

Rôle de la sélectivité K/Na et de l'accumulation de proline dans l'adaptation à la salinité de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) et du blé (*Triticum durum* Desf.)

Mohamed EL MEKKAOU¹, Mostafa AGBANI² & Phillippe MONNEVEUX³

(Reçu le 07/06/1993 ; Accepté le 05/04/1994)

نور الإنتقائية K/Na و تراكم البرولين في التكيف مع الملوحة عند الشعير و القمح الصلب
 تمت دراسة التكيف مع الملوحة لدى نوعين من الحبوب : الشعير و القمح الصلب. وقد تم الأخذ بعين الاعتبار لعدة ميكانيزمات فزيولوجية لهذا التكيف منها : 1 - (خاصية درجة الإمتصاص (تحويل الصوديوم إلى الأجزاء العليا للنبات) 2 - قدرة الإنتقاء K/Na (القدرة على الإمتصاص و التحويل التفضيلي للبوتاسيوم) 3 - ضبط الإرتشاح السيتوبلازمي المتميز جزئيا بتراكم البرولين). وقد تمت ملاحظة اختلافات مهمة على صعيد كل ميكانيزم بين الصنفين موضوع الدراسة. في هذا الإطار تم تسجيل نسبة انتقاء عالية بين البوتاسيوم و الصوديوم في الكسور (K/Na) و تراكم أكبر للبرولين عند الشعير على عكس ما تم تسجيله عند القمح الصلب في الوسط المالح. هذه الاختلافات مكنت من فهم أحسن لعملية التكيف الخاصة بالشعير و القمح الصلب، كما تم تسجيل اختلافات جنسية مميزة بالنسبة لكل صنف، لكن هذه الأخيرة لا تبرز بصفة شاملة مدى التحمل الخاص لمختلف الأجناس داخل كل صنف. إن الميكانيزمات التي تمت دراستها لا يمكن الإقتصار عليها ككل لوضع منهجية التصنيف الجنسي، لذا وجب الأخذ بعين الاعتبار لجوانب أخرى للتكيف الفزيولوجي مع الملوحة مثل التقسيم الأيوني و تأثير الملوحة على التركيب الضوئي.
الكلمات المفتاحية : الإنتقائية الأيونية - البرولين - تحمل الملوحة - الشعير - القمح الصلب.

Rôle de la sélectivité K/Na et de l'accumulation de proline dans l'adaptation à la salinité de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) et du blé (*Triticum durum* Desf.)

L'étude de l'adaptation à la salinité a été abordée chez deux céréales, l'orge (espèce tolérante) et le blé dur (espèce moyennement sensible). Plusieurs mécanismes physiologiques d'adaptation (caractère plus ou moins inclusif (transfert du sodium vers les parties aériennes) ; sélectivité K/Na (capacité d'absorption et de transfert préférentiels du potassium) ; osmorégulation cytoplasmique, partiellement caractérisée par l'accumulation de proline) ont été pris en compte. Pour chaque mécanisme, on note des différences importantes entre les deux espèces étudiées. Le rapport de sélectivité K/Na est plus élevé et l'accumulation de proline est plus importante chez l'orge que chez le blé dur dans le milieu salin. Ces différences rendent possible une meilleure compréhension des modes d'adaptation spécifiques de l'orge et du blé dur; on note également des différences génotypiques au sein de chaque espèce, mais celles-ci ne permettent pas de rendre compte totalement de la tolérance variétale: les mécanismes étudiés ne peuvent donc pas constituer, à eux seuls, une méthode de criblage variétal et d'autres aspects de l'adaptation physiologique (compartimentation ionique, effets de la salinité sur la photosynthèse) doivent être pris en considération.

Mots clés : Sélectivité ionique - Proline - Tolérance à la salinité - Orge - Blé dur

The function of K/Na selectivity and the accumulation of proline on adaptation to salinity of barley (*Hordeum vulgare* L.) and wheat (*Triticum durum* Desf.)

Adaptation to salt has been studied on two cereals, barley (tolerant) and durum wheat (moderately sensitive). Several physiological mechanisms of adaptation (character more or less inclusive (sodium translocation to above ground parts of the plant) ; K/Na selectivity (ability for preferential absorption and translocation of potassium); cytoplasmic osmoregulation partially characterized by proline) have been taken in account. For each mechanism, important differences have been noted between both species. The selective index K/Na and the accumulation of proline are higher for barley than for Durum wheat in salt milieu, that make possible a better understanding of the specific modes of adaptation of barley and durum wheat. Genotypic differences within each species have been noted but they do not permit a good understanding of the varietal tolerance: the mechanisms studied alone cannot constitute a method of varietal screening and other aspects of the physiological adaptation (such as ionic compartmentation, effects of salinity on the photosynthesis) have to be considered.

Key words : Ionic selectivity - Proline - Salt tolerance - Barley - Durum wheat

¹ Département d'Agronomie et d'Amélioration des plantes, École Nationale d'Agriculture, B.P. S40-Meknes (Maroc)

² Département de Productions Végétales et d'Amélioration des Plantes, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, B.P. 6202 (Maroc)

³ Chaire de Phytotechnie- Station d'Amélioration des Plantes, E.N.S.A-INRA, 2, Place Viala-3460-Monpellier (France)

✦ Auteur correspondant

INTRODUCTION

L'orge est connue comme étant une espèce très tolérante à la salinité, la plus tolérante peut-être, parmi les plantes glycophytes de grande culture (Bernstein, 1965 ; Mass & Hoffman, 1977) ; il existe par ailleurs des différences génotypiques importantes à l'intérieur de l'espèce *Hordeum vulgare* (Ayers *et al.*, 1952 ; Bernstein & Norlyn, 1977).

En ce qui concerne le blé, il semble :

- que les espèces hexaploïdes (et en particulier l'espèce *T. aestivum*) présentent une meilleure tolérance que l'espèce *T. durum* (Rana, 1986),
- qu'il existe une assez large variabilité pour le caractère "tolérance à la salinité" à l'intérieur de l'espèce blé dur (Weltzien & Winslow, 1984).

Une meilleure connaissance des niveaux et des modes d'adaptation chez les deux espèces *H. vulgare* et *T. durum* nous semble toutefois devoir passer par une étude des mécanismes physiologiques impliqués dans la tolérance.

On sait que, pour limiter les effets de la sécheresse physiologique liée à la salinisation du milieu, le végétal accumule des substances telles que :

- des ions minéraux, et en particulier le sodium (l'ion le plus disponible dans ce cas), et le potassium ;
- des composés organiques, tels les sucres solubles (Lessani, 1969), la bétaine (Gollek, 1973) et la proline (Stewart & Lee, 1984).

Concernant l'accumulation de cations, certains auteurs comme Slama (1986) distinguent :

- des plantes "exclusives" (exclure) qui n'accumulent pas l'ion Na^+ dans les parties aériennes (et en particulier dans les feuilles) ;
- des plantes "inclusives" (inclure) comme l'orge, capables d'accumuler au niveau des parties aériennes, de fortes quantités d'ions Na^+ , et de les utiliser pour réguler les potentiels osmotiques cellulaires ; plusieurs mécanismes permettent alors aux plantes inclusives de limiter les effets toxiques du sodium ;
- la sélectivité vis-à-vis du potassium (Epstein, 1961 ; Storey & Wyn Jones, 1978 ; Jacoby & Hanson, 1985) : en maintenant une forte accumulation du potassium, la plante évite les effets des déséquilibres nutritionnels induits par l'excès de sodium :

* l'excrétion active du sodium vers le milieu (Ratner & Jacoby, 1976 ; Jeschke, 1980) ;

* la compartimentation de l'accumulation soit au niveau des organes âgés, ce qui limite les effets toxiques au niveau des organes en croissance (Winter & Lauchli, 1982 ; Bogemans & Stassart, 1987), soit au niveau cellulaire, le sodium étant alors préférentiellement accumulé dans la vacuole (Jeschke, 1980).

L'accumulation de composés organiques (sucres solubles, bétaine, proline) a lieu essentiellement dans le cytoplasme, et permet un ajustement des pressions osmotiques cytoplasme-vacuole (Stewart & Lee, 1984). La proline semble jouer dans cette fonction d'osmorégulation cytoplasmique un rôle essentiel :

- la teneur en proline libre des tissus foliaires augmente fortement en réponse à une augmentation de la salinité du milieu (Tal *et al.*, 1979) ;
- au sein d'une espèce, les génotypes tolérants à la salinité manifestent, en cas de contrainte saline, une aptitude à accumuler des quantités plus importantes de l'acide aminé ; chez ces génotypes, l'accumulation semble toutefois intervenir plus tardivement (Dreier, 1978).

Les objectifs poursuivis au cours de ce travail ont été :

- une comparaison des niveaux et des modes d'adaptation à la salinité chez l'orge et le blé dur ;
- une étude préliminaire de la variabilité de la tolérance à l'intérieur de chaque espèce ;
- une étude de l'accumulation de K^+ et Na^+ et de l'accumulation de proline sous l'effet d'une augmentation de la salinité du milieu.

À cette fin deux expérimentations ont été mises en place, l'une sous serre (essai n°1) et l'autre en culture hydroponique en milieu contrôlé (essai n°2).

Le premier essai a été réalisé en pots avec quatre traitements salins en plus du témoin (0-25-50-75 et 100 mM NaCl) et a pour principal objectif de voir l'effet de l'augmentation de la concentration de NaCl dans le milieu sur la croissance et la nutrition potassique de la partie aérienne (feuilles) des plantes étudiées.

Le deuxième essai a été mené dans un milieu contrôlé en culture hydroponique avec une seule concentration de NaCl (100 mM).

Cet essai a pour objectif de voir l'effet de NaCl aussi bien au niveau de la partie aérienne qu'au niveau des racines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel végétal

L'étude a porté dans les deux essais, sur 4 géotypes d'orge et 4 géotypes de blé dur, issus des collections de la chaire de Phytotechnie-Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes E.N.S.A.-I.N.R.A. de Montpellier.

Les géotypes étudiés sont:

- orge: Barbe rousse (France), California Mariout (U.S.A.), Giza 119 (Egypte), Maroc 1 (Maroc).
- blé dur: Agathé (France), Bidi 17 (Algérie), Cando (U.S.A.), Cocorit (CIMMYT - Mexique).

2. Dispositif expérimental

Essai n° 1. Après désinfection à l'hypochlorite de calcium (30 g.l^{-1}) pendant 30 mn, les semences des 8 géotypes sont mises à germer en boîtes de Pétri, puis repiquées dans des vases de culture d'un volume de 3 dm^3 , contenant un mélange de sol (argilo-limoneux), de sable et de terreau (proportion: 1:1:1) à raison de 4 plantules par pot. L'expérimentation est conduite en serre (22°C jour, 15°C nuit; 16 heures de jour, 8 heures de nuit; humidité relative 70%; éclairage 1000 watt/m^2).

Les pots sont arrosés 2 fois par semaine jusqu'à capacité au champ (soit environ 700 ml/pot) avec de l'eau distillée à laquelle a été ajouté du NaCl pour atteindre des concentrations de 0, 25, 50, 75 et 100 mM . Une fois sur quatre, l'arrosage est effectué avec une solution nutritive (KNO_3 2 mM, $(\text{CaNO}_3)_2$ 2 mM, MgSO_4 3 mM, K_2HPO_4 3 mM, citrate de fer 3 mM, ZnSO_4 0,2 mM, MnSO_4 0,2 mM, H_3BO_3 0,1 mM, CuSO_4 0,05 mM, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0,05 mM).

Quatre pots (16 plantules) ont été mis en place par géotype et par traitement. Les plantules sont récoltées au stade 4 feuilles; les parties aériennes sont pesées avant et après dessiccation (80°C pendant 48 heures).

Essai n° 2. Les semences germées sont cultivées cette fois sur une solution nutritive aérée (même composition que la solution nutritive de l'essai n° 1). L'expérimentation a lieu en chambre climatisée (22°C jour, 18°C nuit; 18 heures de jour, 6 heures de nuit; humidité relative 80%; éclairage 1000 watt/m^2). Du chlorure de sodium est ajouté à la solution nutritive dans la moitié des bacs, à raison de 3 g/l ($= 100 \text{ mM NaCl}$).

Après 2 semaines (stade 4 feuilles), les plantes témoins (T) et celles correspondant au traitement NaCl (S) sont récoltées: les racines et les parties aériennes sont pesées séparément avant et après séchage à l'étuve (80°C , 48 heures).

3. Analyses

Les cations sont extraits par l'acide chlorhydrique N/10: Na^+ et K^+ sont dosés par photométrie de flamme.

Dans le cas de l'essai n° 1, seules les parties aériennes sont analysées. Dans le cas de l'essai n° 2, les dosages sont effectués sur racines et parties aériennes (une analyse par traitement et par géotype, sur du matériel composite issu de 4 répétitions).

La proline libre est dosée, dans l'essai n° 1, sur le tiers médian de l'avant dernière feuille (Troll & Lindsley, 1955; Dreier & Goring, 1974). Le benzène, en raison de sa toxicité, a été remplacé par le toluène.

RÉSULTATS

1. Essai n° 1

• Matière sèche au stade 4 feuilles

L'influence de NaCl sur la masse de matière sèche varie avec les espèces et les géotypes (Figures 1 & 2):

- l'effet dépressif de NaCl est généralement plus net chez le blé dur que chez l'orge;
- chez le blé dur, la réduction de la masse de matière sèche est notable à partir de 50 mM NaCl pour Agathé, Bidi 17 et Cando; pour la variété Cocorit, la diminution a lieu dès 25 mM ;
- chez l'orge, la réduction de la masse de matière sèche est beaucoup plus faible pour Giza 119 et Maroc 1 que pour California Mariout et Barbe rousse.

Les résultats de l'analyse de variance (Tableau 1) concernant la production de matière sèche révèlent aussi bien pour les variétés d'orge que pour les variétés de blé dur une différence très hautement significative entre les variétés et les traitements salins, ce qui veut dire que la production de matière sèche diminue avec l'augmentation de la concentration en NaCl du milieu, et elle est significativement différente d'une variété à l'autre. L'effet de l'interaction (Variété * Traitement) est également hautement significatif.

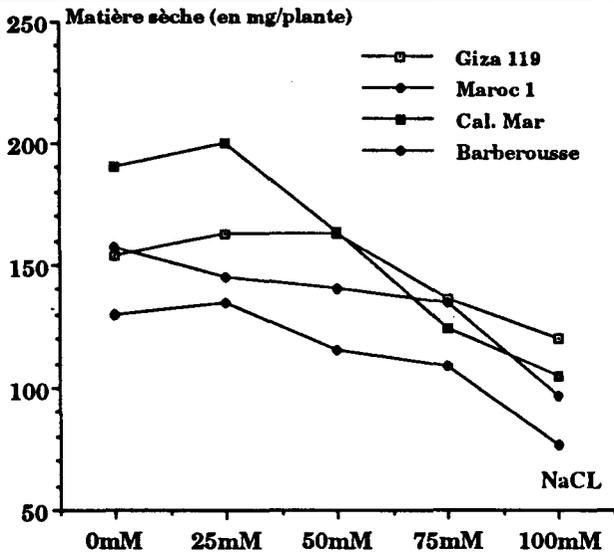


Figure 1. Effet de la concentration en NaCl du milieu sur la production de matière sèche de quatre variétés d'orge
a : Barberousse ; b : California Mariout ;
c : Giza 119 ; d : Maroc 1

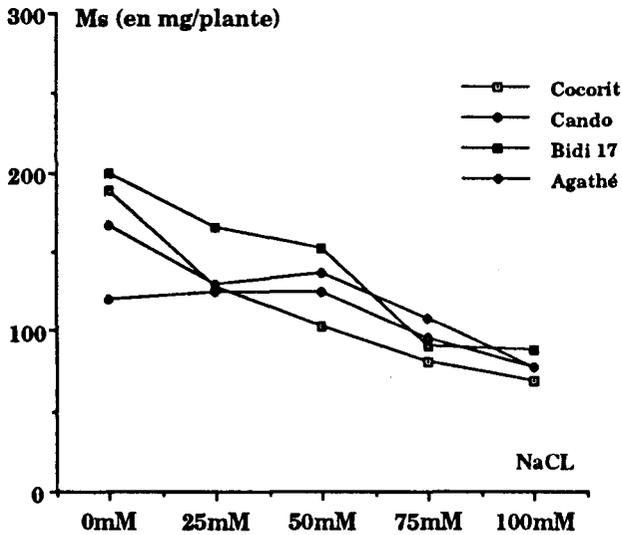


Figure 2. Effet de la concentration en NaCl du milieu sur la production de matière sèche de quatre variétés de blé dur
a : Agathé ; b : Bidi 17 ; c : Cando ; d : Cocorit

Tableau 1. Résultats de l'analyse de variance

Variables	F	F	
		Variétés	Traitement
Blé dur Matière sèche	32,85***	211,9***	14,5***
Orge Matière sèche	208,93***	305,38***	20,32***

*** : Effet significatif à 0,1%

	Blé dur	Orge
CV	8,14	4,20
Pr	>0,0001	>0,0001

Le classement des moyennes par le test de la plus petite différence significative a permis de dégager pour le blé dur :

- trois groupes homogènes pour les variétés (Bidi 17 > Cando > Cocorit = Agathé) (Tableau 2);
- quatre groupes homogènes pour les traitements (T0 > T1 = T2 > T3 > T4) (Tableau 3).

Pour l'orge, le classement des moyennes a permis la distinction de :

- quatre groupes pour les variétés (Tableau 2) (California Mariout > Giza 119 > Maroc 1 > Barberousse) ;
- quatre groupes homogènes pour les traitements salins (Tableau 3) (T0 = T1 > T2 > T3 > T4).

Tableau 2. Classement des moyennes variétales selon le test PPDS

.....Blé dur.....		Orge.....		
Variétés	Moyennes	GH*	Variétés	Moyennes	GH*
Bidi 17	139	A	Calif. Mario	156,60	A
Cando	124,00	B	Giza 119	147,90	B
Cocorit	113,95	C	Maroc 1	134,80	C
Agathé	111,35	C	Barbe rousse	113,32	D

* groupe homogène

Tableau 3. Classement des moyennes relatives aux traitements salins selon le test de la PPDS

.....Blé dur.....		Orge.....		
Traitements	Moyennes	GH*	Traitements	Moyennes	GH*
Témoin (T0)	168,93	A	Témoin (T0)	157,78	A
25 ml NaCl (T1)	137,00	B	25m M NaCl (T2)	160,75	A
50 mM NaCl (T2)	132,75	B	50 mM NaCl (T2)	145,50	B
75 mM NaCl (T3)	94,12	C	75 mMNaCl (T3)	126,00	C
100 mM NaCl (T4)	78,18	D	100mMNaCl (T4)	99,81	D

Teneurs en K⁺ et Na⁺

L'augmentation de la concentration en NaCl du milieu se traduit, chez les deux espèces, par une augmentation de la teneur en Na⁺ (Tableau 4), augmentation particulièrement nette chez la variété de blé dur Cocorit et chez la variété d'orge Barbe rousse ; les teneurs en K⁺ ne diminuent pas aux concentrations de NaCl inférieures à 50 mM, et diminuent légèrement pour les concentrations supérieures à 50 mM. Cette réduction est, pour toutes les variétés, nette pour des concentrations en NaCl de la solution nutritive supérieures à 50 mM.

Tableau 4. Évolution des teneurs en K⁺ et Na⁺ (µeq.g⁻¹ matière sèche) dans les parties aériennes en fonction des concentrations en NaCl du milieu (essai n°1)

Variétés	NaCl 0 mM		25 mM		50 mM		75mM		100mM	
	K ⁺	Na ⁺								
Orge										
Barbe rousse	475	164	482	169	480	182	455	192	430	200
California Mariout	473	156	474	156	476	164	444	172	430	183
Giza	452	168	458	173	461	178	432	186	430	192
Maroc 1	461	159	469	164	466	172	440	183	420	186
Agathé	448	178	458	180	439	188	414	198	389	203
Blé dur										
Bidi 17	470	178	472	182	470	193	432	202	424	206
Cando	458	184	463	186	464	195	422	200	418	204
Cocorit	448	196	460	198	461	214	418	222	390	235

Teneur en proline

Les teneurs en proline des feuilles (Figures 3 & 4) n'augmentent que lentement lorsque la concentration en NaCl du milieu reste inférieure à 75 mM ; au delà (traitement 100 mM), l'accumulation est importante et permet de mettre en évidence des différences spécifiques (accumulation plus importante pour les variétés d'orge que pour les variétés de blé dur) et variétales. En ce qui concerne les quantités de proline libre accumulées dans les feuilles pour des concentrations en NaCl du milieu de 100 mM, les variétés étudiées se classent comme suit :

- orge: Giza 119 > California Mariout > Maroc 1 et Barbe rousse

- blé dur: Bidi 17 > Agathé > Cocorit et Cando.

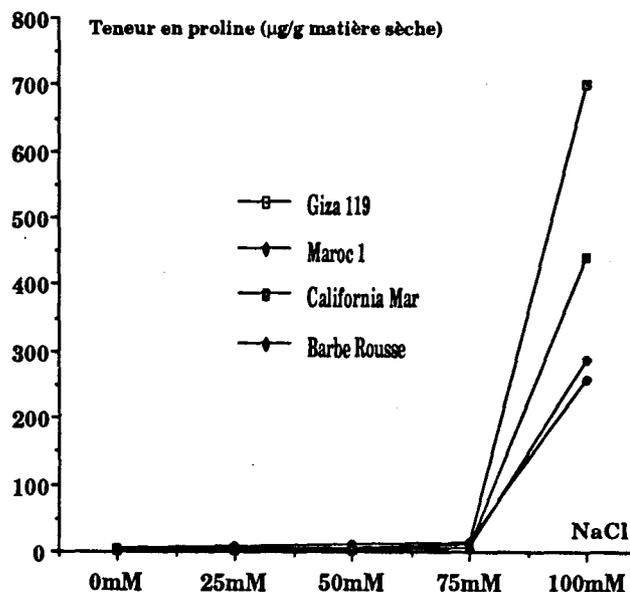


Figure 3. Teneur en proline des feuilles en fonction des concentrations en NaCl du milieu chez les variétés d'orge: Barbe rousse California Mariout, Giza 119, Maroc 1

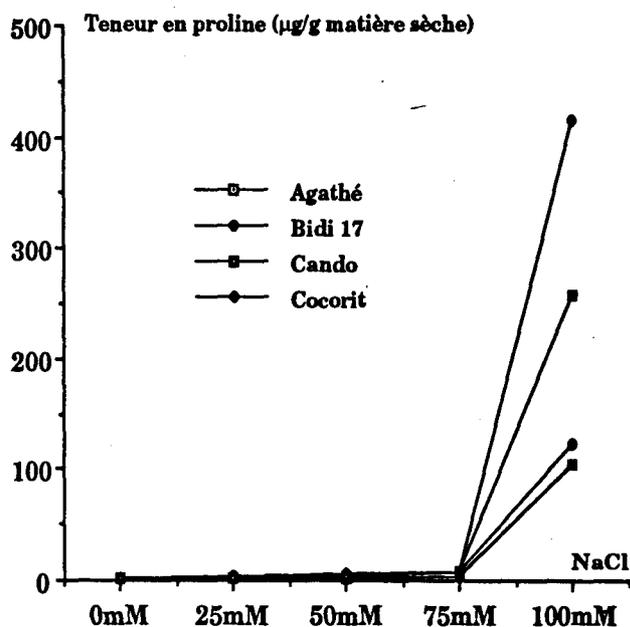


Figure 4. Teneur en proline des feuilles en fonction des concentrations en NaCl du milieu chez les variétés de blé dur : Agathé, Bidi 17, Cando, Cocorit

On note, par ailleurs, que l'accumulation intervient chez la variété d'orge Maroc 1, pour des concentrations faibles du milieu en sel.

2. Essai n° 2

• Matière sèche au stade 4 feuilles

Les résultats obtenus (Figure 5) montrent que la diminution de croissance due à la présence de NaCl dans le milieu est beaucoup plus importante pour les parties aériennes que pour les racines.

L'effet dépressif de NaCl est particulièrement net pour la variété de blé dur Cocorit et pour la variété d'orge Barbe rousse.

Globalement, la croissance des parties aériennes est plus fortement inhibée chez le blé dur que chez l'orge, il y a cependant des exceptions: l'effet de NaCl est à peu près le même sur les parties aériennes et les racines chez California Mariout, Giza 119 et Cocorit.

• Teneurs en cations (K⁺ et Na⁺)

Comme dans le cas de l'essai n°1, on note une augmentation de la teneur en sodium des feuilles et des racines, et une diminution de la teneur en K⁺ de ces organes; les teneurs en sodium dans les parties

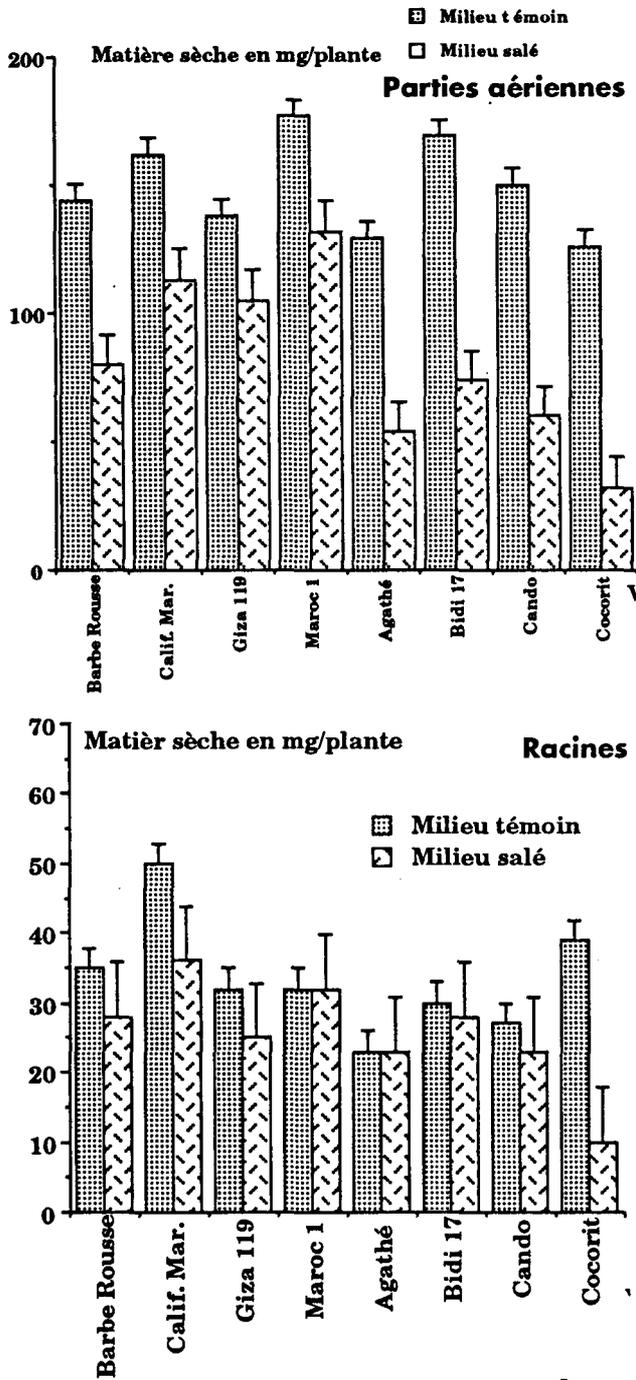


Figure 5. Effet de la concentration en NaCl du milieu sur la production de matière sèche des parties aériennes et des racines (en mg/plante) chez les variétés d'orge : BA = Barbe rousse ; CM = California Mariout ; GI = Giza ; Ma = Maroc 1 et chez les variétés de blé dur : AG = Agathé ; BI = Bidi 17 ; CA = Cando ; CO = Cocorit
 T = Milieu témoin ; S = Milieu salé (3 g/l NaCl)
 Les intervalles de confiance sont calculés pour p = 5% (n=4)

aériennes et les racines des plantes soumises au traitement salin sont plus élevées chez le blé dur que chez l'orge (Tableau 5).

Tableau 5. Effet de la concentration en NaCl du milieu sur la teneur en sodium et en potassium des parties aériennes et des racines (essai n°2) (en µeq/g de matière sèche)

VariétésMilieu témoin.....	Milieu salé.....					
	P.a.*	P.r.*	P.a.*	P.r.*	P.a.*	P.r.*		
Orge								
Barbe rousse	375	5	350	6	350	550	300	520
California Mariout	525	10	475	7	475	350	300	350
Giza 119	575	10	500	5	500	325	350	350
Maroc 1	450	6	425	11	425	475	325	450
Agathé	525	5	425	5	524	423	250	500
Blé dur								
Bidi 17	515	5	475	6	425	425	250	400
Cando	400	18	470	8	475	550	225	600
Cocorit	575	6	275	7	275	575	375	300

P.a. : partie aérienne P.r. : partie racinaire

DISCUSSION

Effet de la salinité du milieu sur la croissance: calcul de l'indice de sensibilité au stade 4 feuilles

Les valeurs des masses de matière sèche obtenues pour chaque traitement permettent de calculer un indice de sensibilité au stade 4 feuilles.

$$IS4f = \frac{M(T_i) - M(S_i)}{M(T_i)} \times 100$$

M(T_i) = masse de matière sèche du témoin
 M(S_i) = masse de matière des plantes soumises à une concentration en NaCl de i mM

Les indices de sensibilité des essais n°1 et n° 2, donnés par le tableau 6, permettent d'établir un classement des variétés étudiées. Pour la dose de 100 mM NaCl de l'essai n°1 par exemple, on obtient les classements suivants (par ordre de sensibilité croissante) :

- orge : Giza 119 < Maroc 1 < Barbe rousse < California Mariout
- blé dur : Agathé < Cando < Bidi 17 < Cocorit

Le même classement est obtenu pour les traitements 50 et 75 mM.

Dans le cas de l'essai n° 2, on obtient des classements très voisins :

- orge : Giza et Maroc 1 < California Mariout < Barbe rousse
 - blé dur : Bidi 17 et Agathé < Cando < Cocorit

Tableau 6. Indice de sensibilité (IS4f) des parties aériennes pour différentes concentrations en NaCl (essai n°1)

Les chiffres entre parenthèses indiquent les indices de sensibilité des parties aériennes (essai n° 2)

Variétés	NaCl	25 mM	50 mM	75 mM	100 mM
Orge					
Barbe rousse		3	11(44)	16	41
California Mariout		5	13(30)	35	45
Giza 119		6	06(24)	11	22
Maroc 1		7	11(25)	14	38
Agathé		3	03(58)	20	35
Blé dur					
Bidi 17		17	24(56)	54	54
Cando		22	17(60)	35	53
Cocorit		32	45(75)	57	63

• **Effet de la salinité du milieu sur le contenu ionique**

L'ensemble des résultats d'analyse cationique révèle une augmentation de la teneur en Na⁺ des tissus lorsque la salinité du milieu augmente. L'essai n° 2 nous donne toutefois des indications plus précises concernant les différences de teneurs entre parties aériennes et racines. Ces différences permettent de calculer les quantités de sodium absorbées et transférées au niveau des feuilles (Tableau 7).

Tableau 7. Part du sodium contenue dans les parties aériennes en % du sodium absorbé par les plantes chez les variétés d'orge et de blé dur étudiées (essai n°2)

Variétés	Milieu témoin	Milieu salé
Orge		
Barbe rousse	77,4	75,1
California Mariout	82,2	75,8
Giza	89,6	79,5
Maroc 1	75,1	81,3
Agathé	84,8	66,8
Blé dur		
Bidi 17	91,3	68,8
Cando	84,7	70,5
Cocorit	73,4	85,9

Les résultats obtenus conduisent aux observations suivantes:

- la part des quantités de sodium absorbées qui sont transférées vers les parties aériennes diminue lorsque l'on passe du traitement témoin au traitement NaCl, et ce pour tous les génotypes étudiés ;
- la proportion de sodium contenue dans les parties aériennes, dans le cas du traitement NaCl, reste très élevée pour l'orge ; ceci confirme bien le caractère très "inclusif" de cette espèce (Touraine & Ammar, 1985 ; Slama, 1986).

Si le transfert du sodium vers les parties aériennes semble plus faible chez le blé dur, il ne permet toutefois pas de considérer cette espèce comme "exclusive" au même titre que le triticale (Touraine & Ammar, 1985), dans la mesure où les trois quart du sodium sont localisés dans les parties aériennes.

Chez ces deux espèces, le transfert du sodium vers les parties aériennes joue sans doute un rôle important dans la régulation des équilibres hydriques au niveau des feuilles (Mass & Hoffman, 1978); mais l'accumulation massive de Na⁺ (et Cl⁻) induit alors des perturbations nutritionnelles, affectant principalement les nutriments azotés et potassiques (Storey & Wyn Jones, 1978) et conduisant à des effets dépressifs sur la croissance.

L'orge, plus "inclusive" que le blé dur, manifeste une meilleure croissance des parties aériennes en milieu salin; le maintien d'une sélectivité vis-à-vis du potassium pourrait expliquer ce phénomène.

La figure 6 qui relie (dans le cas de l'essai n°1) l'indice de sensibilité IS4f au rapport K/Na dans les parties aériennes montre que le rapport K/Na reste toujours plus élevé chez l'orge (2,15 < K/Na < 3,03) que chez le blé dur (1,65 < K/Na < 2,64). La même figure montre que par ailleurs que pour une même valeur du rapport K/Na, l'indice de sensibilité est beaucoup plus élevé chez le blé dur que chez l'orge, et qu'il est plus élevé, à l'intérieur de chaque espèce, chez les variétés sensibles que chez les variétés tolérantes (Giza et Agathé). Le caractère plus ou moins inclusif et la sélectivité vis-à-vis du potassium ne rendent donc pas totalement compte de la tolérance.

D'autres mécanismes peuvent être impliqués: chez le maïs, divers auteurs font état d'accumulation au niveau de la stèle de la racine (Shone *et al.*, 1969 ; Lauchli & Wieneke, 1979 ; Van Stevenink *et al.*, 1982), au niveau du mésocotyle (Johansen *et al.*, 1983), et au niveau des organes âgés en général (Winter & Lauchli, 1982 ; Bogemans & Stassart, 1987).

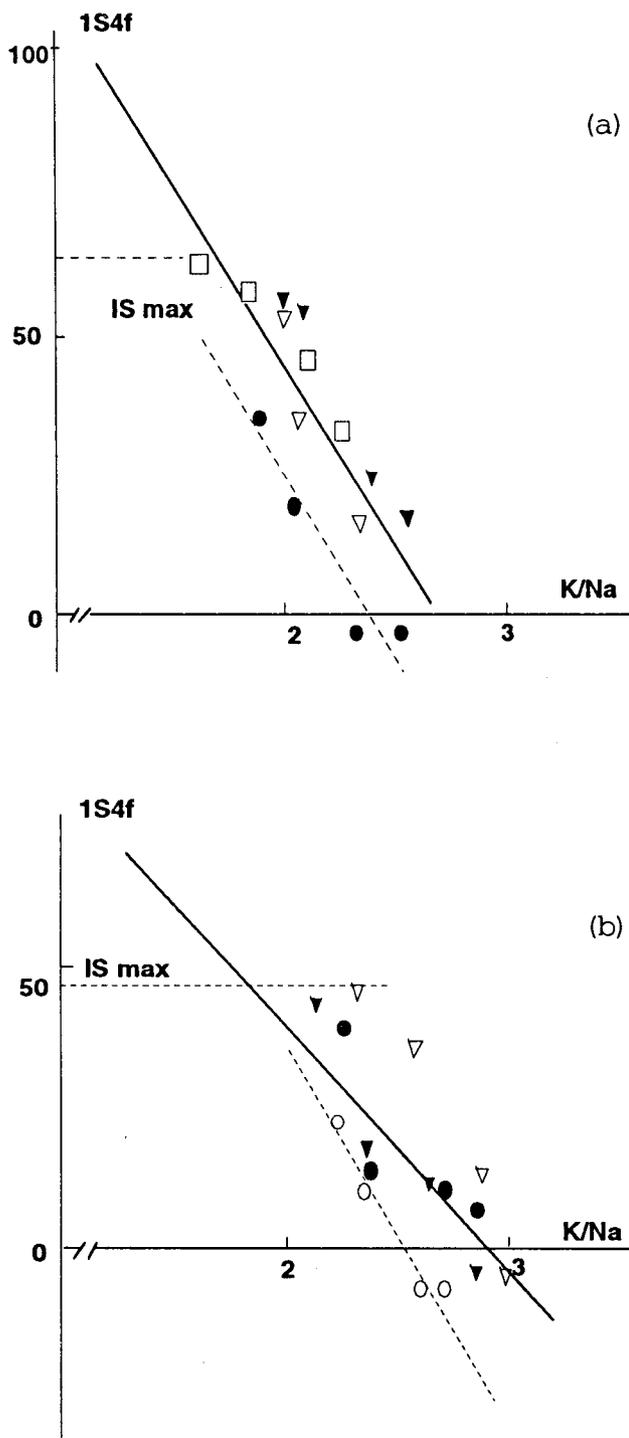


Figure 6. Relation entre indice de sensibilité des parties aériennes (IS4f) et rapport K/Na dans les parties aériennes chez les variétés d'orge (a) : Barbe rousse California Mariout ; Giza Maroc 1 et chez les variétés de blé dur (b) : Agathé Bidi 17 ; Cando Cocorit
La régression a été calculée pour l'ensemble des points (trait continu) et pour la variété la plus tolérante (trait pointillé)

• Effet de la salinité et accumulation de la proline

- (a) Si l'accumulation d'ions minéraux joue un rôle essentiel dans la régulation osmotique au niveau de la vacuole, c'est par contre l'accumulation de composés organiques qui intervient principalement dans l'ajustement de pression osmotique cytoplasme-vacuole (Stewart et Lee, 1974).

Les dosages de proline effectués dans l'essai n° 1 mettent en évidence de fortes différences dans l'accumulation entre les espèces: pour le traitement 100 mM par exemple, l'accumulation (moyenne des 4 variétés) est de 225 $\mu\text{g/g}$ MF chez le blé dur et de 437 $\mu\text{g/g}$ MF chez l'orge. Ils révèlent aussi d'importantes différences variétales et confirment bien la relation étroite qui existe entre tolérance à la salinité et accumulation de proline (Stewart et Lee, 1974). Le classement des variétés pour ce caractère est très proche de celui obtenu par l'indice de sensibilité; il est toutefois important de noter que l'accumulation de proline n'est importante qu'au delà de 75 mM, concentration saline du milieu pour laquelle la production de substance sèche est fortement affectée: l'accumulation de proline ne semble donc pas constituer un mécanisme très sensible de régulation et paraît plutôt intervenir à des niveaux de contrainte saline pour lesquels le problème d'adaptation de la plante se pose en terme de "survie"; en tout état de cause, cette accumulation apparaît comme un assez bon marqueur du niveau de sensibilité de génotype.

CONCLUSION

Les mécanismes étudiés au cours de ce travail (inclusion/exclusion du sodium, sélectivité K/Na au niveau des parties aériennes et des racines, accumulation de proline) ont permis d'établir de très nettes différences de comportement entre les deux espèces étudiées; les différences observées au niveau d'une même espèce, même si elles permettent de distinguer génotypes sensibles et génotypes tolérants, sont toutefois moins nettes; ceci n'est pas surprenant si l'on considère que les paramètres pris en compte ne constituent que quelques uns des mécanismes physiologiques impliqués dans l'adaptation à la salinité.

En effet, d'autres phénomènes interviennent également comme :

- l'accumulation préférentielle au niveau de certains organes (organes âgés) ou au niveau de certains compartiments cellulaires ;

- l'accumulation des composés osmorégulateurs autres que la proline: sucres solubles (Lessani, 1969) bétaine (Gollek, 1973) ;
- le maintien de l'intégrité de certaines structures (chloroplastes) et de certaines fonctions (photosynthèse); ce dernier phénomène, qui renvoie à la notion de "résistance" (plutôt qu'à celle de tolérance), peut être apprécié par des études d'inhibition, par la salinité, de la fluorescence chlorophyllienne (El Mekkaoui *et al.*, 1990).

RÉFÉRENCES CITÉES

- Ayers A.D., Brown J.W. & Wadleigh C.H. (1952). Salt tolerance of barley and wheat in soil plots receiving salinisation regimes. *Agron. J.* 44 : 307-310
- Bernstein L. (1965) Salt tolerance of plants. *Agric. Inf. Bull.* n° 283, USDA
- Bernstein L. & Norlyn J.D. (1977). Seawater based production: a feasibility. *Science* 197 : 249-251
- Bogemans J. & Stassart J. (1987). Intervarietal ionic composition changes in barley under salt stress. Genetic aspects of plant mineral nutrition. Ed. H.W. Gabelman, B.C. Loughman, pp. 127-137
- Dreier W. & Goring M. (1974). Der Einfluss hoher Salzkonzentrationen auf verschiedene physiologische Parameter von Maiswurzeln. *Wiss Z. der HU Berlin, Natw. Naturwiss. R.* 23 : 641-644
- Dreier W. (1978). Possibilité d'une élaboration d'un test de présélection des variétés ayant une haute tolérance ou résistance aux sels, sur la base de la relation entre teneur en proline des tissus végétaux et la résistance aux sels. *Journées d'études et de recherche agronomique* du 22 au 30.2.78 I.N.A. El Harrach. Algérie.
- El Mekkaoui M., Monneveux P. & Damania A.B. (1990). Chlorophyll fluorescence as a predictive test for salt tolerance in cereals: preliminary results on durum wheat. *Rachis* 8 (2) : 16-19
- Epstein E. (1961). The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. *Plant Physiol.* 36 : 437-444
- Gollek B. (1973). Structure and function of plant cells in saline habitats. New trends in the study of salt tolerance. John Wiley and sons, New York, Toronto (traduction d'un ouvrage de Stroganov *et al.* 1970).
- Jacoby B. & Hanson J.B. (1985). Control of 22Na^+ influx in corn roots. *Plant Physiol.* 77: 930-934
- Jeschke W.D. (1980). Involvement of proton fluxes in the K^+ , Na^+ selectivity at the plasmalemma: K^+ dependent net extrusion of sodium in barley roots and the effect of anions and pH on sodium fluxes. *Z. Pflanzen physiol.* 98 : 155-175
- Johansen J.G., J.M. Cheesman & C.Enkoji (1983). Uptake and distribution of sodium and potassium by corn seedlings. II. Ion transport within the mesocotyl. *Plant Physiol.* 73 : 159-164
- Lauchli A. & Wieneke J. (1979). Studies on growth and distribution of Na^+ , K^+ and Cl^- in soybean varieties differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenenernähr. Bodenkd.* 142 : 3-13.
- Lessani H. (1969). Recherche sur le comportement physiologique de la luzerne en présence de NaCl . Etude de quelques aspects de la nutrition minérale et du métabolisme respiratoire. Thèse Doct. Sc. Paris, 152 p.
- Maas E.V. & G.J. Hoffman (1977). Crop salt tolerance. Current Assessment. *ASCE J. Irrig. Diam. Div.* 103 : 115-134
- Rana R.S. (1986). Genetic diversity for salt stress resistance of wheat in India. *Rachis* 5 (1) : 32-37
- Ratner A. & Jacoby B. (1976). Effect of K^+ , its counter anion, and pH on sodium efflux from barley root tips. *J. Exp. Bot.* 27: 843-852
- Shone M.G.T., Clarkson D.T. & Sanderson J. (1969). The absorption and translocation of sodium by maize seedlings. *Planta* 86 : 301-314
- Slama F. (1986). Intervention des racines dans la sélectivité ou la tolérance à NaCl de plantes cultivées. *Agronomie* 6 (7) : 651-658
- Stewart G.R. & Lee J.A. (1974). The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* 120 : 279-289
- Storey R. & Wyn Jones R.G. (1978). Salt stress and comparative physiology in the *Gramineae*. IV. Comparison of salt stress in *Spartina townsendii* and three barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 5 : 839-850
- Tall M., Kaatz A., Heikin H. & Dehank K. (1979). Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato; proline accumulation in *Lycopersicon esculentum* Mill and *Solanum lenelli* Cor., treated with NaCl and polyethylene glycol. *New Phytol.* 82 : 349-355
- Touraine B. & Ammar M. (1985). Étude de la sensibilité au sel d'un triticale et d'une orge. *Agronomie* 5 (5) : 391-395

Troll W. & Lindsley J. (1955). A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Chem.* 215 : 655-660

Van Stevenink R.F.M., Van Stevenink M.E., Stlezer R. & Lauchli A. (1982). Studies on the distribution of Na and Cl in two species of lupin (*Lupinus luteus* and *Lupinus angustifolius*) differing in salt tolerance. *Physiol. Plant* 56 : 463-473

Weltzien E. & Winslow M.D. (1984). Resistance of durum wheat genotypes to saline drought field conditions. *Rachis* 3 (2) : 34-36

Winter E. & Lauchli A. (1982). Salt tolerance of *Trifolium alexandrinum* L. Comparison of the salt response of *T. alexandrinum* and *T. pratense*. *Aust. J. Plant Physiol.* 9 : 221-226