
Soumis le : 31 Juillet 2010

Forme révisée acceptée le : 31 Mars 2011

Email de l'auteur correspondant :

mounaelfakhri@yahoo.fr

Effet du stress hydrique sur la répartition ionique dans les feuilles et les racines du blé dur (*Triticum Durum*)

Mouna El fakhri^a, Said Mahboub^b, Mounsif Benchekroun^c, Nasserelhaq Nsarellah^d

^{a,c} Département de Biologie Appliquée et Agroalimentaire, Faculté des Sciences et Technique, Settat, Maroc

^blaboratoire d'Ecologie et d'Environnement, Faculté des Sciences Ben M'Sik, Casa, Maroc

^dDépartement d'Amélioration Génétique des Plantes, INRA, Settat, Maroc

Résumé

Les sols des zones semi-arides et arides sont souvent pauvres en éléments nutritifs, ces zones se caractérisent par une période sèche qui peut se prolonger pendant plusieurs mois. Par conséquent l'interaction de plusieurs facteurs peut limiter la production céréalière.

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'effet du stress hydrique sur la répartition ionique, la capacité d'exclusion foliaire des ions Na⁺ et Cl⁻ et la sélectivité K⁺/Na⁺ chez dix variétés de blé dur, le stress a été provoqué par un arrêt d'irrigation au stade de montaison.

Les caractéristiques ioniques des organes végétatifs des génotypes étudiés (feuilles et racines) dépendent de la variété et du régime hydrique (irrigué ou sec), le stress hydrique a entraîné des modifications des teneurs en Na⁺, Cl⁻, K⁺ et Ca²⁺ en enregistrant des effets intervariétal, intravariétal (dans les feuilles et les racines de la même variété) et environnemental. Ces modifications se traduisent par l'accumulation des ions Na⁺ et Cl⁻ dans la plante en limitant donc l'absorption des cations indispensables tels que K⁺ et Ca²⁺.

Cependant les génotypes qui sont capables de limiter le plus efficacement le transport et l'accumulation de Na⁺ et Cl⁻ dans leurs feuilles sont les plus tolérantes au stress ; ce qui constitue un excellent critère de sélection variétal.

Ainsi l'évaluation de ses résultats nécessitera la conduite simultanée des tests en laboratoire et des expérimentations agronomiques.

Mots clés : Blé dur, stress hydrique, nutrition minérale.

1. Introduction

Les plantes sont des organismes autotrophes, qui satisfont leurs besoins nutritionnels à partir d'un environnement inorganique. Les plantes exigent le carbone, l'oxygène et l'hydrogène de l'atmosphère, ainsi que des éléments nutritifs prélevés dans le sol à l'aide du système racinaire. L'absorption des éléments nutritifs implique des interactions complexes entre le sol et les racines. La partie colloïdale du sol, comprenant des particules argileuses et de l'humus, présente une surface très spécifique, dotée de nombreuses charges essentiellement négatives. Les ions adsorbés sur ces surfaces colloïdales chargées constituent le principal réservoir de nutriments pour la plante [1].

Au niveau cellulaire, l'eau est nécessaire aux réactions chimiques et au maintien des structures cellulaires. Au

niveau de la plante entière, l'eau est le principal véhicule pour les substances qui transitent d'un organe à l'autre car elle achemine les éléments nutritifs vers les tissus et les organes. Un déficit en eau peut produire une carence par défaut d'apport de certains de ces éléments et affecte toutes les fonctions de la plante.

Les éléments absorbés interviennent tous dans la régulation de la pression osmotique pour maintenir une turgescence suffisante des cellules. Ils maintiennent également le pH des différents compartiments (hyaloplasme, sèves...). Ils entrent dans la composition des molécules organiques, principalement dans les enzymes et les pigments [2,3,4,5,6].

Osonubi *et al.* [1] ont montré, quand la sécheresse du sol augmente et que le potentiel hydrique des feuilles diminue ; la concentration en certains ions indispensables (Ca²⁺, K⁺, Mg²⁺..) diminue alors que d'autres ions spécifiques tels que Na⁺ et Cl⁻ s'accumulent dans le cytoplasme ou dans

l'apoplasme provoquant une toxicité ionique qui interfère avec les fonctions métaboliques de la plante [7].

L'accumulation des ions Na^+ dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que K^+ et Ca^{2+} . Il y aurait une compétition entre Na^+ et Ca^{2+} pour les mêmes sites de fixation apoplasmique. L'interaction entre les ions Na^+ et Ca^{2+} influe sur la croissance des racines des céréales [8].

Ce déséquilibre nutritionnel est une cause possible des réductions de croissance en présence de stress lorsque des ions essentiels comme K^+ , Ca^{2+} deviennent limitants [9]. Selon Ehret *et al.* [10], les céréales représentent les plantes les plus sensibles à l'insuffisance en Ca^{2+} .

La protection contre la toxicité des ions se fait par plusieurs mécanismes qui diffèrent selon la catégorie de la plante. Chez les plantes sensibles, les racines se chargent en Na^+ plus que les feuilles, donc le Na^+ est exclu des feuilles, ces plantes sont dites « exclure » vis-à-vis de Na^+ . A l'inverse les plantes tolérantes sont dites « inclure » car les feuilles sont plus chargées en Na^+ que les racines [11].

Plus intéressante ici est la variabilité intraspécifique que les plantes cultivées manifestent pour la tolérance aux stress. Elle permet d'envisager la sélection de génotypes résistants. Cette création variétale nécessite des tests suffisamment simples et rapides pour permettre un tri à grande échelle avant les essais de rendement au champ.

Cet article aborde certaines caractéristiques physiologiques de sensibilité au déficit hydrique de dix variétés de blé dur, en examinant l'effet variétal et environnemental sur la nutrition minérale de ces génotypes.

La liste des métabolites influencés par le stress hydrique, comme il est rapporté dans la littérature, est longue. On se limitera, dans notre cas, aux métabolites qui ont manifesté, chez les autres espèces, des variations importantes. Ainsi, nous allons examiner l'effet du déficit hydrique sur la teneur en ions indispensables (K^+ et Ca^{2+}), sur le taux d'accumulation de Na^+ et Cl^- et sur le rapport de sélectivité K^+/Na^+ .

2. Matériels et méthodes

Les variétés concernées par l'étude sont: Hedba, Razzak, Oued Zenati, Kyperounda, Simeto, Jenah Khetifa, Mrb5, Senator Capelli, Massara-1 et Waha.

Le tableau 1 montre les performances finales de ses variétés en termes de rendement en grain déterminées au champ.

Tableau 1 : Résumé des performances documentées au champ des dix génotypes utilisés.

L'expérimentation a été conduite sous serre à l'Institut National de Recherches Agronomiques, Settlat (INRA) des graines sont directement mises à germer au mit Décembre 2009 dans des pots en plastique contenant un mélange de sol et de sable. Le sol a été tamisé à 2 mm, stérilisé puis

mélangé avec du sable à raison de 2/3 sol et 1/3 sable. On a réalisé pour cette étude dix répétitions pour chaque variété,

Nom	Potentiel de rendement	Tolérance à la sécheresse
Hedba	Faible	faible
Oued Zenati	Faible	faible
Razzak	T Bonne	bonne
Simeto	Bonne	bonne
Kyperounda	Faible	bonne
Senator Capelli	Moyen	bonne
Jenah Khetifa	Faible	bonne
Mrb5	T bonne	bonne
Massara-1	T bonne	bonne
Waha	T bonne	Moyen

avec dix plantes par pot.

La contrainte hydrique est appliquée à des plantes au stade de montaison par un arrêt de l'irrigation, alors que les témoins sont irrigués régulièrement avec l'eau chaque fois qu'il s'est avéré nécessaire.

Les échantillonnages ont été effectués après trois semaines de l'application du stress ; on a remarqué une entrée anticipée en sénescence qui se manifeste plus fréquemment chez les feuilles âgées.

2.1. Dosage des éléments minéraux

L'effet du déficit hydrique sur le blé dur peut être aussi évalué par l'accumulation des ions minéraux au niveau des feuilles et des racines.

L'ICP, spectrométrie d'Emission Atomique couplée à un plasma induit ICP-AES, est une technique d'analyse permettant de doser les éléments minéraux (Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Cl^-).

Après séchage du matériel végétal à l'étuve à 60°C pendant 96 heures, on pèse 150 mg du broyat, ajouter 6 ml de HNO_3 concentré et laisser agir pendant 15 min à froid on ajoute par la suite 6 ml d'eau ultra pure, couvrir avec un verre de montre et mettre la préparation à chauffer à (60°C) pendant 30 min. Après refroidissement on ajuste à un volume de 30 ml en agitant et en fin on passe l'échantillon au spectromètre à visée radiale.

2.2. Analyse statistique

L'analyse de la variance ANOVA, est utilisée selon le modèle :

$Y = \text{variété} + \text{régime hydrique} + \text{Variété} \times \text{régime hydrique} + \text{erreur}$

La statistique utilisée pour comparer les valeurs observées est celle F de 'Fisher-Snedecor', qui mesure le

rapport de la variance interclasse (variance à l'intérieur d'un groupe) à la variance intraclasse (variance entre les groupes).

3. Résultats

L'analyse de la variance montre des différences significatives, hautement et très hautement significatives entre les variétés étudiées et le régime hydrique vis-à-vis la répartition ionique dans les feuilles et les racines (Tableau 2).

Tableau 2 : Analyse de la variance.

RH : régime hydrique, VAR : facteur variétal, VAR-RH : interaction variété x régime hydrique. *P ≤ 0,1, **P ≤ 0,05, ***P ≤ 0,001 : Respectivement significative, hautement significative et très hautement significative ; ns : non significative.

	Na ⁺	K ⁺ /Na ⁺	Cl ⁻	Ca ²⁺
RH	**	***	**	***
VAR	*	*	*	*
VAR-RH	***	***	***	Ns

3.1. La teneur en Na⁺

Les teneurs en Na⁺ des feuilles et des racines des variétés étudiées sont les plus faibles chez les témoins (entre 0,17 et 0,23 méq.g⁻¹ MS) (Figure 1).

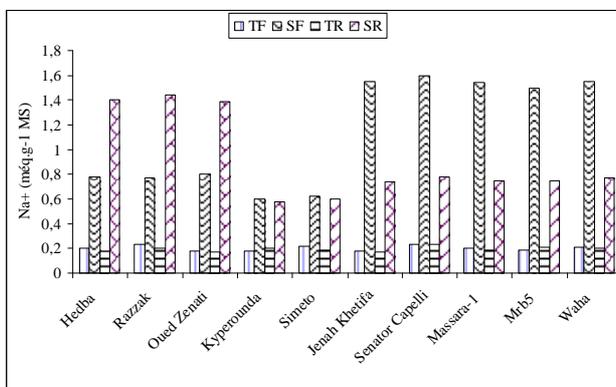


Figure 1 : Teneurs en Na⁺ des feuilles et des racines.

TF, SF, TR et SR sont respectivement : feuilles témoins, feuilles stressées, racines témoins et racines stressées.

Le taux d'accumulation de Na⁺ en réponse au stress hydrique révèle des différences hautement significatives entre les variétés, aussi bien pour les feuilles que pour les racines. Chez Razzak, Oued Zenati et Hedba ; les charges foliaire et racinaire en Na⁺ s'élèvent respectivement à 0,80 et 1,40 méq.g⁻¹ MS. Chez ces variétés l'accumulation de Na⁺ en stress est deux fois plus grande dans les racines que dans les feuilles.

Par contre pour les variétés Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha, la charge foliaire en Na⁺ est deux fois plus élevée que celle des racines, respectivement 1,55 et 0,77 méq.g⁻¹ MS.

Alors que pour Kyperounda et Simeto les teneurs sont comparables dans les racines et les feuilles (0,60 méq.g⁻¹ MS), tout comme chez les plantes témoins chez toutes les variétés.

3.2. La teneur en K⁺

Les résultats concernant l'effet du stress hydrique sur la teneur en potassium montrent des différences intervariétales très significatives dont on distingue deux groupes (Figure 2).

Le premier groupe composé de ; Hedba, Razzak, Oued Zenati, Kyperounda et Simeto ; pour ces géotypes ce sont les témoins qui présentent les teneurs les plus élevées dont les feuilles sont 4 fois plus chargées en potassium que les racines. Alors que l'effet du stress hydrique est plus marqué dans les feuilles que dans les racines provoquant une diminution de la teneur en cet ion qui est respectivement de l'ordre de 66% et 15%.

Le second groupe comprend : Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha, chez ces variétés l'effet de la contrainte hydrique enregistre des différences intravariétales très hautement significatives, cependant les feuilles stressées sont 3 fois plus chargées en potassium que les témoins (1,42 et 0,51) l'équivalent d'une augmentation de l'ordre de 64%. Par contre dans les racines le stress hydrique provoque une chute du taux de l'accumulation du potassium (de l'ordre de 40% contre 15% chez les géotypes du premier groupe).

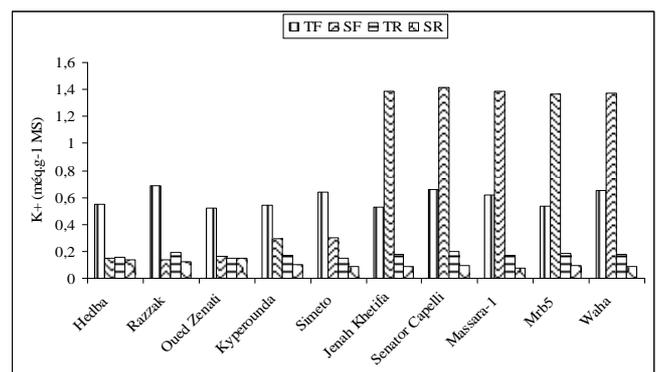


Figure 2 : Teneurs en K⁺ des feuilles et des racines.

TF, SF, TR et SR sont respectivement : feuilles témoins, feuilles stressées, racines témoins et racines stressées.

3.3. Rapport de sélectivité K⁺/Na⁺

Les résultats obtenus montrent que les témoins présentent un rapport de sélectivité K⁺/Na⁺ plus élevé dans les feuilles que dans les racines, respectivement 3 et 0,9. Dans les feuilles ce rapport est supérieur à 1, ce qui signifie

que la concentration cytoplasmique de K^+ est supérieure a celle de Na^+ .

Suite à la contrainte hydrique le rapport de sélectivité K^+/Na^+ a diminué dans les feuilles et dans les racines de tous les génotypes.

L'analyse de la variance montre dans les racines une absence d'effet variétal significatif, alors que dans les feuilles il y a un effet hautement significatif du génotype : Hedba, Razzak et Oued Zenati enregistrent la valeur la plus basse du rapport K^+/Na^+ (0,2), tandis que Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha enregistrent la valeur la plus élevée (0,9), (Figure 3).

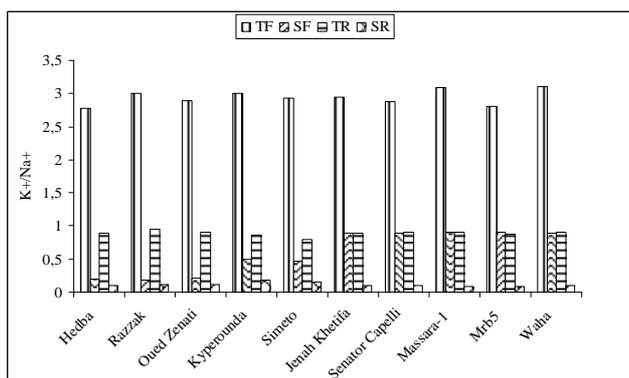


Figure 3 : Rapport de sélectivité K^+/Na^+ dans les feuilles et les racines.

TF, SF, TR et SR sont respectivement : feuilles témoins, feuilles stressées, racines témoins et racines stressées.

La valeur du rapport K^+/Na^+ a été plus élevée dans les feuilles que dans les racines aussi bien pour les témoins que pour les stressées; ce qui montre que la sélectivité dans les feuilles est en faveur du potassium.

Cependant il semble que K^+ s'accumule davantage dans les feuilles des plantes non stressées.

3.4. La teneur en Cl

Les concentrations foliaires et racinaires en Cl^- des témoins sont faibles et comparables ($0,17 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$).

Le stress hydrique charge clairement ces organes en Cl^- avec une variation génétique; chez Hedba, Razzak et Oued Zenati les racines accumulent plus le chlorure que les feuilles (respectivement au voisinage de $1,30$ et $0,65 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$). Contrairement aux génotypes Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha chez lesquels la concentration foliaire en Cl^- est deux fois supérieure à celle des racines (respectivement $1,55$ et $0,8 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$).

La concentration foliaire en Cl^- est deux fois supérieure à celle des racines (respectivement $1,55$ et $0,8 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$). La même allure se retrouve chez Kyperounda et Simeto mais les teneurs sont plus faibles, $0,61$ et $0,3 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$ respectivement pour les feuilles et les racines, (Figure 4).

L'évolution des teneurs en Cl^- est comparables à celles de Na^+ aussi bien dans les feuilles que dans les racines.

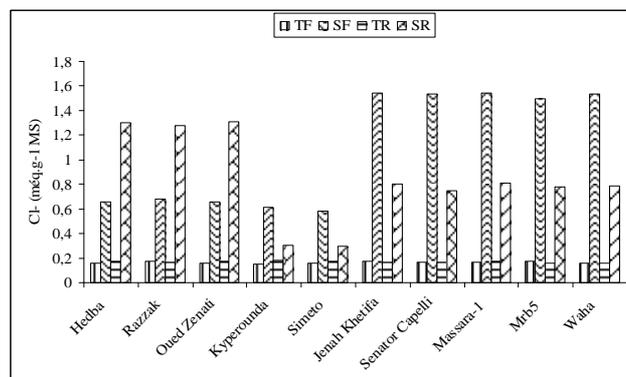


Figure 4 : Teneurs en Cl^- des feuilles et des racines.

TF, SF, TR et SR sont respectivement : feuilles témoins, feuilles stressées, racines témoins et racines stressées

3.5. La teneur en Ca^{2+}

En absence de stress hydrique les teneurs foliaires et racinaires en Ca^{2+} sont respectivement de $0,45$ et $0,74 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$. La charge des racines en Ca^{2+} est supérieure à celle des feuilles mais les différences s'estompent sous l'effet de stress hydrique, en enregistrant la même concentration racinaire de Ca^{2+} ($0,26 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$). Alors que au niveau des feuilles la contrainte hydrique engendre une différence intervariétale; chez Hedba, Razzak et Oued Zenati la teneur en Ca^{2+} passe à $0,2 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$, l'équivalent d'une chute de 50% par rapport au témoin. Chez Kyperounda et Simeto les charges foliaires atteignent $0,34 \text{ m}\acute{e}\text{q}\cdot\text{g}^{-1} \text{ MS}$ donc une chute de 23%, alors que chez Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha le stress hydrique provoque une diminution discrète des teneurs en cation (6%), (Figure 5).

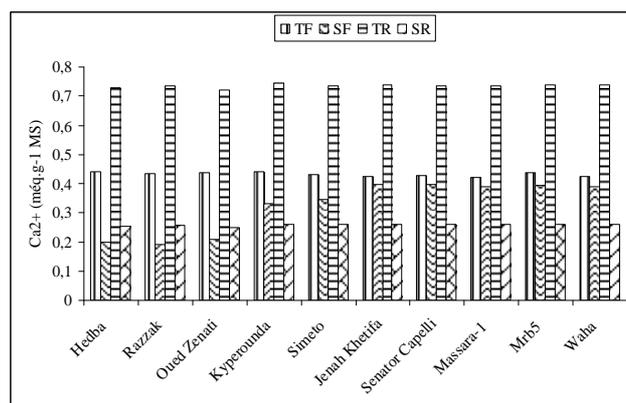


Figure 5 : Teneurs en Ca^{2+} des feuilles et des racines.

TF, SF, TR et SR sont respectivement : feuilles témoins, feuilles stressées, racines témoins et racines stressées

4. Discussion

Les variétés étudiées présentent une diversité du comportement vis-à-vis de la contrainte hydrique ainsi que des différences de sensibilité entre les organes d'absorption et les organes photosynthétiques (racines et feuilles), ce qui confirme les résultats trouvés par Brugnoli et Björkman [12] et Bernstein *et al.* [13].

Le déficit hydrique restreint l'alimentation des céréales en éléments nutritifs essentiels, les géotypes stressés accumulent Na^+ et Cl^- dans leurs organes (feuilles et racines) en limitant fortement l'approvisionnement en K^+ et Ca^{2+} .

Deux comportements opposés traduisent un paradoxe apparent :

Le premier, une diminution de l'accumulation de Na^+ et Cl^- dans les parties aériennes par rapport aux racines, maintenant ainsi ces ions à des niveaux relativement bas dans les tissus photosynthétiques. C'est le cas des variétés Hedba, Razzak et Oued Zenati qui paraissent a priori les mieux armées pour protéger leur appareil photosynthétique, lequel supporte moins l'agression du stress hydrique.

Pourtant les géotypes incapables de transporter facilement Na^+ et Cl^- dans leurs feuilles sont nettement plus sensibles que les autres, car leur inaptitude à exporter ces ions est probablement moins un caractère protecteur que le reflet d'une déficience des systèmes de compartimentation cellulaire [14]. En effet, ces variétés sont incapables de débarrasser le cytoplasme de Na^+ et Cl^- ce qui a pour conséquence que ces ions sont facilement transportés dans le phloème [14, 15]. Ils sont donc continuellement ramenés vers le bas de la plante (racines), ce qui se traduit par le comportement classique d'exclusion qui est peut-être l'une des causes profondes de leur sensibilité au niveau cellulaire. Le transport continu de Na^+ et de Cl^- vers le bas de la plante traduit le comportement d'exclusion, on parle de variétés « exclusives = excluders ».

La seconde catégorie de géotypes, cas de Jenah Khetifa, Senator Capelli, Massara-1, Mrb5 et Waha a l'aptitude d'accumuler de grandes quantités de Na^+ et Cl^- dans les feuilles. Il semble que ce comportement résulte d'une bonne compartimentation cellulaire de ces ions, ce qui explique la tolérance à l'accumulation foliaire, et aussi la faible conduction de ces ions dans le phloème [16], ce sont des variétés « inclusives = includer ». Mais ce comportement suppose évidemment un contrôle de la quantité de ces ions accumulés dans les feuilles, qui ne doivent pas perturber l'équilibre osmotique [16].

Quand à l'utilisation du K^+ dans la sélectivité ionique : à l'interface racine/sol, le déficit hydrique peut limiter l'approvisionnement de la plante en macroéléments essentiels tels que K^+ . L'une des composantes nutritionnelles est l'efficacité avec laquelle l'élément nutritif absorbé est utilisé pour les besoins de la croissance. Là aussi, une grande variabilité se manifeste au sein des

variétés permettant d'envisager une sélection pour l'efficacité nutritionnelle [17]. L'efficacité d'utilisation de K^+ est définie par Makmur *et al.* [18] comme la quantité de biomasse produite par unité de K^+ absorbé.

Aux faibles doses de K^+ (5 à 100 μM), des différences nettes dans la croissance s'observent très précocement entre variétés de blé dur. Une corrélation positive existe entre la croissance, la vitesse d'absorption de K^+ et son efficacité d'utilisation [18]. Des résultats similaires sont obtenus chez l'avoine [19].

Cependant ; nos résultats montrent que le stress hydrique a provoqué une diminution du rapport de sélectivité K^+/Na^+ dans les feuilles et dans les racines de tous les géotypes.

Le rapport K^+/Na^+ a été plus élevé dans les feuilles que dans les racines; ce qui montre que la sélectivité dans les feuilles est en faveur du potassium. Na^+ déplace Ca^{2+} du plasmalemmes des cellules racinaires ce qui entraîne l'augmentation de la perméabilité de la membrane et provoque un efflux du K^+ et une altération du rapport de sélectivité K^+/Na^+ [20]. La sélectivité K^+/Na^+ des feuilles apparaît comme un mécanisme de tolérance au stress et on peut la tenir comme un critère de sélection variétale [21].

Généralement les teneurs en Na^+ et Cl^- sont positivement corrélées entre elles et négativement corrélées avec la teneur en Ca^{2+} , c'est à dire que les organes qui présentent des accumulations en Na^+ et Cl^- enregistrent des diminutions de la charge en Ca^{2+} et inversement. Nos résultats montrent aussi un effet intervariétal significatif vis à vis la teneur foliaire en Ca^{2+} , donc on peut se permettre d'utiliser ce paramètre comme un outil de sélection.

Ce travail met en évidence l'effet du stress hydrique sur l'absorption et le transport de certains éléments nutritifs indispensables à la croissance de la plante en général et du blé dur en particulier. Deux groupes ont été distingués : le premier représenté par les géotypes « includers » de Na^+ et Cl^- qui ont en général des feuilles plus chargées en ces ions que les racines lorsqu'elles sont cultivées en situation de stress hydrique. C'est une stratégie adoptée afin de tolérer les conditions défavorables [11,22]. Inversement, dans le deuxième groupe les variétés sont dites exclusives de Na^+ et Cl^- traduisant leur sensibilité au déficit hydrique par l'accumulation de ces ions dans leurs racines mais leur exclusion des feuilles [11,22].

5. Conclusion

En comparant les résultats obtenus, il apparaît que les paramètres mesurés peuvent être sujets à des rapports entre eux et de ce fait constituer des outils de compréhension globale sur l'une des manières dont les variétés réagissent face au stress hydrique. De surcroît, la relation entre les différents taux d'accumulation des ions minéraux permet de sélectionner les variétés tolérantes et/ou résistantes sur la

base d'une stratégie adoptée dans le cadre d'un programme d'amélioration des plantes.

En zones arides et semi-arides, lorsque la sécheresse s'installe d'une manière intense et assez tôt, il devient difficile de l'éviter par l'emploi des variétés précoces et, à moins de disposer de la possibilité d'irriguer, le choix de cultivars tolérants face à cette contrainte revêt alors un intérêt primordial.

References

- [1] O. Osonubi, R. Oren, K.S. Werk et E.D. Schulze, Performance of two *Picea abies* (L) karst. Stands of different stages of decline. Xylem sap concentrations of magnesium, calcium, potassium and nitrogen. *J. Oecologia*. 77 (1988) 1-6.
- [2] S.R. Grattan et C.M. Grieve, Mineral nutrient acquisition and response by plant grown in saline environment. (ed), Handbook of plant and crop stress, New York, NY, 1993, 123-171.
- [3] S.R. Grattan et C.M. Grieve, Salinity-mineral relations in horticultural crops. *J. Sci. Hortic*. 78 (1999) 127-157.
- [4] M. Hamza, Action de différents régimes d'apport du chlorure de sodium sur la physiologie de deux légumineuses : *Phaseolus vulgaris* (sensible) et *Hedysarum carnosum* (tolérante). Relations hydriques et relations ioniques. *J. Physiol. Vég* (1980).
- [5] R. Belkhdja, Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.). Master of Science Thesis. Instituto Agronomico Mediterraneo de Zaragoza, Spain (1993).
- [6] G. Ben-Hayyim, Y. Vaadia et B.G. Williams, Aspects of salt tolerance in a NaCl selected stable cell line of *Citrus sinensis*. *J. Physiol. Plant*. 77 (1989) 332-340.
- [7] J. Levitt (Eds), Response of plant to environmental stresses. Vol II, water radiation, salt and other stresses, New York: Academic Press, 1980, 365-406.
- [8] H. Greenway et R. Munns, Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *J. Ann. Rev. Plant Physiol*. 31 (1980) 149-190.
- [9] A. Soltani. Analyse des effets de NaCl et de la source d'azote sur la nutrition minérale de l'orge. Thèse de Doctorat d'État. Tunis : Faculté des Sciences de Tunis, 1988, 322.
- [10] D.L. Ehret, R.E. Radmann, B.I. Harvery et A. Cipywnyk, Salinity induced calcium deficiencies in wheat and barley. *J. Plant Soil* 128 (1990) 143-151.
- [11] F. Slama. Colloque sur les végétaux en milieu aride, Jerba (Tunisie), 8-10 septembre 1986. Tunis : Agence de coopération culturelle et technique, 1986, 460-473.
- [12] E. Brugnoli et O. Björkman, Growth of cotton under continuous salinity stress : Influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. *J. Planta*, 187 (1992) 335-347.
- [13] N. Bernstein, A. Läuchli et W.K. Silk, Kinematics and dynamics of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) leaf development at various Na/Ca salinities. I. Elongation and growth. *J. Plant Physiol*, 103 (1993) 1107-1114.
- [14] F. Slama. Effet du chlorure de sodium sur la croissance et la nutrition minérale : étude comparative de 6 espèces cultivées. Thèse Doct. Etat Univ. Tunis, 1982, 214.
- [15] H. Lessani et H. Marschner, Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various trop species. *J. Plant Physiol*, 5 (1978) 27-37.
- [16] D.W. Rush et E. Epstein, Comparative studies on sodium, potassium and chloride of a wild halophytic and a domestic salt-sensitive tomato species. *J. Plant Physiol*, 68 (1981) 1308-1313.
- [17] M.Y. Siddiqi, A.D.M. Glass, A.I. Hsiao et A.N.K. Minjas, Genetic differences among wild oat lines in potassium uptake and growth in relation to potassium supply. *Plant Soil* ; 99 (1989) 93-105.
- [18] A. Makmur, G.C. Gerloff et W.H. Gabelman, Physiology and inheritance of efficiency in K' utilization in tomatoes grown under K' stress. *J. Am Hort Sci* ; 103 (1998) 545-549.
- [19] E. Zid, Tests de sélection précoce pour la résistance des plantes aux stress. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides.. Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris, (1991) 91-108.
- [20] G.R. Cramer, G.J. Alberico et C. Schmidt, Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids. *J. Aust Plant Physiol*, 21 (1994) 675-692.
- [21] R.G. Wyn Jones et J. Gorham, Use of physiological traits in breeding for salinity tolerance. Dans : *Drought Resistance in Cereals*, Baker F.W.G. (ed.). CAB International, Wallingford. Wallingford, 1998.
- [22] T.J. Flowers, M.A. Hajibaghieri et A.R. Yeo, Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions : Evidence for the Oertli hypothesis. *J. Plant Cell Environ*, 14 (1991) 319-325.