



Université Mohammed V  
Faculté des Sciences  
Rabat

المملكة المغربية  
Royaume du Maroc



وزارة الفلاحة والصيد البحري والتنمية القروية والمياه والغابات  
Ministère de l'Agriculture, de la Pêche Maritime, du Développement Rural et des Eaux et Forêts

Département des Eaux et Forêts  
Centre de Recherche Forestier

N° d'ordre :

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

**MATER : BIOTECHNOLOGIE VEGETALE POUR L'AMELIORATION  
DES PLANTES**

**MEMOIRE DE PROJET DE FIN D'ETUDE**

**Thème**

***Etude du comportement physiologique et biochimique de  
quatre provenances contrastées d'arganier  
(Bouizakarne, Agadir, Essaouira et Berkane) vis-à-vis  
du stress hydrique***

**Présenté Par : MOUAFIK Mohamed**

**Soutenu le 30 Décembre 2020**

**Devant le jury composé de :**

|                                   |                                               |               |
|-----------------------------------|-----------------------------------------------|---------------|
| <b>Mr. EL ABOUDI Ahmed</b>        | Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat | Encadrant     |
| <b>Mr. TRIQUI Zine El Abidine</b> | Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat | Président     |
| <b>Mr. CHAKHCHAR Abdelghani</b>   | Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat | Examineur     |
| <b>Mme. AOUIDAD Jalila</b>        | Centre de Recherche forestière, Rabat         | Co-Encadrante |

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

**"قَالُوا سُبْحَانَكَ لَا عِلْمَ لَنَا إِلَّا مَا  
عَلَّمْتَنَا إِنَّكَ أَنْتَ الْعَلِيمُ الْحَكِيمُ"**

صدق الله العظيم ( البقرة -32)

## Avant-propos

Ce présent travail est réalisé par **Mr. MOUAFIK Mohamed** dans le cadre de la réalisation du mémoire de fin d'études pour l'obtention du diplôme de master recherche de la Faculté des Sciences de Rabat. Il s'intitule : **"Etude du comportement physiologique et biochimique de quatre provenances contrastées d'arganier (Bouizakarne, Agadir, Essaouira et Berkane) vis-à-vis du stress hydrique"**.

Cette étude a été effectuée sous l'encadrement de **Mr. EL ABOUDI Ahmed**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V et également sous le co-encadrement de **Mme. AOUJDAD Jalila** et **Mr. OUAJDI Mohamed**, chercheurs au Centre de Recherche Forestière de Rabat.

Le travail expérimental a été réalisé au sein du Centre de Recherche Forestière de Rabat. Le test de germination et les paramètres morphologiques ont été réalisés à la pépinière expérimentale, et les paramètres physiologiques et biochimiques ont été réalisés au laboratoire d'écophysiologie des plantes forestières du CRF.

# *Remerciements*

Avant tout, Louanges et Gloire à **ALLAH** le tout puissant, de m'avoir guidé toutes les années d'étude et m'avoir donné la volonté, la patience et le courage pour réaliser ce travail.

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à mon Encadrant **Mr. EL ABOUDI Ahmed**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir accepté de diriger ce travail et pour tout le temps qu'il m'a consacré malgré ces nombreuses occupations. Je tiens à lui témoigner ma profonde gratitude pour ses précieux conseils et orientations, sa disponibilité, sa gentillesse, sa modestie et surtout ses encouragements continus.

Mes remerciements vont également à **Mme. AOJJDAD Jalila**, pour les orientations judicieuses, sa patience, son amabilité, sa confiance et ses encouragements et aussi pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de Co-encadrer ce travail.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à **Mr. OUAJDI Mohamed**, pour m'avoir encadré tout au long de ma formation. Je le remercie pour tous ses efforts, sa patience, sa disponibilité, sa sympathie et sa confiance durant le déroulement de ce travail.

Je n'oublierai pas d'exprimer ma gratitude et mes sincères remerciements à tous les professeurs responsables de la formation **Biotechnologie végétale pour l'amélioration des végétaux (MABIOVA)** qui m'ont dispensé cette formation.

Mes vifs remerciements vont également aux membres du jury qui me feront l'honneur d'évaluer mon travail :

J'adresse ma gratitude à **Mr. TRIQUI Zine El Abidine**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, d'avoir accepté de me faire l'honneur de présider le jury de ce mémoire.

Je remercie également **Mr. CHAKHCHAR Abdelghani**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, qui a accepté avec beaucoup de gentillesse d'examiner ce travail, ses critiques et suggestions me seront très utiles.

Je tiens également à remercier **Mme. EL ANTRY Salwa**, Chef du Service de Sylviculture, Centre de Recherche Forestière de Rabat, pour la confiance qu'elle m'a témoignée en m'accueillant au sein du Laboratoire d'Ecophysiologie des Arbres Forestiers, son aide précieuse, sa gentillesse, sa sympathie et pour tous ces encouragements. Je remercie également **Mr. ETTALEB Ismail** qui m'a aidé et soutenu tout le long de ma formation.

Ainsi, j'adresse mes remerciements les plus sincères à toute ma famille qui m'a toujours soutenu et encouragé, dans mes études et dans ma vie, ainsi qu'à tous mes collègues et mes amis. En fin, je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

# *Dédicace*

*J'ai l'honneur de dédier ce modeste travail qui a été réalisé  
grâce à l'aide de Allah tout puissant*

*À mes très chers parents pour qui m'ont soutenu et  
encouragé durant ce travail et qui m'ont offert les bonnes  
conditions pour poursuivre mes études, que Dieu les garde  
et les protège.*

*À Mes frères et ma sœur*

*À Toute la famille*

*À mes collègues et mes amis*

*À toute personne chère à mon cœur*

*À tous ceux qui ont contribué de près et de loin pour ce  
que ce travail soit possible.*

*Mohamed*

# Résumé

Le stress hydrique est considéré comme le principal facteur environnemental limitant la croissance, le développement et la production dans le monde entier. Il est le responsable d'une large gamme de réactions morpho-physiologiques et biochimiques chez les plantes supérieures. Le présent travail a pour but d'étudier le comportement écophysologique de l'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] face au stress hydrique, via une étude comparative des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques mesurés sur des plants issus de quatre provenances contrastées d'arganier.

Pour atteindre ces objectifs, des plants d'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] issus de quatre provenances différentes (Essaouira, Agadir, Bouizakarne et Berkane), âgés de 6 mois, ont été soumis à deux traitements hydriques, avec un lot T0 : arrosage régulier 3 fois par semaine ; et un lot T1 : arrêt total de l'arrosage, pendant 25 jours dans des conditions semi-contrôlées.

L'effet de l'intensité et de la durée de la contrainte hydrique a entraîné une réduction de l'ensemble des traits étudiés. Pour l'étude morphologique, l'application du stress hydrique sévère (T1), induit chez les plants une diminution de la croissance en hauteur des tiges, une réduction du diamètre au collet, une diminution des biomasses fraîches et sèches (aérienne et racinaire), avec le développement de la biomasse racinaire afin d'assurer un approvisionnement adéquat pour les plants. Par ailleurs, l'effet du stress hydrique a également provoqué une diminution du trait physiologique et biochimique des plants d'arganier étudiés. Les résultats obtenus pour l'étude physiologique ont montré une réduction de la teneur en eau de la partie aérienne et racinaire et de la teneur en eau du substrat de culture. Le potentiel hydrique foliaire minimal ( $\Psi_m$ ) des plants stressés (T1) a progressivement diminué pour atteindre des valeurs plus négatives, à la fin de l'expérience, de -1,2 MPa pour Essaouira, -2.98 MPa pour Agadir, -1.6 MPa pour Bouizakarne et -2.4 MPa pour Berkane, par rapport au témoin (T0) qui est respectivement de l'ordre de -0.85 MPa, -0.83 MPa, -0.92 MPa et -0.5 MPa. En outre, le stress hydrique a entraîné une augmentation de la concentration des osmorégulateurs (proline et sucres solubles totaux), et de protéines solubles totales dans les deux parties (aérienne et racinaire) et une diminution de la teneur en chlorophylle chez toutes les provenances étudiées. Ces paramètres biochimiques varient entre les deux traitements chez les quatre provenances en fonction de l'intensité et de la durée du stress hydrique.

**Mots clés :** *Argania spinosa* (L.) Skeels, Stress hydrique, Provenances, Tolérance, Potentiel hydrique foliaire.

# Abstract

Water stress is considered to be the main environmental factor limiting growth, development and production worldwide and responsible for a wide range of morpho-physiological and biochemical reactions in higher plants. The aim of this work is to study the ecophysiological behavior of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] in the face of water stress, via a comparative study of the morphological, physiological and biochemical parameters measured on plants from four contrasting origins argan tree.

To achieve these objectives, argan plants [*Argania spinosa* (L.) Skeels] from four different ecotypes (Essaouira, Agadir, Bouizakarne and Berkane), aged on average 6 months, were subjected to two water treatments, with a T0 batch: regular watering 3 times a week; batch T1: total cessation of watering, for 25 days of water stress application and in semi-controlled conditions.

The effect of the intensity and duration of the water stress resulted in a reduction of all traits studied. For the morphological study, the application of a severe water stress (T1), induces in the plants a decrease in the growth in height of the stems, a reduction in the diameter at the neck, a decrease in fresh and dry biomass (aerial and root), with the development of root biomass to ensure an adequate supply for plants. In addition, the effect of water stress also caused a decrease in the physiological and biochemical trait of the argan plants studied. The results obtained for the physiological study show a reduction in the water content of the aerial and root part and in the water content of the growing medium. The minimum leaf water potential ( $\Psi_m$ ) of the most stressed plants (T1) gradually decreased to reach more negative values, at the end of the test, of -1.2 MPa for Essaouira, -2.98 MPa for Agadir, -1.6 MPa for Bouizakarne and -2.4 MPa for Berkane, compared to the control (T0) which is respectively of the order of -0.85 MPa, -0.83 MPa, -0.92 MPa and -0.5 MPa. In addition, water stress led to an increase in the concentration of osmoregulators (proline and total soluble sugars), total soluble proteins in both parts (aerial and root) and also a decrease in the chlorophyll content in all the ecotypes studied. These biochemical parameters differ between the two treatments in the four origins depending on the intensity and duration of the water stress.

**Key words:** *Argania spinosa* (L.) Skeels, Water stress, Origins, Tolerance, Leaf water potential.

## ملخص

يعتبر الإجهاد المائي هو العامل البيئي الرئيسي الذي يحد من النمو والتطور والإنتاج في جميع أنحاء العالم وهو مسؤول عن مجموعة كبيرة من التفاعلات المورفولوجية الفيزيولوجية والكيميائية الحيوية عند النباتات العليا. الهدف من هذا العمل هو دراسة السلوك الفيزيولوجي البيئي لشجرة الأركان [Argania spinosa (L.) Skeels] في مواجهة الإجهاد المائي ، من خلال دراسة مقارنة للمعايير المورفولوجية والفيزيولوجية والكيميائية الحيوية التي تم قياسها على النباتات أربعة أنواع إيكولوجية متباينة من شجر الأركان.

لتحقيق هذه الأهداف ، خضعت نباتات الأركان [Argania spinosa (L.) Skeels] من أربعة أنواع بيئية مختلفة (الصويرة ، أكادير ، وبويزاكرن ، وبركان) ، وعمرها متوسط 6 أشهر ، لمعالجتين مائيتين ، مع دفعة T0 سقي منتظم 3 مرات في الأسبوع ؛ الدفعة T1 التوقف التام عن الري ، لمدة 25 يومًا من تطبيق الإجهاد المائي وفي ظروف شبه خاضعة للرقابة.

أدى تأثير شدة ومدة الإجهاد المائي إلى تقليل جميع الصفات المدروسة. على مستوى الدراسة المورفولوجية ، يؤدي تطبيق الإجهاد المائي الشديد (T1) في النباتات إلى انخفاض نمو ارتفاع السيقان ، وتقليل القطر عند العنق ، وانخفاض الكتلة الحيوية الطازجة والجافة (العلوية و الجذرية) ، مع تطور الكتلة الحيوية للجذور من أجل ضمان إمداد كافٍ للنباتات. بالإضافة إلى ذلك ، تسبب تأثير الإجهاد المائي أيضًا في انخفاض في الصفات الفيزيولوجية والكيميائية الحيوية لنباتات الأركان التي تمت دراستها. أظهرت النتائج التي تم الحصول عليها من الدراسة الفيزيولوجية انخفاضًا في المحتوى المائي للجزء العلوي والجذري وفي المحتوى المائي للتربة. انخفض الحد الأدنى من قدرة الورقة المائية ( $\Psi_m$ ) للنباتات الأكثر إجهادًا (T1) تدريجيًا لتصل إلى قيم سالبة أكثر ، في نهاية الاختبار ، بلغت -1.2 ميجا باسكال للصويرة ؛ -2.98 ميجا باسكال لأكادير ؛ -1.6 ميجا باسكال لبويزاكرن ؛ -2.4 ميجا باسكال لبركان مقارنة بالسيطرة (T0) مقارنة بعنصر التحكم (T0) وهو على التوالي بترتيب -0.85 ميجا باسكال ، -0.83 ميجا باسكال ، -0.92 ميجا باسكال و -0.5 ميجا باسكال. بالإضافة إلى ذلك ، أدى الإجهاد المائي إلى زيادة تركيز منظمات الأسموزية (البرولين والسكريات الذائبة الكلية) والبروتينات الذائبة الكلية في الجزأين (العلوي والجذر) وأيضًا انخفاض في محتوى اليخضور في جميع الأصول البيئية المدروسة. تختلف هذه المعلومات البيوكيميائية بين العلاجين عند الأنواع الأربعة اعتمادًا على شدة ومدة الإجهاد المائي.

الكلمات المفتاحية : Argania spinosa (L.) Skeels ، الأصول ، الإجهاد المائي ، التحمل ، جهد الأوراق المائية.

# Liste des abréviations

|                       |                                      |                        |                                       |
|-----------------------|--------------------------------------|------------------------|---------------------------------------|
| <b>%</b>              | : Pourcent                           | <b>mg</b>              | : Milligramme                         |
| <b>°C</b>             | : Degré Celsius                      | <b>min</b>             | : Minutes                             |
| <b>µg</b>             | : Microgramme                        | <b>ml</b>              | : Millilitre                          |
| <b>µl</b>             | : Microlitre                         | <b>mm</b>              | : Millimètre                          |
| <b>µmole</b>          | : Micromole                          | <b>MPa</b>             | : Mégapascal                          |
| <b>ABA</b>            | : Acide Abscissique                  | <b>nm</b>              | : Nanomètre                           |
| <b>ACP</b>            | : Analyse en composantes principales | <b>PF</b>              | : Poids frais                         |
| <b>al.</b>            | : Et autres                          | <b>pH</b>              | : Potentiel d'Hydrogène               |
| <b>Chl a</b>          | : Chlorophylle a                     | <b>PS</b>              | : Poids sec                           |
| <b>Chl b</b>          | : Chlorophylle b                     | <b>RS</b>              | : Rayonnement solaire                 |
| <b>cm</b>             | : Centimètre                         | <b>SVP</b>             | : Pression de vapeur saturante        |
| <b>cm<sup>3</sup></b> | : Centimètre cube                    | <b>T</b>               | : Température                         |
| <b>CO<sub>2</sub></b> | : Dioxides de carbone                | <b>T0</b>              | : Traitement témoin                   |
| <b>CP</b>             | : Composante principale              | <b>T1</b>              | : Traitement stressé                  |
| <b>Fig</b>            | : Figure                             | <b>TE</b>              | : Teneur en eau                       |
| <b>g</b>              | : Gramme                             | <b>Tg%</b>             | : Taux de germination                 |
| <b>h</b>              | : Heure                              | <b>VPD</b>             | : Déficit de pression de vapeur       |
| <b>H</b>              | : Humidité                           | <b>w/m<sup>2</sup></b> | : Watt par mètre carré                |
| <b>ha</b>             | : Hectare                            | <b>Ψ<sub>b</sub></b>   | : Potentiel hydrique foliaire de base |
| <b>kPa</b>            | : Kilopascal                         | <b>Ψ<sub>L</sub></b>   | : Potentiel hydrique foliaire         |
| <b>l</b>              | : Litre                              | <b>Ψ<sub>m</sub></b>   | : Potentiel hydrique foliaire de midi |

# Liste des figures

|                                                                                                                                                                             |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figure 1 :</b> Caractères botaniques de L'Arganier ( <i>Argania spinosa</i> L.).                                                                                         | 5  |
| <b>Figure 2 :</b> Aire de répartition de l'arganier ( <i>Argania spinosa</i> L.) au Maroc (Msanda et al., 2005).                                                            | 7  |
| <b>Figure 3 :</b> Situation de l'arganier dans le climagramme pluviothermique d'Emberger (Aka Koutoua, 2006 ; Msanda et al., 2007 ; Kechairi, 2009).                        | 8  |
| <b>Figure 4 :</b> Schémas des activités masculines et féminines de production des ressources de l'arganier (Simenel R et al., 2014).                                        | 11 |
| <b>Figure 5 :</b> Stratégies de réponses des plantes à la sécheresse (Nouri, 2002).                                                                                         | 18 |
| <b>Figure 6 :</b> Bases physiologiques, biochimiques et moléculaires de la tolérance au stress hydrique (Shao et al., 2008).                                                | 19 |
| <b>Figure 7 :</b> Fermeture des stomates (Chantal, 2009).                                                                                                                   | 21 |
| <b>Figure 8 :</b> Localisation géographique de quatre provenances échantillonnées (Google Earth)...                                                                         | 27 |
| <b>Figure 9 :</b> Cinétique de germination des graines d'arganier de quatre provenances sous l'effet des différents prétraitements en fonction du temps (jours).            | 39 |
| <b>Figure 10 :</b> Effet du type de conteneurs utilisés sur l'évolution de la longueur des plants d'Arganier spinosa chez les quatre provenances.                           | 41 |
| <b>Figure 11 :</b> Effet du type de conteneurs utilisés sur l'évolution du diamètre au collet des plants d'Arganier spinosa chez les quatre provenances.                    | 42 |
| <b>Figure 12 :</b> Effet du type de conteneurs sur le développement foliaire des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances.                              | 44 |
| <b>Figure 13 :</b> Effet du type de conteneurs sur le développement d'épines (a) et des ramifications (b) des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances. | 46 |
| <b>Figure 14 :</b> Variation du poids, longueur et diamètre moyen de 25 graines d'arganier chez les quatre provenances.                                                     | 47 |
| <b>Figure 15 :</b> Effet du stress hydrique sur l'évolution de la hauteur moyenne des plants d'arganier de quatre provenances.                                              | 50 |
| <b>Figure 16 :</b> Effet du stress hydrique sur l'évolution du diamètre au collet des plants d'arganier de quatre provenances.                                              | 52 |
| <b>Figure 17 :</b> Variation du poids frais de la partie aérienne sous différents traitements des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances.             | 54 |

|                                                                                                                                                                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figure 18 :</b> Variation du poids frais de la partie racinaire sous différents traitements des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances. ....                                                   | 55 |
| <b>Figure 19 :</b> Variation du poids sec de la partie aérienne sous différents traitements des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances. ....                                                      | 57 |
| <b>Figure 20 :</b> Variation du poids sec de la partie racinaire sous différents traitements des plants d' <i>Argania spinosa</i> chez les quatre provenances .....                                                     | 58 |
| <b>Figure 21 :</b> Variation de rapport de biomasse sèche de la partie racinaire / partie aérienne dans les deux traitements en fonction du temps (jours) chez les quatre provenances. ....                             | 60 |
| <b>Figure 22 :</b> Variation de la teneur en eau du sol en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances. ....                                                                                       | 61 |
| <b>Figure 23 :</b> Variation de la teneur en eau de la partie aérienne en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances. ....                                                                        | 63 |
| <b>Figure 24 :</b> Variation de la teneur en eau de la partie racinaire en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances. ....                                                                       | 64 |
| <b>Figure 25 :</b> Evolution du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ) chez les quatre écotypes d' <i>A. spinosa</i> en fonction du temps (jours). ( $\swarrow$ : Jour brumeux) ..... | 66 |
| <b>Figure 26 :</b> Variation des paramètres climatiques en fonction du temps (jours). ( $\swarrow$ : Jour brumeux) .....                                                                                                | 67 |
| <b>Figure 27 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur moyenne en chlorophylle (a), (b) et (a+b) ( $\mu\text{mole/mg MF}$ ) des feuilles de l'arganier en fonction du temps (jours).....                             | 73 |
| <b>Figure 28 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en proline de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours). ....                                                                      | 75 |
| <b>Figure 29 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en proline de la partie racinaire de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours). ....                                                                     | 76 |
| <b>Figure 30 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en protéines solubles totales de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours). ....                                                   | 78 |
| <b>Figure 31 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en protéines solubles totales des racines de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).....                                                              | 79 |
| <b>Figure 32 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en sucres solubles totaux de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).....                                                        | 81 |

|                                                                                                                                                          |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figure 33 :</b> Effet du stress hydrique sur la teneur en sucres solubles totaux des racines de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours). ..... | 82 |
| <b>Figure 34 :</b> Analyse en composante principales (ACP) des paramètres physiologiques et biochimiques selon les provenances étudiées. ....            | 84 |

## Liste des photos

|                                                                                                                 |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Photo 1 :</b> Plants de quatre provenances de l' <i>Argania spinosa</i> . .....                              | 25 |
| <b>Photo 2 :</b> Graines de quatre provenances de l' <i>Argania spinosa</i> . .....                             | 26 |
| <b>Photo 3 :</b> Graines d'arganier disposées dans les deux types de substrats pour la prégermination.<br>..... | 28 |
| <b>Photo 4 :</b> Semis de graines prégermées en position verticale. ....                                        | 29 |
| <b>Photo 5 :</b> Semis de graines prégermées dans des portoirs de 35 alvéoles.....                              | 29 |
| <b>Photo 6 :</b> Plants d'arganier en pots (à gauche) avec des plants en portoirs (à droite). ....              | 30 |
| <b>Photo 7 :</b> Mesure du diamètre au collet et la hauteur des plants d' <i>A. spinosa</i> . ....              | 32 |
| <b>Photo 8 :</b> Chambre à pression de type <i>Scholander</i> .....                                             | 34 |

## Liste des Tableaux

|                                                                                                                                                      |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Tableau 1 :</b> Mesures du coefficient de corrélation morphométrique avec des paramètres morphologiques.....                                      | 48 |
| <b>Tableau 2 :</b> Ecart entre le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ) chez les quatre écotypes d'arganier. .... | 67 |
| <b>Tableau 3 :</b> Mesures du coefficient de corrélation de potentiel hydrique foliaire avec des paramètres climatiques.....                         | 70 |

# Sommaire

|                                                                                    |    |
|------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Introduction générale</b> .....                                                 | 1  |
| <b>Chapitre I : Synthèse bibliographique</b> .....                                 | 3  |
| Synthèse bibliographique.....                                                      | 3  |
| 1 Généralités sur l'arganier [ <i>Argania spinosa</i> (L.) Skeels] .....           | 3  |
| 1.1 Caractéristiques botaniques et taxonomiques .....                              | 3  |
| 1.1.1 Caractéristiques botaniques et phénologiques .....                           | 3  |
| Figure 1 : Caractères botaniques de L'Arganier ( <i>Argania spinosa</i> L.). ..... | 5  |
| 1.1.2 Taxonomie .....                                                              | 5  |
| 1.2 Répartition géographique de l'arganier.....                                    | 6  |
| 1.3 Caractéristiques écologiques .....                                             | 7  |
| 1.4 Germination, croissance et multiplication de l'arganier .....                  | 9  |
| 1.5 Intérêt d'arganier.....                                                        | 10 |
| 1.5.1 Intérêt socio-économique de l'arganier .....                                 | 10 |
| 1.5.2 Intérêt écologique de l'arganier .....                                       | 11 |
| 2 Interaction plante – eau.....                                                    | 12 |
| 2.1 Stress abiotique .....                                                         | 12 |
| 2.2 Eau et son rôle dans la plante .....                                           | 13 |
| 2.3 Stress hydrique .....                                                          | 14 |
| 2.4 Effet du stress hydrique sur la plante .....                                   | 15 |
| 2.5 Stratégies de réponses à la sécheresse.....                                    | 17 |
| 2.6 Mécanisme d'adaptation à la sécheresse .....                                   | 19 |
| 2.6.1 Mécanismes morphologiques.....                                               | 19 |
| 2.6.1.1 Réduction de la surface foliaire.....                                      | 19 |
| 2.6.1.2 Développement racinaire accru.....                                         | 20 |
| 2.6.2 Mécanismes physiologiques .....                                              | 21 |
| 2.6.2.1 La régulation stomatique.....                                              | 21 |
| 2.6.3 Mécanismes biochimiques.....                                                 | 21 |
| 2.6.3.1 Teneur en chlorophylle.....                                                | 21 |
| 2.6.3.2 Accumulation de la proline .....                                           | 22 |
| 2.6.3.3 Accumulation des protéines solubles totales.....                           | 23 |
| 2.6.3.4 Accumulation des sucres solubles totaux.....                               | 24 |

|                                                                                |    |
|--------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Chapitre II : Matériel et méthodes</b> .....                                | 25 |
| 1 Matériel végétal .....                                                       | 25 |
| 2 Site d'étude.....                                                            | 26 |
| 3 Echantillonnage du matériel végétal.....                                     | 26 |
| 4 Conditions de prétraitements des graines et test de germination.....         | 27 |
| 5 Conditions de transplantation .....                                          | 30 |
| 6 Application du stress .....                                                  | 31 |
| 7 Paramètres mesurés .....                                                     | 31 |
| 7.1 Paramètres morphologiques .....                                            | 31 |
| 7.1.1 Paramètres dendrométriques et biométriques .....                         | 31 |
| 7.1.2 Biomasse végétale.....                                                   | 32 |
| 7.2 Paramètres physiologiques .....                                            | 32 |
| 7.2.1 Teneur en eau du sol .....                                               | 32 |
| 7.2.2 Teneur en eau des plants .....                                           | 33 |
| 7.2.3 Mesure de Potentiel hydrique foliaire.....                               | 33 |
| 7.2.4 Extraction et dosage de la chlorophylle.....                             | 34 |
| 7.2.5 Extraction et dosage de la proline.....                                  | 35 |
| 7.2.6 Extraction et dosage des protéines totales .....                         | 35 |
| 7.2.7 Extraction et dosage des sucres solubles totaux .....                    | 36 |
| 8 Paramètres climatiques .....                                                 | 36 |
| 9 Analyses Statistiques .....                                                  | 37 |
| <b>Chapitre III : Résultats et discussion</b> .....                            | 38 |
| 1 Cinétique de la germination de 4 provenances .....                           | 38 |
| 2 Paramètres morphologiques .....                                              | 40 |
| 2.1 Effet du conteneur sur les paramètres de croissance.....                   | 40 |
| 2.1.1 Croissance en hauteur .....                                              | 40 |
| 2.1.2 Croissance en diamètre .....                                             | 41 |
| 2.1.3 Développement des feuilles, d'épines et des ramifications par tige ..... | 43 |
| 2.2 Morphométrie des graines.....                                              | 46 |
| 2.3 Hauteur des plants .....                                                   | 49 |
| 2.4 Diamètre des plants .....                                                  | 51 |
| 2.5 Poids frais des plants .....                                               | 52 |

|     |                                                                                  |            |
|-----|----------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 2.6 | Poids sec des plants .....                                                       | 56         |
| 2.7 | Biomasse sèche de la PR/PA.....                                                  | 59         |
| 3   | Paramètres physiologiques .....                                                  | 60         |
| 3.1 | Teneur en eau du sol.....                                                        | 60         |
| 3.2 | Teneur en eau de la partie aérienne et racinaire .....                           | 62         |
| 3.3 | Potentiel hydrique foliaire et paramètres météorologiques.....                   | 65         |
| 3.4 | Corrélation de potentiel hydrique foliaire avec des paramètres climatiques ..... | 69         |
| 4   | Paramètres biochimiques .....                                                    | 71         |
| 4.1 | Teneur en chlorophylles .....                                                    | 71         |
| 4.2 | Teneur en proline .....                                                          | 74         |
| 4.3 | Teneur en protéines solubles totales.....                                        | 77         |
| 4.4 | Teneur en sucres solubles totaux.....                                            | 80         |
| 5   | Analyse en composantes principales .....                                         | 84         |
|     | <b>Conclusion et perspectives .....</b>                                          | <b>85</b>  |
|     | <b>Références bibliographiques .....</b>                                         | <b>87</b>  |
|     | <b>Annexe.....</b>                                                               | <b>108</b> |

# ***Introduction générale***

## **Introduction générale**

L'arganier [*Argania spinosa* L., Skeels] est une espèce endémique du Sud-Ouest marocain (M'Hirit, 1989) et le seul arbre représentant de la famille tropicale des Sapotaceae. C'est l'essence la plus importante du Sud-Ouest marocain avec une superficie couverte estimée à 828.300 ha (Msanda et al., 2005) où elle occupe la troisième place des essences forestières. C'est un arbre thermophile et xérophile, avec des exigences en humidité atmosphérique élevées. Il résiste à des périodes de sécheresse prolongée et aux effets desséchants du vent chaud et sec venant du Sahara en perdant ses feuilles (Nouaim et Chaussod, 1993). L'arganier joue un rôle écologique et socio-économique très important, il aide à lutter contre la désertification et l'érosion hydrique et éolienne grâce à ses racines profondes (Benzyane et Khatouri, 1991). Chaque partie ou production de l'arbre (bois, feuilles, fruits et huile) est utilisable et représente une source de revenus et de nourriture pour les populations autochtones.

Cependant, la pérennité de cet écosystème est menacée par une dégradation progressive et alarmante, sous l'action anthropozoïque incontrôlée (surexploitation domestique, défrichement et surpâturage) (El Aboudi, 1990), et du faible taux de régénération naturelle de l'arganier en raison de l'utilisation des graines pour la production d'huile (M'Hirit, 1989 ; Ouallal et al., 2013). Il est donc devenu urgent, non seulement de préserver les arbres d'arganier restants, mais également de réhabiliter les zones dégradées (Nouaim et al., 2002). Raison pour laquelle les forestiers ont eu recours à la régénération assistée par plantation de plants forestiers produits en pépinière afin de reconstituer cet écosystème (Defaa et al., 2015).

D'autre part, cette essence est fortement menacée par l'effet des changements climatiques globaux tels que la sécheresse chronique successive qui réduit considérablement sa propagation naturelle entraînant ainsi la disparition des arbres les plus exposés ou fragiles. Le déficit hydrique est un état déterminant la distribution, la croissance et le développement des espèces forestières, en particulier dans les zones arides et semi-arides (Berka et Aïd, 2009). Il peut se définir comme le rapport entre la quantité d'eau nécessaire à la croissance des plantes et la quantité d'eau disponible dans son environnement (Laberche, 2004). Les espèces d'arbres ne peuvent pas échapper à la sécheresse comme les plantes annuelles ; elles ont donc développé plusieurs mécanismes de tolérance à cette contrainte (Pita et al., 2005). Les espèces des zones arides peuvent survivre au déficit hydrique et à l'extrême irrégularité des précipitations, grâce à un ensemble de mécanismes morphologiques,

anatomiques, physiologiques, biochimique et moléculaire reflétant différents types d'adaptations (esquive, évitement et tolérance) (Turner, 1986), la multitude de réponses vis-à-vis de cette contrainte varie généralement en fonction de la sévérité, la durée, le génotype de la plante, le stade de développement et les facteurs environnementaux (Chaves et al., 2003 ; Uzilday et al., 2012).

Afin de mieux comprendre les stratégies des plantes impliquées lors du stress hydrique, notre étude a pour objectif d'étudier les réponses morphologiques, physiologiques et biochimiques de quatre provenances différentes d'arganier vis-à-vis au stress hydrique, en vue de déterminer les écotypes les plus tolérants à l'aridité et capable de réhabiliter les sites d'arganiers dégradés.

Ce mémoire est organisé en trois parties : La première partie de notre travail aborde une revue bibliographique sur des généralités sur l'arganier, le stress hydrique et les mécanismes d'adaptation au déficit hydrique. La seconde partie, décrit les différentes approches méthodologiques adoptées dans notre expérimentation. La troisième partie, présente la base des résultats obtenus ainsi que leur discussion.

# ***Chapitre I***

## ***Synthèse bibliographique***

# 1 Généralités sur l'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels]

## 1.1 Caractéristiques botaniques et taxonomiques

### 1.1.1 Caractéristiques botaniques et phénologiques

L'arganier, [*Argania spinosa* (L.) Skeels], appartient à l'ordre des Ebénales, famille des Sapotacées. C'est le représentant de la famille tropicale et subtropicale des Sapotaceae au Maroc. L'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] est un arbre endémique du Sud-Ouest du Maroc. C'est un arbre fruitier-forestier, avec ou sans épines se présentant en forme dressée, ressemble quelque peu à un olivier, il atteint 8 à 10 mètres de haut et plus selon les conditions écologiques du milieu. La cime de l'arganier est très grande et étalée, dense et à contours arrondis en générale ; Son tronc est très vigoureux, tortueux, noueux et court (figure 1) ; il est constitué assez souvent par plusieurs tiges entrelacées provenant de la soudure de rejets très voisins ou de tiges issues d'un même noyau (Boudy, 1952). L'écorce et des grosses branches sont rugueuses craquelées en « peau de serpent ». Les ramifications sont très denses, les extrémités des rameaux sont souvent épineuses (Nouaim et al., 1991). Les feuilles sont petites, alternes, coriaces, entières, lancéolées ou spatulées et souvent réunies en fascicules, atténuées ou plus ou moins nettement pétiolées, généralement longues de 2 à 3 cm, de couleur vert sombre à la face supérieure, plus claire en dessous, glabres, avec une nervure médiane très nette et des nervures latérales très fines et ramifiées (M'hirit et al., 1998). Les feuilles de l'arganier sont sub-persistantes en période de sécheresse, en cas de sécheresse sévère et prolongée, l'arbre peut perdre complètement ou partiellement son feuillage (El Aboudi, 1990). La fleur de l'arganier est monoïque, hermaphrodite, pentamère (Boudy, 1952). Les fleurs de couleur blanche à jaune verdâtre (figure 1), constituée en glomérules localisés au niveau des entrenœuds et à l'aisselle des feuilles et pouvant être composés de 15 fleurs et plus (Ferradous et al., 1996 ; Bani-Aameur, 2000). Le calice et la corolle respectivement sont constitués de cinq sépales pubescents succédant à deux bractées et de cinq pétales arrondis (Boudy, 1952 ; Emberger L, 1960 ; Gaussen et al., 1982), mais chez certaines variétés, le nombre peut atteindre dix (Allach, 2012). L'androcée est formé de cinq étamines à filets courts et portent une grosse anthère mucronée ou obtus (Gaussen et al., 1982). L'ovaire ovoïde, pubescent et supère est surmonté d'un style court et conique, également ou dépassant les étamines (M'hirit, 1987). La floraison a lieu en mai-juin et conduit à des fruits qui deviennent matures vers septembre. La pollinisation anémophile à 80% et entomophile a 20% (Thiery, 1987) où l'intervention des mouches (Calliphoridae) est très utile

(Nerd et al., 1998). Le fruit de l'arganier (figure 1) est une drupe formée d'un péricarpe charnu ou pulpe, ovale, glabre, qui renferme une graine dont la coque épaisse, dure et lisse, contient une à trois amandes oléagineuses et albuminées de couleur blanche, très riche en huile. Il présente six formes différentes : fusiforme ; ovale apiculée, ovale, goutte, arrondie et globuleuse (Emberger, 1938). Sa taille varie de 1 à 5 cm. La taille et la couleur de la graine varient selon l'état de maturité. A maturité, sa couleur évolue vers le jaune ou le rouge (Bani-Aameur et al., 1999). La production fruitière varie selon l'âge de l'arbre, la densité du peuplement, le milieu et la pluviométrie (Radi, 2003). L'arganier possède un système racinaire de type pivotant pouvant descendre à des grandes profondeurs (figure 1), (Nouaim et al., 1991), ce qui permet ainsi la récupération des eaux à partir de couches profondes, et par conséquent une adaptation de l'arganier à un climat semi-aride et aride (Mokhtari, 2002). Le bois de l'arganier est très compact, sans aubier, jaunâtre et lourd. Sa densité varie de 0,9 à 1 ; il fournit un excellent charbon (M'hirit et al., 1998). La longévité de l'arganier n'est pas connue avec précision en raison de la croissance irrégulière du bois : les cernes, d'ailleurs peu visibles, correspondent à des périodes de végétation et non à des années (Nouaim et al., 1991).



**1- Aspect de l'arbre au Maroc** (Source : Teline.fr) ; **2- L'écorce** (Teline.fr) ; **3- Système racinaire** (Picuki.com) ; **4- Fleurs et inflorescence** (Teline.fr) ; **5- Fruits** (Teline.fr) ; **6- Fruit sec.**

**Figure 1 :** Caractères botaniques de L'Arganier (*Argania spinosa* L.).

### 1.1.2 Taxonomie

L'arganier [*Argania spinosa* (L) Skeels] est une espèce endémique du Maroc et la seule espèce de genre monotype *Argania*, de la famille tropicale et subtropicale des « Sapotacées », cette famille est constituée de 56 genres et de 1270 espèces environ (Pennington, 1991 ; Govaerts et al., 2001). La classification botanique de l'arganier est la suivante (Lewalle, 1991) :

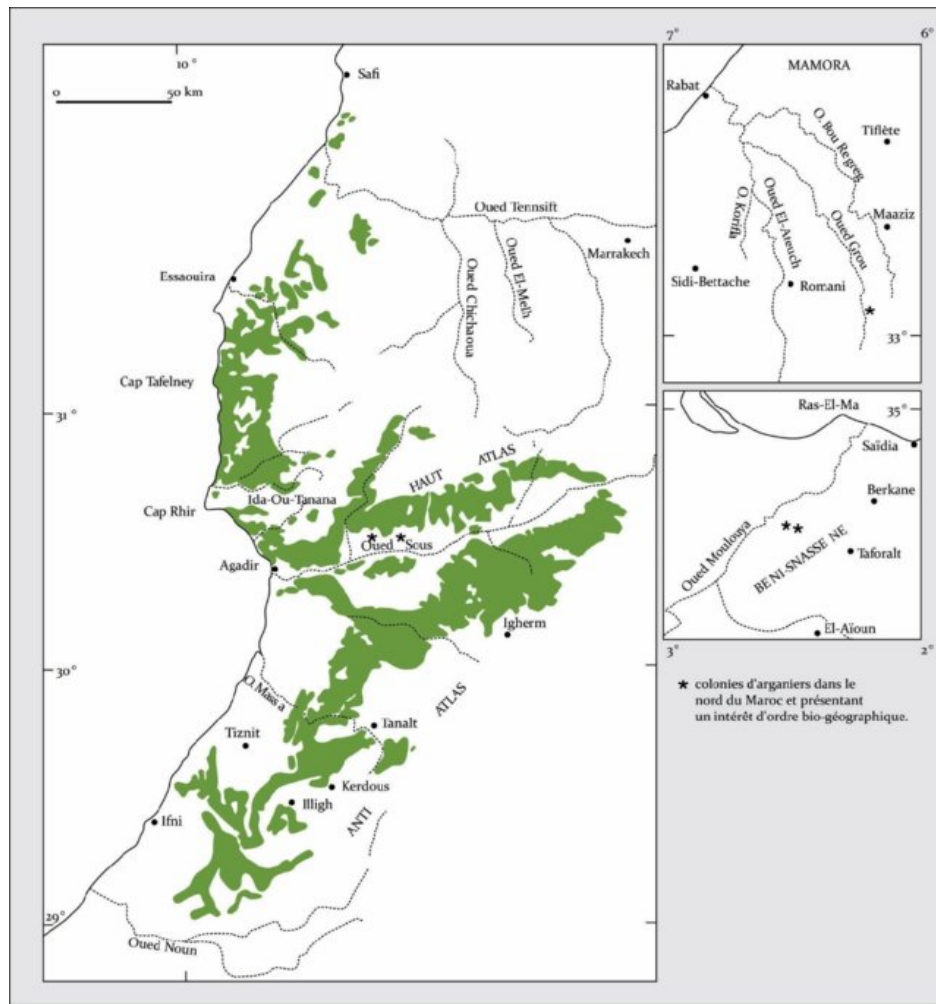
**Règne** : Plantae  
**Embranchement** : Spermaphytes  
**Sous-embranchement** : Angiospermes  
**Classe** : Dicotylédones

|                         |                                                                                   |
|-------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Sous-classe</b>      | : Gamopétales                                                                     |
| <b>Ordre</b>            | : Ebénales                                                                        |
| <b>Famille</b>          | : Sapotacées                                                                      |
| <b>Genre</b>            | : Argania                                                                         |
| <b>Espèce</b>           | : <i>Argania spinosa</i> L. Skeels, 1911.                                         |
| <b>Variétés</b>         | : <i>A. Sideroxylon</i> Rom et Schl.<br><br><i>A. Sideroxylon spinosium</i> L.Sp. |
| <b>Nom vernaculaire</b> | : Argan, Argane, الأركان, Arganier, Bois de Fer, Amandier de Berbère, ⵓⴽⵔⵉⵏ.      |

## 1.2 Répartition géographique de l'arganier

L'arganier (*Argania spinosa*) est originaire de l'Afrique du Nord (Boudy, 1952). On le trouve principalement au Maroc et en Algérie. C'est une essence connue depuis des siècles par les populations berbères du Sud-Ouest marocain (Benziane, 1995). L'arganier est un arbre endémique du Maroc, il est localisé principalement dans les zones arides et semi-arides du Sud-Ouest marocain (El Aboudi, 1990), où il s'étend sur une superficie de 828 300 ha (Msanda et al., 2005) et compte environ 21 millions d'arbres où il occupe la troisième place à l'échelle nationale après le chêne vert et le thuya (Radi, 2003). L'aire de la répartition géographique de l'arganier se situe entre 29 et 32° de latitude Nord et des colonies isolées au Nord-Est du Maroc (35° N, 3° W) (figure 2). Il se localise actuellement dans le sud-ouest du Maroc, le long du littoral océanique, depuis l'embouchure de l'oued Tensift au nord, jusqu'à l'embouchure de l'oued Drâa au sud. L'aire central de l'arganier s'étend principalement depuis le Nord-Est d'Essaouira jusqu'à la vallée de Souss (Mhirit et al., 1998). L'arganier couvre actuellement une aire nettement plus vaste qui se développe dans la plaine du Souss (Taliouine - Aoulouz - Taroudannt - Agadir), sur le versant sud et ouest du Haut-Atlas occidental, Haha et Ida-ou-Tanane jusqu'à Essaouira et nord-est et sur les versants septentrionaux et méridionaux de l'Anti-Atlas occidental jusqu'à des altitudes de 1300 - 1500 m (Msanda, 2005 ; Tarrier et Benziane, 2003). Au-delà de cette localisation géographique, deux petites zones d'argane sont spéciales : la haute vallée Grou au sud-est de Rabat (Rocher,

1926), et dans le piémont nord-ouest des Béné-Snassen, près d'Oujda (Emberger, 1925 ; Mhirit, 1987).

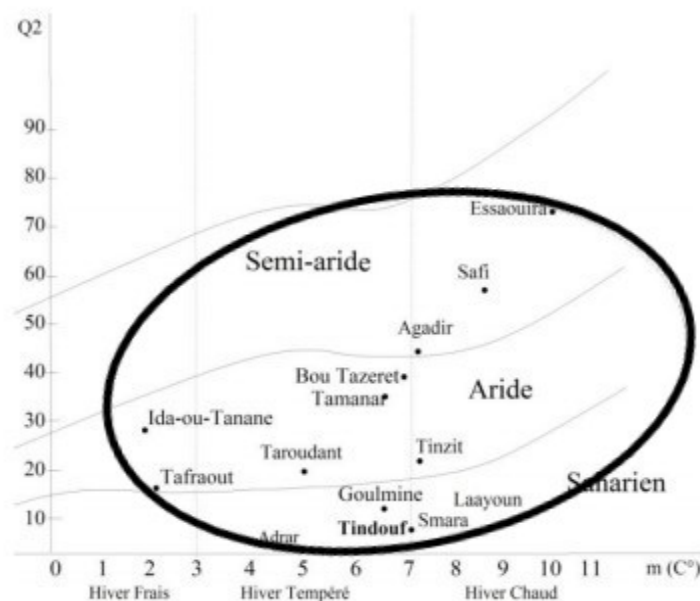


**Figure 2 :** Aire de répartition de l'arganier (*Argania spinosa* L.) au Maroc (Msanda et al., 2005).

### 1.3 Caractéristiques écologiques

L'arganier est une essence thermophile, xérophile qui peut vivre dans des conditions très strictes de températures et d'humidité, il exige un climat doux en générale. La plus grande partie de l'arganeraie relève de l'étage inframéditerranéen (El Aboudi, 1990). L'arganier pousse de façon naturelle et en abondance dans les zones arides chaudes et tempérées (le long du littoral et dans les plaines), à semi-arides chaudes et tempérées (flancs du Haut Atlas et de l'Anti-Atlas) (El Aboudi, 1990), voire saharien plus au sud du Maroc (figure 3). Il est particulièrement résistant aux conditions sèches et arides du Sud-Ouest marocain et peut supporter des températures allant de

30° à 50°C, la température moyenne du mois le plus froid de l'environnement de l'arganier entre 3 et 7°C (El Aboudi, 1990). Cependant, il a toléré des températures minimales extrêmes de courtes durées qui ont atteint -2,6°C en 1955. En outre, il se contente d'une pluviométrie très faible, avec une valeur pluviométrique minimale de 120 mm par an pour son développement. C'est l'essence forestière la moins exigeante en pluviométrie (Boudy, 1952). L'arganier a la capacité de puiser l'eau à une grande profondeur grâce à son système racinaire pivotant. Il résiste à la sécheresse en adoptant des stratégies bien accommodées : longues racines pivotantes, une fermeture graduelle des stomates (Fahmi et al., 2011), réserve d'eau dans le bois, résistance à l'évaporation en perdant une grande partie de son feuillage (Mhirit et al., 1998 ; Riedacker, 1993). L'arganier s'accommode à tous les sols, y compris les sols salés, il tolère une large gamme de pH allant de 4,6 à 7,5 (Nouaim et al., 1991). L'arganier pousse aussi bien sur des schistes, des quartzites, que sur des roches calcaires ou sur des alluvions (Nouaim, 2005). Cependant, il semble exclure les sols à sable mobile (Nouaim et Chaussod, 1993), qui provoquent un décapage des racines qui affectent considérablement le bon fonctionnement du système racinaire d'argane (Boudy, 1950 et Rieuf, 1962 ; Nouaim et Chaussod, 1993). Cet arbre peut être retrouvé sur des sols pauvres et peu profonds en raison de ses racines profondes. L'arganier joue un rôle essentiel dans les équilibres écologiques tels que la protection efficace du sol contre les fortes pluies et l'érosion hydrique et éolienne, et maintient la fertilité du sol (Charrouf et Guillaume, 1998).



**Figure 3 :** Situation de l'arganier dans le climagramme pluviothermique d'Emberger (Aka Koutoua, 2006 ; Msanda et al., 2007 ; Kechairi, 2009).

## 1.4 Germination, croissance et multiplication de l'arganier

Le développement économique et social actuel, dû aux pertes importantes dans les peuplements d'arganiers, est menacé par plusieurs menaces telles que l'agriculture intensive dans les zones de plaine le surpâturage et la surexploitation dans les zones montagneuses. Il s'agit donc de préserver les arganiers restants, et de réhabiliter également les zones dégradées. Plusieurs tentatives de multiplication ont été faites afin d'accélérer la production de masse d'arganiers de haute qualité, de bons rendements en huile, tolérants aux stress, de grande valeur fourragère, profitant de la grande variabilité (Bellefontaine et al., 2010).

La régénération de l'arganier par semis est une méthode naturelle, classique de reproduction sexuée, en présence de conditions écologiques propices pour la germination, caractérisée par une grande variabilité dans la descendance due au mode de reproduction essentiellement allogame (Kenny et Zborowski, 2007), ce qui ne permet pas la conservation des caractères de l'arbre mère (Msanda, 1993). Dans la nature, la régénération spontanée reste très rare, voire même absente, en forêt naturelle en raison des conditions difficiles du milieu (M'hirit, 1989), et plutôt en raison de facteurs anthropiques, principalement, le surpâturage qui est à l'origine du défrichement des sous-bois épineux, et le ramassage systématique de noix utilisées pour l'extraction de l'huile d'argane (Bezzala, 2005), sont des facteurs qui empêchent la régénération naturelle de l'arganier.

La régénération par rejet de souche, elle peut avoir lieu à la suite d'incendies ou de coupures et former une couronne de rejets (Khay, 1989). Cette régénération par rejet joue un rôle important pour la reconstitution de la forêt et la constitution des futaies sur souches. D'après Nouaim et al (1991), l'arganier se régénère bien par rejets de souches jusqu'à un âge très avancé d'environ 150 à 200 ans. Les rejets d'arganier sont capables à fructifier dès l'âge de 3 à 5 ans, mais le rendement optimal n'est atteint qu'à l'âge de 60 ans (Rahmani, 1985).

Selon Nouaim et Chaussod (1991), l'arganier peut se multiplier par bouturage et par greffage, qui sont largement utilisés au Maroc et avec des résultats satisfaisants. Le marcottage a également été utilisé dans la multiplication végétative des arganiers. Le greffage de l'arganier donne des résultats meilleurs, par rapport au bouturage et au marcottage, car il rassemble les performances des greffons et porte-greffe tels que les longues racines qui sont capables d'attirer l'eau en profondeur. Cependant, les travaux effectués sur les boutures et le marcottage ont montré des difficultés d'enracinement innées dans l'arganier (Mokhtari, 2002), et variation de la vitesse de croissance du

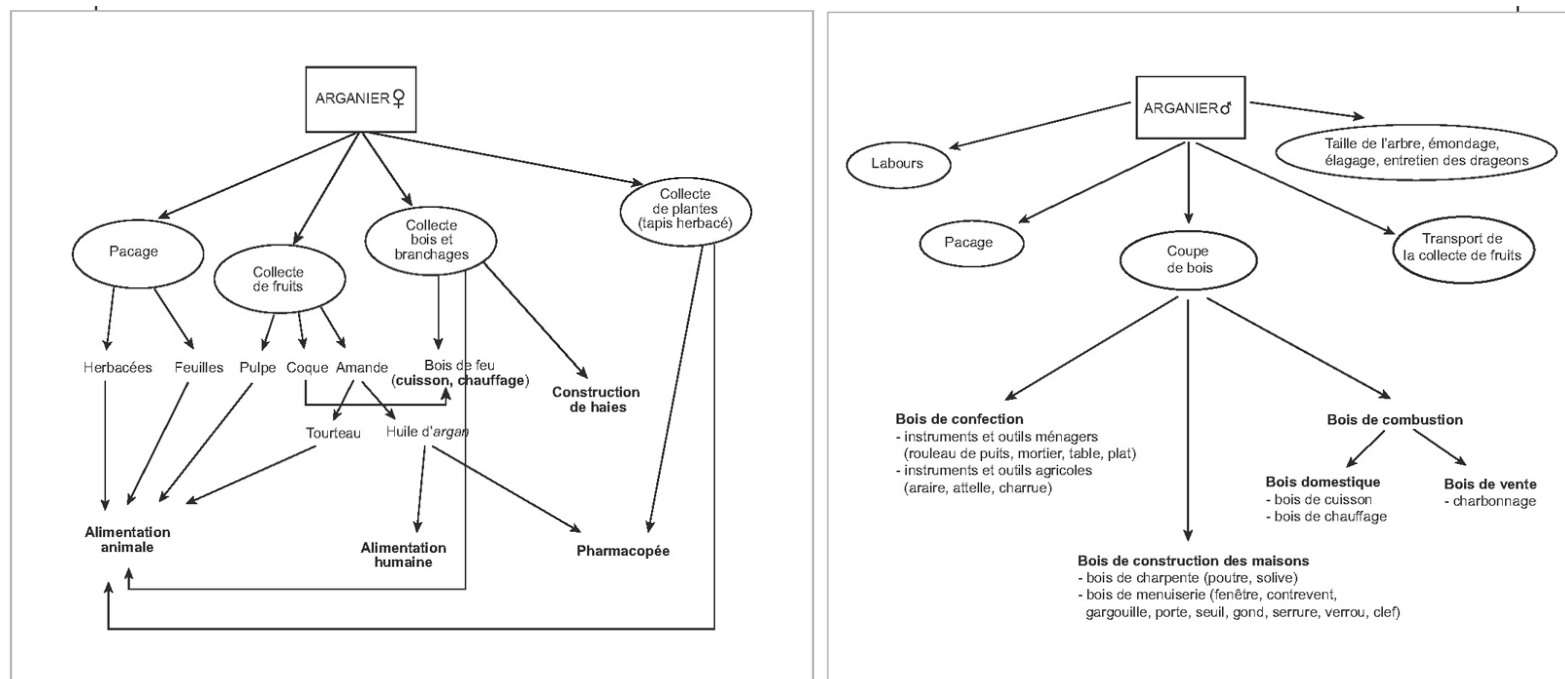
système racinaire, faibles taux d'enracinement et reste une multiplication longue et difficile. La multiplication de l'arganier par micro-propagation in vitro constitue une meilleure alternative pour une production accélérée et en masse d'arbres sélectionnés afin d'assurer la régénération rapide et la restauration de l'écosystème arganier. La micropropagation in vitro est basée sur le développement des microboutures dans des milieux de culture qui favorisent l'initiation, la multiplication et l'enracinement des explants récupérés à partir d'arbres mères sélectionnés. Ainsi cette technique a permis d'obtenir un grand nombre de plants génétiquement contrôlés (Benmahioul et al., 2006).

## **1.5 Intérêt d'arganier**

### **1.5.1 Intérêt socio-économique de l'arganier**

L'arganier est un arbre précieux qui peut avoir des usages multiples. Chaque partie ou production de l'arbre (bois, feuilles, fruits, huile) est utilisable et constitue une source de nourriture ou de revenus pour l'usager (Charrouf et Guillaume, 1998). L'arganier fournit un bois lourd, dur et résistant. Il est massivement utilisé en tant que combustible, sous forme de charbon pour le chauffage, aussi dans les constructions rurales et menuiserie, la construction des instruments traditionnels agricoles ou dans d'autres objets de ménage (Benziane et Yousfi, 1989). Toutes les parties de l'arbre sont utilisées par le bétail ; feuilles, pulpes de fruits et de tourteau. Les feuilles de l'arganier constituent un pâturage important par les caprins et les camelins, tandis que le tourteau est riche en glucides et protéines (Charrouf, 1995), ainsi que la pulpe des fruits sont utilisés pour l'engraissement du bétail (El Otmani, 1988 ; Benchekroun, 1990 ; M'Hirit et al., 1998) (figure 4). L'huile extraite de l'amande d'arganier s'appelle (huile d'Argane). C'est une huile comestible, avec goût agréable, et d'excellente valeur alimentaire et diététique, très intéressantes, parce qu'il est composé d'environ 80% d'acides gras insaturés dont une bonne proportion d'acide linoléique et oléique (Radi, 2003). L'huile d'argane est utilisée aussi dans des préparations cosmétiques (Chaussod et al., 2005), comme huile hydratante pour le visage, les mains et les pieds. En médecine traditionnelle marocaine, l'arganier est présenté dans les remèdes traditionnels des populations de sud du Maroc (Rammal et al., 2009), associés à d'autres plantes médicinales, pour soigner de nombreuses maladies comme les infections pulmonaires, des brûlures, de rhumatisme.

Outre les fonctions et utilisations mentionnées, il existe un autre rôle essentiel, l'arganeraie assure la subsistance des ruraux en contribuant ainsi à la limitation du phénomène de l'exode rural.



**Figure 4 :** Schémas des activités masculines et féminines de production des ressources de l'arganier (Simenel R et al., 2014).

### 1.5.2 Intérêt écologique de l'arganier

L'arganier joue un rôle irremplaçable dans l'équilibre écologique. En effet, il assure la protection du sol contre l'érosion éolienne et hydriques grâce à son système racinaire très puissant qui s'alimente à grande profondeur pour capturer l'eau, ce qui conduit à stabiliser le sol, de réduire l'érosion et de limiter l'avancée du désert (Emberger, 1960). En outre, il s'oppose à l'érosion pluviale, en particulier dans les zones montagneuses. Il est un excellent fixateur des sols des montagnes par ses racines puissantes, ainsi l'infiltration des eaux de pluies qui alimentent les nappes phréatiques. De plus, il restitue l'eau à la surface par le jeu de l'évaporation intense suivie par une condensation nocturne, une partie de cette eau à la couche superficielle du sol, où elle peut être utilisée par la végétation (M'hirit, 1987 ; M'hirit et al., 1998). De plus, grâce à son effet ombrage et améliorateur du sol, l'arganier favorise le développement de nombreux organismes vivants (flore, faune et microflore), ce qui augmente considérablement la biodiversité des zones naturelles et les activités microbiennes telles que la minéralisation d'azote et la disponibilité du phosphore (Nouaïm et al., 1991 ; Nouaïm et Chaussod, 1992). D'un autre côté, de nombreux organismes vivants (faune, flore et microflore) sont directement liés à la présence de l'arganier, les

chercheurs ont identifié environ 100 espèces végétales sous l'arganier (Nouaïm et al., 1991). Il est important de signaler également que l'arganier est considéré dans les régions de l'extrême sud comme la dernière ceinture verte face à la désertification. La destruction de cet arbre entraînerait incontestablement la disparition de nombreuses espèces, ainsi une désertification de ces régions et leur transformation en steppe désertique et exposerait des millions de ruraux à l'exode rural (Benzyane, 1995).

## **2 Interaction plante – eau**

### **2.1 Stress abiotique**

Dans l'environnement, les plantes rencontrent fréquemment des conditions qui génèrent des stress abiotiques qui provoquent des variations de leur environnement. Parmi les conditions environnementales qui peuvent provoquer un stress abiotique, on distingue : la sécheresse, la salinité, la chaleur, le froid, les métaux lourds et l'excès de lumière etc. Elles peuvent imposer aux plantes des impacts importants sur la physiologie, le développement et la survie des plantes. Ces conditions jouent également un rôle majeur dans la répartition des espèces végétales dans différents types d'environnements. En effet, les stress abiotiques peuvent entraîner des changements morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires. La sécheresse et la salinité sont les stress les plus étudiés et les plus fréquents et sont les deux principaux facteurs limitant le développement des plantes en imposant un stress osmotique qui perturbe la structure cellulaire et les fonctions physiologiques (Allakhverdiev et al., 2000 ; Larcher, 2003). La sécheresse, par exemple, est déjà l'un des principaux facteurs limitant la productivité et la qualité des récoltes à l'échelle mondiale, notamment dans les régions méditerranéennes (FAO, 1988). Actuellement, la majorité des scientifiques du monde entier travaillent sur la question du changement climatique à différentes échelles temporelles et spatiales. Selon le rapport du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC, 2007), le changement climatique devrait aggraver les sécheresses actuelles. Les variations des précipitations et de la température entraînent un changement de la disponibilité de l'eau et du ruissellement. Les zones touchées par la sécheresse se développeront, ce qui devrait affecter négativement de nombreux secteurs, tels que l'agriculture et l'approvisionnement en eau. Et pour éviter ces stress abiotiques, les plantes développent des stratégies d'adaptation et de tolérance aux changements environnementaux en ajustant et contrôlant leurs systèmes métaboliques et morphologiques.

## 2.2 Eau et son rôle dans la plante

L'eau est le solvant universel et la molécule la plus abondante dans tous les tissus vivants, se trouve naturellement à l'état liquide, mais aussi sous forme de vapeur d'eau dans les chambres sous stomatiques des feuilles (Laberche, 2004). L'eau est l'élément vital pour le développement de la croissance des plantes. Elle permet le transport des substances nutritives, d'éléments issus du métabolisme et des déchets, etc. (Calu, 2004). La richesse en eau des plantes est variable selon les espèces, les organes et les milieux de vie. Une feuille est souvent composée de 80 à 90% d'eau et le bois fraîchement coupé peut contenir 30 à 50% d'eau (Leclerc, 1999). L'eau est absorbée par les racines et s'évapore sous l'action du rayonnement solaire à travers les stomates qui se situent essentiellement au niveau de la face inférieure des feuilles ou des deux côtés dans le cas des aiguilles. Les mouvements d'eau dans la plante sont donc globalement axiaux du sol à l'atmosphère. On distingue le transport à longue distance de l'eau, qui a lieu de la racine à la feuille, dans les tissus du xylème et du phloème (faisceaux conducteurs), et le transport à courte distance de l'eau, qui a lieu dans le cortex de la racine, nécessitent souvent un transport à travers les membranes. Il s'agit d'un transport transmembranaire de l'eau qui se fait par diffusion à travers la bicouche lipidique et par transport à travers les canaux protéiques : les aquaporines (Johansson et al., 2000 ; Zhao et al., 2008). L'eau exerce une pression sur les parois cellulaires qui permet la turgescence cellulaire qui est essentielle au port dressé des plantes herbacées et à l'expansion cellulaire dans les tissus en croissance. La turgescence est également à la base des mouvements des organes (feuilles, fleurs) et des cellules (stomates). A l'échelle de l'organisme, l'eau permet de véhiculer les substances nutritives, les déchets du catabolisme et des phytohormones (Martre, 1999), et maintenir de la structure et de l'organisation de la cellule. Elle est le milieu dans lequel se déroulent la quasi-totalité des réactions biochimiques, elle joue le rôle de solvant, substrat et de catalyseur. De plus, l'eau est transpirée sous forme de vapeur d'eau par les stomates qui sont l'un des principaux acteurs de la régulation de l'état hydrique de la plante (Li et al. 2000 ; Schroeder et al. 2001 ; Laporte et al. 2002 ; Luan 2002). Les stomates ont donc un rôle majeur dans la réponse au stress hydrique (Buckley 2005). Néanmoins, un excès d'eau peut provoquer l'asphyxie du système racinaire et empêcher son fonctionnement et conduire à la pourriture des racines. De même, le déficit hydrique provoque la chlorose et la nécrose du limbe, du flétrissement des feuilles, etc. La détermination des besoins en eau des cultures dépend du niveau de transpiration ou

évapotranspiration, ce qui inclut les pertes d'eau tant au niveau des feuilles qu'au niveau du sol (Laberche, 2004).

### **2.3 Stress hydrique**

Le concept de stress hydrique ou de sécheresse fait le plus souvent référence à de nombreuses définitions :

Levitt, (1980) attribue le stress à tout facteur environnemental défavorable pour une plante. Le stress hydrique peut être défini comme le rapport entre la quantité d'eau nécessaire à la croissance de la plante et la quantité d'eau disponible dans son environnement, sachant que la réserve d'eau utile pour la plante est la quantité d'eau du sol accessible pour son système racinaire (Laberche, 2004).

Passioura, (2004) définit le déficit hydrique comme les circonstances dans lesquelles les plantes montrent une réduction de la croissance et de la production suite à un approvisionnement en eau insuffisant appelé stress hydrique.

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

En agriculture, Le stress hydrique peut être défini comme le rapport entre la quantité d'eau nécessaire à la croissance de la plante et la quantité d'eau disponible dans son environnement, (Mouellef, 2010), ainsi qu'une contrainte permanente sur la production agricole qui est à l'origine des pertes de production agricole dans de nombreuses régions. En effet, il y a stress hydrique lorsque la demande en eau dépasse la quantité disponible pendant une certaine période ou lorsque sa mauvaise qualité limite son utilisation (Madhava Rao et al., 2006).

Le stress hydrique est toute restriction hydrique qui se traduit par une baisse du potentiel de la plante suite à une perturbation de son activité physiologique provoquée par un déficit de consommation d'eau (Mouhouche et Boulassel, 1997). Selon Wang et al. (2003), les stress environnementaux, en particulier le stress hydrique, limitent sérieusement la croissance et la productivité des plantes. Le stress hydrique a été défini comme une diminution de la disponibilité de l'eau, entraînant une réduction de la reproduction des plantes et / ou de sa croissance par rapport au potentiel du génotype (Bouakaz et Hamadouche ,2015).

En effet, Il y a stress hydrique lorsque la quantité d'eau perdue par transpiration est supérieure à celle que la plante est incapable d'absorber par ses racines (Bousmaha et Boulebene, 1991). Un stress hydrique peut se produire aussi bien sous l'effet d'un excès que d'un manque d'eau. Un exemple d'excès d'eau est l'inondation. Le stress dû aux inondations est généralement une réduction de l'apport d'oxygène aux racines qui limite la respiration, l'absorption des nutriments et d'autres fonctions cruciales des racines.

## **2.4 Effet du stress hydrique sur la plante**

Les plantes nécessitent généralement des conditions environnementales optimales pour une croissance normale, mais elles sont souvent soumises à des facteurs extrêmes de stress hydrique, de température et de salinité, provoquant différents types de stress. (Hopkins, 1999 ; Bouaouina et al., 2000). L'effet du stress dépend de son degré, sa durée, le stade de développement de la plante, le génotype et son interaction avec l'environnement (Yokota et al., 2006). En effet, Les stress provoqués par un déficit en eau constituent une menace permanente pour la survie des plantes (Hopkins, 2003). Selon Doré et al., (2006) tous les processus végétaux sont affectés par un déficit hydrique, que ce soit le métabolisme, l'organogenèse (production d'organes par les méristèmes) et la morphogenèse (phénomène de différenciation et de croissance conduisant à des organes matures).

Le stress hydrique se produit dans la plupart des espèces en ralentissant l'établissement de nouveaux organes aériens, c'est-à-dire les feuilles et les tiges, et en réduisant la croissance des organes préexistants (Gaufichon et al., 2010). En effet, la croissance est l'une des processus physiologiques la plus sensible à la sécheresse. La croissance des racines est moins affectée par rapport aux parties aériennes, végétatives et reproductives (Saab et al., 1990), cela s'explique par le fait que la partie aérienne est plus exposée aux effets de la déshydratation de l'atmosphère. Le déficit hydrique peut également abaisser la pression de turgescence de la plante et donc entraîner une perte d'expansion cellulaire et de croissance cellulaire. Il y a principalement une diminution significative de la taille, de la longueur des entre-nœuds, du nombre de feuilles et même de la surface foliaire (Attia, 2007), ainsi que de la croissance des racines en longueur et en biomasse (Nativ et al., 1999 ; Marron et al., 2002, Kusaka et al., 2005). De plus, le nombre de ramifications et le nombre d'organes élémentaires (phytomères) de la tige sont considérablement réduits (Lecoeur et al., 1995 ; Bélaygue et al., 1996). En effet, la réduction de la surface foliaire peut

provenir d'une diminution de la sénescence accélérée de la feuille et / ou de l'expansion foliaire, et une grande perte d'eau par transpiration peut entraîner la mort cellulaire (Bouchabke et al, 2006), ou permet à la plante de maintenir un taux de transpiration constant (El Aboudi, 1990).

D'autres changements morphologiques tels que l'abscission du fruit, peuvent être observés suite à des manifestations de stress (Gimeno et al., 2009), ainsi qu'une augmentation des fuites d'ions au niveau cellulaire qui provoquent une dégradation de la chlorophylle suite à la sénescence des feuilles à un taux élevé (Chen et al., 1991). Pour McDonald et Archbold (1998), cette augmentation est une conséquence de la réduction de la teneur en eau des feuilles. De plus, l'arganier peut résister à la sécheresse en adoptant une stratégie d'économie d'eau bien adaptée en réservant de l'eau dans le bois en utilisant la longueur de leurs racines pivotantes pour l'absorption, ainsi la perte des feuilles, fleurs et fruits (El Aboudi et al., 1991 ; Ferradous et al., 1996 ; BaniAameur et al., 1998), également une réduction de la croissance de certains rameaux (El Aboudi et al., 1991).

En plus de ces changements morphologiques au niveau de la plante, de nombreux changements physiologiques sont causés par un déficit hydrique comme la régulation stomatique qui influence la photosynthèse et la respiration. La diminution du potentiel hydrique de la plante se traduit principalement par une diminution de la pression de turgescence puis la conductance stomatique (Benkolli et Bouzeghaia, 2016). En effet, la première réponse de presque toutes les plantes au déficit hydrique est la fermeture de leurs stomates pour éviter la perte d'eau par transpiration. La fermeture des stomates peut résulter de l'évaporation directe de l'eau des cellules de garde ou d'une implication métabolique. De plus, l'acide abscissique (ABA) est synthétisé dans des conditions de stress et induit la fermeture des pores des stomates (Sauter et al., 2001). Ainsi, le stress hydrique provoque la fermeture des stomates, ralentissant la photosynthèse en même temps que la transpiration (Issad, 2013). La sécheresse menace la capacité de la plante à maintenir sa photosynthèse (Hamla, 2016).

Le déficit hydrique induit un déficit en azote qui provient principalement des réductions du flux d'azote au niveau des racines et de la réduction des échanges entre les parties aériennes et racinaires dues à la baisse de la transpiration, ainsi une réduction de la croissance des feuilles et des grains (Dugo, 2002 ; INRA, 2006). L'inhibition de l'assimilation du CO<sub>2</sub> et la réduction des électrons de la chaîne photosynthétique peuvent générer un stress oxydatif qui modifie l'homéostasie cellulaire par la production de formes réactives de l'oxygène (ROS : Reactive Oxygen Species) ce qui

engendre des dommages photosynthétiques et oxydatifs (Parent et al., 2008 ; Ahmad et al., 2014 ; Asada, 1999). Les espèces réactives de l'oxygène peuvent causer de nombreux dommages à la molécule d'ADN, provoquant des mutations, des suppressions et d'autres modifications génétiques létales (Roldan-Arjona et Ariza, 2009). L'oxydation de l'ADN peut également entraîner des changements de méthylation de la cytosine, qui peut affecter la régulation de l'expression des gènes (Halliwell, 2006). Tout changement dans la structure chimique de l'ADN peut entraîner un changement de l'information génétique. L'attaque oxydative des protéines cause de nombreuses modifications aux sites spécifiques des acides aminés, la fragmentation des chaînes peptidiques, l'altération de la charge électrique et l'augmentation de la susceptibilité à la protéolyse (Moller et al., 2007 ; Sade et al., 2011). Les protéines synthétisées pourraient alors être non fonctionnelles dans la cellule initialement endommagée, mais aussi chez tous les descendants (Chakhchar, 2015).

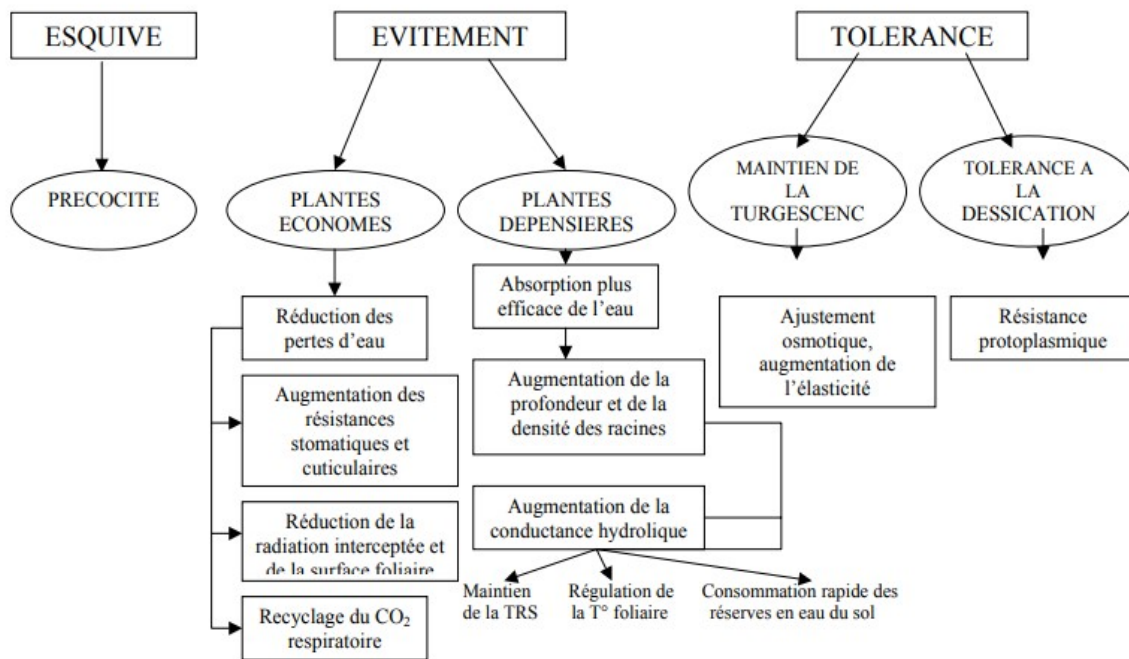
## 2.5 Stratégies de réponses à la sécheresse

Les plantes rencontrent fréquemment des variations de leur environnement. Pour lutter contre le déficit hydrique, les plantes développent plusieurs stratégies adaptatives qui varient selon les espèces et les conditions de l'environnement (Esquive, Evitement et tolérance) (Figure 5). Selon Levitt, (1982) l'adaptation des végétaux au déficit hydrique prend à 3 formes distinctes :

**Esquive :** La première façon d'éviter la sécheresse est d'esquiver (Grieu et al, 2008). Cette stratégie consiste à éviter les plantes de subir du déficit hydrique en réalisant le cycle de développement en période pluvieuse. Le développement rapide avec une floraison précoce permet à la plante d'accomplir leur cycle de développement avant l'installation de la contrainte hydrique.

**Evitement :** Cette stratégie consiste à éviter que la plante soumise à des conditions hydriques défavorables subisse trop de stress hydrique en maintenant par divers mécanismes un état d'eau satisfaisant. Cet état permet à la plante de poursuivre ses activités métaboliques sans être fortement perturbé par l'environnement extérieur qui peut être très stressant. Ce mécanisme se fait selon deux réponses : Il peut être obtenu en limitant la transpiration en fermant les stomates ou par la présence de cire à la surface des feuilles et l'enroulement foliaire (Clarck, 1986), ou par un système racinaire profond et développé permet également d'optimiser l'accès aux ressources en eau du sol sous stress (Hsiao et Acevedo, 1974 ; Passioura, 1988 ; Adda et al., 2005).

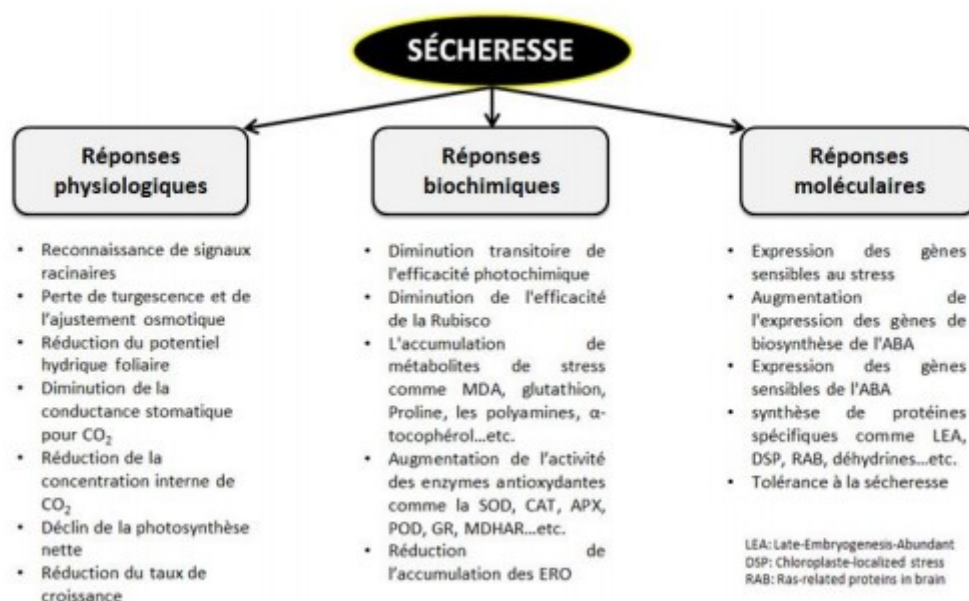
**Tolérance :** Cette stratégie consiste à maintenir les fonctions de la plante, croissance, transpiration et photosynthèse, malgré le déficit hydrique (Jean-pierre et al., 2006). La tolérance à la sécheresse est le résultat de mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires complexes. Plusieurs de ces mécanismes ont été caractérisés chez différents plantes (Kiani, 2007). Cette stratégie permet le maintien de la turgescence cellulaire grâce à une diminution du potentiel osmotique qui permet de compenser la baisse du potentiel hydrique foliaire. C'est le phénomène d'ajustement osmotique (Morgan, 1983 ; Blum, 1989). L'ajustement osmotique, il consiste en la synthèse de 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 provoquent une diminution du potentiel osmotique. Les solutés, sont essentiellement des acides aminés (proline, alanine), des sucres (saccharose, tréhalose, fructanes), des ions inorganiques ( $K^+$ ), des ions quaternaires (bétaines, proline- bétaine), ou encore des acides organiques (malate, glutamate, citrate), des hormones (acide abscécique) (Hopkinsw, 2003). Les solutés organiques ne perturbent généralement pas ou peu le métabolisme des cellules et sont donc qualifiés d'osmoticum compatible (Radhouane, 2011).



**Figure 5 :** Stratégies de réponses des plantes à la sécheresse (Nouri, 2002).

## 2.6 Mécanisme d'adaptation à la sécheresse

Le stress hydrique causé par un déficit hydrique constitue une menace permanente pour la survie des plantes, cependant, beaucoup d'entre elles adoptent des mécanismes d'adaptation qui diffèrent selon les espèces et les conditions environnementales. L'adaptation est définie comme la capacité d'une plante à survivre et s'accroître du point de vue physiologique et agronomique en donnant des rendements satisfaisants dans des zones soumises à des contraintes de périodicités connues (Bensemane, 2004). La résistance globale d'une plante à la sécheresse semble être le résultat de nombreuses modifications phénologiques, anatomiques, morphologiques, physiologiques et biochimiques qui interagissent pour permettre le maintien de la croissance, de la production et du développement des plantes (Araus et al., 1993 ; Hsissou, 1994 ; Passioura, 2004) (Figure 6).



**Figure 6 :** Bases physiologiques, biochimiques et moléculaires de la tolérance au stress hydrique (Shao et al., 2008).

### 2.6.1 Mécanismes morphologiques

#### 2.6.1.1 Réduction de la surface foliaire

La diminution de la surface foliaire sous stress hydrique est considérée comme une réaction de résistance moyenne ou d'adaptation au manque d'eau (Blum, 1996). En effet, le ralentissement de la croissance des tissus, la chute des feuilles et l'accélération de la sénescence des vieilles feuilles sont souvent observés chez les espèces végétales soumises à la sécheresse (Kramer, 1983 ; Irigoyen

et al., 1992). Ces phénomènes ont été observés chez le maïs, le sorgho, les oliviers et chez plusieurs autres espèces dans les régions arides. Riedacker et al., (1990) et El Aboudi, (1990) montrent que pendant les périodes de sécheresse sévère, l'arganier perd complètement son feuillage, cet état peut durer quelques années. Les feuilles réapparaissent peu après le retour des pluies. Un autre type d'adaptation des feuilles développé par la plante face à un manque d'eau est l'enroulement de la feuille, qui peut être considéré comme un indicateur de perte de turgescence ainsi que pour éviter la déshydratation (Amokrane et al., 2002). L'enroulement foliaire, fréquent chez de nombreuses plantes cultivées (blé, sorgho, riz...), il entraîne une diminution de 40 à 60% de la transpiration et le maintien d'un potentiel hydrique adéquat (O'toole et Cruz, 1980). La pilosité des feuilles ou des tiges, la glaucescence, la couleur claire des feuilles et la présence des cires sont des caractères génétiques et qui sont externalisés dans des conditions de stress (Gate, 1995), induisent toutes une augmentation de la réflexion qui conduit à une réduction des pertes en eau (Al Hakimi, 1992).

#### **2.6.1.2 Développement racinaire accru**

Un système racinaire capable d'extraire l'eau du sol est un trait essentiel de la résistance à la sécheresse (Subbarao et al., 1995), qui permet à la plante d'éviter ou, plus précisément, de retarder la déshydratation de ses tissus (Turner et al., 2001). L'augmentation de l'absorption peut être due à la ramification des racines, à l'extension de l'absorption en profondeur et en surface, et à la vitesse de croissance (Laurent et Sané, 2007). El Hassani et Persoons, (1994) ont montré que les plantes à racines superficielles et peu profondes ont plus de déficit hydrique que celles à racines profondes. Un bon développement de l'axe racinaire principal permet au blé d'exploiter l'eau des horizons profonds du sol (Hurd, 1974 ; Monneveux, 1991). Les mêmes résultats sont observés dans les travaux de Tazi et al., (2003) chez les plantes d'arganier cultivés in vitro avec différentes concentrations de PEG. En été, l'arganier exploite les couches les plus profondes (El Aboudi, 1990). De plus, un système racinaire bien développé contribue à l'obtention d'un bon rendement en grains en cas de déficit hydrique (Hurd, 1968 ; Némmar, 1983). Cette extension contribue à l'absorption de l'humidité des couches les plus profondes du sol et fournir à la plante une transpiration et des échanges gazeux peu affectés, donc une photosynthèse et une croissance peu modifiée.

## 2.6.2 Mécanismes physiologiques

### 2.6.2.1 La régulation stomatique

La réduction de la perte en eau par la fermeture stomatique est un moyen qui permet de préserver rapidement l'état hydrique de la plante (figure 7). Une faible conductance stomatique est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse (Jones et Rawson, 1979). La régulation de l'ouverture-fermeture des stomates dépend du potentiel hydrique foliaire et humidité de l'air sur le champ (El Aboudi, 1990 ; Turner, 1997). Cependant, la fermeture stomatique s'accompagne d'une réduction de l'assimilation du CO<sub>2</sub> dans les feuilles et d'une augmentation de la température des feuilles qui peut conduire à une réduction des processus photochimiques de la photosynthèse (El Aboudi, 1990 ; Grieu et al., 2008). En effet, en cas de déficit hydrique, les racines synthétisent l'ABA qui est transporté par la sève vers les feuilles où il déclenche alors la fermeture des stomates et bloque la croissance des organes (Benkhellef, 2016 ; Hamon, 2007). D'autre part, l'obscurité provoque généralement la fermeture des stomates, sauf chez les plantes à métabolisme photosynthétique du type CAM, qui ouvrent leurs stomates la nuit et les ferment pendant la journée. C'est une adaptation de ces plantes aux conditions arides. Par conséquent, le contrôle stomatique équilibre le bilan hydrique de la plante, et rétablit la turgescence et la croissance, des feuilles sensibles au déficit hydrique.

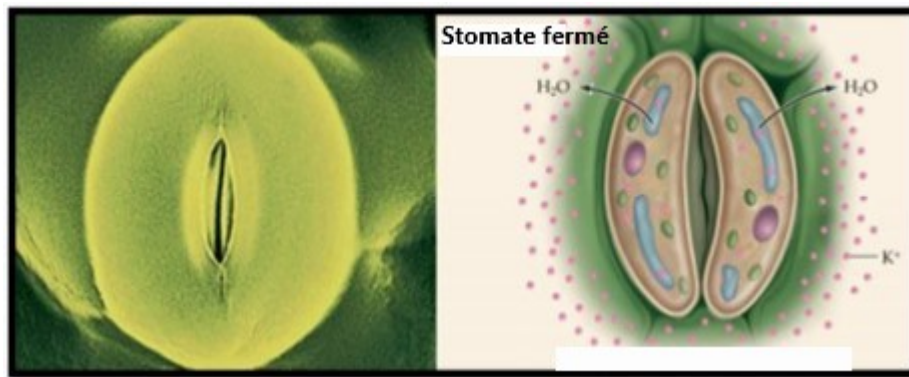


Figure 7 : Fermeture des stomates (Chantal, 2009).

## 2.6.3 Mécanismes biochimiques

### 2.6.3.1 Teneur en chlorophylle

Sous le stress hydrique, une diminution de la teneur en chlorophylle est observée chez le blé dur (Bousba et al., 2009). Pour limiter les pertes d'eau par évaporation et augmenter également la résistance à l'entrée du CO<sub>2</sub> atmosphérique nécessaire à la photosynthèse, l'économie de l'eau se traduit par une dilution de la chlorophylle (Slayter, 1974 in Mouellef, 2010). Le rapport

chlorophylle (a / b) est un bon indicateur du seuil de tolérance au stress hydrique (Guettouche, 1990 ; Mouellef, 2010). Tahri et al., (1997) ont montré une augmentation de la teneur en proline foliaire sous l'effet du stress suivie d'une diminution de la teneur 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 son contenu en pigments chlorophylliens et vice versa (Tahri et al., 1997 in Mouellef, 2010).

### **2.6.3.2 Accumulation de la proline**

L'accumulation de la proline est l'une des manifestations les plus remarquables du stress hydrique et osmotique. La proline est un acide aminé non polaire avec une structure cyclique, soluble dans l'eau, est l'un des solutés compatibles le plus fréquemment accumulé en réponse à diverses contraintes environnementales et joue un rôle important dans la tolérance des plantes (Ben Rejeb et al., 2012). Singh et al., (1973) ont proposé de l'utiliser comme critère de tolérance de l'orge à la sécheresse. Selon Tahri et al., (1997) l'accumulation de proline, induite par le 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 de deux manières distinctes, via le glutamate et l'ornithine (Neffar, 2013). La chaîne de réaction commence par la réduction du glutamate en glutamyl-5-semialdéhyde. Ce composé se cyclise spontanément et forme de l'acide pyrroline-5-carboxylique qui est ensuite réduit en proline. Cette réaction est catalysée par la D1-pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS) (Pirzad et al., 2011) et D1-pyrroline-5-carboxylate réductase (P5CR) (Verbruggen et Hermans, 2008 ; Gill et Tuteja, 2010). La proline peut également provenir de l'ornithine, précurseur de l'acide pyrroline-2-carboxylique, puis transformé en proline (Jean-François et Morot-Gaudry, 1997). La synthèse de la proline peut être incluse dans la régulation du pH cytoplasmique, (Bellinger et Lahrer, 1989). Il participe en tant qu'osmolyte à la rétention d'eau dans le cytoplasme, à la régulation de la pression osmotique interne. Ainsi, il protège les membranes et les systèmes enzymatiques, et aide à stabiliser les protéines membranaires et les protéines libres. Cela suggère qu'il a un rôle osmoprotecteur, car il est le plus accumulé dans les plastides, les mitochondries et le cytosol, mais pas dans les vacuoles. Cela indique que les chloroplastes et les mitochondries importent de la proline, et la vacuole a une activité exportatrice tant que la concentration de proline est faible à son niveau par rapport au cytosol au cours du stress (Jones et al., 1980).

### 2.6.3.3 Accumulation des protéines solubles totales

Pendant le stress, de nombreuses protéines subissent des changements structuraux et fonctionnels. Il est donc très important, pour la survie de la cellule stressée de maintenir ces protéines dans une conformation fonctionnelle, d'éviter l'agrégation de protéines dénaturées et d'éliminer les polypeptides non fonctionnels et potentiellement dangereux. Dasgupta et Bewley, (1984) ont souligné que le stress hydrique réduit la synthèse des protéines dans toutes les régions de la feuille d'orge. En conséquence, la plante active de nombreux gènes permettant d'accumuler des protéines parmi lesquelles HSP (Heat-shock protein), LEA (Late embryogenesis abundant protein) et d'autres protéines qui jouent un rôle protecteur de la cellule.

Les protéines HSP (Heat Shock Proteins) sont une classe de protéines chaperonnes initialement découvertes en raison de leur induction par la chaleur chez la drosophile. Les Hsp sont réparties en six familles selon la taille des protéines produites : sHsp (small HSP), les Hsp40, les Hsp60, les Hsp70, les Hsp90, et les Hsp100 dont la taille varie de 15 à 100 kDa, chaque classe étant composée de plusieurs protéines de poids moléculaires différents. Ce sont des protéines de faible masse moléculaire, souvent situées dans le cytoplasme et le noyau de la cellule. On les trouve également surexprimées lors de l'exposition des plants à la sécheresse, à des agressions chimiques, aux fortes teneurs en sel ou aux stress oxydatifs. Leur rôle crucial est de protéger la cellule contre les effets délétères dus au stress (Hopkins, 2003) et d'empêcher la formation d'agrégats de protéines et de permettre aux protéines de se replier pour adopter une conformation active. Elles sont également impliquées dans la stabilisation des protéines et des membranes, et permettent de récupérer les conformations protéiques actives et l'homéostasie cellulaire en conditions du stress (Wang et al., 2004).

Les protéines LEA sont des protéines hydrophiles qui ont été découvertes à l'origine en raison de leur accumulation tardive (phase de maturation) lors de l'embryogenèse des graines de coton (Dure et Galau, 1981). Elles ont ensuite été trouvées dans les graines de blé et d'autres espèces, ainsi que dans les tissus végétatifs, en particulier en réponse à des stress abiotiques, tels que la sécheresse, la salinité et les basses températures. Ce sont des protéines présentes dans toutes les plantes et largement distribuées dans les mono- et dicotylédones (Campbell et Close, 1997). La transformation des gènes responsables de la synthèse des protéines LEA chez plantes sensibles à la sécheresse permet d'obtenir des plantes plus tolérantes au stress hydrique (Xu et al., 1996). Leur rôle est la

protection et la stabilisation de la membrane cellulaire et des protéines par les structures quaternaires (Close, 1996). Elles sont également capables de fixer les molécules d'eau et pourraient donc jouer un rôle de tampon d'hydratation en ralentissant la perte d'eau.

#### **2.6.3.4 Accumulation des sucres solubles totaux**

Lors d'une sécheresse prolongée, il y a disparition de l'amidon et une accumulation de sucres solubles totaux dans les feuilles. Cette accumulation varie en fonction du degré de tolérance du génotype. Les sucres sont les éléments carbonés primaires synthétisés et exportés dans toute la plante lors de la photosynthèse, ils sont qualifiés d'osmolytes compatibles. Depuis longtemps, il est connu que le taux de sucre augmente considérablement chez les plantes soumises à différents types de stress. Cela a été vérifié chez les eucalyptus adultes sous différents stress hydriques par Chunyang, (2001), et chez le blé suite à un déficit hydrique (Kameli et Losel 1995), et dans le céleri sous stress salin (Noiraud et al., 2000). Les principaux sucres solubles accumulés sous stress sont : le glucose, le fructose et le saccharose (Hare et al., 1998). Ils sont considérés par plusieurs auteurs comme de bons osmorégulateurs (Kameli et Losel, 1995 ; Sanchez et al., 1997), qui peuvent jouer un rôle très important dans l'ajustement osmotique pour maintenir la pression de turgescence qui est à la base des différents processus contrôlant l'activité d'une plante et l'adaptation à la sécheresse (Morgan, 1984 ; Zhang et al., 1999). Selon Binet, (1989) l'enrichissement en sucre, en plus de l'effet sur l'ajustement osmotique, a un effet protecteur sur les membranes de dessiccation.

Par ailleurs, il a été observé que sous stress hydrique, les réserves d'amidon sont progressivement utilisées suite à leur conversion rapide en saccharose, qui pourrait être associée à une inhibition de la synthèse de l'amidon (Geigenberger et al., 1997). Par conséquent, le stress modifie la compartimentation en faveur de la synthèse du saccharose, qui est exclusivement attribuée à l'activation de la Saccharose Phosphate Synthase (SPS), par phosphorylation réversible des protéines (Kim et al., 2000 ; Mastrangelo et al., 2000). Ces auteurs ont suggéré le rôle osmotique du saccharose et d'autres monosaccharides pour abaisser le potentiel osmotique et par conséquent dans l'ajustement osmotique, ce qui confère une tolérance au stress chez les plantes.

## ***Chapitre II***

### ***Matériel et méthodes***

## 1 Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans le présent travail est constitué de graines mûres fournies par la pépinière expérimentale du Centre de Recherche Forestière de Rabat et des plants de l'arganier de quatre provenances contrastées, avec un âge moyen d'élevage de six mois (Photos 1 et 2).



**Photo 1 :** Plants de quatre provenances de *l'Argania spinosa*.



*P. Essaouira*



*P. Agadir*



*P. Bouizakarne*



*P. Berkane*

**Photo 2 :** Graines de quatre provenances de l'*Argania spinosa*.

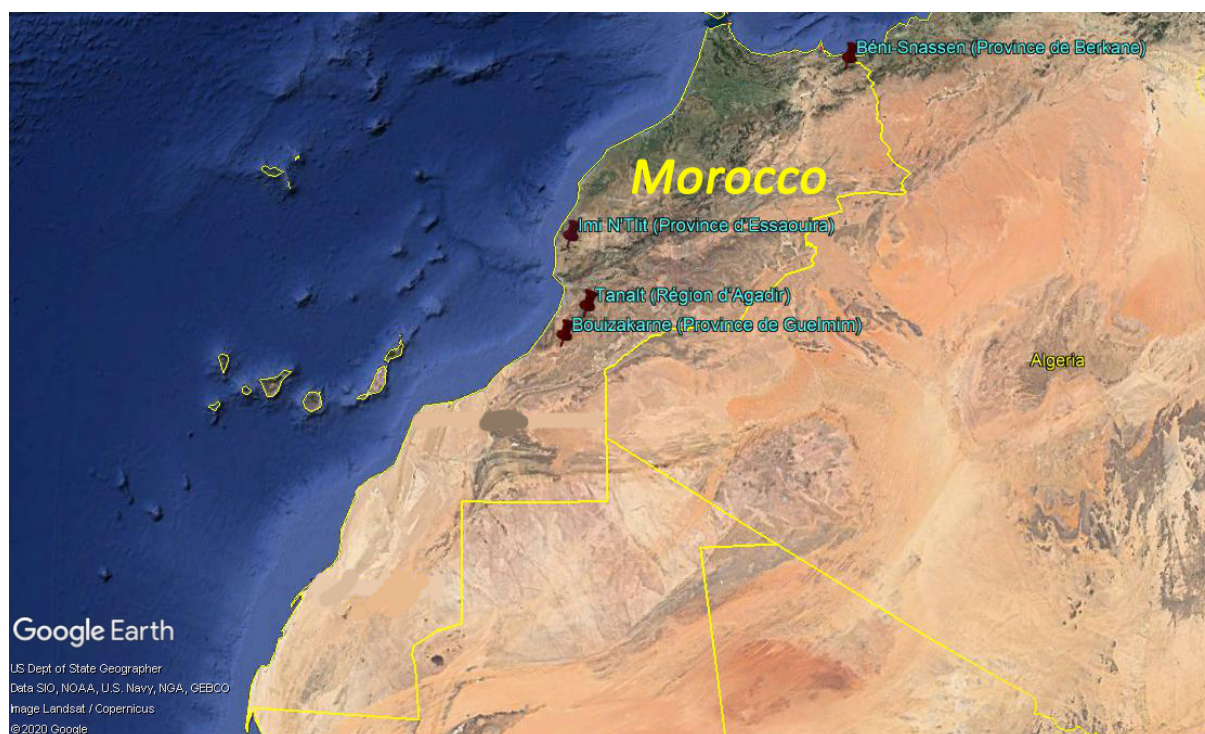
## 2 Site d'étude

L'étude a été réalisée dans la pépinière expérimentale et le laboratoire d'écophysiologie du Centre de Recherche Forestière (CRF) de Rabat, et dont les coordonnées géographiques sont respectivement : 33 ° 59 Nord et 6 ° 50 Ouest à une altitude de 62 m.

## 3 Echantillonnage du matériel végétal

L'échantillonnage a été réalisé dans quatre régions contrastées de l'arganeraie marocaine, géographiquement distinctes (Fig. 8). Les graines de l'arganier ont été récoltées entre juin et juillet 2019 à Imi N'Tlit (Province d'Essaouira), Tanalt (Région d'Agadir), Bouizakarne (Province de

Guelmim) et Béni-Snassen (Province de Berkane) par le Centre de Recherche Forestière de Rabat (CRF).



**Figure 8 :** Localisation géographique de quatre provenances échantillonnées (Google Earth).

#### **4 Conditions de prétraitements des graines et test de germination**

Cette expérience consiste à faire une comparaison de la cinétique et du taux de germination des graines de deux prétraitements (tourbe, gazon). Pour le prétraitement des graines de chaque provenance, deux types de substrats ont été utilisés : 100% des tontes de gazon et 100% tourbe noire (Photo 3). La moitié des graines ont été placées dans des seaux de taille moyenne 7065 cm<sup>3</sup> avec la tourbe et l'autre moitié avec les tontes de gazon, incubées à une température de 25 °C dans une chambre de culture pendant une semaine dans la Faculté des Sciences de Rabat (FSR), et imbibées tous les 2 jours avec l'eau du robinet.



**Photo 3 :** Graines d’arganier disposées dans les deux types de substrats pour la prégermination.

Ensuite, les graines prégermées sont transférées dans des portoirs de 35 alvéoles de 17 cm de profondeur, 7 cm de côté supérieur et 4,5 cm de côté inférieur avec un orifice de 1 cm de diamètre soit 500 cm<sup>3</sup> de volume en plastiques remplis par substrat composé d’un mélange à raison de 25% de terreau (de la forêt de la Maâmora) et de 75% de la tourbe commerciale.

Les graines prégermées sont semées en position verticale (la racicule vers le bas) (Photo 4), à raison d'une graine par alvéole à une profondeur d'environ 1 cm (Photo 5), puis recouvertes d'une fine couche de substrat. Puis irrigué 3 fois par semaine, avec de l'eau de puits. Un désherbage manuel est assuré afin d’éviter toute concurrence entre le plant et les mauvaises herbes. Les graines germées sont comptées tous les 3 et/ou 4 jours.



**Photo 4 :** Semis de graines prégermées en position verticale.



**Photo 5 :** Semis de graines prégermées dans des portoirs de 35 alvéoles.

Le taux de germination (Tg%) correspond au nombre de graines ayant germé (n) pendant un temps donné par rapport au nombre totales des graines (N).

Le taux de germination est calculé par la formule suivante :

$$\text{Tg (\%)} = n * 100 / N.$$

## 5 Conditions de transplantation

Pour étudier l'impact des conteneurs sur le développement et la croissance des plants d'arganier de quatre provenances du sud-ouest et nord-est du Maroc (Essaouira, Agadir, Bouizakarne et Berkane), un total de 10 jeunes plants de 5 à 15 cm de hauteur âgés de 3 mois, ont été transplantés à partir des portoirs alvéolés de 500 cm<sup>3</sup> vers des pots en plastique de 15 cm de diamètre ou 2355 cm<sup>3</sup> (une plante par pot) remplis d'un substrat riche en matière organique dont la composition est constituée de compost issu du compostage naturel de déchets d'arbres forestiers, de sable et de tourbe.

Pour chaque provenance, nous avons utilisé deux lots, le premier lot composé de 10 plants transplantés en pots et le second lot témoin constitué de 10 plants restants en portoirs alvéolés. Pour chaque lot nous avons effectué un suivi des mesures dendrométriques : hauteur et diamètre au collet et un suivi biométrique et phénologique tel que le nombre de feuilles, d'épines et de rameaux, afin de déterminer l'effet du type de conteneur sur certains paramètres morphologiques des plants d'arganier (Photo 6). Chaque lot a été arrosé 3 fois par semaine avec de l'eau de puits et un désherbage a été effectué afin d'éviter la concurrence entre les racines d'arganier et d'autres espèces végétales.



**Photo 6 :** Plants d'arganier en pots (à gauche) avec des plants en portoirs (à droite).

## **6 Application du stress**

Le test d'assèchement a duré 25 jours et s'est déroulé du 19 août au 12 septembre 2020. Les plants d'arganier âgés de six mois sont séparés en deux lots de 140 plants chacun. Les plants du premier lot (T0) sont considérés comme des plants témoins, ce lot a été arrosé régulièrement 3 fois par semaine, tandis que les plants du second lot T1 sont restés stressés (arrêt d'arrosage). Chaque lot comprend 4 portoirs provenant de 4 provenances, à raison de 35 plantes par portoir (140 plantes par lot).

Afin d'effectuer des analyses biochimiques, des échantillons T0 et T1 sont prélevés tous les 4 jours pendant 25 jours de test d'assèchement. Chaque échantillon est emballé dans des enveloppes en plastique et placé au congélateur à 0 °C.

## **7 Paramètres mesurés**

### **7.1 Paramètres morphologiques**

#### **7.1.1 Paramètres dendrométriques et biométriques**

Pour les plants stressés, nous avons effectué des mesures hebdomadaires de croissance en hauteur et en diamètre au collet et ce à partir du premier jour de l'application de stress. Tandis que, les plants des pots en plastique, les mesures ont été espacées de 15 jours.

La croissance en hauteur a été mesurée à l'aide d'une règle graduée ( $\pm 0,1\text{cm}$ ) depuis le collet jusqu'au dernier bourgeon de la tige principale et le diamètre au collet a été mesuré avec un pied à coulisse ( $\pm 0,01\text{ mm}$ ) (Photo 7).

Le nombre de feuilles, d'épines et de rameaux a été compté tous les 15 jours. Ce compactage ne concerne que les plants des pots en plastique.

La masse des graines a été mesurée avec une balance électronique et la longueur et le diamètre au milieu avec un pied à coulisse.



**Photo 7 :** Mesure du diamètre au collet et la hauteur des plants d'*A. spinosa*.

### 7.1.2 Biomasse végétale

La teneur en matière fraîche et sèche est déterminée sur les deux appareils végétatifs (partie aérienne et racinaire) de chaque alvéole. La partie aérienne sectionnée au niveau du collet est immédiatement pesée par une balance de précision électronique puis placée dans l'étuve pour séchage. Les racines soigneusement nettoyées, pesées également et mises dans l'étuve pour séchage. La matière sèche des différentes parties des jeunes plants d'arganier est obtenue par séchage en étuve à 60 °C pendant 48 heures.

## 7.2 Paramètres physiologiques

### 7.2.1 Teneur en eau du sol

Pour chaque lot, les mesures de la teneur en eau du sol ont été effectuées sur trois alvéoles, choisies au hasard. Les trois échantillons de sol ont été prélevés entre 5 à 7 cm de profondeur au niveau des racines sans résidus végétaux, pesés (poids frais) et séchés à l'étuve à 60 °C pendant 48 heures pour mesurer le poids sec.

La teneur en eau (TE) du sol est exprimée en pourcentage selon la formule suivante (Ollier et Poirée, 1981) :

$$\text{TE du sol (\%)} = [(\text{PF sol} - \text{PS sol}) / \text{PF sol}] \times 100.$$

### 7.2.2 Teneur en eau des plants

Les mesures de la teneur en eau des plants ont été réalisées sur trois plantes sélectionnées au hasard (partie aérienne et partie racinaire séparément) de chaque lot. La partie aérienne et la partie racinaire sont pesées (poids frais) et placées dans l'étuve à 60 °C pendant 48 heures pour mesurer le poids sec.

La teneur en eau (TE) des plants est exprimée par la différence du poids de la matière fraîche et sèche. Il a été calculé par la formule suivante (Heller, 1998) :

$$\text{TE des plants (\%)} = [(\text{PF pl} - \text{PS pl}) / \text{PF pl}] \times 100$$

### 7.2.3 Mesure de Potentiel hydrique foliaire

Le contrôle de l'état hydrique des plantes d'arganier a été réalisé en mesurant le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et le potentiel hydrique minimum ( $\Psi_m$ ) sur les deux lots (T0 et T1). Le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de type Scholander (Scholander Chamber model M-1000) (photo 8), injectée à une bouteille d'azote gazeux (Scholander et al., 1965). Le principe de la mesure du potentiel hydrique est basé sur l'application d'une pression de gaz croissante sur l'organe végétal (tige, rameau ou feuille) inséré dans la chambre, jusqu'à l'apparition d'un ménisque de sève sur la section du pétiole. La pression exercée lue sur un manomètre, correspond alors au potentiel hydrique foliaire régnant dans l'échantillon (valeur négative).

Le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) a été mesuré tous les 4 jours (du 19 août au 12 septembre 2020). Les mesures du potentiel hydrique de base ( $\Psi_b$ ) ont été réalisées avant le lever du soleil à 4h du matin en l'absence de transpiration (stomates fermés dans l'obscurité), trois mesures ont été effectuées par lot et par provenance. Ces mesures concernent la partie supérieure de la plante (tige avec ses feuilles) de 6 cm de long.

Le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) correspond au potentiel d'équilibre entre le sol et la plante (Logan et al., 2010) lorsque le flux d'eau du sol aux racines est nul, on parle d'un équilibre hydrique, donc la plante donne une estimation du potentiel hydrique du sol. Le potentiel hydrique de base reflète le potentiel hydrique de la partie du sol exploitée par les racines de la plante.

Le potentiel hydrique minimum ( $\Psi_m$ ) est mesuré entre 12h à 14h. Ce potentiel correspond à la teneur minimale en eau de la plante, résultant du bilan entre la transpiration et absorption d'eau (Aussenac et al., 1984).



**Photo 8 :** Chambre à pression de type *Scholander*.

#### 7.2.4 Extraction et dosage de la chlorophylle

La teneur en chlorophylle a, chlorophylle b, et la chlorophylle totale a été déterminée selon la méthode de McKinney, (1941). Dans des tubes à essai, 100 mg de la partie aérienne fraîche (feuille et tige), coupés en petits fragments, sont mis dans 10 ml d'une solution composée de 75% acétone et 25% éthanol pour extraire la chlorophylle a et b. L'ensemble est conservé dans l'obscurité à température ambiante pendant 48 heures.

Les concentrations en chlorophylle a et chlorophylle b sont déterminées à l'aide d'un spectrophotomètre (TYPE UV VIS) à des densités optiques respectives de 663 et 644 nm. L'appareil est étalonné avec la solution témoin à base d'acétone à 75% et d'éthanol à 25%. Les concentrations en chlorophylle sont calculées en utilisant des formules suivantes établies par McKinney-Arnon (1949) :

$$\text{Chl a } (\mu\text{mole/mg MF}) = 12,7 \text{ DO (663)} - 2,69 \text{ DO (645)}$$

$$\text{Chl b } (\mu\text{mole/mg MF}) = 22,9 \text{ DO (645)} - 4,86 \text{ DO (663)}$$

$$\text{Chl a} + \text{Chl b} (\mu\text{mole/mg MF}) = 8,02 \text{ DO (663)} + 20,20 \text{ DO (645)}$$

### **7.2.5 Extraction et dosage de la proline**

La teneur en proline est quantifiée selon la méthode décrite par Troll et Lindsley, (1955) modifiée par Dreier et Goring, (1974) et ensuite par Monneveux et Nemmar, (1987). Des échantillons de 100 mg du matériel végétal aérien frais (feuille et tige) et 100 mg du matériel végétal racinaire frais ont été utilisés. Le fragment végétal pesé est coupé en petits morceaux et placé dans un tube à essai contenant 2 ml de méthanol à 40%, puis tous les tubes sont chauffés au bain-marie à 85 °C pendant 60 minutes. Les tubes sont fermés hermétiquement pour éviter la volatilisation de l'alcool. Après refroidissement, on prélève 1 ml d'extrait de chaque tube et on les met dans des tubes contenant 1 ml d'acide acétique ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ) ; 25 mg de ninhydrine ( $\text{C}_6\text{H}_6\text{O}_4$ ) et 1 ml de mélange contenant d'eau distillée (120 ml) ; d'acide acétique (300 ml) et d'acide orthophosphorique (80 ml). L'ensemble est porté à ébullition à 100 °C pendant 30 min jusqu'à ce que la solution vire au rouge. Après refroidissement, 5 ml du toluène sont rajoutés à la solution qui est agitée par un agitateur, deux phases se séparent, une supérieure qui contient la proline et l'autre inférieure sans proline reste transparente. Une heure après, on mesure la densité optique à l'aide d'un spectrophotomètre à une longueur d'onde de 528 nm, en utilisant le toluène comme un blanc. Les valeurs obtenues sont converties en teneur de proline à l'aide d'une courbe étalon établie à partir d'un échantillon contenant des quantités connues de proline. Cette courbe est utilisée pour la quantification des teneurs en proline dans les parties aériennes et racinaires des plantes (Annexe 1).

### **7.2.6 Extraction et dosage des protéines totales**

La méthode retenue pour le dosage des protéines totales est celle de Bradford, (1976) qui est basée sur la réaction entre le bleu de Coomassie et les protéines qui donnent une coloration bleue dont l'intensité est proportionnelle à la quantité de protéines présentes dans l'échantillon. Des échantillons de 1 g du matériel végétal aérien et 1 g du matériel végétal racinaire sont broyés à l'aide d'un mortier avec 10 ml de tampon d'extraction (phosphate 0,06 M pH 7). L'extraction est réalisée à froid (mortier dans de la glace pilée) puis placée dans une centrifugeuse à 8000 tours pendant 15 min. Le réactif de Bradford est préparé selon la méthode suivante : 100 mg de bleu de Coomassie G250 sont mélangés à 50 ml d'éthanol à 95% avec agitation pendant 2 heures, puis on ajoute 100 ml d'acide orthophosphorique à 85% et de l'eau distillée pour atteindre à 1000 ml, puis

filtrer pour éliminer les particules insolubles. Le réactif de Bradford obtenu est conservé dans un flacon sombre au réfrigérateur. Pour le dosage de protéines, on prend 2 ml de réactif Bradford avec 100 µl de la solution à analyser, puis on agite l'ensemble avec un vortex. Le spectrophotomètre est étalonné en prenant 2 ml de réactif de Bradford plus 100 µl d'eau distillée. Après 5 min à une heure on procède à la lecture de l'absorbance à 595 nm. Enfin, les valeurs des densités optiques sont reportées sur la courbe étalon établie par des protéines totales exprimées en albumine sérique bovine (B.S.A) (Annexe 1).

### **7.2.7 Extraction et dosage des sucres solubles totaux**

La concentration en sucres solubles totaux a été déterminée selon la méthode au phénol de Dubois et al., (1956). Cette méthode consiste à prendre 100 mg du matériel végétal aérien frais et 100 mg du matériel végétal racinaire frais, coupés en petits fragments et placés dans des tubes à essai, on ajoute 3 ml d'éthanol à 80% pour faire l'extraction des sucres, puis on les laisse dans l'obscurité à température ambiante pendant 48 heures. Au moment du dosage, les tubes sont placés dans l'étuve à 80 °C pour évaporer l'alcool. Dans chaque tube on ajoute 20 ml d'eau distillée à l'extrait. Dans des tubes en verre propres, on met 2 ml de la solution à analyser avec 1 ml de phénol à 5% ; 5 ml d'acide sulfurique ( $H_2SO_4$ ) concentré à 96%, et 12 ml d'eau distillée. Une solution jaune-orange est obtenue en surface. La solution obtenue est placée dans un vortex pour homogénéiser la couleur de la solution. Les tubes sont laissés 10 min et placés dans un bain-marie pendant 10 à 20 min à une température de 30 °C. L'absorbance est lue avec un spectrophotomètre à une longueur d'onde de 485 nm. Enfin, les résultats de densité optique sont rapportés sur une courbe étalon de sucres solubles exprimés en glucose (Annexe 1).

## **8 Paramètres climatiques**

Les paramètres météorologiques tels que la température, l'humidité, le déficit de pression de vapeur (VPD), la pression de vapeur saturante (SVP) et le rayonnement solaire ont été extraites à partir des données des sites web : (Arizona edu ; Weather channel ; Darksky ; Accuweather ; Meteo-sciez) à chaque heure de mesure du potentiel hydrique des foliaire ( $\Psi_L$ ).

L'équation suivante est utilisée pour calculer le déficit de pression de vapeur (VPD) comme suit :

$$\text{VPD} = ((100 - \text{HR})/100) * \text{SVP}$$

**SVP** : la pression de vapeur saturante

**HR** : Humidité relative

## 9 Analyses Statistiques

Tous les résultats obtenus ont été soumis à une comparaison des moyennes par le test t de Student au seuil de 5% réalisé sur le logiciel Statistica, afin de déterminer la significativité des traitements appliqués sur les différents paramètres étudiés. Les logiciels Microsoft Excel et Origin 2020 ont été utilisés pour calculer la moyenne et l'écart-type pour l'établissement des graphes, ainsi que pour l'analyse de corrélation entre les paramètres mesurés. Les relations entre l'origine géographique et les paramètres étudiés ont été évaluées par l'analyse de composantes principales (ACP) à l'aide du logiciel Minitab 19. Le logiciel Google Earth a été utilisé pour la localisation géographique de quatre sites de prélèvement de graines d'arganier.

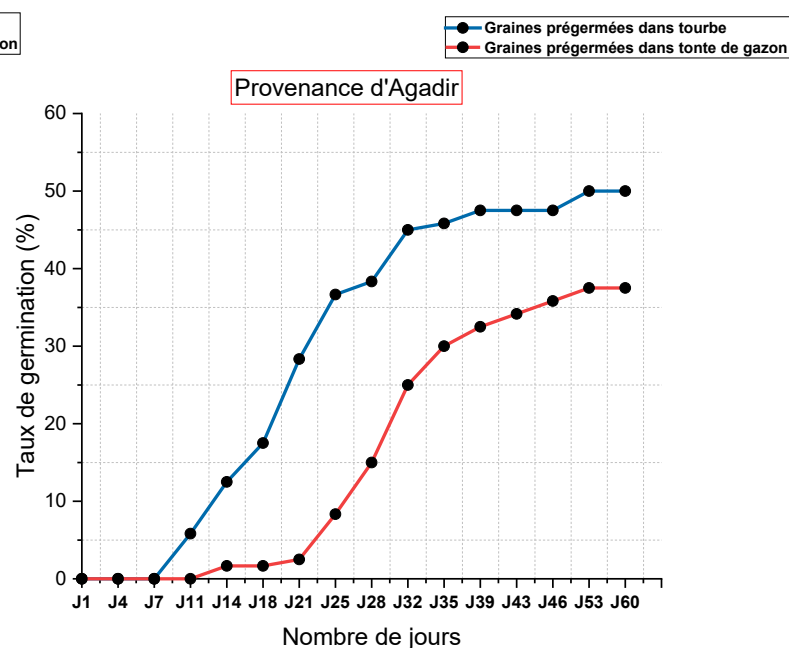
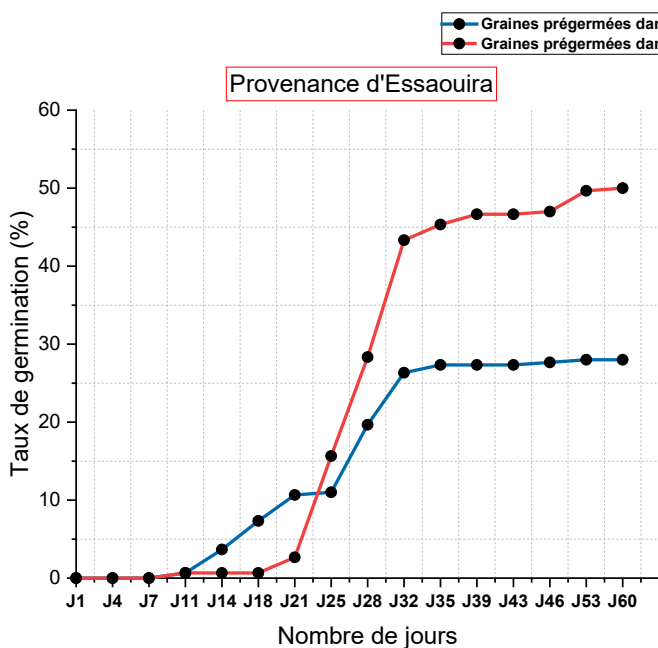
## ***Chapitre III***

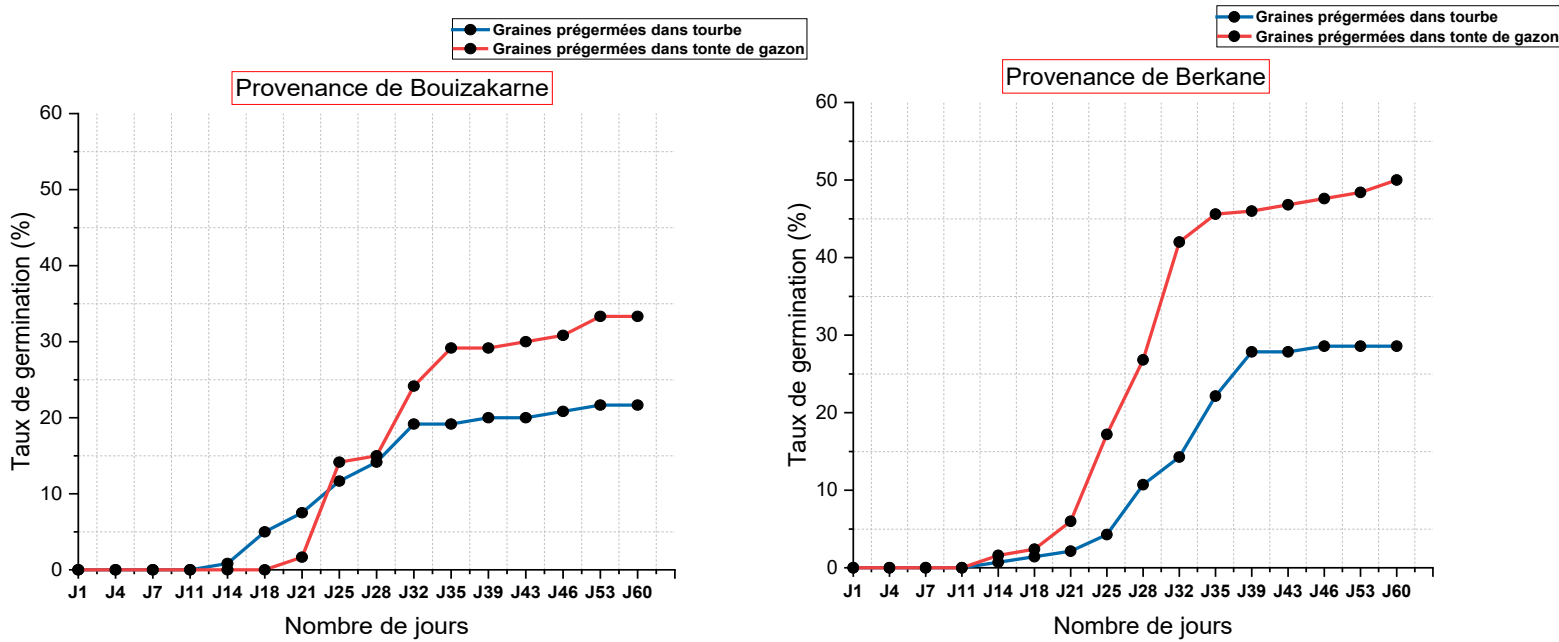
### ***Résultats et discussion***

## 1 Cinétique de la germination de 4 provenances

L'analyse de la figure 9 montre l'influence des différents prétraitements sur l'évolution de la germination des graines de l'arganier d'Essaouira, Agadir, Bouizakarne et Berkane en fonction du temps (jours).

L'analyse de cette cinétique montre une structure sigmoïdale comprenant trois étapes essentielles ; une première phase de latence qui varie entre 11 et 18 jours selon le prétraitement étudié, correspondant à l'apparition des premières germinations. Une deuxième phase exponentielle qui est la phase d'accélération de la vitesse de germination, enfin une troisième et dernière phase sous forme de palier, représentant le pourcentage final de germination de chaque prétraitement.





**Figure 9 :** Cinétique de germination des graines d'arganier de quatre provenances sous l'effet des différents prétraitements en fonction du temps (jours).

Le prétraitement en utilisant les tontes de gazon réduit également le temps de latence, cette réduction du temps a permis un gain de 50% pour Essaouira et Berkane ; 37,5% pour Agadir et 33,33% pour Bouizakarne. De plus, l'expérience a été prolongée jusqu'à 75<sup>ème</sup> jours après la mise en portoir, mais aucun changement du taux de germination n'a été observé.

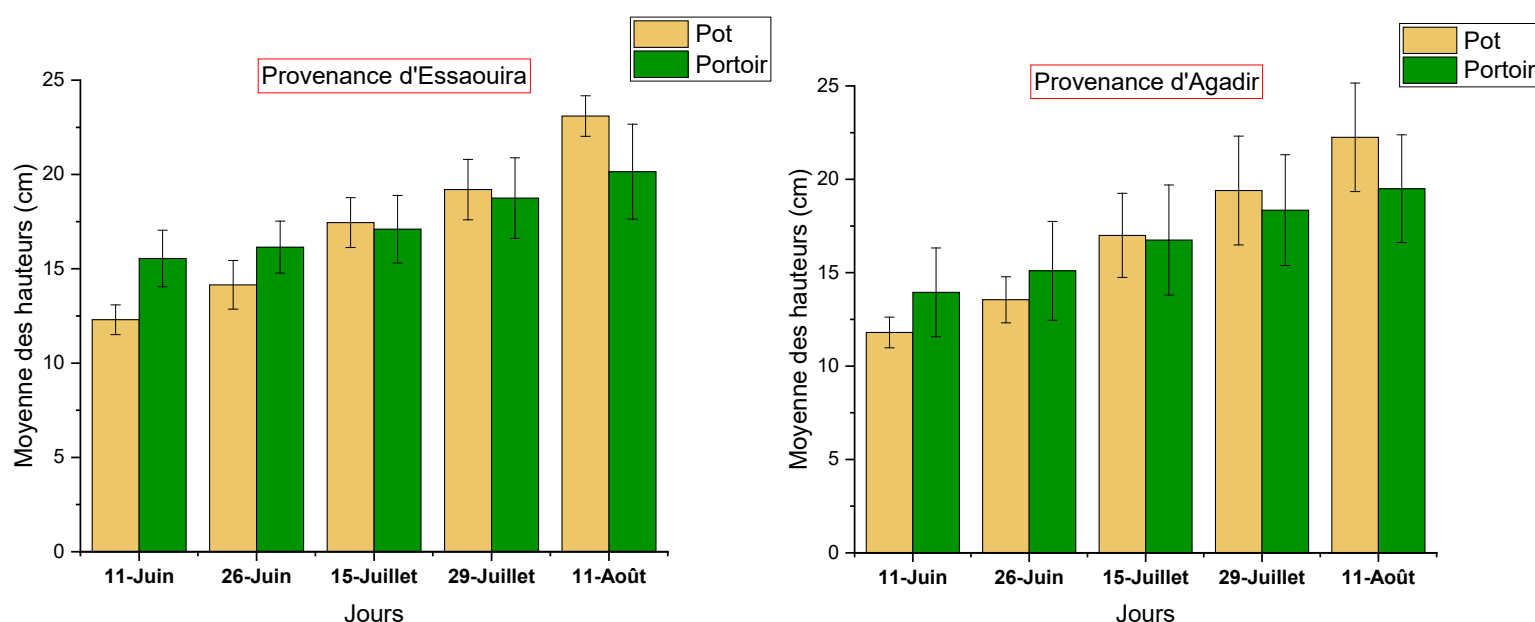
Le taux de germination à la fin de l'essai pour les deux prétraitements illustrés par la figure 10, montre que le prétraitement des graines d'arganier dans les tontes de gazon permet d'atteindre le taux de germination le plus élevé de l'ordre de 50% pour toutes les provenances sauf Agadir, alors que le taux de germination pour le prétraitement dans la tourbe ne dépasse pas 28%. Cette différence s'explique par le fait que les tontes de gazon possèdent la capacité d'emprisonner la chaleur et l'humidité (Debril et al., 2005) et riches en azote. Tandis que la tourbe permet l'apport de la matière organique et le maintien d'un bon niveau d'humidité dans le substrat (Rivière et al., 2002).

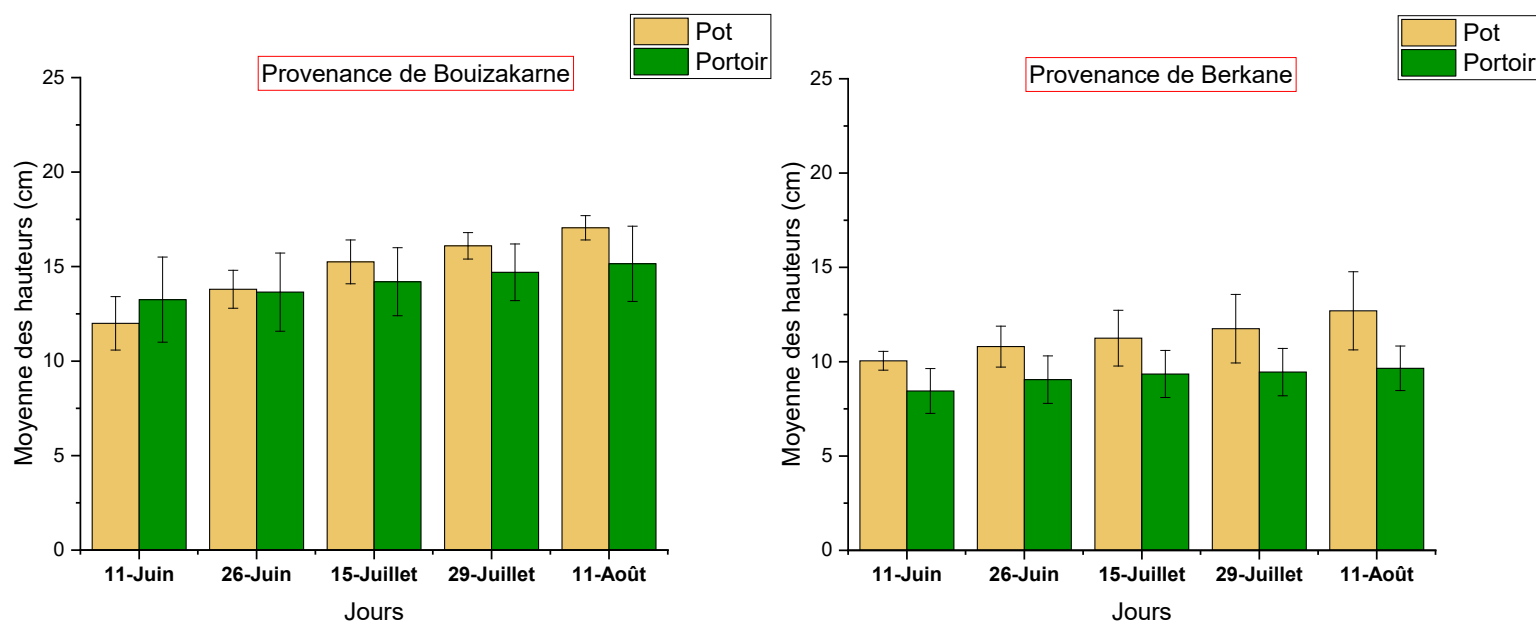
## 2 Paramètres morphologiques

### 2.1 Effet du conteneur sur les paramètres de croissance

#### 2.1.1 Croissance en hauteur

Les résultats de la figure 10 montrent l'effet du type de conteneurs étudiés sur l'évolution de la longueur moyenne des plants d'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] en fonction du temps. D'après les figures ci-dessus, on constate que pour les deux conteneurs utilisés, l'évolution de la croissance en hauteur suit une évolution presque linéaire chez toutes les provenances. Les deux premières semaines sont marquées par une croissance relativement importante pour les plants placés dans les portoirs (500 cm<sup>3</sup>) sauf les plants de Berkane. A partir de la troisième semaine on constate que les plants mis dans les pots (2355 cm<sup>3</sup>) présentent une croissance plus importante que les plants des portoirs, passant de 12 à 23,5 cm pour les plants des pots alors qu'elle ne dépasse guère 20 cm pour les plants des portoirs pour la provenance d'Essaouira, ce qui représente un taux d'augmentation respectivement de 47% et 22% ; de 47% (pots) et 28% (portoirs) pour la provenance d'Agadir ; de 29% (pots) et 12% (portoirs) pour la provenance de Bouizakarne ; de 21% (pots) et 12% (portoirs) pour la provenance de Berkane. On remarque que la croissance en hauteur des plants transplantés dans les conteneurs testés (2355 cm<sup>3</sup>) est légèrement plus élevée par rapport aux conteneurs témoins (500 cm<sup>3</sup>).





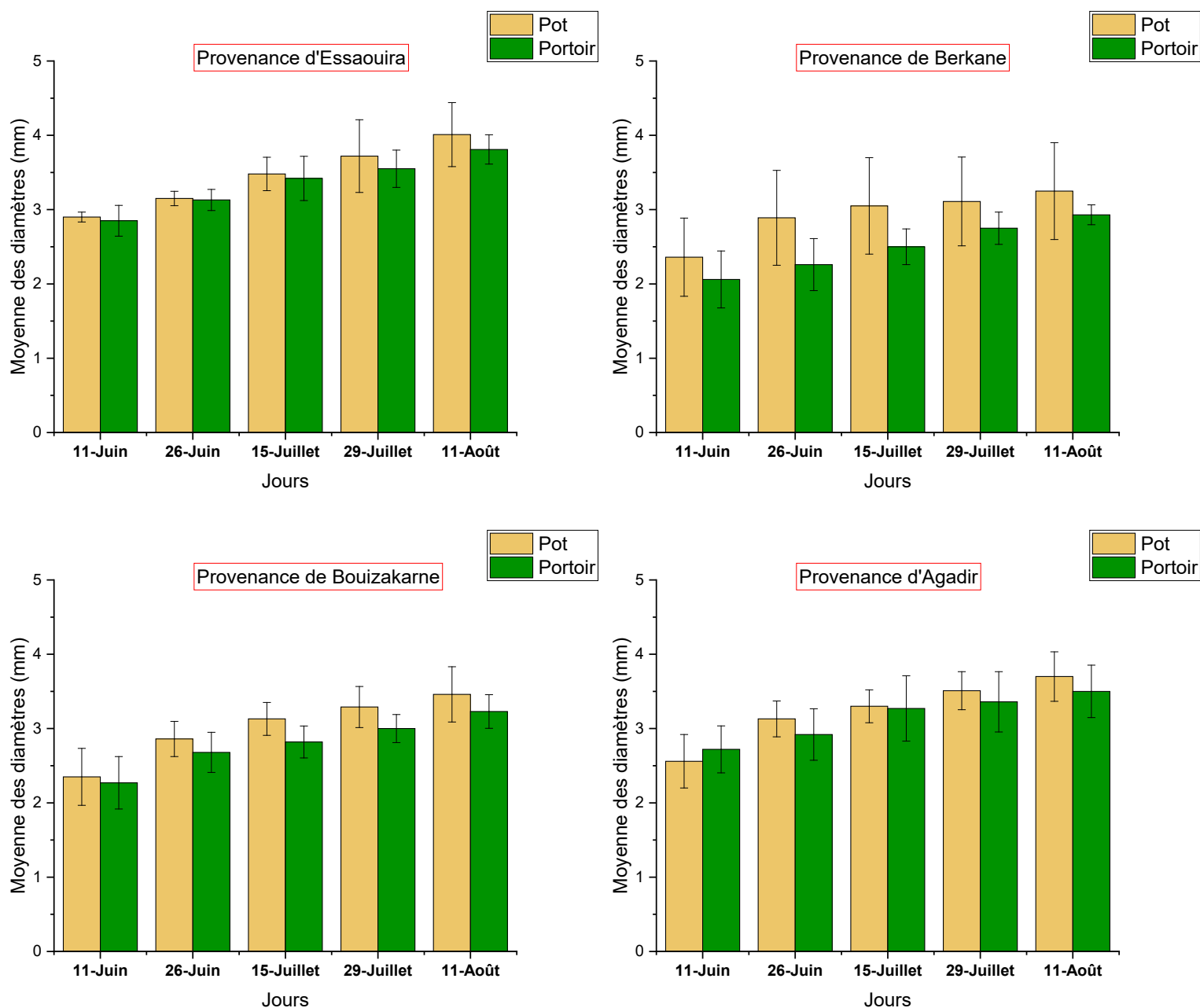
**Figure 10 :** Effet du type de conteneurs utilisés sur l'évolution de la longueur des plants d'*Arganier spinosa* chez les quatre provenances.

Ces résultats sont cohérents avec d'autres études telle que l'étude de Zine El Abidine et al., (2016). Ces auteurs ont constaté que la croissance de la partie aérienne des semis élevés dans les conteneurs testés ( $2355 \text{ cm}^3$  ;  $4710 \text{ cm}^3$  ;  $7065 \text{ cm}^3$ ) est significativement supérieure à celle des semis cultivés dans le conteneur témoin ( $500 \text{ cm}^3$ ), avec un taux d'augmentation respectivement de 21,6 cm ; 31,03 cm ; 35,21 cm et 38,77 cm. Les mêmes résultats ont été obtenus sur la même espèce par Ouajdi et al., (2019). Ces derniers ont rapporté que les conteneurs de  $1000 \text{ cm}^3$  augmentent fortement le taux de croissance des plants.

### 2.1.2 Croissance en diamètre

La figure 11 représente l'effet du type de conteneurs étudiés sur l'évolution du diamètre au collet moyenne des plants d'arganier en fonction du temps. Les plus grands diamètres ont été observés pour les plants mis dans des pots, passant de 2,9 à 4,01 mm (27%) pour Essaouira (entre 1<sup>ère</sup> et 6<sup>ème</sup> mesure) ; de 2,56 à 3,7 mm (30%) pour Agadir ; de 2,35 à 3,46 mm (32%) pour Bouizakarne ; de 2,56 à 3,7 mm (30%) pour Berkane. En revanche, le diamètre au collet des plants produits dans les portoirs a enregistré une augmentation légèrement faible par rapport aux plants des pots,

de l'ordre de 2,85 à 3,81 mm (25%) pour Essaouira ; de 2,72 à 3,5 mm (22%) pour Agadir ; de 2,27 à 3,23 mm (29%) pour Bouizakarne ; de 2,06 à 2,93 mm (29%) pour Berkane.



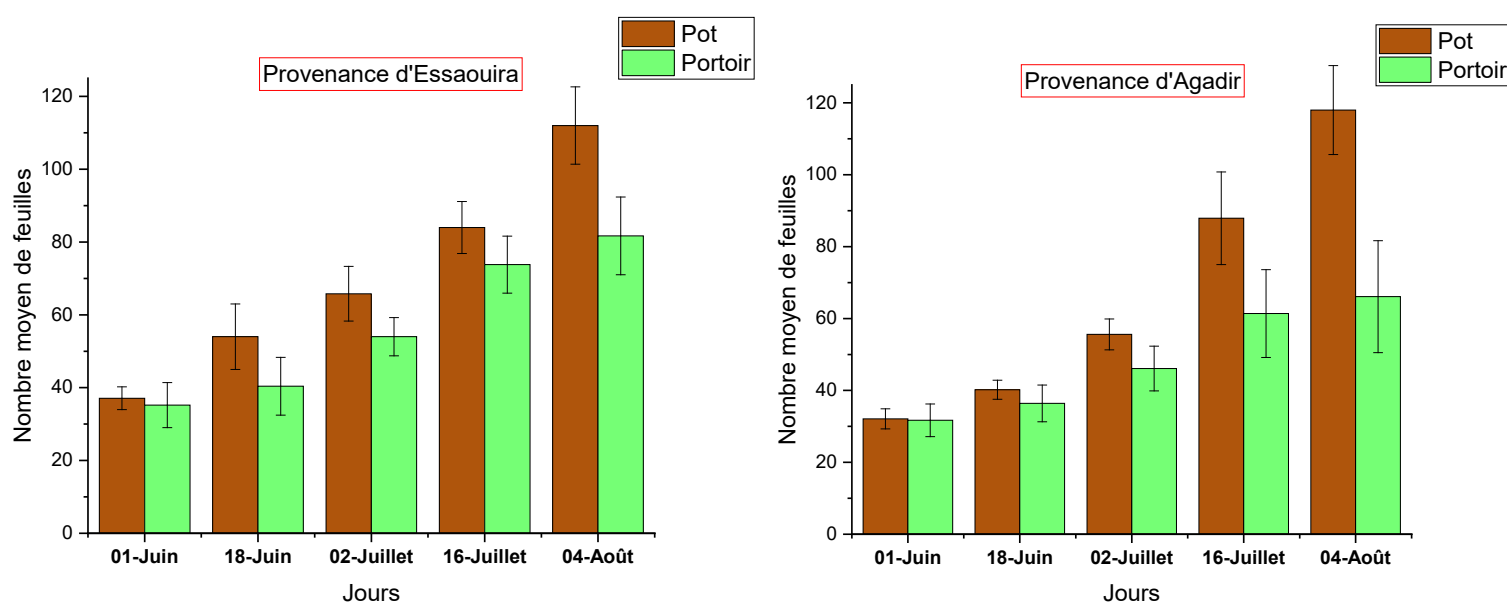
**Figure 11 :** Effet du type de conteneurs utilisés sur l'évolution du diamètre au collet des plants d'*Arganier spinosa* chez les quatre provenances.

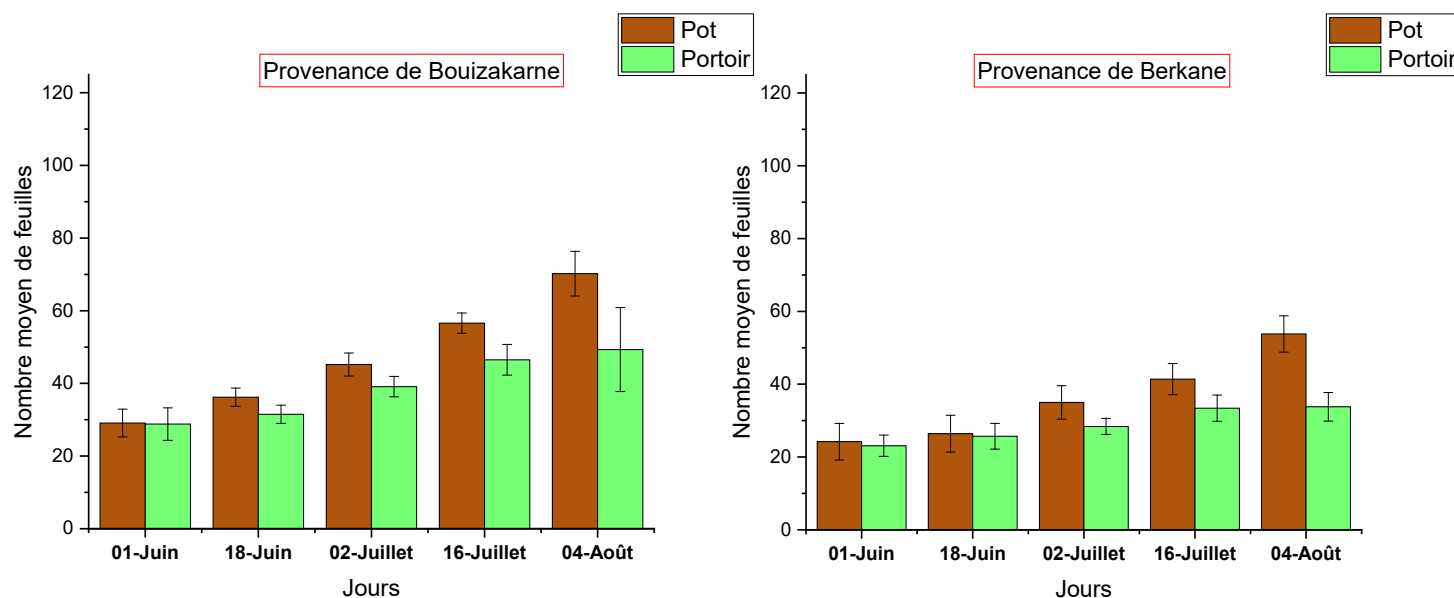
L'analyse statistique des moyennes n'a pas révélé de différence significative entre les plants en pot et les témoins en termes de croissance en hauteur et en diamètre au collet dans les quatre provenances (Tableau 1, Annexe 2).

Ces résultats d'ailleurs sont les mêmes que ceux rapportés par Zine El Abidine et al., (2016), ces auteurs ont montré que les plants élevés dans le conteneur long et moyen présentent un diamètre au collet significativement plus élevé par rapport au témoin, ainsi le conteneur le plus profond a amélioré de 19,45% le développement radial de la tige en comparaison avec le conteneur témoin. Belghazi et al. (2011) ont rapporté que les performances des plants d'arganier sont fortement influencées par le volume du conteneur et la nature du substrat.

### 2.1.3 Développement des feuilles, d'épines et des ramifications par tige

Les figures 12 et 13 représentent le nombre moyen de feuilles, d'épines et des ramifications pour chaque provenance étudiée. Le nombre de feuilles a été significativement élevé chez toutes les provenances mises en pots par rapport aux témoins (portoires). Le nombre moyen est de l'ordre de 112 feuilles (pots) et 81,7 feuilles (portoires) avec un taux respectivement de 66% et 56% (entre 1<sup>ère</sup> et 6<sup>ème</sup> mesures) pour la provenance d'Essaouira ; pour la provenance d'Agadir, 118 feuilles (72%) pour les pots et 66,1 feuilles (52%) pour les plants témoins (portoires) ; pour la provenance de Bouizakarne, 70,2 feuilles soit 58% pour les plants mis en pots contre 49,3 feuilles soit 41% pour les plants témoins ; enfin, la provenance de Berkane, 53,8 feuilles (55%) pour les plants en pots et 33,8 feuilles (31%) pour les plants témoins.



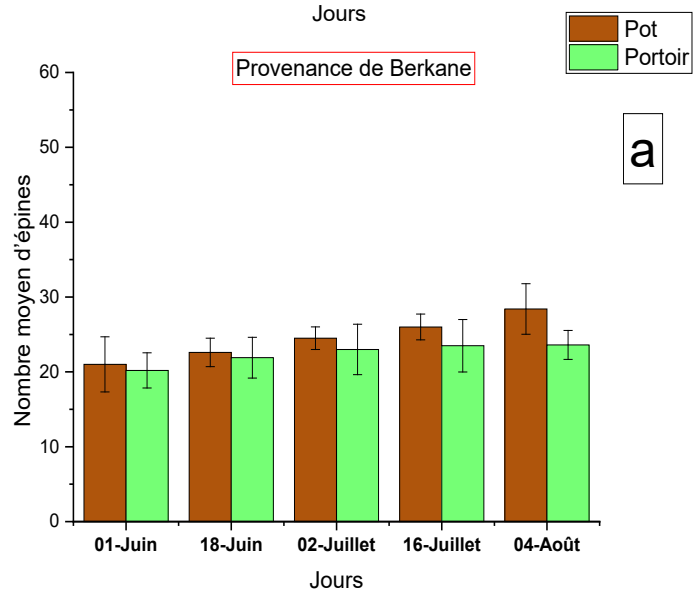
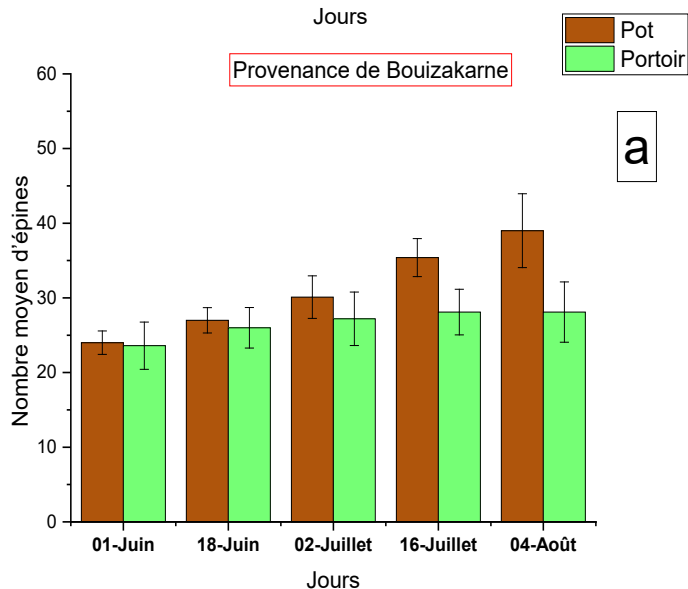
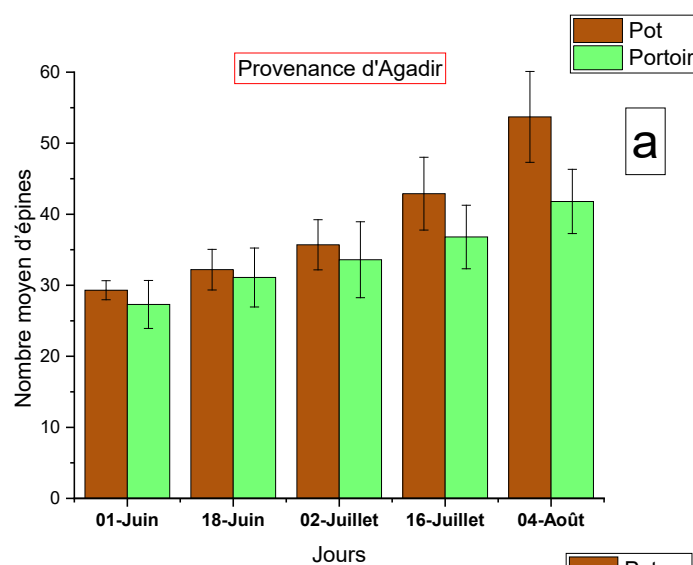
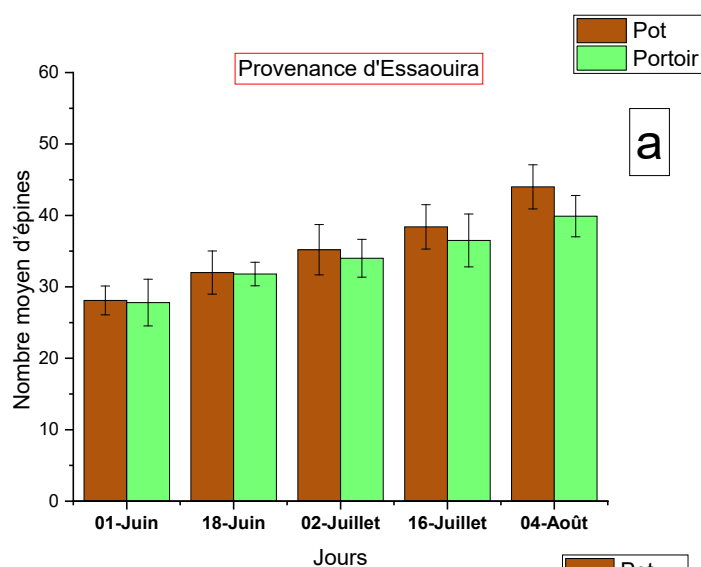


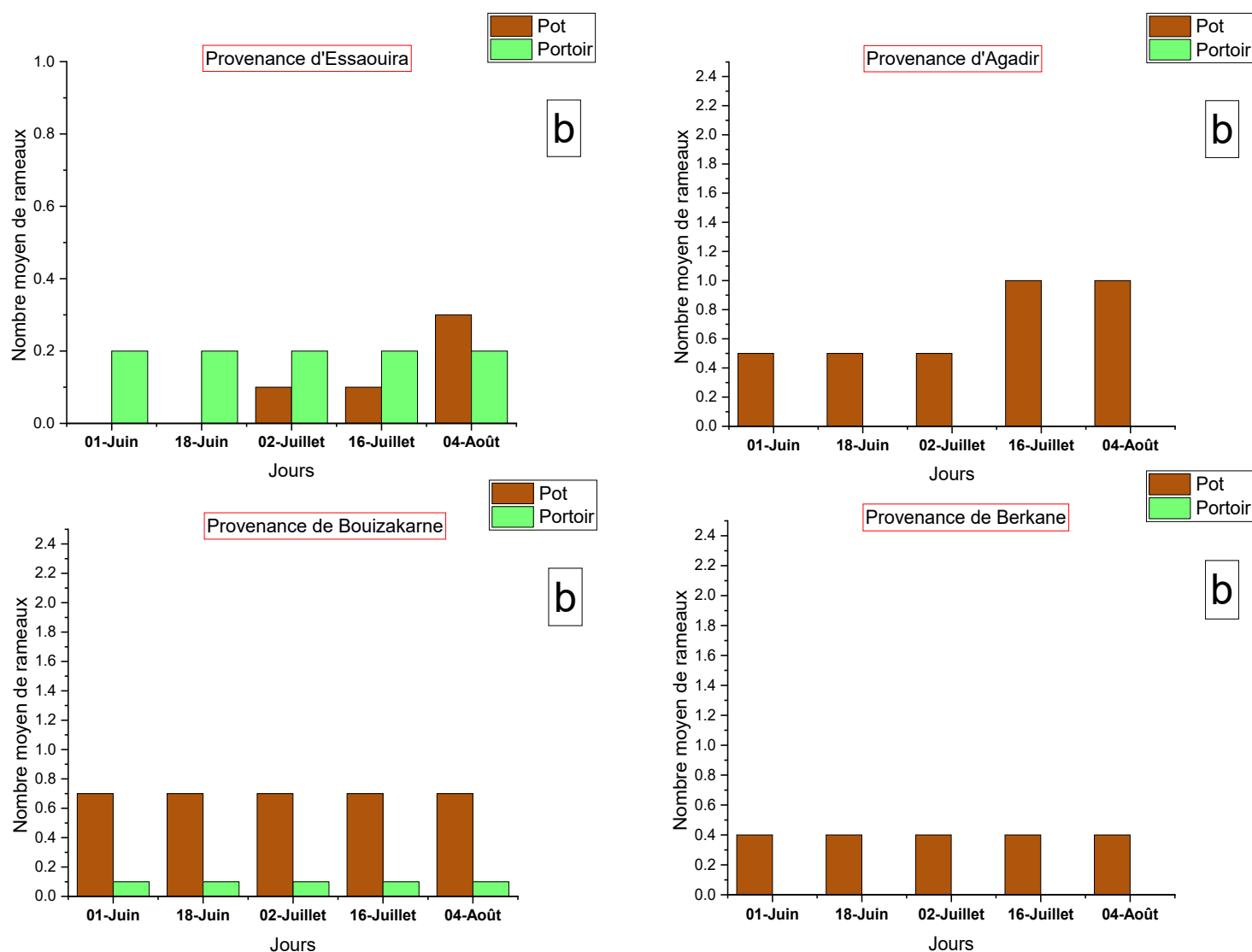
**Figure 12 :** Effet du type de conteneurs sur le développement foliaire des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

Concernant les épines, on observe que le nombre d'épines est plus élevé dans les conteneurs testés (pots) par rapport aux plants cultivés dans les conteneurs témoins. Ce nombre reste faible pour les provenances de Bouizakarne et Berkane qui enregistrent respectivement 38% (pots) et 16% (portoirs) ; 26% (pots) et 14% (portoirs) par rapport aux provenances d'Essaouira et Agadir qui enregistrent respectivement 36% (pots) et 30% (portoirs) ; 45% (pots) et 34% (portoirs). Par ailleurs, on constate que le nombre de ramifications est présent dans toutes les provenances mises en pot avec un taux faible mais relativement peu élevé par rapport aux plants témoins.

L'analyse statistique des moyennes a révélé une différence significative entre le développement des feuilles et des épines dans les deux types de conteneurs. En revanche, aucune différence significative n'a été observée pour les ramifications par tige (Tableau 2, Annexe 2).

Ces résultats sont en accord avec ceux signalés par Zine El Abidine et al., (2016), ces auteurs ont remarqué que les plants cultivés dans le conteneur témoin (500 cm<sup>3</sup>) dont les plants ont 35,38 feuilles et les plants des 3 autres conteneurs (court, moyen et long) ont développé un nombre moyen de feuilles qui varie entre 48,96 et 55,25 feuilles, avec un taux d'augmentation de 56,16%. Selon Zine El Abidine et al., (2016) le nombre moyen de ramifications par tige s'est amélioré avec le temps pour atteindre des valeurs moyennes similaires allant de 3,17 à 6,54 pour tous les plants élevés dans les différents types de contenants testés.

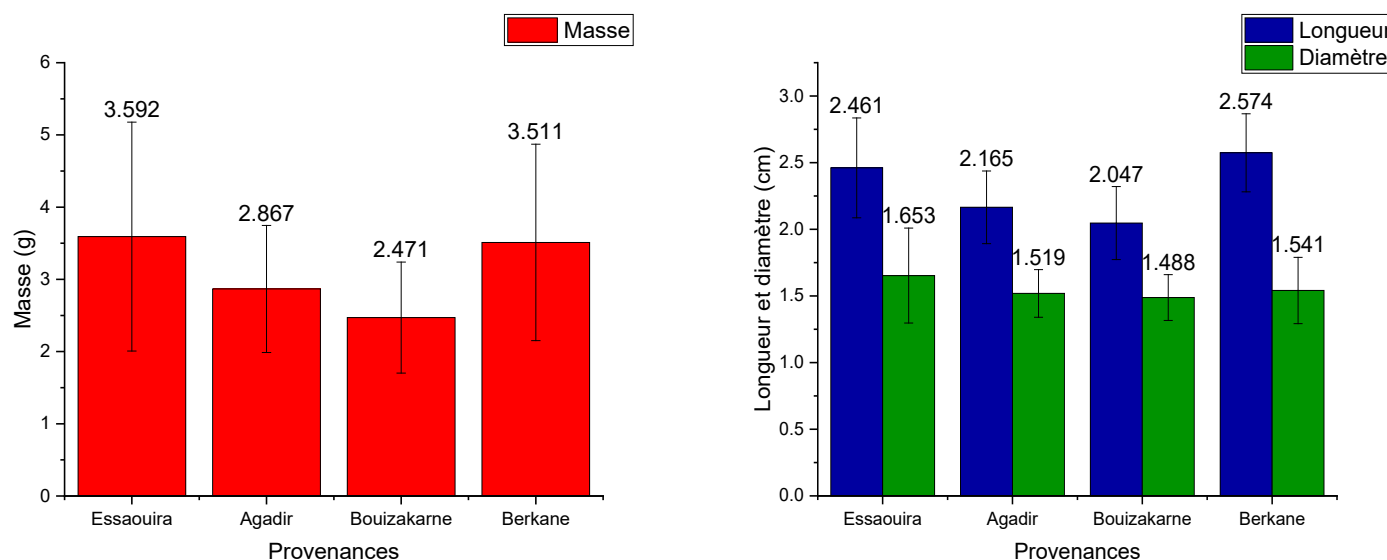




**Figure 13 :** Effet du type de conteneurs sur le développement d'épines (a) et des ramifications (b) des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

## 2.2 Morphométrie des graines

Les résultats de la figure ci-dessus, montrent que pour les quatre provenances, la masse des graines est proportionnelle à la longueur et le diamètre de celles-ci. Les graines de la provenance d'Essaouira sont caractérisées par le poids, la longueur et le diamètre les plus élevés, suivie par la provenance de Berkane, Agadir et Bouizakarne.



**Figure 14 :** Variation du poids, longueur et diamètre moyen de 25 graines d'arganier chez les quatre provenances.

Selon les résultats du tableau ci-dessous, des corrélations négatives ont été observées entre la morphométrie des graines (masse, diamètre et longueur) et les paramètres morphologiques des plants (Hauteur, diamètre, etc.) pour toutes les provenances étudiées excepté la provenance d'Essaouira qui se caractérise par une corrélation positive (0,82) entre la masse des graines et les paramètres morphologiques, tel que la hauteur moyenne, le diamètre, le nombre de feuilles et le taux de germination

Les résultats obtenus sont cohérents avec les résultats de Walsh et Lord, (1996). Ces auteurs ont montré que le pourcentage de germination et de survie sont corrélés à la masse des graines chez l'épinette noire. Des résultats semblables ont été obtenus par Tobi et al., (2019) sur deux provenances d'arganier (Essaouira et Agadir). Ces derniers ont montré que le poids des graines semble avoir une influence significative sur la germination.

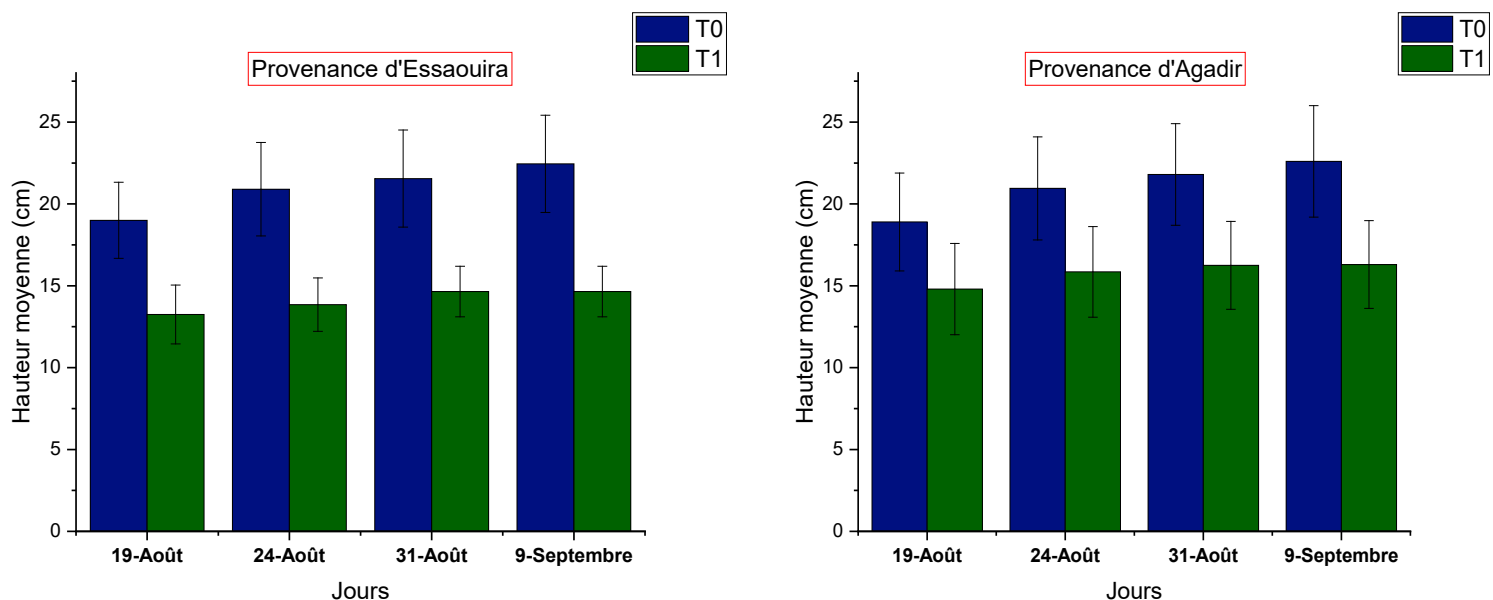
**Tableau 1 :** Mesures du coefficient de corrélation morphométrique avec des paramètres morphologiques.

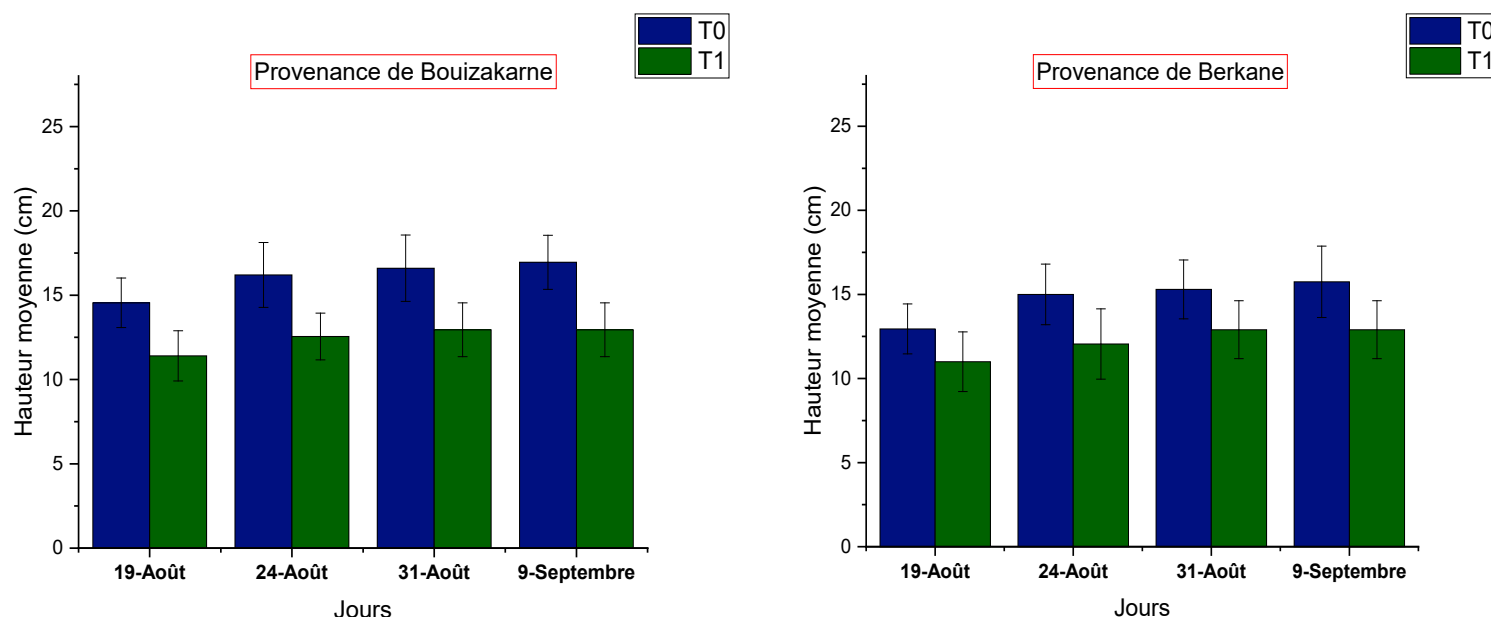
| Provenance  | Graine   | Coefficient de corrélation (r) |          |          |               |
|-------------|----------|--------------------------------|----------|----------|---------------|
|             |          | Hauteur                        | Diamètre | Feuilles | % Germination |
| Essaouira   | Masse    | 0,81                           | 0,8      | 0,85     | 0,85          |
|             | Longueur | -0,13                          | -0,06    | -0,07    | 0,13          |
|             | Diamètre | -0,19                          | -0,12    | -0,14    | -0,2          |
| Agadir      | Masse    | -0,22                          | -0,14    | -0,36    | -0,26         |
|             | Longueur | 0,17                           | -0,03    | -0,34    | 0,05          |
|             | Diamètre | -0,37                          | -0,49    | 0,28     | -0,54         |
| Bouizakarne | Masse    | -0,46                          | -0,55    | -0,28    | -0,2          |
|             | Longueur | -0,4                           | -0,3     | -0,57    | -0,49         |
|             | Diamètre | -0,5                           | -0,45    | -0,43    | -0,45         |
| Berkane     | Masse    | -0,91                          | -0,96    | -0,85    | -0,86         |
|             | Longueur | -0,72                          | -0,65    | -0,71    | -0,72         |
|             | Diamètre | -0,3                           | -0,29    | -0,14    | 0,19          |

L'effet de la taille et du poids des graines a été révélé par plusieurs auteurs Aziz et Shaukat, (2010) qui ont rapporté que le poids des graines a un effet significatif sur le taux de germination et la croissance de trois espèces (*Cleome viscosa*, *Digera muricata* et *Ipomoea indica*). La même observation a été révélée par Ly Mamadou et al., (2015) sur des provenances sénégalaises de *Jatropha curcas*. L'effet de la taille et du poids des graines sur la germination et la croissance des plantules pourrait s'expliquer par une teneur plus élevée en glucides et autres nutriments dans les graines lourdes et de grande taille (Lusk, 1995).

### 2.3 Hauteur des plants

La figure 15 représente l'effet du stress hydrique sur la croissance en hauteur des plants d'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels]. Le résultat obtenu montre que la croissance en hauteur des provenances de Bouizakarne et Berkane reste faible par rapport aux provenances d'Essaouira et Agadir. Durant la période de l'expérience, l'évolution de la croissance en hauteur pour la provenance d'Essaouira est passée de 19 à 22,45 cm pour T0, de 13,25 à 14,65 cm pour T1, avec un taux d'augmentation respectivement de 18% et 10%. Pour la provenance d'Agadir la croissance en hauteur est passée de 18,9 à 22,6 cm pour T0 (19%), de 14,8 à 16,3 cm pour T1 (10%). En revanche, pour la provenance de Bouizakarne, la croissance en hauteur n'a pas dépassé 16,95 cm pour T0 et 12,95 cm pour T1, avec un taux de croissance respectivement de 16% et 13% et enfin, la provenance de Berkane avec 12,95 à 15,75 cm pour T0 (21%), de 11 à 12,9 cm T1 (17%). En effet chez les plants stressés (T1), un ralentissement du taux de croissance en hauteur a été observé entre la première et la troisième mesure avec 10% (Essaouira et Agadir) ; 13% (Bouizakarne) et 17% (Berkane), puis la croissance reste constante (0%) jusqu'à la fin de l'expérience et ce pour les quatre provenances.





**Figure 15 :** Effet du stress hydrique sur l'évolution de la hauteur moyenne des plants d'arganier de quatre provenances.

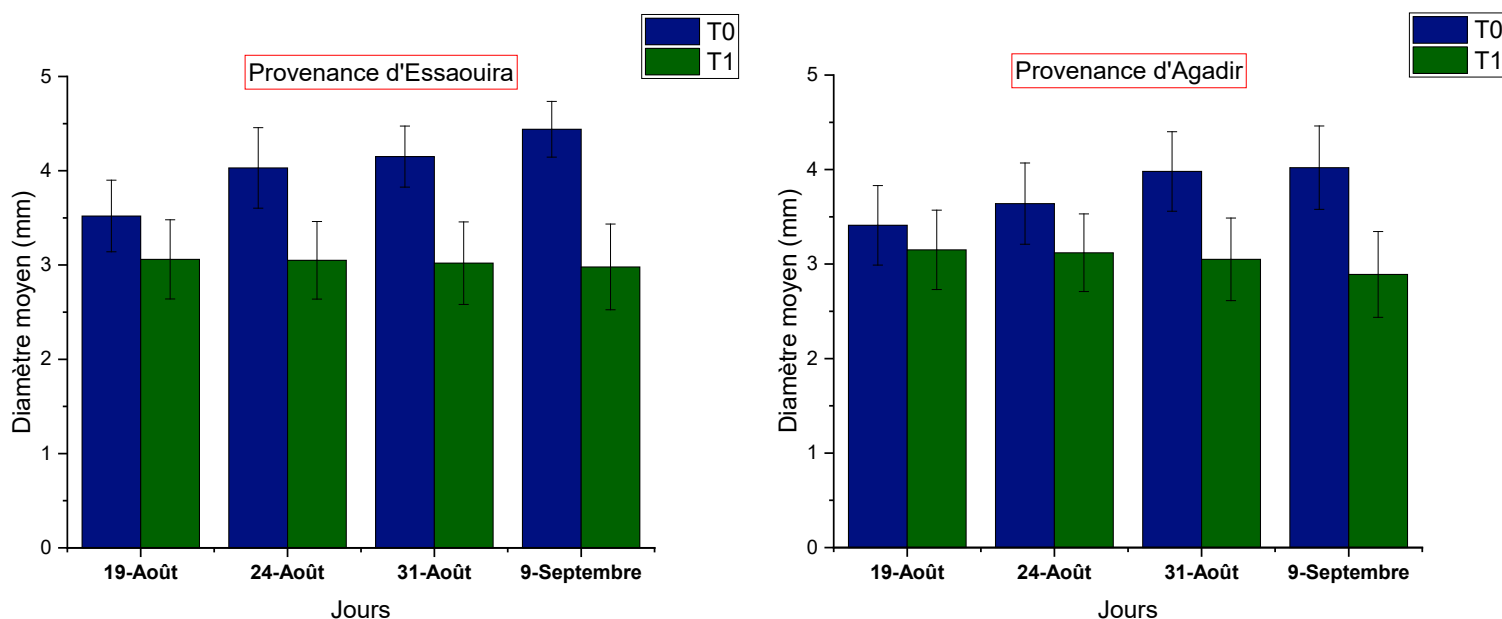
L'analyse des moyennes de la croissance en hauteur des tiges des deux traitements à l'aide du test t, montre une différence significative entre les traitements des plants témoins et les plants stressés avec une probabilité de  $p < 0,05$  pour chaque provenance (Tableau 3, Annexe 2).

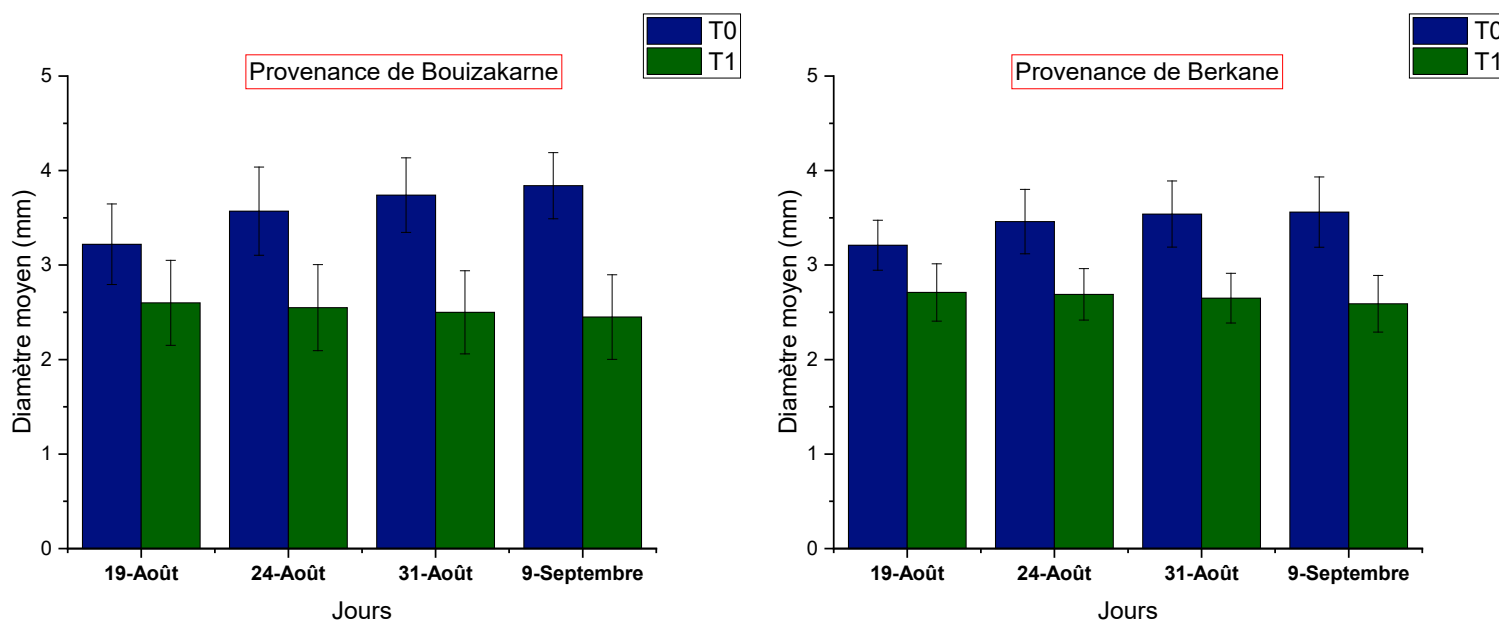
Reda Tazi et al., (2003) ont obtenu des résultats similaires chez l'arganier, en montrant une diminution de la croissance de l'appareil végétatif observée chez les jeunes plantules d'arganier suite à un stress hydrique. La même constatation a été révélée par Turner et al., (1986) et Ball et al., (1994) chez le cotonnier. Des effets similaires ont été notés par Harrouni et al., (1995) sur la croissance de l'appareil végétatif chez les plantules d'arganier du Sud-Ouest du Maroc soumises à un stress hydrique en plein champ. Selon Thakur et Rai, (1982) le déficit hydrique est un facteur restrictif de la croissance des végétaux qui entraîne un retard dans la croissance des plantes. Selon Aspinall, (1986) le stress hydrique provoque une réduction de la hauteur et d'un raccourcissement des entre-nœuds et une diminution du nombre de feuilles et de la surface des feuilles. Les mêmes résultats ont aussi été obtenus sur les plantes de cyprès et de cèdre de l'Atlas, ainsi que de pin maritime de montagne par Zine El Abidine et al., (2016).

## 2.4 Diamètre des plants

La figure 16 illustre les résultats de l'effet du stress hydrique sur la croissance du diamètre au collet des plants d'arganier. Selon cette figure, une réduction du diamètre au collet des plants stressés (T1) est observée pour toutes les provenances. Cette réduction est beaucoup plus importante chez les plants de la provenance d'Agadir avec un taux de 8%, suivi par la provenance de Bouizakarne avec une réduction de 5% et Berkane de 4%. Le faible taux de réduction a été observé chez la provenance d'Essaouira de 2,6%. En revanche, chez les plants témoins (T0), on constate que le taux de croissance du diamètre au collet a connu une augmentation importante de l'ordre de 26% (Essaouira), 17% (Agadir), 19% (Bouizakarne) et seulement 10% (Berkane).

L'analyse des moyennes de la croissance du diamètre en collet des deux traitements à l'aide du test t de student, montre une différence significative entre les deux lots (plants témoins et les plants stressés), avec une probabilité de  $p < 0,05$  pour chaque provenance (Tableau 3, Annexe 2).





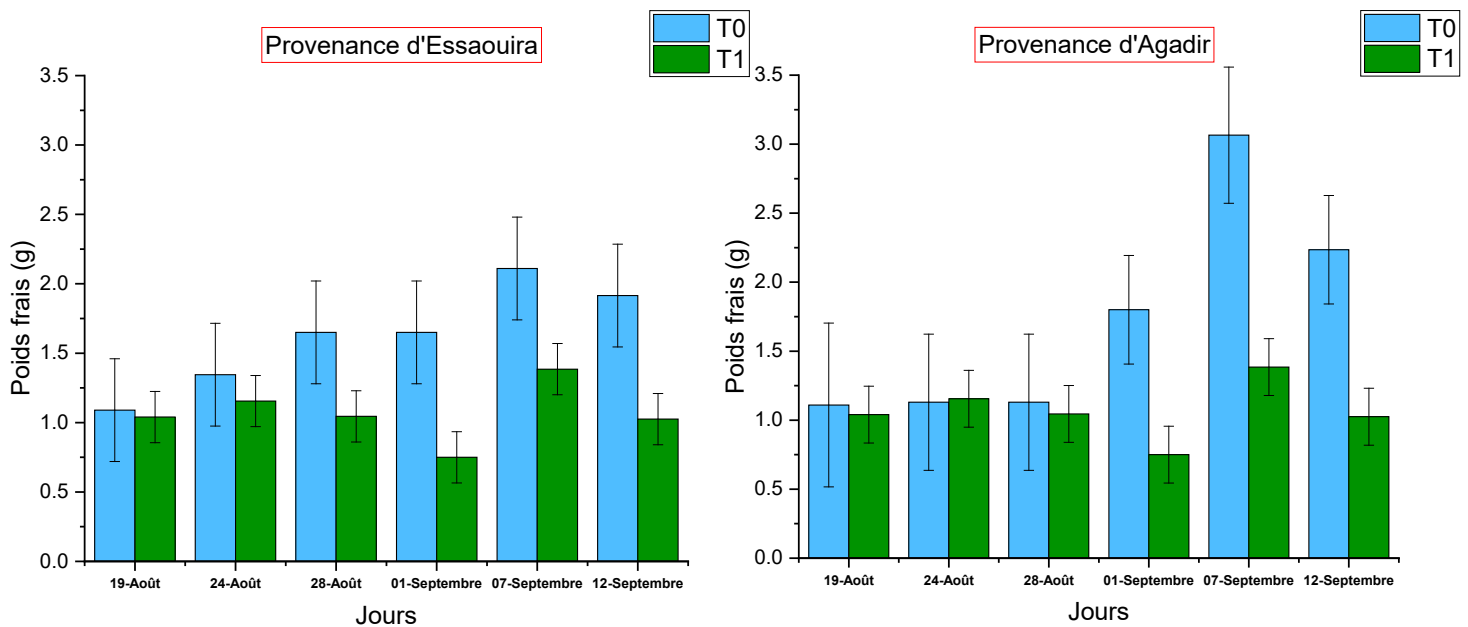
**Figure 16 :** Effet du stress hydrique sur l'évolution du diamètre au collet des plants d'arganier de quatre provenances.

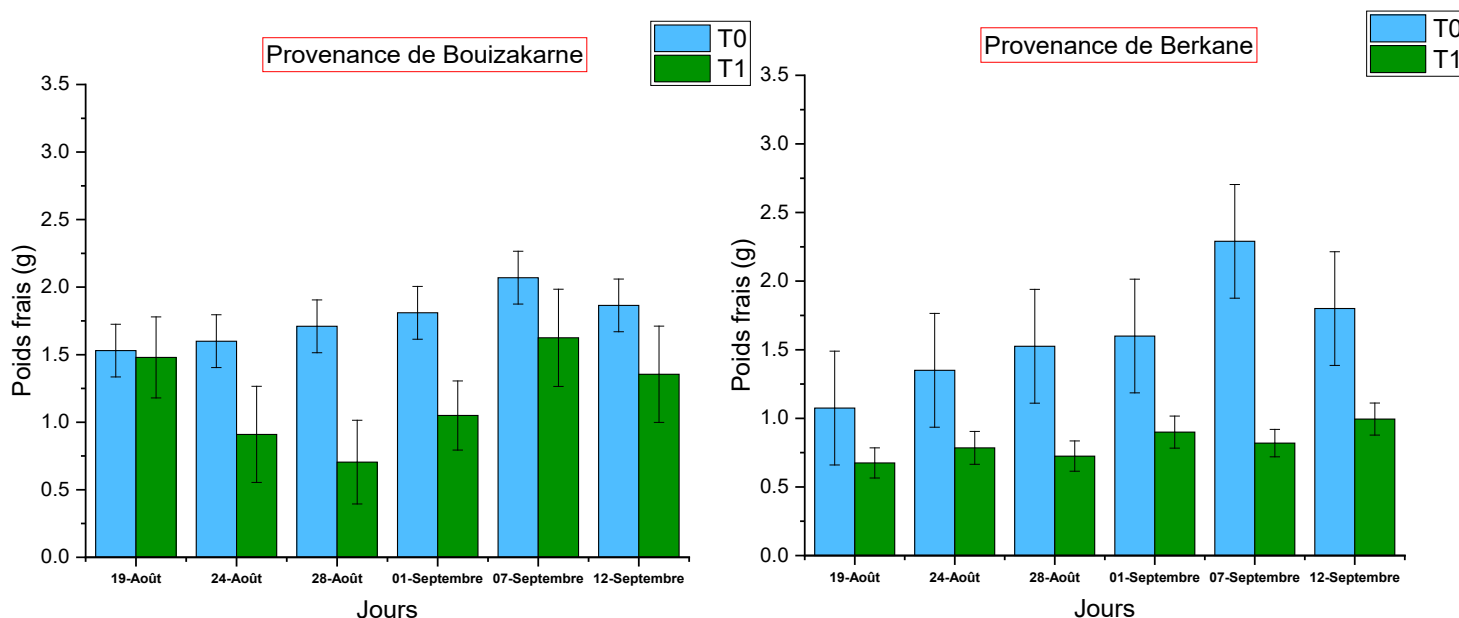
Ces résultats sont conformes avec les résultats d'autres chercheurs tels que Aussenac et al., (1983), Van Hees, (1997) et Thomas et Gausling, (2000) qui ont remarqué chez les plantes stressées, une diminution de la teneur relative en eau, et une réduction significative de la croissance en diamètre au collet et en hauteur des tiges. Selon Zine El Abidine et al., (2016), il a été démontré que la croissance du diamètre au collet de cèdre de l'Atlas a été progressivement réduite avec un stress hydrique prolongé pour atteindre 63,46% de réduction sous le traitement d'assèchement de 30 jours. La diminution de la croissance de l'appareil végétatif peut être expliquée par des perturbations de concentrations des régulateurs de croissance, en particulier de l'acide abscissique et des cytokinines (Termaat et al., 1985 ; Kuiper et al., 1990). Selon Zhu, (2001) la réduction de la croissance du système végétatif aérien est une capacité d'adaptation nécessaire à la survie des plantes exposées au stress abiotique. En effet, ce retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour lutter contre le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages sont irréversibles.

## 2.5 Poids frais des plants

L'analyse des figures 17 et 18 montre la variation de la production de biomasse fraîche des deux parties aérienne et racinaire dans les deux traitements en fonction du temps.

D'après ces figures, on constate que la biomasse fraîche des parties aériennes des plants T0 chez les quatre provenances augmente progressivement en fonction de la durée des traitements jusqu'à la 5<sup>ème</sup> mesure, suivi d'une diminution au niveau de la 6<sup>ème</sup> mesure. Cette augmentation est de l'ordre de 42% pour Essaouira ; 50% pour Agadir ; 17% pour Bouizakarne ; 40% pour Berkane. En revanche, la biomasse fraîche des plants stressés T1 montrent une baisse entre la 1<sup>ère</sup> et la 3<sup>ème</sup> mesure, suivie d'une légère augmentation entre la 4<sup>ème</sup> et la 5<sup>ème</sup> mesure, finissant par diminuer à la fin de l'expérience, de 10% pour Essaouira ; 2% pour Agadir ; 8% pour Bouizakarne et une augmentation de 39% pour Berkane.

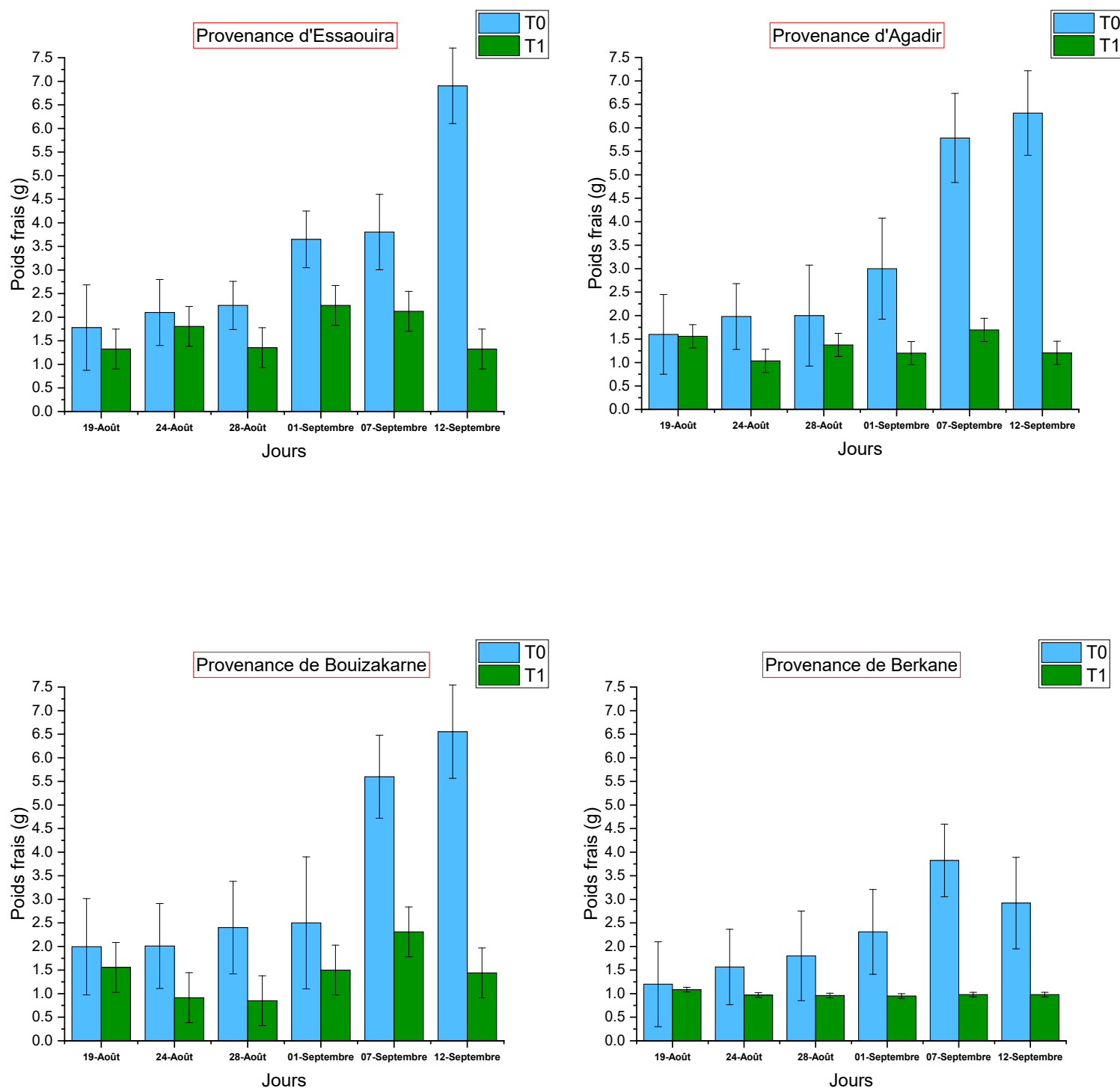




**Figure 17 :** Variation du poids frais de la partie aérienne sous différents traitements des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

Pour la partie racinaire, la figure 18 montre une augmentation importante de la biomasse fraîche et ce pour les quatre provenances. Chez les plants témoins T0 qui ont révélé une augmentation tout au long de la période de mesure pour atteindre des valeurs de 74% pour Essaouira ; 74% pour Agadir ; 69% pour Bouizakarne ; 58% avec une baisse observée en 6<sup>ème</sup> mesure pour Berkane. Par contre, les plants stressés T1 montrent une diminution chez Essaouira, Agadir et Bouizakarne au niveau des trois premières mesures, suivie d'une légère augmentation entre la 4<sup>ème</sup> et la 5<sup>ème</sup> mesure, et une re diminution à la fin de l'expérience pour atteindre une valeur très faible de l'ordre de 0 ; 23 ; 7% respectivement. Pour Berkane, la biomasse racinaire est restée constante tout au long de la période de mesure pour atteindre une valeur de 9% à la fin de l'expérience. La durée et le type de traitement influencent l'évolution des biomasses fraîches des deux parties, aériennes et racinaires.

L'analyse statistique des moyennes a révélé une différence significative entre T0 et T1 des deux parties (aérienne et racinaire) avec une probabilité au seuil de 5% pour chaque provenance (Tableau 4, Annexe 2).

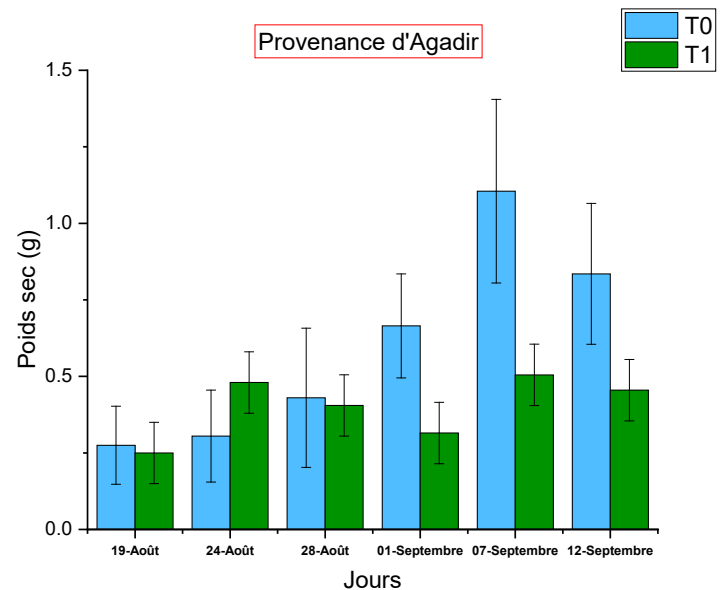
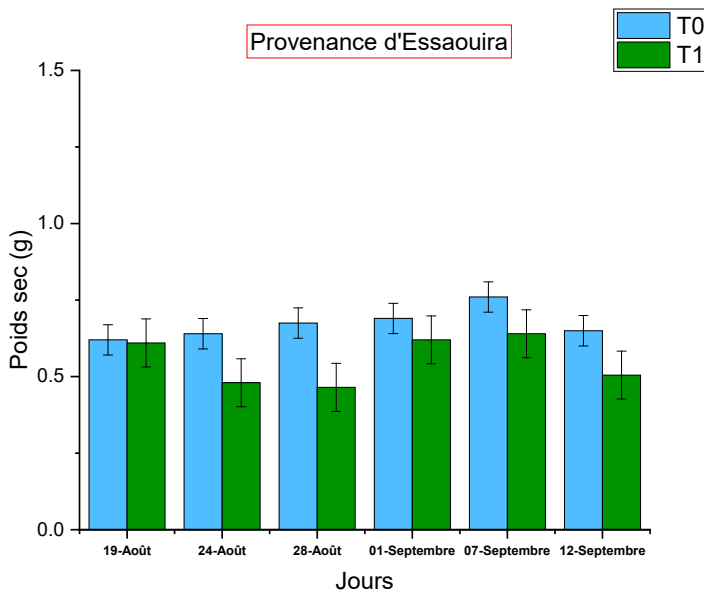


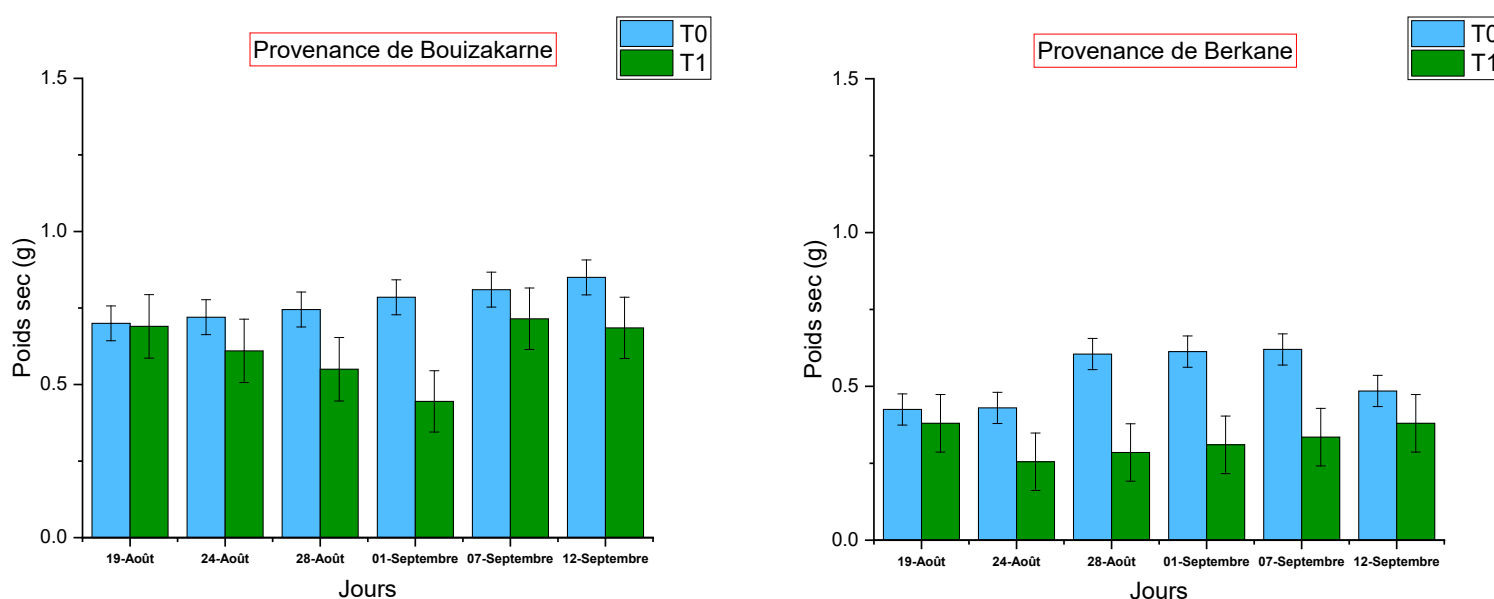
**Figure 18 :** Variation du poids frais de la partie racinaire sous différents traitements des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

## 2.6 Poids sec des plants

Pour le poids sec de la biomasse végétale (aérienne et racinaire), les mêmes résultats que le poids frais de la biomasse végétale, qui varie en fonction des régimes hydrique (Fig. 17 et 18).

D'après la figure 19, on remarque que la biomasse sèche aérienne des plants du traitement T0 a augmenté entre la 1<sup>ère</sup> mesure à la 5<sup>ème</sup> mesure avec une diminution au niveau de 6<sup>ème</sup> mesure. Cette augmentation de l'ordre de 4% pour Essaouira ; 67% pour Agadir ; 17% pour Bouizakarne ; 14% pour Berkane. Par ailleurs, les plants du traitement T1 ont subi d'une diminution entre la 1<sup>ère</sup> et la 4<sup>ème</sup> mesure, suivie d'une légère augmentation dans la 5<sup>ème</sup> mesure, finissant par une chute à la fin de l'expérience avec une valeur de 18% pour Essaouira ; 1% pour Bouizakarne ; 0% pour Berkane et une augmentation de 44% pour Agadir.

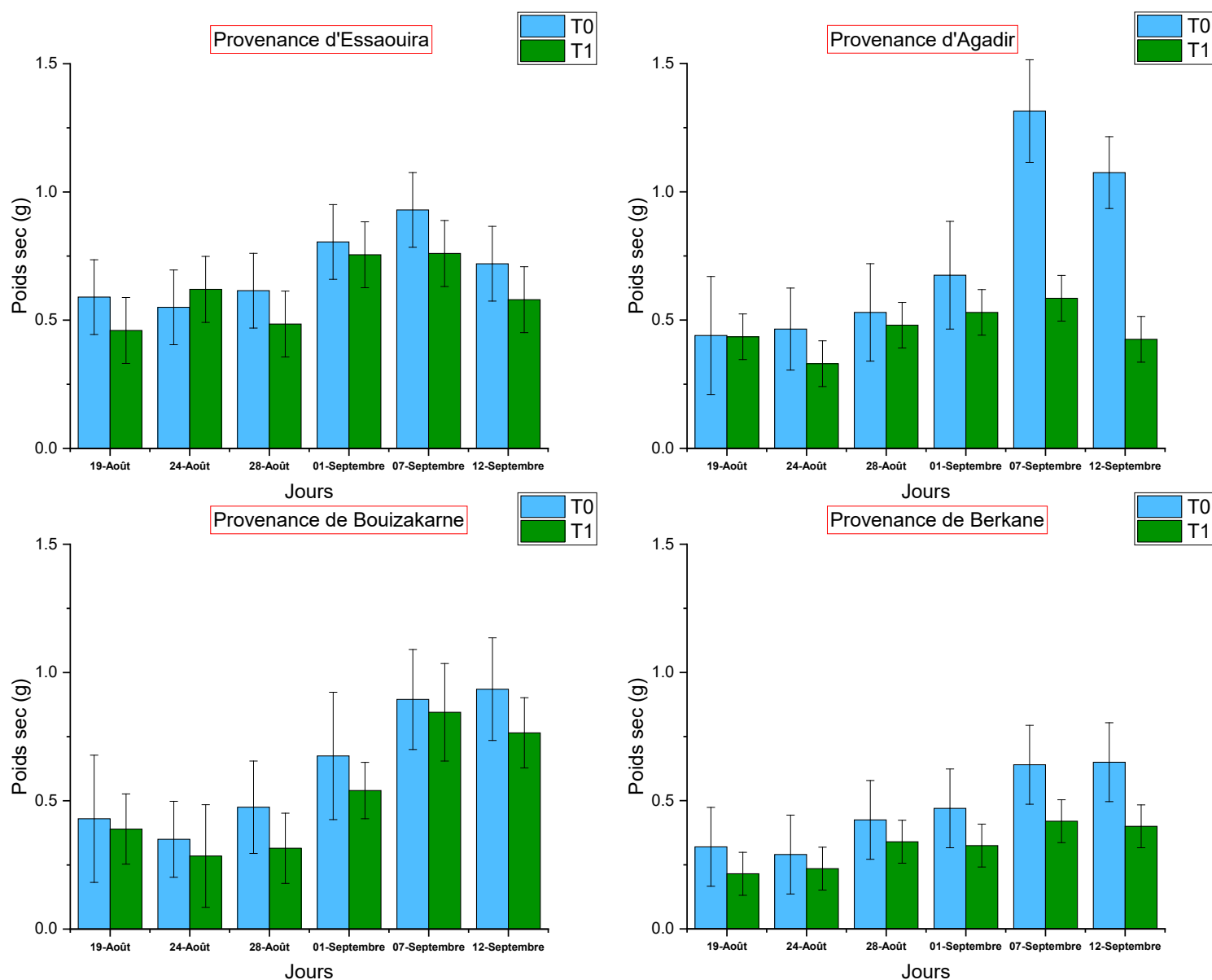




**Figure 19 :** Variation du poids sec de la partie aérienne sous différents traitements des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

À partir de la figure 20, nous constatons que le poids sec de la biomasse racinaire des plants du traitement T0 a augmenté entre la 1<sup>ère</sup> mesure à la 5<sup>ème</sup> mesure avec une diminution au niveau de 6<sup>ème</sup> mesure. Cette augmentation est de l'ordre de 18% pour Essaouira ; 56% pour Agadir ; 53% pour Bouizakarne ; 50% pour Berkane. En revanche, les biomasses sèches les plus faibles, ont été enregistrées chez des plants du traitement T1 avec une valeur de 21% pour Essaouira ; 0% pour Agadir ; 42% pour Bouizakarne ; 45% pour Berkane.

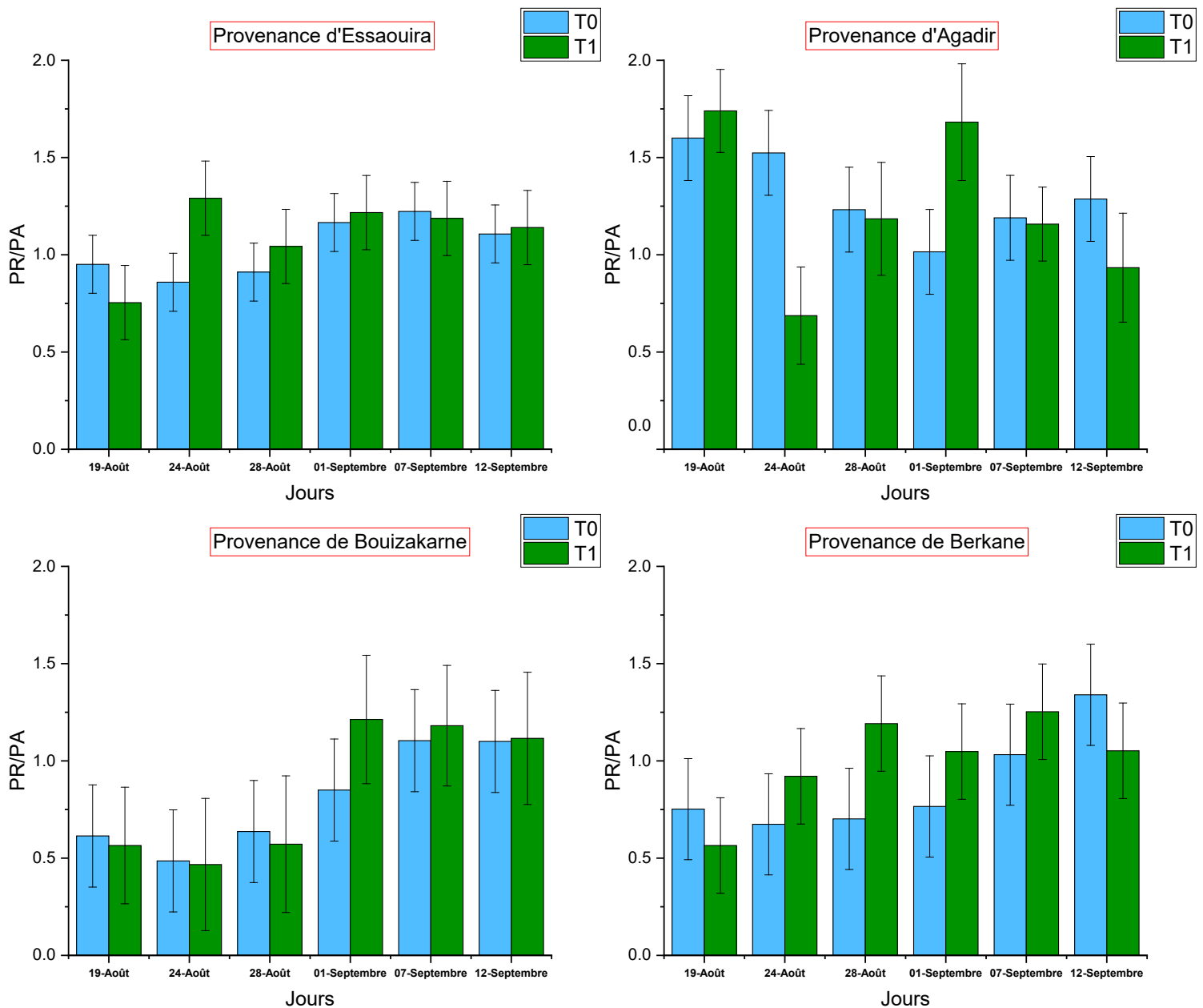
L'analyse statistique des moyennes, montre une différence significative entre les deux traitements des deux parties avec une probabilité au seuil de 5% pour chaque provenance (Tableau 5, Annexe 2).



**Figure 20 :** Variation du poids sec de la partie racinaire sous différents traitements des plants d'*Argania spinosa* chez les quatre provenances.

## 2.7 Biomasse sèche de la PR/PA

La figure 21 représente le rapport de biomasse sèche de la PR/PA en fonction de la durée des traitements. D'après les figures ci-dessous, on constate que ce rapport est variable entre les différents traitements, mais l'analyse statistique n'a pas révélé de différence significative entre T0 et T1 (Tableau 6, Annexe 2). Le rapport PR / PA est un bon indicateur de l'effet du stress hydrique sur les plantes, l'augmentation de ce rapport montre que la partie racinaire résiste mieux à l'effet de stress hydrique que la partie aérienne.



**Figure 21 :** Variation de rapport de biomasse sèche de la partie racinaire / partie aérienne dans les deux traitements en fonction du temps (jours) chez les quatre provenances.

L'analyse de la figure 21 a révélé que le stress hydrique a entraîné une diminution de la production de biomasse sèche de la partie aérienne. Ces résultats sont conformes avec les résultats obtenus par d'autres chercheurs tels que Zine El Abidine et al., (2016) qui ont montré chez le cèdre de l'Atlas, le pin maritime et le cyprès de l'Atlas une diminution de la biomasse en conditions de stress hydrique et la même constatation chez le blé selon Moayedi et al., (2010). Kimani et coll, (1994) ont montré qu'un stress hydrique sévère réduisait la biomasse sèche de *Cajanus cajan* de 34 à 54%. Albouchi et al., (2003) ont rapporté chez *Cassuarina glauca*, une diminution du poids sec des tiges liée à une diminution de la croissance en hauteur suite un stress hydrique.

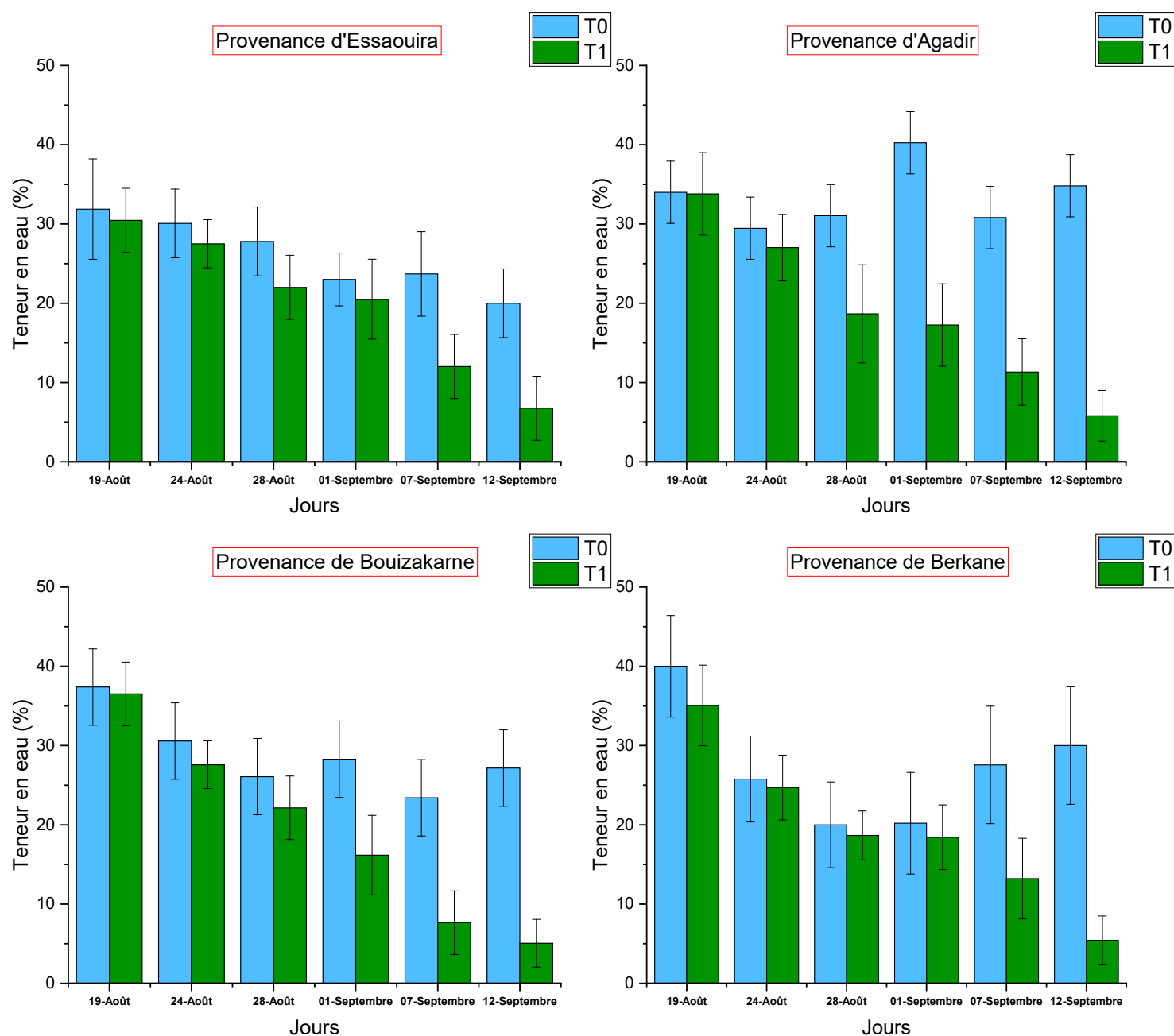
En ce qui concerne la biomasse de la partie racinaire, nous avons constaté que cette dernière a connu une augmentation durant la période du stress hydrique. L'insensibilité du développement racinaire au stress hydrique, a également été observé chez le pin maritime (Harfouche, 2003), et des plants de *Quercus suber*, *Quercus faginea* et *Quercus coccifera* soumis au déficit hydrique édaphique (Ksontini et al., 1998). Bajji, (1999) a montré que le système racinaire du blé dur est moins affecté par le stress hydrique que le système aérien conduisant à une augmentation du rapport système racinaire / partie aérienne. La croissance soutenue du système racinaire dans des conditions de stress serait un facteur de résistance au stress hydrique (Monneveux, 1997).

### 3 Paramètres physiologiques

#### 3.1 Teneur en eau du sol

La figure 22 représente l'évolution de la teneur en eau du sol en fonction du temps. D'après cette figure, on constate une baisse importante de la teneur en eau du sol des plants stressés T1 en comparaison avec les plants témoins. Cette baisse varie de 30% à 6% pour Essaouira ; 33% à 5% pour Agadir ; 36% à 5% pour Bouizakarne ; 35% à 5% pour Berkane.

L'analyse statistique de la teneur moyenne en eau du sol des deux traitements à l'aide du test t, a révélé une différence significative entre T0 et T1 au cours de l'expérience (Tableau 7, Annexe 2).



**Figure 22 :** Variation de la teneur en eau du sol en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances.

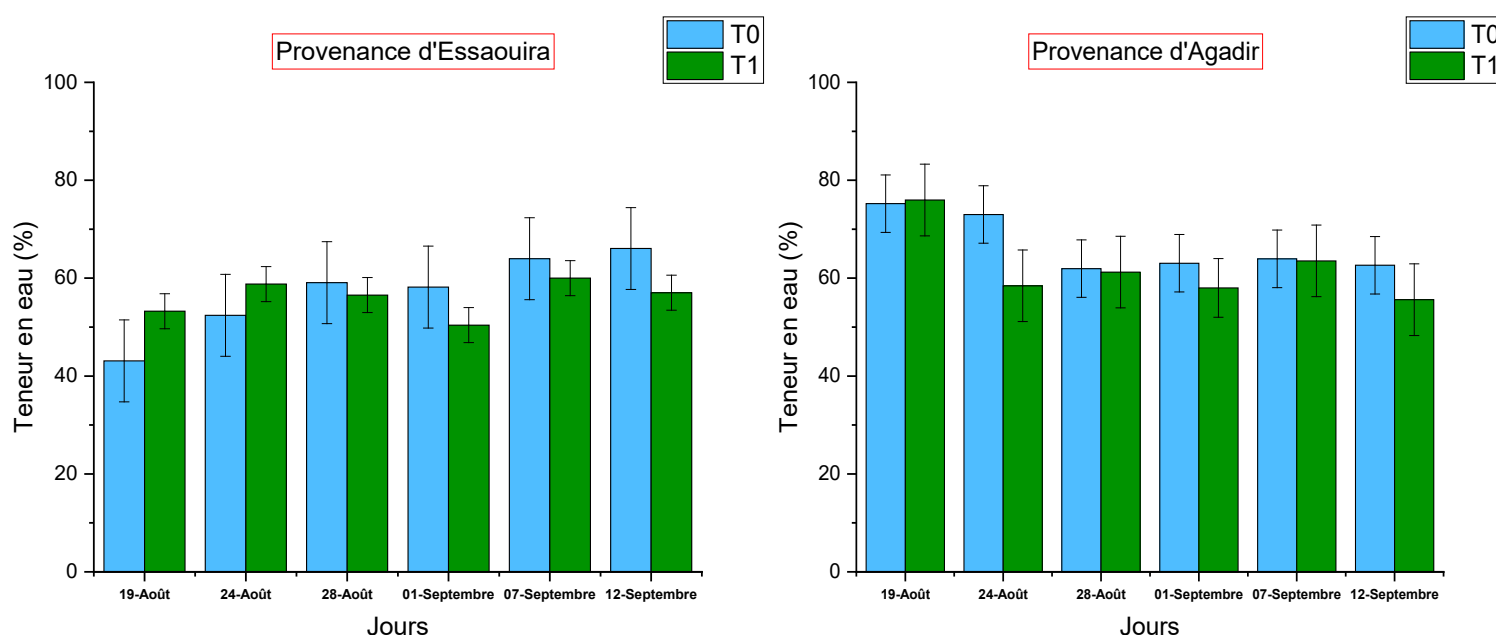
Ces résultats montrent que la prolongation de stress hydrique a significativement affecté la survie des plantes. La majorité des plantes produisent des modifications morphologiques et physiologiques qui leur permettent de survivre dans les régions de faible pluviométrie et où la teneur en eau des sols est faible (Hopkins, 2003). Cette diminution de la teneur en eau du sol est une conséquence évidente de l'arrêt total d'irrigation qui amène les plantes à affecter l'eau du sol

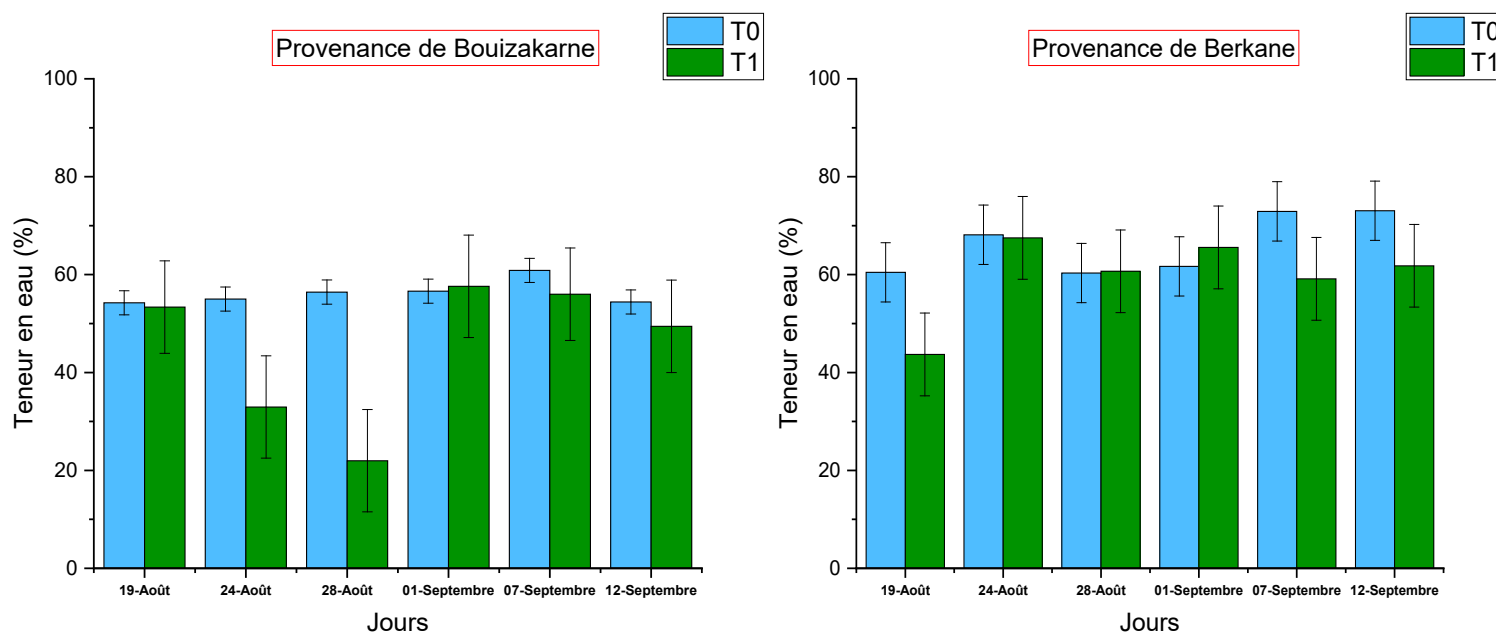
en formant une voie biologique pour le transport de l'eau du sol vers l'atmosphère à travers leur système racinaire (Wang et al., 2010).

### 3.2 Teneur en eau de la partie aérienne et racinaire

L'évolution de la variation de la teneur en eau pour la partie aérienne en fonction de la durée des traitements est représentée par la figure 23. D'après l'analyse des figures, on observe que l'effet du stress hydrique sur la teneur en eau de la partie aérienne se traduit par une légère diminution de ce paramètre chez les plants stressés T1 par rapport aux plants témoins et ce pour toutes les provenances. Pour les plants T1, la teneur en eau est passée de 53% à 57% à la fin de l'expérience pour la provenance d'Essaouira, de 75% à 55% pour Agadir, de 53% à 49% pour Bouizakarne et de 43% à 61% pour Berkane.

L'analyse des moyennes au seuil de 5% n'a pas révélé de différence significative de teneur en eau de la partie aérienne entre les deux régimes d'eau appliqués (Tableau 7, Annexe 2).

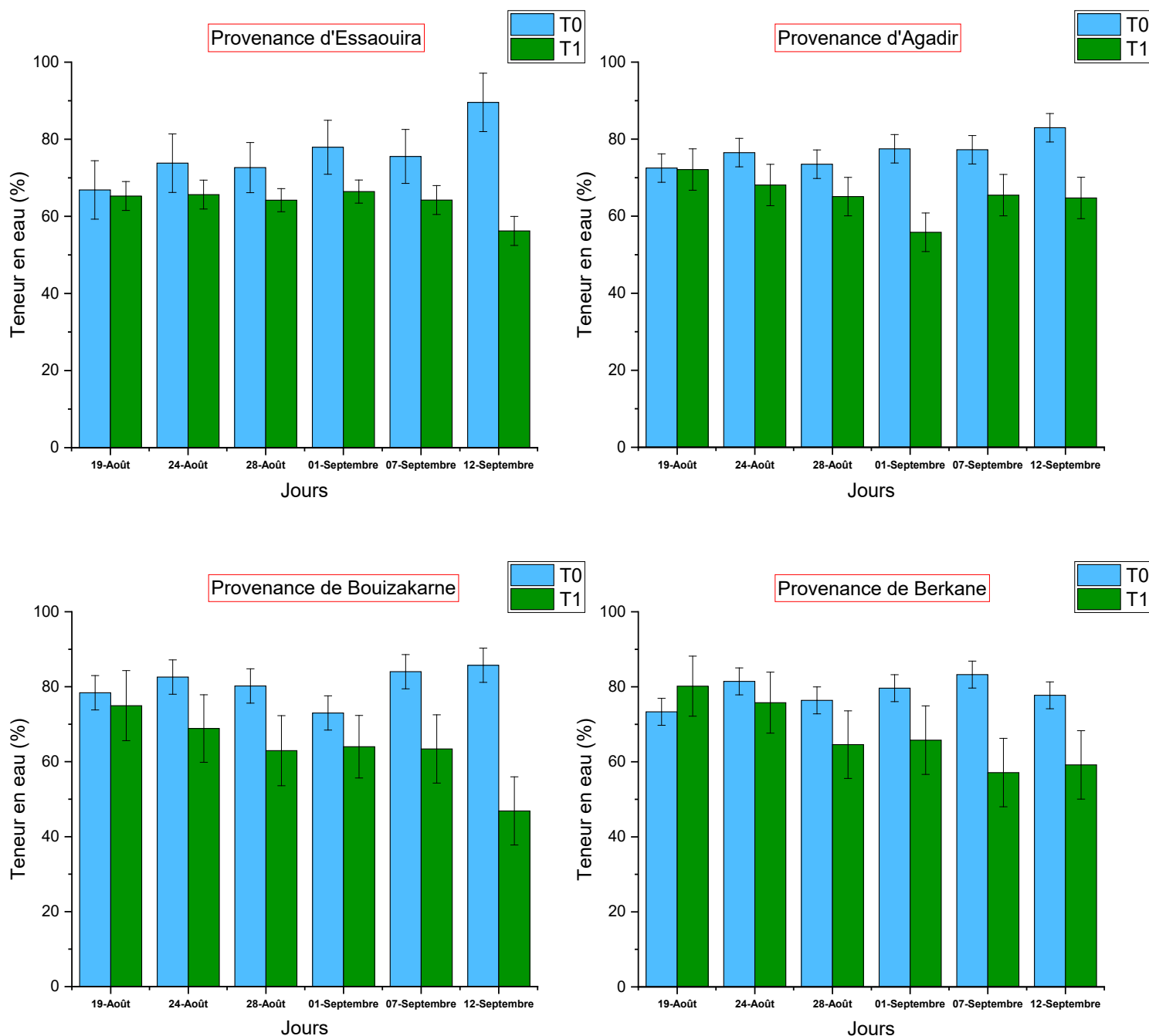




**Figure 23 :** Variation de la teneur en eau de la partie aérienne en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances.

Les résultats obtenus en figure 24, montrent l'évolution de la variation de la teneur en eau pour la partie racinaire en fonction du temps. Nous observons d'après cette figure que la teneur en eau diminue légèrement chez les plants stressés T1 par rapport aux plantes témoins et ce pour toutes les provenances. Cette baisse du début à la fin de l'expérience est de l'ordre de 56% pour Essaouira, 64% pour Agadir, 46% pour Bouizakarne et 59% pour Berkane.

L'analyse statistique des moyennes au seuil 5% montre qu'il existe une différence très significative entre T0 et T1 sur la teneur en eau de la partie racinaire au cours de l'expérience chez les quatre provenances (Tableau 7, Annexe 2).



**Figure 24 :** Variation de la teneur en eau de la partie racinaire en fonction de la durée des traitements chez les quatre provenances.

Ces constatations sont cohérentes avec les résultats obtenus par Fahmi et al., (2011). Ces auteurs ont rapporté qu'en présence de stress hydrique, la teneur relative en eau des feuilles *d'argania spinosa* passe de 55,09% à 77,82%, cette augmentation est due à une fermeture progressive des

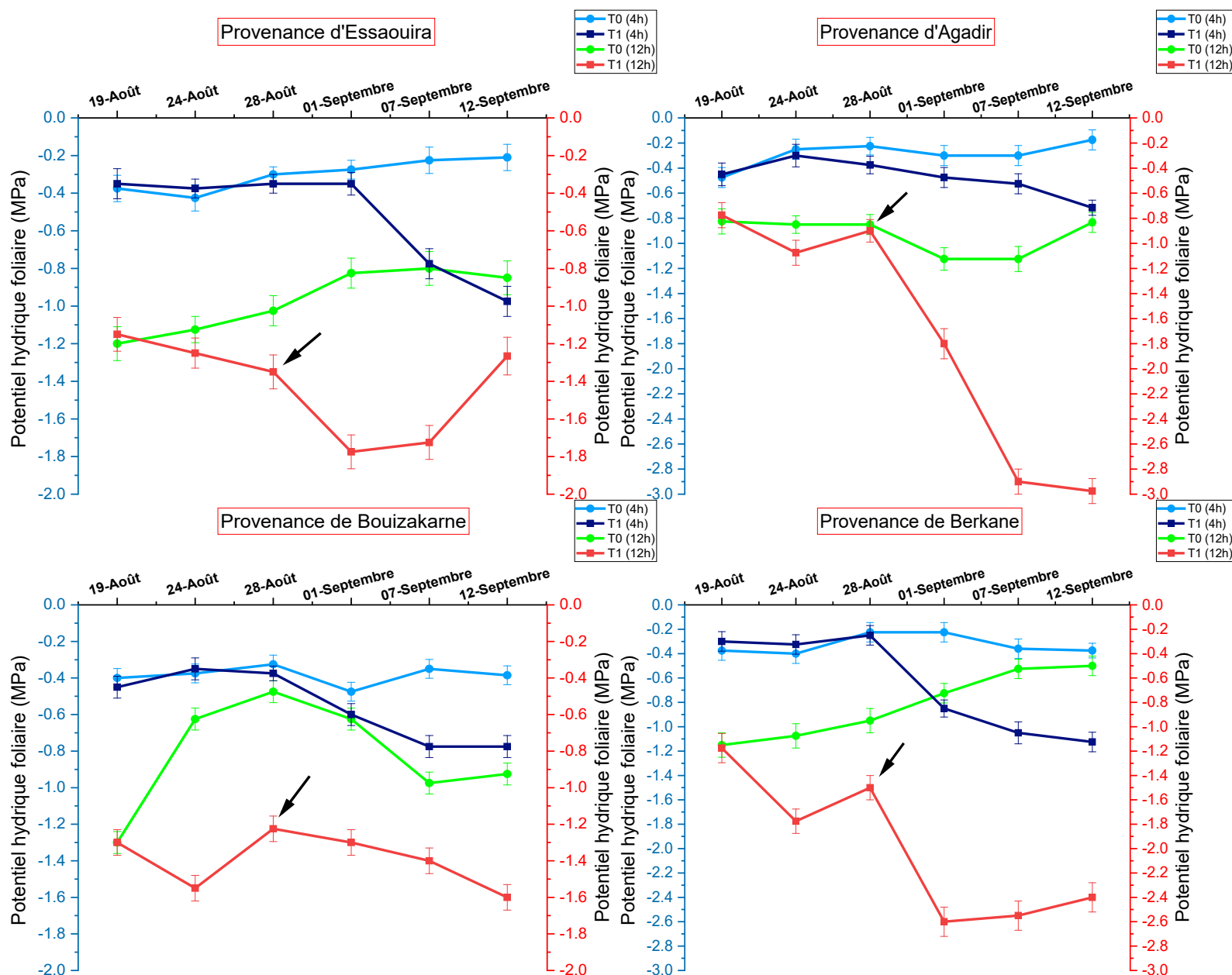
stomates, ce qui permet de maintenir la turgescence foliaire de la plante pour tolérer la déshydratation. Selon Berka et Aïd, (2009) l'accumulation de sucres actifs solubles contribue au maintien de la teneur en eau relative, élevée dans les feuilles des plantes d'arganier pendant le stress hydrique. Une diminution de la teneur en eau de la plante se traduit immédiatement par une réduction de la croissance en dimension avant même que la photosynthèse ne soit affectée (Turner, 1996). El Aboudi et al., (1991) ont montré que chez l'arganier, pendant les périodes de sécheresse, la croissance de certains rameaux diminue.

Nous avons remarqué chez les plants stressés une augmentation de la teneur en eau au niveau des racines en comparaison avec la partie aérienne. Ce résultat est conforme avec les résultats obtenus par Bajji, (1999) qui a montré que la partie racinaire est moins affectée par le stress hydrique que la partie aérienne. En effet, lorsque le sol s'assèche en surface, les racines ont tendance à s'enfoncer plus profondément dans le sol à la recherche d'eau (El Aboudi, 1990). Cette croissance en condition de stress serait un facteur de résistance au stress hydrique selon Monneveux, (1997). L'étude du potentiel hydrique du sol à différentes profondeurs a montré que les racines de l'arganier ont la capacité de puiser l'eau et de la préserver dans ses réservoirs internes, d'où sa résistance à la sécheresse (El Aboudi, 1990).

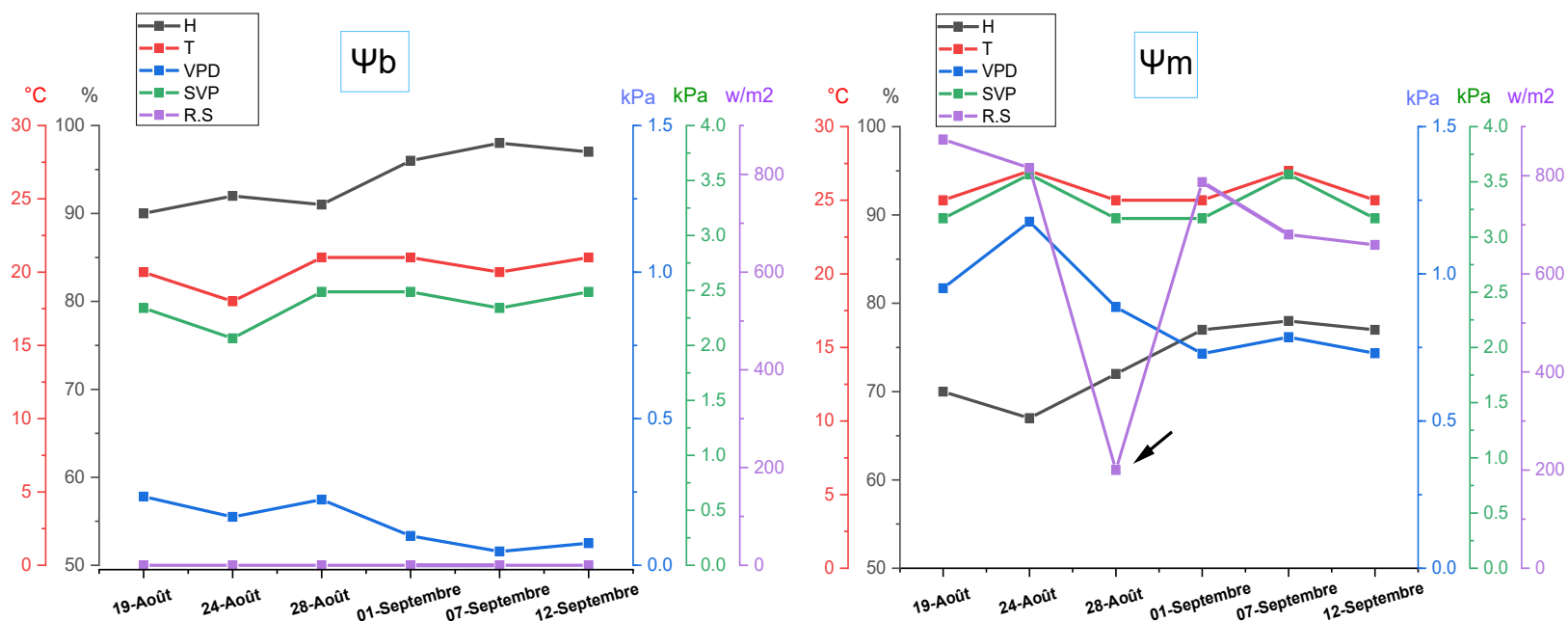
### 3.3 Potentiel hydrique foliaire et paramètres météorologiques

Les résultats de l'effet du stress hydrique sur le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ) chez les quatre écotypes d'arganier en fonction du temps, sont présentés dans la figure 25. L'analyse de la figure 25 a montré qu'au début de l'expérience le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) est légèrement différent entre les deux lots (T0 et T1) et ce pour toutes les provenances. Le tableau 2 montre la différence de potentiel hydrique de base entre les deux traitements T0 et T1, elle est de -0,05 MPa pour les provenances de Bouizakarne et de 0,07 MPa pour le lot de Berkane, alors qu'elle est de 0,02 MPa pour les provenances Agadir et Essaouira. En revanche, à la fin de l'expérience l'écart devient très important, il est de l'ordre de -0,76 MPa pour la provenance d'Essaouira, de -0,54 MPa pour la provenance de d'Agadir, de -0,37 MPa pour la provenance de Bouizakarne et de -0,75 MPa pour la provenance de Berkane. Quant au potentiel hydrique minimum ( $\Psi_m$ ), la figure 26 a montré qu'au début de l'expérience les plants des deux traitements utilisés (T0 et T1) ont enregistré presque les mêmes valeurs du potentiel hydrique minimal, et ce pour toutes les provenances. En revanche, à partir de la deuxième mesure et jusqu'à

la fin de l'expérience, le potentiel hydrique minimal du lot T1 a fait une chute importante et l'écart devient très marqué entre les lots T0 et T1. La différence entre le potentiel hydrique minimum de T1 et de T0 est de l'ordre de -0,41 MPa pour la provenance d'Essaouira, de -2,14 MPa pour le lot d'Agadir, de -0,68 MPa pour le lot de Bouizakarne -1,9 MPa pour la provenance de Berkane.



**Figure 25 :** Evolution du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ) chez les quatre écotypes d'*A. spinosa* en fonction du temps (jours). (▲: Jour brumeux)



**Figure 26 :** Variation des paramètres climatiques en fonction du temps (jours). (↙ : Jour brumeux)

Pour les quatre écotypes stressés, on constate que le potentiel hydrique foliaire minimum ( $\Psi_m$ ) le plus négatif est celui enregistré pour les provenances d'Agadir et Berkane. Les provenances d'Essaouira et Bouizakarne semblent être les plus adaptées au déficit hydrique avec un écart moins important.

**Tableau 2 :** Ecart entre le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ) chez les quatre écotypes d'arganier.

| Provenances | Début de l'expérience |                       | Fin de l'expérience   |                       |
|-------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
|             | $\Psi_{b1}-\Psi_{b0}$ | $\Psi_{m1}-\Psi_{m0}$ | $\Psi_{b1}-\Psi_{b0}$ | $\Psi_{m1}-\Psi_{m0}$ |
| Essaouira   | 0,02                  | 0,05                  | -0,76                 | -0,41                 |
| Agadir      | 0,02                  | 0,05                  | -0,54                 | -2,14                 |
| Bouizakarne | -0,05                 | 0,00                  | -0,37                 | -0,68                 |
| Berkane     | 0,07                  | -0,02                 | -0,75                 | -1,9                  |

L'augmentation du potentiel hydrique minimum de la journée du 28 août de toutes les provenances s'explique par une baisse spectaculaire du rayonnement solaire (RS), du déficit de pression de

vapeur (VPD), et d'une augmentation de l'humidité de l'air (H). La même observation concerne également la journée de 12 septembre qui se caractérise par une légère augmentation du potentiel hydrique minimal suite à une faible baisse du déficit de pression de vapeur (VPD), du rayonnement solaire (RS) et d'une légère augmentation de l'humidité de l'air (H) au moment de la mesure (Fig. 26). La diminution du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) s'explique par l'augmentation de la transpiration suite à l'ouverture des stomates sensibles au déficit de pression de vapeur (VPD), ainsi qu'au rayonnement solaire. La baisse progressive du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) de 8h à 12h serait liée à l'augmentation du rayonnement solaire pendant cette période de la journée et qui conduit à une augmentation de la transpiration et au déficit de pression de vapeur à l'interface feuille-air (Diakite, 1995).

L'analyse statistique des moyennes du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) et minimum ( $\Psi_m$ ), a révélé une différence significative ( $P < 0,05$ ) entre T0 et T1 au cours de l'expérience (Tableau 8, Annexe 2).

D'après Chakhchar, (2015) de nombreux facteurs expérimentaux peuvent influencer les réponses des feuilles à la sécheresse comme l'état de la plante (nutrition, âge, etc.), les conditions édaphiques (aération, teneur en ions, type de sol, humidité du sol, etc.), et les facteurs atmosphériques (température de l'air, irradiation, déficit de pression de vapeur atmosphérique, etc.). Selon Díaz-Barradas et al., (2010) cette espèce est une plante extrêmement résistante à la sécheresse de la famille des Sapotacées. La réduction du potentiel hydrique a été détectée en la considérant comme une réponse physiologique évidente au stress hydrique. Dans la présente étude, nous avons montré que tous les écotypes d'*A. spinosa* stressés présentaient des différences significatives de potentiel hydrique par rapport aux plants témoins. Lorsque le stress devient plus sévère, le potentiel hydrique de base et minimum baisse chez les plantes stressées. Nos résultats sont en accord avec les résultats de plusieurs études telles que Acherar et al., (1991) et Rejeb et al., (1991) qui ont montré que le potentiel hydrique foliaire atteint des valeurs très négative lorsque les plants sont soumis à un stress hydrique et chez l'arganier selon Chakib et al., (2015) ; Chakhchar, (2015) et Soufiani et al., (2019). Le maintien d'un faible potentiel hydrique chez les plantes est lié à leur capacité à continuer à extraire l'eau du sol et à la capacité de limiter la perte d'eau par transpiration (Turner et al., 2001). El Aboudi, (1990) a montré que l'arganier pratique trois stratégies pour résister au stress hydrique : la stratégie de tolérance dû à son système racinaire profond, la stratégie

d'évitement par la fermeture précoce le matin de ses cellules stomatiques en cas de sécheresse pour limiter une grande perte en eau et enfin la stratégie d'échappement qui se manifeste par une chute des feuilles en cas de sécheresse aiguë (canicule). En effet, la diminution de la conductance stomatique de l'arganier pendant la saison sèche résulte d'une limitation de l'ouverture des stomates (El Aboudi et al., 1991 ; Berka et Aïd, 2009). Cette sensibilité stomatique aux conditions stressantes indique la présence de stomates hautement fonctionnels (Chakhchar et al., 2019). Peltier et al., (1992) ont parlé d'une éventuelle participation de réservoirs internes dans la régulation du déficit hydrique foliaire pendant la saison sèche. Nouaim et al., (1991) parlent de l'existence d'une association symbiotique entre les racines de l'arganier et les champignons mycorhiziens possédant vésicules et arbuscules, jouant probablement un rôle dans la résistance de l'arbre à la sécheresse en même temps, favorisant une meilleure nutrition hydrique et minérale.

### **3.4 Corrélation de potentiel hydrique foliaire avec des paramètres climatiques**

La corrélation entre le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) et les paramètres climatiques (VPD, humidité, température, SVP et rayonnement solaires) en fonction du temps (jours) est illustrée dans le tableau 3. D'après le tableau, nous avons noté que les moyennes du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_L$ ) sont corrélées négativement avec les moyennes de température, de rayonnement solaire, de SVP et de déficit de pression de vapeur dans l'air (VPD) chez les plants stressés pour chaque écotype. La meilleure corrélation a été observée avec le déficit de pression de vapeur dans l'air (VPD), de -0,89 (T1) pour Essaouira ; de -0,85 (T1) pour Agadir ; de -0,64 (T1) pour Bouizakarne et de -0,87 (T1) pour Berkane, suivi avec la température, de -0,88 (T1) pour Essaouira ; de -0,72 (T1) pour Agadir ; de -0,44 (T1) pour Bouizakarne et de -0,72 (T1) pour Berkane. La corrélation négative entre le potentiel hydrique et les paramètres climatiques (température, rayonnement, SVP et VPD) s'explique par la diminution du potentiel hydrique et l'augmentation des paramètres climatiques, avec une variation opposée et une intensité similaire.

**Tableau 3 :** Mesures du coefficient de corrélation de potentiel hydrique foliaire avec des paramètres climatiques.

| Provenance  | Lot | Coefficient de corrélation (r) |        |           |           |                         |
|-------------|-----|--------------------------------|--------|-----------|-----------|-------------------------|
|             |     | H (%)                          | T (°C) | VPD (kPa) | SVP (kPa) | R.S (w/m <sup>2</sup> ) |
| Essaouira   | T0  | 0,97                           | 0,88   | 0,95      | 0,7       | -0,1                    |
|             | T1  | -0,97                          | -0,88  | -0,89     | -0,82     | -0,17                   |
| Agadir      | T0  | -0,36                          | -0,35  | 0,33      | -0,35     | -0,42                   |
|             | T1  | -0,91                          | -0,72  | -0,85     | -0,65     | -0,1                    |
| Bouizakarne | T0  | -0,08                          | 0,14   | 0,13      | 0,19      | -0,65                   |
|             | T1  | -0,73                          | -0,44  | -0,64     | -0,47     | -0,32                   |
| Berkane     | T0  | 0,96                           | 0,87   | 0,94      | 0,68      | -0,23                   |
|             | T1  | -0,95                          | -0,72  | -0,87     | -0,67     | -0,17                   |

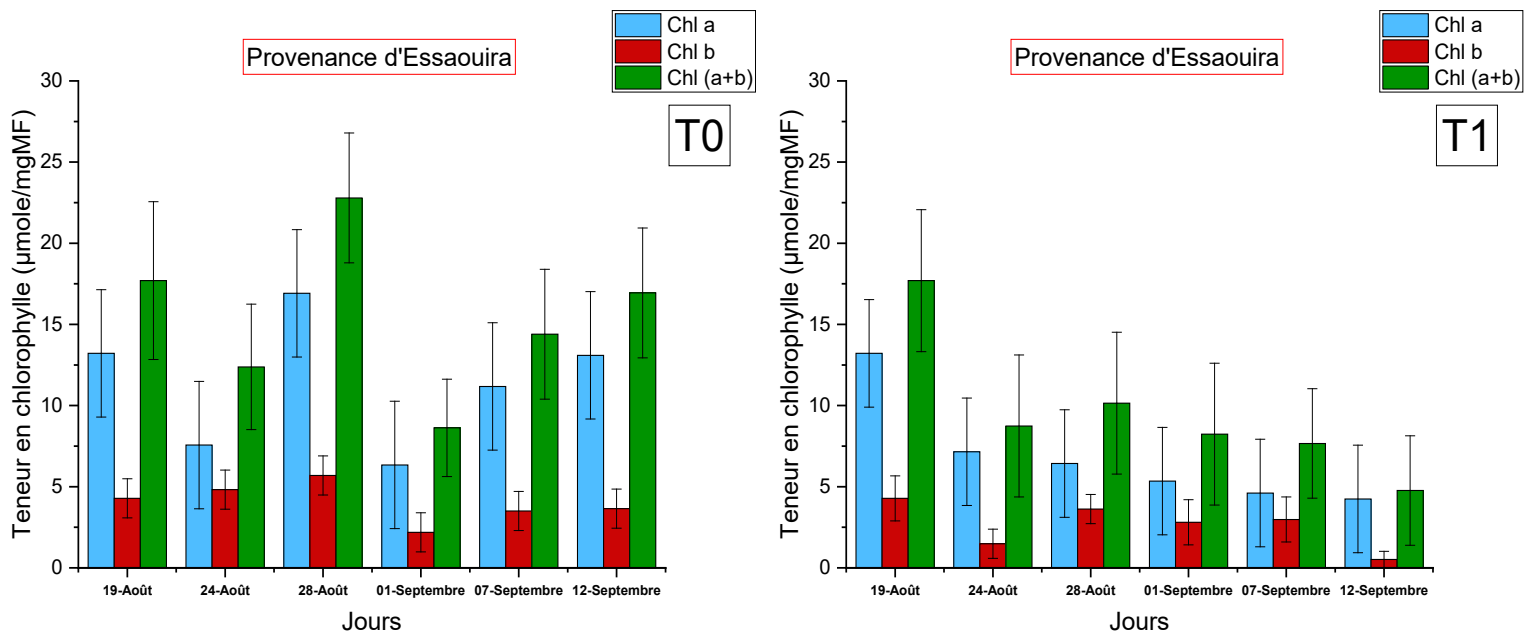
Ces résultats montrent que la diminution du potentiel hydrique pendant la journée est principalement due à l'augmentation des paramètres climatiques (VPD, température, SVP et rayonnement). Ce résultat est conforme avec les résultats obtenus par Ben Aïssa et al., (2000) qui ont fait des corrélations entre les mesures journalières du potentiel hydrique foliaire et de la transpiration avec des facteurs microclimatiques (VPD, température, humidité relative, rayonnement et vent) chez le pommier en verger. Selon El Aboudi, (1990) et Barradas et al., (2013) la conductance stomatique (gs) chez l'arganier au cours de l'été était sensible au déficit de pression de vapeur (VPD) et la fermeture stomatique s'est produite à plus de 30 mbar de VPD. La transpiration augmente en fonction de l'élévation de température ou du VPD jusqu'à l'atteinte d'un maximum suivi d'une diminution progressive qui confirme que la transpiration s'arrête dans les conditions de hautes températures et de demande climatique sévère (Ben Aïssa et al., 2000). D'après Fabienne, (2002) l'augmentation de VPD de 12 à 26 mb entraîne pour toutes les espèces une diminution de la conductance stomatique et de l'assimilation nette du CO<sub>2</sub> pour limiter la perte d'eau. La fermeture stomatique en réponse à l'augmentation du VPD a souvent été décrite (Sandford et Jarvis, 1986 ; Grantz, 1990 ; El Aboudi, 1990 ; Darlington et al, 1997).

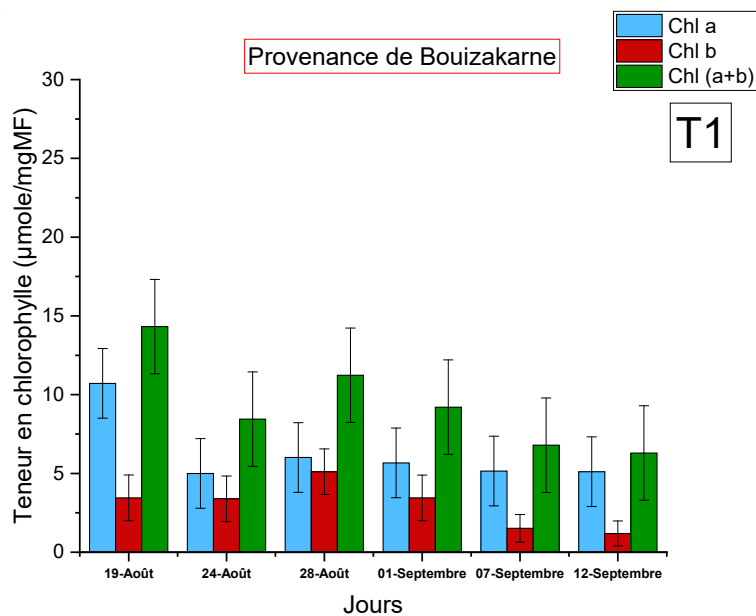
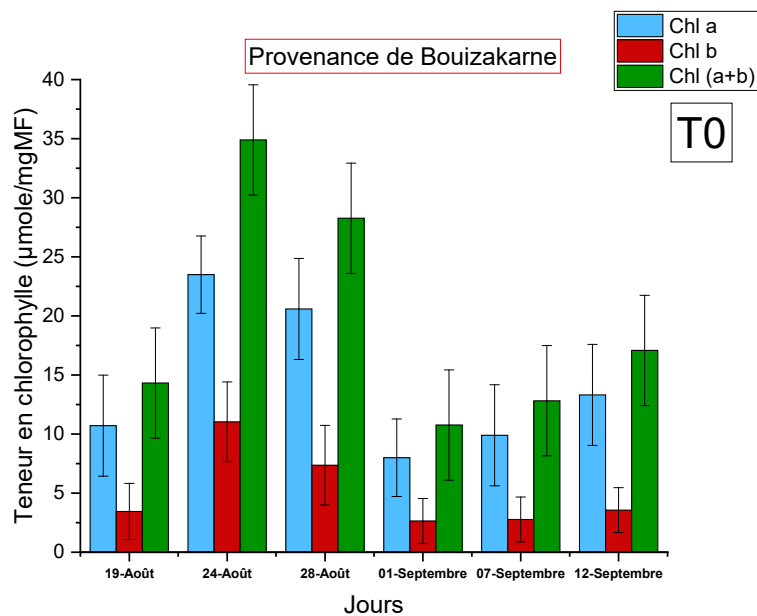
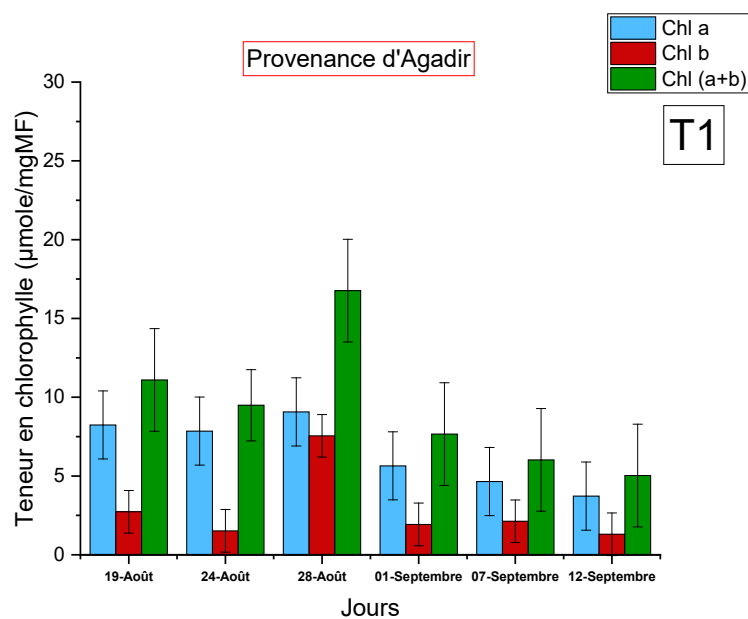
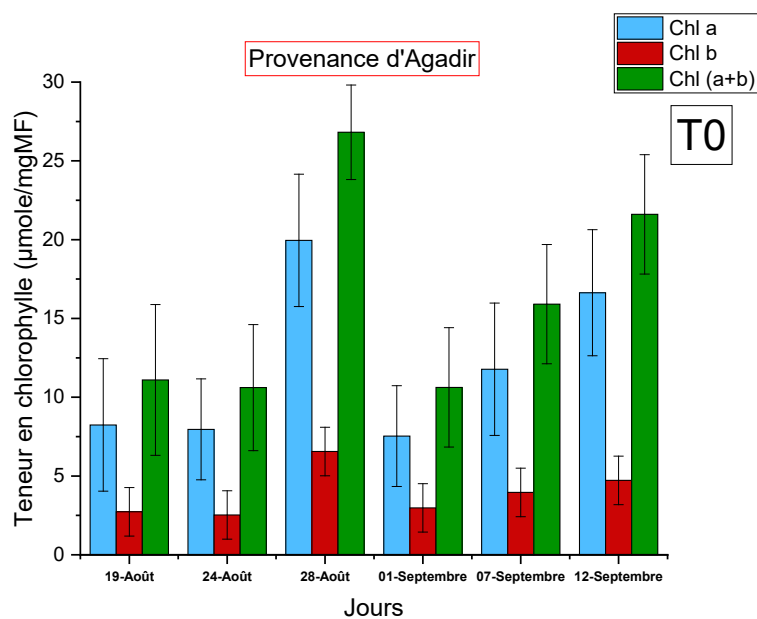
## 4 Paramètres biochimiques

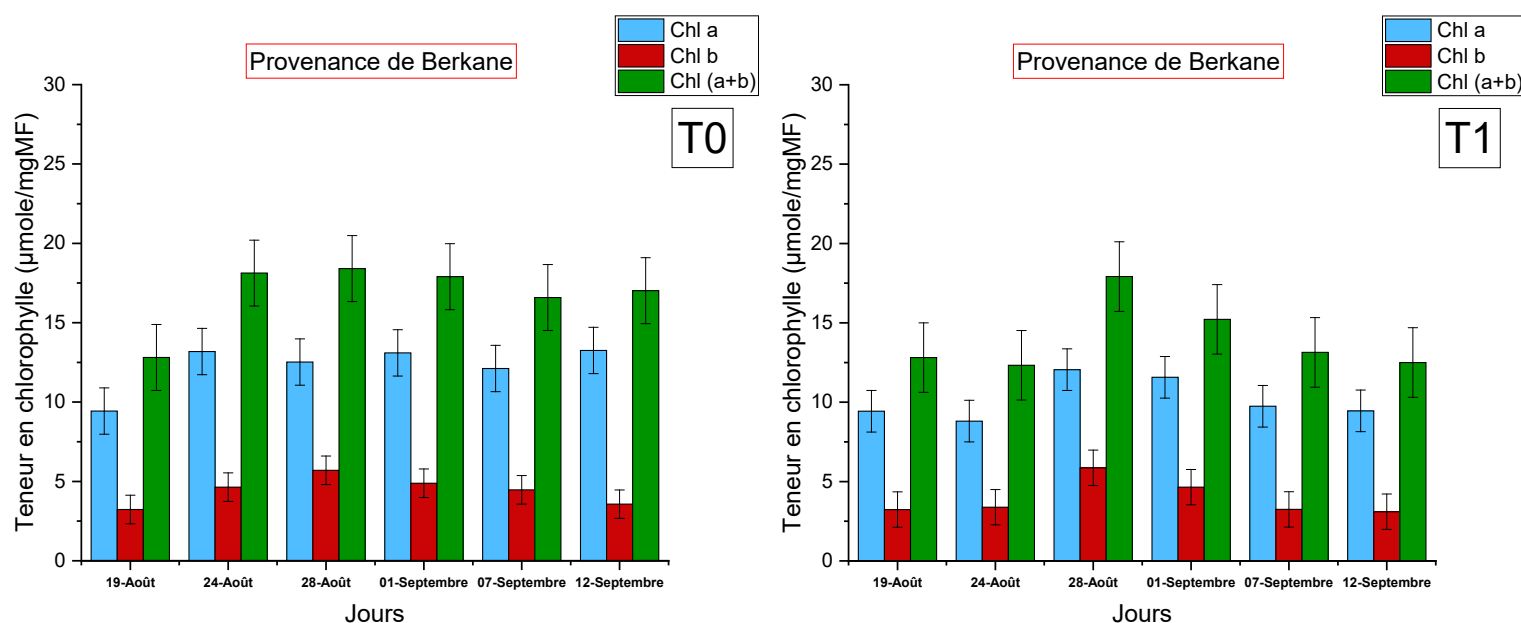
### 4.1 Teneur en chlorophylles

Les résultats de la figure 27 montrent la variation de la teneur moyenne en chlorophylle (a, b et totale) des feuilles de l'arganier chez quatre écotypes en fonction du temps (jours) et du type de traitement.

Sous l'effet du stress hydrique, la teneur en chlorophylle (a) et totale subit une diminution significative chez les plants du traitement T1 avec une diminution entre la 1<sup>ère</sup> et la 2<sup>ème</sup> mesure, suivie d'une légère augmentation dans la 3<sup>ème</sup>, finissant par diminuer à la fin de l'expérience, avec une réduction de 60% (Chl a+b) et 61% (Chl a) pour Essaouira ; de 45% (Chl a+b) et 50% (Chl a) pour Agadir ; de 50% (Chl a+b) et 54% (Chl a) pour Bouizakarne et de 33% (Chl a+b) et 25% (Chl a) pour Berkane. En revanche, la teneur en chlorophylle (b) a subi une légère diminution chez les plants stressés (T1) par rapport aux autres types de chlorophylles, mais cette diminution n'est pas significative.







**Figure 27 :** Effet du stress hydrique sur la teneur moyenne en chlorophylle (a), (b) et (a+b) ( $\mu\text{mole/mg MF}$ ) des feuilles de l'arganier en fonction du temps (jours).

Les analyses statistiques montrent qu'il y a une différence significative entre les écotypes étudiés stressés par rapport aux témoins concernant les résultats de la chlorophylle (a) et totale avec une teneur importante dans la région de Berkane suivie par Essaouira, Bouizakarne et Agadir (Tableau 9, Annexe 2). En revanche il n'y a pas de différence significative entre les écotypes étudiés concernant les résultats de la chlorophylle (b).

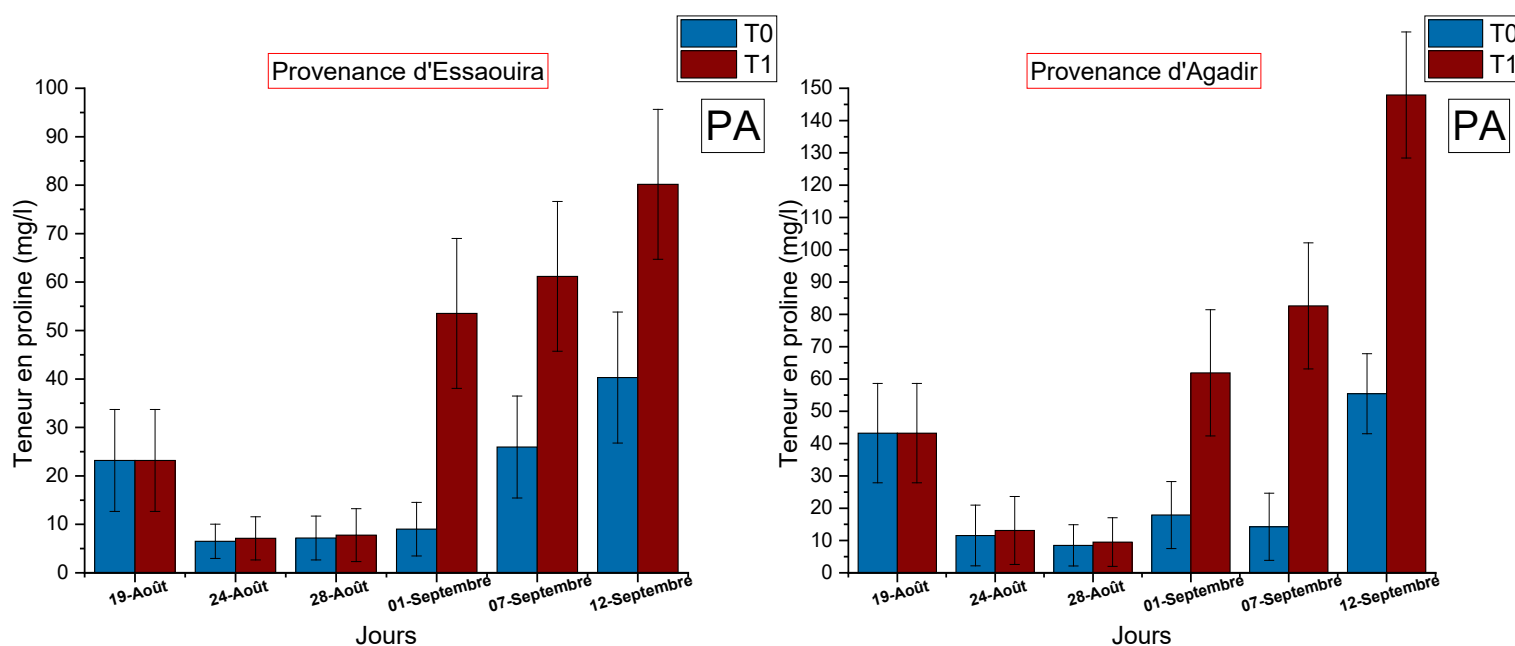
Ces résultats sont cohérents avec d'autres études comme Chakhchar, (2015) qui a obtenu une diminution significative de Chl (a), de Chl (b) et de la concentration en caroténoïdes dans les feuilles d'arganier soumises à un stress hydrique et même observation chez le blé dur (Tahri et al., 1997 ; Bousba et al., 2009). Cette diminution notée peut être due à une biosynthèse très faible de la chlorophylle ou à une décomposition rapide de la chlorophylle ainsi que des changements de structure de la membrane des thylakoïdes (Bacelar et al., 2006) ou à des dommages aux chloroplastes causés par les espèces réactives de l'oxygène (Smirnoff, 1995). Selon Heller, (1998) le déficit hydrique limite l'activité photosynthétique à travers un abaissement des teneurs en pigments chlorophylliens, la réduction de la teneur en chlorophylles est due soit à une dégradation des protéines soit à une inhibition de leur synthèse.

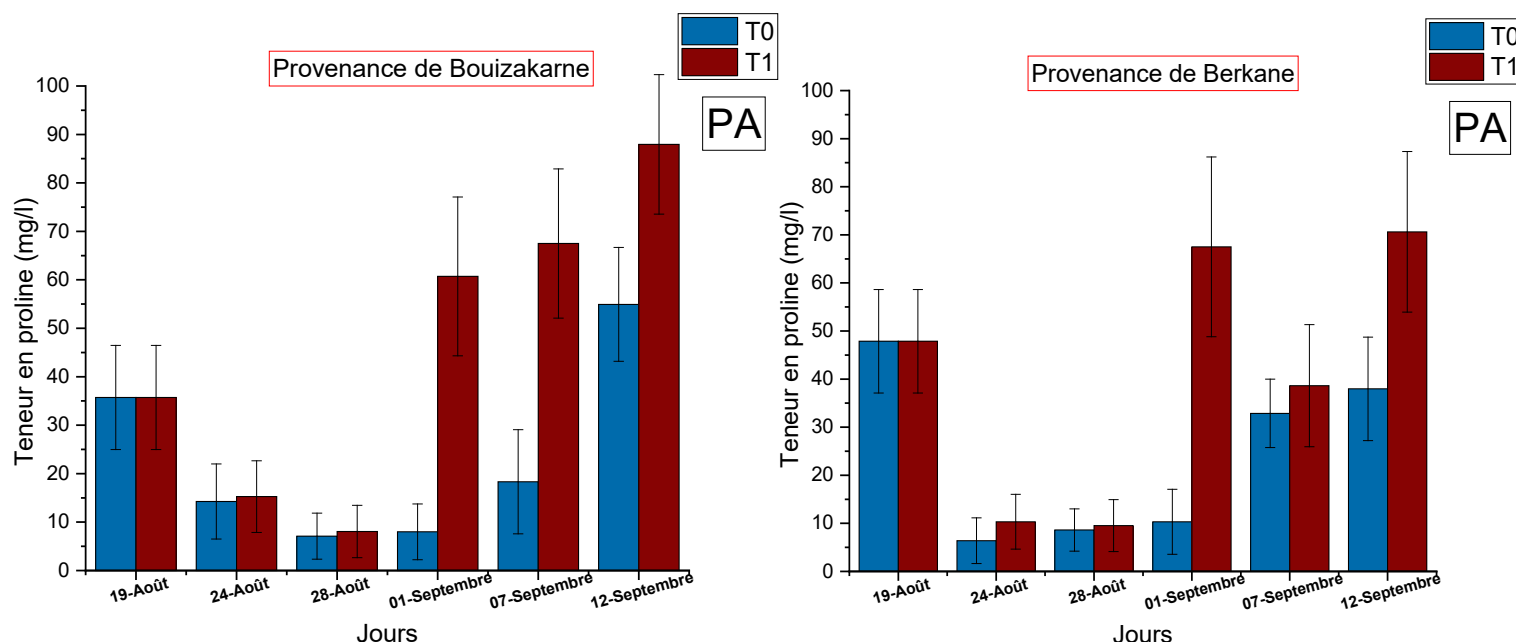
Fahmi et al., (2011) ont remarqué que la diminution de la teneur en pigments chlorophylliens (chlorophylle a, b) et caroténoïdiques des feuilles d'arganier, sous le stress hydrique, peut être due à la fermeture partielle des stomates qui limite la photosynthèse ou peut être le résultat de la dégradation de la chlorophylle. De plus, de nombreux auteurs montrent que cette réduction est expliquée par la dégradation d'enzymes comme la chlorophyllase et les peroxydases sous l'effet du stress hydrique (Kuroda et al., 1990 ; Ashraf et Waheed 1992 ; Pádua et al., 2009 ; Chakhchar, 2015).

## 4.2 Teneur en proline

La figure 28 montre les résultats de la variation de la teneur moyenne en proline de la partie aérienne de l'arganier dans quatre écotypes de traitement différent en fonction du temps.

D'après l'analyse de ces résultats, nous avons noté que la teneur la plus élevée de la proline est enregistrée chez les plants stressés (T1), tandis que les teneurs les plus basses sont observées chez les témoins. L'augmentation de la sévérité de stress hydrique a induit une augmentation notable des teneurs en proline dans les parties aériennes des plants du traitement T1, de l'ordre de 66% pour Essaouira ; de 69% pour Agadir ; de 66% pour Bouizakarne ; de 35% pour Berkane pendant la 1<sup>ère</sup> à la 6<sup>ème</sup> mesure.



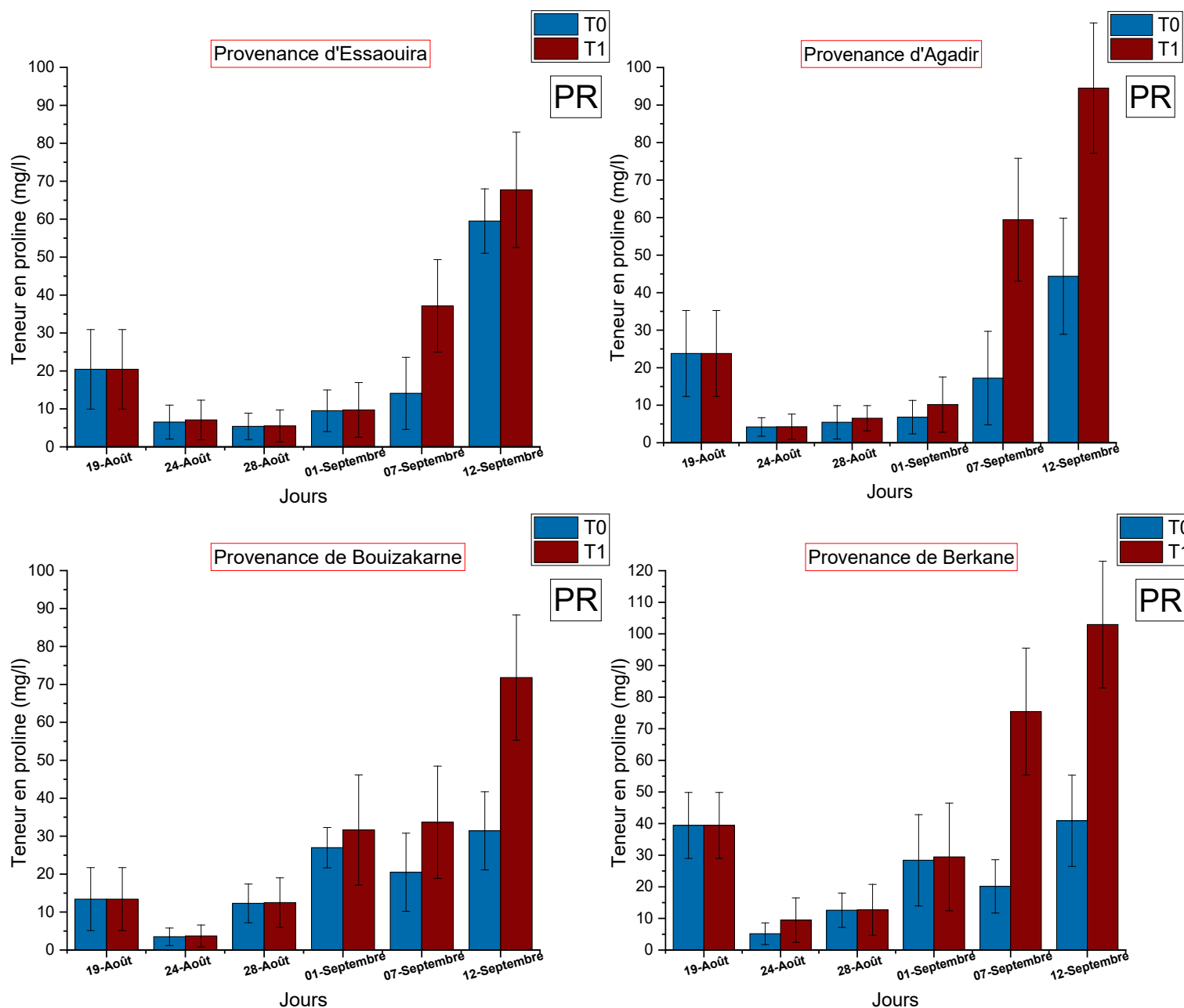


**Figure 28 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en proline de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

La figure 29 présente la variation de la teneur moyenne en proline dans les racines de l'arganier en fonction la durée du stress hydrique. La teneur en proline pour T1 est plus élevée à celle du témoin avec une augmentation progressive dans les trois dernières mesures, de 69% pour Essaouira ; de 73% pour Agadir ; de 78% pour Bouizakarne ; de 60% pour Berkane durant la 1<sup>ère</sup> à la 6<sup>ème</sup> mesure.

L'analyse statistique des résultats de la teneur en proline montre une différence significative entre les plants stressés et témoins dans les deux parties (Tableau 10, Annexe 2).

D'après les résultats obtenus, nous avons remarqué chez les plants stressés une augmentation de la teneur en proline dans les deux parties de la plante aérienne et racinaire, avec un maximum dans la partie aérienne et ce pour toutes les provenances.



**Figure 29 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en proline de la partie racinaire de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

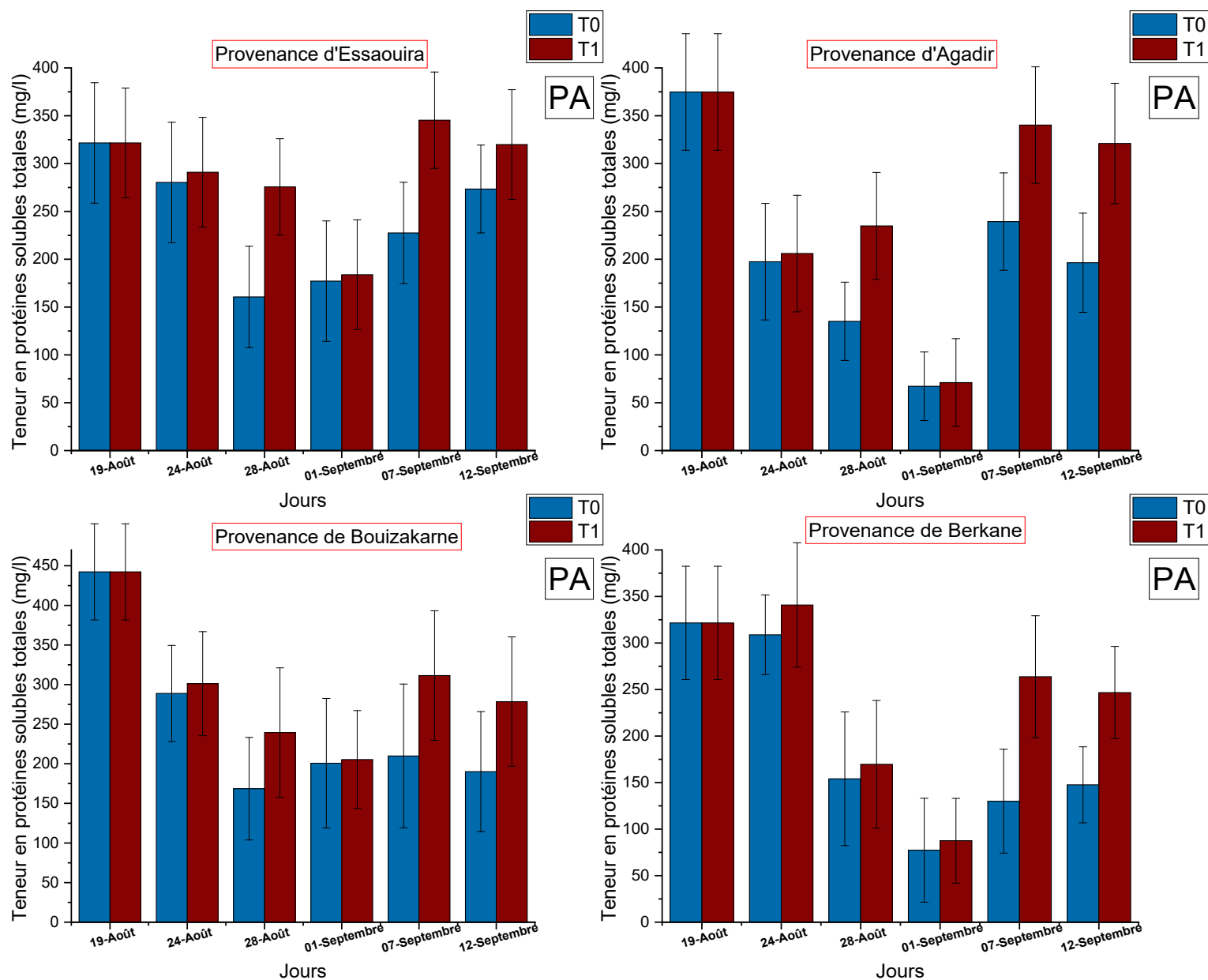
Ces résultats de l'accumulation de la proline sous l'effet du stress hydrique sont compatibles avec les recherches de plusieurs auteurs dont Monneveux et Nemmar, (1986) sur le blé dur ; Bellinger et al., (1991) sur le maïs ; Gorham, (1993) sur l'orge, qui ont signalé une augmentation de la proline chez les plants soumis à un déficit hydrique, même observation chez l'arganier (Chakhchar, 2015). Selon Monneveux et Nemmar, (1986) et Wang et al., (2003), la capacité d'accumuler la proline

chez les plantes est un facteur variétal et un signe de tolérance au stress hydrique, permettant de garder la turgescence et le volume cytosolique aussi élevé que possible. L'accumulation de la proline est considérée comme l'une des stratégies adaptatives déclenchées par la plante face aux contraintes de l'environnement (Belkhodja et Benkabli, 2000). De nombreuses études ont rapporté que la teneur en proline augmente considérablement dans des conditions de sécheresse dans un certain nombre de plantes, comme l'olivier (Sofo et al., 2004 ; Boughallleb et Mhamdi, 2011), le riz (Choudhary et al., 2005 ; Mostajeran et Rahimi-Eichi, 2009). Selon Cechin et al., (2006) l'augmentation de la teneur en proline est directement liée à l'application du stress hydrique. Elle agit comme soluté pour l'ajustement osmotique et sert également de réservoir de composés azotés et de carbone pour une utilisation ultérieure dans la croissance. La proline peut agir comme un osmolyte, un piègeur des ERO et un chaperon moléculaire stabilisateur de la structure des protéines, protégeant ainsi les cellules contre les dommages causés par le stress (Rhodes et al., 1986 ; Hare et Cress, 1997 ; Verbruggen et Hermans, 2008 ; Szabados et Savoure, 2010). Claussen, (2005) a suggéré que l'accumulation de proline est due soit à une induction ou à une activation de l'enzyme impliquée dans la biosynthèse de la proline, soit à une baisse de son oxydation en glutamate, et à une amélioration des protéines de renouvellement. Bellinger et coll., (1991) ont proposé l'accumulation de proline comme technique de sélection des cultivars d'orge résistants à la sécheresse.

### 4.3 Teneur en protéines solubles totales

La figure 30 montre une augmentation des protéines solubles totales, au niveau des parties aériennes chez les plants stressés de l'arganier par rapport aux plants témoins.

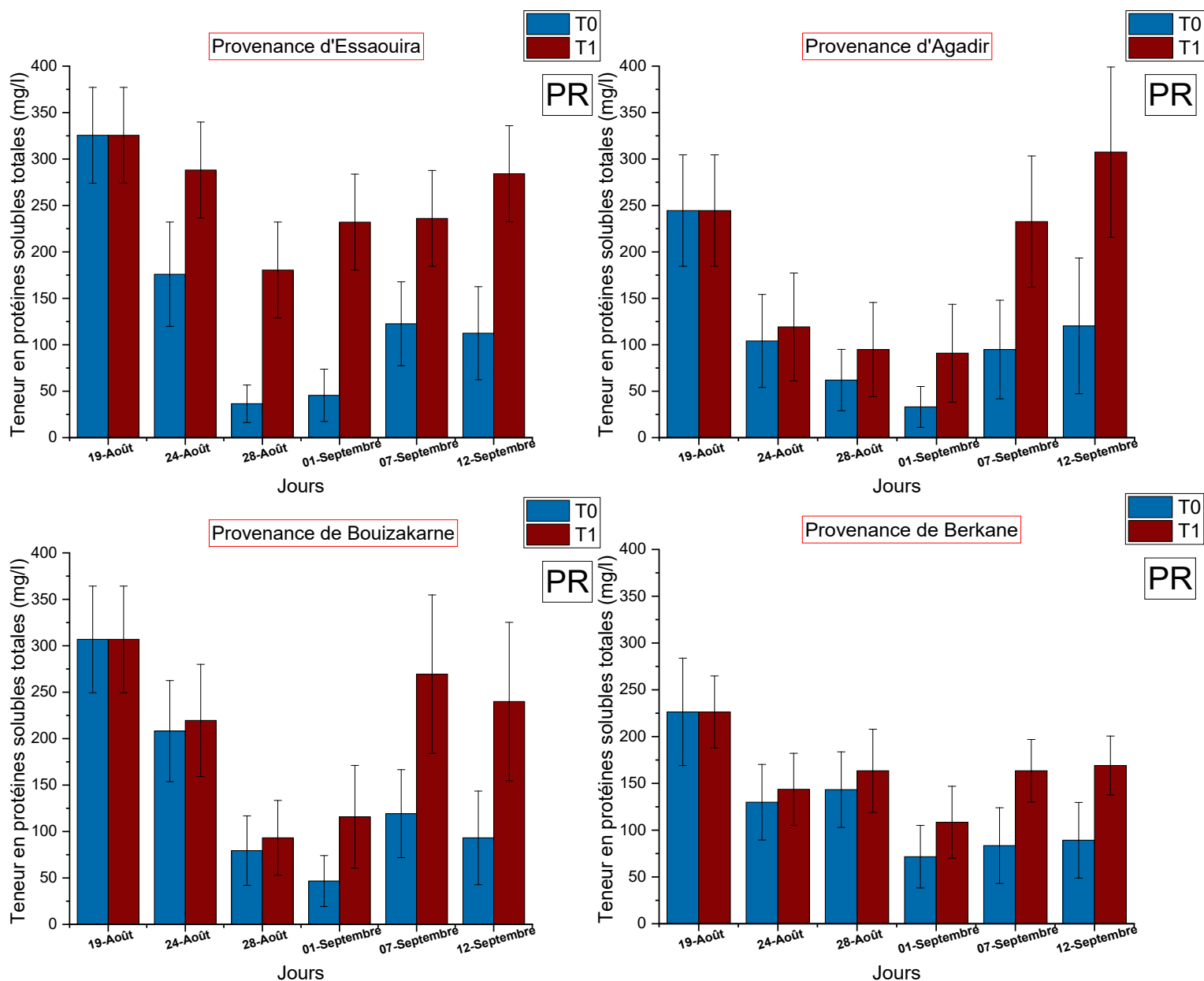
Selon les résultats obtenus (Fig. 30) nous observons que pour les deux traitements, les valeurs des protéines solubles totales de l'arganier sont très variables. Les teneurs en protéines solubles totales les plus élevées ont été enregistrées chez les plants du traitement T1 et ce pour toutes les provenances avec une diminution entre la 1<sup>ère</sup> jusqu'à la 4<sup>ème</sup> mesure, suivie d'une augmentation progressive dans la 5<sup>ème</sup> mesure, se terminant par une légère diminution en fin de test, avec une réduction de 0.62% pour Essaouira ; de 14% pour Agadir ; de 37% pour Bouizakarne ; de 23% pour Berkane.



**Figure 30 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en protéines solubles totales de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

La figure 31 représente la variation de la teneur moyenne en protéines solubles totales dans des racines de l'arganier en fonction de la durée du stress hydrique. La teneur en protéines solubles totales pour T1 est nettement supérieure à celle du témoin, avec une diminution des trois premières mesures, suivie d'une augmentation des trois dernières mesures, avec une réduction de 12% pour Essaouira ; de 21% pour Bouizakarne ; de 25% pour Berkane et d'augmentation de 20% pour Agadir.

L'analyse des moyennes réalisée a révélé une différence significative de teneur en protéines totales solubles entre les plants stressés et témoins dans les deux parties végétales (Tableau 11, Annexe 2).



**Figure 31 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en protéines solubles totales des racines de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

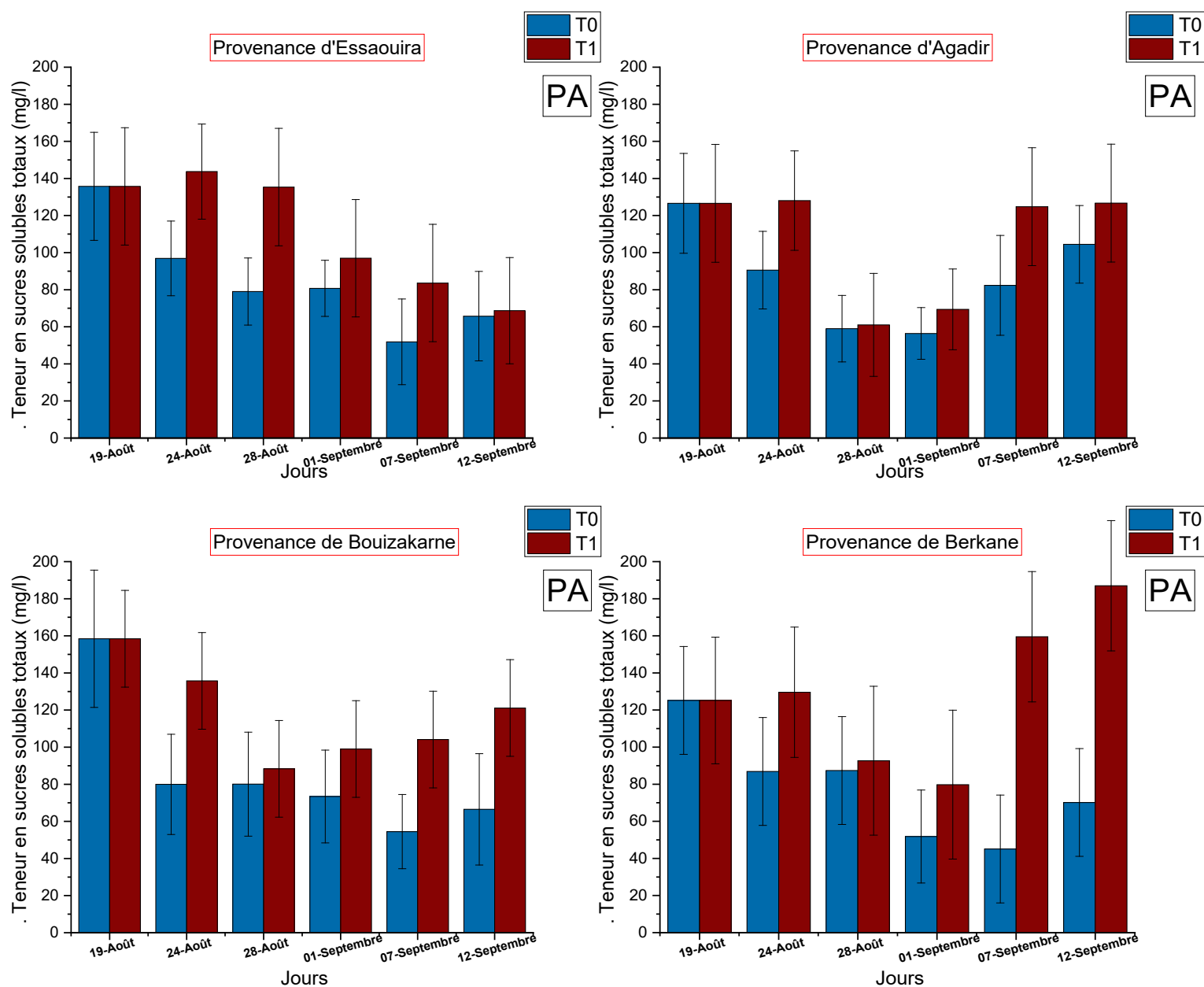
A partir des résultats obtenus, nous avons remarqué chez les plants stressés une augmentation de la teneur en protéines solubles totales dans les parties aériennes par rapport aux racines. En ce qui

concerne les provenances, on constate que la teneur en protéines solubles totales est élevée dans les plants de la provenance d'Essaouira par rapport aux autres provenances et ce pour les deux parties aérienne et racinaire.

Plusieurs auteurs ont rapporté que le stress hydrique peut entraîner une diminution ou une augmentation de protéines solubles totales (Rai et al., 1983 ; Kumar et Singh, 1991). La baisse est due à la dégradation des principales enzymes et protéines de la photosynthèse (Melis, 1999 ; Tezara et al., 1999 ; Lawlor et Cornic, 2002). Selon les résultats obtenus, les plantes de l'arganier ont répondu aux conditions de stress hydrique par une diminution des protéines solubles totales suivie d'une augmentation progressive pendant la période de stress. Ces résultats sont cohérents avec les résultats obtenus par Zerrad et al., (2008) qui ont également montré que le stress hydrique provoque l'accumulation de protéines solubles totales dans le blé dur. Yamaguchi-Shinozaki et al., (2002) et Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, (1997), (2007) ont montré que l'augmentation des protéines des protéines solubles totales est due à une activation des gènes, induite sous stress hydrique, protège la cellule contre l'effet du déficit hydrique en produisant des protéines fonctionnelles, et régule le signal de transduction en réponse au stress hydrique. De plus, le stress hydrique induit la synthèse des protéines LEA (Late Embryogenesis Abundant) dans les tissus végétatifs qui ont un rôle fondamental dans la tolérance à la dessiccation, la stabilisation des membranes et des structures en conditions de sécheresse (Thomashow, 1999), ainsi que les protéines de choc thermique (Heat Shock Proteins) HSP (Wang et al., 2003). Ces protéines fonctionnelles comprennent également des enzymes détoxifiantes telles que la glutathione S-transférase, la superoxyde dismutase, l'ascorbate peroxydase et l'époxyde hydrolase qui protègent les cellules des effets négatifs des ROS induits par le stress hydrique (Ingram et Bartels, 1996 ; Yamaguchi-Shinozaki et al., 2002). Selon Cattivelli et al., (2008), ces protéines confèrent un avantage métabolique à la cellule.

#### **4.4 Teneur en sucres solubles totaux**

La figure 32 montre les variations des teneurs en sucre solubles analysées dans les parties aériennes des plants d'arganier sous différentes situations hydriques. Les fortes accumulations des sucres solubles totaux sont observées chez les plants stressés, tandis que les plus faibles teneurs sont marquées chez les témoins non stressés, avec une diminution de 49% pour Essaouira ; de 2% pour Agadir ; de 23% pour Bouizakarne et d'augmentation de 32% pour Berkane.

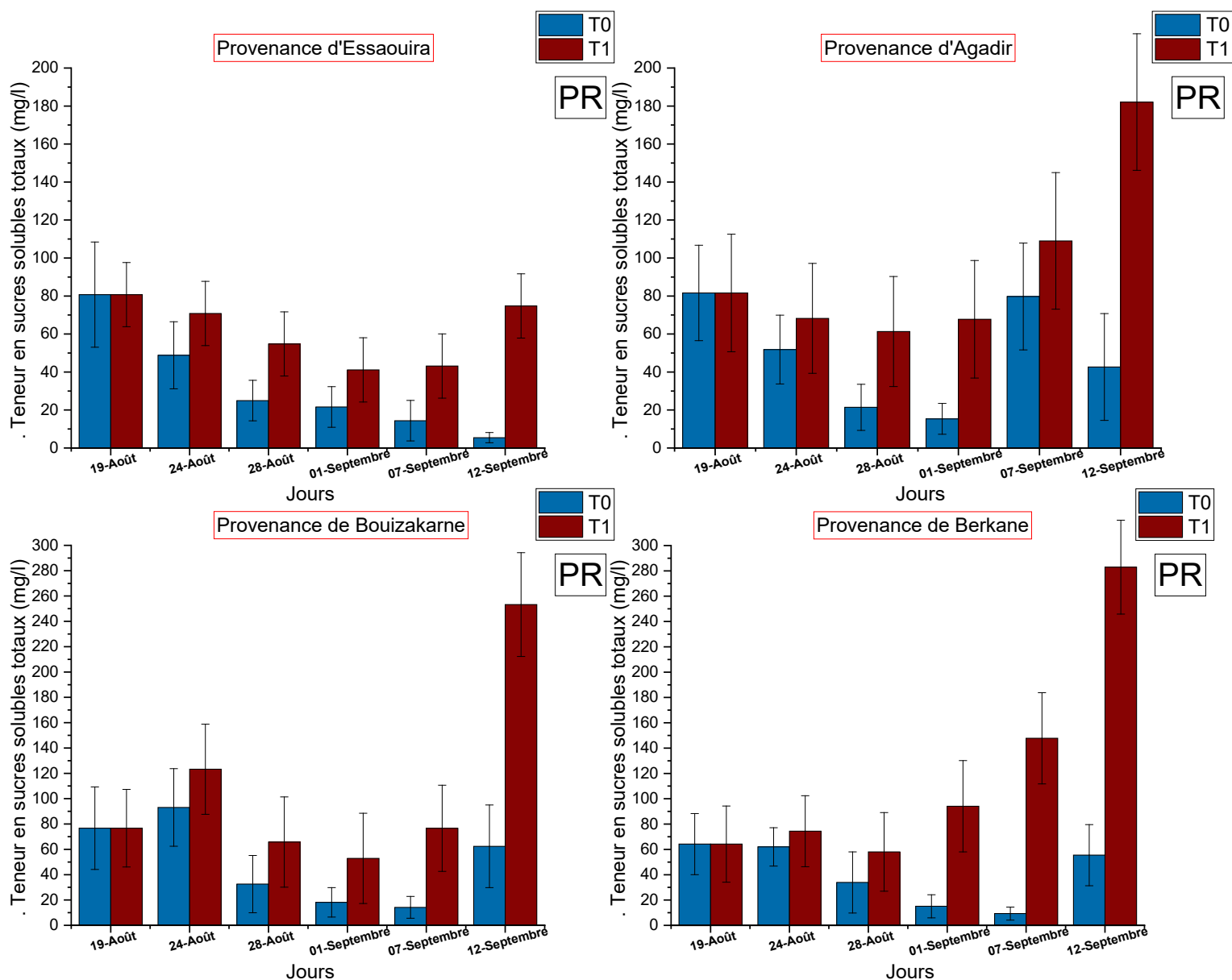


**Figure 32 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en sucres solubles totaux de la partie aérienne de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

Les résultats de la figure 33 montrent une augmentation de la teneur en sucres solubles totaux, au niveau des racines des plants stressés par rapport aux plants témoins. Cette teneur a subi une diminution pendant les trois premières mesures, suivie d'une augmentation des trois dernières

mesures, avec une réduction de 7.5% pour Essaouira et d'augmentation de 80% pour Agadir ; de 69% pour Bouizakarne ; de 77% pour Berkane.

L'analyse statistique de la teneur moyenne en sucres solubles totaux des deux traitements à l'aide du test t à 5% a révélé de différence significative entre T0 et T1 dans les deux parties au cours de la période expérimentale (Tableau 12, Annexe 2).



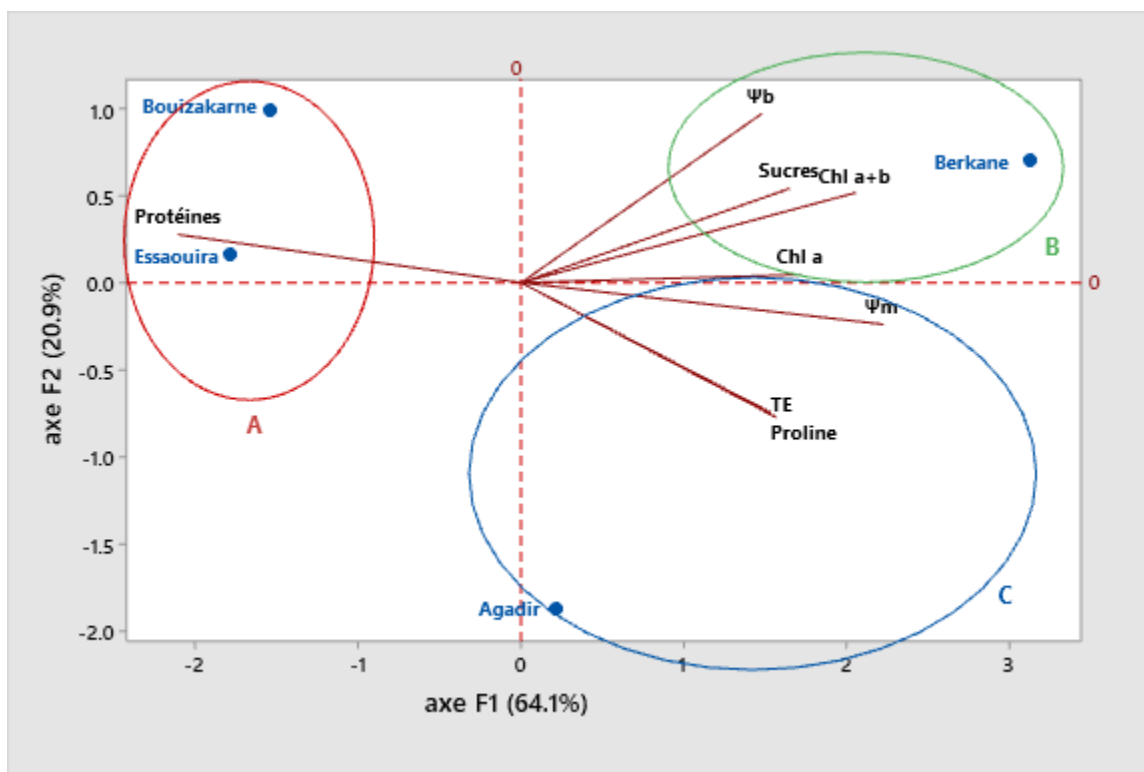
**Figure 33 :** Effet du stress hydrique sur la teneur en sucres solubles totaux des racines de l'arganier (mg/l) en fonction du temps (jours).

Dans notre étude, nous avons constaté chez les plants stressés une augmentation de la teneur en sucres solubles totaux dans les deux parties aériennes et racinaire, cette augmentation est beaucoup plus importante dans la partie aérienne de la plante par rapport aux racines, avec une teneur importante dans les deux parties chez la provenance de Berkane suivie de Bouizakarne, Agadir et Essaouira.

Les résultats obtenus dans cette étude sont conformes aux résultats de plusieurs auteurs dont Zerrad et al., (2008) sur le blé dur ; Berka et Aïd, (2009) et Fahmi et al., (2015) sur l'arganier et Oukara et al., (2017) sur le pistachier de l'atlas. L'accumulation de sucres solubles totaux est un moyen adopté par les plantes en cas de stress, afin de résister aux contraintes environnementales (Mouellef., 2010). En effet, l'accumulation des sucres solubles totaux chez les plantes a été largement signalée comme une réponse à la salinité et à la sécheresse, souvent accompagnée d'une diminution significative concernant la vitesse d'assimilation de CO<sub>2</sub> (Ashraf, 2004). Les sucres sont considérés par plusieurs auteurs comme de bons osmorégulateurs (Kameli et Losel, 1995 ; Sanchez et al., 1997) qui peuvent jouer un rôle important dans l'ajustement osmotique et l'adaptation des plantes à la sécheresse (Morgan, 1984 ; Zhang et al., 1999), ainsi que la vitrification du cytoplasme et la protection des protéines et des membranes (Wingler, 2002). Selon Hare et al., (1998) ; Wingler, (2002) ; Leatherwood, (2005) ; Ottow et al., (2005) et Basia et Arie., (2005) les sucres totaux solubles comprennent les sucres simples tels que le saccharose, le glucose, le fructane, le fructose et le tréhalose et les sucres complexes comme la famille des raffinose oligosaccharides (RFOs) et les polyols qui ont les propriétés d'osmoprotecteur et d'antioxydant. Berka et Aïd, (2009) montrent que la teneur en sucres solubles des feuilles des plants stressés augmente régulièrement et significativement avec la diminution de la teneur relative en eau. L'accumulation des sucres solubles peut résulter d'une augmentation de l'hydrolyse de l'amidon puisqu'ils ont simultanément enregistré une diminution de l'amidon et une accumulation de sucres solubles dans les tissus stressés (Munns et al., 2006 ; Bouchelaghem, 2012). Selon Binet, (1989) l'enrichissement en sucres, en plus de son influence sur l'ajustement osmotique, a un effet protecteur des membranes de la dessiccation.

## 5 Analyse en composantes principales

L'analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les 8 variables analysées dans cette étude a révélé 85% de la variation totale (Fig. 34), avec 64.9% pour l'axe 1 (CP1) et 20.1% pour l'axe 2 (CP2). La première composante principale (CP1) a été associée positivement à la proline, les sucres solubles totaux et la chlorophylle a et totale, le potentiel hydrique foliaire et à la teneur en eau, à l'exception des protéines qui ont apporté une contribution négative. La CP2 a été associée avec les protéines solubles totales, les sucres solubles et le potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ). Cette analyse statistique a permis de regrouper les provenances de l'arganier en trois groupes en fonction des paramètres physiologiques et biochimiques étudiés. En effet, le groupe A renferme les écotypes les plus tolérants au stress hydrique, en particulier Essaouira et Bouizakarne, caractérisés par une forte teneur en protéines à l'état soluble. Le groupe B contient l'écotype moins tolérants, en particulier Berkane, cette provenance a des teneurs élevées en sucres solubles totaux et également un potentiel hydrique foliaire négative ( $\Psi_L$ ) et le groupe C contient l'écotype Agadir avec une teneur élevée en proline et un potentiel hydrique foliaire négatif ( $\Psi_L$ ).



**Figure 34 :** Analyse en composante principale (ACP) des paramètres physiologiques et biochimiques selon les provenances étudiées.

## ***Conclusion et perspectives***

## **Conclusion et perspectives**

Le stress hydrique affecte le développement, la croissance et le bon fonctionnement des plantes. Par ailleurs, pour bien se développer, maintenir un état hydrique favorable et éviter ces perturbations ; la plante doit disposer des mécanismes d'adaptation qui lui permettent de supporter la sécheresse. Il s'agit, d'une modification morpho-physiologique et biochimique en réponse au stress. L'arganier possède des particularités morphologiques, physiologiques et biochimiques lui permettant de s'adapter à certains régimes climatiques caractérisés par une aridité plus ou moins accentuée dans son aire de répartition. Les résultats obtenus dans cette étude montrent qu'il existe des différences significatives, entre les quatre provenances contrastées d'arganier, en termes de réponses morphologiques, physiologiques et biochimiques durant le cycle de stress hydrique provoqué par l'arrêt de l'arrosage.

L'étude morphologique montre que la croissance en hauteur des tiges, le diamètre au collet, le développement des feuilles, d'épines et des ramifications dans les conteneurs de 2355 cm<sup>3</sup> ont des valeurs plus élevées et plus avantageuses par rapport aux conteneurs de 500 cm<sup>3</sup>.

Le stress hydrique réduit considérablement la croissance en hauteur des tiges, le diamètre au collet et la biomasse des plants, en revanche il stimule le développement de la partie racinaire dans le sol pour la recherche de l'eau afin d'assurer un approvisionnement adéquat des plants.

L'étude physiologique montre que le stress hydrique appliqué a provoqué une réduction de la teneur en eau de la partie aérienne et racinaire des plantes et de la teneur en eau du sol et également une diminution du potentiel hydrique foliaire qui est aussi influencé par les paramètres climatiques, en particulier le déficit de pression de vapeur dans l'air (VPD).

D'un autre côté, l'analyse de réponse biochimique montre que le déficit hydrique s'accompagne d'une diminution significative des teneurs en chlorophylles totales et d'une nette accumulation des osmotocums (proline et sucres solubles totaux), et de protéines solubles totales dans les deux parties (aérienne et racinaire) chez tous les écotypes étudiés. Sur la base de notre étude, l'ordre des provenances, en termes de degré de tolérance au stress hydrique comme suit : Essaouira – Bouizakarne – Berkane – Agadir.

A la lumière des résultats obtenus, on constate que les traits morphologiques, physiologiques et biochimiques de l'arganier semblent être considérés comme des traits adaptatifs héréditaires constituant le paramètre interne et externe de tolérance à la sécheresse.

De ce fait et comme perspectives :

- Intensifier les études sur les adaptations morphologiques et anatomiques tolérantes au stress hydrique chez l'arganier.
- Approfondir les études sur la génétique moléculaire pour la sélection de gènes impliqués dans la tolérance à la sécheresse.
- Prolonger ce type d'études sur les différents écotypes qui constituent l'aire de répartition de l'arganier au Maroc.

## ***Références bibliographique***

## Références bibliographiques

- Accuweather, 2020. Météo rabat. <https://www.accuweather.com/en/ma/rabat/245072/weather-forecast/245072>. Consulté le 19 Octobre 2020.
- Acherar M, Rambal S, et Lepart J, 1991. Evolution du potentiel hydrique foliaire et de la conductance stomatique de quatre chênes méditerranéens lors d'une période de dessèchement. *annals of forest science* , 561-570.
- Adda A, Sahnoune M, Kaid-Harche M, Merah O, 2005. Impact of water deficit intensity on durum wheat seminal roots. *C.R. Bilogies III. Edit. Plant biol. Path. Vol. 328*, pp 918- 927.
- Ahmad P, 2014. *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling*. Academic Press, Elsevier USA. Pp : 131-148.
- Aka Koutoua M, 2006. Analyse Ecologique, Phytosociologique et évaluation des bilans des plantations à arganier (*Argania spinosa*) en vue de la régénération et de la réhabilitation de ses écosystèmes naturels (Région d'Agadir, Taroudant et Tiznit. (Doctorat), ENFI, Salé, Maroc.
- Al Hakimi A, 1992. Evolution de la variabilité génétique des caractères d'adaptation à la sécheresse chez les espèces primitive (sauvages et cultivées) de blé tétraploïde. Thèse DEA Montpellier, 186p.
- Albouchi A, Bejaoui Z, EL Aouni M. H, 2003. Influence d'un stress hydrique modéré ou sévère sur la croissance de jeunes plants de *Cassuarina glauca* sied. *Sécheresse* ; 14 (3) : 137- 142.
- Allach M, 2012. Variabilidad morfológica, isoenzimática e histológica del argán (*Argania spinosa* L.) y de su aceite en la región de Chouhiya (Berkane, Marruecos): contribución a su propagación in vitro. Tesis de doctorado. Universidad de Granada, Espagne.
- Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N, 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.* 123 : 1047–1056.
- Amokrane A, Bouzerzour H, Benmahammed A, Djekoun A, 2002. Caractérisation des variétés locales, syriennes et européennes de blé dur évaluées en zone semi-aride d'altitude. *Sciences et Technologie*, numéro spécial D, 33-38.
- Araus J L, Febrero A, 1993. Leaf posture, grain yield, leaf structure and carbon isotop discrimination in wheat. *Crop.Sci.*33. 1273 -1279.
- Arnon DI, 1949. Copper enzymes in isolate chloroplasts Polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*24:1-15.

- Asada K, 1999. The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 601- 639.
- Ashraf M, et A Waheed, 1992. Screening chickpea (*Cicer arietinum* L.) for salt tolerance. *J. Agric. Der Tropen.*, 93: 45 - 55.
- Ashraf M, 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora Review*. V199, p 361-376.
- Aspinall D, 1986. Metabolic effects of water and salinity stress in relation to expansion of the leaf surface. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 59-73.
- Attia F, Garcia F, Dedieu F, Ben mariem F, Kasraoui M.F, Lamaze T, 2007. Effet du stress hydrique sur la photosynthèse et la maturité phénolique du cépage Fer Servadou. 8ème Symposium International d'Œnologie, Bordeaux 25-27 juin France.
- Aussenac G, 1984. Le cèdre, essai d'interprétation bioclimatique et écologique. *Bull. Soc. Bot. Fr., Actuel Bot.*, (2/3/4). Pp : 385-398.
- Aziz S, and Shaukat SS, 2010. Effect of seed mass variations on the germination and survival of three desert annuals. *Pakistan Journal of Botany*, 42(4): 2813-2825.
- Bacelar E A, Santos D L, Moutinho-Pereira J M, Gonçalves B C, Ferreira H F, & Correia C M, 2006. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Sci.* 170: 596-605.
- Bajji M, 1999. La résistance au stress hydrique chez le blé dur : comparaison des comportements au niveau cellulaire et au niveau de la plante entière, université catholique de Louvain, Belgique. pp.78-82.
- Ball R A, D M Oosterhuis, et A Maromoustakos, 1994. Growth dynamics of the cotton plant during water-deficit stress. *Agron. J.* 86: 788 - 795.
- Bani-Aameur F, Alouani M, 1999. Viabilité et dormance des semences d'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). *Ecologia mediterranea*. 25: 75-86.
- Bani-Aameur F, 2000. Phenological phases of *Argania spinosa* (L.) Skeels flower. *Forest Genetics* 7: 333-338.
- Barradas M C D, Zunzunegui M, Esquivias M P, Boutaleb S, Valera-Burgos J, Tagma T, & Ain-Lhout F, 2013. Some secrets of *Argania spinosa* water economy in a semiarid climate. *Natural Product Communications*, 8(1), 1934578X1300800103.
- Basia V, et Arie A, 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievement and limitations. *Review Of Current Opinion In Biotechnology*. V16, p 123-132.

- Bélaygue C, Wery J, Cowan A A, et Tardieu F, 1996. How do Leaf Expansion, Rate of Leaf Appearance and Stolon Branching Contribute to Plant Leaf Area Establishment under Water Deficit in White Clover (*Trifolium repens* L.). Crop Science, 36, 1240-1246.
- Belghazi B, Ourous O, Ponette Q, Dallahi Y, 2011. La problématique de la régénération de l'arganier : quelle innovation en matière de production de plants de qualité ? In : Actes du Premier Congrès international de l'arganier, Agadir, 15-17 septembre 2011. Rabat, Maroc, INRA, 155-167. [www.inra.org.ma/Docs/actesarganier/arganier155164.pdf](http://www.inra.org.ma/Docs/actesarganier/arganier155164.pdf)
- Belkhodja M, & Benkabli M, 2000. Proline response of faba bean (*Vicia faba* L.) under salt stress. Egyptian Journal of Agricultural Research, 78, (1) ,185-195.
- Bellefontaine R, Ferradous A, Alifriqui M, Monteuis O, 2010. Multiplication végétative de l'arganier, *Argania spinosa*, au Maroc : le projet John Goelet. Bois et Forêts des Tropiques. 304 : 47-59.
- Bellinger Y, Bensaoud A, et Larher P, 1989. Physiological accumulation: a trait of use to breeding for stress tolerance. In Acevedo, Conesa, Monneveux et Srivastava (Eds): Physiology breeding of winter cereals for stressed mediterranean environments. Colloque n° 55, July 3-6, 1989, Montpellier, France, pp 449-458.
- Bellinger Y, Bensaoud A, & Larher F, 1991. Physiological significance of proline accumulation, a trait of use to breeding for stress tolerance. Colloque Physiology- Breeding of winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments, Montpellier (France). Les colloques .55. (éd). Inra. Paris.
- Ben Aïssa I, Nasr Z, et Ben Mechlia N, 2000. Evaluation de la transpiration du pommier en verger par la mesure thermique du flux de sève brute. Hammamet, 14-16. Pp 155-167.
- Ben Rejeb K, Abdelly C, & 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.
- Bencheikroun F, 1990. Un système typique d'agroforesterie au Maroc : L'arganeraie. Séminaire maghrébin D'agroforesterie, Jebel Oust, Tunisie, p: 19-25.
- Benkhellef I, 2016. Stratégies génomiques pour une meilleure tolérance au stress hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf). Université des Frères Mentouri Constantine 1 Mémoire. p :1-6-7-11-14- 16-17-19-22.
- Benkolli M et Bouzeghaia B, 2016. Etude biochimique de dix variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) Sous l'effet d'un stress oxydatif généré par un stress hydrique Mémoire Université Mentouri Constantine. P :1-5-23.

- Benlahbil S, & Bani-Aameur, F, 1999. Réceptivité du stigmate de la fleur d'arganier. In : F. Bani-Aameur (éd.). Colloque international sur les ressources végétales : L'arganier et les plantes des zones arides et semi-arides. Faculté des Sciences d'Agadir 23-25 avril 1998 : 117-118.
- Benmahioul B, Hamiani M, Belaroug S, Zerhouni S, 2006. Inductions morphogénétiques en culture in vitro de l'arganier (*Argania spinosa* L.). Journal Algérien des Régions Arides, 5 : 39-49.
- Bensemmane L, 2004. Contribution à l'étude de la cinétique d'accumulation et répartition de la matière sèche chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) sous climat méditerranéen. Mémoire de magister, Faculté des sciences, UFA Sétif, 80p.
- Benzyane M, et Yousfi S M, 1989. L'arganier : L'arbre providentiel du sud marocain. Forêt Wallonne 6 : 21-23.
- Benzyane M, Khatouri M, 1991. Estimation de la biomasse des peuplements d'Arganier. Annales de la recherche forestière au Maroc. 128-140.
- Berka S, & Aïd F, 2009. Réponses physiologiques des plants d'*Argania spinosa* (L.) Skeels soumis à un déficit hydrique édaphique. Sécheresse 20: 296-302.
- 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. Mémoire de Magistère en sciences agronomiques, Université El Hadj Lakhdar - Batna, 117p.
- Binet P, 1989. Métabolisme et adaptation des végétaux supérieurs aux contraintes hydriques, thermique et salines – Bull.eco – T20 : 41-49.
- Blum A, 1989. Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress – Crop.sci 29: 230- 233.
- Blum A, 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. Plant Growth Regulation, 20 : 135-148.
- Bouakez D, et Hamadouche I, 2015. Effet du stress hydrique au stade de germination sur la croissance de quelque génotype du blé dur (*Triticum durum* Desf.). Mémoire. Université Frères Mentouri Constantine. P : 1-5-15-20-22-25.
- Bouaouina S, Zid E et Hajji M, 2000. Tolérance à la salinité, transports ioniques et fluorescence chlorophyllienne chez le blé dur (*Triticum turgidum* L.). Option Méditerranéennes N°40, 239-243.
- Bouchabke O, Tardieu F, et Simonneau T, 2006. Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand in well-watered but not in water saturated soil. Plant, Cell and Environment 29 : 1138-1148.

Bouchelaghem, 2012. contribution à l'étude de l'impact d'un engrais couramment utilisé en Algérie (NPK) sur la croissance le métabolisme et le développement racinaire d'un modèle végétale blé dur. Thèse de doctorat. Univ. Constantine.

Boudy P, 1952. Guide du forestier en Afrique du Nord. Paris, La maison rustique (Ed.), 505p.

Boughallleb F, & Mhamdi M, 2011. Possible involvement of Proline and the antioxidant defense systems in the drought tolerance of three olive cultivars grown under increasing water deficit regimes. Agric. J. 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 -616p.

Bousmaha N, Boulebene F Z, 1991. Les protéines du choc thermique chez *Pennisetum thyphoides* L. à l'état juvénile. Mémoire D.E.S. Inst. Biol. Univ. Oran, p3-6.

Boyer JS, 1982. Plant productivity and environment. Science. 218 : 473-216.

Bradford M M, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical biochemistry, 72(1-2), 248-254.

Buckley TN, 2005. The control of stomata by water balance. New Phytologist 168(2): 275- 292.

Calu G, 2004. L'eau, le sol et les plantes. Diplôme de Master 1 en sciences végétales. SpectroScience : Free online library 21 p.

Cattivelli L, Rizza F, Badeck FW, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Mare C, Tondelli A, Stanca M, 2008. Transcriptome analysis of cold acclimation in barley Albina and Xantha mutants. Plant physiology, 141: pp.257-270.

Cechin I, Rossi S C, Oliveira V C et al., 2006. Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. Photosynthetica 44, 1, 143-146.

Chakhchar A, 2015. Mécanismes physiologiques et biochimiques de la tolérance de l'arganier au stress hydrique. Thèse de doctorat. Université Cadi Ayyad. 224 p.

Chakhchar A, Lamaoui M, Aissam S, Ferradous A, Wahbi S, El Mousadik A, Ibnsouda Koraichi S, Filali-Maltouf A, El Modafar C, 2019. Physiological and carbohydrate metabolism traits for discrimination of drought-tolerant elite ecotypes of *Argania spinosa*. Plant Physiology Reports. 7:1-11.

Chakib E, Belghazi T, Elmercht S, Abass Y, 2015. Détermination des potentialités écophysologiques de l'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels) : comparaison du comportement hydrique chez trois provenances. Acte du 3ème Congrès International de l'arganier. Pp.132-135.

- Chantal P, 2009. Mécanismes d'ouverture des stomates. Cours de biologie végétale :10.
- Charrouf Z, 1995. Valorisation des produits de l'arganier In : actes des journées d'étude sur l'arganier, Essaouira : 29-30.
- Charrouf Z, 1998. Valorisation des produits de l'arganier pour une gestion durable des zones arides du sud-ouest marocain. In : Actes du 4ème Colloque Produits naturels d'origine végétale, Ottawa, ON, Canada : 26-29.
- Charrouf Z, & Guillaume D, 1999. Ethnoeconomical, ethnomedical, et phytochemical study of *Argania spinosa* (L.) Skeels. *Journal of ethnopharmacology*, 67(1), 7-14.
- Chaussod R, Adlouni A, Christon R, 2005. L'arganier et l'huile d'argane au Maroc : vers la mutation d'un système agroforestier traditionnel ? Enjeux et contribution de la recherche. *Cahiers Agricultures* ; vol. 14, n° 4.
- Chaves M M, Maroco J P, et Pereira J, 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional Plant Biol.* 30: 239-264.
- Choudhary N L, Sairam R K, & Tyagi A, 2005. Expression of delta1-pyrroline-5-carboxylate synthetase gene during drought in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics* 42: 366-370.
- Chunyang C, et Kaiyun W, 2001. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F.Muell. Population. *Uni of Helsinki. Finland. Forest Ecology and Management*. Vol. 179, pp 377-385.
- Clarck J M, & Mac-Caig T N, 1982. Excised leaf water relation capability as an indicator of drought resistance of *Triticum* genotypes. *Canada Journal Plant Science* 62, 571-576.
- Claussen W, 2005. Proline as a measure of stress in tomato plants. *Plant Science* 168, 241 – 248.
- Close T J, 1996. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration and low temperature. *Physiologica Planta rum*, 100(2), 291-296.
- Darksky, 2020. Météo rabat. <https://darksky.net/forecast/33.992,-6.841/ca24/en>. Consulté le 19 Octobre 2020.
- Darlington AB, Halinska A, Dat J F, Blake T J, 1997. Effects of increasing saturation vapour pressure deficit on growth and ABA levels in black spruce and jack pine. *Trees* 11, 223-228.
- Dasgupta J, et Bewley D, 1984. Variations in protein synthesis in different regions of greening leaves of barley seedlings and effects of imposed water stress. *J. Exp. Bot.*, 35(159): 1450-1459.
- Defaa C, Achour A, El Mousadik A, Msanda F, 2015. Effets de l'hydrogel sur la survie et la croissance des plantules d'arganier sur une parcelle de régénération en climat aride, Direction

Régionale des Eaux et Forêts et de la Lutte Contre la Désertification du Sud-Ouest - Agadir (Morocco). 8587p. Article de recherche.

Diakit  T, 1995. Concurrence pour l'eau et les  l ments nutritifs du sol entre ligneux et cultures. Le karit  et le sorgho en zone semi-aride au Mali. M moire M.Sci. Univ. Laval, Qu bec, Canada, 69 p.

D  az-Barradas M C, Zunzunegui M, Ain-Lhout F, J  uregui J, Boutaleb S,   lvarez-Cansino L, & Esquivias M P, 2010. Seasonal physiological responses of *Argania spinosa* tree from Mediterranean to semi-arid climate. Plant Soil. 337, 217-231.

Dor  T, Le Bail M, Martin P, Ney B, & Roger-Estrade J, 2006. L'agronomie aujourd'hui. Quae, Versailles Cedex. 114-118.

Dreier W, Goring M, 1974. Der einfluss hoher salzkonzentrationen auf verschiedene physiologische parameter von ma swurzeln. Z. der HU Berlin. Nat. Naturwiss R., 23: 641-644.

Dubois M, Gilles L, Hamilton J, Reberg A, et Smith F, 1956. Colorimetric.

Dugo M V G, 2002. Effet du d ficit hydrique sur l' tat de nutrition azot e chez les gramin es fourrag res. Th se Universit  de Poitiers (France), 189p.

Dure L, Galau GA, 1981. Developmental Biochemistry of Cottonseed Embryogenesis and Germination: XIII. Regulation of biosynthesis of principal storage proteins. Plant Physiol 68: 187-194.

El Aboudi A, 1990. Typologie des Arganeraies Infram diterran ennes et  cophysiologie de l'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) Dans le Souss (Maroc). Th se Univ Jos ph Fourier. Grenoble, 133p.

El Aboudi A, Carlier G, & Peltier J P, 1991. R gime hydrique de l'Arganier (*Argania spinosa*) dans le Souss (Maroc). In : Physiologie des arbres et arbustes des zones arides et semi-arides. Paris : Groupe d' tude de l'arbre.

El hassani T A, et Persoons E, 1994. Agronomie moderne. Bases physiologiques et agronomiques de la production v g tale. ( d). AUPELF-UREF: 544 p. elements in osmotic- and cold stress-responsive promoters. Trends in Plant Science, 10:88-94.

El Otmani A, 1988. Probl matique de d veloppement de l'arganeraie marocaine. Paper presented at the Journ es d' tude sur l'Arganier, 23-24 juin, DPA Essaouira, Maroc.

Emberger L, 1925. Le domaine naturel de l'arganier. Bulletin de la Soci t  Botanique de France, 72(4), 770-774.

Emberger L, 1938. Les arbres du Maroc et comment les reconnaitre (Larose  d.). Paris.

- Emberger L, 1960. Traité de botanique systématique. Les végétaux vasculaires, Tomes II. Pp : 852-855.
- Fabienne Froux, 2002. Caractéristiques hydrauliques, régulation stomatique et efficience d'utilisation de l'eau de quatre espèces de conifères méditerranéens (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* et *Pinus nigra*). Sciences agricoles. Université Henri Poincaré - Nancy 1 . Français.
- Fahmi F, Tahrouch S, Bouzoubaa Z, & Hatimi A, 2011. Effet de l'aridité sur la biochimie et la physiologie d'*Argania spinosa*. Actes du Premier Congrès International de l'Arganier, 15-17 décembre 2011, Agadir, Maroc. Pp : 299-308.
- Fahmi F, Tahrouch S, Hatimi A, 2015. Effet de l'aridité sur les paramètres écophysologiques de l'arganier. Acte du 3ème Congrès International de l'arganier. Pp.263-267.
- FAO, 1988. Programme de coopération technique. Programme de développement des productions et de l'élevage. Rapport de synthèse, p 45.
- Ferradous A, Bani-Aameur F, & Dupuis P, 1996. Climat stationnel, phénologie et fructification de l'arganier. Actes de l'Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, 17 : 51-60.
- Ferradous A, Alifriqui M, Ouhammou A, Bouglad A, Srhir J, & Chakib E H, 2013. Effet de différents régimes d'irrigation sur la production de plants d'arganier en pépinière et comparaison avec trois espèces sahariennes. Actes du 2e Congrès international de l'arganier, Agadir, 9-11.
- Gate P, 1995. Ecophysologie du Blé, de la Plante à la Culture. Editions technique et documentation, Lavoisier, Paris Cachan, 351 p.
- Gaufichon L, Prioul J L, & Bachelier B, 2010. Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ? In. Etude de la foundation FARM.
- Gaussen H, Leroy J F, & Ozenda P, 1982. Précis de Botanique, Tome II : Végétaux Supérieurs. Masson (Ed.) Paris.
- Geigenberger P, Reimholz R, Geiger M, Merlo L, Canale V, et Stitt, 1997. Resolution of sucrose and starch metabolism in potato tubers in response to short-term water deficit. Planta. 201 :502 518 p.
- GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat.
- Gill S S, et Tuteja N, 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry 48(12): 909-930.

- Gimeno J, Gadea J, Forment J, Pérez-Valle J, Santiago J, Martínez-Godoy M A, Yenush L, Bellés J M, Brumós J, et Colmenero-Flores J. M, 2009. Shared and novel molecular responses of mandarin to drought. *Plant molecular biology* 70(4): 403-420.
- Gorham J, 1993. Stress tolerance and mechanisms behind tolerance in barley. In: *Agronomical and physiological characterization of different barley genotypes to salt stress*. Settat 1993, meeting.
- Govaerts R, Frodin D G, & Pennington T D, 2001. *World checklist et bibliography of Sapotaceae* : Royal Botanic Gardens.
- Grantz D A, 1990. Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell and Environment* 13,667-679.
- Grieu P, Maury P, Debaeke P, et Sarrafi A, 2008. Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique. *Innovations Agronomiques* 2 : 37-51.
- Guettoche Rk, 1990. Contribution à l'identification des caractères morpho physiologiques d'adaptation à la sécheresse chez le blé dur (*Triticum durum* Desf). Thèse diplôme d'agronomie approfondie.
- Halliwell B, 2006. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiology* 141: 312-322.
- Hamla C, 2016. Caractérisation des gènes de tolérance à la sécheresse chez le blé dur : étude du rôle des déhydrines et des aquaporines. Thèse. Université Mentouri, Constantine Faculté de biologie Département de Biologie Végétale et Écologie.p32-33.
- Hamon S, 2007. L'amélioration de la résistance à la sécheresse peut-elle être basée sur les méthodes de sélection traditionnelle et/ ou sur les méthodes biotechnologiques modernes. Possibilités et limites respectives. Acte des JSIRAUF, Hanoi, 6-9. Montpellier, France.
- Hare P D, Cress W A, 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation*. 21 : 79–102.
- Hare P D, Cress W A, and Van Staden J, 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ*. 21. 535-553.
- Harfouche A, 2003. Retrospective early test for adult vigor of *Pinus pinaster* families grown under two water regimes. Implications for early selection, *Ann. For. Sci.* 60, pp. 539–547.
- Harrouni M C, Zahri S, El Hemaïd A, 1995. Transplantation des jeunes plantules d'arganier : effet combiné de techniques culturales et du stress hydrique. Actes du colloque international La forêt face à la désertification « cas des Arganeraies », faculté des sciences, Agadir, 26, 27 et 28 octobre : 115-33.

- Heller R, Esnault R, et Lance C, 1998. *Physiologie végétale 1- Nutrition*, Edit édition. Edit. Dunod. 323 p.
- Hopkins W, 1999. *Introduction to plant physiology*. Second edition. The University of Western Ontario. Edit. John Wilay and Sons., Inc, 512p.
- Hopkins William G, 2003. *Physiologie végétale*. 2ème édition américaine. Traduction en français (Serge Rambour). Paris. 514P.
- Hopkins W, 2003. Les relations hydriques dans la plante entière. In: *Physiologie végétale*. Ed. De book & Larcier. Bruxelles. 44-58p.
- Hsiao T C, Acevedo E, 1974. Plant responses to water deficits, water use. Efficiency and drought resistance. Edit. Agric. Meteorol. Vol. 14, pp 59-84.
- Hsissou D, 1994. Sélection in vitro et caractérisation de mutants de blé dur tolérants à la sécheresse. Thèse de doctorat. Faculté des sciences, université catholique de Louvain.
- Hurd EA, 1974. Growth of roots of seven varieties spring wheat at hight and low moisture levels. Edit. Agro. J, Vol. 60, pp 201-205.
- Ingram J, D Brtels, 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.*, 47: 377- 403.
- INRA, 2006. Sécheresse et agriculture : réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Synthèse du rapport d'expertise scientifique collective, 76p.
- Irigoyen J D, Emerich D W, et Sanchez-Diaz M, 1992. Alfalfa leaf senescence induced by drought stress: Photosynthesis, hydrogen peroxide metabolism, lipid peroxide metabolism, lipid peroxidation and ethylene evolution. *Physiol. Plant.* 84, 67 – 72.
- Jean-François, & Morot-Gaudry, 1997. Assimilation de l'azote chez les plantes : aspects physiologiques, biochimique et moléculaire. INRA, Paris, 119-235.
- Jean-Pierre A, Philippe D, Bernard I, Gilles L, BernardS François T, Alban T, 2006. Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA.France. 72 p.
- Johansson I, Karlsson M, Johanson U, Larsson C, et Kjellbom P, 2000. The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. *Biochimica et Biophysica Acta* 1465: 324-342.
- Jones M M, Rawson H M, 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiologia Plantarum.* 45 : 103–111.

- Jones M M, Osmond B, et Turner N C, 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. Edit. Aus. J. Plant Physiol. Vol. 7, pp 193-205.
- Kameli A, Losel D, 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. New phytol. Vol. 125, pp 609-614.
- Kameli A, Losel D, 1995. Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress.j.plant physiol. Vol. 145, pp 363-366.
- Kechairi, R, 2009. Contribution à l'étude écologique de l'arganier *Argania spinosa* (L) skeels dans la région de Tindouf (Algérie). (Magister en Ecologie et Environnement), Université USTHB, Alger. 75p. (05/2009-M/S.N)
- Kenny L, & De Zborowski I, 2007. Histoire de l'arganier, Chapitre I. In : Atlas de l'Arganier et de l'Arganeraie. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II. Agadir, Maroc. pp : 12-38.
- Khay M, 1989. Traitements sylvicoles et aménagement. In : Formation forestière continue, thème "Arganier", Station de Recherche forestière, Rabat, 13–17 mars 1989. pp :59-65.
- 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. 167p.
- Kim J-Y, Mache A, Brangeon J, and Prioul J-L, 2000. A Maize vacuolar invertase, IVR2, is induced by water stress. Organ/Tissue specificity and diurnal modulation of expression. Plant physiology, Vol.124, Pp 71 - 84.
- Kimani P P M, Benzioni A, Ventura M, 1994. Genetic variation in pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Mill sp.) in response to successive cycles of water stress. Plant and Soil; 158: 193 201.
- Kramer P J, 1983. Drought stress and origin of adaptations. In adaptation of post plants to water (Turner N C and Kramer P J, eds) Willey, New York pp 7-29.
- Ksontini M, Louguet P, Laffray D, Rajeb M. N, 1998. Comparaison des effets de la contrainte hydrique sur la croissance, la conductance stomatique et la photosynthèse de jeunes plants de chenes méditerranéens (*Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*) en tunisie. Ann. Sci. For. 55, pp. 477-495.
- Kuiper D, Schuit D, et Kuiper J.C, 1990. Actual cytokinin concentrations in plant tissue as an indicator for salt resistance in cereal. Plant Soil, 123 : 243-245.
- Kumar P K, and Singh R A, 1991. Germination and metabolism in susceptible and tolerant mung bean genotypes under moisture stress. Indian J. Plant Physiol., 34: 267.
- Kuroda M, T Ozawa, et H Imagawa, 1990. Changes in chloroplast peroxidase activities in relation to chlorophyll loss in barley leaf segments. Physiol. Plant. 80: 555 - 560.

- Kusaka M, Lalusin A G, et Fujimura T, 2005. The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] Leeke) cultivars with different root structures and osmoregulation under drought stress. *Plant Science* 168 :1-14.
- Laberche J C, 2004. La nutrition de la plante In *Biologie Végétale*. Dunod. 2e (éd). Paris : 154 - 163 p.
- Laporte M F, Duchesne L, & Wetzel S, 2002. *BMC Ecology*, 2(1), 10. doi:10.1186/1472-6785-2-10.
- Larcher W, 2003. *Physiological plant ecology*, 4th edn. Springer.
- Laurent H, Sané P, 2007. Transfert d'eau et d'énergie. In : *Bioclimatologie. Concept et application*. Ed. Quae. Paris. 246p.
- Lawlor D W, and Cornic G, 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell & Environ.* 25 : 275 - 294.
- Leatherwood W R, 2005. Influence of salt stress on germination, root elongation and carbohydrate content of five salt tolerant and sensitive taxa. A thesis submitted requirements for the degree of master of science. Faculty of North Carolina State University. p13-15.
- Leclerc J C, 1999. *Ecophysiologie végétale*. Publication de l'université de Saint Etienne. Paris : 283 p.
- Lecoeur J, Wery J, Turc O, et Tardieu F, 1995. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *Journal of Experimental Botany* 46: 1093-1101.
- Levitt J, 1980. Responses of plants to environmental stresses. Volume II. water, Radiation, Salt, and other stresses. New York: Academic Press. Vol. 6, N° 606.
- Levitt J, 1982. Responses of plants to environmental stress. Acad. Press, N.Y., USA, 607 p.
- Lewalle J, 1991. L'arganier un arbre exceptionnel. *Magazine royale Air Maroc* N° 53, 12 – 14.
- Lusk CH, 1995. Seed size, establishment sites and species co-existence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6: 249-256.
- Ly M O, Mayecor D, Dinesh K, and Tahir D, 2015. Traits morphologiques des graines et vigueur des jeunes plants de deux provenances de *Jatropha curcas* L. au Sénégal. *Journal of Applied Biosciences* 88, no. 1 : 8249-8255.
- M'hirit O, 1987. L'arganier, une espèce fruitière, forestière à usages multiples des zones arides méditerranéens. *Inst. Agr. Médit. Saragosse*, 20 p.

- M'hirit O., 1989. L'arganier est une espèce fruitière forestière à usages multiples. Formation forestière continue, Thème « l'arganier » Station de Recherche Forestière, Rabat, p : 59-64.
- M'Hirit O, Benzyane M, Benchekroun F, El yousfi SM, Bendaanoun M, 1998. L'arganier, une espèce fruitière-forestière à usages multiples. Sprimont, Belgique, Éditions Mardaga, p 150.
- Mackinney G, 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *Journal of Biological Chemistry*, 140, 315-322.
- Madhava Rao K V, Raghavendra A S, Janardhan Reddy K, 2006. Printed in the Netherlands. Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Springer: 1-14.
- Marron N, Delay D, Petit J M, Dreyer E, Kahlem G, Delmotte F M, et Brignolas F, 2002. Physiological traits of two populus × euramericana clones, Luisa avanza and dorskamp, during water stress and re-watering cycle, *Tree Physiol.* 22: 849–858.
- Martre P, 1999. Architecture hydraulique d'une talle de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb). Implication pour les relations entre la transpiration et l'expansion foliaire. Thèse de Doctorat. 131 p.
- Mastrangelo A M, Rascio A, Mazzucco L, Russo M, Cattivelli L, and Di Fonzo N, 2000. Molecular aspects of abiotic stress resistance in durum wheat. *Option méditerranéenne*, N°40, 207 - 213.
- McDonald S S, et Archbold D D, 1998. Membrane competence among and within *Fragaria* species varies in response to dehydration stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123(5): 808-813.
- Melis A, J Neidhardt, and J R Benemann, 1999. *Dunaliella salina* (Chlorophyta) with small chlorophyll antenna sizes exhibit higher photosynthetic productivities and photon use efficiencies than normally pigmented cells. *J Appl Phycol* 10 : 515 - 525.
- Meteo-sciez, 2020. Météo. <http://meteo-sciez.fr/site/index.php>. Consulté le 19 Octobre 2020.
- Moayedi Ali Akbar, & Nasrulhaq Boyce Amru & Barakbah Syed, 2009. Study on Osmotic Stress Tolerance in Promising Durum Wheat Genotypes Using Drought Stress Indices. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*. 5. 603-607.
- Mokhtari M, 2002. Production rapide de plants d'arganier Aptes à la transplantation. Laboratoire d'écophysiologie végétale, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Agadir. *Bull. d'information et de liaison du PNTTA*, n° 95. 4p.
- Moller I M, Jensen P.E, & Hansson A, 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* 58: 459-481.

- Monneveux P, 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.) : étude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie*, 6 : 583-590.
- Monneveux P, 1991. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique chez les céréales d'hiver ? In L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides (Chalbi N and Demarly Y. eds.) Aupelfuref, Edit. John Libbey Eurotext Montrouge pp 165-186.
- Monneveux P, 1997. La génétique face aux problèmes de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : Espoirs et difficultés. pp.29-3
- Sawadogo M, Zombre G., Balma D., 2006. Expression de différents écotypes de gombo (*Abelmoschus esculentus* L.) au déficit hydrique intervenant pendant la boutonnisation et la floraison. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ* ; 10 (1) : 43-54.
- Morgan J M, 1983. Osmoregulation as a selection criterious for drought tolerance in wheat – Aust. J. agro- Res 34.
- Morgan J M, 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35: 299–319.
- 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 and Environmental Science* 5: 264-272.
- Mouellef A, 2010. Caractères physiologiques et biochimiques de tolérance du blé dur (*Triticum durum* Desf.) au stress hydrique. Mémoire magister, Faculté de biologie. Département de Biologie Végétale et Écologie, Université Mentouri Constantine, 82 p.
- Mouhouche B, Boulassel A, 1997. Gestion rationnelle des irrigations de compléments des cultures de légumineuses alimentaires et de céréales. *Recherche Agronomique*, Revue semestrielle N° 01 Octobre 1997. INRA d'Algérie.
- Msanda F, 1993. Ecologie et cartographie des groupements végétaux d'Anzi (anti-Atlas occidental, Maroc) et contribution à l'étude de la diversité génétique de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). (Thesis Doctorat), Univ. Joseph Fourier, Grenoble 1, France.
- Msanda F, El Aboudi A, & Peltier J P, 2005. Biodiversité et biogéographie de l'arganeraie marocaine. *Cahiers Agricultures*. 14: 357-364.
- Msanda F, El Aboudi A, & Peltier J P, 2007. Ecologie de l'arganier et typologie des arganeraie, Chapitre V. in : Atlas de l'arganier et de l'arganeraie. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II. Rabat. pp : 85-106.

- Munns R, James R A, Lauchli A, 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J Exp Bot.* 57 : 1025-1043.
- Nabors M, 2008. Réponse des plantes aux hormones et aux stimuli environnementaux. In : biologie végétale. Structure, fonctionnement, écologie et biotechnologie. Ed. Pearson Education. France. 247p.
- Nativ R, Ephrath J E, Berliner P R, et Saranga Y, 1999. Drought resistance and water use efficiency in *Acacia soligna*. *Aust. J. Bot.* 47 : 577–586.
- Neffar F, 2013. Analyse de l'expression des gènes impliqués dans la réponse au stress abiotiques dans différents génotypes de blé dur (*Triticum durum*) et d'orge (*Hordeum vulgare*) soumis à la sécheresse. Thèse doctorat en Sciences, Université Sétif. 86p.
- Nemmar M, 1983. Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez les variétés de blé dur et du blé tendre – Evolution des teneurs en proline au cours du cycle de développement – Thèse de Doctorat ENSA – Montpellier.
- Nerd A, Irijimovich V, Mizrahi Y, 1998. Phenology, breeding system et fruit development of Argan [*Argania spinosa*, Sapotaceae] cultivated in Israel. *Economic botany*, 52(2), 161-167.
- Noiraud N, Delrot S, and Lemoine R, 2000. The sucrose transporter of celery identification and expression during salt stress. *Plant Physiol.*, Vol.122, PP 1447-1456.
- Nouaim R et Chaussod R, 1991. Les mycorhizes de l'arganier. In : Colloque International « L'arganier, recherches et perspectives ». Agadir (Maroc), 05/03/1991.
- Nouaim R, & Chaussod R, 1992. L'Arganier. Le Flamboyant (Bulletin Liaison Réseau arbres Tropicaux), 21 : 3-8.
- Nouaim R et Chaussod R, 1993. L'arganier (*Argania spinosa* (L) Skeels). Le flamboyant bulletin de liaison des membres du réseau arbres tropicaux n° 27. Septembre 1993.
- Nouaim R, Mangin G, Breuil M C, Chaussod R, 2002. The argan tree (*Argania spinosa*) in Morocco: Propagation by seeds, cuttings and in vitro techniques. *Agroforestry Systems*. 54:71-81.
- Nouaim R, 2005. L'arganier au Maroc. Entre mythes et réalités : une civilisation née d'un arbre. Livre p. 17-18. Lavoisier 2000-2009.
- 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 en Biologie Végétale, 4 – 16.
- O'toole J C, et Cruz R T, 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance and leaf rolling to water stress. *Plant Physiol.* 65, 428 – 432.

- Ollier C, et Poirée M, 1981. Irrigation, les réseaux d'irrigation : théorie, technique et économie des arrosages. 5eme. Ed. Erolles. Paris, 503 p.
- Ottow E A, Brinker M, Teichman T, Friz E, Kaiser W, Brosché M, Kangasjarvi J, Jiang X, Pollé A, 2005. *Populus euphratica* Displays Apoplastic Sodium Accumulation, Osmotic Adjustment by Decreases in Calcium and Soluble Carbohydrates, and Develops Leaf Succulence under Salt Stress. *Plant Physiology*. V139, p 1762-1772.
- Ouajdi M, Aouajdad J, Elantry Tazi S, Bouiz N, Eddahani T, Ninich O, Ettaleb I, 2019. Contribution à la production des plants de qualites d'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) : Effet de l'élagage et du conteneur. Acte du 5ème Congrès International de l'arganier. Pp.413-417.
- Ouallal L, Ouajdi M, Kerdouh B, Sanguin H, Rochdi A, et Abbas Y, 2013. Caractérisation des ressources mychoriziennes pour la sauvegarde de l'écosystème arganeraie : un outil de la biotechnologie moderne pour la régénération de l'arganier (*Argania spinosa* L.), actes de 2ème congrès international d'arganier, Agadir. P : 187.
- Oukara F Z, Chaouia C, & Benrebiha F Z, 2017. Contribution a l'étude de l'effet du stress hydrique sur le comportement morphologique et physiologique des plantules du pistachier de l'atlas *Pistacia atlantica*. *Desf. Agrobiology*, 7(1), 225-232.
- Pádua G P, Moreira de Carvalho M L, França-neto J de B, Guerreiro M C, GuiMarães R M, 2009. Response of soybean genotypes to the expression of green seed under temperature and water stresses. *Revista Brasileira de Sementes* 31: 140-149.
- Parent C, Capelli N, et Dat J, 2008. Formes réactives de l'oxygène, stress et mort cellulaire chez les plantes. *C. R. Biologies* 331: 255–261.
- Passioura J B, 1988. Water Transport in and to Roots, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol.39, issue.1, pp.245-265.
- Passioura J B, 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. 12. [www.regional.org-au/au/cs](http://www.regional.org-au/au/cs).
- Peltier J P, El Aboudi A, Carlier G, & Doche B, 1992. Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles d'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) en début et au cours de la saison sèche dans le Souss (Maroc occidental). *Bull Ecol*. 23: 5-16.
- Pennington, 1991. *The Genera of the Sapotaceae*. Kew Publishing, p. 307.
- Picuki, 2020. <https://www.picuki.com/media/2218912926776117889>. Consulté le 19 Octobre 2020.

- Pirzad A, Shakiba M R, Zehtab-Salmasi S, Mohammadi S A, Darvishzadeh R, et Samadi A, 2011. Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. J Med Plants Res 5(12): 2483-2488.
- Pita P, Cañas I, Soria F, Ruiz F, et Toval G, 2005. Use of physiological traits in tree breeding for improved yield in drought-prone environments. The case of *Eucalyptus globulus*. Invest. Agrar.: Sist. Recur. 14: 383-393.
- Radhouane L, 2011. Comportement physiologique de deux espèces de tabac au stress salin. Revue des régions aride. Institut des régions arides-Médenine-Tunisie. 5: 3-14p.
- Radi N, 2003. L'Arganier arbre du sud-ouest marocain, en péril, aprotéger. Thèse Doctorat en pharmacie, Université de Nantes, France. 59p.
- Rahmani M, 1985. La connaissance de l'huile d'Argan. Mémoire de 3ème Cycle, I.A V. Hassan II, Rabat.
- Rai V K, Singh G, Thakur P S, et Banyal S, 1983. Protein and amino-acid relationship during water stress in relation to drought resistance. Plant Physiol. Biochem., (Suppl.), N° 10, p. 161.
- Rammal H, Bouayed J, Younos C, & Soulimani R, 2009. Notes ethnobotanique et phytopharmacologique d'*Argania spinosa* L. Phytothérapie, 7(3), 157-160.
- Reda Tazi M, Berrichi A, Haloui B, 2003. Effet du polyéthylène glycol sur la germination et la croissance in vitro de l'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels) des Beni- Snassen (Maroc oriental). Note de recherche, Science et changements planétaires/Sécheresse. 14: 23-7.
- Rejeb M, Laffray D, et Louguet P, 1991. Modification de la conductance stomatique de diverses origines tunisiennes de caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) soumises à une contrainte hydrique prolongée dans l'amélioration de plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Paris, paris : John Libbey Eurotext. Pp. 149-158.
- Rhodes D, Handa S, Bressan R A, 1986. Metabolic changes associated with adaptation of plant-cells to water-stress. Plant Physiology. 82 : 890–903.
- Riedacker A, Dreyer E, Pafadnam C, Joly H, Bory G, 1990. Physilologie des arbres et arbustes des zones arides et semi-arides. Groupe d'étude de l'Arbre. Observatoire du Sahara et du Sahel. Seminaire. Paris, 373 – 465.
- Rieuf P, 1962. Les Champignons de l'arganier. Les Cahiers de la Recherche Agronomique, INRA, Rabat, n°15. Pp : 8-25.
- Rocher P, 1926. L'arganier. Annales de Géographie, 35(195), 259-267. <http://www.jstor.org/www.sndll.arn.dz/stable/234401827>

- Roldan-Arjona T, et Ariza R R, 2009. Repair and tolerance of oxidative DNA damage in plants. *Mutation Research: Reviews in Mutation Research*. 681: 169-179.
- Saab I N, Sharp R E, & Pritchard J, 1990. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology* 93: 1329-1336.
- Sade B, Soylu S, & Yetim E, 2011. Drought and oxidative stress. *African Journal of Biotechnology* 10: 11102-11109.
- Sanchez F J, Manzanares M D E, Andres E F, Tenorio J L, Schellenbaum L, Sprenger N, Schuepp H, Wiemken A, & Boller T, 1999. Effects of drought, transgenic expression of a fructan synthesizing enzyme and of mycorrhizal symbiosis on growth and soluble carbohydrate pools in tobacco plants. *New phytol.* 142: 67-77.
- Sandford AP, Jarvis P G, 1986. Stomatal responses to humidity in selected conifers. *Tree Physiology* 2,89-103.
- Sauter A, Davies W J, & Hartung W, 2001. The long-distance abscisic acid signal in the droughted the fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany* 52:1991-1997.
- Scholander P F, Bradstreet E D, Hemmingsen E A, & Hammel H T, 1965. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668), 339-346.
- Schroeder J I, Allen G J, Hugouvieux V, Kwak J M, & Waner D, 2001. Guard Cell Signal Transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52(1), 627–658.
- Shao H B, Chu L Y, Jaleel C A, et Zhao C X, 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biologies* 331 : 215–225.
- Shinozaki K, K Yamaguchi-Shinozaki, 1997. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol.*, 115: 327- 334.
- Shinozaki K, K Yamaguchi-Shinozaki, 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58: 221–227.
- Simenel R, Romagny B, et Auclair L, 2014. Chapitre 6. « Les femmes berbères gardiennes des secrets de l’arganier » : le détournement des pratiques locales In : Genre et savoirs : Pratiques et innovations rurales au Sud [en ligne]. Marseille : IRD Éditions, 2014 (généré le 20 octobre 2020). Disponible sur Internet : <<http://books.openedition.org/irdeditions/9151>>. ISBN : 9782709922746. DOI : <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.9151>.
- Singh T N, Paleg L G, & Aspinall D, 1973. Nitrogen metabolism and growth in barley plant during water stress. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26: 45-56.

- Smirnoff N, 1995. Antioxidant systems and plant response to the environment. In: Smirnoff V (Ed.), Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation, BIOS Scientific Publishers, Oxford, UK. 28:165-174.
- Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, & Masia A, 2004. Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. *Physiologia Plantarum* 121: 58-65.
- Wang W, Vinocur B, & Altman A, 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1-14.
- Soufiani M, Aissam S, Chakhchar A, Meddich A, Wahbi S, Ferradous A, Filali-Maltouf A, El Modafar C, 2019. Physiologiques et biochimiques d'écotypes contrastés d'arganier (*Argania spinosa* L. Skeels) au déficit hydrique. Acte du 5ème Congrès International de l'arganier. Pp.139-144.
- Subbarao G V, Johansen C, Slinkard A E, Nageswara R C, Saxena N P, Chauhan Y S, 1995. Strategies for improving drought resistance in grain legume. *Crit Rev Plant Sci*. 14 : 469-523.
- Szabados L, Savoure A, 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*. 15 : 89-97.
- Tahri E, Belabed A, & 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*. Rabat, 21 : 81-89.
- Tarrier M R, & Benzyane M, 2003. L'arganeraie marocaine se meurt : problématique et bioindication. *Sécheresse* 14 : 60-62.
- Tazi, 2003. Effect du polyéthylène glycol sur la germination et la croissance in vitro de l'arganier. *Sécheresse*. Vol. 14.23-7.
- Teline, 2020. <https://www.teline.fr/fr/photos/sapotaceae/argania-spinosa#photo-5>. Consulté le 19 Octobre 2020.
- Termaat A, Passioura J B, et Munns R, 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl - affected wheat and barley. *Plant Physiol*, 77 : 869-872.
- Tessier André, Yves Couillard et Peter G C, Campbell, 1993. Response of metallothionein concentrations in a freshwater bivalve (*Anodonta grandis*) along an environmental cadmium gradient. *Limnol. Oceanogr.*, 38(2), 299-313.
- Tezara W, V J Mitchell, S D Driscoll, and D W Lawlor, 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401 : 914 - 917.
- Thakur P S, Rai V K, 1982. Effect of water stress on protein content in two maize cultivars differing in drought resistance. *Biologia Plant (Praha)*, 24: 96- 100.

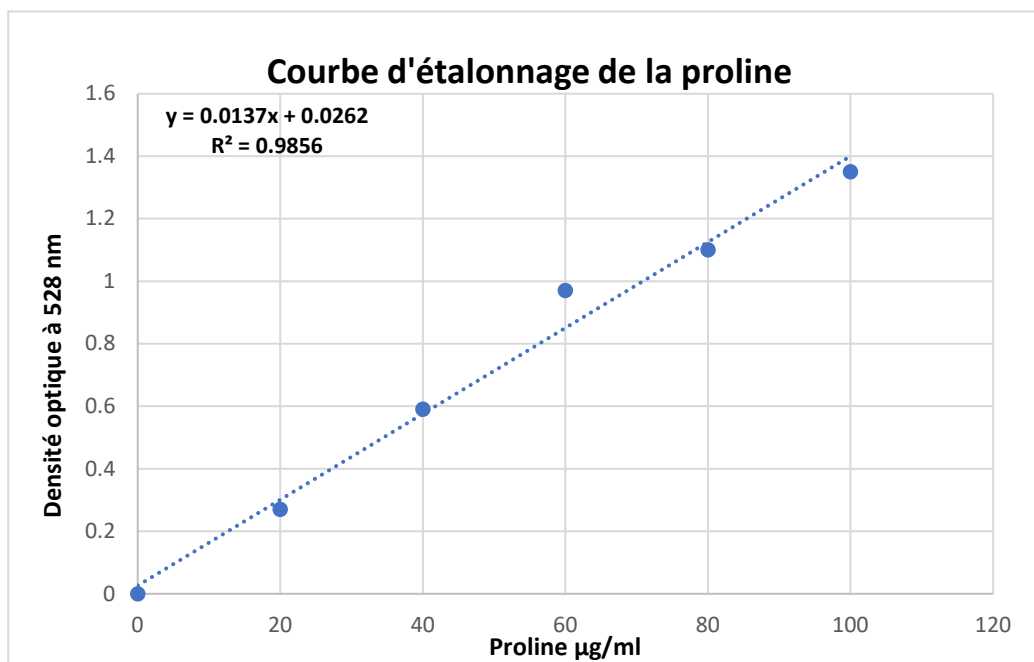
- The university of arizona, 2020. VPD Calculator. Consulté le 19 Octobre 2020. <https://cals.arizona.edu/vpdcalc/>
- The weather channel, 2020. Météo rabat. <https://weather.com/weather/hourbyhour/l/66cf1e02cc0b354d148e80d2b32ce4be05a3120a0a506c4bc1ae706c67793977>. Consulté le 19 Octobre 2020.
- Thomas F M, et Gausling T, 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. *Ann For Sci* ; 57, 325 – 33.
- Thomashow M F, 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 50 : 571–599.
- Tobi G, Rahmouni I, Oumouss S, El bahloul Y, 2019. Potentiel germinatif du germoplasme national de l'arganier. *Acte du 5ème Congrès International de l'arganier*. Pp.436-440.
- Troll W, and Lindsley G, 1955. Aphotometric method for the determinations of proline *Biol Chem*, 215, p. 655- 660.
- Turner M G, Gardner R H, O'Neill R V, & O'Neill R V, 2001. *Landscape ecology in theory and practice* (Vol. 401). Springer New York.
- Turner N C, A B Hearn, J E Begg, et G A Constable, 1986. Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) physiological and morphological responses to water deficits and their relationship to yield. *Field Crops Res*. 14: 153 – 170.
- Turner N C, 1986. Adaptation to water deficit: a changing perspective *Aust. J. Plant Physiol.*, 13, pp. 175-190.
- Turner N C, 1997. Further progress in crop water relations. *Adv Agron*, 58 : 293-338.
- Turner N C, Wright G C, & Siddique K H M, 2001. Adaptation of grain legume to water limited environments. *Adv Agron*, 71: 193-231.
- Uzilday B, Turkan I, Sekmen A H, Ozgur R, et Karakaya H C, 2012. Comparison of ROS formation and antioxidant enzymes in *Cleome gynandra* (C4) and *Cleome spinosa* (C3) under drought stress. *Plant Sci*. 182: 59-70.
- Van Hees A F M, 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beek (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci*, 54, 9 – 18.
- Verbruggen N, Hermans C, 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*. 35 : 753–759.
- Walsh D, & Lord D, 1996. Effets de la masse et de la dimension des graines d'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] BSP) sur le taux de germination et la survie des semis produits en récipients.

- Wang W X, Brak T, Vinocur B, Shoseyov O, Altman A, 2003. Abiotic resistance and chaprones: possible physiological role of SP1, a stable and stabilising protein from *Populus*. In : Vasil IK (ed), *Plant biotechnology 2000 and beyond*. Kluwer, Dordrecht. 439-443.
- Wang W, Vinocur B, & Altman A, 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1-14.
- Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, et Altman A, 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaprones in the abiotic stress response. *Trends Plant Sci.* 9(5): 244-252.
- Wang Y Q, Shao M A, & Shao H B, 2010. A preliminary investigation of the dynamic characteristics of dried soil layers on the Loess Plateau of China. *Journal of Hydrology*, 381: 9–17.
- Wingler A, 2002. The function of trehalose biosynthesis in plants; *photochemistry* 60: 437-440.
- Yamaguchi-Shinozaki K, M Kasuga, Q Liu, K Nakashima, Y Sakuma, H Abe, Z K Shinwari, M Seki, K Shinozaki, 2002. Biological mechanisms of drought stress response. *JIRCAS Working Report*, 1-8.
- Yokota A, Takahara K, & Akashi K, 2006. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer, 15–39.
- Zerrad W, B S Maataoui, S Hilali, S El Antri et A Hmyene, 2008. Etude comparative des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur. *Lebanese Science Journal*, Vol. 9, No. 2. 27-36.
- Zhang J, Nguyen H T, & Blum A, 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.* 50: 291-302.
- Zhao C X, Shao H B, et Chu L Y, 2008. Aquaporin structure–function relationships: Water flow through plant living cells. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 62: 163-172.
- Zhu J K, 2001. Plant salt tolerance, *Trends Plant Sci.* 6 66–71.
- Zine El Abidine A, Bouderrah M, Bekkour A, Lamhamedi Mohammed, Abbas Younes, 2016. Croissance et développement des plants de deux provenances de chêne-liège produits en pépinière dans des conteneurs de différentes profondeurs. *Forêt méditerranéenne*. 2. 137-150.
- Zine El Abidine A, Bouderrah M, Moustahssen A, & Lamhamedi S, 2016. Relations hydriques et croissance de plants soumis à un déficit hydrique édaphique graduel-Cas du cèdre de l’Atlas, du pin maritime de montagne et du cyprès de l’Atlas. *Forêt méditerranéenne*.

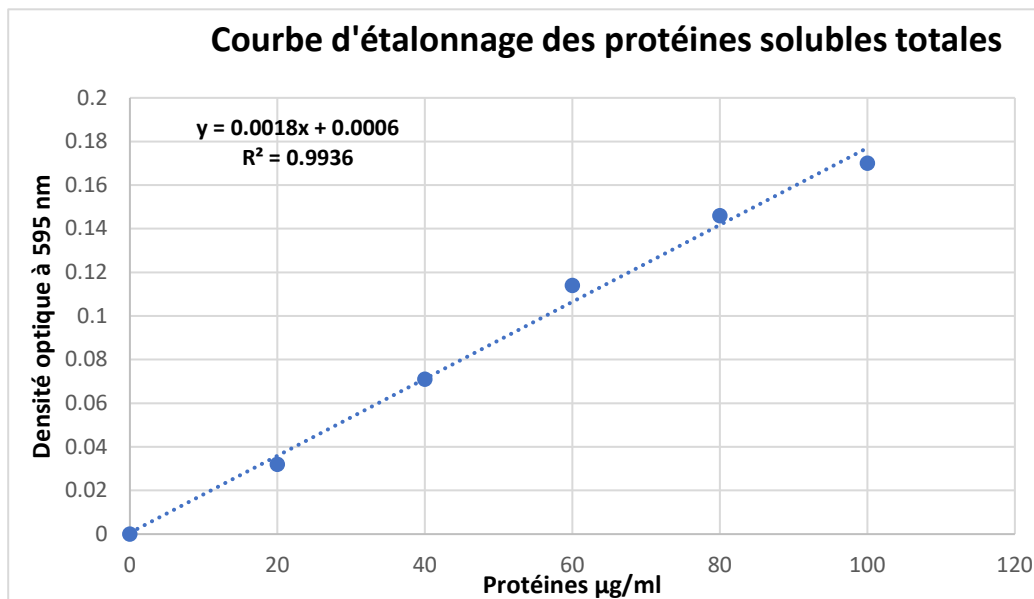
# ***Annexe***

## Annexe 1 : Courbes d'étalonnages

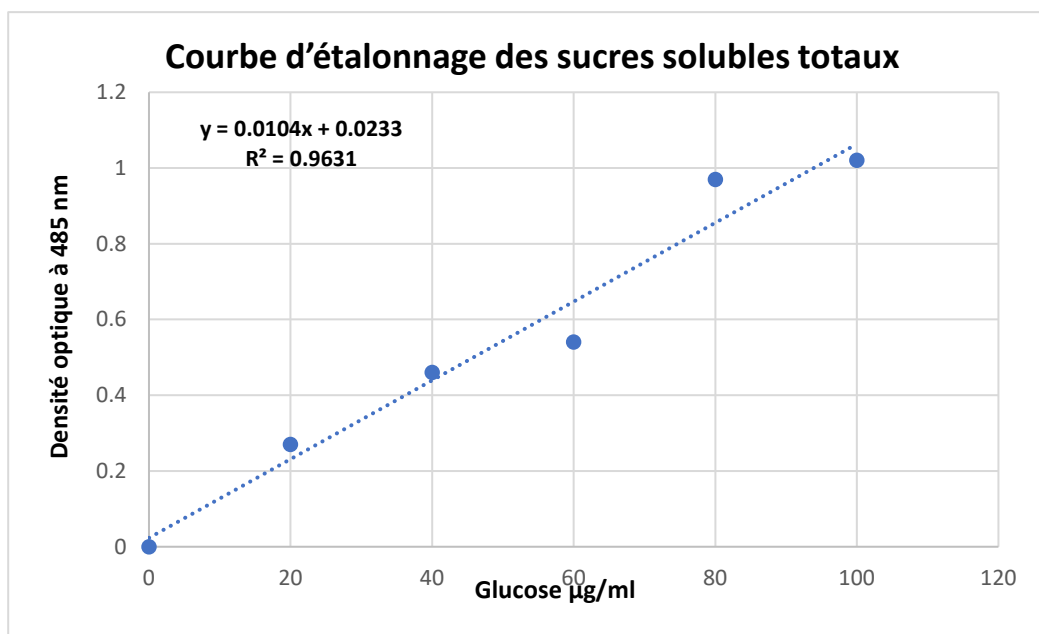
### a. Courbe d'étalonnage de la proline.



### b. Courbe d'étalonnage des protéines totales solubles.



## c. Courbe d'étalonnage des sucres solubles totaux.

**Annexe 2 : Test t****Tableau 1 :** Hauteur de tiges et diamètre en collet dans différents conteneurs.

| Variable | Hauteur  |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| S        | 15.04750 | 2.701251 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| P        | 14.41250 | 3.762804 | 4 | 0.635000 | 1.064409      | 1.193150 | 3  | 0.318569 | -1.05871            | 2.328712            |

| Variable | Diamètre |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| S        | 3.160500 | 0.233674 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| P        | 2.951500 | 0.377806 | 4 | 0.209000 | 0.160021      | 2.612160 | 3  | 0.079537 | -0.045629           | 0.463629            |

**Tableau 2 :** Nombre de feuilles, d'épines et des rameaux dans différents conteneurs.

| Variable | Feuilles |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| S        | 55.24000 | 16.25424 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| P        | 43.32000 | 12.10678 | 4 | 11.92000 | 5.122473      | 4.654002 | 3  | 0.018713 | 3.769002            | 20.07100            |

| Variable | Epines   |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| S        | 32.47500 | 6.174860 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| P        | 29.29000 | 5.764015 | 4 | 3.185000 | 1.614301      | 3.945981 | 3  | 0.029021 | 0.616287            | 5.753713            |
| Variable | Rameaux  |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| S        | 0.475000 | 0.287228 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| P        | 0.075000 | 0.095743 | 4 | 0.400000 | 0.355903      | 2.247806 | 3  | 0.110162 | -0.166320           | 0.966320            |

**Tableau 3 :** Hauteur de tiges et diamètre en collet dans différents traitements.

| Variable | Hauteur  |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 18.21562 | 3.281853 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 13.64375 | 1.663471 | 4 | 4.571875 | 1.900915      | 4.810184 | 3  | 0.017109 | 1.547096            | 7.596654            |
| Variable | Diamètre |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 3.708125 | 0.254119 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 2.816250 | 0.264374 | 4 | 0.891875 | 0.172486      | 10.34139 | 3  | 0.001929 | 0.617411            | 1.166339            |

**Tableau 4 :** Poids frais de la partie aérienne et racinaire des différents traitements.

| Variable | PF partie aérienne  |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|---------------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean                | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 1.685625            | 0.080425 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 1.082917            | 0.194718 | 4 | 0.602708 | 0.180356      | 6.683528 | 3  | 0.006831 | 0.315721            | 0.889696            |
| Variable | PF partie racinaire |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|          | Mean                | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 3.160417            | 0.594924 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 1.364667            | 0.292982 | 4 | 1.795750 | 0.385007      | 9.328399 | 3  | 0.002608 | 1.183118            | 2.408382            |

**Tableau 5 :** Poids sec de la partie aérienne et racinaire des différents traitements.

| Variable | PS partie aérienne |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|--------------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean               | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 0.643250           | 0.101756 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 0.473750           | 0.134279 | 4 | 0.169500 | 0.041232      | 8.221779 | 3  | 0.003766 | 0.103891            | 0.235109            |

| Variable | PS partie racinaire |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|---------------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean                | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 0.636042            | 0.124301 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 0.480000            | 0.120878 | 4 | 0.156042 | 0.089312      | 3.494320 | 3  | 0.039643 | 0.013927            | 0.298156            |

**Tableau 6 :** Rapport de biomasse sèche de la partie racinaire / partie aérienne des différents traitements.

| Variable | PR/PA    |          |   |           |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|-----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.     | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 1.005083 | 0.224823 |   |           |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 1.048458 | 0.160099 | 4 | -0.043375 | 0.086297      | -1.00524 | 3  | 0.388839 | -0.180693           | 0.093943            |

**Tableau 7 :** Teneur en eau de la partie aérienne, racinaire et sol des différents traitements.

| Variable | TE partie aérienne |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|--------------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean               | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 61.53083           | 5.594817 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 55.77125           | 7.468261 | 4 | 5.759583 | 4.129175      | 2.789702 | 3  | 0.068436 | -0.810856           | 12.33002            |

| Variable | TE partie racinaire |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|---------------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean                | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 78.01417            | 2.071428 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 64.87583            | 1.676195 | 4 | 13.13833 | 2.706921      | 9.707217 | 3  | 0.002322 | 8.831018            | 17.44565            |

| Variable | TE sol   |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 27.58850 | 5.760878 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 17.69950 | 0.343897 | 4 | 9.889000 | 5.929950      | 3.335273 | 3  | 0.044544 | 0.453127            | 19.32487            |

**Tableau 8 :** Potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ), et minimum ( $\Psi_m$ ) des différents

| Variable | $\Psi_b$  |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|-----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean      | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | -0.325208 | 0.043024 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | -0.551708 | 0.073693 | 4 | 0.226500 | 0.069053      | 6.560154 | 3  | 0.007203 | 0.116621            | 0.336379            |

| Variable | $\Psi_m$ |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | -0.88679 | 0.077580 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | -1.63817 | 0.287172 | 4 | 0.751375 | 0.320674      | 4.686226 | 3  | 0.018366 | 0.241111            | 1.261639            |

**Tableau 9 :** Chlorophylle (a et totale) des différents traitements.

| Variable | Chl a    |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean     | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 12.50067 | 1.277558 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 7.45404  | 1.829099 | 4 | 5.046625 | 2.465492      | 4.093808 | 3  | 0.026355 | 1.123477            | 8.969773            |

| Variable | Chl totale |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean       | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 17.02029   | 1.862120 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 10.56363   | 2.282953 | 4 | 6.456667 | 3.076956      | 4.196788 | 3  | 0.024682 | 1.560543            | 11.35279            |

**Tableau 10 :** Proline de la partie aérienne, racinaire des différents traitements.

| Variable | Proline PA |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean       | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 16.58223   | 3.782445 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 29.64947   | 4.764715 | 4 | -13.0672 | 1.916971      | -13.6332 | 3  | 0.000854 | -16.1176            | -10.0169            |

| Variable | Proline PR |          |   |           |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|------------|----------|---|-----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean       | Std.Dv.  | N | Diff.     | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 13.99426   | 5.245558 |   |           |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 14.99153   | 5.577591 | 4 | -0.997271 | 0.521014      | -3.82820 | 3  | 0.031399 | -1.82632            | -0.168222           |

**Tableau 11** : Protéines solubles totales de la partie aérienne, racinaire des différents traitements.

| Variable | Protéines PA |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|--------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean         | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 220.4499     | 29.13563 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 270.5803     | 27.21019 | 4 | -50.1304 | 4.319367      | -23.2119 | 3  | 0.000175 | -57.0035            | -43.2573            |

| Variable | Protéines PR |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|--------------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean         | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 128.1260     | 14.38437 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 202.3043     | 41.30841 | 4 | -74.1783 | 34.56489      | -4.29212 | 3  | 0.023254 | -129.179            | -19.1779            |

**Tableau 12** : Sucres solubles totaux de la partie aérienne, racinaire des différents traitements.

| Variable | Sucres PA |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|-----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean      | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 83.6979   | 4.025667 |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 115.8774  | 9.950890 | 4 | -32.1795 | 13.71467      | -4.69271 | 3  | 0.018298 | -54.0026            | -10.3564            |

| Variable | Sucres PR |          |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
|----------|-----------|----------|---|----------|---------------|----------|----|----------|---------------------|---------------------|
|          | Mean      | Std.Dv.  | N | Diff.    | Std.Dv. Diff. | t        | df | p        | Confidence -95.000% | Confidence +95.000% |
| T0       | 42.72837  | 7.98437  |   |          |               |          |    |          |                     |                     |
| T1       | 96.04968  | 25.60105 | 4 | -53.3213 | 21.85073      | -4.88051 | 3  | 0.016445 | -88.0907            | -18.5519            |

# Etude du comportement physiologique et biochimique de quatre provenances contrastées d'arganier vis-à-vis du stress hydrique

## RESUME

Le stress hydrique est considéré comme le principal facteur environnemental limitant la croissance, le développement et la production dans le monde entier. Il est le responsable d'une large gamme de réactions morpho-physiologiques et biochimiques chez les plantes supérieures. Le présent travail a pour but d'étudier le comportement écophysologique de l'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] face au stress hydrique, via une étude comparative des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques mesurés sur des plants issus de quatre provenances contrastées d'arganier.

Pour atteindre ces objectifs, des plants d'arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] issus de quatre provenances différentes (Essaouira, Agadir, Bouizakarne et Berkane), âgés de 6 mois, ont été soumis à deux traitements hydriques, avec un lot T0 : arrosage régulier 3 fois par semaine ; et un lot T1 : arrêt total de l'arrosage, pendant 25 jours dans des conditions semi-contrôlées.

L'effet de l'intensité et de la durée de la contrainte hydrique a entraîné une réduction de l'ensemble des traits étudiés. Pour l'étude morphologique, l'application du stress hydrique sévère (T1), induit chez les plants une diminution de la croissance en hauteur des tiges, une réduction du diamètre au collet, une diminution des biomasses fraîches et sèches (aérienne et racinaire), avec le développement de la biomasse racinaire afin d'assurer un approvisionnement adéquat pour les plants. Par ailleurs, l'effet du stress hydrique a également provoqué une diminution du trait physiologique et biochimique des plants d'arganier étudiés. Les résultats obtenus pour l'étude physiologique ont montré une réduction de la teneur en eau de la partie aérienne et racinaire et de la teneur en eau du substrat de culture. Le potentiel hydrique foliaire minimal ( $\Psi_m$ ) des plants stressés (T1) a progressivement diminué pour atteindre des valeurs plus négatives, à la fin de l'expérience, de -1,2 MPa pour Essaouira, -2.98 MPa pour Agadir, -1.6 MPa pour Bouizakarne et -2.4 MPa pour Berkane, par rapport au témoin (T0) qui est respectivement de l'ordre de -0.85 MPa, -0.83 MPa, -0.92 MPa et -0.5 MPa. En outre, le stress hydrique a entraîné une augmentation de la concentration des osmorégulateurs (proline et sucres solubles totaux), et de protéines solubles totales dans les deux parties (aérienne et racinaire) et une diminution de la teneur en chlorophylle chez toutes les provenances étudiées. Ces paramètres biochimiques varient entre les deux traitements chez les quatre provenances en fonction de l'intensité et de la durée du stress hydrique.

**Mots clés :** *Argania spinosa* (L.) Skeels, Stress hydrique, Provenances, Tolérance, Potentiel hydrique foliaire.