

Effets du stress hydrique sur la physiologie et la morphologie de plants du robinier, *Robinia pseudoacacia*, d'Algérie

Mohamed TOUMI^{1,2}
Selma BARRIS²
Souhila BERKA³
Fatiha AID²

¹ Université Alger 1 Benyoucef
Benkhedda
2 rue Didouche Mourad
16006 Alger
Algérie

² Université des sciences
et de la technologie Houari Boumediene
Faculté des sciences biologiques
Laboratoire de biologie et physiologie /
physiologie végétale
BP 32, El Alia Bab Ezzouar
16111 Alger
Algérie

³ Institut national de recherche
forestière
Arboretum de Baïnem
BP 37, Chéraga
16300 Alger
Algérie

Auteur correspondant /
Corresponding author:
Mohamed TOUMI – t_med@hotmail.com

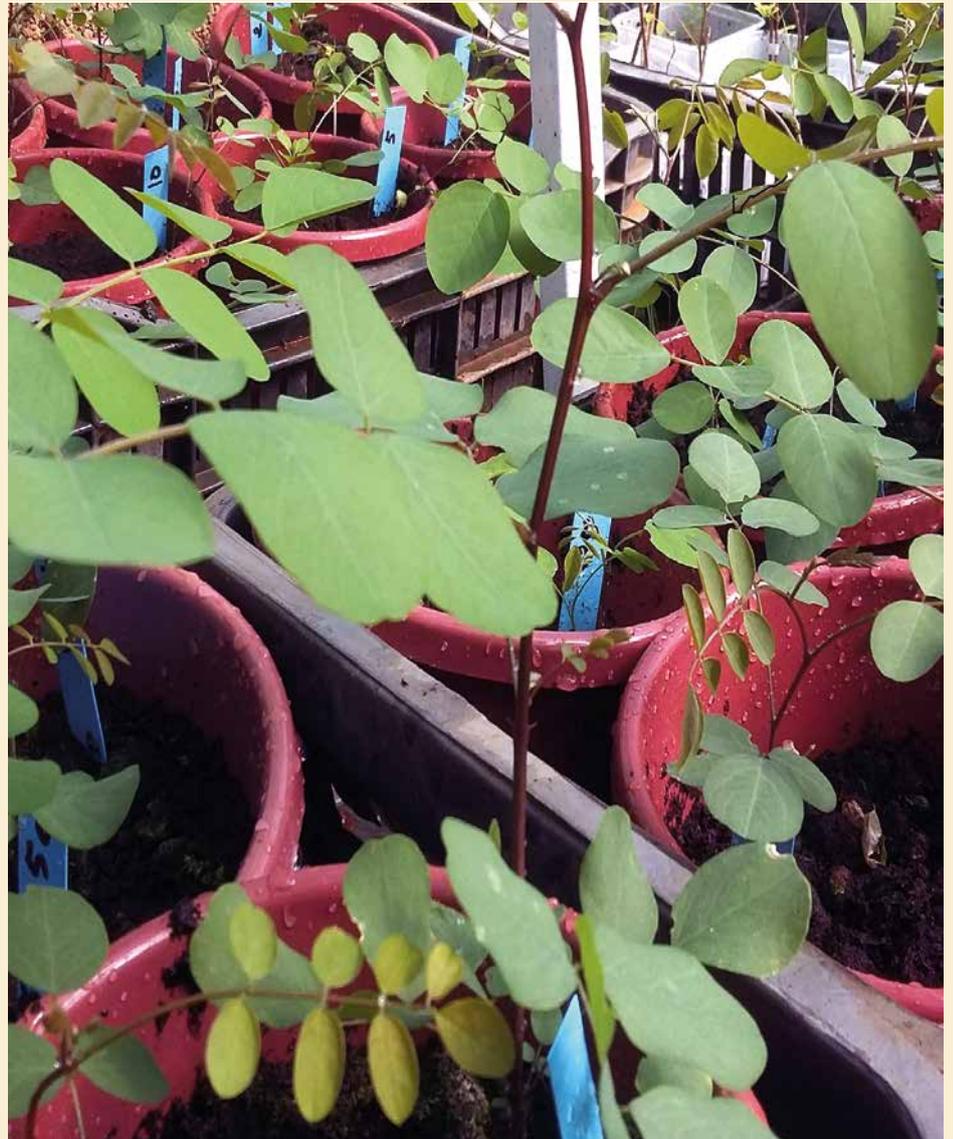


Photo 1.

Jeunes plants de *Robinia pseudoacacia* de 10 semaines au sein de la serre de l'INRF à Alger, en Algérie.
Young *Robinia pseudoacacia* plants, 10 weeks old, in the INRF greenhouse in Algiers, Algeria.
Photo M. Toumi.

Doi : 10.19182/bft2022.354.a36854 – Droit d'auteur © 2022, Bois et Forêts des Tropiques – © Cirad – Date de soumission : 21 décembre 2021 ; date d'acceptation : 18 août 2022 ; date de publication : 1er décembre 2022.



Licence Creative Commons :
Attribution - 4.0 International.
Attribution-4.0 International (CC BY 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Toumi M., Barris S., Berka S., Aid F., 2022. Effets du stress hydrique sur la physiologie et la morphologie de plants du robinier, *Robinia pseudoacacia*, d'Algérie. Bois et Forêts des Tropiques, 354 : 7-17. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2022.354.a36854>

RÉSUMÉ

Effets du stress hydrique sur la physiologie et la morphologie de plants du robinier, *Robinia pseudoacacia*, d'Algérie

L'irrégularité des pluies ainsi que les fortes températures sont des facteurs limitant la croissance des espèces végétales qui vivent dans les zones arides en Algérie, ce qui a pour conséquence une réduction du couvert végétal, favorisant ainsi la désertification. La plantation d'espèces résistantes à la sécheresse présente un avantage certain dans le repeuplement de ces zones et la lutte contre l'érosion des terres. Le robinier, *Robinia pseudoacacia* L., fait partie de la famille des légumineuses fixatrices d'azote, ce qui lui confère une aptitude à coloniser des sols pauvres en minéraux. Grâce à sa multiplication végétative rapide, le robinier permettrait de recoloniser des zones menacées par la sécheresse. L'étude du comportement physiologique des jeunes plants de *R. pseudoacacia* en conditions de stress hydrique est importante afin d'évaluer la résistance de cette espèce, ainsi que sa capacité à vivre dans des zones exposées à de faibles précipitations. Après dix semaines de croissance, un arrêt d'arrosage de quatre semaines est appliqué sur de jeunes plants de *R. pseudoacacia*. Cette contrainte induit une diminution significative de la croissance après deux semaines d'arrêt d'arrosage. Cette réduction s'accompagne d'un arrêt de formation de nouvelles feuilles. La teneur relative en eau des feuilles (TRE) diminue progressivement durant cette même période pour atteindre 78 %, puis chute après quatre semaines d'arrêt d'arrosage. Une diminution significative de la conductance stomatique est observée à partir de la deuxième semaine d'arrêt d'arrosage afin de réduire la quantité d'eau perdue par transpiration stomatique. Une reprise de la croissance ainsi qu'une augmentation de la teneur en eau et de la conductance stomatique des feuilles sont observées chez les plants stressés après une semaine de réarrosage. Le robinier présenterait donc une bonne capacité à reprendre une activité physiologique normale après un arrêt d'arrosage de quatre semaines.

Mots-clés : *Robinia pseudoacacia* L., conductance stomatique, teneur relative en eau, résistance, croissance, désertification, Algérie.

ABSTRACT

Effects of water stress on the physiology and morphology of black locust trees, *Robinia pseudoacacia*, in Algeria

Irregular rainfall and high temperatures are factors limiting the growth of plant species living in arid zones in Algeria. This results in a reduction of the plant cover, favouring desertification. Planting drought-resistant species is a clear advantage for the restoration of plant cover and the fight against soil erosion in these areas. Black locust trees (*Robinia pseudoacacia* L.) belong to the family of nitrogen-fixing legumes, which makes them suitable for colonising mineral-poor soils. Thanks to its rapid vegetative propagation, this species could re-colonise areas threatened by drought. It is important to study the physiological behaviour of *R. pseudoacacia* seedlings under water stress conditions to assess the drought resistance of the species, as well as its capacity for survival in areas with low rainfall. After ten weeks of growth, watering of the *R. pseudoacacia* seedlings was stopped for four weeks. After two weeks, a significant decrease in growth was observed and the formation of new leaves ceased. The relative water content of the leaves (RWC) decreased steadily during the same period to 78%, then fell abruptly after four weeks without watering. A significant decrease in stomatal conductance was observed from the second week without watering, which reduced the quantity of water lost through stomatal transpiration. When watering resumed, growth recovered and an increase in water content and stomatal conductance of the leaves of the stressed plants was observed after one week. This species thus appears to have a high capacity for resuming normal physiological activity after a four-week interruption of watering.

Keywords: *Robinia pseudoacacia* L., stomatal conductance, relative water content, resistance, growth, desertification, Algeria.

M. TOUMI, S. BARRIS, S. BERKA, F. AID

RESUMEN

Efectos del estrés hídrico en la fisiología y la morfología de la robinia, *Robinia pseudoacacia*, de Argelia

La irregularidad de las precipitaciones y las altas temperaturas son factores limitadores del crecimiento de las especies vegetales que viven en las zonas áridas de Argelia, lo que se traduce en una reducción de la cubierta vegetal, favoreciendo así la desertificación. La plantación de especies resistentes a la sequía es claramente ventajosa para la repoblación de estas zonas y para combatir la erosión del suelo. La robinia, *Robinia pseudoacacia* L., pertenece a la familia de las leguminosas fijadoras de nitrógeno, lo que la hace adecuada para colonizar suelos pobres en minerales. Gracias a su rápida multiplicación vegetativa, la robinia permitiría recolonizar zonas amenazadas por la sequía. El estudio del comportamiento fisiológico de las plántulas de *R. pseudoacacia* en condiciones de estrés hídrico es importante para evaluar la resistencia de esta especie, así como su capacidad para vivir en zonas expuestas a bajas precipitaciones. Tras diez semanas de crecimiento se interrumpió durante cuatro semanas el riego de las plántulas de *R. pseudoacacia* L. Esta restricción indujo un descenso significativo del crecimiento tras dos semanas de interrupción del riego. La reducción en el crecimiento fue acompañada por una interrupción de la formación de nuevas hojas. El contenido hídrico relativo (CHR) en las hojas disminuyó gradualmente durante el mismo período hasta el 78 % y luego se precipitó después de cuatro semanas sin riego. Se observó una disminución significativa de la conductancia estomática a partir de la segunda semana de parada del riego para reducir la cantidad de agua perdida por transpiración estomática. Se observó una reanudación del crecimiento, así como un aumento del contenido de agua y de la conductancia estomática en las hojas de las plantas estresadas tras una semana de volver a ser regadas. Por lo tanto, se dice que la robinia tiene una buena capacidad para reanudar la actividad fisiológica normal tras una pausa de cuatro semanas en el riego.

Palabras clave: *Robinia pseudoacacia* L., conductancia estomática, contenido relativo de agua, resistencia, crecimiento, desertificación, Argelia.

Introduction

Des changements climatiques particulièrement rapides, pouvant amplifier l'aridité des sols en augmentant la durée des phases sèches, sont actuellement observés dans le monde. Ces perturbations sont dues aux activités humaines qui provoquent une importante accélération de l'effet de serre, conduisant à un réchauffement climatique global et à de fortes perturbations dans le cycle des pluies (Zou *et al.*, 2016 ; Gudmundsson *et al.*, 2019). Ces changements climatiques peuvent avoir un effet néfaste sur les végétaux. En effet, une augmentation de température de 0,5 °C pourrait induire des changements majeurs sur la végétation en région méditerranéenne (Guiot et Cramer, 2016).

Le déficit hydrique résultant de l'irrégularité des pluies constitue un des facteurs limitant la production agricole en zone méditerranéenne (Belkhodja et Bidai, 2004). Le manque d'eau peut entraîner des modifications sur les plans morphologique, anatomique, physiologique, biochimique et moléculaire, qui affectent le rendement et provoquent la mort de la plante si le stress perdure (Wang *et al.*, 2003). Les conséquences du stress hydrique se traduisent essentiellement par une diminution de la croissance, de la surface foliaire (Kramer et Boyer, 1995) et de l'ouverture des stomates ainsi qu'une réduction de l'activité photosynthétique (Kim et van Iersel, 2011).

Une des problématiques environnementales les plus préoccupantes du XXI^e siècle est l'installation de la sécheresse suite à un déficit hydrique prolongé ainsi qu'à une forte érosion éolienne. La désertification est la conséquence de la dégradation des terres dans les écosystèmes secs (FAO, 1992). En Algérie, près de 500 000 ha de terres en zones steppiques sont en voie de désertification, et plus de 7 millions d'hectares sont directement menacés par ce processus (MATE, 2002 ; Belkhodja et Bidai, 2004). En effet, la superficie des terres dégradées est passée de 5 millions d'hectares en 1985 à 7,5 millions d'hectares en 1995 (Bensouiah, 2003).

Pour lutter contre la désertification et ses effets néfastes, il serait intéressant de choisir des espèces ligneuses adaptées à ces zones menacées. Cette approche permettra une meilleure lutte contre la désertification en misant sur l'amélioration du couvert végétal des massifs forestiers dégradés, par la plantation d'espèces végétales capables de limiter l'érosion éolienne et de résister à ces conditions extrêmes.

Originaire du sud-est des États-Unis, *Robinia pseudoacacia* L. est un arbre à croissance rapide de la famille des Fabaceae (APG IV). Il fut introduit en Méditerranée au XVII^e siècle. Cette espèce peut se développer sur des sols dégradés, grâce, d'une part, à la présence de nodosités dans ses racines, permettant de réduire l'azote atmosphérique et d'enrichir ainsi les sols, et, d'autre part, à son système racinaire efficace qui peut s'étendre sur un rayon de 15 m autour du tronc sur les terrains secs (Brosse, 2000). *R. pseudoacacia* L. est souvent utilisé pour fixer les terrains menacés d'affaissement (digues, terre-pleins) et pour

reboiser les sols stériles, ce qui présente un grand potentiel dans la restauration de la végétation et la régénération des écosystèmes. Résistant à de nombreux stress environnementaux (basses et hautes températures, sécheresse, polluants atmosphériques), le robinier colonise naturellement remblais, talus et terrains vagues (Pokorny, 1987), faisant de lui une espèce invasive dans les régions humides.

Le stade jeune plantule est un passage délicat pour les arbres en raison de la fragilité des plantes ainsi que de leur sensibilité aux différents stress environnants.

Dans le but de mieux comprendre les effets du stress hydrique sur le robinier au stade jeune plant, ainsi que les mécanismes de résistance de cette espèce vis-à-vis d'un manque d'eau, un arrêt d'arrosage a été effectué sur des plantes de deux mois afin d'observer les effets du stress hydrique sur la morphologie, la croissance et le statut hydrique.



Photo 2.

Arbre adulte de *Robinia pseudoacacia* de la région de Tizi Ouzou, en Algérie.

Mature *Robinia pseudoacacia* tree from the Tizi Ouzou region in Algeria.
Photo M. Toumi.

Matériels et méthodes

Matériel végétal

En prélude à la production de plants, des graines de *R. pseudoacacia* L. ont été récoltées au mois de décembre 2014 dans la région de Cherrhell (wilaya de Tipaza : 36°47'25"N, 2°37'30"E).

Prétraitement des graines et germination

Les graines de *R. pseudoacacia* ont été désinfectées en les trempant 30 secondes dans de l'hypochlorite de sodium à 16 %, elles sont ensuite rincées abondamment à l'eau du robinet. Ce processus permet l'aseptisation des graines dans le but de les préparer à la germination. Pour lever leur inhibition tégumentaire, les graines de *R. pseudoacacia* ont été scarifiées mécaniquement en réalisant une petite incision au niveau du tégument avec un coupe-ongle. Les graines sont ensuite placées dans des boîtes de Petri (8,5 cm de diamètre) tapissées de quatre couches de papier filtre saturées en eau distillée, à raison de 20 graines par boîte. Les boîtes de Petri sont mises à l'obscurité dans une étuve à 28 °C. Un pourcentage maximal de germination de 83 % est atteint après trois jours d'expérimentation (Toumi *et al.*, 2017).

Mise en culture des plants

Les graines germées sont mises à croître dans des pots de 1 700 cm³, remplis de terreau (CIEMHUS®), à raison de trois plantes par pot. Les pots sont entreposés dans une serre éclairée par la lumière du jour (température moyenne de 21 °C le jour et 17 °C la nuit). L'arrosage a lieu deux fois par semaine.

Application du stress

À partir de la 10^e semaine de mise en culture, les pots sont séparés en trois lots : un premier lot considéré comme témoin et arrosé régulièrement avec de l'eau du robinet, un deuxième lot stressé par arrêt d'arrosage pendant quatre semaines et un troisième lot réarrosé après quatre semaines d'arrêt d'arrosage durant deux semaines.

La mesure de différents paramètres est réalisée une fois par semaine pendant les six semaines d'expérimentation pour les plants des trois lots. Pour chaque mesure de chaque lot, six répétitions ont été réalisées sur les quatrième feuilles de plants pris au hasard.

Paramètres mesurés

Paramètres physiologiques

Les paramètres physiologiques ci-après ont été mesurés :

- La teneur en eau du sol (TES) est définie selon Martínez *et al.* (2003) et déterminée par la formule suivante :

$$TES = PE/PS \times 100$$

où PE est le poids de l'eau contenue dans l'échantillon du sol et PS est le poids sec de l'échantillon.

Les mesures de la teneur en eau du sol ont été réalisées à l'aide de sondes Theta Probe ML3. Cette sonde permet de suivre les variations de la constante diélectrique apparente et de les convertir en teneur en eau gravimétrique sur la base d'étalonnage obtenue pour le substrat considéré.

- La teneur relative en eau (TRE) de la feuille a été déterminée par la méthode décrite par Barrs (1968). Les feuilles sont coupées à la base du limbe, pesées immédiatement pour obtenir le poids frais (PF) et mises dans des tubes à essai remplis d'eau distillée. Elles sont ensuite placées à l'obscurité pendant 24 h. Les feuilles sont retirées, séchées avec du papier absorbant, puis pesées de nouveau pour obtenir le poids à la turgescence (PT). Les échantillons sont enfin mis à l'étuve à 80 °C, pendant au moins 48 h et pesées pour avoir leur poids sec (PS). La teneur relative en eau est calculée par la formule suivante (Clarke et McCaig, 1982) :

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

Mesure de la conductance stomatique

La conductance stomatique est mesurée sur la quatrième feuille dans le sens acropète, en utilisant un poromètre (Decagon SC-1 *Porometer*). Ces mesures sont effectuées à 11h00, une fois par semaine, sur six plants de chaque lot.

Mesure du degré d'ouverture stomatique

Le degré d'ouverture des stomates est déterminé par la mesure de la largeur de l'ostiole, qui est obtenue par la méthode des empreintes. Cette mesure a été réalisée chaque semaine sur la feuille numéro 4 des plantes témoins, stressées et réarrosées. Pour l'observation des stomates au microscope photonique, la face inférieure des feuilles est enduite d'une fine couche de vernis à ongles transparent. Après deux minutes de séchage à l'air libre, la pellicule de vernis sèche contenant les empreintes des ostioles est délicatement prélevée. Cette pellicule est disposée entre lame et lamelle puis observée au microscope photonique. La mesure de l'ouverture du stomate est réalisée sur la quatrième feuille de six plants de chaque lot grâce au logiciel Motic Images Plus 2.0. Pour chaque feuille, la taille de 50 ostioles a été mesurée.

Paramètres morphologiques

Longueur des tiges et nombre de feuilles

Les mesures de la longueur de la tige ainsi que le nombre des feuilles ont été enregistrés chaque semaine dès la mise en pot pour les plants témoins, stressés et réhydratés pendant toute la durée de l'expérimentation en utilisant un mètre d'arpenteur (Fischer Darex 2m).

Surface foliaire

Un prélèvement de la quatrième feuille (numérotation acropète) a été effectué chaque semaine sur six plants choisis au hasard parmi chaque lot, témoin, stressé et réhydraté, pour la détermination de la surface foliaire. Une photo de chaque feuille a été prise et la surface foliaire a

été calculée par analyses d'images avec le logiciel Motic Images Plus 2.0.

Analyses statistiques

Les données sont présentées sous forme d'une moyenne de six répétitions \pm l'écart-type. Les données obtenues ont fait l'objet d'une analyse de la variance (Anova) à 1 facteur, pour évaluer les relations significatives entre les différents traitements. À chaque fois qu'il existe des différences significatives, les moyennes ont été séparées et classées par le test de Tukey. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Statistica 5.1 sous Windows.

Résultats

Effet du stress hydrique sur la teneur en eau du sol et la teneur relative en eau des feuilles

La teneur en eau du sol (TES) des pots témoins est de $85,13 \pm 5,24\%$; elle ne varie pas tout au long de l'expérimentation. Les différences entre les teneurs en eau des pots des plants témoins et stressés sont significatives dès la deuxième semaine d'arrêt d'arrosage. Cependant, la teneur en eau du sol diminue progressivement et de manière constante dans les pots soumis au stress (figure 1.A). Après quatre semaines d'arrêt d'arrosage, la quantité d'eau du sol a diminué de plus de 50 %.

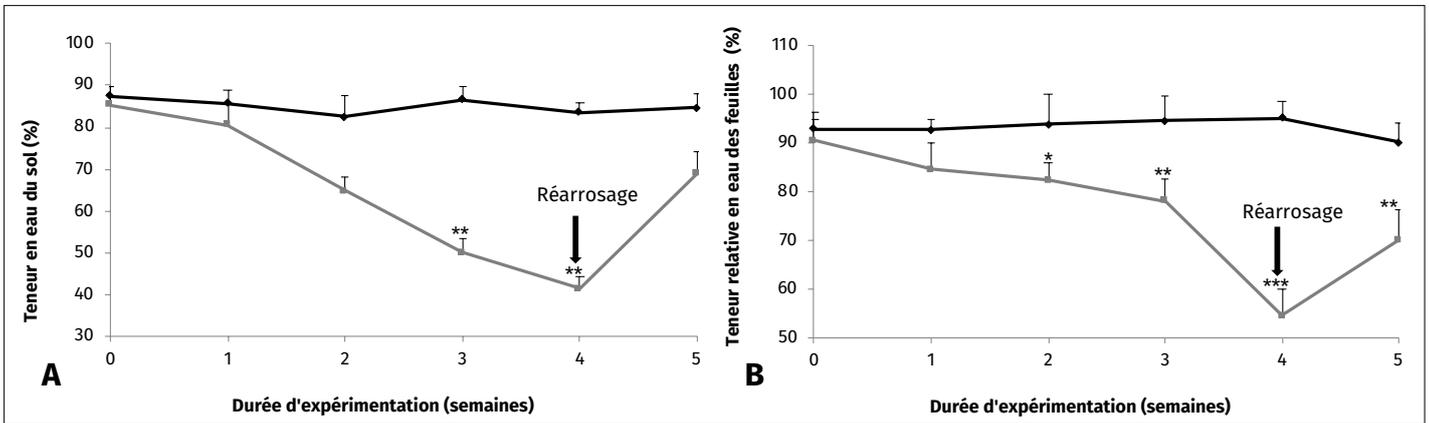


Figure 1.

Évolution de la teneur en eau du sol (A) et de la teneur relative en eau des feuilles (B) des plantes témoins (—◆—) et stressées (—■—) de *Robinia pseudoacacia* L. en fonction de la durée de l'expérimentation. Chaque point représente la moyenne de six répétitions. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 représentent le niveau de significativité entre les plantes témoins et les plantes stressées aux différents points de mesure, par l'analyse de variance (Anova1), test de Tukey. Les barres verticales indiquent les écarts-types.

Changes in soil water content (A) and relative leaf water content (B) of control (—◆—) and stressed (—■—) *Robinia pseudoacacia* L. plants as a function of experimental duration. Each point represents the mean of six replicates. *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001 represent the level of significance between controls and stressed plants at different measurement points, by analysis of variance (Anova1), Tukey test. Vertical bars indicate standard deviations.

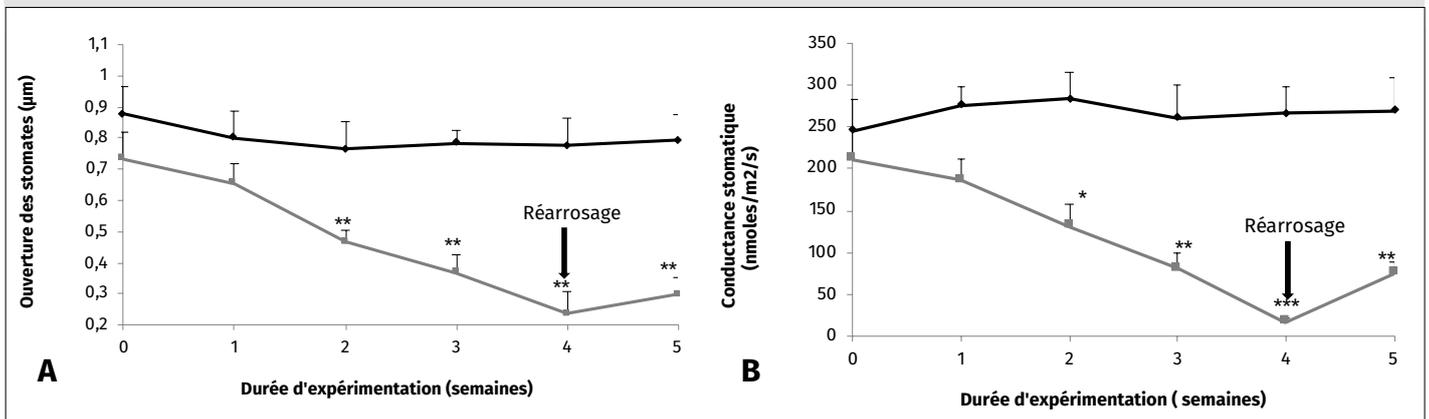


Figure 2.

Évolution du degré d'ouverture des stomates (A) et de la conductance stomatique (B) des plantes témoins (—◆—) et stressées (—■—) de *Robinia pseudoacacia* L. en fonction de la durée de l'expérimentation. Chaque point représente la moyenne de six répétitions. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 représentent le niveau de significativité entre les plantes témoins et les plantes stressées aux différents points de mesure, par l'analyse de variance (Anova1), test de Tukey. Les barres verticales indiquent les écarts-types.

Changes in the degree of stomatal opening (A) and stomatal conductance (B) of control (—◆—) and stressed (—■—) *Robinia pseudoacacia* L. plants as a function of experimental duration. Each point represents the mean of six replicates. *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001 represent the level of significance between controls and stressed plants at different measurement points, by analysis of variance (Anova1), Tukey test. Vertical bars indicate standard deviations.

**Photo 3.**

Jeune arbre de *Robinia pseudoacacia* de la région de Tizi Ouzou, en Algérie.

Young tree of *Robinia pseudoacacia* from the Tizi Ouzou region in Algeria.

Photo M. Toumi.

Par la suite, le réarrosage des pots a augmenté significativement la teneur en eau du sol qui atteint $69,0\% \pm 4,29\%$ après une semaine.

La teneur relative en eau (TRE) des feuilles des plants témoins de *R. pseudoacacia* reste constante et supérieure à 92 % tout le long de l'expérimentation (figure 1.B). Chez les plantes stressées, la teneur relative en eau des feuilles diminue en fonction de la durée du stress. Durant les trois premières semaines d'arrêt d'arrosage, cette diminution reste graduelle et relativement faible, atteignant $78,13 \pm 4,53\%$. À la quatrième semaine d'arrêt d'arrosage, une chute brutale et très hautement significative de la TRE est observée chez les plantes stressées ($54,48 \pm 5,64\%$). Le réarrosage des plantes stressées induit une augmentation rapide de la TRE qui atteint $70,80 \pm 6,23\%$ après une semaine de réhydratation (figure 1.B).

Effet du stress hydrique sur l'évapotranspiration

L'arrosage régulier permet aux plants témoins de garder les stomates ouverts durant toute la durée de l'expérimentation avec une largeur d'ostiole comprise entre

$0,76 \pm 0,08$ et $0,87 \pm 0,08 \mu\text{m}$, optimisant ainsi les échanges gazeux et favorisant une forte conductance stomatique qui atteint une valeur maximale de $283,64 \pm 27,10 \text{ mmol/m}^2/\text{s}$ (figures 2.A et B).

Chez les plantes stressées, la taille des ostioles diminue de moitié après deux semaines d'arrêt d'arrosage. Cette importante diminution continue jusqu'à la quatrième semaine d'arrêt d'arrosage pour atteindre $0,23 \pm 0,07 \mu\text{m}$ seulement (figure 2.A). La réduction de la taille des ostioles s'accompagne d'une diminution tout aussi brutale et très hautement significative de la conductance stomatique qui passe de $211,26 \pm 38,23 \text{ mmol/m}^2/\text{s}$ à $17,11 \pm 2,14 \text{ mmol/m}^2/\text{s}$ en quatre semaines d'arrêt d'arrosage (figure 2.B). Le réarrosage des plantes stressées va favoriser l'ouverture des stomates ($0,29 \pm 0,05 \mu\text{m}$), permettant ainsi l'amélioration de la conductance stomatique qui atteint $75,48 \pm 09,24 \text{ mmol/m}^2/\text{s}$ après une semaine de réarrosage ; néanmoins, cette conductance, après une semaine de réhydratation des plants stressés, reste significativement moins importante que celle des plants témoins.

Effet du stress hydrique sur les paramètres de croissance

La figure 3 montre l'évolution de la croissance en longueur des tiges de *R. pseudoacacia*, enregistrée avant et après l'application du stress hydrique par arrêt d'arrosage puis réhydratation. Durant les premières semaines de l'expérimentation, la croissance en longueur des plantes de *R. pseudoacacia* est graduelle. Elle atteint une longueur moyenne de $12,32 \pm 2,67 \text{ cm}$ après 10 semaines de croissance en pots. La croissance des tiges des plantes stressées est significativement réduite après deux semaines d'arrêt d'arrosage. En effet, la vitesse de croissance, qui était de $1,86 \text{ cm}$ par semaine durant les quatre semaines précédant l'arrêt d'arrosage, passe à $0,98 \text{ cm}$ par semaine après application de la contrainte hydrique, soit une réduction de 47 % de la vitesse de croissance. Le réarrosage des plantes stressées pendant deux semaines va induire une faible reprise de la croissance en longueur des tiges ($5,64\%$). Cette croissance reste néanmoins significativement moins importante que celle des plants témoins.

Après dix semaines de croissance, les plantules témoins et stressées de *R. pseudoacacia* présentent en moyenne 8 feuilles. Chacune de ces feuilles est composée de 5 à 9 folioles.

La diminution de la croissance des tiges de *R. pseudoacacia* suite à l'application du stress par arrêt d'arrosage s'accompagne d'une réduction significative du nombre de feuilles chez les plantes stressées (figure 4). Cette réduction atteint 20 % après deux semaines d'arrêt d'arrosage.

Après deux semaines de réarrosage, le nombre de feuilles ne varie pas chez les plantes stressées (figure 4).

La surface foliaire après dix semaines de croissance en serre est de $5,02 \pm 0,35 \text{ cm}^2$. Durant les deux premières semaines d'expérimentation, la surface foliaire augmente légèrement chez toutes les plantes. À partir de la troisième semaine d'arrêt d'arrosage, une différence significative est observée entre la surface foliaire des plants témoins et

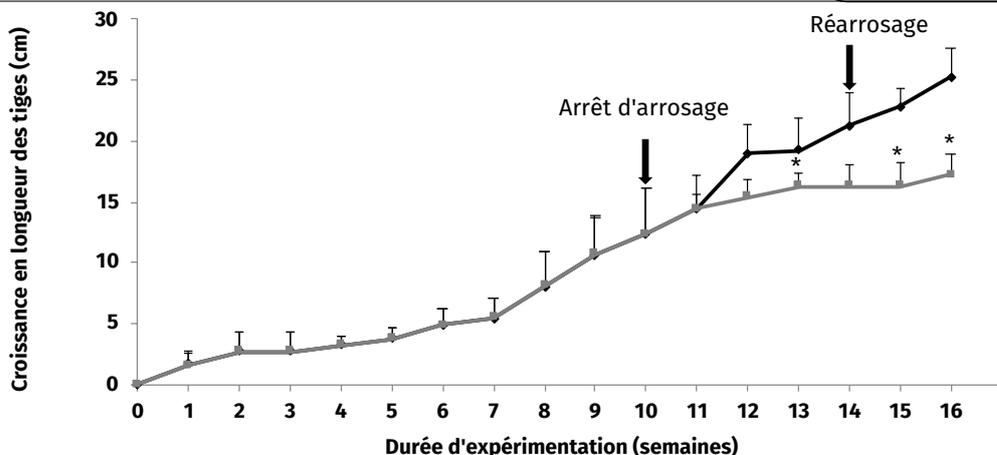


Figure 3. Croissance en longueur des tiges des plantes témoins (—◆—) et stressées (—■—) de *Robinia pseudoacacia* L. en fonction de la durée de l'expérimentation. Chaque point représente la moyenne de six répétitions. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 représentent le niveau de significativité entre les plantes témoins et les plantes stressées aux différents points de mesure, par l'analyse de variance (Anova1), test de Tukey. Les barres verticales indiquent les écarts-types.
 Stem length growth of control (—◆—) and stressed (—■—) *Robinia pseudoacacia* L. plants as a function of experimental duration. Each point represents the mean of fifty replicates *P < 0,05, **P < 0,01 and ***P < 0,001 represent the level of significance between control and stressed plants at different measurement points, by analysis of variance (Anova1), Tukey's test. Vertical bars indicate standard deviations.

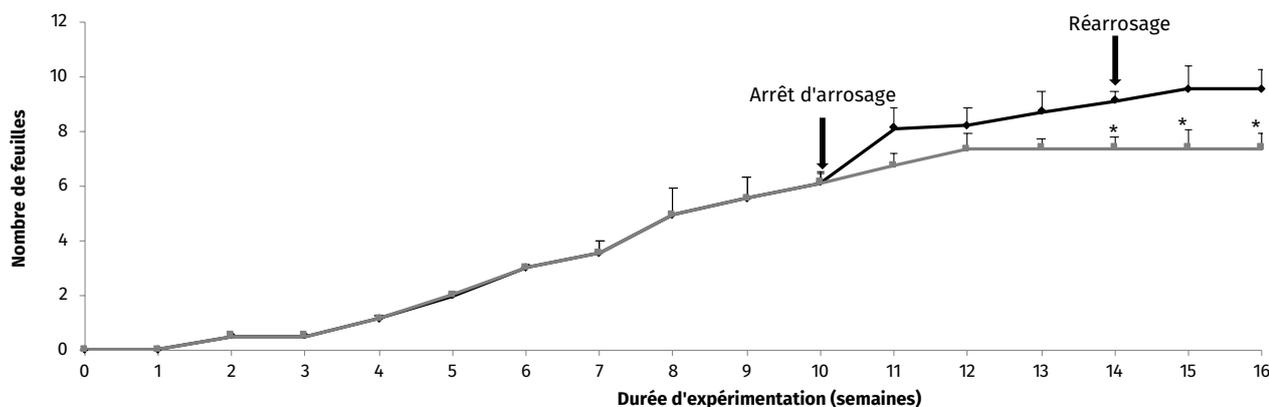


Figure 4. Nombre de feuilles des plantes témoins (—◆—) et stressées (—■—) de *Robinia pseudoacacia* L. en fonction de la durée de l'expérimentation. Chaque point représente la moyenne de six répétitions. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 représentent le niveau de significativité entre les plantes témoins et les plantes stressées aux différents points de mesure, par l'analyse de variance (Anova1), test de Tukey. Les barres verticales indiquent les écarts-types.
 Number of leaves of control (—◆—) and stressed (—■—) *Robinia pseudoacacia* L. plants as a function of experimental duration. Each point represents the mean of six replicates. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 represent the level of significance between controls and stressed plants at different measurement points, by analysis of variance (Anova1), Tukey test. Vertical bars indicate standard deviations.

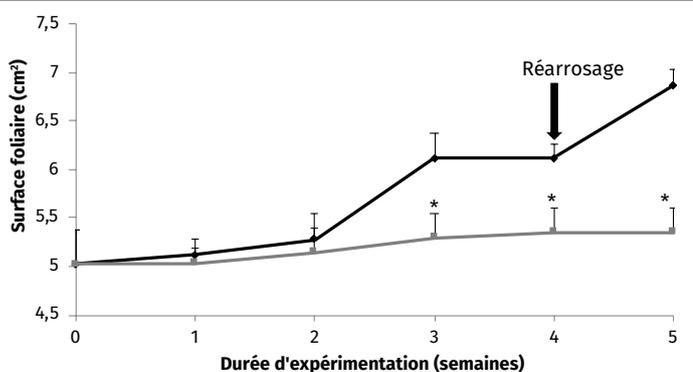


Figure 5. Surface foliaire des plantes témoins (—◆—) et stressées (—■—) de *Robinia pseudoacacia* L. en fonction de la durée de l'expérimentation. Chaque point représente la moyenne de six répétitions. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 représentent le niveau de significativité entre les plantes témoins et les plantes stressées aux différents points de mesure, par l'analyse de variance (Anova1), test de Tukey. Les barres verticales indiquent les écarts-types.
 Leaf area of control (—◆—) and stressed (—■—) *Robinia pseudoacacia* L. plants as a function of experimental duration, each point representing the mean of six replicates. *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001 represent the level of significance between controls and stressed plants at different measurement points, by analysis of variance (Anova1), Tukey test. Vertical bars indicate standard deviations.

stressées avec des valeurs respectives de $6,12 \pm 0,34 \text{ cm}^2$ et de $5,30 \pm 0,24 \text{ cm}^2$ (figure 5).

Après une semaine de réarrosage, la surface foliaire des plantes stressées reste stable et n'évolue pas.

Discussion

Le manque d'eau est un facteur limitant de la croissance des plantes, particulièrement en régions méditerranéennes. Il induit chez les plantes stressées une diminution du contenu relatif en eau (Albouchi *et al.*, 2000 ; Liu *et al.*, 2017). La teneur relative en eau (TRE) est l'un des paramètres d'évaluation de la tolérance à la sécheresse, proposé par Clarke et McGaig (1982). Une comparaison entre

l'évolution de la teneur en eau des plantules de *R. pseudoacacia* a montré une diminution de la TRE en fonction de l'intensité du déficit hydrique. Cette diminution reste relativement faible durant les trois premières semaines d'arrêt d'arrosage. Les plantes ont pu restaurer une partie de l'eau perdue par évapotranspiration grâce à une forte absorption racinaire, ce qui entraîne une diminution progressive de la quantité d'eau du sol chez les plantes stressées durant cette période. Levitt (1980) constate que la capacité de maintenir un potentiel hydrique élevé a été considérée comme un mécanisme qui permet à la plante d'esquiver la déshydratation. Une TRE élevée dans des conditions de stress a été observée chez *Acacia tortilis* L. (Kebbas *et al.*, 2015), chez le raisin crimson (Conesa *et al.*, 2016) et chez *Parkinsonia aculeata* L. (Lassouane *et al.*, 2016). Les génotypes qui maintiennent une TRE élevée plus longtemps en présence de stress hydrique sont en général des génotypes tolérants (Nouri, 2002 ; Yang *et al.*, 2021).

À partir de la quatrième semaine, la TRE des plantes stressées chute suite à l'incapacité de la plante à maintenir la turgescence de ses cellules. La forte pression osmotique du milieu extérieur fait diminuer la teneur en eau chez la plante entière (Sairam *et al.*, 2001), entraînant une diminution de la mobilité des éléments nutritifs. Il y a aussi réduction du volume du milieu aqueux où se produisent les réactions biochimiques qui assurent le meilleur développement de la plante. Les molécules d'eau participent directement à de nombreuses réactions biochimiques d'hydrolyse ou de condensation. L'eau est aussi une source d'éléments minéraux essentiels pour le métabolisme des végétaux. L'effet dépressif de la carence en eau sur l'état hydrique de la plante peut être irréversible si la période de stress est prolongée, entraînant la mort de la plante (Casals, 1996). Après réarrosage, la quantité d'eau présente dans le sol augmente significativement, permettant la réhydratation de la plante et une augmentation de la TRE.

La réduction de la perte en eau par la fermeture stomatique est un moyen d'adaptation des plantes au stress hydrique (Gao, 2000). Le principe de fonctionnement des stomates repose essentiellement sur les variations du potentiel de turgescence dans les cellules de garde. Le degré de fermeture et d'ouverture des stomates varie en fonction des espèces (Gahrti-Chherti et Lales, 1990).

Lors de nos expérimentations, une réduction de la taille des ostioles, proportionnelle à la durée et à l'intensité du stress, a été observée. Cette fermeture des stomates s'accompagne d'une forte diminution de la conductance stomatique (Yin *et al.*, 2017 ; Bertolino *et al.*, 2019). Ce mécanisme de fermeture des stomates lors du stress a permis la réduction de la perte d'eau par transpiration, permettant ainsi aux plantes de *R. pseudoacacia* L. de maintenir une TRE relativement élevée lors des trois premières semaines d'arrêt d'arrosage.

La régulation de la conductance stomatique reste le mécanisme majeur intervenant à court terme pour limiter les pertes d'eau. Le potentiel hydrique foliaire sera maintenu d'autant plus longtemps que la fermeture des stomates est précoce. Celle-ci peut intervenir à des potentiels hydriques foliaires différents en fonction du génotype



Photo 4.
Tronc de *Robinia pseudoacacia* avec des sillons de la région de Tizi Ouzou, en Algérie.
Trunk of *Robinia pseudoacacia* with grooves from the Tizi Ouzou region in Algeria.
Photo M. Toumi.

(Mojayad et Planchon, 1994) et du stade de développement (Morizet et Merrien, 1990).

Le stress hydrique entraîne une diminution de la croissance de l'appareil végétatif chez les plantules stressées (Hardie et Martin, 2000 ; Mishra *et al.*, 2018). Une diminution significative de la croissance en longueur des tiges est observée chez les plantes de *R. pseudoacacia*, après une semaine d'arrêt d'arrosage. La réduction de la teneur relative en eau des feuilles suite à l'application du stress induit une diminution de la pression de turgescence des cellules, provoquant ainsi un arrêt de l'élongation cellulaire qui se traduit par une réduction de la croissance. Le déficit hydrique induit également une réduction de la photosynthèse qui s'accompagne d'un déficit de la nutrition minérale. Celui-ci est dû principalement à des réductions de flux

d'éléments vers les racines, ce qui a pour conséquence une réduction de la croissance des plants (Kebbas *et al.*, 2015 ; Lassouane *et al.*, 2016 ; Dehghanipoodeh *et al.*, 2018).

Nous avons constaté qu'il n'y avait pas formation de nouvelles feuilles chez les plantes stressées après deux semaines d'arrêt d'arrosage, ce qui pourrait être dû à un arrêt de la division cellulaire. En effet, le déficit hydrique peut se traduire, selon la stratégie adaptative de chaque espèce, par des modifications morphologiques affectant la partie aérienne ou souterraine (Mishra *et al.*, 2018 ; Bhussal *et al.*, 2020).

Il faut néanmoins envisager la possibilité que deux semaines de réarrosage ne suffisent pas pour relancer les activités mitotiques qui permettent l'apparition de nouvelles feuilles. La plante pourrait avoir besoin de plus de temps pour former de nouvelles feuilles après réarrosage.

La surface foliaire est un facteur important de la transpiration. Une des premières réactions des plantes au déficit hydrique est de réduire la surface foliaire (Xu *et al.*, 2009 ; Patmi *et al.*, 2020). Une diminution importante de la surface foliaire est notée à partir de la troisième semaine d'arrêt d'arrosage. Cette diminution est une des réponses des végétaux à la déshydratation ; elle contribue à la conservation des ressources en eau, ce qui permet la survie de la plante (Misra *et al.*, 2020).

Conclusion

L'application d'un stress hydrique par arrêt d'arrosage sur des plants de *Robinia pseudoacacia* provoque une réduction significative de la croissance des tiges, atteignant 77 %, ainsi qu'un arrêt de formation de nouvelles feuilles dès la deuxième semaine d'arrêt d'arrosage, ce qui pourrait être une stratégie adaptative se traduisant par une forte réduction du métabolisme physiologique afin de résister à cette contrainte.

La teneur relative en eau des feuilles des plantes de *R. pseudoacacia* reste stable durant les trois premières semaines d'arrêt d'arrosage grâce, d'abord, à une forte absorption de l'eau par les racines, permettant ainsi à la plante de régénérer la quantité d'eau perdue par les feuilles, mais grâce, aussi, à la fermeture rapide des stomates dès l'application du stress. Ces deux mécanismes induisent une réduction considérable de la quantité d'eau perdue par évapotranspiration, procurant ainsi aux plants de *R. pseudoacacia* une importante résistance au stress hydrique.

Le réarrosage des plants après la période de stress va leur permettre de retrouver une bonne conductance stomatique ainsi qu'une teneur relative en eau élevée, grâce à l'absorption de l'eau du sol, ce qui témoigne d'une forte capacité des jeunes plantes de *R. pseudoacacia* à reprendre une activité physiologique normale après un arrêt d'arrosage de quatre semaines.



Photo 5.
Mise en pots de graines de *Robinia pseudoacacia* dans la serre de l'INRF à Alger, en Algérie.
Potting of *Robinia pseudoacacia* seeds in the greenhouse of INRF in Algiers, Algeria.
Photo M. Toumi.

Bothriochloa ischaemum. *Frontiers in Plant Science*, 8: 230. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00230>

Martínez J. P., Ledent J. F., Bajji M., Kinet J. M., Lutts S., 2003. Effect of water stress on growth, Na⁺ and K⁺ accumulation and water use efficiency in relation to osmotic adjustment in two populations of *Atriplex halimus*. *Plant Growth Regulation*, 41: 63-73. <https://doi.org/10.1023/A:1027359613325>

MATE, 2002. Rapport annuel du Plan national d'actions pour l'environnement et le développement durable. Alger, Algérie, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 140 p.

Mishra B. K., Srivastava J. P., Lal J. P., 2018. Drought resistance in Lentil (*Lens culinaris* Medik.) in relation to morphological, physiological parameters and phenological developments. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7 (1): 2288-2304. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.701.277>

Misra V., Solomon S., Mall A. K., Prajapati C. P., Hashem A., Abd Allah E. F., et al., 2020. Morphological assessment of water stressed sugarcane: A comparison of waterlogged and drought affected crop. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27 (5): 1228-1236. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.02.007>

Mojayad F., Planchon C., 1994. Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Science*, 34: 103-107. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010018x>

Morizet J., Merrien A., 1990. Principaux traits du comportement hydrique du tournesol. In : Blanchet R., Merrien A. Le tournesol et l'eau. Adaptation à la sécheresse, réponse à l'irrigation. Paris, France, CETIOM, 7-21.

Nouri L., 2002. Ajustement osmotique et maintien de l'activité photosynthétique chez le blé dur (*Triticum durum*, Desf.), en condition de déficit hydrique. Thèse de magistère en Biologie végétale, Université de Mentouri, Constantine, Algérie, 77 p.

Patmi Y. S., Pitoyo A., Solichatun, Sutarno, 2020. Effect of drought stress on morphological, anatomical, and physiological characteristics of Cempo Ireng Cultivar Mutant Rice (*Oryza sativa* L.) strain 51 irradiated by gamma-ray. *Journal of Physics: Conference Series*, 1436: 012015. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1436/1/012015>

Pokorny J., 1987. Arbres. Paris, France, Gründ, 118 p.

Sairam R. K., Chandrasekhar V., Srivastava G. C., 2001. Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their responses to water stress. *Biologia Plantarum*, 44: 89-94. <https://doi.org/10.1023/A:1017926522514>

Toumi M., Barris S., Seghiri M., Cheriguene H., Aid F., 2017. Effet de plusieurs méthodes de scarification et du stress osmotique sur la germination des graines de *Robinia pseudoacacia* L. *Comptes Rendus Biologies*, 340 (5) : 264-270. <https://doi.org/10.1016/j.crvbi.2017.02.002>

Wang W., Vinocur B., Altman A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218 (1): 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>

Xu F., Guo W., Xu W., Wei Y., Wang R., 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves. *Progress in Natural Science*, 19 (12): 1789-1798. <https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2009.10.001>

Yang X., Lu M., Wang Y., Wang Y., Liu Z., Chen S., 2021. Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 7 (3): 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>

Yin X., Biswal A. K., Dionora J., Perdigon K. M., Balahadia C. P., Mazumdar S., et al., 2017. CRISPR-Cas9 and CRISPR-Cpf1 mediated targeting of a stomatal developmental gene *EPFL9* in rice. *Plant Cell Reports*, 36 (5): 745-757. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2118-z>

Zou H., Gao G. Y., Fu B. J., 2016. The relationship between grassland ecosystem and soil water in arid and semiarid areas: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 36: 3127-3136. https://www.researchgate.net/publication/304954852_The_relationship_between_grassland_ecosystem_and_soil_water_in_arid_and_semiarid_areas_A_review

Toumi et al. – Contribution des auteurs

Rôle du contributeur	Noms des auteurs
Conceptualisation	M. Toumi, F. Aid
Analyse formelle	M. Toumi
Enquête et investigation	M. Toumi
Gestion de projet	S. Berka
Ressources	M. Toumi, S. Berka
Supervision	F. Aid
Validation	M. Toumi, F. Aid
Visualisation	M. Toumi, S. Barris
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	M. Toumi
Écriture – Révision et édition	M. Toumi, S. Barris, F. Aid

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad -
 © Bois et Forêts des Tropiques © Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet,
 34398 Montpellier Cedex 5, France
 Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement le staff de l'Institut national de la recherche forestière (INRF) et, à sa tête, monsieur Ouahid Zendouche, pour leur disponibilité et pour toute l'aide qu'ils nous ont fournie lors de la réalisation de ce travail.

Financement

Cette étude a été financée en partie par le premier auteur : Mohamed Toumi (10 %) et par l'Institut national de la recherche forestière (INRF), Alger, Algérie (90 %).

Conditions d'accès aux données

Les données de cette étude sont accessibles en adressant une requête auprès de l'auteur correspondant, à l'adresse mail : t_med@hotmail.com

Références

- Albouchi A., Sebei H., Mezni M. Y., El Aouni M. H., 2000. Influence de la durée d'une alimentation hydrique déficiente sur la production de la biomasse, la surface transpirante et la densité stomatique d'*Acacia cyanophylla*. *Annales de l'INRGREF*, 4 : 138-161.
- Barrs H. D., 1968. Determination of water deficits in plant tissues. In: Kozlowski T. T. (ed.). *Water deficits and plant growth*. Vol. 1. New York and London, Academic Press, 235-368.
- Belkhdja M., Bidai Y., 2004. Réponse des graines d'*Atriplex halimus* L. à la salinité au stade de la germination. *Sécheresse*, 15 (4) : 331-335.
- Bensouiaïh R., 2003. Du Nord au Sud : le recours à l'environnement, le retour des paysans ? La lutte contre la désertification dans la steppe algérienne : les raisons de l'échec de la politique environnementale. Communication aux 15^{es} Journées de la Société d'écologie humaine, Marseille, 11-12 décembre 2003, 22 p.
- Bertolino L. T., Caine R. S., Gray J. E., 2019. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 10: 225. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>
- Bhusal N., Lee M., Han A. R., Han A., Kim H. S., 2020. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters. *Forest Ecology and Management*, 465: 118099. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118099>
- Brosse J., 2000. *Larousse des Arbres et des Arbustes*. Paris, France, Larousse, 351 p.
- Casals M. L., 1996. Introduction des mécanismes de résistance à la sécheresse dans un modèle dynamique de croissance et de développement du blé dur. Thèse de doctorat de l'INRA Paris Grignon, France, 93 p.
- Clarke J. M., McCaig T. N., 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Science*, 22: 1036-1040. <https://doi.org/10.2135/crosci1982.0011183X002200030015x>
- Conesa M. R., de la Rosa J. M., Domingo R., Bañon S., Pérez-Pastor A., 2016. Changes induced by water stress on water relations, stomatal behaviour and morphology of table grapes (cv. Crimson Seedless) grown in pots. *Scientia Horticulturae*, 202: 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.02.002>
- Dehghanipoodeh S., Ghobadi C., Baninasab B., Gheysari M., Shiranibidabadi S., 2018. Effect of silicon on growth and development of strawberry under water deficit conditions. *Horticultural Plant Journal*, 4 (6): 226-232. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2018.09.004>
- FAO, 1992. Le rôle de la foresterie dans la lutte contre la désertification. Rome, Italie, FAO, 356 p.
- Gahrti-Chhetri G. B., Lales J. S., 1990. Biochemical and physiological responses of nine spring wheat (*Triticum aestivum*) cultivars to drought stress at reproductive stage in the tropics. *Belgian Journal of Botany*, 123 (2): 27-35. <https://www.jstor.org/stable/20794192>
- Gao W. J., 2000. The experimental technology of plant physiology. Xian, China, World Book Press, 89-258.
- Gudmundsson L., Leonard M., Do H. X., Westra S., Seneviratne S. I., 2019. Observed trends in global indicators of mean and extreme streamflow. *Geophysical Research Letters*, 46 (2): 756-766. <https://doi.org/10.1029/2018GL079725>
- Guiot J., Cramer W., 2016. Climate change: The 2015 Paris Agreement thresholds and Mediterranean basin ecosystems. *Science*, 354 (6311): 465-468. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aah5015>
- Hardie W. J., Martin S. R., 2000. Shoot growth on de-fruited grapevines: a physiological indicator for irrigation scheduling. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6: 52-58. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2000.tb00162.x>
- Kebbas S., Lutts S., Aid F., 2015. Effect of drought stress on the photosynthesis of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* at the young seedling stage. *Photosynthetica*, 53 (2): 288-298. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0113-6>
- Kim J., van Iersel M. W., 2011. Slowly developing drought stress increases photosynthetic acclimation of *Catharanthus roseus*. *Physiologia Plantarum*, 143 (2): 166-177. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01493.x>
- Kramer P. J., Boyer J. S., 1995. *Water relations of plants and soils*. New York, USA, Academic Press, 495 p. <http://udspace.udel.edu/handle/19716/2830>
- Lassouane N., Aid F., Lutts S., 2016. Drought inhibits early seedling establishment of *Parkinsonia aculeata* L. under low light intensity: a physiological approach. *Plant Growth Regulation*, 80 (2): 115-126. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0148-0>
- Levitt J., 1980. Responses of plants to environmental stresses: Water, radiation, salt, and other stresses. Volume II. 2nd ed. New York, USA, Academic Press, 607 p.
- Liu Y., Li P., Xu G. C., Xiao L., Ren Z. P., Li Z. B., 2017. Growth, morphological, and physiological responses to drought stress in