

Etude de la Peroxydation Lipidique (MDA) et l'Activité Antioxydative (POD) Chez Deux halophytes: *Atriplex halimus* L. et *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt sous l'Effet du Sel

[Study of Lipid peroxidation (MDA) and antioxidative Activity (POD) In Two halophyte: *Atriplex halimus* L. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt under Salt Effect]

Zineb Mahi¹, Fabienne Dedaldechamp², Laurence Maurousse², Rémi Lemoine², and Moulay Belkhodja³

¹Département de Biotechnologie végétale, Faculté des Sciences Laboratoire de Paléontologie Stratigraphique et Paléoenvironnement (LPSP). Université des Sciences et de la Technologie Mohamed BOUDIAF d'Oran, Algeria

²Université de Poitiers UFR Sciences Fondamentales et Appliquées UMR-CNRS 7267 - EBI
Ecologie et Biologie des Interactions
86022 POITIERS CEDEX, France

³Laboratoire de Biotoxicologie Expérimentale, Biodépollution et de Phytoremediation BTEBDPR, Faculté des Sciences, Université Es-Senia - Oran, Algeria

Copyright © 2015 ISSR Journals. This is an open access article distributed under the **Creative Commons Attribution License**, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

ABSTRACT: The effect of salt stress on antioxidative activity was studied in two species of halophytes *Atriplex*: *halimus* and *canescens*. The plants were exposed to 100, 300 and 600 mM l⁻¹ NaCl for 30 days. The parameter of oxidative stress induced by salt, malondialdehyde (MDA) and the activity of peroxidase (POD) are determined. The results show that in terms of lipid peroxidation, the two species are very little or not affected by the salt for all concentrations applied. This reflects a better protection of cell membranes against oxidative damaging effects of salt. However, in terms of peroxidase activity, variability of responses is observed. This variability is a function of the salt concentration, the organ and species.

KEYWORDS: halophytes, peroxidases, MDA, NaCl tolerance, *Atriplex*, salt stress, POD.

RESUME: L'effet du stress salin sur l'activité antioxydative est étudié chez deux espèces halophiles d'*Atriplex halimus* L. endémique des régions méditerranéennes et *canescens* (Pursh) Nutt endémiques des régions américaines. Les plantes sont exposées à 100, 300 et 600 mM l⁻¹NaCl pendant 30 jours. Le paramètre du stress oxydatif induit par le sel, malondialdéhyde (MDA) et l'activité de la peroxydase (POD) sont déterminés. Les résultats obtenus montrent qu'en terme de peroxydation lipidique, les deux espèces étudiées sont très peu ou pas affectées par le sel sous tous les traitements. Ceci présume l'action protectrice des membranes cellulaires contre les effets oxydatifs provoqués par salinité. Cependant, en terme d'activité peroxydase, une variabilité de réponses est observée. Cette variabilité est fonction de la concentration saline appliquée, de l'organe et de l'espèce.

MOTS-CLEFS: halophytes, peroxydases, MDA, Na Cl, tolérance, *Atriplex*, salinité, POD.

1 INTRODUCTION

La salinité est le problème majeur de l'agriculture [1], près de 20% des terres cultivées et de la moitié des régions irriguées du monde sont affectées par la salinité.

L'étude des effets de la salinité sur la croissance et le développement des plantes et la recherche des marqueurs biochimiques de stress sont d'une grande importance dans la sélection d'espèces résistantes. La salinité des sols affecte la croissance et le développement des plantes par la voie du stress osmotique [2], du stress toxique [3], du stress oxydatif [4], [5] et du déséquilibre nutritif [6]. Il a été démontré que la défense contre les ROS est associée aux stress environnementaux [7].

Les peroxydases ont été largement utilisées en vue de leur faible coût, leur grande diversité et leur large distribution [8]. Le malondialdéhyde (MDA) est considéré comme un bon indicateur de la tolérance des plantes à différentes contraintes abiotiques [9]. Le dosage du MDA renseigne sur l'état de dégradation des membranes cellulaires.

Les halophytes sont des plantes naturellement tolérantes aux sels, utilisées pour des applications économiques, écologiques, alimentaires et dans la production d'antioxydants et d'autres substances bioactives [10], [11], [12], [13], [14]. Elles présentent un intérêt particulier dans la compréhension des mécanismes de tolérance des plantes.

Les atriplex sont des espèces largement répandues dans tous les continents à l'exception de l'antarctique. Ces espèces naturellement tolérantes au sel sont envisageables dans des programmes de valorisation et de la réhabilitation des sols salés [13], [15], [16], [17]. Ainsi, plusieurs espèces exprimant de fortes potentialités de croissance, de prélèvement et de stockage de sel dans leurs parties aériennes sont intéressantes pour la fixation et le dessalement des sols dans les zones arides et semi-arides [18], [19], [20].

Nous proposons une analyse de la peroxydation lipidique à travers le dosage du MDA et de l'activité antioxydante à travers le dosage de l'activité peroxydase (POD) chez les deux espèces d'atriplex sous l'effet de la salinité.

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 MATERIEL VEGETAL

Les graines expérimentées sont prélevées de deux espèces d'arbustes d'atriplex poussant dans des conditions naturelles. *A. halimus* originaire de la ville d'Oran (ravin blanc) et *A. canescens* originaire de la région d'El Bayad située au Sud-est d'Oran.

2.2 DISPOSITIF EXPERIMENTAL

L'essai est conduit dans des pots, sous serre contrôlée, au département de Biologie Végétale de l'Université de Poitiers. Les graines d'*A. halimus* et d'*A. canescens* ont été lavées dans une solution d'hypochlorite de sodium à 1 % pendant 5 minutes puis rincées plusieurs fois à l'eau distillée. Le semis est réalisé sur du terreau en alvéoles placées dans la serre.

L'arrosage des graines est effectué à l'eau de robinet et exécuté sous forme de fines gouttelettes afin d'éviter le déchaussement des graines. Des plantules âgées de deux semaines ont été repiquées dans un mélange (V/2V) de terreau et du sable de Fontainebleau).

L'arrosage est à 60% de la capacité de rétention du substrat soit 170 ml de solution nutritive (solution Peters professionnelle) à raison de trois fois par semaine jusqu'à l'application du stress salin (Na Cl) soit quatre mois après le semis. La photopériode est de 16 heures (jours longs) et l'humidité relative de 60 %, sous une température oscillant entre 22 et 24 °C.

2.3 APPLICATION DU STRESS

Le stress salin est appliqué au 105^{ème} jour après repiquage d'une manière progressive. Les plantes sont réparties en trois lots de 3 répétitions par traitement et par espèce. Chaque lot comprend des plantes témoins arrosées à la solution de Peters professionnelle et des plantes stressées arrosées à 100 mM l⁻¹, 300 mM l⁻¹ ou 600 mM l⁻¹ de Na Cl. L'ensemble des plantes sont arrosées à 60% de la capacité de rétention du substrat. Après un mois de stress, les plantes sont prélevées. Les feuilles et les racines sont séparées, pesées, enveloppées dans du papier aluminium puis conservées au congélateur.

2.4 DOSAGE DE MALONDIALDEHYDE (MDA)

La peroxydation lipidique est estimée par la détermination des quantités de malondialdéhyde selon la méthode de [21]. 50 mg de poids secs sont broyés puis homogénéisés dans 2 ml d'acide Trichloracétique (TCA) à 1 %. L'homogénat est centrifugé à 15000 g pendant 10 min à 4°C. 0,5 ml du surnageant sont mélangés à 1,5 ml d'acide Thiobarbiturique (TBA)

préparé dans du TCA à 20 % et incubés à 90°C pendant 20 min. Après l'arrêt de la réaction dans la glace, les échantillons sont centrifugés à 10000 g pendant 5 min. La D.O est lue à 532 nm à l'aide d'un spectrophotomètre. La teneur du MDA est déterminée en utilisant le coefficient d'extinction 155 /Mm/cm.

2.5 EXTRACTION DES PROTEINES

L'extraction des protéines brutes se fait en broyant 0,5 g de matière végétale fraîche dans 20 ml de tampon phosphate (50 mM, pH = 7). Le broyage est facilité par l'addition d'une pincée de sable fin (sable de fontainebleau). Après une centrifugation à froid de l'extrait obtenu (15 min, 10000 g, à 4 °C), le surnageant est repris délicatement pour une deuxième centrifugation (5 min à 13000 g). Les concentrations de protéines sont déterminées selon la méthode de [22] en utilisant le SBA (sérum bovine albumine) comme un standard.

2.6 DOSAGE DE L'ACTIVITE PEROXYDASE

L'activité peroxydase est dosée en ajoutant 1 ml de gaïacol au mélange composé de 1 ml d'extrait enzymatique et 1 ml du substrat formé par le tampon phosphate et l'eau oxygénée (22 µl d'H₂O₂ à 30 %, 0,01 N pour 40 ml de tampon phosphate). L'activité enzymatique est suivie pendant 2 à 3 min et les densités optiques ($\lambda = 470$ nm) sont lues toutes les 15 secondes.

3 RESULTATS ET DISCUSSIONS

Les résultats montrent une variabilité d'accumulations de MDA, produit final de la peroxydation lipidique, considéré comme indicateur de stress oxydatifs résultant de plusieurs stress abiotiques [23]. Cette variabilité s'observe aussi bien chez les plantes témoins que chez les plantes traitées, ce qui **met en relief la variabilité intra spécifique**. L'accumulation de MDA au niveau des racines (Figure.1) d'*Atriplex halimus* (25,90 µmol g⁻¹ MS) à la faible concentration de sel (100 mM l⁻¹), moins importante que celle montrée par les racines (Figure.2) d'*Atriplex canescens* (32,83 µmol g⁻¹ MS) à la concentration modérée (300 mM l⁻¹), **laisse supposer que l'espèce *halimus* est sensible au sel à faibles concentrations alors que *canescens* l'est qu'à des concentrations plus fortes**.

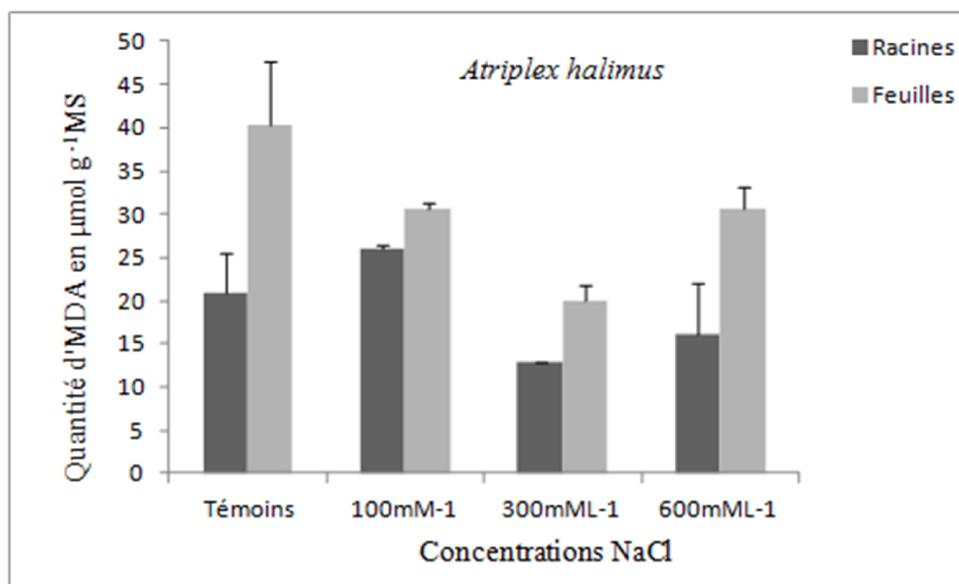


Fig. 1. Effet de Na Cl (100, 300 et 600 mM l⁻¹) sur le contenu en MDA (µmol g⁻¹ MS) au niveau des organes d'*Atriplex halimus*.

En terme de quantité et non au regard du stress, *canescens* présente des valeurs légèrement plus importantes témoignant ainsi des dommages plus prononcés des membranes cellulaires de cette espèce. On peut conclure alors pour l'instant, que les deux espèces diffèrent dans leur capacité de compartimenter le sel au niveau des cellules de leurs racines.

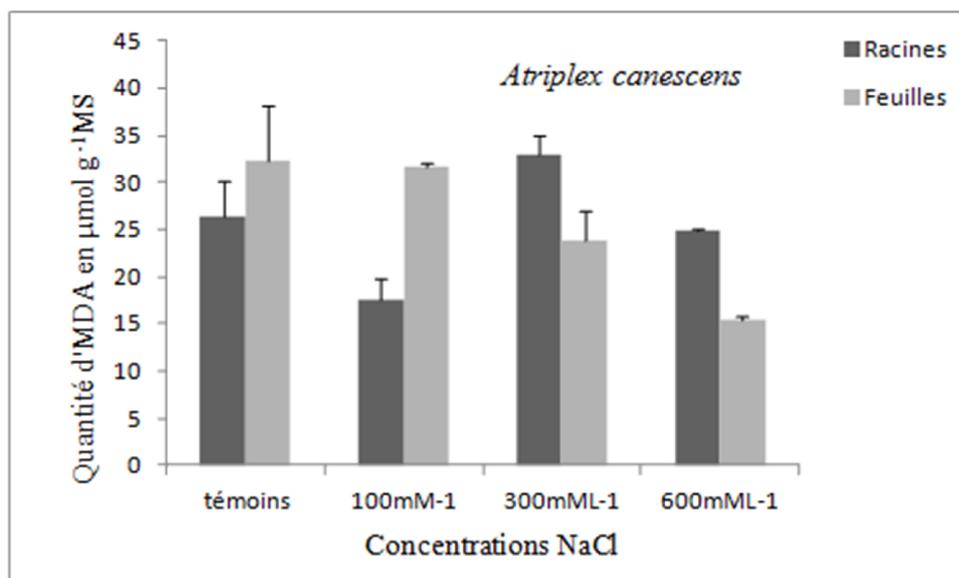


Fig. 2. Effet d'Na Cl (100, 300 et 600 mM l⁻¹) sur le contenu en MDA (µmol g⁻¹MS) au niveau des organes d'*Atriplex canescens*.

Certains auteurs [24], proposent une différence dans la capacité du maintien de l'équilibre hydrique des racines. Nos résultats montrent aussi une **diminution du niveau de MDA au niveau des feuilles des deux espèces, quelque soit la concentration saline appliquée**, cette diminution est fonction de la concentration d'NaCl chez les feuilles d'*Atriplex canescens*. chez les feuilles d'*Atriplex halimus*, elle est plus importante à la concentration modérée qu'aux deux autres traitements (faible et forte) dont la quantité reste presque inchangée (30,70 et 30,71 µmol q⁻¹. Une diminution similaire est observée chez l'halophyte *Cakile maritima*, où le contenu en MDA diminue avec la salinité chez la variété Tabarka [24]. La même observation est constatée chez les lignées transgéniques (gène AhCMO d'*Atriplex hortensis* introduit) de Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) où le contenu en MDA diminue à 150 mM l⁻¹ d'NaCl [25]. Par contre, ces résultats sont en contradiction avec ceux obtenus par de nombreux auteurs [26], [27], [28], [29] chez successivement, le colza, *Cakile maritima*, le riz, et le blé chez lesquelles, le contenu en MDA augmente avec la concentration du cadmium, de la salinité et le degré du froid. Récemment, [30] constate que le niveau de MDA augmente chez le coton (*Gossypium hirsutum* L.) stressé au cadmium. Le niveau du MDA invariable semble être une caractéristique des plantes tolérantes à la salinité et le degré des dégâts oxydatifs cellulaires des plantes exposées aux stress abiotiques est fonction de la capacité des plantes à se protéger contre les agents oxydatifs [31], [32], [33]. Selon [34], l'impact du stress salin est plus important chez des feuilles sénescentes que les feuilles mûres ou jeunes de deux variétés (*Arper et Aristo*) de maïs (*Zea mays* L.), Ils relient la meilleure tolérance au sel des feuilles d'*Arper* à la capacité de ces dernières à accumuler des polyphénols, en particulier, les anthocyanines qui selon ces auteurs, participent efficacement à la restriction des dommages oxydatifs causés par la formation des molécules de peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) [37].

Concernant les protéines totales d'*Atriplex halimus*, les résultats (Figure. 3) montrent que leurs quantités diminuent quelque soit l'organe considéré à la faible concentration. A 300 mM, les racines montrent une légère hausse alors qu'aux niveaux des feuilles on constate une diminution d'environ 50 %. A 600 mM, le contenu protéique augmente d'environ 30 % au niveau des racines par contre, il diminue légèrement au niveau des feuilles (moins de 10 %).

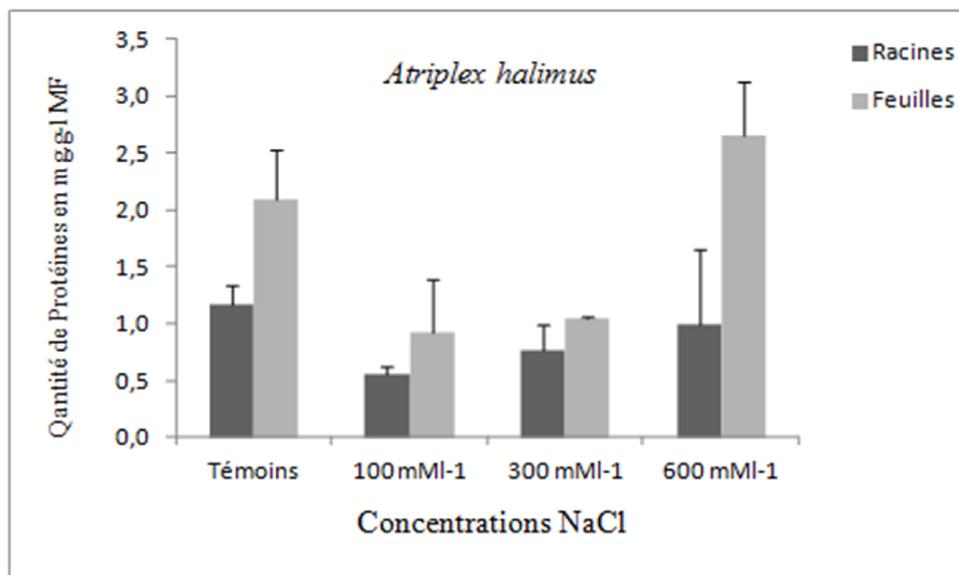


Fig. 3. Effet d'Na Cl (100, 300 et 600 mM l⁻¹) sur les quantités de protéines totales (mg g⁻¹MF) au niveau des organes d'*Atriplex halimus*.

Chez *Atriplex. canescens*, les résultats montrent (Figure. 4) qu'à la faible concentration (100 mM), les protéines ne présentent aucun changement aux niveaux des racines. Alors que, les feuilles montrent une augmentation d'environ 25 %. A 300 mM, les racines et les feuilles montrent une diminution des quantités de protéines. Cette diminution est plus importante au niveau des feuilles (environ 30%). A la forte concentration (600 mM), les résultats sont variables, les protéines augmentent légèrement au niveau des racines alors qu'elles diminuent d'environ 40% au niveau des feuilles.

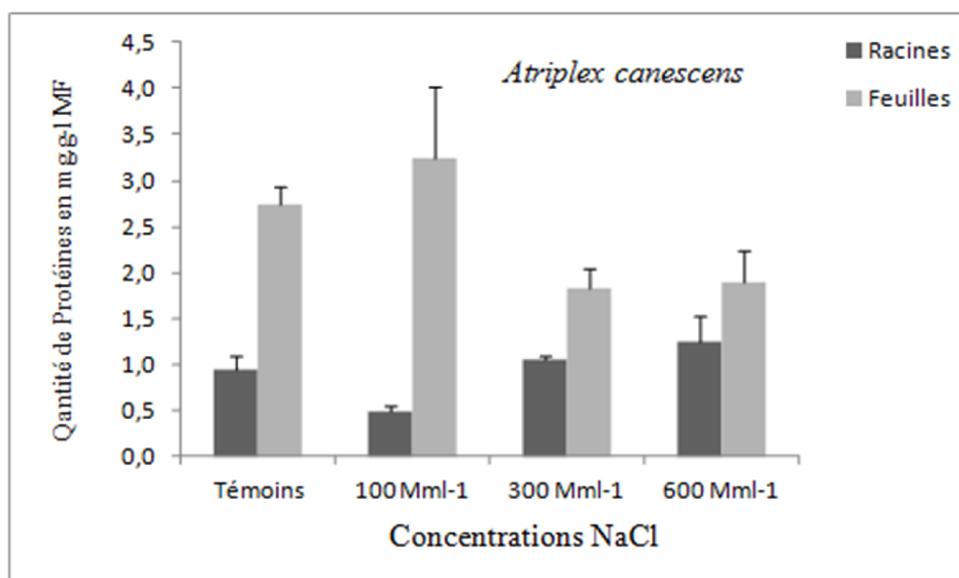


Fig. 4. Effet d'Na Cl (100, 300 et 600 mM l⁻¹) sur les quantités de protéines totales (mg g⁻¹MF) aux niveaux des organes d'*Atriplex canescens*.

La diminution de la teneur en protéines totales, au niveau des feuilles stressées au cadmium, est montrée chez le Cotton [30]. Chez *Atriplex. halimus* (Tableau.1), une relation inversement proportionnelle entre le contenu en MDA et les quantités de protéines totales est constatée. Cette relation se vérifie pour l'ensemble des traitements au niveau de tous les organes.

Table 1. Corrélations entre le contenu en MDA, en protéines totales et l'activité Peroxydase chez *Atriplex halimus*

<i>A. halimus</i>		100 mM l ⁻¹			300 mMI ¹			600Mml ¹		
	MDA	PROTEINES	POD	MDA	PROTEINES	POD	MDA	PROTEINES	POD	
R	↑	↓	↑	↓	↑	↓	↓	↑	↓	
F	↓	↑	↓	↓	↑	↓	↓	↑	↓	

Chez *Atriplex canescens* (Tab.2), cette relation, entre les différents paramètres étudiés, est moins visible

Table 2. Corrélations entre le contenu en MDA, en protéines totales et l'activité Peroxydase chez *Atriplex canescens*

<i>A. canescens</i>		100Mm l ⁻¹			300Mml ¹			600Mml ¹		
	MDA	PROTEINES	POD	MDA	PROTEINES	POD	MDA	PROTEINES	POD	
R	↓	↓	↑	↑	↓	↑	↓	↑	↑	
F	↓	↑	-	↓	↓	↓	↓	↓	↓	

Chez *Atriplex. halimus*, les résultats observés (**Figure 5**) sont variables. A la faible concentration, l'activité POD augmente quelque soit l'organe. Cette augmentation est plus importante au niveau des racines qu'au niveau des feuilles. A la concentration moyenne, l'activité POD reste inchangée au niveau des racines et diminue au niveau des feuilles. A la forte concentration, cette activité diminue considérablement au niveau des racines et davantage au niveau des feuilles.

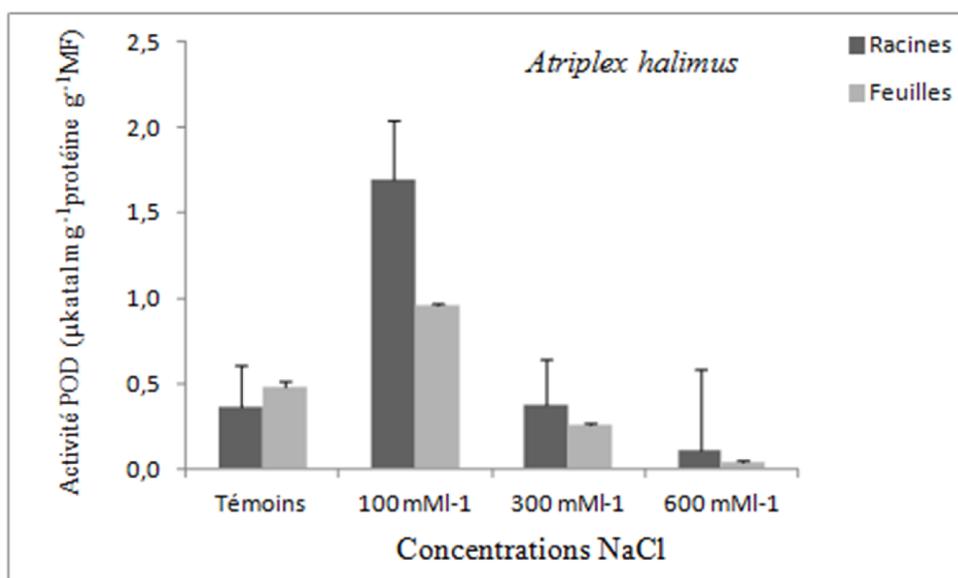


Fig. 5. Effet d'NaCl (100, 300 et 600 mM l⁻¹) sur l'activité POD (µkat mg⁻¹ g⁻¹ MF) au niveau des organes d'*Atriplex halimus*.

Chez *Atriplex canescens*, quelque soit le traitement, l'activité peroxydase (**Figure 6**) est plus importante au niveau des racines qu'au niveau des feuilles où cette activité s'annule. A cet effet, il faut remarquer que, l'activité peroxydase augmente au niveau des racines, en particulier, celles stressées à faible concentration (plus de 30%). Cette activité s'annule au niveau des feuilles.

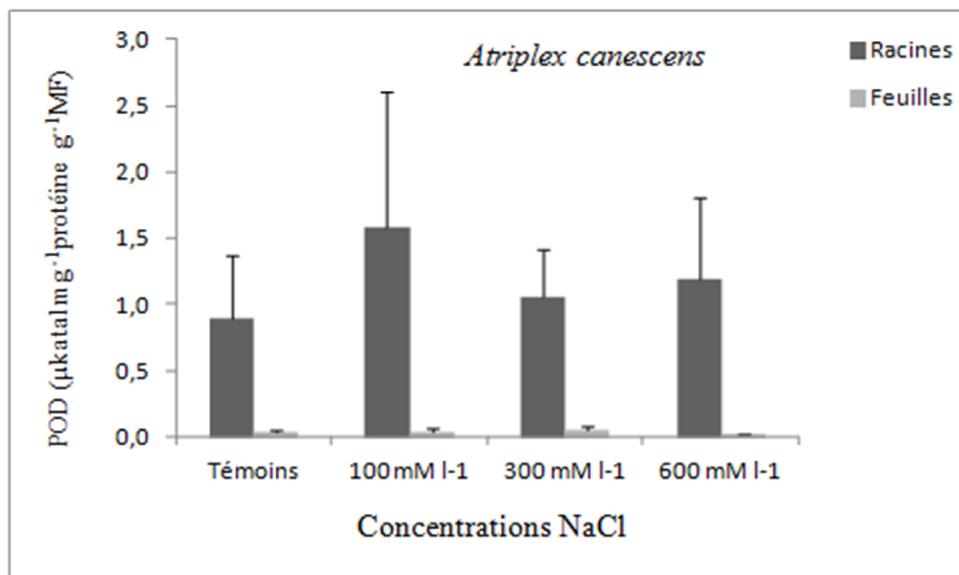


Fig. 6. Effet d'Na Cl (100, 300 et 600 mM Γ^{-1}) sur l'activité POD ($\mu\text{katal mg}^{-1} \text{protéine g}^{-1} \text{MF}$) au niveau des organes d'*Atriplex canescens*.

L'étude des corrélations (Tableau 1 et 2) entre les trois éléments étudiés montre **qu'une relation proportionnelle existe entre le contenu en MDA et l'activité peroxydase POD chez *Atriplex halimus***. Cette **corrélation n'est visible qu'au niveau des racines et feuilles traitées à 300 mM et seulement aux feuilles traitées à 600 mM chez *Atriplex canescens***. Plusieurs travaux ont montré que la tolérance au sel est fortement liée à l'efficacité des enzymes antioxydants [35], [36], [37]. Selon [38] et [39], la tolérance au sel semble être liée à une augmentation de la capacité antioxydative impliquée dans la détoxification des espèces d'oxygènes réactives (ROS). L'augmentation de l'activité POD en fonction du sel a été observée aux niveaux des racines et des rameaux de *Crithmum maritimum* [40]. SOD, CAT et POD, sont des enzymes antioxydants majeurs impliqués dans l'élimination des peroxydes d'hydrogène produits aux niveaux des chloroplastes [41]. La variation aux niveaux des peroxydases est observée chez plusieurs espèces cultivées sous différents stress abiotiques et biotiques tel que chez *Opuntia ficus indica* L. traitée à la salinité, chez qui, ce stress provoque une augmentation des peroxydases dans les fractions solubles et ioniques préparées à partir d'écotypes tolérants) [8] chez *Limonium bicolor* [42], chez *Medicago sativa* L. [43], chez *Capparis ovata* Desf. cultivées sous stress osmotique [44] et chez *Atriplex subspicata* sous l'effet d'insectes herbivores *Spilosoma virginica* [45]. [24] suggèrent que les halophytes peuvent être considérées comme un bon matériel à production d'antioxydants, ils relient la capacité de production à la localité des espèces (les espèces de l'étage bioclimatique aride sont plus productrices). Récemment, [46] montrent que l'accumulation de proline, connue pour son rôle dans l'osmorégulation, peut contribuer à l'élimination des ROS chez les halophytes notamment chez *Heliotropium curassavicum* et *Atriplex stocksii* en période sèche. Les travaux de [47] montrent que SOD et POD diminuent graduellement avec le sel chez *Arabidopsis* transgénique, ils suggèrent que Ss APX (stroma ascorbate peroxydase de *Suaeda salsa*) peut jouer un rôle important dans la protection contre le stress oxydatif induit par le sel chez les plantes supérieures. Récemment, [48], montrent que les activités des enzymes de défense antioxydants de *Broussonetia papyrifera* changent en parallèle avec l'augmentation du H_2O_2 et que la salinité semble être reliée à la régulation différentielle d'isoenzymes SOD et POD. Des analyses similaires chez (*Panicum virgatum* L.) stressée, également, à la salinité indiquent que les activités CAT, POD et SOD sont plus significatives que celles d'APX, GSH et MDA. Cependant, les résultats obtenus suggèrent que les trois derniers indices biochimiques sont plus sensibles que les trois premiers indices au Na Cl.

En conclusion, la variabilité des réponses **intra et interspécifiques** a montré que **l'intégrité des membranes cellulaires est peu atteinte chez les deux espèces et davantage chez *A. halimus***. En termes de quantités, ***A. canescens* est légèrement plus riches en protéines totales qu'*A. halimus***. A la lumière de l'ensemble des résultats obtenus, il ressort qu'il **existe des corrélations entre le contenu en MDA et l'activité enzymatique POD chez *A. halimus***. L'absence de celle-ci chez ***A. canescens*** laisse supposer que **POD n'est pas ou peu impliquée dans la détoxification**

REFERENCES

- [1] S. Cha-um, K. Supaibulwatana, et C. Kirdmanee, "Water Relation, Photosynthetic Ability and Growth of Thai Jasmine Rice (*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. KDML 105) to Salt Stress by Application of Exogenous Glycinebetaine and Choline", *Journal of Agronomy and Crop Science*, vol. 192, n° 1, pp. 25-36, 2006.
- [2] L. Ben Khaled, A. M. Gómez, M. Honrubia, et A. Oihabi, "Effet du stress salin en milieu hydroponique sur le trèfle inoculé par le *Rhizobium*", *Agronomie*, vol. 23, n° 7, pp. 553-560, 2003.
- [3] G. Okcu, M. D. Kaya, et M. Atak, "Effects of salt and drought stresses on germination and seedling growth of pea (*Pisum sativum* L.)", *Turkish journal of agriculture and forestry*, vol. 29, n° 4, pp. 237-242, 2005.
- [4] B. Seckin, A. H. Sekmen, et İ. Türkan, "An Enhancing Effect of Exogenous Mannitol on the Antioxidant Enzyme Activities in Roots of Wheat Under Salt Stress", *J Plant Growth Regul*, vol. 28, n° 1, pp. 12-20, 2009.
- [5] G. M. Alhdad, C. E. Seal, M. J. Al-Azzawi, et T. J. Flowers, "The effect of combined salinity and waterlogging on the halophyte *Suaeda maritima*: The role of antioxidants", *Environmental and Experimental Botany*, vol. 87, pp. 120-125, 2013.
- [6] S. Chen, P. Hawighorst, J. Sun, et A. Polle, "Salt tolerance in *Populus*: Significance of stress signaling networks, mycorrhization, and soil amendments for cellular and whole-plant nutrition", *Environmental and Experimental Botany*, vol. 107, n° 0, pp. 113-124, 2014
- [7] B. G. N. Sreenivasulu, "Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive seedlings of foxtail millet (*Setaria italica*)", *Physiologia Plantarum*, vol. 109, n° 4, pp. 435 - 442, 2000.
- [8] KHALES, A. et BAAZIZ ,M., "Etude des peroxydases d'écotypes d'*Opuntia ficus indica* L. en relation avec le développement dans des conditions de stress salin. Congrès international de biochimie", présenté à Deuxième Congrès International de Biochimie., Agadir (Maroc), 2006.
- [9] J. A. Hernández, A. Jiménez, P. Mullineaux, et F. Sevilla, "Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences", *Plant, Cell & Environment*, vol. 23, n° 8, pp. 853-862, 2000.
- [10] R. S. Swingle, E. P. Glenn, et V. Squires, "Growth performance of lambs fed mixed diets containing halophyte ingredients", *Animal Feed Science and Technology*, vol. 63, n° 1-4, pp. 137-148. 1996.
- [11] R. Ksouri, H. Falleh, W. Megdiche, N. Trabelsi, B. Mhamdi, K. Chaieb, A. Bakrouf, C. Magné, et C. Abdelly, "Antioxidant and antimicrobial activities of the edible medicinal halophyte *Tamarix gallica* L. and related polyphenolic constituents", *Food and Chemical Toxicology*, vol. 47, n° 8, pp. 2083-2091, 2009.
- [12] E. P. Glenn, T. Anday, R. Chaturvedi, R. Martinez-Garcia, S. Pearlstein, D. Soliz, S. G. Nelson, et R. S. Felger, "Three halophytes for saline-water agriculture: An oilseed, a forage and a grain crop", *Environmental and Experimental Botany*, vol. 92, pp. 110-121, 2013.
- [13] M. Belkhdja et Y. Bidai, "La réponse des graines d'*Atriplex halimus* L. à la salinité au stade de la germination", *Science et changements planétaires / Sécheresse*, vol. 15, n° 4, pp. 331-335, 2004.
- [14] V. Hochman Adler, Y. Lubin, et M. Coll, "Spillover of crop herbivores into adjacent desert habitats", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 193, pp. 117-124, 2014.
- [15] C. Zucca, F. Julitta, et F. Previtali, "Land restoration by fodder shrubs in a semi-arid agro-pastoral area of Morocco. Effects on soils", *CATENA*, vol. 87, n° 3, pp. 306-312, 2011.
- [16] C. Zucca, M. Pulido-Fernández, F. Fava, L. Dessena, et M. Mulas, "Effects of restoration actions on soil and landscape functions: *Atriplex nummularia* L. plantations in Ouled Dlim (Central Morocco)", *Soil and Tillage Research*, vol. 133, pp. 101-110, 2013
- [17] D. J. Walker, S. Lutts, M. Sánchez-García, et E. Correal, "*Atriplex halimus* L.: Its biology and uses", *Journal of Arid Environments*, vol. 100-101, pp. 111-121, 2014.
- [18] H. M. El Shaer, "Halophytes and salt-tolerant plants as potential forage for ruminants in the Near East region", *Small Ruminant Research*, vol. 91, n° 1, pp. 3-12, 2010.
- [19] H. Ben Salem, H. C. Norman, A. Nefzaoui, D. E. Mayberry, K. L. Pearce, et D. K. Revell, "Potential use of oldman saltbush (*Atriplex nummularia* Lindl.) in sheep and goat feeding", *Small Ruminant Research*, vol. 91, n° 1, pp. 13-28, 2010
- [20] M. N. González-Alcaraz, B. Aránega, M. C. Tercero, H. M. Conesa, et J. Álvarez- Rogel, "Irrigation with seawater as a strategy for the environmental management of abandoned solar saltworks: A case-study in SE Spain based on soil-vegetation relationships", *Ecological Engineering*, vol. 71, pp. 677-689, 2014.
- [21] J. A. Hernández et M. S. Almansa, "Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves", *Physiol Plant*, vol. 115, n° 2, pp. 251-257, 2002.
- [22] J. C. Bearden, "Quantitation of submicrogram quantities of protein by an improved protein-dye binding assay", *Biochim. Biophys. Acta*, vol. 533, n° 2, pp. 525-529, 1978.
- [23] J. A. Hernández, A. Jiménez, P. Mullineaux, et F. Sevilla, "Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences", *Plant, Cell & Environment*, vol. 23, n° 8, pp. 853-862, 2000.

- [24] R. Ksouri, W. Megdiche, A. Debez, H. Falleh, C. Grignon, et C. Abdelly, "Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritime*", *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 45, n° 3-4, pp. 244-249, 2007.
- [25] H. Zhang, H. Dong, W. Li, Y. Sun, S. Chen, et X. Kong, "Increased glycine betaine synthesis and salinity tolerance in AhCMO transgenic cotton lines", *Mol Breeding*, vol. 23, n° 2, pp. 289-298, 2009.
- [26] N. Ben Youssef, I. Nouairi, S. Ben Temime, W. Taamalli, M. Zarrouk, M. H. Ghorbal, et D. Ben Miled Daoud, "Effets du cadmium sur le métabolisme des lipides de plantules de colza (*Brassica napus* L.)", *Comptes Rendus Biologies*, vol. 328, n° 8, pp. 745-757, 2005.
- [27] N. B. Amor, A. Jiménez, W. Megdiche, M. Lundqvist, F. Sevilla, et C. Abdelly, "Response of antioxidant systems to NaCl stress in the halophyte *Cakile maritime*", *Physiologia Plantarum*, vol. 126, n° 3, pp. 446-457, 2006.
- [28] F. Moradi et A. M. Ismail, "Responses of Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence and ROS-Scavenging Systems to Salt Stress During Seedling and Reproductive Stages in Rice", *Ann Bot*, vol. 99, n° 6, pp. 1161-1173, 2007.
- [29] Y. Liang, J. Zhu, Z. Li, G. Chu, Y. Ding, J. Zhang, et W. Sun, "Role of silicon in enhancing resistance to freezing stress in two contrasting winter wheat cultivars", *Environmental and Experimental Botany*, vol. 64, n° 3, pp. 286-294, 2008.
- [30] M. K. Daud, H. Quiling, M. Lei, B. Ali, et S. J. Zhu, "Ultrastructural, metabolic and proteomic changes in leaves of upland cotton in response to cadmium stress", *Chemosphere*, vol. 120, pp. 309-320, 2015.
- [31] A. Shalata et M. Tal, "The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*", *Physiologia Plantarum*, vol. 104, n° 2, pp. 169-174, 1998.
- [32] A. Shalata, V. Mittova, M. Volokita, M. Guy, et M. Tal, "Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: The root antioxidative system", *Physiol Plant*, vol. 112, n° 4, pp. 487-494, 2001.
- [33] M. Ashraf et P. J. C. Harris, "Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants", *Plant Science*, vol. 166, n° 1, pp. 3-16, 2004.
- [34] H. Hichem, D. Mounir, et E. A. Naceur, "Differential responses of two maize (*Zea mays* L.) varieties to salt stress: Changes on polyphenols composition of foliage and oxidative damages", *Industrial Crops and Products*, vol. 30, n° 1, pp. 144-151, 2009.
- [35] N. P. Rout et B. P. Shaw, "Salt tolerance in aquatic macrophytes: possible involvement of the antioxidative enzymes", *Plant Science*, vol. 160, n° 3, pp. 415-423, 2001.
- [36] V. Arbona, V. Flors, J. Jacas, P. García-Agustín, et A. Gómez-Cadenas, "Enzymatic and Non-enzymatic Antioxidant Responses of Carrizo citrange, a Salt-Sensitive Citrus Rootstock, to Different Levels of Salinity", *Plant Cell Physiol*, vol. 44, n° 4, pp. 388-394, 2003.
- [37] A. Muscolo, M. Sidari, et M. R. Panuccio, "Tolerance of kikuyu grass to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences", *Plant growth regulation*, vol. 41, n° 1, pp. 57-62, 2003.
- [38] D. Zhu et J. G. Scandalios, "Differential Accumulation of Manganese-Superoxide Dismutase Transcripts in Maize in Response to Abscisic Acid and High Osmoticum", *Plant Physiol.*, vol. 106, n° 1, pp. 173-178, 1994.
- [39] G. Noctor et C. H. Foyer, "ASCORBATE AND GLUTATHIONE: Keeping Active Oxygen Under Control", *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 49, n° 1, pp. 249-279, 1998.
- [40] N. Ben Amor, K. Ben Hamed, A. Debez, C. Grignon, et C. Abdelly, "Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity", *Plant Science*, vol. 168, n° 4, pp. 889-899, 2005.
- [41] A. K. Parida et A. B. Das, "Salt tolerance and salinity effects on plants: a review", *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 60, n° 3, pp. 324-349, 2005.
- [42] Y. Li, "Kinetics of the antioxidant response to salinity in the halophyte *Limonium bicolor*", *Plant, Soil and Environment - UZPI (Czech Republic)*, 2008.
- [43] X. WANG et J. HAN, "Changes of Proline Content, Activity, and Active Isoforms of Antioxidative Enzymes in Two Alfalfa Cultivars Under Salt Stress", *Agricultural Sciences in China*, vol. 8, n° 4, pp. 431-440, 2009.
- [44] O. Ozkur, F. Ozdemir, M. Bor, et I. Turkan, "Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought", *Environmental and Experimental Botany*, vol. 66, n° 3, pp. 487-492, 2009.
- [45] P. Nabity, T. Heng-Moss, et L. Higley, "Effects of Insect Herbivory on Physiological and Biochemical (Oxidative Enzyme) Responses of the Halophyte *Atriplex subspicata* (Chenopodiaceae)", *Faculty Publications: Department of Entomology*, 2006.
- [46] I. Aziz, B. Gul, S. Gulzar, et A. Khan, "Seasonal variations in plant water status of four desert halophytes from semi-arid region of Karachi", 2011.
- [47] L. Li, X. Liu, W. J. G. M. Peijnenburg, J. Zhao, X. Chen, J. Yu, et H. Wu, "Pathways of cadmium fluxes in the root of the halophyte *Suaeda salsa*", *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 75, pp. 1-7, 2012.
- [48] M. Zhang, Y. Fang, Y. Ji, Z. Jiang, et L. Wang, "Effects of salt stress on ion content, antioxidant enzymes and protein profile in different tissues of *Broussonetia papyrifera*", *South African Journal of Botany*, vol. 85, pp. 1-9, 2013.