



République Algérienne Démocratique et populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université de Cheick laarbi T'bessi-Tébessa



Faculté des Sciences Exactes et des Sciences de la Nature et de la Vie
Département : **BIOLOGIE DES ETRES VIVANTS**
Domaine : **Science de la nature et de la vie**
Filière : *Sciences biologiques*
Spécialité : *Biotechnologie végétale*

Thèse

Présentée en vue de l'obtention du diplôme de Docteur en sciences

« Identification morphologique florale et biochimique et évaluation de la diversité génétique de l'*Atriplex halimus* dans la région de Tébessa »

Par Mr Fatmi Hindel

Devant le jury :

Président	Djabri Belgacem	Professeur	Université Larbi Tébessi- Tébessa
Examinatrice	Bouchiha hanène	M.C.A	Université C. Bendjedid- El-taref
Examineur	Khabtane Abdelhamid	M.C.A	Université A. Iaghrou- Khenchela
Examineur	Brinis Amir	M.C.A	Université badji mokhtar-Annaba
Examineur	Mekahlia Mohamed Nacer	M.C.A	Université Larbi Tébessi-Tébessa
Promoteur	Maalem souheil	M.C.A	Université Larbi Tébessi-Tébessa

Année Universitaire : **2019-2020**

A mes parents
A ma femme
A ma fille

Remerciements

Après avoir rendu grâce au tout puissant

Je tiens à présenter l'expression de ma gratitude à mon promoteur, monsieur Maalem Souheil, maitre de conférences à l'Université Larbi Tébessi, pour sa disponibilité, ses précieux conseils ainsi que son soutien permanant tout au long de ce travail.

Un grand merci à monsieur Djabri Belgacem, professeur à l'université Larbi Tébessi, pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de présider le jury

Mes remerciements vont également aux membres du jury : Docteur Bouchiha Hanène maitre de conférences à l'université Chadli bendjedid d'El-Taref, Docteur Kabthane Abdelhamid, maitre de conférences à l'Université Abbes Laghrour de Khenchela , Docteur Brinis Amir , maitre de conférences à l'Université Badji Mokhtar d'Annaba ainsi qu'au Docteur Mekahlia Mohamed Nacer maitre de conférences à l'Université Larbi Tébessi de Tébessa, de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'examiner ce travail et de faire partie du jury, qu'ils trouvent ici l'expression de ma haute considération.

J'adresse également l'expression de ma sincère gratitude à mes amis : monsieur Dekak Ahmed, maitre de conférences à l'Université Larbi Tébessi pour toute son aide et sa patience pour la réalisation de ce travail, ainsi qu'à monsieur Chenchouni Haroun, maitre de conférences à l'Université Larbi Tébessi, pour tous ses encouragements ainsi que son aide précieuse. Je ne saurais clore cette page sans une pensée à monsieur Boukheloua Djamel allah yarhmou.

La fin de mes remerciements est adressée à tous mes collègues du département de biologie des êtres vivants et à toute personne qui a contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

الملخص

يهتم هذا العمل بدراسة التنوع المورفولوجي والوراثي لعينات من نبات القطف *Atriplex halimus* التي تنتمي إلى 7 مواقع مختلفة من سهل تبسة.

لتحقيق ذلك ، تم إجراء توصيف مورفولوجي باستخدام مفاتيح التحديد ، متبوعاً بتحليل تعدد الأشكال البيوكيميائي والتغير الجيني.

تم ملاحظة تعدد كبير للأشكال على مستوى الأوراق بمعدل مهم من التباين داخل وبين الأنواع.

من ناحية أخرى تم تسجيل أنواعاً جديدة من النورات ، أبرزها نورات ذات تفرّع ثانٍ مركب من

عنقود زهري ، حيث لم يتم الإشارة إليها في المراجع المهمة بنبات القطف

علاوة على ذلك ، وجدنا أشكالاً "جديدة" من الأزهار التي تحتوي على أجزاء مذكورة من 4 و 6 أسدية و أقلام من واحد وثلاثة أقسام ، والتي سميت على التوالي أحادية و ثلاثية

تم أيضاً ملاحظة شكل فريد لزهرة أنثوية خالية من القنابات في هذه الدراسة ، ولم يلاحظ في أي حال من الاحوال

هذا النوع من الأزهار في نبات *Atriplex*.

حبوب الطلع من جهتها سجلت تنوع مهم ، حيث تم ملاحظة حبوب غير عادية تم تشخيصها مثل المثلثية و شكل القارب و *sulcate*.

كشفت أنظمة الإنزيمات المتوازنة التي تمت دراستها عن طريق الهجرة الكهربائية اختلافات واضحة، من حيث النوع والكم ، حيث تستخدم هذه الأشكال المتعددة كبصمة وراثية من أجل تقييم تنوع العينات.

النتائج المتحصل عليها بينت عن تعدد الأشكال الكبير للأنواع التي تمت دراستها بالإضافة إلى إمكانية وجود تحت نوع جديد أو ربما حتى وجود أنواع أخرى من نفس الصنف.

الكلمات الرئيسية: *Atriplex halimus*، تعدد الأشكال، الإنزيمات، ورقة، الإزهار ،

زهرة ، حبوب اللقاح ، تبسة

Abstract

This work is interested in the morphological evaluation and genetic diversity of indigenous samples of *Atriplex halimus*, growing in 7 different sites of Tebessa's plain.

For its realization, a morphological characterization using determination keys, followed by an analysis of biochemical polymorphism and genetic variability were carried out.

An important polymorphism was obtained, in leaf blade shape at a remarkable rate of intra and interspecific variability.

We have recorded new types of inflorescences, the most significant is characterized by a second branching, consisting of a panicle of glomerulus, which has not been revealed in the bibliography, in the species *A. halimus*.

Moreover, we have found new forms of flowers where androceae have 4 and 6 stamens, and styles with one and three divisions, which we called respectively monofid and trifid. A unique form of female flower devoid of bracteoles was also seen in this study and, in no case; this type of flower was observed, in *Atriplex*.

Different and original aspects of pollen grains with unusual appearance have been diagnosed such as triangular, boat-shaped and sulcate.

The isoenzymatic systems studied by electrophoresis revealed clear differences, both qualitative and quantitative, this polymorphism is used as a genetic fingerprint in order to assess the diversity of our accessions.

The obtained results revealed a great polymorphism of the studied species, as well as the possibility of new subspecies presence or even the existence of other species from the same genus.

Keywords: *Atriplex halimus*, Polymorphism, isoenzymes, Leaf, Inflorescence, Flower, Pollen grains, Tebessa

Résumé

Ce travail s'intéresse à l'évaluation de la diversité morphologique et génétique d'échantillons autochtones d'*Atriplex halimus*, croissant dans 7 différents sites de la plaine de Tébessa.

Pour sa réalisation, une caractérisation morphologique au moyen de clés de détermination, suivie par une analyse du polymorphisme biochimique et de la variabilité génétique ont été effectuées.

Un grand polymorphisme a été obtenu, au niveau de la forme du limbe des feuilles à un taux remarquable de variabilité intra et interspécifique.

Nous avons enregistré de nouveaux types d'inflorescences dont le plus marquant est caractérisé par une seconde ramification, consistant en une panicule de glomérule, qui n'a pas été révélé en bibliographie, chez l'espèce *A. halimus*.

Nous avons, par ailleurs, trouvé des formes « inédites » de fleurs avec des androcées à 4 et 6 étamines et des styles d'une et de trois divisions, que nous avons appelé respectivement monofide et trifides. Une forme unique de fleur femelle dépourvue de bractéoles a été aussi croisée dans cette étude et, en aucun cas, ce type de fleur n'a été observé, chez les *Atriplex*.

Des aspects aussi différents qu'originaux de grains de pollen d'apparences hors habituelles ont été diagnostiqués tels que les formes triangulaires, en forme de bateau et sulcate.

Les systèmes isoenzymatiques étudiés par électrophorèse ont révélés de nettes différences à la fois qualitatives et quantitatives, ce polymorphisme est utilisé comme empreinte génétique afin d'évaluer la diversité de nos accessions.

Les résultats obtenus ont dévoilés le grand polymorphisme de l'espèce étudiée ainsi que la possibilité de la présence d'une nouvelle sous espèce voire même la présence d'autres espèces du même genre.

Mots clés : *Atriplex halimus*, Polymorphisme, isoenzymes, Feuille, Inflorescence, Fleur, Grains de pollen, Tébessa.

Table des matières

Introduction

Chapitre I. Synthèse bibliographique

1 .Les Atriplex	5
1.1. Introduction	5
1.2. Présentation de l'espèce	6
1.3 Distribution et habitat.....	6
1.3.1. Répartition en Algérie	7
1.4. Botanique et morphologie	10
1.4.1 .Les graines	12
1.4.2. Les feuilles	13
1.4.3. Les tiges.....	13
1.4.4. Les fleurs	14
1.4.5. Les racines.....	15
1.4.6. Classification du genre Atriplex.....	15
1.5. Structure reproductive	16
1.6. Aspects génétique.....	16
1.7. Ecologie.....	17
1.7.1. Les facteurs climatiques	17
1.7.2. Exigences édaphiques	18
1.8. Exposition au stress	19
1.8.1 .Températures élevées et lumière	19
1.8.2. La salinité	19
1.8.3. La sècheresse.....	20
1.8.4. Le froid.....	21
1.8.5. Les oligo-éléments	21
1.9. Interactions avec d'autres organismes.....	21
1.10 .Utilisations	22
1.10.1. Aliments de bétail.....	22
1.10.2. Assainissement des sols	24
1.10.3. Médecine traditionnelle et pharmacologie moderne	25
1.10.4 .Nouvelles utilisations potentielles	26

2. Polymorphisme et variabilité biologique	27
2.1. Diversité des Atriplex.....	27
2.1.1. <i>Atriplex halimus</i> et <i>Atriplex schweinfurthii</i>	28
2.2. Diversité génétique.....	29
2.3. Marquage biochimique.....	30
2.4. Marquage moléculaire	30
2.4.1. Aperçu et applications.....	30
2.4.2. Chez les Atriplex.....	31

Chapitre II. Matériel et méthodes

1. Matériel et méthodes	34
1.1. Matériel végétal	34
1.2. Zone d'étude.....	34
1.3. Echantillonnage.....	36
1.3.1. L'échantillonnage des feuilles et des inflorescences	36
1.3.2. L'échantillonnage des grains de pollen	36
1.4. Caractérisation morphologique	36
1.5. Visualisation	36
1.5.1. Fleurs et inflorescences	36
1.5.2. Grains de pollen	36
2. Marquage biochimique	38
2.1. Matériel végétal.....	38
2.2. Préparation des gels.....	38
2.3. Extraction des isoenzymes	39
2.4. Préparation des tampons.....	39
2.5. Electrophorèse, coloration et activité enzymatique.....	40
2.6. Révélation des enzymes	40
2.7. Interprétation	40
2.8. Statistiques	40

Chapitre III. Résultats et discussions

1. Analyse de la diversité foliaire	42
1.1. Morphologie des feuilles dans les différents sites d'étude.....	42

1.1.1. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 1	42
1.1.2. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 2	50
1.1.3. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 3	56
1.1.4. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 4	63
1.1.5. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 5	69
1.1.6. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 6	75
1.1.7. Morphologie foliaire des populations d' <i>A.halimus</i> appartenant au site 7	81
1.2. Interprétation des résultats	85
1.2.1. Occurrences spatiales et distribution	90
1.2.2. Formes caractéristiques des feuilles des sites étudiés	91
1.2.3. Analyse de similitude	92
1.2.4. Construction des dendrogrammes	93
1.2.4.1. Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiées	93
1.2.4.2. Dendrogramme schématisant le regroupement des sites d'étude	94
1.3. Discussion	95
1.3.1. Variation du contours	96
1.3.2. Base de développement de la variation du contour des feuilles	96
1.3.3. Accélération et décélération	97
1.3.4. Signification adaptative de la variation du contour des feuilles	97
2. Analyse de la diversité florale	98
2.1. Analyse de la diversité des inflorescences	98
2.2. Analyse de la diversité des fleurs	108
2.3. Discussion inflorescences	126
2.3.1. Diversité de la morphologie florale	126
2.3.2. Diversité de la morphologie des inflorescences	126
2.3.3. Diversité de la morphologie des fleurs	128
3. Analyse de la diversité du pollen	132
3.1. Occurrences spatiales et distribution des grains de pollen	134
3.2. Formes caractéristiques du pollen des sites étudiés	135
3.3. Analyse de similitude	136
3.4. Construction du dendrogramme	137
3.5. Discussion	138
3.5.1. Modèles de grain de pollen observés	138

3.5.2. Facteurs influençant la forme des grains de pollen	138
3.5.3. Aspects génétiques et plasticité phénotypique	141
3.6. Conclusion.....	142
4. Analyse du polymorphisme isoenzymatique	143
4.1. Interprétation génétique des zymogrammes.....	143
4.2. Variabilité isoenzymatique des échantillons étudiés.....	143
4.3. Description des zymogrammes	143
4.3.1. Glutamate oxaloacétate transaminase (GOT)	143
4.3.2. Les estérases	145
4.4 Calcul des indices de similarité.....	147
4.5. Construction des dendrogrammes	149
4.6. Discussion	151
Conclusion générale	155

Bibliographie citée

Annexes

Liste Des Tableaux

Numéro	Titre	Page
1	Répartition numérique des espèces d' <i>Atriplex</i> dans le monde	7
2	Répartition des différentes espèces d' <i>Atriplex</i> en Algérie	9
3	Classification classique et phylogénétique du genre <i>Atriplex</i>	15
4	Répartition naturelle de quelques espèces d' <i>Atriplex</i> selon les étages bioclimatiques	17
5	Composition chimique moyenne d' <i>Atriplex halimus</i> , en % de la MS.	24
6	Classes des formes du pollen et relations suggérées entre l'axe polaire (P) et le diamètre équatorial (E)	37
7	Accessions d' <i>Atriplex</i> analysées et leurs sites respectifs	38
8	Réactifs utilisés pour l'extraction des isoenzymes	39
9	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 1	42-49
10	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 2	50-56
11	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 3	56-63
12	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 4	63-69
13	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 5	70- 75
14	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 6	76- 81
15	différentes formes des feuilles d' <i>A. halimus</i> enregistrées au site 7	81- 85
16	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 1	86
17	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 2	86
18	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 3	87
19	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 4	87
20	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 5	88
21	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 6	88
22	Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 7	89
23	Quelques grains de pollen rencontrés au niveau des différents sites d'étude	132
24	Grains de pollen exceptionnels d' <i>Atriplex halimus</i> observés dans les différents sites d'étude	134
25	Clé de détermination du système GOT des échantillons d' <i>Atriplex</i> représentés dans la figure 62	146
26	Clé de détermination du système estérase des échantillons d' <i>Atriplex</i> représentés dans la figure 64	147
27	Indices de similarité entre les diagrammes électrophorétiques du GOT (exprimé en %)	148
28	Indices de similarité entre les diagrammes électrophorétiques des estérases (exprimé en %)	149

Liste Des Figures

Numéro	Titre	Page
1	Planche botanique de l'espèce <i>Atriplex halimus</i>	12
2	Diagramme florale de l' <i>Atriplex halimus</i>	14
3	Carte des zones bioclimatiques de la wilaya de Tébessa	35
4	Heatmap avec analyse de regroupement bidirectionnelle des formes des d' <i>Atriplex halimus</i> collectés dans les sept sites de la région d'étude	91
5	Analyse factorielle des correspondances (AFC) montrant la distribution des formes des feuilles d' <i>Atriplex halimus</i> parmi les sept sites étudiés.	92
6	Matrice de proximité (Phi de Pearson) des sites étudiés	92
7	Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiés et leur regroupement	94
8	Dendrogramme schématisant le regroupement des sites d'étude et leur regroupement	95
9	Photos d'inflorescences de plant d'arroche halime (<i>Atriplex halimus</i>)	99
10	Photos d'inflorescence de plant d' <i>Atriplex halimus</i> caractérisée par des ramifications secondaires	99
11	Inflorescence de plants d' <i>Atriplex halimus</i>	100
12	Inflorescences caractérisées par la domination des fleurs mâles dans l'une et des fleurs femelles dans l'autre.	101
13	Inflorescence en glomérule dominée par des fleurs femelles sur un axe floral peu chargé	102
14	Inflorescence sans bractées, composée exclusivement de fleurs mâles	102
15	Inflorescence avec une grande bractée de forme ovale située sur l'apex	103
16	Inflorescence avec un apex chargé de fleurs mâles	103
17	Inflorescence caractérisée par des glomérules de base superposés avec alternance des fleurs mâles et femelles	104
18	Inflorescence à glomérules à fleurs mâles très denses, avec l'association d'une seule fleur femelle avec chaque groupe	104
19	Inflorescence très chargée en fleurs femelles de grande taille, avec la présence de quelques fleurs mâles	105
20	Inflorescence caractérisée par des fleurs femelles avec des bractéoles très réduites	105
21	Inflorescence a glomérules mixtes répartis tout au long de l'axe	106
22	Inflorescence a glomérules mixtes répartis sur un axe chargé en fleurs	106
23	Inflorescence avec apex à glomérules mâles uniquement	107
24	Inflorescence avec axe dégarni composé de glomérules mixtes	107
25	Inflorescence d' <i>Atriplex halimus</i> caractérisée par la présence de fleur hermaphrodite aux cotés de fleurs unisexuées	108
26	Photos des fleurs de plant d' <i>Atriplex halimus</i>	109
27	Fleur femelle d'un plant d' <i>A. halimus</i> présentant deux bractéoles asymétriques	109
28	Fleur d' <i>Atriplex halimus</i> . A : avec plusieurs tubercules de bases. B : Fleur décortiquée dévoilant un pistil à ovaire aplati	110

29	Fleur hermaphrodite d' <i>A. halimus</i>	110
30	A : fleur femelle de forme ovale ; B : fleur femelle avec de petites bractéoles ovales	111
31	Fleur femelle avec 2 styles surmontant un ovaire	111
32	A : Fleur d' <i>A. halimus</i> avec un long style comprimé entre deux bractéoles ; B : fleur femelle avec de grandes bractéoles et deux petits stigmates	112
33	Inflorescence avec une fleur à deux couleurs : contour vert et milieu violet	112
34	Fleurs de plants d'Arroche halime (<i>Atriplex halimus</i>)	113
35	A : Fleur femelle à l'aisselle d'une bractée de forme lancéolée. B : fleur femelle avec bractéoles asymétriques	113
36	Fleur mâle d' <i>Atriplex halimus</i> avec un amas tissulaire bien visible	114
37	A : Fleur d' <i>A. halimus</i> avec 4 étamines ; B : Fleur femelle avec deux styles totalement séparés	114
38	Fleurs d' <i>A. halimus</i> : une se caractérise par deux bractéoles infléchies en arrière et de taille différente, et l'autre se caractérise par des bractéoles semblables	115
39	Fleur mâle plus ou moins ouverte composé de 4 étamines au lieu de 5	116
40	A. fleurs à bractéoles symétrique ; B. fleur femelle à bractéoles asymétriques	116
41	A : style soudé à la base ; B : style divergeant à la base	117
42	Fleur mâle d' <i>A. halimus</i> à 4 étamines au côté d'une fleur femelle	117
43	A : fleurs femelles à bractéoles peu développées ; B : fleur femelle avec une bractéole réduite ; C : Bouton floral femelle avec un stigmate distinguable ; D : fleur femelle complète mais peu développée	118
44	Glomérule mixte d' <i>Atriplex halimus</i>	119
45	A : Fleur femelle avec bractéoles charnues ; B : Fleur femelle et bouton floral	119
46	A : Fleur mâle entourant un amas tissulaire ; B: Fleur mâle avec 4 Anthères	120
47	A : Style à 3 ramifications (trifide) ; B : fleur femelle à bractéole de forme deltoïde	120
48	A : Fleurs d' <i>A. halimus</i> a différentes longueurs de style ; B : Fleurs avec bractéoles de forme légèrement pointue.	121
49	Fleur mâle composée de 4 étamines	121
50	A : Fleur femelle avec un style différent aux cas habituels ; B : fleur femelle dont les deux parties de style sont de tailles différentes ; C : fleur femelle portant 2 longs stigmates en disposition parallèles	122
51	A : Fleur femelle d' <i>A. halimus</i> avec un ovaire de forme obcordée ; B : Fleur avec ovaire triangulaire	122
52	Bractéoles de fleurs d' <i>A. halimus</i> . A : Bractéole plus ou moins, hastée avec lobes inférieurs dentés ; B : Bractéole plus ou moins deltoïdes avec des dents non ordonnées	123
53	Fleur d' <i>Atriplex halimus</i> à bractéoles de forme orbiculaire avec un apex cupsidé	123
54	Fleur mâle d' <i>Atriplex halimus</i> présentant six étamines	124
55	Fleur mâle d' <i>Atriplex halimus</i> a quatre étamines	124

56	Fleurs hermaphrodites d' <i>Atriplex halimus</i>	125
57	Heatmap avec analyse de regroupement bidirectionnelle des formes de grains de pollen d' <i>Atriplex halimus</i> collectés dans les sept sites de la région d'étude.	135
58	Analyse factorielle des correspondances (AFC) montrant la distribution des formes de grains de pollen d' <i>Atriplex halimus</i> parmi les sept sites étudiés.	136
59	Matrice de proximité (Phi de Pearson) des sites étudiés.	136
60	Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiés et leur regroupement	137
61	Effet d'un stress osmotique sur le pollen d' <i>Atriplex halimus</i> . 1 : grain de pollen intact. 2 : rupture de la membrane plasmique. 3 : rupture de la paroi.	140
62	Exemples de grains de pollen rencontrés où la paroi se replie tout au long des ouvertures	140
63	Représentation schématique du profil électrophorétique du Glutamate oxaloacétate transaminase pour les échantillons d' <i>A. halimus</i>	144
64	Principaux phénotypes électrophorétiques avec interprétation génétique sur la base des allèles et des locus codant pour le GOT.	144
65	Représentation schématique du profil électrophorétique de l'estérase pour les échantillons d' <i>Atriplex</i> étudiés	145
66	Principaux phénotypes électrophorétiques avec interprétation génétique sur la base des allèles et des locus codant pour l'estérase.	146
67	Dendrogramme schématisant le regroupement des échantillons de pois sur la base des analyses isoenzymatiques du glutamate oxaloacétate transaminase.	150
68	Dendrogramme schématisant le regroupement des échantillons d' <i>Atriplex halimus</i> sur la base des analyses isoenzymatiques des estérases	151

Liste des abréviations

Bsk : Unité de classification de Koppen

Bwh : Unité de classification de Koppen

E : Axe équatorial

ETP : Evapotranspiration potentielle

FAO : Food and agriculture organisation

FM : Fleur mâle

FF : Fleur femelle

IAS: Indice absolu de similarité

ICARDA: International Center for Agricultural Research in the Dry Areas

ISSR : Inter simple sequence repeat

mM : Masse moléculaire

MS: Matières sèches

MAT: Matières azotées totales

P : Axe polaire

PCR: Polymerase chain reaction

Pg: Picogramme

P/V : Poids sur volume

$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$: Unité de mesure de l'énergie lumineuse reçue par la surface éclairée

R : Pluviométrie annuelle.

RFLP: Polymorphisme de longueur des fragments de restriction

RAPD: Amplification aléatoire d'ADN polymorphe

SCOT: Start codon targeted

SNP: Single nucleotide polymorphisme

SDS-PAGE: Sodium Dodécyl Sulfate Polyacrylamide Gel electrophoresis

TEMED : Tetraméthyl-éthylène diamine

UFL: Unité fourragère lait

Introduction

Le mot biodiversité, néologisme formé en 1992 lors du sommet de la Terre à Rio, est devenu un terme courant, grâce notamment à la crise que connaît cette biodiversité, et à sa médiatisation (**Prieu, 2015**). La diversité du vivant recouvre de nombreuses échelles, et présente de nombreux aspects, on peut parler de diversité aussi bien à l'échelle génétique qu'à l'échelle écosystémique, et les processus contribuant à créer de la diversité au sein du vivant sont nombreux.

Les naturalistes ont depuis longtemps répertorié les espèces et décrit leurs morphologies, mais l'accès à l'ADN et aux technologies de séquençage a peut être laissé un peu de côté ces aspects de la biologie. Pourtant, l'étude des formes est primordiale pour comprendre l'évolution des êtres vivants.

La sélection naturelle a un effet à toutes les échelles, mais l'individu est une unité de sélection très importante. Les attributs visibles, comme la forme, la couleur et autres motifs sont soumis à la sélection naturelle et à la sélection sexuelle. Les processus sélectifs sont donc impliqués dans l'évolution de la morphologie, tout comme le développement, qui peut limiter ou favoriser l'apparition de certains types. L'étude du développement des organismes dans un contexte évolutif a permis la naissance d'une nouvelle discipline, l'Evo-Devo, avec de nombreuses retombées en biologie évolutive.

L'Algérie, comme dans la majorité des pays méditerranéens, par sa position géographique présente une grande diversité. Le pays s'étend sur une superficie de 2 381 741Km² longe d'Est en Ouest la mer méditerranée sur 1622Km et s'étire du Nord vers le Sud près de 2000 Km (**Mate, 2006**), 80,33% des terres sont improductives, 1,76% sont des forêts, 1,22% des surfaces alfatières, 3,45% des surfaces agricoles utiles et 13,22% des terrains steppiques (**Ministère de l'Agriculture, 2000**) qui constituent une ressource capitale en fourrage, essentielle à l'activité pastorale des régions semi-arides et arides. Le couvert végétal dans ces régions est dominé par une végétation particulière telle que l'armoise (*Artemisia herba alba*), l'Alfa (*Stipa tenacissima*), le sparte (*Lygeum spartum*) et l'arroche (*Atriplex halimus*). (**FAO, 2010**). Quoique ces parcours ne cessent de se dégrader à cause des contraintes naturelles dont les plus marquantes sont la sécheresse et la salinisation des sols (**Mrabet, 2003**), cette dernière est non seulement liée aux conditions climatiques mais également au recours, souvent mal contrôlé, à l'irrigation. Le fort ensoleillement et la faible pluviométrie font accumuler les sels dissous, en surface (**Bennacer, 1994**). la combinaison de ces contraintes naturelles, sécheresse et salinité, constitue une menace pour l'équilibre

alimentaire (**Kinet et al., 1998**). En Algérie, plus de 3.2 millions d'hectares sont salés (**Ministère de l'Agriculture, 2000**). Pour faire face à cette contrainte, le recours à des espèces halophytes permettra une utilisation plus efficace de l'eau et la mise en valeur de nouvelles zones de culture. (**Fao, 2003**). Parmi ces halophytes, le genre *Atriplex* (Chenopodiaceae) qui renferme des espèces xérohalophytes bien adaptées aux conditions pédoclimatiques des régions arides et semi-arides (**Le Houérou, 1992**).

En Algérie, les *Atriplex* représentent près d'un million d'hectares plus ou moins dégradé (**Ouadah, 1982**), on les trouve dans les zones du littoral, les chotts et les zones steppiques (**Ghezlaoui, 2001**) dont la région de Tébessa qui est considérée comme un espace steppique appartenant à un bassin d'effondrement récent faisant partie des zones semi-arides dont l'alimentation en eau est insuffisante (**Benmahmoud, 2012**) où l'espèce la plus représentative est *A.halimus*

Le genre *Atriplex* est une Dicotylédone qui appartient à la famille des Chenopodiaceae, il contient plusieurs distinctions, espèces guidées par leur morphologie, leur cycle de développement et par leur adaptation écologique (**Barrow et Osuna., 2002**). On trouve également des exemplaires de ce genre dans les régions polaires, bien qu'en nombre très réduit (**Benabid, 2000**).

La littérature consacrée à ce genre, montre qu'*A. halimus* présente un polymorphisme plus important que celui des autres espèces du même genre (**Quezel et Santa., 1962 ; Maire, 1962**). Cette espèce est souvent citée comme une espèce très polymorphe, probablement en relation avec sa grande amplitude écologique et à sa reproduction allogame dominante (**Abbad, 2004**). Cependant, Il existe chez l'*Atriplex* un polymorphisme morphologique important, qui se manifeste au niveau de la dimension et de la forme des feuilles, des valves fructifères et des graines, ainsi qu'un polymorphisme dans la production de biomasse (**Ben Ahmed, 1996**)

Il faut savoir que la description du polymorphisme d'une espèce est, le plus souvent, basée sur des observations comparatives effectuées à des périodes différentes sur des individus appartenant à plusieurs populations, mais plus rarement sur des individus d'une même population, ou sur un individu particulier, une telle démarche est très regrettable car la mise en évidence d'une véritable variabilité inter-individuelle suppose que l'on tienne compte de la variabilité intra-individuelle dans le temps et dans l'espace.

Par ailleurs, et malgré que plusieurs études ont traité la botanique du genre *Atriplex* de façon générale et l'espèce *A. halimus* d'une façon particulière, il reste beaucoup de points de litiges ; tel que l'unification des clés morphologiques foliaires, la caractérisation de la

morphologie florale et la sexualité des fleurs et des inflorescences (**Abbad et al., 2003 ; Zandonella, 1977**).

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés à l'analyse de la diversité de plants d'*Atriplex halimus* appartenant à une population autochtone au niveau de la plaine de Tébessa où nous avons prélevés de 7 différents sites des accessions qui seront sujettes d'analyses morphologiques foliaires , florales et palynologiques.

Nous avons également évalué la diversité génétique de ces accessions par l'analyse du polymorphisme isoenzymatique afin de mieux apprécier la variabilité intra et interspécifique, où nous avons utilisé la technique d'électrophorèse monodimensionnelle sur gel de polyacrylamide en présence de Sodium Dodécyl Sulfate. En effet, cette technique utilisée pour l'identification variétale, le contrôle des semences et élucider certains problèmes taxonomiques (**Trifi et al., 1983**)

Les résultats de ces différentes analyses sont présentés dans le chapitre 3, cependant une synthèse bibliographique ainsi que le matériel et les méthodes utilisés sont rapportés respectivement dans les chapitre 1 et 2.

CHAPITRE I

Synthèse Bibliographique

1. Les *Atriplex*

1.1 Introduction

Les *Atriplex* appartiennent à la famille des Chénopodiacées, qui fait, elle-même, partie de la classe des dicotylédones. C'est l'une des plus grandes familles des Caryophyllales (Cuénoud et al., 2002), elle comprend plus de 1500 espèces distribuées pratiquement sur tout le globe (Sukhorukov, 2014). Ses genres sont bien adaptés aux conditions environnementales difficiles et se caractérisent par une grande diversité (Benzarti et al., 2013).

Beaucoup d'*Atriplex* sont des halophytes littorales (région méditerranéenne), d'autres des halophytes continentales, de déserts salés (Asie centrale, Amérique du nord occidentale) (Salgues, 1962 ; Walker et al., 2014). Plusieurs espèces sont distinguables par leur morphologie, leur cycle de développement et par leur adaptation écologique (Barrow et Osuna, 2002). Parmi les espèces les plus utilisées en Afrique septentrionale, l'*Atriplex nummularia* et l'*Atriplex halimus* (Papanastasis et al., 2002).

En Afrique du Nord, ce genre comporte 15 espèces spontanées et 20 espèces naturalisées (Le Houérou, 1971). Tandis que, parmi 40 à 50 espèces de la totalité des espèces d'*Atriplex* présentent dans le monde (Ortiz-Dorda et al., 2005), une quinzaine ont été mise en évidence en Algérie (Maire, 1962) ; les plus répandus parmi elles, *Atriplex halimus* L, et *Atriplex canescens* (Pursh), Nutt, en particulier dans les habitats qui combinent la salinité relativement élevée du sol avec l'aridité (Nedjimi et al., 2006), elles poussent sur les sables maritimes du littoral ou à l'intérieur du pays sur les étendus salés autour des Sabkhas (Edmond, 1963).

Selon Walker (2014) *Atriplex halimus* comprend deux sous espèces : *Atriplex halimus subsp halimus* diploïde ($2n = 2x = 18$) et *Atriplex halimus subsp schweinfurthii* tétraploïde ($2n = 4x = 36$), tout au long de sa distribution *A. halimus* est exposé à une forte intensité lumineuse et à des températures élevées et a de variables degrés de sécheresse et de salinité; il peut également résister à des températures hivernales inférieures à zéro ou à la contamination du sol par les oligo-éléments. Riches en protéines les pousses de cette plante en font une espèce fourragère importante pour le bétail, en particulier les moutons et les chèvres. Cependant, sa faible valeur énergétique signifie qu'il doit être complété par des glucides comme la paille de céréales, d'un autre côté son système racinaire profond diminue l'érosion du sol dans les zones arides, ce qui fait de l'*Atriplex* une espèce végétale vitale dans les régions à faible pluviométrie. On a également obtenu des données à partir de recherches pour

la lutte contre la désertification effectuées en Afrique Australe, où *Atriplex nummularia* et *A. halimus* ont fourni les meilleurs résultats par rapport à de nombreuses espèces arbustives testées ; *A. undulata* et *A. breweri* ont elles aussi suscité un grand intérêt (**Van Heerden et al., 2000**).

1.2 Présentation de l'espèce

L'*Atriplex halimus* (Saltbush méditerranéen) (**Ortiz-Dorda et al., 2005**), (synonymes: *A. vestita* ou *A. capennis*) (**Anonyme, 2000**), est un arbuste vivace (**Haddioui et Baaziz, 2001**), halophyte (**Martínez et al., 2003**), natif d'Afrique du Nord où il est très abondant (**Kinet et al., 1998**) ; Il est classé second après l'espèce australienne *A. nummularia* pour la superficie occupée (**Le Houérou, 2000**), Il s'étend également aux zones littorales méditerranéennes de l'Europe et aux terres intérieures gypso-salines d'Espagne.

Atriplex halimus L. est un arbuste fourrager autochtone qui tolère bien les conditions d'aridité (sécheresse, salinité, etc.) (**Souayah et al., 1998**), peut être trouvé dans la zone intertidale des déserts côtiers et les habitats intérieurs sec-salins (**Glenn et Brown, 1998**). D'autre part, cette espèce est plus adaptée aux différentes contraintes climatiques (gelées du printemps et stress hydrique et salin en été) de la zone steppique (**Rahmoune et al., 2000**).

Cette espèce peut contribuer à la valorisation des sols marginaux et dégradés et à l'amélioration des productions végétale et animale dans plusieurs régions démunies (**Le Houérou, 1992**). De plus, elle appartient aux espèces d'*Atriplex* les plus appétibles pour le bétail dans les zones arides du WANA (**Tiedeman et Chouki, 1989**), ces arbustes fourragers ont été introduits avec l'objectif de combler le déficit alimentaire du bétail ainsi que pour améliorer le contenu protéique du régime alimentaire (**Mulas, M. et Mulas, G., 2004**).

L'espèce *Atriplex halimus* présente deux sous-espèces distinctes qui diffèrent par leur morphologie (**Ben Ahmed et al., 1996**) qui sont : subsp. *halimus* et subsp. *schweinfurhii*.

Plusieurs espèces du genre *Atriplex* ont fait l'objet de travaux de recherche. Les premiers travaux ont porté sur l'aspect fourrager et la nutrition minérale, la résistance et la tolérance à la salinité et à la sécheresse (**Le Houérou, 1992**), ces caractéristiques font que cette espèce constitue la base d'une nouvelle agronomie pour les zones arides (**Abbad et al., 2004**).

1.3 Distribution et habitat

A. halimus pousse naturellement dans tout le bassin méditerranéen, en Asie occidentale et au sud de l'Europe : Portugal, Sud et Est de l'Espagne (et aux îles Canaries), ainsi qu'en : Italie,

Grèce, Malte, Turquie, Chypre, Syrie, Liban, Jordanie, en Afrique du Nord et en Arabie saoudite (Al-Turki et al., 2000 ;Gu et al., 2011; Le Houérou, 1992 ;Walker et al., 2005). Quelques petites populations sont présentes en Bretagne (France) et sur l'île de Jersey.

En raison de ses utilisations variées, notamment comme fourrage pour le bétail, il a été introduit ailleurs, par exemple : à Oman, Iran, Iraq, Pakistan, Afrique du Sud, Chili, Argentine, Nouvelle-Zélande et aux États-Unis.

Il pousse dans les zones à faible pluviométrie annuelle (R) et à forte évapotranspiration potentielle (ETP), ces zones peuvent être classés comme arides (R= 100-400 mm, R : ETP = 0,06 – 0,28) ou semi-arides (R = 400 - 600 mm, R:PET = 0.28 - 0.45) et se limite aux altitudes avoisinantes les 1200 mètres. (Le Houérou, 1992).

On trouve également des exemplaires de ce genre dans les régions polaires, bien qu'en nombre très réduit (Par-Smith, 1982 ; Rosas, 1989).

Les plantes du genre *Atriplex* sont présentes dans la plupart des régions du globe. Le nombre approximatif, de ces espèces, dans divers régions et pays arides et semis arides du monde, est récapitulé dans le tableau ci-dessous (Tableau 1).

Tableau 1. Répartition numérique des espèces d'*Atriplex* dans le monde (Le Houérou, 1992)

Pays/Région	Nombre d'espèces et/ou sous-espèces	Pays/Région	Nombre d'espèces et/ou sous-espèces
USA	110	Baja (Californie)	25
Australie	78	Afrique du Nord	22
Bassin méditerranéen	50	Texas	20
Europe	40	Afrique du Sud	20
Ex URSS	36	Iran	20
Proche orient	36	Syrie	18
Mexique	35	Palestine et Jordanie	17
Argentine	35	Algérie et Tunisie	17
Californie	32	Bolivie et Pérou	16
Chili	30		

1.3.1 Répartition en Algérie :

Le genre *Atriplex* vit spontanément dans les étages bioclimatiques arides et semi-arides où les plus grandes superficies correspondent aux zones dites steppiques (Batna, Biskra, Boussaâda, Djelfa, Saida, Tébessa et Tiaret) (Pouget, 1980). Le haut-commissariat algérien au développement de la steppe (H.C.D.S.) et dans le cadre du programme

d'amélioration des parcours steppiques, a introduit, à partir de 1985, les espèces d'*Atriplex* suivantes : *A. lentiformis* S.Wats et, *A. canescens* (purch) : originaires des USA et *A. nummularia* Lindl. subsp *nummularia*: originaire d'Australie, pour leur double intérêt à savoir : lutter contre l'érosion et améliorer les ressources fourragères.

Le genre *Atriplex* se rencontre également sur les littorales et même au Sahara, au Hoggar, et particulièrement dans les régions de Bechar où les nappes logent les dépressions d'Oued (**Rahmoune et al., 2000**).

D'après (**Chamard, 1993**), certaines espèces sont menacées de disparaître. D'autres manifestent des mécanismes d'adaptation (**Batanouny, 1993**), des essais ont été réalisés sur le cordon dunaire dans la région de Djelfa et Boussaâda avec plusieurs espèces d'*Atriplex* semblent donner des résultats satisfaisants dans la fixation des dunes (**Benrebiha, 1987**). Avant cela, **Quezel et Santa (1962)** ont dénombré 13 espèces natives dont 5 pérennes et 8 annuelles (Tableau 2.).

Le Houérou (1992) a ajouté à cette liste deux espèces naturalisées : *A. semibacata* R.Br : Espèce pérenne et *A. inflata* F.V Muell : Espèce annuelle.

Tableau 2 : Répartition des différentes espèces d'*Atriplex* en Algérie (Qezel et Santa ,1962)

Espèces	Nom	Localisation
Annuelles (Différentes généralement par la forme des feuilles, le port des tiges et des valves fructifères)	<i>A. Chenopodioides</i> Batt.	Bouhanifia (Mascara) (très rare)
	<i>A. littoralis</i> L.	Environ d'Alger (rare)
	<i>A. hastata</i> L.	Assez commune dans le Tell et très rare ailleurs
	<i>A. patula</i> L.	Assez commune dans le Tell et très rare à Aflou
	<i>A. tatarica</i> L.	Annaba et Sétif (très rare)
	<i>A. rosea</i> L.	Biskra et sur le littoral d'Alger et d'Oran (très rare).
	<i>A. dimorphostegia</i> Kar et Kir.	Sahara septentrional (assez commune), Sahara central (rare)
	<i>A. tornabeni</i> Tineo.	Sahel d'Alger, Golfe D'Arzew (très rare).
Vivaces (Différentes généralement pas la forme des feuilles, la taille de l'arbrisseau, le port des tiges, et l'aspect du périanthe)	<i>A. portulacoides</i> L.	Assez commune dans le Tell
	<i>A. halimus</i> L.	Assez commune dans toute l'Algérie
	<i>A. mollis</i> Desf.	Biskra et Oued-el-Khir (très rare)
	<i>A. coriacea</i> Forsk.	
	<i>A. glauca</i> L.	Commune en Algérie

Par ailleurs, (Souayah et al., 1998), ont cités d'autres espèces du genre *Atriplex* qui sont :

Atriplex mollis : Plante frutescente, très rameuse, à rameaux dressés, tige et rameaux arrondis, feuilles alternes épaisses, charnues et sessiles.

Atriplex nummularia : arbuste pouvant atteindre 2 à 3 m de hauteur, très rameuse à rameaux dressés ou étalés, feuilles pétiolées.

Atriplex patula: tige dressée ou ascendante de 30 à 90 cm de longueur, ordinairement très rameuses dès la base à rameaux étalée, feuilles brièvement étiolées.

Atriplex portulacoides : herbe sous-frutescente à la base, tige très rameuse environ 1 m de longueur, à rameux dressés, feuilles opposées.

Atriplex rosea : tige dressée 30 à 80 cm de longueur presque cylindriques, très rameux, à rameaux étalés dressés, feuilles brièvement pétiolées ou sessiles.

Atriplex semibaccata : tige très rameuse dès la base à longs rameaux étalés ou ascendants, feuilles minces atteignant 1 à 4 cm, plus ou moins fortement semi-dentés.

Atriplex tatarica : tige d'environ 1 m de longueur dressé ou ascendante rameuse à rameaux étalés argentés pulvérulents sur les deux faces.

Atriplex tornabeni : tige de 20 à 50 cm de longueur, ordinairement étalée, couchée ou ascendante, très rameuse dès la base à rameaux étales puis ascendants, feuilles alternes, brièvement pétioles assez épais.

Atriplex dimorphostegia : tige dressée ascendante ou étalée 10 à 30 cm de longueur simple ou rameux, feuilles alternes un peu charnues, molles plus ou moins brièvement étiolées.

Atriplex inflata : tige souvent ligneuse à la base dressée ou ascendante arrondie, très rameuse, à rameaux dressés, très feuilles pétiolée.

Atriplex hortensis : tige dressée d'environ 2.5 m de longueur simples ou rameuse, feuilles mates pétiolées alternes.

Atriplex littoralis : tige dressée rameuse, à rameaux plus ou moins effilés dressés feuilles alternes brièvement pétiolées.

1.4 Botanique et Morphologie

Le genre *Atriplex* renferme des espèces de plantes d'une morphologie très variable. Elles peuvent être vivaces ; en forme de sous-arbrisseaux ou herbacées annuelles. souvent citée comme une espèce très polymorphe (**Chalbi et al., 1997**), ce polymorphisme se manifeste au niveau de la morphologie des structures végétales qu'au niveau des structures reproductives. La forme des feuilles d'*Atriplex halimus* peut correspondre à celle d'autres espèces du même genre (**Dutuit, 1999**). Ce polymorphisme semble être une caractéristique des Chénopodiacées (**Ozenda, 1983**).

A. halimus est un arbuste vivace, atteignant 3 m de haut, ramifié à partir de la base, l'écorce est de couleur grisâtre. Caractérisé par des racines profondes et pénétrantes, destinées à absorber la plus grande quantité d'eau possible, et des feuilles aux formes très variables, allant du deltoïde-orbiculaires aux lancéolées, et sont atténués à la base par un pétiole court, elles sont

alternées, petites et farineuses ou recouvertes de poils, lobées, parfois épineuses, formées de manière à réduire les pertes en eau (Mulas, M. et Mulas, G., 2004).

Dotée d'une biomasse aérienne et racinaire assez importante (Wills *et al.*, 1990 ; Chisci *et al.*, 1991), ses rameaux terminés par des grappes allongées et un peu ramifiées (Ozenda, 1983 ; Garnier *et al.*, 1995) ; Si elle n'est pas broutée par le bétail, cette espèce peut atteindre 4 m de hauteur (Négre, 1962).

Franclet et Le Houérou (1971) et Le Houérou (1992) ont divisé *A. halimus* en deux sous-espèces : *halimus* et *schweinfurthii*, en se basant sur les différences morphologiques. En effet *halimus* étant plus érigée d'habitude, avec une taille plus petite, ses branches fruitières sont plus courtes (0,2 à 0,5 m) par rapport à celles de *schweinfurthii* (0,5 à 1,0 m). Pour subsp. *schweinfurthii*, les branches fruitières sont sans feuilles, rigides et ont souvent une teinte rougeâtre, tandis que ses feuilles sont très variables en taille, forme et couleur, allant du verdâtre au grisâtre, et ses valves de fruits sont réniformes. La sous-espèce *halimus* a des rameaux feuillus quelque peu scorpioïdes, ses feuilles sont verdâtres quand elles sont jeunes, deviennent gris argenté après vieillissement.

Les plantes de ce genre ont comme caractère commun des fleurs unisexuées, monoïques ou dioïques et parfois elles peuvent être hermaphrodites. Les fleurs mâles sont sans bractées mais elles possèdent un périanthe composé de 4 à 5 sépales entourant 3 à 4 étamines (Quezel et Santa, 1962). Quoique, d'après Bonnier et Douin (1996), elles ont 2 sépales qui sont comme aplatis, libres ou soudés entre eux, où il se trouve 3 à 5 étamines insérées à la base. Ces derniers auteurs décrivent les fleurs femelles comme étant dépourvues de bractées et possédant un calice à 5 sépales. L'ovaire est uniloculaire et uniovulé lié à 2 styles filiformes, soudées entre eux dans leur partie inférieures. Le fruit est membraneux, à contour ovale et comprimé entre les 2 bractées de la fleur femelle ou hermaphrodite. La graine est lenticulaire, noire et disposée verticalement (Quezel et Santa, 1962 ; Bonnier et Douin, 1996).

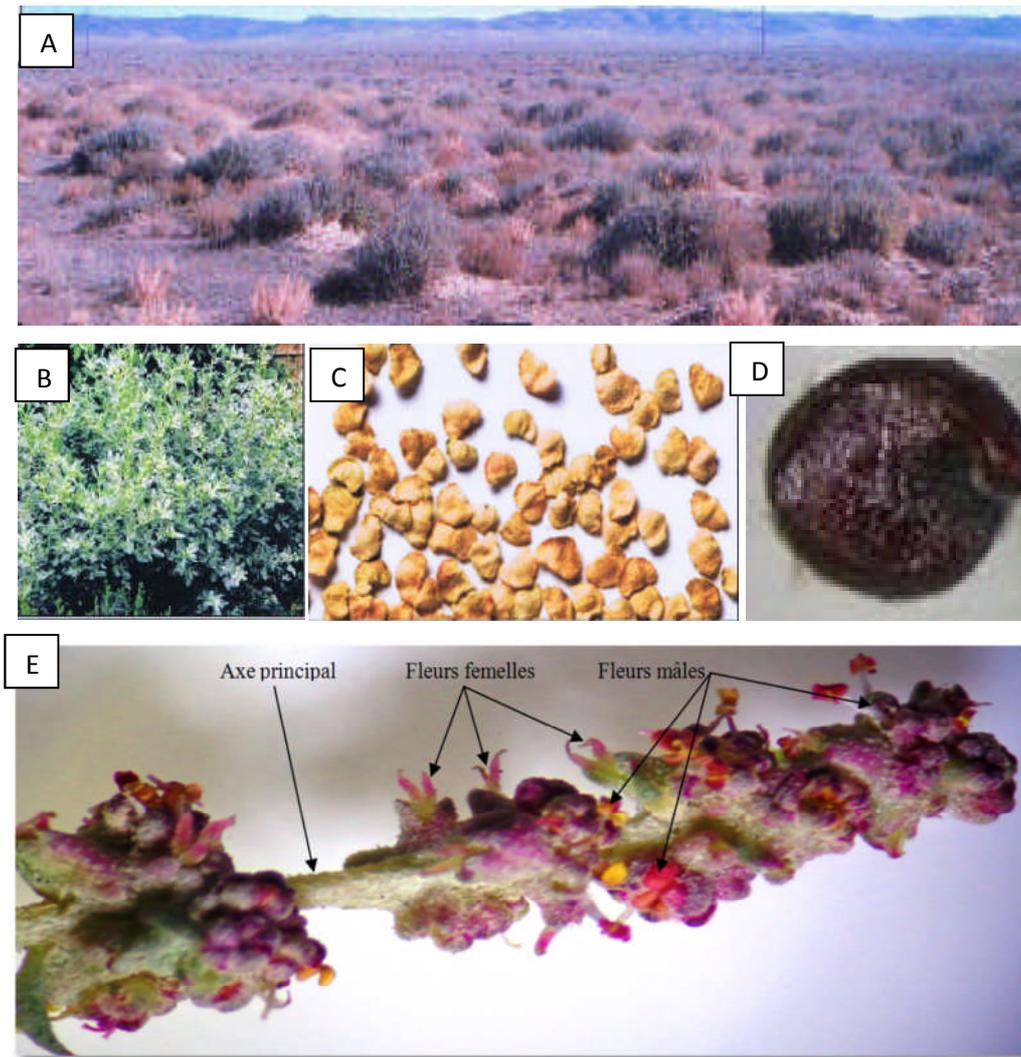


Figure 1: Planche botanique de l'espèce *Atriplex halimus*
 A: parcours; B: plant; C: fruits; D: Graine; E: inflorescence

1.4.1 Les graines

Les graines d'*Atriplex halimus* sont des akènes (Piotto et al., 2003), ont un diamètre de 0,9 à 1,1 mm (Castroviejo et al., 1990), ternes (Nègre, 1962), lenticulaires, noires et disposées verticalement (sauf dans les fleurs hermaphrodites où elles sont horizontales) (Quezel et Santa, 1962). Elles sont entourées par des bractées dures et persistantes qui entravent la germination, menant aux problèmes d'indéhiscence et d'imperméabilité à l'eau et aux gaz, de plus, ces bractées contiennent des substances qui inhibent la germination (Piotto et al., 2003). Ungar et Ajmel Khan (2001), ont démontré que l'enlèvement de ces bractées augmente la germination de 35 à 98%. Leur dissémination se fait par le vent ou par les animaux. Elles se conservent généralement bien ; si elles sont stockées au sec et au frais, elles conserveront leur viabilité pendant 3 à 10 ans et gardent une faculté germinative estimée entre 50 et 90 % (Piotto et al., 2003).

D'après **Papanastasis et al (2002)**, le meilleur prétraitement pour augmenter la capacité germinative des graines est leur lavage dans l'eau courante pendant 24h et une scarification avec l'acide sulfurique. D'autres études montrent que le lavage des graines dans l'eau froide pendant une à deux heures peut éliminer le sel et améliorer la germination (**Choukr-allah, 1991 ; Piotto et al., 2003**). Bien que la lumière et la température semblent avoir un effet stimulant sur la germination de certaines halophytes, les graines d'*A. halimus* semblent germer mieux dans l'obscurité et à température constante (**Abbad et al., 2004**). Toutefois, **Bajji et al. (2002)**, ont démontré que le taux maximal de germination pouvait s'observer en l'absence de sel en conditions contrôlées.

1.4.2 Les feuilles :

Les feuilles sont de couleur gris-vert argentée, caractéristique due au développement de vésicules à sel sur les cellules de leur épiderme (**Aganga et al., 2003**), brièvement pétiolées, grandes sur les jeunes pousses de printemps atteignant 5 à 6 cm, et très petites sur les rameaux florifères de l'automne (**Pottier, 1981 ; Aganga et al., 2003**), épaisses, pratiquement cartilagineuses, recouvertes d'une épais duvet et de cristaux de sels qui peuvent former un pseudo-tissu qui entoure la limbe foliaire des deux côtés (**Mulas, M. et Mulas, G., 2004**).

Abbad et al. (2004), ont montré l'existence d'une variabilité phénotypique hautement significative, qui est d'autant plus importante que les populations sont éloignées géographiquement et situées dans des climats différents. Ce polymorphisme important existe au niveau de la dimension et de la forme de la feuille (**Ben Ahmed et al., 1996**), des fois orbiculaires ou lancéolées ou encore deltoïdes, hastées ou rhomboïdales, généralement entières à sommet obtus, rarement dentées, un peu charnues (**Pottier, 1981 ; Aganga et al., 2003**). Ainsi cette forme peut correspondre à celle d'autres espèces du même genre. Elle varie également avec la provenance de l'individu, et sur un même pied, elle est différente selon l'état physiologique de la plante ou la position de la feuille sur un axe (**Kinet et al., 1998**).

1.4.3 Les tiges :

L'*Atriplex halimus* est une espèce très ramifiée, en touffes pouvant atteindre 2 m de hauteur et 1 m de diamètre, avec des rameaux dressés (**Pottier, 1981 ; Aganga et al., 2003**), érigés (**Quezel et Santa, 1962**), et ligneuses (**Bonnier et Douin, 1996**), avec des branches étalées (**Osman et Ghassali, 1997**), très rameuses d'une couleur blanche-grisâtre plus au moins anguleuses entièrement feuillées (**Nègre, 1962**).

1.4.4 Les fleurs

La morphologie des inflorescences, et celle des fleurs d'*Atriplex halimus*, ont jusqu'ici fait l'objet de descriptions incomplètes. Cette espèce a été considérée comme monoïque ou dioïque. Chez cette espèce, un seul individu peut porter à la fois des fleurs unisexuées mâles, unisexuées femelles, et bisexuées : *A. halimus* se révèle donc polygame, plus particulièrement tri monoïque (Talamali et al., 2001). Les fleurs, regroupées en inflorescences en épi ou à cyme, sont petites, hermaphrodites ou unisexuelles et sont pollinisées par le vent (Rosas, 1989), de couleur jaunâtres (Pottier, 1981) ; les pétales et les sépales, très semblables, sont généralement constitués par cinq (Rosas, 1989), les fleurs mâles sont à cinq pétales et cinq étamines (kinet et al., 1998) (Figure 2).

Les fleurs femelles développent lors de la fructification deux bractées protégeant le fruit (Castroviejo et al., 1990) ; ces fleurs femelles dépourvues de périanthe dont le gynécée, constitué d'un ovaire surmonté de deux styles, est enveloppé de deux bractées opposées de forme triangulaire (Kinet et al., 1998), se situent à la base (Sabri et Touati, 2001), avec deux stigmates filiformes. Les bractées fructifères entourant l'ovaire sont réniformes à sub-orbiculaires, entières ou dentées, et ont une surface dorsale lisse (Castroviejo et al., 1990), tandis que Les fleurs mâles et hermaphrodites sont sans bractées, le périanthe est formé de trois à cinq pétales peu apparents et abritant à sa base les étamines, se situent au sommet (Castroviejo et al., 1990).

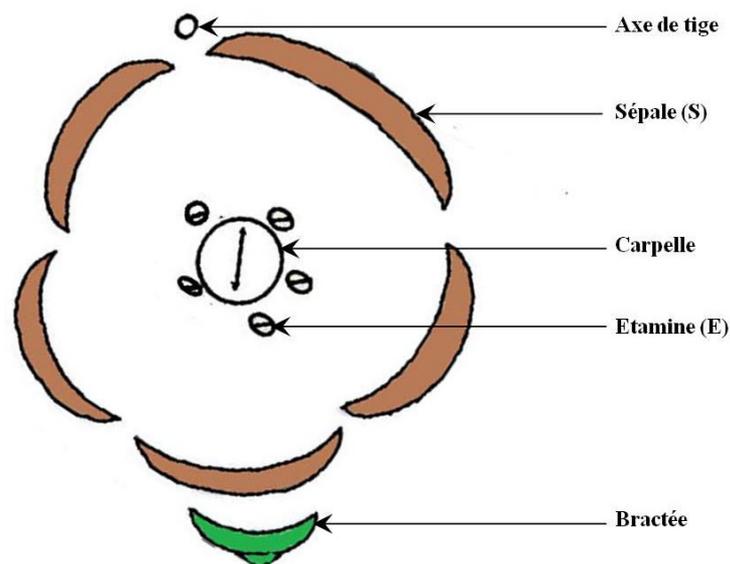


Figure 2. Diagramme florale de l'*Atriplex halimus* (Bagnouls et Gaussen, 1953).

1.4.5 Les racines :

Le système racinaire pivotant présente un fort développement chez *A. halimus* (**Le Houérou, 1992**), il se caractérise par une grosse racine tout d'abord étalée oblique puis s'enfonçant verticalement jusqu'à une profondeur variable avec l'âge de la plante. Elle peut atteindre 3 à 5 fois la longueur de la tige. Elle est formée de racelles blanchâtres (**Bock, 2009**), d'une racine principale de 50 à 90 cm de profondeur, avec des rares racines secondaires de même longueur et parfois plus longues d'où elle sortent plusieurs racines tertiaires, fines et courtes (**Garcia et al., 1996**). Ce système racinaire fixe les couches supérieures du sol et peut être utilisée comme moyen de lutte contre la désertification (**Belkhouja et Bidai, 2004**) et rend le sol plus résistant à l'érosion (**Dutuit et al., 1991**).

1.4.6 Classification du genre *Atriplex*

Le genre *Atriplex* est le plus grand et le plus diversifié de la famille des *Chenopodiaceae* (**Mulas, M. et Mulas, G., 2004**). A cette famille appartiennent environ cent genres qui peuvent être divisés, suivant la forme de l'embryon : *Cyclobae*, en forme de fer à cheval ou en demi-cercle comprenant l'endosperme en entier ou en partie.

Tableau 3. Classification classique et phylogénétique du genre *Atriplex* (www.Telabotanica.org. Consulté 2011)

Classification classique	
Règne	Plantae
Sous-règne	Tracheobionta
Division	Magnoliophyta
Classe	Magnoliopsida
Sous-classe	Caryophyllidae
Ordre	Caryophyllale
Famille	Chenopodiaceae
Genre	<i>Atriplex</i>
Classification phylogénétique	
Ordre	Caryophyllale
Famille	Amaranthaceae

1.5 Structure reproductive

Bien qu'il puisse se propager végétativement, via les racines portées par les pousses (**Guerrero-Campo et al., 2006**), *A. halimus* se répand principalement par les graines (qui se développent à partir de fleurs pollinisées par le vent) transportées par les animaux, l'air ou l'eau, par exemple : **Raus (1988)** a décrit la colonisation d'une île grecque par *A. halimus* au moyen de graines transportées par la Mer Égée.

L'inflorescence est effilée, compacte et paniculiforme; les fleurs femelles se développent principalement vers la base et les fleurs mâles vers la pointe, ce qui donne aux tiges une couleur pâle brun verdâtre pendant la floraison; entre mai et décembre, selon le site.

Les fruits sont membraneux, à contour ovale et comprimés entre les 2 bractées de la fleur femelle ou hermaphrodite. Ils peuvent être réniformes, sous-orbiculaires, entiers ou dentés. Ils atteignent la maturité en automne-hiver et le poids de 100 graines est variable entre 1 et 4 g, et leur diamètre entre 0,8 et 1,2 mm (**walker et al., 2014**). Dans les mêmes conditions de croissance, subsp. *Schweinfurthii* produit généralement de plus gros fruits et graines que subsp. *Halimus* et ses semis croissent plus rapidement.

1.6 Aspects génétiques

Bien que «traditionnellement» *Atriplex halimus* soit membre de la famille des Chénopodiaceae, le système **Angiosperm Phylogeny Group III** l'a déplacé vers celle des Amaranthaceae (sous-famille des Chenopodioideae) se basant sur des phylogénies moléculaires (**Kadereit et al., 2010; The Angiosperm Phylogeny Group, 2009**).

Le nombre de chromosomes de base (x) dans le genre *Atriplex* est neuf (**McArthur et Sanderson, 1984**). **Talamali et al.(2004)** et **Walker et al.(2005)** ont déterminé des niveaux de ploïdie pour 26 populations de *A. halimus* dans le bassin méditerranéen et les Îles Canaries, ces études ont montré que les populations de France et d'Espagne (correspondants au phénotype de subsp. *halimus*) étaient diploïde ($2n = 2x = 18$) alors que ceux d'Afrique du Nord, d'Italie, d'Égypte, Syrie étaient tétraploïdes ($2n = 4x = 36$) et correspondaient généralement au phénotype de subsp. *schweinfurthii*. Par ailleurs, **Osmond et al. (1980)** et **Zhu et al. (2001)** ont enregistré l'existence d'une population hexaploïde ($2n = 6x = 54$) en Palestine, ainsi que triploïdes ($2n = 3x = 27$) au Maroc.

La large distribution géographique d'*A. halimus* pousse à croire que d'autres niveaux de ploïdie pourraient exister; à l'instar des cas trouvés chez d'autres sous-espèces du genre (**Stutz, 1989**). Ces niveaux de ploïdie peuvent avoir un fort impact sur l'expression du sexe chez les *Atriplex* (**Barrow, 1987**).

En outre, dans certains *Atriplex*, et d'après **Warner et Edwards (1989)** le niveau de ploïdie à une influence directe sur le comportement physiologique de la plante, il a été enregistré que les plantes tétraploïdes ont une activité élevée de l'enzyme Rubisco qui est l'enzyme clé de la photosynthèse qui permet la fixation du CO₂ dans la biomasse végétale.

1.7 Ecologie

1.7.1 Les facteurs climatiques

Les environnements extrêmes, comme les zones arides ou semi-arides où les précipitations sont souvent irrégulières, sont les loges écologiques préférentielles de la plupart des espèces du genre *Atriplex* (**Martinez et al., 2003**).

Tableau 4. Répartition naturelle de quelques espèces d'*Atriplex* selon les étages bioclimatiques. D'après **Francllet et Le Houérou (1971)**

Étage	Sous-étage	Pluviosité (mm)	Espèce
Étage méditerranéen humide		800-1200	<i>A.halimus</i>
Étage méditerranéen sub- humide		600-800	<i>A.halimus</i>
Étage méditerranéen semi-aride		400-600	<i>A .halimus</i> <i>A.canescens</i> <i>A.nummularia</i>
Étage méditerranéen aride	Supérieur	300-400	<i>A .halimus</i> <i>A.canescens</i> <i>A.nummularia</i>
Étage méditerranéen aride	Moyen	200-300	<i>A .halimus</i> <i>A.canescens</i> <i>A.nummularia</i>
Étage méditerranéen aride	Inferieur	100-200	<i>A.nummularia</i>
Étage méditerranéen saharien	Supérieur	50-100	<i>A.halimus</i>
Étage méditerranéen saharien	Inferieur	20-50	<i>A.halimus</i>

L'*Atriplex halimus* est une espèce robuste aux conditions environnementales difficiles, pouvant vivre en zones arides avec pluviométrie moyenne annuelle allant de 100 à 250 mm, et même dans les zones sahariennes qui reçoivent moins de 100 mm de pluie par an (**Tazi et al.,**

1996). Se raidit contre la sécheresse, cette espèce peut même survivre des années dans un milieu, dont la précipitation atteignant le zéro, ce qui explique sa propriété manifestée par sa bonne résistance au feu (**Le Houérou, 1980**). Cette espèce résiste aussi au froid et aux gelées prolongées jusqu'à des moyennes et des minima de janvier inférieurs à zéro °C (**Francllet et Le houérou. 1971**)

1.7.2 Exigences édaphiques

Tous les halophytes dépendent d'un certain niveau de salinité du sol pour une croissance optimale (**Shuyskaya et al ., 2019**).

Dans les environnements arides et semi-arides, les terres post-minières peuvent être revégétalisées à l'aide d'halophytes (**Al-Nasir 2009; Devi et al., 2008 ; Keiffer et Ungar 2001**).

D'après **Froment (1972)**, l'*Atriplex* ne semble pas avoir d'exigences particulières et accepte tout type de sols : argileux marneux, gypseux et halomorphes, et pousse parfaitement hors sols salés, il peut également tolérer des sols pauvres et peu profonds.

Le Houérou (1992) a noté que ssp. *schweinfurthii* se trouve souvent sur sols gypsifères ou salins. Selon **Pouget (1980)**, cette espèce est abondante sur sols à texture grossière plus salée en profondeur et sols à texture fine ou moyenne phréatique peu profonde, son implantation et sa croissance sont favorisées par une salure faible en surface mais plus importante en profondeur.

D'autre part le système racinaire pivotant présente un fort développement et forme un réseau dense susceptible d'agréger le sol et de le rendre résistant à l'érosion (**Chisci & Martínez 1993 ; Abbad et al., 2004 ; Ortiz-Dorda et al., 2005**). De plus, *A. halimus* est une espèce utilisée aussi bien pour la lutte contre l'érosion et la désertification que pour la valorisation des sols marginaux et dégradés (**Wills et al., 1990**).

Les résultats obtenus par **Henni et Mehdadi (2012)**, révèlent que les périmètres plantés en *Atriplex* ont enregistré une amélioration des conditions édaphiques. En effet, le piégeage du sable en particulier par les arbustes d'*Atriplex halimus* permet l'amélioration de la perméabilité du sol, la diminution de l'évaporation et l'augmentation de l'épaisseur du sol. D'autre part, la présence d'*Atriplex* permet de créer un microclimat en réduisant la vitesse du vent et en procurant de l'ombre permettant aux espèces herbacées qui l'accompagnent d'augmenter leur productivité, ceci conserve l'humidité, améliore la fertilité du sol et protège ce dernier contre l'érosion éolienne.

1.8 Exposition au stress

1.8.1 Températures élevées et lumière

A. halimus est une espèce adaptée aux sites ayant des étés avec forte intensité lumineuse et des températures très élevées. Puisque elle fait partie des plantes qui utilisent la voie C4 de carboxylation, la température optimale pour la photosynthèse est relativement élevée : autour de 35 ° C (**Le Houérou, 1992; Shomer- Ilan et al., 1981; Zervoudakis et al., 1998**).

Streb et al. (1997) ont conclu qu'*A. halimus* est capable de résister à une intensité lumineuse élevée (rayonnement photosynthétiquement actif $> 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{S}^{-1}$) dû à l'ombrage des feuilles et à la réflexion de la lumière par les cristaux de sel déposé à la surface des feuilles, ce qui donne à ses dernières une couleur gris verdâtre.

D'un autre côté, **Qiu et al. (2014)** ont démontré que dans *Atriplex centralasiatica* Iljin la résistance aux températures élevées pourrait être liée à de fortes concentrations de xanthophylles, qui confèrent une protection du système photosensible. Selon **Qiu et Lu (2003)**, la salinité externe aide la plante à faire face à des températures élevées.

1.8.2 La Salinité

A l'image de nombreuses halophytes, les *Atriplex* sont sensibles au stress salin pendant les phases de germination et d'émergence, contrairement au stade adulte marqué par leur haut degré de tolérance (**Ben Ahmed, 1995**). En effet, des concentrations modérées de NaCl ($< 200 \text{ mM}$) augmentent la croissance d'*A. halimus*, tandis que des niveaux plus élevés l'inhibe (**Hassine et Lutts, 2010**). Signalons que d'après, (**Debez et al., 2001**) la germination des graines d'une population côtière d'*A. halimus* est plus tolérante au sel que celle d'une population d'un site non salin.

Tandis qu'à des concentrations de sel externes très élevées ($\geq 300 \text{ mM}$ de NaCl), des dommages apparaissent, concernant la conductance stomatique (**Alla et al., 2011**), la perméabilité de la membrane plasmique racinaire, la conductivité hydraulique racinaire, et la teneur en chlorophylle (**Nedjimi et Daoud, 2009**), ainsi que la photosynthèse (**Boughalleb et al., 2009**). D'un autre côté, (**Levigneront et al., 1995**) stipulent que la salinité affecte également la synthèse de protéines et l'activité enzymatique.

Malgré tous les dommages cités, et d'après **Badjji et al. (1998)** ainsi que **Belkhodja et Bidai (2004)**, l'*Atriplex halimus* reste capable de croître en présence de 300 mM de NaCl et reste en

vie quand il est confronté à 600 mM qui est une dose élevée dépassant celle de l'eau de mer (500 mM).

Par ailleurs, et comme chez les autres halophytes, *A. halimus* accumule dans ses tissus les principaux ions composants de la salinité Na^+ (Martínez et al., 2005; Nemat Alla et al., 2012), Cl^- et d'autres anions (Ben Ahmed et al., 1996) en les stockant dans la vacuole. D'après Belkheiri and Mulas (2013), de grandes quantités de sel sont entassées dans des vacuoles pour un ajustement osmotique et le surplus est excrété par des cellules spécialisées appelé trichomes couvrant la surface des feuilles.

Chez d'autres *Atriplex*, l'inhibition de la germination induite par NaCl a été signalée, tel chez *A. griffithii* (Khan et Rizvi, 1994), *A. patula* (Ungar, 1996) et *A. prostrata* (Katembe et al., 1998), tandis qu'au stade adulte, l'effet bénéfique du sel sur la croissance des *Atriplex* a été souligné chez *A. hortensis* (Jeschke et Stelter., 1983), *A. amnicola* (Aslam et al., 1988) et chez *A. halimus* (Ben ahmed, 1995), ceci dans différentes gammes de concentrations. Dans le même registre, La germination d'*A. halimus* semble plus résistante à la salinité que celle d'*A. canescens* ou d'*Atriplex nummularia* Lindl (Mâalem et Rahmoune, 2009).

1.8.3 La sécheresse

Le Houérou (1992) a qualifié *A. halimus* de phreatophyte «occasionnel», qui peut parfois obtenir de l'eau en dessous de la zone vadose, ce qui lui donne de longues racines principales et secondaires qui permettent l'absorption de l'eau des profondeurs du sol (jusqu'à 5 m). Tandis qu'un réseau dense de fines racines portées par les pousses peut accéder à l'humidité et aux nutriments après les précipitations (Guerrero-Campo et al., 2006).

Hassine et Lutts (2010) et Ben Hassine et al (2009) ont comparé deux populations tunisiennes d'*A. halimus*, l'une provenant d'un site intérieur et aride et l'autre d'un site côtier salin: la première était plus tolérante envers la privation d'eau (en termes de croissance), avec un taux d'assimilation du CO_2 plus élevé et conductivité stomatique plus faible et donc une plus grande efficacité d'utilisation de l'eau. D'un autre côté, et d'après ces mêmes auteurs le rôle de l'acide abscissique sous stress osmotique améliore la régulation stomatique et l'efficacité de l'utilisation de l'eau.

Alla et al. (2012) ont publié une analyse basée sur la métabolomique des changements dans *A. halimus* causés par l'exposition au sel (NaCl) d'un côté et la privation de l'eau d'un autre, ils ont trouvé des réponses communes à ces deux contraintes telles qu'une régulation à la hausse du cycle d'acide tricarboxylique qui intervient dans le cycle de Krebs.

1.8.4 Le froid

Dans le genre *Atriplex*, **Le Houérou (1992)** a placé *A. halimus* dans un groupe d'espèces présentant une tolérance au froid modérée (capable de résister à des températures aussi basses que 10 à 12 °C).

Walker et al. (2008) ont montré que la tolérance d'*A. Halimus* à des températures inférieures à zéro, (pouvant atteindre -18°C) est corrélée positivement avec l'accumulation foliaire de Na⁺, K⁺, d'acides aminés, et de sucres solubles, ces auteurs ont signalé que les populations diploïdes d'*A. halimus* étaient plus tolérantes que les tétraploïdes d'*A. schweinfurthii*. Les osmolytes organiques compatibles peuvent maintenir la membrane et la structure des protéines, agissant ainsi, comme «Osmoprotecteurs» face aux températures glaciales.

1.8.5 Les oligo-éléments

Le terme «oligo-éléments» fait référence à des éléments tels que l'arsenic (As), cadmium (Cd), cuivre (Cu), manganèse (Mn), nickel (Ni), plomb (Pb) et le zinc (Zn), qui sont des contaminants importants du sol en raison des activités anthropiques telles que l'agriculture, l'industrie et les mines. Comme *A. halimus* a colonisé des sites contaminés par des oligo-éléments, par exemple, dans le sud de l'Espagne (**Márquez-García et al., 2013**) et en Algérie (**Lotmani et al., 2011**), ses mécanismes de tolérance ont été étudiés.

La germination d'*A. Halimus* semble résistante à des niveaux élevés d'oligo-éléments dans le sol (**Lotmani et al., 2011; Martínez-Fernández et Walker, 2012**).

Des études sur *A. halimus* cultivé dans des pots contenant du sol contaminé (**Manousaki et Kalogerakis, 2009; Martínez-Fernández et Walker, 2012**), en culture hydroponique (**Lefèvre et al., 2009**) ou en boîtes de Pétri (**Márquez-García et al., 2013**) montrent qu'en terme de croissance, il tolère des concentrations élevées de Cd, Cu, Mn, Ni, Pb et Zn.

La tolérance d'*A. halimus* aux concentrations élevées de Zinc peut s'expliquer par sa coprécipitation avec l'oxalate (**Lutts et al., 2004**), par contre son exposition à des concentrations élevées de Cuivre peut déclencher des mécanismes qui réduisent la translocation du Cuivre des racines vers les pousses (**Mateos-Naranjo et al., 2013**).

1.9 Interactions avec d'autres organismes

Les effets bénéfiques de l'*Atriplex halimus* comprennent le recyclage des nutriments minéraux des plantes, améliorer le sol et sa perméabilité à l'eau, et fournir un abri et de la nourriture aux oiseaux et aux mammifères (**Henni et Mehdadi, 2012; Le Houérou, 1992**).

Le lessivage des saponines des bractées d'*A. halimus* par les pluies d'automne et d'hiver permettent que la germination se produise dans des conditions de sol optimales (**Askham et Cornelius, 1971**).

En raison de la chute de litière, une accumulation du sel dans le sol peut se produire, mais *A. halimus* a la capacité de stimuler certains biotes du sol. Dans les sols désertiques, la présence d'*A. Halimus* a augmenté la densité des spores des champignons mycorhiziens arbusculaires (**He et al., 2002**), et a augmenté le carbone organique et la biomasse microbienne aux profondeurs du sol jusqu'à 50 cm (**Barness et al., 2009**), ainsi que le nombre de protozoaires (**Rodriguez Zaragoza et al., 2005**) et celui des nématodes (**Pen-Mouratov et al., 2003**).

Les mycorhizes ont de nombreuses fonctions positives, principalement en ce qui concerne la nutrition au phosphore mais il a été démontré que la mycorhization diminue chez les *Atriplex* spp. exposés au stress NaCl (**Asghari et al., 2005**).

La productivité d'*A. Halimus* peut être limitée par l'infection des racines par les parasites des Orobanchaceae, (quoique la plante ne meure généralement pas), parmi ces plantes parasites on peut citer *Cistanche phelypaea* L et *Cistanche violacea* (**Le Houérou, 1992**).

Les plantations peuvent également être décimées par le gros rat des sables (*Psammomys obesus Cretzschmar*), un grand rongeur commun dans les déserts sahariens, qui se nourrit uniquement d'espèces telles qu'*A. halimus* dont les tissus ont une faible valeur en calories; sinon le rat développerait un diabète le cas échéant (**Degen et al., 1988**).

Hegazi et al. (1980), ont constaté lors d'une étude effectuée en Egypte, que les arthropodes de l'ordre des Hyménoptères et celui des diptères pourraient avoir un impact sur la production des graines, par la formation des galles et des feuilles naines, par ailleurs, **Wills et al. (1990)** ont signalé que les chenilles peuvent nuire aux jeunes plantes en Nouvelle-Zélande.

1.10 Utilisations

1.10.1 Aliments de bétail

Les Chénopodiacées ont une appétibilité très variable et constituent un élément important des pâturages arbustifs arides et semi-arides dans bien des pays (Document archive FAO, «<http://www.FAO.org> » (consulté : 2008)). Depuis les années 1960, *A. halimus* a été planté dans les zones arides du bassin méditerranéen afin d'être une source de broutage ou d'ensilage pour les petits ruminants (ovins et caprins) ainsi que pour les bovins et les

chameaux (**Le Houérou, 1992**). La superficie plantée est estimée à environ 100 000 ha en Algérie, péninsule arabe, Egypte, Irak, Jordanie, Libye, Maroc, Espagne et Tunisie. Ce qui explique la capacité d'*Atriplex* spp. à fournir du fourrage toute l'année et sa grande tolérance au sel par rapport à plusieurs autres espèces de pâturage (**Azam et al., 2012**). C'est une source importante pour le cheptel en matière azotée, essentiellement en période de disette (**Choukr Allah, 1991 ; El-Shatnawi et Mohawesh, 2000**), Cependant, son aire de répartition se réduit de plus en plus, suite au surpâturage et au manque de stratégie de gestion de ces parcours (**Benchaabane, 1997**).

Au-delà de sa distribution naturelle, **Wills et al. (1990)** ont trouvé que *A. halimus* était une espèce fourragère prometteuse pour les moutons mérinos de Nouvelle-Zélande, contrairement à ceux de Californie (**Juhren et Montgomery, 1977**) et ceux du Cap-Vert qui sont caractérisés par un faible appétit pour la plante en question (**Pasiecznik et al., 1996**).

La teneur en glycinebétaine des tissus de l'*Atriplex halimus* peuvent avoir des effets bénéfiques sur les animaux monogastriques comme les porcs et la volaille: elle semble être importante dans divers processus métaboliques (en tant que donneur de groupe méthyle, en protéines et dans le métabolisme énergétique), comme osmoprotecteur des cellules intestinales et microbes intestinaux et dans l'amélioration de la digestibilité des fibres (**Ratriyanto et al., 2009**).

Bhattacharya (1989) a constaté que le teneur en protéines brutes et la digestibilité ainsi que la rétention d'azote étaient plus élevés chez les *Atriplex* que chez d'autres espèces fourragères telles que la luzerne. Par ailleurs, **Otal et al. (2010)** ont démontré que la qualité du fourrage d'*A. halimus* était liée à la proportion de feuilles et brindilles mangées volontairement par les animaux, et le contenu des fibres peut être bénéfique à la qualité des produits laitiers venants de chèvres nourrit a l'*Atriplex*.

Parmi les inconvénients du broutage (feuilles et jeunes rameaux) d'*A. halimus* c'est sa faible teneur en énergie (**Alvarez et al., 2008**), et sa forte teneur en sel (par exemple, jusqu'à 10% de Na dans la matière sèche) (**Bhattacharya, 1989; El-Shatnawi et Turuk, 2002; Walker et al., 2008**), ce qui nécessite un grand apport d'eau pour le bétail (jusqu'à 11 L / mouton chaque jour). Par conséquent, *A. halimus* a été évalué par l'ICARDA et d'autres institutions de recherches comme une source potentielle avec les céréales pour fournir les protéines et comme supplément minéral à la paille et aux chaumes de céréales.

Par ailleurs, **Nefzaoui et Bensalem (1996)**, considèrent que les *Atriplex nummularia* et *halimus* constituent un bon complément protéique d'une ration énergétique à base de cactus, dans une perspective de valorisation des plantes résistantes à la sécheresse et à la salinité.

Les études des valeurs fourragères de l'*Atriplex halimus* et de sa digestibilité ont permis de situer sa valeur énergétique estimée entre 0,6 à 0,8 UFL/Kg de MS, un apport azoté de 20 à 25% de MAT avec une teneur en lysine avoisinant 7% de MAT et une teneur faible en cellulose brute (10 à 20% de MS) (Nefzaoui et Chermiti, 1991), dont les proportions sont indiquées dans le tableau 5.

Tableau 5. Composition chimique moyenne d'*Atriplex halimus*, en % de la MS.

Paramètres Auteurs	MS	MO	CB	MAT	P	Ca	K	Na
(Floret et Pontanier, 1982 ; Ben M'hamed, 1990)	-	-	-	-	0,21	1,77	2,59	7,35
(Aganga et al., 2003)	-	-	-	-	-	6,29	3,56	1,95
(Nefzaoui et Chermiti, 1991)	30,56	74,60	11,89	18,77	0,44	1,66	2,47	3,33
(Garcia et al., 2002)	-	-	-	-	0,28	1,21	2,32	11
(El-Shatnawi et Turuk, 2002)	52	-	-	-	0,32	0,55	-	4,4
(Bouhadi, 2002)	24,4	-	-	19,1	-	-	-	-
(Yaakoub, 2006)	24,37	77,76	-	-	2,82	4,19	-	-

Signalons qu'en Algérie la production fourragère dans les régions arides traditionnellement à vocation pastorale, diminue de façon continue et le taux de satisfaction des besoins alimentaires du bétail par la production fourragère locale est passé de 70% en 1978 à 40% en 1986 et se maintient jusqu'en 1996 (Houmani, 1997), *Atriplex halimus* produit 3,7 t MS/ha comparé à 0,8 à 1 t MS/ha avec *Artemisia herba Alba* ou *Arthrophytum scoparium* (Baumer, 1991).

1.10.2 Assainissement des sols

A. halimus représente l'une des meilleures options pour la remise en état des terres agricoles dégradées dans les zones arides et semi-arides. En raison de la profondeur de son vaste système racinaire, il a été utilisé dans des projets de conservation des sols en terres arides : en Algérie, Egypte, Libye, Jordanie, Nouvelle Zélande, Espagne, Syrie et Tunisie, notamment comme contour pour contrôler le ruissellement et l'érosion dans les sols argileux, marneux et de schistes (walker et al., 2014). Sa plantation favorise le recyclage des

nutriments, réduit la vitesse du vent au niveau du sol, et diminue le ruissellement et l'érosion (**Le Houérou, 1992**).

Chisci et al. (2001) ont planté sur un sol argileux en Italie des *A. halimus* avec *Hedysarum coronarium* L. ils ont constaté une amélioration de la porosité du sol et la formation d'agrégats ainsi qu'une réduction de la perte de sol par ruissellement, tandis que **Marqués et al. (2005)** ont démontré qu'*A. halimus* associé à une faible dose d'eaux usées était optimale pour réduire le ruissellement et la perte de sédiments, par ailleurs **Castillejo et Castelló (2010)** ont découvert que l'ajout de déchets municipaux solides à des composts stimule la germination et la croissance d'*A. halimus*; cependant, ils ont averti que des taux élevés de nutriments ajoutés au sol pourrait avoir des effets négatifs sur la flore.

1.10.3 Médecine traditionnelle et pharmacologie moderne

Ces dernières années, les bases pharmacologiques pour certaines activités ont été élucidées, à l'instar de la cendre des plantes brûlées est utilisée comme alcali pour fabriquer du savon, tandis que les pousses peuvent être brûlées pour donner une poudre antiacide (**Uphof, 1968**). Les phytothérapeutes arabes utilisent les feuilles pour traiter les maladies cardiaques et diabète (décoction), ainsi que les rhumatismes (un extrait préparé avec de l'eau bouillante est ajoutée à l'eau du bain) (**Said et al., 2002**).

Cette plante était préconisée aux malades présentant les symptômes de diabétiques, car les sels de chrome, de manganèse et de magnésium présent dans l'*Atriplex halimus* sont censés empêcher le diabète chez les rats de sable qui s'alimentent régulièrement sur la plante et qui ont une prédisposition génétique au diabète (**Marles et Farnsworth, 1995**). En conséquence, les scientifiques ont exploré la possibilité que *Atriplex halimus* a un effet antidiabétique (**Adier et al., 1986**) et hypolipidémiant (**Yaniv et al., 1987 ; Mirsky et Nitsa, 2001**).

L'extraction des parties aériennes de l'*Atriplex halimus* obtenue avec du méthanol ou de l'hexane (et contenant alcaloïdes, stéroïdes, flavonoïdes et glycosides) a montré une activité antibactérienne contre diverses pathogènes de types gram positif et gram négatif (**Abdel Rahman et al., 2011**). D'un autre côté, les champignons endophytes isolé d'*A. halimus* ont des effets antimicrobiens contre des espèces de bactéries possédant une résistance aux antibiotiques (**Peláez et al., 1998**).

Par ailleurs, et d'après **Benrebiha (1987)** cette plante est riche en vitamines A, C, et D et en sels minéraux. Ses cendre reprises par l'eau, sont utilisées, au Sahara occidental, dans le traitement de l'acidité gastrique, les graines sont ingérées comme vomitif (**Bellakhdar, 1997**).

1.10.4 Nouvelles utilisations potentielles

- **Phytoremédiation des sols contaminés**

Dû à sa capacité de stabiliser les sols et sa tolérance aux concentrations élevées d'oligo-éléments dans le milieu de croissance, il est possible d'appliquer *A. halimus*, dans la remédiation des sols contaminés par les oligo-éléments (**Mendez et Maier, 2008**).

Plusieurs études ont permis de souligner le caractère promoteur de l'espèce qui a montré de grandes capacités d'absorption de certains cations métalliques tels que le cadmium (Cd), zinc (Zn), plomb (Pb) (**Lutts et al., 2004 ; Belarbi, 2008**), fer (Fe), manganèse (Mn) et aluminium (Al) (**Voorhees, 1990**). En revanche, cette espèce apparaît particulièrement sensible au cuivre (Cu) (**Belarbi, 2008; Martinez et al., 2007**).

- **Culture énergétique**

A. halimus est considéré comme une biomasse «sèche», car son taux d'humidité est très faible; en tant que tel, il est économiquement mieux adapté à la gazéification, la pyrolyse ou la combustion (**McKendry, 2002**). Les propriétés principales de l'intérêt de la biomasse «sèche» comme source d'énergie sont : sa valeur calorifique, ses proportions de carbone fixe et volatil, sa teneur des résidus en cendres et celle en métaux alcalins.

Aux Etats unis d'Amérique des recherches ont été entrepris depuis les années 50 pour l'étude des plantes à faible inflammabilité, et les espèces d'*Atriplex* sont considérées comme des plantes retardatrices du feu (**White et al., 1996**). Se référant aux mêmes auteurs, *Atriplex halimus* a montré un taux maximal de dégagement de chaleur, et une chaleur effective de combustion très faible par rapport à dix autres plantes étudiées, et est ainsi caractérisée par une certaine résistance au feu.

- **Autres applications**

Parmi les autres applications de l'*Atriplex halimus* on peut citer :

L'isolement des gènes responsables de la tolérance au sel à partir d'*A. Halimus* et leur transfert dans une espèce cultivée importante économiquement (**Sadder et al., 2011**).

Sa biomasse séchée pourrait être utilisée pour éliminer les oligo-éléments de l'eau contaminée, comme démontré pour *A. canescens* dans les travaux de **Sawalha et al (2008)**.

Comme de nombreuses autres espèces, *A. halimus* continue d'être une source phytochimique importante: **Clauser et al. (2013)** ont récemment isolé quatre nouveaux flavonoïdes glycosylés de ses parties aériennes. Du point de vue cosmétologie, sa décoction donne une

teinture rouge, d'emploi analogue à celui du henné pour les mains et les pieds (**Sengui et Djennas, 2003**).

2 Polymorphisme et variabilité biologique

A. halimus a été souvent citée comme une espèce très polymorphe (**Ungar .,1995 ; Kinet et al., 1998**), probablement en relation avec sa grande amplitude écologique et à sa reproduction allogame dominante (**Talamali et al., 2001**).

Abbad et al. (2004), ont confirmé l'existence, au sein de l'espèce *A. halimus*, d'un grand polymorphisme (phénotypique et génétique) et d'une différenciation qui est d'autant plus importante que les populations sont éloignées géographiquement et croissent sous un climat différent. En effet, les analyses ont montré des taux de locus polymorphes et d'hétérozygotie moyenne assez élevés, exprimant un polymorphisme important des gènes. L'indice de fixation moyen des locus est très faible, ce qui exprime la présence en excès d'individus hétérozygotes dans les populations

2.1 Diversité des *Atriplex*

Plusieurs auteurs ont montré que les *Atriplex* sont dotés d'un polymorphisme important qui se manifeste dans divers caractères, comme il a été décrit chez *Atriplex hortensis*, *Atriplex patula* et *Atriplex triangularis*.(**Ungar, 1995**)

Par ailleurs, **Francllet et Le Houèrou (1971) ; Ben Ahmed. (1995) ; Kinet et al. (1998)**, ont mis en évidence (*in situ* et *in vitro*) le remarquable polymorphisme de l'*Atriplex* au niveau de la morphologie des structures végétatives et reproductrices ainsi que sa grande variabilité au niveau du comportement physiologique des individus, ainsi que dans la production de biomasse.

Concernant les feuilles, leur forme varie selon l'origine géographique de l'individu, et sur un même pied, elle est différente selon l'état physiologique de la plante ou la position de la feuille sur un même axe. Ce polymorphisme semble être une caractéristique des chénopodiacées (**Kinet et al., 1998**). Les différentes espèces d'*Atriplex* montrent aussi une grande variabilité dans la réponse aux différents stressés biotiques et abiotiques (**Salaman et Ajmel, 1998**).

Il est a signalé que deux formes différentes de feuilles ont été décrites chez deux écotypes d'*Atriplex paludosa* par **osmond et al. (1980)**. Chez le premier, les feuilles sont recouvertes d'une dense couche de trichomes, tandis que le second présente des feuilles glabres.

Concernant les trichomes leur forme peut être ovoïde comme chez *Atriplex nummularia* ou globuleuse comme chez *Atriplex halimus* et *Atriplex glauca* (**Francllet et Le Houèrou, 1971**). Selon **Osmond et al. (1980)**, la taille des feuilles et leur épaisseur ne sont pas des caractères constants, mais varient en fonction de certains facteurs dont la salinité, la disponibilité de l'eau, la température et la nutrition.

Les *Atriplex* varient également dans leur mode de photosynthèse. 60% d'entre eux sont du type C₄ (*Atriplex halimus*, *Atriplex nummularia*) et le reste de type C₃ (*Atriplex hortensis*, *Atriplex patula*) (**Osmond et al., 1980**).

Un polymorphisme est observé par ailleurs au niveau de la ploïdie. En effet même si la majorité des *Atriplex* sont diploïdes (les deux tiers environ), la tétraploïdie n'est pas rare. Chez *Atriplex canescens* la forme tétraploïde atteint 1 mètre de haut et de diamètre, alors que la forme diploïde se caractérise par une hauteur de 3 à 4 mètres et une envergure de 4 à 5 mètres. La germination des graines est en outre plus rapide chez les formes diploïdes (**Osmond et al., 1980**).

Quant aux graines, (**Ungar, 1995**) a enregistré la présence de deux types de graines, certaines sont petites, noires et dures, d'autres sont grandes, brunes et moins dures. Les graines noires sont caractérisées par une variabilité plus importante par rapport aux brunes, mais leur vitesse de germination est plus faible.

2.1.1 *Atriplex halimus* et *Atriplex schweinfurthii*

A. halimus comprend deux groupes différents en termes d'habitat et de morphologie. **Le Houèrou (1992, 2000)** a décrit les caractéristiques de ces deux groupes, qu'il a nommé sous-espèce 1 : sous-espèce *halimus*, fréquente sur les rives nord du bassin méditerranéen et sur les rives de l'Atlantique et de la mer du Nord, et peut être identifié par ses branches fructifères courtes (0,2-0,5m) et feuillues, par son port dressé et par sa taille comprise entre (0,5 et 2 m), ainsi que des fruits dentés, et la sous-espèce 2 : *schweinfurthii* (Boiss.) commune sur les rives sud du bassin méditerranéen, en Afrique du Nord et au Proche-Orient, se caractérise par de longues branches (0,5 – 1m) un peu rougeâtres sans feuilles, sa taille est comprise entre (1 et 3 m). D'après **Le Houèrou (1981)**, une grande partie du bassin méditerranéen est devenu plus aride dans la période 1000-500 av. et ssp. *schweinfurthii* peut avoir peuplé ces zones après cette période.

Les deux sous-espèces sont extrêmement hétérogènes en termes de morphologie, d'écologie, de productivité et d'appétence pour les herbivores. Cependant, subsp. *halimus* prédomine dans les zones semi-arides à subhumides et a un rapport feuille / pousse plus élevé

que subsp. *schweinfurthii*, qui est mieux adapté aux environnements arides mais est moins productive en termes de biomasse de broutage. Par ailleurs La plus grande tolérance à la sécheresse de sous espèces *schweinfurthii* peuvent être liés à la nature plus boisée de leurs tiges et leur rapport feuille / tige inférieur (0,4–0,7 pour ssp. *halimus*, contre 0,2–0,6 pour ssp. *schweinfurthii*, (Le Houérou, 1992).

Elframawy et al. (2016) stipulent qu'on peut distinguer entre les deux sous espèces d'après la diversité du pollen. Cependant, l'existence de morphotypes intermédiaires complique la désignation de plantes appartenant à l'une ou à l'autre sous-espèce, signalons que la détermination de la teneur en ADN a montré que certaines populations avec des morphologies intermédiaires entre celles considérées comme typiques de subsp. *halimus* et *schweinfurthii* étaient tétraploïde (**Walker et al., 2005**).

2.2 Diversité génétique

La diversité génétique d'une population est un facteur qui peut déterminer sa stabilité, sa capacité d'adaptation et ses possibilités pour survivre dans des conditions environnementales variables. Il existe de nombreux exemples de l'effet de la variation de l'habitat sur la diversité génétique et la structure génétique des populations (**Prentice et al., 1995 ; Odat et al., 2004**). Sous différentes conditions environnementales, les facteurs de stress locaux peuvent «corriger» les structures génétiques, facilitant ainsi l'adaptation. Le degré de cette adaptation est largement déterminé par l'interaction entre la sélection et le flux de gènes entre les populations le long des gradients écologiques (**Lenormand., 2002 ; Forester et al., 2016**).

Les espèces végétales diffèrent sensiblement dans la façon dont la diversité génétique est répartie entre les populations et parmi les individus, celles qui se croisent principalement et vivent longtemps conservent la majeure partie de leur variabilité génétique au sein des populations. La variation génétique d'une espèce peut révéler plusieurs points tels que : des événements historiques liés à la colonisation postglaciaire (**Chung et al., 2013**), un changement ancien ou récent d'une population (**Leimu et al., 2006**), l'impact des facteurs environnementaux et des perturbations anthropiques, ainsi que le système de reproduction des espèces (**Aparicio et al., 2002; Leimu et Mutikainen, 2005**), l'hybridation (**Phillipp et Siegismund, 2003**) et la polyploïdisation (**Rosenbaumová et al., 2004**).

Dans les espèces végétales à distribution continue, la variation génétique dans les régions géographiques peut résulter de la présence d'obstacles au flux de gènes parmi les populations (par ex. une chaîne de montagnes) ou à la suite d'événements historiques à l'instar des glaciations (**Hewitt, 1996, 1999**).

Concernant le genre étudié, la taille moyenne du génome des espèces d'*Atriplex* est de $3,29 \pm 1,41$ pg (**Bennett et Leitch., 2011**). La plus petite quantité d'ADN nucléaire ($2C = 0,70$ pg) a été enregistré pour *A. fruticulosa* Jeps. (**Belford et Thompson, 1981**), et la plus grande (5,98 pg) pour *A. nummularia* Lindl. (**Morgan et Westoby, 2005**).

2.3 Marquage biochimique

Hamrick et Godt (1996) caractérisent les espèces des Chenopodiaceae avec celles qui ont la plus grande diversité génétique trouvée parmi les populations. Peu d'études se sont intéressées à la diversité du genre *Atriplex* en utilisant le marquage biochimique, **Mandak et al. (2005)**, stipulent que la possibilité de comparer la variation génétique d'*A. tatarica* avec d'autres espèces d'*Atriplex* est limitée en raison du faible nombre d'espèces examinées pour la diversité des allozymes. Ils ont constaté que *A. tatarica* présentait des niveaux modérés de diversité génétique par rapport à d'autres plantes herbacées.

Shuyskaya et al. (2019) de leur côté, stipulent que le pourcentage des loci polymorphes chez *Atriplex tatarica* diminue quand la salinité du sol est élevée.

L'étude de la diversité génétique d'*Atriplex halimus* a reçu peu d'attention jusqu'à présent. La première étude a été réalisée par **Haddioui et Baaziz (2001)**, montrant une très grande diversité intra-populationnelle. De leurs côté **Athmen et al. (2019)**, confirment ce résultat dans le cadre d'une étude comparative du polymorphisme génétique de populations d'*A. halimus* issues de différentes régions d'Algérie.

2.4 Marquage moléculaire

Le marquage moléculaire a été utilisé pour décrire la diversité dans les polyploïdes (**Pérez-Collazos et Catalán, 2006; Kloda et al., 2008**) ainsi que pour résoudre les questions taxonomiques et enquêter sur les processus de l'évolution (**Perrie et al., 2010; Robertson et al., 2010; Španiel et al., 2011**).

2.4.1 Aperçu et applications

Les marqueurs moléculaires sont un type de marqueur génétique composé de fragments d'ADN qui servent de repères pour suivre la transmission d'un segment de chromosome d'une génération à l'autre. Avant le développement du marquage moléculaire, les isoenzymes avaient été le cheval de bataille des généticiens (**Tanksley et Orton, 1983**), et avaient montré comment l'analyse génétique pourrait fournir un excellent aperçu de la diversité et des systèmes d'accouplement chez les plantes et les animaux .L'avènement de la

technique du polymorphisme de longueur des fragments de restriction RFLP a permis de dépasser le nombre limité de loci d'isozymes et a ouvert le potentiel d'un plus grand nombre de loci dans les génomes nucléaires, chloroplastiques et mitochondriales **(Byrne, 2018)**.

Les premiers articles décrivant l'application de la PCR ; **(Erlich et al., 1991)** dans les RAPD **(Hadrys et al., 1992)** , ont permis de franchir un pas important dans le domaine du marquage génétique. Après c'est autour du polymorphisme de longueur des fragments amplifiés AFLP; **(Vos et al., 1995)** de devenir un outil privilégié car il allie la fiabilité de la technique RFLP avec la puissance de la technique PCR.

Alors que les AFLP étaient plus fiables que les RAPD et peuvent être appliqués à toutes les espèces, les marqueurs microsatellites firent leur apparition, ils sont caractérisés par leur codominance, et par leur pouvoir analytique puissant, ils sont devenus les marqueurs type de l'écologie moléculaire pendant de nombreuses années, et ont permis l'étude de la structure et la diversité des populations, les systèmes de reproductions, l'analyse de paternité, l'hybridation et la taxonomie moléculaire. Par ailleurs, le développement de méthodologies, telles que DArTseq **(Sansaloni et al., 2011)**, ddRAD **(Peterson et al., 2012)** et le génotypage par séquençage **(Elshire et al., 2011)**, a renforcé de façon significative la génétique de conservation **(Byrne, 2018)**.

2.4.2 Chez les *Atriplex*

Les marqueurs à base d'ADN offrent une alternative efficace pour étudier la diversité génétique et les relations entre les espèces **(Gepts, 1993)**, à l'instar de l'ADN polymorphe amplifié aléatoire (RAPD) qui s'est avéré utile dans de nombreuses études génétiques **(Trindade et Chaves, 2005)**. En effet, une étude par Marqueurs RAPD basée sur la variabilité génétique d'*Atriplex* effectuée par **Ortiz-Dorda et al. (2005)**, évaluant la structure génétique de plusieurs populations d'*Atriplex halimus*, a montré une nette différenciation de ces dernières, ainsi qu'une séparation considérable des plantes individuelles dans la même population.

Récemment, de nouvelles techniques de marquage ont été développées en fonction de marqueurs ciblés sur les gènes. Un nouveau marqueur appelé polymorphisme SCoT (Start Codon Targeted) a été développé sur la base de la courte région conservée flanquant le codon de départ ATG dans les gènes végétaux, ces marqueurs sont généralement reproductibles et sont similaires aux RAPD et aux ISSR car la même amorce unique est utilisée comme amorce sens et sens inverse **(Collard & Mackill., 2009)**. Ces marqueurs ont été utilisés dans l'étude

d'**Elframawy et al. (2016)** qui a montré des différences dans la diversité génétique entre les populations d'*A. Halimus* appartenant à différents endroits.

De leur côté, **Bouda et al. (2019)**, se sont intéressés à la diversité génétique de populations d'*Atriplex halimus* L, en utilisant des séquences de la région ITS d'ADNr. La diversité génétique au sein de la population était élevée par rapport à d'autres espèces ayant des cycles biologiques similaires.

Sampson et Byrne (2012), ont démontré en utilisant les marqueurs microsatellites que les descriptions de la diversité génétique dans les espèces polyploïdes d'*A. nummularia* étaient possibles et peuvent révéler des relations entre les populations et les sous-espèces.

Dans le même chapitre, **Kondrysová et al. (2017)** stipulent que seize loci microsatellites polymorphes ont été développés pour *Atriplex tatarica*. Ces marqueurs seront précieux pour enquêter sur la structure génétique de la population, le système d'accouplement ainsi que le modèle phylogéographique de cette espèce. L'amplification interspécifique de ces marqueurs indique qu'ils peuvent être largement utiles dans des espèces d'Amaranthaceae.

Correa et al. (2019), ont partiellement séquencé les génomes de deux espèces d'*Atriplex* (*A. deserticola* Phil. et *A. atacamensis* Phil.), Un total de 127086 microsatellites a été identifié dans l'ADN génomique d'*Atriplex deserticola* et un total de 134984 microsatellites dans celui d'*Atriplex atacamensis*.

Rappelons que d'après **Walker et al. (2005)**, l'utilisation des marqueurs moléculaires permet d'étudier les espèces présumées hybrides Ainsi que d'utiliser l'analyse de paternité pour comprendre les schémas d'accouplement et démontrer le rôle des dispersions du pollen, même dans des paysages fragmentés (**Byrne et al., 2008; Millar et al., 2014; Llorens et al., 2012; Sampson et al., 2014**).

Chapitre II

Matériel & méthodes

1. Matériel et méthodes

1.1 Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans cette étude correspond à des plantes d'espèces autochtones et spontanées d'*Atriplex halimus* appartenant à la famille des chénopodiacées, collectées de différents endroits de la région de Tébessa. Nous nous sommes intéressés particulièrement aux feuilles, aux inflorescences, aux fleurs et aux grains de pollen des espèces étudiées.

1.2 Zones d'étude

Cette étude a été réalisée à partir de parcours de steppe halophytes, dominés par des *Atriplex halimus* poussant à l'état sauvage dans la région de Tébessa. Avec une superficie d'environ 14 000 km², Tébessa s'élève à environ 960 m d'altitude et est naturellement liée à l'immense étendue steppique du pays. Elle appartient à la zone bioclimatique semi-aride de l'Afrique du Nord, et située entre les deux chaînes de montagnes de l'Atlas, à savoir : Tellien au nord et saharien au sud. Un grand gradient climatique existe du Nord au Sud de la région de Tébessa (Figure 3), avec des conditions plus ou moins mésiques au Nord et hyperarides chaudes au Sud (Mekahlia et al., 2013).

Les données météorologiques enregistrées entre 1972 et 2015, issues de la station météorologique de Tébessa montrent que la température annuelle moyenne était de 15,5°C et la pluviométrie annuelle moyenne est d'environ 371,2 mm ; où Juillet a été le mois le plus chaud avec une température moyenne de 27,3° C, tandis que la température la plus basse (6,4° C) a été enregistrée en janvier. Septembre a été le mois le plus pluvieux (pluviométrie mensuelle moyenne = 43,1 mm), tandis que le mois le plus sec a été juillet avec une moyenne de 14,37 mm (annexe 1).

La région de Tébessa est caractérisée par un type de végétation des parcours semi-aride, principalement dominé par *Stipa tenacissima*, *Artemisia herba-alba* et *Atriplex halimus*. Les terres sont utilisées principalement pour la culture des céréales (blé dur, orge et blé tendre) et pour le pâturage, suivant la classification climatique de Köppen, le climat aride de la région a caractérisé soit une steppe froide «BSk» ou un désert chaud «BWh», où le déficit de précipitations dépassait 800 mm / an. (Djellab et al., 2109).

Les coordonnées des sites d'échantillonnage sont présentées dans la (figure 03). Cette dernière est composée d'une carte des différentes zones bioclimatiques de la région de Tébessa où nous avons mis en gris la zone d'échantillonnage ainsi qu'une photo satellitaire, des 7 zones d'étude, prise par Google Maps professionnel.

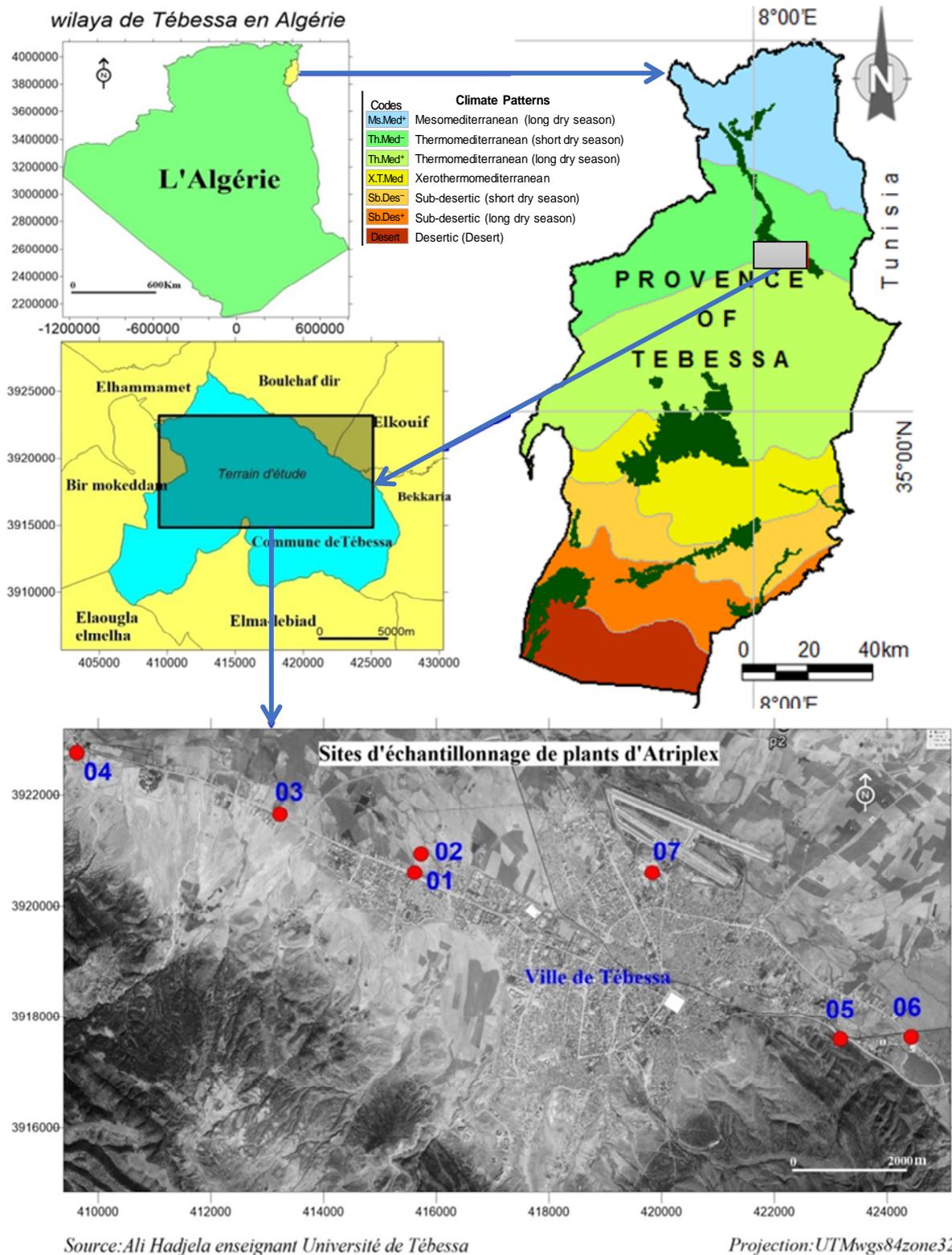


Figure 03 : En haut : Carte des zones bioclimatiques de la wilaya de Tébessa. Les symboles «+» et «-» associés aux codes climatiques dans la légende des cartes font respectivement référence aux saisons sèches courtes et longues des climats. En bas : Image satellitaire des sites d'échantillonnage (1 : Terre Khoulif ; 2 : El-Kssar ; 3 : Usine Milka ; 4 : Ain Zerroug ; 5 : Route de Bekkaria ; 6 : Merdja ; 7 : Aéroport).

1.3 Échantillonnage

1.3.1 L'échantillonnage des feuilles et des inflorescences

Un échantillonnage aléatoire a été réalisé dans 7 différents sites situés dans la région Nord-Est de la wilaya de Tébessa sur un axe allant de l'extrémité Nord-Est du chef-lieu de wilaya jusqu'à l'autre extrémité Sud-Est. Nous avons réalisé un échantillonnage en prélevant des rameaux feuillés et à inflorescence à partir de 10 à 15 plants d'*A. halimus* et ce pour chacun des sites d'étude.

A partir de chaque rameau collecté sur terrain, nous avons prélevés aléatoirement 10 à 15 échantillons de feuilles et d'inflorescences. Ces derniers ont été retenus comme sujet d'étude morphologique.

1.3.2 L'échantillonnage des grains de pollen

De chaque zone d'étude, sept accessions d'*A. Halimus* ont été échantillonnées au hasard pour étudier la morphologie du pollen. Un ensemble de 20 grains de pollen de chaque accession a été sélectionné parmi trois anthères de fleurs différentes qui ont été collectées à partir des inflorescences d'*A. halimus* indigènes et sauvages.

1.4 Caractérisation morphologique

A l'aide de clés de détermination morphologique, nous avons caractérisé la forme du limbe (Annexe 2), le type d'inflorescence (Annexe 3), et de fleur (Annexe 4) et du grain de pollen (Annexe 5).

Il est à noter, qu'on peut utiliser une ou plusieurs clés pour constituer un seul caractère de feuilles.

1.5 Visualisation

1.5.1 Fleurs et inflorescences

Les inflorescences et les fleurs ont été visualisées au moyen d'une loupe binoculaire à des agrandissements rendant l'image suffisamment claire et apte à l'étude. Les photographies ont été réalisées au moyen d'un appareil photo numérique, elles ont ensuite été traitées par le logiciel « Microsoft Office Picture Manager ».

1.5.2 Grains de pollen

Les anthères de chaque accession ont été placées sur des lames de microscope et mises dans des gouttes de H₂SO₄ (95%). Elles ont ensuite été chauffées sur une flamme de bougie pendant 10 secondes pour apaiser les anthères et libérer les grains de pollen, ainsi que de

dissoudre la matière organique supplémentaire sur les surfaces des grains de pollen (**Grímsson et al., 2018**).

Sélectionnés au hasard, 20 grains de pollen de chaque anthère ont ensuite été transférés dans de nouvelles lames pour identification au microscope optique avec un grossissement de 40 ×. En se référant à la terminologie illustrée du pollen (**Halbritter et al., 2018**) et au glossaire de la terminologie du pollen et des spores (**Punt et al., 2007**), les types et les formes des grains de pollen ont été triés et caractérisés.

Nous avons utilisé également des clés de détermination morphologiques du pollen en suivant l'exemple de «**Erdtman, 1952**» qui a distingué huit classes de formes en fonction du rapport de l'axe polaire (P) et du diamètre équatorial (E). Sur la base de la vue équatoriale, le rapport entre P et E, multiplié par 100, donne une indication précise de la forme du pollen; en conséquence, les types de pollen ont été classés comme indiqué dans le tableau 6.

Pour certains types de grains de pollen, tels que les « pantoporés », pour lesquels il n'est pas possible de distinguer où se trouvent les pôles proximal et distal et, par conséquent, l'axe polaire et le diamètre équatorial, le rapport dimension plus grande / dimension plus petite a été utilisé au lieu de P/E. Les observations ont révélé l'existence de types globulaires sphéroïdaux pantoporés (grains de pollen habituels dans les Amaranthaceae) ainsi que des formes exceptionnelles trouvées dans certains sites de cette étude telles que les formes triangulaires, celles en forme de bateau et la forme sulcate (Figure 5).

Tableau 6. Classes des formes du pollen et relations suggérées entre l'axe polaire (P) et le diamètre équatorial (E) (**Erdtman, 1952**)

Classes des formes de pollen	P/E	100 × P/E
Peroblate	<4/8	<50
Oblate	4/8–6/8	50–75
Suboblate	6/8–7/8	75–88
Spheroïde oblate	7/8–8/8	88–100
Spheroïde prolate	8/8–8/7	100–114
Subprolate	8/7–8/6	114–133
Prolate	8/6–8/4	133–200
Perprolate	>8/4	>200

2. Marquage biochimique

2.1 Matériel végétal

Nous avons prélevé, pour l'étude de la variabilité génétique, des graines appartenant aux plants étudiés des différents sites de ce travail. Un total de 13 accessions a été analysé (tableau 7)

Tableau 7 : Accessions d'*Atriplex* analysées et leurs sites respectifs

site	accessions
1	1 2
2	3 4
3	5 6
4	7 8
5	9 10
6	11 12
7	13

Après la germination, les feuilles des jeunes semis ont été par la suite prélevées pour une analyse électrophorétique.

Deux systèmes isoenzymatiques ont été étudiés il s'agit des estérases (EST) et des glutamates oxaloacétate transaminase (Got).

2.2 Préparation des gels

Les gels de polyacrylamide ont une épaisseur de 1 mm et sont confectionnés à l'aide de 2 plaques de verre de dimension 10 x 10 cm. La partie supérieure du gel, lieu du dépôt des extraits enzymatiques, présente une texture à porosité large (gel de concentration, 5% en polyacrylamide). Ce gel permet de concentrer les extraits avant leur séparation sur le gel à porosité étroite (gel de séparation, 11% en polyacrylamide). La composition des 2 gels d'après **Pasteur et al. (1987)** est résumée comme suit:

Gel de concentration à 5%

Acrylamide-bisacrylamide	0,5ml
Tampon tris-Hcl PH 6,8	1,25ml
Eau distillée	3,25ml
Persulfate d'ammonium 20%	25µl
Temed	4µl

Gel de séparation (migration) à 11%

Acrylamide-bisacrylamide	3,86ml
Tampon Tris Hcl PH 8,8	3,75ml
Eau distillée	7,04ml
Persulfate d'ammonium 20%	20µl
Temed	10µl

2.3 Extraction des isoenzymes

Les extraits sont obtenus à partir des feuilles prélevées après germination des graines dans des boîtes pétri, elles sont découpées et broyées dans un mortier refroidi, à l'aide d'un pilon dans 150µl de solution d'extraction des isoenzymes, cette dernière est décrite dans le tableau suivant :

Tableau 8: Réactifs utilisés pour l'extraction des isoenzymes d'après **Bendiab et al. (1992)**.

Réactif	concentration
Tris	0,5M
Acide ascorbique	0,3M
2-mercaptoéthanol	2%
EDTA	0,01 M
Triton X-100	2,8%
PVP insoluble	10 % (v/v)

Le bleu de bromophénol doit être ajouté pour visualiser le front de migration, et que l'extraction se fait à 4°C afin d'éviter toute dénaturation possible, par ailleurs, l'acide ascorbique et le 2-mercaptoéthanol sont des antioxydants qui empêchent partiellement l'oxydation des phénols en quinones qui peuvent provoquer l'inactivation des enzymes.

Les extraits obtenus sont transvasés dans des tubes Eppendorfs, puis centrifugés pendant 7 minutes à 9000 tours. Après centrifugation, les surnageants sont utilisés pour l'électrophorèse ou peuvent être congelés à -20°C pour un usage ultérieur.

2.4 Préparation des tampons

On prépare la solution mère, qui est composée de 30 g d'Acrylamide, 1,5 g de bisacrylamide et 100 ml d'eau désionisée.

Par la suite, on prépare le gel d'Acrylamide qui est composé de :

10 ml de tris-Borate-EDTA 0,9 M à PH 8,3
36,66 ml de solution mère
3,66 ml de persulfate d'ammonium 10%
0,5 ml de NP Nonidet 1%
100 ml d'eau désionisée
50µl de Temed

2.5 Electrophorèse, coloration et activité enzymatique

Pour l'analyse des deux systèmes isoenzymatiques a savoir : les estérases (EST), et les Glutamate oxaloacétate transaminase (GOT), l'électrophorèse a été réalisée sur des gels de polyacrylamide à 11 %, à 170 V pendant 4 à 5 heures.

Les estérases ont été colorées en utilisant 1% de naphthyl d'acétate comme substrat. Quant aux Glutamates oxaloacétates transaminases, elles ont été dosées en incubant les gels pendant 15 min dans un tampon Tris-Hcl 0,25 M à pH 7,2, contenant 0,026 M d'acide aspartique et 0,07 M d'alpha-cétoglutarique acide.

Les gels ont été rincés à l'eau distillée et incubés, encore une fois, pendant 20 min, dans le même tampon contenant 0,2% (p / v) de Fast Blue BB. Les gels sont ensuite lavés, fixés dans 7% d'acide acétique et immédiatement photographié.

2.6 Révélation des enzymes

A la fin de la migration, on obtient des zymogrammes présentant des bandes à différents niveaux correspondant à la position des allèles à des locus précis. L'interprétation de ces bandes permettra ainsi de déterminer le génotype des individus analysés.

2.7 Interprétation

Pour chaque zymogramme électrophorétique, l'intensité des bandes polymorphes obtenues est appréciée sur le gel à l'œil nu et elle est estimée en 1 pour la présence et en 0 pour l'absence.

2.8 Statistiques

Les traitements statistiques ainsi que les graphiques de l'ensemble des résultats obtenus ont été réalisés avec EXCEL STAT 2014.

Chapitre III

Résultats & Discussion

1. Analyse de la diversité foliaire

1.1 Morphologie des feuilles dans les différents sites d'étude

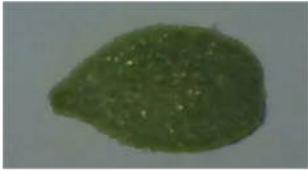
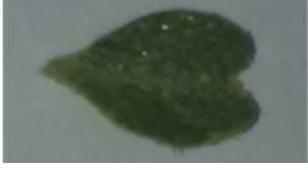
Nous avons analysé la morphologie des feuilles appartenant aux différentes populations d'*Atriplex halimus* des différents sites étudiés, nous avons mentionné les formes rencontrées chez chaque plant de chaque site. 10 plants de chaque site ont été étudiés en tout.

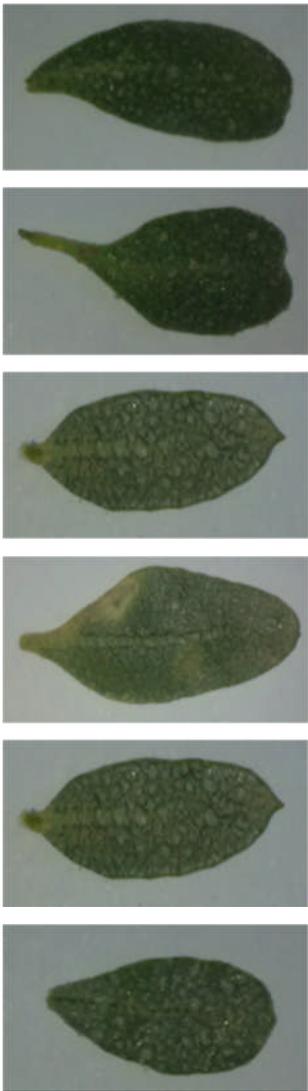
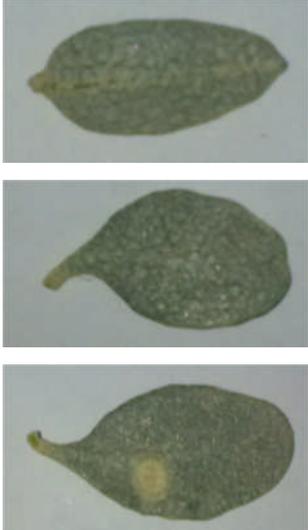
1.1.1 Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site 1 « Terre Khoulif »

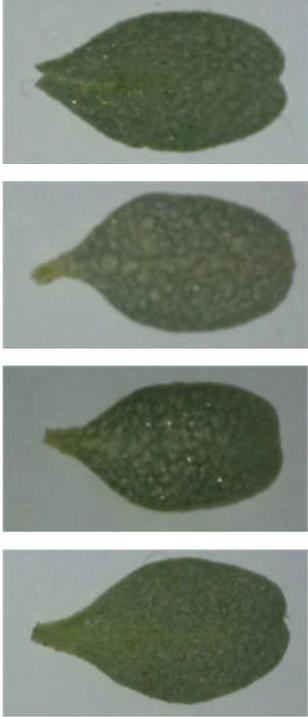
Les feuilles des plantes d'harroche halime de ce site se caractérisent par une importante variabilité foliaire quant à la forme du limbe et du sommet. Nous avons enregistré plusieurs formes nettement différentes. Le tableau ci-dessous présente les formes observées chez 10 plants échantillonnés à partir du site 1.

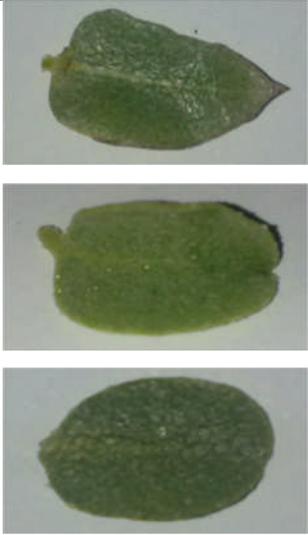
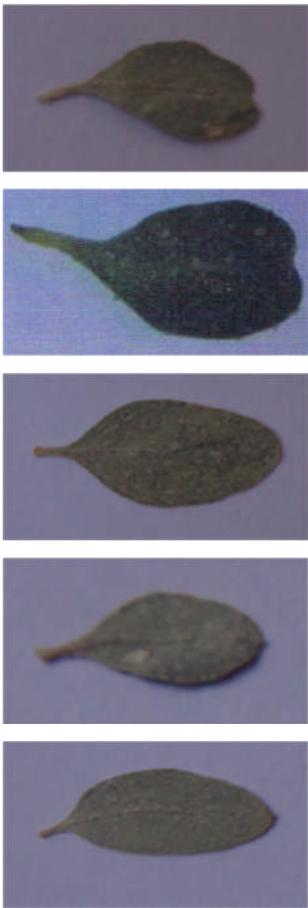
Tableau 9: différentes formes des feuilles d'*A. halimus* enregistrées au site1 (Terre khoulif)

Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
Plant 1	Oblongue	
	Obovale à sommet échancré	
	Obcordée	
	Falciforme asymétrique sommet acuminé	
	Lancéolée à sommet mucroné	

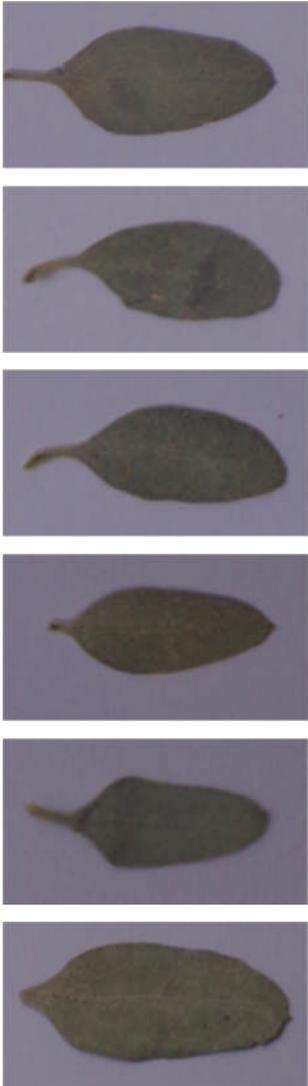
Plant 2	Obovale asymétrique à sommet émarginé	
	Spatulée	
	Oblongue asymétrique à sommet émarginé	
	Obcordée légèrement asymétrique	
	Obcordée à sommet échancré	
	Spatulée avec un sommet légèrement émarginé	
	Obovale à sommet échancré	

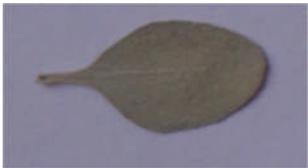
<p>Plant 3</p>	<p>Spatulée asymétrique</p> <p>Obcordée asymétrique</p> <p>Oblongue sommet mucroné</p> <p>Rhomboidale à sommet arrondi</p> <p>Lancéolée avec sommet mucroné</p> <p>Oblancéolée</p>	
<p>Plant 4</p>	<p>Lancéolée sommet acuminé</p> <p>Obovale asymétrique</p> <p>Obovale sommet arrondi</p>	

<p>Plant 4 (suite)</p>	<p>Obovale sommet émarginé</p> <p>Orbiculaire sommet arrondi</p> <p>Oblongue</p> <p>Ovale avec sommet émarginé</p>	
<p>Plant 5</p>	<p>Oblongue légèrement hastée sommet émarginé</p> <p>Deltoïde à sommet acuminé vagué</p> <p>Oblongue légèrement hastée</p> <p>Elliptique avec sommet pointu</p> <p>Oblongue sommet arrondi</p>	

<p>Plant 5 (suite)</p>	<p>Elliptique légèrement hastée avec sommet mucroné</p> <p>Oblongue avec sommet émarginé</p> <p>Ovale</p>	
<p>Plant 6</p>	<p>Obovale asymétrique à sommet émarginé</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Obovale</p> <p>Lancéolée</p>	

<p>Plant 7</p>	<p>Deltoïde légèrement hastée</p>	
	<p>Rhomboidale sommet apiculé</p>	
	<p>Elliptique à sommet acuminé</p>	
	<p>Ovale avec sommet légèrement émarginé</p>	
	<p>Elliptique avec sommet mucroné</p>	
	<p>Ovale</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>Oblongue à sommet émarginé</p>	
	<p>Oblancéolée légèrement asymétrique</p>	
	<p>Obovale à sommet légèrement acuminé</p>	

<p>Plant 8 (suite)</p>	<p>Obovale légèrement hastée</p> <p>Oblongue</p>	
<p>Plant 9</p>	<p>Elliptique à sommet mucroné</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p> <p>Obovale légèrement asymétrique</p> <p>Lancéolée à sommet mucroné</p> <p>Lancéolée</p> <p>Oblongue</p>	

Plant 10	Orbiculaire légèrement hastée	
	Hastée avec un sommet obtus	
	Obovale	
	Pénnatifide	
	lancéolée à base deltoïde inversée	
	Oblongue asymétrique dentée	
	Ovale légèrement asymétrique	
	Ovale	

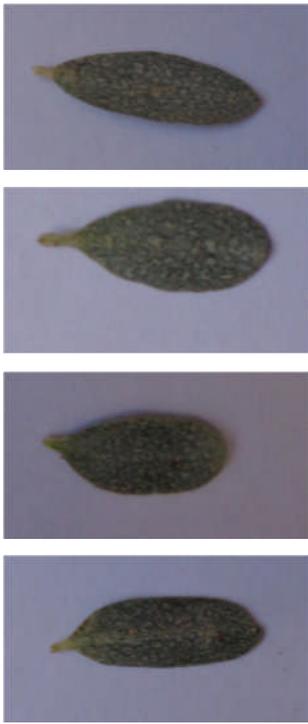
1.1.2 Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site 2 (El Kssar)

Nous avons enregistré des formes très variables dans ce site d'étude. Elles sont représentées dans le tableau ci-après.

Tableau 10 : différentes formes des feuilles d'*A. halimus* apparues au niveau du site 2

Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
Plant 1	Elliptique	
	Lancéolée	
	Obovale à sommet légèrement mucroné	
	Obovale	

Plant 2	Lancéolée Asymétrique	
	Oblongue à sommet vagué	
	Oblancéolée	
	Oblancéolée légèrement asymétrique à sommet émarginé	
	Oblongue asymétrique dentée	
Plant 3	Oblancéolée	
	Ovale	
	Obovale avec sommet mucroné	
	Oblongue sommet arrondi	
	Obovale sommet arrondi	

<p>Plant 4</p>	<p>Oblancéolee sommet légèrement acuminé</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Oblongue</p> <p>Oblongue avec sommet acuminé</p>	
<p>Plant 5</p>	<p>Oblongue</p> <p>Obovale sommet légèrement mucroné</p> <p>Obovale sommet arrondi</p> <p>Obovale légèrement asymétrique</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique avec sommet émarginé</p>	

<p>Plant 6</p>	<p>Linéaire</p> <p>Linéaire avec 2 dents et un sommet pointu</p> <p>Linéaire vaguée</p> <p>Oblancéolée</p>	
<p>Plant 7</p>	<p>Linéaire</p> <p>Lancéolée</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Oblancéolée sommet légèrement acuminé</p>	

<p>Plant 7 (suite)</p>	<p>Ovale</p> <p>lancéolée asymétrique</p> <p>Obovale</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>linéaire</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique</p> <p>Obovale</p> <p>Obovale à sommet arrondi</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Ovale</p>	

Plant 9	Lancéolée	
	Oblancéolée sommet légèrement acuminé	
	Oblancéolée	
	Obovale	
	Obovale asymétrique sommet émarginé	
	Ovale	
	Lancéolée à sommet pointu	
	Oblancéolée légèrement asymétrique	
Plant 10	Obovale	

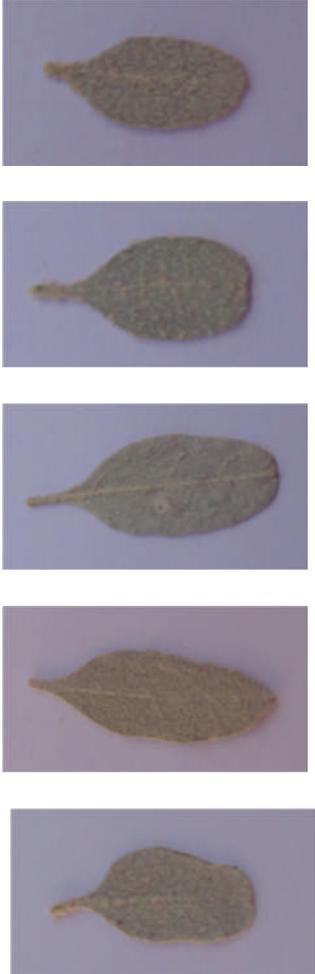
Plant 10 (suite)	Oblancéolée	
	Lancéolée à sommet mucroné	
	Linéaire vaguée	

1.1.3 Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au Site 3 (Usine Milka)

Les résultats correspondants aux échantillons prélevés des sites appartenant à la zone 3 montrent une importante dissimilarité morphologique. Les formes des feuilles enregistrées dans cette zone sont représentées au tableau ci-dessous :

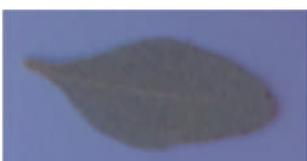
Tableau 11: différentes formes des feuilles d'*A. halimus* apparues exclusivement dans le site3

Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
Plant 1	Asymétrique avec un sommet obtus Ovale légèrement asymétrique Elliptique	

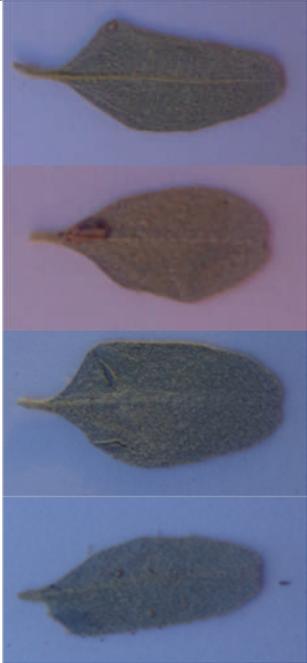
<p>Plant 1 (Suite)</p>	<p>Elliptique vaguée</p> <p>Hastée avec sommet obtus</p> <p>Obcordée</p> <p>Hastée</p>	
<p>Plant 2</p>	<p>Ovale</p> <p>Ovale avec sommet légèrement émarginé</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Lancéolée</p> <p>Obovale asymétrique</p>	

Plant 3	Hastée deltoïde à sommet pointu	
	Ovale	
	Obovale	
	Ovale légèrement asymétrique	
	Elliptique	
	Orbiculaire	
	Asymétrique	

Plant 4	Oblancéolée	
	Asymétrique	
	Oblancéolée légèrement asymétrique	
	Ovale à sommet légèrement émarginé	
	Oblongue à sommet arrondi	
	Obovale avec sommet légèrement mucroné	
Plant 5	Elliptique avec sommet mucroné	
	Oblancéolée légèrement asymétrique	

<p>Plant 5 (suite)</p>	<p>Rhomboidale avec sommets apiculés</p> <p>Oblongue à sommets émarginés</p> <p>Obcordée légèrement asymétrique</p> <p>Orbécordée</p>	   
<p>Plant 6</p>	<p>Oblongue</p> <p>Ovale</p> <p>Asymétrique</p> <p>Rhomboidale avec sommets apiculés</p> <p>Obcordée</p>	    

<p>Plant 6 (suite)</p>	<p>Ovale légèrement asymétrique</p>	
<p>Plant 7</p>	<p>Obovale à sommet échancré</p> <p>Obovale à sommet émarginé</p> <p>Asymétrique avec sommet obtus</p> <p>Rhomboidale à sommet arrondi</p> <p>Spatulée</p> <p>Obcordée</p> <p>Obovale asymétrique</p> <p>Ovale avec sommet légèrement émarginé</p> <p>Obovale légèrement hastée</p>	

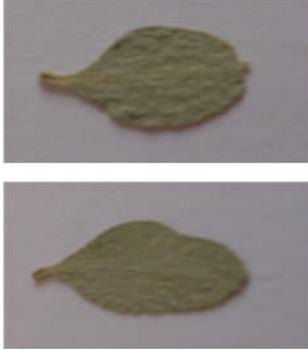
<p>Plant 8</p>	<p>Hastée avec sommet obtus</p> <p>Spatulée</p> <p>Oblongue légèrement hastée avec sommet émarginé</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p>	
<p>Plant 9</p>	<p>Obovale</p> <p>Ovale</p> <p>Spatulée asymétrique</p> <p>lancéolée avec sommet acuminé</p>	

<p>Plant 10</p>	<p>ovale</p> <p>Elliptique dentée</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p>	
------------------------	--	---

1.1.4. Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site 4 « Ain Zarroug »

Les résultats correspondants aux échantillons prélevés du site 4 montrent une variabilité morphologique intéressante. Ces formes sont représentées au tableau qui suit :

Tableau 12 : différentes formes des feuilles d'*A. halimus* apparues exclusivement dans la zone 4

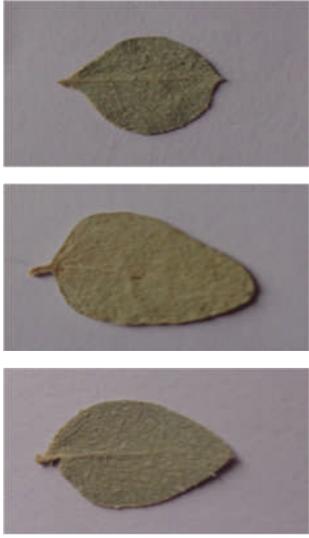
Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
<p>Plant 1</p>	<p>Obovale à sommet mucroné</p> <p>Obovale asymétrique</p>	

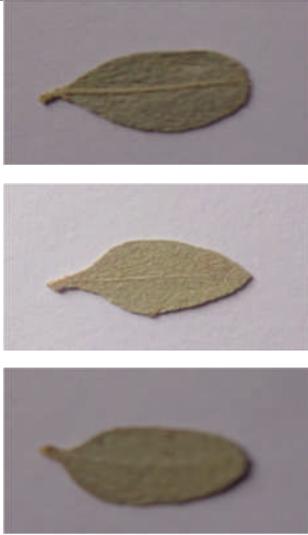
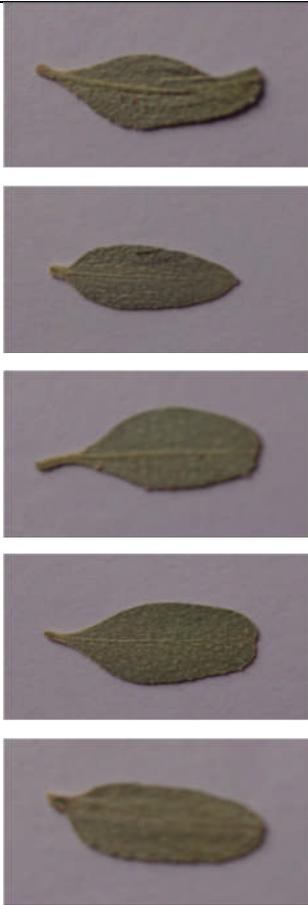
Plant 1(suite)	Obovale légèrement hastée	
	Rhomboidale à sommet apiculé	
	Obovale à sommet échancré	
	Falciforme asymétrique sommet acuminé	
	Hastée à sommet obtus	
	Oblancéolée	
	Asymétrique avec sommet obtus	
	Orbiculaire légèrement hastée	

Plant 2	Ovale sommet émarginé	
	Lancéolée sommet légèrement mucroné	
	Lancéolée asymétrique	
	Oblongue légèrement hastée	
	Deltoïde légèrement hastée	
	Obovale asymétrique avec un sommet émarginé	
	Oblancéolée	
	Obovale avec sommet émarginé	
Plant 3	Asymétrique sommet obtus	

<p>Plant 3 (suite)</p>	<p>Obovale avec sommet échancré</p>	
	<p>Ovale avec sommet émarginé</p>	
	<p>Oblongue</p>	
	<p>Asymétrique</p>	
	<p>Ovale</p>	
<p>Plant 4</p>	<p>Lancéolée asymétrique</p>	
	<p>Rhomboidale avec sommet apiculé</p>	
	<p>Lancéolée avec sommet mucroné</p>	
	<p>Ovale avec sommet émarginé</p>	
	<p>Spatulée</p>	

<p>Plant 5</p>	<p>Obcordée asymétrique</p> <p>Elliptique</p> <p>Lancéolée</p> <p>Obovale légèrement hastée</p>	
<p>Plant 6</p>	<p>Elliptique légèrement asymétrique</p> <p>Obovale</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Obovale avec sommet émarginé</p>	

<p>Plant 7</p>	<p>Obcordée</p> <p>Lancéolée asymétrique</p> <p>Lancéolée</p> <p>Rhomboidale avec un sommet apiculé</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>Obovale avec sommet légèrement acuminé</p> <p>Elliptique</p> <p>Obovale avec sommet mucroné</p>	
<p>Plant 9</p>	<p>Oblongue légèrement asymétrique</p>	

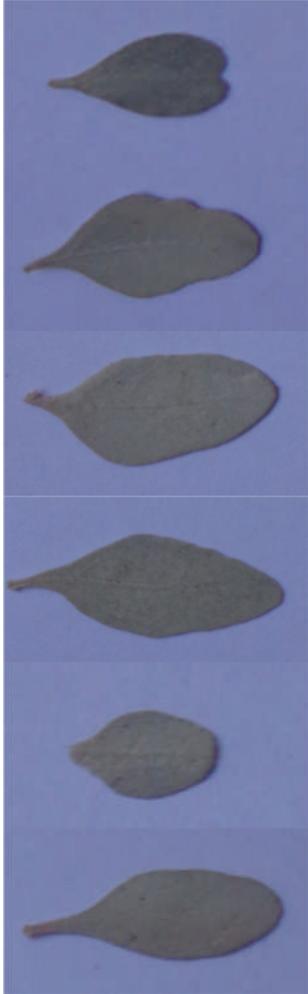
<p>Plant 9 (suite)</p>	<p>Obovale avec sommet arrondi</p> <p>Lancéolée avec sommet pointu</p> <p>Oblongue</p>	
<p>Plant 10</p>	<p>Lancéolée asymétrique</p> <p>Lancéolée avec sommet mucroné</p> <p>Obovale</p> <p>Obovale avec sommet émarginé</p> <p>Oblongue</p>	

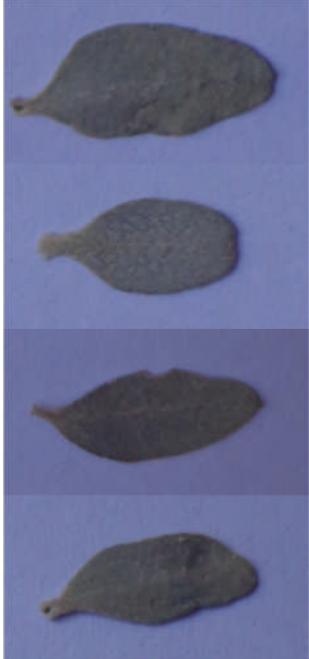
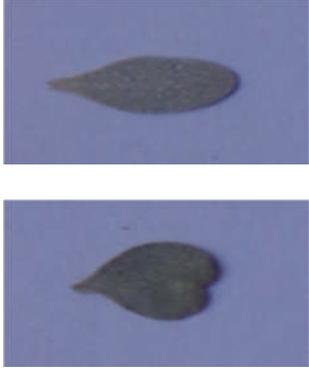
1.1.5. Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site 5 « Route de Bekkaria »

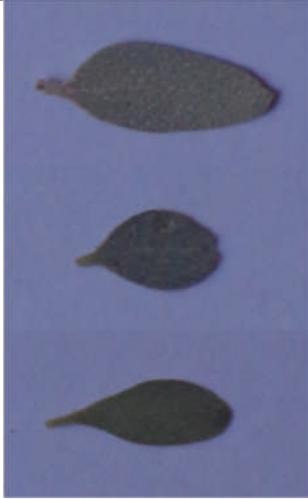
A l'instar des exemples précédents, les échantillons prélevés du cinquième site, montrent une grande variabilité morphologique.

Les formes enregistrées dans cette zone sont représentées au tableau qui suit :

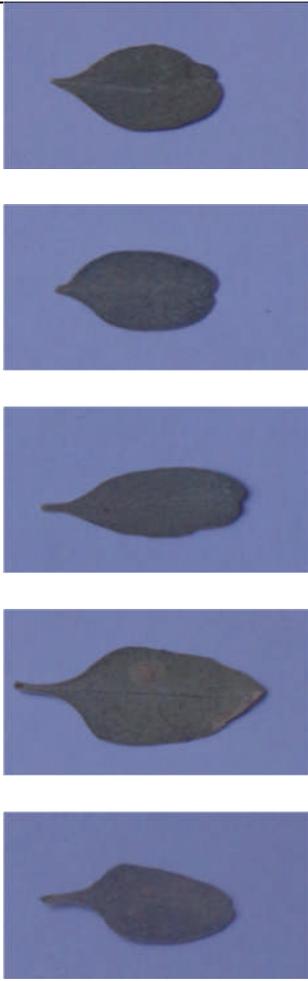
Tableau 13 : différentes formes des feuilles d'*A. halimus* apparues chez les accessions du site 5

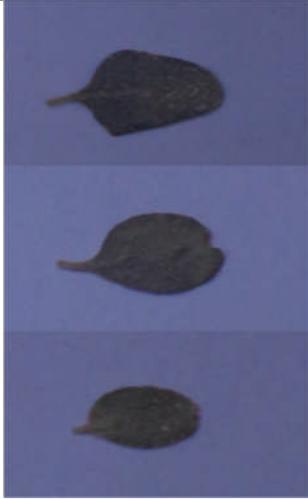
Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
Plant 1	<p>Oblongue</p> <p>elliptique vaguée</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p> <p>Rhomboïdale</p> <p>ovale</p> <p>Oblancéolée</p>	
Plant 2	<p>Oblancéolée</p> <p>Obovale asymétrique</p> <p>Lancéolée asymétrique</p>	

<p>Plant 2 (suite)</p>	<p>Obovale avec sommet émarginé</p> <p>Orbiculaire</p> <p>Lancéolée avec sommet mucroné</p>	
<p>Plant 3</p>	<p>Elliptique vaguée</p> <p>Ovale avec sommet légèrement émarginé</p> <p>Elliptique avec sommet pointu</p> <p>Asymétrique</p>	
<p>Plant 4</p>	<p>Linéaire</p> <p>Obcordée</p>	

<p>Plant 4 (suite)</p>	<p>Lancéolée avec sommet mucroné</p> <p>Ovale avec sommet émarginé</p> <p>Oblancéolée</p>	
<p>Plant 5</p>	<p>Obovale asymétrique</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Obcordée</p> <p>Falciforme asymétrique sommet acuminé</p> <p>Ovale avec sommet émarginé</p> <p>Rhomboïdale</p> <p>Spatulée</p>	

<p>Plant 6</p>	<p>Oblancéolée</p> <p>Lancéolée</p> <p>Oblongue légèrement hastée</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique avec sommet émarginé</p>	
<p>Plant 7</p>	<p>Lancéolée avec sommet obtus</p> <p>Hastée avec sommet obtus</p> <p>Deltoïde légèrement hastée</p> <p>Hastée</p> <p>Elliptique</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>Lancéolée</p>	

<p>Plant 8 (suite)</p>	<p>Oblongue sommet arrondi</p> <p>Obovale sommet arrondi</p> <p>Oblongue asymétrique sommet émarginé</p> <p>Obovale asymétrique</p>	
<p>Plant 9</p>	<p>Ovale légèrement asymétrique</p> <p>Obovale sommet émarginé</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique avec sommet émarginé</p> <p>Elliptique sommet pointu</p> <p>Lancéolée asymétrique</p>	

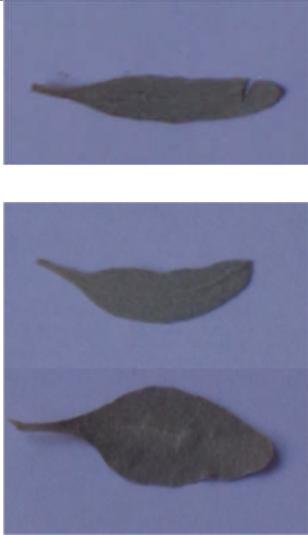
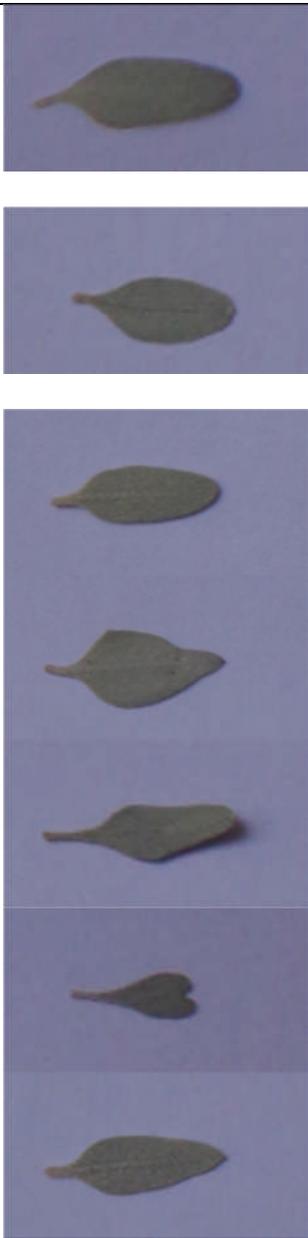
<p>Plant 9 (suite)</p>	<p>Hastée à sommet arrondi</p> <p>Obcordée</p> <p>Ovale</p>	
<p>Plant 10</p>	<p>Oblongue avec sommet émarginé</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique à sommet émarginé</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique</p> <p>Obovale légèrement asymétrique</p>	

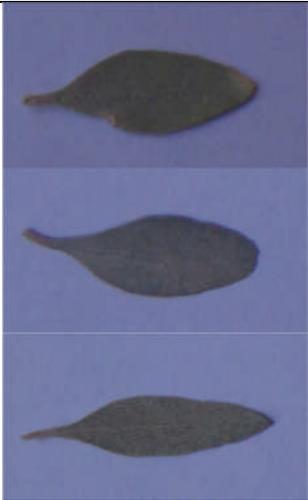
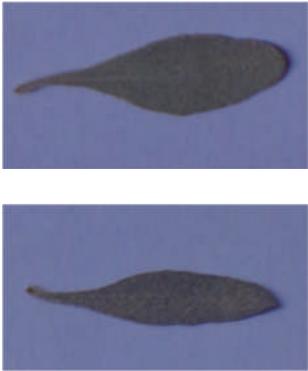
1.1.6. Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site 6 « Merdja »

Les feuilles observées du site 6 ne dérogent pas à la règle, elles sont également caractérisées par une intéressante diversité représentée au tableau 14:

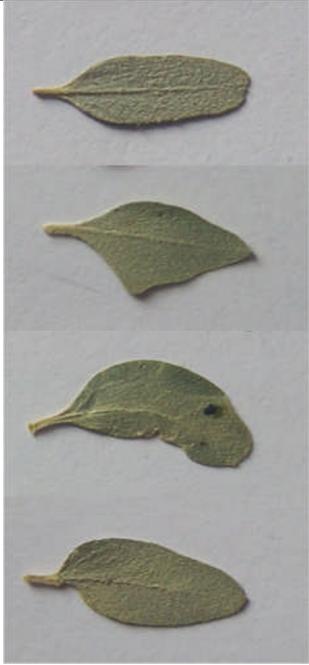
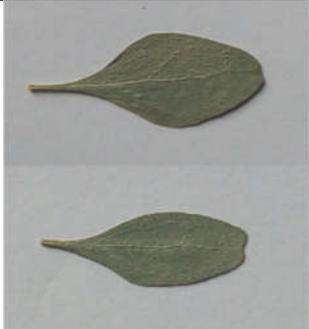
Tableau 14: Différentes formes des feuilles d'*A. halimus* observées dans le site 6

Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
<p style="text-align: center;">Plant 1</p>	Rhomboidale	
	Elliptique avec un sommet aigu	
	Oblancéolée	
	Lancéolée avec sommet pointu	
	Oblancéolée légèrement asymétrique	
	Linéaire	
<p style="text-align: center;">Plant 2</p>	Rhomboidale	
	Obcordée	

<p>Plant 2 (suite)</p>	<p>Linéaire</p> <p>Falciforme asymétrique sommet acuminé</p> <p>Rhomboidale à sommet arrondi</p>	
<p>Plant 3</p>	<p>Elliptique</p> <p>Ovale</p> <p>Oblongue</p> <p>hastée</p> <p>Oblongue légèrement hastée</p> <p>Obcordée</p> <p>Lancéolée à sommet pointu</p>	

<p>Plant 3(Suite)</p>	<p>Obovale asymétrique à sommet émarginé</p>	
<p>Plant 4</p>	<p>Rhomboïdale Obovale sommet arrondi Elliptique sommet pointu</p>	
<p>Plant 5</p>	<p>Oblancéolée Elliptique sommet pointu</p>	
<p>Plant 6</p>	<p>Obovale à sommet émarginé Rhomboïdale Asymétrique</p>	

<p>Plant 6 (suite)</p>	<p>Deltoïde légèrement hastée</p> <p>Oblancéolée</p> <p>Obovale asymétrique</p> <p>Obcordée</p>	
<p>Plant 7</p>	<p>Oblancéolée</p> <p>Lancéolée</p> <p>Obovale sommet arrondi</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>Oblancéolée légèrement asymétrique avec sommet émarginé</p> <p>Lancéolée</p> <p>Oblongue</p>	

<p>Plant 8 (suite)</p>	<p>Obcordée</p> <p>Obovale asymétrique</p> <p>Orbiculaire</p>	
<p>Plant 9</p>	<p>Oblongue</p> <p>Deltoïde légèrement hastée</p> <p>Asymétrique</p> <p>Obovale asymétrique</p>	
<p>Plant 10</p>	<p>Rhomboïdale</p> <p>Obovale à sommet émarginé</p> <p>Rhomboïdale à sommet</p>	

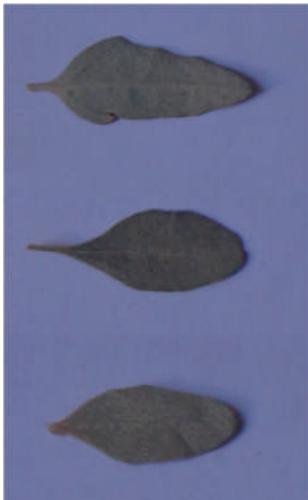
Plant 10 (suite)	arrondi	
	Elliptique	
	Lancéolée asymétrique	

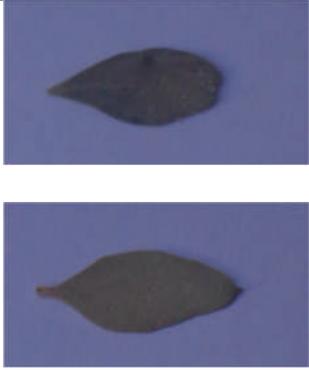
1.1.7. Morphologie foliaire des populations d'*Atriplex halimus* appartenant au site7 « Aéroport »

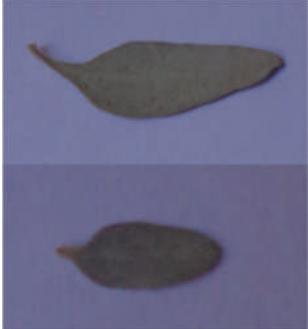
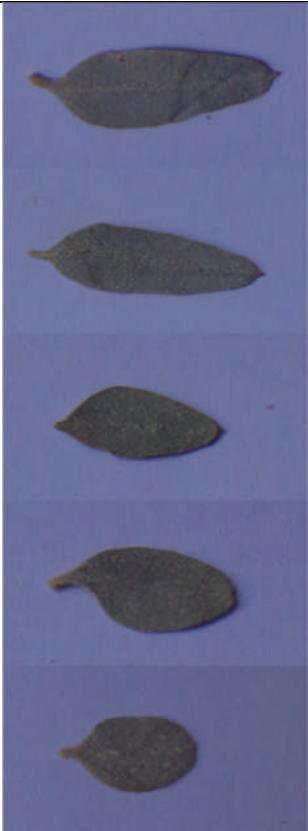
Les feuilles issues des plants appartenant à ce site sont caractérisées, à l’instar de celles observées dans les autres sites de cette étude, par une importante diversité morphologique.

Les feuilles sont représentées au tableau qui suit :

Tableau 15 : différentes formes des feuilles d’*A. halimus* apparues exclusivement dans la zone 7

Numéro de plant	Formes des feuilles	Feuilles
Plant 1	Hastée deltoïde sommet pointu Ovale Obovale sommet arrondi	

<p>Plant 1 (Suite)</p>	<p>Oblancéolée</p> <p>Obovale sommet légèrement mucroné</p>	
<p>Plant 2</p>	<p>Oblancéolée</p> <p>Rhomboidale avec sommet apiculé</p> <p>Oblancéolée légèrement asymétrique</p> <p>Obovale</p>	
<p>Plant 3</p>	<p>Obovale asymétrique</p> <p>Elliptique sommet mucroné</p> <p>Obovale légèrement asymétrique</p>	

<p>Plant 4</p>	<p>Lancéolée</p>	
<p>Plant 4(suite)</p>	<p>Elliptique Obovale sommet arrondi</p>	
<p>Plant 5</p>	<p>Obovale a sommet mucroné Lancéolée avec sommet acuminé Obovale légèrement hastée Obovale asymétrique sommet émarginé Orbiculaire</p>	

<p>Plant 6</p>	<p>Lancéolée avec sommet acuminé</p> <p>Obovale avec sommet légèrement acuminé</p> <p>Obovale asymétrique</p>	
<p>Plant 7</p>	<p>Lancéolée avec sommet acuminé</p> <p>Lancéolée sommet pointu</p> <p>Obovale à sommet mucroné</p> <p>Oblongue légèrement asymétrique</p>	
<p>Plant 8</p>	<p>Spatulée</p> <p>Obovale</p>	

<p>Plant 9</p>	<p>Linéaire</p> <p>Spatulée</p> <p>Obovale</p>	
<p>Plant 10</p>	<p>Oblongue</p> <p>Obovale</p> <p>Spatulée</p> <p>Obovale légèrement hastée</p>	

1.2 Interprétation des résultats

L'ensemble des résultats obtenus montrent que les feuilles d'*A.halimus* analysées ont une importante variabilité foliaire. Nous avons recensé 16 différentes formes au niveau de l'ensemble des sites étudiés ainsi que des taux de polymorphismes intra-plants, inter-plants et intra-sites très significatifs. Les résultats de chaque site sont donnés comme suit :

- **Site 1(Terre khoulif)** : au niveau de ce site, nous avons enregistré différentes formes de feuilles telles que : oblongues, falciformes, spatulées, lancéolées, deltoïdes,

pénatifide...etc. Où les taux de polymorphismes sont représentés dans le tableau suivant :

Tableau 16: Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 1

plants	polymorphisme intra-plants
1	8,33%
2	11,66%
3	10%
4	11,66%
5	13,33%
6	8,33%
7	10%
8	8,33%
9	10%
10	13,33%
Polymorphisme inter-plants : 10,49%	

- **Site 2 (El kssar) :** une variabilité foliaire importante a été noté au niveau de ce site, où des formes à l’instar des elliptiques, obovales, oblongues asymétriques ont été enregistrées, le tableau suivant montre les taux de polymorphismes enregistrés

Tableau 17: Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 2

plants	polymorphisme intra-plants
1	6,66%
2	8,33%
3	8,33%
4	6,66%
5	8,33%
6	6,66%
7	11,66%
8	10%
9	13,33%
10	6,66%
Polymorphisme inter-plants : 8,66%	

- **Site 3 (Usine Milka) :** Des formes telles que ovale, hastée, oblancéolée asymétrique ...etc ont été enregistrés ; les taux de polymorphisme sont représentés dans le tableau qui suit :

Tableau 18: Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 3

plants	polymorphisme intra-plants
1	11,66%
2	8,33%
3	11,66%
4	10%
5	10%
6	10%
7	13,33%
8	8,33%
9	6,66%
10	5%
Polymorphisme inter-plants : 10,33%	

- **Site 4 (Ain Zerroug) :** Ce site à l’instar des autres est caractérisé par une grande variabilité foliaire, des formes comme orbiculaire légèrement hastée, falciforme, oblongue ont été enregistrés

Tableau 19 : Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 4

plants	polymorphisme intra-plants
1	16,66%
2	13,33%
3	10%
4	8,33%
5	6,66%
6	6,66%
7	6,66%
8	5%
9	6,66%
10	8,33%
Polymorphisme inter-plants : 8,82%	

- **Site 5 (Route de Bekkaria) :** Des formes à l’instar de Rhomboïdale, elliptique vaguée, linéaire, obcordée...etc., ont été enregistrées au niveau de ce site.

Tableau 20: Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau du site 5

plants	polymorphisme intra-plants
1	10%
2	10%
3	6,66%
4	8,33%
5	11,66%
6	6,66%
7	8,33%
8	8,33%
9	13,33%
10	6,66%
Polymorphisme inter-plants : 8,99%	

- **Site 6 (Merdja) :** Différentes formes foliaires ont été observées au niveau de ce site, parmi elles : lancéolée à sommet pointu, deltoïde légèrement hastée, rhomboïdale à sommet arrondi, orbiculaire...etc.

Tableau 21 : Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 6

plants	polymorphisme intra-plants
1	10%
2	8,33%
3	13,33%
4	5%
5	3,33%
6	11,66%
7	5%
8	10%
9	6,66%
10	8,33%
Polymorphisme inter-plants : 8,16%	

- **Site 7 (Aéroport) :** Comme les sites étudiés précédemment, les plants échantillonnés du site 7 sont caractérisés par une importante variabilité foliaire, où des formes comme : rhomboïdale à sommet apiculé, elliptique à sommet mucroné, spatulée, linéaire...etc ont été observées

Les différents taux de polymorphisme intra-plants ainsi que celui du polymorphisme inter-plants ont été signalés dans le tableau qui suit

Tableau 22 : Taux de polymorphisme intra-plants et inter-plants au niveau su site 7

plants	polymorphisme intra-plants
1	8,33%
2	6,66%
3	5%
4	5%
5	8,33%
6	5%
7	6,66%
8	3,33%
9	5%
10	6,66%
Polymorphisme inter-plants : 5,99%	

A la lumière de ces résultats, nous avons pu constater que le plus haut taux de polymorphisme intra-plant a été enregistré au niveau du plant 1 du site 4 qui correspond à 16,66%, tandis que le taux le moins élevé est de 3,33% noté au niveau des plants 5 et 8 appartenant respectivement aux sites 6 et 7. Ces taux ont été calculé par rapport au nombre de clé de détermination morphologique des feuilles simples (60 clés). Ces résultats ont été évoqués par (**Ozenda .1983 ; kinet et al., 1998**), qui parlent d'un polymorphisme existant au niveau d'un même plant.

Il est à noter que le site 1 présente la plus élevée variabilité inter-plant (10,49%), suivi par le site 3 avec un polymorphisme inter-plant de 10,33% ; tandis que le site 7 présente la valeur la moins élevée avec 5,99%. Nous avons ainsi pu calculer le taux de polymorphisme intra-sites qui est de 8,77%. Ces résultats témoignent des grandes variabilités foliaires au sein du même plant et du même site.

Par ailleurs, signalons que les formes pénnatifides et elliptiques dentées, exceptionnelles chez *Atriplex halimus*, ont été rencontré dans ce travail : la première au niveau du plant 10 du site 1 et la seconde sur le plant 10 du site 3.

La pénnatifide a été signalé par (**de Monnet., 1805 ; de Candolle 1849**) elle est caractérisée par un limbe très denté avec l'impression d'être déchiré au bord. Ces deux auteurs citent également les formes deltoïdes, ovales, oblongues et oblancéolées.

D'un autre côté, plusieurs formes des limbes foliaires enregistrés dans cette étude, ont été signalées dans divers travaux tel que ceux de **Rameau et al. (2008)**, qui parlent de forme ovale, obovale, rhomboïdale, ceux de **Maire (1962)**, qui a observé des formes rhomboïdales, hastées et lancéolées. Et aussi ceux de **Rossen et Sarruzin (1809)**, **Mulas et Mulas (2004)** et

Jéhan (1851) citant respectivement des formes deltoïdes, elliptique et linéaire (chez *A. littoralis*).

1.2.1 Occurrences spatiales et distribution

La fréquence d'occurrence par site d'étude variait entre 0 et 35,71% (Figure 4). Les formes de feuilles les plus communes étaient les ovales, lancéolées, oblongues, obovales, oblancéolées, et elliptiques.

Le taux le plus élevé a été noté au niveau du site 7 où la forme obovale a atteint 35,71%, cette forme a également enregistré les valeurs élevées de 20,58% et 20,51% respectivement au niveau des sites 2 et 4. Par ailleurs, la forme oblancéolée au site 2 a enregistré un taux de 26,47%.

Les valeurs les plus faibles de la fréquence d'occurrence de ces formes ont été observées au niveau de tous les sites de cette étude, à l'instar de la forme hastée qui a enregistré les taux de 2,17%, 2,27% et 2,56% respectivement aux sites 1,6 et 4, ainsi que la forme orbiculaire avec les taux : 2,32%, 2,56%, 2,27% et 2,08% respectivement au niveau des sites 5, 4,6 et 3.

la même chose concernant la forme falciforme avec les taux 2,32%, 2,56%, 2,27% et 2,17% aux sites 5,4,6 et 1.

Par ailleurs, la forme la moins fréquente de toute, à savoir la pénnatifide qui a été uniquement observée au niveau du site 1 a enregistré un taux de 2,17%.

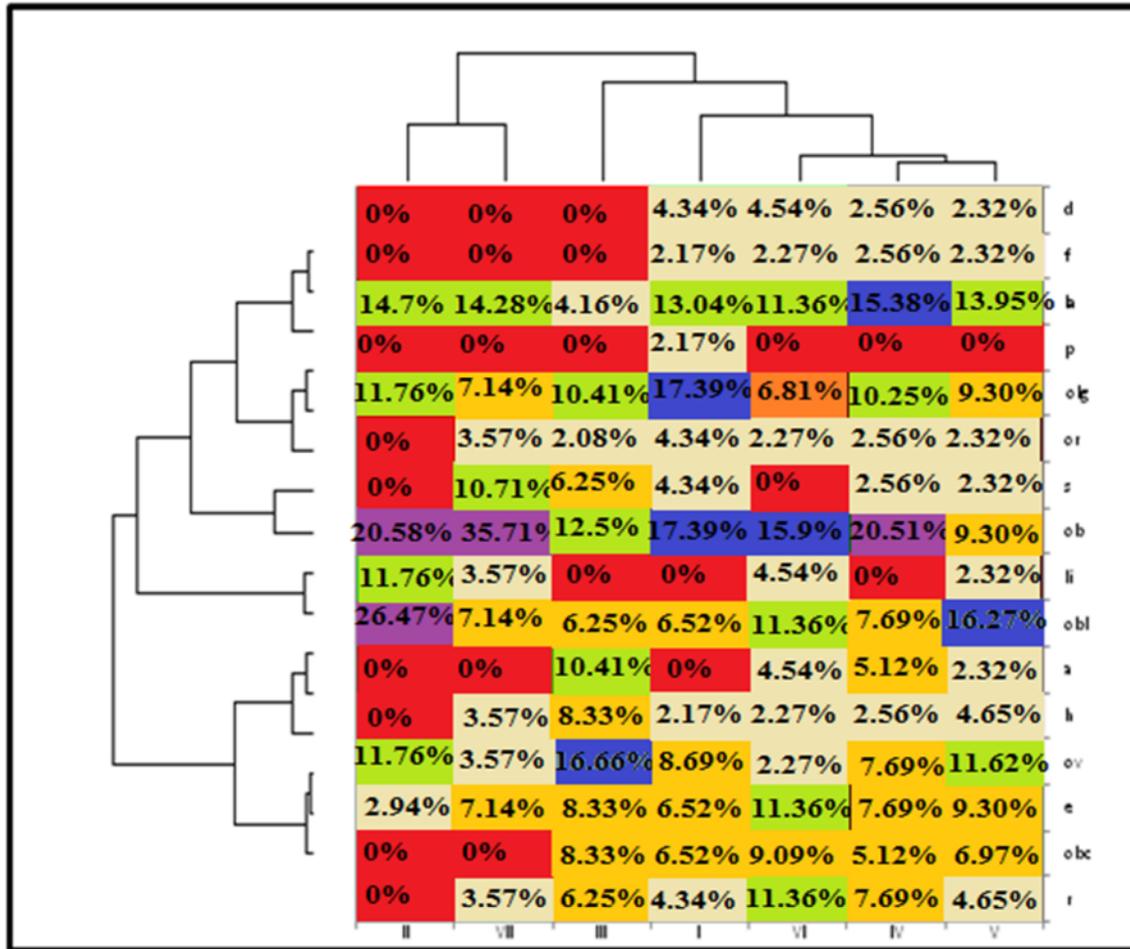


Figure 4. Heatmap avec analyse de regroupement bidirectionnelle des formes des *Atriplex halimus* collectés dans les sept sites de la région d'étude avec : (d : deltoïde ; f : falciforme ; b : obovale ; p : pénnatifide ; r : rhomboidale ; or : orbiculaire ; s : spatulée ; ob : oblongue ; li : linéaire ; obl : oblancéolée ; a : asymétrique ; h : hastée ; ov : ovale ; e : elliptique ; obc : obcordée ; l : lancéolée).

1.2.2 Formes caractéristiques des feuilles des sites étudiés

L'analyse factorielle des correspondances (AFC), a déterminé les formes de feuilles caractéristiques et communes des différents sites étudiés (Figure 5). Les deux axes de l'AC ont capturé 62,09% de la variance totale. Les formes ovales, obovales, oblancéolées, oblongues, lancéolées et elliptiques constituent un groupe qui caractérise tous les sites d'étude, où les formes ovales et obovales ont respectivement été enregistrées le plus au niveau des sites 3 et 7, tandis que les oblancéolées, oblongues, lancéolées et elliptiques au niveau des sites 5, 2 et 3. Par ailleurs, les formes falciformes et deltoïdes constituent un groupe caractérisant les sites : 1, 4, 5 et 6 ; quant aux formes obcordées et spatulées elles ont en commun leur apparition au sites 1, 3, 4 et 5, quoique la première a été également notée au site 6 et la seconde au site 7.

La forme pénnatifide, forme à elle seule, un groupe unique puisque elle n'a été enregistrée qu'au niveau du site 1.

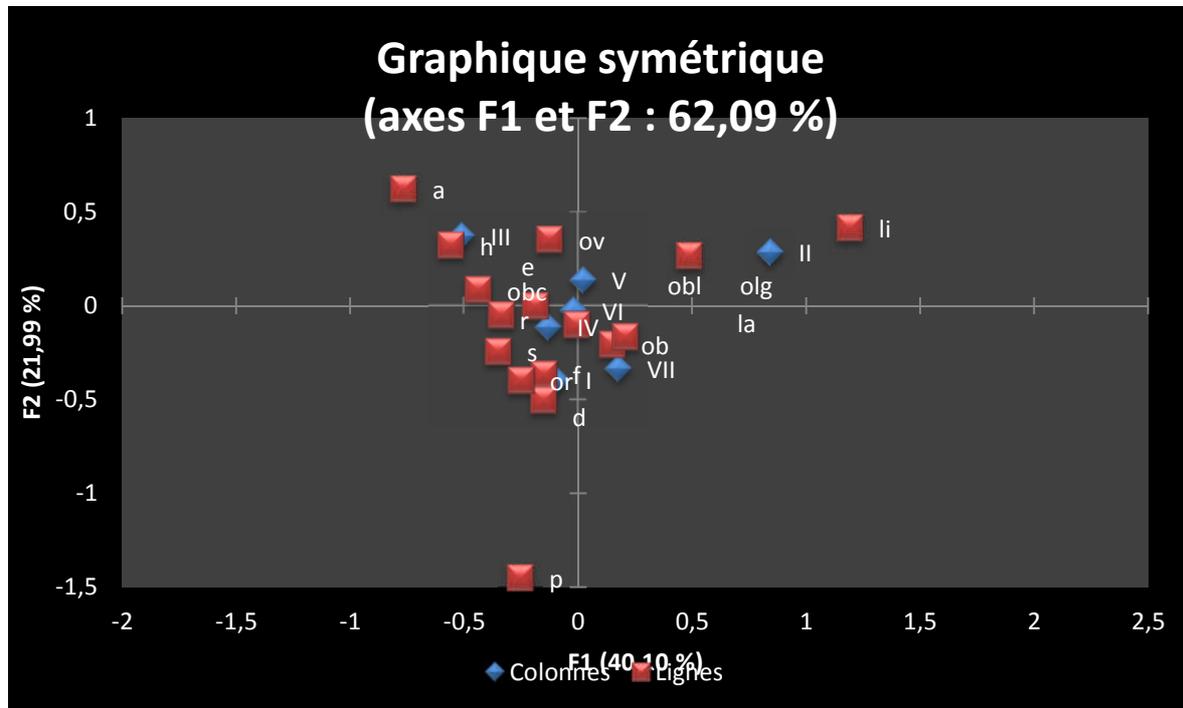


Figure 5. Analyse factorielle des correspondances (AFC) montrant la distribution des formes des feuilles d'*Atriplex halimus* parmi les sept sites étudiés.

1.2.3 Analyse de similitude

Sur la base de la matrice de proximité phi de Pearson, 17 comparaisons par paires sur 21 ont révélé une forte similitude (> 50%) figure 6. Les similitudes les plus élevées (0,8629) ont été observées pour les paires I et IV, celles qui ont la similitude (0,8025) ont été observées pour les paires VI et VI ; La plus faible similitude entre les sites a été enregistrée entre les paires II et III avec 0,31.

Variables	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	1	0,5961	0,5012	0,8629	0,6559	0,5906	0,7122
II	0,5961	1	0,3100	0,6368	0,7929	0,5716	0,6008
III	0,5012	0,3100	1	0,5545	0,5199	0,3116	0,3690
IV	0,8629	0,6368	0,5545	1	0,6975	0,8025	0,8277
V	0,6559	0,7929	0,5199	0,6975	1	0,6511	0,4198
VI	0,5906	0,5716	0,3116	0,8025	0,6511	1	0,6117
VII	0,7122	0,6008	0,3690	0,8277	0,4198	0,6117	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Figure 6 : Matrice de proximité (Phi de Pearson) des sites étudiés. Les valeurs les plus élevées sont affichées en rouge, et les plus faibles en vert

1.2.4 Construction des dendrogrammes

1.2.4.1 Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiées

L'analyse du dendrogramme (figure 7) révèle qu'au seuil de 41,86% ce dernier est constitué de 9 groupes distincts :

Le premier est composé de deux sous-groupes, où l'un est constitué des accessions 45 et 52 au seuil de similarité 68,35% qui sont rejoint par l'accession 1 à 66,66%, tandis que l'autre composé de 3 et 37 qui sont similaires à 81%, et rejoignent les accessions précédentes au seuil de similarité 57,45%.

Le deuxième groupe est également composé de deux sous-groupes ; où le premier avec 26 et 27 similaires à 74,63% et le second avec 56 et 62 (81%) rejoint par l'accession 31 à 68,18%.

Comme les deux groupes précédents le groupe 3 est composé par deux sous-groupes : le premier formé par les accessions 28 et 70 (91,6%) qui sont joints par 2 à 83,43% ; tandis que le deuxième sous-groupe affiche une similarité de 91,6 % pour 68 et 69.

Concernant le groupe 4, il est formé par un premier sous-groupe où les accessions 4 et 10 sont similaires à 88,22%, et un deuxième sous-groupe avec 42 et 65 similaires à 91,6%, ces deux dernières accessions sont rejointes par 66 à 83,33%. Le cinquième groupe forme un premier sous-groupe avec les accessions 17 et 20 (92,81%) et un second où les accessions 19 et 22 sont similaires à 100%. Le sixième groupe composé également de deux sous-groupes avec un premier constitué de 12 et 46 similaires à 100% qui le forment avec l'accession 6 au seuil de similarité 91,6%, tandis que le second sous-groupe formé pour sa part de 39, 40,48, 67(similaires à 100%) et 9 au seuil 91,6%.

Le groupe 7, avec un premier sous-groupe composé de 8 et 15 qui sont similaires à 100% ainsi que de 14 et 50 similaires également à cette valeur, ces 4 accessions se rejoignent à 91,6%, le deuxième sous-groupe est caractérisé par un taux de 92,81% pour 13 et 24.

Le huitième groupe quant à lui est formé des accessions 30 et 41 au seuil de similarité 85,62%, et qui sont rejoint par l'accession 7 au seuil 72,36% ainsi que de 36 et 55 à 89,34% qui sont rejoint par 25 à 70,9% formant ainsi le premier sous-groupe, le second sous-groupe est formé avec 15 et 51 à 78,03%.

Le dernier groupe est composé d'un premier sous-groupe où les accessions 11 et 64 similaires à 100% forment un premier bloc avec 35 à 81%, tandis que les accessions 54 et 60 en forment un second à 91,6%, par ailleurs le deuxième sous-groupe constitué par un premier

assemblage avec 21 et 43 à 85,62% rejoint au même temps par 23 à 77,24%, et un second avec 49 et 53 à 87,3 % lié à l'accession 47 à 67,89%.

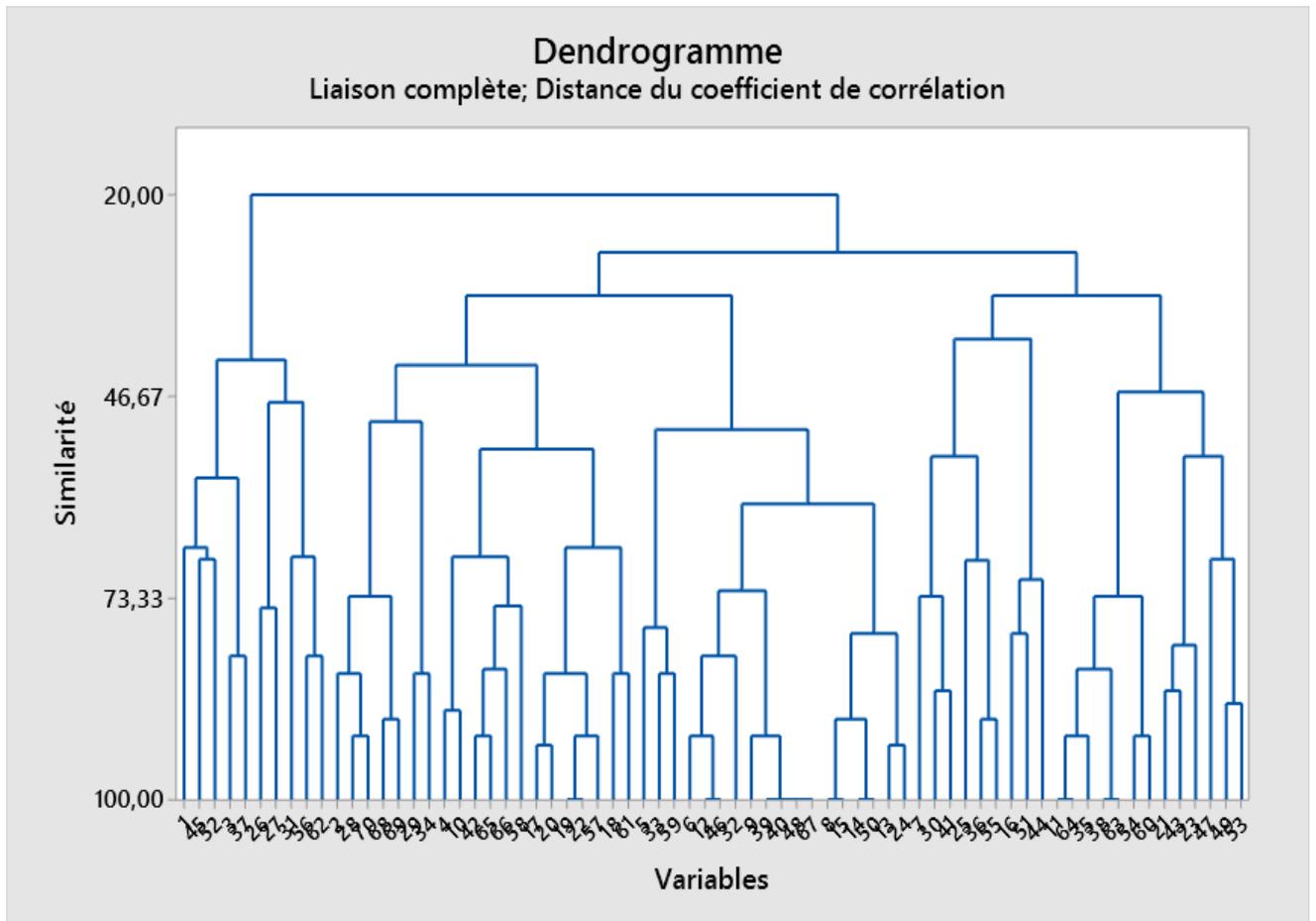


Figure 7: Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiées et leur regroupement

1.2.4.2 Dendrogramme schématisant le regroupement des sites d'étude

L'analyse du dendrogramme (figure 8) révèle qu'au seuil de 79,52%, ce dernier est constitué de 3 groupes distincts

Le premier groupe composé des sites 1 et 4 similaires à 93,14%, ils sont rejoint par le 7 au seuil de similarité 85,60%, le tout est rejoint par le site 6 à 79,52%

Le second groupe, composé des sites 2 et 5 similaires à 89,64%, tandis que le site 3 rejoint l'ensemble, formant ainsi un troisième groupe à 70,99%.

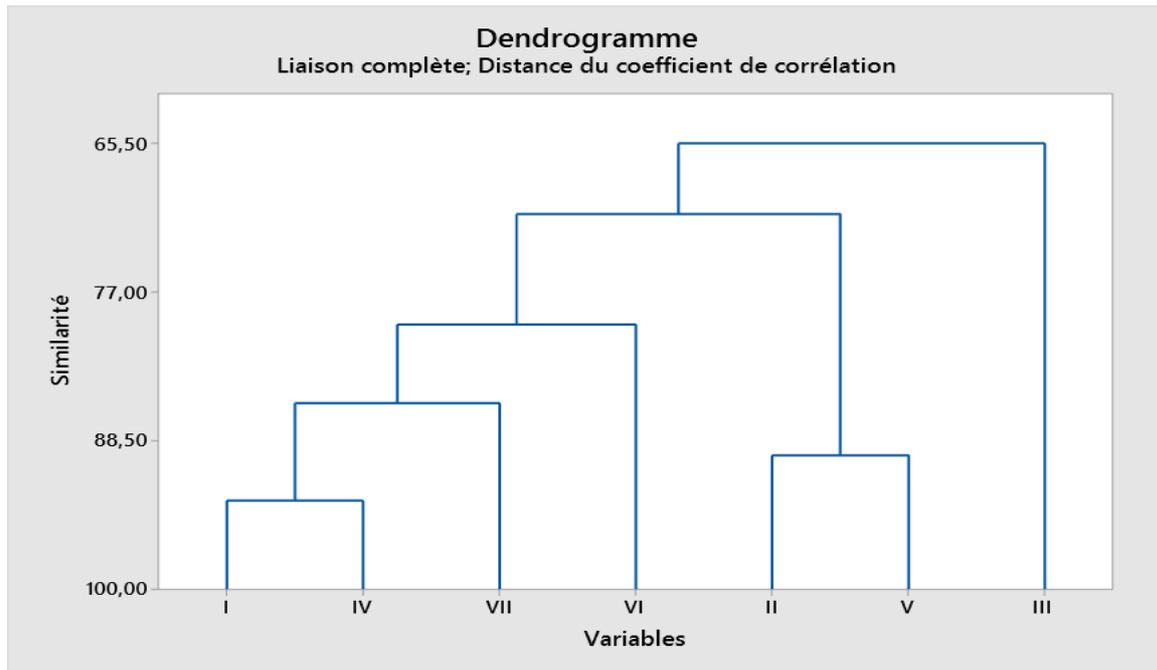


Figure 8 : Dendrogramme schématisant le regroupement des sites d'étude et leur regroupement

1.3. Discussion

Chez les Atriplex, la forme des feuilles est spectaculairement diversifiée, en tant que composant majeur de l'architecture des plantes et interface pour la capture de lumière, échange de gaz et thermorégulation, les contributions potentielles des feuilles à la santé des plantes sont innombrables.

Les formes de feuilles surviennent dans un contexte de développement qui contraint à la fois leur évolution et leur plasticité environnementale. Aucune forme unique ne définit les feuilles d'une plante. D'un côté, la forme de chaque feuille change au fur et à mesure de leur développement. (Chitwood et Sinha., 2016), et d'un autre côté la forme des feuilles peut être influencée par des stress biotiques ou abiotiques. (Tsukaya, 2018).

D'après, (Sugkee et al., 2010), les feuilles lancéolées produisent une meilleure répartition de la lumière et un taux photosynthétiques que les feuilles elliptiques et les feuilles rondes, de leur côté You et al. (1995), stipulent que les feuilles elliptiques et rondes étaient favorables à produire un bon rendement avec une population de plantes à faible densités, tandis que les feuilles lancéolées étaient plus favorables pour des populations de plantes à densité élevée.

Dans cette partie, nous nous sommes penchés sur les raisons qui ont conduit à l'apparition de ces nombreuses formes qui pourraient aider à l'enrichissement des clés de

détermination ainsi qu'à la compréhension des mécanismes taxinomiques chez l'espèce étudiée.

Nous pensons, par ailleurs, que chaque forme de feuille pourrait jouer un rôle plus ou moins important chez la plante.

1.3.1 Variation du contour

Le contour des feuilles peut être décrit par la courbure, en effet, la plupart des contours des feuilles peuvent être décrits par une courbe lisse si nous omettons l'absence / la présence de digitations / dentelures le long du bord. Cette courbure peut être décrite par une combinaison de sigmoïdes: une courbe pour la moitié apicale et une courbe pour la moitié basale reliée sans ou sans intervalle.

De nombreux caractères taxinomiques de la forme des feuilles peuvent être attribués à la nature de la courbure. La nature de la pointe apicale, qui peut être caudée (à queue), aiguë (pointue), apicu-tardive (effilée à une pointe courte et élancée), acuminée (effilée à une longue pointe), obtuse (émoussée), arrondie ou émarginée (légèrement en retrait), est médiée par des différences de courbure de la moitié supérieure (annexes 2).

Les différences de forme générale, telles que lancéolée, ovale, orbiculaireetc. dépendent également de la courbure.

La nature de la courbure dans les moitiés apicale et basale est généralement différente, l'articulation des moitiés apicale et basale varie également: certaines formes de feuilles semblent être faites par un joint direct entre les deux moitiés, tandis que d'autres ont une partie intermédiaire qui se manifeste par des feuilles oblongues allongées avec des côtés parallèles. D'autres formes de feuilles, telles que réniforme (en forme de rein) et obcordée (en forme de cœur), sont le résultat de combinaisons de courbures différentes dans les moitiés apicale et basale.

1.3.2 Base de développement de la variation du contour des feuilles

Du point de vue de la biologie du développement, la variation du contour des feuilles peut être attribuée à des changements dans l'accélération et la décélération de la prolifération cellulaire des feuilles, Par ailleurs, les contrôles génétiques de l'élongation et de la distribution / prolifération des cellules contribuent au dit développement (**Tsukaya, 2018**).

D'un autre côté, La position de la région méristématique dans le méristème foliaire, est également un facteur important. De nombreux angiospermes ont leur méristème foliaire à la partie basale des feuilles (**Ichihashi et al., 2011 ; Tsukaya, 2014**).

D'après **Tsukaya (2018)**, chez de nombreuses formes de feuilles, la prolifération cellulaire diminue peu de temps après avoir atteint un maximum. Ainsi, la diminution de la prolifération forme la moitié basale de la feuille. Dans certains cas, cependant, comme on le voit dans les feuilles de type oblong, la prolifération cellulaire régulière est maintenue entre les phases d'accélération et de décélération de sorte que la partie intermédiaire entre les sections apicale et basale a des côtés parallèles de largeur égale.

Cette interprétation est basée sur une autre hypothèse qui est l'orientation aléatoire de la division cellulaire dans le méristème foliaire. En effet, **Yin et Tsukaya (2016)** stipulent que les divisions cellulaires majeures dans le méristème de la feuille se produisent au hasard. Par conséquent, la plupart des variations de la forme des feuilles sont attribuables à la position du méristème des feuilles, à l'accélération et à la décélération de la division cellulaire et à la prolifération cellulaire orientée.

1.3.3 Accélération et décélération

Les changements des taux d'accélération / décélération de la prolifération cellulaire peuvent modifier le contour des feuilles. En ce sens, les régulateurs du cycle cellulaire et les gènes liés aux ribosomes peuvent également influencer le contour des feuilles, en effet, les mutants de perte de fonction des protéines ribosomales ont des feuilles avec un sommet pointue (**Byrne., 2009 ; Horiguchi., 2011**), bien que l'accélération ou la décélération de la prolifération cellulaire dans ces mutants n'ont pas été déterminés à ce jour.

D'un autre côté, **Runions et al. (2017)**, ont montré qu'une large gamme de variations de la forme des feuilles pouvait être simulée en considérant les éléments suivants: «le dessin des dentelures, des lobes et / ou des folioles sur le bord des feuilles, le dessin du système vasculaire; et la croissance du limbe couvrant les nervures principales ». Et selon ces mêmes auteurs, on ne sait toujours pas, à l'heure actuelle, si la structuration du système vasculaire joue un rôle important dans la régulation de la forme des feuilles.

1.3.4 Signification adaptative de la variation du contour des feuilles

Certaines variations de contours ont été discutées en termes d'adaptations environnementales, mais la plupart n'ont pas été signalées comme ayant une signification adaptative. Identifier à la fois les mécanismes et les significations adaptatives de la variation du contour des feuilles permettrait à l'avenir de concevoir des formes de feuilles de plantes utiles.

Selon **Tsukaya (2018)**, une base foliaire élancée est nécessaire pour minimiser le chevauchement de la surface foliaire, ce qui est nécessaire pour la photosynthèse si les feuilles sont disposées de manière dense.

Bien entendu, la croissance directionnelle peut changer temporellement et spatialement comme proposé par (Kuchen *et al.*, 2012) avec des études d'imagerie en direct et de simulation informatique.

Plusieurs facteurs contribuant à cette variation ont été révélés, mais la plupart restent inconnus. La signification adaptative du contour des feuilles n'est pas non plus claire, bien que plusieurs hypothèses aient été proposées. La conception future de la forme des feuilles des plantes utiles nécessitera de déterminer à la fois le mécanisme et la signification adaptative de la variation du contour des feuilles.

En guise de conclusion de cette partie nous pouvons mentionner que le contour des feuilles varie considérablement selon les angiospermes, et la plupart des variations impliquent des différences mineures dans la courbure des feuilles. La courbure des feuilles peut être décrite par une combinaison de courbes sigmoïdes: une courbe pour la moitié apicale et une courbe pour la moitié basale reliée à ou sans intervalle. La nature de la courbure marginale dépend de la position du méristème foliaire, de l'accélération et de la décélération de la prolifération cellulaire dans le méristème foliaire et de l'angle de prolifération cellulaire dirigée.

Par conséquent, d'autres études devraient se concentrer sur la façon dont la position du méristème des feuilles est déterminée, quels gènes régulent l'accélération et la décélération de la prolifération cellulaire dans le méristème des feuilles, quels gènes régulent l'angle de prolifération cellulaire dirigée et le rôle du contour des feuilles dans la nature.

2. Analyse de la diversité florale

Dans cette partie nous nous sommes intéressés à l'étude de la diversité des fleurs et des inflorescences des échantillons collectés à partir des différents sites déjà mentionnés.

2.1 Analyse de la diversité des inflorescences

Cette partie des résultats montre quelques exemples sélectionnés de la totalité, certaines sont présentées dans l'annexe 10.

Site 1 : Terre khoulif

Au niveau de ce site, nous avons observé chez certaines inflorescences que l'axe principal se présente comme simplement ramifié, avec uniquement des fleurs mâles sessiles insérées au même niveau, présentant ainsi une forme de cyme qui peut être un "glomérule".

Nous avons également noté la présence de bractées, mais seulement à la base de l'inflorescence (Figure 9A).

Une autre forme d'inflorescences a été observée, où il existe à la fois, de fleurs mâles et femelles. Cette inflorescence est totalement dépourvue de bractées (Figure 9B).

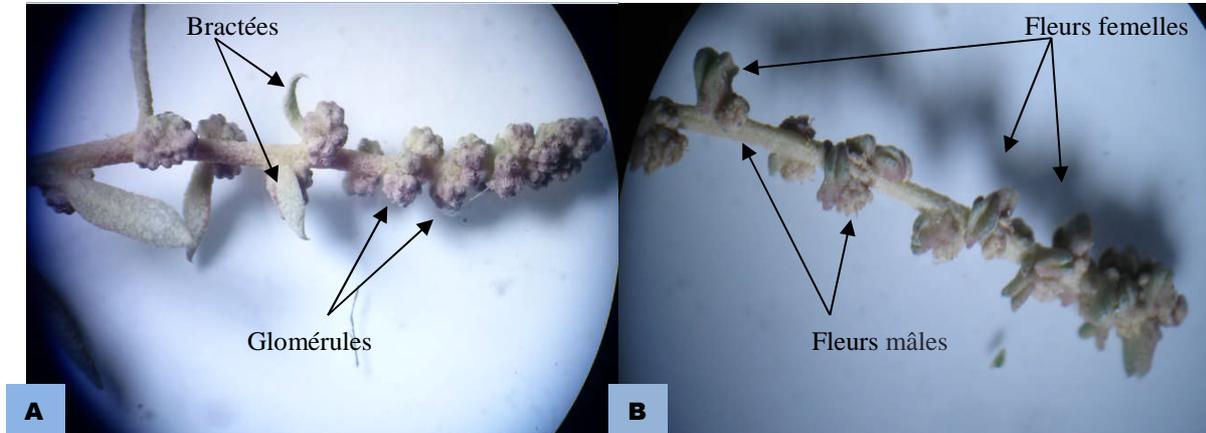


Figure 9: Photos d'inflorescences de plant d'arroche halime (*Atriplex halimus*)
A : inflorescence avec des fleurs mâles uniquement. **B :** inflorescence dépourvue de bractée avec fleurs males et fleurs femelles.

Par ailleurs, il a été noté qu'une inflorescence appartenant à un échantillon du même site se caractérise par sa ramification secondaire, par l'absence de bractées et par ces fleurs unisexuées mâles (Figure 10).

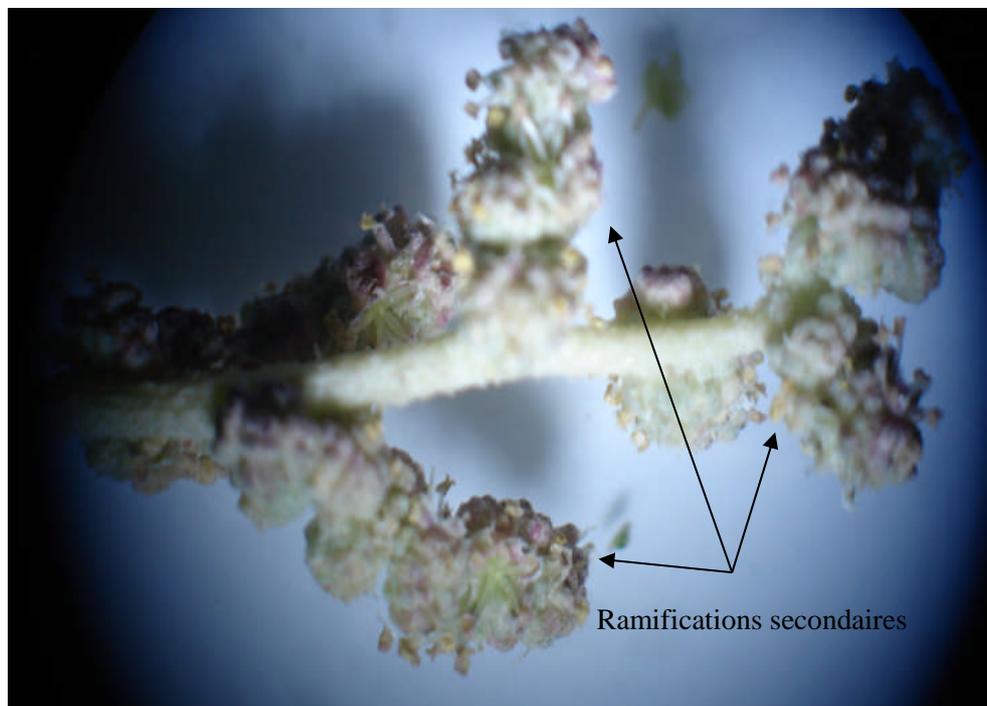


Figure 10: Photos d'inflorescence de plant d'*Atriplex halimus* caractérisée par des ramifications secondaires

Au niveau d'un autre plant du même site, deux différents types d'inflorescences ont été distingués ; à savoir une inflorescence complètement mâle en glomérule et sans bractées (Figure 11 B), et une deuxième en glomérule également, mais composées de fleurs mâles et femelles en même temps. Cette dernière présente un cas où des fleurs mâles et femelles alternent sur l'axe floral (Figure 11A).

Un autre cas a été observé où les fleurs mâles dominent l'inflorescence et quelques fleurs femelles occupent seulement son extrémité à la base (Figure 11C).

Au niveau du même plant un glomérule est remarquable concernant le nombre important de fleurs femelles associées aux mâles d'un côté et la présence d'une bractée, d'autre côté (Figure 11D).

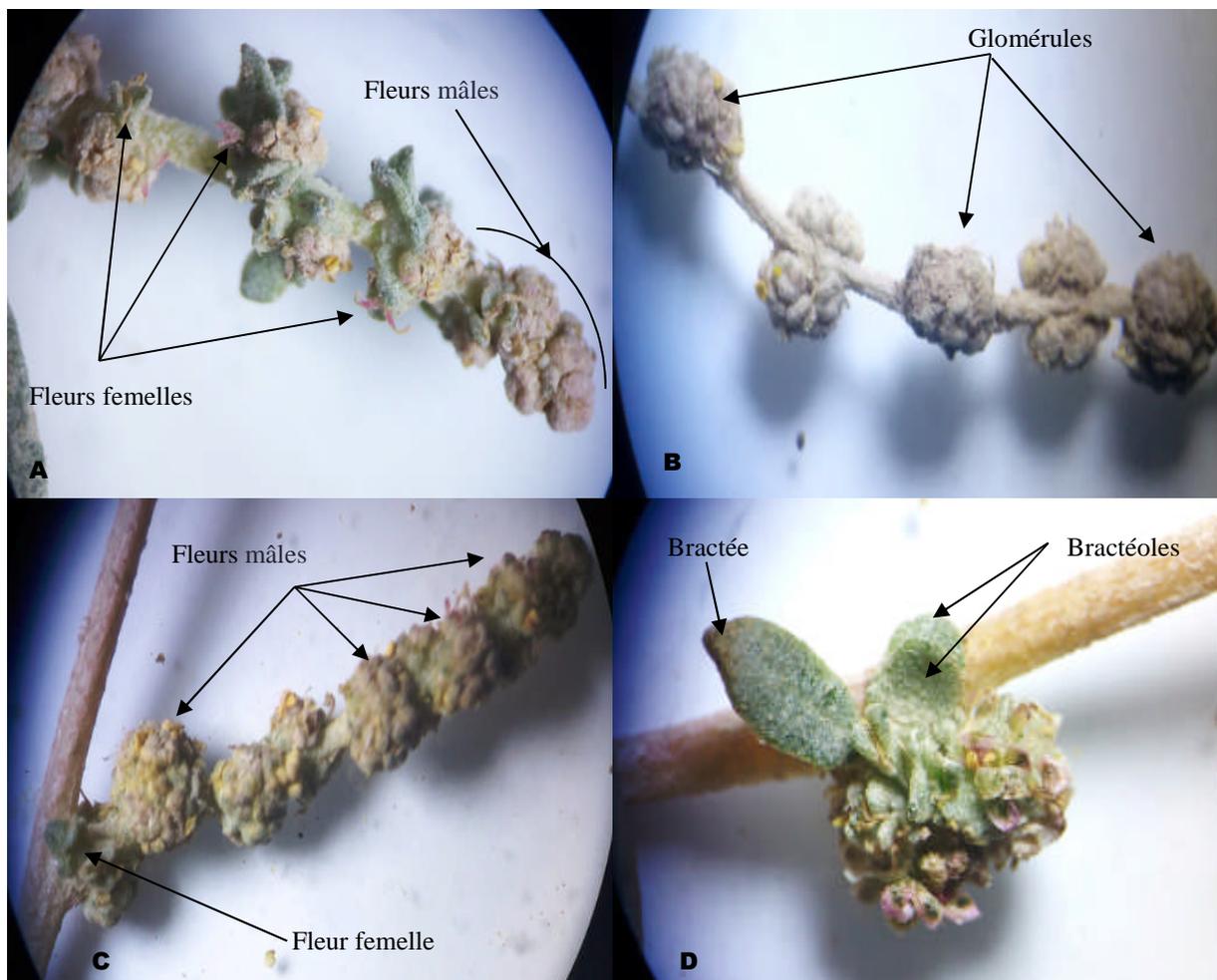


Figure 11 : Inflorescences de plants d'*Atriplex halimus*. **A :** Glomérule composée de fleurs mâles et femelles. **B :** Inflorescence composée uniquement de fleurs mâles. **C :** Inflorescence composée majoritairement de fleurs mâles. **D :** Inflorescence caractérisée par un nombre important de fleurs femelles avec la présence d'une bractée.

Site 2 : El kssar

Les photos A et B affichées dans la figure 12, témoignent d'un important polymorphisme, enregistré au niveau des inflorescences échantillonnées sur ce site, quand à la dominance de sexualité des inflorescences de l'espèce *Atriplex halimus*.

En effet des fleurs mâles sont dominantes sur la première inflorescence tandis que des fleurs femelles, dominant à leurs tours, la deuxième.

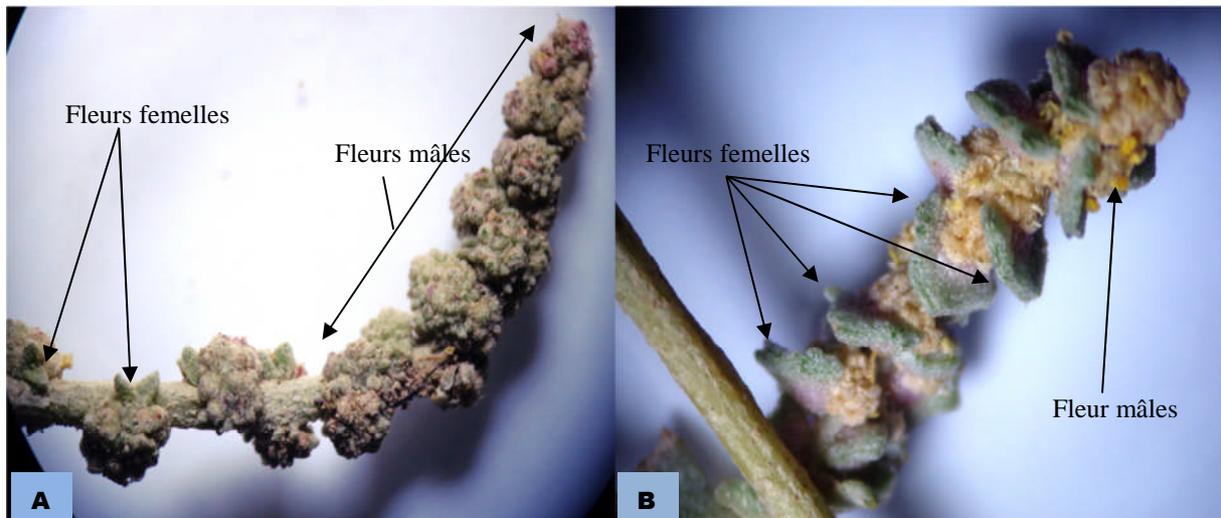


Figure 12: Inflorescences caractérisées par la domination des fleurs mâles dans l'une et des fleurs femelles dans l'autre.

Site 3 : Usine Milka

Au niveau des plants de ce site d'échantillonnage, des cas d'inflorescences, plus au moins, différents ont été observés : notamment une inflorescence, en glomérule, dominée par des fleurs mâles notamment en apex et des fleurs femelles qui sont bien développées.

Ainsi qu'une inflorescence, en glomérule dominée par des fleurs femelles, cette fois, est observée. Un axe floral peu chargé en fleurs est aussi à signaler (Figure 13).

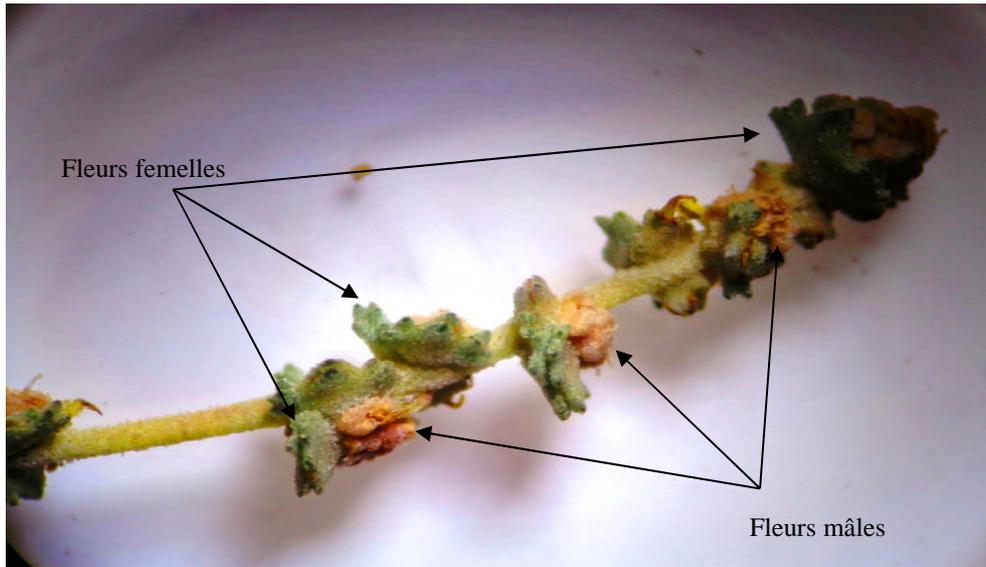


Figure 13 : Inflorescence en glomérule dominée par des fleurs femelles sur un axe floral peu chargé

Une autre inflorescence sans bractées est à mentionner, composée exclusivement de fleurs mâles formant des glomérules. L'ensemble de ces fleurs sont fermées à quelques exceptions où des étamines jaunâtres sont épanouies (Figure 14)

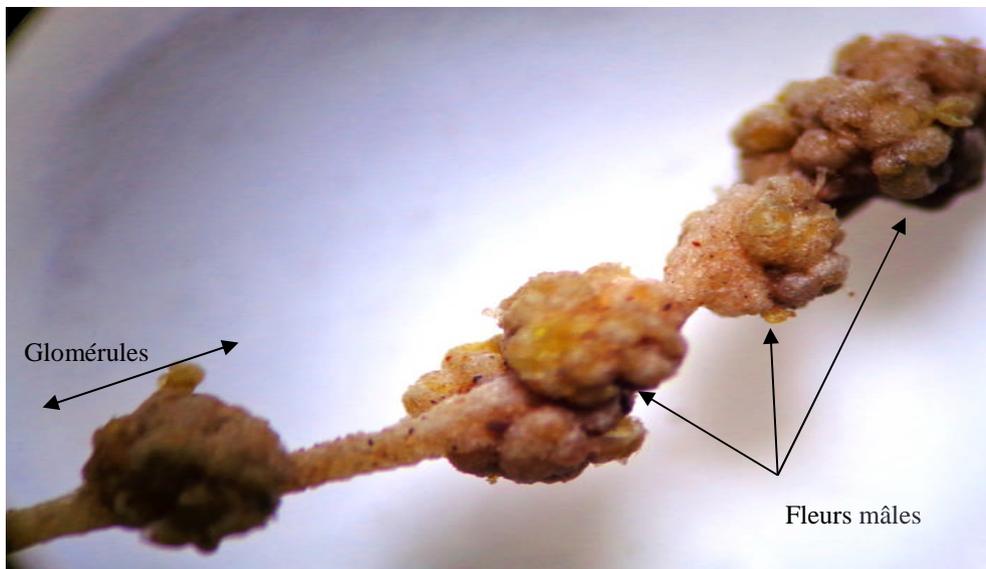


Figure 14 : Inflorescence sans bractées, composée exclusivement de fleurs mâles

Site 4 : Ain zerroug

Nous avons observé sur un plant prélevé sur site de la zone de "Ain Zerroug" des inflorescences ramifiées et portant des fleurs de deux sexes. Une de ces inflorescences est caractérisée par une bractée de forme ovale et de taille supérieure située sur l'apex. Ces deux

caractéristiques différent des cas habituels. Signalons par ailleurs, que les fleurs mâles se regroupent en glomérules où des fleurs femelles uniques sont insérées (Figure 15)

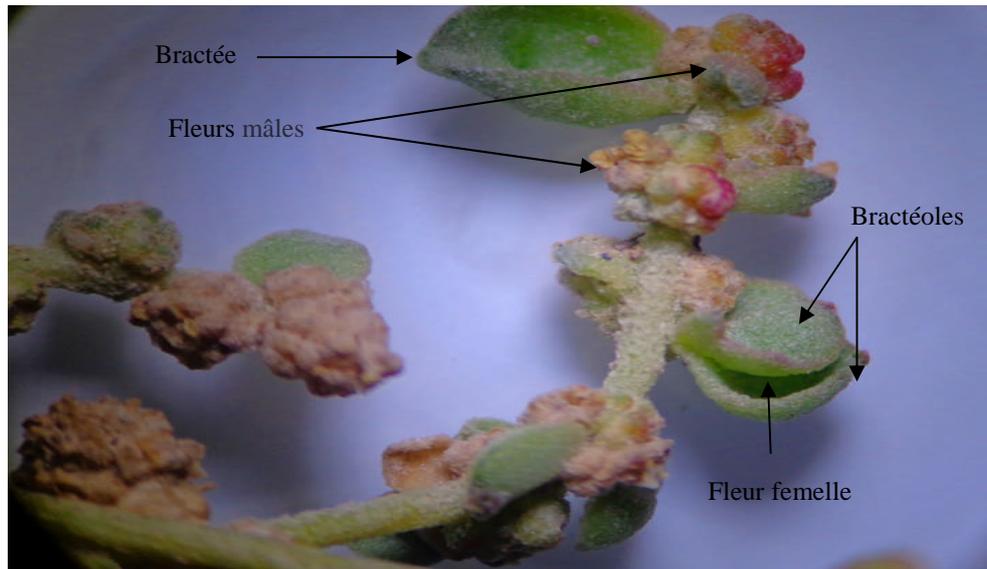


Figure 15 : Inflorescence avec une grande bractée de forme ovale située sur l'apex

L'inflorescence suivante, observée sur un plant du même site, présente un apex chargé de fleurs mâles. Cependant, au niveau de la base peu de fleurs femelles sont insérées avec les glomérules mâles (figure 16)

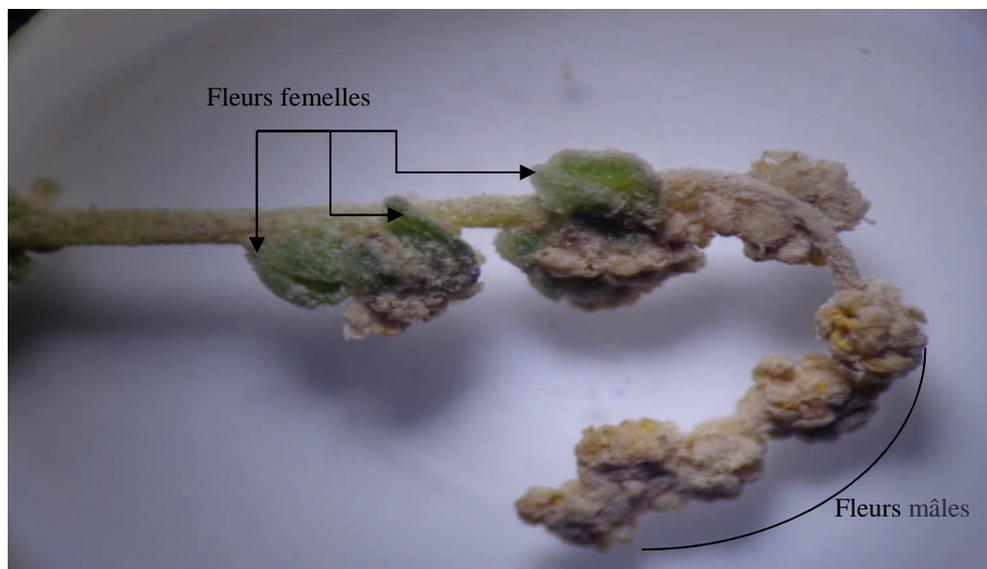


Figure 16: Inflorescence avec un apex chargé de fleurs mâles

La figure ci-dessous présente une inflorescence à base de glomérules qui paraissent différents de ceux observés dans notre travail. En effet, les glomérules de base s'avèrent

superposés avec des fleurs femelles et mâles qui s'alternent. Il apparaît aussi que les fleurs femelles dominent l'ensemble de l'inflorescence surtout l'extrémité (Figure17)

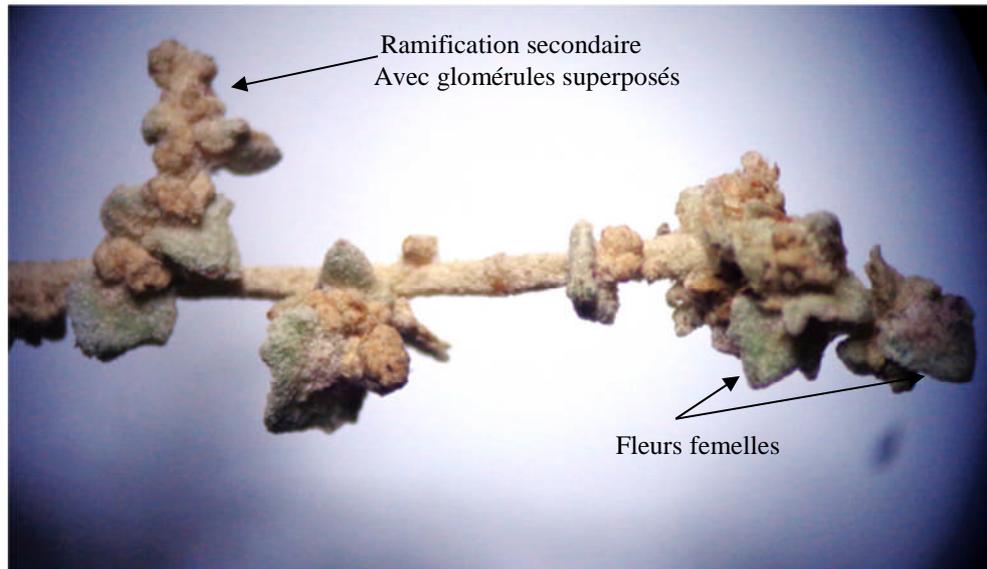


Figure 17 : Inflorescence caractérisée par des glomérules de base superposés avec alternance des fleurs mâles et femelles

Site 5 : Route de Bekkaria

Une inflorescence, plus au moins, exceptionnelle est à signaler chez un des plants étudiés au niveau de ce site. Nous avons observé des glomérules très denses comportant uniquement des fleurs mâles épanouies. Toutefois, une seule fleur femelle s'associe à chaque groupe mâle. Les bractéales des fleurs en question sont réfléchies vers l'arrière ; caractère peu observable dans ce travail (Figure 18)

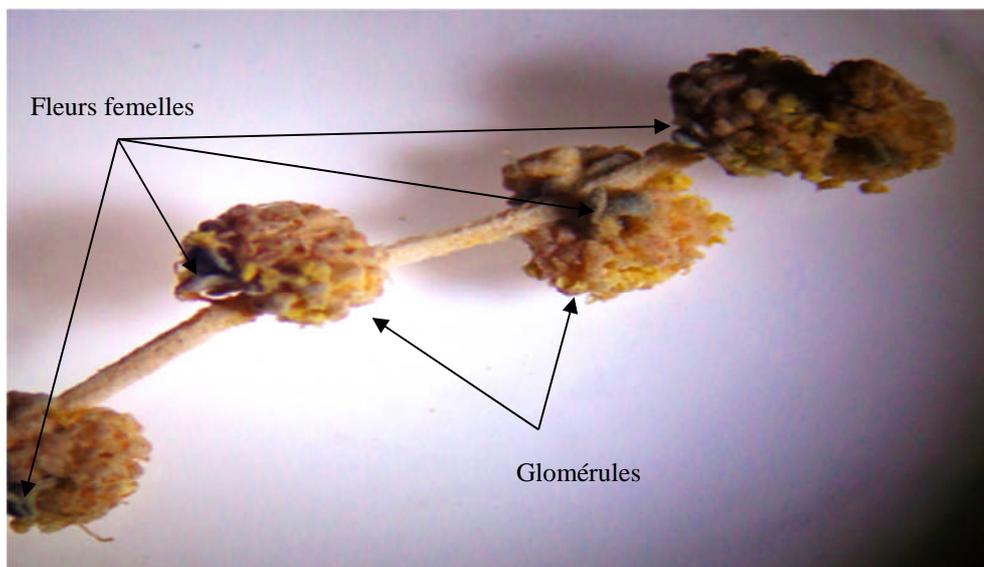


Figure 18: Inflorescence à glomérules à fleurs mâles très denses, avec l'association d'une seule fleur femelle avec chaque groupe

Au niveau du 6ème plant du même site, l'inflorescence paraît être très chargée en fleurs femelles de grande taille et en fleurs mâles bien ouvertes où de nombreuses étamines débordent (Figure19)

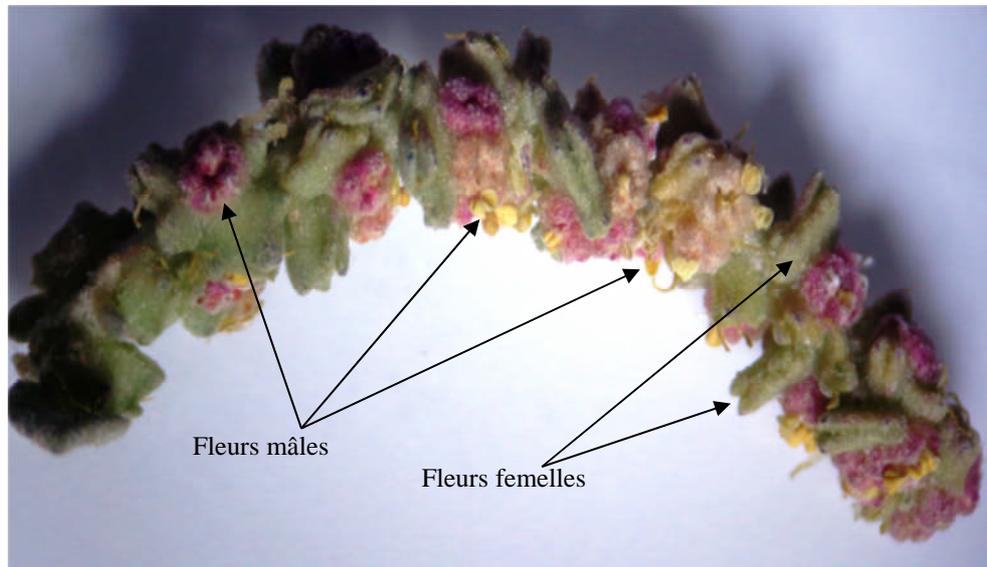


Figure 19 : Inflorescence très chargée en fleurs femelles de grande taille, avec la présence de quelques fleurs mâles

Site 6 : Merdja

L'inflorescence dans la figure ci-dessous est marquée par des fleurs femelles possédant des bractéoles très réduites et des styles très perceptibles. Les fleurs mâles présentent aussi des étamines visibles, notant que la base de cette inflorescence comprend deux bractées (Figure 20)

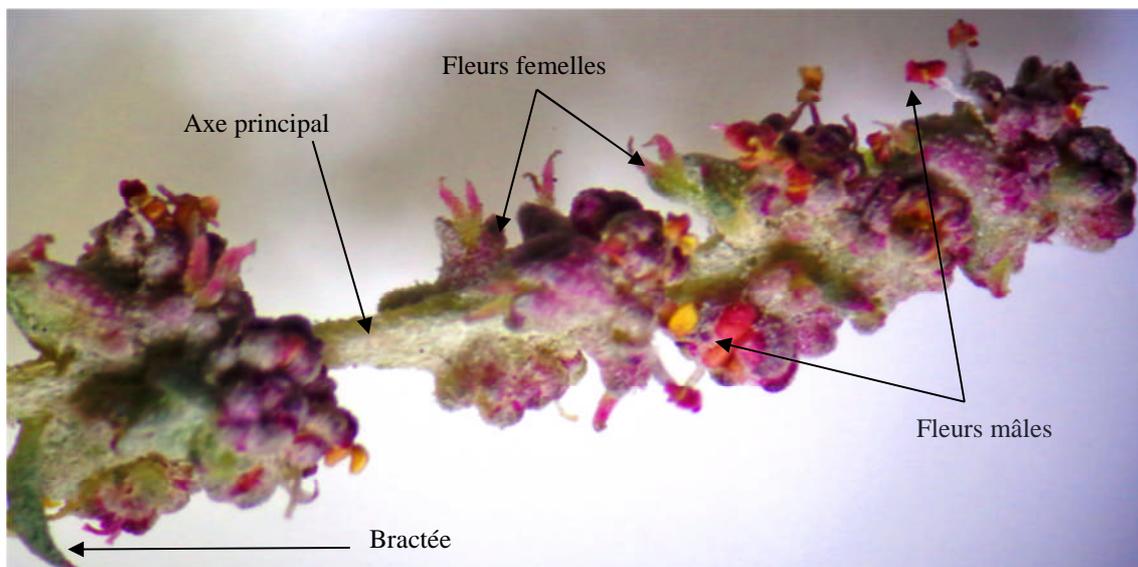


Figure 20 : Inflorescence caractérisée par des fleurs femelles avec des bractéoles très réduites

Par ailleurs, Sur un autre plant de cette zone, nous avons enregistré une inflorescence composée de glomérules mixtes où les fleurs sont réparties comme suit (Figure 21):

- Au niveau de la base, le glomérule est composé de fleurs mâles et femelles de façon équitable.
- Au centre, une dominance de fleurs femelles sur les mâles est marquée.
- Sur l'apex, c'est les fleurs mâles qui dominent.

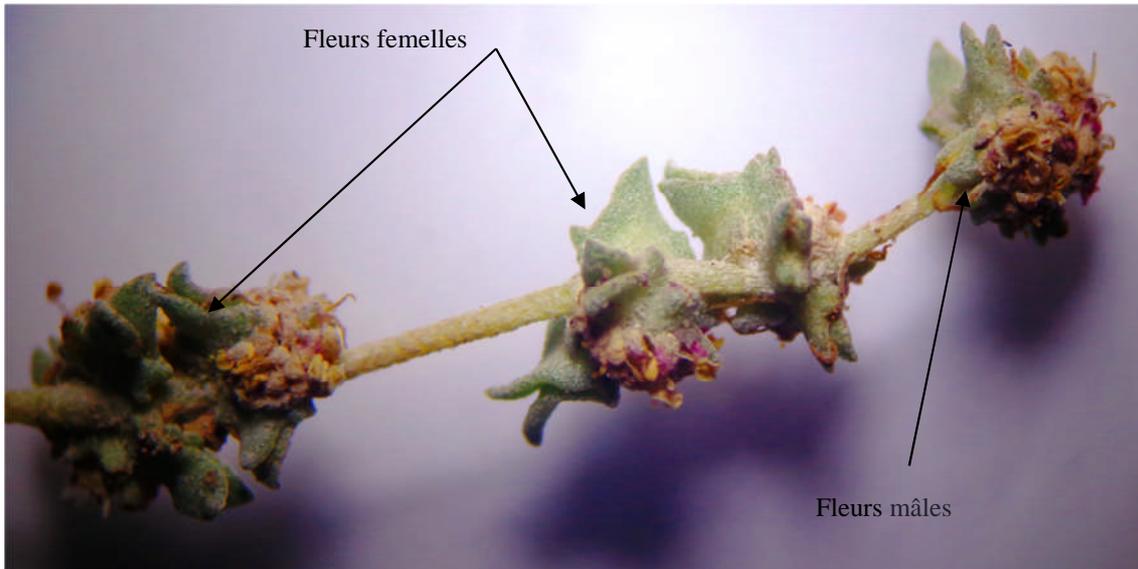


Figure 21: Inflorescence à glomérules mixtes répartis tout au long de l'axe

L'inflorescence suivante, à l'instar de l'exemple vu précédemment, présente des glomérules mixtes, avec un axe plus chargé en fleurs (Figure 22)

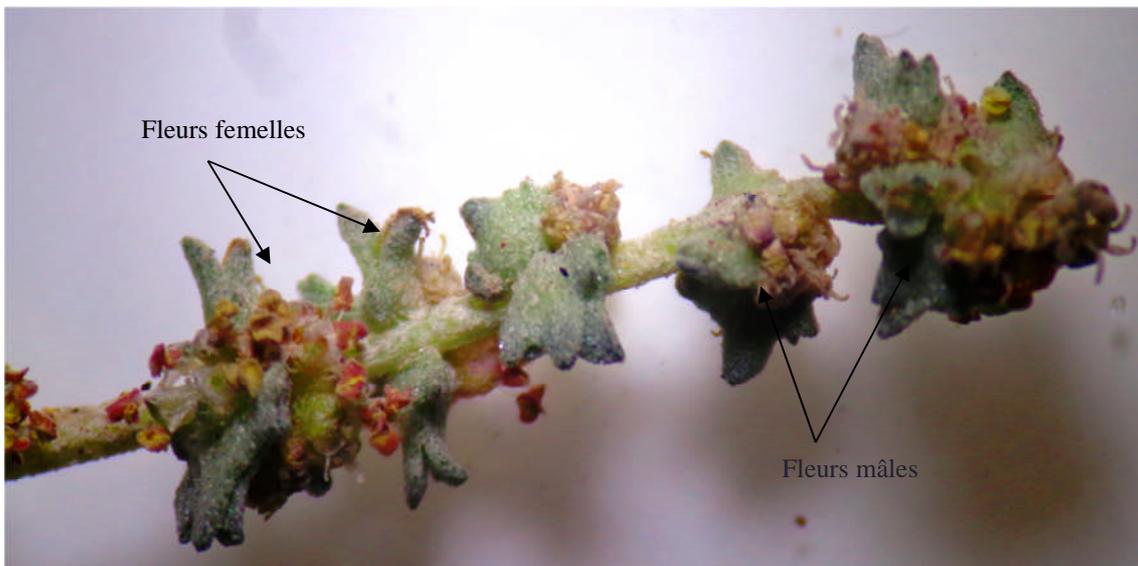


Figure 22 : Inflorescence à glomérules mixtes répartis sur un axe chargé en fleurs

Site 7 : Aéroport

Sur ce 7ème site, nous avons observé une inflorescence dont l'apex est conçu uniquement de glomérules mâles. Signalant que toutes les fleurs mâles sont épanouies. Puis, tout en allant vers la base, des fleurs femelles naissent progressivement (Figure 23)

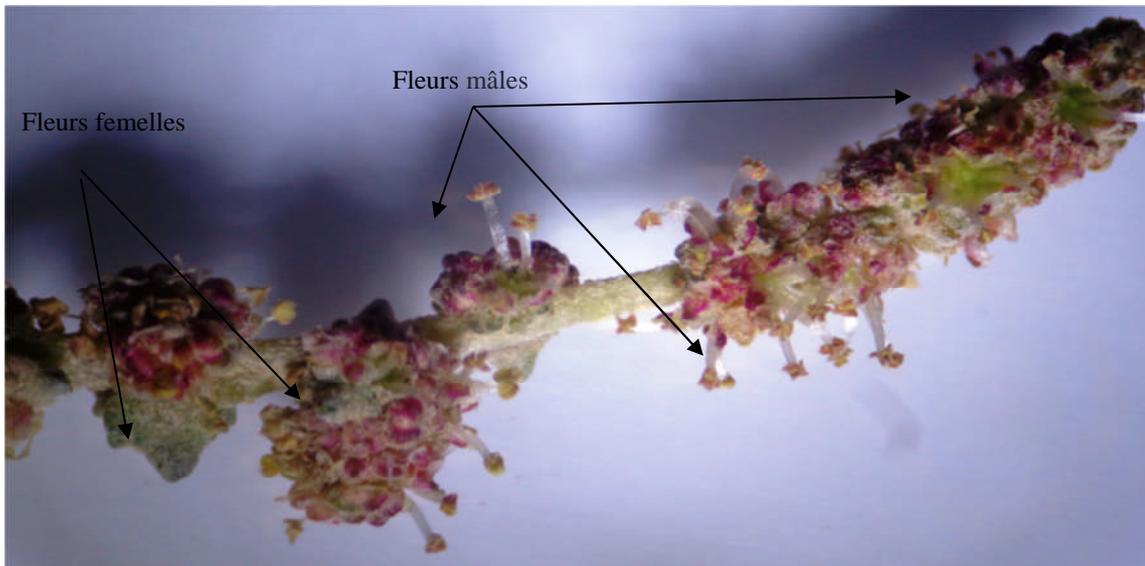


Figure 23: Inflorescence avec apex à glomérules mâles uniquement

L'inflorescence suivante, appartenant à un autre plant du même site, présente des glomérules mixtes avec un axe peu chargé en fleurs.

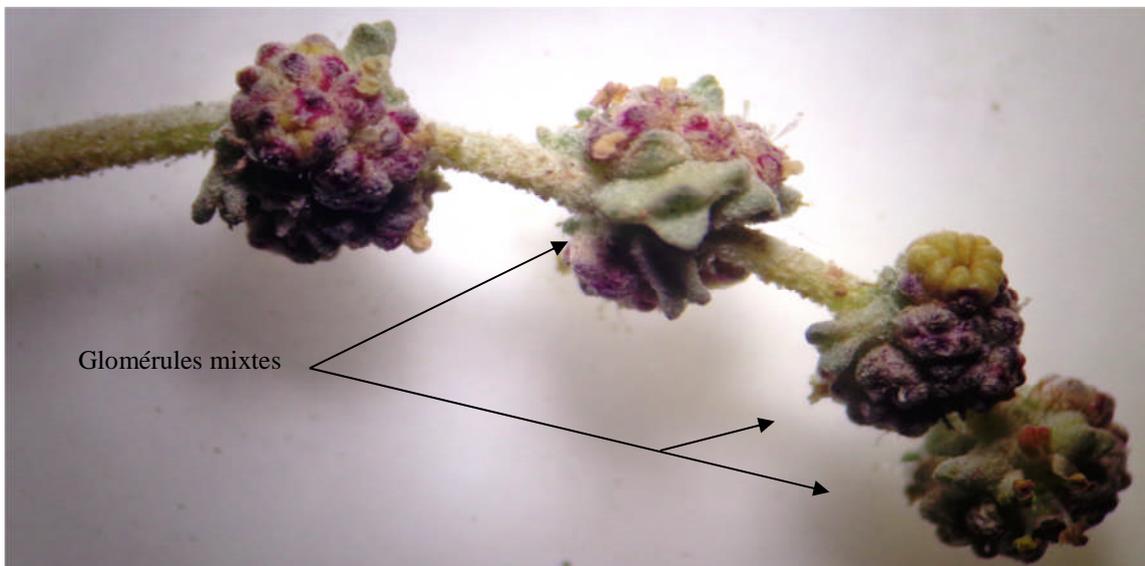


Figure 24 : Inflorescence avec axe dégarni composé de glomérules mixtes

Enfin et toujours au niveau de ce même site, nous avons observé une inflorescence qui correspond au cas le plus significatif de polygamie enregistré dans ce travail. En effet, des

fleurs hermaphrodites sont présentes sur l'axe à côté de fleurs unisexuées mâles et femelles. Il est aussi à signaler, que certaines des fleurs mâles présentent aussi un caractère distinctif, à savoir un androcée à 4 étamines au lieu de 5 (Figure 25)

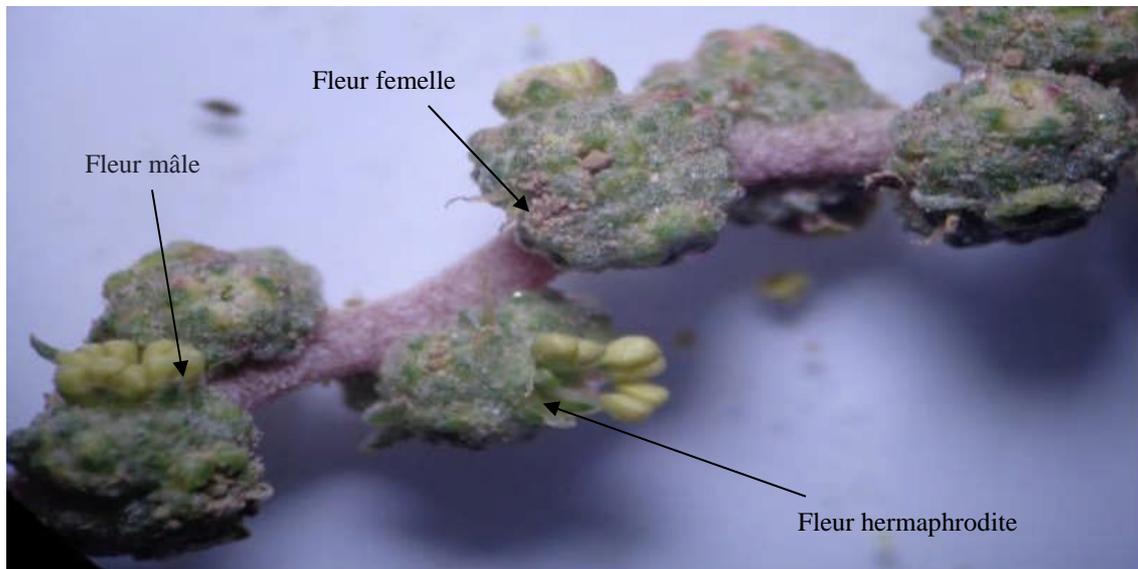


Figure 25 : Inflorescence d'*Atriplex halimus* caractérisée par la présence de fleur hermaphrodite aux cotés de fleurs unisexuées

2.2 Analyse de la diversité des fleurs

A l'instar des inflorescences, les résultats ci-après ont été observés sur les mêmes sites décrits auparavant. Elle ne consiste qu'à quelques exemples sélectionnés à partir de la totalité présente en annexe

Site 1 : Terre khoulif

Les fleurs, observées sur les inflorescences de ce site « précédemment caractérisées » sont de type unisexué soit mâle comme pour l'échantillon sur la figure 26B ou bien femelle (Figure 26A). La fleur mâle est de type pentamère c'est-à-dire contenant 5 tépales entourant un verticille de 5 étamines soudées à la base où émerge un amas tissulaire (Figure 26B). Tandis que la fleur femelle présente deux bractéoles grise-verdâtres de forme similaire qui sont refermées l'une sur l'autre (Figure 26A).

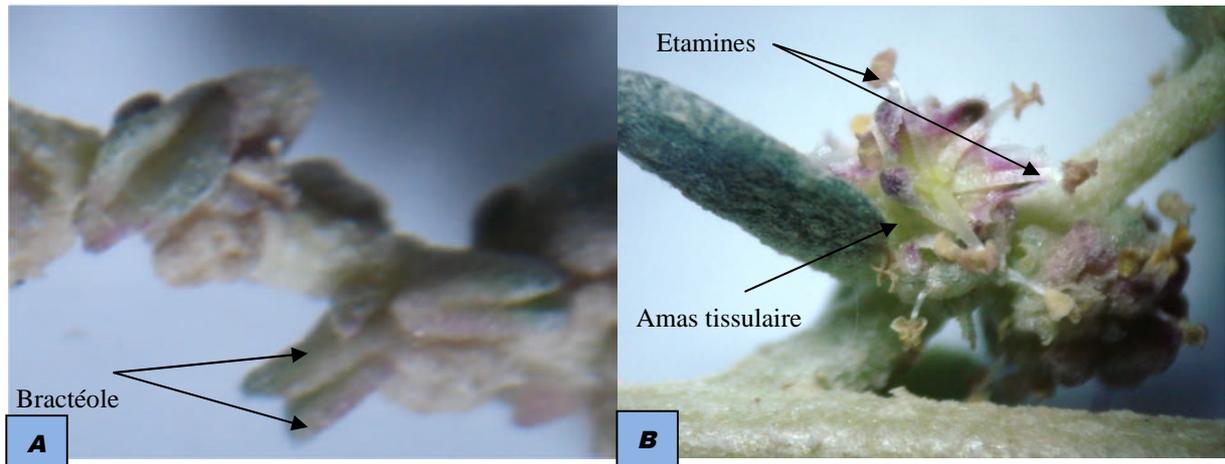


Figure 26: Photos des fleurs de plant d'*Atriplex halimus*

Toutefois, nous avons noté qu'une fleur femelle d'un plant échantillonné de ce site présente deux bractéoles asymétriques ; l'une petite et l'autre grande, ainsi qu'un style bifide, à deux stigmates (Figure 27)



Figure 27: Fleur femelle d'un plant d'*A. halimus* présentant deux bractéoles asymétriques

Toujours au niveau de ce site, l'observation macroscopique d'une fleur femelle isolée et entière, nous a permis de constater la présence de plusieurs tubercules à sa base (Figure 28A). Sa décortication (Figure 28B), dévoile un petit pistil à ovaire aplati. Cette fleur se caractérise aussi par deux bractéoles asymétriques, quant à leur dimension. Celle qui a la surface la plus réduite est dépourvue de surcroissance tuberculeuse

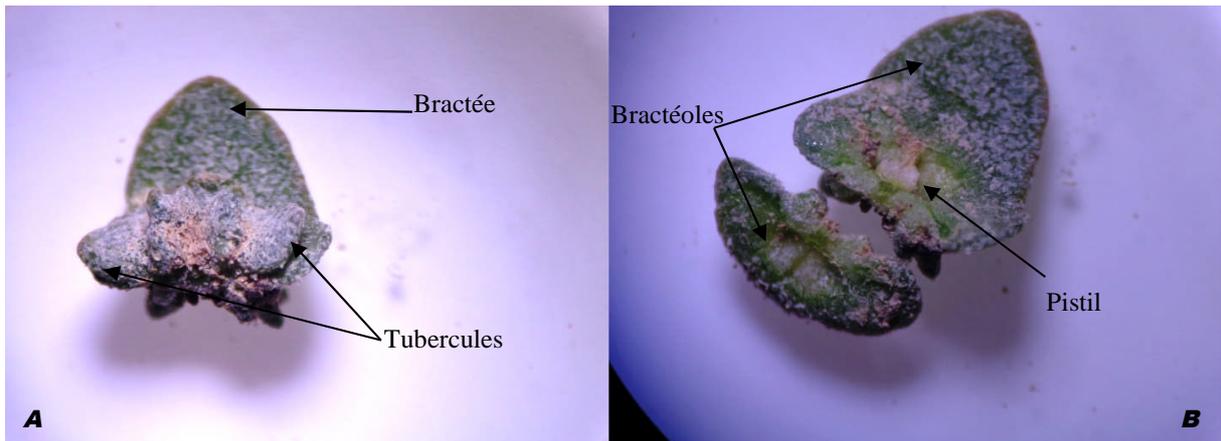


Figure 28: Fleur d'*Atriplex halimus*. **A** : avec plusieurs tubercules de bases. **B** : Fleur décortiquée dévoilant un pistil à ovaire aplati.

La figure suivante, présente une fleur hermaphrodite qu'on a rarement rencontrée lors de cette étude. Cette fleur paraît être mâle à première vue, mais, après un grand agrandissement, un pistil, à la base, apparaît avec deux courts styles entourés de 5 étamines (Figure 29)

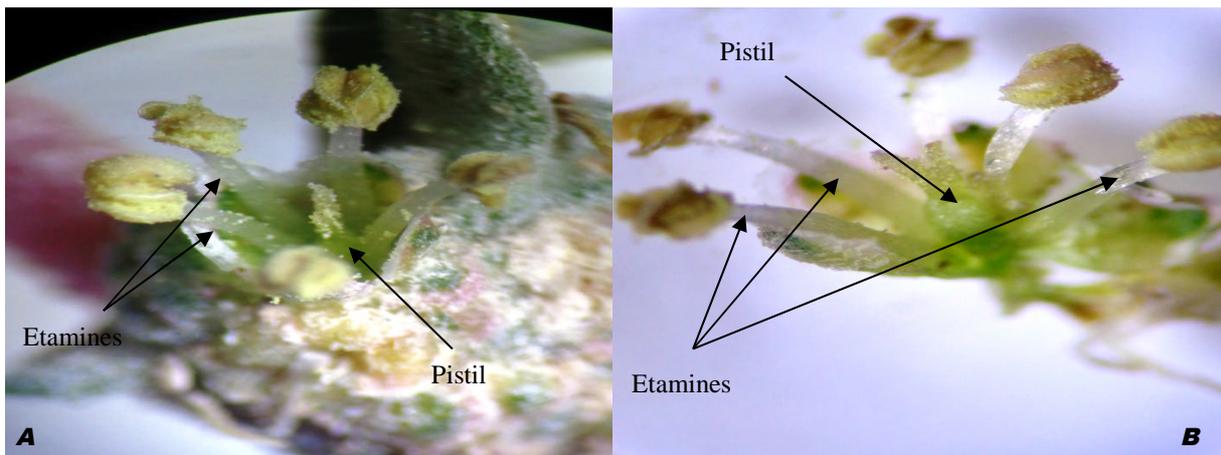


Figure 29: Fleur hermaphrodite d'*A. halimus*. **A** : étamines et pistil avant agrandissement ; **B**. Étamines et pistil après agrandissement.

Par ailleurs, des fleurs femelles, observées sur un autre plant de ce même site, présentent une morphologie distincte. Quant à leur dimension celle de gauche est plus grande avec une forme ovale, plus ou moins lobée avec un apex obtus et infléchi vers l'arrière (Figure 30 A). Celle de droite présente des petites bractéoles ovales, ouvertes et un style grêle (Figure 30 B).

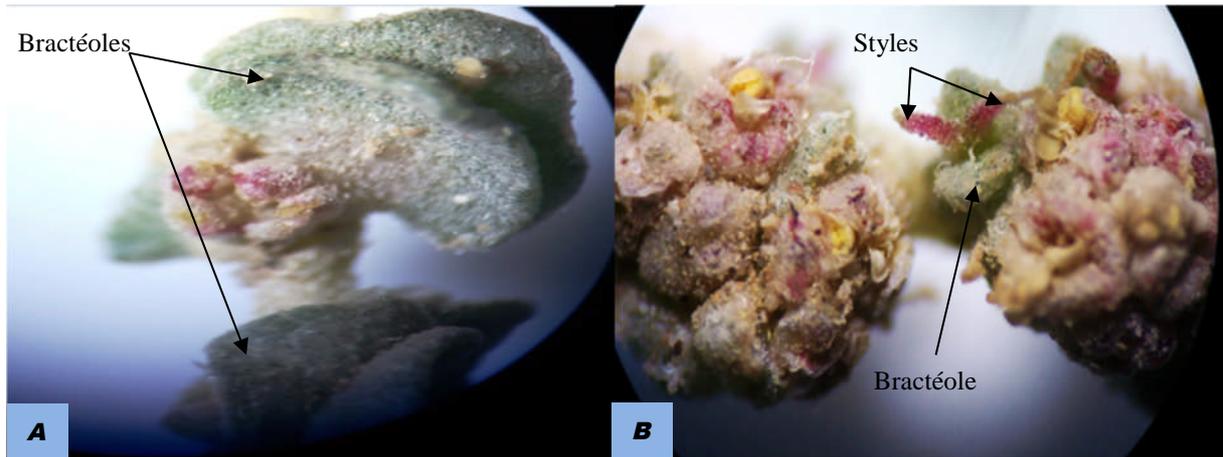


Figure 30 : **A** : fleur femelle de forme ovale ; **B** : fleur femelle avec de petites bractéoles ovales

Au niveau de la figure suivante, nous avons enregistré un cas unique de fleur femelle nue et sans bractéoles où 2 styles apparaissent claire surmontant un ovaire de couleur violacée (Figure 31)

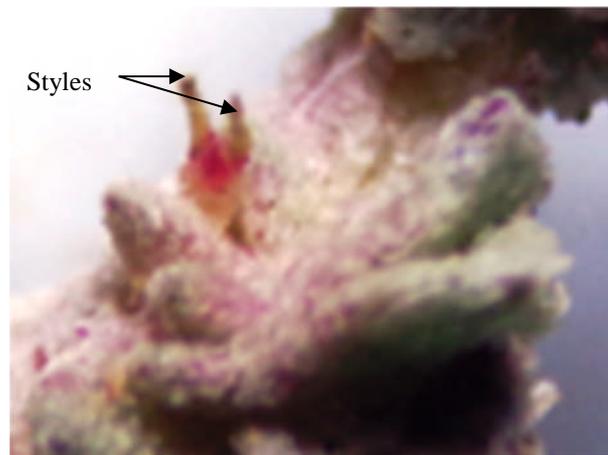


Figure 31: Fleur femelle avec 2 styles surmontant un ovaire

D'un autre côté, nous avons remarqué chez un plant d'un autre échantillon de ce site une fleur femelle avec de grandes bractéoles avec deux petits stigmates. Tandis qu'au niveau d'une autre fleur un style long et comprimé entre des petites bractéoles (Figure 32)



Figure 32 : **A** Fleur d'*A. halimus* avec un long style comprimé entre deux bractéoles ; **B** : fleur femelle avec de grandes bractéoles et deux petits stigmates

Le résultat suivant montre une inflorescence composée de glomérule de fleurs femelles où la fleur du centre se distingue par deux couleurs ; un contour vert et un milieu violet (Figure 33)

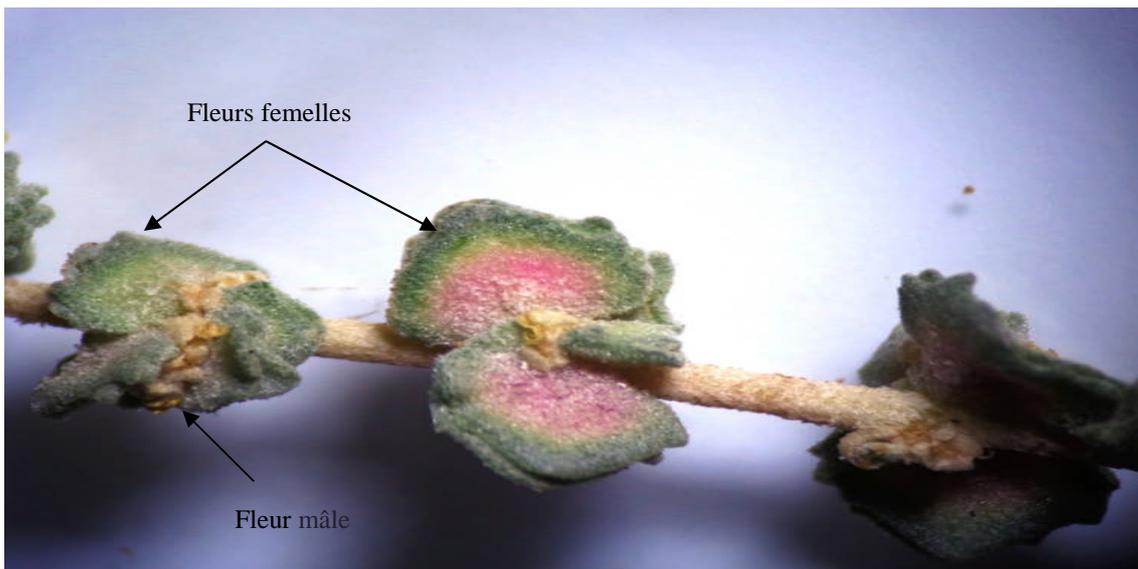


Figure 33 : Inflorescence avec une fleur à deux couleurs : contour vert et milieu violet

Par ailleurs, nous avons enregistré chez deux autres plants du même site des glomérules mixtes où le premier comporte des fleurs femelles avec des bractéoles de forme hastée et le deuxième comportant des fleurs mâles avec des étamines bien visibles (Anthère conique et filet transparent) (Figure 34).

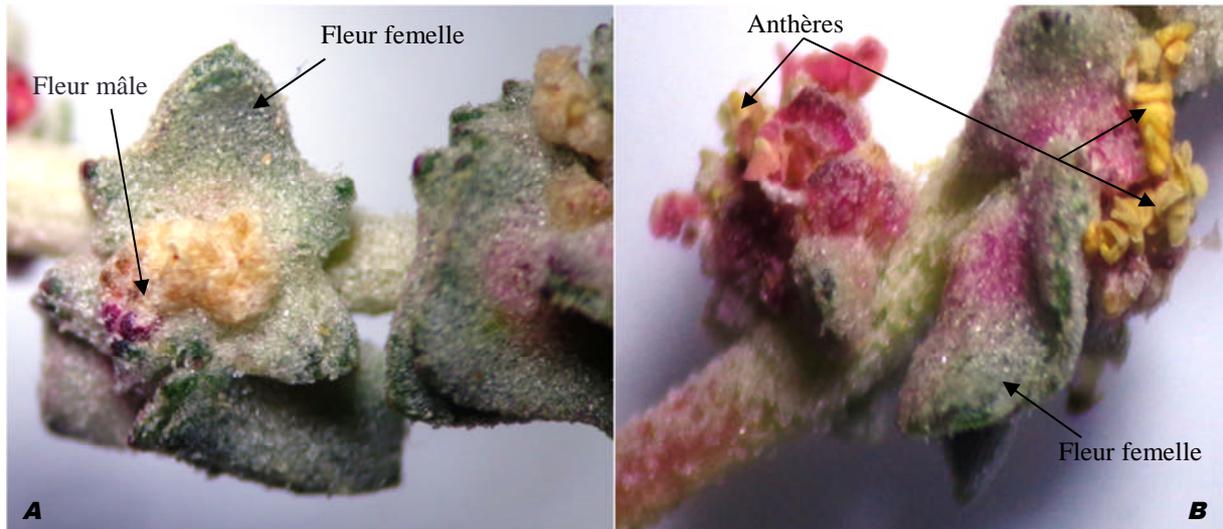


Figure 34 : Fleurs de plants d'Arroche halime (*Atriplex halimus*)

Site 2 : El Kssar

Sur un plan échantillonné au niveau de ce site, nous avons observé une fleur femelle seule sur l'axe floral à l'aisselle d'une bractée feuillée, de forme lancéolée (Figure 35A). Par ailleurs, sur ce même plant nous avons enregistré une fleur femelle dont les bractéoles sont asymétriques quant à leur forme et taille. Il est à noter que la plus petite a une base décorée par des surcroissances tuberculeuses en forme de come (Figure 35B)

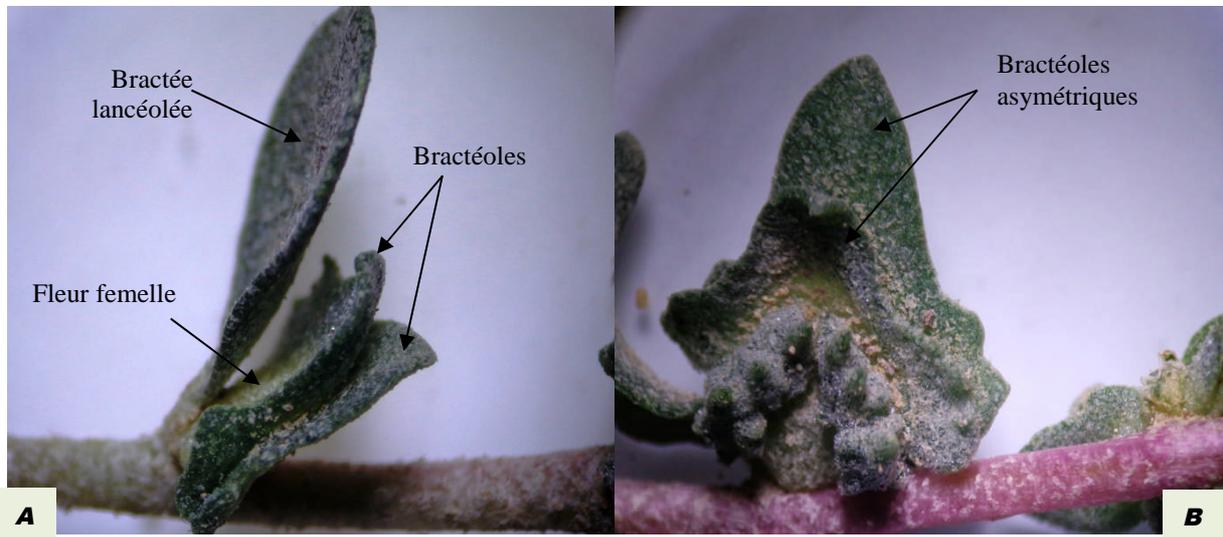


Figure 35 : **A** : Fleur femelle à l'aisselle d'une bractée de forme lancéolée. **B** : fleur femelle avec bractéoles asymétriques

D'un autre côté, et sur d'autres plants appartenant à ce site, nous avons constaté que certaines fleurs mâles comprennent à leur centre un amas tissulaire bien visible (Figure 36)



Figure 36 : Fleur mâle d'*Atriplex halimus* avec un amas tissulaire bien visible

Cependant, un résultat exceptionnel est à signaler, consistant à la présence de seulement 4 étamines au lieu de 05 chez une fleur mâle observée sur un plant de ce site d'étude (Figure 37A).

Un autre résultat similaire au précédent a été enregistré sur un autre plant où la fleur est légèrement ouverte. Ce dernier plant porte aussi un glomérule mixte où une fleur femelle se caractérise par deux styles totalement séparés et volume différent (Figure 37B).

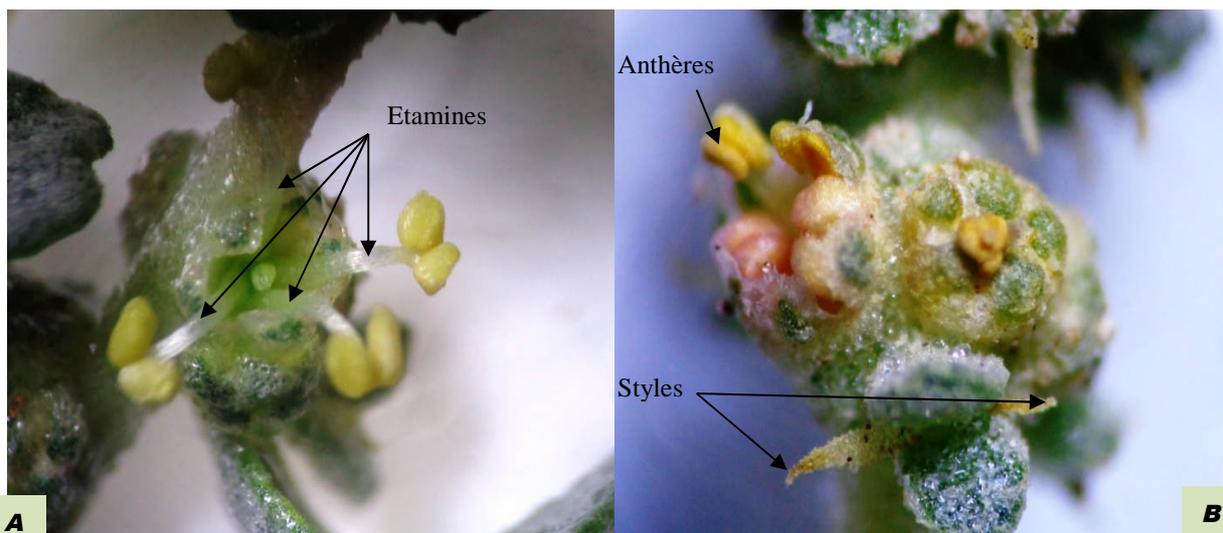


Figure 37 : **A :** fleur d'*A. halimus* avec 4 étamines ; **B :** fleur femelle avec deux styles totalement séparés

Les deux fleurs présentent dans la figure suivante, appartenant à un plant du même site, paraissent, plus ou moins, distinctes. En effet celle à gauche se caractérise par deux bractéoles infléchies en arrière et de taille différente. Elle paraît être entourée de tubercule, tout autour de sa base. Celle de droite, se caractérise par des bractéoles semblables dressées et presque sans surcroissance. Il est à noter que les styles, dans les cas, ne sont pas visibles (Figure 38).

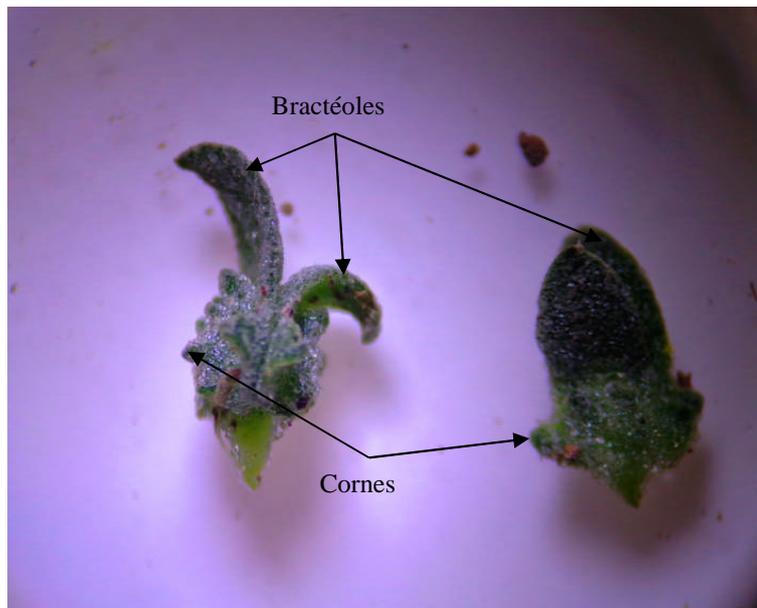


Figure 38: Fleurs d'*A. halimus* : celle de gauche se caractérise par deux bractéoles infléchies en arrière et de taille différente. Celle de droite, se caractérise par des bractéoles semblables

La figure ci-dessous montre clairement une fleur mâle, plus ou moins, ouverte composé seulement de 4 étamines. Deux entre elles avec des anthères refermés et deux autre matures (l'un dressé avec des thèques ouvert et vide et l'autre jaunâtre dont le grain de pollen, pas encore dissimilés). La photo montre aussi une autre fleur mâle, dite ordinaire, vue que son androcée est composé d'un nombre standard de 5 étamines (Figure 39).

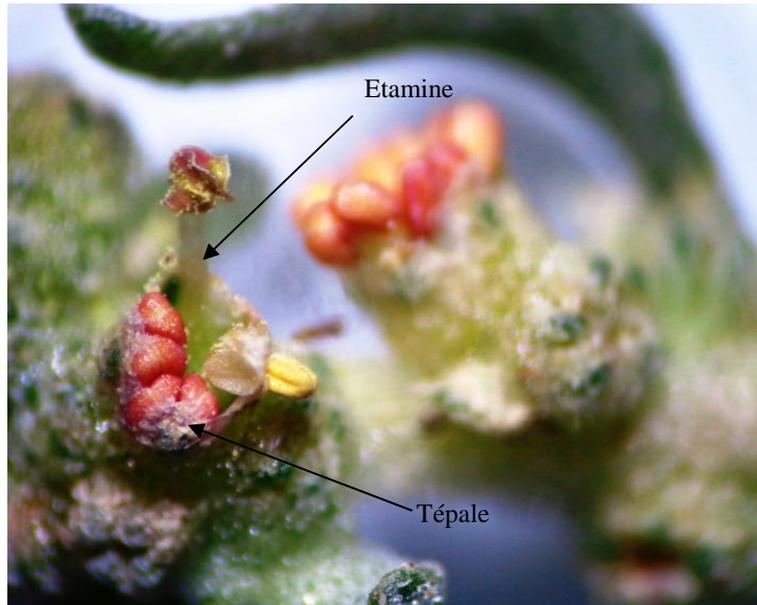


Figure 39 : Fleur mâle plus ou moins ouverte composé de 4 étamines au lieu de 5

Les deux figures suivantes montrent des fleurs femelles *d'Atriplex halimus* et malgré qu'elles fussent prises sur un même plant, nous constatons des différences morphologiques notables, à savoir :

- On observe des fleurs à bractéoles symétriques dont le sommet est légèrement incurvé où que des cornes occupent sa surface. Ces derniers sont disposés en deux rangs parallèles, du centre à la base (Figure 40A).
- Les bractéoles de la fleur femelle sont incontestablement de grandeur différente, où celle de haut fait le double, par rapport à l'autre. Toute les deux sont tuberculeuses (Figure 40B).

Le résultat répertorié montre aussi que ces fleurs femelles sont associées à des boutons floraux mâles, en glomérules mixtes (Figure 40).



Figure 40: **A.** fleurs à bractéoles symétrique ; **B.** fleur femelle à bractéoles asymétriques

Site 3 : Usine Milka

Comme dans les sites précédents, nous avons observé des différences intéressantes au niveau des fleurs d'*Atriplex halimus*. La figure ci-après comporte deux images ; l'une d'un pistil contenant un style communément rencontré; c'est-à-dire soudé à la base (Figure 41A) et un autre divergeant à la base (Figure 41B). Sur ces fleurs, les bractéoles sont presque invisibles et ne représentent que de petites écailles plaquées sur l'ovaire (Figure 41B).



Figure 41 : A : style soudé à la base ; B : style divergeant à la base

Par ailleurs, signalons qu'un seul cas de fleur mâle à 4 étamines a été rencontré au niveau de ce site d'étude. En effet, dans un glomérule mixte et à côté de fleurs femelles, apparaît 4 étamines à deux thèques chacune et de couleur rosâtre (Figure 42).

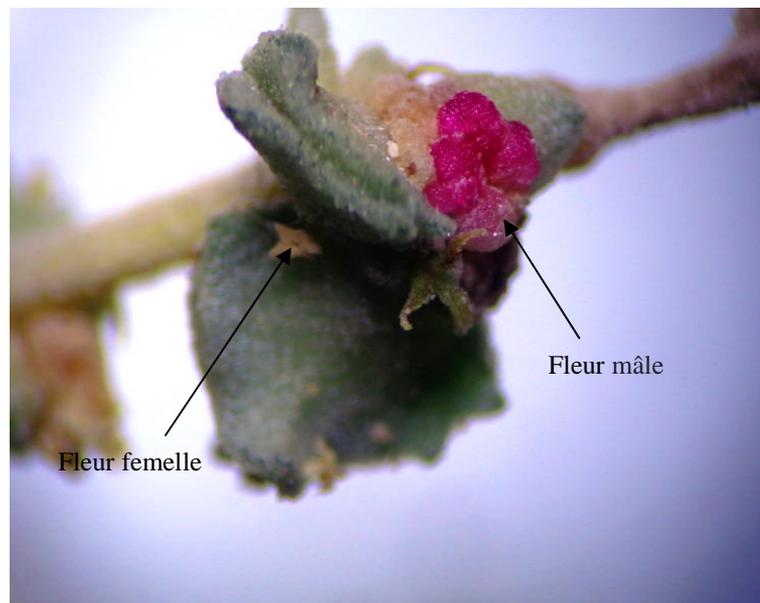


Figure 42 : Fleur mâle d'*A. halimus* à 4 étamines au côté d'une fleur femelle

La figure suivante affiche des inflorescences portant des fleurs peu différenciées (Figure 43) où nous avons observé :

- Des fleurs femelles, uniquement, à bractéoles très peu développées vu que le style n'est pas encore visible (Figure 43A)
- Fleurs femelles avec styles bien développés et où la 2ème bractéole est très réduite (Figure 43B)
- Un bouton floral femelle présentant, uniquement, un stigmate distinguable (Figure 43C)
- Une fleur femelle complète, mais peu développée, où l'apex du style parait différent quant à sa forme et à sa couleur (Figure 43D).

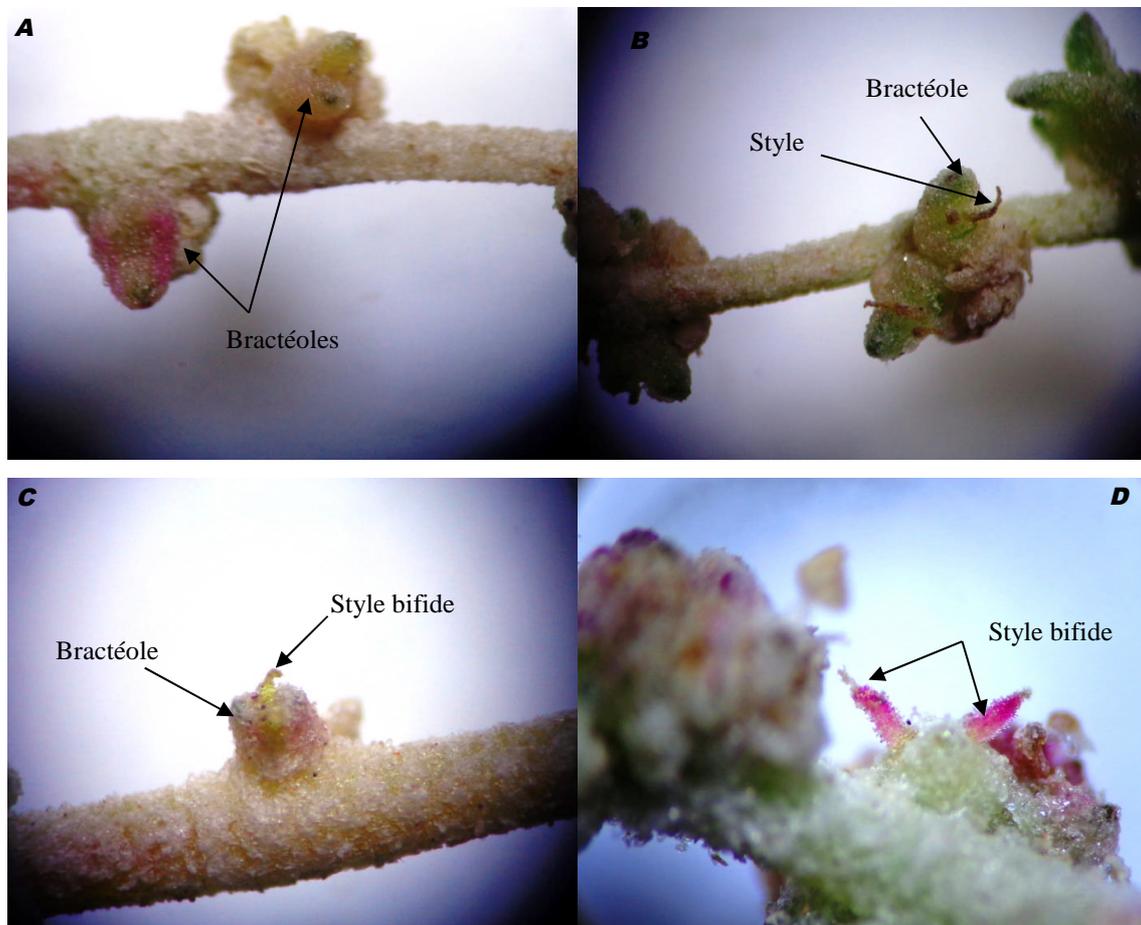


Figure 43 : **A :** fleurs femelles à bractéoles peu développées ; **B :** fleur femelle avec une bractéole réduite ; **C :** Bouton floral femelle avec un stigmate distinguable ; **D :** fleur femelle complète mais peu développée

La figure ci-dessous affiche les détails d'un glomérule mixte où les fleurs femelles sont à bractéales bien grandes et développées et d'une morphologie ovale-deltaïde (Figure 44)



Figure 44 : Glomérule mixte d'*Atriplex halimus*

Site 4 : Ain zarroug

Parmi les fleurs observées sur ce site nous avons notés des fleurs femelles (Figure 45 A et B) qui se caractérisent par des bractéoles nettement charnues de forme cordée à surface concave

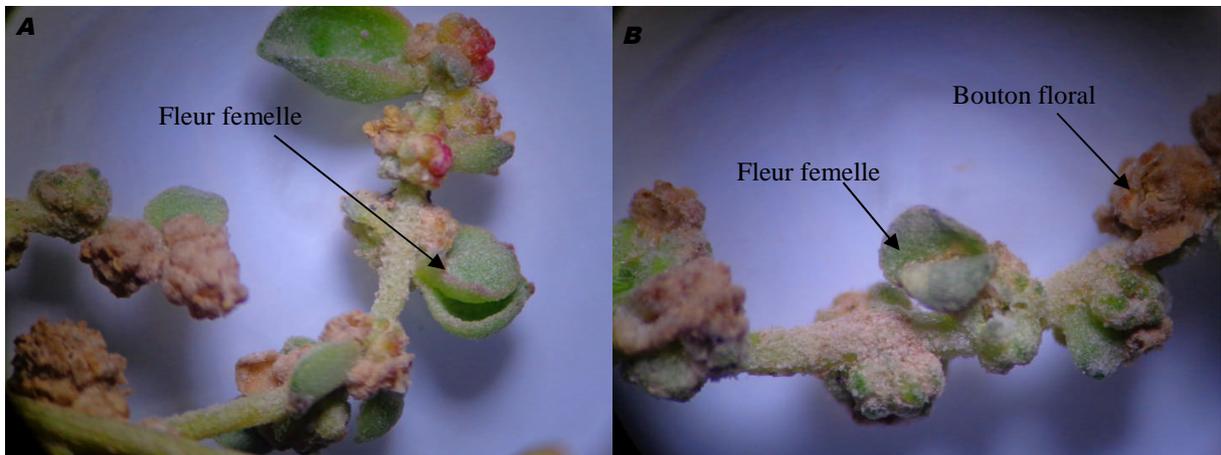


Figure 45 : **A** : Fleur femelle avec bractéoles charnues ; **B** : Fleur femelle et bouton floral

Toujours au niveau du site 04, des fleurs mâles bien claires à 4 étamines entourant un petit amas tissulaire, ont été observées sur différents plants (Figure 46).

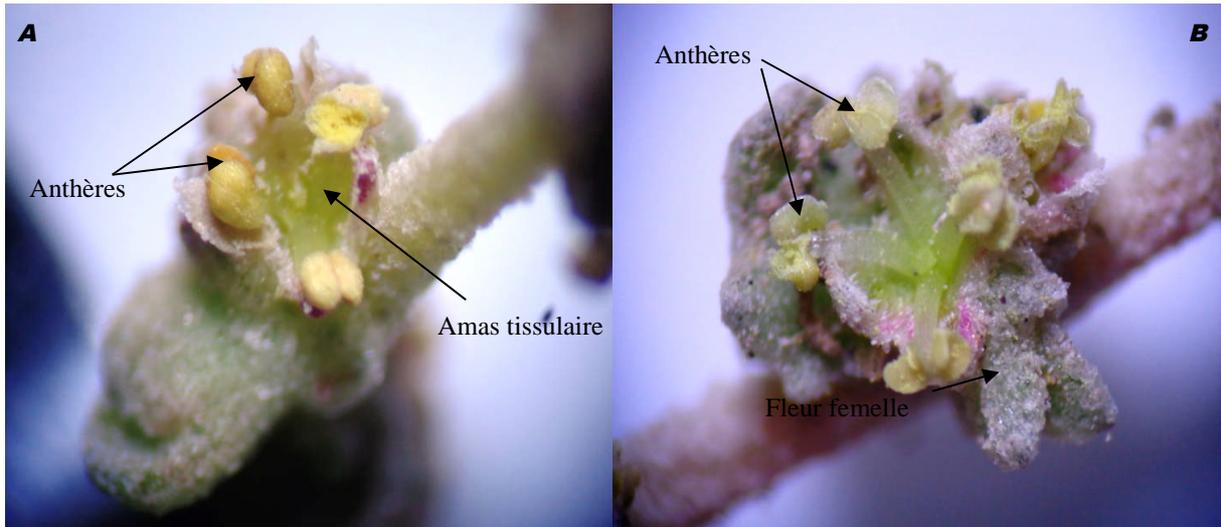


Figure 46 : **A** : Fleur mâle entourant un amas tissulaire ; **B**: Fleur mâle avec 4 Anthères

Signalons qu'une forme unique et exceptionnelle, de style est à signaler sur un plant appartenant à ce site d'étude où 3 ramifications (Style trifide) sont nettement observables (Figure 47A).

Un autre échantillon du même plant (Figure 47B) se caractérise par une fleur femelle à bractéole de forme deltoïde et de couleur glauque-rosâtre (Figure 47)



Figure 47 .**A** : Style à 3 ramifications (trifide) ; **B** : fleur femelle à bractéole de forme deltoïde

Site 5 : Route de Bekkaria

Parmi les résultats enregistrés sur ce site, nous avons observés plusieurs formes de styles allant du long, et moyen au court, respectivement représentées sur la figure 48 A (01,02 et 03).

La photo de droite montre une forme de bractéole cordée et légèrement pointue au sommet. Ces fleurs sont fixées sur l'axe floral de façon perpendiculaire

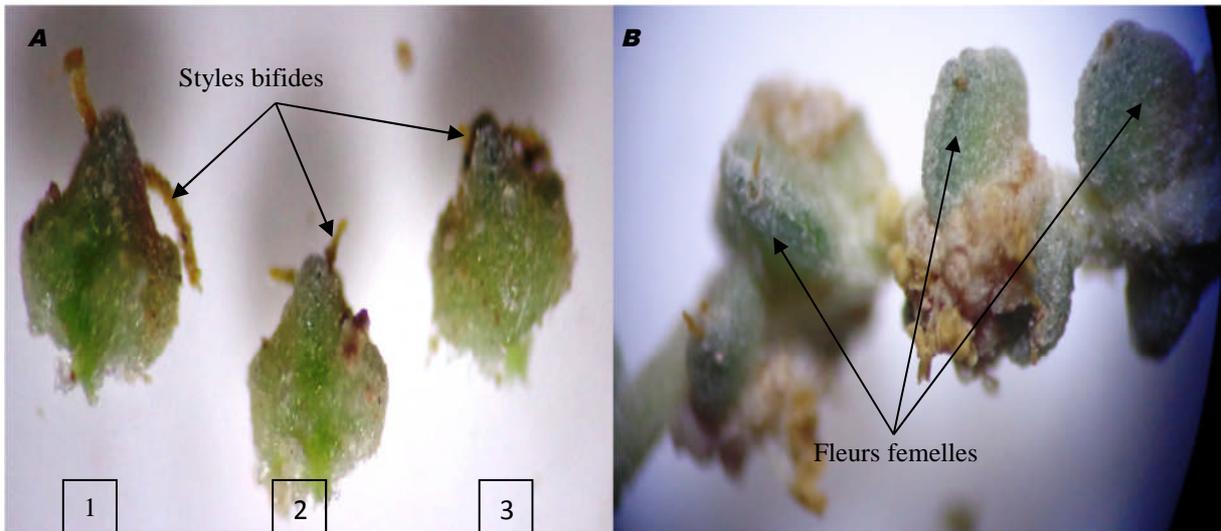


Figure 48. **A** : Fleurs d'*A. halimus* a différentes longueurs de style ; **B** : Fleurs avec bractéoles de forme légèrement pointue.

A l'instar des sites précédents de cette étude (02, 03 et 04) nous avons observé une fleur mâle composée de 4 étamines entourés d'un périanthe à 4 tépales (Figure 49).



Figure 49 : Fleur mâle composée de 4 étamines

Site 6 : Merdja

Au niveau de ce site nous avons observé une hétérostylie (polymorphisme de styles) sur les fleurs suivantes :

- Une fleur femelle, contenant un style totalement différent aux cas habituels observés (Bifide) (Figure 50A).

- Une fleur femelle dont les deux parties de style sont de tailles différentes (Figure 50B).
- Une fleur femelle portant 2 longs stigmates en disposition parallèles (Figure 50C)



Figure 50: **A** : Fleur femelle avec un style différent aux cas habituels ; **B** : fleur femelle dont les deux parties de style sont de tailles différentes ; **C** : fleur femelle portant 2 longs stigmates en disposition parallèles

Sur la figure qui suit, et chez des fleurs d'un plant appartenant au site 6, on a observé des ovaires de formes plus au moins différentes dont la première est obcordée et la deuxième plus ou moins triangulaire. (Figure 51).

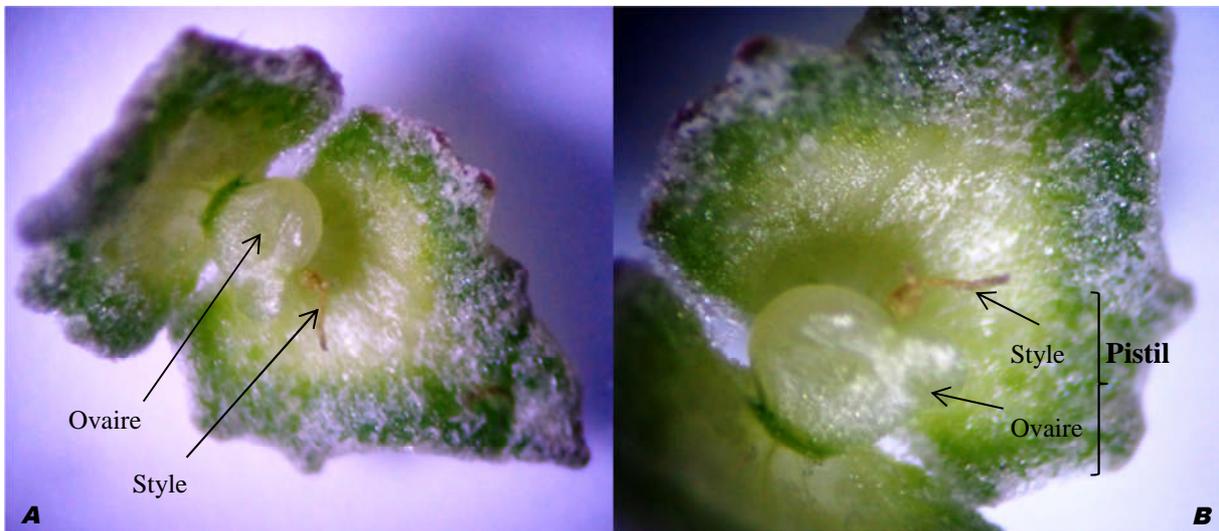


Figure 51 : **A** : Fleur femelle d'*A. halimus* avec un ovaire de forme obcordée ; **B** : Fleur avec ovaire triangulaire

Par ailleurs, nous avons observé sur d'autres plants du même site des fleurs femelles avec des bractéoles de formes différentes ; la première paraît, plus ou moins, hastée où ces

lobes inférieurs sont dentés. Le deuxième est de forme, plus ou moins, deltoïde où ces marges présentent des dents non ordonnées (Figure 52).

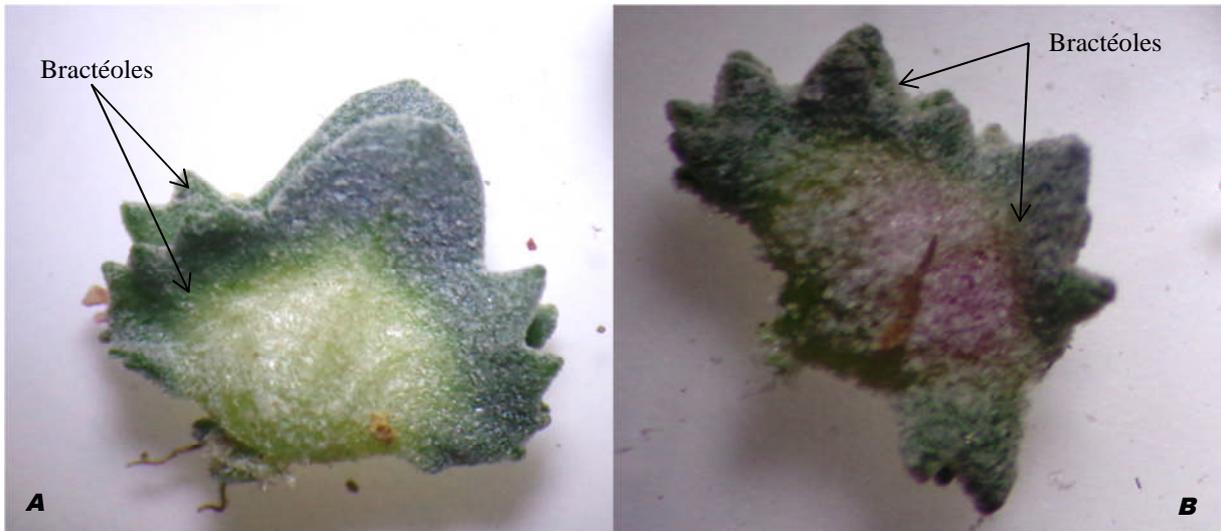


Figure 52 : Bractéoles de fleurs d'*A.halimus*. **A :** Bractéole plus ou moins, hastée avec lobes inférieurs dentés ; **B :** Bractéole plus ou moins deltoïdes avec des dents non ordonnées

Site 7 : Aéroport

Les fleurs observées sur ce site, comme celles étudiées précédemment, ont montré des caractéristiques intéressantes, par exemple la figure ci-après présente une fleur à bractéoles de forme orbiculaire avec un apex cuspidé, fixées sur un glomérule mixte où des fleurs mâles apparaissent aussi sur l'axe de l'inflorescence (Figure 53).



Figure 53 : Fleur d'*Atriplex halimus* à bractéoles de forme orbiculaire avec un apex cuspidé

Une autre nouvelle forme unique de fleur mâle, présentant six étamines bien distinctes a été observée sur un plant de ce dernier site. Certains anthères sont ouverts, alors que d'autres paraissent encore fermés. (Figure 54).

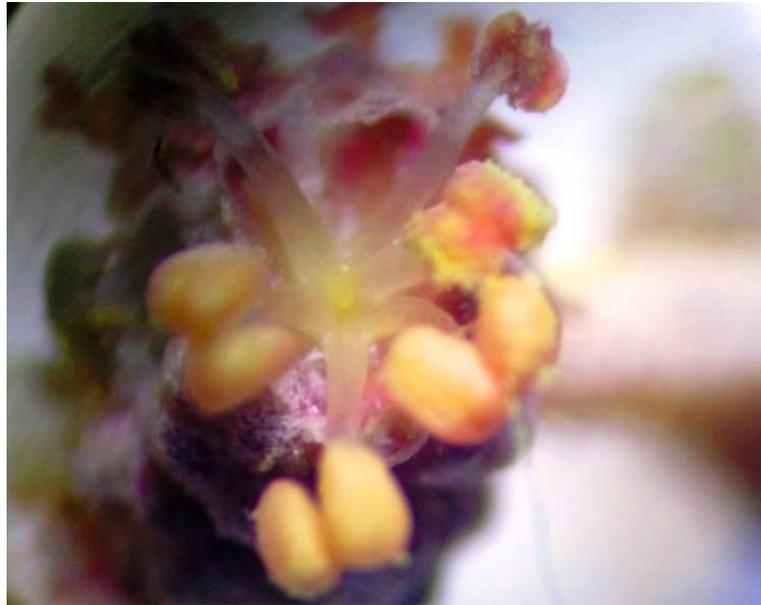


Figure 54 : Fleur mâle d'*Atriplex halimus* présentant six étamines
Toutefois, des fleurs mâles composées de 4 étamines, comme déjà cité plus haut, ont été signalées sur ce site (Figure 55)



Figure 55 : Fleur mâle d'*Atriplex halimus* a quatre étamines

Il est a signalé que des fleurs hermaphrodites ont été rencontrées sur certains plants de ce site, leurs androcées sont similaires c'est-à-dire à 5 étamines, alors que leurs pistils varient

selon l'état de développement. D'après ce dernier critère en peut soustraire les classes suivantes (Figure 56)

- Un pistil à style très court et très fin (Figure 56A);
- Un pistil à style de longueur moyenne (observé chez plusieurs plants du site 7) (Figures 56B);
- Un pistil à style développé (observe chez quelques échantillons du site 7) (Figure 56C)



Figure 56: Fleurs hermaphrodites d'*Atriplex halimus* ; **A** : Fleur hermaphrodite avec pistil à style très court et très fin ; **B** : Fleur hermaphrodite avec pistil à style de longueur moyenne ; **C** : Fleur hermaphrodite avec pistil à style développé.

2.3 Discussion inflorescences

2.3.1 Diversité de la morphologie florale

L'analyse de l'ensemble des résultats floraux concernant les inflorescences et les fleurs ainsi que les grains de pollen chez *A.halimus*, met en évidence les taux estimés de polymorphisme, intersites, inter et intra-plant.

2.3.2 Diversité de la morphologie des inflorescences

a- Ramification des inflorescences

Une seule inflorescence ramifiée à été enregistrée au niveau du plant 1 du site 1, alors qu'aucun autre cas de ramification n'a été enregistré sur les autres sites. Il est à noter que ce caractère à été observé uniquement sur un seul plant.

Selon **Abbad et al. (2003)**, l'irrigation améliore de manière très significative l'allongement des inflorescences ainsi que leurs ramifications.

D'autres auteurs ont caractérisés les inflorescences d'*Atriplex halimus*, en tant que :

- Racème de cymes (Grappe de Glomérules) (**kinet et al., 1998**)
- En grappe (**Talamali et al., 2001 ; Abdeldjalil., 2014 ; Salgues., 1962**)
- En grappe allongée un peu ramifiée (**Ozenda., 1983**).
- Groupe en panicule (**Maire, 1962**)
- Panicule plus ou moins serré (**Nègre, 1962**)
- En panicule terminale (**Ajmal khan et al., 2000**)
- En panicule d'épis terminale, raide, nue ou un peu feuillée à la base, composée d'épis denses de fleurs jaunâtres (**Pottier-Alapetite., 1979**)
- En panicule nues (**Coste, 1977**).
- En petites grappes terminales (**Dutuit et al., 1991**)
- Epi allongé, formant une panicule terminale nue ou un peu feuillée à la base (**Coste, 1937**)
- Epis allongé ou panicule <http://www.telabotanique.org> (**Consulté en 2017**).
- Epis et cyme bipare (**Talamali et al., 2001**)
- En épi ou glomérule (<http://www.jardindupicvert.com>)

Ces dernières descriptions peuvent correspondre à la majorité des cas, que nous avons observés. Toutefois, nous pensons que le caractère du double ramification, n'a pas été cité auparavant.

b-Répartition des fleurs unisexuées sur l'axe de l'inflorescence

Approximativement 10 % des espèces d'Angiospermes développent des fleurs unisexuées (**Lebel-Hardenack et Grant, 1997**), les *Atriplex* en font partie, les différentes espèces étant monoïques ou dioïques (**Brenan, 1994**)

Talamali et al. (2001) stipulent que la morphologie des inflorescences, et celle des fleurs d'*Atriplex halimus*, n'ont jusqu'ici fait l'objet de descriptions complètes. En effet, les travaux traitant de ce sujet, n'ont pas pris en considération le critère des répartitions des fleurs unisexuées sur l'axe de l'inflorescence, à quelques exceptions faites, à l'exemple de ceux des auteurs cités plus haut qui ont étudié la distribution des sexes sur les rameaux, ainsi que l'existence d'un gradient physiologique contrôlant son expression ; de leur côté **Ortiz-Dorda et al. (2005)** parlaient de dominance de fleurs femelles sur les mâles, surtout à la base de l'axe de l'inflorescence. Par contre d'autres études ont parlé de la dominance des fleurs mâles sur les femelles au niveau du glomérule (**Romera et al., 2013**).

Par ailleurs, **Abbad et al. (2003)** stipulent que l'irrigation améliore de manière très significative la production du nombre de fleurs mâles et femelles, tandis que la variation du ratio sexuel floral est influencée par la disponibilité de l'eau et ce chez plusieurs espèces (**Hartmann et Panetsos, 1961; Freeman et al., 1981**). De leur côté, (**Barker et al., 1982; Freeman & Vital, 1985**), ont noté que la variation du ratio sexuel floral en fonction de la disponibilité de l'eau est supposée être influencée par des phytohormones, ainsi que par la réduction des ressources disponibles (**Delph, 1990; Pendleton et al., 1992; Pendleton et al., 2000**) conduisant à un ratio sexuel floral plus masculin dans les conditions défavorables et un ratio plus féminin dans les conditions optimales.

Dans cette étude, nous avons remarqué que la dominance des fleurs mâles et femelles sur l'axe de l'inflorescence varie grandement, entre les différents sites; dominance des fleurs mâles (Sites 01, 03 et 04 par rapport aux autres sites) et des fleurs femelles (Sites 01 et 03 par rapport aux autres sites), ces mêmes observations ont été signalées par **Romera et al. (2013)** qui ont remarqué qu'au début de la floraison les inflorescences ne portent que des fleurs mâles, alors que les fleurs femelles apparaîtront plus tard. Le polymorphisme pour ce caractère à l'échelle inter-plant, c'est-à-dire au sein d'un même site, est marqué par une alternance de dominance mâle et femelle.

Signalons que, chez les espèces pérennes, la réduction de la fonction sexuelle féminine dans les environnements à ressources limitées peuvent être dus à la concurrence entre croissance végétative et reproductive. Cette dernière hypothèse peut donner une explication à

la réduction du nombre de fleurs mâles ou femelles dans certains cas ainsi qu'à la variation du ratio sexuel floral (FM / FF) observée.

Par ailleurs, la floraison chez *Atriplex halimus* se produit essentiellement pendant la période estivale (juin, juillet et août) qui coïncide avec les saisons sèches dans les régions méditerranéennes. Dans ces conditions, la concurrence entre la reproduction et la croissance végétative peut être très importante, ce qui affecte probablement la croissance végétative et la production de fleurs (mâles et femelles).

Abbad et al. (2003), ont noté que les populations des zones les plus arides ont une plus grande flexibilité pour la caractéristique phénotypique que pour l'activité reproductrice ce qui garantit probablement à ces espèces leur préservation et leur existence dans les conditions difficiles.

Il est important de signaler que dans la majorité des cas, des répartitions équitables des fleurs de deux sexes existent.

À la lumière de ces résultats, il apparaît que la variation du ratio sexuel floral est largement dépendante de la population et par conséquent est d'origine génétique. Néanmoins, elle reste influencée par les conditions environnementales. Cette hypothèse est en accord avec ce qui est rapporté pour les autres espèces végétales (**Freeman et al., 1981; McArthur et Freeman, 1982; McArthur et al., 1992**).

c- Inflorescence mâle

Un autre caractère de polymorphisme, celui du fait de l'existence des inflorescences exclusivement mâles et d'autres, très répandus, dites mixtes. Des inflorescences mâles ont caractérisées seulement quelque plant des sites 01 et 03 ont aboutis à un polymorphisme inter-sites, intra-site (inter-plants) et même intra-plant.

Le caractère de polygamie est grandement évoqué dans les travaux traitant les fleurs et la reproduction chez les *Atriplex*, notamment l'espèce *A. halimus*, à l'exemple de ceux de **Talamali et al. (2001)**.

Le taux de polymorphisme que nous avons rencontré, correspond à deux niveaux, à savoir inter-site où seulement le site 01 et 07 se sont marqués par des inflorescences polygames et intrasite (inter-plants) et ceux entre les plants des sites précédemment signalés.

2.3.3 Diversité de la morphologie des fleurs

a. Sexualité, plasticité et influences déterminant les méristèmes floraux

L'assemblage sur un même axe, de fleurs mâles, femelles et hermaphrodites indique du caractère de polygamie précédemment soulevé. Le fait d'avoir sur une même inflorescence,

rameau et plant des combinaisons multiples à partir de différents types sexuel de fleurs, correspond à l'existence de polymorphisme pour ce caractère.

La réduction significative du nombre de fleurs femelles comparées aux mâles observées dans certains cas peut être due à la protandrie de l'espèce, cette dernière peut être définie comme forme d'hermaphrodisme dans lequel les gamètes mâles sont mûrs avant les gamètes femelles, alors que la formation de fleurs mâles a lieu en juin et Juillet, la formation de fleurs femelles se produit principalement pendant le mois d'août juste avant le début des saisons pluviales (**Abbad et al., 2003**).

Par ailleurs, selon (**Kinet et al., 1985**) la distribution des sexes n'est pas aléatoire mais fortement affectés par le génotype et les conditions environnementales. Et toujours selon ces mêmes auteurs, la modification du sexe et même son inversion ont été signalées chez diverses espèces monoïques et dioïques en réponse aux traitements environnementaux ou hormonaux.

Il est à noter que, la capacité de moduler l'expression du sexe de la fleur apparaît généralement comme avantageuse et peut être vue comme adaptation aux environnements instables (**Korpelainen, 1998**) et, par conséquent, comme un trait précieux pour les plantes d'*Atriplex* qui généralement doivent faire face et s'adapter à des environnements difficiles, comme c'est le cas chez *Atriplex canescens* qui produit occasionnellement des fleurs bisexuées (**Freeman et Mcarthur, 1986**).

D'après **Talamali et al. (2003)**, la longueur du jour et la forte intensité lumineuse influencent l'expression sexuelle chez *A. halimus*, ces deux facteurs favorisent la masculinité et inversement pour le développement des fleurs femelles, un comportement similaire a été signalé pour d'autres espèces (**Kinet et al., 1985**). Par ailleurs, Les environnements naturels et semi-naturels affectent détermination du sexe chez *A. halimus* de la même manière que les deux facteurs précédents.

Le taux du polymorphisme suscité dans nos résultats a été détecté entre le site 01 et 07 d'un côté et les autres sites de l'autre. Un polymorphisme intra-site (inter-plants) a été aussi enregistré. Les résultats de **Talamali et al. (2001)** corroborent les résultats que nous avons obtenus, puisque ils ont observé, à la fois, des fleurs unisexuées, mâles et femelles et des fleurs hermaphrodites, de sorte que l'espèce *Atriplex halimus* est un polygame et plus précisément un trimonoïque.

A la lumière de ces données, nous pensons que l'apparition de fleurs hermaphrodites dans notre étude était stimulée par des conditions lumineuses qui, indépendamment de longueur du jour, à condition d'intégrales d'énergie lumineuse intermédiaire entre une offre élevée, favorisant la masculinité, et une offre faible, promouvoir la féminité.

En outre, **Talamali et al. (2003)** stipulent qu'un gradient prolongé d'intensité lumineuse sur des arbustes d'*Atriplex halimus* bien arrosés et non taillés aiderait à l'apparition de fleurs hermaphrodites. Cette plasticité d'*A. halimus* démontre le vaste potentiel qu'offre cette espèce pour étudier les mécanismes impliqués dans la régulation des morphogénèse des fleurs.

Ces mêmes auteurs confirment que les gènes MADS-box, qui sont connus pour être essentiels au contrôle de la morphogénèse des fleurs et les variations de leur expression et sont susceptibles de jouer un rôle important dans la spécification de la grande diversité des formes.

Quoique, plusieurs études suggèrent ces gènes ne sont pas impliquée dans le contrôle de détermination du sexe chez des espèces telles que *Silene latifolia*, *Cucumis sativus* et *Populus trichocarpa* (**Brunner et al., 2000 ; Hardenack et al., 1994; Perl-Treves et al., 1998**).

Jusqu'à présent, les études moléculaires et génétiques (quoique rares), des espèces produisant des fleurs unisexuées démontrent clairement que les plantes qui produisent des phénotypes floraux diversifiés offrent une opportunité de démêler le contrôle génétique des fleurs.

De son côté, *Atriplex halimus*, dont le sort des structures reproductrices est hautement plastique et se prête aux conditions environnementales, constitue un matériel unique et précieux pour une telle approche.

c. Androcée

Le caractère 5 étamines composant le verticille mâle (l'androcée) est réputé être plus que spécifique car il caractérise, en plus, le genre *Atriplex* et voire même la famille des Amarantacées (**Kinet et al., 1998**). Des exceptions à la règle (de 3 à 5 étamines) ont été citées dans les travaux de **Talamali et al. (2013)** qui ont constaté que la famille des Chénopodiacées renferme de 1 à 5 étamines opposées.

En conséquence, le fait d'avoir trouvé des fleurs à 4 étamines et d'autres à 6 étamines, résultat jamais décrit auparavant chez *Atriplex halimus* met en doute, le caractère pentamère des fleurs mâles d'un côté et met en évidence le caractère polymorphe du nombre d'étamines de l'autre.

Le polymorphisme intersites pour le caractère nombre d'étamine est évident, car des fleurs à verticille composé de 4 étamines existent aux sites 02, 04, 06 et 07 et de six étamines existent au site 07. À titre d'exemple, le polymorphisme intra-site est constaté au niveau du site 07 qui contient les fleurs mâles à 4, à 5 et à 6 étamines. Beaucoup de cas de polymorphisme intra-plant ont été aussi constatés, dans ce travail.

c. Hétérostylie

Nous avons également rencontré, des morphologies originales quant aux styles des plants d'*A.halimus* étudiés dans ce travail. Des styles monofides, trifides en plus des bifides (correspondant au cas habituel) ont été observés et photographiés, sur nos échantillons. D'après Bossu [80] des styles à 2, 3 ou 4 divisions au niveau de la famille Chenopodiaceae existent mais seulement le style bifide a été remarqué chez le genre *Atriplex*.

Il est aussi impératif d'annoncer le fait que le style bifide comprend à son tour plusieurs morphologies. Des cas d'asymétries entre ces deux ramifications, et des cas de différentes longueurs ont été enregistrés. Ce dernier cas a été trouvé et signalé par **Talamali et al. (2003)**. Cette diversité de morphologie de styles a fait, ressortir ce qui suit :

- un polymorphisme aux niveaux des intersites comme c'est le cas des sites 04 et 06 différents des autres sites.
- un autre polymorphisme, aux niveaux inter-plant, et ce pour les mêmes plants des sites précédents.

d. Morphologie des Bractéoles

Les bractéoles, chez plusieurs espèces appartenant au genre *Atriplex*, consistent en un caractère spécifique de leurs fleurs femelles. Ces fleurs sont dépourvues de périanthes et considérées, de point de vu botanique, comme nues. D'après **Chevalier (1922)**, les fleurs femelles d'*Atriplex halimus* sont pourvues de bractées opposées.

Dans ce travail nous avons observé, plusieurs formes, tailles et aussi des cas d'asymétrie, entre bractéoles. Toutefois (**Kinet et al., 1998**) parlent seulement de deux styles enveloppés de deux Bractéoles opposées de forme triangulaire.

Il est aussi essentiel de parler de surcroissances, parfois, rencontrées sur les bractéoles. Ce caractère a été signalé par **Négre (1962)**.

Nous avons enregistré des polymorphismes allant de l'intra-plant jusqu' à l'inter-site. A titre d'exemple :

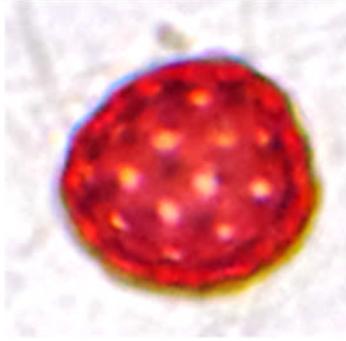
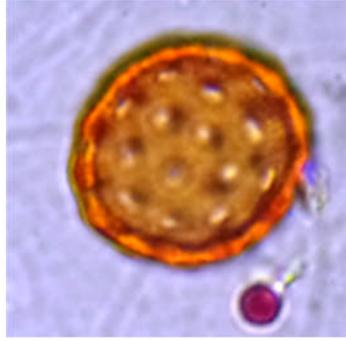
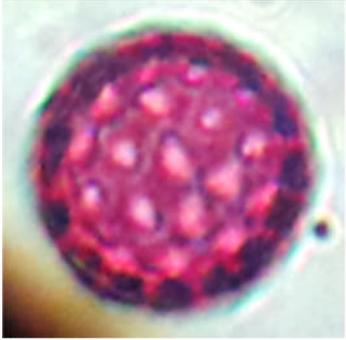
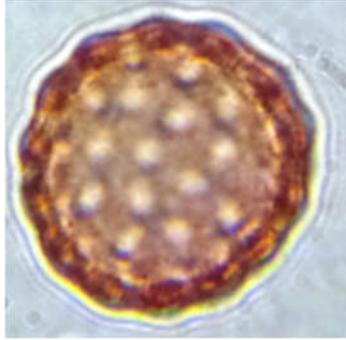
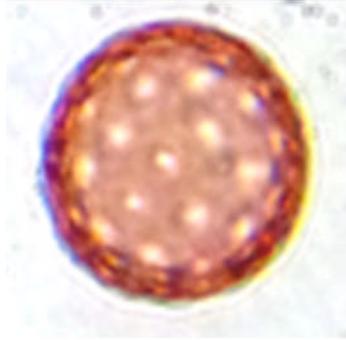
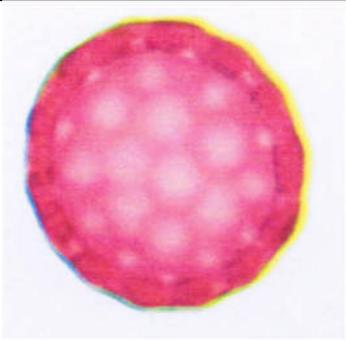
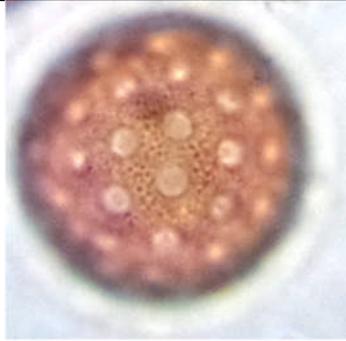
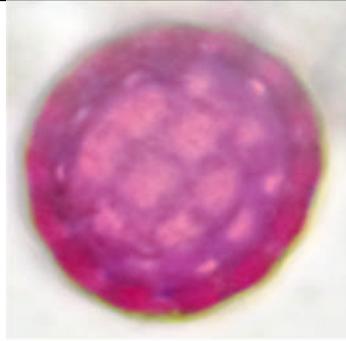
- Une diversité, liée aux cornes dorsales, a marqué le plant 01 du site 02.
- Des bractéoles de grandeur très distinctes, conduisant à un polymorphisme remarquable a marquée aussi le plant 4 du site 01.

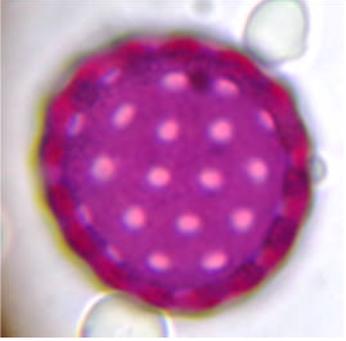
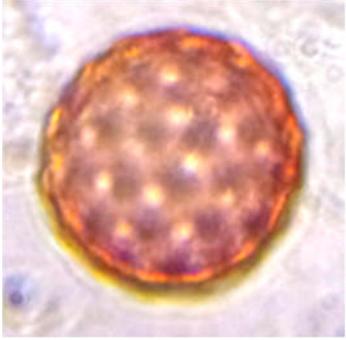
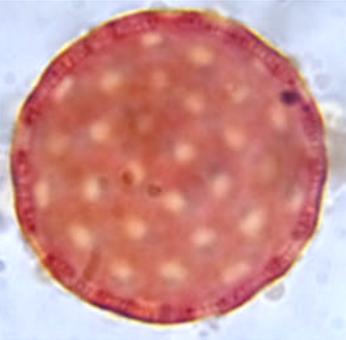
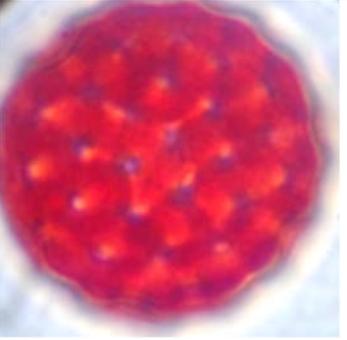
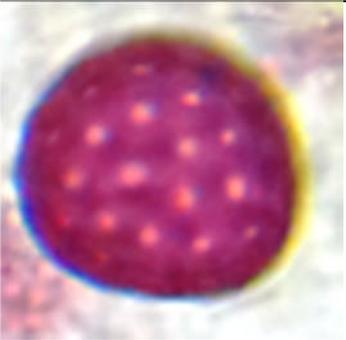
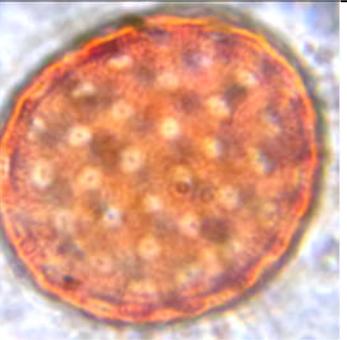
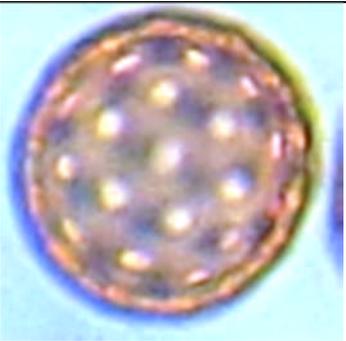
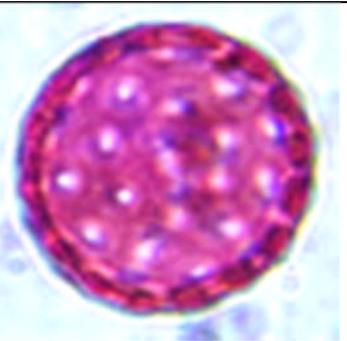
Nous pouvons ainsi confirmer le fait que, le polymorphisme de deux exemples suscités englobe tous les niveaux étudiés ; intra-plant, inter-plants et intersites.

3. Analyse de la diversité du pollen

L'examen des grains de pollen sous microscope a permis l'obtention des résultats reportés dans l'annexe 11. Parmi ces résultats des formes globulaires pantoporées sphéroïdales ont été détectées et qui correspondent aux formes ordinaires et habituelles de grains de pollen chez l'*Atriplex halimus*, cependant ces grains de pollen ont des tailles et de couleurs distinctes (Tableau 23)

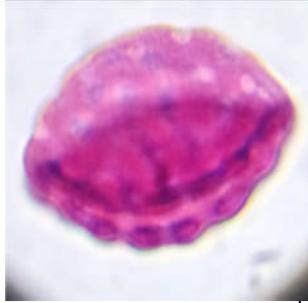
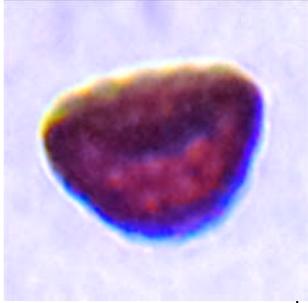
Tableau 23 : Quelques grains de pollen rencontrés au niveau des différents sites d'étude

		
GP. Plant 2. Site 1	GP. Plant 7. Site 1	GP. Plant 8. Site 1
		
GP. Plant 2. Site 2	GP. Plant 5. Site 2	GP. Plant 10. Site 2
		
GP. Plant 3. Site 3	GP. Plant 5. Site 3	GP. Plant 10. Site 3

		
GP. Plant 1. Site 4	GP. Plant 6. Site 4	GP. Plant 10. Site 4
		
GP. Plant 1. Site 5	GP. Plant 4. Site 5	GP. Plant 7. Site 5
		
GP. Plant 6. Site 6	GP. Plant 7. Site 6	GP. Plant 10. Site 6
		
GP. Plant 5. Site 7	GP. Plant 8. Site 7	GP. Plant 10. Site 7

Des formes exceptionnelles ont également été détectées telles que : les formes triangulaires, les sulcates et celles en forme de bateau. Elles sont représentées dans le tableau 24

Tableau 24 : Grains de pollen exceptionnels d’*Atriplex halimus* observés dans les différents sites d’étude

			
Sulcate	Sub-triangulaire	forme de bateau	Triangulaire-pyramide

3.1 Occurrences spatiales et distribution des grains de pollen

La fréquence d'occurrence du pollen par site d'étude variait entre 0 et 37,7% (Figure 57). Les formes de pollen les plus communes chez *A. halimus* parmi les sites étudiés étaient l'oblate sphéroïdale qui a enregistré son taux le plus élevé en zone 4 avec 37,7%, suivi par la prolata sphéroïdale en zone 2 avec un taux de 35,71%, et la suboblate en zone 2 également ou nous avons enregistré un taux de 31,14%. Les valeurs les plus faibles de la fréquence d'occurrence de ces formes ont été enregistrées au niveau du site 1 pour l'oblate sphéroïdale avec 21,61%, ainsi que pour la forme prolata sphéroïdale avec 16,21% au niveau du même site, tandis que la forme suboblate a enregistré sa plus faible occurrence au niveau du site 3 avec 21,42%.

Les formes « inédites » quant à elles, ont enregistrés de faibles taux d'occurrence, à l'instar de la forme sulcate apparues en zones 1, 4,6 et 7 où elle a enregistré respectivement les taux 2,70%, 7,40%, 3,70% et 3,44% ; tandis que la forme triangulaire pyramidale observée au niveau des sites 1, 5 et 6 avec respectivement les taux 5,40%, 4,54% et 3,70% .

Concernant la forme sub-triangulaire, elle a été enregistrée en zones : 1 (8,10%), 3 (10,71%), 5 (4,54%) et 6 (3,70%). Enfin, la forme oblate observée au niveau des sites 1, 3 et 6. C'est la forme qui a enregistré le taux d'occurrence le plus haut parmi ces formes exceptionnelles avec 13,51% au site 1, 10,71% au site 3 et 11,11% au site 6.

Il est à noter que le site 1 est le seul à avoir enregistré toutes les formes en même temps, et le site 2 est celui à avoir enregistré le moins de types de pollen avec seulement 3 formes à

savoir : l'oblate sphéroïdale, la suboblate et la prolata sphéroïdale, qui sont par ailleurs les formes qui ont la plus forte occurrence dans cette étude.

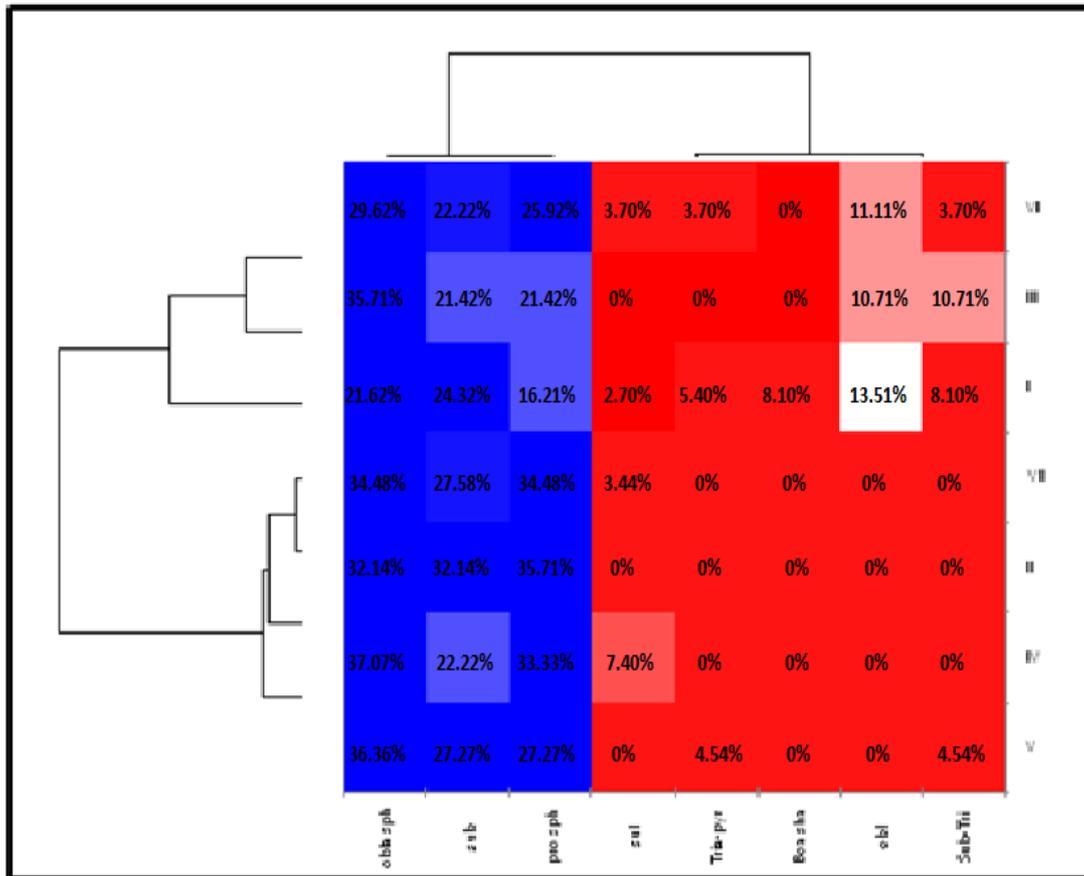


Figure 57 : Heatmap avec analyse de regroupement bidirectionnelle des formes de grains de pollen d'*Atriplex halimus* collectés dans les sept sites de la région d'étude, avec : (**obl sph** : oblate sphéroïdale ; **sub** : suboblate ; **pro sph** : prolata spheroidale ; **sul** : sulcate ; **tri pyr** : triangulaire pyramidale ; **boa sha** : boat shaped ; **obl** : oblate ; **sub tri** : sub-triangulaire).

3.2 Formes caractéristiques du pollen des sites étudiés

L'analyse factorielle des correspondances (AFC), a déterminé les formes de pollen caractéristiques et communes des différents sites étudiés (Figure 58). Les deux axes de l'AC ont capturé 82,91% de la variance totale. Les formes oblates sphéroïdales, oblates sphéroïdales et la suboblates constituent un groupe qui caractérise tous les sites d'étude, tandis que la forme oblate caractérise les sites 1, 3 et 6. Par ailleurs, les formes « inédites » à l'instar de celles en forme de bateau sont exclusives au site 1. La forme sulcate quant à elle caractérise les sites 1, 4, 6 et 7, tandis que la triangulaire pyramide à été enregistré au niveau des sites 1,5 et 6 ; au moment où la sub-triangulaire est caractéristique des sites : 1, 3, 5 et 6.

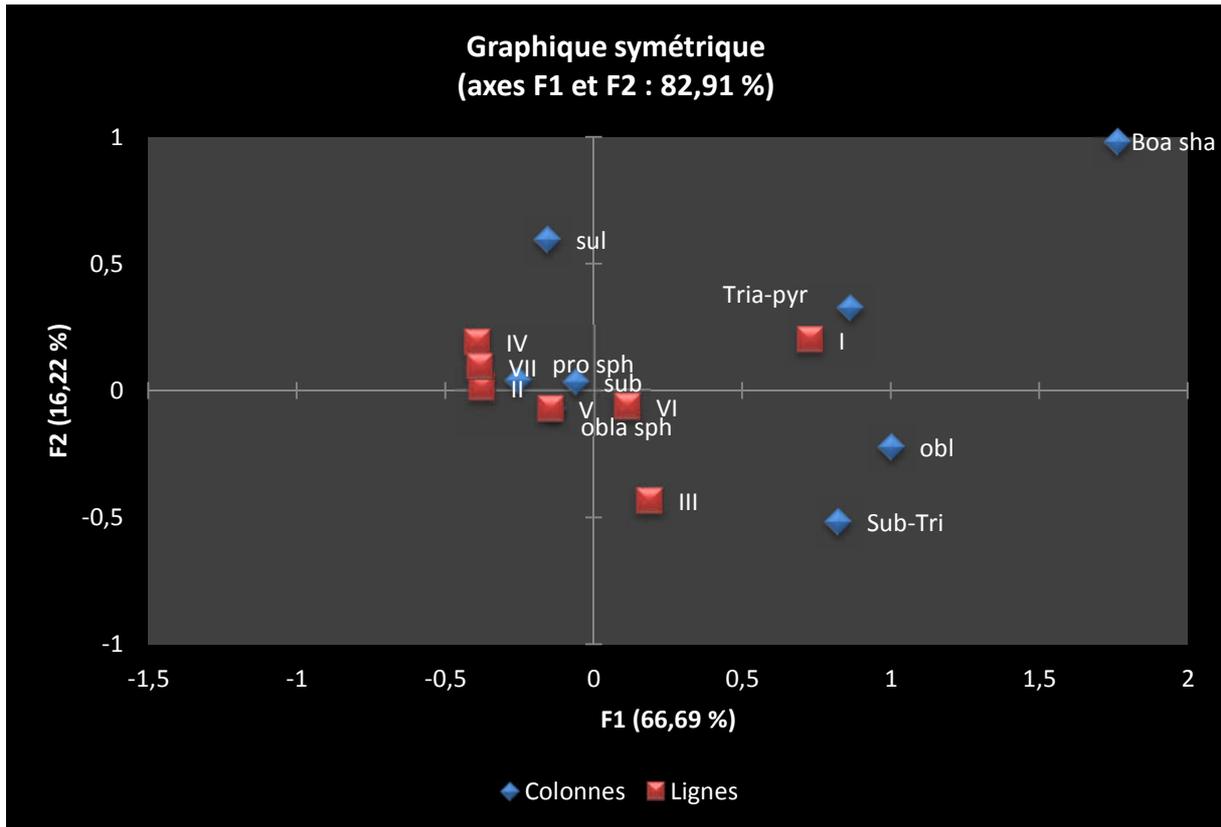


Figure 58. Analyse factorielle des correspondances (AFC) montrant la distribution des formes de grains de pollen d'*Atriplex halimus* parmi les sept sites étudiés.

3.3 Analyse de similitude

Sur la base de la matrice de proximité phi de Pearson, 12 comparaisons par paires sur 21, ont révélé une forte similitude (> 50%) (Figure 59). Les similitudes les plus élevées (100%) ont été observées pour les paires IV et III, V et III, et V et IV, et celles qui ont des similitudes de 77,4 % entre II et III, V et II, VI et II, VII et III, VII et IV ainsi que VII et V. La plus faible similitude entre les sites a été enregistrée entre VI et I avec -6,67 %

	I	II	III	IV	V	VI	VII
I	1	0,2582	0,4667	0,4667	0,4667	-0,0667	0,7454
II	0,2582	1	0,7746	0,7746	0,7746	0,7746	0,5774
III	0,4667	0,7746	1	1,0000	1,0000	0,4667	0,7454
IV	0,4667	0,7746	1,0000	1	1,0000	0,4667	0,7454
V	0,4667	0,7746	1,0000	1,0000	1	0,4667	0,7454
VI	-0,0667	0,7746	0,4667	0,4667	0,4667	1	0,1491
VII	0,7454	0,5774	0,7454	0,7454	0,7454	0,1491	1

Figure 59: Matrice de proximité (Phi de Pearson) des sites étudiés. Les valeurs les plus élevées sont affichées en rouge, et les plus faibles en vert

3.4 Construction du dendrogramme

L'analyse du dendrogramme (figure 60) révèle que ce dernier est constitué de 4 groupes distincts :

Le premier groupe est composé de deux sous-groupes le premier constitué de 1 et 60 au seuil de similarité 82,73%, tandis que le second de 7 et 57 au seuil 88,73% , le tout se rejoint à 68,89% .Le second groupe est également subdivisé en deux sous groupes, où le premier est composé de 2, 21, 22, 29, 31, 41, 45 et 46 qui sont similaires à 100% et forment avec l'échantillon 10 le premier sous-groupe au seuil de similarité 80%, tandis que le second sous groupe est formé de 25 et 48 similaires à 88,73% et qui sont rejoint par 23 au seuil 78,86% .

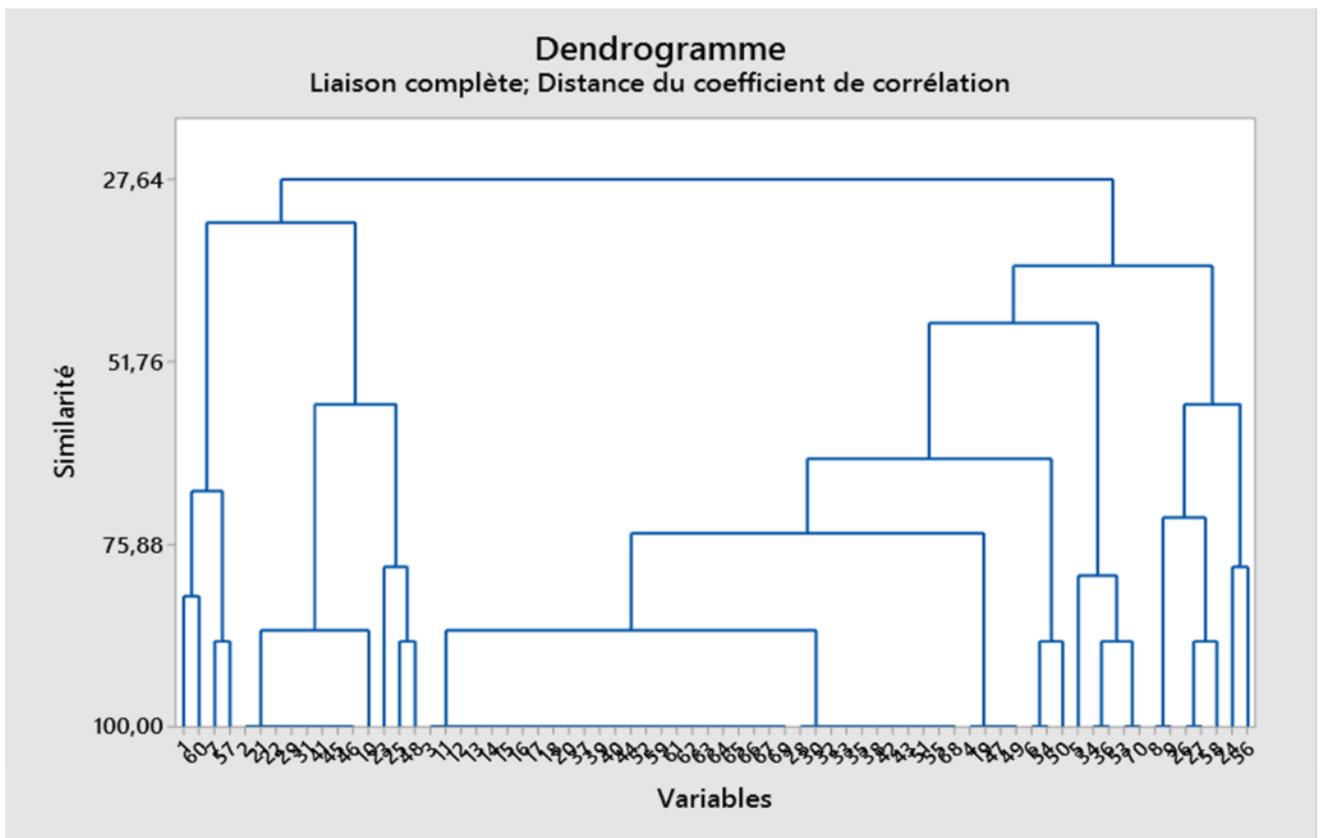


Figure 60 : Dendrogramme schématisant le regroupement des accessions étudiées et leur regroupement

Le troisième groupe est composé par un premier sous groupe constitué par l'ensemble des accessions : «3, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 29, 37, 39, 40, 44, 52, 59, 61, 62, 63,64, 65, 66, 67 et 69 tous similaires à 100%, et qui forment avec l'ensemble des accessions : 28, 30, 32, 33, 35, 38, 42, 43, 51, 55 et 68 qui sont également similaires à 100% , ce premier sous groupe au seuil de similarité 82,74% ; Par ailleurs , le sous groupe 2 du groupe 3 composé de

son coté par les accessions : 4,19,47 et 49 similaires à 100% rejoint les deux premiers sous groupes au seuil 82,73% ; un troisième sous groupe composé des accessions 6 et 54 au seuil de similarité 88,73% rejoint les autres sous groupes au seuil 74,99% .

Le quatrième groupe est également subdivisé en deux sous groupes : le premier est composé des accessions 24, 56 au seuil 78,86%, le deuxième est quand a lui composé des accessions 26 et 27 similaires à 100% et qui sont rejoint par l'accession 58 au seuil 88,73%

Tous les groupes se rejoignent au seuil de similarité 27,64%.

3.5 Discussion

Dans cette partie de notre travail, nous avons traité fondamentalement les questions liées à la diversité morphologique des grains de pollen observés. L'étude a examiné les raisons qui ont conduit à l'apparition de nouveaux types de pollen dans certains *A. halimus* collectés. Il est à noter que l'étude de la diversité pollinique contribue grandement à l'enrichissement des bibliothèques de pollen et permet ainsi de comprendre les mécanismes de spéciation taxonomique et fonctionnelle.

3.5.1 Modèles de grains de pollen observés

Le type de pollen le plus fréquent chez *A. halimus* est l'oblate sphéroïdale qui a été observé dans tous les sites étudiés. . Cependant, d'autres aspects et types de pollen de tailles et de formes sans précédent ont été enregistrés lors de cette étude, à l'instar des formes triangulaires, des formes en bateau (boat-shaped) et sulcate à deux pôles serrés. Nos résultats ont mis en évidence l'existence d'un polymorphisme intra-plantes, les types de pollen exceptionnels ont été observés côte à côte avec les formes communes inter-plantes et inter-sites. En effet, les grains de pollen observés d'*A. halimus*, étaient de différentes couleurs et de différentes tailles (petites, grandes et intermédiaires), ce qui corrobore avec les résultats de **Talmali et al. (2007)**, en effet ces auteurs ont étudié deux populations d'*A. halimus* en Tunisie, l'une d'elles issue de la région de Tadjrouine, située pas loin de notre zone d'étude, où en plus des trois tailles de pollen décrites ci-dessus, des grains de pollen de couleur orangée et jaunâtre ont été signalés. Le type oblate sphéroïdal, très proche du type prolate sphéroïdal, était également le plus fréquemment observé avec ce dernier.

3.5.2 Facteurs influençant la forme des grains de pollen

Concernant la variation intra-spécifique de la taille du pollen, plusieurs études ont abordé la question avec des hypothèses afin d'expliquer ces changements évolutifs (**Ejmond et al., 2011; Cruden, 2009**). De leur côté, **Beaulieu et al. (2008)** ont proposé que la polyploïdie et / ou la taille des génomes soient des prédicteurs qui pourraient expliquer les grandes tailles de certains grains de pollen.

Par ailleurs, Selon **Amer et Abdo (2014)**, il existe une relation solide entre la polyploïdie et la variation morphologique du pollen chez *A. halimus*, où les caractères morphologiques les plus touchés sont les exines, la membrane des pores, le nombre de pores, la forme des pores, la forme des spinules et la marge des pores. Cependant, **Knight et al. (2010)**, en étudiant l'histoire phylogénétique de 464 espèces végétales ont révélé qu'il n'y avait pas de relation entre la taille du pollen et la taille du génome.

En fait, la taille des grains de pollen peut varier en fonction d'un ensemble de variables environnementales et biotiques contrôlant les conditions de croissance (**Muller, 1979; Young et Stanton, 1990; Stephenson et al., 1994; Torres, 2000**). Parmi ces conditions, la température de l'air et l'humidité sont les facteurs les plus cruciaux (**Ejmond et al., 2011; Firon et al., 2012**).

En effet, **Ejmond et al. (2011)** ont souligné que le nombre de pollen produit ainsi que l'optimisation de sa taille sont étroitement liés à la température ambiante, mais cette dernière n'affecte pas significativement sa forme.

Concernant les effets de l'humidité sur le pollen, les parois des grains de pollen (intine et exine) peuvent faire face aux changements de volume dus à l'apport ou à la perte d'eau; ils perdent de l'eau, diminuant en volume, lorsqu'ils sont conservés dans un environnement sec, mais gagnent de l'eau, augmentant en volume, lorsqu'ils sont maintenus dans des conditions humides (**Pacini, 1990 ; Pacini et Franchi, 2020**).

En effet, selon (**Nepi et al., 2001**) le volume du grain de pollen varie fortement au cours de son existence. Avant libération au niveau des anthères, les grains de pollen subissent une phase de déshydratation, et perdent généralement 15 à 35 % d'eau cytoplasmique. Après dispersion, sur un stigmate compatible, les grains de pollen se réhydratent avant de produire le tube pollinique. Les pressions exercées au niveau de la paroi sont fortes, et le grain de pollen doit être en mesure de résister face à ces variations de volume. D'un autre côté, la membrane plasmique joue un rôle très important dans la régulation de l'entrée et de la sortie d'eau. Sa structure change en fonction de la teneur en eau du grain (**Platt-Aloia et al., 1986; Tiwari et al., 1990**).

Il est à noter que différentes réponses de la membrane plasmique à l'humidité relative ont été détectées chez des plantes du même groupe mais vivant dans des habitats différents (**Chaudhury et Shivanna, 1987**).

Selon **Prieu (2015)**, la résistance de la paroi pollinique face à un stress osmotique varie selon l'osmolarité, cette pression va entraîner une rupture de la membrane plasmique puis une rupture de la paroi pollinique, nous avons rencontré ce cas lors de notre étude, comme c'est

présenté dans la (Figure 61), le cas de figure où la paroi est rompue est extrêmement rare. Signalons qu'au cours de ce travail nous avons constaté que la grande majorité des grains étaient intacts.

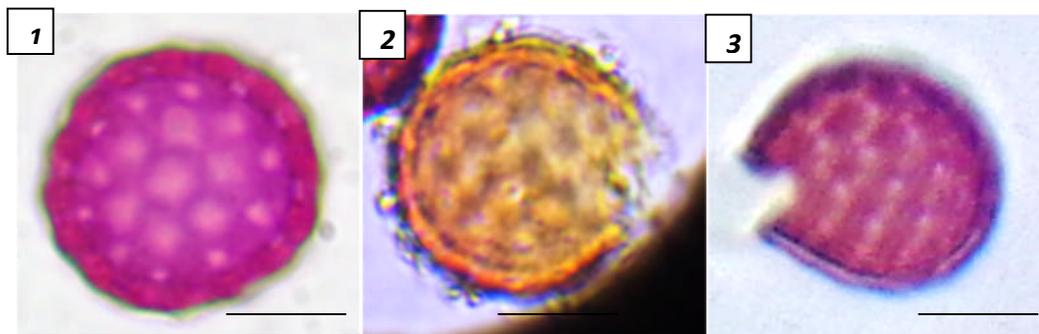


Figure 61: Effet d'un stress osmotique sur le pollen d'*Atriplex halimus*. 1 : grain de pollen intact. 2 : rupture de la membrane plasmique. 3 : rupture de la paroi. Barre d'échelle : 10 μm .

Signalons par ailleurs, et selon (Firon *et al.*, 2012; Bokschanin *et al.*, 2013; Müller *et Rieu*, 2016; García *et al.*, 2017) que les stress abiotiques affectent le développement du pollen dans presque toutes les écozones du monde. Avant l'ouverture des anthères, les grains de pollen subissent une déshydratation importante et perdent généralement environ 15 à 35% d'eau cytoplasmique. De plus, dans certaines conditions, cette perte d'eau entraîne une diminution du volume des grains de pollen et la paroi se replie le long des apertures (Nepi *et al.*, 2001), nous avons rencontré ce cas dans la zone 6 chez certains grains de pollen appartenant au plant 8, comme présenté dans la figure 62.

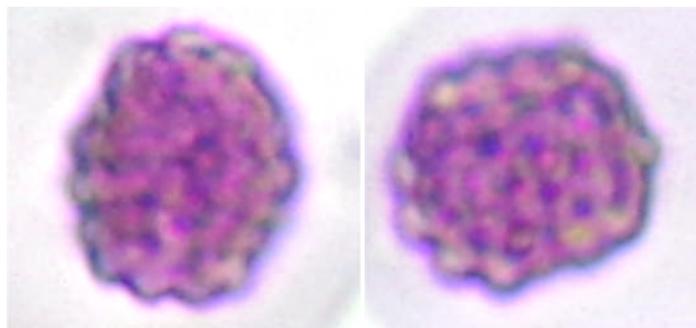


Figure 62 : Exemples de grains de pollen rencontrés où la paroi se replie tout au long des apertures

Le grain de pollen est réhydraté une fois qu'il atteint un stigmate compatible et augmente en volume, conduisant à une harmonégathie, ce qui signifie des changements dans le volume du pollen en réponse à la perte d'eau (Wodehouse, 1965).

Selon Volkova *et al.* (2013), ces changements harmoniques se produisent lorsque le cytoplasme et les parois des grains de pollen collaborent pour maintenir la viabilité des protoplastes, malgré les changements de forme et de volume. Ce processus est facilité par les

rainures des parois polliniques (colpi) qui facilitent le changement de forme du grain de pollen après la perte d'eau.

Selon (**Muller, 1979 ; Payne, 1981**), les variations dans la composition, l'organisation et la forme des grains de pollen sont principalement dues au stress harmonomégathique. Cela pourrait expliquer certains types de pollen rencontrés dans cette étude.

Par ailleurs, et à la lumière de ces résultats, on peut affirmer que l'aridité climatique ainsi que la sécheresse, pourraient influencer les nouveaux morphotypes polliniques (c'est-à-dire les sulcates, les triangulaires et ceux en forme de bateau) trouvés dans certaines zones de ce travail.

De leur côté, **Katifori et al. (2010)** stipulent que dans des environnements secs, la paroi pollinique a la capacité de se replier sur elle-même afin d'éviter de nouvelles pertes d'eau, ce qui est en accord avec les travaux de **Muller (1979)**. Ces résultats ont été confirmés par **Volkova et al. (2013)**, qui précisent que les grains de pollen ont développé la capacité de se plier afin d'éviter la déshydratation, ce qui pourrait expliquer l'apparition des types sub-triangulaires dans les sites 1,3 5 et 6 ainsi que les types sulcates dans les zones 1, 4, 6 et 7.

De plus, les plantes coexistant dans le même habitat avec des ressources limitées et / ou dans des conditions extrêmes rivalisent pour les ressources nécessaires à leur croissance. Cette compétition concerne également le pollen, où elle peut affecter les phénotypes polliniques de la progéniture (**Snow et Mazer, 1988**) ainsi que les performances polliniques (**Schlichting, 1986**).

D'autres facteurs peuvent entraîner des modifications phénotypiques du pollen. Parmi ces facteurs : l'altitude joue un rôle important dans la diversité morphologique des pollens. Selon **Prieu (2015)**, les grains de pollen à quatre ouvertures sont plus fréquents à haute altitude et ceux à cinq ouvertures dominant à basse altitude. Par ailleurs, Dans certaines plantes, l'élévation affecte l'efficacité de la pollinisation, qui diminue avec l'augmentation de l'altitude (**Till-Bottraud, 1999**).

3.5.3 Aspects génétiques et plasticité phénotypique

Il est important de considérer les caractéristiques génétiques pour comprendre l'apparition de certaines formes de pollen. Dans les populations naturelles, les variations génétiques de la performance pollinique peuvent résulter de mutations, des flux de gènes entre les populations et de l'hétérogénéité environnementale au sein des populations (**Schlichting et al., 1990; Charlesworth et Charlesworth, 1992**).

Nos résultats suggèrent l'existence de variations génétiques intra-individuelles, probablement liées à des mutations somatiques provoquées par la croissance indéfinie des

plantes (Hallé, 2015). D'autre part; il ne semble pas clair que les mutations soient les seules causes pouvant expliquer une telle diversité du pollen. Ceci nous amène à suggérer que ces mutations peuvent être, avec les facteurs mentionnés ci-dessus, à l'origine de certains nouveaux types observés dans cette étude à l'instar du type prolata sphéroïdal, le type oblate, et le type suboblate.

De plus, certaines variations non génétiques du pollen peuvent correspondre à une plasticité phénotypique, qui peut être définie comme le changement d'un caractère en réponse à une variation de l'environnement pour un génotype donné (Talamali et al., 2006; Lefèvre et al., 2015). Cela peut expliquer la présence de certaines formes de pollen en réponse aux stress et aux dangers environnementaux. Le type de triangulaire pyramide fait partie de ces formes qui ont été enregistrées dans les sites 1, 5 et 6. Il en va de même pour le type de pollen en forme de bateau qui a été enregistré exclusivement au niveau du site 1.

3.6 Conclusion

La présente étude a fourni - pour la première fois - une analyse approfondie et complète de la diversité et des variations des formes des grains de pollen d'*Atriplex halimus* poussant à l'état sauvage à travers quelques sites de la steppe de la région de Tébessa. De nouvelles formes de pollen auparavant inconnus, avec des caractères morphologiques uniques tels que la taille et la forme des grains ont été observés et décrits. L'étude statistique accompagnée d'une analyse de similarité a aidé à comprendre les variations spatiales des grains de pollen rencontrés lors de cette étude.

La diversité morphologique du pollen est principalement attribuée à des facteurs abiotiques tels que la température de l'air qui influencent à la fois la taille et la forme du grain de pollen, lui donnant la capacité de se replier sur lui-même pour diminuer la déshydratation. D'autres facteurs tels que les mutations jouent également un rôle dans la variabilité morphologique du pollen.

La réalisation d'études génomiques semble nécessaire pour mieux comprendre la diversité des pollens recensés dans ce travail. Cela peut également être appliqué à d'autres espèces végétales d'intérêt économique / médicinal croissant dans la steppe algérienne.

4. Analyse du polymorphisme isoenzymatique

4.1 Interprétation génétique des zymmogrammes

Après chaque révélation enzymatique, des bandes apparaissent au niveau des extraits de chaque individu. Ces bandes sont appelées isozymes, et elles peuvent correspondre :

- Aux produits de l'expression de plusieurs gènes situés sur autant de locus
- Aux produits de l'expression de plusieurs allèles du même gène à un seul locus
- A des molécules résultant du changement de conformation d'une même molécule protéique
- A des molécules synthétisées par un même gène ou groupe de gènes et ayant subi diverses transformations post traductionnelles

Notre objectif est de reconnaître comment ces isoenzymes traduisent la variabilité du génome. On essaiera de déterminer combien de gènes « combien de locus », dans les chromosomes, sont responsables des motifs électrophorétiques observés, et comment ces derniers peuvent être traduits en termes de génotype.

4.2 Variabilité isoenzymatique des échantillons étudiés

Pour l'interprétation des résultats, des tableaux dichotomiques ont été réalisés avec une notion de la présence « 1 » et l'absence « 0 » tableaux

Les différents échantillons ont été comparés en se basant sur la vitesse de migration des isoenzymes et sur la répartition des entités similaires en groupe, qui fut réalisée par une classification hiérarchique. Pour l'analyse génétique, seules ont été prises en considération les révélations jugées satisfaisantes.

4.3 Description des zymmogrammes

Les zymmogrammes des systèmes enzymatiques pour les échantillons d'*Atriplex* étudiés sont représentés par les figures 63 et 65.

Pour chaque système, les échantillons du même profil isoenzymatique ont été groupés en phénotypes, ils ont été identifiés sur la base de la vitesse de migration (F pour *fast* et S pour *slow*), des isoenzymes révélés par la position des bandes. Les phénotypes ont été interprétés en termes d'allèles correspondant à des loci spécifiques codant pour l'enzyme considérée.

Le total des loci représentés par 29 bandes a été observé pour les deux systèmes enzymatiques. Les profils électrophorétiques de ces derniers sont décrits comme suit :

4.3.1 Glutamate oxaloacétate transaminase (GOT)

Les profils électrophorétiques de ce système (Figure 63) montrent deux zones d'activité :

- Une zone de migration rapide avec des positions différentes qui correspondent à un locus polymorphe Got 1.

- Une zone de migration lente, présentant des bandes avec différentes positions correspondant à un locus polymorphe Got 2.

13 bandes ont été révélées, leur rapport frontal est compris entre 0,5 et 2,3 (Figure 64)

On remarque que les isoenzyme G8 (1.7), G10 (2,0), sont les plus fréquents, ils sont portés par 4 échantillons et absent chez les autres.

Le plus grand nombre de bandes à été observé chez l'accession du plant appartenant au site 6 avec 3 isoenzymes réparties sur 2 loci G2 (0,6), G6 (1,5) et G10 (2,0). Tandis que le plus faible nombre de bandes (une seule bande), à été enregistré chez les accessions appartenant respectivement aux sites 2, 4, 5 et 6 avec G7 (1.6), G13 (2.3) et G10 (2.0).

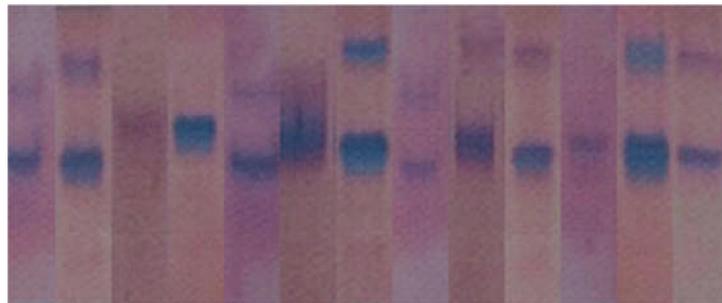


Figure 63: Représentation schématique du profil électrophorétique du Glutamate oxaloacétate transaminase pour les échantillons d'*A.halimus*

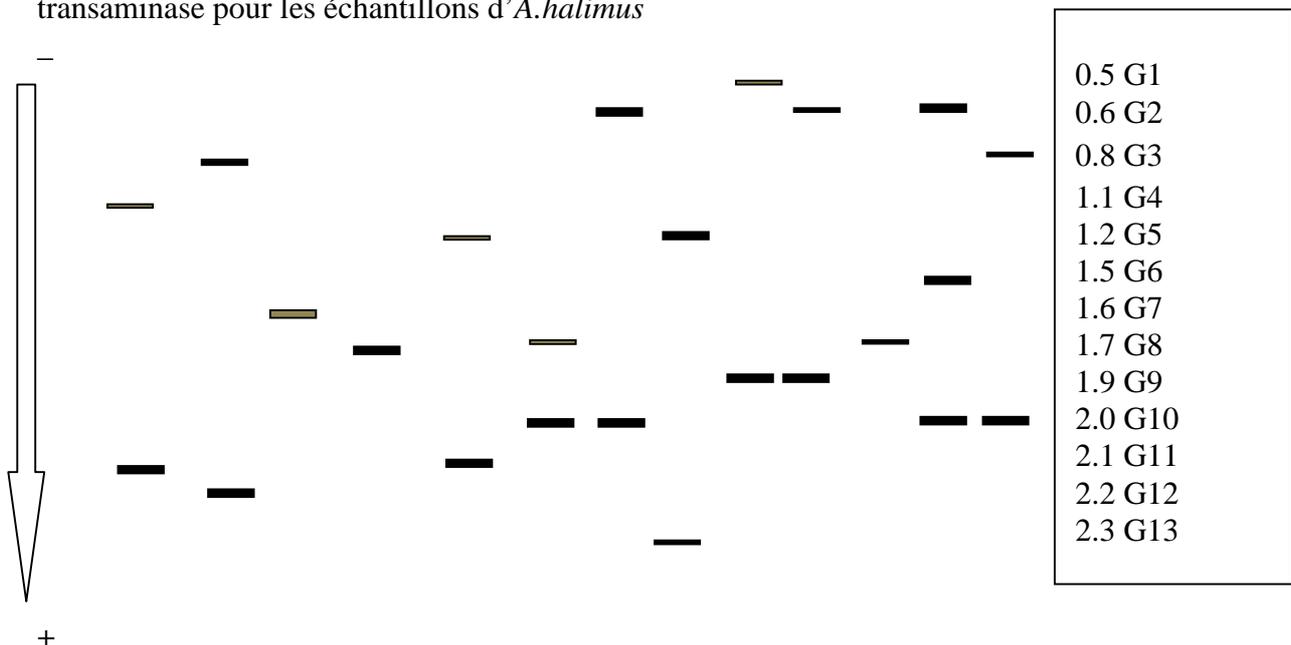


Figure 64 : Principaux phénotypes électrophorétiques avec interprétation génétique sur la base des allèles et des locus codant pour le GOT. Les allèles sont définis par le rapport frontal. La migration a lieu en direction de l'anode (+)

4.3.2 Les estérases

Ce système est très informatif, nous avons remarqué une bonne résolution des bandes (Figure 65). On dénombre 16 bandes, la majorité d'entre elles sont réparties dans la zone cathodique.

Elles ont été révélées pour les échantillons étudiés dont le rapport frontal est compris entre 0,2 et 3,5. En effet, les profils électrophorétiques de ce système montrent 3 zones :

- Une zone de migration rapide correspondant à un locus polymorphe EST-1
- Une zone de migration intermédiaire correspondant à un locus polymorphe EST-2
- Une zone de migration lente présentant des bandes avec différentes positions correspondant à un locus polymorphe EST-3.

L'isoenzyme E14 (3,3) apparaît le plus, il a été enregistré chez 6 échantillons étudiés appartenant aux sites 2, 3, 5, 6 et 7, tandis que les E9 (1,2) et E16 (3,5) apparaissent une seule fois seulement respectivement au niveau des sites 3 et 7. (Figure 66).

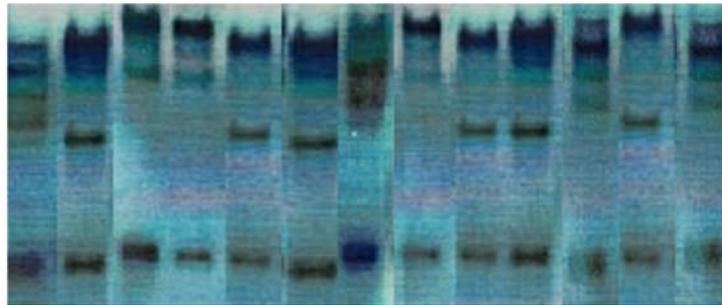


Figure 65: Représentation schématique du profil électrophorétique de l'estérase pour les échantillons d'*Atriplex* étudiés

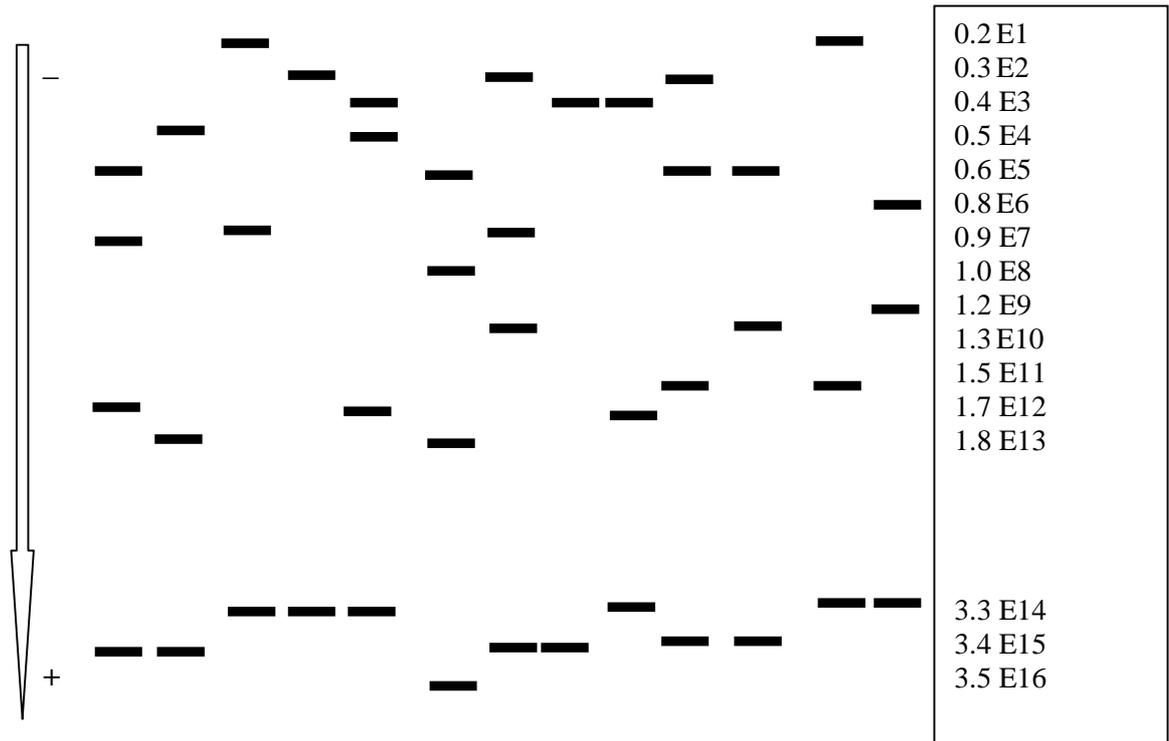


Figure 66: Principaux phénotypes électrophorétiques avec interprétation génétique sur la base des allèles et des locus codant pour l'estérase. La migration a lieu en direction de l'anode

Tableau 25: Clé de détermination du système GOT des échantillons d'*Atriplex* représentés dans la figure 63

1 : Présence 0 : Absence

Acc Mr	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0.6	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
0.8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1.1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1.2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1.6	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1.7	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
1.9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
2.0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
2.1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2.2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2.3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Tableau 26 : Clé de détermination du système estérase des échantillons d'*Atriplex* représentés dans la figure 65**1 : Présence 0 : Absence**

Ech Mr	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0.2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0.3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
0.4	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
0.5	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0.6	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0.9	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
1.0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1.3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
1.7	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
1.8	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
3.3	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
3.4	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
3.5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

4.4 Calcul des indices de similarité

L'indice de similarité a été calculé selon la méthode de **Dedio et al. (1969)**, en rapportant l'indice de similarité absolu (IAS) au nombre total (N) des bandes présentes dans, au moins, l'un des diagrammes des échantillons comparés.

L'IAS présente l'ensemble des bandes qui ne sont pas significativement différentes d'une autre lorsqu'elles sont de même mobilité.

$$\text{IRS} = \text{IAS}/\text{N} \times 100$$

- **Système GOT :**

Les valeurs des indices de similarité (IRS) sont rassemblées dans le tableau 27. L'IRS est considéré comme significativement élevé de 85% à 100%, et considéré comme significativement faible de 0% à 10%.

Le calcul de l'indice de similarité pour le système GOT a permis les observations suivantes :

Les valeurs de l'IRS varient entre 0% et 100%. Nous présentons les accessions ayant des IRS, significativement élevés (entre 85 et 100%), des valeurs élevées signifient que les diagrammes sont très proches et les variétés sont très apparentées.

Tableau 27 : Indices de similarité entre les diagrammes électrophorétiques du GOT (exprimé en %)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Accessions
100	0	0	0	33.3	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33.3	2
		100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
			100	0	50	0	0	0	0	100	0	0	4
				100	0	0	33.3	0	0	0	0	0	5
					100	33.3	0	0	0	50	25	33.3	6
						100	0	0	33.3	0	66.6	33.3	7
							100	0	0	0	0	0	8
								100	33.3	0	0	0	9
									100	0	25	0	10
										100	0	0	11
											100	25	12
												100	13

Nous avons remarqué, qu’il n’y’avait pas d’accessions qui étaient très proches, ce qui confirme le grand polymorphisme qui existe chez l’espèce étudiée, exception faite pour les échantillons 4 et 11 qui ont un IRS de 100%.

Concernant les accessions ayant les IRS les plus bas (entre 0% et 10%), où les valeurs faibles signifient que les diagrammes présentent de grandes dissemblances, c’est le cas des accessions qui présentent des IRS à 0% (majoritaires).

Par ailleurs, nous avons noté des similarités étroites entre l’échantillon 7 et 12 avec 66,6%, ainsi qu’entre les échantillons 1et 5, 2 et 13, 5 et 8, 6 et 7, 6 et 13, 7 et 10, 7 et 13, 9 et 10 avec des indices de ressemblance de 33,33% ; ainsi que de 25% entre les accessions 6 et 12 , 10 et 12 et 12 avec 13.

Les accessions 6 et 4 ainsi que 6 et 11 ont un indice de ressemblance de 50%, une seule valeur où l’IRS a enregistré 66 ,66% a été notée entre les accessions 7 et 12.

- **Système Estérase**

Les valeurs des indices de similarité (IRS) sont indiquées dans le tableau 28, elles varient entre 0% et 100%. Nous présentons les accessions ayant des IRS, significativement élevés (entre 85 et 100%), des valeurs élevées signifient que les diagrammes sont très proches et les variétés sont très apparentées.

Nous n'avons pas noté des accessions présentant un IRS élevé, la valeur la plus haute est 75% enregistrée entre les accessions 5 et 9 ; par ailleurs, les accessions qui ont une similarité étroite sont : 3 avec 12 (50%), 1 avec 11(40%), 7 avec 11(40%), 10 avec 11(40%), 1 avec 10 (33,33%) , 1 avec 7 (33,33%), 2 avec 7 (33,33%), 7 avec 10 (33,33%), 2 avec 8 (25%), 4 avec 12 (25%), 4 avec 9 (25%), 8 avec 11 (25%) , 8 avec 9 (25%) et 9 avec 12 (25%).

Tableau 28 : Indices de similarité entre les diagrammes électrophorétiques des estérases (exprimé en %)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Accessions
100	16.6	16.6	0	14.3	14.3	33.3	20	16.6	33.3	40	0	0	1
	100	0	0	16.6	16.6	33.3	25	0	16.6	20	0	0	2
		100	25	16.6	0	16.6	0	20	0	0	50	20	3
			100	20	0	20	0	25	25	0	25	25	4
				100	0	0	20	75	0	0	16.6	16.6	5
					100	0	0	0	14.3	16.6	0	0	6
						100	20	0	33.3	40	0	0	7
							100	25	20	25	0	0	8
								100	0	0	25	20	9
									100	40	16.6	0	10
										100	0	0	11
											100	20	12
												100	13

4.5 Construction des dendrogrammes

- **Les GOT**

L'analyse du dendrogramme (Figure 67) révèle l'existence de 4 groupes, le premier est composé des accessions 1 et 9 similaires au seuil 64,93%. Le deuxième groupe est constitué des échantillons 3,12 et 7, les deux premiers s'associent à 64,93%, et sont rejoint par la troisième accession au seuil de 33,77%.

Le troisième groupe est composé pour sa part de deux sous-groupes : le premier est formé par 4 et 11 similaires à 64,93%, ce taux de similarité est le même pour le second sous-groupe composé quant à lui des accessions 5 et 13 ; les deux sous-groupes se rejoignent à 31,34%.

Un dernier groupe à été noté, il est formé par les accessions 2, 6 et 10, les deux premières s'associent à 50,41%, ils sont rejoints par la troisième à 39,26 %. L'accession 8 s'associe à l'ensemble au seuil 16,04%.

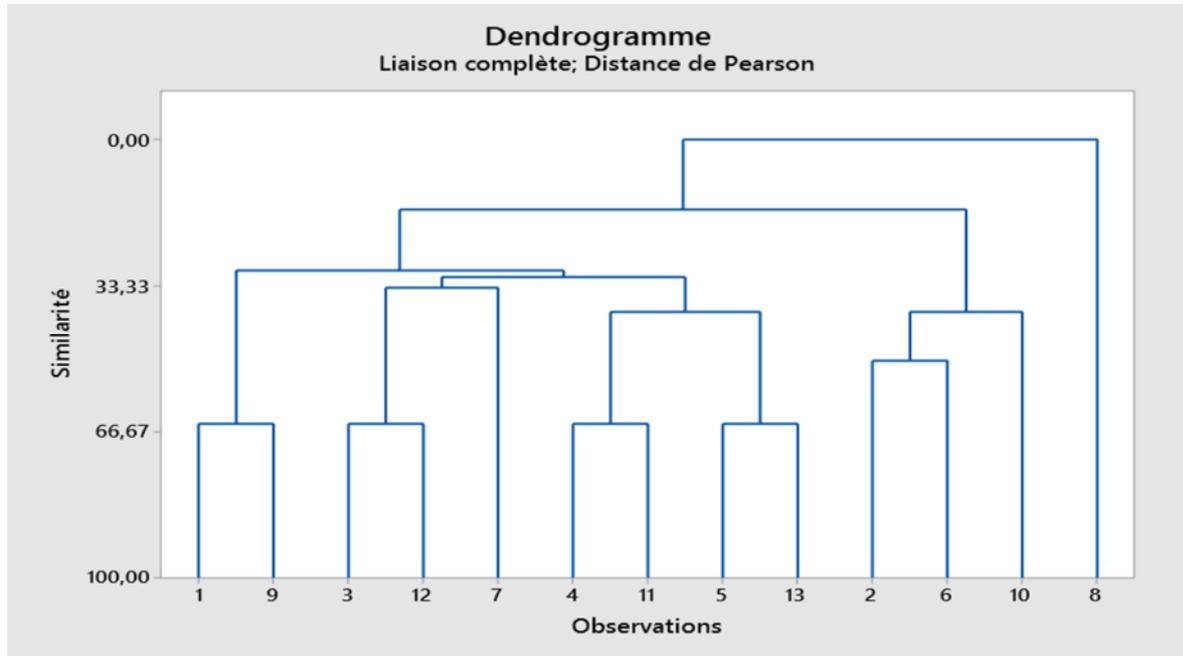


Figure 67 : Dendrogramme schématisant le regroupement des échantillons de pois sur la base des analyses isoenzymatiques du glutamate oxaloacétate transaminase.

- **Les estérases**

La classification hiérarchique ascendante des échantillons analysés, révèle l'existence de 4 groupes qui se rejoignent tous au seuil de similarité 30,54% (Figure 68). Le premier groupe est formé des accessions 1 et 11 qui sont similaires à 77,25%, ils sont rejoint par l'accession 7 au seuil de similarité 66,67%. L'accession 10 vient s'associer à tout le groupe au seuil 51,08%.

Le deuxième groupe formé au seuil 65,13% par les accessions 2 et 6, par ailleurs, un troisième groupe a été enregistré avec les accessions 3,4 et 8, dont les deux premiers sont identiques au seuil 100%, et qui sont rejoint par l'accession 8 à 65,13%.

Un quatrième groupe, subdivisé en deux sous-groupes : le premier constitué par 5 et 9 au seuil 91,60%, et le second par 12 et 13 à 58,97% ; les deux sous-groupes se rejoignent au seuil 54,62%.

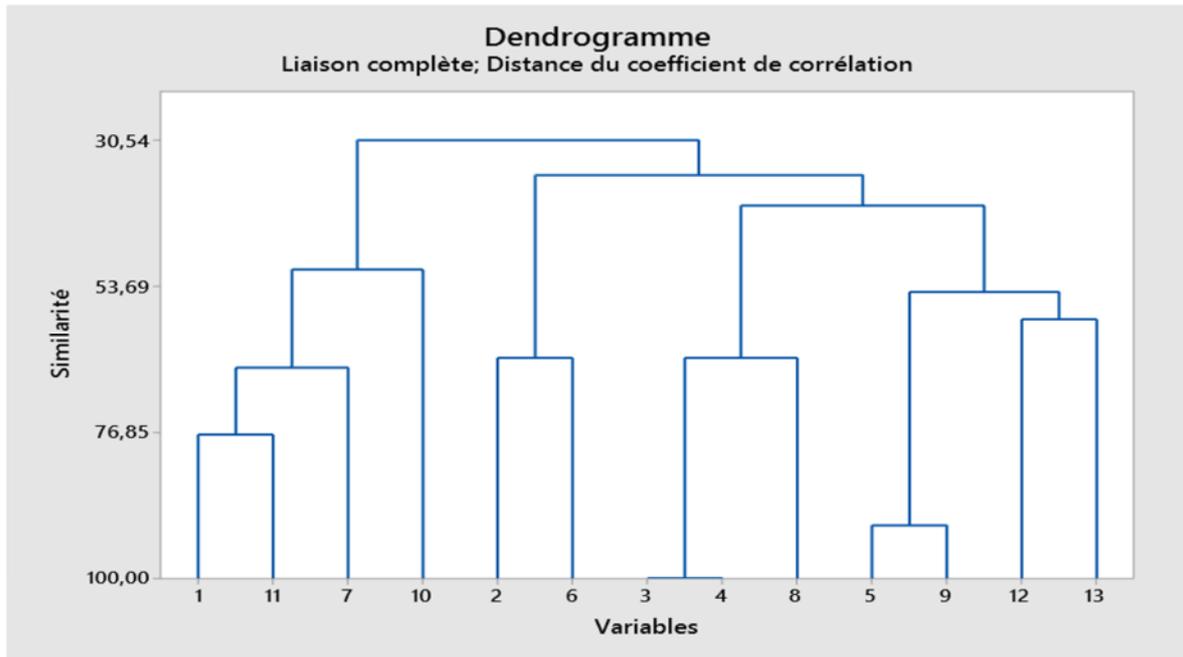


Figure 68 : Dendrogramme schématisant le regroupement des échantillons d'*Atriplex halimus* sur la base des analyses isoenzymatiques des estérases

4.6 Discussion

Les espèces végétales diffèrent considérablement dans la manière dont la diversité génétique est répartie entre les populations et parmi les individus au sein de la population (Hartl, 1987).

Dans la présente étude, les fractions isoenzymatiques chez *A. halimus* ont présenté d'importantes variations, ce qui n'a fait que confirmer le polymorphisme morphologique observé tout au long de ce travail.

Les systèmes enzymatiques GOT et EST testés sur les accessions d'*Atriplex halimus*, ont présenté une bonne résolution sur les gels de polyacrylamide.

L'analyse des zymogrammes du système GOT a révélé la présence de deux loci, tandis que celle des zymogrammes du système estérase a révélé la présence de 3 loci.

Une étude présentée par **Haddioui et Baaziz (2001)**, qui consiste à analyser le polymorphisme isoenzymatique de 9 populations d'*A. halimus* échantillonnées depuis plusieurs endroits du Maroc à travers l'analyse de trois systèmes enzymatiques (estérases, phosphatases acides et glutamate oxaloacétate transaminase), a révélé que la diversité génétique s'applique essentiellement à la composante intra-population. La proportion de la diversité totale au sein des populations était de 92%, ne laissant que 8% de la diversité inter populations.

Dans le travail de ces auteurs, l'analyse du système estérase a donné des zymogrammes montrant la présence de quatre loci codant des protéines monomères, tandis que celle du système GOT corrobore avec nos résultats et a révélé la présence de deux loci. Cette dernière concorde avec les données rapportées par **Polignano et al. (1998)** sur un travail sur le polymorphisme chez *Vicia faba* L où deux zones actives correspondant à GOT-1 et GOT-2 ont été révélés.

De leur côté, **Abbad et al. (2004)**, en étudiant le polymorphisme de trois populations naturelles d'*A.halimus* et en analysant 4 systèmes isoenzymatiques à savoir : L-alanine aminopeptidase (Aap), L-leucine aminopeptidase (Lap), glutamate oxaloacétate transaminase (Got) et shikimate déhydrogénase (Skdh), ont noté des taux de locus polymorphes et d'hétérozygotie moyenne assez élevés, exprimant un polymorphisme important des gènes, et une variabilité génétique assez appréciable ainsi qu'un niveau de différenciation assez marqué similaire à celui obtenu dans les travaux de **Haddioui et baaziz (2001)** cités plus haut. Notons que lors de cette étude l'analyse des glutamates oxaloacétate transaminase a donné également des zymogrammes montrant la présence de deux loci, ce qui corrobore avec les résultats de notre travail.

D'autre part, **Athmen et al. (2019)**, lors d'une étude comparative du polymorphisme génétique de six *A. halimus* issus de différentes régions d'Algérie: (Bechar, Ain Sefra, Mascara, Arzew, Mostaganem et Chlef) réalisée par les marqueurs isoenzymatiques représentés par les estérases et phosphatases acides, ont trouvé que les estérases sont moins polymorphes au niveau des écotypes étudiés.

Les auteurs ont noté que l'analyse des zymogrammes de l'estérase a montré trois zones actives concernant les accessions de Bechar, Ain Sefra, Mascara, Arzew et Mostaganem, ce qui corrobore avec nos résultats pour ce même système isoenzymatique.

Par ailleurs, un seul isoestérase caractérise l'écotype de Chlef et montre sa diversité génétique. De leur côté, les acides phosphatases ont également montré une faible variabilité interspécifique. Le zymogramme des phosphatases acides a révélé la présence de 5 allèles codés par le même locus pour les écotypes Bechar Ain Sefra, Mascara, Arzew et Mostaganem et 4 allèles pour l'écotype Chlef.

Par ailleurs, nous avons jugé utile, de mentionner quelques études qui se sont intéressées à la variabilité de l'*A.halimus* avec d'autres types de marqueurs, à l'instar du travail mené par **Ortiz-Dorda et al. (2005)** qui ont utilisé les RAPD et ont évalué la structure génétique de 51 populations d'*Atriplex halimus* issues de dix pays du bassin méditerranéen. Cette étude a montré une nette différenciation des populations étudiées, ainsi qu'une

séparation considérable des plantes individuelles dans la même population, avec un taux de différenciation de 29,18%. Ce taux est nettement supérieur à celui signalé pour *Atriplex tatarica* (21,40%) (**Wright, 1978**).

De leur côté, **Boudaa et al. (2013)**, pour évaluer les niveaux et les modèles de diversité génétique de cette même espèce, ont analysé 99 échantillons de 11 populations collectées dans toute son aire de répartition naturelle du Maroc plus 9 échantillons prélevés sur une population originaire des États-Unis, à l'aide des RAPD, ont trouvé que le taux de différenciation était de 33,43% , ils ont pu constater que chez *A. halimus* la différenciation génétique entre les populations n'est pas liée à la distance géographique.

Une autre étude récente de **Bouda et al. (2019)**, qui s'est intéressée à la diversité génétique de 12 populations d'*Atriplex halimus* L. collectées dans son aire de répartition naturelle au Maroc a été effectuée en utilisant des séquences de la région ITS d'ADNr a révélé que la diversité génétique au sein de la population était élevée par rapport à d'autres espèces ayant des cycles biologiques et des caractéristiques écologiques similaires

Par ailleurs, plusieurs résultats indiquent qu'environ la moitié de la variation génétique d'*A. halimus* dans le bassin méditerranéen est due à la différenciation entre deux groupes distincts (**Ortiz-Dorda, 2005**). Toujours selon ces mêmes auteurs, le mode de reproduction allogame d'*A. halimus* pourrait expliquer des niveaux élevés de flux génique. Les niveaux élevés de variabilité observés peuvent être nécessaires pour maintenir la plasticité dans un environnement très diversifié comme le bassin méditerranéen.

Il est utile de rappeler (voir chapitre 1), qu'*A. halimus* comprend deux groupes assez différents, Le Houèrou (**1992, 2000**) décrit les caractéristiques de ces deux groupes : *halimus* et *schweinfurthii* (Boiss.), cependant, ces deux sous-espèces ne sont pas des unités taxonomiques acceptées, car elles n'ont pas encore été formellement caractérisées selon les règles de taxonomie botanique (**Ortiz-Dorda., 2005**).

A la lumière des résultats obtenus, plusieurs causes peuvent expliquer ce polymorphisme, parmi lesquelles la migration (dispersion des graines sur une plus grande distance par le cheptel, repeuplement de certains paysages par cette espèce), associée à la sélection pour des adaptations aux conditions environnementales locales (**Beg & Hamrick, 1997**) et/ou à un goulot d'étranglement récent. Ceci est confirmé dans notre travail par la variation observée des protéines, qui est un élément essentiel de la réponse des plantes à stress environnemental ainsi que pour l'adaptation aux conditions environnementales (**Vierstra, 1993; Hieng et al., 2004**) d'un côté, et du fait que les facteurs physiologiques et les réponses

aux conditions environnementales dépendent de la composition génétique des individus de l'autre. **(Tardieu, 2013)**.

En outre, Plusieurs auteurs tels que **(Lorenzon et al., 2001 ; Sorci et al., 1996)** supposent que la différenciation entre les populations est probablement induite par une pression sélective de l'environnement en faveur de phénotypes adaptés aux conditions climatiques locales.

D'autre part, La diversité génétique peut être affectée par la variabilité de l'habitat et le flux génétique par dispersion de graines ou de pollen **(Schaal., 1975 ; Waser., 1987)**. La variation de l'habitat génère souvent des barrières écologiques contre le flux de gènes et améliore ainsi la différenciation génétique entre les populations locales **(Hoffmann & Sgro., 2011 ; Odat et al., 2004)**.

D'après **Amos et Harwood (1998)** des niveaux de variabilité élevés sont considérés comme sains, conférant la possibilité de répondre à des menaces telles que les maladies, les parasites ainsi que les changements environnementaux. Par ailleurs, ces augmentations de la diversité peuvent être produites par mutation et par flux de gènes **(Dixon et al., 2009 ; Perrie et al., 2010)**.

Atriplex halimus est une espèce polyploïde; et selon **Soltis et Soltis (2009)** les polyploïdes, les individus autant que les populations, maintiennent des niveaux d'hétérozygotie plus élevés que leurs progéniteurs diploïdes, cela permet à *A. halimus* d'avoir une meilleure adaptabilité à divers écosystèmes, ce qui contribue à sa bonne distribution dans la nature.

En guise de conclusion, nous pouvons avancer que cette étude confirme l'existence, au sein de l'espèce *A. halimus*, d'un grand polymorphisme (phénotypique et génétique) et d'une importante différenciation

Ce résultat est comparable à celui obtenu, pour la même espèce, en Tunisie, pour des populations naturelles situées dans un axe d'orientation nord– sud **(Chalbi et al., 1997)** ainsi qu'à ceux obtenus pour de nombreuses autres espèces végétales **(Hopkins, 1983 ; Volis et al., 2002)**.

Cependant, plus d'informations génétiques sur un large éventail de populations et le système reproducteur *Atriplex halimus* L. sont nécessaires pour une gestion efficace des ressources.

Cette étude préliminaire sur la diversité génétique d'*Atriplex halimus* L. fournit des informations utiles pour développer le matériel de reproduction de cet halophyte. Pour une confirmation finale des résultats obtenus, il faudrait élever le nombre de populations ainsi les systèmes enzymatiques étudiés.

Conclusion

Générale

Conclusion générale

Cette étude sur la variabilité foliaire, florale et palynologique réalisée sur des accessions issues de populations autochtones d'*Atriplex halimus* a permis de dégager des résultats intéressants. En effet, nous avons noté qu'un grand polymorphisme caractérise tous les organes étudiés.

Les feuilles ont montré une variabilité phénotypique importante et ce au niveau des différents sites de cette étude, cette variabilité qu'elle soit inter et/ou intra-spécifique d'un côté ou intra-sites de l'autre témoigne des grandes variabilités foliaires au sein du même plant et du même site. Ce polymorphisme est très important pour l'adaptation de l'espèce aux conditions extrêmes telles que les températures très basses ou élevées, ainsi qu'à la salinité. D'un autre côté, nous pensons que les formes foliaires rencontrées, chez l'espèce étudiée dépassent de loin le polymorphisme qui peut caractériser n'importe quelle autre espèce végétale.

De leur côté, les inflorescences ont été très variées quant à la répartition de leurs fleurs unisexuées qui a donné des architectures, très divers, dont la plus marquante est la polygame.

Il est important de mentionner que cette variabilité a été enregistrée même au niveau des ramifications où nous avons rencontré un cas de seconde ramification, jamais cité dans d'autres travaux.

Les fleurs se sont aussi marquées par un très grand polymorphisme où des fleurs mâles, femelles et hermaphrodites ont été observées. Les pièces florales des fleurs mâles ont été aussi variées avec un nombre d'étamines allant de 4 à 6 complètement différents à la normale et jamais soulevé avant ce travail. Des fleurs femelles énormément diversifiées telle qu'une fleur, sans bractéoles, qui a été photographiée pour la première fois sur nos échantillons.

Notons que des nouveaux cas d'hétérostylie, jamais cités auparavant sur l'espèce *A. halimus*, ont aussi été constatés ainsi que des styles, que nous avons appelés, monofide et trifides ont été observés sur les pistils.

Du point de vue palynologique, les grains de pollen diagnostiqués, caractérisés normalement par un même aspect chez le genre *Atriplex*, n'ont pas fait l'exception où plusieurs inédits et de différentes formes, ont été visualisées, à savoir ; triangulaire, en forme de bateau et sulcate.

Ce polymorphisme a été corroboré par l'électrophorèse monodimensionnelle sur gel de polyacrylamide en présence de Sodium Dodécyl Sulfate (SDS-PAGE) qui a donné une

bonne résolution isoenzymatique des systèmes estérase et des glutamate oxaloacetate transaminase, et à permis de mettre la lumière sur cette variabilité intra et interspécifique. Cette variabilité exprimée également à l'échelle de l'individu est vraisemblablement d'origine génétique.

Le calcul des indices de ressemblances à fait ressortir des valeurs plus ou moins faibles ce qui indique la grande dissemblance de nos accessions.

Cette grande diversité, caractérisant les plantes de l'espèce étudiée, corrobore toutes les données bibliographiques qui parlent du polymorphisme caractérisant les *Atriplex* en générale et l'espèce *A. halimus* en particulier; allant de la diversité morphologique jusqu'à l'échelle moléculaire.

L'ensemble des résultats obtenus et leurs analyses de façon regroupée, notamment la morphologie foliaire et florale, nous ont permis de suggérer, dans les cas de nouvelles formes morphologique, qu'il pourrait s'agir de différentes sous espèces voire même, d'une nouvelle espèce d'*Atriplex*. En effet l'un des spécimens rencontré a présenté des caractéristiques totalement différentes de l'espèce étudiée ; Plante rampante à port herbacées, petite feuilles lancéolée, irrégulièrement dentés, floraison prolongée, avec un non vernaculaire différent "Gttifa".

D'un autre côté, Les variations intra-individuelles de l'appareil végétatif comme de l'appareil reproducteur se manifestent au plan morphologique strict, mais peuvent aussi porter sur des aspects anatomiques, phytodermologiques, palynologiques, physiologiques, cytologiques, chromosomiques, biochimiques et physiologiques (**Gorenflot., 1985**).

d'une manière générale, devant la diversité des formes prise sur des accessions d'une station à une autre ou dans une même station, avant d'envisager de multiples hypothèses quant à l'explication d'un tel polymorphisme, comme l'existence de taxons intra-spécifiques ou d'écotypes, l'influence du milieu ou d'éventuels échanges géniques, il convient de se demander si la multiplicité des variations phénotypiques observées n'est pas tout simplement en rapport avec l'âge des individus (ou leur âge physiologique), ainsi qu'avec la position des organes sur la plante, et donc d'ordre intra-individuel.

C'est pour cette raison, que d'autres études sur d'autres systèmes enzymatiques et sur d'autres variétés d'*Atriplex* permettrait de mieux apprécier et évaluer la variabilité génétique ainsi que de trouver les marqueurs spécifiques et d'établir les relations phylogéniques entre les différentes espèces.

Il serait donc judicieux de s'intéresser d'avantage à l'étude des populations locales d'espèces d'*Atriplex*. En effet, notre étude n'a porté que sur une partie très limité de la steppe algérienne.

Par ailleurs, la recherche d'autres caractères morphologiques et floraux concernant l'espèce étudiée serait un pas important pour l'unification des clés de détermination ainsi que pour l'enrichissement des banques de données

Les techniques de biotechnologies et de biologie moléculaire à l'instar des SNP, et des microsatellites constituent des moyens supplémentaires et avantageux pour l'étude des caractères des espèces, leur évolution et leur génétique des populations.

Références
Bibliographiques

A

- Abbad, A., Cherkaoui, M., Walid, N., El Hadrami, A. et Benchaabane, A. (2004).** Variabilités phénotypique et génotypique de trois populations naturelles d'*Atriplex halimus*. C.R. Biologies. Vol. 327: 371-380.
- Abbad A. Cherkaoui M. Benchaabane A. (2003).** Morphology and allozyme variability of three natural populations of *Atriplex halimus*. FAO. (Agris.F AO.org).
- Abdeldjalil AC. (2014).** Quelques aspects germinatifs, rhizogéniques et écologiques chez *Sinapis arvensis L.* dans la région de Tlemcen
- Abdel Rahman, S.M., Abd-Ellatif, S.A., Deraz, S.F., Khalil, A.A. (2011).** Antibacterial activity of some wild medicinal plants collected from western Mediterranean coast, Egypt: natural alternatives for infectious disease treatment. Afr. J. Biotechnol. 10, 10733e10743.
- Adler, J. H., Lazarovici, G., Marton, M., & Levy, E. (1986).** The diabetic response of weanling sand rats (*Psammomys obesus*) to diets containing different concentrations of salt bush (*Atriplex halimus*). *Diabetes research (Edinburgh, Scotland)*, 3(3), 169.
- Aganga, A.A., Mthetho, J.K. et Tshwenyane, S. (2003).** *Atriplex nummularia* (Old Man Saltbush): A potential forage crop for Arid Regions of Botswana. Asian Network for Scientific Information. Pakistan Journal of Nutrition, Vol. 2 (2): 72-75.
- Ajmal Khan, M. A., Ungar, I. A., & Showalter, A. M. (2000).** Effects of salinity on growth, water relations and ion accumulation of the subtropical perennial halophyte, *Atriplex griffithii* var. *stocksii*. *Annals of Botany*, 85(2), 225-232.
- Alla, M. M. N., Khedr, A. H. A., Serag, M. M., Abu-Alnaga, A. Z., & Nada, R. M. (2012).** Regulation of metabolomics in *Atriplex halimus* growth under salt and drought stress. *Plant Growth Regulation*, 67(3), 281-304.
- Alla, M. M. N., Khedr, A. H. A., Serag, M. M., Abu-Alnaga, A. Z., & Nada, R. M. (2011).** Physiological aspects of tolerance in *Atriplexhalimus L.* to NaCl and drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(2), 547-557.
- Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A., & Luikart, G. (2010).** Genomics and the future of conservation genetics. *Nature reviews genetics*, 11(10), 697-709.
- Al-Nasir, F. (2009).** Bioreclamation of a saline sodic soil in a semi-arid region/Jordan. *American Eurasian Journal Agricultural and Environmental Science*, 5(5), 701-706.
- Al-Turki, T. A., Omer, S., & Ghafoor, A. (2000).** A synopsis of the genus *Atriplex L.* (Chenopodiaceae) in Saudi Arabia. *Feddes Repertorium*, 111(5-6), 261-293.

Alvarez, S., Mendez, P., Díaz, C., Briggs, H., Fresno, M. (2008). Forage from the Canary Isles (Spain) adapted to arid lands. *J. Anim. Vet. Adv.* 7, 359e363.

Amer, W. M., & Abdo, A. S. (2014). Infra-Specific Pollen Diversity of *Atriplex halimus* L. in Egyptian Flora.

Amos, W., & Harwood, J. (1998). Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1366), 177-186.

Andueza, D., Muñoz, F., Delgado, I., & Correal, E. (2005). Intraspecific variation in *Atriplex halimus*: chemical composition of edible biomass. *Options Médit., ser. A*, 67, 377-381.

Anonyme. (2000). *Atriplex halimus*, family *Chenopodiaceae*. Tree species N° TTS4. 1-2.

Angiosperm Phylogeny Group. (2009). an update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105-121.

Aparicio, S., Chapman, J., Stupka, E., Putnam, N., Chia, J. M., Dehal, P., & Gelpke, M. D. S. (2002). Whole-genome shotgun assembly and analysis of the genome of *Fugu rubripes*. *Science*, 297(5585), 1301-1310.

Asghari, H. R., Marschner, P., Smith, S. E., & Smith, F. A. (2005). Growth response of *Atriplex nummularia* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi at different salinity levels. *Plant and Soil*, 273(1-2), 245-256.

Askham, L. R., & Cornelius, D. R. (1971). Influence of desert saltbush saponin on germination. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 24(6), 439-442.

Aslam, Z., Barrett-Lennard, E. G., & Greenway, H. (1988). Effects of external concentration of (K⁺⁺ Na⁺) and K⁺/Na⁺ on the growth and ion relations of *Atriplex amnicola*. *Journal of plant physiology*, 133(2), 228-234.

Athmen, R. Y., Medjdoub, H. M., & Brahim, L. (2019). Study of genetic polymorphism of some populations of *Atriplex halimus* L. by isoenzymatic markers. *South Asian Journal of Experimental Biology*, 9(6), 245-248.

Azam, G., Grant, C. D., Nuberg, I. K., Murray, R. S., & Misra, R. K. (2012). Establishing woody perennials on hostile soils in arid and semi-arid regions—A review. *Plant and Soil*, 360(1-2), 55-76.

B

Bagnouls, F. et Gaussen, H., 1953. Saison sèche et régime xéothermique. Documents pour les cartes des productions végétales Toulouse, Tome. III, Vol. 1 (8): 47-49.

Bajji, M., Kinet, J.M. et Lutts, S., 2002. Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of *Atriplex halimus* (*Chenopodiaceae*). *Can. J. Bot.*, Vol. 80: 297-304.

Bajji, M., Kinet, J.M. et Lutts, S., 1998. Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures. *Plant Sci.*, Vol. 137: 131-142.

BARKER P.A., FREEMAN D.C. & HARPER K.T. (1982). Variation in the breeding system of *Acer grandidentatum*. *For. Sci.*, 28: 563-572.

Barness, G., Zaragoza, S. R., Shmueli, I., & Steinberger, Y. (2009). Vertical distribution of a soil microbial community as affected by plant ecophysiological adaptation in a desert system. *Microbial ecology*, 57(1), 36-49.

Barrow, J. R., & Osuna, P. (2002). Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *Journal of Arid Environments*, 51(3), 449-459.

Barrow, J.R., 1987. The effects of chromosome number on sex expression in *Atriplex canescens*. *Bot. Gaz.* 148, 379e385

Batanouny, K. H. (1996). Ecophysiology of Halophytes and Their Use in the Arab World. *Halophytes and Biosaline Agriculture. Choukr-Allah, R*, 73-91.

Batanouny, K.H., 1993. Eco physiology of halophytes and their traditional use in the Arab world. Advanced Course on halophyte utilization in Agriculture, 12 Sept., Agadir, Marocco.

Baumer, M.(1991). Trees as browse and to support animal production. Proceedings of the FAO Expert consultation-legume trees and other fodder trees as proptein sources for livestock. Held at the Malaysian Agricultural Research and Development institute (MARDI) in Kuala Lumpur, edited by Andrew Speedy and Pierre-Luc Pugliese. Malaysia, October 1991, 14-18.

Beaulieu, J. M., Leitch, I. J., Patel, S., Pendharkar, A., and Knight, C. A. (2008). Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms, *New Phytol.*, 179, 975–986.<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02528.x>. **Beg E. & Hamrick J.L. (1997).** Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Can. J. For. Res.*, 27: 415-424.

Belarbi, A. (2008). Contribution à l'étude de l'absorption des métaux lourds (plomb et cuivre) par l'*Atriplex halimus* L. Mémoire de magister, option : biotechnologie végétale. Département d'agronomie. Université abdelhamid ben badis, Mostaganem, Algérie, 96-105.

Belford, H. S., & Thompson, W. F. (1981). Single copy DNA homologies in *Atriplex*. II. Hybrid thermal stabilities and molecular phylogeny. *Heredity*, 46(1), 109-122.

Belkheiri, O., & Mulas, M. (2013). The effects of salt stress on growth, water relations and ion accumulation in two halophyte *Atriplex* species. *Environmental and Experimental Botany*, 86, 17-28.

Belkhoudja, M. et Bidai, Y., 2004. Réponse des graines d'*Atriplex halimus* L. à la salinité au stade de la germination. Laboratoire de physiologie végétale, Université Senia Oran Algérie Sécheresse 2004, Vol. 15 (4): 331-5.

Bellakhdar, J. (1997). La pharmacopée traditionnelle marocaine. *Le Fennec & Ibis press (Eds.), France*, 764.

Benabid A. (2000). Flore et écosystème du Maroc évaluation et préservation de la biodiversité. Ibiss Press. 359p.

Ben Ahmed, H., Zid, E., El Gazzah, M. et Grignon, C., 1996. Croissance et accumulation ionique chez *Atriplex halimus* L. Cahiers "Agricultures", Vol. 5 (5): 365-372.

Ben Ahmed, M. (1995). Physiologie de la tolérance de l'*Atriplex halimus* L. au chlorure de sodium. *DEA. Physiol. Vég. Univ. Tunis*, 85.

Benchâabane, A. (1997). Biotechnologie et sécurité alimentaire. Cas de l'*Atriplex halimus* dans la production de viande de camélins et caprins dans la vallée du drâa (Maroc). *Actualité Scientifique: Biotechnologies, Amélioration des Plantes et Sécurité Alimentaire*, 169.

Bendiab, K., Baaziz, M., Brakez, Z., & Sedra, M. H. (1992). Correlation of isoenzyme polymorphism and Bayoud-disease resistance in date palm cultivars and progeny. *Euphytica*, 65(1), 23-32. <https://doi.org/10.1007/BF00022196>

Ben Hassine, A., Ghanem, M. E., Bouzid, S., & Lutts, S. (2009). Abscisic acid has contrasting effects on salt excretion and polyamine concentrations of an inland and a coastal population of the Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus*. *Annals of Botany*, 104(5), 925-936.

Benmahmoud-khatibi A. (2012). Espaces subarides 40 ans de gestion traditionnelle et projet de développement (Analyse de 1970 à 2010) cas de la wilaya de Tébessa. Mémoire de magister, université de Mentouri Constantine.

Ben M'hamed, M. (1990). Forage shrubs in North Africa studies of the green belt of North Africa, ALESCO, Tunis, Tunisie, 223p.

Bennacer, M. 1994. Contribution à l'évaluation du degré de résistance aux contraintes hydriques (sécheresse et excès d'eau) chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.) et la fétuque (*Festuca arundinacea* Schreb). Thèse de Doctorat F.S.A. de Gembloux Belgique, 118p.

- Bennett, M. D., & Leitch, I. J. (2011).** Nuclear DNA amounts in angiosperms: targets, trends and tomorrow. *Annals of Botany*, 107(3), 467-590.
- Ben Rebiha, F., 1987.** Contribution à l'étude de la germination de quelques espèces d'*Atriplex* locales et introduites. Thèse de Magister. Institut National d'Agronomie. Algérie. 119 p.
- Benzarti, M., Rejeb, K.B., Debez, A., Abdely, C., (2013).** Environmental and economic opportunities for the valorisation of the genus *Atriplex*: new insights. In: Crop Improvement. Springer, US, pp. 441e457
- Bhattacharya, A. N. (1989).** Nutrient utilization of acacia, haloxylon, and atriplex species by Najdi sheep. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 42(1), 28-31.
- Bock, B., 2009.** *Atriplex halimus* L: épinards de mer; Tela Botanica, 3 p.
- Bokszczanin, K. L. and Fragkostefanakis, S. (2013).** Solanaceae pollen thermotolerance initial training network C: Perspectives on deciphering mechanisms underlying plant heat stress response and thermotolerance, *Front. Plant Sci.*, 4, 315, <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00315>.
- Bonnier, G. et Douin, R., 1996.** La grande flore en couleur. In: *Atriplex In Vivo*: Bulletin de Liaison du Réseau de Coopération sur l'*Atriplex*, N°2, octobre 1996.
- Bouda, S., Hernandez, L. E., & Haddioui, A. (2019).** Internal transcribed spacer sequences analysis of genetic variation among and within populations of *Atriplex halimus* from different bioclimatic zones in Morocco. *Acta Botanica Hungarica*, 61(3-4), 233-250.
- BOUDAA, S., HERNANDEZB, L., BAAZIZC, M., DEL CAMPOB, F. F., & HADDIOUI, A. (2013).** Variability of Natural Populations of *Atriplex Halimus* L. in Morocco as Investigated by RAPD Markers. *Romanian Biotechnological Letters*, 18(3), 8361.
- Bouda, S., Del Campo, F.F., Haddioui, A., Baaziz, M., Hernández, L.E. (2008).** RAPD and ITS-based variability revealed in *Atriplex* species introduced to semi-arid zones of Morocco. *Sci. Hortic.* 118, 172e179.
- Boughalleb, F., Denden, M., & Tiba, B. B. (2009).** Photosystem II photochemistry and physiological parameters of three fodder shrubs, *Nitraria retusa*, *Atriplex halimus* and *Medicago arborea* under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(3), 463-476.
- Bouhadi, M. (2002).** Contribution à l'étude phytochimique d'*Atriplex halimus* L (chénopodiacées). Thèse de magister en écophysiologie végétale. Université d'Oran ES-senia, 98p.

Bouزيد, A., Benabdeli, K. (2011). Contribution to the assessment of green biomass of *Atriplex halimus* plantation in arid western Algeria (region of Naaama). *Rev. D Ecol.-La Terre et la Vie* 66, 303e308.

Bouزيد, S. M., & Papanastasis, V. P. (1996). Effects of seeding rate and fertilizer on establishment and growth of *Atriplex halimus* and *Medicago arborea*. *Journal of Arid Environments*, 33(1), 109-115.

Brenan J.P.M.(1994). Chénopodiacées, in : Bosser J., Cadet T.H., Guého J., Marais W. (Eds.), *Flore des Mascareignes*, Orstom, Paris, pp. 1–7.

Brunner A.M, Rottmann W.H, Sheppard L.A, Krutovskii K, DiFazio S.P, Leonardi S, Strauss SH. (2000). Structure and expression of duplicate AGAMOUS orthologues in poplar. *Plant Molecular Biology* 44: 619–634.

Byrne, M. (2018). A molecular journey in conservation genetics. *Pacific Conservation Biology*, 24(3), 235-243.

Byrne, M., Stone, L., & Millar, M. A. (2011). Assessing genetic risk in revegetation. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), 1365-1373.

Byrne, M. E. (2009). A role for the ribosome in development. *Trends in plant science*, 14(9), 512-519.

Byrne, M., Elliott, C. P., Yates, C. J., & Coates, D. J. (2008). Maintenance of high pollen dispersal in *Eucalyptus wandoo*, a dominant tree of the fragmented agricultural region in Western Australia. *Conservation Genetics*, 9(1), 97-105.

C

Castillejo, J.M., Castelló, R. (2010). Influence of the application rate of an organic amendment (municipal solid waste [MSW] compost) on gypsum quarry rehabilitation in semiarid environments. *Arid Land Res. Manag.* 24, 344e364

Castroviejo, S., Lainz, M., Lopez Gonzalez, G., Montserrat, P., Munoz Garmendia, F., Paiva, J. et Villar, L., 1990. In: *Flora Iberica Plantanaceae-Plumbaginaceae* (partim), vol. 2, Real Jardin Botanico, Ed, CSIC, Madrid, 503-513.

Chalbi, N., Bezzaouia, M.A. et El Gazzah, M., 1997. Résultats préliminaires sur le polymorphisme morphogénétique et la répartition des populations naturelles de l'espèce *Atriplex halimus* en Tunisie, in: *Étude de la diversité biologique de l'Atriplex halimus* pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones, Rapport annuel du projet STD3 no TS 3 CT 940264, Paris, 12 p.

Chamard, P. (1993). Environnement et développement. Références particulières aux états sahéliens membres du CCILS. *Rev. Sécheresse*, 4 p.

Charlesworth, D. and Charlesworth, B. (1992). The effects of selection in the gametophyte stage on mutational load, *Evolution*, 46, 703– 720, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02077.x>.

Chaudhury, R. and Shivanna, K. R. (1987). Differential responses of Pennisetum and Secale pollen, *Phytomorphology*, 37, 181–185.

Chevalier A. (1922). Les salicornes et leur emploi dans l' alimentation : étude historique, *Botanique, économique .revue de botanique appliqué et d'agriculture coloniale*, 2 (16): 697-785.

Chisci, G. C., Bazzoffi, P., Pagliai, M., Papini, R., Pellegrini, S., & Vignozzi, N. (2001). Association of sulla and atriplex shrub for the physical improvement of clay soils and environmental protection in central Italy. *Agriculture, ecosystems & environment*, 84(1), 45-53.

Chisci, G., & Martinez, V. (1993). Environmental impact of soil erosion under different cover and management systems. *Soil technology*, 6(3), 239-249.

Chisci, G., Stringi, L., Martinez, V., Amato, G. et Gristina, L. (1991). Rúala degli arbusto foraggeri nell' ambiente semi árido siciliano: 2-Funzione protectiva contero l'erosione idrometeorica. *Riv. Di. Agron.*, Vol. 25: 332-340.

Chitwood, D. H., & Sinha, N. R. (2016). Evolutionary and environmental forces sculpting leaf development. *Current Biology*, 26(7), R297-R306.

Choukr-Allah, R. (1991). Agricultural management of salt-affected areas. Ed: Proc. Int. Conf. Morocco, 377-386.

Chung, M. Y., Moon, M. O., López-Pujol, J., Chung, J. M., & Chung, M. G. (2013). Genetic diversity in the two endangered endemic species *Kirengeshoma koreana* (Hydrangeaceae) and *Parasenecio pseudotaimingasa* (Asteraceae) from Korea: Insights into population history and implications for conservation. *Biochemical Systematics and Ecology*, 51, 60-69.

Clauser, M., Dall_Acqua, S., Loi, M.C., Innocenti, M. (2013). Phytochemical investigation on *Atriplex halimus* L. from Sardinia. *Nat. Prod. Res.* <http://dx.doi.org/10.1080/14786419.2013.793684> (in press).

Collard, B. C., & Mackill, D. J. (2009). Start codon targeted (SCoT) polymorphism: a simple, novel DNA marker technique for generating gene-targeted markers in plants. *Plant molecular biology reporter*, 27(1), 86.

Coste H. (1977). *Atriplex.*, in : Jovet P., de Vilmorin R. (Eds.), Flore descriptive et illustrée de la France. Des Lobéliacées aux Salicacées, Librairie scientifique et technique A. Blanchard, Paris, pp. 430– 437.

Coste H. (1937). Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, III, Librairie scientifique et technique A. Blanchard, Paris, 807 p.

Correa, F., Pérez-Díaz, J., Rojas, P., Torres, C., Paneque, M., Sagredo, B., & Bastías, A. (2019). Dataset of genome identification and characterization of microsatellite markers loci in *Atriplex atacamensis* and *Atriplex deserticola*. *Data in brief*, 25, 104258.

Cruden, R. W. (2009). Pollen grain size, stigma depth, and style length: the relationships revisited. *Plant systematics and evolution*, 278(3-4), 223-238.

Cuénoud, P., Savolainen, V., Chatrou, L. W., Powell, M., Grayer, R. J., & Chase, M. W. (2002). Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *American Journal of Botany*, 89(1), 132-144.

D

Debez, A., Chaibi, W., & Bouzid, S. (2001). Effet du NaCl et de régulateurs de croissance sur la germination d'*Atriplex halimus* L. *Cahiers Agricultures*, 10(2), 135-138.

De Candolle, A. P. (1849). Prodrômus systematis naturalis regni vegetabilis, 13 (2). *Victoris Masson, Parisiis*.

Dedio ,W., Kaltsikes,P.J.,& Larter, E.N.(1969). Numerical chemotaxonomy in the genus *secale*. *Canadian journal of botanic* : 1175-1180p.

Degen, A. A., Kam, M., & Jurgrau, D. (1988). Energy requirements of fat sand rats (*Psammomys obesus*) and their efficiency of utilization of the saltbush *Atriplex halimus* for maintenance. *Journal of Zoology*, 215(3), 443-452.

Djellab, S., Mebarkia, N., Neffar, S., & Chenchouni, H. (2019). Diversity and phenology of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in pine forests (*Pinus halepensis* Miller) of Algeria. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 22(3), 766-777.

DELPH L.F.(1990). Sex differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 71: 1342-1351.

de Monet, J. B. P. A. (1805). Histoire naturelle des végétaux: classés par famille: avec la citation de la classe et de l'ordre de Linné, et l'indication de l'usage que l'on peut faire des plantes dans les arts, le commerce, l'agriculture, le jardinage, la médecine, etc. des figures dessinées d'après la nature, et un Genera complet, selon le système de Linné, avec des renvois aux familles naturelles de AL de Jussieu. 3 (Vol. 68). Deterville.

De Ramos e Paula, L.E., Trujillo, P.F., Napoli, A., Bianchi, M.L. (2011). Characterization of residues from plant biomass for use in energy generation. *Cerne* 17, 237e246.

Devi, S. A. R. I. T. A., Rani, C., Datta, K. S., Bishnoi, S. K., Mahala, S. C., & Angrish, R. (2008). Phytoremediation of soil salinity using salt hyperaccumulator plants. *Indian J Plant Physiol*, 4, 347-356.

Dixon, C. J., Schönswetter, P., Suda, J., Wiedermann, M. M., & Schneeweiss, G. M. (2009). Reciprocal Pleistocene origin and postglacial range formation of an allopolyploid and its sympatric ancestors (*Androsace adfinis* group, Primulaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(1), 74-83.

Dutuit, P., 1999. Etude de la diversité biologique de l'*Atriplex halimus* par le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones. Université de Paris-Sud. CTA. Contrat TS3. CT94., Vol. 264: 138-141.

Dutuit, P., Pourrat, Y. et Dodeman, V. L. (1991). Stratégie d'implantation d'un système d'espèces adaptées aux conditions d'aridité du pourtour méditerranéen. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris, 65-73.

E

Edmond, D. B. (1963). Effects of treading perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and white clover (*Trifolium repens* L.) pastures in winter and summer at two soil moisture levels. *New Zealand journal of agricultural research*, 6(3-4), 265-276.

Ejsmond, M. J., Wrońska-Pilarek, D., Ejsmond, A., Dragosz- Kluska, D., Karpińska-Kolaczek, M., Kolaczek, P., and Kozłowski, J. (2011). Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity, *Ecosphere*, 2, 1–15, <https://doi.org/10.1890/ES11-00147.1>,

El-Shatnawi, M. D. K. J., & Turuk, M. (2002). Dry matter accumulation and chemical content of saltbush (*Atriplex halimus*) grown in Mediterranean desert shrublands. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 45(3), 139-144.

Elframawy, A., Deif, H., & El-Bakatoushi, R. (2016). Genetic variation among fragmented populations of *Atriplex halimus* L. using start codon targeted (SCoT) and ITS1-5.8 S-ITS2 region markers.

Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PloS one*, 6(5), e19379.

Erdtman, G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. *Almqvist and Wiksell, Stockholm*.

Erlich, H. A., Gelfand, D., & Sninsky, J. J. (1991). Recent advances in the polymerase chain reaction. *Science*, 252(5013), 1643-1651.

F

Fao, I. (2010). UNCTAD and the World Bank Group, 2010. *Principles for Responsible Agricultural Investment that Respects Rights, Livelihoods and Resources—Extended Version*.

Fao, Ifa, Imphos. (2003). Les engrais et leurs applications, précis à l'usage des agents de vulgarisation agricole. 4^{ème} édition. FAO.Ifafa, Imphos Rabat ;75p.

Firon, N., Nepi, M., and Pacini, E. (2012). Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning, *Ann. Bot.*, 109, 1201–1214, <https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>.

Fjellheim, S., JØRGENSEN, M. H., Kjos, M., & Borgen, L. (2009). A molecular study of hybridization and homoploid hybrid speciation in *Argyranthemum* (Asteraceae) on Tenerife, the Canary Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159(1), 19-31.

Floret, C., Pontanier, R., & Rambal, S. (1982). Measurement and modelling of primary production and water use in a south Tunisian steppe. *Journal of Arid Environments*, 5(1), 77-90.

Forester, B. R., Jones, M. R., Joost, S., Landguth, E. L., & Lasky, J. R. (2016). Detecting spatial genetic signatures of local adaptation in heterogeneous landscapes. *Molecular ecology*, 25(1), 104-120.

Francllet, O.H. et le Houérou, H.N., 1971, les *Atriplex* en Tunisie et en Afrique du Nord, Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO). Rome, 249-271.

Frayssinet, N., González, E., Fernández, S., & Furlan, I. (2007). Estudio citológico, exo y endomorfológico en *Atriplex lampa* (Moq.) D. Dietr.(Chenopodiaceae). *Polibotánica*, (24), 1-23.

Freeman DC, McArthur ED. (1986). *Atriplex canescens*. In: Halevy AH, ed. *Handbook of flowering*, vol. VI. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 75–86.

FREEMAN D.C., MCARTHUR E.D., HARPER K.T. & BLAUER A.C. (1981). Influence of the environment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution*, 35: 194-197.

Freitas, H., & Breckle, S. W. (1992). Importance of bladder hairs for salt tolerance of field-grown *Atriplex* species from a Portuguese salt marsh. *Flora*, 187, 283-297.

Froment, A. (1972). Soil respiration in a mixed oak forest. *Oikos*, 273-277.

G

García, C. C., Nepi, M., and Pacini, E. (2017). It is a matter of timing: asynchrony during pollen development and its consequences on pollen performance in angiosperms – a review, *Protoplasma*, 254, 57–73, <https://doi.org/10.1007/s00709-016-0950-6>.

García, L. V., Marañón, T., Ojeda, F., Clemente, L., & Redondo, R. (2002). Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands. *Oikos*, 98(1), 75-86.

Garcia-Camarero, J., Ingelmo, F. et Sotomayor, M., 1996. Implantation de *Arbustos pascícolas* como integración ganadera en los agrosistemas. Agricultura ecológica y Desarrollo rural. II congreso de la sociedad Española de agricultura ecológica. Pamplona-Iruna. Septiembre de 1996, 477-488.

Garnier, C., Albouy, V., Bailly, C., Beauvir, J., Corbin, D., Doyen, P.H., Martin, M.C., Morize, M., Ron, Y. et Thérouanne, T.(1995). Le guide 31^{ème} édition, Traité pratique de jardinage. Édition Copedit/Clause Jardin 1995.

Gepts, P. (1993). The use of molecular and biochemical markers in crop evolution studies. In *Evolutionary biology* (pp. 51-94). Springer, Boston, MA.

Ghezlaoui, B. E. (2001). Contribution à l'étude phytoécologique des peuplements halophytes dans le nord de l'Oranie (Algérie occidentale). Mém. Mag. Ecol. Vég. Univ. Tlemcen. 85p

Glenn Edward, P. et Brown Jed, J., 1998. Effects of soil salt levels on the growth and water use efficiency of *Atriplex canescens* (*Chenopodiaceae*) varieties in drying soil Environmental Research Laboratory, University of Arizona, 2601 E. Airport Drive, Tucson, Arizona 85706. American Journal of Botany, Vol. 85 (1): 10-16.

Gorenflot R. (1985). Niveaux et diversité des variations intra-individuelles, Bull. Soc. Bot. Fr. 132 (2) 7–17.

Grímsson, F., Grimm, G. W., & Zetter, R. (2018). Evolution of pollen morphology in Loranthaceae. *Grana*, 57(1-2), 16-116. <https://doi.org/10.1080/00173134.2016.1261939>

Gu, W., Müller, G., Schlein, Y., Novak, R.J., Beier, J.C., 2011. Natural plant sugar sources of Anopheles mosquitos strongly impact malaria transmission potential. PLoS ONE 6, e15996.

Guerrero-Campo, J., Palacio, S., Pérez-Rontomé, C., & Montserrat-Martí, G. (2006). Effect of root system morphology on root-sprouting and shoot-rooting abilities in 123 plant species from eroded lands in north-east Spain. *Annals of Botany*, 98(2), 439-447.

H

Haddioui, A., & Baaziz, M. (2001). Genetic diversity of natural populations of *Atriplex halimus* L. in Morocco: An isoenzyme-based overview. *Euphytica*, 121(1), 99-105.

Hadrys, H., Balick, M., & Schierwater, B. (1992). Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular ecology*, 1(1), 55-63.

Halbritter, H., Ulrich, S., Grímsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M., Buchner, R Svojtka, M & Frosch-Radivo, A. (2018). *Illustrated pollen terminology*. Springer.Cham, <http://doi.org/10.1007/978-3-319-71365-6>

Hallé, F. (2015). Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie, Le Seuil, Paris.

- Hamrick, J. L., & Godt, M. W. (1996).** Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1291-1298.
- Hardenack SYeD, Saedler H, Grant S. (1994).** Comparison of MADS box gene expression in developing male and female flowers of the dioecious plant white campion. *Plant Cell* 6: 1775–1787.
- Hartl, D. L. (1987).** A primer of population genetics. Massachusetts.
- HARTMANN H.T. & PANETSOS C. (1961).** Effect of soil moisture deficiency during floral development on fruitfulness in the olive. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 78: 209-217.
- Hassine, A. B., & Lutts, S. (2010).** Differential responses of saltbush *Atriplex halimus* L. exposed to salinity and water stress in relation to senescing hormones abscisic acid and ethylene. *Journal of Plant Physiology*, 167(17), 1448-1456.
- He, X., Mouratov, S., & Steinberger, Y. (2002).** Spatial distribution and colonization of arbuscular mycorrhizal fungi under the canopies of desert halophytes. *Arid Land Research and Management*, 16(2), 149-160.
- Hegazi, M., Mata-Segreda, J. F., & Schowen, R. L. (1980).** Immature hydronium ion as a general transition-state catalytic entity in water reactions. *The Journal of Organic Chemistry*, 45(2), 307-310.
- Henni, M., & Mehdadi, Z. (2012).** Évaluation préliminaire des caractéristiques édaphiques et floristiques des steppes à armoise blanche dégradées réhabilitées par la plantation d’*Atriplex* dans la région de Saïda (Algérie occidentale). *Acta botanica gallica*, 159(1), 43-52.
- Hewitt, G. M. (1999).** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 87-112.
- Hewitt, G. M. (1996).** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological journal of the Linnean Society*, 58(3), 247-276.
- HIENG, B., K. UGRINOVICH, J. SUSTARVOZLICH, AND M. KIDRIC. (2004).** Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* cultivars differing in sensitivity. *Journal of Plant Physiology* 161: 519- 530
- Hoffmann, A. A., & Sgro, C. M. (2011).** Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479-485.
- HOPKINS, H. C. (1983).** The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Africa and Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 87(2), 135-167.
- Horiguchi, G., Nakayama, H., Ishikawa, N., Kubo, M., Demura, T., Fukuda, H., & Tsukaya, H. (2011).** ANGUSTIFOLIA3 plays roles in adaxial/abaxial patterning and growth in leaf morphogenesis. *Plant and cell physiology*, 52(1), 112-124.

Houmani, M. (1997). Évolution des terres de parcours et bilan fourrager dans les zones arides algériennes. *Actualité scientifique. Biotechnologies, amélioration des plantes et sécurité alimentaire. Universités francophones, ESTEM, Paris.*

I

Ichihashi, Y., Kawade, K., Usami, T., Horiguchi, G., Takahashi, T., & Tsukaya, H. (2011). Key proliferative activity in the junction between the leaf blade and leaf petiole of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 157(3), 1151-1162.

J

Jéhan LF. (1851). Dictionnaire de botanique organographie, anatomie, physiologie végétale. Tome 8, Ed. Universitaire du Clerge. 168 p.

JESCHKE, W. D., & STELTER, W. (1983). Ionic Relations of Garden Orache, *Atriplex hortensis* L.: Growth and Ion Distribution at Moderate Salinity and the Function of Bladder Hairs. *Journal of Experimental Botany*, 34(7), 795-810.

Juhren, M. C., & Montgomery, K. R. (1977). Long-Term Responses of *Cistus* and Certain Other Introduced Shrubs on Disturbed Wildland Sites in Southern California. *Ecology*, 58(1), 129-138.

K

Kadereit, G., Mavrodiev, E. V., Zacharias, E. H., & Sukhorukov, A. P. (2010). Molecular phylogeny of Atripliceae (Chenopodioideae, Chenopodiaceae): implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C4 photosynthesis. *American Journal of Botany*, 97(10), 1664-1687.

Kadukova, J., Papadontonakis, N., Naxakis, G., & Kalogerakis, N. (2004). Lead accumulation by the salt-tolerant plant *Atriplex halimus*. In *e-Proceedings of the International Conference on Protection and Restoration of the Environment VII, June.*

KATEMBE, W. J., UNGAR, I. A., & MITCHELL, J. P. (1998). Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). *Annals of Botany*, 82(2), 167-175.

Katifori, E., Alben, S., Cerda, E., Nelson, D. R., and Dumais, J. (2010). Foldable structures and the natural design of pollen grains, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 107, 7635–7639, <https://doi.org/10.1073/pnas.0911223107>.

Keiffer, C. H., & Ungar, I. A. (2001). The effect of competition and edaphic conditions on the establishment of halophytes on brine affected soils. *Wetlands Ecology and Management*, 9(6), 469-481.

Khan, M. A., & Rizvi, Y. (1994). Effect of salinity, temperature, and growth regulators on the germination and early seedling growth of *Atriplex griffithii* var. *stocksii*. *Canadian Journal of Botany*, 72(4), 475-479.

Kloda, J. M., Dean, P. D. G., Maddren, C., MacDonald, D. W., & Mayes, S. (2008). Using principle component analysis to compare genetic diversity across polyploidy levels within plant complexes: an example from British Restharrow (*Ononis spinosa* and *Ononis repens*). *Heredity*, 100(3), 253-260.

Kinet, J.M., Ben Rebiha, F., Bouzid, S., Laihakkar, S. et Dutuit, P. (1998). Le réseau *Atriplex*. Allier biotechnologies et écologie pour une sécurité alimentaire accrue en régions arides et semi arides. Cah. Agric., Vol. 7 (6): 505-509.

Kinet, J.M, Sachs R.M, Bernier G. (1985). *The physiology of flowering, Vol. III. Development of Flowers*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press.

Knight, C. A., Clancy, R. B., Götzenberger, L., Dann, L., and Beaulieu, J. M. (2010). On the relationship between pollen size and genome size, *Journal of Botany*, 2010, 612017, <https://doi.org/10.1155/2010/612017>.

Kondrysová, E., Krak, K., & Mandák, B. (2017). Development, characterization, and cross-amplification of 16 microsatellite primers for *Atriplex tatarica* (Amaranthaceae) 1. *Applications in Plant Sciences*, 5(11), 1700094.

Korpelainen H. (1998). Labile sex expression in plants. *Biological Review of Cambridge Philosophical Society* 73: 157–180.

Kuchen, E. E., Fox, S., De Reuille, P. B., Kennaway, R., Bensmihen, S., Avondo, J., ... & Coen, E. (2012). Generation of leaf shape through early patterns of growth and tissue polarity. *Science*, 335(6072), 1092-1096.

L

Laffont-Schwob, I., d'Enjoy-Weinkammerer, G., Pricop, A., Prudent, P., Masotti, V., Rabier, J. (2011). Evaluation of a potential candidate for heavy metal phytostabilization in polluted sites of the Mediterranean littoral (SE Marseille): endomycorrhizal status, fitness biomarkers and metal content of *Atriplex halimus* spontaneous populations. *Ecol. Quest.* 14, 89e90.

Lebel-Hardenack S., Grant S.R. (1997). Genetics of sex determination in flowering plants, *Trends Plant Sci.* 2 (4) 130–136.

Lefèvre, F., Fady, B., Jean, F., Davi, H., Pichot, C., and Oddou- Muratorio, S. (2015). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique: adaptation et plasticité phénotypique, *Innovations Agronomiques*, 47, 63–79.

Lefèvre, M., Proietti, E., Jaouen, F., & Dodelet, J. P. (2009). Iron-based catalysts with improved oxygen reduction activity in polymer electrolyte fuel cells. *science*, 324(5923), 71-74.

Leimu, R., Mutikainen, P. I. A., Koricheva, J., & Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation?. *Journal of Ecology*, 94(5), 942-952.

Leimu, R., & Mutikainen, P. (2005). Population history, mating system, and fitness variation in a perennial herb with a fragmented distribution. *Conservation Biology*, 19(2), 349-356.

Le Houérou, H.N., 2000. Use of fodder trees and shrubs (trubs) in the arid and semi-arid zones of West Asia and North Africa: history and perspectives. In: Gintzburger.

Le Houérou, H.N., 1992. The role of saltbushes (*Atriplex* spp) in arid lands rehabilitation in the Mediterranean basin. A review. *Agroforestry systems*, Vol. 18: 107-148.

Le Houérou, H. N. (1981). Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. *Ecosystems of the World*.

Le Houerou, H. N. (1980). The role of browse in the management of natural grazing lands. *The role of browse in the management of natural grazing lands.*, 329-338.

Le Houerou, H. N. (1971). Les bases écologiques de l'amélioration fourragère et pastorale en Algérie. 58 p. multigr. *FA. O., Rome*.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 183-189.

Levigneron, A., Lopez, F., Vansuyt, G., Berthomieu, P., Fourcroy, P., & Casse-Delbart, F. (1995). Les plantes face au stress salin. *Cahiers Agricultures*, 4(4), 263-273.

Llorens, T. M., Byrne, M., Yates, C. J., Nistelberger, H. M., & Coates, D. J. (2012). Evaluating the influence of different aspects of habitat fragmentation on mating patterns and pollen dispersal in the bird-pollinated *Banksia sphaerocarpa* var. *caesia*. *Molecular ecology*, 21(2), 314-328.

Lorenzon, P., Clobert, J., & Massot, M. (2001). The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*, 55(2), 392-404.

Lotmani, B., Fatarna, L., Berkani, A., Rabier, J., Prudent, P., & Laffont-Schwob, I. (2011). Selection of Algerian populations of the Mediterranean saltbush, *Atriplex halimus*, tolerant to high concentrations of lead, zinc and copper for phytostabilization of heavy metal-contaminated soils. *Eur. J. Plant Sci. Biotechnol*, 5, 20-26.

Lutts, S., Lefèvre, I., Delpérée, S., Kivits, S., Dechamps, C., Robledo, A., Correal, E., (2004). Heavy metal accumulation by the halophyte species Mediterranean saltbush. *J. Environ. Qual.* 33, 1271e1279.

M

- Mâalem, S and Rahmoune, C. (2009).** "Toxicity of the salt and pericarp inhibition on the germination of some *Atriplex* species." *American-Eurasian Journal of Toxicological Sciences* 1: 43-49.
- Maire, R. (1962).** Flore de l'Afrique du Nord. Vol VI I. Ed Paul Le Chevalier. Paris, 81 p.
- Mandák, B., Bímová, K., Pyšek, P., Štěpánek, J., & Plačková, I. (2005).** Isoenzyme diversity in Reynoutria (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization. *Plant Systematics and Evolution*, 253(1-4), 219-230.
- Manousaki, E., & Kalogerakis, N. (2009).** Phytoextraction of Pb and Cd by the Mediterranean saltbush (*Atriplex halimus* L.): metal uptake in relation to salinity. *Environmental Science and Pollution Research*, 16(7), 844-854.
- Marles, R. J., & Farnsworth, N. R. (1995).** Antidiabetic plants and their active constituents. *Phytomedicine*, 2(2), 137-189.
- Marqués, M.J., Jiménez, L., Perez-Rodríguez, R., García-Ormaechea, S., Bienes, R. (2005).** Reducing water erosion in a gypsic soil by combined use of organic amendment and shrub revegetation. *Land Degrad. Dev.* 16, 339e350.
- Márquez-García, B., Márquez, C., Sanjosé, I., Nieva, F. J. J., Rodríguez-Rubio, P., & Muñoz-Rodríguez, A. F. (2013).** The effects of heavy metals on germination and seedling characteristics in two halophyte species in Mediterranean marshes. *Marine pollution bulletin*, 70(1-2), 119-124.
- Martínez, J. P., Silva, H. F. L. J., Ledent, J. F., & Pinto, M. (2007).** Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European journal of agronomy*, 26(1), 30-38.
- Martínez, J. P., Kinet, J. M., Bajji, M., & Lutts, S. (2005).** NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L. *Journal of Experimental Botany*, 56(419), 2421-2431.
- Martínez, J.P., Ledent, J.F., Bajji, M., Kinet, J.M. et 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* L. *Plant growth regulation*, Vol. 41: 63-73.
- Martínez-Fernández, D., & Walker, D. J. (2012).** The effects of soil amendments on the growth of *Atriplex halimus* and *Bituminaria bituminosa* in heavy metal-contaminated soils. *Water, Air, & Soil Pollution*, 223(1), 63-72.
- MATE. (2006).** Ministère algérien de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Aménagement du territoire et Pôles de compétitivité et d'excellence.

Mateos-Naranjo, E., Andrades-Moreno, L., & Davy, A. J. (2013). Silicon alleviates deleterious effects of high salinity on the halophytic grass *Spartina densiflora*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 63, 115-121.

MCARTHUR E.D., FREEMAN D.C. & LUCKINBILL L.S. (1992). Are trioecy and sexual lability in *Atriplex canescens* genetically based? Evidence from clonal studies. *Evolution*, 46: 1708- 1721.

McArthur, E. D., & Sanderson, S. C. (1984). Distribution, systematics and evolution of Chenopodiaceae: an overview. In *Proceedings Symposium on the Biology of Atriplex and Related Chenopods*. (Eds AR Tiedemann, ED McArthur, HC Stultz, R. Stevens and KL Johnson.) pp (pp. 14-24).

MCARTHUR E.D. & FREEMAN D.C. (1982). Sex expression in *Atriplex canescens*: genetics and environment. *Bot. Gaz.*, 143: 476-482.

McKendry, P. (2002). Energy production from biomass (part 1): overview of biomass. *Bioresour. Technol.* 83, 37e46.

Mekahlia, M. N., Beddiar, A., & Chenchouni, H. (2013). Mycorrhizal dependency in the olive tree (*Olea europaea*) across a xeric climatic gradient. *Advances in Environmental Biology*, 7(9), 2166-2174.

Mendez, M.O., Maier, R. (2008). Phytostabilization of mine tailings in arid and semiarid environments e an emerging remediation technology. *Environ. Health Perspect.* 116, 278e283.

Millar, M. A., Coates, D. J., & Byrne, M. (2014). Extensive long-distance pollen dispersal and highly outcrossed mating in historically small and disjunct populations of *Acacia woodmaniorum* (Fabaceae), a rare banded iron formation endemic. *Annals of botany*, 114(5), 961-971.

Mirsky , N ., and Nitsa., A . (2001). Naturally extracted and synthetic hypoglycemic or hypolipidemic compositions application N° US 09/842971 DOI: <http://www.freepatentsonline.com>

Morgan, H. D., & Westoby, M. (2005). The relationship between nuclear DNA content and leaf strategy in seed plants. *Annals of Botany*, 96(7), 1321-1330.

Mrabet H. (2003). Dictionnaire de l'aménagement du territoire et de l'environnement. Ed. RERTT. Paris, 119p.

Mulas, M. et Mulas, G. (2004). Potentialités d'Utilisation Stratégique des Plantes des Genres *Atriplex* et *Opuntia* dans la Lutte contre la Désertification. Short and Medium-Term Environmental Action Programme (SMAP) février 2004, Vol. 9 (23): 38-54.

Müller, F. and Rieu, I. (2016). Acclimation to high temperature during pollen development, *Plant Reprod.*, 29, 107–118, <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0282-x>.

Muller, J. (1979). Form and function in angiosperm pollen, *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 66, 593–632, <https://doi.org/10.2307/2398913>.

N

Nedjimi, B., & Daoud, Y. (2009). Cadmium accumulation in *Atriplex halimus* subsp. *schweinfurthii* and its influence on growth, proline, root hydraulic conductivity and nutrient uptake. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(4), 316-324.

Nedjimi, B., Daoud, Y., & Touati, M. (2006). Growth, water relations, proline and ion content of in vitro cultured *Atriplex halimus* subsp. *schweinfurthii* as affected by CaCl₂. *Communications in Biometry and Crop Science*, 1(2), 79-89.

Nefzaoui, A. et Bensalem, H. (1996). Spineless cactus: a strategic fodder for west Asia and North Africa arid zones. International symposium proceedings. Cactus peer and nopalitos processing and uses.

Nefzaoui, A., & Chermiti, A. (1991). Place et rôles des arbustes fourragers dans les parcours des zones arides et semi-arides de la Tunisie. *Options méditerranéennes*, 16, 119-125.

Négre, R. (1962). Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome I. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris (France).

Nepi, M., Franchi, G. G., and Padni, E. (2001). Pollen hydration status at dispersal: cytophysiological features and strategies, *Protoplasma*, 216, 171, <https://doi.org/10.1007/bf02673869>.

O

Odat, N., Jetschke, G., & Hellwig, F. H. (2004). Genetic diversity of *Ranunculus acris* L.(Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. *Molecular Ecology*, 13(5), 1251-1257.

Osman, A.E. et Ghassali, F., 1997. Effect of storage conditions and presence of fruiting bracts on the germination of *Atriplex halimus* and *Salsola vermiculata*. *Expl. Agric.*, Vol. 33: 149- 156.

Osmond, C. B., Björkman, O., & Anderson, D. J. (2012). *Physiological processes in plant ecology: toward a synthesis with Atriplex* (Vol. 36). Springer Science & Business Media.

Osmond, C. B., Winter, K., & Powles, S. B. (1980). Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, 139-154.

Ortiz-Dorda, J., Martínez-Mora, C., Correal, E., Simón, B., & Cenis, J. L. (2005). Genetic structure of *Atriplex halimus* populations in the Mediterranean Basin. *Annals of Botany*, 95(5), 827-834.

Otal, J., Orengo, J., Quiles, A., Hevia, M. L., & Fuentes, F. (2010). Characterization of edible biomass of *Atriplex halimus* L. and its effect on feed and water intakes, and on blood mineral profile in non-pregnant Manchega-breed sheep. *Small Ruminant Research*, 91(2-3), 208-214.

Ouadah, Y. (1982). Contribution à l'étude des principales essences d'intérêt fourrager des régions arides et semi-arides d'Algérie: Application à quelques espèces. *Mém. Ing. INA*.

Ozenda P., 1983. Flore de Sahara, Deuxième édition, édition de centre national de la recherche scientifique Paris, 220-225.

P

Pacini, E. (1990). Harmomegathic characters of Pteridophyta spores and Spermatophyta pollen, in: Morphology, Development, and Systematic Relevance of Pollen and Spores, edited by: Hesse, M. and Ehrendorfer F., Plant Systematics and Evolution, Vol. 5, Springer, Vienna, 53–69, https://doi.org/10.1007/978-3-7091-9079-1_5.

Pacini, E. and Franchi, G. G. (2020). Pollen biodiversity –why are pollen grains different despite having the same function? A review, *Bot. J. Linn. Soc.*, boaa014, <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa014>.

Papanastasis, V. P., Kyriakakis, S., & Kazakis, G. (2002). Plant diversity in relation to overgrazing and burning in mountain Mediterranean ecosystems. *Journal of Mediterranean Ecology*, 3, 53-64.

Par-Smith, G. A. (1982). Biogeography and evaluation of the shrubby Australian species of *Atriplex*. *Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia*. Peacock, Freville, S. Australia. Pp, 221-299.

Pasiecznik, N. M., Vera-Cruz, M. T., & Harris, P. J. C. (1996). The current status of *Atriplex* on the Cape Verde Islands. *Journal of Arid Environments*, 34(4), 507-519.

Pasteur, N. (1987). *Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines*. Technique et documentation (Lavoisier).

Payne, W. W. (1981). Structure and function in angiosperm pollen wall evolution, *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 35, 39–59, [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(81\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(81)90013-0), 1981.

Peláez, F., Collado, J., Arenal, F., Basilio, A., Cabello, A., Díez Matas, M.T., García, J.B., González Del Val, A., González, V., Gorrochategui, J., Hernández, P., Martín, I., Platas, G., Vicente, F. (1998). Endophytic fungi from plants living on gypsum soils as a source of secondary metabolites with antimicrobial activity. *Mycol. Res.* 102, 755e761

Perl-Treves R, Kahana A, Rosenman N, Xiang Y, Siberstein L. (1998). Expression of multiple AGAMOUS-like genes in male and female flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Cell Physiology* 39: 701–710

- Platt-Aloia, K. A., Lord, E. M., DeMason, D. A., and Thomson, W. W. (1986).** Freeze-fracture observations on membranes of dry and hydrated pollen from *Collomia*, Phoenix and Zea, *Planta*, 168, 291–298, <https://doi.org/10.1007/bf00392352>.
- PENDLETON R.L., FREEMAN D.C., MCARTHUR E.D. & SANDERSON S.C. (2000).** Gender specialization in hetero-dichogamous *Graya brandegi*. *Am. J. Bot.*, 87: 508-516.
- PENDLETON B.K., FREEMAN D.C., MCARTHUR E.D. & PENDLETON R.L. (1992).** Life history features of three sexual morphs of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) clones grown in common garden. *Am. J. Bot.*, 79: 376-382.
- Pen-Mouratov, S., Rakhimbaev, M., & Steinberger, Y. (2003).** Seasonal and spatial variation in nematode communities in a Negev desert ecosystem. *Journal of Nematology*, 35(2), 157.
- Pérez-Collazos, E., & Catalán, P. (2006).** Palaeopolyploidy, spatial structure and conservation genetics of the narrow steppe plant *Vella pseudocytisus* subsp. *pau* (Vellinae, Cruciferae). *Annals of Botany*, 97(4), 635-647.
- Perrie, L. R., Shepherd, L. D., De Lange, P. J., & Brownsey, P. J. (2010).** Parallel polyploid speciation: distinct sympatric gene-pools of recurrently derived allo-octoploid *Asplenium* ferns. *Molecular Ecology*, 19(14), 2916-2932.
- Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S., & Hoekstra, H. E. (2012).** Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PloS one*, 7(5), e37135.
- Philipp, M., & Siegismund, H. R. (2003).** What can morphology and isozymes tell us about the history of the *Dryas integrifolia*–*octopetala* complex?. *Molecular Ecology*, 12(8), 2231-2242.
- Piotto, B., Bartolini, G., Bussotti, F., García, A.A.C., Chessa, I., Ciccicarese, C., Ciccicarese, L., Crosti, R., Cullum, F.J., Noi, A.D., García-Fayos, P., Lambardi, M., Lisci, M., Lucci, S., Melini, M., Reinoso, J.C.M., Murrancia, S., Nieddu, G., Pacini, E., Pagni, G., Patumi, M., García, F.P., Piccini, C., Rossetto, M., Tranne, G. et Tylkowski, T., 2003.** Fact sheets on the propagation of Mediterranean trees and shrubs from seed. Seed propagation of Mediterranean trees and shrubs. APAT-Agency for the protection of the environment and for technical services Via Vitaliano Brancati, 48-00144 Roma – Italy. April 2003.
- Polignano, G.B., G. Quintano, V. Bisignano, P. Ugenti, C. Della Gatta & E. Alba. (1998).** Enzyme polymorphism in faba bean (*Vicia faba* L. *minor*) accessions. Genetic interpretation and value for classification. *Euphytica* 102: 169–176.
- Pottier, A. (1981).** Flore de la Tunisie. Angiospermes dicotylédones gamétopétales.
- Pottier-Alapetite G. (1979).** Flore de la Tunisie ; Angiospermes, Dicotylédones, Apétales, dialypétales. Prograrnrne flore et végétation tunisienne. 1ère partie. pp: 5-55.
- Pouget, M. (1980).** Les relations sol-végétation dans les steppes sud-algéroises.

Prentice, H. C., Lonn, M., Lefkovitch, L. P., & Runyeon, H. (1995). Associations between allele frequencies in *Festuca ovina* and habitat variation in the alvar grasslands on the Baltic island of Oland. *Journal of Ecology*, 391-402.

Prieu, C. (2015). Evolution et développement des grains de pollen chez les Angiospermes, Doctoral dissertation, Paris-Saclay University.

Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S., & Le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of palaeobotany and palynology*, 143(1-2), 1-81.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>

Q

Qiu, N., & Lu, C. (2003). Enhanced tolerance of photosynthesis against high temperature damage in salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica* plants. *Plant, Cell & Environment*, 26(7), 1137-1145.

Qiu, N., Zhou, F., Wang, Y., Peng, X., & Hua, C. (2014). The strategy of Na⁺ compartmentation and growth of *Atriplex centralasiatica* in adaptation to saline environments. *Russian journal of plant physiology*, 61(2), 238-245.

Quezel, P. et Santa, S., 1962. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. C.N.R.S. Paris, Vol. 2: 1170-1174.

R

Rahmoune, C., Maâlem, S. et Bennaceur, M., 2000. Etude comparative de rendement en matière sèche et en matière azotée totale de trois espèces de plantes steppiques du genre *Atriplex*, 219-221.

Rameau, J. C., Mansion, D., & Dumé, G. (2008). *Flore forestière française: guide écologique illustré. Région méditerranéenne* (Vol. 3). Forêt privée française.

Ramos, J., López, M. J., & Benlloch, M. (2004). Effect of NaCl and KCl salts on the growth and solute accumulation of the halophyte *Atriplex nummularia*. *Plant and Soil*, 259(1-2), 163-168.

Ratriyanto, A., Mosenthin, R., Bauer, E., & Eklund, M. (2009). Metabolic, osmoregulatory and nutritional functions of betaine in monogastric animals. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 22(10), 1461-1476.

Raus, T. (1988). Vascular plant colonization and vegetation development on sea-born volcanic islands in the Aegean (Greece). In *Temporal and Spatial Patterns of Vegetation Dynamics* (pp. 139-147). Springer, Dordrecht.

Rodriguez-Zaragoza, S., Mayzlish, E., & Steinberger, Y. (2005). Vertical distribution of the free-living amoeba population in soil under desert shrubs in the Negev Desert, *Applied and environmental microbiology*, 71(4), 2053-2060.

Robertson, A., Rich, T. C., Allen, A. M., Houston, L., Roberts, C. A. T., Bridle, J. R., ... & Hiscock, S. J. (2010). Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus*. *Molecular ecology*, 19(8), 1675-1690.

Romera P., Fernandez-Illescas F., Nieva FJJ., Rodriguez-Rubio P., Sanchez-Gul16n E., Mufioz-Rodriguez AF. (2013). Reproductive phenology and pre-dispersal fruit predation in *Atriplex halimus* L. (*Chenopodiaceae*). 54 (1):4.

Rosenbaumová, R., Plačková, I., & Suda, J. (2004). Variation in *Lamium* subg. *Galeobdolon* (Lamiaceae)—insights from ploidy levels, morphology and isozymes. *Plant Systematics and Evolution*, 244(3-4), 219-244.

Rossen J A B., Sarruzin P. (1809). Histoire des arbres et arbrisseaux sur le sol de la France de la région d'Honneur de l'institut de France, 9.

Runions, A., Tsiantis, M., & Prusinkiewicz, P. (2017). A common developmental program can produce diverse leaf shapes. *New Phytologist*, 216(2), 401-418.
<http://dx.doi.org/10.1111/nph.14449>.

S

Sabri, Z. et Touati, H. (2001). Contribution à l'étude caryologique de trois populations d'*Atriplex halimus* L. dans le littoral Oranais. Mémoire de D.E.S. Université d'Oran Es-Sénia.

Sadder, M.T., Al-Doss, A.A., Anwar, F. (2011). Salt tolerant transcriptome from *Atriplex halimus*. In: Abstract: Plant & Animal Genomes XIX Conference 2011, San Diego, CA, U.S.A.

Said, O., Fulder, S., Khalil, K., Azaizeh, H., Kassis, E., Said, B. (2002). Maintaining a physiological blood glucose level with 'Glucoselevel', a combination of four antidiabetes plants used in the traditional Arab herbal medicine. *Evid.-Based Complement. Altern. Med.* 5, 421e428.

Salaman ,G and Ajmel Khan ,M.1998. Diurnal water relations of inland and coastal halophytic populations from Pakistan. *Journal of arid environments*; 40(3):295-305.

Salgues, R. (1962). Etude botanique, chimique et toxicologique de diverses espèces d'*Atriplex* L. (Tourn.)(Chénopodiacées). *Qualitas Plantarum et Materiae Vegetabiles*, 9(2), 71-102.

Sampson, J. F., Byrne, M., Yates, C. J., Gibson, N., Thavornkanlapachai, R., Stankowski, S., & Bennett, I. (2014). Contemporary pollen-mediated gene immigration reflects the historical isolation of a rare, animal-pollinated shrub in a fragmented landscape. *Heredity*, 112(2), 172-181.

Sampson, J. F., & Byrne, M. (2012). Genetic diversity and multiple origins of polyploid *Atriplex nummularia* Lindl.(Chenopodiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(1), 218-230.

- Sanderson, S. C., Stutz, H. C., & McArthur, E. D. (1990).** Geographic differentiation in *Atriplex confertifolia*. *American Journal of Botany*, 77(4), 490-498.
- Sansaloni, C., Petroli, C., Jaccoud, D., Carling, J., Detering, F., Grattapaglia, D., & Kilian, A. (2011).** Diversity Arrays Technology (DArT) and next-generation sequencing combined: genome-wide, high throughput, highly informative genotyping for molecular breeding of Eucalyptus. In *BMC proceedings* (Vol. 5, No. 7, p. P54). BioMed Central.
- Sawalha, M. F., Peralta-Videa, J. R., Parsons, J. G., Gonzalez, J. H., & Gardea-Torresdey, J. L. (2008).** Removal of cadmium from contaminated waters using saltbush (*Atriplex canescens*) biomass: Identification of Cd binding sites. *International Journal of Environment and Pollution*, 34(1-4), 28-42.
- Schaal, B. A. (1975).** Population structure and local differentiation in *Liatris cylindracea*. *The American Naturalist*, 109(969), 511-528.
- Schlichting, C. D., Stephenson, A. G., Small, L. E., and Winsor, J. A. (1990):** Pollen loads and progeny vigor in *Cucurbita pepo*: the next generation, *Evolution*, 44, 1358–1372, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb05238.x>.
- Schlichting, C. D. (1986).** Environmental stress reduces pollen quality in Phlox: compounding the fitness deficit, in: *Biotechnology and ecology of pollen*, edited by: Mulcahy, D. L., Mulcahy, G. B., and Ottaviano, E., Springer, NY, 483–488, https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8622-3_78.
- Sengui, R., et Djennas, A.,(2003).** Programme UICN- cosmétologie au naturel, programme UICN (Union internationale pour la conservation de la nature) d’Afrique du Nord, ministère de l’agriculture et du développement rural. 6p.
- Senock, R.S., Barrow, J.R., Gibbens, R.P., Herbel, C.H. (1991).** Ecophysiology of the polyploidy shrub *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) growing in situ in the northern Chihuahuan desert. *J. Arid Environ.* 21, 45e57
- Sherman, N. A., & Burke, J. M. (2009).** Population genetic analysis reveals a homoploid hybrid origin of *Stephanomeria diegensis* (Asteraceae). *Molecular Ecology*, 18(19), 4049-4060.
- Shomer-Ilan, A., Nissenbaum, A., & Waisel, Y. (1981).** Photosynthetic pathways and the ecological distribution of the chenopodiaceae . *Oecologia*, 48(2), 244-248.
- Shuyskaya, E. V., Rakhmankulova, Z. F., & Suyundukov, Y. T. (2019).** Genetic diversity in annual xerohalophytes of the family Chenopodiaceae along soil moisture and salinity gradients. *Russian Journal of Ecology*, 50(1), 13-19.
- Shuyskaya, E. V., Rakhmankulova, Z. F., & Suyundukov, Y. T. (2019).** Genetic diversity in annual xerohalophytes of the family Chenopodiaceae along soil moisture and salinity gradients. *Russian Journal of Ecology*, 50(1), 13-19.

Snow, A. A. and Mazer, S. J. (1988). Gametophytic selection in *Raphanus raphanistrum*: a test for heritable variation in pollen competitive ability, *Evolution*, 42, 1065–1075, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb02524.x>.

Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual review of plant biology*, 60, 561-588.

Sorci, G., Clobert, J., & Belichon, S. (1996). Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, 781-790.

Souayah, N., Khouja, M.L., Rejeb, M.N. et Bouzid, S., 1998. Micropropagation d'un arbuste sylvo-pastoral, *Atriplex halimus* L. (*Chénopodiacées*), 131-135

Španiel, S., Marhold, K., Filová, B., & Zozomová-Lihová, J. (2011). Genetic and morphological variation in the diploid–polyploid *Alyssum montanum* in Central Europe: taxonomic and evolutionary considerations. *Plant Systematics and Evolution*, 294(1-2), 1.

Stephenson, A. G., Erickson, C. W., Lau, T. C., Quesada, M. R., and Winsor, J. A. (1994). Effects of growing conditions on the male gametophyte, in: Pollen–pistil interactions and pollen tube growth, edited by: Stephenson, A. G. and Kao, T.-H., Vol. 12, Current Topics in Plant Physiology. An American Society of Plant Physiologists Series, Rockville, Maryland, USA, 220–229.

Streb, P., Feierabend, J., & Bligny, R. (1997). Resistance to photoinhibition of photosystem II and catalase and antioxidative protection in high mountain plants. *Plant, Cell & Environment*, 20(8), 1030-1040.

Stutz, H.C.(1989). Evolution of shrubs. In: McKell, C.M. (Ed.), The Biology and Utilization of Shrubs. Academic Press, San Diego, California, pp. 323e340.

Sugkee, S., Youngkoo, C., Hoki, P., & Scott, R. A. (2010). Gene action and heritability of leaf and reproductive characteristics in soybean. *Breeding Science*, 50(1), 45-51.

Sukhorukov AP, Kushunina MA (2014) Taxonomic revision of Chenopodiaceae in Nepal. *Phytotaxa* 191(1): 10–44. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.191.1.2>

T

Talamali A., Gorenflot R., Robert H., Yves Henry and Pierre Dutuit. (2013). Embryogenesis of *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae). *Journal Acta Botanica Gallica*, Botany Letters ; 154 (4) :651-659.

Talamali, A., Gorenflot, R., and Dutuit, P. (2007). Hétérostylie intra-individuelle chez *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae), *C. R. Biol.*, 330, 871–879, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2007.09.003>

Talamali, A., Gorenflot, R., Kinet, J. M., and Dutuit, P. (2006). Floral plasticity and flower evolution in *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae), *Acta Bot. Gallica*, 153, 243–248, <https://doi.org/10.1080/12538078.2006.10515540>

- Talamali, L. (2004).** La libération du marché des céréales en Algérie. *Liberation of the cereal market in Algeria*. Office Algérien Interprofessionnel des Céréales OAIC. La Nouvelle République. Algérie, 14-16.
- Talamali, A., Bajji, M., Le Thomas, A., Kinet, J. M., & Dutuit, P. (2003).** Flower architecture and sex determination: how does *Atriplex halimus* play with floral morphogenesis and sex genes? *New Phytologist*, 105-113.
- Talamali, A., Dutuit, P., Le Thomas, A. et Gorenflot, R. (2001).** Polygamie chez *Atriplex halimus* L. *Life sciences*, Vol. 324: 107-113.
- Tanksley, S., & Orton, T. (1983).** Isozymic variation and plant breeders' rights. *Iso Plant Genet Breed*, 1, 425.
- TARDIEU, F. (2013).** Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Front Physiol*. 4- 17
- Tazi, M., Birouk, A., Hafidi, B., & Aghlabi, M. (2000).** Grazing of *Atriplex nummularia* in the arid zone of Southern Morocco. In *Fodder shrub development in arid and semi-arid zones. Volume 2. Proceedings of the Workshop on Native and Exotic Fodder Shrubs in Arid and Semi-arid Zones, 27 October-2 November 1996, Hammamet, Tunisia* (pp. 570-579). International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA).
- Tiedeman, J.A. et Chouki, S., 1989.** Range management in Central Tunisia. Office of Livestock and Pastures, Ministry of Agriculture, Tunisia and Oregon State University, Corvallis OR (USA).
- Till-Bottraud, I., Vincent, M., Dajoz, I., and Mignot, A. (1999).** Pollen aperture heteromorphism Variation in pollen-type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata*. *C. R. Acad. Sci.-Vie*, 322, 579–589, [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(00\)88528-5](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(00)88528-5).
- Tiwari, S. C., Polito, V. S., and Webster, B. D. (1990).** In dry pear (*Pyrus communis* L.) pollen, membranes assume a tightly packed multilamellate aspect that disappears rapidly upon hydration, *Protoplasma*, 153, 157–168, <https://doi.org/10.1007/bf01354000>.
- Tlili, A., Gouja, H., Vallès, J., Garnatje, T., Buhagiar, J., & Neffati, M. (2020).** Chromosome number and genome size in *Atriplex mollis* from southern Tunisia and *Atriplex lanfrancoi* from Malta (Amaranthaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 306(1), 11.
- Torres, C. (2000).** Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae, *Sex. Plant Reprod.*, 12, 365–370, <https://doi.org/10.1007/s004970000030>.
- Trifi-Farah, N., Trifi, M., & Marrakchi, M. (1983).** Etude de la variabilité des estérases carboxyliques chez quelques populations naturelles de deux espèces du genre *Hedysarum*.

Trindade, M. D. G., & Chaves, L. J. (2005). Genetic structure of natural *Eugenia dysenterica* DC (Myrtaceae) populations in northeastern Goiás, Brazil, accessed by morphological traits and RAPD markers. *Genetics and Molecular Biology*, 28(3), 407-413.

Tsukaya, H. (2018). Leaf shape diversity with an emphasis on leaf contour variation, developmental background, and adaptation. In *Seminars in Cell & Developmental Biology* (Vol. 79, pp. 48-57). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2017.11.035>

Tsukaya, H. (2014). Comparative leaf development in angiosperms. *Current Opinion in Plant Biology*, 17, 103-109.

U

Ungar, I. A. (1996). Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany*, 83(5), 604-607.

Ungar, I. A. (1995). Seed germination and seed-bank ecology in halophytes. In 'Seed development and germination'. (Eds J Kigel, G Galili) pp. 599–628.

Ungar Irwin, A. et Ajmal Khan, M.(2001). Effect of Bracteoles on Seed Germination and Dispersal of two Species of *Atriplex*. *Annals of Botany*, Vol. 87: 233-239.

Uphof, J.C.Th.(1968). Dictionary of Economic Plants, second ed. Stechert-Hafner, New York.

V

Van Heerden, J. M., Heydenrych, A. J., & Botha, J. C.(2000). The production of indigenous and exotic shrubs in the marginal areas of the western cape. In *Fodder Shrub Development in Arid and Semi-arid Zones. Proceedings of the Workshop on Native and Exotic Fodder Shrubs in Arid and Semi-arid Zones* (Vol. 27, pp. 360-363).

VIERSTRA, R.D. (1993). Protein degradation in plants. – Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 44: 385-410.

Volis, S., Mendlinger, S., Turuspekov, Y., & Esnazarov, U. (2002). Phenotypic and allozyme variation in Mediterranean and desert populations of wild barley, *Hordeum spontaneum* Koch. *Evolution*, 56(7), 1403-1415.

Volkova, O. A., Severova, E. E., and Polevova, S. V.(2013). Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen, *Plant Syst. Evol.*, 299, 1769–1779, <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0832-8>.

Voorhees, M. E. (1990). Forage quality of rillscale (*Atriplex suckleyi*) grown on amended bentonite mine spoil. *The Great Basin Naturalist*, 57-62.

Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Lee, T. V. D., Hornes, M., & Zabeau, M. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic acids research*, 23(21), 4407-4414.

W

Walker, D. J., Lutts, S., Sánchez-García, M., & Correal, E. (2014). *Atriplex halimus* L.: Its biology and uses. *Journal of Arid Environments*, 100, 111-121.

Walker, D. J., & Lutts, S. (2014). The tolerance of *Atriplex halimus* L. to environmental stresses. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 1081-1090.

Walker, D. J., Romero, P., de Hoyos, A., & Correal, E. (2008). Seasonal changes in cold tolerance, water relations and accumulation of cations and compatible solutes in *Atriplex halimus* L. *Environmental and Experimental Botany*, 64(3), 217-224.

Walker, D.J., Moñino, I., González, E., Frayssinet, N., Correal, E. (2005). Determination of ploidy and nuclear DNA content in populations of *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 147, 441e448.

Warner, D.A., Edwards, G.E. (1989). Effects of polyploidy on photosynthetic rates, photosynthetic enzyme contents of DNA, chlorophyll and size and number of photosynthetic cells in the C4 dicot *Atriplex confertifolia*. *Plant Physiol.* 91, 1143e 1151.

Waser, N. M. (1987). Spatial genetic heterogeneity in a population of the montane perennial plant *Delphinium nelsonii*. *Heredity*, 58(2), 249-256.

White, R. H., Weise, D. R., & Frommer, S. (1996). Preliminary evaluation of the flammability of native and ornamental plants with the cone calorimeter. In *21st International Conference on Fire Safety*. January (pp. 256-265).

Wills, B.J., Begg, T.S.C. et Brosnan, M. (1990). Forage shrubs for the south Island dry hill country: 1. *Atriplex halimus* L. (Mediterranean Saltbushes). *Proceedings of the New Zealand grass land association*. Eds. New Zealand, Vol. 52: 161-165.

Wodehouse, R. P. (1965). *Pollen grains*, 3rd Edn., Hafner Publishing Co., New York & London.

Wright, S. (1978). Genetic variability in natural populations: methods. *Evolution and the Genetics of Populations*, 4.

Y

Yakoub, F.(2006). Évaluation in vitro de la dégradation des principaux fourragers des zones arides. Thèse de magister, option : nutrition, Université lhadj lakhdar Batna. 95p.

Yaniv, Z., Dafni, A., Friedman, J., & Palevitch, D. (1987). Plants used for the treatment of diabetes in Palestine. *Journal of ethnopharmacology*, 19(2), 145-151.

Yin, X. and Tsukaya, H. (2016). A pulse-chase strategy for EdU labelling assay is able to rapidly quantify cell division orientation, *New Phytol.* 211:1462-1469
<http://dx.doi.org/10.1111/nph.13980>.

Young, H. J. and Stanton, M. L. (1990). Influence of environmental quality on pollen competitive ability in wild radish, *Science*, 248, 1631–1633,
<https://doi.org/10.1126/science.248.4963.1631>

Z

Zandonella P. (1977). Apport de l' étude comparée des nectaires floraux à la conception phylogénétique de l'ordre des centrospermales. *Rapport de la société botanique allemande*;90 (1): 1-551.

Zervoudakis, G., Angelopoulos, K., Salahas, G., & Georgiou, C. D. (1998). Differences in cold inactivation of phosphoenolpyruvate carboxylase among C4 species: the effect of pH and of enzyme concentration. *Photosynthetica*, 35(2), 169-175.

Zhu, G., Bouharmont, J., Lutts, S., Kinet, J.M., 2001. Determination of chromosome numbers in *Atriplex halimus* plants. *Atriplex vivo* 10, 1e4.

Sites web

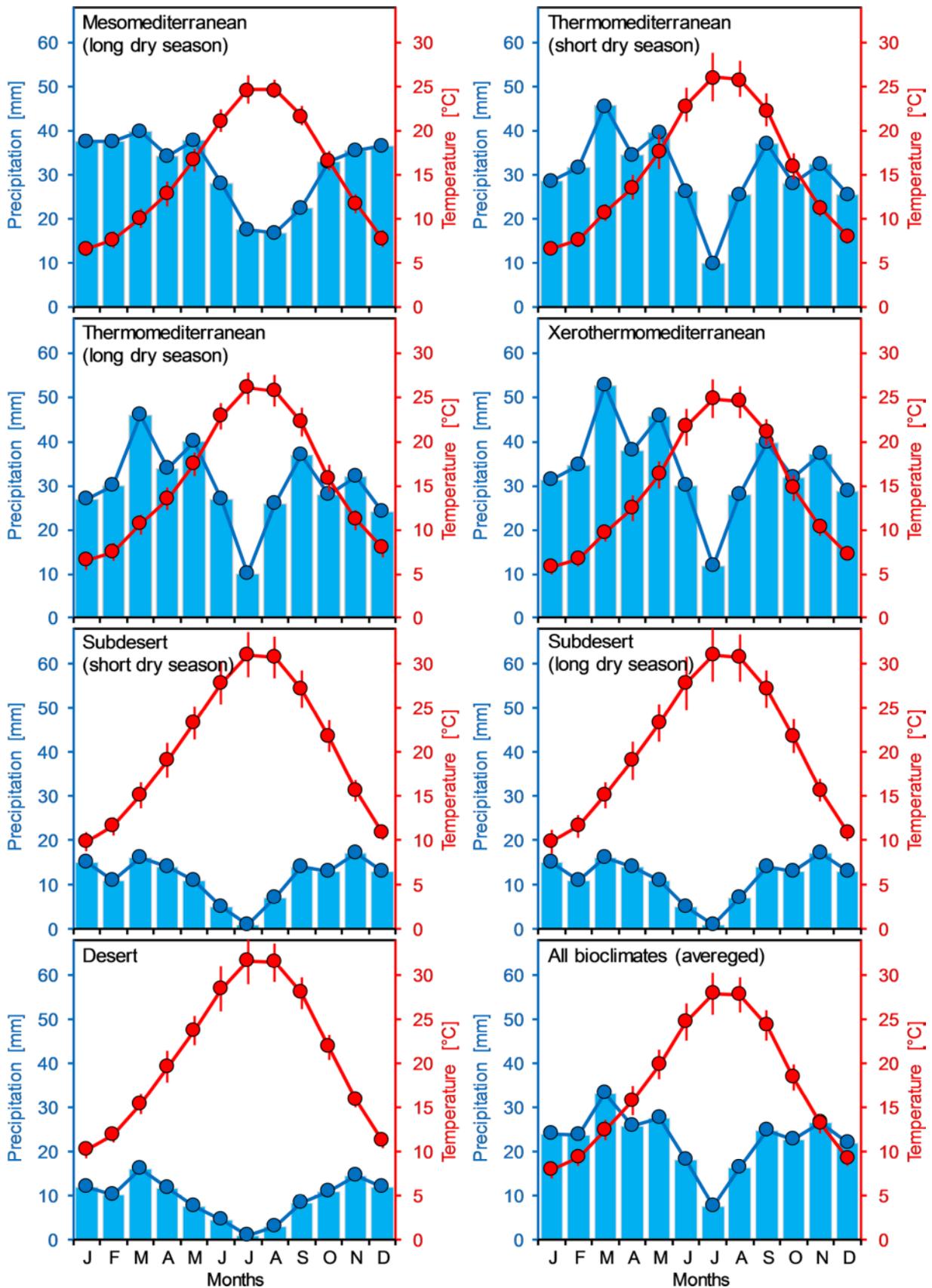
<http://www.telabotaniqua.org>

<http://www.jardindupicvert.com>

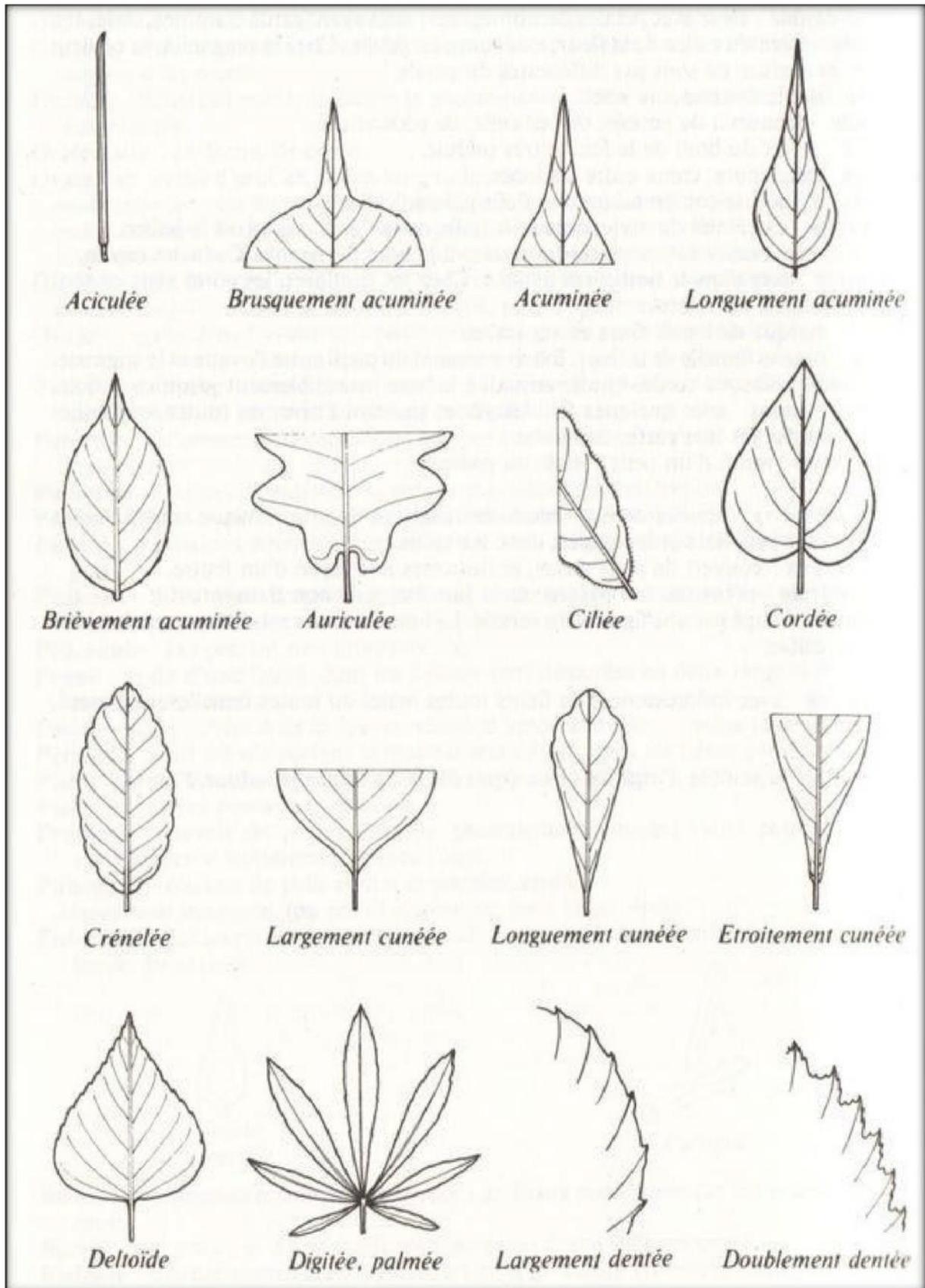
<http://www.madrp.gov.dz>

Annexes

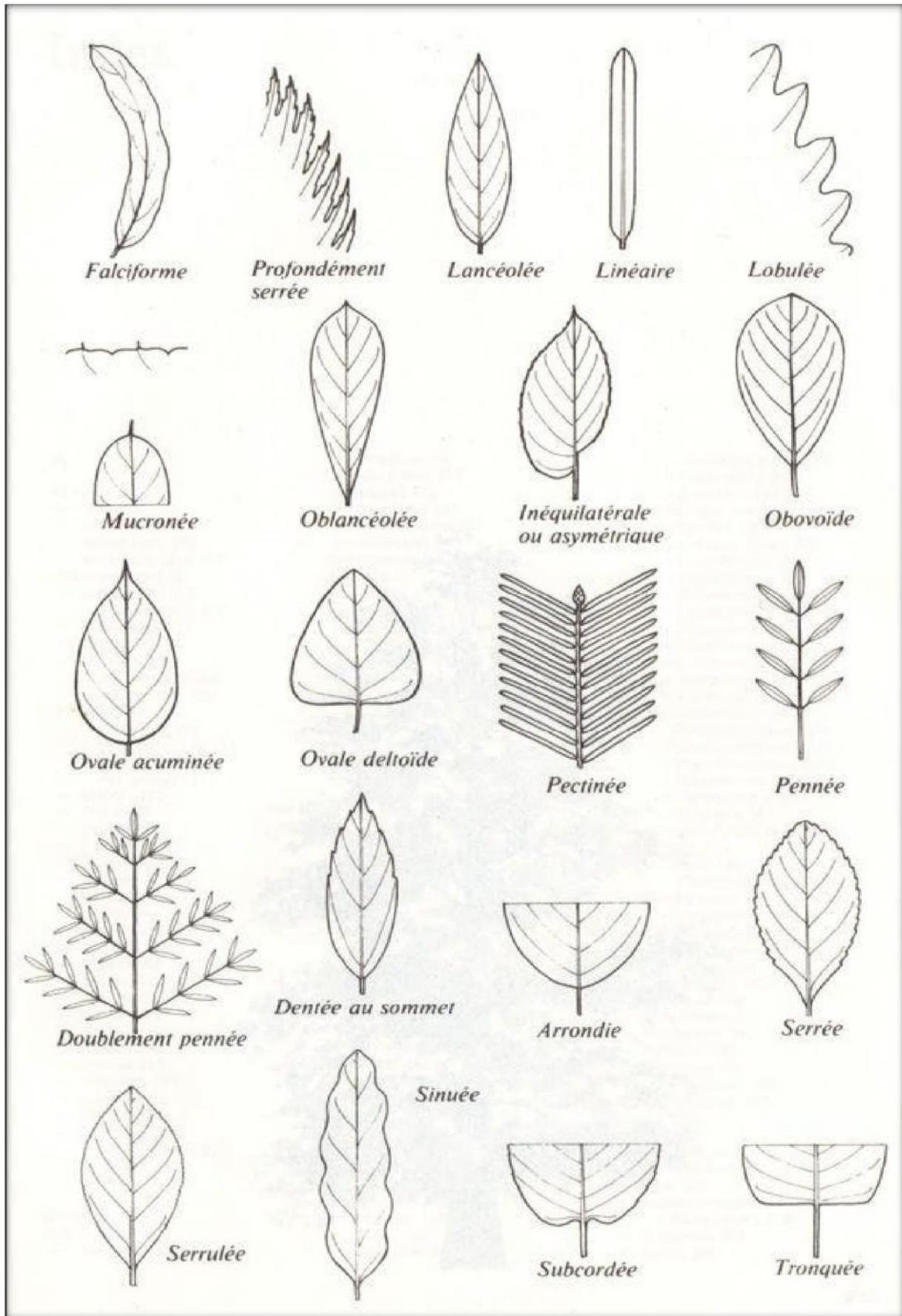
Annexe 1 : Diagrammes ombrothermiques de Gaussen et Bagnouls des zones climatiques de la région de Tébessa



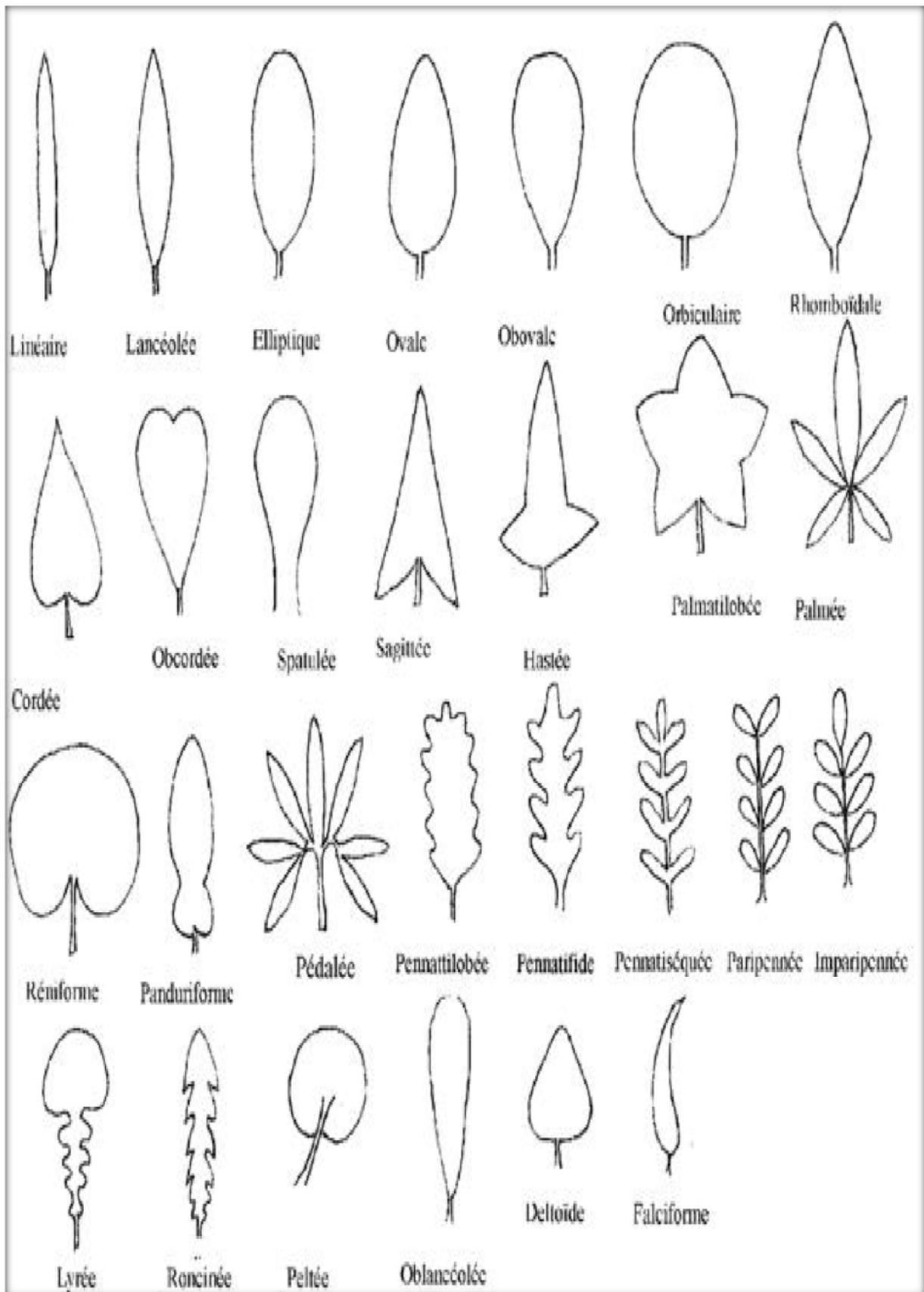
Annexe 2 : clés de détermination morphologique foliaire

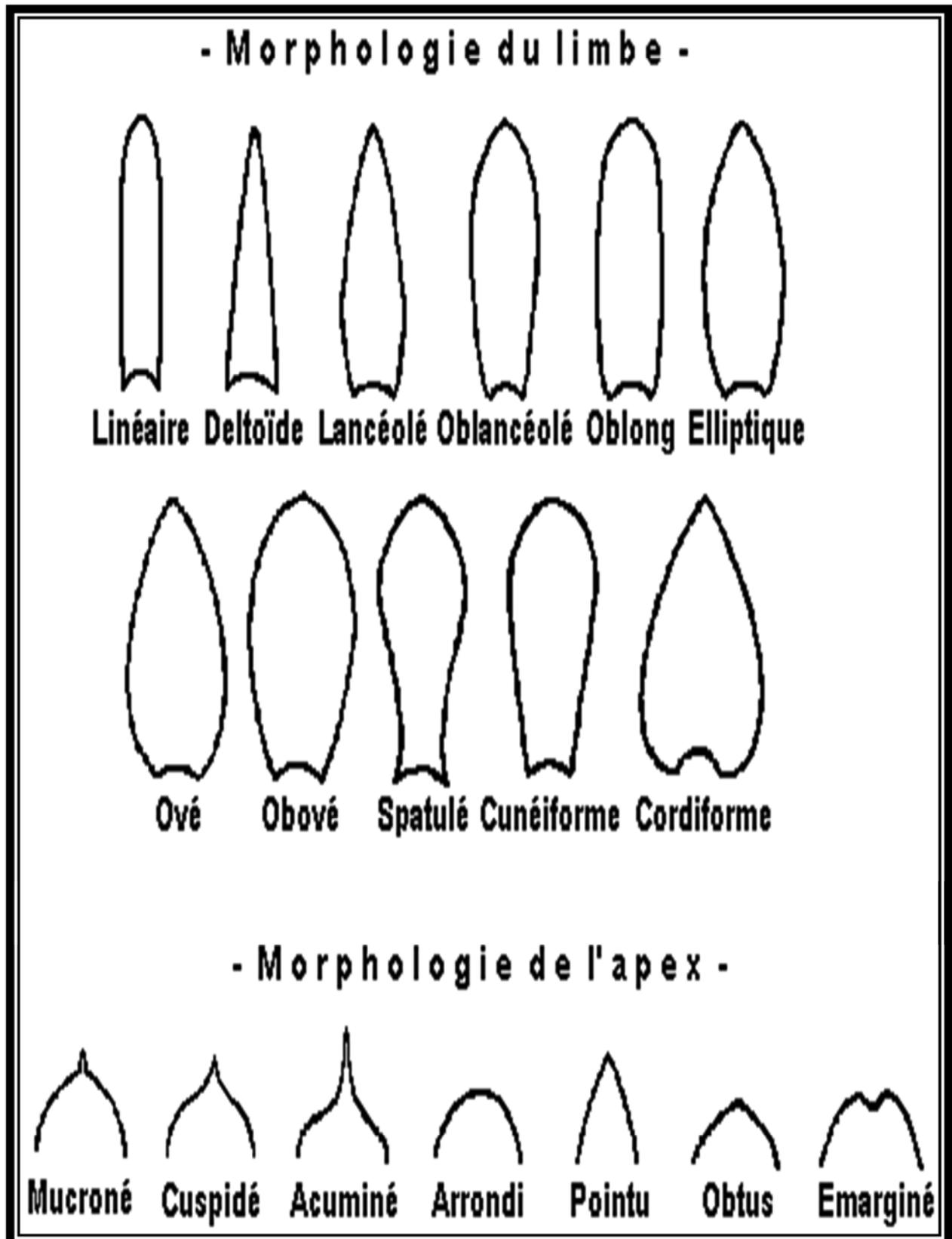


Annexe 2 (suite) : Clés de détermination morphologique foliaire

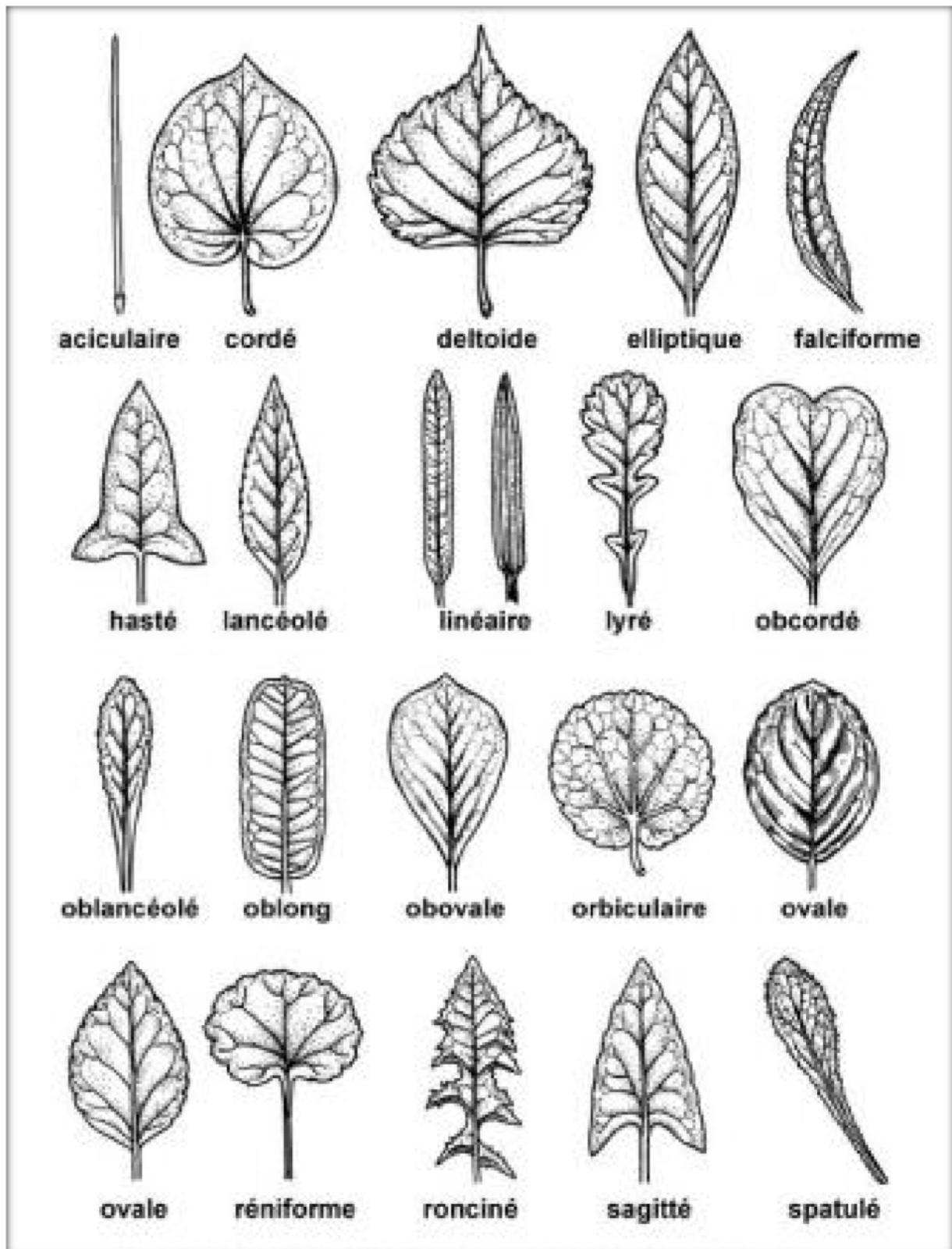


Annexe 2 (suite) : Clés de détermination morphologique foliaire

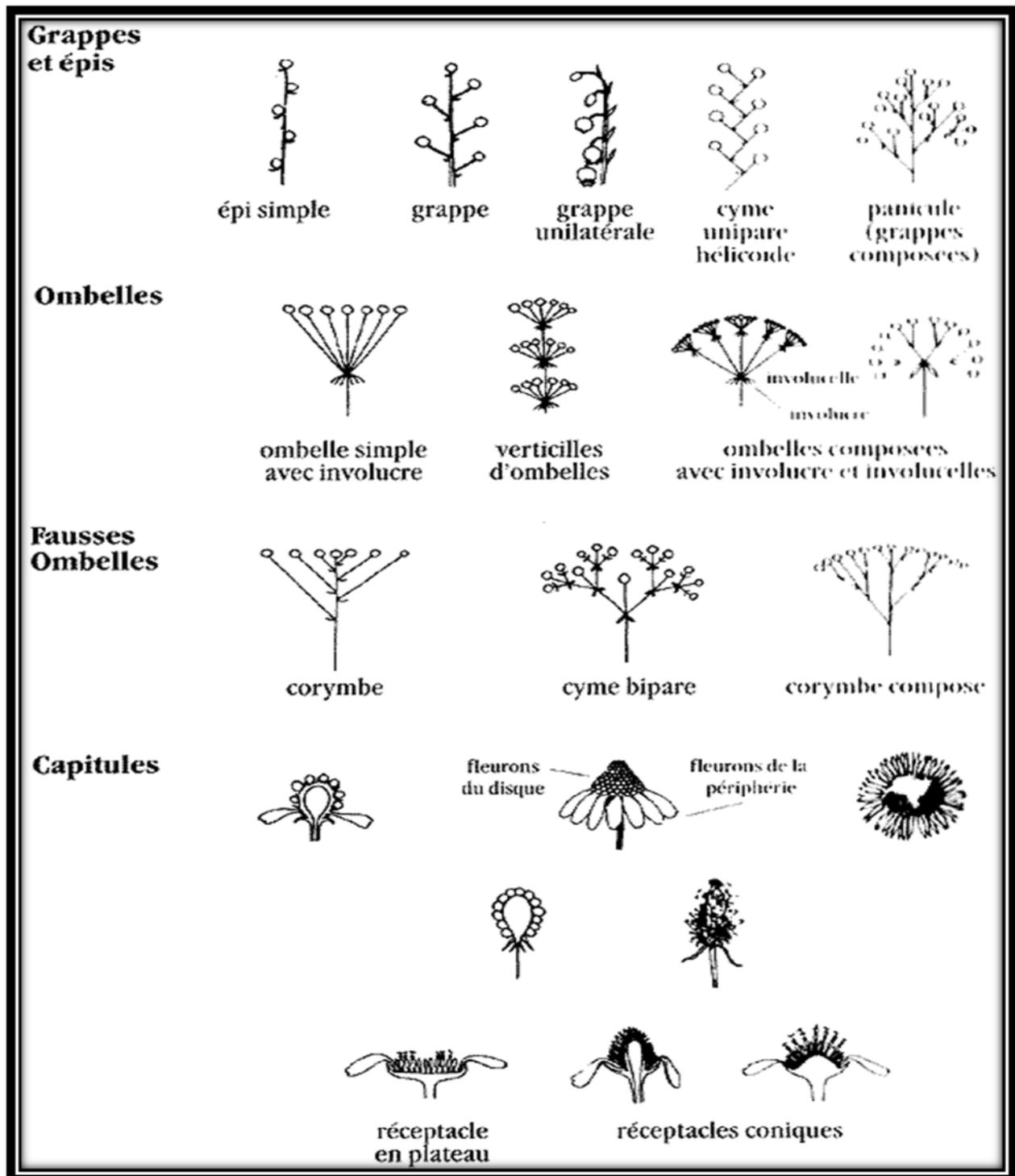




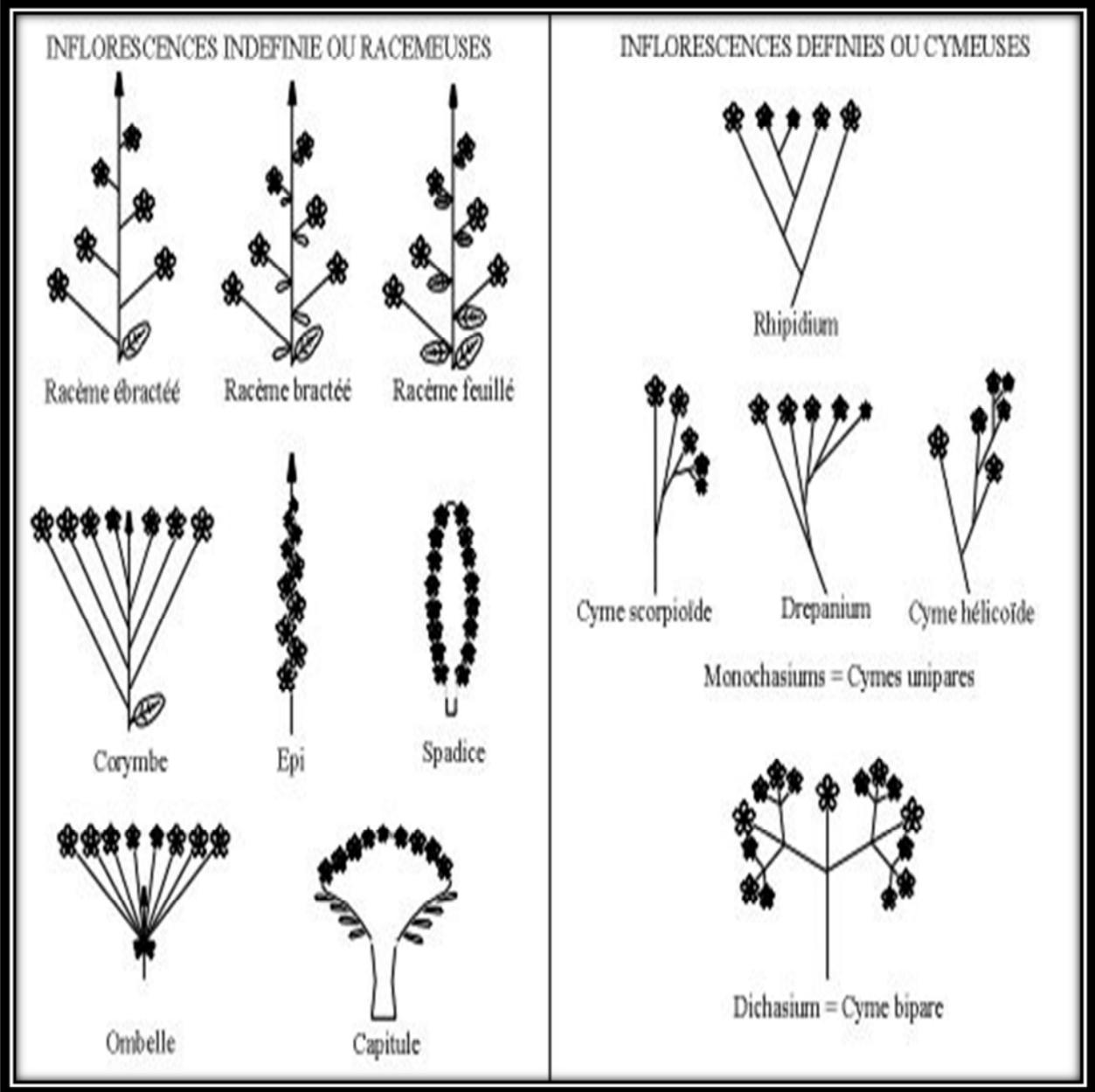
Annexe 2 (Suite)



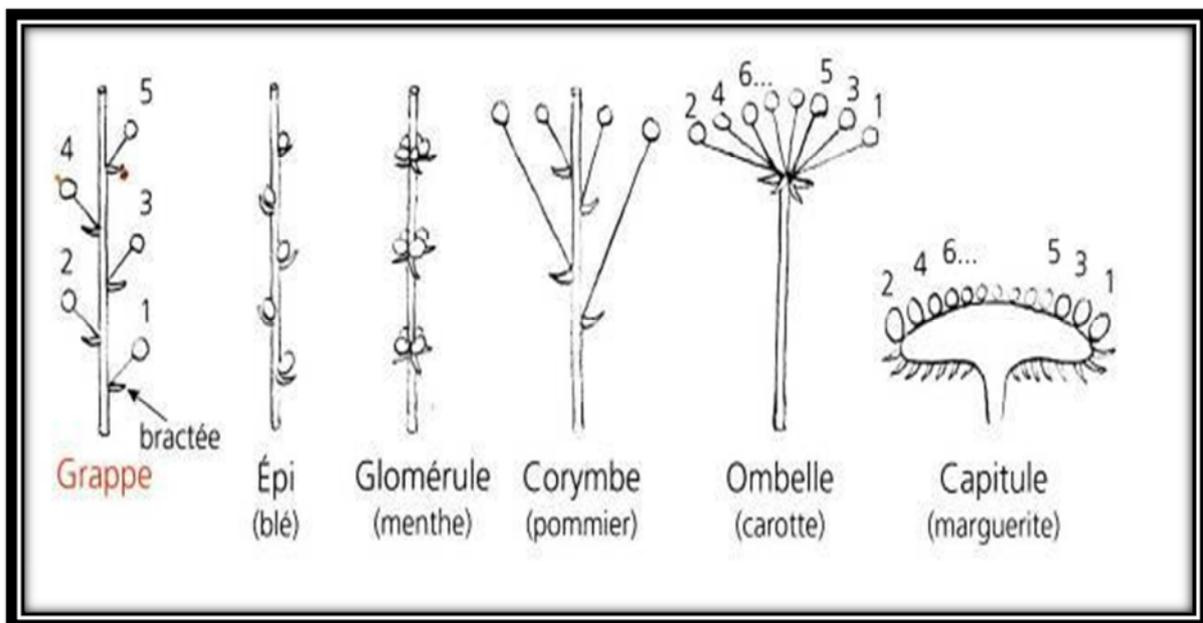
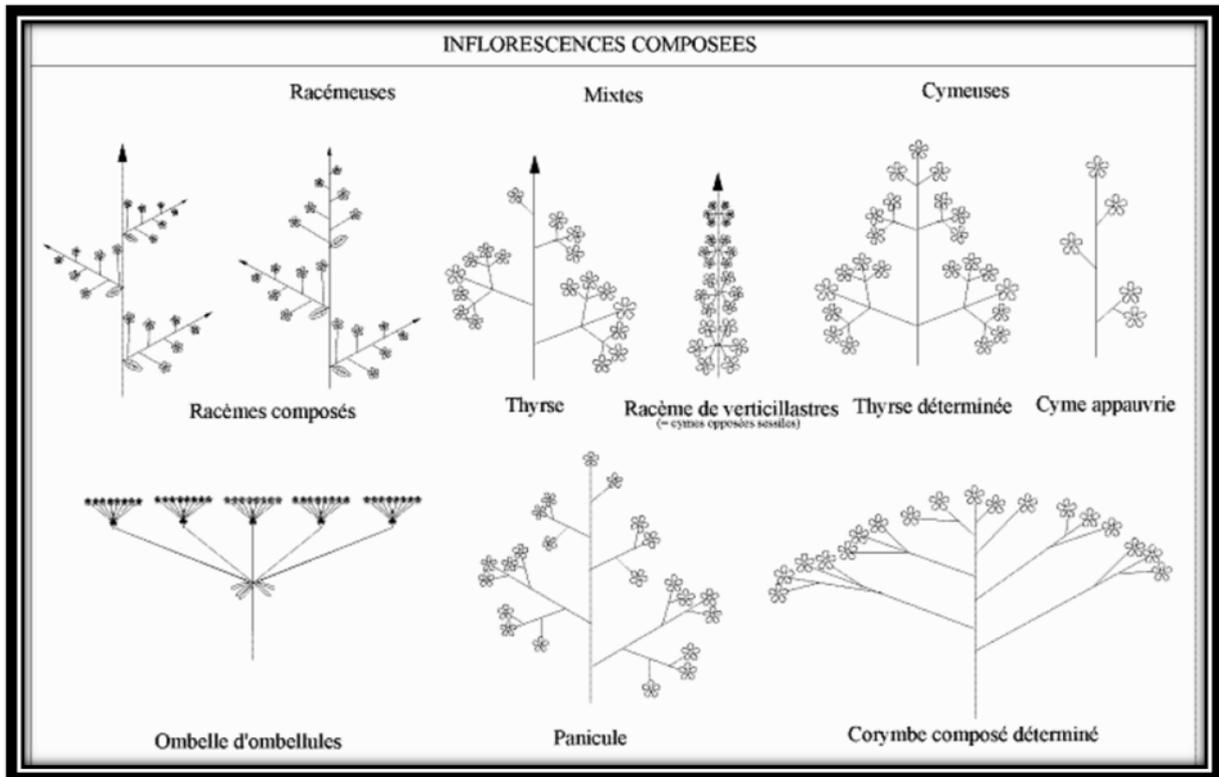
Annexe 03: Clés de détermination morphologiques des inflorescences



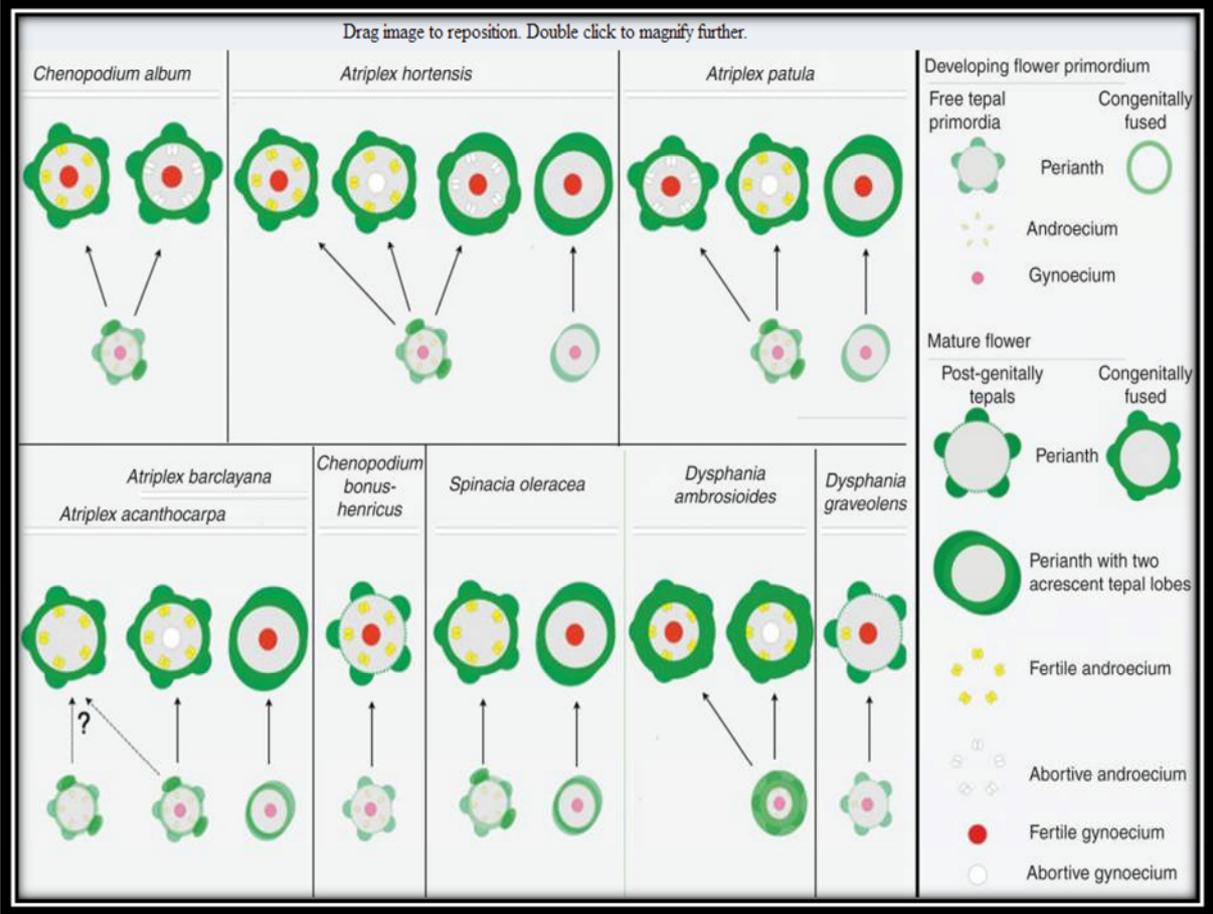
Annexe 3 (suite)



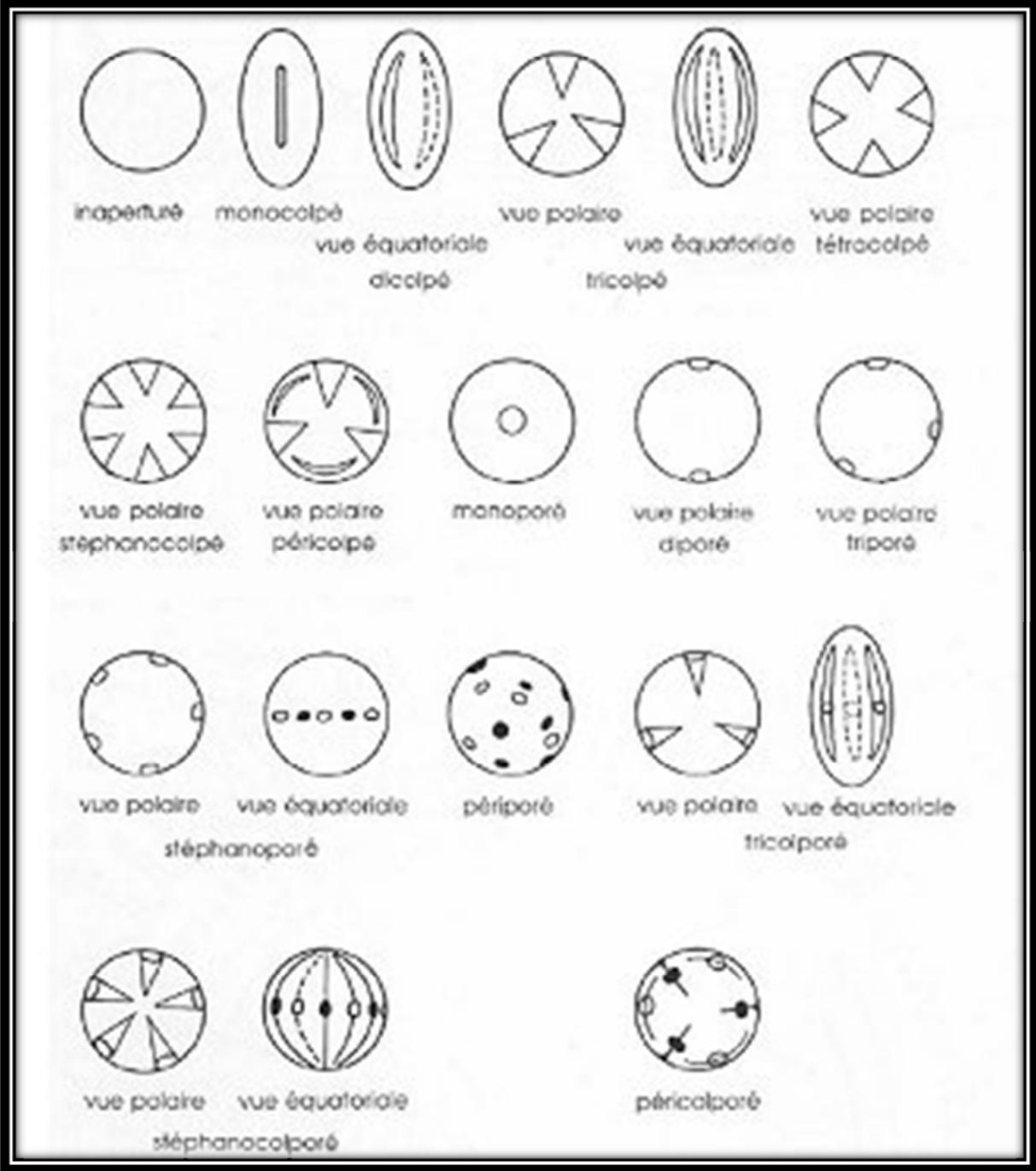
Annexe 3 (suite)



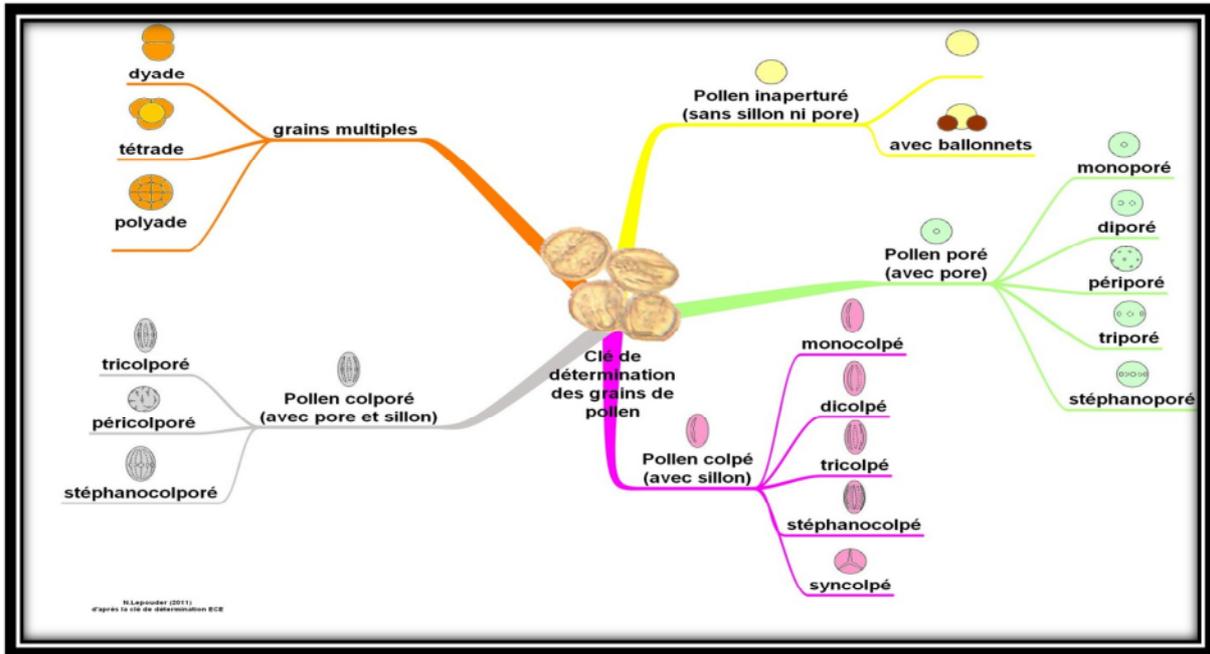
Annexe 4 : Clés de détermination morphologiques des étamines



Annexe 5 : Clés de détermination morphologiques des grains de pollen



Annexe 5 (Suite)



Clef de détermination simplifiée des grains de pollens :

Avantage Word : modifiable, dissociable, recolorisable en quelques clics, intégrable à un diaporama

Pollen inaperturé :	Grains isolés sans sillon ni pore	Grains isolés sans sillon ni pore avec ballonnets	Grains multiples		
			Dyade	Tétrade	Polyade
Pollen poré :	Monoporé	Diporé	Périporé	Triporé	Stéphanoporé
Pollen avec pore					
Pollen colpé :	Monocolpé	Dicolpé	Tricolpé	Stéphanocolpé	Syncolpé
Pollen colpore : avec pore et sillon	Tricolporé	Péricolporé		Stéphanocolporé	

Annexe 6 : Analyse hiérarchique des variables (grains de pollen)

Distance du coefficient de corrélation, Liaison complète Etapes de fusion

Etape	Nombre de groupes	Niveau de similarité	Niveau de distance	Groupes liés	Nouveau groupe	Nombre d'obs. dans le nouveau groupe
1	69	100,000	-0,00000	55 68	55	2
2	68	100,000	-0,00000	51 55	51	3
3	67	100,000	-0,00000	43 51	43	4
4	66	100,000	-0,00000	45 46	45	2
5	65	100,000	-0,00000	41 45	41	3
6	64	100,000	-0,00000	42 43	42	5
7	63	100,000	-0,00000	38 42	38	6
8	62	100,000	-0,00000	31 41	31	4
9	61	100,000	-0,00000	35 38	35	7
10	60	100,000	-0,00000	33 35	33	8
11	59	100,000	-0,00000	32 33	32	9
12	58	100,000	-0,00000	30 32	30	10
13	57	100,000	-0,00000	29 31	29	5
14	56	100,000	-0,00000	28 30	28	11
15	55	100,000	-0,00000	22 29	22	6
16	54	100,000	-0,00000	21 22	21	7
17	53	100,000	-0,00000	2 21	2	8
18	52	100,000	-0,00000	8 9	8	2
19	51	100,000	0,00000	53 70	53	2
20	50	100,000	0,00000	67 69	67	2
21	49	100,000	0,00000	66 67	66	3
22	48	100,000	0,00000	65 66	65	4
23	47	100,000	0,00000	64 65	64	5
24	46	100,000	0,00000	63 64	63	6
25	45	100,000	0,00000	62 63	62	7
26	44	100,000	0,00000	61 62	61	8
27	43	100,000	0,00000	59 61	59	9
28	42	100,000	0,00000	52 59	52	10
29	41	100,000	0,00000	6 54	6	2
30	40	100,000	0,00000	44 52	44	11
31	39	100,000	0,00000	40 44	40	12
32	38	100,000	0,00000	39 40	39	13
33	37	100,000	0,00000	37 39	37	14
34	36	100,000	0,00000	20 37	20	15
35	35	100,000	0,00000	18 20	18	16
36	34	100,000	0,00000	17 18	17	17
37	33	100,000	0,00000	16 17	16	18
38	32	100,000	0,00000	15 16	15	19
39	31	100,000	0,00000	14 15	14	20
40	30	100,000	0,00000	13 14	13	21
41	29	100,000	0,00000	12 13	12	22
42	28	100,000	0,00000	11 12	11	23
43	27	100,000	0,00000	3 11	3	24
44	26	100,000	0,00000	47 49	47	2
45	25	100,000	0,00000	19 47	19	3
46	24	100,000	0,00000	34 36	34	2
47	23	100,000	0,00000	26 27	26	2
48	22	100,000	0,00000	4 19	4	4
49	21	88,730	0,22540	26 58	26	3
50	20	88,730	0,22540	7 57	7	2
51	19	88,730	0,22540	34 53	34	4
52	18	88,730	0,22540	6 50	6	3
53	17	88,730	0,22540	25 48	25	2
54	16	87,268	0,25464	3 28	3	35
55	15	87,268	0,25464	2 10	2	9
56	14	82,733	0,34535	1 60	1	2
57	13	80,000	0,40000	5 34	5	5
58	12	78,868	0,42265	24 56	24	2
59	11	78,868	0,42265	23 25	23	3
60	10	74,398	0,51205	3 4	3	39
61	9	72,361	0,55279	8 26	8	5
62	8	68,898	0,62204	1 7	1	4
63	7	64,639	0,70723	3 6	3	42
64	6	57,454	0,85093	8 24	8	7
65	5	57,454	0,85093	2 23	2	12
66	4	46,667	1,06667	3 5	3	47
67	3	39,089	1,21822	3 8	3	54
68	2	33,333	1,33333	1 2	1	16
69	1	27,639	1,44721	1 3	1	70

Annexe 7 : tableau dichotomique des différentes formes de grains de pollen rencontrés

zones	Plant	grains de pollen							
		suboblate	oblate	oblate spher	prolate sphr	sulcate	Tria-pyramid	Sub-Triangl	Boat-shaped
1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
1	3	1	0	1	1	0	0	0	0
1	4	0	0	0	1	0	0	0	0
1	5	1	1	1	1	1	0	0	0
1	6	1	0	1	1	0	1	1	0
1	7	1	1	1	0	0	1	0	0
1	8	1	1	1	1	0	0	1	1
1	9	1	1	1	1	0	0	1	1
1	10	1	0	1	0	0	0	0	1
2	1	1	0	1	1	0	0	0	0
2	2	1	0	1	1	0	0	0	0
2	3	1	0	1	1	0	0	0	0
2	4	1	0	1	1	0	0	0	0
2	5	1	0	1	1	0	0	0	0
2	6	1	0	1	1	0	0	0	0
2	7	1	0	1	1	0	0	0	0
2	8	1	0	1	1	0	0	0	0
2	9	0	0	0	1	0	0	0	0
2	10	1	0	1	1	0	0	0	0
3	1	1	0	1	0	0	0	0	0
3	2	1	0	1	0	0	0	0	0
3	3	0	0	1	0	0	0	1	0
3	4	0	1	1	1	0	0	1	0
3	5	1	0	1	1	0	0	1	0
3	6	1	1	1	1	0	0	0	0
3	7	1	1	1	1	0	0	0	0
3	8	0	0	1	1	0	0	0	0
3	9	1	0	1	0	0	0	0	0
3	10	0	0	1	1	0	0	0	0
4	1	1	0	1	0	0	0	0	0
4	2	0	0	1	1	0	0	0	0
4	3	0	0	1	1	0	0	0	0
4	4	1	0	1	1	1	0	0	0
4	5	0	0	1	1	0	0	0	0
4	6	1	0	1	1	1	0	0	0
4	7	1	0	1	1	0	0	0	0
4	8	0	0	1	1	0	0	0	0
4	9	1	0	1	1	0	0	0	0
4	10	1	0	1	1	0	0	0	0
5	1	1	0	1	0	0	0	0	0

5	2	0	0	1	1	0	0	0	0
5	3	0	0	1	1	0	0	0	0
5	4	1	0	1	1	0	0	0	0
5	5	1	0	1	0	0	0	0	0
5	6	1	0	1	0	0	0	0	0
5	7	0	0	0	1	0	0	0	0
5	8	1	0	1	0	0	0	1	0
5	9	0	0	0	1	0	0	0	0
5	10	1	0	1	1	0	1	0	0
6	1	0	0	1	1	0	0	0	0
6	2	1	0	1	1	0	0	0	0
6	3	0	0	1	1	1	0	0	0
6	4	1	0	1	1	0	1	1	0
6	5	0	0	1	1	0	0	0	0
6	6	0	1	1	0	0	0	0	0
6	7	1	1	1	0	0	0	0	0
6	8	1	1	0	1	0	0	0	0
6	9	1	0	1	1	0	0	0	0
6	10	1	0	0	0	0	0	0	0
7	1	1	0	1	1	0	0	0	0
7	2	1	0	1	1	0	0	0	0
7	3	1	0	1	1	0	0	0	0
7	4	1	0	1	1	0	0	0	0
7	5	1	0	1	1	0	0	0	0
7	6	1	0	1	1	0	0	0	0
7	7	1	0	1	1	0	0	0	0
7	8	0	0	1	1	0	0	0	0
7	9	1	0	1	1	0	0	0	0
7	10	0	0	1	1	1	0	0	0
		50	11	63	54	5	4	8	3

Annexe 8 : mélanges réactionnels pour les révélations enzymatiques

Estérases :

α -Naphthylacétate (dans 50% d'acétone)	0,03g
Compléter à 100 ml par Tris-Hcl 0,05 M ph 7,2	
Incubation 15 min	
Rinçage du gel 2 fois avec de l'eau de robinet	
Fast blue RR salt	0,14g
Tris-Hcl ph 7,2	
H ₂ O qsp	100ml

Glutamate oxaloacétate transaminase

Acide aspartique	250mg
Acide alpha-cétoglutique	100mg
Tris-Hcl 0,5M ph 7,2	50 ml
H ₂ O qsp	100ml
Rincage après 15 minutes d'incubation	
Fast blue BB	200mg
Tris-Hcl 0,5M ph 7,2	50 ml
H ₂ O qsp	100ml
Incubation jusqu'à l'apparition des bandes	

Annexe 9 Analyse hiérarchique des variables :

Distance du coefficient de corrélation, Liaison complète ; Etapes de fusion

Etape	Nombre de groupes	Niveau de similarité	Niveau de distance	Groupes liés		Nouveau groupe	Nombre d'obs. dans le nouveau groupe
1	12	100,000	0,00000	3	4	3	2
2	11	91,603	0,16795	5	9	5	2
3	10	77,247	0,45505	1	11	1	2
4	9	66,667	0,66667	1	7	1	3
5	8	65,131	0,69739	3	8	3	3
6	7	65,131	0,69739	2	6	2	2
7	6	58,974	0,82051	12	13	12	2
8	5	54,623	0,90755	5	12	5	4
9	4	51,080	0,97841	1	10	1	4
10	3	40,922	1,18157	3	5	3	7
11	2	36,132	1,27735	2	3	2	9
12	1	30,538	1,38925	1	2	1	13

Analyse hiérarchique des observations

Distance de Pearson, Liaison complète ; Etapes de fusion

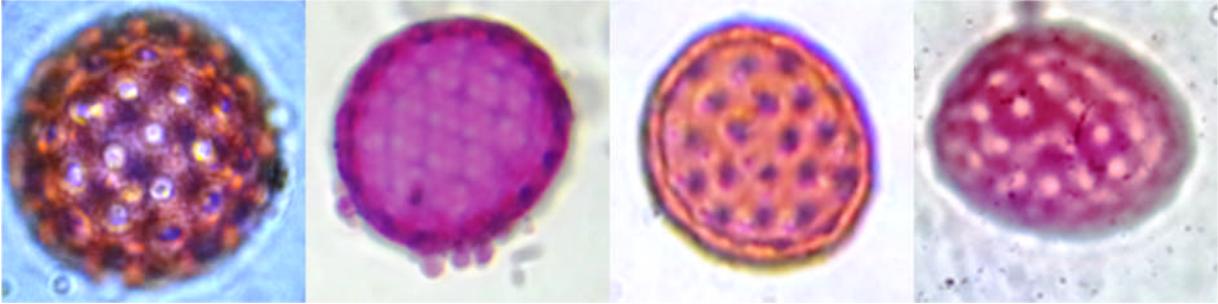
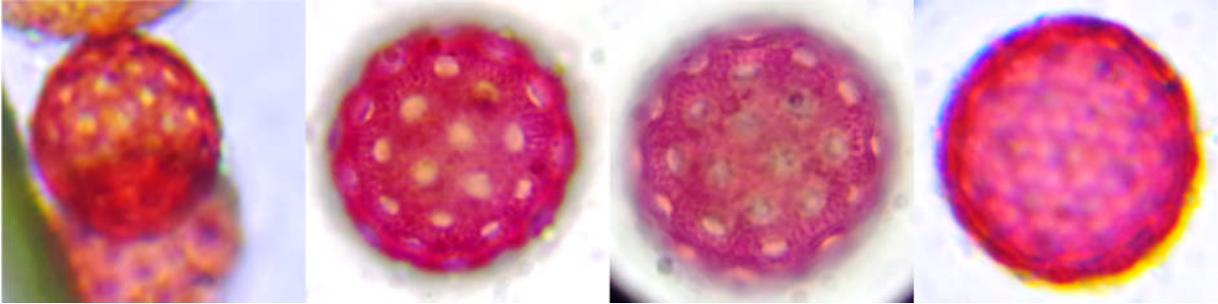
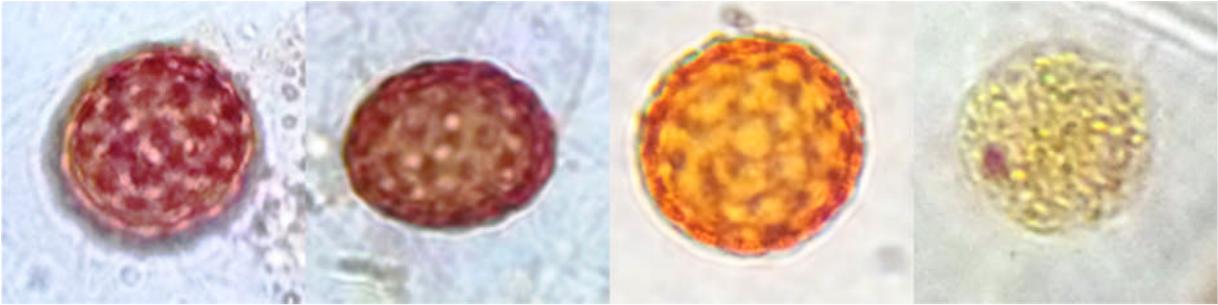
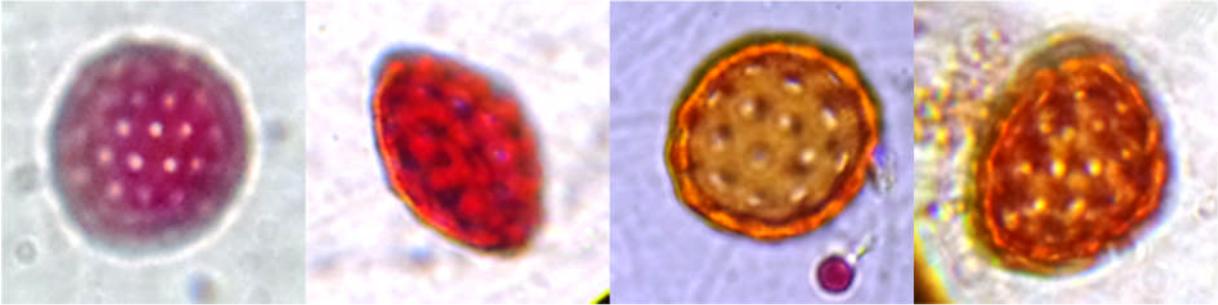
Etape	Nombre de groupes	Niveau de similarité	Niveau de distance	Groupes liés		Nouveau groupe	Nombre d'obs. dans le nouveau groupe
1	12	64,9357	2,66288	5	13	5	2
2	11	64,9357	2,66288	4	11	4	2
3	10	64,9357	2,66288	1	9	1	2
4	9	64,9357	2,66288	3	12	3	2
5	8	50,4115	3,76588	2	6	2	2
6	7	39,2668	4,61224	2	10	2	3
7	6	39,2668	4,61224	4	5	4	4
8	5	33,7788	5,02901	3	7	3	3
9	4	31,3479	5,21362	3	4	3	7
10	3	29,8713	5,32575	1	3	1	9
11	2	16,0406	6,37609	1	2	1	12
12	1	0,0000	7,59426	1	8	1	13

Subdivision finale

Annexe 10 : Exemples d'inflorescences rencontrées dans les différents sites étudiés



Annexe 11 : Exemples de grains de pollen rencontrés dans les différents sites étudiés



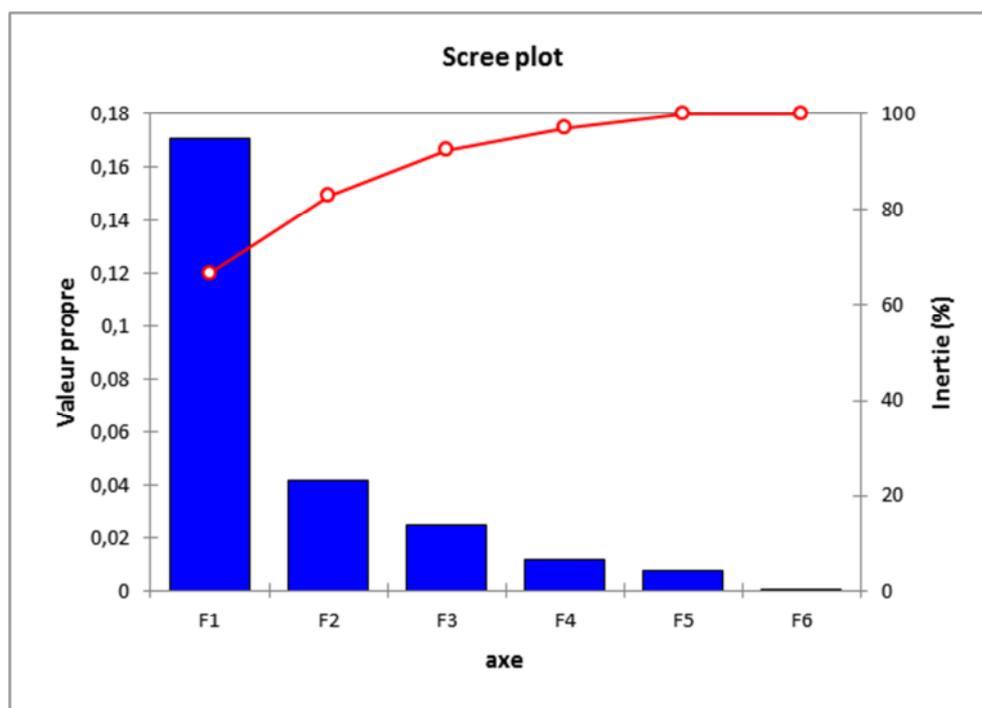
Annexe 12 : analyses factorielles des correspondances (feuilles)

Test d'indépendance entre les lignes et les colonnes :

Khi ² (Valeur observée)	50,7166
Khi ² (Valeur critique)	58,1240
DDL	42
p-value	0,1676
alpha	0,05

Valeurs propres et pourcentages d'inertie :

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valeur propre	0,3418	0,2561	0,2279	0,2101	0,1565	0,1334	0,0533
Inertie (%)	24,7857	18,5692	16,5279	15,2351	11,3470	9,6711	3,8641
% cumulé	24,7857	43,3549	59,8827	75,1178	86,4648	96,1359	100,0000



Annexe 13 : Glossaire

Acuminé : Rétréci plus ou moins brusquement

Bifide : A deux fentes

Emarginé : Entamé au sommet par une échancrure

Falciforme : En forme de faux

Glabre : Dépourvu de poils

Hasté : En forme de fer de hallebarde

Lancéolé : En forme de lance, étroit et atténué aux deux extrémités

Limbe : Partie élargie d'une feuille ou d'une pièce florale

Linéaire : En forme de ruban

Marginé : Bordé

Mucroné : Terminé brutalement en petite pointe aigüe

Oblancéolé : Plus fuselé à la base qu'à l'apex

Oblong : Plus long que large, et à extrémités arrondies

Obovale : En forme d'œuf renversé. Plus étroit à la base

Obtus : Arrondi

Pédoncule : Axe floral portant les pédicelles

Réfléchi : Élément tourné à l'opposé de son point d'insertion

Réniforme : En forme de rein

Rhomboïde : Figure plane dont la forme approche celle de losange

Sessile : Se dit de tout organe inséré sur l'axe directement et sans support

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/341325270>

Pollen morphological variability correlates with a large-scale gradient of aridity

Article in *Web Ecology* · May 2020

DOI: 10.5194/we-20-19-2020

CITATION

1

READS

126

5 authors, including:



Harsa Bouchra

Badji Mokhtar - Annaba University

2 PUBLICATIONS 1 CITATION

[SEE PROFILE](#)



Ahmed Dekak

Université de Tébessa

4 PUBLICATIONS 30 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Etude ethnopharmacologique et activité biologique d'une plante médicinale [View project](#)



Ecology and Diversity of Desert Truffles [View project](#)



Pollen morphological variability correlates with a large-scale gradient of aridity

Hindel Fatmi¹, Souhaïl Mâalem¹, Bouchra Harsa^{1,2,3}, Ahmed Dekak¹, and Haroun Chenchouni^{1,4}

¹Department of Natural and Life Sciences, Faculty of Exact Sciences and Natural and Life Sciences, University of Larbi Tébessi – Tébessa, 12002 Tébessa, Algeria

²Department of Biology, University of Badji Mokhtar – Annaba, 23000 Annaba, Algeria

³University of Badji Mokhtar – Annaba, Faculty of Science, Laboratory of Plant Biology and Environment (LBVE), Axis: Medicinal Plants and Natural Substances, 23000 Annaba, Algeria

⁴Laboratory of Natural Resources and Management of Sensitive Environments “RNAMS”, University of Larbi Ben M’hidi, 04000 Oum-El-Bouaghi, Algeria

Correspondence: Haroun Chenchouni (chenchouni@gmail.com)

Received: 20 October 2019 – Revised: 7 April 2020 – Accepted: 9 April 2020 – Published: 12 May 2020

Abstract. The study of the morphology of living organisms is essential to understand their evolution and diversity. This study aims to determine the importance of climatic gradients in the diversity of pollen morphotypes using *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae) as a model species. *Atriplex halimus* is a perennial shrubby plant, polymorphic and very resistant to severe environmental conditions. In seven bioclimatic zones, ranging from mesic conditions in the north to hot–hyperarid in the south, pollen samples were collected from 49 sites, with seven accessions per bioclimate. Under a light microscope, pollen grains were selected and analyzed from three anthers of different flowers. Besides the usual pollen grain types, some previously unknown morphotypes, such as sulcate, triangular, and ovoid, were observed and described at the different climatic zones. A total of 10 pollen grain shapes were quantified and discussed following their specific occurrences within different climatic zones. Occurrence frequencies of different pollen shapes ranged between 0 % and 85.7 %, where the pantoporate spheroidal was the most widespread in all climatic zones, especially in the desert climate (85.7 %). Five pollen types occurred exclusively once per climate zone. The pantoporate prolate spheroidal in mesomediterranean climate with a long dry season (28.6 %), sulcate in the xerothermomediterranean climate (14.3%), pantoporate subtriangular in the subdesert climate with a short dry season (14.3 %), and pantoporate subprolate and boat-shaped in a subdesert climate with a long dry season with 14.3 % for each. Our findings help to understand the evolutionary effects of climate gradients on pollen morphology and variability in arid and desert areas and point towards a high degree of specialization in order to maximize trade-offs between pollination efficiency and protection of pollen grains from dehydration.

1 Introduction

Pollen grain studies need to cover all phenotypical aspects (e.g., apertures, shapes, pores, dimensions, colors), polarity traits, and also cytoplasmic characteristics in order to efficiently resolve current palynological problems (species and varietal identification in the fields of botany, paleobotany, and forensic palynology) and thus advance our understanding of the biology of pollination (Muller, 1979; Prieu, 2015). Much

scientific research has integrated pollen morphological diversity with the taxonomy of angiosperms (Mallick, 2019; Prieu et al., 2019). Pollen is involved in reproduction and is therefore subject to strong selection pressures, which along with the environmental constraints influence its morphology in both the short and long term (Young and Stanton, 1990a; Prieu, 2015). Some environmental and/or biotic stresses can affect the availability of resources to plants and thus reduce pollen production as a result of changes in the number of

flowers and pollen production per flower. These stresses can be related to soil fertility (Lau et al., 1995; Havens et al., 1995), previous production of fruits and seeds (Delph, 1990; Young and Stanton, 1990a; Stephenson et al., 1994), mycorrhizal infection and effectiveness (Lau et al., 1995), and herbivory intensity (Quesada et al., 1995).

The current study focused on morphological diversity of pollen grains of the Mediterranean saltbush *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae) in steppe rangelands of Algeria, where the species stretches over about 10 000 km² in the form of halophytic steppe vegetation (Macheroum and Kadik, 2015). In general, North African steppes in semiarid and arid regions are in a serious state of degradation due to the continuous deterioration of vegetation cover undergoing severe environmental forcings viz. drought and soil salinization, combined with serious human pressures, mainly overgrazing and cultivation of nonagricultural lands (Neffar et al., 2013, 2018; Kouba et al., 2020).

Atriplex halimus is an interesting species, because it divulges many characteristics of the reproductive system at the scale of the plant (Talamali et al., 2006) and is characterized by a significant diversity, on morphological and genetic scales (Ortiz-Dorda et al., 2005; Benzarti et al., 2013). The species adapts well to difficult environmental conditions with a high tolerance to salinity and drought (Neffar et al., 2016; Chenchouni, 2017). It is native in Europe, North Africa, and the Middle East, where it is used as an important plant for reclamation of degraded rangelands in arid and semiarid regions due to its high foraging value for livestock. The species has several medicinal virtues, for instance leaves can be used to treat heart diseases, diabetes, and rheumatism; it can also be used for phytoremediation and phyto-desalination of road runoff (Walker et al., 2014; Suaire et al., 2016).

According to the angiosperm phylogeny group (Müller and Borsch, 2005; Angiosperm Phylogeny Group, 2009), the pollen of Amaranthaceae species, especially *A. halimus*, is little studied. The available data, so far, included some inputs about number of pores, pollen grain diameter, and spinule and puncta densities (Hao et al., 1989; Flores Olvera, 1992). Mulder (1999) proposed a key to classify the Mediterranean types of pollen shapes in Amaranthaceae (formerly known as Chenopodiaceae) inhabiting drylands. Several studies suggested that phenotypic changes in plant organs can be fast in nature (Reznick and Ghaleb, 2001; Uyeda et al., 2011). We assume that the unusual morphological shapes are a priori due to plant adaptation to certain factors such as temperature, intra- and/or interspecific competition, phenotypic plasticity, and mutations (Delph, 1990). The latter may be at the origin of the appearance of certain types of pollen (Young and Stanton, 1990b).

The current survey aimed at studying pollen morphological diversity of *A. halimus* in arid and semiarid steppe rangelands of NE Algeria. It analyzed new pollen types encountered at the different bioclimatic zones of this region. The analysis included qualitative and quantitative comparisons of

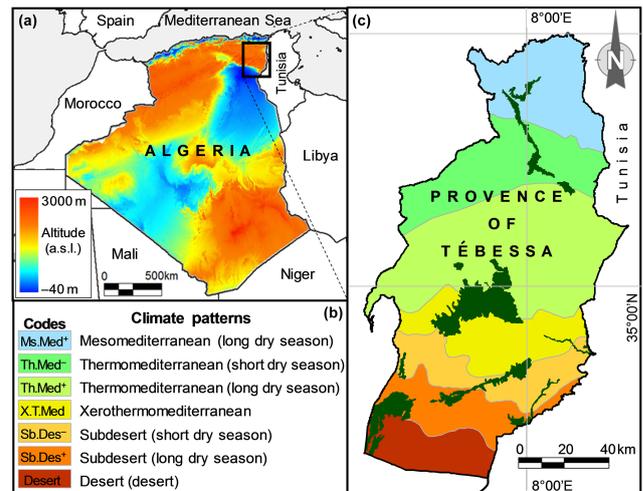


Figure 1. Elevation map of Algeria (a) and map of bioclimatic zones of Tébessa (c) with its legend (b), displaying locations in the study area and distribution of steppe rangelands of *Atriplex halimus* (forest-green color in right map) in the region of Tébessa, north-eastern Algeria. The symbols “+” and “-” associated with climate codes in the map legend refer to short and long dry seasons of climates, respectively.

similarity and dissimilarity of pollen types between the climate regions surveyed.

2 Materials and methods

2.1 Study area

This study was carried out in halophytic steppe rangelands, mostly dominated by *A. halimus*, growing wild in the region of Tébessa (34°15′ to 35°45′ N, 7°30′ to 8°30′ E) located in northeastern Algeria (Fig. 1). With an area of about 14 000 km², this region rises about 960 m above sea level and is naturally connected with the immense steppe expanse of the country. It belongs to the semiarid bioclimatic zone of North Africa, located between the two Atlas mountain ranges, namely the Tellian mountains in the north and Saharan mountains in the south. A large climatic gradient exists from north to south over Tébessa region (Fig. 1), with more or less mesic conditions in the north and hot-hyperarid in the south (Mekahlia et al., 2013).

Based on long-term meteorological data (1972–2015) of Tébessa weather station, the average annual temperature was 15.5 °C and the average annual rainfall is about 371.2 mm. July was the hottest month with an average temperature of 27.3 °C, while the lowest temperature (6.4 °C) was recorded during January. September was the rainiest month (average monthly rainfall = 43.1 mm), whereas the driest month was July with an average of 14.37 mm (Fig. 2; Supplement, Table S1). The region of Tébessa is characterized by a semiarid rangeland vegetation type, principally dominated by

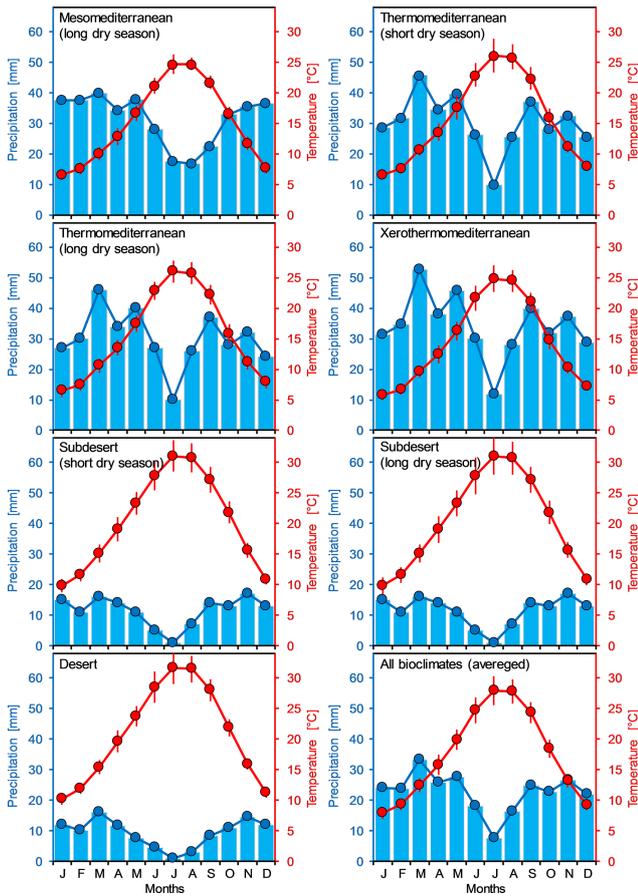


Figure 2. Omrothermic diagrams of Gaussen and Bagnouls applied for the climatic zones of the region of Tébessa, northeastern Algeria.

Stipa tenacissima, *Artemisia herba-alba*, and *Atriplex halimus*. Lands are used mainly for the cultivation of rainfed cereal crops (durum, barley, and bread wheats) and livestock grazing (Djellab et al., 2019). Following Köppen’s climatic classification, the arid climate of the region characterized either a cold steppe “BSk” or hot desert “BWh”, where precipitation deficit exceeded 800 mm yr^{-1} and limited the climatic net primary production (Table A1 in Appendix A).

2.2 Pollen sampling

Sampling was carried out in seven bioclimatic zones that characterize the region of Tébessa, ranging from mesomediterranean in the north to desert in the south (Fig. 1). Within each of the seven climatic zones studied, seven accessions of *A. halimus* were randomly sampled to study pollen morphology. A set of 20 pollen grains from each accession was selected from three anthers of different flowers that were collected from leafy and inflorescent twigs of native and wild-grown *A. halimus* plants. A total of 49 sites were sampled and analyzed (Table A2).

Table 1. Pollen shape classes and suggested relationships between polar axis (PA) and equatorial diameter (ED) (Erdtman, 1952).

Pollen shape classes	PA / ED	100 × PA / ED
Peroblate	< 4/8	< 50
Oblate	4/8–6/8	50–75
Suboblate	6/8–7/8	75–88
Oblate spheroidal	7/8–8/8	88–100
Prolate spheroidal	8/8–8/7	100–114
Subprolate	8/7–8/6	114–133
Prolate	8/6–8/4	133–200
Perprolate	> 8/4	> 200

2.3 Pollen visualization

Anthers from each sample and of each accession were placed into drops of H_2SO_4 (95 %) on microscopic glass slides. The slides were heated over a candle flame for 10 s to mollify the anthers, release the pollen grains from anthers, and dissolve extra organic material on pollen grain surfaces (Grímsson et al., 2018). Randomly selected, 20 pollen grains from each anther were then transferred onto new slides for identification under a light microscope with $400\times$ magnification. By referring to illustrated pollen terminology (Halbritter et al., 2018) and a glossary of pollen and spore terminology (Punt et al., 2007), types and shapes of pollen grains were sorted and characterized. We also used morphological pollen determination keys following the example of Erdtman (1952), who categorized eight shape classes based on the ratio of polar axis (PA) to equatorial diameter (ED). Based on the equatorial view, the ratio between the PA and ED, multiplying by 100 gives an accurate indication of pollen shape; accordingly, pollen types have been classified as shown in Table 1.

For some pollen grain types, such as “pantoporate”, it is not possible to distinguish where the proximal and distal poles are, and, thus, the PA and ED, the ratio of larger dimension to smaller dimension was employed instead of PA / ED. Observations revealed the existence of pantoporate spheroidal globular types (usual pollen grains in Amaranthaceae) as well as exceptional shapes found at certain study sites such as triangular, boat-shaped, and sulcate (Fig. 3).

2.4 Data analysis

The number of pollen type occurrences per climatic zone was computed and displayed as a heatmap with two-way clustering analysis. Based on a contingency table summarizing the number of pollen types present at each climatic zone, a correspondence analysis (CA) was performed in order to distinguish the pollen types that characterize each zone and those that are common among them. The variation in occurrence odds of each pollen grain shape among the bioclimatic zones was tested using a generalized linear model (GLM) with a binomial distribution error and logit link. In addition, the ef-

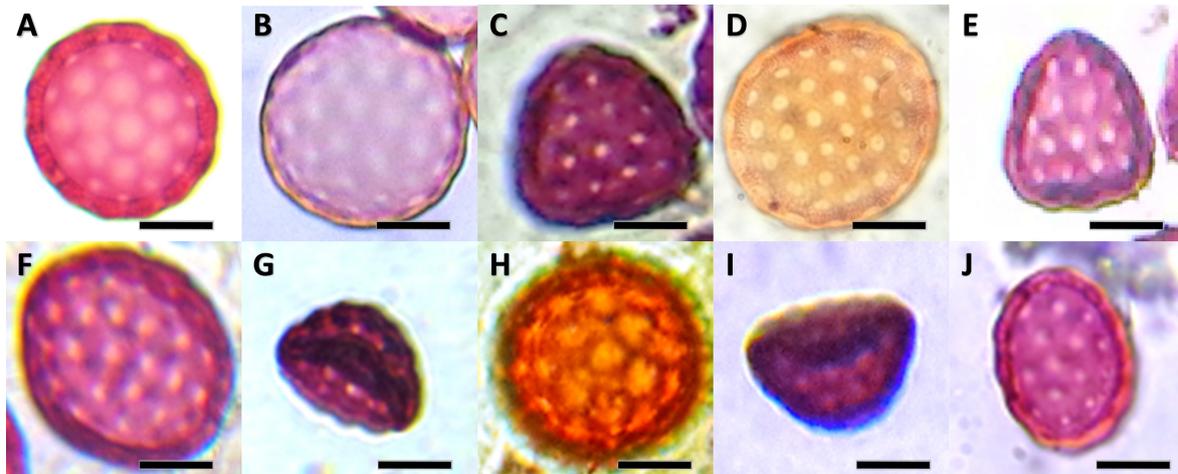


Figure 3. Light micrographs showing equatorial views of pollen grains of the *Atriplex halimus* collected from arid and semiarid steppe rangelands of the region of Tébessa, northeastern Algeria. Pollen shapes identified: (A) pantoporate spheroidal, (B) pantoporate prolate spheroidal, (C) pantoporate triangular pyramid, (D) pantoporate oblate spheroidal, (E) pantoporate subtriangular, (F) pantoporate suboblate, (G) sulcate, (H) pantoaperturate spheroidal, (I) boat-shaped, and (J) pantoporate subprolate. Scale bar = 10 μ m.

fects of latitude, longitude, and altitude on the occurrence of each pollen grain shape were tested using a generalized linear mixed-effect model (GLMM), where geo-coordinates (latitude, longitude, and altitude) were the fixed effects and the bioclimatic zones were considered the random effect. Similarity of pollen morphotypes between climatic zones was analyzed qualitatively and quantitatively using the Jaccard coefficient and Bray–Curtis distance, respectively. Shared and zone-specific pollen shapes among the climatic zones were displayed using a seven-set Venn diagram. Statistical analyses were carried out using the R packages d3heatmap, nlme, and venn.

3 Results

3.1 Spatial occurrences and distribution of pollen grains

Pollen occurrence frequency per climatic zone varied between 0% and 85.7% (Fig. 4). The most common pollen type in *A. halimus* among the climatic zones studied was the pantoporate spheroidal type that totaled 85.7% of pollen occurrences at the desert climate. The lowest value of occurrence frequency of this type was recorded at Sb.Des⁻ and Ms.Med⁺ with 28.6%, followed by Th.Med⁻ and Sb.Des⁺ zones with 42.9%, and then Th.Med⁺ and X.T.Med zones with 57.1%. As for the pantoaperturate spheroidal type, which was present in all studied climatic zones except Th.Med⁺ and desert, its occurrence was the highest at Th.Med⁻ where it totaled 57.1%. Occurrence frequencies of this pollen type were similar at Ms.Med⁺ and Sb.Des⁻ (42.9%) and at X.T.Med and Sb.Des⁺ (14.3%). At Sb.Des⁺ pollen grains with pantoaperturate spheroidal, pantoporate oblate spheroidal, pantoporate subprolate, boat-shaped, and pantoporate suboblate types have the same occurrence fre-

quency (14.3%). It is worth mentioning that five pollen types occurred exclusively in one climate zone, namely the pantoporate prolate spheroidal type in Ms.Med⁺ (28.6%), the sulcate type in X.T.Med (14.3%) and pantoporate subtriangular type in Sb.Des⁻ (14.3%), and the pantoporate subprolate and boat-shaped types in Sb.Des⁺ with 14.3% for each (Fig. 4).

3.2 Spatial variation in pollen grain occurrences

Results of GLMs testing the variation in pollen shape occurrences (presence or absence of data) among the bioclimatic zones showed that there was no significant difference in occurrence odds of all pollen aspects except for the pantoaperturate spheroidal type whose occurrences varied significantly between climatic regions ($\chi^2 = 14.39$, $p = 0.026$) (Table 2). Furthermore, the GLMM testing effects of latitude, longitude, and altitude on the spatial occurrence of each pollen grain shape revealed that latitude had a negative effect on occurrence odds of all pollen aspects except for the pantoaperturate spheroidal type that was positive (GLMM: $t = 1.581$, $p = 0.122$); however all these effects were not statistically significant except for the pantoporate triangular pyramid type ($t = -2.41$, $p = 0.021$) (Table 3). Spatial occurrence of the sulcate type was deemed negatively influenced by longitude ($t = -2.396$, $p = 0.022$) and positively by altitude ($t = 2.047$, $p = 0.047$). Thus, the linear model predicting occurrence odds of the previous two pollen types following geo-coordinates in northeastern Algeria is expressed as follows:

$$\begin{aligned} \text{pantoporate triangular pyramid} &= (-0.161 \times \text{latitude}) \\ &+ (0.151 \times \text{longitude}) + (2.69 \times 10^{-4} \times \text{altitude}) \\ &+ 4.296 \end{aligned}$$

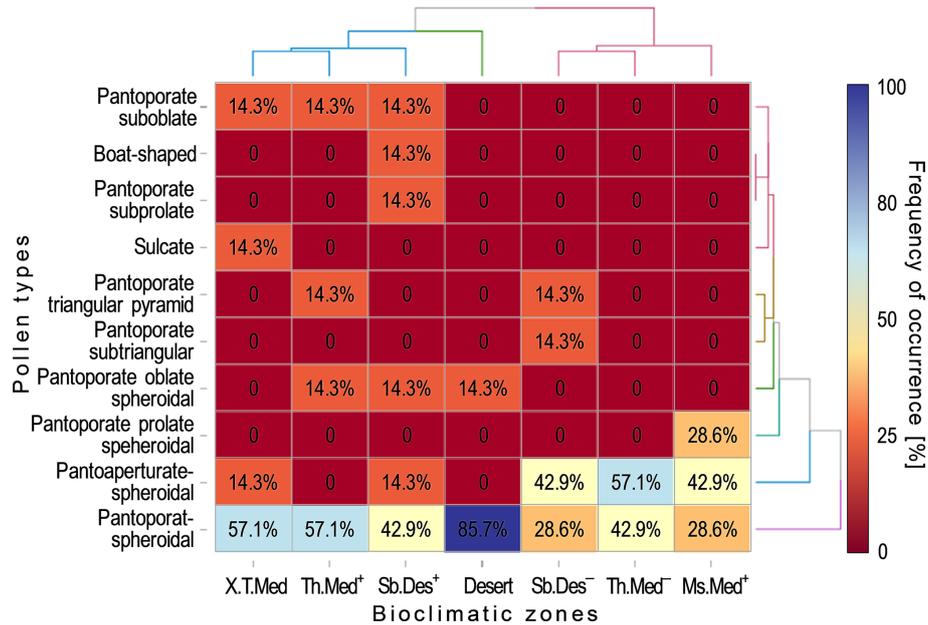


Figure 4. Heatmap with two-way clustering analysis of pollen grain types of *Atriplex halimus* collected from seven bioclimatic zones in steppe rangelands of northeastern Algeria. Clustering was performed using absolute occurrences of pollen shapes, whereas figures associated with color intensity and displayed in the plot are relative frequency in percent. (See Fig. 1 for codes of the bioclimatic zones studied.)

Table 2. Generalized linear models (binomial distribution + logit link) testing the variation in each pollen grain type of *Atriplex halimus* among seven bioclimatic zones in steppes of northeastern Algeria (Df: degrees of freedom; χ^2 : chi-square value of likelihood ratio (LR) test).

Pollen grain types	Df	χ^2	p value
Pantoporate spheroidal	6	7.17	0.305
Pantoaperturate spheroidal	6	14.39	0.026
Pantoporate triangular pyramid	6	5.23	0.515
Pantoporate subprolate	6	4.02	0.674
Boat-shaped	6	4.02	0.674
Pantoporate suboblate	6	5.35	0.500
Sulcate	6	4.02	0.674
Pantoporate oblate spheroidal	6	5.35	0.500
Pantoporate subtriangular	6	4.02	0.674
Pantoporate prolate spheroidal	6	8.34	0.215

$$\text{sulcate} = (-0.006 \times \text{latitude}) - (0.167 \times \text{longitude}) + (2.06 \times 10^{-4} \times \text{altitude}) + 1.38$$

with latitude and longitude expressed in decimal units and altitude in meters.

For the rest of pollen types, GLMMs indicated that effects of latitude, longitude, and altitude on the variation in spatial occurrences were not significant (Table 3).

3.3 Characteristic pollen shapes of bioclimatic zones

The correspondence analysis (CA) determined both characteristic and common pollen types of different climatic zones surveyed in NE Algeria (Fig. 5). The two axes of CA captured 57.48 % of the total variance. The pantoporate prolate spheroidal type was deemed to characterize the mesomediterranean climate with a long dry season and the pantoaperturate spheroidal type characterized the thermomediterranean climate with a short dry season. Pantoporate triangular pyramid and pantoporate subtriangular were the typical pollen types in the subdesert climate with a short dry season. The subdesert climate with a long dry season was characterized by pantoporate subprolate and boat-shaped types. Pantoporate oblate spheroidal, pantoporate suboblate, pantoporate spheroidal, and sulcate constituted a cluster that characterized mainly thermomediterranean with a long dry season, xerothermomediterranean, and desert climates.

3.4 Diversity and distribution of pollen grains

Following the Venn diagram, the pantoporate spheroidal type was the common pollen morphotype of *A. halimus* that was observed in all climatic zones (Fig. 6). Pantoaperturate spheroidal was common between five climatic zones, pantoporate suboblate and pantoporate oblate spheroidal were shared between three zones, and pantoporate triangular pyramid occurred exclusively in two zones. Three pollen types were exclusively specific to one climate zone: pantoporate prolate spheroidal type in Ms.Med⁺, sulcate in X.T.Med, and

Table 3. Generalized linear mixed models (GLMMs) testing the effects of latitude, longitude, and altitude on the occurrence of different pollen types of *Atriplex halimus* in steppe rangelands of northeastern Algeria.

Variables	Value	Std. error	<i>t</i> value	<i>P</i> value	Value	Std. error	<i>t</i> value	<i>P</i> value
Pantoporate spheroidal					Pantoaperture spheroidal			
Intercept	3.428	6.451	0.531	0.598	−10.788	6.188	−1.743	0.089
Latitude	−0.042	0.194	−0.214	0.832	0.293	0.185	1.581	0.122
Longitude	−0.178	0.282	−0.632	0.531	0.121	0.266	0.454	0.652
Altitude	−0.000	0.000	−0.253	0.802	−0.000	0.000	−0.522	0.605
Pantoporate triangular pyramid					Pantoporate subprolate			
Intercept	4.296	2.224	1.931	0.061	0.779	1.938	0.402	0.690
Latitude	−0.161	0.067	−2.410	0.021	−0.028	0.058	−0.487	0.629
Longitude	0.151	0.098	1.539	0.132	0.033	0.084	0.388	0.700
Altitude	0.000	0.000	1.900	0.065	−0.000	0.000	−0.297	0.768
Boat-shaped					Pantoporate suboblate			
Intercept	0.655	1.911	0.343	0.733	2.558	2.891	0.885	0.382
Latitude	−0.021	0.057	−0.372	0.712	−0.057	0.087	−0.657	0.515
Longitude	0.020	0.083	0.245	0.808	−0.080	0.127	−0.627	0.534
Altitude	−0.000	0.000	−0.544	0.590	0.000	0.000	0.975	0.335
Sulcate					Pantoporate oblate spheroidal			
Intercept	1.380	1.584	0.871	0.389	1.178	2.865	0.411	0.683
Latitude	−0.006	0.048	−0.116	0.909	−0.026	0.086	−0.300	0.766
Longitude	−0.167	0.070	−2.396	0.022	−0.008	0.126	−0.062	0.951
Altitude	0.000	0.000	2.047	0.047	−0.000	0.000	−1.135	0.263
Pantoporate subtriangular					Pantoporate prolate spheroidal			
Intercept	0.835	1.692	0.494	0.624	5.823	3.710	1.570	0.125
Latitude	−0.046	0.051	−0.907	0.370	−0.183	0.110	−1.667	0.104
Longitude	0.101	0.074	1.354	0.184	0.054	0.152	0.357	0.723
Altitude	0.000	0.000	0.059	0.953	0.000	0.000	0.856	0.397

pantoporate subtriangular in Sb.Des[−]. The Sb.Des⁺ zone had two exclusive pollen grain types (pantoporate subprolate and pantoporate triangular pyramid).

3.5 Qualitative and quantitative similarity analysis

Based on Bray–Curtis distances (quantitative similarity), 11 out of 21 pairwise comparisons revealed high similarity (> 50 %) (Fig. 7). The highest similarity scores (71 %) were observed for the pairs Ms.Med⁺ and Th.Med[−], Ms.Med⁺ and Sb.Des[−], Th.Med[−] and Sb.Des[−], Th.Med⁺ and X.T.Med, and Th.Med⁺ and desert. The lowest quantitative similarity (29 %) of pollen shapes climatic zones was recorded between for the pairs Ms.Med⁺ and Th.Med⁺, Ms.Med⁺ and desert, and Sb.Des[−] and desert. The qualitative similarity analysis indicated low similarity between climatic zones where only 23.8 % of computed similarities showed values of Jaccard index greater than 50 %. The highest similarity scores (Jaccard = 66.7 %) were recorded between relatively mesic climates of the region, i.e., Ms.Med⁺ and Th.Med[−], while the

lowest similarity (16.7 %) was obtained between Ms.Med⁺ and Th.Med⁺.

4 Discussion

This essay fundamentally treated the questions related to morphological diversity of pollen grains in different bioclimatic zones of Algeria (North Africa). The study investigated the reasons that led to the appearance of new pollen types in *A. halimus* collected from arid and semiarid steppe rangelands of Algeria. It is worth mentioning that studying pollen diversity contributes greatly to the enrichment of pollen libraries and thus helps to understand the mechanisms of taxonomic and functional speciation.

4.1 Patterns of pollen grains observed

The most frequent pollen type in *A. halimus* is pantoporate spheroidal which was encountered at all climatic zones studied. However, other pollen aspects and types of unprecedented sizes and shapes, such as triangular, boat-shaped,

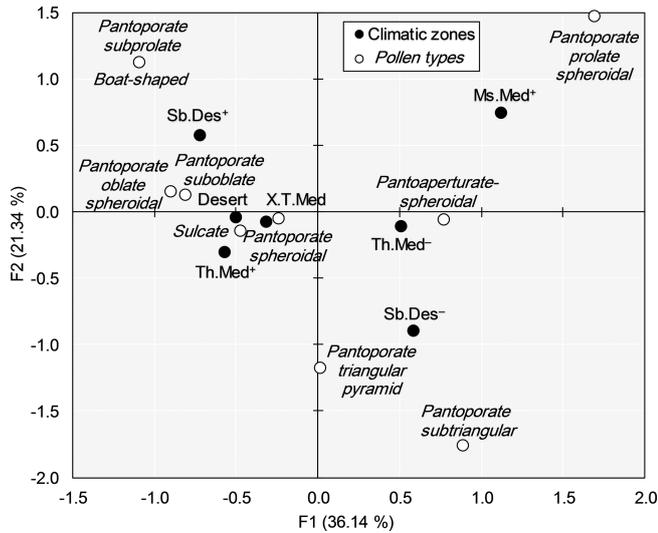


Figure 5. Biplot (F1 × F2) of the factorial correspondence analysis (CA) showing the distribution of pollen grain types of *Atriplex halimus* among seven bioclimatic zones in steppe rangelands of northeastern Algeria. (See Fig. 1 for codes of the bioclimatic zones studied.)

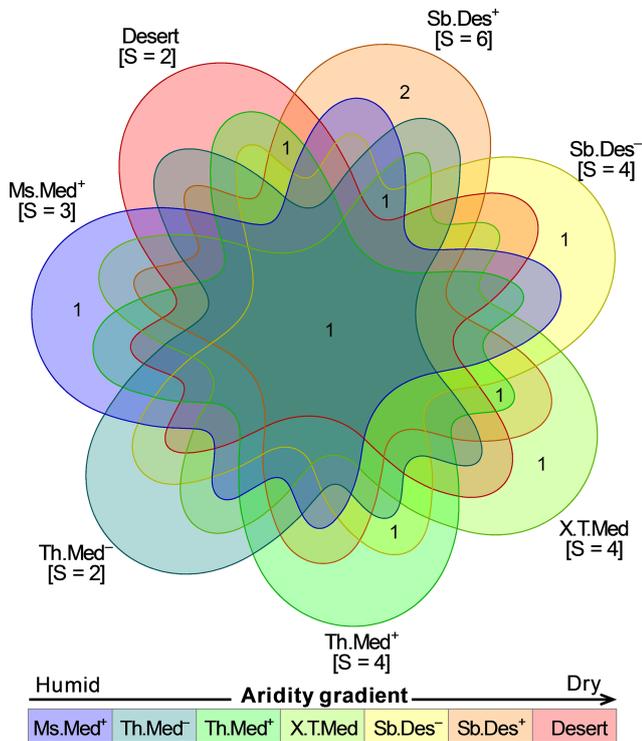


Figure 6. Seven-set Venn diagram displaying the occurrence of different pollen types of *Atriplex halimus* among climatic zones in steppe rangelands of northeastern Algeria. (See Fig. 1 for codes of the bioclimatic zones studied.) Values between square brackets are the total number of pollen types “S” per climate.

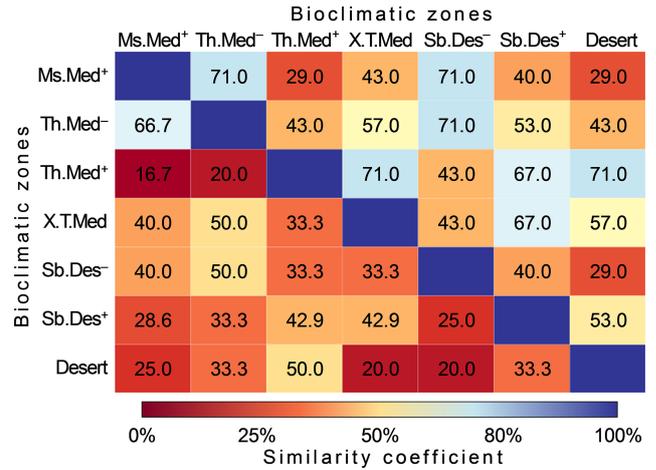


Figure 7. Matrix of similarity of pollen grain types between seven climatic zones in Algeria. Values of similarity are displayed in color intensity proportionally to Bray and Curtis distance (above diagonal) and Jaccard’ similarity coefficient (below diagonal). (See Fig. 1 for codes of the bioclimatic zones studied.)

and sulcate with two tight poles, as well as different colors like orange, purple, pink, and yellow, have been recorded in all climate zones. This variation in pollen colors can be explained by chemical composition. Indeed, chemical studies of pollen pigments have shown that there are two main classes of components that determine pollen color: flavonoids and carotenoids, and there can be intraspecific variations in terms of pollen colors (Kearns and Inouye, 1993). Our findings highlighted the existence of intraplant polymorphism, since the exceptional pollen types were observed side by side with the common interplant and intersite shapes. The observed pollen grains of *A. halimus* in northeastern Algeria were of different colors and sizes (small, large, and intermediate), which corroborates with the results of Talamali et al. (2007), who studied two *A. halimus* populations in Tunisia, one from the region of Tadjerouine, located near our study area, where in addition to the three pollen sizes described above, orange- and yellow-colored pollen grains have been reported. The pantoaperturate spheroidal type, very close to the pantoporate spheroidal type, was also the most commonly observed with the latter.

4.2 Factors influencing the shape of pollen grains

Regarding the intraspecific pollen size variation, several studies have addressed the question with hypotheses in order to explain these evolutionary changes (Ejmsmond et al., 2011). Beaulieu et al. (2008) proposed that polyploidy and/or genome sizes are predictors of larger sizes of pollen grains. According to Amer and Amany (2014), there is a solid relationship between polyploidy and pollen morphological variation in *A. halimus*, where the most touched morphological characters are exine features, pore membrane, number of

pores, pore shape, spinule shape, and pore margin. However, Knight et al. (2010) revealed that there was no relationship between pollen size and genome size through controlling the phylogenetic history of 464 plant species.

Furthermore, abiotic stresses affect pollen development at almost all ecozones worldwide (Firon et al., 2012; Bokszczanin and Fragkostefanakis, 2013; Müller and Rieu, 2016; García et al., 2017). In fact, pollen grain size may vary depending on a bunch of environmental and biotic variables controlling the growing conditions (Muller, 1979; Young and Stanton, 1990a; Stephenson et al., 1994; Torres, 2000). Among these conditions, the air temperature and moisture are the most crucial factors (Ejsmond et al., 2011; Firon et al., 2012). Indeed, Ejsmond et al. (2011) stressed that the number of pollen produced as well as the optimization of its size are closely related to the ambient temperature, but the latter does not significantly affect its shape. Concerning the effects of moisture on pollen, pollen grain walls (intine and exine) can cope with changes in volume due to up-take or loss of water; they lose water, decreasing in volume, when kept in a dry environment, but gain water, increasing in volume, when kept under humid conditions (Pacini, 1990; Pacini and Franchi, 2020). On the other hand, the plasma membrane plays a very important role in regulating the inflow and outflow of water. Its structure changes according to the water content of the grain (Platt-Aloia et al., 1986; Tiwari et al., 1990). Different responses of the plasma membrane to relative moisture have been detected in plants of the same group but living in different habitats (Chaudhury and Shivanna, 1987).

Before the opening of the anthers, pollen grains endure a significant dehydration and generally lose about 15%–35% of cytoplasmic water. In addition, under certain conditions, this loss of water leads to a reduction in pollen grain volume and the wall folds back along the apertures (Nepi et al., 2001). Pollen grains are rehydrated once they reach a compatible stigma and increase in volume, leading to harmomegathy, which means changes in pollen volume accommodation in response to water loss (Wodehouse, 1965). According to Volkova et al. (2013), these harmonic changes occur when the cytoplasm and pollen grain walls collaborate to maintain protoplast viability, despite changes in shape and volume. This process is facilitated by pollen wall grooves (colpi) that facilitate the change in pollen grain shape after water loss.

Variations in the composition, organization, and shape of pollen grains are mainly due to harmomegathic stress (Muller, 1979; Payne, 1981). This could explain the pantoporate oblate spheroidal types of pollen that were observed in climatic zones 3, 6, and 7. In light of these results, it can be argued that the climate aridity and drought that characterize climatic zones 5 and 6 could influence the new pollen morphotypes (i.e., sulcate, triangular, and boat-shaped) found in these zones. Katifori et al. (2010) stipulate that in dry environments, the pollen wall has the ability to fold back on itself in order to prevent further losses of water, which is in agree-

ment with the work of Muller (1979). These results were affirmed by Volkova et al. (2013), who testify that the pollen grains have developed the ability to bend in order to avoid dehydration, which could explain the appearance of the sulcate and pantoporate subtriangular types in climatic zones 4 and 5 of the study area. Moreover, plants coexisting in the same habitat with limited resources and/or under extreme conditions compete for the resources necessary for their growth. This competition also concerns pollen, where it can affect pollen phenotypes of offspring (Snow and Mazer, 1988) and pollen performance (Schlichting, 1986).

Furthermore, the change of pollination mode can influence pollen shape and size (Torres, 2000). In the same sense, Edlund et al. (2004) suggest that pollen grain size is the result of biotic and abiotic preference in pollinators. This preference is linked to diverse traits of pollen of angiosperms, including the diversity of nutrients available for pollinators (Roulston et al., 2000), the diversity of flavors (Dobson and Bergström, 2000), and pigments (Lunau, 2000). Regarding pollen colors, both carotenoids and flavonoids may cause a yellow pollen color. According to Stanley and Linskens (1974), pollen grains contain representatives of the colorless and yellow flavonoids; while most flavones and flavonols combine to yield yellow-colored pollen, some pollen is red or blue. Anthocyanins are generally the source of these colors. The amount of flavonoid, its location, and the presence of other pigments all contribute to the visible color of pollen, and the appearance of its extract. Small quantities of carotenoids can drastically modify the apparent color of pollen flavonoids. Identical flavonoids may be present in two species but because of variation in concentration and presence of co-pigments, the pollens may appear different in color. These diverse traits can also explain the different pollen colors (orange, yellow, pink, and purple) observed in this study. Moreover, it is important to mention that some flowers of angiosperms produce sterile pollen to attract and reward pollinators. For example, dimorphic anthers of *Lagerstroemia indica* produce fertile blue pollen and nourishing sterile yellow pollen. Although the nourishing pollen can germinate, its tubes never reach the style (Pacini and Bellani, 1986; Pacini and Franchi, 2020).

Other factors may lead to pollen phenotypic changes. Among these factors, altitude plays an important role in pollen morphological diversity. According to Prieu (2015), pollen grains with four apertures are more frequent at high elevations, and pollen grains with five apertures dominate at low elevations. The highest elevation in the study area is 1090 m recorded in zone 4 where the sulcate and pantoporate subprolate types were observed. In some plants, elevation affects pollination efficiency, which decreases with the increase in altitude (Till-Bottraud et al., 1999). This can be explained by the fact that pollinators are rarer at high altitudes, but this incites production of pollen that survives for a long time and thus reduces the vagaries of pollination (Prieu, 2015).

4.3 Heteromorphism and polymorphism

Pollen heteromorphism, i.e., the production of several fertile pollen formed by a single plant, is seen in about one in three families of angiosperms (Till et al., 1989). This study showed that some individuals of *A. halimus* produced different types of pollen “heteromorphism”. The production of several types of pollen can be advantageous in the long term, because each type is adapted to particular environmental conditions. This explains the high level of heteromorphism in flowering plants (Mignot et al., 1994). In a study involving 200 species (Mignot, 1995), no purely polymorphic species in regards to pollen has been detected. In addition, pollen variability can be influenced by the efficiency of transport by different pollinating insect species that can lead to evolutionary stability of pollen heteromorphism (Ejsmond et al., 2011).

4.4 Genetic aspects, phenotypic plasticity, and genotype–environment interaction

It is important to consider the genetic features to understand the appearance of certain shapes of pollen. In natural populations, genetic variations in pollen performance may result from mutations, gene flows among populations, and environmental heterogeneity within populations (Schlichting et al., 1990; Charlesworth and Charlesworth, 1992). Our results suggest the existence of intraindividual genetic variations, which are probably related to somatic mutations caused by the indefinite plant growth (Hallé, 2015). On the other hand, it seems unclear whether mutations are the only causes that could explain such a diversity of pollen. This leads us to suggest that these mutations can be, with the factors mentioned above, at the origin of a certain new type observed in this study such as the pantoporate prolate spheroidal type in the mesomediterranean climate with a long dry season, pantoporate subprolate grains in the subdesert climate with a short dry season, and pantoporate suboblate grains in xerothermomediterranean, thermomediterranean, and subdesert climates with a long dry season.

In addition, certain nongenetic pollen variations may correspond to phenotypic plasticity, which can be defined as the change of a character in response to a variation in the environment for a given genotype (Talamali et al., 2006; Lefèvre et al., 2015). This can explain the occurrence of certain pollen shapes as a response to environmental stresses and hazards. The triangular pyramid type is among these types that were recorded in the thermomediterranean (long dry season) and subdesert (short dry season) climates. The same is true for the boat-shaped type which was recorded in the subdesert (long dry season) climate. Accordingly, the following question arises: why did the majority of the observed pollen keep its usual shape? This could be explained by homeostasis, where a genotype maintains a stable character when the environment varies. There are three possible situations for a

character to change following genotype and/or a range of environmental conditions: genetically non-variable plasticity (effect of the environment), absence of plasticity (no effect of the environment), or genetically variable plasticity (genotype \times environment interaction). In the case of variable plasticity, the term “ecovalence” is also used, which refers to the contribution of a genotype to the genotype \times environment interaction (Lefèvre et al., 2015).

5 Conclusion

The current study provided – for the first time – an extensive and comprehensive analysis of diversity and variations in pollen grain shapes of *Atriplex halimus* growing wild across a large climatic gradient in the steppes of Algeria and North Africa. New and previously unknown pollen types, with unique morphological characteristics such as grain size and shape were observed and described. The statistical modeling approach accompanied by qualitative and quantitative similarity analysis assisted in understanding spatial variations in pollen grains encountered in different bioclimatic zones in Algeria. Pollen morphological diversity is mainly attributed to abiotic factors such as air temperature that influence both size and shape of pollen grain, giving it the ability to fold back on itself to decrease dehydration. Other factors such as animal pollinators and altitude also play a role in pollen morphological variability. Addressing ecological variables behind pollen variability may explain morphophysiological adaptations of individuals and populations to climate change and unfavorable conditions. Carrying out genomic studies appears to be necessary in order to better understand the diversity of pollen recorded in this work. This can also be applied to other plant species of economic and medicinal interest.

Appendix A

Table A1. Climatic characteristics of the zones in which arid and semiarid steppe rangelands of *Atriplex halimus* were studied in the region of Tébessa, NE Algeria.

Climatic information	Bioclimatic zones ^a						
	Zone 1 (Ms.Med ⁺)	Zone 2 (Th.Med ⁻)	Zone 3 (Th.Med ⁺)	Zone 4 (X.T.Med)	Zone 5 (Sb.Des ⁻)	Zone 6 (Sb.Des ⁺)	Zone 7 (desert)
Longitude (east)	8.001°	8.04°	7.902°	7.765°	07°55'24"	07°30'30"	7.37°
Latitude (north)	35.929°	35.557°	35.208°	34.965°	34°27'30"	34°29'29"	34.4°
Altitude (m a.s.l.)	620	780	1200	960	500	280	160
Köppen class	BSk B: arid climate	BSk S: steppe k: cold	BSk B: arid climate	BSk B: arid climate	BWh B: arid climate	BWh B: arid climate	BWh B: arid climate
Budyko climate	S: steppe k: cold	S: steppe k: cold	S: steppe k: cold	S: steppe k: cold	D: desert h: hot	D: desert h: hot	D: desert h: hot
Radiation index of dryness	Semiarid	Desert	Desert	Semiarid	Desert	Desert	Desert
Budyko evaporation (mm yr ⁻¹)	3.367	3.455	3.509	3.078	9.599	9.594	11.813
Budyko runoff (mm yr ⁻¹)	367	356	352	394	137	137	111
Budyko evaporation (%)	11	10	9	15	0	0	0
Budyko runoff (%)	97.1	97.3	97.5	96.3	99.9	99.9	99.9
Aridity	2.9	2.7	2.5	3.7	0.1	0.1	0.1
Aridity index	Semiarid	Semiarid	Semiarid	Semiarid	Arid	Arid	Arid
Moisture index	0.3	0.3	0.31	0.4	0.1	0.1	0.1
De Martonne index	-68.0	-69.0	-69	-64.0	-92.0	-92.0	-93.0
Precipitation deficit (mm yr ⁻¹)	15	14	14	17	5	5	4
Climatic NPP ^b	801	801	802	715	1508	1508	1517
NPP (temperature)	666	647	639	714	261	261	213
NPP (precipitation)	1865	1909	1896	1809	2251	2251	2279
Gorezynski continentality index	666	647	639	714	261	261	213
	32.1	36.7	37.1	36.3	43.3	43.2	44.2

^a See Fig. 1 for codes of the bioclimatic zones studied. ^b NPP: net primary production, in grams of dry matter per square meter per year, is precipitation limited.

Table A2. Geo-coordinates (latitude and longitude) and elevation of sample points used in collection pollen grains of *Atriplex halimus* in the region of Tébessa, NE Algeria.

Climatic zones	Locality	Site no.	Latitude (north)	Longitude (east)	Elevation (m a.s.l.)
Mesomediterranean (long dry season) (code: Ms.Med ⁺)	Laouinet	1	35°53'29"	07°52'53"	672
	Laouinet	2	35°52'40"	07°52'52"	654
	Boukhadra	3	35°44'02"	07°56'34"	694
	Boukhadra	4	35°42'04"	08°00'02"	778
	Laouinet	5	35°53'46"	07°54'41"	651
	Laouinet	6	35°53'56"	08°02'34"	594
	Morsott	7	35°40'41"	07°59'57"	752
Thermomediterranean (short dry season) (code: Th.Med ⁻)	Boulhaf Dyr	8	35°28'08"	08°05'00"	812
	Tébessa	9	35°26'08"	08°03'36"	795
	Hammamet	10	35°27'39"	07°58'32"	826
	Tébessa	11	35°25'29"	08°07'06"	813
	Tébessa	12	35°23'29"	08°10'05"	842
	Bekkaria	13	35°21'48"	08°14'23"	909
	Tébessa	14	35°25'06"	08°08'26"	814
Thermomediterranean (long dry season) (code: Th.Med ⁺)	Bekkaria	15	35°21'55"	08°11'16"	922
	Bekkaria	16	35°20'57"	08°11'34"	954
	El Ma Labiodh	17	35°07'58"	08°12'02"	988
	Safsaf El Ouesra	18	34°57'38"	08°12'37"	881
	Safsaf El Ouesra	19	34°56'36"	08°10'56"	905
	Safsaf El Ouesra	20	34°56'24"	08°10'36"	910
	Safsaf El Ouesra	21	35°02'06"	08°14'49"	929
Xerothermomediterranean (code: X.T.Med)	Tlidjene	22	35°09'05"	07°46'02"	1060
	Tlidjene	23	35°05'02"	07°44'57"	985
	Tlidjene	24	35°02'39"	07°46'13"	1020
	Stah Guentis	25	35°01'40"	07°20'08"	1060
	Stah Guentis	26	34°59'51"	07°17'58"	984
	Stah Guentis	27	35°08'29"	07°27'38"	1090
	Stah Guentis	28	34°58'39"	07°17'16"	1070
	Stah Guentis	28	34°58'39"	07°17'16"	1070
Subdesert (short dry season) (code: Sb.Des ⁻)	Bir El Ater	29	34°45'01"	08°05'22"	862
	Bir El Ater	30	34°40'10"	07°55'23"	630
	Bir El Ater	31	34°46'28"	08°03'52"	838
	Bir El Ater	32	34°44'16"	08°11'05"	805
	Bir El Ater	33	34°44'37"	08°13'32"	729
	Bir El Ater	34	34°44'57"	08°14'29"	710
	Bir El Ater	35	34°46'06"	08°16'48"	701
Subdesert (long dry season) (code: Sb.Des ⁺)	Bir El Ater	36	34°38'51"	07°52'43"	590
	Bir El Ater	37	34°38'45"	07°52'14"	584
	Bir El Ater	38	34°38'33"	07°52'24"	570
	Bir El Ater	39	34°38'19"	07°50'38"	557
	Bir El Ater	40	34°38'05"	07°50'04"	544
	Bir El Ater	41	34°37'49"	07°49'12"	534
	Bir El Ater	42	34°36'14"	07°45'41"	485
Desert (code: Desert)	Ferkane	43	34°33'31"	07°23'44"	241
	Ferkane	44	34°33'22"	07°23'16"	224
	Negrine	45	34°30'51"	07°36'47"	367
	Negrine	46	34°33'54"	07°42'06"	432
	Negrine	47	34°34'14"	07°42'53"	447
	Negrine	48	34°34'32"	07°43'23"	465
	Negrine	49	34°30'26"	07°35'46"	368

Data availability. The datasets used and analyzed during the current study are available from the corresponding author upon reasonable request.

Supplement. The supplement related to this article is available online at: <https://doi.org/10.5194/we-20-19-2020-supplement>.

Author contributions. HF and SM conceived the study. HF conducted fieldwork, collected plant samples, carried out laboratory measurements, and compiled data. BH contributed to data collection. HC analyzed data and designed the paper. HF, HC, and AD wrote and revised the manuscript. All authors read and approved the final version of the manuscript.

Competing interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

Review statement. This paper was edited by Daniel Montesinos and reviewed by António Xavier Pereira Coutinho and two anonymous referees.

References

- Amer, W. M. and Amany, S. A.: Infra-specific pollen diversity of *Atriplex halimus* L. in Egyptian flora, *International Journal of Research Studies in Biosciences*, 2, 36–48, 2014.
- Angiosperm Phylogeny Group: An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, *Bot. J. Linn. Soc.*, 161, 105–121, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>, 2009.
- Beaulieu, J. M., Leitch, I. J., Patel, S., Pendharkar, A., and Knight, C. A.: Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms, *New Phytol.*, 179, 975–986, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02528.x>, 2008.
- Benzarti, M., Rejeb, K. B., Debez, A., and Abdelly, C.: Environmental and economical opportunities for the valorisation of the genus *Atriplex*: new insights, in: *Crop Improvement*, edited by: Hakeem, K., Ahmad, P., and Ozturk, M., Springer, Boston, MA, 441–457, https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7028-1_16, 2013.
- Bokszczanin, K. L. and Frąckowiak, S.: Solanaceae pollen thermotolerance initial training network C: Perspectives on deciphering mechanisms underlying plant heat stress response and thermotolerance, *Front. Plant Sci.*, 4, 315, <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00315>, 2013.
- Charlesworth, D. and Charlesworth, B.: The effects of selection in the gametophyte stage on mutational load, *Evolution*, 46, 703–720, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02077.x>, 1992.
- Chaudhury, R. and Shivanna, K. R.: Differential responses of *Pennisetum* and *Secale* pollen, *Phytomorphology*, 37, 181–185, 1987.
- Chenchouni, H.: Edaphic factors controlling the distribution of inland halophytes in an ephemeral salt lake “Sabkha ecosystem” at North African semi-arid lands, *Sci. Total Environ.*, 575, 660–671, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.071>, 2017.
- Delph, L. F.: Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*, *Ecology*, 71, 1342–1351, <https://doi.org/10.2307/1938271>, 1990.
- Djellab, S., Mebarkia, N., Neffar, S., and Chenchouni, H.: Diversity and phenology of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in pine forests (*Pinus halepensis* Miller) of Algeria, *J. Asia-Pac. Entomol.*, 22, 766–777, <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2019.05.012>, 2019.
- Dobson, H. E. and Bergström, G.: The ecology and evolution of pollen odors, *Plant Syst. Evol.*, 222, 63–87, <https://doi.org/10.1007/bf00984096>, 2000.
- Edlund, A. F., Swanson, R., and Preuss, D.: Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination, *Plant Cell*, 16, S84–S97, <https://doi.org/10.1105/tpc.015800>, 2004.
- Ejsmond, M. J., Wrońska-Pilarek, D., Ejsmond, A., Dragosz-Kluska, D., Karpińska-Kołaczek, M., Kołaczek, P., and Kozłowski, J.: Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity, *Ecosphere*, 2, 1–15, <https://doi.org/10.1890/ES11-00147.1>, 2011.
- Erdtman, G.: *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. Angiosperms, Almqvist & Wiksell, Stockholm, 1952.
- Firon, N., Nepi, M., and Pacini, E.: Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning, *Ann. Bot.*, 109, 1201–1214, <https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>, 2012.
- Flores Olvera, H.: Taxonomía del grupo *Atriplex pentandra* (Chenopodiaceae), *Anales del Instituto de Biología Serie Botánica*, 63, 155–194, 1992.
- García, C. C., Nepi, M., and Pacini, E.: It is a matter of timing: asynchrony during pollen development and its consequences on pollen performance in angiosperms – a review, *Protoplasma*, 254, 57–73, <https://doi.org/10.1007/s00709-016-0950-6>, 2017.
- Grímsson, F., Grimm, G. W., and Zetter, R.: Evolution of pollen morphology in Loranaceae, *Grana*, 57, 16–116, <https://doi.org/10.1080/00173134.2016.1261939>, 2018.
- Halbritter, H., Ulrich, S., Grímsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M., Buchner, R., Svojtka, M., and Frosch-Radivo, A.: *Illustrated pollen terminology*, Springer, Cham, <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71365-6>, 2018.
- Hallé, F.: *Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*, Le Seuil, Paris, 2015.
- Hao, H. P., Zhang, J. T., and Yan, S.: Scanning electron microscope observation on the pollen grains of Chenopodiaceae, *Acta Bot. Sin.*, 31, 650–652, 1989.
- Havens, K., Preston, K. A., Richardson, C., and Delph, L. F.: Nutrients affect allocation to male and female function in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae), *Am. J. Bot.*, 82, 726–733, <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15683.x>, 1995.
- Katifori, E., Alben, S., Cerda, E., Nelson, D. R., and Dumais, J.: Foldable structures and the natural design of pollen grains, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 107, 7635–7639, <https://doi.org/10.1073/pnas.0911223107>, 2010.
- Kearns, C. A. and Inouye, D. W.: *Techniques for pollination biologists*, University press of Colorado, Boulder, CO, USA, 1993.
- Knight, C. A., Clancy, R. B., Götzenberger, L., Dann, L., and Beaulieu, J. M.: On the relationship between pollen size and genome size, *Journal of Botany*, 2010, 612017, <https://doi.org/10.1155/2010/612017>, 2010.

- Kouba, Y., Merdes, S., Saadali, B., and Chenchouni, H.: Responses of individual plant species, functional groups, α - and β -diversity to short-term grazing exclusion under severe drought episode in long-term grazed alfa-steppes, Preprints, 2020010038, <https://doi.org/10.20944/preprints202001.0038.v1>, 2020.
- Lau, T. C., Lu, X., Koide, R. T., and Stephenson, A. G.: Effects of soil fertility and mycorrhizal infection on pollen production and pollen grain size of *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae), *Plant Cell Environ.*, 18, 169–177, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00350.x>, 1995.
- Lefèvre, F., Fady, B., Jean, F., Davi, H., Pichot, C., and Oddou-Muratorio, S.: Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique: adaptation et plasticité phénotypique, *Innovations Agronomiques*, 47, 63–79, 2015.
- Lunau, K.: The ecology and evolution of visual pollen signals, *Plant Syst. Evol.*, 222, 89–111, <https://doi.org/10.1007/BF00984097>, 2000.
- Macheroum, A. and Kadik, L.: Étude de l'étude actuel de la végétation du Nord de la wilaya de Tébessa sur le plan phytoécologie et pastoral, Edilivre, Paris, France, 2015.
- Mallick, P. K.: Morphological Study of Pollen Grains of Angiosperms, *International Journal of Applied Sciences and Biotechnology*, 7, 354–358, <https://doi.org/10.3126/ijasbt.v7i3.25714>, 2019.
- Mekahlia, M. N., Beddiar, A., and Chenchouni, H.: Mycorrhizal dependency in the olive tree (*Olea europaea*) across a xeric climatic gradient, *Advances in Environmental Biology*, 7, 2166–2175, 2013.
- Mignot, A.: Contraintes et sélection dans l'évolution: le cas du pollen, Doctoral thesis, Univ. Tours, Tours, France, 1995.
- Mignot, A., Hoss, C., Dajoz, I., Leuret, C., Henry, J. P., Dreuil-laux, J. M., Heberle-Bors, E., and Till-Bottraud, I.: Pollen aperture polymorphism in the angiosperms: importance, possible causes and consequences, *Acta Bot. Gallica*, 141, 109–122, <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>, 1994.
- Mulder C.: Biogeographic re-appraisal of the Chenopodiaceae of Mediterranean drylands: A quantitative outline of their general ecological significance in the Holocene, *Palaeoecol. Afr.*, 26, 161–188, 1999.
- Müller, F. and Rieu, I.: Acclimation to high temperature during pollen development, *Plant Reprod.*, 29, 107–118, <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0282-x>, 2016.
- Muller, J.: Form and function in angiosperm pollen, *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 66, 593–632, <https://doi.org/10.2307/2398913>, 1979.
- Müller, K. and Borsch, T.: Phylogenetics of Amaranthaceae based on matK/trnK sequence data: evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses, *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 92, 66–102, 2005.
- Neffar, S., Chenchouni, H., Beddiar, A., and Redjel, N.: Rehabilitation of Degraded Rangeland in Drylands by Prickly Pear (*Opuntia ficus-indica* L.) Plantations: Effect on Soil and Spontaneous Vegetation, *Ecologia Balkanica*, 5, 63–83, 2013.
- Neffar, S., Chenchouni, H., and Si Bachir, A.: Floristic composition and analysis of spontaneous vegetation of Sabkha Djendli in North-east Algeria, *Plant Biosyst.*, 150, 396–403, <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.810181>, 2016.
- Neffar, S., Menasria, T., and Chenchouni, H.: Diversity and functional traits of spontaneous plant species in Algerian rangelands rehabilitated with prickly pear (*Opuntia ficus-indica* L.) plantations, *Turk. J. Bot.*, 42, 448–461, <https://doi.org/10.3906/bot-1801-39>, 2018.
- Nepi, M., Franchi, G. G., and Padni, E.: Pollen hydration status at dispersal: cytophysiological features and strategies, *Protoplasma*, 216, 171, <https://doi.org/10.1007/bf02673869>, 2001.
- Ortiz-Dorda, J., Martínez-Mora, C., Correal, E., Simón, B., and Cenis, J. L.: Genetic structure of *Atriplex halimus* populations in the Mediterranean Basin, *Ann. Bot.*, 95, 827–834, <https://doi.org/10.1093/aob/mci086>, 2005.
- Pacini, E.: Harmomegathic characters of *Pteridophyta* spores and *Spermatophyta* pollen, in: *Morphology, Development, and Systematic Relevance of Pollen and Spores*, edited by: Hesse, M. and Ehrendorfer F., *Plant Systematics and Evolution*, Vol. 5, Springer, Vienna, 53–69, https://doi.org/10.1007/978-3-7091-9079-1_5, 1990.
- Pacini, E. and Bellani L. M.: *Lagerstroemia indica* L. pollen: form and function, in: *Pollen and Spores. Form and Function*, edited by: Blackmore, S. and Ferguson, I. K., *Linnean Society Symposium Series*, No. 12, Academic Press, London, UK, 347–357, 1986.
- Pacini, E. and Franchi, G. G.: Pollen biodiversity – why are pollen grains different despite having the same function? A review, *Bot. J. Linn. Soc.*, boaa014, <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa014>, 2020.
- Payne, W. W.: Structure and function in angiosperm pollen wall evolution, *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 35, 39–59, [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(81\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(81)90013-0), 1981.
- Platt-Aloia, K. A., Lord, E. M., DeMason, D. A., and Thomson, W. W.: Freeze-fracture observations on membranes of dry and hydrated pollen from *Collomia*, *Phoenix* and *Zea*, *Planta*, 168, 291–298, <https://doi.org/10.1007/bf00392352>, 1986.
- Prieu, C.: Evolution et développement des grains de pollen chez les Angiospermes, Doctoral dissertation, Paris-Saclay University, 2015.
- Prieu, C., Toghraanegar, Z., Gouyon, P. H., and Albert, B.: Microsporogenesis in angiosperms producing pantoporate pollen, *Botany Letters*, 166, 457–466, <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1652849>, 2019.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S., and Le Thomas, A.: Glossary of pollen and spore terminology, *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 143, 1–81, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>, 2007.
- Quesada, M., Bollman, K., and Stephenson, A. G.: Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*, *Ecology*, 76, 437–443, <https://doi.org/10.2307/1941202>, 1995.
- Reznick, D. N. and Ghalambor, C. K.: The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution, in: *Microevolution rate, pattern, process. Contemporary Issues in Genetics and Evolution*, edited by: Hendry, A. P. and Kinnison, M. T., Vol. 8, Springer, Dordrecht, 183–198, https://doi.org/10.1007/978-94-010-0585-2_12, 2001.
- Roulston, T. A. H., Cane, J. H., and Buchmann, S. L.: What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny?, *Ecol. Monogr.*, 70, 617–643, [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0617:wgpccp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:wgpccp]2.0.co;2), 2000.

- Schlichting, C. D.: Environmental stress reduces pollen quality in Phlox: compounding the fitness deficit, in: *Biotechnology and ecology of pollen*, edited by: Mulcahy, D. L., Mulcahy, G. B., and Ottaviano, E., Springer, NY, 483–488, https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8622-3_78, 1986.
- Schlichting, C. D., Stephenson, A. G., Small, L. E., and Winsor, J. A.: Pollen loads and progeny vigor in *Cucurbita pepo*: the next generation, *Evolution*, 44, 1358–1372, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb05238.x>, 1990.
- Snow, A. A. and Mazer, S. J.: Gametophytic selection in *Raphanus raphanistrum*: a test for heritable variation in pollen competitive ability, *Evolution*, 42, 1065–1075, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb02524.x>, 1988.
- Stanley, R. G. and Linskens, H. F.: Pollen pigments, in: *Pollen: biology biochemistry management*. Springer, Berlin, Heidelberg, 223–246, https://doi.org/10.1007/978-3-642-65905-8_15, 1974.
- Stephenson, A. G., Erickson, C. W., Lau, T. C., Quesada, M. R., and Winsor, J. A.: Effects of growing conditions on the male gametophyte, in: *Pollen–pistil interactions and pollen tube growth*, edited by: Stephenson, A. G. and Kao, T.-H., Vol. 12, *Current Topics in Plant Physiology*. An American Society of Plant Physiologists Series, Rockville, Maryland, USA, 220–229, 1994.
- Suaire, R., Durickovic, I., Framont-Terrasse, L., Leblain, J. Y., De Rouck, A. C., and Simonnot, M. O.: Phytoextraction of Na⁺ and Cl⁻ by *Atriplex halimus* L. and *Atriplex hortensis* L.: A promising solution for remediation of road runoff contaminated with deicing salts, *Ecol. Eng.*, 94, 182–189, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.05.055>, 2016.
- Talamali, A., Gorenflot, R., Kinet, J. M., and Dutuit, P.: Floral plasticity and flower evolution in *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae), *Acta Bot. Gallica*, 153, 243–248, <https://doi.org/10.1080/12538078.2006.10515540>, 2006.
- Talamali, A., Gorenflot, R., and Dutuit, P.: Hétérostylie intraindividuelle chez *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae), *C. R. Biol.*, 330, 871–879, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2007.09.003>, 2007.
- Till, I., Valdeyron, G., and Gouyon, P. H.: Polymorphisme pollinique et polymorphisme génétique, *Can. J. Botany*, 67, 538–543, <https://doi.org/10.1139/b89-075>, 1989.
- Till-Bottraud, I., Vincent, M., Dajoz, I., and Mignot, A.: Pollen aperture heteromorphism Variation in pollen-type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata*, *C. R. Acad. Sci.-Vie*, 322, 579–589, [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(00\)88528-5](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(00)88528-5), 1999.
- Tiwari, S. C., Polito, V. S., and Webster, B. D.: In dry pear (*Pyrus communis* L.) pollen, membranes assume a tightly packed multilamellate aspect that disappears rapidly upon hydration, *Protoplasma*, 153, 157–168, <https://doi.org/10.1007/bf01354000>, 1990.
- Torres, C.: Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae, *Sex. Plant Reprod.*, 12, 365–370, <https://doi.org/10.1007/s004970000030>, 2000.
- Uyeda, J. C., Hansen, T. F., Arnold, S. J., and Pienaar, J.: The million-year wait for macroevolutionary bursts, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 108, 15908–15913, <https://doi.org/10.1073/pnas.1014503108>, 2011.
- Volkova, O. A., Severova, E. E., and Polevova, S. V.: Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen, *Plant Syst. Evol.*, 299, 1769–1779, <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0832-8>, 2013.
- Walker, D. J., Lutts, S., Sánchez-García, M., and Correal, E.: *Atriplex halimus* L.: Its biology and uses, *J. Arid Environ.*, 100, 111–121, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2013.09.004>, 2014.
- Wodehouse, R. P.: *Pollen grains*, 3rd Edn., Hafner Publishing Co., New York & London, 1965.
- Young, H. J. and Stanton, M. L.: Influence of environmental quality on pollen competitive ability in wild radish, *Science*, 248, 1631–1633, <https://doi.org/10.1126/science.248.4963.1631>, 1990a.
- Young, H. J. and Stanton, M. L.: Temporal patterns of gamete production within individuals of *Raphanus sativus* (Brassicaceae), *Can. J. Botany*, 68, 480–486, <https://doi.org/10.1139/b90-064>, 1990b.