

Comparaison de la nutrition minérale du mil (*Pennisetum glaucum* L.R. Br.) en présence de stress hydrique et de stress salin

Leila Radhouane

Laboratoire des Sciences et Techniques Agronomiques, Institut National de la Recherche Agronomique de Tunisie (INRAT), Avenue Hédi Karray-2049-Ariana- Tunisie
Tel : 21671230024/21671230239, Fax: 21671230077

Auteur Correspondant email : radhouane.leila@iresa.agrinet.tn

Original submitted in on 18th June 2013 Published online at www.m.elewa.org on 30th June 2013.

RÉSUMÉ

Objectif : L'amélioration de l'efficacité de l'irrigation en s'orientant vers la détermination des besoins réels en eau des différentes cultures et aussi l'appel à l'irrigation déficiente ainsi que la possibilité d'utilisation des eaux salées pour l'irrigation sont parmi les décisions à instaurer en Tunisie pour préserver le capital eau qui se fait de plus en plus rare.

Méthodologie et résultats : Ces techniques d'irrigation ont été appliquées sur une culture de mil afin de tester sa tolérance au manque d'eau et à la salinité via sa variabilité génétique. Ainsi, trois écotypes de mil ont été cultivés selon un dispositif en split plot permettant de donner à l'eau d'irrigation la dose et la concentration en sel souhaitées. Les cinq traitements hydriques sont : deux doses d'irrigation déficientes, deux doses de sel et un témoin. A la maturité, les feuilles drapeaux sont collectées et la nutrition minérale a été déterminée. Les résultats ont montré que le mil s'est comporté comme une espèce de type exclusif face aux contraintes hydriques et salines et que l'exclusion de Na⁺ est plus importante en milieu salin. Ce comportement caractérise les espèces tolérantes qui peuvent de plus, développer des mécanismes spécifiques pour limiter l'accumulation de Na⁺ dans leur tissu. L'étude écophysiological des trois écotypes de mil a révélé qu'ils ont des comportements différents vis-à-vis du sel et de la sécheresse. Ils diffèrent aussi par la diversité des moyens qu'ils utilisent pour préserver leur intégrité et pour se défendre contre les agressions extérieures.

Conclusion et application : De telles spécificités peuvent être exploitées pour répondre à des impératifs agronomiques intéressants et jouer un rôle dans la conservation et la mise en valeur des sols fragiles (phytoremédiation, pâturage)

Mots clés : Mil- Sécheresse- Salinité- Osmolyte- Na⁺- K⁺-

ABSTRACT:

Comparison of pearl millet (*Pennisetum glaucum* LR Br) mineral nutrition under water and salt stresses

Objective: improving irrigation efficiency by moving towards determining the actual water needs of different plants and the possibility of using saline water for irrigation are decisions to establish in Tunisia to preserve the water capital that is increasingly rare.

Methodology and Results: These techniques were applied to pearl millet to test its tolerance to water shortage and salinity through its genetic variability. Thus, three pearl millet ecotypes were grown in a split plot design with

five water treatments: two deficient irrigation doses, two doses of salt and control. At maturity, flag leaves are collected and mineral nutrition was determined. The results showed that pearl millet behaved as an exclusive under water and salt stresses and that the exclusion of Na^+ was higher in saline medium. This behaviour characterizes tolerant species that can more; develop specific mechanisms to limit the accumulation of Na^+ in their tissues. Ecophysiological study of three pearl millet ecotypes revealed that they have different behaviours for salinity or drought. They also differ in the variety of ways that they use to maintain their integrity and to defend their self against external aggression.

Conclusion and application: Such characteristics can be exploited to meet interesting agronomic requirements and play a role in the conservation and development of fragile soils (phytoremediation, grazing.)

Keywords: Pearl millet- Drought- Salinity- Osmolyte- Na^+ - K^+ -

INTRODUCTION

L'agriculture est de loin le plus grand consommateur d'eau dans toutes les régions du monde (sauf l'Europe et l'Amérique du Nord), puisque 69 % des prélèvements mondiaux lui sont imputables (FAO, 2002). Or, face à la question de la raréfaction de l'eau qui est un cas exemplaire des grandes questions environnementales, posée depuis plusieurs décennies, et pourtant toujours restée au coeur des débats mondiaux ; il est impératif d'améliorer l'efficacité de l'irrigation en s'orientant vers la détermination des besoins réels en eau des différentes cultures et vers la possibilité d'utilisation des eaux salées pour l'irrigation quand l'approvisionnement normal en eau se tarit. La Tunisie, est un exemple typique de cette situation (DGBH, 2001). Elle est classée parmi les pays menacés par le problème de manque d'eau et par la salinisation des sols. En effet, 70% des surfaces irriguées reçoivent des eaux dont la salinité est supérieure à 1.5g/l (Souissi, 2000) et les eaux considérées comme saumâtres titrant entre 2 et 6 g/l de NaCl constituent 50% des eaux (Hachicha et Braudeau, 1998). Or, lorsque la plante est soumise à un manque d'eau ou lorsqu'elle est en présence de salinité, son alimentation hydrique et sa nutrition minérale sont perturbées. De ce fait, la plante va chercher à rétablir son équilibre ionique et nutritionnel pour sa survie, en développant des stratégies spécifiques d'ordre adaptatif ou occasionnel. Ainsi, pour limiter les conséquences d'un stress osmotique, les cellules doivent mettre en place un dispositif permettant le maintien de l'absorption d'eau et la protection des structures les plus sensibles à une déshydratation fatale, c'est la

stratégie de l'ajustement osmotique (Zhang *et al.*, 1999; Iannucci *et al.*, 2000). De ce fait, le mécanisme physiologique adopté en présence de contrainte saline ou hydrique, peut constituer un outil efficace pour la différenciation entre les variétés. En effet, la tolérance aux divers stress dépend des espèces, des variétés et même des écotypes (Ullah *et al.*, 2008 ; Li *et al.*, 2008). Il a été établi que face au stress hydrique, la concentration ionique de nombreuses espèces augmente (Jones *et al.*, 1980 ; Ford et Wilson, 1981 ; Munns et Weir, 1981) et les ions comptent pour 60 à 70% du potentiel osmotique (Pitman, 1981). Cet auteur a aussi montré que les plantes adaptées à la sécheresse sont aussi des halophytes, capables d'utiliser Na^+ , Cl^- ou Mg^{2+} comme osmoticum ou peuvent aussi accumuler des sucres ou autres solutés organiques dans leur cytoplasme pour faire face aux faibles potentiels hydriques du milieu. Cette fonction assurée par les ions minéraux sous stress hydrique est en contradiction avec le rôle qu'ils jouent en présence de contraintes salines. En effet, la présence de sel dans la solution du sol abaisse son potentiel osmotique et rend l'absorption d'eau plus difficile (Waisel et Ovardia 1972). Toutefois, les plantes sont capables d'ajuster leur potentiel osmotique à celui du milieu extérieur, et de maintenir un gradient de potentiel hydrique (Greenway et Munns, 1980). La solution la plus économique pour réaliser cet ajustement osmotique est d'absorber les ions minéraux dominants dans le milieu et de les accumuler dans les vacuoles. Elle permet, en effet, de mettre à l'abri du sel, les organites cellulaires et la machinerie métabolique, tout en favorisant

l'ajustement osmotique (Flowers *et al.*, 1977 ; Greenway et Munns, 1980 ; Levigneron *et al.*, 1995). Tel est le cas des halophytes qui utilisent comme osmoticums minéraux les ions Na^+ et Cl^- dominants dans le milieu (Flowers *et al.*, 1977 ; Ishitani *et al.*, 1993). Il en est de même des glycophytes cultivés en milieu salé (Greenway et Munns, 1980), à l'exception de ceux qui excluent Na^+ de leurs parties aériennes. Dans ce cas, l'ajustement osmotique implique l'utilisation de K^+ et Cl^- (Hamza, 1980) ou la synthèse de substances organiques solubles protectrices (proline, glycine-bétaine, sorbitol...) et qui n'interfèrent pas avec le métabolisme cellulaire (Bartels et Nelson, 1994; Petrusa et Winicov, 1997; Khöl, 1997) Chez les glycophytes sensibles, la résistance à la salinité et la survie sur sel sont en relation avec l'exclusion des ions toxiques des organes aériens (Zid et Grignon, 1991; Durand et Lacan, 1994). Chez ces plantes sensibles, pour lesquelles la compartimentation vacuolaire est déficiente, Na^+ est redistribué par le phloème. Cette recirculation constitue un critère permettant la classification des espèces selon leur degré de tolérance à NaCl (Kramer, 1983 ; Durand et Lacan, 1994). Une fois que la plante s'est ajustée osmotiquement au milieu et que la turgescence est restaurée, le déficit hydrique n'apparaît plus comme un facteur limitant de la croissance en milieu salé (Zhao *et al.*, 1991). Cependant, les mécanismes d'ajustement osmotique chez les plantes en C_4 ne sont pas bien identifiés (Da Silva et Arrabaça ; 2004). En effet, il a été remarqué que de nombreuses espèces en C_4 sont capables de s'ajuster osmotiquement face à un stress beaucoup plus que les plantes en C_3 (Quian et Fry ; 1997). La tolérance au sel chez les plantes supérieures dépend de la façon dont les plantes contrôlent le transport du sel à travers les organes. En effet, les

mécanismes de tolérance au sel sont de deux types : ceux qui minimisent l'entrée du sel à l'intérieur des plantes et ceux qui minimise la concentration du sel dans le cytoplasme. Du fait que les racines sont les premières à être exposées à la contrainte saline et que même leur faible endommagement peut induire un important flux d'ions vers les parties aériennes, il serait plus judicieux que la comparaison entre les divers génotypes d'une espèce se porte sur l'accumulation des ions au niveau des feuilles et particulièrement celles des étages supérieurs, essentiellement la feuille drapeau (Alian *et al.*, 2000; Munns *et al.*, 2000; Joshi *et al.*, 2003). C'est pour cette raison que les effets de stress hydrique et salin sur la nutrition minérale ont été étudiés sur les feuilles drapeaux de 3 écotypes autochtones de mil (*Pennisetum glaucum L. R.Br.*) collectés à travers le territoire tunisien. De plus, il a été établi que l'exclusion de Na^+ (Garcia *et al.* 1995), la sélectivité K^+/Na^+ (Asch *et al.* 2000 ; Houshmand *et al.* 2005) et l'exclusion de Cl^- (Rogers and Noble 1992) sont les caractères les plus discriminatifs pour la tolérance à la salinité entre les écotypes d'un germoplasme. Le mil (espèce en C_4) est la céréale la plus cultivée en irrigué dans les régions arides tunisiennes (FAO, 2003 ; Radhouane *et al.*, 2007) et parmi les plantes réputées par leur tolérance à la sécheresse et la salinité (Ashraf and McNeilly 1987 ; Blummel *et al.*, 2003 ; Radhouane, 2008a et 2008b). Chez cette espèce, il existe également une variabilité dans le degré de tolérance aux stress entre les divers écotypes de mil (Bouraiïma *et al.*, 1986 ; Radhouane *et al.*, 2007 ; Radhouane, 2008a et 2008b) et qui pourrait être un important aspect à considérer pour la sélection d'écotypes à utiliser dans les projets de restauration des zones affectées par les stress abiotiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal : Cet essai a porté sur trois écotypes autochtones de mil collectés à travers le territoire tunisien. Ces écotypes appartiennent à des étages bioclimatiques différents, sont cultivés sur des sols de textures diverses

et sont irrigués avec des eaux de qualité médiocre. Ces écotypes sont :

- **D :** écotype originaire de l'île de Djerba (latitude $33^{\circ}53'$; longitude $10^{\circ}60'$). Il est précoce, à tige courte et possède des chandelles petites, légères et peu productives

• **HG** : écotype collecté au cap Bon (Hammam Laghaz : latitude 36°50' ; longitude 11°06') possédant une courte tige et des chandelles larges et compactes. C'est un mil à cycle court et moyennement productif

• **KS** : mil de la plaine de Kairouan (latitude 35°40' ; longitude 10°06'), très vigoureux, à paille haute, à chandelles de fort calibre très productives. C'est un écotype à cycle long.

Protocole expérimentale : Les essais en plein champ ont été conduits dans une zone semi aride à hiver doux. Les semis ont été réalisés le 23 mai 2010 à la station expérimentale de l'INRA de Tunis (altitude : 10 m ; latitude : 36°51' ; longitude : 10°11'). Le sol est d'apport alluvial ; il est profond, homogène et de texture argileuse, avec une teneur en éléments fins >70%. L'eau d'irrigation est délivrée aux parcelles par submersion. Pour réaliser les différents traitements hydriques, nous avons adopté un dispositif permettant de donner à la culture les doses d'eau et les concentrations en sel souhaitées. Les traitements appliqués sont :

- **T₀** : témoin irrigué à 100% ETM (eau du robinet titrant 1 g/l)
- **T₇₀** : traitement recevant 70% ETM
- **T₃₅** : traitement irrigué à 35 % ETM
- **T₃**: T₀ + 3g/l de Na Cl = 4g/l
- **T₆**: T₀ + 6g/l de Na Cl = 7g/l

Les besoins théoriques en eau du mil sont estimés à 580 mm (ETM = 100%) (De Villèle, 1965 ; FAO, 1998).

RÉSULTATS

Évolution de la teneur en sodium : Face à la contrainte hydrique, la teneur moyenne en Na⁺ de la feuille drapeau du mil a diminué significativement avec l'intensité du stress hydrique pour tous les écotypes de mil sauf pour KS qui a tendance à accumuler significativement du sodium à partir du traitement hydrique sévère (figure 1). Face aux traitements salins, la teneur des feuilles en Na⁺ a baissé significativement pour tous les écotypes par rapport au témoin et aux stress hydriques. Toutefois, la différence entre les 2 traitements salins n'est pas significative. De plus, l'interaction significative trouvée entre la charge en sel et la teneur en Na⁺ des feuilles a montré 3 sortes de comportements :

- une teneur en Na⁺ stable pour les divers traitements salins et c'est le cas de HG
- une diminution du taux de sodium avec l'augmentation de la charge en sel pour D

La fréquence d'irrigation était la même : 10 jours au début de la culture et une fois par semaine dès le début de l'épiaison. Les traitements ont été démarrés au stade quatre feuilles (deux fois 27 mm au début, puis sept fois 75 mm d'eau). Les différents écotypes ont été semés en cinq répétitions. Chaque répétition est représentée par un carré de 25 m². La densité de semis est de 200 000 plants/ha. Après démariage, la densité devient de 10 plantes au mètre carré. Les traitements sont espacés de 3 m et sont entourés, dans toutes les directions, de lignes de bordure. Le dispositif statistique expérimental est en Split Plot à trois répétitions, avec comme facteur principal la quantité ou la qualité de l'eau d'irrigation et, comme facteur secondaire, les écotypes de mil.

Mesures réalisées : Des feuilles drapeaux séchées sont broyées puis placées dans des piluliers contenant 25 ml d'acide nitrique 0.1 N. L'extraction des ions dure au moins 48 heures à la température ambiante du laboratoire. Les cations Na⁺, K⁺ et Ca²⁺ sont dosés par spectrophotométrie de flamme en émission (photomètre Eppendorf). L'anion Cl⁻ est dosé par coulométrie à l'aide d'un chloridomètre (Buchler-cotlove), en présence d'un tampon acide nitrique-acide acétique et de gélatine destinée à agglomérer le précipité d'AgCl au fur et à mesure de sa formation. Les résultats sont exprimés en % de M.S.

Etudes statistiques : L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel STATIT-ITCF. Chaque donnée constitue la moyenne d'au moins 5 mesures. Les moyennes sont comparées par la plus petite différence significative (ppds) à l'aide du test de Bonferonni au seuil de 5%.

- une accumulation de Na⁺ avec l'augmentation de la charge en sel pour KS

Evolution de la teneur en potassium : Le traitement hydrique le plus restrictif a entraîné un appauvrissement en potassium. En effet, la teneur foliaire en K⁺ a chuté de 13% par rapport au témoin bien irrigué. En revanche, le traitement hydrique modéré n'a pas influencé la teneur foliaire en cet élément (fig. 2). De plus, les écotypes de mil ont présenté des teneurs variables en potassium selon l'intensité du stress hydrique. Ainsi, l'écotype KS a gardé la même teneur foliaire en K⁺ quelque soit la dose d'irrigation apportée ; alors que la feuille drapeau de HG a accusé une infime augmentation en K⁺ pour le traitement T₃₅. En revanche, D a vu sa teneur potassique foliaire diminuer proportionnellement à l'intensité du stress hydrique. Sous l'effet du sel, la teneur potassique des feuilles paniculaires des différents écotypes de mil a

diminué et de la même manière pour T₃ et T₆. De plus, cette teneur a varié avec les écotypes et la charge en sel de l'eau d'irrigation. Les écotypes HG et KS ont vu leur teneur foliaire en K⁺ baisser seulement pour le stress

salin sévère alors que le taux potassique de la feuille drapeau de l'écotype D a augmenté pour le traitement T₆ par rapport à T₃ et non par rapport au témoin.

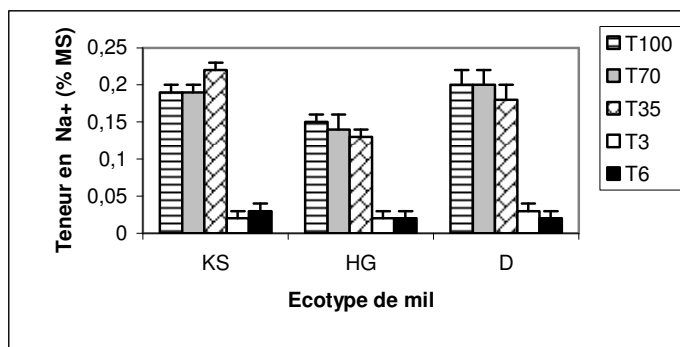


Figure 1 : Variation de la teneur foliaire en sodium en fonction du traitement hydrique appliqué et des écotypes de mil

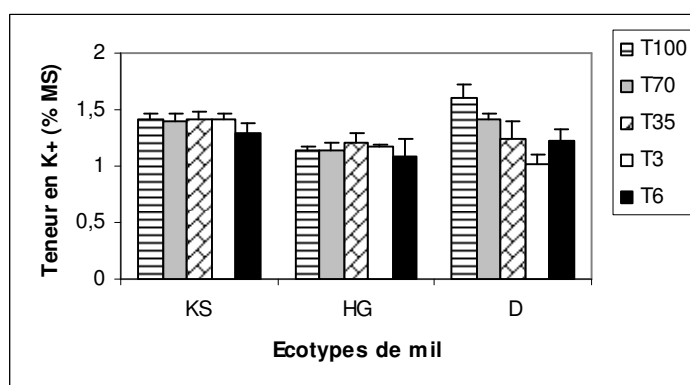


Figure 2 : Variation de la teneur foliaire en potassium en fonction du traitement hydrique appliqué et des écotypes de mil

Sélectivité K⁺/Na⁺ : Les données du tableau 1 montrent les fortes sélectivités de la feuille paniculaire du mil pour K⁺ aussi bien pour le traitement hydrique que salin. Cependant, lorsque l'eau est chargée en sel, la sélectivité de la feuille en faveur de K⁺ est plus importante malgré la prédominance de Na⁺ dans l'eau d'irrigation. En effet, les fractions ioniques augmentent progressivement au fur et à mesure de l'enrichissement du milieu en NaCl, et ce quelque soit l'écotype de mil considéré. Pour la sélectivité des écotypes en fonction du traitement hydrique, il a été remarqué que :

- l'écotype KS a de meilleures sélectivités pour les traitements modérés, qu'ils soient salins ou

hydriques (T₃ et T₇₀). Son affinité pour le potassium diminue avec les stress intenses.

- l'écotype HG a la même sélectivité pour tous les traitements salins. Pour les traitements hydriques, l'affinité pour K⁺ va en augmentant avec l'intensité du stress.
- pour D, l'affinité pour K⁺ diminue de la même façon pour les deux stress hydriques. Au contraire, elle augmente pour le stress salin sévère.

Tableau 1. Sélectivité K⁺/Na⁺ dans la feuille drapeau du mil en fonction du traitement

Traitement hydrique	Sélectivité K ⁺ /Na ⁺
T ₁₀₀	0.88 c
T ₇₀	0.89 c
T ₃₅	0.84 d
T ₃	0.95 b
T ₆	0.98 a

Les valeurs caractérisées par la même lettre ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil de signification.

Tableau 2. Sélectivité K⁺/Na⁺ dans la feuille drapeau des différents écotypes de mil en fonction du traitement hydrique

Traitement hydrique	KS	HG	D
T ₁₀₀	88.2 c	88.3 d	88.9 c
T ₇₀	88.0 c	89.1 c	87.7 d
T ₃₅	86.6 d	90.2 b	87.4 d
T ₃	98.6 a	98.3 a	97.1 b
T ₆	97.7 b	98.2 a	98.4 a

Les valeurs caractérisées par la même lettre ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil de signification.

DISCUSSION

Nutrition minérale en conditions de stress hydrique :

L'adaptation à la sécheresse est la capacité des plantes à tolérer l'absorption d'ions (Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, Cl⁻) ou aussi à exhiber une discrimination efficace envers certains ions (Pitman, 1981). A cet effet, il est intéressant de constater que de nombreuses plantes adaptées à la sécheresse, sont aussi des halophytes puisqu'elles utilisent les ions minéraux pour leur ajustement osmotique. Ces ions comptent pour 60 à 70% du potentiel osmotique (Pitman, 1981). Le rôle des ions minéraux dans l'ajustement osmotique au cours du stress hydrique est difficile à démontrer à cause de la tendance à la réduction du contenu en eau qui accompagne la réduction du potentiel hydrique. En effet, la diminution du contenu hydrique d'un organe végétal, élève sa concentration ionique sans qu'il y ait augmentation effective des quantités de solutés par cellule (Flowers et Yeo, 1986). Face au stress hydrique, la concentration ionique de nombreuses espèces augmente (Ford et Wilson, 1981 ; Munns et Weir, 1981) mais cette augmentation n'a qu'une faible part dans le changement du potentiel osmotique chez les plantes, alors que son rôle est primordial dans l'établissement et le maintien de la turgescence (Flowers et Yeo, 1986). Cette fonction assurée par les ions minéraux sous stress hydrique est en contradiction avec le rôle qu'ils jouent en présence de contraintes salines. En effet, il a été établi que le transport des ions jusqu'aux

feuilles matures se fait par le xylème et que le flux de transport doit être égal au produit de la transpiration et de la concentration du xylème. Or, en présence d'un manque d'eau, le volume du flux est diminué et le transport ne peut être réalisé que par une augmentation de la concentration ionique.

Ces ions prennent de l'ampleur dans les relations hydriques des plantes adaptées à la sécheresse car ils sont requis pour abaisser le potentiel hydrique des plantes. De ce fait, l'ajustement osmotique apparaît comme un des facteurs décisifs pour le maintien des plantes sous des conditions de déficit hydrique. Ainsi, la capacité d'accumuler des osmolytes durant le stress, diffère avec les plantes (Rathinasabapathi, 2000) et selon des mécanismes adaptatifs spécifiques. Ce phénomène d'ajustement osmotique est largement répandu chez les halophytes, les xérophytes et les mésophytes mais son intensité dépend essentiellement du degré du xérophytisme de l'espèce (Madan *et al.*, 1994). En effet, Jones *et al.* (1980) ont montré que les xérophytes et les halophytes se caractérisent par une concentration en solutés toujours élevée, alors que chez les mésophytes, une accumulation de solutés a lieu seulement en cas de carence hydrique.

Cultivé dans des conditions de stress hydrique modéré, le mil a gardé les mêmes teneurs en Na⁺ et K⁺ et aussi a maintenu sa sélectivité envers le potassium. Ce

comportement laisse supposer que le mil est une espèce capable de supporter les légers déficits hydriques sans conséquences notables. Face à une sécheresse sévère, la feuille drapeau du mil renferme moins de sodium ; ce qui renseigne sur le caractère exclusif de cette espèce. Or, nous savons que l'exclusion ionique de Na^+ des tissus foliaires est un comportement caractéristique des espèces tolérantes qui, de plus, développent des mécanismes spécifiques pour limiter l'accumulation de Na^+ dans leur tissu (Marshner, 1995). Egalement, face à ce manque d'eau accru, la feuille du mil est devenue plus pauvre en potassium ce qui a conduit à une baisse de la sélectivité. Cette baisse légère de la teneur en K^+ est considéré comme bénéfique à la plante car elle favorise l'absorption d'eau et ne modifie pas le flux hydrique apoplastique (Fournier *et al.*, 2005), a un effet positif sur la transpiration (Brag, 1972 ; Lindhauer, 1985) et contrecarre les effets négatifs de l'ABA (Peuke *et al.*, 2002). Par contre, une déficience potassique importante conduit à une déshydratation de la plante (Mengel et Kirkby, 2001), favorise la fermeture des stomates et par conséquent, conduit à un faible niveau de transpiration (Hsiao et Läuchli, 1986).

Pour les écotypes de mil étudiés, nous avons trouvé des comportements différents face à la sécheresse et qui semblent dus à une nutrition minérale spécifique à chaque population ainsi qu'à la présence de mécanismes adéquats gérant efficacement l'absorption, le transport et l'accumulation d'ions. Ainsi, l'écotype KS paraît comme un accumulateur puisque sa teneur en Na^+ a augmenté en présence du stress hydrique sévère. Le manque d'eau modéré n'a pas eu d'effet sur cette population. Cependant et malgré cette accumulation sodique, KS est caractérisé par une teneur potassique stable. Une telle stabilité ne peut être offerte que par un mécanisme qui permet de diluer le sodium accumulé dans les tissus, c'est ce que les physiologistes qualifient d'effet de dilution par la vigueur (croissance foliaire rapide), très fréquent chez les espèces en C_4 (Lohaus *et al.*, 2000). La stratégie utilisée par le mil de Kairouan (KS) pour éviter les problèmes d'excès d'ions tout en réalisant son équilibre osmotique, est la compartimentation cellulaire de Na^+ et K^+ dans la vacuole. Or, un tel mécanisme est coûteux à la plante puisqu'il nécessite un ajustement osmotique par des solutés organiques, ce qui se répercute négativement sur sa croissance. (Radhouane, 2008a). La compartimentation vacuolaire des ions toxiques est un déterminant important de la tolérance au sel (Apse et Blumwald 2007) Elle permet, en effet, de mettre à l'abri du sel, les organites cellulaires et la machinerie métabolique, tout en favorisant

l'ajustement osmotique (Flowers *et al.*, 1977 ; Greenway et Munns, 1980 ; Levigneron *et al.*, 1995). Elle permet le maintien des activités enzymatiques (Yeo et Flowers, 1983) et assure les synthèses protéiques (Greenway et Munns, 1980). L'écotype D se distingue par des teneurs en Na^+ et K^+ d'autant plus faibles que le stress hydrique appliqué est intense. Il présente également un ratio K/Na qui régresse avec le déficit hydrique. D'après Hajibagheri *et al.* (1989), plus la concentration en Na^+ est faible, plus la plante est tolérante. Il peut être qualifié de ce fait comme un écotype exclusif. La diminution de K^+ n'influe pas le ratio K/Na qui reste inchangé. D'après Salsac et Monneveux (1989) et Radhouane *et al.* (2004), ce comportement dénote de la présence d'un système racinaire puissant possédant des systèmes de transport à haute affinité et à forte capacité pour cet ion, et qu'un tel mécanisme caractérise vraisemblablement, les cultivars capables de supporter des déficits hydriques (Turner *et al.*, 2001; Kavar *et al.*, 2007). De plus, il a été démontré dans des études antérieures (Radhouane, 2008a) que l'écotype D est de courte stature et possède des feuilles petites et glaucescentes. Ces caractères qualifient généralement les écotypes xériques qui tolèrent la sécheresse (Richards *et al.*, 1986; Ludlow and Muchow, 1990; Ball *et al.*, 1994 ; Farooq *et al.*, 2009). L'écotype HG, bien qu'il se comporte comme l'écotype D (exclusif), il diffère de lui par ses teneurs en K^+ qui accusent une légère augmentation et aussi par sa meilleure sélectivité qui augmente avec le stress hydrique. Cette amélioration de la sélectivité est due à l'exclusion de Na^+ et l'accumulation de K^+ (Colmer *et al.*, 1994; Dasgan *et al.*, 2002). L'accumulation de K^+ est très bénéfique à la plante puisque ce cation est le premier candidat à contrecarrer le potentiel négatif du milieu (Basu *et al.*, 2002; Sairam et Tyagi 2004) et la tolérance aux contraintes biotiques ou abiotiques est attribuée à la capacité des plantes à maintenir une forte proportion en ce cation (Flowers *et al.*, 1977; Misra et Dwivedi, 2004). Cette accumulation potassique serait due à une translocation plus active vers les feuilles (Jones *et al.*, 1980).

Nutrition minérale en conditions de stress salin : Les effets dépressifs du sel sur la croissance et le développement des plantes ont deux origines possibles (Munns, 1993 ; Munns *et al.*, 1995): soit la présence de sel dans le milieu de culture entraînant des perturbations de l'alimentation de la plante en eau et en éléments nutritifs essentiels, soit l'accumulation excessive des ions Na^+ et Cl^- dans la plante conduisant à des phénomènes de toxicité. La contribution de chacun de ces effets est difficile à déterminer, car plusieurs facteurs peuvent entrer

en ligne de compte. Ces facteurs incluent la variabilité génétique entre espèce et entre cultivars d'une même espèce. Elle intègre aussi la durée d'exposition à la salinité (Munns et Termaat, 1986), la composition du milieu de culture, l'intensité de l'éclairement et l'humidité de l'air (Cramer *et al.*, 1994), le stade de développement de la plante (Munns *et al.*, 1995) et même la réponse spécifique des racines et des parties aériennes (Caines et Shennan, 1999). Lorsque NaCl est ajouté à l'eau d'irrigation, les quantités de sodium dans la feuille étandard du mil sont diminuées fortement (dix fois plus faibles) Un tel résultat a été trouvé par Bell et O'Leary (2003) sur *Sporobolus virginicus* (poacée en C₄ tolérante au sel) chez qui le piégeage de Na⁺ se fait avant les feuilles. En revanche, sur des variétés sensibles de sorgho (De Lacerda *et al.*, 2003; Netondo *et al.*, 2004) et de canne à sucre (Plaut *et al.*, 2000), il a été établi que l'accumulation de Na⁺ dans les feuilles est d'autant plus importante que la concentration en sel est plus élevée. D'après Greenway (1973) et Garcia *et al.* (1995), l'exclusion ionique de Na⁺ des tissus foliaires est un comportement caractéristique des espèces tolérantes. Ces plantes, bien qu'elles poussent dans un milieu salin, renferment dans leurs feuilles moins de Na⁺ que les plantes qui croissent en milieu non salin. Ces espèces natrophobes ou «exclusers» développent des mécanismes pour limiter l'accumulation de Na⁺ dans leur tissu (Marshner, 1995; Schubert *et al.*, 2009; Plett and Moller, 2010). L'absorption de NaCl contrecarre l'absorption d'autres ions et nutriments, essentiellement le cation K⁺, ce qui conduit à une déficience potassique (Parida et Das, 2005). D'ailleurs, Zid et Grignon (1991) et aïan *et al.* (2000) ont trouvé que la teneur des feuilles en potassium est peu touchée par la présence de chlorure de sodium dans le milieu de culture lorsque les variétés sont sensibles au sel. Au contraire, cette teneur diminue pour les plantes tolérantes. En effet, une légère déficience en K⁺ améliore la conductivité hydraulique des racines et l'absorption d'eau (Quintero *et al.*, 1998; Rodriguez-Navarro and Rubio, 2006); réduit l'efficience de l'utilisation de l'eau (Fournier *et al.*, 2005) et améliore la croissance (Wakeel *et al.*, 2010). Un tel comportement a été constaté par Grieve *et al.* (2004) chez *Pennisetum clandestinum*, espèce en C₄ réputée très tolérante à la salinité. Le mil paraît comme une espèce peu efficace pour abaisser le niveau cytoplasmique de Na⁺, ce qui est peut être l'une des causes profondes de sa sensibilité au niveau cellulaire. Mais l'incapacité à débarrasser le cytoplasme de Na⁺, a pour conséquence que cet ion est facilement transporté dans le phloème de cette plante

(Blom-Zandstra *et al.*, 1998; Lohaus *et al.*, 2000). Il est donc ramené continuellement vers le bas de la plante, ce qui se traduit par le comportement classique de l'exclusion. Dans ce cas, la tolérance au sel est d'autant meilleure que moins de Na⁺ est exporté vers les parties aériennes (Matsushita et Matoh, 1991; 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 meilleures tolérantes correspondent aux géotypes qui confèrent au système racinaire une bonne efficacité pour limiter l'accès de Na⁺ aux feuilles. D'après Flowers et Hajibagheri (2001) et Zhu *et al.* (2001), les variétés les plus tolérantes sont celles qui limitent le plus efficacement le transport de Na⁺ dans les feuilles. D'ailleurs, la relation résistance au sel/exclusion de Na⁺, est confirmée pour les Triticées (Bizid *et al.*, 1988; Munns and James 2003; Poustini and Siosemardeh 2004). Chez le riz, la survie des plantes est inversement corrélée aux teneurs de Na⁺ dans les feuilles (Yeo et Flowers, 1989). Sur la même espèce, Chowdhury *et al.* (1995) ont remarqué que les variétés résistantes au sel, sont celles qui excluent le plus efficacement Na⁺ des cellules de leurs feuilles. Le ratio K/Na est un index qui indique le seuil de toxicité par Na⁺: plus il est élevé, plus l'accumulation de Na⁺ est faible et moins il y a de toxicité donc l'aptitude à tolérer le sel est liée à une bonne sélectivité K/Na (Wei *et al.*, 2003; Ashraf *et al.*, 2005). Pour certaines espèces, ce ratio est plus important que le fait de maintenir une faible concentration de Na⁺ dans un organe donné (Maathuis et Amtmann, 1999; Cuin *et al.*, 2003). En effet, nous avons montré que la sélectivité de l'exportation dans la feuille drapeau du mil est en faveur de K⁺ et elle augmente avec la salinité, ce qui témoigne de son aptitude à limiter le transport de Na⁺ dans les parties aériennes. Un tel comportement a été observé sur des variétés de maïs (Botella *et al.*, 1997) et de riz (Garcia *et al.*, 1997) toutes tolérantes au sel. Dans le même contexte, de nombreux auteurs (Ashraf *et al.*, 2005; De Lacerda *et al.*, 2005) ont signalé que les plantes tolérantes maintiennent un rapport K⁺/Na⁺ élevé dans leurs parties aériennes suite à une discrimination de l'absorption de K⁺ et Na⁺ au niveau des racines ainsi que de leur transport dans les parties aériennes (Al-Zahrani and Al-Toukhi, 2012). De plus, ce ratio dépend de la concentration de Ca²⁺ qui conditionne l'absorption des monovalents (Martinez et Läuchli, 1993). Il semble donc que la protection de la plante contre les effets toxiques de Na⁺ soit associée à une amélioration de la nutrition calcique et au maintien d'une bonne sélectivité en faveur de K⁺. D'ailleurs, chez les céréales tolérantes au sel, la

cause principale de sélectivité K^+/Na^+ est l'expulsion active de Na^+ sur le plasmalemme (Jeschke 1984; Ballestros *et al.*, 1997). Une variabilité intraspécifique pour la tolérance à la salinité a été repérée chez beaucoup d'espèces (Chowdhury *et al.*, 1995; Misra et Dwivedi, 2004) et plus particulièrement chez le mil (Ashraf and McNeilly 1987, 1992 ; Dua 1989). Pour les écotypes étudiés, il a été constaté une certaine tolérance à la salinité mais les mécanismes adoptés pour le transport et l'accumulation des divers ions (particulièrement K^+ et Na^+) sont différents. Ainsi l'écotype KS a accusé une accumulation en Na^+ et une baisse en K^+ avec l'augmentation de la charge en sel. Il a présenté en outre de meilleures sélectivités pour les traitements modérés, qu'ils soient salins ou hydriques (T_3 et T_{70}). Son affinité pour le potassium diminue avec les stress intenses. Il peut ainsi être qualifié d'accumulaire dont l'ajustement osmotique est assuré par Na^+ . La compartimentation de Na^+ et Cl^- dans la vacuole est considérée comme un mécanisme très important pour l'amélioration des effets néfastes de la salinité sur les plantes (Apse *et al.*, 1999) et elle est souvent associée à la succulence (Debez *et al.*, 2004). En effet, d'après Cuin *et al.* (2003), la capacité des plantes à contrecarrer l'effet de la salinité, dépend de leur capacité à compartimenter les ions dans la vacuole et de minimiser les échanges ioniques dans le cytosol (la vacuole doit avoir un grand volume pour stocker les cations).

Pour l'écotype HG, la teneur en sodium est restée stable pour les deux traitements salins alors que la teneur foliaire en K^+ a baissé seulement pour le stress salin sévère. De ce fait, il peut être considéré comme un exclusif. Sa sélectivité est également élevée et constante quelque soit la concentration en sel du milieu. Cette inhibition limitée de l'alimentation potassique a été observée par de nombreux auteurs et chez d'autres espèces tolérantes au sel comme *H. vulgare* (Delane *et al.*, 1982) ; *Medicago ciliaris* (Fathalli et Bizid, 1986) et une variété de canne à sucre (Plaut *et al.*, 2000). Il y a donc un effet d'antagonisme entre Na^+ et K^+ : dans le cytoplasme, le sodium remplace le potassium dans ses fonctions biochimiques (Leigh et Wyn Jones, 1984) et améliore ainsi la croissance (Bouraima *et al.*, 1986). De nombreux auteurs dont Taleisnik et Grunberg (1994); Shannon et Noble (1995); Davenport *et al.* (1997); Tester et Davenport *et al.* (2003) ont corroboré ce résultat sur d'autres espèces tolérantes au sel. A l'inverse des deux autres écotypes, le mil de Djerba (D) a montré une diminution du taux de sodium avec l'augmentation de la charge en sel et une augmentation du taux potassique

pour le traitement T_6 par rapport à T_3 . Son affinité pour K^+ augmente pour le stress salin sévère. Cet écotype est donc capable de maintenir un faible niveau cellulaire de Na^+ et une forte proportion de K^+ . Bien que la tolérance au sel soit associée chez les espèces tolérantes au sel à une exclusion de Na^+ , il est actuellement admis que cette tolérance est beaucoup plus attribuée à la capacité des plantes de maintenir une forte proportion de potassium (Flowers *et al.*, 1977; Misra et Dwivedi, 2004). De plus, l'accumulation massive de potassium en présence de sel a été qualifiée par de nombreux auteurs comme un mécanisme en « extra » pour l'osmorégulation durant l'adaptation au stress salin (Hellebust, 1976; Nastou *et al.*; 2002). L'écotype D est donc un exclusif qui maintient de fortes sélectivités pour K^+ et qui est capable de s'ajuster osmotiquement par le cation K^+ donc sa croissance n'est pas pénalisée (Yeo, 1981).

Comparaison : Les ions minéraux ont joué un rôle important dans l'ajustement osmotique du mil, lors de l'application aussi bien du stress hydrique que salin. En effet, il a été démontré que le mil est une espèce exclusive dont la teneur foliaire en sodium est d'autant plus faible que la contrainte appliquée est sévère. De plus, lorsque le mil est soumis à une carence hydrique, sa concentration foliaire en Na^+ est environ 10 fois celle de la feuille de mil soumise à un stress salin. A ce propos, Benlloch-Gonzalez *et al.* (2005) ont trouvé que le stress hydrique modifie l'absorption, le transport et l'accumulation des ions Na^+ et K^+ et que le manque d'eau favorise l'accumulation de sodium (Asch *et al.*, 2001; Silberbush et Ben-Asher, 2001). Or, l'accumulation de Na^+ est la cause principale des dégâts observés chez les plantes spécialement chez les graminées (Tester et Davenport, 2003). Les dommages spécifiques à Na^+ sont associés à une accumulation de ce cation dans les tissus foliaires, ce qui entraîne la nécrose des feuilles âgées. La réduction de la croissance et du rendement qui accompagne cette accumulation, est la conséquence du raccourcissement de la durée de vie individuelle des feuilles (Munns, 1993 ; Munns, 2002). Egalement, de hautes teneurs en Na^+ ou un faible ratio K/Na perturbent les nombreux processus enzymatiques du cytoplasme (Blahe *et al.*, 2000). La toxicité métabolique de Na^+ est due essentiellement à sa compétitivité avec K^+ pour les sites stratégiques des fonctions cellulaires (Wakeel *et al.*, 2009, 2010). En effet, plus de 60 enzymes sont activés par K^+ et Na^+ ne peut pas substituer K^+ pour tous ces rôles (Bhandal et Malik, 1988; Wakeel *et al.*, 2011). L'importance des dégâts dépend de la vitesse d'accumulation de Na^+ dans les feuilles, et de l'efficacité

de la compartimentation de ce cation dans les tissus et dans les cellules. A ce propos, Tester et Davenport (2003) ont signalé que les feuilles sont plus vulnérables à l'accumulation de Na⁺ que les autres organes de la plante. Les ions minéraux et les solutés organiques sont donc accumulés sous stress hydrique et en présence de stress salin. Cette accumulation montre plus le stress osmotique qu'un effet spécifique au sel (Munns, 2002). Dans la comparaison de l'ajustement osmotique sous stress hydrique et sous stress salin, il faudrait tenir compte du coût métabolique de cet ajustement. En effet, croître ou survivre sur un milieu salin, impose certains coûts : celui d'exclure des sels, celui de la compartimentation intracellulaire ou celui de l'excrétion par les poils ou les glandes à sel. Or, ce coût est relativement bas par rapport à celui dont les plantes ont besoin pour synthétiser des solutés organiques pour l'ajustement osmotique (Yeo, 1983; Raven, 1985). En effet, le nombre d'ATP sollicité pour utiliser 1 mole de NaCl comme osmoticum est approximativement au nombre de 7 dans les cellules foliaires ; alors que le nombre demandé pour synthétiser un composé organique est très élevé. Il est à peu près dix fois celui d'un osmoticum minéral. (Raven, 1985). Il paraît que les plantes produisent peu de solutés organiques quand elles croissent sur un milieu salin que lorsqu'elles poussent sur un milieu sec, et ce pour le même potentiel osmotique. Cette demande énergétique pour la synthèse d'osmoticum organiques en présence de manque d'eau explique pourquoi, les plantes croissent plus vite en présence de sel que sur un sol sec pour le même potentiel hydrique. Les cultivars qui réalisent un ajustement total en présence de sel, ne montrent pas un ajustement osmotique complet face à un manque d'eau. En effet, d'après Alian *et al.* (2000), la tolérance au stress hydrique n'est pas souvent corrélée au potentiel osmotique des tissus, autrement, l'ajustement osmotique n'est pas le seul processus influençant la tolérance à la sécheresse. En effet, face à la salinité, l'ajustement osmotique est achevé par le prélèvement et l'absorption d'ions inorganiques du milieu de culture, qui peuvent entraîner une toxicité minérale et un déséquilibre nutritionnel. En revanche, et sous des conditions de déficit hydriques, l'ajustement est obtenu par la production et l'accumulation de solutés organiques

CONCLUSION GÉNÉRALE

Bien qu'on sache que le mil est particulièrement adapté aux conditions difficiles, cette étude a permis d'élucider en partie les possibilités adaptatives et d'accommodation

compatibles dans le cytoplasme, en plus d'autres mécanismes cellulaires et moléculaires. En présence de sel, l'approvisionnement des feuilles en ions, se fait par le xylème. Cet apport est égal au produit de la transpiration et de la concentration xylémique. Or, lorsque l'eau devient limitante, le flux volumique est réduit et l'approvisionnement est assuré par une augmentation de la concentration ionique. Cependant, la sécheresse réduit l'absorption des ions et non pas l'augmente (faible humidité du sol réduit la diffusion des ions à la surface des racines). Bien que la concentration ionique (surtout NaCl) augmente dans le sol (c'est pour cette raison que de nombreuses plantes adaptées à la sécheresse, sont aussi des halophytes), le changement des concentrations est généralement insuffisant pour assurer un approvisionnement complet des tiges, et comme conséquence, les ions ne seront pas valables pour les plantes, et l'ajustement osmotique est achevé par des solutions alternatives. Donc, on peut dire en résumé, qu'aussi bien la sécheresse, que la salinité, entraînent toutes les deux une baisse du potentiel osmotique, chez le mil. Mais, le rôle des ions sous des conditions de stress salin, est en contradiction avec leur rôle sous stress hydrique. Cependant, le stress hydrique et le stress salin sont similaires au niveau de leurs processus métaboliques (tous les processus en dehors de ceux relatifs aux transports d'ions). En effet, les réponses hormonales (intervention de l'ABA) et la diminution de la photosynthèse sont identiques (Bensen *et al.*, 1988; He et Cramer, 1996; Rawson *et al.*, 1988).

Sur le plan génotypique, nous avons montré que les écotypes de mil ont manifesté des comportements assez semblables en présence des deux types de stress à quelques exceptions près. En effet, il a été démontré que l'écotype KS est un accumulaire qui utilise la compartimentation vacuolaire et l'effet de dilution par la vigueur pour survivre. Il craint en outre les excès de salinité et de sécheresse. En revanche, bien que les deux écotypes HG et D sont tous les deux exclusifs, ils ont des comportements différents en présence de sel ou de sécheresse suite probablement à des mécanismes d'ajustement osmotiques spécifiques. Ainsi, HG semble plus tolérant à la sécheresse, alors que D plus résistant à la salinité.

de chaque écotype aussi bien aux contraintes hydriques qu'à la salinité de l'eau apportée. Ainsi, l'étude écophysologique des trois écotypes de mil a révélé la

diversité des moyens qu'utilise la plante pour préserver son intégrité et pour se défendre contre les agressions extérieures. Ces spécificités peuvent être exploitées pour répondre à des impératifs agronomiques intéressants (zonation) et jouer un rôle dans la conservation et la mise

en valeur des sols fragiles. Certains cultivars pourraient être utilisés dans les régions arides et salées du centre et du sud pour leur rôle aussi bien nutritionnel (homme et animaux) que valorisant (phytoremède pour les zones salées).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdul Wakeel, Muhammad Farooq, Manzoor Qadir & Sven Schubert (2011): Potassium Substitution by Sodium in Plants, Critical Reviews in Plant Sciences, 30:4, 401-413
- Alian, A. ; Altman, A. et Huer, B. ; 2000. Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars. Plant Sci., 152: 59-65.
- AL-Zahrani, H. S. and AL-Toukhy, A. A. 2012. Growth and mineral constituents of prose millet (*Pennisetum glaucum*) irrigated with seawater. Life Science J., 9(3): 67-72.
- Apse, M.P. ; Aharon, G.S. ; Sueddon, W.A. et Blumwald, E. ; 1999. Salt tolerance conferred by over expression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in Arabidopsis. Science, 285: 1256-1258.
- Apse, M.P. and Blumwald, E.; 2007. Na⁺ transport in plants. FEBS Lett., 581(12) : 2247-2254.
- Asch, F.; Dingkuhn, M.; Dorffling, K. and Miezian, K. 2000. Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice. Euphytica, 113: 109–118; 2000.
- Asch, F. ; Dingkuhn, M. et Dörffling, K.; 2001. Uptake and distribution of sodium and potassium in salt-stressed irrigated rice in relation to development stage and climatic conditions. Deutscher Tropentag 2001. Conference on International Agricultural Research. October 9-11, 2001. University of Bonn. 311p.
- Ashraf, M. and McNeilly, T.; 1987. Salinity effects on five cultivars/ lines of pearl millet (*Pennisetum americanum* [L.] Leeke). Plant Soil, 103: 13–19
- Ashraf, M. and McNeilly, T.M.; 1992. The potential for exploiting variation in salinity tolerance in pearl millet (*Pennisetum americanum* [L.] Leeke). Plant Breed., 104: 234– 240
- Ashraf, M.; Shahbaz, M. et Mc Neilly, T.; 2005. Phylogenetic relationship of salt tolerance in early green Revolution CIMMYT wheat. Environ. Exp. Botany, 53(2): 173-184.
- Ball, R. A., Oosterhuis, D. M., and Mauromoustakos, A. (1994). Growth dynamics of the cotton plant during water-deficit stress. Agron. J. 86, 788–795.
- Ballestros, E.; Blumwal, E.; Donaire, J.P. et Belder, A.; 1997. Na⁺/H⁺ antiport activity in tonoplast vesicles isolated from sunflower roots induced by NaCl stress. Physiol. Plant., 99: 328-334.
- Bartels, D. et Nelson, D. ; 1994. Approaches to improve stress tolerance using molecular genetics. Plant Cell Environ., 17: 659-667.
- Basu, S. ; Gangopadhyay, G. et Makherjee, B.B. ; 2002. Salt tolerance in rice in vitro: Implication of accumulation of Na⁺, K⁺ and praline. Plant cell, Tissue and Organ culture, 69(1): 55-64.
- Benlloch-Gonzalez, M.; Fournier, J.M.; Ramos, J. et Benlloch, M.; 2005. Strategies underlying salt tolerance in halophytes are present in *Cynara cardunculus*. Plant Sci., 168: 653-659.
- Bell, H.L. et O'Leary, J.W.; 2003. Effects of salinity on growth and cation accumulation of *Sporobolus virginicus* (Poaceae). American J. of Botany, 90: 1416-1424.
- Bensen, R.J.; Boyer, J.S. et Muller, J.E.; 1988. Water deficit-induced changes in abscisic acid, growth, polysomes, and translatable RAN in soybean hypocotyls. Plant physiol., 88: 76 112.
- Bhandal, I.S. et Malik, C.P.; 1988. Potassium estimation, uptake, and its role in the physiology and metabolism of flowering plants International Review of Cytology, 110: 205-254.
- Bizid, E., Zid, E. et Grignon, C.; 1988. Tolerance à Na Cl et sélectivité K⁺/ Na⁺ chez les Triticales. Agronomie 8(1): 23-27.
- Blaha, G. ; Stelzl, U.; Spahn, C.M.T.; Agrawal, R.K.; Frank, J. et Nierhaus, K.H.; 2000. Preparation of functional ribosomal complexes and effect of buffer conditions of Tran positions observed by cryoelectron microscopy. Methods in Enzymology, 317: 292-309.
- Blom-Zandstra, M. Vogelzang, S.A. et Veen, B.W.; 1998. Sodium fluxes in sweet pepper exposed to varying sodium concentration. J. Exp. Bot., 49: 1863-1868.

- Blummel, M.; Zerbini, E.; Reddy, B.V.S.; Hash, C.T.; Bidinger, F. and Khan, A.A.; 2003. Improving the production and utilization of sorghum and pearl millet as livestock feed: progress towards dual-purpose genotypes. *Field Crops Res.*, 84: 143-158.
- Botella, M.A. ; Vartinez, V. ; Pardines, J. et Cedra, A. ; 1997. Salinity induced potassium deficiency in maize plants. *J. Plant Physiol.*, 90: 1408-1416.
- Bouraiïma, S. ; Lavergne, D. et Champigny, M. L. ; 1986. Etude comparée de la tolérance au sel de différents mil : croissance, activités phosphoénolpyruvate carboxylase et enzyme malique à NADP. *Agronomie*, 6(7): 675-682.
- Brag, H.; 1972. The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.*, 26: 250-257.
- Caines, A.M. et Shennan, C. ; 1999. Interactive effects of Ca²⁺ and NaCl salinity on the growth of two tomato genotypes differing in Ca²⁺ use efficiency. *Plant Physiol. Biochem.*, 37: 69-576.
- Chowdhury, M.A.M.; Moseki, B. et Bowling, D.J.F.; 1995. A method for screening rice plants for salt tolerance. *Plant Soil*, 171: 317-322.
- Colmer., J.D. ; Fan, I.W.M.; Higashi, R.M. et Läuchli, A. ; 1994. Interaction of Ca²⁺ and NaCl stress on the ion relations and intracellular PH of Sorghum bicolor root tips: An in vivo ³¹P NMR study. *J. Exp. Bot.*, 45: 1037-1044.
- Cramer, G.R.; Alberico, G.J. et Schmidt, C.; 1994. Salt tolerance is not associated with sodium accumulation of two maize hybrids. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21: 675-692.
- Cuin, T.A. ; Miller, A.J. ; Laurie, S.A. et Leigh, R.A. ; 2003. Potassium activities in cell compartments of salt-grown barley leaves. *J. Exp. Bot.*, 54: 657-661.
- Dasgan, H.Y.; Aktas, H., Abak, K. et Cakmak, I.; 2002. Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. *Plant Sci.*, 163: 695-703.
- Da Silva, J. M. et Arrabaça, M. C. ; 2004. Contributions of soluble carbohydrates to the osmotic adjustment in the C4 grass *Setaria sphacelata*: A comparison between rapidly and slowly imposed water stress. *J. of Plant Physiology*, 161: 551-555.
- Davenport, R.; Reid, J. et Smith, F.A.; 1997. Sodium-calcium interaction in two wheat species differing in salinity tolerance. *Plant Physiol.*, 99: 323-327.
- Debez, A., Hamed, K.B., Grignon, C. and Abdely, C.; 2004. Salinity effects on germination, growth, and seed production of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant and Soil*, 262: 179-189.
- De Lacerda, C.F.; Cambraia, J. ; Oliva, M.A. ; Ruiz, H.A. et Prisco, J.T. ; 2003. Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environ. Exp. Botany*, 49(2): 107-120.
- De Lacerda, C.F.; Cambraia, J. ; Oliva, M.A. et Ruiz, H.A. ; 2005. Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery. *Environ. Exp. Botany*, 54(1): 69-76.
- Delane, R. ; Greenway, H. ; Munns, R. et Gibbs, J.; 1982. Ion concentration and carbohydrate status of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. I. Relation between solute concentration and growth. *J. Exp. Bot.*, 33: 557-573.
- De Villèle, O. ; 1965. Cinq années d'expérience sur les besoins en eau des cultures. Document Technique. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie 1965, 11: 1-54.
- DGBGTH. 2001. Travaux Hydraulique de Tunisie. Coopération Technique Tuniso- Allemande (GTZ). Projet GE.O.R.E. : Gestion optimale des ressources en eau. Plan guide relatif à la mise en oeuvre de gestion en temps réel des ressources en eau en Tunisie. 8
- Dua, R.P.; 1989. Salinity tolerance in pearl millet. *Indian J. Agric. Res.*, 23: 9-14
- Durand, M. et Lacan, D. ; 1994. Sodium partitioning within the shoot of soybean. *Physiol. Plant*, 91: 65-71.
- FAO. 1998. Crop evaporation. Guidelines for computing crop water requirements. FAO irrigation and drainage, Paper No. 56, FAO, Rome.
- FAO. 2002. Eau et Agriculture. Division de la mise en valeurs des terres et des eaux. 28 pp
- FAO. 2003. La production et la surface du mil dans certains et dans le monde. *Stat. Ser.*, 57 (177): 1-10.
- Farooq, M.; Kobayashi, N.; Wahid, A.; Ito, O. and Shahzad M. A. B.2009. Strategies for Producing More Rice with Less Water. *Advances in Agronomy*, 101: 351-388

- Fathalli, N. et Bizid, E.; 1986. Effet du chlorure de sodium sur la croissance et la teneur en glucides solubles chez *Medicago ciliaris* L. In : Colloque sur les végétaux en milieu aride. Tunisie. Jerba. 8-10 septembre. p: 211-220.
- Flowers, T.J.; Troke, P.F. et Yeo, A.R.; 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 28: 89-121.
- Flowers, T.J. et Yeo, A.R.; 1986. Ion relations of plants under drought and salinity. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 75-91.
- Flowers, T.J. et Hajibagheri, M.A.; 2001. Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentration in root cells of cultivars differing in salt tolerance. *Plant and Soil*, 231: 1-9.
- Ford, C.W. et Wilson, J.R.; 1981. Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8: 77-91.
- Fournier, J.M.; Roldán, A.M.; Sánchez, C.; Alexandre, G. et Benloch, M.; 2005. K⁺ starvation increases water uptake in whole sunflower plants. *Plant Sci.*, 168: 823-829.
- Garcia, A.; Senadhira, D.; Flowers, T. J. and Yeo, A. R. 1995. The effects of selection for sodium transport and of selection for agronomic characteristics upon salt resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 90: 1106–1111.
- Garcia, A.; Rizzo, C.A.; Din, J.V.D.; Bartos, S.I.; Senadhira, T.J.; Flowers, T.J. et Yeo, A.R.; 1997. Sodium and potassium transport to the xylem are inherited dependently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. *Plant Cell Environ.*, 20: 1167-1174.
- Greenway, H.; 1973. Salinity, Plant Growth, and Metabolism. *The Journal of the Australian Institute*, 3: 24-34.
- Greenway, H. et Munns, R.; 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 31: 149-190.
- Grieve, C.M., Poss, J.A., Grattan, S.R., Suarez, D.L., Benes, S.E., Robinson, P.H., 2004. Ion relations in forage crops grown under saline-sodic conditions. *Agricultural Water Management*, 70: 137–150
- Hachicha, M. et Braudeau, E.; 1998. Irrigation et salinisation en Tunisie. *Sols de Tunisie*, 18: 3-11
- Hamza, M.; 1980. Réponses des végétaux à la salinité. *Physiologie Végétale*, 18(1) : 69-81.
- Hajibagheri, M.A.; Yeo, A.R.; Flowers, T.J. and Collins, J.C.; 1989. Salinity resistance in *Zea mays*: fluxes of potassium, sodium and chloride, cytoplasmic concentration and microsomal membrane lipids. *Plant Cell Environ.*, 12: 753-757.
- He, T. et Cramer, G.R.; 1996. Abscisic acid concentrations are correlated with leaf area reduction in two salt stressed rapid-cycling Brassica species. *Plant and Soil*, 179: 25-33
- Hellebust, J.A.; 1976. Osmoregulation. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 27: 485-505.
- Houshmand, S.; Arzani, A.; Maibody, S. A. M. and Feizi, M.; 2005. Evaluation of salt-tolerant genotypes of durum wheat derived from in vitro and field experiments. *Field Crops Res.*, 91: 345–354.
- Hsiao, T.C. et Läuchli, A.; 1986. Role of potassium in plant-water relations. In: B. Tinker, A. Läuchli (Eds.). *Advances in Plant Nutrition*, vol. 2. Praeger Scientific, New York, p: 281-311.
- Iannucci, A.; Russo, M.; Fonzo, N.D. et Martiniello, P.; 2002. Water deficit effects on osmotic adjustment and solute accumulation in leaves of annual clovers. *European Journal of Agronomy*, 16: 111-122.
- Ishitani, M.; Takabe, T. et Kojima, K.; 1993. Regulation of glycine-betaine accumulation in the halotolerant Cynobacterium *Aphanothece halophytica*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 20: 693-703.
- Jeschke, W.D.; 1984. K⁺/Na⁺ exchange at cellular membranes intracellular compartmentation of cations and salt tolerance. In: *Salinity tolerance in plants: Strategies for crop improvement*. Eds R.C. Staples and G.H. Toenissen. J. Wiley and Sons, New York, 37-64.
- Jones, M.M.; Osmond, C.B. et Turner, N.C.; 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflowers in response to water deficits. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7: 193-205.
- Kavar, T.; Maras, M.; Kidric, M.; Sustar-Vozlic, J. and Meglic, V.; 2007. Identification of genes involved in the response of leaves of *Phaseolus vulgaris* to drought stress. *Mol. Breed.*, 21, 159–172.
- Khöl, K.L.; 1997. The effect of NaCl on growth, dry matter allocation and ion uptake in salt marsh inland populations of *Armaria maritima*. *New Phytol.*, 135: 213-225.

- Kramer, D. ; 1983. The possible role of transfer cells in the adaptation of plants of salinity. *Physiol. Plant.*, 58: 549-555.
- Le Vigner, A.; Lopez, F.; Vansuyt, G.; Berthomcen, P.; Fourcroy, P. et Casse-Delbart, F. ; 1995. Les plantes face au stress salin, *Cahiers de l'Agriculture*, 4: 263-273.
- Leigh, R.A. et Wyn Jones, R.C. ; 1984. A hypothesis relating critical potassium concentration for growth and distribution and function of this ion in the plant cell. *New Phytol.*, 97: 1-13.
- Li, N.; Chen, S.; Zhou, X.; Li, C.; Shao, J.; Wang, R.; Chen, E.; Huttermann, A.H. et Polle, A.; 2008. Effect of NaCl on photosynthesis, salt accumulation and ion compartmentation in two mangrove species, *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*. *Aquatic Botany*, 88: 303-310
- Lindhauer, M.G. ; 1985. Influence of K nutritional drought on water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Z. Pflanzenernähr Boden.*, 148: 654-669.
- Lohaus, G.; Hussmann, M.; Pennewis, K.; Schneider, H.; Zhu, J.J. et Sattelmacher, B.; 2000. Solute balance of a maize (*Zea mays* L.) source leaf as affected by salt treatment with special emphasis on phloem retranslocation and ion leaching. *J. Exp. Bot.*, 51: 1721-1732.
- Ludlow, M. M., and Muchow, R. C. (1990). A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. Agron.* 43, 107-153
- Maathuis, F.J.M. et Amtmann, A.; 1999. K⁺ nutrition and Na⁺ Toxicity: the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios. *Annals of Botany*, 84: 123-133.
- Madan, S.; Nainawater, H.S.; Jain, S.; Jain, R.K.; Malik, M.S. et Chowdhury, J.B.; 1994. Leaf position-dependent changes in praline, pyrroline-5-carboxylate reductase activity and water relations under salt-stress in genetically stable salt-tolerant somaclones of *Brassica juncea* L. *Plant Soil*, 163: 151-156.
- Marschner, H. ; 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nded . *Academics Press*, San Diego, CA, 423pp.
- Martinez, V. et Läuchli, A.; 1993. Effects of Ca²⁺ on the salt-stress response of barley roots as observed by in vivo 31P-nuclear magnetic resonance and in-vitro analysis. *Planta*, 190: 519-524.
- Matsushita, N. et Matoh, T. ; 1991. Characterization of Na⁺ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. *Physiologia Plantarum*, 83: 170-176.
- Mengel, E.A. et Kirkby, E.A.; 2001. *Principles of Plant Nutrition*. *Kluwer Academic Publishers*. Dordrecht, pp. 36-54.
- Misra, N. et Dwivedi, U. N. ; 2004. Genotypic difference in salinity tolerance of green gram cultivars. *Plant Sci.*, 166: 1135-1142.
- Munns, R. et Weir, B. ; 1981. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8: 93-105.
- Munns, R. et Termaat, A. ; 1986. Whole plant responses to salinity. *Austr. J. Plant Physiol.*, 13: 143-160.
- Munns, R.; 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Env.*, 16: 15-24.
- Munns, R. ; Schachtman, D. P. et Condon, A. G. ; 1995. The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.*, 22: 561-569.
- Munns, R. ; 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Env.*, 25: 239-250.
- Munns, R. and James, R.A.; 2003. Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil*, 253:201-218
- Nastou, A.; Therios, I.; Dimassi, K. et Vigo, C.; 2002. Effect of different levels of NaCl-induced salinity on the distribution of P, K, Ca, Mg, Na and Cl in six citrus rootstocks. *Adv. Hort. Sci.*, 16(2): 53-62.
- Netondo, G.W.; Onyango, J.C. et Beck, E.; 2004 a. Sorghum and salinity. I. Response of growth, water relations, and ion accumulation to NaCl salinity. *Crop Sci.*, 44(3): 797-805.
- Parida, A.K. et Das, A.B. ; 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60: 324-349
- Perez-Alfocea, F. ; Balibera, M.E. ; Alarcon, J.J. et Bolarin, M.C.; 2000. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt – tolerance of domestic and wild tomato species. *J. of Plant Physiol.*, 156: 367-374.
- Petrusa, L.M. et Winicov, I. ; 1997. Proline status in salt-tolerant and salt sensitive alfalfa cell lines and

- plants in response to NaCl. *Plant Physiol. Biochem.*, 35: 303-310.
- Peuke, A.D.; Jeschke, W. D. et Hartung, W.; 2002. Flows of elements, ions and abscisic acid in *Ricinus communis* and site of nitrate reduction under potassium limitation. *J. Exp. Bot.*, 53: 241-250.
- Pitman, M. G. ; 1981. Ion uptake. In: *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants* (Eds. L.G. Paleg and D. Aspinall) pp 71-96. Academic Press: Sydney.
- Plaut, Z. ; Meinzer, F.C. et Federman, E.; 2000. Leaf development, transpiration and ion uptake and distribution in sugarcane cultivars grown under salinity. *Plant and Soil*, 218(1-2): 59-69.
- Plett, D. C., and Moller, I. S. 2010. Na⁺ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. *Plant Cell Environ.* 33: 612-626.
- Poustini, K. and Siosemardeh, A.; 2004. Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Res.*, 85:125-133
- Quian, Y. L. et Fry, J. D. ; 1997. Water relations and drought tolerance of four turfgrasses. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 122: 129-133.
- Quintero, J.M.; Fournier, J.; Ramos, M. et Benloch, M. ; 1998. K⁺ status and ABA affect both exudation rate and hydraulic conductivity in sunflower roots. *Physiol. Plantarum*, 102: 279-284.
- Radhouane L., Ben El Hadj S., Ben Salem M.; 2001. Effet de la salinité sur la croissance et le rendement du mil (*Pennisetum glaucum* (L.)R.Br.). *Annales de l'INRAT*, 74 : 25- 40.
- Radhouane, L., Ben El Hadj, S. et Ben Salem, M. ; 2004. Etude du système racinaire chez quelques écotypes de mil (*Pennisetum glaucum* (L.)R.Br.).*Annales de l'INRAT*, 77: 53- 67.
- Radhouane L. et Mallouli H.J. ; 2007. Effet d'un stress hydrique sur les rendements de 2 écotypes locaux de Mil (*P. glaucum* (L.)R.Br.). *Les Cahiers d'Agriculture*, 16(1) :17- 22.
- Radhouane, L.; 2008a. Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains chez quelques écotypes de mil (*Pennisetum glaucum* L. R. Br.) autochtones de Tunisie. *Comptes Rendus Biologies*, 331(4): 278- 286.
- Radhouane, L.; 2008b. Corrélation entre le stade germination et le stade adulte en présence de stress hydrique chez quelques écotypes autochtones tunisiens de mil (*Pennisetum glaucum* L. R. Br.) *Comptes Rendus Biologies*, 331(8) : 623- 630.
- Rathinasabapathi, B.; 2000. Metabolic engineering for stress tolerance: installing osmoprotectant synthesis pathways. *Ann. Bot.*, 86: 709-716.
- Raven, J.A. 1985. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytol.* 101 : 25-77.
- Rawson, H.M.; Long, M.J. et Munns, R.; 1988. Growth and development in NaCl-treated plants. I. Leaf Na⁺ and Cl⁻ concentrations do not determine gas exchange of leaf blades of barley. *Aust. J. Plant Physiol.*, 15: 519-527.
- Richards, R. A., Rawson, H. M., and Johnson, D. A. (1986). Glaucousness in wheat: Its development, and effect on water-use efficiency, gas exchange and photosynthetic tissue temperatures. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 465-473.
- Rodriguez-Navarro, A., and Rubio, F. 2006. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *J. Exp. Bot.* 57: 1149-1160.
- Rogers, M. E. and Noble, C. L.; 1992. Variation in growth and ion accumulation between two selected populations of *Trifolium repens* L. differing in salt tolerance. *Plant Soil*, 146: 131-136
- Sairam, R.K., and Tyagi, A.; 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr. Sci.* 86 : 407-421.
- Salsac, L. et Monneveux, PH. ; 1989. Relations entre la nutrition minérale et la tolérance au déficit hydrique. In: *Physiology-Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments*. Montpellier (France), 3-6 juillet 1989. Les colloques n°55: 49-56
- Schubert, S., Neubert, A., Schierholt, A., S`umer, A., and Z`orb, C. 2009. Development of salt-resistant maize hybrids: The combination of physiological strategies using conventional breeding methods. *Plant Sci.* 177: 196-202.
- Shannon, M. et Noble, C.L. ; 1995. Variation in salt tolerance and ion accumulation among subterranean clover cultivars. *Crop Sci.*, 35: 788-804.
- Silberbush, M. et Ben-Asher, J. ; 2001. Simulation study of nutrient uptake by plants from soilless cultures as affected by salinity buildup and transpiration. *Plant and Soil*, 233: 59-69.
- Souissi, A.; 2000. Tunisie : enjeux et politiques d'environnement et de développement durable.

- Publications de plan bleu et PNUE. Sophia Antipolis, 64pp.
- Taleisnik, E. et Grunberg, K.; 1994. Ion balance in tomato cultivars differing in salt tolerance. I. Sodium and potassium accumulation and fluxes under moderate salinity. *Physiol. Plant.*, 92: 528-534.
- Tester, M. et Davenport, R. ; 2003. Na⁺ Tolerance and Na⁺ Transport in Higher Plants. *Annals of Botany*, 91: 503-527.
- Turner, N. C.; Wright, G. C. and Siddique, K. H. M.; 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. *Adv. Agron.*, 71, 123–231.
- Ullaha, I.; Ur-Rahman, M.; Ashraf, M. et Yusuf Zafar, Y. ; 2008. Genotypic variation for drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Leaf gas exchange and productivity. *Flora*, 203: 105-115
- Waisel, Y. et Ovadia, S. ; 1972. Biological flora of Israel. 3. *Suaeda monoica* Forsk. Ex. JF. Gmel. *Israel J. Botany*, 21: 42-52.
- Wakeel, A., Abd-El-Motagally, F., Steffens, D., and Schubert, S. 2009. Sodium induced calcium deficiency in sugar beet during substitution of potassium by sodium. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 172: 254–260.
- Wakeel, A., Steffens, D., and Schubert, S. 2010. Potassium substitution by sodium in sugar beet (*Beta vulgaris*) nutrition on K-fixing soils. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 173: 127–134.
- Wei, W. ; Bilsborrow, P.E. ; Hooley, P. ; Fincham, D.A. ; Lombi, E. et Forster, B.P.; 2003. Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley between the cultivar Maythorpe and its derived mutant Golden promise. *Plant and Soil*, 250(2): 183-191.
- Yeo, A.R. ; 1981. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* L. Dum.: Intracellular compartmentation of ions. *J. Exp. Bot.*, 32: 487-497.
- Yeo, A.R. ; 1983. Salinity resistance: Physiologies and prices. *Physiol. Plant.*, 58: 214-222
- Yeo, A.R. and Flowers, T.J.; 1983. Varietal differences in the toxicity of sodium ion in rice leaves. *Physiol. Plant.*, 59: 189-195.
- Yeo, A.R. et Flowers, T.J.; 1989. Selection for physiological characters: examples from breeding for salt tolerance. In: *Plants Under Stress*. G.J. Hamlyn, T.J. Flowers, M.B. Jones, eds. Cambridge University Press, Cambridge, 217-234
- Zhang, J.; Nguyen, H.T. et Blum, A.; 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.*, 50: 291-302.
- Zhao, K. ; Munns, R. et King, R. ; 1991. Abscisic acid levels in NaCl treated barley, cotton and saltbush. *Aust. J. Plant Physiol.*, 18: 17-24.
- Zhu, G.Y.; Kinet, J.M. et Lutts, S. ; 2001. Characterization of rice (*Oryza sativa* L.) F-3 populations selected for salt resistance. I. Physiological behaviour during vegetative growth. *Euphytica*, 121: 251-263.
- Zid, E. et Grignon, C. ; 1991. Les tests de sélection précoce pour la résistance des plantes aux stress. Cas des stress salins et hydrique. In : *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Ed. AUPELF-UREF. John Libbey. Eurotext. Paris. pp. 91-108.