

African Crop Science Journal by African Crop Science Society is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 Uganda License. Based on a work at www.ajol.info/ and www.bioline.org.br/cs
DOI: <http://dx.doi.org/10.4314/acsj.v23i4.4>



EFFET DE L'INTERACTION LUMIERE-SALINITE SUR L'ACTIVITE DU PHOTOSYSTEME II DES FEUILLES EXCISEES DE MAÏS

MAATALLAH SAMIRA¹, HAJLAOUI HICHEM¹, F. BOUGHALLEB² et DENDEN MOUNIR³

¹Centre Régional des Recherches Agricoles (CRR) de Sidi Bouzid.B.P 357, Route de Gafsa Km 6 - 9100 Sidi Bouzid, Tunisie

²Institut des Régions Arides Médenine Route du djorf km 22-4119 Médenine, Tunisie

³ Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, 4042 Sousse, Tunisie

Auteur correspondant: samiraham2003@yahoo.fr

(Received 9 July, 2015; accepted 19 November, 2015)

ABSTRACT

The decline in growth observed in many plants, subjected to salt stress and exposed to sunlight conditions, is often associated with a decrease in their photosynthetic activity. No clear mechanisms of the inhibited photosynthesis have emerged since photosystem II (PS II) is considered to play a key role in the response of leaf photosynthesis to environmental perturbations. The combination of light and salt stress appears to have synergistic effects on the photochemical activity of PSII driving, and to photoinhibition. The objective of this study was to evaluate the reversible effect of salinity and light interaction on maximal quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm.). In this experiment, detached leaves of two forage maize (*Zea mays* L.) varieties, *Aristo* and *Arper* were placed during 6 hours in solutions of different concentrations of NaCl (0, 100, 200 and 300 mM) and subjected to light (1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) or obscurity. Then, their contents of sodium were determined. In order to verify the photo-inhibition reversibility, other leaves which were incubated in a solution of 300 Mm NaCl, during 4 hours were transferred in distilled water and also subjected to light or to obscurity. Results indicate that leaves which had been put to absorb NaCl in obscurity showed no change in maximal efficiency of PSII (Fv/Fm). Nevertheless, light treatment associated with salinity generates a photo-inhibition of PSII manifested by a significant decrease in maximal efficiency of PSII. This photo-inhibition, due to an excessive accumulation of sodium in leaves, is reversible. It is quite sufficient to eliminate only one factor of the association light-salinity for the PSII activity resume.

Key Words: Light stress, sodium chloride, *Zea mays*

RESUME

La diminution de la croissance végétative observée chez nombreuses plantes, soumises au stress salin et exposées à des conditions naturelles d'ensoleillement, est souvent associée à une baisse de leur activité photosynthétique. Cependant les mécanismes de l'inhibition photosynthétique sont encore peu étudiés. Le photosystème II (PS II) est considéré un des facteurs clé dans la réponse de la photosynthèse des feuilles aux stress environnementaux. L'association de la lumière et du stress salin paraît avoir des effets synergétiques sur l'activité photochimique du PSII conduisant, ainsi à la photoinhibition. L'objectif de cette étude est de diagnostiquer l'effet de l'interaction lumière- salinité sur l'activité photochimique du photosystème II au cours de la photosynthèse. Le matériel végétal est constitué de deux variétés de maïs (*Zea mays* L.) fourrager: *Aristo* et *Arper*. Des feuilles détachées de plantes cultivées sur milieu témoin (eau distillée), sont incubées pendant 6 heures dans des solutions salines à différentes concentrations (0, 100, 200 et 300 mM NaCl), soit en absence ou en présence de lumière (1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Puis, leurs teneurs en sodium ont été déterminées. Pour vérifier l'effet de la récupération de leur activité photochimique, d'autres feuilles qui ont été mises à absorber du NaCl dans une solution de 300 mM à la lumière

pendant 4 heures, sont transférées dans de l'eau distillée en obscurité ou en lumière. Les résultats montrent une stabilité du rendement quantique maximal (Fv/Fm) pour les feuilles mises à absorber du NaCl à l'obscurité. Par contre l'éclaircissement associé avec la salinité engendre une photoinhibition qui se manifeste par une diminution du rendement quantique maximal du PSII. Cette photoinhibition, due à une accumulation excessive des ions Na⁺ dans les tissus foliaires, est réversible. En effet, en absence d'un seul des facteurs de l'association lumière-salinité le PSII récupère son activité photochimique.

Mots Clés: fluorescence chlorophyllienne, feuille excisée, stress lumineux, chlorure de sodium, *Zea mays*

INTRODUCTION

Le maïs (*Zea mays* L.) appartenant à la famille des graminées, sous famille des panicoïdeae et la tribu des Maydeae, est une plante de type C4. Les plantes en C4 sont caractérisées par un type de photosynthèse où les premières molécules synthétisées sont des acides organiques à 4 atomes de carbone (oxaloacétate, malate, aspartate). Ce processus métabolique intervient préalablement au cycle de Calvin mais dans un tissu différent. Elles ont un meilleur rendement photosynthétique et sont mieux adaptées aux conditions de chaleur et d'aridité. Le maïs représente 41% de la production mondiale de céréales (FAO, 2011). Les deux tiers environ de cette production sont utilisés pour l'alimentation du bétail. Le maïs a été sélectionné empiriquement au cours des siècles. La sélection des lignées poursuit différents caractères, en fonction des objectifs de la culture. Les principaux facteurs recherchés en culture intensive sont la productivité et une meilleure résistance aux facteurs biotiques et abiotiques.

En Tunisie, le développement de l'élevage, secteur prioritaire de production, repose en grande partie sur la disponibilité des ressources alimentaires constituées principalement par les fourrages cultivés (Chakroun *et al.*, 2000). Dans ce cadre, la culture de maïs ensilage joue un rôle important dans les systèmes fourragers en raison de son potentiel de production important et sa haute densité énergétique (Chénais *et al.*, 1997). Cependant, dû à sa température de germination, le maïs est semé à la fin de la saison hivernale pluvieuse lorsque la température du sol est supérieure à 11°C. Le cycle de la culture se situe ainsi vers des périodes où les pluies deviennent de plus en plus rares (Hammani *et al.*, 2008). Ceci met en exergue l'importance de l'irrigation

effectuée souvent avec une eau chargée en sel (Hachicha *et al.*, 1998).

La salinité peut affecter la physiologie de la plante en altérant le bon développement et l'état fonctionnel de ses structures internes (Demetriou *et al.*, 2007; Mehta *et al.*, 2011). En effet, elle affecte la photosynthèse et réduit, par ce biais, la croissance et la production végétale (Hajlaoui *et al.*, 2006). Plusieurs études ont été effectuées dans le but d'élucider les voies de limitation de la photosynthèse. Elles suggèrent que le photosystème II (PSII) joue un rôle très important dans la réponse photosynthétique des plantes aux perturbations environnementales (Rohacek, 2002; Hajlaoui *et al.*, 2009). Le photosystème II est un complexe qui comprend toutes les protéines, les pigments et les cofacteurs nécessaires pour transférer les électrons de l'eau à la plastoquinone réduite (Sarvikas *et al.*, 2010). Il est constitué de trois sous unités: le centre réactionnel, les antennes collectrices et le complexe d'oxydation de l'eau (Loll *et al.*, 2005). L'énergie lumineuse captée par les antennes collectrices est transmise sous forme d'énergie d'excitation vers les centres réactionnels, aboutissant à une séparation de charges: c'est la photochimie (Denden *et al.*, 2007). L'analyse de la fluorescence chlorophyllienne présente en effet l'avantage d'être appliquée à des feuilles intactes et excisées d'une manière non invasive et non destructive (Raven *et al.*, 2006). Ainsi, en se basant sur l'extinction de la fluorescence chlorophyllienne on peut déterminer l'action inhibitrice du sel (Murata *et al.*, 2007). Sous conditions naturelles, les plantes sont sujettes à l'effet de l'interaction de plusieurs types de stress environnementaux. La réponse des végétaux à une telle situation est souvent complexe. En effet, la combinaison entre les différents facteurs peut conduire à une intensification, chevauchement

et/ou antagonisme entre leurs effets. Les effets de stress salin et lumineux ont été fréquemment étudiés individuellement. Cependant, peu d'attention a été accordée à l'étude de leur combinaison. Certaines études (Broetto *et al.*, 2007; Redondo-Gomez *et al.*, 2009) suggèrent que le stress salin seul n'a pas d'effet sur l'activité photochimique du PSII et que c'est l'interaction entre ce dernier et l'excès de lumière qui induit une photoinhibition de l'appareil photosynthétique. Généralement, il existe deux types de photoinhibition: la première dite chronique, elle est irréversible et due à des photo-endommagements sévères de l'appareil photosynthétique. La deuxième dite dynamique, elle est réversible et accompagnée souvent par le phénomène de dissipation thermique (Murata *et al.*, 2007).

La présente étude a pour but de (i) évaluer l'état fonctionnel du photosystème II en relation avec l'accumulation de Na⁺ dans les feuilles excisées de deux variétés de maïs fourrager, (ii) de montrer si la diminution du rendement quantique est due à l'effet de NaCl seul ou à la lumière ou à l'association de ces deux facteurs et (iii) évaluer l'intégrité fonctionnelle du PSII par examen de la réversibilité d'action de l'association lumière-salinité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal et milieu de culture. Le matériel végétal est constitué de deux variétés hybrides de maïs fourrager : *Aristo* et *Arper*, d'origine Italienne. Les deux variétés sont nouvellement introduites en Tunisie et dont les emblavures sont destinées pour l'ensilage fourrager.

Les graines des deux variétés sont mises en germination dans des boîtes de Pétri pendant 72 heures à une température de 28 °C. Une fois que la radicule est apparu, les graines pré-germées ont été semées dans des pots en plastique sous serre vitrée. Les pots utilisés ont pour dimensions 45 cm de diamètre supérieur, 23 cm de diamètre inférieur et 66 cm de profondeur, contenant chacun au fond une couche de gravier (10 cm) facilitant le drainage et la percolation des excès d'eau. Ils sont remplis d'un mélange de tourbe (2/3) et de perlite (1/3). La culture des deux variétés est conduite sous serre vitrée où la

température est de l'ordre de 25 °C le jour et 23 °C la nuit, l'humidité relative de l'air varie de 60 à 80% et la moyenne d'éclairement est de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ avec une photopériode de 14 h par jour. Les plantes sont irriguées avec de l'eau chargée en chlorure de sodium (NaCl) selon les concentrations suivantes: 0, 34, 68 et 102 mM. Les témoins sont irrigués à l'eau distillée, soit 0 mM de NaCl. Le substrat de culture est maintenu près de sa capacité au champ par des irrigations fréquentes afin d'éviter que l'eau ne soit un facteur limitant. Dans un deuxième temps, des feuilles des deux variétés ont été prélevées sur milieu témoin, excisées et incubées sur une gamme de NaCl de concentrations plus élevées allant de 0 à 300 mM (0, 100, 200 et 300 mM). Le choix des feuilles excisées est dicté par le fait qu'on ne peut tester le processus de photoinhibition sur la plante entière puisqu'elle est naturellement exposée à la lumière. De plus la déconnexion de la feuille du reste de la plante et son incubation directe dans des solutions concentrées de NaCl en présence ou en absence de lumière permet de renforcer l'accumulation des ions Na⁺ dans cette dernière (par suppression du contrôle exercé par les racines et la tige) et par conséquent d'avoir une réaction immédiate.

Mesure de la fluorescence chlorophyllienne. Les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne (Fo: fluorescence minimale; Fm: fluorescence maximale ; Fv: fluorescence variable (Fv = Fm - Fo) et Fv/Fm : rendement quantique maximal du PS II;) ont été mesurés par un fluorimètre de type (Fim 1500; ADC Bioscientific Ltd., Hoddesdon, UK). Ces paramètres ont été déterminés tout d'abord sur les feuilles intactes (3^{ème} feuille après le bourgeon apical: feuille jeune) après 6 semaines de culture sur milieu salin et par la suite sur des feuilles excisées et incubées sur des concentrations de NaCl allant de 0 à 300 mM et exposées à une intensité lumineuse de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Afin d'étudier l'interaction lumière-salinité et de savoir si la diminution du rendement quantique est due à l'effet de NaCl seul ou à la lumière ou à l'association de ces deux facteurs. Des feuilles excisées, plongées dans la solution de NaCl la plus concentrée (300 mM) ou dans une solution témoin (0 mM NaCl), sont soit

exposées à la lumière ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit mises à l'obscurité. Les paramètres de fluorescence sont mesurés immédiatement au moment de l'immersion, puis à des intervalles de 1 h pendant une période de 6h.

Pour évaluer le degré de dysfonctionnement de l'appareil photosynthétique par le traitement (NaCl + lumière) et souligner la réversibilité d'action de la lumière et de la salinité, des feuilles excisées ont été mises à absorber au niveau de la section dans une solution de NaCl 300 mM à la lumière ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pendant 4 h. Elles sont ensuite transférées pendant 6 h dans de l'eau distillée et maintenues soit à la lumière, soit à l'obscurité. Certaines feuilles sont gardées sur NaCl 300 mM, mais placées à l'obscurité. La fluorescence chlorophyllienne a été mesurée au moment du transfert des feuilles sous les nouvelles conditions expérimentales, puis à intervalles de 2h.

Dosage du sodium. Des analyses ioniques ont été effectuées à la fin de chaque expérimentation (Na^+) sur des feuilles intactes et excisées. Les feuilles sont aussitôt rincées à l'eau distillée, séchées à 80°C puis pesées et ensuite après minéralisation dans de l'acide nitrique 0,5 N leurs teneurs en Na^+ sont déterminées par spectrométrie à flamme de type Jenway (DNMOW ESSEX CM6 3LB., Jenway, UK).

Analyse statistique. L'étude a été conduite sous la forme d'un essai factoriel à 2 facteurs (variétés et concentrations NaCl) pour les feuilles non détachées, puis à 3 facteurs (variétés, traitements salinité-lumière et durée d'incubation) pour les feuilles excisées. Toutes les expériences ont été répétées au moins cinq fois indépendamment ($n = 5$). L'analyse statistique a été réalisée en utilisant les procédures des modèles linéaires générales (GLM) du logiciel SPSS pour Windows: version 13 (version standard). Les résultats ont été analysés en utilisant une analyse standard de la variance (ANOVA) avec interactions. La comparaison des moyennes pour chaque facteur a été faite par le test Duncan au seuil de probabilité de 5% ($P < 0,05$ est considérée significativement différent). Dans toutes les figures les écarts types ont été représentés par des barres d'erreurs.

RÉSULTATS

Effet du sel sur le rendement quantique maximal du PSII des feuilles intactes. Les résultats enregistrés dans la Figure 1 montrent que le rendement quantique maximal du photosystème II, mesuré sur des feuilles intactes varie d'une façon non significative en fonction de l'augmentation de la concentration saline dans le milieu de culture. En effet, pour les deux variétés, le rapport (F_v/F_m) est de l'ordre de 0.77 ± 0.03 quelque soit le type du traitement salin.

Effet du sel sur l'activité du PSII des feuilles excisées. Les résultats présentés dans le Tableau 1 montrent que, chez les deux variétés, la valeur de F_0 demeure statistiquement stable quelque soit la concentration de NaCl utilisée (Tableau 2 : $P = 0.572$). Elle est de l'ordre de 502.37 ± 62.26 et 536.02 ± 68.78 respectivement pour la variété *Aristo* et *Arper*. Ce comportement suggère que la salinité n'affecte pas la taille des antennes collectrices.

La fluorescence maximale diminue en fonction de l'augmentation de la concentration de NaCl, dès la première heure d'absorption de la solution saline. Par voie de comparaison entre les deux variétés, les valeurs de F_m pour la variété *Arper*

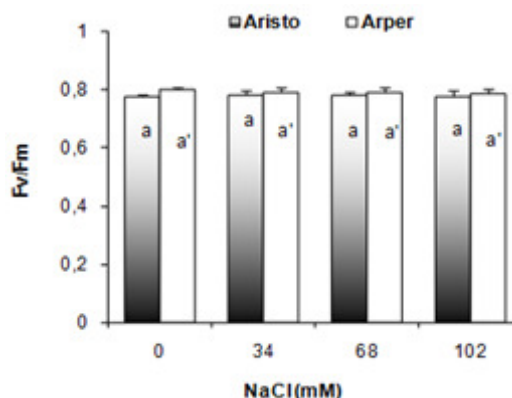


Figure 1. Variation du rendement quantique photosystème II maximal du (F_v/F_m) des feuilles intactes de la troisième étage foliaire après le bourgeon apical des deux variétés de maïs (*Aristo* et *Arper*) cultivées pendant 6 semaines en présence de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM). Les histogrammes de chaque variété qui sont suivis de la même lettre ne sont pas significatifs au seuil de 5%. Titre abrégé : rendement quantique du PSII maximal des feuilles intactes.

TABLEAU 1. Variation de la fluorescence maximale (Fm) et du rendement quantique maximal (Fv/Fm) de la 3^{ème} feuille excisée des deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper*, dont la base est immergée dans des solutions d'absorption de différentes concentrations de NaCl (0, 100, 200 et 300 mM) et maintenues sous un éclairage de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

		NaCl (mM)	Durée d'incubation (h)						
			0	1	2	3	4	5	6
Aristo	Fm^(**)	0	2171± 83.2	2179± 61.8	2185±55.4	2196± 65.5	2192± 76.8	2164± 80.2	2175± 42.6
		100	2074± 90.7	2093± 58.5	2078± 45.8	2030± 54.2	1855± 101	1810± 80.9	1717± 107
		200	2074± 90.2	2093± 58.1	1955± 66.14	1810± 80.9	1685± 92.2	1511± 124	1183± 79.5
		300	2078± 45.7	1973± 103	1855± 68.4	1648± 77.9	1416± 53.3	1200± 43.9	901± 86.4
	Fv/Fm^(**)	0	0.77± 0.027	0.77± 0.032	0.77± 0.020	0.75± 0.016	0.76± 0.023	0.75± 0.017	0.75± 0.013
		100	0.74± 0.010	0.75± 0.026	0.75± 0.020	0.74± 0.055	0.72± 0.046	0.70± 0.079	0.69± 0.020
		200	0.75± 0.018	0.76± 0.016	0.75± 0.025	0.73± 0.037	0.70± 0.048	0.67± 0.049	0.59± 0.042
		300	0.76± 0.025	0.75± 0.015	0.73± 0.045	0.70± 0.051	0.65± 0.064	0.60± 0.025	0.43± 0.050
	Fm^(**)	0	2321± 34.7	2279± 71.1	2267± 73.0	2254± 79.3	2264± 102	2266± 79.2	2225± 68.6
		100	2225± 115	2215± 94.5	2145± 137	2111± 93.5	2049± 44.4	2028± 98.4	2003± 129
		200	2354± 80.7	2179± 91.9	2099± 77.7	1879± 65.8	1702± 76.5	1631± 115	1498± 72.9
		300	2365± 45.1	2229± 65.9	1920± 61.6	1746± 77.4	1505± 103	1374± 92.7	1252± 94.3
Arper	Fv/Fm^(**)	0	0.76± 0.035	0.76± 0.040	0.77± 0.039	0.76± 0.035	0.77± 0.022	0.75± 0.040	0.76± 0.035
		100	0.77± 0.023	0.76± 0.018	0.76± 0.029	0.74± 0.033	0.72± 0.043	0.71± 0.028	0.71± 0.052
		200	0.78± 0.025	0.78± 0.022	0.76± 0.059	0.70± 0.025	0.67± 0.052	0.66± 0.065	0.65± 0.042
		300	0.78± 0.019	0.76± 0.045	0.72± 0.038	0.67± 0.025	0.65± 0.037	0.61± 0.030	0.56± 0.036

(**), Indique qu'au au seuil de 5% la variation des paramètres est hautement significative en fonction du traitement salin et de la durée d'incubation.

Effet de la salinité - Light activité d'interaction

TABLEAU 2. Variation du niveau de signification (p) en fonction de la variété, de la concentration de NaCl ([NaCl]), de la durée d'incubation (D.I) et de leurs interactions pour la fluorescence minimale (Fo), la fluorescence maximale (Fm) et du rendement quantique maximal (Fv/Fm) des feuilles excisées

Source de variation	ddl	p		
		Fo	Fm	Fv/Fm
Variété	1	<0,0001	<0,0001	0,163
[NaCl]	3	0,072	<0,0001	<0,0001
D.I	6	0,101	<0,0001	<0,0001
Variété * [NaCl]	3	0,572	0,004	0,720
Variété * D.I	6	0,755	<0,0001	0,004
[NaCl] * D.I	18	0,999	<0,0001	<0,0001
Variété * [NaCl] * D.I	18	0,993	0,047	0,277

ddl: degré de liberté

sont significativement supérieures à celles enregistrées pour la variété *Aristo* tout au long de la durée d'incubation et quelque soit la concentration de NaCl utilisée (Tableau 2 : $P = 0,004$). Par exemple, à la concentration 300 mM et après 6 heures d'incubation, la fluorescence maximale était de l'ordre de 901 et 1252 respectivement pour *Aristo* et *Arper*. La variation de Fm entraîne une variation de la fluorescence variable (Fv), qui se traduit par une réduction significative du rendement quantique maximal Fv/Fm (Tableau 1). A la fin de la durée d'incubation, le rapport Fv/Fm sur milieu témoin était de l'ordre de 0.75 pour les deux variétés. Cependant à la concentration 300 mM NaCl ce rapport diminue significativement pour atteindre 0.43 et 0.56 respectivement pour la variété *Aristo* et *Arper*.

Effet de l'interaction lumière-salinité sur le rendement quantique maximal du PSII des feuilles excisées. Chez les deux variétés, la valeur de Fv/Fm reste pratiquement stable ($P = 0,277$) pour tous les traitements sauf celui pour lequel les feuilles absorbent du chlorure de sodium à la lumière (NaCl + lumière). En effet, à ce niveau de traitement on enregistre une réduction du rendement quantique maximal (Fv/Fm) chez les deux variétés (Fig. 2). La différence entre les deux variétés est hautement significative (Tableau 3 : $P < 0.0001$) et on remarque que la réduction du rendement quantique photochimique est plus rapide et plus prononcée chez les feuilles de la variété *Aristo* que celles de la variété *Arper*. Par

exemple, après 4 h sous traitement lumière-NaCl, les valeurs de Fv/Fm sont de l'ordre de 0.61 et 0.67 respectivement pour la variété *Aristo* et la variété *Arper*. Après 6 h, ce rapport continue à diminuer pour la variété *Arper* (0.57) et encore plus pour la variété *Aristo* (0.44). En présence de NaCl et à l'obscurité, les feuilles des deux variétés montrent, tout au long de l'expérience, des valeurs de Fv/Fm élevées et proches de ceux des feuilles excisées exposées à la lumière ou à l'obscurité en absence de NaCl.

Teneur en sodium des feuilles. Pour les deux variétés on observe que les feuilles dont la base est immergée dans la solution de NaCl présentent des teneurs variables en sodium en fonction de la présence ou de l'absence de la lumière. Ces teneurs sont plus élevées chez la variété *Aristo* que la variété *Arper* (Fig. 3). La comparaison des teneurs en Na^+ des feuilles excisées éclairées et celles des feuilles maintenues à l'obscurité montre que les secondes présentent, chez les deux variétés, des moyennes plus faibles que les premières. Par exemple, à une concentration de 300 mM NaCl, les teneurs en sodium des feuilles mises à l'obscurité sont de l'ordre de 2.84 et 1.71 mmol g^{-1} MS respectivement pour *Aristo* et *Arper*. Cependant, pour les feuilles éclairées les teneurs en sodium augmentent de façon considérable pour atteindre 6.7 et 4.4 mmol g^{-1} MS respectivement pour la variété *Aristo* et la variété *Arper* (Fig. 3). Cette différence de teneurs entre les deux types de feuilles montre que la charge

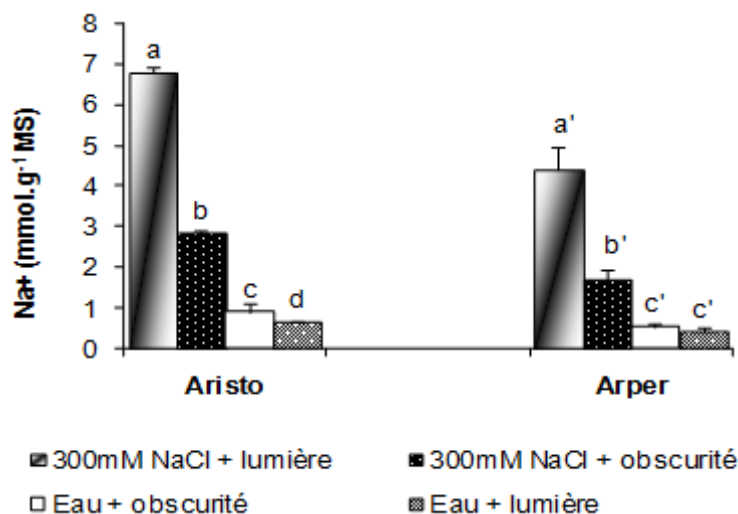


Figure 2. Evolution du rendement quantique maximal (Fv/Fm) des feuilles excisées de deux variétés de maïs, dont l'extrémité est immergée dans de l'eau distillée, ou dans une solution pure de NaCl 300 mM, et maintenues à l'obscurité ou éclairées à 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Titre abrégé : Evolution du rendement quantique maximal (Fv/Fm) des feuilles excisées.

TABLEAU 3. Variation du niveau de signification (p) en fonction de la variété, du traitement NaCl-lumière, de la durée d'incubation (D.I) et de leurs interactions pour le rendement quantique maximal (Fv/Fm) des feuilles excisées mises dans de l'eau distillée, ou dans une solution pure de NaCl 300 mM, et maintenues à l'obscurité ou éclairées à 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Source de variation	ddl	p
		Fv/Fm
Variété	1	<0.0001
Traitement	3	<0.0001
D.I	6	<0.0001
Variété * Traitement	3	<0.0001
Variété * D.I	6	0.027
Traitement * D.I	18	<0.0001
Variété * Traitement * D.I	18	0.004

ddl: degré de liberté

foliaire en sodium est partiellement tributaire de l'éclairage.

Réversibilité d'action du sel et de la lumière.

Pour les deux variétés, le prétraitement des feuilles par le sel en présence de lumière puis leur transfert sur l'un des trois traitements (eau + lumière; eau + obscurité; NaCl + obscurité) fait varier le rapport Fv/Fm. Le comportement variétal était significativement dissemblable en fonction du type de traitement et de la durée d'incubation (Tableau 4 : p (Variété * Traitement) = 0.001 et P

(Variété * D.I) < 0.0001). Chez la variété *Arper*, on observe une augmentation rapide de l'activité photochimique du PSII (2 h après le transfert). Après ce temps, le rapport Fv/Fm reste stable. Toutefois, il est toujours inférieur à celui obtenu dans le cas des feuilles éclairées et placées directement dans l'eau distillée (traitement témoin) (Fig. 4). Pour la variété *Aristo*, son comportement a été différent. En effet, dans le cas des feuilles transférées dans de l'eau distillée en absence ou en présence de lumière, l'augmentation du rapport Fv/Fm est observée

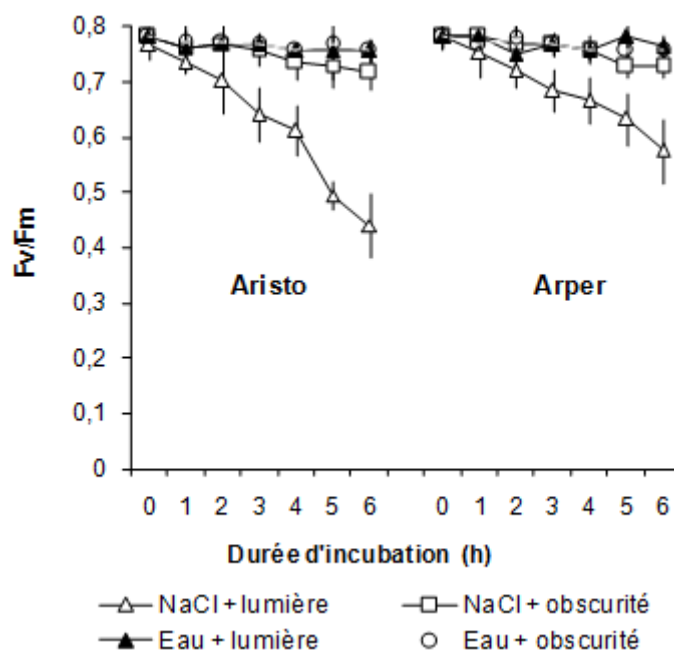


Figure 3. Teneurs en Na^+ ($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$) des feuilles excisées dont la partie basale est mise dans de l'eau distillée, ou dans une solution pure de NaCl 300 mM et maintenues à l'obscurité ou éclairées à $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les histogrammes de chaque variété qui sont suivis de la même lettre ne sont pas significatifs au seuil de 5%. Titre abrégé : Teneurs en Na^+ ($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$) des feuilles excisées.

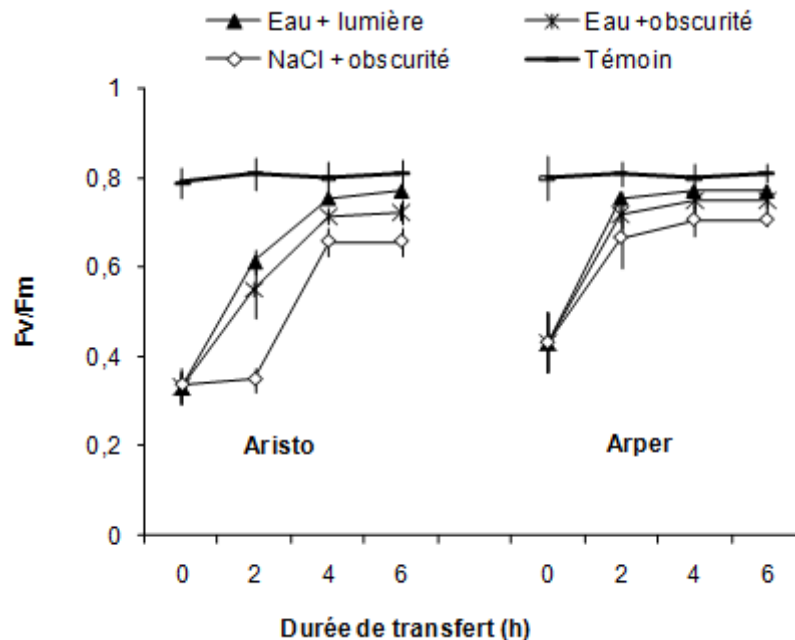


Figure 4. Evolution du rendement quantique maximal (F_v/F_m) des feuilles excisées de deux variétés de maïs incubées pendant 4 h dans une solution pure de NaCl 300 mM sous un éclairage de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ puis transférées dans l'eau distillée ou NaCl 300 mM et maintenues à l'obscurité ou à la lumière. Le trait en gras indique le rapport F_v/F_m mesuré sur les feuilles non prétraitées par le sel mais incubées directement dans de l'eau distillée à la lumière. Titre abrégé : Evolution du rendement quantique maximal (F_v/F_m) des feuilles excisées sous l'effet du milieu d'incubation et de l'éclairage.

TABLEAU 4. Variation du niveau de signification (p) en fonction de la variété, du traitement NaCl- lumière, de la durée d'incubation (D.I) et de leurs interactions pour le rendement quantique maximal (Fv/Fm) des feuilles excisées et immergées dans une solution pure de NaCl 300 mM, éclairées à 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 4 h, puis transférées dans l'eau distillée ou dans une solution de 300 mMNaCl, et maintenues à l'obscurité ou à la lumière

Source de variation	ddl	p
		Fv/Fm
Variété	1	<0.0001
Traitement	3	<0.0001
D.I	6	<0.0001
Variété * Traitement	3	0.001
Variété * D.I	6	<0.0001
Traitement * D.I	18	<0.0001
Variété * Traitement * D.I	18	0.006

ddl: degré de liberté

2h après le transfert et se stabilise par la suite. Par contre pour les feuilles menées dans la solution saline et à l'obscurité, l'augmentation du rapport Fv/Fm n'est observée que 4 h après le transfert et il se stabilise également par la suite mais à un niveau plus faible que le témoin et les deux autres traitements (eau + lumière ; eau + obscurité).

DISCUSSION

La séparation de la feuille du reste de la plante et son incubation dans des solutions pures de NaCl montre des signes de perturbation au niveau de l'activité photochimique du PSII essentiellement lorsque les feuilles sont éclairées pendant la période d'absorption du sel. Cette action est due à l'absence du contrôle racinaire sur l'exportation des cations de sodium dans les feuilles et aussi à la réduction de l'effet d'ajustement osmotique qui peut être exercé par quelques métabolites secondaires, en plus de la diminution de l'effet de dilution des sels par la croissance. La stabilité du rendement quantique maximal reflété par le rapport Fv/Fm, observé chez la feuille en place, par opposition à la feuille excisée, suggère que le photosystème II ne présente pas de dysfonctionnement grave, tant que la

compartimentation vacuolaire des ions toxiques n'est pas débordée.

L'utilisation des feuilles excisées fait apparaître des différences de comportement entre les deux variétés de maïs. Les feuilles de la variété *Aristo* se montrent plus sensibles à la salinité du milieu d'incubation que la variété *Arper*. La réduction du rapport Fv/Fm, a été accompagnée, chez les deux variétés, par une stabilité de la fluorescence minimale et un abaissement significatif de la fluorescence maximale. Ce comportement suggère que la photoinhibition observée est due à des processus de photoprotection et non pas à des photo endommagements. En effet, il a été rapporté qu'un déclin de Fv/Fm accompagné par une augmentation de Fo peut indiquer que le facteur du stress a dépassé la capacité de la photoprotection et a résulté en dégâts considérables des centres réactionnels du photosystème II (Krause, 1988).

Les variations des cinétiques d'induction de fluorescence chlorophyllienne dérivent essentiellement de l'interaction de la lumière et de la salinité. En effet, l'incubation des feuilles à l'obscurité, soit dans l'eau distillée ou dans la solution pure de NaCl 300 mM, ne modifie pas les paramètres de fluorescence chlorophyllienne. Cependant les feuilles mises à absorber le chlorure de sodium, sous des conditions d'éclairage de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, présentent des variations significatives dans la phase rapide de la cinétique d'induction de la fluorescence. Ces résultats sont en accord avec d'autres études réalisées sur le sorgho (Masojidek *et al.*, 1992) et *Mesembryanthemum crystallinum* (Broetto *et al.*, 2007) qui ont montré que les modifications des cinétiques de fluorescence ne sont pas dues à l'effet de salinité seule, mais qu'elles sont le résultat de l'interaction de la salinité et de la lumière. L'analyse ionique des feuilles excisées, incubées pendant quelques heures dans des solutions de fortes concentrations de NaCl montre, que le niveau d'accumulation des ions Na^+ dans les feuilles éclairées dépasse largement celles qui sont mises à l'obscurité ce qui suggère que l'association de la lumière et du stress salin paraît avoir des effets synergétiques sur le mécanisme d'absorption et de translocation des

ions Na⁺ dans les feuilles. Cette accumulation de sel a entraîné une diminution du rapport Fv/Fm. Cette diminution paraît plus accentuée chez la variété *Aristo* pour laquelle la compartimentation vacuolaire de Na⁺ semble particulièrement déficiente comme il a été signalé par Hajlaoui *et al.* (2009), qui a montré que le mécanisme de compartimentation vacuolaire des ions de sodium chez la variété *Arper* paraît plus actif ce qui lui permet, relativement à '*Aristo*', de mettre les chloroplastes à l'abri de l'agression par ce cation.

La baisse du rendement photochimique peut s'expliquer par le fait que la salinité associée à l'éclairement, prépare à la transition d'état (Fork, 1986). En effet, lorsque le PSII reçoit trop de photons, en plus du stress salin, une kinase membranaire s'active et phosphoryle une protéine située à la périphérie de l'antenne collectrice LHCII (Depège *et al.*, 2003). Il en résulte une augmentation des charges négatives qui conduit à la dissociation des molécules de chlorophylle les plus extérieures du LHCII et leur migration vers les régions intergranaires où se trouve localisé préférentiellement le photosystème I (Tang *et al.*, 2005). Cette transition d'état entraîne un rééquilibrage des molécules de chlorophylles entre les deux photosystèmes (Hong *et al.*, 1999) et diminue ainsi la vitesse d'excitation des centres réactionnels du PSII (akahashi *et al.*, 2008). Une autre supposition suggère que la salinité en présence d'un excès de lumière prédispose les feuilles à la photoinhibition car la vitesse d'excitation de P680 excède la vitesse d'oxydation de l'eau (Szilárd *et al.*, 2007).

Le degré de réversibilité de l'inhibition de la fluorescence dépend du degré de dysfonctionnement de l'appareil photosynthétique reflété dans le rapport Fv/Fm. L'association de la salinité et de la lumière affecte beaucoup plus les feuilles de *Aristo* et avec un degré moindre les feuilles de *Arper* suggérant une tolérance relative de cette dernière vis-à-vis du stress salin. Il est donc normal que la restitution du transport d'électrons soit plus rapide chez *Arper* que *Aristo*. Dans notre étude, il est difficile d'expliquer avec précision le mécanisme de récupération de l'activité du PSII chez les feuilles excisées car ceci nécessite une

isolation des chloroplastes et une étude des changements structurales et de l'organisation moléculaire du photosystème II. Cependant, Bricker et Frankel (2011) affirment que la récupération de l'activité photochimique est possible lorsque les polypeptides D1 et D2 ne sont pas complètement photo-endommagés. Ce postulat peut être renforcé par la constance de Fo qui écarte la possibilité d'endommagement des centres réactionnels du PSII, entre autre, les protéines D1 et D2. Pour les feuilles intactes, lorsque ces protéines sont détruites, la récupération de l'activité photochimique est conditionnée par leur néo-synthèse (Takahashi *et al.*, 2008; Pokorska *et al.*, 2009).

CONCLUSION

La variation du rendement quantique maximal de la feuille excisée montre qu'en présence de lumière (1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), les deux variétés réagissent différemment à la présence de NaCl dans le milieu d'absorption. La variété *Aristo* se montre plus sensible à cette association que celle de la variété *Arper*. La photoinhibition, due à l'accumulation des ions Na⁺ dans les tissus foliaires, est partiellement réversible. Il suffit d'éliminer un seul facteur de l'association lumière-salinité pour qu'il y ait restauration de l'activité photochimique du PSII.

BIBLIOGRAPHIE

- Bricker, T.M. and Frankel, L.K. 2011. Auxiliary functions of the PsbO, PsbP and PsbQ proteins of higher plant Photosystem II: A critical analysis. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 104:165-178.
- Broetto, F., Duarte, H.M. and Lüttgeb, U. 2007. Responses of chlorophyll fluorescence parameters of the facultative halophyte and C3-CAM intermediate species *Mesembryanthemum crystallinum* to salinity and high irradiance stress. *J. Plant Physiol.* 164:904-912.
- Chakroun, M. et Zouaghi, M. 2000. Conservation et valorisation des ressources génétiques fourragères et pastorales du Nord Tunisien. *Plant Genet. Res. Newslet.*, 123:46-51.

- Chénais, F., Le Gall, A., Leqarto, J. et Kerouanton, J. 1997. Place du maïs et de la prairie dans les systèmes fourragers laitiers. 1-L'ensilage de maïs dans le système d'alimentation. *Fourrages* 150:123-136.
- Demetriou, G., Neonaki, C., Navakoudis, E. et Kotzabasis, K. 2007. Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus - The protective role of polyamines. *Biochimica Biophysica Acta* 1767:272-280.
- Denden, M. et Bettaieb, T. 2007. Pollution atmosphérique et fluorescence chlorophyllienne de *Ficus nitida* Tunb et *Phoenix canariensis* Chabaud en milieu urbain. *Revue F. S. B.*, 6:24-32.
- Depège, N., Bellafiore, S. and Rochaix, J.D. 2003. Role of chloroplast protein kinase Stt7 in LHCII phosphorylation and state transition in *Chlamydomonas*. *Science* 299:1572-1575.
- FAO. 2011. Annuaire statistique de la FAO pour la production agricole (2008). <http://www.faostat.fao.org>, (23/06/2011).
- Fork, D.C. 1986. The control by state transitions of the distribution of excitation energy in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 335-361.
- Hachicha, M. et Braudeau, E. 1998. Irrigation et salinisation en Tunisie. *Sols de Tunisie* 18:3-11.
- Hajlaoui, H., Denden, M. et Bouslama, M. 2006. Effet du chlorure de sodium sur les critères morpho-physiologiques et productifs du pois chiche (*Cicer arietinum* L.). *Ann. INRGREF*, 8:171-187.
- Hajlaoui, H., El Ayeb, N. and Denden, M. 2009. Effects of salt stress on photosynthesis, PS II photochemistry and thermal energy dissipation in leaves of two corn (*Zea mays* L.) varieties. *Photosynthetica* 47(4):517-526.
- Hammani, A., El Masri, A., Bouaziz, A. et Kuper, M. 2008. Valorisation de l'eau souterraine par les cultures fourragères dans le périmètre irrigué du Tadla, Maroc. In : Hartani T., Douaoui, A. and Kuper, M. (Eds.). *Economies d'eau en systèmes irrigués au Maghreb. Actes du quatrième atelier régional du projet Sirma, Algérie, 26-28 mai 2008*.
- Hong, S.S. and Xu, D.Q. 1999. Reversible inactivation of PSII reaction centers and the dissociation of LHCII from PSII complex in soybean leaves. *Plant Science* 147:111-118.
- Krause, G.H. 1988. Photoinhibition of photosynthesis: an evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol. Plant* 74:566-574.
- Loll, B., Kern, J., Saenger, W., Zouni, A. and Biesiadka, J. 2005. Towards complete cofactor arrangement in the 3.0 Å resolution structure of photosystem II. *Nature* 438:1040-1044.
- Masojidek, J. and Hall, D.O. 1992. Salinity and drought stresses are amplified by high irradiance in sorghum. *Photosynthetica* 27: 159-171.
- Mehta, P., Kraslavsky, V., Bharti, S., Allakhverdiev, S.I. and Jajoo, A. 2011. Analysis of salt-stress induced changes in Photosystem II heterogeneity by prompt fluorescence and delayed fluorescence in wheat (*Triticum vulgare*) leaves. *J. Photochem. Photobiol. B: Biology* 104:308-313.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y. and Allakhverdiev, S.I. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica Biophysica Acta* 1767:414-421.
- Pokorska, B., Zienkiewicz, M., Powikrowska, M., Drozak, A. and Romanowska, E. 2009. Differential turnover of the photosystem II reaction centre D1 protein in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Biochimica Biophysica Acta* 1787:1161-1169.
- Raven, J.A. and Beardall, J. 2006. Chlorophyll fluorescence and ecophysiology: Seeing red? *New Phytol.*, 169:443-445.
- Redondo-Gomez, S., Mateos-Naranjo, E. and Figueroa, M.E. 2009. Synergic effect of salinity and light-chilling on photosystem II photochemistry of the halophyte, *Sarcocornia fruticosa*. *J. Arid Env.*, 73:586-589.
- Rohacek, K. 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40:13-29.
- Sarvikas, P., Tyystjärvi, T. and Tyystjärvi, E. 2010. Kinetics of prolonged photoinhibition revisited: Photoinhibited photosystem II centres do not protect the active ones against loss of oxygen evolution. *Photosynth. Res.*, 103:7-17.

- Szilárd, A., Sass, L., Deák, Z. and Vass I. 2007. The sensitivity of Photosystem II to damage by UV-B radiation depends on the oxidation state of the water-splitting complex. *Biochimica Biophysica Acta* 1767:876-882.
- Takahashi, S. and Murata, N. 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci.* 13(4):178-182.
- Tang, Y., Wen, X. and Lu, C. 2005. Differential changes in degradation of chlorophyll-protein complexes of Photosystem I and Photosystem II during flag leaf senescence of rice. *Plant Physiol. Biochem.* 43: 193-201.