

Relations entre la résistance membranaire et la composition en lipides foliaires sous l'effet d'un stress hydrique chez deux variétés de Soja

Latifa EL HAFID* & Abdelmajid BELABED *✧

(Reçu le 10/03/1994 ; Accepté le 20/10/1994)

أثر الجفاف على متانة غشاء الأوراق و محتواها من الدهون عند صنفين من الصووجة

بعد 35 يوما من نمو النبات تم قياس تدفق الإليكتروليات و قياس الفسفور العضوي عند تنمية أقراص أوراق الصووجة و ذلك بعد طفوها لمدة 4 ساعات في محلول Polyéthylène-Glycol. إن متانة الغشاء مترابطة عكسيا مع تدفق الأيونات و هكذا تبين أن صنف Adoc أكثر مقاومة بالمقارنة مع صنف Harosoy. كما يبين تحليل محتوى دهنيات الأوراق أن جفافا معتدلا ينتج عنه إرتفاع في مقدار مجموع حوامض الدهنيات "Acides gras totaux" بكثره عند صنف Adoc مع ارتفاع حامض اللينولينيك "Acide linoléique" في "Triacylglycérols" و في "Phosphatidylcholine".
الكلمات المفتاحية : صووجة - جفاف - متانة غشائية - دهنيات الأوراق.

Relations entre la résistance membranaire et la composition en lipides foliaires sous l'effet d'un stress hydrique chez deux variétés de Soja

Après 35 jours de développement, la résistance membranaire de deux variétés de Soja (Harosoy et Adoc) a été étudiée en mesurant le flux d'électrolytes (par conductivité) et le flux de phosphate inorganique lors de la réhydratation des disques foliaires préalablement soumis, pendant 4 h, à un choc osmotique (en présence de polyéthylène-glycol). La résistance membranaire étant inversement corrélée aux flux d'ions, il a été ainsi démontré que les plantes de la variété Adoc sont plus résistantes à une sécheresse modérée que celles de la variété Harosoy. L'analyse des lipides foliaires a montré qu'un déficit hydrique modéré (-0,9 à -1,1 MPa) provoque une augmentation de la quantité d'acides gras totaux (plus importante chez la variété Adoc) et notamment celle de l'acide linoléique dans les triacylglycérols et les phosphatidylcholines.

Mots clés : Soja - Stress hydrique - Résistance membranaire - Lipides foliaires

Relationships among membrane resistance and the leaf lipid compositions of two varieties of Soya under hydric stress

After 35 days of development, membrane resistance was determined in two varieties (Harosoy and Adoc) by measuring ion flux (by conductimetry) and inorganic phosphate, during rehydration of foliar disks which had been submitted for 4 hrs to an osmotic shock (in presence of polyethylene glycol). Membrane resistance being inversely related to ion efflux, it has been shown that plants from the Adoc variety were more resistant to moderate drought than those from the Harosoy variety. Analysis of leaf lipids has shown that moderate water deficit (-0,9 to -1,1 MPa) induced an increase in the quantity of total fatty acids more pronounced in Adoc plants than in Harosoy plants. This is accompanied by an increase of linolenic acid in triacylglycerols and in phosphatidylcholines.

Key words : Soya - Water stress - Membrane resistance - Leaf lipids

* Laboratoire de l'Amélioration et de la Production Végétale, Faculté des Sciences, Université Mohammed 1er, Oujda, Maroc

✧ Auteur correspondant

INTRODUCTION

20% des terres du globe sont arides ou semi arides, soit environ 30 millions de km² sur lesquels vivent 80 millions d'êtres humains. Chaque année près de 20 000 km² sont ramenés à un rendement nul. Rien qu'en Afrique, la désertification progresse de 100 000 ha par an (Carbonnier, 1986). La recherche concernant les mécanismes d'adaptation des plantes au déficit hydrique est donc d'une importance primordiale.

En se basant sur la classification de May & Milthorpe (1962) et de Levitt (1972), deux types de mécanismes d'adaptation à la sécheresse ont été envisagés:

- mécanismes d'évitement (cycle court, adaptations morphologiques et anatomiques, absorption de la rosée, accroissement de la pression osmotique),
- mécanismes de tolérance où la plante maintient une activité physiologique ou métabolique en dépit d'une baisse du potentiel hydrique, et les stratégies mises en œuvre par la plante pour résister à la sécheresse se situent au niveau cellulaire et plus précisément au niveau membranaire.

En effet Palta *et al.* (1977) et Senaratna & McKersie (1983) ont montré que la perte de l'intégrité membranaire sous l'effet d'une sécheresse se traduit par une augmentation de la perméabilité. Celle-ci est la conséquence d'une augmentation de la diffusion passive à travers la couche phospholipidique membranaire lésée par la sécheresse et/ou d'une inactivation des protéines participant au transport actif des ions.

La résistance membranaire au déficit hydrique peut être étudiée par deux méthodes:

- Évaluation indirecte de l'intégrité des membranes cellulaires par mesure conductivimétrique des flux d'électrolytes (membranes cellulaires, en général) et de phosphore inorganique, produit par la phosphatase acide (membranes chloroplastiques). Ces deux tests permettent d'évaluer les dommages provoqués par une sécheresse expérimentale ou naturelle (Simon, 1974 ; Blum & Ebercon, 1981).

- Analyses de la composition des lipides foliaires. En effet, les lipides représentent 40% des molécules constituant les membranes végétales. Les phospholipides ont un rôle essentiellement structural et, en conséquence, sont responsables de la perméabilité sélective des membranes ; certains d'entre eux ont un rôle spécifique dans la photosynthèse (Trémolière *et al.*, 1982). Les

galactolipides, vu leur haut degré d'insaturation, sont responsables de la grande fluidité des membranes chloroplastiques (Bischof *et al.*, 1982). Plusieurs travaux ont montré des variations de la quantité des lipides foliaires et de la composition de leurs acides gras sous l'effet de la sécheresse. Ces variations sont liées à des modifications des phénomènes de dégradations (El Hafid *et al.*, 1989) et de biosynthèse (Pham Thi *et al.*, 1985).

Dans le présent travail, nous avons étudié la résistance membranaire à la sécheresse de deux variétés de Soja (*Glycine max*) par la mesure :

- du flux d'électrolytes et de l'activité phosphatasique en conditions expérimentales contrôlées ;
- des variations lipidiques foliaires sous l'effet d'un stress hydrique modéré naturel.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel végétal

L'étude a été faite sur deux variétés de Soja (*Glycine max*): Harosoy (I non nodulante) et Adoc (II indéterminée). Les graines ont été fournies par l'I.N.R.A de Montpellier. Cet essai a été réalisé dans des conditions de culture préalablement décrites (Pham Thi, 1984).

2. Stress hydrique

Après 35 jours de développement, deux types de sécheresse ont été effectués :

- une sécheresse osmotique par traitement des disques foliaires par le PEG 600 (Senaratna & McKersie, 1983) ;
- une sécheresse naturelle par suspension d'arrosage.

Le potentiel hydrique des feuilles a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression (Scholander *et al.*, 1964). Deux séries de plantes ont été obtenues: T = plantes témoins avec irrigation normale ($j = -0,5$ MPa) et S = plantes à stress modéré ($j = -0,9$ à $-1,1$ MPa).

Abréviations:

C16:0: acide palmitique, **C16:1**: acide palmitoléique, **C18:1**: acide oléique, **C18:2**: acide linoléique, **C18:3**: acide linoléique, **MGDG**: monogalactosyldiacylglycérol, **DGDG**: digalactosyldiacylglycérol, **PC**: phosphatidylcholine, **PG**: phosphatidylglycérol, **TAG**: triacylglycérol. **PEG 600**: Polyéthylène glycérol (PM:600).

3. Mesure du flux d'électrolytes

Après 4 heures de traitement au PEG 600, les disques foliaires (témoins et stressés) sont réhydratés par flottaison dans l'eau bidistillée. Le flux d'électrolytes a été évalué par la mesure de la conductivité des disques foliaires en fonction du temps et en utilisant une électrode de platine (WTW LTA1) reliée à un conductimètre (WTW LF 521) (Senaratna & McKersie, 1983).

4. Mesure du flux de phosphore inorganique

Les prélèvements ont été effectués en fonction du temps lors de la réhydratation des disques foliaires. Le phosphore inorganique (Pi) a été dosé selon la méthode d'Ames (1966).

Le flux d'électrolytes et du phosphore inorganique sont exprimés en pourcentage de dommage relatif (% DR) (Senaratna & McKersie, 1983).

5. Extraction et analyse des lipides

Des feuilles moyennement âgées (3ème feuille à partir du sommet de la plante) ont été fixées dans de l'eau bouillante et les lipides ont été extraits à l'aide d'un mélange chloroforme/méthanol selon la méthode de Blight & Dyer (1959). La séparation des catégories lipidiques a été réalisée par chromatographie sur couche mince (plaques de silice 60 Merk):

- la séparation des lipides polaires a été faite dans un mélange chloroforme/méthanol/acétone/acide acétique/eau (50/20/10/10/5 V/V) selon la méthode de Lepage (1967) et celle des lipides neutres dans un mélange éther de pétrole/éther éthylique/acide acétique (70/30/0.4 V/V) selon la méthode de Mangold (1961).

Avant l'analyse par chromatographie en phase gazeuse, les lipides ont été saponifiés et les acides gras méthylés (Carreau & Dubacq, 1978). Les esters méthyliques ont été quantifiés à l'aide d'un standard interne, l'acide héptadécanoïque (C17:0).

RÉSULTATS

1. Étude de la résistance membranaire

• Effet du PEG 600 sur la perméabilité membranaire

Deux phases sont observées (Figure 1). La première dure 5 heures environ, au cours de laquelle une augmentation rapide du pourcentage de dommage

relatif est observé. Cette phase se traduit par une augmentation rapide de flux d'électrolytes. À la fin de cette phase, le flux est optimal. Au cours de la deuxième phase, le pourcentage de dommage relatif ne varie pas. Cette phase se traduit par une stabilité relative du flux d'électrolytes.

La variété Harosoy présente à 5 h 26,53% de dommage relatif (à 5h) contre 21,27% pour Adoc. On peut donc conclure que Adoc présente une résistance membranaire plus importante que Harosoy.

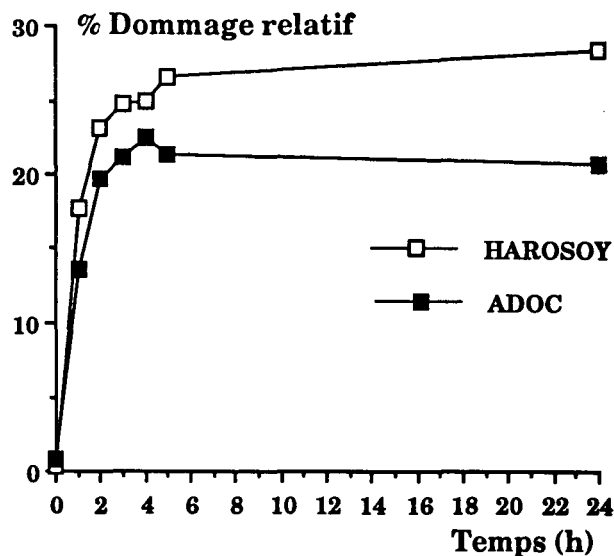


Figure 1. Évolution du flux d'électrolytes en pourcentage de dommage relatif pendant la réhydratation des disques foliaires traités au PEG-600 (-27 joules/moles) chez deux variétés de Soja

• Effet du PEG 600 sur la perméabilité des membranes chloroplastiques

La cinétique du flux de phosphore inorganique s'effectue suivant deux phases (Figure 2). Durant la première phase, dont la durée varie selon la variété de 0h à 5h environ, une augmentation rapide du pourcentage de dommage relatif est observé, ce qui traduit une augmentation de la quantité de Pi présente dans le milieu de réhydratation des disques foliaires. À la fin de cette phase, la quantité de Pi est optimale. Durant la deuxième phase, une réduction du pourcentage de dommage relatif est observée pour la variété Adoc.

La variété Harosoy présente un pourcentage de dommage relatif (29,79 à 5h) plus élevé que la variété Adoc (24,18 à 5h). Cette dernière a donc une résistance chloroplastique plus efficace que la variété Harosoy.

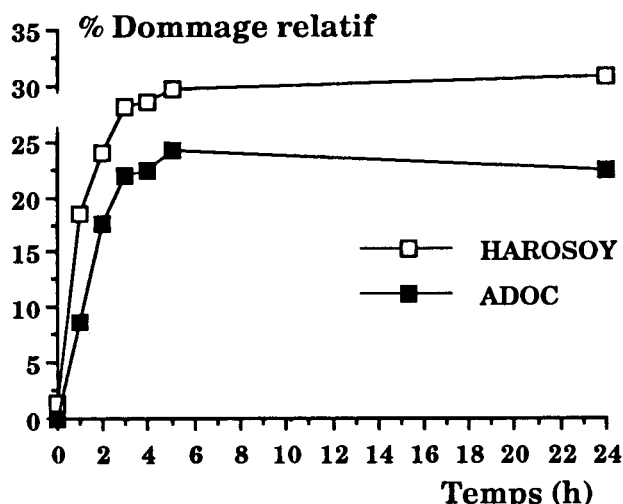


Figure 2. Évolution du flux de phosphore inorganique en pourcentage de dommage relatif pendant la réhydratation des disques foliaires traités au PEG 600 (-27 joules/mole) chez deux variétés de Soja

2. Analyse des lipides foliaires

• Analyses des acides gras totaux

Les lots soumis au stress hydrique modéré présentent, chez les deux variétés, une augmentation de la teneur en acides gras totaux (Tableau 1).

Tableau 1. Composition en acides gras (%) et la quantité des lipides totaux polaires (LT) ($\mu\text{g/gMS}$) de deux variétés de Soja sous l'action d'une sécheresse modérée

	C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	LT
Harosoy							
• Témoin	12,9 \pm 0,6	2,9 \pm 1,0	4,6 \pm 0,2	2,4 \pm 0,2	16,3 \pm 0,8	60,9 \pm 0,8	489 \pm 20,1
• Sécheresse	10,6 \pm 0,2	4,6 \pm 0,1	3,8 \pm 0,1	1,8 \pm 0,1	13,2 \pm 0,3	65,2 \pm 1,0	915 \pm 68,8
Adoc							
• Témoin	12,7 \pm 0,5	5,2 \pm 1,1	6,1 \pm 0,9	1,8 \pm 0,1	15,3 \pm 2,8	58,8 \pm 3,5	500 \pm 11,9
• Sécheresse	11,8 \pm 0,8	3,9 \pm 0,7	4,7 \pm 0,2	2,4 \pm 0,1	10,9 \pm 1,8	65,5 \pm 0,9	2500 \pm 56,8

Tableau 2. Variation de la composition en acides gras des principaux lipides polaires et TAG (%) chez la variété Harosoy sous l'action d'une sécheresse modérée

Harosoy		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3
MGDG	Témoin	2,1 \pm 2,4		1,2 \pm 0,8	traces	2,5 \pm 0,1	98,7 \pm 0,6
	Sécheresse	7,7 \pm 0,8		2,8 \pm 0,7	1,4 \pm 0,2	12,2 \pm 0,7	75,9 \pm 2,0
DGDG	Témoin	12,3 \pm 1,2		4,7 \pm 0,3	traces	1,9 \pm 0,1	81,2 \pm 0,1
	Sécheresse	13,2 \pm 1,2		6,1 \pm 0,03	traces	4,6 \pm 1,7	76,1 \pm 0,04
PC	Témoin	21,0 \pm 0,1		1,4 \pm 0,7	4,2 \pm 0,7	37,4 \pm 1,3	23,3 \pm 0,6
	Sécheresse	22,5 \pm 0,1		11,5 \pm 1,0	3,3 \pm 0,2	35,4 \pm 0,1	27,4 \pm 1,3
PG	Témoin	20,4 \pm 1,5	32,2 \pm 2,3	4,9 \pm 1,0	5,2 \pm 1	8,8 \pm 2,8	9,5 \pm 0,3
	Sécheresse	32,8 \pm 2,5	35,2 \pm 2,6	6,7 \pm 1,6	7,0 \pm 3,3	6,6 \pm 0,7	11,6 \pm 2,1
TAG	Témoin	16,1 \pm 0,1	2,2 \pm 0,5	6,8 \pm 1,0	9,3 \pm 0,1	33,9 \pm 2,2	31,8 \pm 0,9
	Sécheresse	13,0 \pm 0,3	1,7 \pm 0,9	4,7 \pm 0,2	6,7 \pm 0,2	30,6 \pm 1,2	43,2 \pm 1,4

Cette augmentation est plus importante chez la variété Adoc ; elle se traduit par une augmentation de l'acide linoléique (C18:3) et une diminution de l'acide linoléique (C18:2) (Tableau 1).

• Analyse de la composition en catégories lipidiques

Un déficit hydrique modéré provoque une augmentation de la teneur des feuilles en lipides polaires (constituants membranaires) et en triacylglycérols (TAG= lipides neutres) chez les deux variétés (Figure 3). Cette augmentation est plus importante chez la variété Adoc grâce notamment au monogalactosyldiacylglycérol (MGDG).

• Analyse des acides gras

Sous l'effet d'un stress hydrique chez la variété Harosoy (Tableau 2; Figure 4), le pourcentage de l'acide gras insaturé (C18:3) diminue dans le MGDG et le DGDG et augmente dans les TAG.

Par contre, chez la variété Adoc (Tableau 3) le pourcentage de cet acide gras reste stable dans les MGDG, DGDG et PG. Il augmente considérablement dans la PC et les TAG.

DISCUSSIONS ET CONCLUSION

L'application d'une sécheresse expérimentale (PEG 600: -27 joules/mole) à deux variétés de soja (Harosoy et Adoc) a permis de mettre en évidence

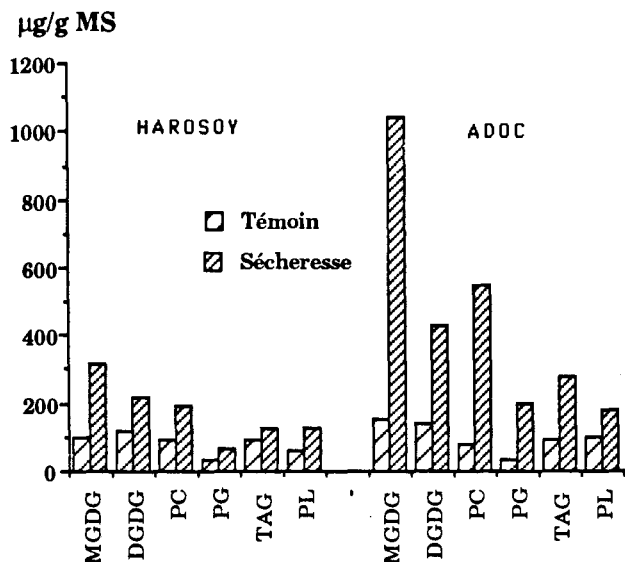


Figure 3. Action de la sécheresse modérée sur la composition (mg/gMS) en catégories lipidiques polaires de 2 variétés de Soja

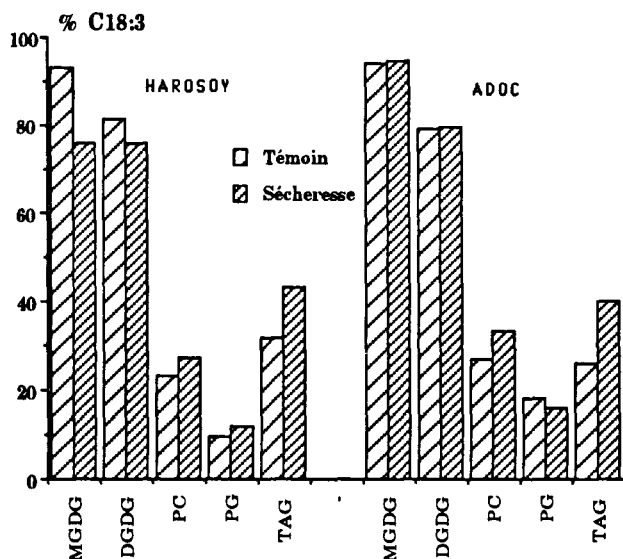


Figure 4. Variation du pourcentage de l'acide linoléique des principales catégories lipidiques foliaires de 2 variétés de Soja sous l'effet d'un stress hydrique

Tableau 3. Variation de la composition en acides gras des principaux lipides polaires et TAG (%) chez la variété Adoc sous l'action d'une sécheresse modérée

Adoc		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3
MGDG	Témoin	1,6 ± 0,10		0,7 ± 0,10	traces	3,3 ± 0,3	94,2 ± 0,3
	Sécheresse	1,4 ± 0,05		0,7 ± 0,01	traces	3 ± 0,1	94,6 ± 1,2
DGDG	Témoin	12,2 ± 0,50		5,5 ± 0,10	0,3 ± 0,3	3,1 ± 0,4	78,9 ± 1,4
	Sécheresse	12,5 ± 0,60		6,2 ± 1,20	0,5 ± 0,5	1,4 ± 1,4	79,4 ± 3,7
PC	Témoin	17,5 ± 2,40		9,0 ± 0,90	2,3 ± 0,6	45,8 ± 2,0	26,8 ± 0,4
	Sécheresse	23,0 ± 0,30		9,9 ± 0,40	2,6 ± 0,1	31,2 ± 2,2	33,2 ± 1,3
PG	Témoin	28,4 ± 1,30	22,6 ± 2,4	9,6 ± 1,60	6,9 ± 0,3	14,3 ± 3,7	18,4 ± 1,3
	Sécheresse	24,7 ± 1,50	35,2 ± 2,1	9,7 ± 0,60	15,8 ± 0,4	09,1 ± 2,4	15,9 ± 1,1
TAG	Témoin	26,0 ± 0,20	2,9 ± 0,1	8,8 ± 0,70	10,1 ± 2,1	26,3 ± 0,4	25,9 ± 1,3
	Sécheresse	12,3 ± 0,30	1,2 ± 0,3	5,9 ± 1,20	06,0 ± 0,3	33,7 ± 0,8	39,9 ± 0,5

une variabilité dans la résistance membranaire au déficit hydrique. L'augmentation rapide du flux d'électrolytes et du phosphore inorganique pendant la réhydratation des disques foliaires constitue une réponse cellulaire à la contrainte hydrique. Ceci a été démontré dans le cas de *Triticum* sp. (Blum & Ebercon, 1981) et *Vigna sinensis* L. (Leopold *et al.* 1981). L'amplitude de cette réponse reflète les propriétés protoplasmiques des tissus du végétal (Bewley, 1979) dont l'une des plus importantes est la plasticité des membranes cellulaires et des parois. En se basant sur la conservation de l'intégrité membranaire, on peut déduire que la variété Adoc est plus résistante au déficit hydrique que Harosoy.

La stabilité ou la diminution de la teneur en électrolytes et en phosphate inorganique du milieu après 5 heures de réhydratation témoigne d'un rétablissement de la régulation de la perméabilité membranaire. Ce phénomène se traduit par l'induction du processus de réparations membranaires qui implique la synthèse de protéines et de lipides (Palta & Li, 1980).

Sous l'effet d'un stress hydrique modéré, la teneur en acides gras totaux foliaires augmente chez les deux variétés de Soja étudiées. Les mêmes résultats ont été obtenus sur les feuilles du Cotonnier (Pham Thi, 1984) et les feuilles d'Haricot (Monteiro de Paula *et al.* 1990). Sous l'action de la sécheresse, on remarque une augmentation de la teneur des lipides polaires chez les deux variétés. Les mêmes variations ont été observées chez d'autres plantes (Hitz *et al.* 1981; Chetal *et al.* 1982 ; 1983). De ce fait, le métabolisme lipidique est affecté par la sécheresse.

Par ailleurs, on a observé qu'un stress hydrique modéré provoque une augmentation du C18:3 dans les acides gras totaux. Ces résultats sont en accord avec ceux de Martin *et al.* (1986) et Montero de Paula *et al.* (1990).

L'analyse des acides gras des différentes catégories lipidiques montre que chez la variété Harosoy le pourcentage de l'acide gras insaturé (C18:3) diminue dans le MGDG et le DGDG provoquant ainsi une diminution dans la fluidité membranaire et, par conséquent, une perte d'intégrité membranaire (Figures 1 et 2). Chez la variété Adoc, le C18:3 demeure stable dans le MGDG et le DGDG et augmente dans la PC induisant ainsi une augmentation dans la fluidité membranaire et, par la suite, une conservation de l'intégrité des membranes (Figures 1 et 2).

Les résultats qu'on a obtenus permettent d'établir une relation entre la résistance membranaire et le métabolisme lipidique. En effet, la variété Harosoy présente une sensibilité membranaire par rapport à la variété Adoc qui se traduit par une augmentation nette dans la quantité des lipides totaux en relation avec l'augmentation de C18:3 dans la PC.

Un stress hydrique accentué permettrait de mieux comprendre cette relation et de comparer la résistance à la sécheresse des deux variétés.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Ames B.N. (1966) Assay of inorganic phosphate, total phosphate and phosphatases in *Methods in Enzymology*. S.P. Colowick et N.O. Kaplan eds, Vol. 8, Academic Press, New York, London. 115-118.
- Bewley J.D. (1979) Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 30: 195-238
- Bishop D.G., Kenrick J.R., Codington J.M., Johns S.R. & Willing R.I. (1982) The role of membrane fluidity in the maintenance of chloroplast function in *Biochemistry and metabolism of plant lipids*. Wintermans J.F.G.M and P.J.C. Kuiper eds, Elsevier, Amsterdam. 339-344
- Blight E.G. & Dyer W.J. (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* 37: 911-917
- Blum A. & Ebercon A. (1981) Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci.* 21: 43-47
- Carbonnier J. (1986) Les antitranspirants constituent-ils un moyen de lutte contre la désertification in *Réseaux, lutte contre la sécheresse* : 13-23
- Carreau J.P. & Dubacq J.P. (1978) Adaptation of macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extract. *J. Chromatogr.* 151: 348 - 390
- Chetal S., Wagle D.S. & Nainawatee H.S. (1982) Alteration in glycolipids of wheat and barley leaves under water stress. *Phytochem.* 21: 51-53
- Chetal S., Wagle D.S. & Nainawatee H.S. (198) Phospholipid changes in wheat and barley chloroplast under water stress. *Plant. Sci. Lett.* 29: 273-278
- El Hafid L., Pham Thi A.T., Zuily Fodil Y. & Vieira da Silva J. (1989) Enzymatic breakdown of polar lipids in cotton leaves under water stress. I. Degradation of monogalactosyldiacylglycerol. *Plant Physiol. Biochem.* 27: 495-502
- Hitz W.D., Rhodes D. & Hanson A.D. (1981) Radiotracer evidence implicating phosphoryl and phosphatidyl bases as intermediates in betaine synthesis by water stressed barley leaves. *Plant Physiol.* 68: 814-822
- Leopold A.C., Musgrave M.E. & Williams K.M. (1981) Solute leakage resulting from leaf desiccation. *Plant Physiol.* 68: 1222-1225
- Lepage M. (1967) Identification and composition of turn up root. *Lipids* 2: 244-250
- Levitt J. (1972) Response of plants to environmental stresses. Academic press. New York, 687 p.
- Mangold H.K. (1961) Thin layer chromatography of lipids. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 36: 706-727
- Martin B.A., Schoper J.P. & Rinne R.N. (1986) Changes in Soybean (*Glycine max* L. Merr.) glycerolipids in response to water stress. *Plant Physiol.* 81: 798-801
- May L.H. & Milthorpe F.L. (1962) Drought resistance of crop plants. *Field Crop Abstr.* 15 :171-179
- Monteiro de Paula F., Pham Thi A. T., Vieira da Silva J., Justin A.M., Demandre C. & Mazliak P. (1990) Effects of water stress on the molecular composition of polar lipids from (*Vigna unguiculata* L). *Plant Science* 66: 185-193
- Palta J.P., Levitt J & Stadelmann E.J. (1977) Freezing injury in onion bulb cells. I. Evaluation of the conductivity method and analysis of ion and sugar efflux from injured cells. *Plant Physiol.* 60: 393-397
- Palta J.P. & Li J. (1980) Alterations in membrane transport properties by freezing injury in herbaceous plants: evidence against rupture theory. *Plant Physiol.* 50: 169-175
- Pham Thi A.T. (1984) Action de la sécheresse sur les Lipides polaires des feuilles de cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.). *Bul. Soc. Fr. Bot.* 131: 89-97
- Pham Thi A.T., Borrel-Flood C., Vieira da Silva J., Justin A.M. & Mazliak P. (1985) Effects of water stress on lipid metabolism in cotton leaves. *Phytochemistry* 24: 723-727
- Scholander F., Hammel H.T., Hemmingsen E.A. & Bradstreet E.D. (1964) Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangrove and some other plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 52: 119-125
- Senaratna T & Mckersie B.D. (1983) Characterization of solute efflux from dehydration injured soybean (*Glycine max* L. Merr) seeds. *Plant Physiol.* 72: 911-914
- Simon E.D (1974) Phospholipids and plant membrane permeability. *New Phytol.* 74: 377-420
- Trémolière A., Dubacq J.P., Duval J.C., Lemoine Y. & Remy R. (1982) Role of phosphatidylglycerol containing trans-exadecenoic acid in oligomeric organisation of light harvesting chlorophyll protein (LHCP) in *Biochemistry and metabolism of plant lipids*. Wintermans J.F.G.M. & P.J.C. Kuiper eds, Elsevier, Amsterdam, 369-372