



Réponse à la salinité de quelques paramètres physiologiques et biochimiques du Blé (*Triticum aestivum* L.) au stade montaison. Physiological and Biochemical Responses to Salt Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.) at the elongation stage.

M. Ouhaddach*¹, H. ElYacoubi¹, A. Douaik², D. Hmouni¹, A. Rochdi¹.

1: Laboratoire d'AgroPhysiologie, Biotechnologies, Environnement & Qualité ;

Equipe d'Agrophysiologie & PhytoBiotechnologie ; Université. Ibn Tofail ; Faculté des Sciences ; Kénitra ; Maroc.

2: Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat, Maroc.

Received 21 Nov 2015, Revised 16 Jun 2016, Accepted 22 Jun 2016

*Corresponding author. E-mail: moussaouhaddach@gmail.com ; Phone: +212629257037

Résumé

Dans cette étude, nous examinons la variation de certains paramètres physiologiques et biochimiques sous l'effet de stress salin appliqué au stade 4 feuilles jusqu'au stade de montaison chez deux variétés (Achtar et Salama) de blé (*Triticum aestivum* L.). Le stress salin a provoqué une accumulation de proline, de sucres solubles et de chlorophylle « a », une augmentation du contenu en Na⁺ (feuilles et racines), une diminution de K⁺/Na⁺ (feuilles et racines) et une diminution des niveaux de K⁺ dans les racines, et des niveaux de Ca²⁺ dans les feuilles, chez les deux variétés de blé. La salinité a également entraîné une diminution de la teneur en eau, des teneurs en chlorophylle « b » et « t », de la biomasse, de la surface foliaire, de la surface foliaire spécifique, de la hauteur et du nombre de feuilles chez les deux variétés. Tous les paramètres physiologiques et biochimiques abordés dans cette étude ont montré une assez grande variabilité des réponses à la salinité chez les deux variétés de blé au stade de montaison.

Mots clé : Blé, salinité, K⁺, Na⁺, K⁺/Na⁺, Ca²⁺, chlorophylle, proline, sucres solubles.

Abstract

In this study, we examine the variation of certain physiological and biochemical parameters under the influence of saline stress applied at the beginning of the tallage stadium up to the montaison stadium of two wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties (Ashtar and Salama). Salt stress caused accumulation of proline, soluble sugars and chlorophyll « a », an increase in Na⁺ content (leaf and root), a decrease in K⁺/Na⁺ (leaves and roots) and a decrease in levels of K⁺, in the roots, and a decrease in levels of Ca²⁺, in the leaves, of the two varieties of wheat. Salinity also resulted in a decrease in the water content, chlorophyll « b » and « t », the biomass, leaf area and specific leaf area, height and the number of sheets in both varieties. Physiological and biochemical parameters addressed in this study showed a fairly high variability of responses to salinity in both varieties of wheat.

Keywords: wheat, Salinity, K⁺, Na⁺, K⁺/Na⁺, Ca²⁺, chlorophyll, proline, soluble sugars.

Liste des abréviations : NF : Le Nombre de feuilles, SF : La Surface foliaire, SFS : Surface foliaire spécifique, MF : masse fraîche, MS : masse sèche, L : longueur, I : largeur moyenne, TRE : La Teneur relative en eau, TE : teneur en eau, PF : poids frais, PS : poids sec, PT : poids à pleine turgescence, ED : eau distillé, DO : Densité optique, ISM : L'indice de stabilité membranaire des feuilles, HP : hauteur des plantes, NF : nombre des feuilles, SST : sucres solubles totaux, PA : partie aérienne, PR : partie racinaire, PF : partie foliaire, F : feuille, R : Racine

Introduction

L'irrigation présente un risque de salinisation des sols. Elle a pour principale conséquence la baisse de la fertilité et la perte de nombreux sols [1]. Les écosystèmes arides et semi arides constituent environ 2/3 de la surface du globe terrestre [2]. Le Maroc a également un climat semi-aride caractérisé par des précipitations irrégulières dans le temps et dans l'espace, ce qui est à l'origine des variations de la production [3]. Dans ces écosystèmes, marqués par des sécheresses fréquentes, la salinisation des sols se manifeste aussi comme l'un des principaux facteurs limitant la croissance et le développement des plantes, tant pour l'agriculture pluviale que pour celle à irrigation de complément [4]. Au Maroc, les superficies emblavées en céréales stagnent autour de 5 millions d'ha, soit près de 60% de la Surface Agricole Utile [5]. Le blé tendre demeure la deuxième céréale la plus cultivée au pays avec une superficie équivalente à 37,7% de la superficie céréalière [6].

Le blé tendre est économiquement l'espèce céréalière la plus importante qui s'est adaptée à des conditions naturelles très variées ; [7] observent une variabilité de la tolérance à la salinité au sein de 5000 accessions de blé. Le blé tendre hexaploïde apparaît généralement plus tolérant au sel que le blé dur tétraploïde [8, 9].

Ce travail a pour objectif de comparer le comportement de deux variétés de blé tendre (achtar et salama) sous stress salin en se basant sur la production de la biomasse et certains paramètres physiologiques et biochimiques au stade de montaison.

1. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Les expérimentations sont menées sur deux variétés Salama et Achtar de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) répertoriées au catalogue de la SONACOS (Société Nationale de Commercialisation de Semences; Maroc). Les caractéristiques des variétés, cultivées en automne au Maroc, étudiées sont, pour Achtar : Obtenteur: INRA Maroc (1988) ; Zone d'adaptation: large ; Précocité à l'épiaison: précoce ; et pour Salama : Obtenteur: Florimond Desprez-France (2004) ; Zone d'adaptation: large ; Précocité à l'épiaison: demi-précoce.

2.2. Mise en place du dispositif expérimental

Après désinfection à l'hypochlorite de sodium (10%) pendant 10 minutes et rinçage à l'eau distillée, les graines des deux variétés de blé tendre sont mises à germer dans des boîtes de Pétri. Les semences pré-germées (âgées d'une semaine) sont repiquées dans des pots (4 litres) dont le fond a été percé puis tapissé par du gravier (1/10 du volume) ensuite rempli par un mélange de sol sableux de la forêt Maamora et de la tourbe à des proportions respectives de 4V/1V. Les pots, contenant chacun 6 plantes, ont été disposés de façon aléatoire sous un tunnel en plastique avec des températures comprises entre 20 °C la nuit et 34 °C le jour. L'irrigation a été effectuée deux fois par semaine jusqu'au stade quatre feuilles, avec une solution nutritive de Hoagland et Arnon [10].

Une semaine après le repiquage, à partir du stade 4 feuilles (stade tallage), 4 traitements salins (0, 50, 75 et 100 mM NaCl) à 6 répétitions ou pots, contenant chacun 6 plantes, ont été appliqués pour chaque variété. L'irrigation a été appliquée trois fois par semaine, avec le premier apport réalisé avec 800 ml/pot de la solution nutritive avec ou sans sel. Après drainage, la masse de trois pots a été pesée pour chaque niveau de stress. L'arrosage de compensation des pertes d'évapotranspiration a été effectué par les différentes solutions jusqu'à l'humidité à la capacité au champ. Parallèlement et en vue d'éviter l'effet cumulatif de l'apport du sel dans le substrat, un lessivage à l'eau de forage (CE : 0,46 mS/Cm ; pH : 7,5) a été pratiqué chaque fin de semaine, suivi par le rétablissement du niveau de stress salin par ajout de 1000 ml/pot de la solution nutritive avec ou sans sel. Le traitement a été appliqué jusqu'au stade élancement de la tige (indice 37 selon l'échelle de Zadoks), et à la récolte, les plantes sont âgées de 5 semaines, dont les 3 dernières semaines sous stress.

2.3. Paramètres étudiés

La Hauteur des plantes exprimée en cm, a été mesurée chaque semaine par la longueur du maître-brin à partir du niveau du sol à la pointe de la plus longue des feuilles.

Le Nombre de feuilles (NF) est compté hebdomadairement jusqu'à la fin de l'expérimentation.

La Surface foliaire (SF), exprimée en cm^2 , est définie comme le produit de la longueur (L en cm) par la largeur moyenne (l en cm) de la partie médiane des feuilles et par un facteur de correction calibré pour les feuilles d'après [11]. La Surface foliaire spécifique (SFS) est estimée par le rapport de la surface foliaire à la masse sèche des feuilles ($\text{SFS} = \text{Surface foliaire} / \text{Masse sèche des feuilles}$).

La biomasse fraîche et sèche de la partie aérienne et racinaire a été mesurée à la fin de l'essai. Cette Biomasse déterminée par type d'organe, est mesurée par la masse fraîche (MF), puis sèche (MS) après séchage dans une étuve à ventilation à 75°C pendant 48 heures. La masse totale des plantes a été alors calculée par simple addition des masses des deux organes.

Les analyses portant sur les paramètres physiologiques et biochimiques ont été réalisées à la fin de l'essai à partir de l'avant dernière feuille en pleine expansion pour la teneur en eau, la proline, les sucres solubles ainsi que pour le dosage des cations Na^+ , K^+ , Ca^{2+} .

La Teneur relative en eau (TRE) est déterminée par la méthode décrite par [12]. Les feuilles sont coupées à la base du limbe, pesées immédiatement pour obtenir le poids frais (PF), puis aussitôt mises dans des tubes à essai remplis d'eau distillée refermer par papier aluminium afin de maintenir une humidité relative saturante et placés à l'obscurité dans un endroit frais. Après 24h, les feuilles sont retirées, passées dans un papier buvard pour absorber l'eau de la surface, pesées de nouveau pour obtenir le poids à pleine turgescence (PT). Les échantillons sont ensuite mis à l'étuve à 80°C pendant 48h et pesés pour avoir le poids sec (PS). La teneur relative en eau est calculée par la formule de suivante: $\text{TRE} (\%) = [100. (\text{PF}-\text{PS}) / (\text{PT}-\text{PS})]$.

La Teneur en chlorophylle : L'extraction a été réalisée à partir de 0,1g de la matière fraîche foliaire (les tiers médians des plus jeunes feuilles) finement broyée au mortier à froid en présence de quelques milligrammes de sable et une pincée de carbonate de magnésium et de sulfate de sodium anhydre. Le broyat obtenu est additionné de 5 ml d'acétone pure et le surnageant est filtré dans une fiole jaugée de 25 ml. L'opération d'extraction à l'acétone est renouvelée sur le résidu restant dans le mortier jusqu'à ce que le matériel végétal apparaisse dépourvu de toutes traces de pigments. Le filtrat est recueilli dans la fiole de filtration et le volume est complété avec l'acétone jusqu'au trait de jauge. Un échantillon (8ml de l'extrait à l'acétone + 2ml de l'ED) est préparé parallèlement à la préparation d'un témoin de référence (80% d'acétone). La DO est alors mesurée à 645 et 663 nm à l'aide d'un spectrophotomètre Selecta. Les teneurs en chlorophylles sont calculées à l'aide des équations de [13].

Chlorophylle a (mg/l) = $12,7 \times \text{DO}_{663} - 2,63 \times \text{DO}_{645}$

Chlorophylle b (mg/l) = $22,9 \times \text{DO}_{645} - 4,68 \times \text{DO}_{663}$

Chlorophylle totale (mg/l) = $(20,2 \times \text{DO}_{645}) + (8,02 \times \text{DO}_{663})$

L'indice de stabilité membranaire des feuilles (ISM) est déterminé selon la méthode de [14]. Des disques foliaires (1cm^2 de surface) ont été découpées médiane de l'avant dernière feuille grâce à un emporte-pièce, puis lavés soigneusement à l'eau courante et ensuite à l'eau distillée pour éliminer la contamination de surface, avant d'être placés dans des flacons bouchés remplies de 10 ml d'eau bidistillée. Les échantillons ont été incubés à la température ambiante (25°C) sur un agitateur (100 rpm) pendant 24 heures. Après cela, la conductivité électrique (CE) a été enregistrée CE_1 . Par la suite, les mêmes échantillons ont été placés à l'autoclave à 120°C pendant 20 minutes et une deuxième lecture (C_2) a été alors prise après refroidissement de la solution à la température ambiante. L'indice de stabilité membranaire a été calculé par la formule de [15]: $\text{ISM} (\%) = [(\text{C}_1 / \text{C}_2)] \times 100$

Dosage de solutés dans les feuille et les racines: L'extraction de solutés a été réalisée sur 0,5g de matière fraîche, prélevé de l'avant dernière feuille. Les échantillons sont mis en tubes à essai et malaxés en présence de 5 ml d'éthanol à 95%. Après une nuit de macération, le mélange est mis à chauffer au bain marie (95°C) jusqu'à

l'évaporation totale de l'éthanol. Le résidu obtenu est alors solubilisé dans 25 ml d'eau distillée et les tubes sont vigoureusement agités à l'aide d'un vortex. Le surnageant qui en résulte est l'extrait végétal qui sert à doser les solutés organiques et les solutés minéraux extractibles par cette méthode.

* **Les sucres solubles** sont dosés selon [16]. 1ml de réactif au phénol (5% dans de l'eau distillée) et 1ml d'extrait végétal ou de la gamme de glucose sont homogénéisés dans un tube à essai, puis 5ml d'acide sulfurique concentré est ajouté en un seul jet. L'ensemble est agité rapidement au vortex puis les tubes sont placés au bain marie à 100°C pendant 5 min. Après un repos de 30 min, l'absorbance est mesurée à 492 nm.

* **La proline** est dosée selon [17]. 1 ml de réactif à la ninhydrine (1g de ninhydrine dans 24 ml d'acide acétique et 16 ml d'acide orthophosphorique) et 1ml de l'extrait végétal ou de la gamme de proline sont homogénéisés dans un tube à essai, puis 1ml d'acide acétique glacial est ajouté et l'ensemble est agité au vortex. Les tubes sont fermés et placés dans un bain marie à 100°C pendant 60 minutes jusqu'au virage au rose. Les tubes sont alors refroidis par trempage dans de la glace fondante pendant 5min, puis 5ml du toluène sont ajoutés et l'ensemble est agité au vortex. Après un repos de 30 minutes, l'absorbance est mesurée à 528nm.

* **Les Cations Na⁺, K⁺, Ca²⁺** sont quantifiés sur l'extrait végétal à l'aide d'un photomètre à flamme Jenwy et la teneur est exprimée en mg/g MS. La sélectivité du potassium vis-à-vis du sodium est calculée sur la base des rapports K⁺/Na⁺ et K⁺/(K⁺ + Na⁺).

2. Analyse statistique

Afin de mettre en évidence l'effet des différents facteurs ainsi que leurs éventuelles interactions sur les différents paramètres physiologiques et biochimiques, une analyse de la variance à deux critères de classification (variété et salinité) a été réalisée [18]. Le dispositif est en blocs aléatoires complets avec un essai factoriel (combinaison des 2 variétés aux 4 niveaux de salinité) avec 6 répétitions. Les données ont été soumises à l'analyse de la variance et les effets révélés significatifs ont été alors soumis à des comparaisons multiples de moyennes par le test de Tukey. Le logiciel SAS a été utilisé pour réaliser toutes les analyses statistiques.

3. Résultats et Discussion

4.1. Effet de NaCl sur les paramètres de croissance

Les valeurs notées pour la hauteur des plantes (HP) sont plus faibles chez Achar que chez Salama. En outre, la hauteur de la végétation est réduite par la salinité chez les deux variétés (Fig.1). Cette réduction est accentuée par l'augmentation de la concentration de NaCl. En effet, l'analyse de la variance pour HP montre une différence très hautement significative pour les effets de la salinité, de la variété et de la durée et hautement significative pour l'interaction salinité*variété*durée. Le classement des moyennes de la variable HP montre trois groupes distincts pour la salinité ($\{0\} > \{50\} > \{75 \text{ et } 100\}$ mM NaCl) et deux groupes pour l'effet de la variété (Salama > Achar).

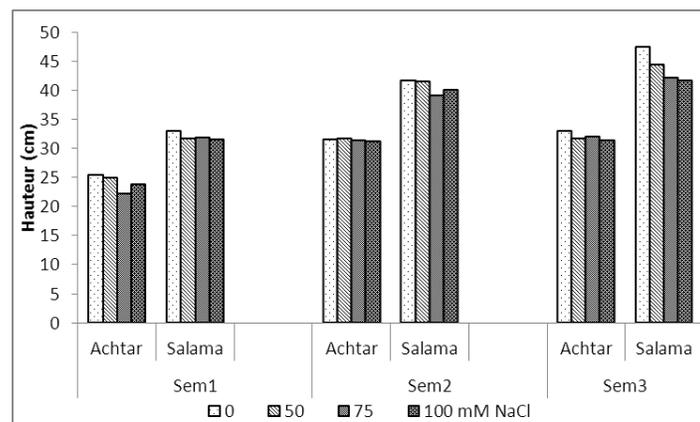


Figure 1: Evolution de la hauteur des plantes en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama de blé tendre au stade montaison.

Le nombre des feuilles (NF) par plante ‘l’ensemble des thalles issus de la même semence’ ne varie pas distinctement sous l’effet de la salinité. En effet, Achar et Slama présentent le même nombre de feuilles pendant la 1^{ère} et la 3^{ème} semaine (Fig.2). Salama ne diffère de Achar que pendant la 2^{ème} semaine. Cette différence, observée aussi en absence de sel ; peut-être un caractère adaptatif chez Salama qui accélérerait sa croissance pour la dilution du sel. La différence n’est plus notable lorsqu’elle atteint le stade montaison. L’analyse de la variance pour NF montre une différence très hautement significative pour les effets de la durée et de la variété mais non significative ni pour la salinité ni pour l’interaction salinité*variété*durée. Le classement des moyennes de la variable NF montre également deux groupes pour l’effet de la variété (Salama > Achar).

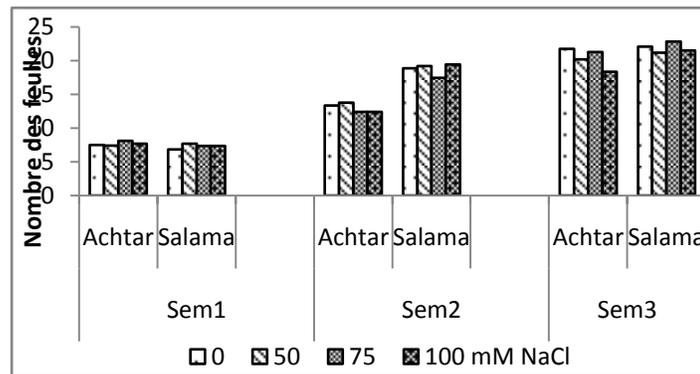


Figure 2: Evolution du nombre de feuilles par plante en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama de blé tendre au stade montaison.

L’augmentation de la concentration en NaCl dans la solution d’arrosage provoque la réduction de la surface foliaire (Fig.3) et de la surface foliaire spécifique (Fig.4) chez les deux variétés du blé. Cependant, les pourcentages de réduction diffèrent entre les deux variétés. En effet, pour la SF, les réductions sont plus drastiques pour Achar que pour Salama surtout dans les concentrations élevées (75 et 100 mM NaCl). Toutefois, pour le paramètre SFS, c’est la variété Salama qui est relativement plus affectée. L’analyse de la variance pour la variable SF montre une différence significative pour la salinité à 0,1% et la variété à 1% ainsi que pour l’interaction salinité*variété à 0,1%. Cependant, pour la variable SFS, l’analyse statistique montre une différence très hautement significative pour l’effet de la variété, hautement significative pour l’effet de la salinité et significative pour l’interaction salinité*variété.

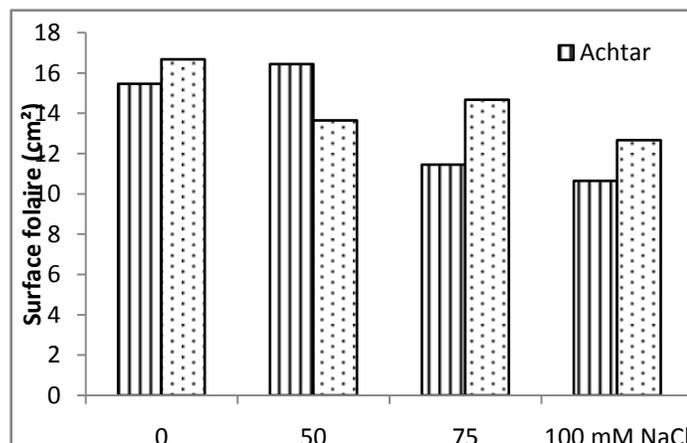


Figure 3: Evolution de la surface foliaire (SF) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama de blé tendre au stade montaison.

Le classement des moyennes pour les deux variables SF et SFS, distingue deux groupes pour l'effet de la variété (Salama > Achar) mais quant à l'effet de la salinité, il montre quatre groupes ($\{0\} > \{50\} > \{75\} > \{100\}$ mM NaCl) pour la variable SF et trois groupes ($\{0\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{100\}$ mM NaCl) pour la variable SFS.

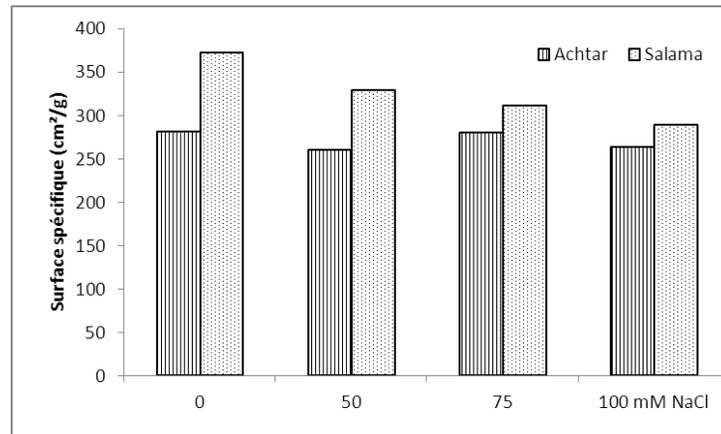


Figure 4: Evolution de la surface foliaire spécifique (SFS) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama de blé tendre au stade montaison.

La salinité diminue les masses des matières fraîche (MF) et sèche (MS), aérienne (Fig.5) et racinaire (Fig.6), chez Achar et Salama. La réduction s'accroît avec l'augmentation de la concentration saline. D'autre part, seule la biomasse fraîche (aérienne et racinaire) diffère entre les variétés et les résultats enregistrés pour Achar sont plus élevés que pour Salama. Cependant, la réduction est relativement plus notable chez Achar que chez Salama pour la MF notamment à 75mM NaCl. Les résultats de la biomasse sèche ne diffèrent pas entre les variétés. Cependant, à 100 mM NaCl par exemple, la biomasse sèche de la partie aérienne a été réduite de 27% et 24%, alors que la biomasse sèche des racines a été diminuée de 74% et 46% respectivement chez Achar et Salama.

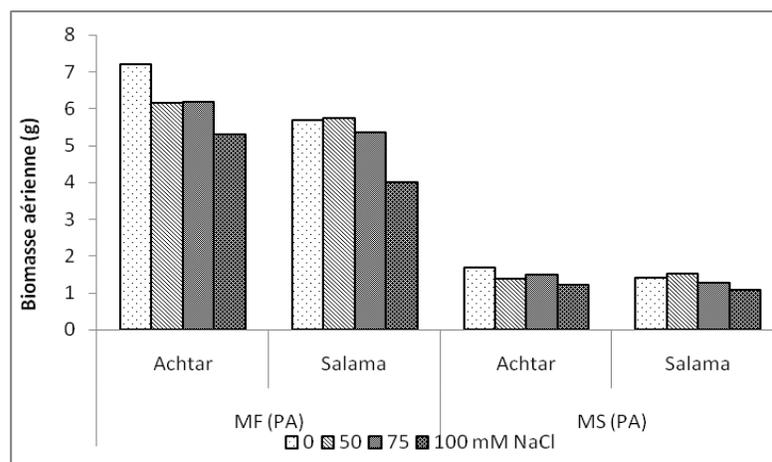


Figure 5 : Masses (g) de la matière fraîche (MF) et sèche (MS) de la partie aérienne (PA) en fonction de la concentration de NaCl chez Achar et Salama au stade montaison.

L'analyse statistique pour la biomasse fraîche (MF) montre un effet significatif de la salinité sur la partie aérienne (PA) et hautement significatif sur la partie racinaire (PR), alors que pour l'effet de la variété, les analyses montrent une différence significative. Le classement des moyennes quant à l'effet de la salinité montre trois groupes ($\{0\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{100\}$ mM NaCl) pour PA et quatre groupe ($\{0\} > \{50\} > \{75\} > \{100\}$ mM NaCl) pour PR. Quant à l'effet de la variété, le classement montre deux groupes (Achtar > Salama) pour la biomasse fraîche aussi bien de la PA que de la PR.

Cependant, pour la MS, l'analyse de la variance montre un effet significatif de NaCl sur la PA et hautement significative sur la PR ; alors que pour l'effet de la variété, aucune différence significative n'a été observée dans le deux parties. Ainsi, le classement des moyennes, quant à l'effet de la salinité, montre trois groupes ($\{0\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{100\}$ mM NaCl) dans la PA et deux groupes ($\{0\} > \{50, 75, 100\}$ mM NaCl) dans la PR.

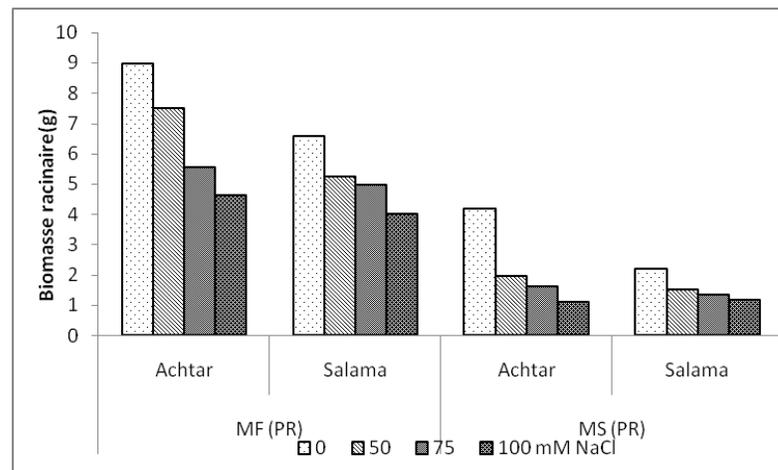


Figure 6 : Masses (g) de la matière fraîche (MF) et sèche (MS) de la partie racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez Achtar et Salama au stade montaison.

L'augmentation de la teneur en NaCl dans l'eau d'irrigation provoque la réduction de la hauteur et de la masse des matières fraîche et sèche des parties aérienne et racinaire de la plante de blé tendre. L'action dépressive du sel se manifeste aussi par une réduction du nombre des feuilles et de la surface foliaire chez les deux variétés (Achtar et Salama) du blé tendre au stade montaison, notamment à la plus forte concentration saline. Cependant, les valeurs observées chez Achtar sont plus faibles que celles de Salama pour les caractères nombres des feuilles, surface foliaire et surface foliaire spécifique. Selon [19] et [20], ce sont les organes photosynthétiques qui manifestent une plus forte sensibilité au stress salin que les organes d'absorption. Le degré d'inhibition due à la salinité sur la croissance dépend du genre, de l'espèce, de la variété, ainsi que du stade de développement de la plante et de la nature de l'organe [21]. Dans notre cas, la biomasse sèche de la partie racinaire (réduction de plus de 50%) chez les deux variétés est plus sensible à la salinité que celle des parties aériennes ; ce qui suggère que les racines sont le siège de la sensibilité au sel chez Achtar et Salama.

La diminution de la croissance de l'appareil végétatif observée chez les plantes de blé peut être expliquée par le fait que le NaCl agit par augmentation de la pression osmotique du milieu, ce qui empêche l'absorption de l'eau par le système racinaire, l'altération de la photosynthèse [22] et de l'activité des enzymes [23]. Cependant, la réduction de la croissance est attribuée également à l'accumulation d'ions Na^+ et Cl^- qui perturbent les processus photosynthétiques des feuilles et réduisent les quantités de matières organiques synthétisées [24]. Selon [25], la diminution de la biomasse peut avoir deux causes principales, non exclusives : les difficultés d'alimentation en eau et en nutriment, et la toxicité des ions accumulés en excès dans la plante. Ceci entraîne, par conséquent, une réduction de la croissance qui est le résultat, au niveau cellulaire, d'une baisse du nombre de divisions cellulaires [26]. Selon [27], la réduction de croissance des parties aériennes est une capacité adaptative nécessaire à la

survie des plantes exposées à un stress abiotique. En effet, le retard de développement permet à la plante d'accumuler de l'énergie et des ressources pour combattre le stress avant que le déséquilibre entre l'intérieur et l'extérieur de l'organisme n'augmente jusqu'à un seuil où les dommages sont irréversibles [28].

La surface foliaire spécifique (surface foliaire par unité de masse sèche) et la teneur foliaire en matière sèche (TFMS, le rapport de la masse foliaire sèche par la masse foliaire fraîche) sont des caractères associés à de nombreux aspects essentiels de la croissance et la survie des plantes [29, 30]. En effet, des études effectuées dans des environnements contrôlés ont démontré le rôle important que jouent ces deux traits pour expliquer la variation du taux de croissances relatives potentielles [31] et le comportement écologique des plantes [29]. Selon [32], SFS et TFMS sont impliquées dans le compromis entre la production rapide de la biomasse (SFS élevé, TFMS faible) et la conservation efficace des éléments nutritifs (faible SFS, haute TFMS). Parce que SFS et TFMS sont des traits indicateurs de stratégies de ressource, il est important d'évaluer ces caractères pour différentes espèces de plantes et dans divers environnements [33, 34].

Par ailleurs, étant donné que l'analyse statistique a montré que la MS des parties aériennes ne diffère pas significativement entre les variétés, alors il s'avère que la biomasse au stade montaison ne peut pas être prise en compte pour classer ces variétés de blé. En effet, malgré sa fiabilité, l'approche basée sur la production de biomasse pose le problème du choix du critère de sélection pour la résistance au sel [35]. Ainsi, l'interaction entre le génotype et l'environnement implique que le génotype le plus performant à une concentration donnée de sel n'est pas nécessairement le meilleur génotype à une autre concentration, d'où la nécessité d'adopter des critères appropriés à chaque cas.

4.2 Effet de NaCl sur les paramètres physiologiques

La teneur en eau foliaire et la teneur relative en eau (Fig.7) diminuent légèrement chez les deux variétés de blé tendre. Cependant, la TE demeure supérieure à 70% chez les deux variétés et pour toutes les concentrations salines, à l'exception de 100 mM NaCl chez Salama. la TRE demeure également très élevée entre 80 à 90 %. En outre, d'après les analyses statistiques, les variétés se comportent de la même façon et ne montrent aucune différence significative pour les deux critères TE et TRE. Par ailleurs, il n'y pas d'effet significatif de NaCl sur TRE mais l'effet est significatif seulement sur TE. Le classement des moyennes de la variable TE montre trois groupes ($\{0\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{100\}$ mM NaCl). Cependant,

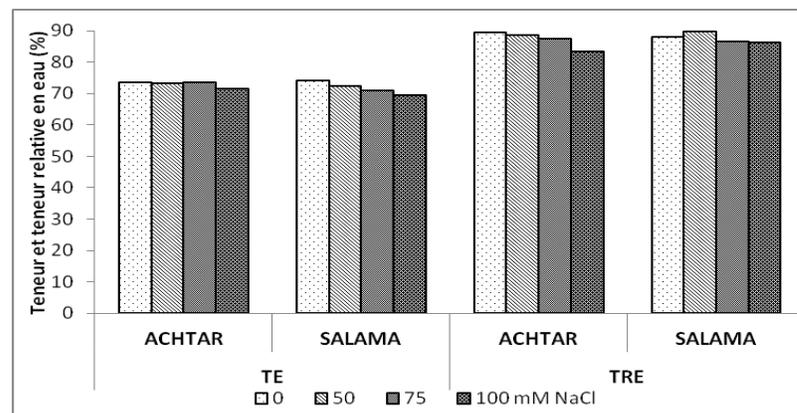


Figure 7: Teneur en eau foliaire (TE) et teneur relative en eau (TRE) en fonction de la concentration de NaCl chez Achar et Salama au stade montaison.

L'analyse de la variance ne montre aucun effet de la salinité sur l'indice de stabilité des membranes (ISM). Cependant, une tendance à la baisse est enregistrée chez Salama. Par contre, chez Achar, l'augmentation de l'intensité du stress s'accompagne de l'augmentation des valeurs de l'ISM (Fig.8). Toutefois, l'analyse montre

une différence significative pour l'effet de la variété. Le classement des moyennes pour la variable ISM, quant à l'effet de la variété, montre en effet deux groupes Salama > Achtar.

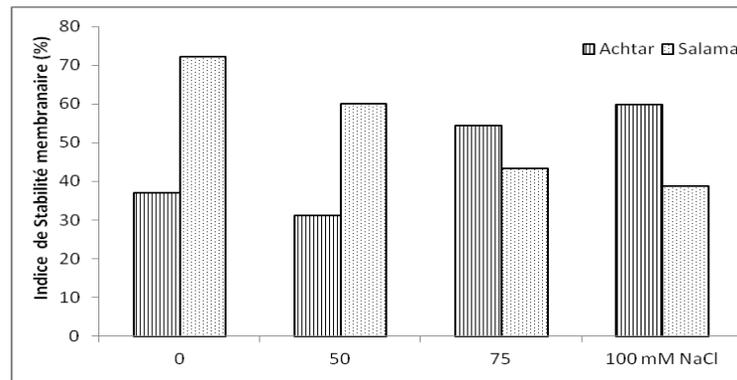


Figure 8: Evolution de la stabilité membranaire en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama de blé tendre au stade montaison.

Les résultats concernant les teneurs en chlorophylles (Fig.9) montrent des valeurs toujours plus élevées chez Achtar que chez Salama. Cependant, la chlorophylle « a » augmente de 2% pour Achtar et 32% pour Salama, lorsqu'on passe du témoin au traitement sévère (100 mM), alors que, pour la même concentration, la chlorophylle « b » et « t » diminuent, respectivement, de 16% et 24% chez Salama et de 3% et 42% chez Achtar. Les résultats de l'analyse de variance, montrent l'existence d'un effet très hautement significatif de la salinité et un effet hautement significatif de la variété pour la chlorophylle « a » et « b », alors pour la chlorophylle « t » l'analyse statistique montre un effet très hautement significatif aussi bien de la salinité que de la variété. Ainsi, le classement des moyennes, quant à l'effet de la salinité, montre que {100 et 75} > {50} > {0} mM NaCl pour la chlorophylle « a », {0 et 75} > {100} > {50} mM NaCl pour la chlorophylle « b » et {0 et 75} > {100 et 50} mM NaCl pour la chlorophylle « t ». Alors, quant à l'effet de la variété, le classement montre deux groupes Achtar > Salama pour les trois variables.

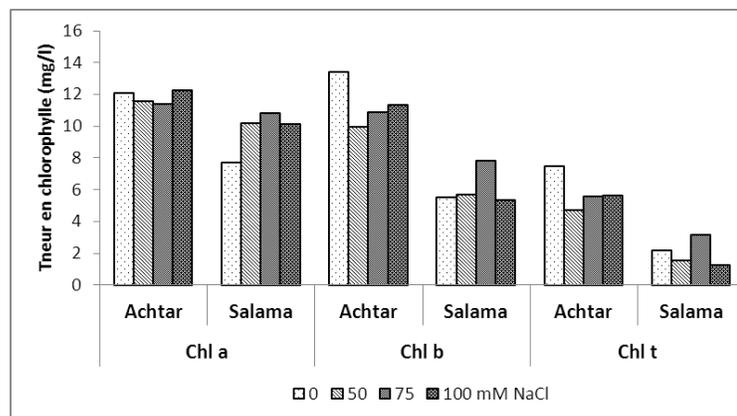


Figure 9: Teneurs en chlorophylles (a, b et total) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama de blé tendre au stade montaison.

Nous n'avons pas observé un effet dépressif de NaCl sur l'état hydrique foliaire (TRE). Donc l'effet du sel chez les deux variétés ne semble pas être osmotique, mais peut être ionique et/ou toxique. La mesure de la teneur relative en eau permet de décrire d'une manière globale le statut hydrique de la plante en réponse au

stress salin et hydrique ; elle donne aussi une évaluation de l'aptitude à maintenir une turgescence cellulaire convenable [36]. Toutefois, Benderradji [4], a noté que le stress salin entraîne une réduction significative de la teneur en eau chez d'autres génotypes de blé tendre. D'autres chercheurs tels que Pessaraki et Tucker [37], ont noté que la salinité entraîne une atténuation de la perméabilité racinaire vis-à-vis de l'eau. Scofield [38] a noté que la diminution de la TRE est plus rapide chez les variétés sensibles que chez les variétés résistantes.

Concernant l'indice de la stabilité membranaire, nos résultats indiquent l'absence de tout effet de la salinité sur ce caractère mesuré au niveau des feuilles. Cependant, une différence variétale est décelée avec des valeurs plus faibles à 75 et 100 mM NaCl chez Salama que chez Achtar. Selon [35], l'espèce sensible *Lycopersicon esculentum* révèle curieusement une meilleure stabilité membranaire, contrairement aux espèces tolérantes au sel (*L. cheesmanii* et *L. peruvianum*).

Les teneurs en chlorophylles b et t sont réduites par la salinité chez les deux variétés de blé tendre. Selon [39] ainsi que [40], NaCl a un effet antagoniste sur l'absorption de l'azote (N) qui est une composante essentielle de la structure de la molécule de chlorophylle.

4.3. Effet de NaCl sur les Solutés Organiques

Les teneurs en sucres solubles totaux (SST) sont plus élevées chez la variété Achtar que chez Salama (Fig.10). En outre, la salinité entraîne l'augmentation des teneurs en SST mais seulement chez Achtar et notamment au niveau de la partie racinaire et cette accumulation varie parallèlement à la concentration saline. En effet, chez Achtar, les augmentations de teneurs en SST enregistrées par rapport au témoin ont été de 11 et 161% respectivement dans la partie aérienne et la partie racinaire à 100 mM NaCl. Cependant, chez la variété Salama, la teneur en SST est très peu affectée. L'analyse de la variance, pour la partie aérienne, montre un effet non significatif pour la salinité et hautement significatif pour la variété. Pour la partie racinaire, l'analyse de la variance montre un effet très hautement significatif pour la salinité et pour la variété. Ceci confirme bien que l'effet de la salinité sur la partie aérienne chez les deux variétés n'est pas osmotique et que la racine est le siège de la sensibilité au sel. Ainsi, le classement des moyennes, quant à l'effet de la salinité, montre deux groupes ($\{100\} > \{50, 75 \text{ et } 0\}$ mM NaCl). Quant à l'effet de la variété, le classement montre deux groupes : Achtar > Salama pour les deux parties aérienne et racinaire.

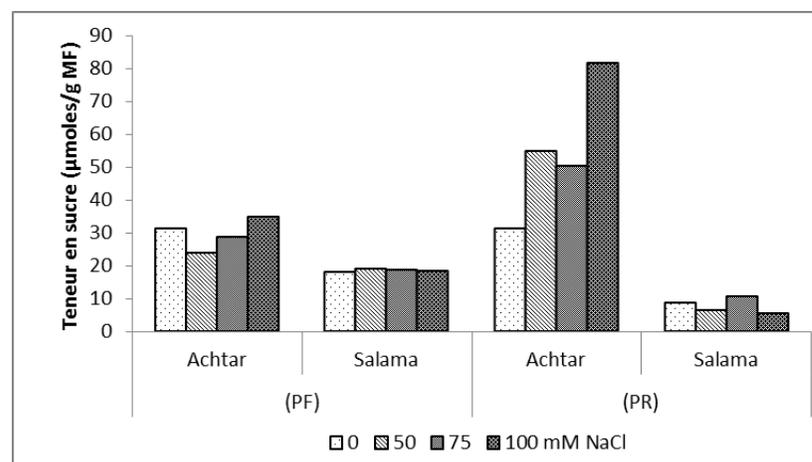


Figure 10: Teneur en sucres solubles totaux (SST) dans la partie foliaire (PF) et racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama au stade montaison.

Les teneurs en proline sont plus élevées chez la variété Salama que chez Achtar dans la partie aérienne contrairement à la partie racinaire (Fig.11). En outre, la salinité augmente la teneur en proline par rapport au témoin de 88 et 59% respectivement dans la partie aérienne et racinaire chez Achtar et de 14% dans les deux

parties chez Salama, à 100 mM NaCl. Les résultats de l'analyse de la variance montrent un effet de salinité non significatif pour la partie aérienne et significatif pour la partie racinaire. Ainsi, le classement des moyennes montre trois groupes ($\{100\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{0\}$ mM NaCl). Cependant, l'analyse de la variance montre un effet très hautement significatif de la variété pour les deux parties aérienne et racinaire. Le classement des moyennes montre deux groupes : Salama > Achtar pour la partie aérienne mais Achtar > Salam pour la partie racinaire.

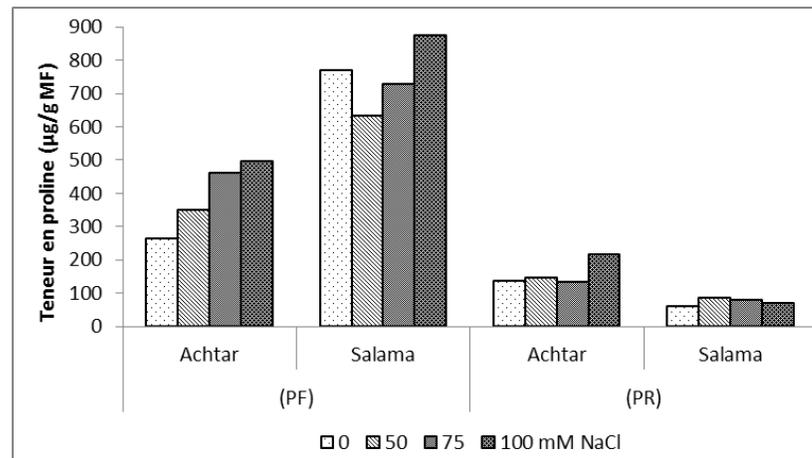


Figure 11: Teneur en proline dans la partie foliaire (PF) et racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama au stade montaison.

Lors de notre expérimentation, nous n'avons pas noté d'effet significatif de la salinité sur la teneur en sucres solubles totaux (SST) au niveau des feuilles. Cependant, chez Achtar dans les racines, la salinité provoque l'augmentation de SST notamment à 100 mM NaCl. En outre, concernant le comportement variétal, les résultats obtenus ont mis en évidence une capacité d'accumulation de SST aussi bien dans les feuilles que dans les racines, plus élevée chez la variété Achtar que chez Salama. Selon [41], l'accumulation de SST est un moyen adopté par les plantes en cas de stress, afin de résister aux contraintes du milieu. Il semble que les racines et les feuilles possèdent un comportement contrasté. Les racines accumulent préférentiellement les sucres alors que les feuilles accumulent la proline. Le niveau d'accumulation des deux osmactica est un caractère génotypique variétal. L'accumulation de la proline dans les feuilles témoigne d'un effet probablement toxique de NaCl. Toutefois, nos résultats semblent indiquer que l'accumulation de SST ne reflète que l'état de la plante en situation de contrainte saline, mais ne présentent pas de relation simple et significative entre la capacité d'accumulation de SST et le niveau de tolérance des variétés étudiées.

Ces augmentations de teneurs en sucres solubles, en présence d'une contrainte saline, ont été également observées par [42] sur d'autres espèces comme le haricot (très sensible) et le riz (sensible). Ce même auteur a noté, par contre, une diminution de cette même teneur chez le cotonnier (tolérant) et le soja (moyennement tolérant). Ces résultats semblent bien mettre en évidence la variabilité importante entre espèces végétales, d'aptitude d'accumulation des sucres solubles totaux [43].

Par ailleurs, nous avons également noté que la salinité entraîne l'accumulation de proline dans les feuilles et les racines de blé tendre. Cependant, par rapport au témoin, l'accumulation de cet acide aminé a été toujours plus élevée dans les feuilles que dans les racines chez les deux variétés de blé tendre. De nombreux travaux signalent que la proline migre vers les feuilles pour s'y localiser sous contrainte saline comme chez l'*Atriplex halimus* [44], l'orge et le trèfle d'Alexandrie [46]. Cependant pour d'autres espèces, la proline se localiserait dans les tiges, comme chez *Retama retam* [47] et dans les racines chez le maïs [48]. L'accumulation de la proline a été démontrée chez de nombreuses espèces et dans différentes situations de stress (osmotiques, hydriques, thermiques) [49]. Plus le niveau de stress appliqué augmente plus les teneurs en proline deviennent plus

marquées [50]. Il apparaît que la proline peut conférer la tolérance des plantes aux stress par le développement d'un système antioxydant [51]. Cependant, selon [52], [53], le rôle attribué à la proline dans la réponse des plantes aux stress reste parfois controversé.

4.4. Effet de NaCl sur les solutés inorganiques

Le sodium s'accumule dans les feuilles et les racines des deux variétés parallèlement à l'augmentation de la concentration de NaCl (Fig.12). Cependant, les teneurs enregistrées dans la partie racinaire sont plus élevées que dans la partie aérienne. Par ailleurs, la variété Achar montre toujours des valeurs en Na⁺ plus élevées que chez Salama. Les résultats de l'analyse de la variance, montrent l'existence d'un effet significatif de la salinité sur la partie aérienne et très hautement significatif sur la partie racinaire. Le classement des moyennes, quant à l'effet de salinité, montre trois groupes ($\{100\} > \{50 \text{ et } 75\} > \{0\}$ mM NaCl) pour les deux parties. Pour l'effet de la variété, l'analyse statistique montre un effet très hautement significatif sur la partie racinaire mais non significatif sur la partie aérienne. Le classement des moyennes montre deux groupes (Achar > Salama) pour la partie racinaire. L'accumulation racinaire de Na⁺ témoigne d'un comportement «exclure» chez les deux variétés. Cette réponse à la salinité est qualifiée d'une stratégie d'évitement. A l'échelle de la plante entière, la compartimentation racinaire, permet à la plante de protéger sa partie aérienne et plus particulièrement l'intégrité fonctionnelle des photosystèmes qui sont vulnérables aux effets de stress.

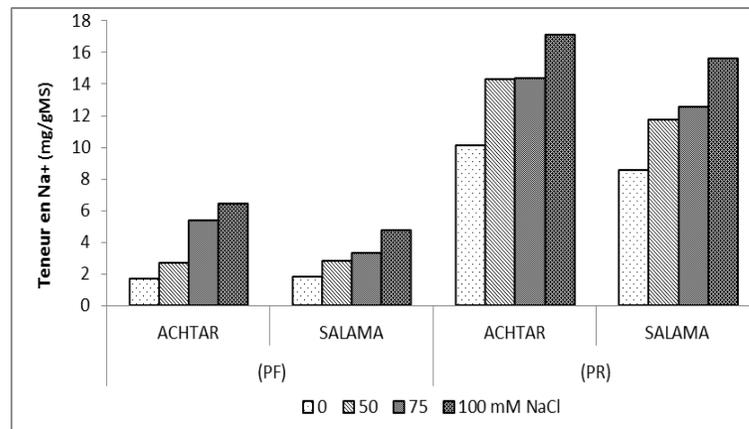


Figure 12: Teneur en Na⁺ dans la partie foliaire (PF) et racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama au stade montaison.

La salinité n'affecte pas négativement la teneur en K⁺ foliaire au niveau des concentrations 50 et 75 mM NaCl chez Achar et 75 et 100 mM NaCl chez Salama (Fig.13). Cependant, dans les racines, la teneur en potassium est réduite chez les deux variétés de blé tendre (27% chez Achar et 22% chez Salama, à 100 mM NaCl). L'analyse de la variance, montre l'existence d'un effet non significatif de la salinité sur la partie aérienne et très hautement significatif sur la partie racinaire. Pour l'effet de la variété, l'analyse statistique montre un effet très hautement significatif sur les deux parties aérienne et racinaire. Le classement des moyennes, quant à l'effet de salinité, montre trois groupes ($\{0\} > \{50\} > \{75 \text{ et } 0\}$ mM NaCl) pour la partie racinaire. Quant à l'effet de variété, le classement des moyennes montre deux groupes : Salama > Achar pour les deux parties. Donc, il en résulte que la nutrition potassique foliaire n'est pas affectée, seule la nutrition potassique racinaire est touchée. Concernant la sélectivité pour le potassium vis-à-vis du sodium, l'évolution des rapports K⁺/Na⁺ et K⁺/Na⁺ + K⁺ montre une diminution sous l'effet de stress salin (Tableau 1). Dans la partie racinaire, les valeurs enregistrées en présence de sel sont inférieures à l'unité chez les deux variétés. Cependant, ces rapports demeurent relativement plus élevés chez Salama que chez Achar. Par contre, dans la partie aérienne, les deux rapports

diminuent relativement au témoin, tout en restant largement en faveur de K^+ notamment pour le rapport K/Na et les valeurs enregistrées sont également plus élevées chez Salama que chez Achtar.

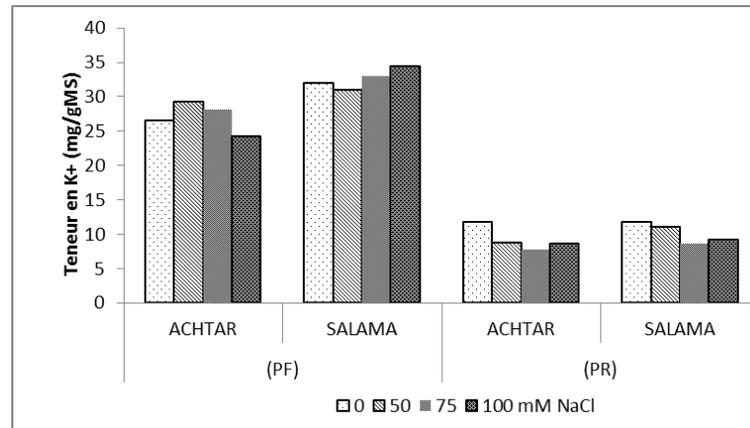


Figure 13: Teneur en K^+ dans la partie foliaire (PF) et racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama au stade de montaison.

Les résultats de l'analyse de la variance, montrent l'existence d'un effet hautement significatif de la salinité sur la sélectivité dans la partie aérienne et très hautement significatif dans la partie racinaire. Pour l'effet de la variété, l'analyse statistique montre un effet très hautement significatif sur la partie racinaire mais non significatif sur la partie aérienne. Le classement des moyennes, quant à l'effet de salinité, montre trois groupes ($\{0\} > \{50\} > \{75 \text{ et } 100\}$ mM NaCl) pour les deux parties. Quant à l'effet de variété, le classement des moyenne montre deux groupes (Salama > Achtar) pour la sélectivité dans la partie racinaire.

Tableau 1: Rapports K^+/Na^+ et $K^+/Na^+ + K^+$ dans la partie aérienne (PA) et racinaire (PR) en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achtar et Salama au stade de montaison.

Variétés	NaCl (mM)	Feuilles		Racines	
		K^+/Na^+	$K^+/Na^+ + K^+$	K^+/Na^+	$K^+/Na^+ + K^+$
Achtar	0	56	0,94	1,2	0,54
	50	20,6	0,92	0,6	0,38
	75	9,7	0,85	0,5	0,35
	100	6,5	0,81	0,5	0,33
Salama	0	34,3	0,95	1,4	0,58
	50	19,8	0,92	0,9	0,49
	75	16,7	0,91	0,7	0,41
	100	11,9	0,89	0,6	0,37

Les teneurs en Ca^{2+} dans la partie aérienne chez la variété Salama sont toujours plus élevées que chez Achtar. La salinité n'entraîne la diminution de ces teneurs chez les deux variétés qu'à 100 mM NaCl (Fig.14). A cette concentration saline, le taux de diminution de Ca^{2+} par rapport au témoin enregistré est de 14% chez Achtar et 3% chez Salama. En bref, il existe une différence génotypique variétale dans la nutrition calcique, alors que l'effet de la salinité est très peu senti.

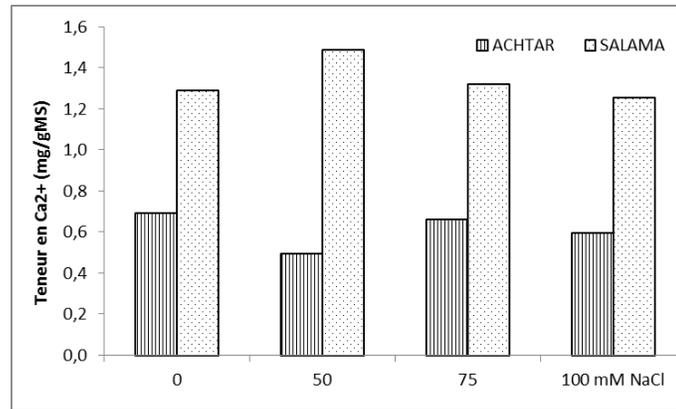


Figure 14: Teneur en Ca^{2+} dans la partie aérienne en fonction de la concentration de NaCl chez les variétés Achar et Salama au stade de montaison.

Chez les deux variétés de blé tendre, les teneurs en K^+ sont plus élevées qu'en Na^+ dans la partie aérienne ; mais les niveaux enregistrés en potassium chez Achar sont plus faibles que chez Salama dans les feuilles. Or, un taux faible de K^+ conduit à un rapport K^+/Na^+ relativement bas dans les feuilles ce qui peut être défavorable pour la photosynthèse. En effet, la tolérance au sel est associée à de faibles taux de transports de Na^+ pour les parties aériennes avec une forte sélectivité pour K^+/Na^+ [54].

La supériorité de l'accumulation de K^+ au niveau des feuilles par rapport aux racines concorde avec les résultats de [55]. Ce transfert vers les feuilles depuis les racines permet de réaliser l'ajustement osmotique nécessaire à une alimentation hydrique adéquate pour la tolérance à l'effet desséchant du sel. La tolérance à Na^+ est donc en relation avec une forte sélectivité pour K^+ au dépens de Na^+ ; ce comportement témoigne des rapports K^+/Na^+ très élevés dans la partie aérienne mais plus faibles dans les racines des deux variétés. En effet, les teneurs en Na^+ sont plus élevées que K^+ dans la partie racinaire (compétition entre Na^+ et K^+) ceci témoigne des rapports K^+/Na^+ très faibles dans les parties racinaires des deux variétés. L'effet inhibiteur de la salinité sur l'absorption de K^+ a été également observé chez plusieurs espèces végétales telles que les triticales [56]. L'accumulation de Na^+ et l'inhibition d'absorption de K^+ sous l'effet de la salinité ont été observées chez plusieurs céréales telles que le blé tendre [4], l'orge [57] et le blé dur [54]. Divers travaux rapportent que le transport du Na^+ et son accumulation dans les feuilles peuvent causer la toxicité chez les glycophytes [58, 59].

La salinité également entraîne la diminution du rapport K^+/Na^+ dans les deux parties (aérienne et racinaire) chez les deux variétés de blé tendre. Cependant, Salama montre des valeurs plus élevées par rapport à Achar. Chez les végétaux, et plus particulièrement chez les céréales, le maintien d'une bonne sélectivité K^+/Na^+ dans les tissus peut être considéré comme un critère de tolérance à la salinité [60]. Dans ses travaux sur l'orge, [61] montre que le cultivar tolérant possède une plus grande sélectivité K^+/Na^+ que le cultivar sensible. De même, la tolérance de certains cultivars de trèfles est associée à une limitation du transport de Na^+ vers les organes aériens parallèlement au maintien d'une sélectivité K^+/Na^+ élevée [62]. Selon [63], les variétés qui présentent les rapports (K^+/Na^+) les plus élevés sont les plus tolérantes.

D'autre part, les niveaux enregistrés en sodium dans les racines chez Achar sont plus élevés que chez Salama. Dans d'autres travaux, chez l'orge par exemple [56], La teneur en Na^+ dans les racines est inversement corrélée avec le stress salin. L'accumulation plus élevée de Na^+ dans les racines comparativement aux feuilles corrobore les résultats de [64] chez le trèfle. Cependant ceci est l'inverse de ce qui se produit chez l'orge [65] et la tomate [66].

Ainsi donc, il s'avère que l'augmentation des teneurs en K^+ et de la sélectivité K^+/Na^+ indiquent une tolérance relativement plus élevée chez Salama contrairement à Achar. Les teneurs en Na^+ et en sucres solubles totaux

(SST) étant par contre plus élevées chez Achar (relativement sensible) impliquent que ce sont des paramètres de sensibilité contrairement à d'autres travaux qui ont corrélé entre l'augmentation de SST [67] ou de Na⁺ [68] et la tolérance.

Conclusion

Au stade de montaison, la variété Achar est plus sensible au sel que la variété Salama. La plus forte sensibilité au sel de Achar se reflète à travers la diminution de K⁺/Na⁺ et un ISM plus élevée. Le stress salin se traduit aussi par l'accumulation de Na⁺ dans les feuilles et les racines des deux variétés de blé tendre ; cette accumulation est cependant plus élevée chez Achar que chez Salama et dans les racines que dans les feuilles. La salinité se répercute également par un effet inhibiteur de l'absorption de K⁺ et Ca²⁺ chez les deux variétés Achar et Salama (à l'exception de K⁺ dans la partie aérienne chez Salama). Néanmoins, les racines se montrent le siège de la sensibilité chez les deux variétés du blé tendre.

Références

1. Badraoui M., Bourakhouadar J., Jackson E.W., Tessier D., *Sommaire* N°92 (2002) 4
2. Ait Belaid M., *Géo observ.* 5 (1994) 61.
3. Babakhay Y., *IAV Hassan II*, (2004) 147.
4. Benderradji L., Bouzerzour H., Kellou K., N. Ykhlef, Brini F., Masmoudi K., Djekoun A., *Sci. Technol.* c-32 (2010) 23.
5. Aït El Mekki A., *Rapport annuel du CIHEAM* N°7 (2006) 55.
6. Aït El Mekki, A., *Les monographies du CIHEAM* série B / n°61 (2008).
7. Epstein E., Norlyn J., Rush D., Kingsbury R., Kelley D., Cunningham G. et Wrona A., *Sci.* 210 (1980) 399.
8. Slama F., *Tunis : Age. Coop. Cult. Tech.* (1986) 460.
9. Roudani M., *Thèse, université Tunis-2* (1996) 180.
10. Hoagland D.R. et Arnon D.I., *California Agricul. Exper. Sta. Circul.* 347 (1950) 1.
11. Spagnoletti Zeuli P. L. et Qualset C. O., *Plant Breed.* 105 (1990) 189.
12. Barrs H., In: *Koslowski T., (éd.) Academy Press* (1968) 235-368 p.
13. Arnon D.I., *Plant physiol.* 24 (1949) 1.
14. Premachandra G.S., Saneoka H., Fujita K. et Ogata S., *J. Plant Nutr.* 36 (1990) 653.
15. Lutts S., Kinet J.M., Bouharmont J., *J. EXP. BOT.* 46 (1995) 1843.
16. Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. A. et Smith F., *Anal. Chem.* 28 (1956) 350.
17. Dreier W. et Göring M., *Win Z. der HU Berlin, Nath. Naturwiss. R.* 23 (1974) 641.
18. Sokal R.R. et Rohlf F.J., *Biom. NH Freeman: San Francisco* (1981).
19. Brügnoli E., Björkman O., *Planta* 187 (1992) 335.
20. Ziani Andaloussi M., *Thèse, université de Tunis* (1999).
21. Hachicha M. et Braudeau E., *Sols de Tunisie* 18 (1998) 3.
22. Belkhodja R., *M.S. Thesis, Inst.Agro. Médite. Zaragoza* (1993)
23. Dubey R. S. et Rani M., *Aust. J. Plant Physiol* 17 (1990) 215.
24. Lepengue A.N., Mouaragadja I., Cherif M., M'batchi B. et Ake S., *Afrique sci.* 05 (2009) 97.
25. Xiong L., et Zhu J.K., *Plant Cell Environ.* 25 (2002) 131.
26. Benamar B., Daguin F. et Kaid-Harche M., *C. R. Biol.* 332 (2009) 752.
27. Zhu J.K., *Plant salt tolerance. Trends Plant Sci.* 6 (2001) 66.
28. Ibn Maaouia-Houimli S., Denden M., Dridi-Mouhanded B., Ben Mansour-Gueddes S., *Tropicult.* 29 (2011) 75.
29. Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas M-L, *New Phytol.* 152 (2001) 69.

30. Shipley B. et Vu T-T., *New Phytol.* 153 (2002) 359.
31. Poorter H., van der Werf A., *Backh. Pub.* (1998) 309.
32. Poorter H. et de Jong R., *New Phytol.* 143 (1999) 163.
33. Westoby M., *Plant Soil* 199 (1998) 213.
34. Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O., *J. Veg. Sci.* 10 (1999) 609.
35. Jardin P., Lejour C., *Ed. AUPELF-UREF. Joh. Libb. Euro.* (1991) 75.
36. El Jaafari S., Qariani L., El Hadrami I., Fagroud M. et Paul R., *Ed. Sci. Serge h. IRD éditions. Coll. Sém.* (2000).
37. Pessarakli M. et Tucker T. C., *SoH Sei. Soe. Am. J.* 52 (1988) 698.
38. Scofield T., Evans J., Cook M.G. et Wardlaw I.F., *Aust. J. Plant physiol.* 4 (1988) 785.
39. Feigin A., Pressman E., Imas P., Miltau O., *Irrig. Sci.* 12 (1991) 223.
40. Grattan S.R., Grieve C.M., *Marcel Dekker, New York* (1994) 203.
41. Loretti E., De Bellis L., Alpi A. et Perata P., *Anl. Botany* 88 (2001) 803.
42. Rather G., *Aust. J. Plant Physiol.* 11 (1984) 491.
43. El Midaoui M., Benbella M., Aït Houssa A., Ibriz M., Talouizte A., *R. H. Terre et Eaux* n°136 (2007) 29.
44. Bidai Y., *Thèse de Magister, Univ. D'Oran* (2001) 89.
45. Alem C., Amri A., *Reviews in Biol. Biotech.* 4 (2005) 20.
46. Ben Khaled L., Gómez A.M., Honrubia M., Oihabi A., *Agron.* 23 (2003) 553.
47. Ighil Hariz Z., *Thèse Univ. D'Oran* (1990) 120.
48. Rodriguez HG., Richards RA., Jordan WR. et Drew MC., *Plant Physiol.* 25 (1997) 88193.
49. Blum A., *Plant Gro. Regul.* 20 (1996) 135.
50. Saviouré A., Jaoua S., Hua X.J., Ardiles W., Van Montagu M. et Verbruggen N., *FEBS Lett.* 372 (1995) 13.
51. Eliane C.G.V., Ivan S., Marcos P., Carlos A.S., Hugo Bruno C.M., Celso J.M., Ellis R.J., *Semin. Cell Biol.* 1 (2007) 1.
52. Feitosa LC., Cambraia J., OlivoCano MA. et Ruiz HA., *Braz. J. Plant. Physiol.* 13 (2001) 270.
53. Meloni D. A., Gulotta M. R., Martinez C. A. et Oliva M. A., *Braz. J. Plant Physiol.* 16 (2004) 39.
54. Cui T.A., Betts S.A., Chalmandrier R., Shabala S., *J. Exp. Bot.* 59 (2008) 2697.
55. Chorfi A., *Sci. Technol. c – n°29* (2009) 41.
56. Morant-Manceau A., Pradier E., Tremblin G., *J. Plant Physiol.* 161(2004) 25.
57. Hassani A., Dellal A., Belkhodja M., Kaid-Harche M., *EJ SR.* 23 (2008) 61.
58. Davenport RJ, Tester M., *Plant Physiol.* 122 (2000) 823.
59. Shabala S., Shabala L., Volkenburgh E. et Newman I., *J Exp. Bot.* 56 (2005) 1369.
60. Ben Ahmed C., Ben Rouina B., Boukhriess M., *Sci. Hort., doi: 10.1016 /j.scienta* (2007).
61. Greenway H., *Aust. J. Biol. Sci.* 18 (1965) 763.
62. Shannon M. et Noble C.L., *Crop Sci.* 35 (1995) 788.
63. Bouatrous Y. et Yakhlef N., *Lebanese Sci. J.* 15 (2014) 53.
64. Ben Khaled L., Ouarragi E. M. et Zid E., *Acta Bot. Gallica* 154 (2007) 101.
65. Cramer G.R., Epstein E. and Lâuchli A., *Elemental analysis. Physiol. Plant.* 81 (1991) 197.
66. Zid E. et Grignon C., *Ed. AUPELF-UREF. John Lib. Euro.* (1991) 91.
67. Belfakih M., Ibriz M., Zouahri A., *J. Appl. Biosci.* 70 (2013) 5652.
68. Demidchik V. et Tester M., *Plant Physiol.* 128 (2002) 379.

(2016) ; <http://www.jmaterenvirosci.com>