

Biologie et pathologie végétales / Plant biology and pathology

## Tolérance à la salinité d'une poaceae à cycle court : la sétairie (*Setaria verticillata* L.)

Hela Ben Ahmed\*, Arafet Manaa, Ezzeddine Zid

Unité d'écophysiologie et nutrition des plantes, département de Biologie, faculté des sciences de Tunis, université Tunis-El-Manar,  
campus universitaire, 1060 Tunis, Tunisie

Reçu le 6 août 2007 ; accepté après révision le 3 décembre 2007

Présenté par Philippe Morat

### Résumé

La tolérance à la salinité a été examinée chez *Setaria verticillata* L., graminée estivale à cycle court, en conditions contrôlées de laboratoire. Les semis ont été effectués sur de la tourbe commerciale et les plantules obtenues repiquées sur le même substrat imbibé par capillarité avec de l'eau distillée, éventuellement additionnée de NaCl (50 à 300 mM). La détermination de la masse de matière sèche des plantes après trois semaines de culture sur les différentes concentrations en NaCl montre que la sétairie est très sensible à la salinité. Pendant les premiers stades de son développement, la concentration en NaCl qui provoque 50% d'inhibition de la croissance pondérale est de l'ordre de 75 mM. La réduction de croissance semble associée à une forte accumulation de Na<sup>+</sup> dans la plante et à un déficit d'approvisionnement des organes aériens en K<sup>+</sup>. Cette sensibilité à NaCl se retrouve pendant la phase reproductive, après 3 mois de culture. Le sel affecte négativement les composantes du rendement. La capacité germinative des grains obtenus dans ces conditions diminue avec la concentration en NaCl du milieu de culture des plantes mères et s'annule pour ceux récoltés sur NaCl 300 mM. **Pour citer cet article :** H. Ben Ahmed et al., *C. R. Biologies 331* (2008).

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Salt tolerance of *Setaria verticillata* L.: a short-cycle poaceae.** The responses of growth, development, and nutrition to salt stress are examined in short-cycle *Setaria verticillata*. For these, two experiments are led. The first intended to study the effects of various concentrations of NaCl on the parameters of growth and nutrition during the vegetative phase. Fifteen-day-old platelets were grown on commercial peat irrigated with pure NaCl solutions (0 to 300 mM). After three weeks of culture, the plants were collected and divided into roots and shoots. The fresh and dry matter masses of the various bodies are given. The second experiment was intended to study the effect of different concentrations of NaCl on crop plants until maturity. The culture was led under the same conditions as the preceding one, but for three months until the end of the cycle (production and maturation of the seeds). At harvest, the plants were separated in roots, shoots, and grains. During all the development cycle, *Setaria verticillata* was very sensitive to salinity. The concentration of NaCl that caused an important reduction of dry weight production was about 75 mM. Dry matter deposition was more diminished in roots than shoots. The reduction of the production of growth observed seems associated with a higher accumulation of Na<sup>+</sup> in shoots and with a deficit alimentation of organs in K<sup>+</sup>. During the reproductive phase, salt affects the components of the output and induces variability on the level of the production of biomass as significant as that noted during the phase of vegetative growth. Lastly, the capacity of germination of seeds was strongly dependent on the salt concentration

\* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : [benahmed\\_hela@yahoo.fr](mailto:benahmed_hela@yahoo.fr) (H. Ben Ahmed), [arafeten@yahoo.fr](mailto:arafeten@yahoo.fr) (A. Manaa), [Ezzeddine.Zid@fst.rnu.tn](mailto:Ezzeddine.Zid@fst.rnu.tn) (E. Zid).

of the culture medium of the plants mothers, a total loss of viability appearing on crop plants collected in the presence of NaCl 300 mM. **To cite this article:** H. Ben Ahmed et al., C. R. Biologies 331 (2008).

© 2007 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots-clés :** *Setaria verticillata*; NaCl; Croissance; Développement; Nutrition minérale

**Keywords:** *Setaria verticillata*; NaCl; Growth; Development; Mineral nutrition

## Abridged English version

Excessive soil salinity is an important constraint limiting the distribution of plants in natural habitats, and is an increasingly severe agricultural problem in arid and semiarid regions. About 15 million hectares are affected by salinity in the Maghreb and the Middle East. In Tunisia, the (semi)-arid Mediterranean bio-climatic regions are frequently irrigated with salt-enriched water. Consequently, about 10% of the whole territory and 20% of the cultivated lands are saline. Several solutions were advanced to attenuate the risks incurred by the agronomic production. However, such solutions are expensive and difficult to implement. As an alternative, one can minimize the unfavourable effects of salinity on the output of the cultures by the selection of species and varieties better adapted to the conditions of salinity. In spite of the multitude of work carried out on the responses to salinity in the halophytes as well as in the glycophytes, the data concerning the effect of salinity on the output in grains and its components are rare. The heaviness of the approaches suggests that it is convenient to work on plants with short cycles. The objective of this work is to evaluate the tolerance to salinity of the spontaneous Gramineae with short cycle (three months), *Setaria verticillata*, during its entire cycle of development, based of growth, output, and mineral nutrition parameters. Fifteen-day-old plantlets were grown on commercial peat irrigated with pure NaCl solutions (0 to 300 mM) with 16-h photoperiod ( $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR), and temperature comprised between 25 °C (day) and 19 °C (night). Growth and development were monitored during the entire developmental cycle (ca three months). Samples were harvested for biomass determinations and ion content assays after three weeks of NaCl treatments. The samples were divided into roots and shoots, bagged and dried at 80 °C for at least 48 h. Dried leaf and root tissues were extracted in HNO<sub>3</sub> 0.1 N for 48 h. K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> contents were estimated with an Eppendorf flame photometer.

During the whole development cycle, *Setaria* was a very sensitive species to NaCl. Dry weight of the vegetative organs of young plants is decreased at all the added levels of sodium chloride. The lowest NaCl con-

centration (50 mM) caused a significant reduction of dry weight production, for both roots and aerial parts. A 50% decrease of dry weight production was observed at 75 mM NaCl. At concentrations higher than 50 mM, dry matter deposition was more diminished in roots than in shoots, resulting in higher shoot/root ratios. This depressive effect of NaCl is observed in older plants (three months). However, the ear biomass is only affected for NaCl concentrations higher than 100 mM. The reduction of dry weight production, observed after three weeks at 50 mM NaCl, was associated with a high accumulation of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> and a significant reduction of the K<sup>+</sup> content in shoots. Potassium and calcium contents were significantly diminished in the plants, perhaps because of a restriction of external NaCl root absorption. This effect was much more pronounced for K<sup>+</sup> than for Ca<sup>2+</sup>. However, the plant remains always selective to K<sup>+</sup>. In fact, the K/Na ratio determined in shoots and roots is reduced by salinity, but remains higher than the K/Na ratio calculated in the medium. During the reproductive phase, salt affects the components of the output and induces variability of the level of biomass production as significant as that noted during the phase of vegetative growth. Lastly, the germination capacity of seeds was strongly dependent on the salt concentration in the culture medium of the mother plants, a total loss of viability appearing on crop plants collected in the presence of 300 mM NaCl.

## 1. Introduction

La salinité des sols et des eaux d'irrigation compte parmi les principaux facteurs qui limitent la productivité végétale [1]. Le problème de la salinité prend de plus en plus d'ampleur dans la plupart des pays en voie de développement, où les terres fertiles et les eaux de bonne qualité sont devenues nettement insuffisantes pour une population sans cesse croissante [2]. En Tunisie, les sols salés occupent une superficie de 1,5 millions d'hectares, soit à peu près 25% de la surface totale des sols cultivables du pays [3]. Plusieurs solutions ont été avancées pour atténuer les risques encourus par la production agronomique [4,5]. Cependant, de telles solutions sont coûteuses et difficiles à mettre en œuvre. Comme alter-

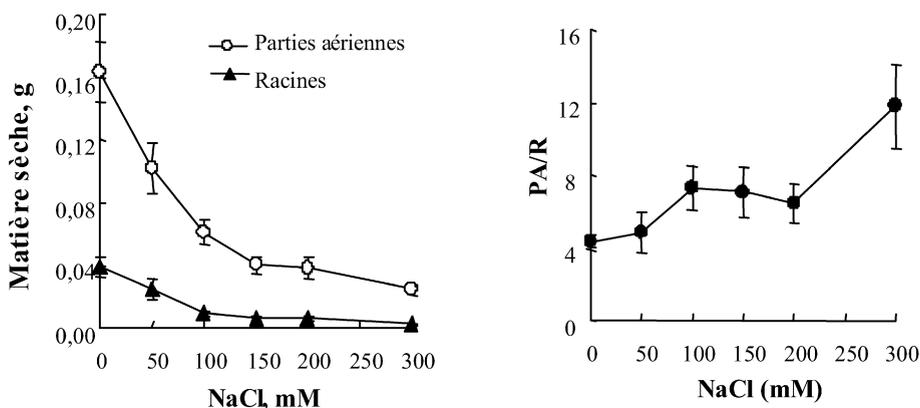


Fig. 1. Production de matière sèche des racines (R) et des parties aériennes (PA) et rapport de la matière sèche des parties aériennes et des racines chez des plantules de *Setaria verticillata* âgées de 15 j, cultivées pendant 21 j sur substrat organique en présence de NaCl en différentes concentrations (0 à 300 mM). Les valeurs représentent la moyenne de 16 mesures individuelles. Intervalles de sécurité calculés au seuil de 5%.

native, on peut minimiser les effets défavorables de la salinité sur le rendement des cultures par la sélection d'espèces et de variétés mieux adaptées aux conditions de salinité. En dépit de la multitude de travaux effectués sur les réponses à la salinité chez les halophytes comme chez les glycophytes [4,6], les données concernant l'effet de la salinité sur le rendement en grains et ses composantes sont rares. La lourdeur des approches suggère qu'il est opportun de travailler sur des plantes à cycle court. L'objectif du présent travail est d'évaluer la tolérance à la salinité d'une graminée spontanée à cycle court (trois mois), *Setaria verticillata*, sur l'ensemble de son cycle de développement, sur la base de paramètres de croissance, de rendement et de nutrition minérale.

## 2. Matériel et méthodes

Les semis sont effectués sur de la tourbe commerciale et les plantules obtenues sont repiquées sur le même substrat, imbibé par capillarité avec de l'eau distillée, éventuellement additionnée de NaCl à différentes concentrations (50 à 300 mM). Les cultures sont conduites en salle climatisée sous éclairage artificiel de  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (photopériode 16 h), à une température comprise entre  $25^\circ\text{C}$  le jour et  $19^\circ\text{C}$  la nuit. Après 21 jours (première culture) ou 90 jours (deuxième culture), les plantes sont récoltées, puis séparées en racines et parties aériennes végétatives, et épis (quand ils sont formés). Les masses de matière fraîche et de matière sèche, ainsi que le contenu ionique des différents organes, sont déterminés à chaque récolte. La croissance moyenne relative (CMR) est calculée suivant la formule suivante :  $\text{CMR} = (\text{MS}_{t2} - \text{MS}_{t1}) / (\text{MS} \times (t2 - t1))$  avec  $\text{MS} = (\text{MS}_{t2} - \text{MS}_{t1}) / \ln(\text{MS}_{t2} - \text{MS}_{t1})$ . L'indice de sensibilité au sel est calculé à partir de la formule :

$\text{I.S.} = (\text{MS}_t - \text{MS}_s) / \text{MS}$ , avec  $\text{MS}_t$  la matière sèche correspondant au traitement témoin et  $\text{MS}_s$  la matière sèche correspondant au traitement salin. Les ions minéraux  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Na}^+$  sont dosés par photométrie de flamme en émission (photomètre Eppendorf) et  $\text{Cl}^-$  par coulométrie (chloridomètre Buchler Cotlove), sur le produit d'une extraction à froid dans  $\text{HNO}_3$  0,1 N.

## 3. Résultats

### 3.1. Tolérance à NaCl pendant la phase végétative

Les deux principales manifestations de la salinité sont la réduction de la taille des plantes aux concentrations en NaCl supérieures ou égales à 100 mM, et l'apparition de nécroses foliaires aux concentrations plus élevées, signes d'une toxicité par excès d'accumulation de sel dans les feuilles. La présence de NaCl dans le milieu, même à faible dose (50 mM), entraîne, après 21 jours de culture, une baisse significative de la matière sèche des plantes, des racines comme des parties aériennes. La concentration en NaCl qui provoque 50% d'inhibition de la croissance pondérale des plantes est de l'ordre de 75 mM. L'augmentation du rapport PA/R (biomasse des parties aériennes/biomasse des racines) aux concentrations en NaCl supérieures à 50 mM indique que la croissance des racines est plus affectée par le sel que celle des organes aériens (Fig. 1).

Pour apprécier l'effet du sel sur l'activité biosynthétique, nous avons calculé la croissance moyenne relative (CMR) des racines et celle des parties aériennes sur les différents milieux de culture. La Fig. 2 montre que la CMR des racines, comme celle des parties aériennes, est très sensible à la salinité du milieu de culture.

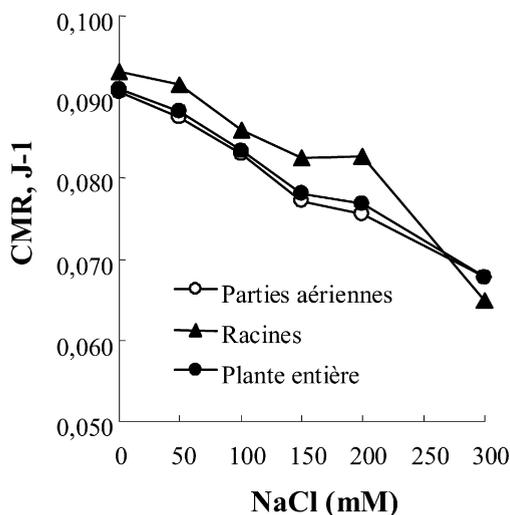


Fig. 2. Croissance moyenne relative exprimée en quantité de biomasse produite par unité de matière sèche et par unité de temps ( $\text{g g}^{-1} \text{MS j}^{-1}$ ) des racines, parties aériennes et plante entière chez *Setaria verticillata*, âgée de 21 j, cultivée en absence (témoin) ou en présence de NaCl (50 à 300 mM). Les valeurs représentent la moyenne de 16 mesures individuelles.

Sur le plan nutritionnel, la culture sur sel entraîne un enrichissement des racines et des parties aériennes en  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ , avec généralement un excès d'accumulation du cation par rapport à l'anion, particulièrement dans les organes aériens (Fig. 3). La seconde manifestation du stress salin est une baisse significative des teneurs en  $\text{K}^+$  dans les deux types d'organes, aux concentrations en NaCl supérieures à 50 mM, traduisant probablement une restriction de l'approvisionnement de la plante en  $\text{K}^+$ . Les teneurs en calcium sont plus stables et moins sensibles à la salinité que les teneurs en  $\text{K}^+$  (Fig. 3).

La Fig. 4 donne le rapport des fractions ioniques équivalentaires  $\text{K}/(\text{K} + \text{Na})$  dans les racines et les parties aériennes en fonction de la concentration en NaCl. Ce rapport est toujours plus élevé dans la plante que dans le milieu, ce qui montre l'aptitude de la plante à discriminer  $\text{K}^+$  et  $\text{Na}^+$ , quelle que soit la richesse du milieu en  $\text{Na}^+$ . Par ailleurs, ce rapport évolue parallèlement et conserve des valeurs voisines dans les racines et les organes aériens, ce qui suggère que la sélectivité  $\text{K}/\text{Na}$  des parties aériennes est déterminée, au moins en partie, par celle des racines. Enfin, pour les deux organes, la sélectivité en faveur de  $\text{K}^+$  chute fortement, même aux faibles doses de NaCl (50 mM), ce qui est peut être en rapport avec la forte sensibilité de la plante au stress salin. En effet, la représentation graphique de l'activité de biosynthèse des organes aériens (tout traitement confondu), en fonction du rapport  $\text{K}/(\text{K} + \text{Na})$

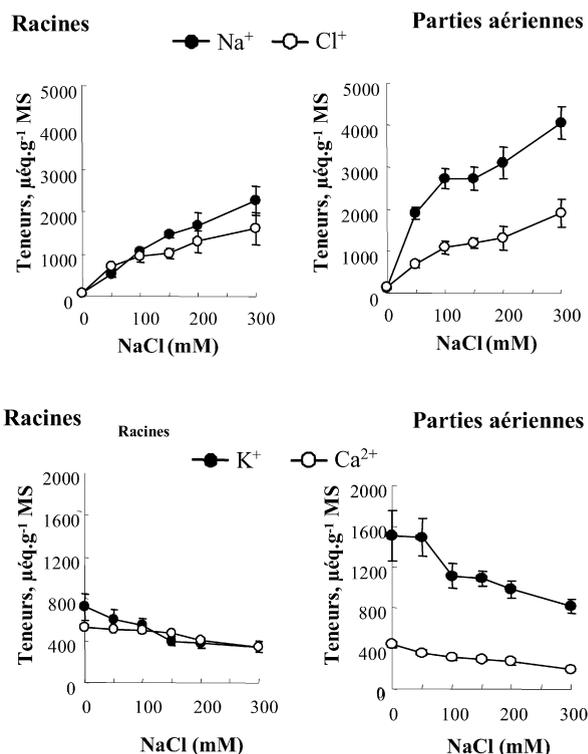


Fig. 3. Teneurs en  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{2+}$  ( $\mu\text{eq g}^{-1} \text{MS}$ ) des racines et des parties aériennes de *Setaria verticillata*, après trois semaines de culture en présence de NaCl en différentes concentrations (0 à 300 mM). Les valeurs représentent la moyenne de 16 mesures individuelles. Les intervalles de sécurité sont calculés au seuil de 5%.

dans ces organes (Fig. 4), montre que la CMR des organes aériens est corrélée positivement à la fraction ionique  $\text{K}/(\text{K} + \text{Na})$  avec  $r = 0,6911$ .

### 3.2. Tolérance à NaCl pendant la phase reproductive

La croissance et le développement des plantes ont été suivis jusqu'à la production de grains. La présence de NaCl dans le milieu, en particulier aux concentrations supérieures à 50 mM, tend à accélérer le cycle de développement. À une floraison plus précoce est associée l'apparition de nécroses foliaires localisées. À long terme, la salinité élimine une partie des plantes mises en culture. La Fig. 5 montre l'effet de NaCl sur la masse sèche des différents organes, y compris les épis, après trois mois de culture sur divers milieux. On retrouve, à la fin du cycle, les traits dégagés durant la phase végétative : forte baisse de la masse racinaire à la dose la plus faible de NaCl (50 mM) et réduction progressive, presque linéaire, de la masse des parties aériennes pour les concentrations en NaCl supérieures à 50 mM. Le suivi de la répartition de la biomasse totale entre

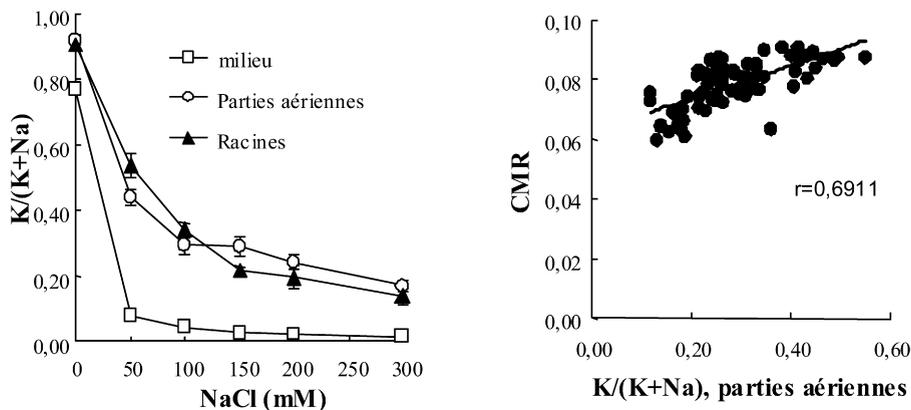


Fig. 4. Fraction ionique équivalente  $K/(K + Na)$  de l'accumulation dans les racines et dans les parties aériennes et relation entre la CMR et la sélectivité ionique des organes aériens de plantes de *Setaria verticillata* cultivées pendant 21 j sur substrat organique en présence de NaCl en différentes concentrations en (0 à 300 mM).

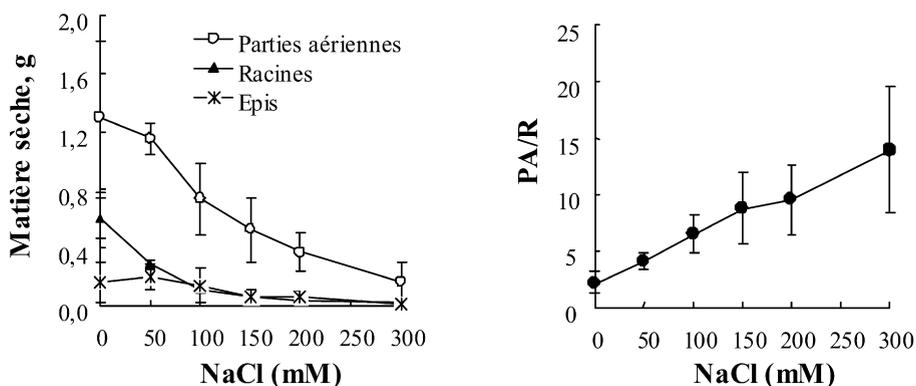


Fig. 5. Masse de matière sèche des racines, des parties aériennes et des épis et rapport PA/R chez *Setaria verticillata*. Les plantules, âgées de 15 j, sont cultivées pendant trois mois sur substrat organique en présence de NaCl en différentes concentrations (0 à 300 mM). Les valeurs représentent la moyenne de quatre mesures individuelles.

les deux types d'organes en fonction de la concentration du milieu de culture en NaCl est représenté sur la Fig. 5. Comme il a été noté plus haut (Fig. 1), le rapport PA/R augmente en fonction de la concentration en NaCl dans la solution d'arrosage, ce qui confirme la plus forte sensibilité au stress salin des racines relativement aux parties aériennes.

Les paramètres qui interviennent dans la capacité de la plante à se reproduire sont le nombre de talles, le nombre d'épis par talle, le nombre de grains par épi et le pouvoir germinatif. Le Tableau 1 donne le nombre de talles herbacées par pied, le nombre d'épis par talle, le nombre de grains par épi, ainsi que la capacité germinative des grains. Ce tableau montre que le nombre de talles herbacées par pied diminue avec le traitement salin à partir de la concentration 150 mM. Cette diminution est de 50% par rapport au témoin. De même, le nombre d'épis par pied, ainsi que le nombre de grains

Tableau 1

Paramètres de production des plantes de *Setaria verticillata* cultivées pendant trois mois sur des milieux de différentes concentrations en NaCl

Paramètres	NaCl (mM)					
	0	50	100	150	200	300
Nombre de talles/plante	4	4	4	2	2	2
Nombre d'épis/plante	3	4	3	1	1	0
Nombre de grains/épi	80	46	40	38	22	0
Nombre de grains/plante	240	184	120	38	22	0
Capacité de germination	70	30	26	18	6	0

par épi diminue avec la salinité de la solution d'arrosage et même s'annule à 300 mM. La capacité germinative (sur eau distillée) des grains issus des plantes témoins est de l'ordre de 70%. Elle tombe à 30% pour les grains formés sur NaCl 50 mM, et s'annule à 300 mM.

#### 4. Discussion

Chez toutes les espèces végétales, glycophytes comme halophytes, la salinité du milieu entraîne, à partir d'un certain seuil, une réduction de la biomasse. Néanmoins, le degré d'inhibition de 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 [7,8]. Évaluée sur l'ensemble du cycle de développement, *Setaria verticillata* se présente comme une plante sensible à NaCl. L'action dépressive du sel se manifeste par une réduction de la production de matière sèche des différents organes de la plante et de la production de grains (Fig. 5). La toxicité du sel commence à se manifester au stade végétatif par l'apparition de nécroses sur les feuilles les plus âgées et s'accroît au cours du temps. Elle finit, dans certains cas, par éliminer une partie des plantes mises en culture, le taux de mortalité étant fonction de la concentration en NaCl (résultats non illustrés). L'étude du comportement de *Setaria verticillata* en conditions de stress salin montre que le sel affecte davantage la croissance des racines que celle des parties aériennes. Cette différence de sensibilité au sel entre les deux types d'organes apparaît clairement à l'examen du rapport PA/R, dont la valeur augmente en fonction de la concentration en NaCl (Fig. 1). La sensibilité du système racinaire est l'une des caractéristiques de la sétiaire, car généralement ce sont les organes photosynthétiques qui manifestent une plus forte sensibilité au stress salin que les organes d'absorption [9,10]. La sensibilité au stress salin observée au niveau du système racinaire de la sétiaire se traduit par une baisse au niveau de l'activité de biosynthèse d'autant plus importante que la salinité du substrat est plus élevée (Fig. 2).

L'effet dépressif de la salinité sur la croissance des plantes peut avoir deux causes principales, non exclusives : les difficultés d'alimentation en eau et en nutriments, et la toxicité des ions accumulés en excès dans la plante [11]. Nos résultats suggèrent que la réduction de matière sèche observée consécutivement à l'addition de NaCl dans la solution d'arrosage serait imputable à l'action défavorable des ions  $\text{Na}^+$  (et  $\text{Cl}^-$ ) accumulés dans les tissus. En effet, l'analyse minérale des plantes après 21 jours de traitement montre que l'accumulation de  $\text{Na}^+$  dans les organes aériens atteint des niveaux toxiques (supérieurs à  $3 \text{ méq. g}^{-1} \text{ MS}$ ), conduisant au dessèchement des plantes, particulièrement à la plus forte concentration en NaCl (300 mM). Mais cette accumulation massive de  $\text{Na}^+$  dans les tissus foliaires s'accompagne d'une diminution des teneurs en  $\text{K}^+$  d'autant plus prononcée que la concentration en NaCl dans la solution d'arrosage est plus élevée. Il est bien établi que la

présence de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  en grandes quantités dans le milieu de culture entraîne une compétition au niveau des sites d'absorption de  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{NO}_3^-$  [12], se manifestant par la limitation de l'absorption de ces éléments nutritifs essentiels [4]. Hajji [13], dans ses travaux sur le laurier rose, montre que l'effet néfaste du sel sur la production de biomasse provient davantage d'une inhibition de l'alimentation de la racine en  $\text{K}^+$  et  $\text{Ca}^{2+}$ , lorsque le milieu de culture contient des quantités importantes de NaCl, que de l'accumulation du sel dans la plante.

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. La relation entre la sélectivité K/Na et la tolérance à la salinité a fait l'objet de plusieurs études [14,15]. Dans ses travaux sur l'orge, Greenway [16] montre que le cultivar tolérant possède une plus grande sélectivité  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  que le cultivar sensible. De même, la tolérance de certains cultivars de trèfles est associée à une limitation du transport de  $\text{Na}^+$  vers les organes aériens et au maintien d'une sélectivité K/Na élevée [7]. Chez *Setaria verticillata*, la sensibilité au sel est probablement en rapport avec la baisse de cette sélectivité, même aux plus faibles concentrations en NaCl (Fig. 4). En effet, l'indice de sensibilité de la plante entière est corrélé positivement à la fraction ionique  $\text{K}/(\text{K} + \text{Na})$  de l'accumulation dans les parties aériennes (Fig. 6).

Nos résultats relatifs aux plantes de *Setaria* cultivées pendant trois mois sur substrat organique additionné de

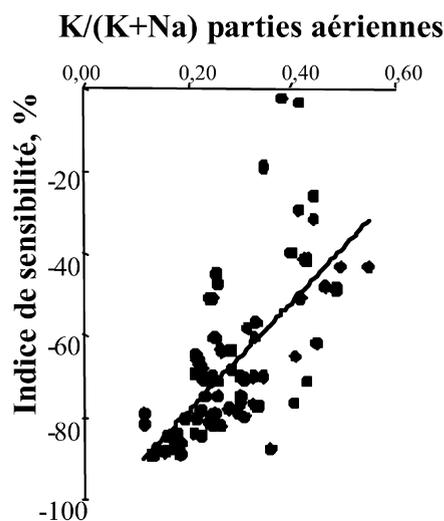


Fig. 6. Relation entre l'indice de sensibilité et la sélectivité K/Na des organes aériens de plantes de *Setaria verticillata* cultivées pendant 21 j sur substrat organique, en présence de NaCl en différentes concentrations (0 à 300 mM).

NaCl montrent que les composantes du rendement en grains sont affectées de façon plus ou moins importante par la salinité. C'est le nombre de grains par plante qui est le plus touché par NaCl. En effet, la corrélation entre la production de grains et le nombre de talles herbacées par pied est hautement significative [17]. Selon Levitt [18], cette baisse du tallage peut être due, soit à des effets toxiques de  $\text{Na}^+$ , soit à des effets « nutritionnels » liés à l'action de  $\text{Na}^+$  sur l'absorption d'autres ions, comme  $\text{K}^+$  en particulier. Les perturbations de l'alimentation potassique ne se limitent pas à la diminution de la mise en place des talles herbacées, mais affectent également le nombre d'épis par pied, consécutivement à la disparition d'un certain nombre de talles, lorsque les conditions de nutrition en cet élément deviennent limitantes.

La capacité germinative des grains récoltés au cours de l'expérience manifeste aussi une sensibilité à la salinité. L'aptitude des grains à germer sur l'eau distillée diminue au fur et à mesure que la concentration en NaCl appliquée pendant la culture augmente. Elle finit par s'annuler chez les graines récoltées sur des plantes cultivées sur NaCl 300 mM.

## 5. Conclusions

*Setaria verticillata* se révèle sensible à la salinité, aussi bien durant la phase de croissance végétative que pendant la phase de reproduction. La concentration en NaCl qui provoque 50% d'inhibition de la croissance pondérale des plantes est de l'ordre de 75 mM. L'action dépressive de NaCl se fait davantage sentir au niveau des racines qu'à celui des parties aériennes. La réduction de croissance observée sur NaCl semble associée à une forte accumulation de  $\text{Na}^+$  et à un déficit d'approvisionnement des organes aériens en  $\text{K}^+$ . Bien que la plante reste sélective en faveur de  $\text{K}^+$ , quelle que soit la richesse du milieu en  $\text{Na}^+$ , le rapport  $\text{K}/(\text{K} + \text{Na})$  diminue fortement avec la salinité, expliquant la forte sensibilité de la plante au stress salin. Pendant la phase reproductive, le sel affecte les composantes du rendement et induit une variabilité au niveau de la production de biomasse aussi importante que celle notée pendant la phase de croissance végétative. Enfin, la capacité germinative des grains est fortement dépendante de la concentration en sel du milieu de culture des plantes mères, une perte totale de viabilité se manifestant chez les graines récoltées sur des plantes cultivées en présence de NaCl 300 mM.

## Références

- [1] T.J. Flowers, Improving crop salt tolerance, *J. Exp. Bot.* 55 (396) (2004) 307–319.
- [2] E.G. Shay, Saline agriculture. Salt-tolerant plant for developing countries. Report of a panel of the board on science and technology for international development office of international affairs national research, National Academies Press, Washington, DC, 1990 (143 p.).
- [3] M. Hachicha, J.O. Job, A. Mtimet, Les sols salés et la salinisation en Tunisie, *Sols de Tunisie* 15 (1994) 559–564.
- [4] A. Levigneron, F. Lopez, G. Vansuyt, P. Berthomieu, P. Fourcroy, F. Casse-Delbart, Les plantes face au stress salin, *Cah. Agric.* 4 (1995) 263–273.
- [5] T.J. Flowers, M.A. Hajibagheri, Salting tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentrations in root cells of cultivars differing in salt tolerance, *Plant Soil.* 231 (2001) 1–9.
- [6] T.J. Flowers, P.J. Troke, A.R. Yeo, The mechanism of salt tolerance in halophytes, *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 28 (8) (1977) 9–121.
- [7] M.C. Shannon, C.L. Noble, Variation in salt tolerance and ion accumulation among subterranean clover cultivars, *Crop Sci.* 35 (1995) 788–804.
- [8] C. Abdelly, Mécanismes d'une association de luzernes spontanées et de halophytes pérennes en bordure de sebkha, thèse d'État, FST, université Tunis-2, 1997 (290 p.).
- [9] E. Brügnoli, 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) 335–347.
- [10] M. Ziani Andaloussi, Comportement physiologique et biochimique du Sorgho fourrager sous contrainte saline. Effets d'alternance et acclimatation, thèse, université de Tunis, 1999.
- [11] L. Xiong, J.K. Zhu, Salt tolerance, in: *The Arabidopsis Book*, American Society of Plant Biologists, 2002, pp. 1–22.
- [12] V. Martinez, A. Läuchli, Effects of  $\text{Ca}^{2+}$  on the salt-stress responses of barley roots as observed by in-vivo  $^{31}\text{P}$ -nuclear magnetic resonance and in-vitro analysis, *Planta* 190 (1993) 519–524.
- [13] M. Hajji, La responsabilité de la racine dans la sensibilité du laurier rose au chlorure de sodium, *Physiol. Veg.* 18 (1980) 505–515.
- [14] E. Bizid, E. Zid, C. Grignon, Tolérance à NaCl et sélectivité  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  chez les triticales, *Agronomie* 8 (1988) 23–27.
- [15] J. Gorham, R.G. Wyn Jones, Partial characterization of the trait for enhanced  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  discrimination in the D genome of wheat, *Planta* 180 (1990) 590–597.
- [16] H. Greenway, Plant response to saline substrates. II. Chloride sodium and potassium uptake and translocation young plant of *Hordeum vulgare* L. during and after a short sodium chloride treatment, *Aust. J. Biol. Sci.* 15 (1) (1965) 39–57.
- [17] M. El Mekkaoui, Étude des mécanismes de tolérance à la salinité chez le blé dur (*T. durum* Desf.) et l'orge (*H. vulgare* L.) : recherches de tests précoces de sélection, thèse de doctorat, USTL, Montpellier, 1990 (191 p.).
- [18] J. Levitt, in: *Reponses of Plants to Environmental Stresses*, Academic Press, New York–San Francisco–London, 1972, p. 697.