

Adaptations hydrique et photosynthétique du blé dur et du blé tendre au stress salin

Chakib Alem^{a*}, Mustapha Labhilili^b, Kouider Brahmi^c, Mohamed Jlibene^d, Nasralhaq Nasrallah^e, Abdelkarim Filali-Maltouf^f

^a Département de biologie, faculté des sciences et techniques, BP 509, Boutalamine, Errachidia, Maroc

^b Laboratoire de biologie moléculaire, Programme des céréales, Inra, Rabat, Maroc

^c Département du milieu physique, Inra, Rabat, Maroc

^d Programme du blé tendre, Inra, Meknès, Maroc

^e Programme du blé dur, Inra, Settat, Maroc

^f Laboratoire de microbiologie et biologie moléculaire, faculté des sciences de Rabat, Rabat, Maroc

Reçu le 26 octobre 2001 ; accepté le 7 octobre 2002

Présenté par Michel Thellier

Abstract – Hydrous and photosynthetic adaptations of common and durum wheat to saline stress. Seven varieties of bread wheat and seven varieties of durum wheat were cultivated in three different sites from the area of Errachidia (southeastern Morocco). These sites differ by the degree of salinity in the irrigation water. Results obtained showed that the reduction in leaf area is the principal strategy that makes it possible to attenuate the effects of the reduction in the availability of water under saline stress. Bread wheat, which limited the reduction in the leaf area, with the risk to undergo some hydrous problems, seems to better preserve its photosynthetic potentialities and grain productivity. *To cite this article: C. Alem et al., C. R. Biologies 325 (2002) 1097–1109.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

salinity / durum wheat / bread wheat / photosynthesis / transpiration / foliar index

Résumé – Sept variétés de blé tendre et sept variétés de blé dur ont été cultivées dans trois sites différents de la région d'Errachidia (Sud-Est du Maroc), qui diffèrent par le degré de salinité de l'eau d'irrigation. Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence, dans les blés dur et tendre, le fait que la diminution de l'indice foliaire soit la principale stratégie qui permette d'atténuer les effets de la diminution de la disponibilité de l'eau dans des conditions de stress salin. Le blé tendre, qui a limité la diminution de sa surface foliaire, au risque de subir des problèmes hydriques, semble mieux préserver ses potentialités photosynthétiques et sa productivité en grain. *Pour citer cet article : C. Alem et al., C. R. Biologies 325 (2002) 1097–1109.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

salinité / blé tendre / blé dur / photosynthèse / transpiration / indice foliaire

Abridged version

1. Introduction

In the Mediterranean area, with an arid or semi-arid climate, water is the principal factor limiting the

extension and the intensification of cereal culture. Water resources are increasingly rare; thus saline water is used in agriculture.

The response to salinity generally appears in most plants as a depressive effect on growth and develop-

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : Alem04@yahoo.fr (C. Alem).

ment. The reduction in growth is a response to dehydration. Furthermore, it is not considered as a consequence of the osmotic disturbances, but as a strategy that allows the plant to limit water loss by transpiration.

The reduction of the growth of glycophytes, subjected to saline stress, seems to be due to the fact that these plants are unable to separate the specific response to the hydrous stress from that related to saline stress. The halophytes do not use the reduction in growth as a way to survive under the salt conditions; they continue to draw water from the ground, and the absorptive ions are eliminated by excretion, or diluted at the level of the plant during growth. Glycophytes, because of the reduction in the growth of the aerial part, must control more strictly the penetration of ions through the roots to prevent a faster accumulation of ions, which leads to the accentuation of the hydrous deficit. The reduction of growth also induces a reduction in leaf area, leading to the reduction in the photosynthetic capacity and productivity of the plant.

In our work, we aim to compare the behaviour of durum wheat and common wheat under saline stress. For this purpose, we studied the impact of the reduction of growth on physiological parameters such as photosynthesis, transpiration, foliar water content, and grain yield.

Seven varieties of common wheat and seven varieties of durum wheat were cultivated in three different sites in the area of Errachidia (southeastern Morocco), which differ by the degree of salinity in the irrigation water. These sites include a control station where the level of salinity is low, and two other stations with a moderate and strong salinity level.

In this work, many parameters are evaluated, such as: photosynthetic intensity, transpiration intensity, foliar index, foliar water content, grain yield, as well as transpiration and photosynthesis of the vegetable cover.

To study the impact of the saline stress on the varieties of durum wheat and common wheat, we eliminate the genetic factor specific to each variety by considering only the variation from the values of the parameters analysed between the saline and the control station. The correlations between the different agro-physiological parameters interest the values of variation of these parameters between the saline and the control media.

2. Variation of the hydrous parameters

The reduction in the transpiration intensity observed, indicates that different varieties of wheat plant have difficulties in drawing water from the saline ground.

At the earing stage, varieties of durum wheat seem to show a better resistance to foliar dehydration than

varieties of common wheat; the reduction in the foliar water is significantly less important.

The strong correlations observed between the transpiration of the vegetable cover and the foliar index indicate that varieties of durum and common wheat reduce the amount of water transpired by reducing leaf area. Thus, the quantity of water transpired by the vegetable cover depends mainly on the foliar index value.

For common wheat varieties, at earing stage and under strong salinity stress, the transpiration of vegetable cover is rather correlated with the reduction in the transpiration intensity. Thus, the reduction in the transpiration intensity is considered as the principal cause of reduction in transpiration of vegetable cover.

3. Variation of the photosynthetic parameters

During tillering stage, for both common and durum wheat varieties under moderate saline stress, the reduction in the vegetable cover photosynthesis is entirely correlated with the foliar index reduction. During earing stage, in durum wheat varieties, the reduction in the vegetable cover photosynthesis is correlated with the variation of the values of photosynthetic intensity, which show an important increase.

4. Variation of the grain yield

The varieties of durum wheat show more reduction of grain yield than the varieties of common wheat in both saline stations.

With the exception of durum wheat during the earing stage, under moderate saline conditions, the foliar index reduction is correlated positively with the decrease in grain yield. The foliar index reduction, which is also correlated with the decrease in photosynthesis and transpiration of the vegetable cover, makes the reductions of these two parameters be also correlated with the diminution in grain yield.

The foliar index reduction is a factor that induces a decrease in the vegetable cover transpiration, which leads to a decrease of water quantity used by the plant for its development; this induces at the same time a reduction in the vegetable cover photosynthesis, and the amount of CO₂ assimilated. Thus, these reductions lead to a decrease in grain yield.

Under moderate salinity stress, for durum wheat varieties during the earing stage, the foliar index reduction is not correlated with the decrease in grain yield. However, the reduction in grain yield is inversely correlated with the decrease in transpiration intensity.

During the earing stage, the reduction in the foliar water content is important, and shows a correlation with the decrease in grain yield in the common wheat varieties cultivated under both saline stresses. On the other hand, for durum wheat varieties, where the reduction in the foliar content water is less important, the decrease in grain yield is not correlated with the reduction in foliar water content. Thus the mechanisms developed by durum wheat to attenuate the reduction in foliar water content are more effective than those activated in common wheat.

Generally, the foliar index reduction is more important for the varieties of durum wheat, than for those of common wheat; thus the reduction of vegetable cover photosynthesis is more important for the varieties of durum wheat.

The correlation between the reduction in grain yield and the reduction of vegetal cover photosynthesis is more important for durum wheat varieties than for common wheat varieties.

During the earing stage, for durum wheat under moderated salinity condition, although the reduction in vegetable cover photosynthesis is independent of the foliar index reduction, it behaves like a limiting factor for a normal grain yield. Thus, the photosynthetic intensity increase, which was able to compensate partially the foliar index reduction, is not sufficient to ensure a level of the vegetable cover photosynthesis, which would allow a normal grain yield.

5. Conclusions

The reduction in the leaf area is the principal strategy developed by durum wheat and common wheat to

attenuate the effects of the limitation of the availability of water under saline stress conditions.

Generally, the durum wheat, which presents an important reduction in the leaf area, seems to have better solved its hydrous problems, whereas common wheat, which has less reduced its leaf area, presents some hydrous problems. Thus the reduction in the foliar water content, at the earing stage, becomes a handicap for grains productivity for common wheat varieties. On the other hand, the limitation of the leaf area reduction for common wheat preserves the photosynthetic potentialities of vegetable cover; thus, the reduction is less marked when compared to durum wheat.

During earing stage, under moderate saline stress, the durum wheat uses another strategy, which consists in limiting the effects of the reduction in leaf area by an increase in photosynthetic intensity. However, this increase in photosynthetic intensity, which makes possible the partial compensation of the reduction of leaf area, is not sufficient to ensure a level of the vegetable cover photosynthesis that would guarantee a normal grain yield.

In conclusion, the strategy used by common wheat under saline stress conditions, which consists in limiting the reduction of leaf area to preserve its photosynthetic potentialities, with the risk of suffering some hydrous problems, is shown more effective when compared to that developed by durum wheat. Thus, the reduction in grain yield is less marked for common wheat than for durum wheat for both levels of saline stress conditions.

1. Introduction

Dans la région méditerranéenne à climat aride ou semi-aride, l'eau constitue le principal facteur limitant l'extension et l'intensification des cultures céréalières. Les ressources en eau sont de plus en plus rares, et des eaux relativement salines sont de plus en plus utilisées dans l'agriculture.

Le blé tendre (*T. aestivum*) et le blé dur (*T. durum*) sont économiquement les espèces céréalières les plus importantes qui se sont adaptées à des conditions naturelles très variées. Epstein et al. [1] 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 [2, 3].

La réponse à la salinité se manifeste généralement chez la plupart des plantes cultivées par un effet dépressif sur la croissance et le développement [4–6]. Cette réponse varie considérablement en fonction du genre, de l'espèce et même de l'écotype ou de la variété [1, 7–9]. La diminution de la croissance est une réponse à la déshydratation ; elle contribue à la conservation des ressources en eau, ce qui permet la survie de la plante [10–12]. Chez la tomate, la diminution de la croissance n'est pas considérée comme une conséquence des perturbations osmotiques, mais comme une stratégie qui permet à la plante de limiter les pertes d'eau par transpiration et de maintenir ainsi une bonne valeur de l'efficacité d'utilisation de l'eau [13].

Les végétaux sont capables de supporter le déficit hydrique engendré par le stress salin, en ajustant plus

ou moins rapidement leur potentiel osmotique avec celui du milieu extérieur, de manière à maintenir un gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu salin [14]. Une fois que la plante s'est ajustée osmotiquement au milieu salin et que sa turgescence est restaurée, le déficit hydrique n'apparaît plus comme un facteur limitant la croissance sur milieu salin [4, 15].

La réduction de la croissance chez les glycophytes, soumises à un stress salin, semble être due au fait que ces plantes sont incapables de séparer les réponses spécifiques au stress hydrique de celles relatives au stress salin. Bressan et al. [16] notent que les cellules de tabac adaptées au stress salin continuent de présenter une limitation de croissance, même quand leurs réajustements osmotiques sont réalisés ; les plantes régénérées à partir de cellules, adaptées au stress salin, continuent de montrer une croissance limitée, même en l'absence de stress salin [17].

La diminution de l'expansion foliaire est soumise à un double contrôle, comprenant les équilibres hydriques et les signaux hormonaux provenant des racines. Dans le cas de brusques variations environnementales d'humidité, de lumière ou de salinité, les relations hydriques sont les responsables des perturbations de la vitesse d'élongation. Alors que pour des stress hydriques ou salins, dont la durée est de l'ordre de quelques jours, ce sont les signaux hormonaux qui conditionnent le niveau de croissance ; cependant, à ce niveau, durant les périodes de forte transpiration, c'est l'état hydrique qui redevient le facteur limitant, malgré le contrôle exercé par les hormones [18].

Les pertes d'eau induites par les exigences atmosphériques sont régulées par les stomates ; mais c'est au niveau des racines que se situe le maillon faible de la chaîne du flux hydrique [19]. À ce niveau, des canaux hydriques, ou aquaporines, induits en réponse à tout déficit hydrique, ont été mis en évidence [20, 21].

La plante, du fait de la diminution de la croissance de la partie aérienne, doit réguler plus strictement la pénétration des ions à travers les racines pour empêcher une accumulation trop rapide des ions au niveau aérien ; ceci conduit à une accentuation du déficit hydrique [12]. La diminution de la productivité des plantes en déficit hydrique est due au fait que ces dernières, en réduisant leur croissance, diminuent leurs

surfaces foliaires, ce qui a pour conséquence une diminution de la capacité photosynthétique de la plante entière [22].

Les halophytes n'utilisent pas la diminution de croissance comme un moyen de survie dans les conditions salines, mais continuent de puiser l'eau dans le sol, et les ions absorbés sont, soit éliminés par excrétion [23], soit dilués au niveau de la plante au cours de la croissance [24].

Dans notre travail, nous avons pour objectif de comparer le comportement du blé dur et du blé tendre sous stress salin. Pour cela, nous allons étudier l'impact de la réduction de la croissance sur des paramètres physiologiques tels que la photosynthèse, la transpiration et la teneur foliaire en eau, ainsi que les répercussions sur le rendement en grain.

2. Matériels et méthodes

2.1. Sites expérimentaux

Les essais ont été conduits dans trois stations différentes de la région d'Errachidia (Sud-Est du Maroc) :
 – au domaine expérimental de l'Institut national de la recherche agronomique (Inra) à Errachidia (station Errachidia) ;
 – chez un cultivateur, dans la localité de Dwira (Station Dwira) ;
 – à la station expérimentale de Ain El Atti de l'Office régional de la mise en valeur agricole de Tafilalet (ORMVAT) (station Ain El Atti).

Les trois stations sont voisines ; elle sont situées dans l'étage climatique pré-saharien. Les conditions climatiques pour les trois stations durant la conduite de l'essai, entre le mois d'octobre (date de semis) et celui de mai (date de la récolte), sont données dans le **Tableau 1**.

Le sol des trois stations appartient à la classe des sols peu évolués. La texture est en général limono-sableuse.

La seule différence entre les trois sites concerne les caractéristiques des eaux d'irrigation utilisées (**Tableau 2**).

Site d'Errachidia : l'eau d'irrigation de cette station provient d'un barrage sur l'oued Ziz, ainsi que d'un

Tableau 1. Conditions climatiques durant l'essai.

		octobre	novembre	décembre	janvier	février	mars	avril	mai
Précipitations (mm ³)		13,1	5	2,8	0	0	0	6	3,1
Température (°C)	Min	7,33	3,48	0,38	-1,72	-0,21	7,04	9,86	13,30
	Max	24,26	21,08	17,30	14,59	19,21	25,60	27,21	29,90
Evaporation (mm ³)		126,8	73,75	76,7	55,2	87,7	136,3	190,5	219,9

Tableau 2. Composition chimique (mequiv l⁻¹) de l'eau d'irrigation utilisée dans les trois sites.

	Na ⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	CO ₃ ²⁻	CE	pH
Errachidia	2,66	4,7	0,13	2,8	2,9	2,21	2,9	00	0,74	8,3
Dwira	45	14	2,5	40	63	16	22	00	7	6,56
Ain El Atti	82,8	23	4,24	50	100	24	36	00	14	6,4

CE : conductivité électrique en mS cm⁻¹.

puits de la station ; elle est caractérisée, dans les deux cas, par une conductivité qui ne dépasse pas 0,74 mS cm⁻¹.

Site de Dwira : l'eau d'irrigation de cette station provient d'un puits ; la conductivité de cette eau est de 7 mS cm⁻¹.

Site de Ain El Atti : l'eau d'irrigation provient d'un forage profond ; elle possède une conductivité de 14 mS cm⁻¹ et présente un risque élevé de salinisation des sols.

2.2. Conduite des essais

2.2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal des trois sites est composé de sept variétés de blé tendre et de 7 variétés de blé dur. À part la variété de blé dur T66.7, qui est une variété iranienne, toutes les autres sont des variétés marocaines inscrites au catalogue officiel.

Blé tendre : Rajae, Achtar, Tilila, Aguilal, Amal, Mehdia et Arrihane.

Blé dur : Karim, T66.7, Massa, Ourghe, Amjad, Anwar, Jawhar.

2.2.2. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est en blocs aléatoires complets, avec trois répétitions. La parcelle élémentaire occupée par chaque variété est constituée de six sillons de 5 m, espacés de 0,3 m.

2.2.3. Irrigation

Chaque site est irrigué, par épandage, trois fois par mois environ. Le nombre d'irrigations pour chaque site est de 15.

2.3. Mesures effectuées

2.3.1. Mesure de la transpiration et de la photosynthèse

Elles sont réalisées à l'aide d'un appareil portatif de mesure en circuit fermé, le LI-6400. La photosynthèse nette est exprimée en $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, alors que l'intensité de transpiration est exprimée en $\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Sur chaque parcelle, les mesures sont effectuées sur l'une des trois dernières feuilles de cinq plantes diffé-

rentes. Quatre mesures sont effectuées par feuille. Chaque mesure correspond à la moyenne des valeurs de la transpiration ou de la photosynthèse pendant 40 s. On détermine l'intensité photosynthétique moyenne et l'intensité de transpiration moyenne pour chaque parcelle.

2.3.2. Mesure de la teneur en eau

Sur chaque parcelle, les mesures sont effectuées sur les trois dernières feuilles d'une dizaine de plantes différentes.

Elles sont effectuées par différence entre le poids de matière fraîche d'une feuille et le poids de matière sèche de la même feuille, après passage à l'étuve pendant 48 h à 80° C.

$$\text{TE} = 100 (M_f - M_s) / M_f$$

avec M_f = masse de matière fraîche, M_s = masse de matière sèche.

On détermine la teneur foliaire en eau moyenne pour chaque parcelle.

2.3.3. Mesure de la surface foliaire

Sur chaque parcelle, les mesures sont effectuées sur l'ensemble des feuilles de six pieds de plantes différentes.

Elle est estimée à partir du décalque des feuilles sur papier. Après découpage de la surface de papier correspondante, la surface foliaire est déterminée par pesée, puis calculée par référence au poids d'un carré du même papier de 25 mm² de surface. On détermine la surface foliaire moyenne par pied pour chaque parcelle.

2.3.4. Détermination de la surface foliaire totale de chaque parcelle

Elle est estimée après détermination de la surface foliaire moyenne par pied et du nombre moyen de pieds par mètre linéaire. On détermine la surface foliaire moyenne pour chaque parcelle.

2.3.5. Mesure de l'indice foliaire

Il est obtenu comme le rapport de la surface foliaire totale sur la surface de la parcelle. On détermine la valeur de l'indice foliaire pour chaque parcelle.

2.3.6. Mesure de la photosynthèse totale du couvert végétal d'une parcelle

C'est la quantité de CO₂ captée par l'ensemble des plantes d'une parcelle par unité de temps. Elle est obtenue par multiplication de l'intensité photosynthétique par la surface foliaire de l'ensemble de la parcelle. On détermine la valeur de la photosynthèse totale du couvert végétal pour chaque parcelle.

2.3.7. Mesure de la transpiration totale du couvert végétal d'une parcelle

Il s'agit de la quantité de H₂O libérée par l'ensemble des plantes d'une parcelle par unité de temps. Elle est obtenue par multiplication de l'intensité de transpiration par la surface foliaire de l'ensemble de la parcelle. On détermine la valeur de la transpiration totale du couvert végétal pour chaque parcelle.

2.3.8. Études statistiques

Le programme SAS « Systèmes d'analyses statistiques » a été utilisé pour réaliser toutes les analyses de la variance, la comparaison des moyennes et les corrélations.

Pour étudier l'impact du stress salin sur les variétés de blé dur et de blé tendre, on élimine le facteur génétique propre à chaque variété, en ne considérant que la variation des valeurs des paramètres analysés entre le milieu témoin non stressant et le milieu salin.

Les corrélations entre les différents paramètres agrophysiologiques intéressent les valeurs de variation de ces paramètres entre le milieu témoin non stressant (station Errachidia) et le milieu salin (stations Dwira et Ain El Atti).

3. Résultats et discussion

Pour le blé dur ainsi que pour le blé tendre, les analyses de la variance ont montré des différences significatives entre les trois stations pour les différents paramètres agrophysiologiques analysés (Tableaux 3 et 4).

La différence de salinité des eaux d'irrigation, qui représente le principal facteur de différence entre les trois stations, semble induire pour l'ensemble du blé des perturbations significatives de la croissance, de la photosynthèse, de l'état hydrique ainsi que du rendement en grain.

Tableau 3. Valeurs des moyennes des paramètres agrophysiologiques du blé dur au niveau des trois stations.

Stade	Station	IP	IT	PCV	TCV	IF	TE	RG
Tallage	Errachidia	20,18 A	8,33 A	2,37 A	0,97 A	11,12 A	0,82 A	3,04 A
	Dwira	14,84 C	4,89 C	0,41 B	0,11 B	2,60 B	0,70 B	1,83 B
	Ain El Atti	16,28 B	4,89 B	0,12 C	0,03 C	0,73 C	0,69 C	0,17 C
	LSD	0,096	0,063	0,007	0,004	0,018	0,006	0,037
Épiaison	Errachidia	8,95 C	7,54 A	1,61 A	1,35 A	17,16 A	0,62 A	
	Dwira	10,94 A	4,12 B	0,34 B	0,13 B	2,98 B	0,57 B	
	Ain El Atti	10,26 B	3,70 C	0,12 C	0,05 C	1,28 C	0,48 C	
	LSD	0,065	0,069	0,006	0,01	0,009	0,006	

Les moyennes ne portant pas de lettre commune sont significativement différentes.

Tableau 4. Valeurs des moyennes des paramètres agrophysiologiques du blé tendre au niveau des trois stations.

Stade	Station	IP	IT	PCV	TCV	IF	TE	RG
Tallage	Errachidia	18,89 A	8,85 A	1,46 A	0,67 A	7,27 A	0,82 A	2,90 A
	Dwira	14,70 C	4,38 C	0,35 B	0,10 B	2,23 B	0,72 B	1,90 B
	Ain El Atti	17,13 B	4,76 B	0,15 C	0,04 C	0,84 C	0,68 C	0,35 C
	LSD	0,104	0,073	0,005	0,005	0,011	0,007	0,079
Épiaison	Errachidia	9,98 A	9,52 A	1,19 A	1,18 A	12,20 A	0,67 A	
	Dwira	9,12 B	4,88 B	0,24 B	0,12 B	2,61 B	0,51 B	
	Ain El Atti	10,43 A	3,08 C	0,10 C	0,02 C	1,02 C	0,37 C	
	LSD	0,618	0,114	0,054	0,024	0,223	0,008	

Les moyennes ne portant pas de lettre commune sont significativement différentes.

TE : Teneur en eau, IF : indice foliaire, IP : intensité photosynthétique ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

IT : Intensité de transpiration $\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, RG : rendement en grain (kg par parcelle).

PCV : Photosynthèse du couvert végétal d'une parcelle ($\text{mmol}_{\text{CO}_2} \text{s}^{-1}$).

TCV : Transpiration du couvert végétal d'une parcelle ($\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{s}^{-1}$).

3.1. Variation des paramètres hydriques

La diminution de l'intensité de transpiration des feuilles (Tableaux 5 et 6) indique que la plante éprouve des difficultés à puiser l'eau du sol salin. La présence de sel dans la solution du sol induit une baisse de son potentiel osmotique, ce qui se traduit au niveau de la plante par un état de « sécheresse physiologique » [25].

Cependant, nous constatons que la diminution de la teneur foliaire en eau n'est pas importante, surtout au stade du tallage ; elle devient plus importante au stade de l'épiaison chez quelques variétés de blé dur au niveau de la station de Ain el Atti et chez la plupart des variétés de blé tendre au niveau des deux stations (Tableaux 5 et 6). Ceci indique que la plante utilise divers mécanismes pour résister à ce stress hydrique.

Tableau 5. Valeurs des principaux paramètres hydriques au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines Dwira (Dw) et Ain El Atti (AA) pour le blé dur.

Stade	Variété	IT			TCV			TE		
		ER	DW	AA	ER	DW	AA	ER	DW	AA
Tallage	Karim	8,78	-38,38	-42,14	0,93	-90,37	-96,98	0,83	-13,25	-15,66
	T66-7	7,60	-47,89	-43,42	0,47	-74,40	-90,07	0,81	-13,58	-12,34
	Massa	7,60	-41,84	-31,71	0,71	-87,68	-92,77	0,83	-14,45	-15,66
	Ourghe	8,60	-45,69	-40,69	1,13	-80,83	-92,52	0,83	-13,25	-16,86
	Amjad	8,15	-61,71	-62,82	1,00	-92,82	-98,34	0,81	-13,58	-17,28
	Anouar	9,35	-53,58	-47,05	0,51	-84,22	-98,94	0,84	-15,47	-16,66
	Jawhar	8,26	-50,24	-19,85	2,03	-92,63	-98,56	0,81	-13,58	-12,34
	Moyenne	8,33	-48,48	-41,10	0,97	-86,14	-95,46	0,82	-13,88	-15,26
	É. type	0,63	7,72	13,25	0,52	6,79	3,58	0,01	0,81	2,08
	Épiaison	Karim	8,27	-50,06	-49,57	1,24	-90,86	-96,51	0,56	-8,92
T66-7		9,47	-52,69	-56,49	0,93	-75,34	-93,24	0,66	-7,57	-13,63
Massa		7,72	-44,95	-64,89	1,84	-95,22	-94,02	0,62	-8,06	-35,48
Ourghe		8,10	-55,31	-35,18	1,99	-91,71	-93,49	0,64	-9,37	-29,68
Amjad		5,68	-33,97	-61,97	0,74	-86,36	-98,82	0,59	-8,47	-10,17
Anouar		6,62	-34,29	-53,62	0,82	-89,74	-99,18	0,62	-1,61	-8,06
Jawhar		6,94	-38,33	-35,59	1,89	-92,23	-98,52	0,65	-10,76	-10,76
Moyenne		7,54	-44,23	-51,05	1,35	-88,78	-96,26	0,62	-7,83	-21,52
É. type		1,24	8,82	11,83	0,54	6,50	2,64	0,03	2,92	14,16

ER : Errachidia, DW : Dwira, AA: Ain El Atti, É. type: écart type.

Tableau 6. Valeurs des principaux paramètres hydriques au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines Dwira (DW) et Ain El Atti (AA), pour le blé tendre.

Stade	Variété	IT			TCV			TE		
		ER	DW	AA	ER	DW	AA	ER	DW	AA
Tallage	Rajae	9,25	-43,78	-65,29	0,50	-66,49	-91,84	0,81	-11,11	-14,81
	Achtar	8,33	-45,61	-57,62	0,50	-83,51	-95,62	0,79	-6,33	-12,66
	Tilila	8,08	-36,13	-32,42	0,60	-76,50	-93,42	0,85	-15,29	-20
	Aguilal	7,09	-51,05	-24,68	0,68	-90,00	-96,59	0,81	-8,64	-16,05
	Amal	10,10	-64,06	-37,62	0,34	-77,56	-84,61	0,83	-16,87	-16,87
	Mehdia	9,41	-53,56	-48,88	0,55	-74,23	-87,37	0,84	-13,09	-17,86
	Arrehane	9,75	-55,48	-51,79	1,52	-96,34	-97,33	0,82	-14,63	-14,63
	Moyenne	8,86	-49,96	-45,47	0,67	-80,66	-92,40	0,82	-12,28	-16,12
	É. type	1,06	9,05	14,47	0,38	10,08	4,82	0,02	3,79	2,39
	Épiaison	Rajae	8,76	-49,08	-60,73	0,70	-78,25	-93,38	0,71	-32,39
Achtar		9,39	-52,61	-53,99	0,81	-87,70	-95,31	0,68	-17,65	-36,76
Tilila		10,80	-49,81	-68,52	1,83	-91,18	-98,75	0,68	-25,00	-38,23
Aguilal		8,17	-47,36	-54,95	1,42	-93,62	-98,68	0,69	-31,88	-55,07
Amal		10,05	-38,31	-65,47	0,66	-80,33	-95,13	0,64	-10,94	-34,37
Mehdia		10,78	-60,48	-100	0,85	-82,56	-100	0,69	-24,64	-37,68
Arrehane		8,35	-38,68	-60,84	2,03	-93,55	-97,34	0,62	-19,35	-58,06
Moyenne		9,47	-48,05	-66,36	1,18	-86,74	-96,94	0,67	-23,12	-44,61
É. type		1,10	7,77	15,71	0,56	6,39	2,39	0,03	7,75	10,01

ER : Errachidia, DW : Dwira, AA: Ain El Atti , É. type: écart type.

Tableau 7. Corrélation entre les variations des différents paramètres hydriques.

		TCV/IT		TCV/IF		TE/IT		TE/IF		TE/TCV	
		DW	AA	DW	AA	DW	AA	DW	AA	DW	AA
Blé dur	Tallage	0,18	0,11	0,97	0,98	0,21	0,62	-0,14	0,24	-0,05	0,27
	Épiaison	-0,20	-0,01	0,96	0,93	0,38	-0,00	0,02	-0,44	0,12	-0,52
Blé tendre	Tallage	0,29	0,01	0,90	0,90	0,33	-0,60	-0,28	-0,17	-0,12	-0,41
	Épiaison	-0,18	0,56	0,93	0,31	0,42	-0,39	-0,05	0,35	0,10	-0,03

Les variétés de blé dur semblent présenter une meilleure résistance à la déshydratation foliaire que les variétés de blé tendre, et cette supériorité se manifeste essentiellement au stade de l'épiaison où la diminution de la teneur foliaire en eau chez le blé dur est significativement moins importante que celle enregistrée chez le blé tendre (Tableaux 5 et 6).

Les fortes corrélations observées entre la quantité d'eau transpirée par les feuilles d'une parcelle (transpiration du couvert végétal) et l'indice foliaire (Tableau 7) indiquent que les variétés de blé dur et de blé tendre réduisent la quantité d'eau transpirée en réduisant la surface foliaire ; ainsi, la quantité d'eau transpirée par les feuilles d'une parcelle dépend en premier lieu de l'indice foliaire.

Selon Sarda [26], la plante adopte deux types de stratégies, selon l'ampleur et la durée du déficit hydrique : une première réponse, par la fermeture des stomates avant que l'état hydrique de la feuille ne soit altéré, si le déficit s'amplifie et que le statut hydrique de la feuille est affecté ; une deuxième réponse, impliquant une synthèse d'ABA au niveau racinaire, induit des changements au niveau de l'initiation et de l'élongation foliaire, ce qui se répercute sur la taille des feuilles.

Dans le cas du stress salin de forte intensité (station de Ain El Atti), au stade de l'épiaison chez le blé tendre (Tableau 6), la diminution de la transpiration est plutôt corrélée à la diminution de l'intensité de transpiration. La diminution de l'intensité de transpiration est tellement importante (Tableau 6) qu'elle devient, à la place de la diminution de l'indice foliaire, la principale cause de la diminution de la transpiration du couvert végétal.

Malgré l'importance de la diminution de l'indice foliaire dans la préservation de l'eau au niveau de la plante, nous ne trouvons aucune corrélation entre la diminution de la teneur foliaire en eau et la diminution de l'indice foliaire, que ce soit chez le blé dur ou le blé tendre (Tableau 7). De même, ce n'est que chez le blé tendre au stade tallage, au niveau de la station de Ain El Atti, que la diminution de l'intensité de transpiration semble jouer un rôle dans la préservation de la teneur foliaire en eau. À ce niveau, nous observons une corrélation négative entre ces deux paramètres (Tableau 7) ; ceci indique que les variétés de blé tendre

qui arrivent à réduire le plus l'intensité de transpiration sont celles qui maintiennent le meilleur niveau d'hydratation des feuilles. Chez le blé dur, en revanche, dans ces mêmes conditions, la diminution de la teneur foliaire en eau se fait en parallèle avec la diminution de l'intensité de transpiration, ce qui donne la corrélation positive observée (Tableau 7).

Ainsi, il semble qu'en général d'autres mécanismes, indépendants de la diminution de l'intensité de transpiration ou de la diminution de la surface foliaire, interviennent dans la régulation de la teneur foliaire en eau.

Divers auteurs mentionnent que c'est la capacité de succion développée par les racines qui conditionne le maintien d'un bon potentiel hydrique au niveau des feuilles chez les plantes soumises à un stress hydrique ou salin [22, 27]. Ainsi, nous pouvons penser, comme d'autres auteurs [18–20], que la régulation de la teneur en eau est aussi reliée aux mécanismes racinaires.

3.2. Variation des paramètres photosynthétiques

La diminution de l'activité photosynthétique chez des plantes sous stress salin est citée par plusieurs auteurs comme étant l'une des causes majeures de la réduction de la croissance et de la productivité végétale [28, 29].

Au stade tallage, nous avons détecté une diminution de l'intensité photosynthétique (Tableaux 8 et 9) ; en effet, le sel peut exercer un effet inhibiteur sur les divers processus biochimiques impliqués dans la photosynthèse [30, 31], de même qu'il peut induire une fermeture des stomates limitant ainsi la concentration interne en CO₂ [32].

Au stade de l'épiaison, en revanche, nous assistons à une augmentation de l'intensité photosynthétique chez plusieurs variétés de blé tendre et de blé dur au niveau des deux stations (Tableaux 8 et 9), ce qui indique la mise en place de divers processus d'adaptation de l'activité photosynthétique aux conditions salines.

Ces processus d'adaptation de l'activité photosynthétique aux effets de la salinité ont été mentionnés par divers auteurs.

– La feuille drapeau au niveau de laquelle a été effectué l'essentiel de la mesure de la photosynthèse au

Tableau 8. Valeurs des principaux paramètres photosynthétiques au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines de Dwira (Dw) et de Ain El Atti (AA) pour le blé dur.

Stade	Variété	IP μmol			PCV mmol			IF		
		ER	DW	AA	ER	DW	AA	ER	DW	AA
Tallage	Karim	19,02	-16,56	-12,30	0,20	-86,96	-95,43	10,08	-84,37	-94,79
	T66-7	20,14	-31,92	-25,52	1,26	-66,56	-86,94	5,98	-50,87	-82,46
	Massa	17,12	-13,43	-5,25	1,60	-81,67	-89,97	8,92	-78,83	-89,41
	Ourghe	19,50	-15,64	-14,51	2,56	-70,23	-89,22	12,49	-64,70	-87,39
	Amjad	21,00	-35,14	-44,04	2,59	-87,84	-97,50	11,76	-81,25	-95,53
	Anouar	22,85	-39,30	-31,29	1,26	-79,36	-98,63	5,25	-66,00	-98,02
	Jawhar	21,67	-26,76	1,52	5,33	-89,16	-98,18	23,41	-85,20	-98,20
	Moyenne	20,18	-25,53	-18,77	2,37	-80,25	-93,69	11,13	-73,03	-92,26
	É. type	1,87	10,40	15,78	1,41	8,87	4,85	6,05	12,85	5,96
Épiaison	Karim	10,5	1,52	2,09	1,58	-81,42	-92,91	14,33	-81,70	-93,07
	T66-7	9,95	23,11	10,05	0,98	-76,53	-82,85	9,38	-64,40	-84,45
	Massa	8,05	17,51	-12,92	1,92	-80,00	-90,08	22,71	-87,15	-85,75
	Ourghe	8,64	27,31	24,42	2,13	-71,36	-89,99	23,47	-81,45	-90,95
	Amjad	7,92	30,30	26,26	1,03	-73,09	-96,11	12,42	-79,35	-96,91
	Anouar	7,65	45,23	23,13	0,94	-77,32	-98,19	11,80	-84,38	-98,24
	Jawhar	10,00	17,80	30,01	2,73	-86,30	-97,01	26,00	-87,39	-97,70
	Moyenne	8,96	23,26	14,72	1,62	-78,00	-92,44	17,16	-80,83	-92,44
	É. type	1,16	13,44	15,68	0,68	5,09	5,34	6,69	7,84	5,66

ER : Errachidia, DW : Dwira, AA: Ain El Atti , É. type: écart type.

Tableau 9. Valeurs des principaux paramètres photosynthétiques au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines de Dwira (Dw) et de Ain El Atti (AA) pour le blé tendre.

Stade	Variété	IP (μmol)			PCV (mmol)			IF		
		ER	DW	AA	ER	DW	AA	ER	DW	AA
Tallage	Rajae	22,47	-26,03	-19,89	1,21	-55,91	-81,17	5,16	-40,39	-76,50
	Achtar	18,74	-20,65	10,19	1,12	-75,94	-88,60	5,73	-69,68	-89,66
	Tilila	18,24	-4,77	-0,44	1,35	-64,96	-90,31	7,08	-63,20	-90,27
	Aguilal	17,41	-25,33	-8,33	1,68	-84,74	-95,85	9,23	-79,57	-95,48
	Amal	14,27	-29,29	-21,51	0,48	-55,85	-80,63	3,24	-37,55	-75,32
	Mehdia	20,72	-27,03	-10,71	1,21	-59,50	-77,94	5,58	-44,51	-75,30
	Arrehane	20,42	-22,28	-14,30	3,18	-93,62	-95,26	14,86	-91,79	-94,47
	Moyenne	18,89	-22,20	-9,28	1,47	-70,07	-87,11	7,26	-60,96	-85,28
	É. type	2,66	8,20	11,16	0,83	14,97	7,26	3,81	20,89	9,20
Épiaison	Rajae	8,6	-3,02	2,67	0,69	-58,58	-82,68	7,62	-57,28	-83,14
	Achtar	7,75	21,29	54,83	0,67	-68,52	-84,23	8,22	-74,04	-89,82
	Tilila	8,97	11,48	18,39	1,52	-80,42	-95,31	16,14	-82,43	-96,04
	Aguilal	8,35	7,42	26,58	1,45	-86,98	-96,29	16,54	-87,88	-97,07
	Amal	13,05	-15,94	-7,12	0,85	-73,20	-86,91	6,26	-68,12	-85,90
	Mehdia	12,28	-50,32	-29,80	0,97	-78,08	-86,54	7,51	-55,88	-80,83
	Arrehane	8,36	21,05	22,60	2,03	-87,27	-91,67	23,14	-89,48	-93,21
	Moyenne	9,62	-1,15	12,59	1,17	-76,15	-89,09	12,21	-73,59	-89,43
	É. type	2,12	25,39	27,07	0,51	10,31	5,37	6,42	13,81	6,35

ER : Errachidia, DW : Dwira, AA: Ain El Atti , É. type: écart type.

stade de l'épiaison (surtout au niveau de la station de Ain El Atti) est en général bien protégée, contre une forte augmentation de la teneur ionique par différents mécanismes de recirculation ionique [33, 34].

– Des réarrangements au niveau des structures des membranes thylakoidales de plantes sous stress salin, sont cités par Havaux [35] comme des adaptations qui

permettent une plus grande efficacité de transport électronique au sein des photosystèmes ; ils peuvent ainsi contribuer à cette augmentation de l'intensité photosynthétique.

Au niveau du stress salin modéré, durant le stade tallage, la diminution de la photosynthèse du couvert végétal est entièrement corrélée avec la diminution de

Tableau 10. Corrélation entre les variations des différents paramètres photosynthétiques.

		PCV/IP		PCV/IF	
		Dwira	Ain El Atti	Dwira	Ain El Atti
Blé dur	Tallage	0,01	0,17	0,95	0,98
	Épiaison	0,50	-0,48	0,39	0,94
Blé tendre	Tallage	-0,10	-0,37	0,97	0,98
	Épiaison	-0,13	-0,19	0,74	0,85

l'indice foliaire, que ce soit dans le cas du blé tendre ou dans celui du blé dur (Tableau 10) ; ainsi, la diminution de l'indice foliaire, qui est plus importante que celle de l'intensité photosynthétique, semble être la principale cause de la diminution de la photosynthèse du couvert végétal. Chez le blé dur, en revanche, au stade de l'épiaison, l'augmentation de l'intensité photosynthétique fait que la diminution de la photosynthèse du couvert végétal est corrélée aux valeurs de l'intensité photosynthétique ; l'indice foliaire n'est alors plus le facteur déterminant la valeur de la photosynthèse du couvert végétal. Chez le blé tendre, au même stade, l'augmentation de l'intensité photosynthétique mesurée chez quelques variétés ne semble pas être suffisante pour compenser l'importante diminution de l'indice foliaire. À ce niveau de stress salin, le blé dur se démarque du blé tendre par une plus grande efficacité des mécanismes d'adaptations de ses systèmes photosynthétiques, qui se révèlent être capables de compenser les effets de la diminution de l'indice foliaire.

Au niveau du stress salin de forte intensité, la diminution de l'indice foliaire est tellement importante qu'elle se présente durant les deux stades de développement comme la principale cause de la diminution de la photosynthèse du couvert végétal chez le blé tendre et le blé dur.

Tableau 11. Valeurs des rendements en grains au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines de Dwira (DW) et de Ain El Atti (AA) pour les variétés de blé dur.

	Karim	T66-7	Massa	Ourghe	Amjad	Anouar	Jawhar	Moyenne	É. type
ER	2,68	3,33	2,5	2,85	2,91	3,36	3,66	3,04	0,41
DW	-41,04	-35,13	-31,60	-18,24	-44,33	-34,22	-66,94	-38,79	14,92
AA	-97,01	-90,39	-90,80	-90,52	-96,22	-97,32	-96,45	-94,10	3,32

Tableau 12. Valeurs des rendements en grains au niveau de la station témoin d'Errachidia (ER), ainsi que le pourcentage de leurs variations au niveau des deux stations salines de Dwira (DW) et de Ain El Atti (AA) pour les variétés de blé tendre.

	Rajae	Achtar	Tilila	Aguilal	Amal	Mehdia	Arrehane	Moyenne	É. type
ER	2,78	3,20	2,83	2,9	2,43	3,61	2,61	2,91	0,39
DW	-26,62	-19,37	-42,75	-70	11,52	-34,35	-55,55	-33,87	26,38
AA	-84,89	-86,87	-88,69	-89,65	-83,54	-88,64	-93,10	-87,91	3,17

Dans notre cas, vu que les variations de l'intensité de photosynthèse ne sont pas importantes, et que l'activité photosynthétique totale est en général plutôt dépendante de la surface foliaire, nous pensons, comme d'autres auteurs [36], que la salinité n'affecte pas la photosynthèse, mais qu'elle ralentit la distribution des assimilats dans la plante. L'expansion foliaire est tributaire de l'approvisionnement en assimilats par le phloème [37, 38] ; au cours du stress salin, les assimilats sont orientés vers les parties racinaires [39] ou vers les graines en formation, dans le cas des céréales [40].

3.3. Variation du rendement en grains

Les variétés de blé dur ainsi que celles de blé tendre affichent des diminutions du rendement en grains dans les conditions de stress salin (Tableaux 11 et 12) ; cette diminution est plus importante au niveau du stress salin imposé par l'eau de Ain El Atti. Nous constatons aussi que les variétés de blé dur affichent des diminutions plus importantes que les variétés de blé tendre au niveau des deux stations salines ; ceci démontre, comme l'ont signalé plusieurs auteurs [2, 3], la supériorité des variétés de blé tendre sur celles de blé dur du point de vue de leur tolérance à la salinité.

À part le blé dur durant le stade de l'épiaison et au niveau de la station saline modérée, la diminution de l'indice foliaire se révèle être corrélée positivement avec la diminution du rendement en grain (Tableau 13). La diminution de l'indice foliaire, qui est aussi corrélée avec la diminution de la photosynthèse et de la transpiration du couvert végétal, fait que les diminutions de ces deux paramètres se trouvent, elles aussi, corrélées à la diminution du rendement en grain (Tableau 13).

Ainsi, la diminution de l'indice foliaire, qui a pour but de réduire la quantité d'eau perdue par la plante, la protégeant ainsi contre la déshydratation [10–13], se

Tableau 13. Corrélation entre la variation du rendement en grains (RG) et les variations des différents paramètres hydriques et photosynthétiques.

		RG/PCV		RG/IP		RG/IF		RG/TCV		RG/IT		RG/TE	
		DW	AA	DW	AA	DW	AA	DW	AA	DW	AA	DW	AA
BD	Tallage	0,70	0,96	0,29	0,19	0,57	0,92	0,62	0,95	0,26	0,16	-0,12	0,16
	Épiaison	0,75	0,85	0,25	-0,3	0,23	0,88	0,04	0,93	-0,54	-0,0	0,32	-0,2
BT	Tallage	0,69	0,71	-0,2	-0,2	0,73	0,72	0,52	0,68	-0,34	-0,1	-0,2	0,01
	Épiaison	0,64	0,61	-0,3	-0,2	0,59	0,54	0,76	0,64	0,13	0,04	0,66	0,56

BD : Blé dur ; BT : blé tendre.

révèle être un facteur qui induit une diminution de la transpiration du couvert végétal et, par la suite, de la quantité d'eau utilisée par la plante pour son développement. Ceci induit en même temps une diminution de la photosynthèse du couvert végétal et de la quantité de CO₂ assimilé.

La corrélation observée entre la diminution du rendement en grain et la diminution de l'indice foliaire, est la conséquence, comme l'ont révélé plusieurs auteurs, de la réponse des glycophytes au stress salin par une réduction de la croissance [23, 24].

Bien que la diminution de l'indice foliaire soit la principale cause de la diminution de la transpiration du couvert végétal et de la limitation des pertes d'eau par la plante, chez le blé dur au niveau de la station saline modérée et durant le stade épiaison, la diminution de l'indice foliaire n'est pas corrélée avec la diminution du rendement en grains. Cependant, la diminution du rendement en grains est inversement corrélée avec la diminution de l'intensité de transpiration (Tableau 13). Ainsi, les variétés qui affichent les plus importantes diminutions de leurs intensités de transpiration sont aussi celles qui affichent les plus faibles diminutions du rendement en grains. Il faut noter aussi qu'à ce niveau, la diminution de la transpiration du couvert végétal n'est pas corrélée avec la diminution du rendement en grain ; ainsi, la quantité d'eau assimilée par la plante n'est pas un facteur limitant.

Le blé dur semble favoriser dans ces conditions la première stratégie, citée par Sarda [26], qui consiste à activer la fermeture des stomates et à limiter l'intensité de transpiration, plutôt que de diminuer la surface foliaire. Ainsi, la diminution de l'indice foliaire n'est plus corrélée avec la diminution du rendement en grain.

Au stade épiaison des deux niveaux de stress salin, la diminution de la teneur foliaire en eau chez les variétés de blé tendre est tellement importante qu'elle devient un facteur limitant pour un rendement en grains normal. Ainsi, une corrélation est observée entre la diminution du rendement en grains et celui de la teneur foliaire en eau (Tableau 13), et ceci contrairement au cas des variétés de blé dur, pour lesquelles la diminution de la

teneur foliaire en eau est moins importante et ne présente pas de corrélation avec la diminution du rendement en grains.

Il apparaît alors que les mécanismes d'adaptation développés par le blé dur pour atténuer la diminution de la teneur foliaire en eau se révèlent être plus efficaces que ceux activés chez le blé tendre. En effet, la diminution de la surface foliaire est plus importante chez le blé dur que chez le blé tendre et, de plus, au niveau du stress salin modéré, le blé dur a recours à côté de la diminution de l'indice foliaire à la diminution de l'intensité de transpiration pour limiter les pertes en eau.

En général, la diminution de l'indice foliaire est plus importante chez les variétés de blé dur que chez celles de blé tendre ; ainsi, la diminution de la photosynthèse du couvert végétal est plus importante chez les variétés de blé dur (Tableaux 8 et 9). Nous constatons aussi que les diminutions du rendement en grains chez les variétés de blé dur présentent par rapport à celles des variétés de blé tendre des corrélations plus importantes, avec diminution de la photosynthèse du couvert végétal. Ainsi, nous pouvons penser que les répercussions de la diminution de la photosynthèse du couvert végétal sur le rendement en grain sont plus importantes chez les variétés de blé dur.

Chez le blé dur, durant le stade de l'épiaison, au niveau de la station de salinité modérée, la diminution de la photosynthèse du couvert végétal, qui est indépendante de la diminution de l'indice foliaire, se présente, malgré cela, comme un facteur limitant pour un rendement en grain normal. Ainsi, l'augmentation de l'intensité photosynthétique, qui a permis de compenser partiellement la diminution de l'indice foliaire, n'était pas suffisante pour assurer un niveau de photosynthèse du couvert végétal qui permette un rendement en grains normal.

4. Conclusions

La diminution de la surface foliaire se présente comme étant la principale stratégie développée par le

blé dur et le blé tendre pour atténuer les effets de la limitation de la disponibilité de l'eau dans les conditions de stress salin.

Globalement, le blé dur, qui affiche les plus importantes diminutions de la surface foliaire, se présente comme celui qui a le mieux résolu ses problèmes hydriques, alors que le blé tendre, qui a moins réduit sa surface foliaire, présente des problèmes hydriques. Ainsi, la diminution de la teneur foliaire en eau au stade de l'épiaison chez les variétés de blé tendre est telle qu'elle devient un handicap pour la productivité en grains.

La limitation de la diminution de la surface foliaire dans le cas du blé tendre a, en revanche, permis à ce dernier de mieux conserver les potentialités photosynthétiques du couvert végétal ; ainsi, la diminution est moins prononcée par rapport au blé dur. Les effets de la diminution de la photosynthèse du couvert végétal se font plus sentir sur le rendement en grains dans le cas du blé dur que dans celui du blé tendre.

Remerciements. Nous tenons à remercier l'ensemble du personnel du département du milieu physique, du programme de céréale et de la station expérimentale d'Errachidia de l'Institut national de recherches agronomiques (Inra Maroc), ainsi que le personnel de l'Office régional de mise en valeur agricole de Tafilalet (ORMVAT) pour leur précieuse collaboration.

Références

- [1] E. Epstein, J.D. Norlyn, D.W. Ruch, R.W. Kinsbury, A.F. Cunningham, A.F. Wrona, Saline culture of crops: a genetic approach, *Science* (2310) (1980) 399–404.
- [2] Slama F., Effet du nitrate d'ammonium sur le degré de tolérance à une forte dose de NaCl de dix variétés de blé. Colloque sur les végétaux en milieu aride, FST/ACCT Jerba (Tunisie), 8–10 septembre 1986, pp. 460–473.
- [3] M. Roudani, Physiologie comparée de deux espèces de blé (*Triticum durum*, variété BenBachir et *T. aestivum*, variété Tanit) en relation avec les conditions de nutrition : métabolisme racinaire en milieu salé, thèse, université Tunis-2, 1996, p. 180.
- [4] R. Munns, A. Termaat, Whole-plant responses to salinity, *Aust. J. Plant Physiol.* 13 (1986) 143–160.
- [5] R. Munns, Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses, *Plant Cell Environ.* 16 (1993) 15–24.
- [6] R. Munns, D.P. Schachtman, A.G. Condon, The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley, *Aust. J. Plant Physiol.* 22 (1995) 561–569.
- [7] E.V. Mass, Salt tolerance of plants, *Appl. Agric. Res.* 1 (1986) 12–26.
- [8] R.W. Kingsbury, E. Epstein, R.W. Percy, Physiological responses to salinity in selected lines of wheat, *Plant Physiol.* 74 (1984) 417–423.
- [9] G.R. Cramer, G.J. Alberico, C. Schmidt, Leaf expansion limits dry matter accumulation of salt-stressed maize, *Aust. J. Plant Physiol.* 21 (1994) 663–674.
- [10] M.L. Binzel, F.D. Hess, R. Bressan, P.M. Hasegawa, Intracellular compartmentation of ions in salt adapted tobacco cells, *Plant Physiol.* 86 (1988) 607–614.
- [11] P.M. Hasagawa, R.A. Bressan, S. Handa, A.K. Handa, Cellular mechanisms of tolerance to water stress, *Hortic. Sci.* 19 (3) (1984) 371–376.
- [12] N.K. Sing, P.C. LaRosa, D. Nelson, N. Iraki, N.C. Caprita, P.M. Hasegawa, R.A. Bressan, Reduced growth rate and change in cell-wall protein of plant cell adapted to NaCl, in: J. Cherry (Ed.), *Biochemical and physiological mechanism associated with environmental stress tolerance in plant*, Springer Verlag, Berlin, 1989.
- [13] R. Romero-Aranda, T. Sotia, J. Cuarto, Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions, *Plant Sci.* 160 (2) (2001) 265–272.
- [14] H. Greenway, R. Muns, Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31 (1980) 149–190.
- [15] K. Zhao, R. Munns, R.W. King, Abscisic acid synthesis in NaCl-treated barley, cotton and saltbush, *Aust. J. Plant Physiol.* 18 (1991) 17–24.
- [16] R.A. Bressan, N.K. Singh, A.K. Handa, A. Konowicz, P.M. Hasegawa, Stable and unstable tolerance to NaCl in cultured tobacco cells, in: M. Freeling (Ed.), *UCLA Symposium on plant genetics*, A.R. Liss, New York, 1985, pp. 755–779.
- [17] N.M. Iraki, N. Singh, K. Bressan, R.A. Caprita, N.C. Cell, Walls of tobacco cell and changes in composition associated with reduced growth upon adaptation to water and saline stress, *Plant Physiol.* 91 (1989) 48–53.
- [18] R. Munns, J.B. Passioura, J. Guo, O. Chazen, G.R. Cramer, Water relation and leaf expansion: importance of time scale, *J. Exp. Bot.* 51 (350) (2000) 1495–1504.
- [19] R.B. Jackson, J.S. Sperry, T.E. Dawson, Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions, *Trends Plant Sci.* 5 (11) (2000) 482–488.
- [20] I. Johansson, M. Karlsson, U. Johanson, C. Larson, P. Kjellbom, The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance, *BBA/Biomembranes* 1465 (1–2) (2000) 324–342.
- [21] Z. Lu, P.M. Neumann, Water stress inhibits hydraulic conductance and leaf growth in rice seedling but not the transport of water via mercury-sensitive water channels in the root, *Plant. Physiol.* 120 (1) (1999) 143–152.
- [22] P. Steduto, R. Albrizio, P. Giorio, G. Sorrentino, Gas exchange response and stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation of sunflower under salinity 144 (3) (2000) 243–255.
- [23] P. Binet, Production primaire et accumulation des bio-éléments au niveau d'une population pure d'*Atriplex hastata* L. des rives de l'estuaire de la seine, *Oecol. Plant* 317 (1982) 219–230.
- [24] J. Levitt, Response of plants to environmental stress, Academic Press, New York and London, 1972.
- [25] B.P. Stroganov, Physiological basis of salt tolerance of plants (as affected by various types of salinity), Israel program for scientific translation, Jerusalem, 1964, 279 p.

- [26] X. Sarda, G. Vansuyt, D. Tusch, F. Casse-Delbart, T. Lamaze, Les signaux racinaires de la régulation stomatique, Tolérance à la sécheresse des céréales en zones méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale, Éditions Inra, Paris (Les colloques, n° 64), 1993, pp. 75–79.
- [27] T. Ali Dib, P. Monneveux, Adaptation à la sécheresse et notion d'idéotype chez le blé dur. I. Caractères morphologiques d'enracinement, Agronomie 12 (1992) 371–379.
- [28] M.C. Ball, W.S. Chow, J.M. Anderson, Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional photosysteme II in leaves of the grey mangrove, *Avicennia marina*, through depletion of atrazine-binding polypeptide, Aust. J. Plant Physiol. 14 (1987) 351–361.
- [29] L.W. Wang, A.M. Showalter, I.A. Ungar, Effect of salinity on growth, ion content, and cell wall in *Atriplex prostrata* (Chenopodiaceae), Am. J. Bot. 84 (1997) 1247–1255.
- [30] L.H. Ziska, J.R. Seemann, T.M. De Jong, Salinity induced limitation on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species, Plant Physiol. 93 (1990) 864–870.
- [31] W.D. Jeschke, O. Wolf, W. Hartung, Effect of NaCl salinity on flows and partitioning of C, N and mineral ions in whole plants of white lupin, *Lupinus alba* L., J. Exp. Bot. 43 (1992) 777–788.
- [32] A. Kyparassis, Y. Petropoulou, Y. Manetas, Summer survival of leaves in a soft leaved shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents, J. Exp. Bot. 46 (1995) 1825–1831.
- [33] W.D. Jeschke, O. Wolf, External potassium supply is not required for growth in saline conditions. Experiments with *Ricinus communis* L grown in a reciprocal root system, J. Exp. Bot. 39 (1988) 1149–1167.
- [34] D. Lacan, M. Durand, Na⁺ and K⁺ transport in excised soybean roots, Physiol. Plant 93 (1995) 132–138.
- [35] M. Havaux, Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts, Trends Plant Sci. 3 (4) (1998) 147–151.
- [36] S. Kumar, K.M. Naidu, H.L. Sehtia, Causes of growth reduction in elongating and expanding leaf tissue of Sugarcane under saline conditions, Aust. J. Plant. Physiol. 21 (1994) 79–83.
- [37] C.R. Cramer, D.C. Bowman, Short-term leaf elongation kinetics of maize in response to salinity is independent of the root, Plant Physiol. 95 (1991) 965–967.
- [38] C.R. Cramer, D.C. Bowman, Kinetics of maize leaf elongation. I Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity, J. Exp. Bot. 42 (1991) 1417–1426.
- [39] E. Birügnoli, 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, Planta 187 (1992) 1117–1127.
- [40] I.F. Wardlaw, The control of carbon partitioning in plants, New Phytol. 116 (1990) 341–381.