

EFFET DE PHYTOHORMONES (AIA, GA3) SUR LA SÉLECTIVITÉ K^+/Na^+ ET LA RÉSISTANCE STOMATIQUE DANS L'ADAPTATION À LA SALINITÉ DU BLÉ DUR (*TRITICUM DURUM* DESF.) ET UNE ESPÈCE APPARENTÉE

Yamina Bouatrous et Nadia Yakhlef

Laboratoire de génétique, biochimie et biotechnologie végétales, département de biologie et d'écologie végétales, faculté des sciences de la nature et de la vie, université Mentouri Constantine, Algérie
bouatrousyamina@yahoo.fr

(Received 2 May 2012 - Accepted 19 June 2013)

RÉSUMÉ

*La culture du blé dur en Algérie est confrontée au problème de la salinité du sol qui constitue un obstacle majeur à la croissance des végétaux. L'utilisation des variétés résistantes à la salinité est devenue impérative. Dans cet objectif, une étude de la résistance stomatique, de l'exclusion foliaire de Na^+ et de la sélectivité K^+/Na^+ au stade tallage chez quatre variétés de blé dur et une espèce apparentée (*Aegilops geniculata* Roth) traitées avec quatre concentrations de NaCl (0, 5, 10 et 15 g/l) a été réalisée pour comprendre les mécanismes sous-jacents en vue de mettre au point des critères d'amélioration de la résistance à la salinité. Les résultats obtenus ont montré que l'*Aegilops* est une espèce résistante au stress salin, par comparaison avec les autres variétés de blé dur; elle accumule plus de K^+ par rapport aux autres espèces étudiées. L'accumulation de Na^+ est plus importante chez les espèces sensibles. On peut donc utiliser cette espèce dans les programmes d'amélioration des plantes pour transférer des gènes de résistance d'*Aegilops* vers le blé dur à l'aide de sauvetage d'embryon par la culture in vitro des embryons immatures. Les résultats ont indiqué qu'une exclusion de Na^+ combinée à une forte accumulation de K^+ peut jouer un rôle clef dans la tolérance au sel chez le blé. L'application des phytohormones sur les plantes stressées a induit une action anti stress salin à travers une stimulation de la croissance et de la productivité. De plus une augmentation significative du potassium et de la teneur relative en eau a été enregistrée dans les feuilles.*

Mots-clés: *Triticum durum*, *Aegilops geniculata*, résistance stomatique, stress salin, sélectivité K^+/Na^+ , phytohormones

ABSTRACT

Salinity is a major obstacle for plant growth; the durum wheat crop is facing this problem in Algeria. The use of varieties resistant to salinity has become imperative. For this

purpose, a study of stomatal resistance, leaf exclusion of Na^+ and selectivity K^+ / Na^+ at 4 leaf stage in seven varieties of durum wheat and related species (*Aegilops geniculata*) treated with four concentrations of NaCl (0, 5, 10 and 15 g / l) was conducted to understand the underlying mechanisms for developing criteria for improvement of resistance to salinity. Results obtained showed that the *Aegilops* species were resistant to salt stress, compared with other durum varieties. Accordingly, breeding programs can for transfer resistance genes from *Aegilops* to durum wheat using embryo rescue from in vitro culture of immature embryos. Applying of phytohormones on salt stressed plants showed different effects compared with salt stress effects through stimulating growth and productivity. Moreover, significant increase in the content of potassium and water tension has been recorded in leaves.

Keywords: *Triticum durum*, *Aegilops geniculata*, stomatal resistance, salt stress, selectivity K^+ / Na^+ , phytohormones

INTRODUCTION

La salinisation enregistrée dans les écosystèmes arides et semi-arides résulte de la forte évaporation et d'une pluviométrie irrégulière et insuffisante (Munns, 2006). Cette salinisation provient aussi de l'irrigation le plus souvent mal contrôlée (Bennaceur *et al.*, 2001). Chaque année, les surfaces perdues à cause de la salinité des sols varient autour de 20 millions d'ha dans le monde (Bennaceur *et al.*, 2001). De ce fait, ces changements imposent la réflexion sur les stratégies à entreprendre pour comprendre les mécanismes mis en jeu par les plantes afin de les adapter aux nouvelles conditions de l'environnement et de maintenir leur croissance et leur productivité (Belkhdja & Bidai, 2004; Trinchant *et al.*, 2004).

En effet, selon le degré de salinité dans le milieu, les glycophytes en particulier sont exposées à des modifications de leur comportement morpho-physiologique (Bennaceur *et al.*, 2001), biochimique (Grennan, 2006) et minéral (Martinez *et al.*, 2007). Ainsi, les plantes réagissent à ces variations de la salinité dans le biotope, soit pour disparaître ou déclencher des mécanismes de résistance. Parmi ces mécanismes, l'ajustement osmotique joue un rôle primordial dans la résistance ou la tolérance de la plante à la contrainte abiotique (Munns, 2006). En effet, la tolérance, dans le cas d'un abaissement du potentiel hydrique, s'exprime par un maintien de la turgescence (Moinuddin *et al.*, 2005) grâce au phénomène d'ajustement osmotique. Ce phénomène apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation aux stress ionique et osmotique qui s'expriment par la capacité d'un végétal à accumuler, au niveau symplasmique et de manière active des ions tels que les K^+ et Na^+ (Parida & Das, 2005; Navarro & Rubio, 2006) et Cl^- (Munns, 2006; Teakle *et al.*, 2007) ou de composés organiques tels les sucres solubles (Ottow *et al.*, 2005) et certains amino-acides comme la proline (Morant-Manceau *et al.*, 2004). Ceci permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) (Grennan, 2006; Martinez *et al.*, 2007). L'accumulation de ces composés serait une adaptation métabolique notée chez un certain nombre de plantes tolérantes au stress. Wyn et Gorham (1986) ont indiqué que la tolérance au sel chez le blé est liée à sa faible absorption de Na^+ et Cl^- .

Les phytohormones sont des composés organiques synthétisés dans une partie de la plante, puis transportés vers une autre partie où ils produisent un effet physiologique à très faible concentration. En effet, les phytohormones se retrouvent habituellement dans les tissus végétaux à des concentrations de moins de $1\mu\text{M}$. Les mécanismes par lesquels elles agissent sont loin d'être parfaitement compris, d'autant plus qu'il apparaît maintenant évident que

leurs sentiers de transduction du signal ne sont pas linéaires et indépendants, mais bien au contraire s'entrecroisent pour former des interactions et des synergies complexes.

Dans ce travail, on va étudier les variations morphologiques et physiologiques en fonction de régimes salins croissants pour l'évaluation des réponses physiologiques chez quatre variétés de blé dur et une espèce apparentée au blé (*Aegilops geniculata*). On tentera ici de démystifier, dans la mesure où les connaissances actuelles le permettent, la complexité des interactions phytohormone et stress dans le contexte de la réponse physiologique vis-à-vis du stress salin.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Le choix du matériel végétal est effectué en collaboration avec l'institut technique des grandes cultures (ITGC). Les variétés qui sont retenues pour l'expérimentation ont été préparées au laboratoire de génétique biochimie et biotechnologie végétale à Chaabt Arssas (université Mentouri Constantine). Quatre génotypes de blé dur et une espèce apparentée (*Aegilops*) sont choisis (Tableau1).

TABLEAU 1
Origine des Génotypes Étudiés

Génotypes		Origine
<i>Triticum durum</i> (Desf.)	Cirta (Ci)	Algérie
	Vitron (Vi)	Espagne
	Waha (Wa)	Mexique
	Gta dur (Gt)	Mexique
<i>Aegilops geniculata</i> Roth	<i>Aegilops geniculata</i> (AE)	Algérie

Conduite de l'essai

Préparation des grains

Les grains de blé dur et ceux de l'*Aegilops* ont été prégermés en boîtes de Pétri à la température ambiante (25°C environ) et à l'obscurité. Les jeunes plants ont été repiqués individuellement dans des pots en plastique contenant un mélange de sable (1/3) et de sol (2/3). Ces pots sont placés ensuite sous une serre (en plastique) et irrigués à leur capacité de rétention (0.52 l) chaque deux jours avec de l'eau ordinaire.

Stress appliqués et paramètres mesurés

Dans cette expérimentation les plantes sont divisées en deux lots :

- le premier lot est irrigué avec quatre niveaux de NaCl (0, 5, 10,15 g/l) au stade tallage, (six semaines après le semis) pendant deux semaines.
- le deuxième lot en plus de l'irrigation avec quatre niveaux de NaCl (0, 5, 10,15 g/l), on a appliqué une pulvérisation avec deux types de phytohormones : auxine (AIA avec 7 ppm) et gibbérelline (GA3 avec 250 ppm).

De nombreux paramètres morphologiques sont mesurés, (taux de croissance %), physiologiques (résistance stomatique, teneur relative en eau (TRE), teneur foliaire en K^+ et Na^+).

Dispositifs et principes des méthodes de mesure

Le taux de croissance relatif (TCR) est calculé selon la formule:

$$TCR = \frac{TC_H \text{ sel} \times 100}{TC_H \text{ témoin}}$$

$$TC_H = \text{Longueur finale (LF)} - \text{Longueur initiale (LI)}$$

(Malassis & Gheri, 1996)

La teneur relative (TRE %)

La teneur relative en eau est déterminée par le pourcentage d'eau présente dans les feuilles excisées avec la mesure de leur poids avant (poids frais) et après trempage dans l'eau distillée pendant 48 heures à l'obscurité (poids de turgescence), de même elles seront pesées après les avoir mises dans une étuve (90°C) pendant une durée de 48 h (poids sec). La TRE est ainsi calculée par la formule suivante :

$$TRE = \frac{(PF - PS)}{(PT - PS)} \times 100 \quad \text{selon Ladigues (1975)}$$

TRE = Teneur relative en eau, PF= poids frais, PS= poids sec, PT= poids de turgescence

La résistance stomatique

La résistance stomatique qui traduit le degré d'ouverture des stomates, est mesurée par la méthode porométrique à diffusion de vapeur d'eau, plus sa valeur est élevée plus ils sont fermés. L'étalonnage de l'appareil, type AP4 est réalisé dans le lieu de développement des plantes et les mesures sont faites sur la partie médiane stade tallage et seulement la face supérieure de la feuille.

Dosage du sodium (Na^+) et du potassium (K^+)

Au stade 4^{ème}, 5^{ème} feuille, un gramme de matière sèche (après séchage à l'étuve 80°C pendant 48 heures) a été broyé et incinéré à 450°C pendant 4 h. Après refroidissement, les cendres obtenues sont dissoutes dans 5 ml d'HCl (2N), puis chauffées pendant 10 min puis filtrées et le volume est amené à 100 ml. À partir de cette solution, les dosages de Na^+ et K^+ sont effectués par photométrie de flamme. Les valeurs obtenues sont converties en teneur de Na^+ et K^+ à partir de la courbe d'étalonnage.

Étude statistique

Pour étudier l'impact du stress salin sur les différents génotypes étudiés, le programme Minitab (2000), logiciel d'analyses statistiques, a été utilisé pour réaliser toutes les analyses de la variance, la comparaison des moyennes entre l'échantillon témoin et l'échantillon traité pour chaque paramètre analysé.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Résultats

Taux de croissance

D'après l'analyse de la variance à deux facteurs ($F=6.33$), on a observé un effet significatif de la salinité sur le taux de croissance pour tous les génotypes étudiés. Quelle que soit la variété, le taux de croissance pour le témoin (non traité) est plus loin par rapport aux différents traitements salins, la dégradation de croissance est fonction du stress, la diminution du taux de croissance entre le témoin, N1, N2, N3 est de l'ordre de 8.1 %, 19.5% et 28 % respectivement. D'un autre côté, le comportement de chaque génotype est différent de l'un à l'autre. Cependant, cette réduction relative du taux de croissance généralement considérée comme indice de sensibilité, reste néanmoins très largement inférieure à 50% (seuil très utilisé pour le classement de la tolérance), ceci atteste de leur caractère de tolérance vis-à-vis du stress salin.

Selon la Figure 1 et l'intervalle de confiance (Tableau 2), on a démontré que l'espèce apparentée *Aegilops* garde un taux de croissance élevé par rapport aux autres génotypes de blé dur (94.4%), et même le changement entre les différents niveaux de stress est constant. La variété Vitron présente aussi un comportement comparable à celui d'*Aegilops* donc, ils sont compris dans le même groupe, par contre, la variété Cirta est caractérisée par le taux de croissance le plus faible (69.8%).

Concernant l'effet de l'auxine, on a trouvé selon l'intervalle de confiance (Tableau 2) et la Figure 2, que cette phytohormone n'a aucun effet sur le taux de croissance, par contre la gibbérelline occasionne directement une augmentation du taux de croissance quel que soit le génotype testé malgré la présence de différentes concentrations de NaCl.

Teneur relative en eau (TRE)

D'après l'analyse de variance (Tableau 3) et la Figure 3, on a trouvé que la salinité a un effet significatif sur la teneur relative en eau au stade tallage quel que soit le génotype étudié. Cependant les essais effectués font apparaître un effet de la variété entre les génotypes. L'intervalle de confiance a permis de classer les génotypes en quatre groupes distincts.

Le 1^{er} groupe (Cirta) avec TRE (82.27%) ; 2^{ème} groupe (Vitron, Waha) avec TRE (84,87 % ; 86 % respectivement) ; 3^{ème} groupe (Gta dur) avec TRE (89 %) ; 4^{ème} groupe (*Aegilops*) avec TRE (91%).

TABLEAU 2

Intervalle de Confiance pour le Taux Relative de Croissance (%)

IC individuel à 95%	
var	Moyenne
Ae	94,4
Ci	69,8
Gt	88,0
Vi	91,1
Wa	87,3

IC individuel à 95% sous l'effet de l'auxine	
stress	Moyenne
N1	91,9
N1+AIA	92,9
N2	80,5
N2+AIA	82,5
N3	71,2
N3+AIA	71,2

IC individuel à 95% sous l'effet de gibbérelline	
stress	Moyenne
N1	91,8
N1+GA3	94,3
N2	80,5
N2+GA3	89,4
N3	72,0
N3+GA3	84,6

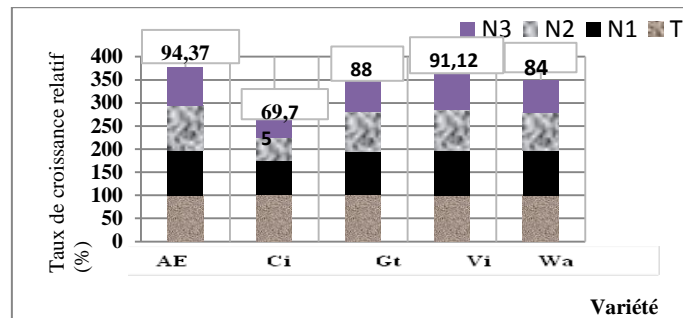


Figure 1. Le taux de croissance relatif (%) en fonction de la salinité chez les différents génotypes étudiés au stade tallage.

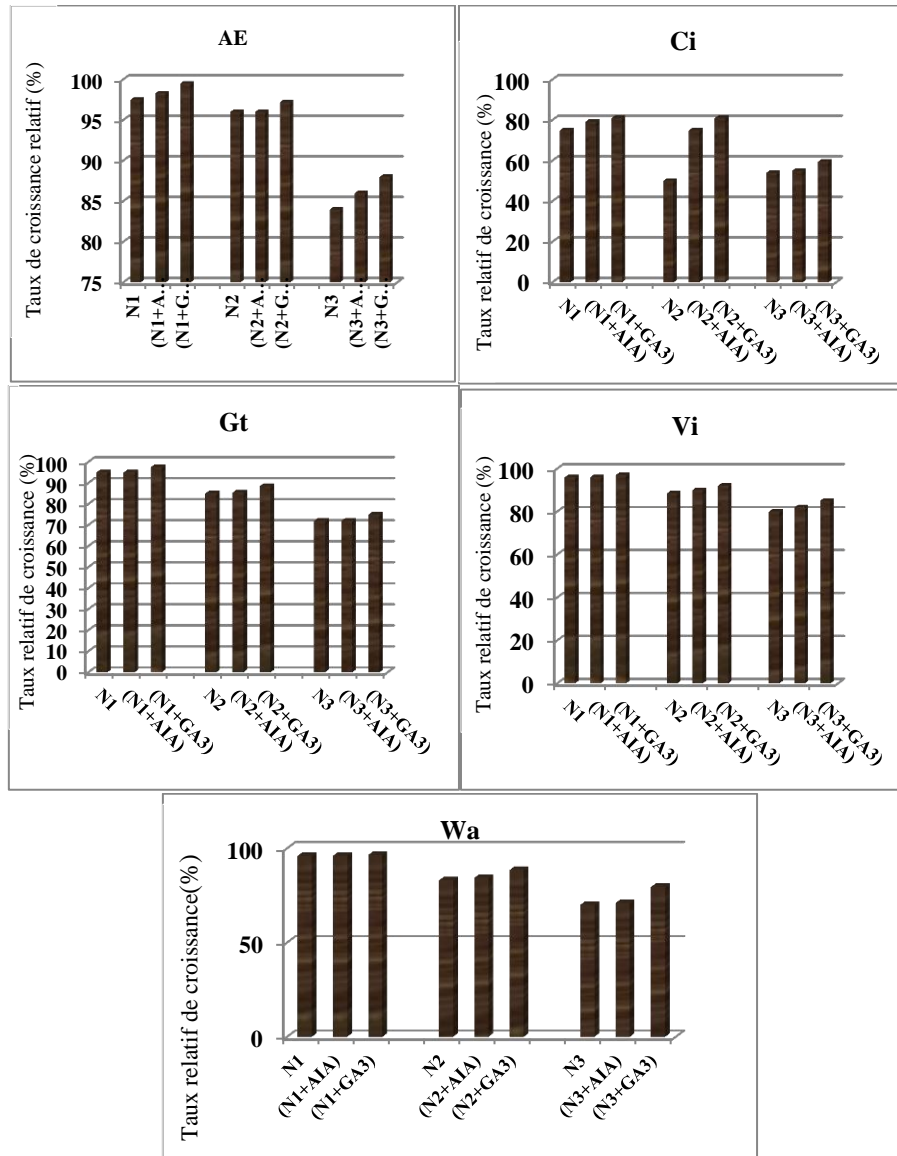


Figure 2. Le taux de croissance relatif (%) en fonction de la salinité et des phytohormones (AIA et GA3) chez les différents génotypes étudiés au stade tallage.

L'application de phytohormones dans cet essai a montré que la gibbérelline provoque une augmentation de la teneur relative en eau plus élevée par rapport à l'auxine quel que soit le génotype étudié (Figures 4, 5).

TABLEAU 3

Intervalle de Confiance pour la Teneur Relative en Eau (TRE)

IC individuel à 95% sous l'effet de gibbérelline

stress	Moyenne	IC
N1	93,40	(---*---)
N1+GA3	91,80	(---*---)
N2	87,60	(---*---)
N2+GA3	86,60	(---*---)
N3	82,00	(---*---)
N3+GA3	79,80	(---*---)

-----+-----+-----+-----+-----
80,00 85,00 90,00 95,00

IC individuel à 95% sous l'effet de l'auxine

stress	Moyenne	IC
N1	91,9	(---*---)
N1+AIA	92,9	(---*---)
N2	80,5	(---*---)
N2+AIA	82,5	(---*---)
N3	71,2	(---*---)
N3+AIA	71,2	(---*---)

-----+-----+-----+-----+-----
72,0 80,0 88,0 96,0

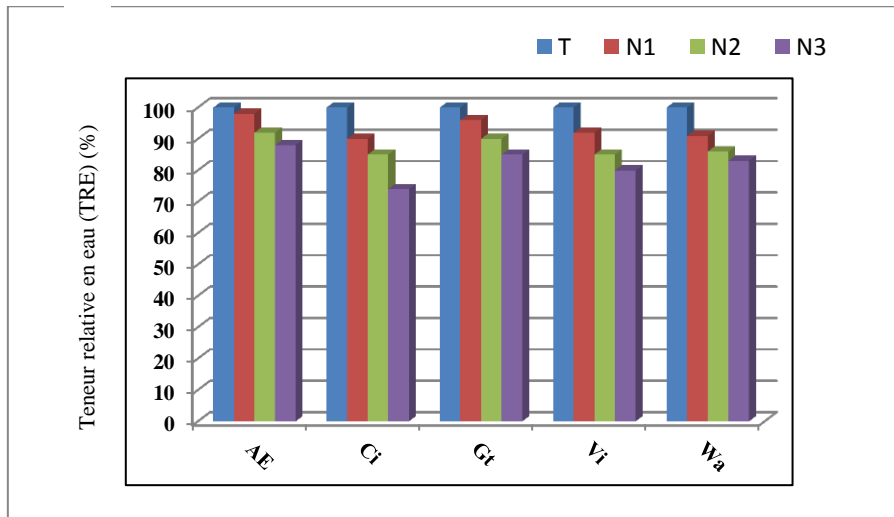


Figure 3. Variation de la teneur relative en eau (TRE) en fonction de stress salin chez les différents géotypes étudiés.

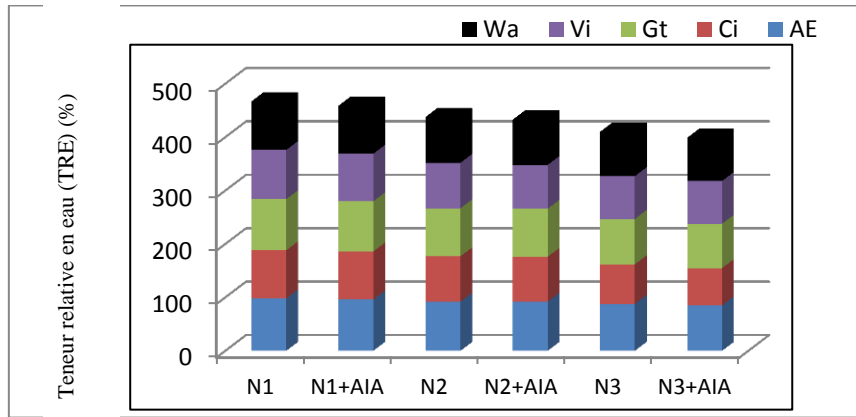


Figure 4. Variation de la teneur relative en eau (TRE) en fonction de stress salin et l'auxine (AIA) chez les différents génotypes étudiés.

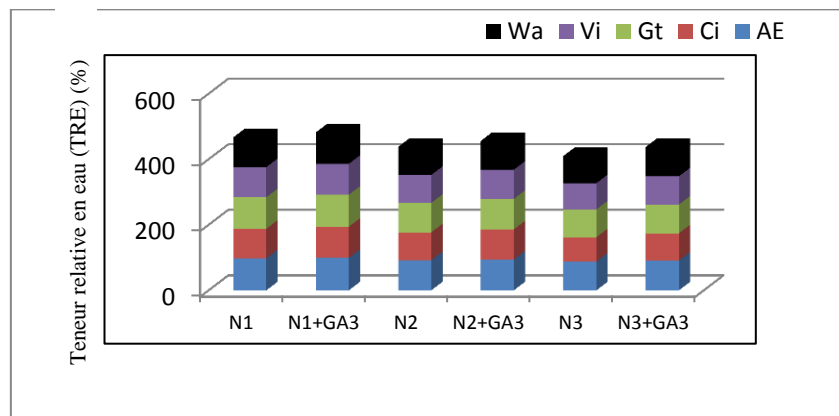


Figure 5. Variation de la teneur relative en eau (TRE) en fonction de stress salin et de la gibbérelline (AIA) chez les différents génotypes étudiés.

La résistance stomatique

D'après l'analyse de la variance ($F=13.8$), on a observé un effet significatif de la salinité sur la résistance stomatique quelque soit le génotype étudié, mais le comportement de chaque génotype vis-à-vis du stress salin est différent de l'un à l'autre.

Selon l'intervalle de confiance (Tableau 4) et la Figure 6, on a observé que la résistance stomatique est augmentée successivement selon l'intensité du stress, mais le taux d'augmentation reste en corrélation avec le génotype en question.

Quelle que soit la phytohormone utilisée dans cette expérimentation, on a trouvé selon l'étude statistique et les Figures 7, 8 que la résistance stomatique diminue d'une façon significative mais cette réduction reste corrélée avec le génotype et le degré de salinité.

TABLEAU 4

Intervalle de Confiance pour la Résistance Stomatique (m²/Mol.L)

IC individuel à 95% sous l'effet de gibbérelline

stress	Moyenne	
N1	3,04	(---*---)
N1+GA3	2,70	(----*---)
N2	3,86	(---*---)
N2+GA3	3,68	(----*---)
N3	6,34	(----*---)
N3+GA3	6,08	(----*---)

-----+-----+-----+-----+-----
 2,40 3,60 4,80 6,00

IC individuel à 95% sous l'effet de l'auxine

stress	Moyenne	
N1	3,04	(---*---)
N1+AIA	2,42	(---*---)
N2	4,20	(---*---)
N2+AIA	3,54	(----*---)
N3	6,38	(---*---)
N3+AIA	5,62	(---*---)

-----+-----+-----+-----+-----
 2,40 3,60 4,80 6,00

La teneur foliaire en Na⁺ et K⁺

D'après l'analyse de la variance, on a trouvé que la salinité a un effet hautement significatif sur la teneur en Na⁺ et en K⁺ (Tableau 5), avec une interaction entre la variété et le stress salin, selon l'intervalle de confiance, le témoin toujours plus loin par rapport aux autres traitements. Pour les témoins on a observé que la teneur en Na⁺ est inférieure à celle du K⁺. Le sel favorise une augmentation de Na⁺ au niveau foliaire en fonction de l'intensité saline mais cette augmentation reste corrélée avec le génotype en question (Tableau 6a), la concentration du K⁺ est diminuée en fonction du stress salin mais cette régression est légère pour certains génotypes par rapport aux autres (Tableau 6b).

Cela semble être un comportement de réajustement osmotique (surtout après l'invasion des ions sodium) qui, par conséquent, assure la survie des plants. La plante absorbe et véhicule le maximum de potassium vers les feuilles, ce qui satisfait les besoins osmotiques. La capacité de la plante à pomper le potassium de la solution nutritive, puis de le véhiculer vers les feuilles, représente une stratégie d'adaptation au stress salin *via* la régulation osmotique par l'ion potassium.

On a trouvé aussi dans ce travail une corrélation négative (r=-0.62) entre la teneur en Na⁺ et celle en K⁺ (Figure 9).

Le rapport K^+/Na^+ est diminué aussi selon la concentration en sel (Tableau 6c), mais cette diminution reste faible chez certains génotypes (AE, Gt). En effet, le potassium est très sollicité au niveau du compartiment aérien pour la réalisation des métabolismes cellulaires où il est généralement employé comme cofacteur dans les réactions enzymatiques et biochimiques. Vraisemblablement, en présence de sel, les plantes transportent dans leurs feuilles des quantités plus importantes de Na^+ que de K^+ à cause de l'excès de NaCl dans le milieu par rapport à la disponibilité du potassium chez le témoin.

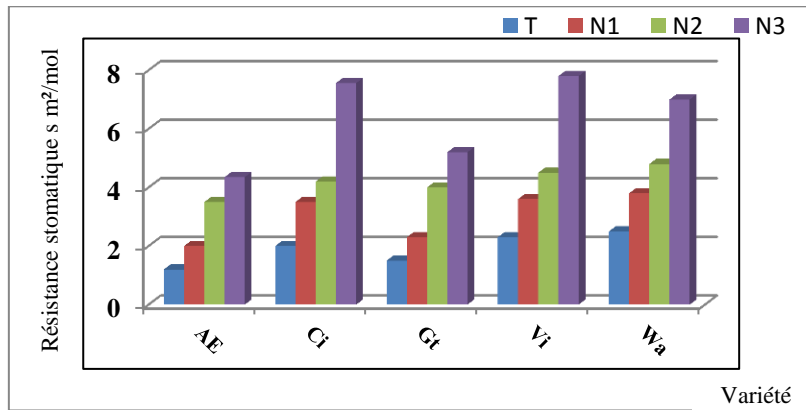


Figure 6. Variation de la résistance stomatique en fonction de l'intensité saline chez les différents génotypes étudiés au stade tallage.

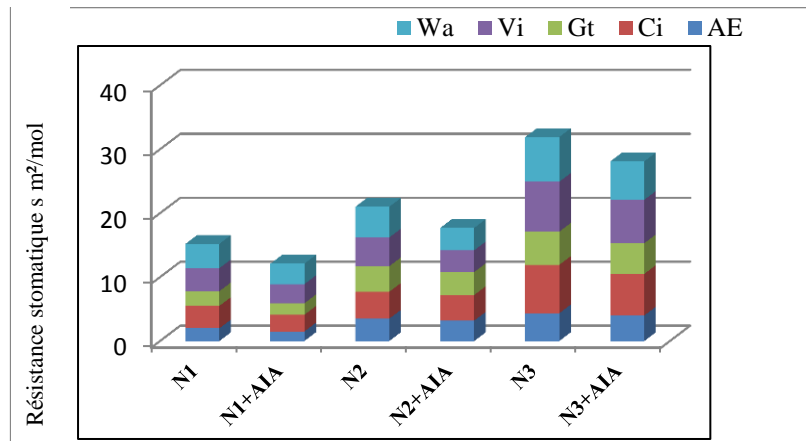


Figure 7. Variation de la résistance stomatique en fonction de l'intensité saline et l'auxine (AIA) chez les différents génotypes étudiés au stade tallage.

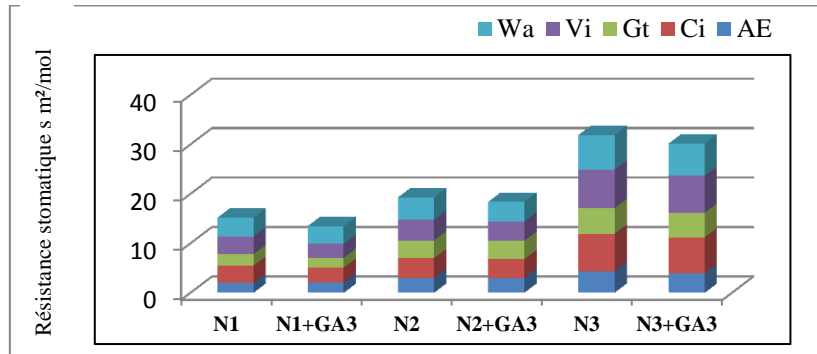


Figure 8. Variation de la résistance stomatique en fonction de l'intensité saline et de la gibbérelline (GA3) chez les différents génotypes étudiés au stade tallage.

TABLEAU 5

Intervalle de Confiance pour le Rapport (K⁺/Na⁺)

stress	Moyenne	IC individuel à 95% sous l'effet de gibbérelline	
		Min	Max
N1	1,71	---	*---
N1+GA3	2,09	---	*---
N2	1,12	---	*---
N2+GA3	1,61	---	*---
N3	0,63	---	*---
N3+GA3	1,03	---	*---

stress	Moyenne	IC individuel à 95% sous l'effet de l'auxine	
		Min	Max
N1	1,71	---	*---
N1+AIA	1,90	---	*---
N2	1,12	---	*---
N2+AIA	1,31	---	*---
N3	0,63	---	*---
N3+AIA	0,85	---	*---

0,50 1,00 1,50 2,00

Le rapport K⁺ /Na⁺ est augmenté sous l'effet des phytohormones utilisées dans cette étude, mais cette augmentation reste corrélée avec le génotype et le type de phytohormone. Selon l'intervalle de confiance (Tableau 5) et les Figures 10, 11, on a trouvé que la gibbérelline indique un accroissement du rapport K⁺ /Na⁺ plus élevé par rapport à l'auxine. Les génotypes « Aegilops » et « Gta dur » présentent le rapport le plus élevé (2.22, 1.58 respectivement) par contre la variété Cirta montre le rapport le plus faible (0.93).

TABLEAU 6

L'Effet du Stress Salin sur la Teneur en Sels Minéraux (% de Matière Sèche) au Niveau des Feuilles, chez les Différents Génotypes (a) : Na⁺, (b) : K⁺, (c) : K⁺/Na⁺

(a)

Variété***	Na ⁺			
	T***	N1***	N2***	N3***
AE	0.32±0.086	0.64 ±0.052	0.88±0.045	1.01±0.062(e)
Ci	0.33±0.087	0.94± 0.05	1.20 ±0.05	2.5±0.065(b)
Gt	0.25±0.022	0.83±0.056	1.02±0.09	2.12 ±0.064(c)
Wa	0.15±0.014	0.96±0.023	1.5±0.065	2.2±0.016(b)
Vi	0.450±0.087	0.912±0.020	1.30±0.51	2 ±0.056©

(b)

Variété***	K ⁺			
	T***	N1***	N2***	N3***
AE	2.1±0.09	1.88±0.052	1.56 ±0.056	1.32±0.045(d)
Ci	1.98 ± 0.02	1.20±0.036	1 ±0.038	0.74±0.056©
Gt	1.9±0.08	1.52±0.016	1.43±0.036	1.15±0.032(b)
Wa	1.53±0.023	1.14±0.05	1.10±0.022	1.10±0.018(a)
Vi	1.78±0.02	1.245±0.21	1.145±0.15	1.023±0.12 (b)

(c)

Variété	K ⁺ /Na ⁺			
	T	N1	N2	N3
AE	6,56	2,93	1,77	1,30(d)
Ci	6	1,27	0,83	0,32(b)
Gt	7,6	1,83	1,40	0,54(b)
Wa	10	1,18	0,73	0,50(d)
Vi	3,95	1,36	0,88	0,51(a)

*** indique que les deux facteurs (variété, salinité) ont un effet significatif pour α=1%

Les génotypes qui portent la même lettre sont compris dans le même groupe

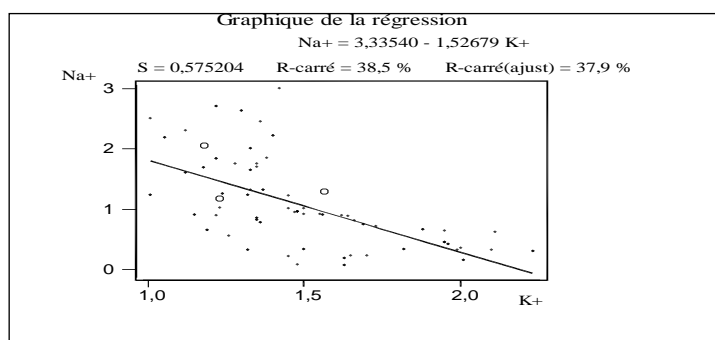


Figure 9. La régression linéaire entre la teneur foliaire en Na⁺ et celle en K⁺.

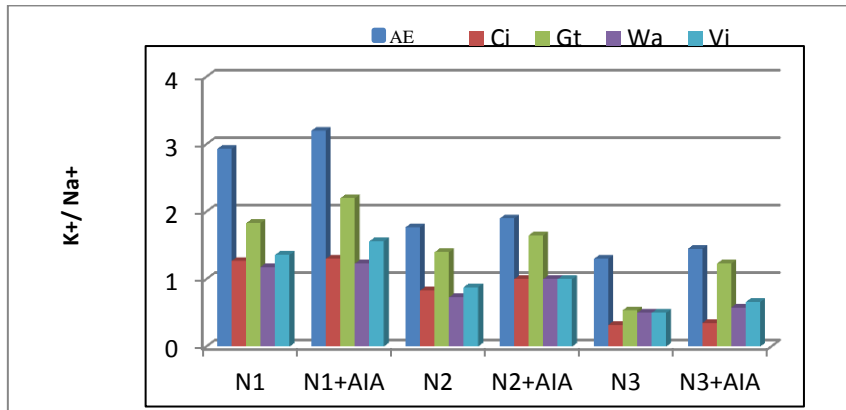


Figure 10. Variation du rapport K^+ / Na^+ en fonction de stress salin et l'auxine chez les différents géotypes étudiés.

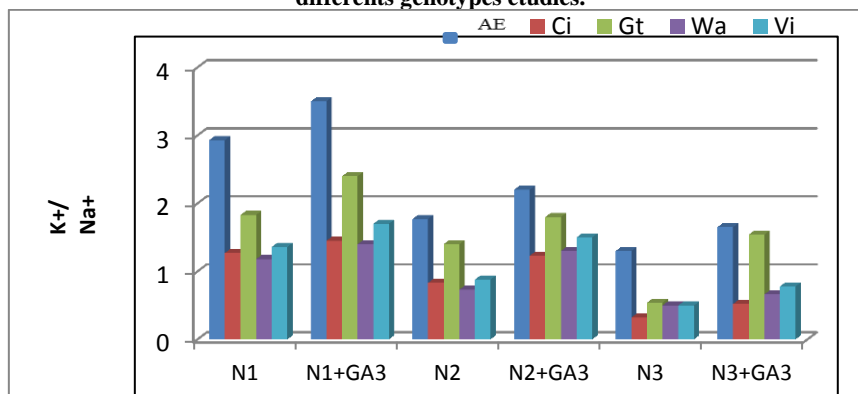


Figure 11. Variation de rapport K^+ / Na^+ en fonction de stress salin et de la gibbérelline chez les différents géotypes étudiés.

Discussions

La salinité est de plus en plus un facteur limitant dans de nombreux domaines de la production agricole et elle est parmi les facteurs environnementaux les plus importants qui limitent la productivité des cultures à travers le monde. Globalement, on a trouvé dans cette étude que la salinité est néfaste sur la plante entière soit morphologiquement ou physiologiquement.

En effet, la salinité affecte tous les aspects de la biologie des plantes. Ces effets négatifs du sel sont généralement considérés sous trois aspects :

- L'aspect osmotique qui a eu la prépondérance des études et qui se traduit par une moindre disponibilité en eau pour les plantes.
- L'aspect ionique et la toxicité des ions Na^+ et Cl^- qui ont un effet néfaste sur les structures membranaires.

- Le déséquilibre nutritionnel causé par les quantités excessives de Na^+ et Cl^- et qui empêchent certains ions essentiels d'être prélevés tels que K^+ .

On a traité dans ce travail les paramètres morphologiques concernant le taux relatif de croissance. L'effet général de la salinité se traduit par la réduction de la biomasse (la hauteur). Toutefois, le taux de réduction diffère selon le degré du stress salin, le génotype, l'organe et le stade considéré. En effet, la croissance apicale est relativement plus affectée pour les génotypes (Cirta, Waha) par contre, chez l'*Aegilops*, le taux de croissance est moins affecté par rapport aux autres variétés de blé dur. La réduction de la hauteur des différentes variétés de blé dur en fonction des traitements salins révèle des réactions variables selon le paramètre pris en considération. Ainsi, le taux de croissance est généralement considéré comme indice de sensibilité des plantes vis-à-vis du stress, cette étude montre que la concentration 5 g/l de NaCl est insuffisante pour causer une réduction relative de 50 % par rapport aux témoins (seuil très utilisé pour le classement de la tolérance des plantes). Par contre, l'application d'une concentration l de NaCl de 15 g/ durant 15 jours de stress au stade tallage permet la discrimination entre les génotypes car elle entraîne des réductions plus marquées (AE 25 %, Vi 30 %, Gt 50%, Ci 75%). Ces résultats indiquent d'une bonne tolérance au stress salin pour l'espèce apparentée au blé dur (*Aegilops*) qui garde un taux de croissance de 75% par rapport au témoin. Pour les variétés de blé dur le génotype (Vitron) est considéré comme une variété tolérante par contre, la variété Cirta s'avère être plus sensible vis-à-vis de la salinité.

Cependant, on constate que la diminution de la teneur foliaire en eau n'est pas importante, surtout au stade tallage ; elle devient plus importante au stade de l'épiaison chez toutes les variétés de blé dur et même pour l'espèce apparentée au blé. Ceci indique que la plante utilise divers mécanismes pour résister au stress salin. Ce résultat est en accord avec les résultats de Denden *et al.* (2005).

Selon les résultats de plusieurs recherches (Ben Abed Elmouhcn, 2006; Fernandez-Ballester *et al.*, 1998; Gaufichon *et al.*, 2010) qui sont réalisées au niveau du stress salin sur la croissance végétale on peut citer les principaux effets inhibiteurs de NaCl sur la croissance dans les points suivants:

Physiologiquement, la diminution de l'absorption de l'eau sous l'effet de la salinité se manifeste par une régulation stomatique dans les feuilles (Clavet, 2000) caractérisée par une diminution de la conductance stomatique (Girona *et al.*, 2002; Pervical *et al.*, 1998) qui se fait évidemment aux dépens des autres processus physiologiques comme la photosynthèse (Shagguan *et al.*, 2000). Face à la salinité, les plantes qui tolèrent le manque d'eau, résistent à la sénescence et ajustent leur production aux conditions du milieu. Parmi les génotypes étudiés, on a trouvé que le sel provoque une augmentation de la résistance stomatique quel que soit le génotype, le stade de développement et l'intensité du stress; ce résultat est en accord avec celui de (Denden *et al.*, 2005).

D'un autre côté, on a trouvé dans cette étude que les génotypes tolérants au sel accumulent au niveau des feuilles une teneur faible en Na^+ (AE, Vi) par comparaison avec ceux qui sont sensibles (Ci). Le même résultat a été trouvé par Winter et Lauchli (1982), Parida et Das (2005) et Navarro et Rubio (2006). Ce résultat n'est pas une règle générale car, chez les glycopytes comme le haricot et le riz (classiques) ils restreignent le transport de Na^+ dans les parties aériennes et maintiennent ainsi des niveaux de sel relativement bas dans les

tissus photosynthétiques. D'autres, comme le cotonnier ou l'orge, transportent et accumulent de grandes quantités de Na^+ dans leurs feuilles. Cependant, dans le maïs (Mansour *et al.*, 2005), des résultats opposés ont été obtenus car les auteurs ont trouvé moins de Na^+ dans les amas de cellules sensibles au sel. En fait, El Yacoubi *et al.* (2010) soulignent qu'il est clair que l'accumulation du sel est toxique quand elle est réalisée dans le cytoplasme mais non toxique quand elle a lieu dans la vacuole. Ces deux comportements opposés traduisent un paradoxe apparent : en effet, le premier, qui correspond à une protection des organes aériens contre l'envahissement par NaCl , s'observe chez les glycophytes les plus sensibles au sel. Le second, qui autorise l'accumulation de NaCl dans les feuilles, est caractéristique des espèces les plus résistantes. Ainsi, ce sont les espèces qui paraissent a priori les mieux armées pour protéger leur appareil photosynthétique qui supportent le moins bien l'agression saline.

Le paradoxe se complique encore lorsqu'on compare les variétés d'une même espèce : là, on retrouve l'association que l'on attendait, entre le degré de tolérance et l'aptitude à empêcher Na^+ d'envahir les feuilles. En fait, la clé de cette complexité est qu'il existe deux grands schémas de comportement concernant la distribution de Na^+ dans les plantes, permettant de classer les espèces. À ce niveau (interspécifique), la situation est simple. Les espèces incapables de transporter facilement Na^+ dans leurs feuilles sont nettement plus sensibles que les autres, car leur inaptitude à exporter Na^+ est probablement moins un caractère protecteur que le reflet d'une déficience des systèmes de compartimentation cellulaire (Slama, 1982; Martinez *et al.*, 2007). En effet, ces espèces semblent peu efficaces pour abaisser le niveau cytoplasmique de Na^+ . Mais l'incapacité à débarrasser le cytoplasme de Na^+ a pour conséquence que cet ion est facilement transporté dans le phloème chez ces plantes (Martinez *et al.*, 2007). Il est donc continuellement ramené vers le bas de la plante, ce qui se traduit par le comportement classique d'exclusion. Ce système n'est évidemment efficace que si le niveau de salinité du sol reste faible. Mais tant que cette condition est respectée, la tolérance au sel est d'autant meilleure que moins de Na^+ est exporté vers les parties aériennes. C'est la raison pour laquelle, à l'intérieur d'une espèce construite sur ce modèle, les comparaisons variétales montrent que les meilleures tolérances correspondent aux génotypes qui confèrent au système racinaire une bonne efficacité pour limiter l'accès de Na^+ aux feuilles.

La seconde catégorie d'espèces (dites includers) associe la résistance à la salinité et l'aptitude à transporter de grandes quantités de NaCl dans les feuilles. Il semble que ces comportements résultent d'une bonne compartimentation cellulaire de Na^+ , ce qui explique la tolérance à l'accumulation foliaire, et aussi la faible conduction de cet ion dans le phloème. Mais ce schéma de tolérance suppose évidemment un contrôle des quantités accumulées dans les feuilles qui ne doivent pas perturber l'équilibre osmotique. Ceci explique que, dans une espèce includer, les variétés les plus tolérantes sont celles qui sont les plus aptes à contrôler le transport de NaCl dans les parenchymes assimilateurs.

En résumé, la corrélation positive ou négative entre la teneur des feuilles en Na^+ et la résistance de la plante au sel permet de considérer la teneur foliaire en Na^+ comme un bon critère de tolérance à la salinité, à condition de distinguer les comparaisons interspécifiques (corrélation positive) et variétales (corrélation négative) (Cuin *et al.*, 2008).

La relation entre la teneur moyenne en Na^+ dans les feuilles et la performance sur sel ne peut donc avoir qu'une valeur prévisionnelle pour les dommages que peut causer l'accumulation de Na^+ dans les parties aériennes des glycophytes sensibles à ce cation. À

l'interface racine/sol, l'excès de sel peut limiter l'approvisionnement de la plante en macroéléments essentiels tels que K^+ . Mais, la capacité d'absorption ionique, déterminée génétiquement, diffère considérablement avec les espèces et les variétés (Tuna *et al.*, 2008).

D'après ce travail, le sel induit une diminution de la teneur foliaire en K^+ quel que soit le génotype. Mais la différence observable concernant le taux de diminution est variable d'un génotype à l'autre et même au sein de même génotype. La corrélation entre la teneur foliaire en K^+ et celle en Na^+ a permis de conclure que l'utilisation d'un rapport entre les deux ions est plus fiable pour classer les génotypes selon leur degré de résistance à la salinité. Les rapports K^+/Na^+ montrent que l'espèce apparentée au blé (*Aegilops*) tolère mieux la salinité. Les variétés qui présentent les rapports les plus élevés sont les plus tolérantes et les plus sensibles présentent les rapports K^+/Na^+ les plus faibles. Chez de nombreuses espèces du genre *Triticum*, l'exclusion foliaire de Na^+ due à la limitation de sa translocation des racines vers les parties aériennes et la sélectivité K^+/Na^+ des feuilles apparaissent comme des mécanismes de tolérance au sel et constituent d'excellents critères de sélection variétale (Flowers, 2004; Yanhai Zheng *et al.*, 2008). L'effet positif des phytohormones sur la croissance végétative des plantes dans un milieu salin a été étudié par plusieurs chercheurs (Kicher & Shalaby, 1985). Dans ce travail l'utilisation des phytohormones a amélioré d'une façon significative le taux de croissance relative quelque soit le génotype étudié. Cet effet reste cependant corrélé avec l'hormone, le génotype et le degré de stress salin appliqué. Parmi les résultats de ce travail, on a trouvé que la gibbérelline est plus efficace par rapport à l'auxine. Cette supériorité apparaît nettement dans les niveaux de salinité 2 (10 g/l) et 3 (15 g/l).

L'explication de cette efficacité est basée sur l'effet positif des phytohormones sur l'accélération des divisions cellulaires et l'organisation générale de la plante. L'application externe, pulvérisation des phytohormones dans le présent travail, favorise mieux les hormones qui accélèrent la croissance par rapport aux autres agents considérés comme des inhibiteurs de croissance notamment l'acide abscissique. Ces résultats sont en accord avec les travaux de Tanino *et al.* (1992).

La teneur relative en eau (TRE) aussi est augmentée sous l'effet de la gibbérelline par rapport à l'auxine jusqu'au seuil proche du témoin. Ce résultat est en accord avec les recherches de El-Meleigy (1999). La résistance stomatique est diminuée sous l'effet de la gibbérelline car celle-ci augmente la teneur cellulaire en eau notamment les cellules gardes des stomates. Cela se traduit par un abaissement de la résistance stomatique foliaire. Ce résultat est en accord avec les résultats de Royo *et al.* (2004).

Selon ce travail, les deux phytohormones ont un effet positif sur le rapport (K^+/Na^+) quel que soit le génotype et le degré du stress, mais la gibbérelline présente une efficacité supérieure à celle de l'auxine. Plusieurs études ont confirmé que les phytohormones augmentent la perméabilité membranaire des ions et leurs translocations des racines vers les parties aériennes (Sureena *et al.*, 1995).

CONCLUSION

Plusieurs paramètres morphologiques, physiologiques ont été étudiés chez quatre variétés de blé dur et une espèce apparentée au blé dur (*Aegilops*) cultivées sous des conditions de stress salin, en prenant la croissance comme indicateur; les résultats obtenus

ont montré que l'*Aegilops* est une espèce résistante au stress salin, par comparaison au blé dur. On peut conclure que la résistance à la salinité est liée à la capacité d'une variété de développer un nombre élevé de mécanismes d'adaptation et non pas à la présence d'un mécanisme donné.

On a trouvé aussi que les phytohormones ont un effet positif sur tous les paramètres étudiés, mais cet effet reste corrélé avec le type de phytohormone, le génotype et le degré de salinité.

La tolérance à la salinité est un phénomène complexe, faisant intervenir, face à la pression erratique des contraintes environnementales, de nombreux mécanismes interactifs, et à déterminisme génétique complexe. Face à cette réalité, l'amélioration génétique de la tolérance à la salinité ne peut se contenter ni d'une amélioration empirique, ni d'une introduction « à l'aveugle » de caractères de tolérance chez des génotypes productifs. La stratégie à mettre en œuvre dans une telle situation consiste à prendre en compte plusieurs niveaux d'intégration, en définissant pour chacun d'eux un objectif spécifique; la description du comportement global dans des milieux donnés, la caractérisation physiologique, l'analyse génétique des caractères, et la recherche de marqueurs pour ces caractères apparaissent ainsi comme autant de maillons dans une chaîne faisant intervenir des connaissances et compétences en matière de physiologie, génétique, et biologie moléculaire.

RÉFÉRENCES

- Ben Abed Elmouhcn, A. 2006. *La physiologie végétale sous stress salin et la sécheresse*. Pub. sci. univ. Malek Saaoud, Arabie Saoudite, pp. 386.
- Belkhdja, M. et Bidai, Y. 2004. Réponse de la germination des graines d'*Atriplex halimus* L. sous stress salin. *Revue Sécheresse*, 15(4): 331-335.
- Benaceur, M., Rahmoun, C., Sdiri, H., Medahi, M., Selmi, M. 2001. Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production de grains de blé. *Sécheresse*, 12(3): 167-174.
- Clavet, J.C. 2000. Investigating soil and atmospheric plant water stress using physiological and micrometeorological data. *Agric. For. Meteo.*, 103: 229-247.
- Cuin, T.A., Betts, S.A., Chalmandrier, R., Shabala, S. 2008. A root's ability to retain K⁺ correlates with salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 59(10): 2697-2706.
- Denden, M., Bouslama, M., Slimi, H., Bouaouina, T. 2005. Action du trajet foliaire de diffusion de l'eau et de l'épaisseur de la cuticule sur la transpiration. *Sécheresse*, 16: 125-129.
- El-Meleigy, E.S.A. 1999. Improvement of drought tolerance in *Arachis Hypogaea* L. plant by applying growth substances. Metabolic activities. *Bulletin of the Faculty of Science Assiut University*, 28(2-D), (Dec. 1999).
- El Yacoubi, H., Ayolié, K., Rochdi, A. 2010. *In vitro* cellular salt tolerance of *Troyer citrange*: changes in growth and solutes accumulation in callus tissue. *Int. J. Agric. Biol.*, 12: 187-193.
- Fernandez-Ballester, G., Vicente, M., Dionisio, R., Antonio, C. 1998. Changes in inorganic and organic solutes in *Citrus* growing under saline stresses. *J. Plant Nutr.*, 21: 2497-2514.
- Flowers, T.J. 2004. Improving crop salt tolerance. *J. Exp. Bot.*, 55: 307-319.

- Gaufichon, L., Prioul, J.-L., Bachelier, B. 2010. *Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse?* Fondation FARM, Paris, pp. 61.
- Girona, J., Mata, M., Fereres, E., Gholdhames, D.A., Cohen, M. 2002. Evapotranspiration and soil water dynamics of peach trees under water deficits. *Agricultural Water Management*, 54: 107-122.
- Grennan, A.K. 2006. High impact abiotic stress in rice. An "Omic" approach. *Plant Physiology*, 140: 1139-1141.
- Kicher, E., Shalaby, A. 1985. Kinetin application for improving the performance of wheat plants grown under the saline conditions of wadi suder in Sinai. *Desert Inst. Bull., A.R.E.*, 35: 207-217.
- Ladigues, P.Y. 1975. Some aspect of tissue water relation in three populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. *New Phytologist*, 75: 53 – 62.
- Malassis, L. et Gherzi, G. 1996. *Économie de production et de consommation*. Éd. Ujas, p. 32-40.
- Mansour, M.M., Salama, K.H., Ali, F.Z., Abou, H.A., 2005. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. Cultivars differing in salt tolerance. *Gen. Appl. Plant Physiol.*, 31: 29-41.
- Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F. and Pinto, M. 2007. Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European Journal of Agronomy*, 26(1): 30-38.
- Moinuddin, A., Fischer, R., Sayre, K., Reynolds, M.P. 2005. Osmotic adjustment+ wheat in relation to grain yield under water deficit environments. *Agro. J.*, 97: 1062-1071.
- Morant-Manceau, A., Pradier, E., Tremblin, G. 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. *J. Plant Physiol.*, 161: 25-33.
- Munns, R. 2006. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25: 239-250.
- Navarro, A.R., Rubio, F. 2006. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *Journal of Experimental Botany*, 57(5): 1149-1160.
- Ottow, E., Brinker, M., Fritz, E., Teichmann, T., Kaiser, W., Brosche, M., Kangasjarvi, J., Jiang, X. and Polle, A. 2005. *Populus euphratica* displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress 1. *Plant Physiology*, 139: 1762-1772.
- Parida, A.K. and Das, A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants. *Rev. Ecotoxicol. Environ. Safety*, 60: 324-349.
- Pervical, D.C., Proctor, J.T.A., Privé, J.P. 1998. Gas exchange stem water potential and leaf orientation of *Rubus idaeus* L. are influenced by drought stress. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.*, 6: 831-840.
- Royo, C., Aparicio, N., Blanco, R., Villegas, D. 2004. Leaf and green area development of durum wheat genotypes grown under Mediterranean conditions. *Europ. J. Agronomy*, 20: 419-430.
- Shagguan, Z.P., Saho, M.A., Dykmans, J. 2000. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *J. Environ. Exp. Bot.*, 44: 114-116.
- Slama, F. 1982. *Effet du chlorure de sodium sur la croissance et la nutrition minérale : étude comparative de 6 espèces cultivées*. Thèse doct. état, univ. Tunis, 214p.

- Sureena, C., Nirmal, K., Dhingra, H., Varghest, T. 1995. Effect of foliar application of NAA and BAP on *in vitro* pollen germination and tube elongation in chickpea raised under saline conditions. *Indian J. Plant Physiol.*, 38: 168-170.
- Tanino, K., Chen, T., Fuchigami, L., Welser, C. 1992. Abscisic acid increases terrestrial plant cell resistance to hydrostatic pressure. *Plant Physiol.*, 98: 745-748.
- Teakle, N.L., Flowers, T.J., Real, D., Colmer, T.D. 2007. *Lotus tenuis* tolerates the interactive effects of salinity and waterlogging by 'excluding' Na⁺ and Cl⁻ from the xylem. *Journal of Experimental Botany*, published online on May 17, 2007.
- Trinchant, J.C., Boscari, A., Spennato, G., Van de Sype, G. and Le Rudulier, D. 2004. Proline betaine accumulation and metabolism in Alfalfa plants under NaCl stress. Exploring its compartmentalization in nodules. *Plant Physiology*, 135: 1583-1594.
- Tuna, A.L., Kaya, C., Higgs, D., Murillo Amador, B., Aydemir, S., Gergin, A.R. 2008. Silicon improve salinity tolerance in wheat plant. *Enviro. Exp. Bot.*, 62: 10-16
- Winter, E., Lauchli, A. 1982. Salt tolerance of *Trzfbilion alexandrinum* L. 1. Comparison of the salt response of *T. alexandrinum* and *T. pratense*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 9 : 221-226.
- Yanhai Zheng, A.J., Tangyuan, N., Jialin, X., Zengjia, L., Gaoming, J. 2008. Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 165 : 1455-1465.
- Wyn, J.R.G., Gorham, J. 1986. The potential for enhancing the salt tolerance of wheat and other important crops. *Outlook on Agriculture*, 15: 33-39.