



# Effet du stress salin sur l'efficience d'utilisation d'azote et les bilans ioniques chez deux variétés de maïs (*Zea mays L.*) fourragères

Hajlaoui Hichem<sup>1</sup>, Maatallah Samira<sup>1\*</sup>, Denden Mounir<sup>2</sup>

1. Centre Régional des Recherches Agricoles (CRRA) de Sidi Bouzid. B.P 357, Route de Gafsa Km 6 - 9100 Sidi Bouzid, Tunisie.

2. Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, 4042 Sousse, Tunisie. Centre Régional des Recherches Agricoles (CRRA) de Sidi Bouzid. B.P 357, Route de Gafsa Km 6 - 9100 Sidi Bouzid, Tunisie

Emails des auteurs : [hajlaoui2001@yahoo.fr](mailto:hajlaoui2001@yahoo.fr), [samiraham2003@yahoo.fr](mailto:samiraham2003@yahoo.fr), [dendenmounir53@yahoo.fr](mailto:dendenmounir53@yahoo.fr)

\*Auteur correspondant Maatallah samira : [samiraham2003@yahoo.fr](mailto:samiraham2003@yahoo.fr), Tel. +216 97 833 374 ; +216 76 621 950, Fax : +216 76 621 950

**Mots clés :** stress salin, *Zea mays L.*, exclure, l'efficience d'utilisation de l'azote.

**Keywords:** salt stress, *Zea mays L.*, exclude, the efficiency of nitrogen utilization.

## 1 RÉSUMÉ

Sous stress salin, la plupart des plantes rétablissent leur équilibre ionique et nutritionnel en développant des stratégies spécifiques d'ordre adaptatif ou occasionnel. L'objectif du présent travail est d'identifier d'éventuels indices de croissance et de nutrition minérale susceptibles de prédire et/ou d'évaluer le degré de tolérance des deux variétés de *Zea mays L* Aristo et Arper vis-à-vis de la contrainte saline. Le matériel végétal est constitué de deux variétés de maïs : *Aristo* et *Arper*. La culture des deux variétés est conduite sous serre vitrée sous des conditions contrôlées. Les plantes sont irriguées avec de l'eau chargée en chlorure de sodium selon les concentrations suivantes : 0, 34, 68 et 102 mM. A la récolte, les mesures de la biomasse fraîche et sèche ont été effectuées sur des plantes âgées de 42 jours. Le dosage des éléments minéraux et la teneur en azote total ont été effectués après 6 semaines de traitement salin. La teneur en azote foliaire ainsi que l'efficience d'utilisation de l'azote (NUE) sont affectés significativement à partir de 34 et 68 mM NaCl respectivement pour *Aristo* et *Arper*. L'effet dépressif de la salinité est plus marqué chez la variété *Aristo* que *Arper*. La meilleure aptitude de cette dernière variété semble être liée d'une part à sa plus grande capacité de minimiser l'entrée du sel à l'intérieur de la plante et de diminuer la concentration cytoplasmique des sels qui sont absorbés de façon inévitable.

Effect of salt stress on nitrogen use efficiency and ionic balance in two forage maize varieties (*Zea mays L.*)

## ABSTRACT

Under salt stress, most plants recover their ionic and nutritional balance by developing specific adaptive strategies . The objective of this work is to identify potential indicators of growth and mineral nutrition likely to predict and / or assess the degree of tolerance of two varieties of *Zea mays L*, Aristo and Arper towards the saline stress. The cultivation of the two varieties was conducted in a green house under controlled conditions. The plants were irrigated with water containing sodium chloride in the following concentrations: 0, 34, 68 and 102 mM. At harvest, measurements of fresh and dry biomass was performed on older plants 42 days. The dosage of minerals and total nitrogen content were performed after 6 weeks of saline treatment. Leaf nitrogen content and the efficiency of nitrogen utilization (NUE) were significantly affected from 34 and 68 mM NaCl respectively in Aristo and Arper. The depressive effect of salinity was more pronounced among the variety Aristo than Arper. The improved ability of this latter variety seems to be due partly to its greater ability to minimize the entry of the salt within the plant and reduce the cytoplasmic concentration of salts that are inevitably absorbed.



## 1. INTRODUCTION

Un stress salin peut limiter la croissance des végétaux, en modifiant le bilan entre la disponibilité et les besoins. Le fort éclairement et la rareté des pluies dans les régions arides et semi-arides, y compris la Tunisie, accentuent la salinisation des périmètres irrigués et les rendent improches aux cultures (Denden *et al.*, 2005). L'action de la salinité sur la croissance peut être originale soit d'un déséquilibre nutritionnel en ions essentiels, soit d'une accumulation excessive des ions toxiques dans la plante (Munns, 2002), soit d'un faible potentiel osmotique de la solution du sol induisant un stress hydrique (Torrecillas *et al.*, 2003), soit de la combinaison de tous ces facteurs (Marschner, 1995). De plus, au niveau de la même plante, la croissance des différents organes ne présente pas le même degré de sensibilité à la salinité (Hajlaoui *et al.*, 2006). En effet, Brügnoli et Björkman (1992) montrent que le sel réduit la croissance des parties aériennes par la diminution de l'allocation du carbone pour la croissance foliaire au profit de la croissance racinaire. Par contre d'autres études (Hajlaoui *et al.*, 2006) rapportent l'inverse, les racines sont les plus affectées. En conditions de stress salin, l'alimentation minérale de la plante est perturbée. En effet, les ions Na<sup>+</sup> perturbent l'absorption des cations (K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>) (Houala *et al.*, 2007). Au niveau des racines Na<sup>+</sup> déplace Ca<sup>2+</sup> des parois cellulaires (Zhu, 2002). Par exemple, dans les parois isolées des racines d'orge, Na<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup> sont en compétition pour les mêmes sites d'absorption tandis que K<sup>+</sup> est fixé sur d'autres sites. Il en résulte que le rapport K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> à la surface des

cellules dépend de la compétition Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> (Stassart *et al.*, 1981). De plus, l'accumulation excessive du chlorure diminue l'absorption et le transport des anions indispensables à la croissance et au développement des végétaux en particulier les nitrates, les nitrites et les sulfates (Mezni *et al.*, 2002). La tolérance d'une plante au stress salin n'est pas un phénomène simple. C'est une conséquence de l'interaction de plusieurs caractères physiologiques et biochimiques qui diffèrent selon la catégorie de la plante (Houala *et al.*, 2007). Plusieurs études ont montré que les plantes adaptées au stress salin utilisent un ou plusieurs mécanismes pour atténuer l'effet du NaCl tel que (i) la réabsorption de Na<sup>+</sup> par les cellules de transfert ou du parenchyme vasculaire (Karray-Bouraoui 1995), (ii) la compartimentation des ions entre les organes (racines/parties aériennes), les tissus (épiderme/mésophylle), ou encore entre les compartiments cellulaires (vacuole/cytoplasme) (Cheeseman, 1988 ), (iii) la dilution de Na<sup>+</sup> par la matière produite des feuilles en pleine croissance (Tester et Davenport, 2003). L'objectif du présent travail est d'étudier la variabilité de tolérance intraspécifique de deux variétés de maïs (*Zea mays* L.) hybrides à destination fourragère et dont la sélection a été faite généralement dans des pays où le sel ne présente pas un facteur limitant de la production agricole. Dans ce contexte on va essayer d'identifier d'éventuels indices de croissance et de nutrition minérale susceptibles de prédire et/ou d'évaluer le degré de tolérance des deux variétés vis-à-vis de la contrainte saline.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

**2.1 Matériel végétal et milieu de culture :** Le matériel végétal est constitué de deux variétés de maïs: *Aristo* et *Arper* qui sont nouvellement introduites en Tunisie et dont les emblavures sont destinées pour l'ensilage fourrager. Les graines des deux variétés sont mises en germination dans des boîtes de Pétri pendant 72 heures à une température de 28°C. Une fois la radicule apparaît, les graines prégermées de chaque variété ont été semées dans des pots en plastique sous serre vitrée. Les pots utilisés ont pour dimensions 45 cm de diamètre supérieur, 23 cm de diamètre inférieur et 66 cm de profondeur, contenant chacun au fond une couche de gravier facilitant le drainage et la percolation des excès d'eau. Ils sont remplis d'un mélange de tourbe (2/3) et de perlite (1/3). La culture des deux variétés est conduite sous serre vitrée où la température est de l'ordre de 25°C le

jour et 23°C la nuit, l'humidité relative de l'air varie de 60 à 80% et la moyenne d'éclairement est de 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  avec une photopériode de 14 h par jour. Les plantes sont irriguées avec de l'eau chargée en chlorure de sodium selon les concentrations suivantes: 0, 34, 68 et 102 mM. Le substrat de culture est maintenu près de sa capacité au champ par des irrigations fréquentes afin d'éviter que l'eau ne soit un facteur limitant.

**2.2 Mesure des paramètres de caractérisation de la croissance végétative :** Les mesures de la biomasse fraîche et sèche ont été effectuées sur des plantes âgées de 42 jours ( $\approx$  semaines de culture). A la récolte, les plantes sont séparées en racines, tiges et feuilles. Les racines ont été rincées trois fois successivement pour les éliminer de leur substrat. Après pesée de la matière fraîche, les différents



organes sont séchés dans une étuve de type (SNOL 60) à la température de 80°C pendant 48 heures pour obtenir le poids de matière sèche.

**2.3 Mesure des paramètres de nutrition minérale :** Le dosage des éléments minéraux a été effectué après 6 semaines de traitement salin. La teneur en azote total été déterminé selon la méthode de Kjeldahl (Kjeldahl, 1883). La poudre végétative a été soumise à une digestion oxydative par l'acide sulfurique ( $H_2SO_4$ ) en présence d'acide salicylique ( $K_2SO_4$ ) et du sélénium comme catalyseurs. Lorsque la matière a été complètement oxydée, la solution qui contient le sulfate d'ammonium est récupérée, puis distillé avec KOH et ensuite recueilli dans une solution acide borique. Enfin l'azote ammoniacal reçu dans la solution d'acide borique est titré par l'acide chlorhydrique 0.1 N. L'efficience d'utilisation d'azote (nitrogen-use efficiency, NUE) a été déterminée selon la formule suivante:

$$\text{NUE (g MS g}^{-1}\text{N foliaire)} = \text{MSPE / Nf} \quad (\text{Debez et al., 2006})$$

Avec: MSPE : matière sèche de la plante entière (g) et Nf : quantité totale d'azote dans les feuilles (g). Les ions sont obtenus par la technique d'extraction nitrique à froid (acide nitrique à 0,1 N), sur un échantillon de matière sèche (racines, tige et feuilles séparées), de poids connu. Un échantillon comprenant au moins cinq plantes individuelles par traitement et par récolte a servi au dosage des macroéléments. Le sodium ( $Na^+$ ), le potassium ( $K^+$ ) et le calcium ( $Ca^{2+}$ ) sont dosés par spectrophotométrie de flamme de type Jenway. Les cations de magnésium ( $Mg^{2+}$ ) ont été dosés par spectrophotomètre d'absorption atomique de type Perkin Elmer Analyst 100. L'anion  $Cl^-$  est dosé par colorimétrie à l'aide d'un chloridomètre de type (Buchler-Cotlove). Les bilans de transport des ions minéraux pour chaque traitement sont calculés par la différence des quantités mesurées à la récolte et celle déterminées dans la plante avant l'application du stress salin (après 20 jours de semis). La quantité

mesurée dans les racines représente l'accumulation racinaire alors que celle retrouvée dans la partie aérienne figure l'exportation nette. L'absorption est la somme de l'accumulation dans les racines et de l'exportation dans les organes aériens. La sélectivité de  $K/Na$ ,  $Ca/Na$  et  $Mg/Na$ , au niveau des racines et des feuilles, a été déterminée par les fractions ioniques équivalentaires respectivement  $K/(K+Na)$ ,  $Ca/(Ca+Na)$  et  $Mg/(Mg+Na)$ . Ces fractions ioniques ont été calculées sur la base des teneurs ioniques retrouvés dans chaque organe. L'efficacité d'absorption (EA) et d'utilisation (EU) ont été calculée selon les formules proposées par (Makmur et al., 1978).

$$\text{EA (mmol g}^{-1}) = Q / \text{MSR}$$

$$\text{EU (g mmol}^{-1}) = \text{MSPE}/Q$$

Avec Q: quantité de nutriment absorbé (mmol); MSR: masse de la matière sèche des racines (g) et MSPE: masse de matière sèche de la plante entière

Parmi les paramètres étudiés, il y a aussi la charge cationique ( $C_{c+}$ ), elle est définie par la somme des teneurs en cations ( $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$ ).

$$C_{c+} = \sum (Na^+ + K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}) \quad (\text{Rochdi et al., 2003})$$

L'inhibition de l'approvisionnement en anions indispensables à la croissance est appréciée par le déficit anionique ( $\Delta A^-$ ). Il est défini par le rapport entre la charge anionique des plantes témoin et celle des plantes stressées.

$$\Delta A^- = (C_{c+} - Cl^-)_{\text{témoin}} / (C_{c+} - Cl^-)_{\text{stress}} \quad (\text{Rochdi et al., 2003})$$

**2.4 Calcul statistique :** L'étude a été conduite sous la forme d'un essai factoriel à 2 facteurs (variétés et concentrations NaCl). Toutes les expériences ont été répétées au moins cinq fois indépendamment ( $n = 5$ ). L'analyse statistique a été réalisée en utilisant les procédures des modèles linéaires générales (GLM) du logiciel SPSS pour Windows: version 13 (version standard). Les expériences ont été étudiées en utilisant une analyse standard de la variance (ANOVA) avec interactions. La comparaison des moyennes pour chaque facteur a été faite par le test Duncan au seuil de probabilité de 5%.

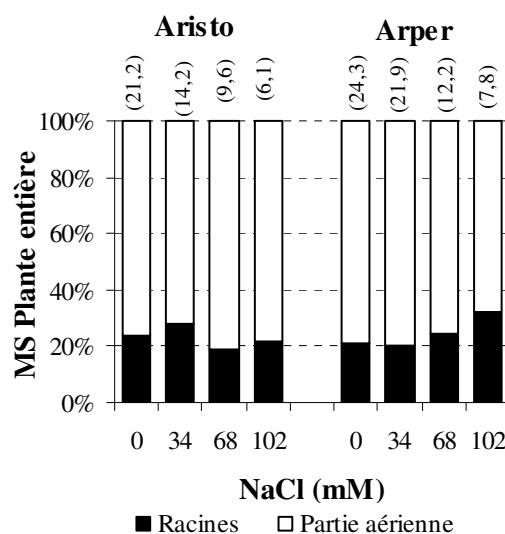
### 3. RÉSULTATS

**3.1. Production de biomasse végétative sèche :** La figure 1 représente la production de matière sèche de la plante entière et sa répartition dans les racines et les parties aériennes. La comparaison des deux variétés étudiées révèle des différences significatives ( $P < 0.05$ ) dans la production de biomasse globale en absence comme

en présence de NaCl. Sur milieu témoin, *Arper* représente une production de biomasse plus élevée que *Aristo* avec une différence de l'ordre de 3 g entre les deux variétés. La variété *Arper* semble être mieux adaptée à 34 mM de NaCl que *Aristo*. En effet, les valeurs de sa biomasse végétative proches de celles des plantes témoins. Pour des concentrations plus

élevées (68 et 102 mM), un effet dépressif du sel se manifeste chez les deux variétés résultant de l'inhibition de la croissance des différentes parties de la plante. A une concentration de 102 mM, les taux de réduction de la biomasse totale par rapport aux témoins étaient environ de 67% et 71% respectivement pour *Aristo* et *Arper*. L'examen de la répartition de la matière sèche dans la même figure entre les racines et les parties aériennes montre que la croissance de la partie aérienne chez les deux variétés reste toujours supérieure à celle des racines, en absence comme en présence de NaCl. Sur milieu

témoin la part de la biomasse totale attribuée aux racines est comprise entre 20% et 24% respectivement pour *Arper* et *Aristo*. A des concentrations modérées de NaCl (34 mM) une augmentation de la part des racines en matière sèche aux dépens de la partie aérienne a été observée chez la variété *Aristo*. Au-delà de 34 mM NaCl la production de biomasse racinaire décroît chez la variété *Aristo* cependant elle augmente chez la variété *Arper*. A 102 mM de NaCl, le pourcentage en matière sèche totale des racines est de l'ordre de 22 et 32% respectivement pour *Aristo* et *Arper*.



**Figure 1:** Répartition de la matière sèche (en % MS de la plante entière) entre les racines et la partie aérienne chez les plantes des deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* cultivées pendant 6 semaines en présence de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM). Les valeurs entre parenthèses représentent la MS totale (g) de la plante entière pour chaque traitement salin.

### 3.2. Effet de NaCl sur les paramètres de nutrition minérale

**3.2.1. Nutrition et métabolisme azoté :** Les résultats portés dans le tableau 1 montrent que l'évolution de la teneur des feuilles en azote en fonction de la concentration saline est variable selon la variété. Une fois comparée à la variété *Aristo*, on distingue que la variété *Arper* maintient toujours les teneurs d'azote les plus élevées. De plus, le comportement des deux variétés vis-à-vis du sel paraît différent. En effet, pour la variété *Arper*, contrairement à *Aristo*, la concentration 34 mM de NaCl ne modifie pas le taux d'azote. À une

concentration de 68 mM NaCl, la teneur foliaire en azote chez la variété *Arper* a diminué par rapport au témoin mais elle reste constante au cours du traitement 102 mM NaCl. Pour *Aristo*, cette réduction de la teneur foliaire en azote était plus importante et elle s'est poursuivie au cours du traitement 102 mM. En absence comme en présence de sel les valeurs de NUE et PNUE chez les plantes de la variété *Arper* dépassent largement ( $P < 0.05$ ) celles de la variété *Aristo*. En effet, quelque soit la concentration saline dans le milieu de culture, les plantes de la variété *Arper* produisent plus de matière sèche par gramme d'azote foliaire que les plantes de la variété *Aristo*.

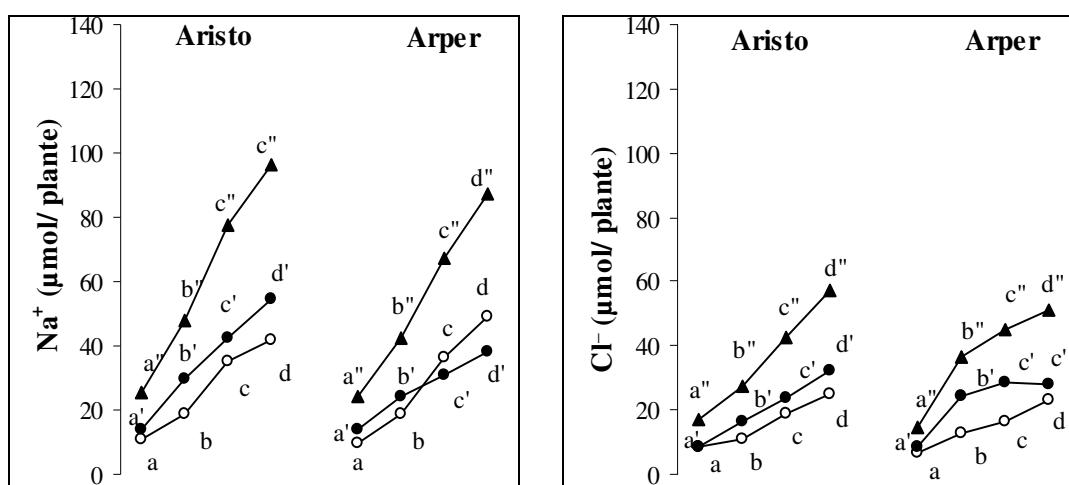
**Tableau 1:** Variation de la teneur foliaire en azote, de l'efficience d'utilisation d'azote (NUE) et de l'efficience photosynthétique d'utilisation d'azote (PNUE) chez deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* cultivées pendant 6 semaines à différentes concentrations de NaCl (0, 34, 68 et 102 mM).

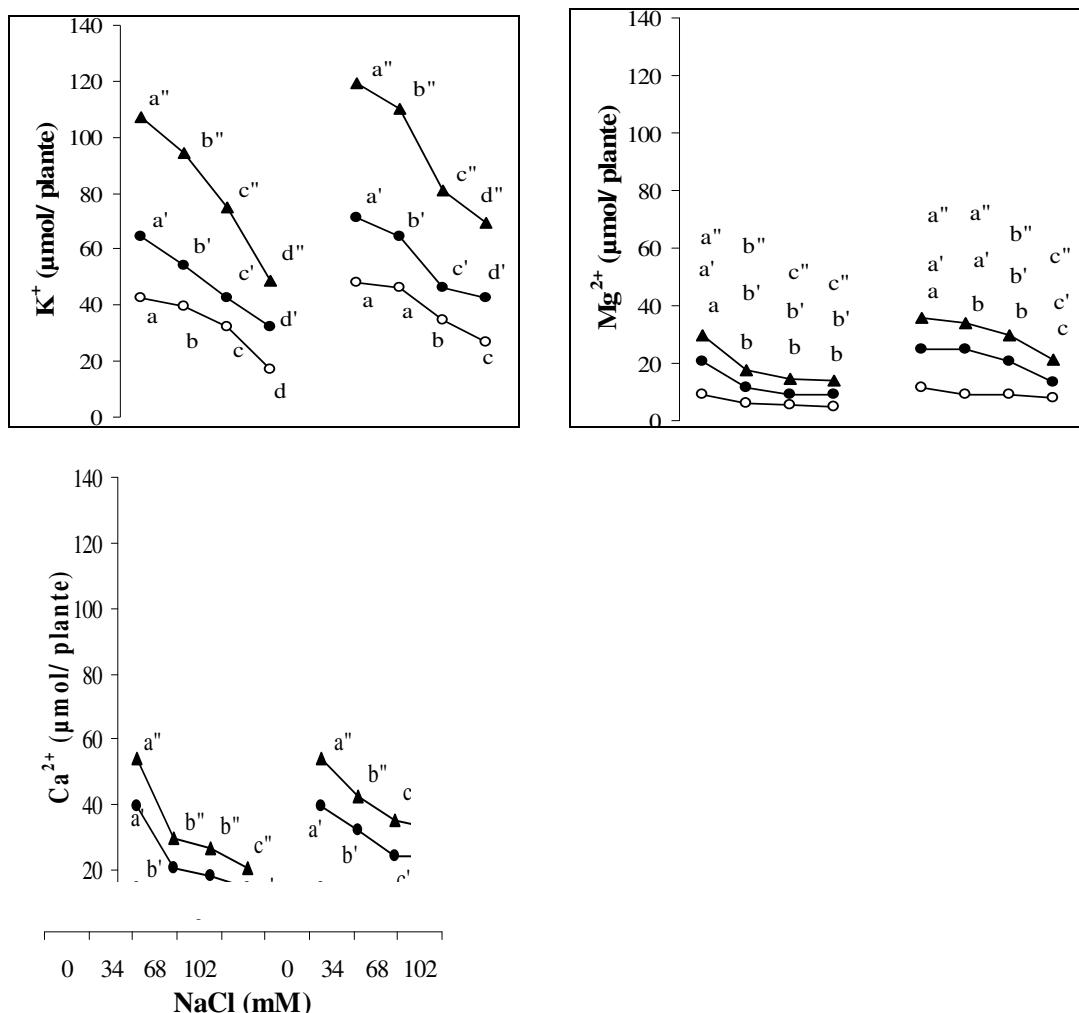
NaCl (mM)	Azote foliaire (%)		NUE (g plant DW g <sup>-1</sup> N)		PNUE (μmol CO <sub>2</sub> mmol <sup>-1</sup> N s <sup>-1</sup> )	
			<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>
	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>				
0	2,76 ± 0,12 a	2,80 ± 0,16 a'	153,52 ± 6,56 a	173,84 ± 8,27 a'	71,22 ± 3,04 a	73,61 ± 3,52 a'
34	2,45 ± 0,14 b	2,74 ± 0,06 a'	134,48 ± 7,45 b	169,63 ± 3,65 a'	63,66 ± 3,59 b	74,51 ± 1,73 a'
68	2,06 ± 0,13 c	2,19 ± 0,12 b'	119,26 ± 7,61 c	140,15 ± 4,73 b'	33,57 ± 2,15 c	43,18 ± 1,45 b'
102	1,82 ± 0,15 d	2,14 ± 0,09 b'	118,68 ± 9,81 c	134,67 ± 4,58 b'	24,76 ± 2,07 c	28,14 ± 0,95 c'

Pour chaque colonne les valeurs suivies par les mêmes lettres ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

**3.2.2. Bilans des transports ioniques :** La figure 2 regroupe les bilans nets des transports de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> et Cl<sup>-</sup> chez les deux variétés de maïs. Dans tous les cas, les quantités de Na<sup>+</sup> absorbées dépassent celles de Cl<sup>-</sup>. Cette figure montre que l'absorption ainsi que le transport vers les parties aériennes des ions toxiques (Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>) est plus élevée chez la variété *Aristo* que *Arper*. A 102 mM de NaCl, l'absorption ainsi que le transport des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> chez *Aristo* étaient respectivement de l'ordre de 97 μmol et 54 μmol. Par contre, pour la variété *Arper*, ils sont significativement plus faibles ( $P < 0.05$ ) et ils étaient respectivement au voisinage de 87 μmol et 38 μmol. La différence de comportement entre les deux

variétés a été observée également au niveau des racines où la variété *Arper* se distingue de la variété *Aristo* par sa grande capacité d'accumulation racinaire des ions Na<sup>+</sup> surtout à des concentrations élevées (68 et 102 mM). Concernant les ions K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> on remarque que les deux variétés absorbent et transportent dans leurs parties aériennes plus de potassium que de calcium ou de magnésium en absence comme en présence de NaCl dans le milieu de culture. Toutefois les quantités absorbées et transportées de ces trois types d'ions sont significativement ( $P < 0.05$ ) plus élevées chez la variété *Arper* que la variété *Aristo* (fig.2)





**Figure 2:** Variation des bilans d'absorption, de transport et d'accumulation de  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ,  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$  et  $Ca^{2+}$  chez les plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* après 6 semaines de culture en présence de différentes concentrations de  $NaCl$  (0 à 102 mM).

Chez les deux variétés l'absorption de  $K^+$ , son accumulation racinaire et son transfert dans les organes aériens sont fortement diminués en présence de sel. Cette diminution est dépendante de la concentration saline et de la variété. A 34 mM  $NaCl$ , l'accumulation racinaire de  $K^+$  n'a pas été affectée chez *Arper* alors qu'elle a été diminuée significativement chez *Aristo*. Le même effet a été observé également à 102 mM  $NaCl$ , les taux de réduction par rapport aux témoins de l'absorption, du transport et de l'accumulation racinaire de  $K^+$  étaient respectivement de l'ordre de 54%, 51% et 62%. Les quantités de  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  accumulées dans les racines ou transportées dans les parties aériennes ont été significativement diminuées en fonction de l'augmentation du stress salin. Cette diminution est

notablement ( $P < 0.05$ ) plus prononcée chez les plantes de la variété *Aristo* que ceux de la variété *Arper*.

**3.2.3. Efficiency d'absorption et d'utilisation de  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$ :** Indépendamment des traitements salins et de la variété, on remarque que l'efficience d'absorption du potassium dépasse largement celle des cations bivalents  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  (Tab.2). L'apport de  $NaCl$  dans le milieu de culture se traduit par une diminution de l'efficacité d'absorption du potassium, calcium et magnésium. Cet effet dépressif se montre plus prononcé chez *Aristo* que *Arper* (Tab. 2). Les résultats concernant la variation de l'efficience d'utilisation de  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  sont rapportés dans le tableau 3. On remarque que pour les deux variétés l'efficience d'utilisation des nutriments augmentent



avec le stress salin. En effet, sur milieu témoin ou additionné de 34 mM NaCl, les plantes de la variété *Aristo* préservent l'efficience d'utilisation de k<sup>+</sup> la plus élevée tant que la concentration de sel dans le milieu de culture ne dépasse pas les 34 mM NaCl. Au-delà de cette concentration les plantes de la variété *Arper* se

montrent plus efficaces dans leur utilisation du potassium. Concernant Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup>, ce sont les plantes de la variété *Arper* qui gardent généralement une utilisation plus parcimonieuse de ces deux types d'éléments nutritifs.

**Tableau 2:** Effet du stress salin (0.34, 68 et 102 mM NaCl) sur l'efficience d'absorption de k<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> chez les plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper*.

NaCl (mM)	Efficience d'absorption (mmol/g MS)					
	k <sup>+</sup>		Ca <sup>2+</sup>		Mg <sup>2+</sup>	
	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>
0	9.40 ± 0.54 a	9.72 ± 0.41 a'	3.30 ± 0.68 a	3.46 ± 0.65 a'	2.35 ± 0.36 a	4.20 ± 0.18 a'
34	7.20 ± 0.34 b	9.13 ± 0.69 a'	2.93 ± 0.59 a	3.46 ± 0.50 a'	1.40 ± 0.54 b	2.74 ± 0.52 a'b'
68	3.20 ± 0.44 c	5.66 ± 1.03 b'	2.03 ± 0.08 b	2.20 ± 0.44 b'	0.92 ± 0.06 c	2.42 ± 0.51 b'
102	2.20 ± 0.24 d	4.40 ± 0.54 c'	1.36 ± 0.20 c	1.89 ± 0.24 b'	0.86 ± 0.12 c	2.42 ± 0.51 b'

Pour chaque colonne les valeurs suivies par les mêmes lettres ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

**Tableau 3:** Variation de l'efficience d'utilisation de k<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> en fonction de l'augmentation du stress salin chez les plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper*.

NaCl (mM)	Efficience d'utilisation (g MS/ mmol)					
	k <sup>+</sup>		Ca <sup>2+</sup>		Mg <sup>2+</sup>	
	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>	<i>Aristo</i>	<i>Arper</i>
0	2.80 ± 0.44 b	2.27 ± 0.41 b'	2.80 ± 0.68 c	2.27 ± 0.65 b'	0.95 ± 0.10 c	1.09 ± 0.20 b'
34	3.60 ± 0.54 b	2.27 ± 0.21 b'	3.60 ± 0.59 bc	2.27 ± 0.50 b'	1.40 ± 0.54 bc	1.60 ± 0.54 b'
68	4.70 ± 0.96 a	4.80 ± 0.40 a'	4.70 ± 0.08 ab	4.80 ± 0.44 b'	1.80 ± 0.44 ab	2.31 ± 0.42 a'
102	4.70 ± 0.36 a	5.20 ± 0.49 a'	4.70 ± 0.20 a	5.20 ± 0.24 a'	2.20 ± 0.44 a	2.62 ± 0.34 a'

Pour chaque colonne les valeurs suivies par les mêmes lettres ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

**3.2.4. Sélectivité ionique :** Les résultats présentés dans le tableau 4 montrent que pour les deux variétés la sélectivité en faveur de K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> diminue au cours de l'augmentation du stress salin et elle est plus élevée dans les feuilles que dans les racines. Au niveau de ces organes les fortes sélectivités pour les trois types d'ions sont enregistrées par la variété *Arper*. Au niveau de la partie aérienne ce sont les feuilles sénescentes qui présentent la plus faible sélectivité pour les trois types de cations mais avec des différences variétales très notables ( $P < 0.05$ ) (Tab.4). Cette réduction est plus prononcée chez la variété *Aristo* que *Arper*. Par exemple à forte concentration de

NaCl (102 mM) les taux de réduction, par rapport aux témoins, de la sélectivité K/Na, Ca/Na et Mg/Na dans les feuilles sénescentes ont été respectivement de 81%, 82% et 90% pour la variété *Aristo* et 71%, 70% et 76% pour la variété *Arper*. A l'inverse des feuilles sénescentes, les feuilles jeunes montrent les sélectivités les plus élevées. En effet, les deux variétés présentent un comportement similaire. Dans les feuilles matures des deux variétés, les trois catégories de sélectivité ont été diminuées en fonction du stress salin mais avec un effet plus dépressif de sel chez les feuilles matures de *Aristo*.



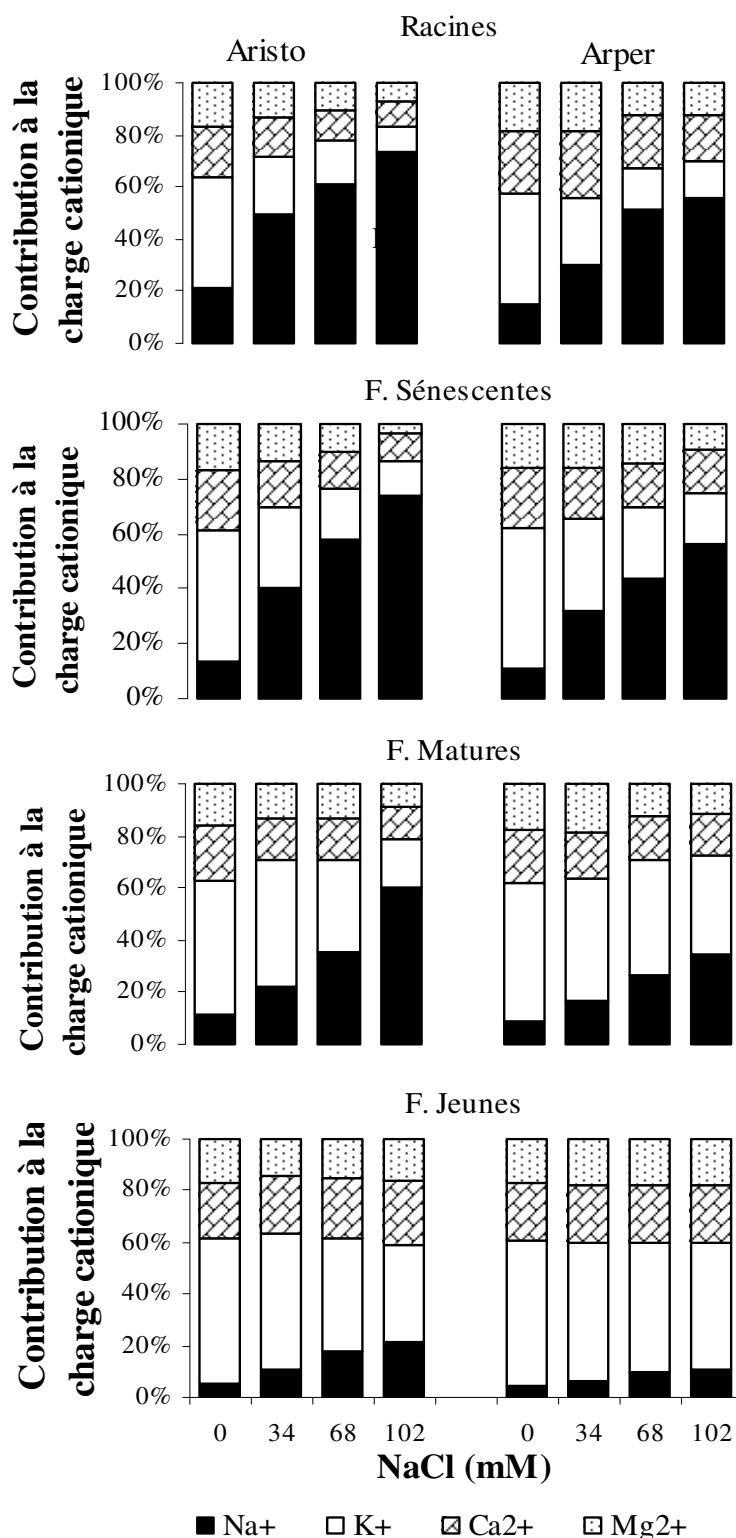
**Tableau 4:** Fraction ionique équivalente (K/ K + Na), (Ca/ Ca + Na) et (Mg/ Mg + Na) de l'accumulation dans les racines et du transport dans les différents étages foliaires des plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* après 6 semaines de culture en présence de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM).

Variété	Paramètre	NaCl (mM)	Racines	F. jeunes	F. matures	F. sénescentes
<i>Aristo</i>	<b>K/K +Na</b>	0	0.67 a	0.91 a	0.81 a	0.78 a
		34	0.31 b	0.88 ab	0.69 b	0.42 b
		68	0.21 c	0.84 bc	0.50 c	0.24 c
		102	0.12 d	0.79 c	0.23 d	0.15 d
	<b>Ca/ Ca + Na</b>	0	0.48 a	0.79 a	0.64 a	0.62 a
		34	0.23 b	0.76 a	0.41 b	0.29 b
		68	0.16 bc	0.73 a	0.30 c	0.19 c
		102	0.11 c	0.71 a	0.13 d	0.11 d
	<b>Mg/ Mg + Na</b>	0	0.44 a	0.74 a	0.57 a	0.55 a
		34	0.22 b	0.67 a	0.37 b	0.25 b
		68	0.15 c	0.63 a	0.27 c	0.15 c
		102	0.09 d	0.61 a	0.13 d	0.05 d
<i>Arper</i>	<b>K/K +Na</b>	0	0.74 a'	0.92 a'	0.85 a'	0.83 a'
		34	0.46 b'	0.90 a'b'	0.73 b'	0.51 b'
		68	0.26 c'	0.89 b'	0.63 c'	0.37 c'
		102	0.20 d'	0.88 b'	0.52 d'	0.24 d'
	<b>Ca/ Ca + Na</b>	0	0.62 a'	0.83 a'	0.70 a'	0.67 a'
		34	0.46 b'	0.78 a'	0.52 b'	0.36 b'
		68	0.28 c'	0.78 a'	0.38 c'	0.27 b'
		102	0.24 c'	0.77 a'	0.26 d'	0.19 b'
	<b>Mg/ Mg + Na</b>	0	0.55 a'	0.78 a'	0.66 a'	0.59 a'
		34	0.38 b'	0.75 a'	0.52 b'	0.33 b'
		68	0.20 c'	0.73 a'	0.32 c'	0.25 c'
		102	0.18 c'	0.72 a'	0.24 c'	0.14 d'

Pour chaque colonne les valeurs d'une variété suivies par les mêmes lettres ne sont pas significatives au seuil de 5 %.

**3.3. Charge cationique globale et déficit anionique :** La charge cationique globale ( $Cc^+$ ) est estimée par la somme des cations majeurs:  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$ . Le traitement salin révèle une augmentation significative et progressive de la charge cationique racinaire mais avec une variation plus importante pour la variété *Aristo* que pour *Arper* (Tab. 5). Cette augmentation est due en réalité, pour les deux variétés, à l'enrichissement des tissus racinaires par les ions  $Na^+$  (Fig. 3). En effet la contribution de  $Na^+$  dans la charge cationique des racines a augmenté parallèlement avec le stress salin et ceci en dépit des autres cations essentiellement le potassium  $K^+$  comme

le montre la figure 4. A 102 mM de NaCl,  $Na^+ \%$  dans la charge cationique globale des racines était environ de 73% et 55% respectivement pour *Aristo* et *Arper* alors celui des ions  $K^+$  était uniquement de 10% pour la variété *Aristo* et 13% pour la variété *Arper*. Au niveau des feuilles, la variation de la charge cationique globale en fonction du stress salin est dépendante d'une part de l'âge foliaire et d'autre part de la nature de la variété. Chez les feuilles sénescentes, la  $Cc^+$  a augmenté avec la concentration de sel dans le milieu de culture. (à partir du de 34 mM pour *Aristo* et de 68 mM NaCl pour *Arper* (Tab. 5)).



**Figure 3:** Pourcentage de contribution à la charge cationique globale des ions Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et Mg<sup>2+</sup> au niveau des racines et des feuilles (jeunes, matures et sénescentes) de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* cultivées pendant 6 semaines sur milieu additionné de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM).



**Tableau 5:** Variation de la teneur cationique ( $Cc^+$ ) cumulées et du déficit anionique ( $\Delta A^-$ ) exprimés en mmol/g MS dans les racines et les différents étages foliaires des plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* après 6 semaines de culture en présence de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM).

Variété	Paramètre	NaCl (mM)	Racines	F. jeunes	F. matures	F. sénescentes
<i>Aristo</i>	$Cc^+$	0	13.20 d	12.30 a	11.20 a	11.30 a
		34	15.04 c	12.19 a	12.10 a	13.10 b
		68	17.16 b	11.94 a	13.82 b	15.10 c
		102	19.10 a	11.92 a	14.60 b	15.46 c
	$\Delta A^-$	0	-	-	-	-
		34	1.07 a	1.20 a	1.16 a	1.26 a
		68	1.12 a	1.24 a	1.52 a	1.50 b
		102	1.59 b	1.36 a	1.90 b	1.97 b
<i>Arper</i>	$Cc^+$	0	14.70 b'	14.36 a'	14.60 a'	12.20 a'
		34	14.00 b'	14.32 a'	14.20 a'	12.90 a'
		68	17.00 a'	14.32 a'	14.40 a'	14.43 b'
		102	17.20 a'	14.19 a'	14.30 a'	14.80 b'
	$\Delta A^-$	0	-	-	-	-
		34	1.27 a'	1.08 a'	1.13 a'	1.31 a'
		68	1.22 a'	1.20 a'	1.18 a'	1.50 a'
		102	1.34 a'	1.22 a'	1.26 a'	1.86 b'

Pour chaque colonne les valeurs d'une variété suivies par les mêmes lettres ne sont pas significatives au seuil de %.

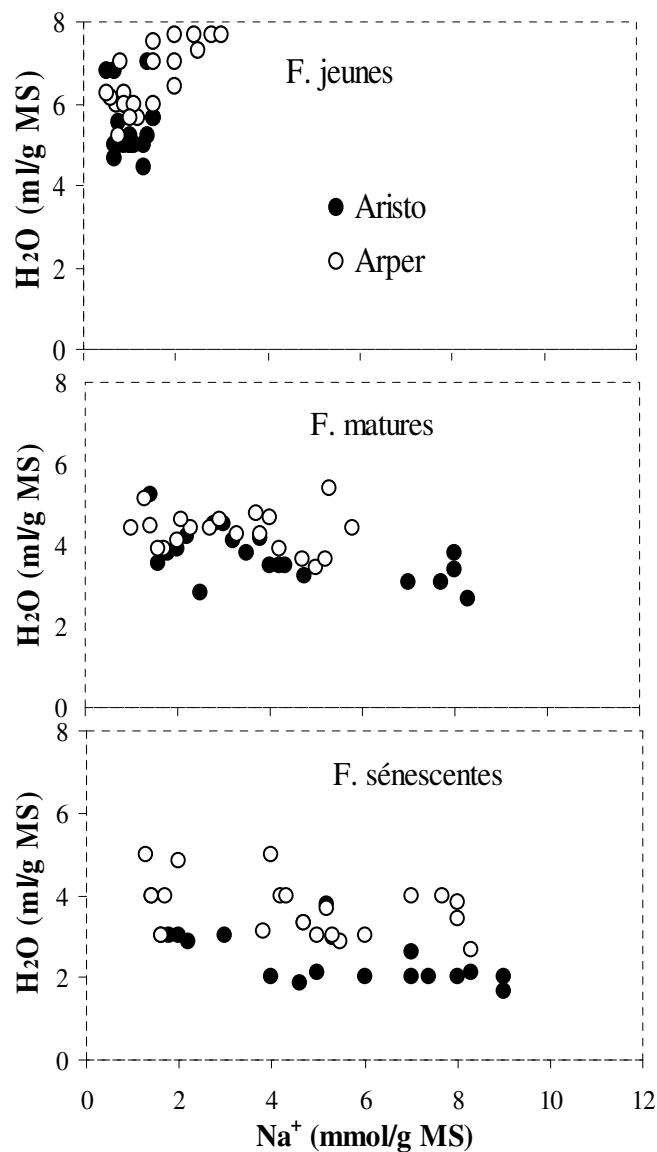
Au niveau des feuilles matures, la  $Cc^+$  de la variété *Arper* est stable quelque soit le traitement salin.. Par contre, chez les feuilles matures de la variété *Aristo*, la  $Cc^+$  a augmenté significativement lorsque le stress salin a atteint 68 et 102 mM NaCl. Au niveau de ces deux traitements les feuilles de la variété *Aristo* se distinguent par une accumulation des ions  $Na^+$  (31% et 53%, respectivement de la charge cationique globale) (Tab. 5). Les feuilles jeunes des deux variétés ont montré une stabilité de leur charge cationique quelque soit la concentration de NaCl dans le milieu de culture avec une prédominance des ions de potassium. Le déficit anionique ( $\Delta A^-$ ) exprime l'inhibition d'approvisionnement, exercé par le stress salin, en anions indispensables à la croissance et au développement des plantes. Les résultats rapportés dans le tableau 5 montrent que chez les deux variétés l'alimentation racinaire en anions est non affectée tant que la concentration de NaCl n'a pas dépassé 68 mM. Au-delà de cette concentration, le déficit anionique augmente considérablement chez les racines de la variété *Aristo* pour atteindre 1.59 mmol g<sup>-1</sup> MS. Par contre chez la variété Arper le  $\Delta A^-$  racinaire reste stable, il est moyennement de l'ordre de 1.27 mmol g<sup>-1</sup>

MS (Tab.5). Dans la partie aérienne, le  $\Delta A^-$  chez les deux variétés est dépendant du niveau foliaire. En réalité, les feuilles jeunes se distinguent des deux autres étages foliaires par des valeurs plus faibles de déficit anionique traduisant ainsi un effet presque négligeable de stress salin sur le processus d'approvisionnement en anions.

**3.3.1. Compartimentation ionique :** La corrélation entre la teneur en sodium des feuilles et leurs teneurs en eau permet une estimation indirecte de la compartimentation cellulaire (Flowers *et al.*, 1991). Cette relation illustrée dans la figure 4 montre des différences de compartimentation cellulaire entre les différents étages foliaires. Dans le cas des feuilles sénescentes, l'accumulation du sodium est accompagnée d'une baisse d'hydratation de ces organes chez les deux variétés et particulièrement chez *Aristo*. Ce comportement suggère que ces feuilles ont atteint un seuil où une partie d'ions de sodium qu'elles contiennent n'est plus compartimentée dans la vacuole et que l'excès de  $Na^+$  est accumulé dans l'apoplaste foliaire. Le même comportement a été observé dans les feuilles matures avec aussi une tendance à la déshydratation qui est plus prononcée

chez la variété *Aristo* que *Arper*. Au niveau des feuilles jeunes de la variété *Aristo* le contenu en eau se montre plus au moins dispersé (4 à 7 ml/g MS) malgré la faible accumulation de sodium qui a variée de 0.7 à 1.56 mmol/g MS (Fig.4). Par contre chez les feuilles

jeunes de la variété *Arper* l'accumulation modérée de  $\text{Na}^+$  n'a pas entraîné une déshydratation foliaire ce qui laisse supposer à l'efficacité du système de compartimentation pour cette variété à ce niveau d'étage foliaire.



**Figure 4:** Relation entre la teneur en eau (ml g<sup>-1</sup> MS) et la teneur en sodium (mmol g<sup>-1</sup> MS) dans les différents étages foliaires des plantes de deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper* après 6 semaines de culture en présence de différentes concentrations de NaCl (0 à 102 mM). Chaque point représente une mesure individuelle.



#### 4 DISCUSSION

La tolérance à la salinité est exprimée habituellement en termes de croissance et de survie. A cet égard et pour estimer la tolérance des deux variétés de maïs *Aristo* et *Arper*, nous avons évalué leur aptitude à la production de matière sèche sous différentes concentrations de NaCl. A une concentration modérée de sel, dans le milieu de culture (34 mM NaCl), la production de matière sèche à l'échelle de la plante entière a été diminuée chez la variété *Aristo*, et au contraire, elle a été améliorée chez la variété *Arper*. Cette différence de comportement traduit des différences de potentialités génétiques entre les deux variétés. De nombreux auteurs dont, Stark et Jarrel (1980) ont trouvé qu'une salinité modérée peut améliorer la croissance respectivement du sorgho, du tabac et du maïs. D'après Marshner (1995), la stimulation de croissance par la salinité trouve son explication dans l'effet bénéfique de Na<sup>+</sup> sur l'expansion cellulaire et la balance hydrique. En revanche Chapin (1991) l'attribue à l'accumulation des hormones de croissance en réponse au sel, comme l'ABA. À des concentrations plus élevées (68 et 102 mM), le stress salin a induit chez les deux variétés une diminution de production de la biomasse sèche totale de la plante. Les résultats obtenus sont en accord avec d'autres études qui confirment la sensibilité du maïs à cette contrainte environnementale surtout à des concentrations élevées (Levent Tuna *et al.*, 2008). Par exemple Zörb *et al.* (2004) ont montré que l'exposition des plantes d'une variété de maïs hybride (NaExII), à une concentration de 100 mM NaCl, fait diminuer le poids racinaire et foliaire jusqu'à la moitié. Toutefois une variabilité intraspécifique assez importante a été observée entre les deux variétés à partir du quelle la variété *Arper* présente une plasticité vis-à-vis de la salinité relativement plus importante que la variété *Aristo*. Dans ce cadre, Mansour *et al.* (2005) en étudiant l'effet du stress salin sur deux variétés de maïs l'une tolérante (Giza 2) et l'autre sensible (Trihybrid 321) a montré que la diminution de la production de biomasse sèche était plus prononcée chez la variété sensible. L'effet dépressif de NaCl sur la répartition de matière sèche entre les organes assimilateurs et les organes d'absorption est une réponse générale des glycophytes à la salinité (Keutgen et Pawelzik, 2009) et se montre comme une réponse adaptative à la salinité (Blits et Gallagher 1990). La diminution de la croissance racinaire est attribuée au fait qu'une proportion élevée des assimilats transférés aux racines stressées semble être utilisée dans les processus énergétiques nécessaires à

l'ajustement osmotique aux fortes salinités (Bouraoui *et al.*, 1998). Dans une autre étude Chiariello et Gulmon (1991) suggère que le stress salin semble induire une allocation préférentielle de matière sèche vers les parties aériennes pour la mise en place des organes reproducteurs afin de conserver leur pérennité. La réduction de la croissance sous stress salin et la variation intraspécifique entre les deux variétés met en question leur état nutritionnel et le comportement spécifique de chaque variété. En effet, la tolérance des plantes au sel dépend de la façon par laquelle elles contrôlent l'absorption et le transport des éléments nutritifs à travers les organes. Nos résultats montrent que la teneur en azote foliaire ainsi que NUE sont affectés significativement à partir de 34 et 68 mM NaCl respectivement pour *Aristo* et *Arper*. Des résultats similaires ont été rapportés chez l'orge (Aslam *et al.*, 1984) et le cotonnier (Gouia *et al.*, 1994). La réduction de l'assimilation azotée sous l'effet du stress salin est une réponse générale chez les glycophytes. Plusieurs auteurs attribue cet effet à une diminution de l'activité de la nitrate réductase qui à son tour attribuée à une limitation de l'absorption de son substrat réductible NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Tabatabaei, 2006). Le PNUE est considéré comme étant un paramètre fiable pour une meilleure compréhension de la relation C-N sous différentes conditions environnementales (Lovelock and Feller, 2003). Ce paramètre prend son maximum à 34 mM pour *Arper* alors qu'il diminue considérablement pour *Aristo* en présence de sel même à des concentrations modérées. Certaines études affirment que l'activité spécifique du Rubisco ainsi que la biosynthèse d'osmoprotectants à base d'azote sont fortement liées à PNUE (Debez *et al.*, 2006). La forte corrélation entre PNUE et l'élaboration de matière sèche totale de la plante chez les deux variétés prend son explication dans le fait qu'une grande partie de la fraction d'azote foliaire est utilisée pour le fonctionnement de l'appareil photosynthétique et par conséquent la production de matière sèche (Pons et Westbeek, 2004). L'examen du bilan de transport ionique montre que les deux variétés transportent dans leurs parties aériennes des quantités assez importantes de Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dont l'accumulation augmente considérablement aux traitements les plus stressants. Dans ce cadre la variété *Arper* paraît plus efficace que *Aristo* dans le contrôle du processus de transport de ces deux ions vers les feuilles. En effet, elle se distingue par sa grande capacité d'accumulation racinaire essentiellement des ions Na<sup>+</sup> qui à forte concentration de NaCl, elle



dépasse le taux de transport de cet ion vers la partie aérienne. Certains auteurs affirment que la tolérance au sel est d'autant plus meilleure que moins de  $\text{Na}^+$  est exporté vers les parties aériennes (Perez-Alfocea *et al.*, 2000). C'est la raison pour laquelle, à l'intérieur d'une espèce construite sur ce modèle, les comparaisons variétales montrent que les plus tolérantes correspondent aux variétés qui confèrent au système racinaire une bonne efficacité pour limiter l'accès de  $\text{Na}^+$  aux feuilles (Flowers et Hajibagheri, 2001). L'augmentation de la concentration saline limite également l'absorption et le transport de  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  (Fig. 2; Tab. 2). Parmi les trois cations, l'alimentation (absorption + transport) en potassium se montre la plus affectée. Certains auteurs suggèrent que l'absorption de NaCl contrecarre l'absorption d'autres ions et nutriments, essentiellement le cation  $\text{K}^+$ , ce qui conduit à une déficience potassique (Parida et Das, 2005). Le calcul de l'efficience d'absorption de  $\text{K}^+$  montre que la salinité diminue la capacité des racines à prélever le  $\text{K}^+$  chez les deux variétés. Cette diminution est dépendante à la fois de la concentration saline et aussi de la nature de la variété. En effet, pour une concentration donnée de NaCl, la variété *Arper* présente une efficience d'absorption plus meilleure que celle de *Aristo*. De plus, l'efficience d'absorption est plus élevée pour  $\text{K}^+$  que pour  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  (Tab. 2). Quand on se rappelle que la variété *Arper* présente une meilleure production de biomasse végétative que *Aristo*, on peut conclure que la production de matière sèche se fait en proportion de l'absorption efficiente de  $\text{K}^+$  et que NaCl affecte la croissance en limitant l'approvisionnement de la plante en ce cation. Cependant l'efficience d'utilisation de  $\text{K}^+$ , bien qu'elle augmente au cours des traitements salins, elle ne semble pas être un critère de

discrimination variétale car les deux variétés présentent en effet le même comportement de ce point de vue. Ces interprétations sont aussi valables pour  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$ . L'aptitude de tolérer le sel est liée aussi à une bonne sélectivité en faveur des cations essentiels (Ashraf et Orooj, 2005). Chez les deux variétés, la sélectivité en faveur de  $\text{K}^+$   $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  au niveau des racines et des feuilles diminue avec l'augmentation du stress salin. Généralement la sélectivité d'absorption est moins importante que la sélectivité de transport. À l'échelle foliaire ce sont les feuilles jeunes qui paraissent plus sélectives. Ce comportement met en évidence le caractère «exclure partiel» du maïs (Botella *et al.*, 1997) car pour ces espèces l'exclusion foliaire du  $\text{Na}^+$  due à la limitation de sa translocation des racines vers les parties aériennes et la sélectivité des feuilles apparaissent comme des mécanismes de tolérance au sel et constituent d'excellents critères de sélection variétale (Wyn Jones et Gorham, 1989). Dans notre étude, la variété *Arper* se distingue de la variété *Aristo* par sa meilleure sélectivité, aussi bien pour l'accumulation racinaire que pour l'exportation dans les parties aériennes. De nombreux auteurs (de Lacerda *et al.*, 2005) ont signalé que les plantes tolérantes maintiennent un rapport  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  élevée dans leurs parties aériennes suite à une discrimination de l'absorption de  $\text{K}^+$  et  $\text{Na}^+$  au niveau des racines ainsi que de leur transport dans les parties aériennes. De plus, ce ratio dépend de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  qui conditionne l'absorption des monovalents (Martinez et Läuchli, 1993). Il semble donc que la protection de la plante contre les effets toxiques de  $\text{Na}^+$  soit associée à une amélioration de la nutrition calcique et au maintien d'une bonne sélectivité en faveur de  $\text{K}^+$ .

## 5 CONCLUSION

Les résultats obtenus dans cette étude montrent que le maïs est une plante sensible à l'action de NaCl et que la salinité perturbe l'alimentation minérale de la plante qui se répercute négativement sur la croissance et la production de matière sèche. En conditions de forte salinité, l'alimentation du maïs, en tant qu'exclure partiel, en azote et en cations essentiels tels que  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  a été limitée ce qui entraîne une baisse de la richesse tissulaire des racines et des feuilles en ces éléments nutritifs. L'efficience d'absorption, la

sélectivité ionique et la compartimentation endocellulaire de  $\text{Na}^+$  apparaît comme mécanisme déterminant de la tolérance à NaCl. L'effet dépressif de la salinité est plus marqué chez la variété *Aristo* que *Arper*. La meilleure aptitude de cette dernière variété semble être liée d'une part à sa plus grande capacité de minimiser l'entrée du sel à l'intérieur de la plante et de diminuer la concentration cytoplasmique des sels qui sont absorbés de façon inévitable.

## 6 REMERCIEMENTS

La recherche a été financée par le centre régional de recherche agricole de sidi Bouzid, Tunisie.



## 7 REFERENCES

- Ashraf M., et Orooj A., 2006. Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain (*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague). *J. Arid Env.*, 64 : 209-220.
- Aslam M, Hukffaker RC, Rains DW. 1984. Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. *Plant Physiol.*, 76, 321-325.
- Blits K.C., Gallagher, J.L., 1990. Effect of NaCl on lipid content of plasma membranes isolated from roots and cell suspension cultures of the dicot halophyte *Kosteletzkya virginical* L. Presl. *Plant Cell Rep.* 9, 156-159.
- Botella M.A., Marinez V., Pardines J., Cerdá A., 1997. Salinity induced potassium deficiency in maize plants, *J. Plant Physiol.*, 150, 200-205.
- Bouraoui N, Grignon C, Zid E. 1998. Effet de NaCl sur la croissance et la respiration racinaire du triticale (X-Triticosecale Wittmack). *Cahiers Agricul.*, 5: 372-376.
- Brügnoli E. et Björkman O., 1992. 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: 1117-1127.
- Chapin F.S., 1991. Integrated responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses, *BioScience*, 40, 29-31.
- Cheeseman J.M., 1988. Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Plant Physiol.* 84, 547-550.
- Chiariello NR. et Gulmon SL., 1991. Stress effects on plant reproduction. In: Response of plants to multiples stresses. Mooney HA., Winner WE., Pell EJ., Chu E., (Eds). San Diego C.A: Academic Press, pp: 161-188.
- De Lacerda C.F., Cambraia, J., Oliva, M.A., Ruiz, H.A., 2005. Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery. *Env. Exp. Bot.* 54, 69-76.
- Debez A., Saadaoui D., Ramani B., Ouerghi Z., Koyro HW., Huchzermeyer B. et Abdelly C., 2006. Leaf H<sup>+</sup>-ATPase activity and photosynthetic capacity of *Cakile maritima* under increasing salinity. *Env. and Exp. Botany*, 57: 285-295.
- Denden M., Bettai T., Salhi A. et Mathlouthi M., 2005. Effet de la salinité sur la fluorescence chlorophyllienne, la teneur en proline et la production florale de trois espèces ornementales. *Tropicatura*, 23 (4): 220-225.
- Flowers T.J., Hajibagheri, M.A., 2001. Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentration in root cells cultivars differing in salt tolerance. *Plant Soil*, 231, 1-9.
- Flowers T.J., Hajibagheri, M.A., Yeo, A.R., 1991. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions: Evidence for the Oerli hypothesis *Plant Cell Env.* 14, 319-325.
- Gouia H., Ghorbal, M.H., Touraine, B., 1994. Effects of NaCl on flows of N and mineral ions and on NO<sub>3</sub> reduction rate within whole plants of salt sensitive bean and salt-tolerant cotton. *Plant Physiol.* 105, 1409-1418.
- Hajlaoui H., Denden M., et Bouslama M., 2006. Effet du chlorure de sodium sur les critères morpho-physiologiques et productifs du pois chiche (*Cicer arietinum* L.). *Ann. INRGREF*, 8: 171-187.
- Haouala F., Ferjani H., Ben El Hadj S., 2007. Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>) et du chlore (Cl<sup>-</sup>) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais et du chiendent. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 11 (3), 235-244.
- Karray-Bouraoui N., 1995. Analyse des facteurs responsables de la tolérance au stress salin chez une céréale hybride le triticale: croissance, nutrition et métabolisme respiratoire. Thèse Doc. Univ. Tunis.
- Keutgen A.J., Pawelzik, E., 2009. Impacts of NaCl stress on plant growth and mineral nutrient assimilation in two cultivars of strawberry. *Env. Exp. Bot.*, 65, 170-176.
- Kjeldahl JZ., 1883. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern. *Z. Annal. Chem.*, 22: 366-382.
- Levent Tuna A., Kaya, C., Dikilitas, M., Higgs D., 2008. The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants. *Env. Exp. Bot.*, 62, 1-9.
- Lovelock C.E., Feller, I.C., 2003. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. *Oecologia* 134, 455-462.
- Makmur A., Gerloff CG. et Gabelman WH., 1978. Physiology and inheritance of efficiency in



- K<sup>+</sup> utilization in tomatoes grown under K<sup>+</sup> stress. J. Am. Hort. Sci., 103: 545-549.
- Mansour M.M.F., Salama, K.H.A. Ali, F.Z.M., Abou Hadid, A.F., 2005. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance. Gen. Appl. Plant Physiol., 31, 29-41.
- Martinez V., Läuchli A., 1993. Effects of Ca<sup>2+</sup> on the salt stress of barley roots as observed by in vivo 31P-nuclear magnetic resonance and in vitro analysis. Planta, 190, 519-524.
- Marschner H., 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press, San Diego, CA, 423 p.
- Matsushita N., Matoh, T., 1991. Characterization of Na<sup>+</sup> exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. Physiol. Plant. 83, 170-176.
- Mezni M., Albouchi A., Bizid E. et Hamza M., 2002. Effet de la salinité des eaux d'irrigation sur la nutrition minérale chez trois variétés de luzerne pérenne (*Medicago sativa*). Agron., 22: 283-291.
- Munns R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Env., 25: 239-250.
- Munns R., Schachtman DP. et Condon AG., 1995. The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. Aust. J. Plant Physiol., 22: 561-569.
- Parida AK., Das AB., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecot. Env. Safety, 60: 324-349.
- Perez-Alfocea F., Balibrea ME., Alarcon JJ., Bolarin MC., 2000. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt tolerance of domestic and wild tomato species. J. Plant Physiol., 156, 367-374.
- Pons T.L., Westbeek, M.H.M., 2004. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen-use efficiency between four contrasting species. Physiol. Plant 122, 68-78.
- Rochdi A., El Yacoubi H. et Rachidai A., 2003. Comportement vis-à-vis de la salinité de cals de porte-greffes d'agrumes *Citrus aurantium*, *Citrone trifoliata* et *Poncirus trifoliata*: évaluation de critères certifiant la réponse des agrumes au stress salin. Agronomie, 23: 643-649.
- Stark J., Jarrel WM., 1980. Salinity-induced modifications in the response of maize to water deficits. Agronomy J., 72, 745-748.
- Stassart J. M., Neirinckx L. et Dejaegere R., 1981. The interactions between monovalent cations and calcium during their adsorption on isolated cell walls and adsorption by intact barley roots. Ann. Bot., 47: 647-652.
- Tabatabaei S.J., 2006. Effects of salinity and N on the growth, photosynthesis and N status of olive (*Olea europaea* L.) trees. Sci. Hort. 108, 432-438.
- Tester M., Davenport, R., 2003. Na<sup>+</sup> tolerance and transport in higher plants. Ann. Bot. 91, 503-527.
- Torrecillas A., Rodriguez P. et Sanchez-Blanco MJ., 2003. Comparison of growth, leaf water relations and gas exchange of *Citrus albidus* and *C. monspeliensis* plants irrigated with water of different NaCl salinity levels. Sci. Hort., 97: 353-368.
- Wyn Jones R.G., and Gorham J. (1989). Use of physiological traits in breeding for salinity tolerance.
- Dans : Drought Resistance in Cereals, Baker F.W.G. (ed.). CAB International, Wallingford. Zhu JK., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 53: 247-273.
- Zörb C., Schmitt S., Neeb, A., Karl, S., Linder, M., Schubert, S., 2004. The biochemical reaction of maize (*Zea mays* L.) to salt stress is characterized by a mitigation of symptoms and not by a specific adaptation. Plant Sci., 167, 91-100.