre parties racinaires et aériennes (Essahibi et al. 2018). Ces modifications résultent d'une diminution de la vi-

tesse de division des cellules végétales (Lawlor et Cornic, 2002 ; Bousba et al. 2009).

Sur le plan physiologique, les résultats obtenus ont montré que la TRE a baissé de manière significative chez les plantes stressées au cours du temps de l'expérimentation. La TRE est un indicateur clé du niveau de l'hydratation des cellules et tissus, elle est importante pour le fonctionnement physiologique optimal et les processus de la croissance. Plusieurs études ont démontré que le maintien de la TRE durant la contrainte hydrique confirme la tolérance à la déshydratation (Altinkut et al. 2001).

Selon Sairam et al. (2001), la forte pression osmotique du milieu externe fait diminuer la TRE chez la plante entière, entraînant ainsi une diminution de la mobilité des éléments nutritifs. Il y a aussi la diminution du volume du milieu aqueux où se passent les réactions biochimiques qui assurent le meilleur développement de la plante, puisque les molécules d'eau participent directement à de nombreuses réactions biochimiques d'hydrolyse ou de condensation (Nouri, 2002).

Sur le plan biochimique, la contrainte hydrique a induit une réduction significative de la teneur en chlorophylle totale (a+b) et en caroténoïdes au niveau des feuilles des plants de caroubier stressés. En effet, la diminution de la chlorophylle en période de sécheresse est due essentiellement aux dommages des chloroplastes causés par les espèces actives de l'oxygène. La chute des teneurs en chlorophylle est la conséquence de la réduction de l'ouverture des stomates visant à limiter les pertes en eau par évapotranspiration et par augmentation de la résistance à l'entrée du CO₂ atmosphérique nécessaire à la photosynthèse (Bousba et al. 2009). La quantité de la chlorophylle des feuilles peut être influencée par beaucoup de facteurs tels que l'âge des feuilles, la position des feuilles et les facteurs environnementaux tels que la lumière, la température et la disponibilité en eau (Hikosaka et al. 2006).

De la même façon, il a été noté une réduction importante de la teneur en chlorophylle chez les agrumes soumis à un stress hydrique. Une réaction physiologique au niveau de la plante s'opère suite au dessèchement du sol, ce qui incite la synthèse de l'acide abscissique (ABA) au niveau des racines, ce dernier est véhiculé vers les parties aériennes, entraînant ainsi la fermeture des stomates. Par ailleurs, le mécanisme de perception du déficit hy-

drique constitue un environnement accédant à l'activation des gènes responsables à l'oxydation des caroténoïdes, précurseurs dans la biosynthèse de l'ABA (Ben Yahmed, 2013).

Par ailleurs, l'accumulation des sucres solubles permet de protéger les membranes et les protéines dans les cellules exposées à un déficit hydrique et de réduire l'agrégation des protéines dénaturées (Ashraf et Harris, 2004). Contrairement aux autres travaux, nos résultats ont montré que les plants de caroubier stressés ont réagi par une diminution non significative de la teneur en sucres solubles au niveau des feuilles des plants de caroubier. La plupart des études effectuées sur la contrainte hydrique montrent que l'augmentation des sucres solubles est un paramètre d'adaptation aux conditions de stress hydrique permettant de maintenir une intégrité cellulaire élevée au niveau des tissus végétaux (Rai, 2002). Selon Chaves et al. (2004), la modification quantitative et qualitative des hydrates de carbone des feuilles par le déficit hydrique pourrait agir comme signal métabolique dans la réponse au stress hydrique. Il a également été montré que la quantité d'amidon a diminué dans les feuilles des plants de caroubier stressés. La diminution de la quantité d'amidon dans les feuilles a été montrée chez les arbres d'Eucalyptus soumis à un stress hydrique (Favreau, 2012). Dans ces conditions, la diminution de la photosynthèse induirait une dégradation de l'amidon et le transport des sucres vers les jeunes tissus.

Par ailleurs, le stress hydrique appliqué a augmenté de manière significative la teneur en proline libre dans les feuilles des plants de caroubier stressés. De nombreuses études ont montré que la teneur en proline augmente en conditions de sécheresse chez quelques espèces végétales, tels que l'olivier (Boughaleb et Mhamdi, 2011), le peuplier (Yin et al. 2005) et le riz (Mostajeran et Rahimi-Eichi, 2009). Selon Szabados et Savouré (2010), l'accumulation de la proline en conditions de stress est due à l'induction du gène codant pour l'enzyme impliquée dans la biosynthèse de la proline (Pyroline 5-Carboxylate Synthétase ou P5CS) et à l'inhibition du gène proline déshydrogénase. En effet, l'expression du gène P5CS précède l'augmentation de la concentration de la proline dans les tissus des plantes et serait reliée directement à l'application de la contrainte hydrique.

5. Conclusion

Les résultats de cette étude ont révélé des différences significatives entre les plants de caroubier témoins et stressés en termes de réponses morpho-physiologiques et biochimiques. Ainsi, le mécanisme adaptatif des plants s'est manifesté par l'augmentation de la longueur de la racine principale, la diminution de la masse fraîche de la partie aérienne, la diminution du nombre de folioles et de la surface foliaire, l'augmentation du rapport longueur de la racine principale sur la hauteur du plant, la diminution de la teneur relative en eau, la teneur en chlorophylle totale et en caroténoïdes, la teneur en sucres solubles et en amidon, et l'augmentation significative de la teneur en proline libre.

Il serait donc nécessaire de compléter cette recherche par une étude sur la caractérisation de différentes provenances de caroubier issues de différentes régions de l'Algérie, afin de mieux comprendre le comportement éco-physiologique des plants de caroubier en réponse au déficit hydrique, notamment pour les caractères qui sont liés à la performance des plants, tels que le nombre de feuilles, le diamètre du collet et la biomasse aérienne et racinaire qui serviront plus tard à la sélection des provenances les plus tolérantes à la déshydratation pour les introduire dans les programmes de reboisement.

Références

- Abdelkader, G., Adda, A., & Sahnoun, M. (2019). Physiological and biochemical responses of three ecotypes of carob (*Ceratonia siliqua* L.) against drought stress in Algeria. *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(2), 1929-1945.
- Albouchi, A., Bejaoui, Z., & Hedi el Aouni, M. (2003). Influence d'un stress hydrique modéré ou sévère sur la croissance de jeunes plants de *Casuarina glauca* Sieb. *Sécheresse*, 14(3), 137-142.
- Altinkut, A., Kazan, K., Ipekci, Z., & Gozukirmizi, N. (2001). Tolerance to paraquat is correlated with the traits associated with water stress tolerance in segregating F2 populations of barley and wheat. *Euphytica*, 121, 81-86.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., & Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, 47(301), 1093-110.
- Ashraf, M., & Harris, P. . (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 166, 3-16.
- Attia, F., Ibrahim, H., Cadet, A., & Garcia, M. (2003). Evaluation of leave, must and wine cation contents and of must and wine acidity of five red wine grape cultivars (*Vitis vinifera* L.) grafted onto 774³ Couderc and grown hydroponically. *Acta Horticultura*, 652, 255-263.
- Barrs, H. (1968). Determination of water deficit in plant tissues. *Water Deficit and Plant Growth* (Academy Press). New York: Koslowski, T.
- Battle, I., & Tous, J. (1997). Carob tree (*Ceratonia siliqua* L.). Rome, Italy,: International Plant Genetic Resources Institute.
- Belhassen, E., This, D., & Monneveux, P. (1995). génétique face aux contraintes de sécheresse. *Synthèse. Cahier Agriculture*, 4, 251-261.
- Ben Yahmed, J. (2013). Etude des propriétés de tolérance au déficit hydrique et au stress salin de génotypes appartenant au genre *Poncirus* et au groupe des mandariniers. (Thèse de Doctorat). Centre international d'études supérieures en sciences agronomiques, Montpellier.
- Boughaleb, F., & Mhamdi, M. (2011). Possible involvement of proline and the antioxidant defense system in the drought of three olive cultivars grown under increasing water deficit regimes. *Agricultural Journal*, 6 (6), 378-391.
- Bousba, R., Ykhlef, N., & 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(5), 609-616.
- Chaves, M., & Oliveira, M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental. Botany*, 55, 2365-2384.
- Clarck, J., & Mac Caig, T. . (1982). Excised leaf water relation capability as an indicator of drought resistance of Triticum genotypes. *Canadian Journal of Plant Science*, 62, 571-578.
- Essahibi, A., Benhiba, L., & Babram, M. (2018). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the functional mechanisms associated with drought tolerance in carob (*Ceratonia siliqua* L.). *Trees*, 32, 87-97.
- FAO., Plan Bleu, F. (2013). Etat des forêts méditerranéennes 2013. Rome, Italie: Rome [Italie] : FAO, 2013.
- Favreau, B. (2012). Impact du stress hydrique sur l'anatomie et la teneur en polyphénols des feuilles de 2 génotypes d'Eucalyptus au champ (Thèse de Magister). Université Montpellier 2, France.
- Grandi, M., Kebbas, S., & Rihane, Y. (2021). *Gleditsia triacanthos* L. between water stress and ecological status. What place for this species in the rehabilitation in

- degraded area of Algeria. Laboratoire De Recherche En Biotechnologie Des Productions végétales (LRBPV), 10(3), 2141-2152.
- Granier, C., & Tardieu, F. (1999). Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development. *Plant Physiology*, 119, 609-619.
- Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidai, A., Muller, O., & Onoda, Y. (2006). Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany*, 57, 291-302.
- Lawlor, D., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environment*, 25(2), 275-294.
- Lichtenthaler, H. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350-382.
- Manaut, N., Sanguin, H., Ouahmane, L., Bressan, M., & Thioulouse, J. (2015). Potentialities of ecological engineering strategy based on native arbuscular mycorrhizal community for improving afforestation programs with carob trees in degraded environments. *Ecological Engineering*, 79, 113-119.
- Mc Cready, R., Guggolz, J., Silveira, V., & Owens, H. (1950). Determination of Starch and Amylase in Vegetables. *Analytical Chemistry*, 22, 1156-1158. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1021/ac60045a016>
- Meftah, Y. (2015). Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones. (Thèse de Magister). Ecole nationale supérieure agronomique El Harrach- Alger, El Harrach- Alger.
- Mostajeran, A., & Rahimi-Eichi, V. (2009). Effects of drought stress on growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars and accumulation of proline and soluble sugars in sheath and blades of their different ages leaves. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 5, 264-272.
- Nouri, L. (2002). Ajustement osmotique et maintien de l'activité photosynthétique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) en conditions de déficit hydrique. (Thèse de Magister). Univ Mentouri, Constantine.
- Ouzounidou, G., Vekiari, S., Asfi, M., Gork, M., Sakcali, M., & Ozturk, M. (2012). Photosynthetic characteristics of carob tree (*Ceratonia siliqua* L.) and chemical composition of its fruit on diurnal and seasonal basis. *Pakistan. Journal of Botany*, 44, 1689-1695.
- Rai, V. (2002). Role of amino acids in plant responses to stresses. *Biologia Plantarum*, 45, 481-487.
- Rasio, A. (1987). Several mechanisms of water stress adaptation in durum wheat. *Genetica Agraria*, 42, -90.
- Rejeb, M. (1995). Le caroubier en Tunisie: Situations et perspectives d'amélioration :Quel Avenir pour l'amélioration. Paris: John Libbey Eurotext.
- Roibu, C., Sfeclă, V., & Mursa, A. (2020). The climatic response of tree ring width components of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and common oak (*Quercus robur* L.) from Eastern Europe. *Forests*, 11, -600.
- Sairam, R., Chandrasekhar, V., & Srivastava, G. (2001). Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their response to water stress. *Biologia Plantarum*, 44, 89-94.
- Sakcali, M., & Ozturk, M. (2004). Eco-physiological behavior of some Mediterranean plants as suitable candidates for reclamation of degraded areas. *Journal of Arid Environments*, 57(2), 141-153.
- Slama, A., Ben Salem, M., & Zid, E. (2005). Les céréales en Tunisie: production, effet de la sécheresse et mécanismes de résistance. *Science Et Changements planétaires/Sécheresse*, 16(3), 225-229.
- Szabados, L., & Savouré, A. (2010). Proline: a multifunctional aminoacid. *Trends Plant Science*, 15, 89-97.
- Van Den Driessche, R. (1991). Influence of container nursery regimes on drought resistance of seedling following planting. I. Survival and growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 555-565.
- Van Hees, A. (1997). Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Annales Des Sciences Forestières*, 54, 9-18.
- Yin, C., Peng, Y., Zang, R., Zhu, Y., & Li, C. (2005). Adaptive responses of *Populus kandingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 123, 445-451.