

Effets de la salinité sur la croissance, la distribution ionique et l'état hydrique d'une glycophyte tolérante : *Gossypium hirsutum* (Malvaceae)

Victor Désire TAFFOUO¹, Martin KENNE², Oscar WAMBA FOTSOP¹, Modeste Lambert SAMEZA³, Mathieu NDOMOU³ et AMOUGOU AKOA⁴

¹Département de Biologie des Organismes Végétaux, Faculté des Sciences, Université de Douala, B.P. 24157 Douala – Cameroun. E-mail : Vtaffouo@yahoo.fr

²Département de Biologie des Organismes Animaux, Faculté des Sciences, Université de Douala, B.P. 24157 Douala – Cameroun. E-mail : medoum@caramail.com

³Département de Biochimie, Faculté des Sciences, Université de Douala, B.P. 24157 Douala – Cameroun.

⁴Département de Biologie et Physiologie Végétales, Faculté des Sciences, Université de Yaoundé Yaoundé I., B.P. 812 Yaoundé – Cameroun.

RÉSUMÉ

Les travaux de recherche sont réalisés au Cameroun de Juillet 2001 à Septembre 2003 sur les plantules d'une glycophyte tolérante ; *Gossypium hirsutum* (Malvaceae). Le but du travail est d'évaluer les effets de la salinité du milieu sur les plantules cultivées en conditions semi-contrôlées de laboratoire. Pour cela, 4 doses croissantes de sel ont été considérées (0, 50, 100 et 200 mM de NaCl) et 3 paramètres (croissance du végétal, teneur en eau, distribution des ions dans les organes végétaux) ont été déterminés sur les plantules obtenues. Les résultats montrent que : (1) le sel a un effet dépressif sur la croissance biologique. Cependant, cet effet varie en fonction de l'intensité du stress ; (2) l'état hydrique des plantules varie peu avec la concentration du milieu et la durée de culture ; ceci peut s'expliquer par l'adaptation des plantules à ajuster progressivement leur pression osmotique grâce au maintien d'une concentration élevée en (Na+K) ; (3) l'approvisionnement en K⁺ est plus élevé au niveau des feuilles et n'est pratiquement pas affecté par la présence de NaCl. Il ne semble donc pas responsable de la limitation de la croissance ; (4) la distribution de Na⁺ dans les plantules met en évidence une accumulation de cet ion dans les racines quand la concentration externe de NaCl et le temps de culture augmentent ; cette tolérance physiologique à de hautes concentrations de sel dans les racines semble être le principal mécanisme permettant aux jeunes plantules de bloquer le sodium dans les parties basses, limitant ainsi l'invasion des tissus foliaires par cet élément toxique. La meilleure capacité d'absorption et de translocation de K⁺ vers les parties aériennes de la plante pourrait être utilisée comme critère physiologique de sélection précoce des espèces végétales tolérantes au stress salin.

Mots clés : *Gossypium hirsutum*, croissance, salinité, mécanisme adaptatif.

ABSTRACT

This experiment was conducted in Cameroon from July 2001 to September 2003 on seedlings of *Gossypium hirsutum* (Malvaceae) known to be a tolerant glycophyte. As the study was to evaluate salinity effects on the seedlings cultivated under controlled conditions, four salinity levels were considered (0, 50, 100 and 200 mM of NaCl) and three parameters (plant growth, water content and ionic distribution in vegetative organs) were determined on plants. The results obtained revealed : (1) a depressive effect of salt on growth. This effect varied according to salt concentration; (2) a slight change of the water content, certainly due to the ability of seedlings to progressively adjust their osmotic pressure using high accumulation of Na+K; (3) Supply of K⁺ is high in leaves and is not affected by the presence of NaCl. It does not therefore limit growth; (4) Distribution of Na⁺ in the plant shows an accumulation of this ion in roots when external level of NaCl and duration of culture increase. This physiological tolerance of high salt levels in roots seems to be the main mechanism by which the young plants maintain sodium in the lower parts thus limiting invasion of leaf tissue by this toxic element. Overall this study has posited that possibilities of absorption and translocation of K⁺ into high parts of the plants could be used as physiological criteria for early selection of varieties to be recommended for saline zones.

Key words: *Gossypium hirsutum*, salinity, growth, adjustment mechanism

Auteur pour correspondance:

TAFFOUO Victor Désiré

INTRODUCTION

Au niveau des zones arides et semi-arides, l'augmentation de la production agricole réside essentiellement dans l'aménagement des écosystèmes existants et la mise en œuvre des techniques appropriées de culture (Grillot, 1957). En conditions sahariennes, les écosystèmes entièrement artificiels sont créés par l'irrigation des terres, seules alternative permettant de produire et de stabiliser les rendements de culture. Malheureusement, le développement de l'irrigation se traduit souvent par une remontée du niveau de la nappe superficielle et par une augmentation de la salinité du sol, ce qui induit une augmentation de sa pression osmotique (Ben Naceur *et al.*, 2001). Ces conditions écologiques nouvelles limitent l'absorption de l'eau par les plantes. En effet, certaines concentrations en sel peuvent être à l'origine des phénomènes de toxicité pour les cultures. Dans ces zones marginales, la salinité constitue une cause de dégradation des sols et de faiblesse des rendements des cultures (Anonyme, 2002). Le cotonnier (*Gossypium hirsutum*) préfère des sols homogènes, perméables et riches en éléments minéraux majeurs et en oligoéléments. Le pH optimum des sols se situe entre 6 et 7. Cette espèce s'accommode des sols salins. Cependant au-delà d'une concentration en sel de 2/1000 son rendement est affecté (Anonyme, 2002).

Au Cameroun, les sols halomorphes couvrent des surfaces non négligeables dans les régions semi-arides du Nord et naturellement le long du Littoral Atlantique (Brun, 1981); ils imposent aux végétaux des contraintes sévères de salinité créant ainsi des conditions écologiques particulières au niveau des racines : forte pression osmotique, déséquilibres ioniques. Il en résulte des difficultés d'approvisionnement en eau et en éléments nutritifs indispensables pour le végétal ainsi que les risques d'empoisonnement par accumulation de certains éléments toxiques tels que le sodium ou le chlore (Brun, 1988 ; Tattini *et al.*, 1995 ; Venkataraman et Venkataraman, 1995 ; Saadallaha *et al.*, 2001a, 2001b). Les réponses des végétaux à la salinité varient largement en fonction des espèces, des variétés et surtout du stade de développement des plantes (Brun, 1981). Généralement les plantes sensibles n'accumulent pas le Na⁺ dans leurs feuilles (Slama, 1987 ; Brun, 1988). Elles sont incapables d'utiliser l'ion sodium pour l'ajustement osmotique des limbes. En revanche, les plantes tolérantes

accumulent le sodium dans leurs feuilles, ce qui facilite leur ajustement osmotique (Hamid et Talibudeen, 1976 ; Brun, 1988). Il existe aussi toute une gamme de plantes intermédiaires (Slama et Bouaziz, 1978).

De nombreux travaux de recherche ont ressorti les différents mécanismes physiologiques d'adaptation des plantes en milieu salé. En effet Fromard *et al.* (1994) ont montré que chez les plantes de mangrove (*Avicennia germinans* et *Rhizophora racemosa*) les processus physiologiques fins liés à leur adaptation au stress salin peuvent être : (1) une tolérance physiologique à des hautes concentrations de sel dans la sève au niveau des racines, (2) une sécrétion active de sel par les racines et les feuilles (3) une sécrétion passive de sel qui s'accumule dans les feuilles (glandes à sel) avant leur chute. Pour Albert (1975) et Levitt (1980) lorsque les feuilles les plus âgées atteignent leur taux de saturation, elles tombent, rejetant ainsi dans le milieu le sodium qu'elles ont accumulé : ceci constitue selon ces deux auteurs un mécanisme actif d'excrétion favorisant la résistance au sel. Brun (1988) quant à lui a observé chez une halophyte facultative (*Canavalia obtusifolia*) une accumulation de Na⁺ au niveau de l'axe épicotylé. Ceci constituerait une protection contre l'envahissement des parties jeunes par cet ion, ce qui limite ou retarde certains effets défavorables de la salinité (effets primaires directs ou indirects) (Levitt, 1980). Selon EL Haddad et O'Leary (1994) l'importance de la baisse en K⁺ au niveau des feuilles pourrait constituer une caractéristique de la sensibilité au sel.

Les mécanismes physiologiques ci-dessus décrits ont été décelés sur les plantes adultes. Cependant peu de travaux de recherche ont été effectués sur des plantes à l'état juvénile or à ce stade de développement, la plante est très sensible aux variations de certains facteurs environnementaux. Les travaux de recherche portant sur la sélection des plantes tolérantes au stress salin se sont intensifiés mais restent encore à leur début. En effet, Epstein (1983) pense que l'amélioration de la tolérance aux sels par la sélection génétique est possible puisqu'il existe un certain nombre d'espèces qui sont capables de se développer et de se reproduire dans un environnement salin. Ceci est particulièrement suggéré chez les plantes cultivées en raison de l'existence de différents degré de tolérance au sel établis sur la base des critères agronomiques tels que

le rendement et ses composantes . Cependant, les recherches sont actuellement orientées vers l'établissement de critères physiologiques suffisamment simples et rapides permettant une sélection précoce et à grande échelle avant de passer aux essais dans les champs (Shannon, 1982 ; Shachtman *et al.*, 1991 ; El Haddad et O'Leary (1994)).

L'objectif de notre travail est de mettre en évidence les processus physiologiques liés à l'adaptation des jeunes plantules d'une espèce économique et moyennement résistante, *Gossypium hirsutum* (Slama, 1986 ; Heller, 1995) cultivée au Nord Cameroun. Pour cela, nous avons déterminé l'importance relative des différents effets de NaCl sur la croissance, l'état hydrique et la distribution ionique chez des jeunes plantules du cotonnier.

MATERIEL ET METHODES

La présente étude réalisée au Cameroun de Juillet 2001 à Septembre 2003 a porté sur une variété de cotonnier «Hottolo», choisie dans le programme de recherche nationale pour son efficacité d'utilisation de l'eau en milieu semi aride, parmi les variétés sélectionnées (Anonyme, 2002). C'est une variété pileuse de type tardif, à cycle indéterminé, avec des branches végétatives relativement développées. Cette variété est, comparativement aux autres, très appréciée économiquement dans la région Nord du pays. Elle présente une bonne résistance aux maladies vasculaires.

Les graines sont désinfectées par passage dans une solution diluée d'hypochlorite de sodium à 10% pendant une heure puis rincées abondamment à l'eau distillée. Elles sont ensuite mises à germer dans des boîtes de pétri entre deux feuilles de papier filtre imbibées d'eau distillée. Après 3 jours, les graines germées sont réparties en 4 lots de 25 graines chacun et repiquées dans des bacs à réserve d'eau contenant du sable nettoyé à du HCl et rincé à de l'eau distillé. Chaque bac de culture est placé dans un local (température : $26,0 \pm 3,0^{\circ}\text{C}$; éclairage : 5000 lux pendant 12 heures ; humidité relative de l'air : 51 à 70%). Les plantules qui se développent sont approvisionnées tous les 3 jours en solution nutritive composée de 0,4 mM de KNO_3 , 1,0 mM de KH_2PO_4 , 0,4 mM de MgSO_4 (Wacquant, 1974). Pour le lot de culture témoin (S0), la solution nutritive (pH = 6) est dépourvue de NaCl tandis que

pour les 3 lots expérimentaux (S1, S2, S3), elle est enrichie respectivement de 50, 100 et 200 mM de NaCl (El-Iklil *et al.*, 2000). L'évolution de la taille des plantules est évaluée tous les 4 jours. La biomasse sèche est mesurée sur des échantillons de plantes prélevés au hasard dans chaque lot de culture. Quatre semaines plus tard, 5 plantes de chaque lot de culture sont prélevées au hasard dans la matinée et les feuilles, les tiges et les racines sont isolées en vue d'évaluer les teneurs en eau suivant la procédure décrite par Savouré (1980). Les cations Na^+ et K^+ sont extraits du matériel végétal sec par macération dans HCl 1/ 10 N et dosés par spectrophotométrie de flamme en émission (Corning 410) (Tsoata et Taffouo, 1997). Les teneurs en K^+ et Na^+ exprimées en $\mu\text{eq/g}$ Ms sont déterminées d'après la formule de Prevel *et al.* (1984).

Analyse statistique

Les résultats sont donnés en terme de moyenne (\pm déviation standard). Les analyses statistiques sont réalisées à l'aide du logiciel Sigma Stat version 2.03. Les coefficients de corrélation entre les paramètres considérés, les coefficients de déterminations (carré du coefficient de corrélation) et les équations linéaires sont déterminés. Les coefficients de corrélation et les pentes de régression linéaire (\pm déviation standard) sont comparés à l'aide du test «t» de Student-Fisher. La comparaison simultanée des moyennes est réalisée au test de l'ANOVA et les tests analytiques entre le lot témoin et les lots expérimentaux sont effectués suivant la procédure de Dunnett lorsque les conditions de normalité et d'égalité des variances sont vérifiées.

RESULTATS

1- Etat hydrique et croissance des plantes

En suivant l'évolution du pourcentage de consommation hydrique pour les plantules soumises sous contrainte saline (Fig. 1A), nous constatons que le taux d'inhibition reste relativement modéré au niveau des feuilles (5 % à 50 mM ; 10 % à 100 mM et 12,5 % à 200 mM de NaCl) comparativement au témoin. Par contre, l'action dépressive du sel ne se manifeste pas au niveau des racines et des tiges. Toutefois la teneur en eau reste plus élevée dans les parties basses que dans les feuilles.

L'évolution de la matière sèche des différents organes en fonction du traitement salin (Fig. 1B) montre que l'effet inhibiteur de NaCl est plus marqué au niveau des feuilles ($F_{(4; 20)} = 83,03$; $p < 0,001$) en comparaison avec les tiges et les racines où

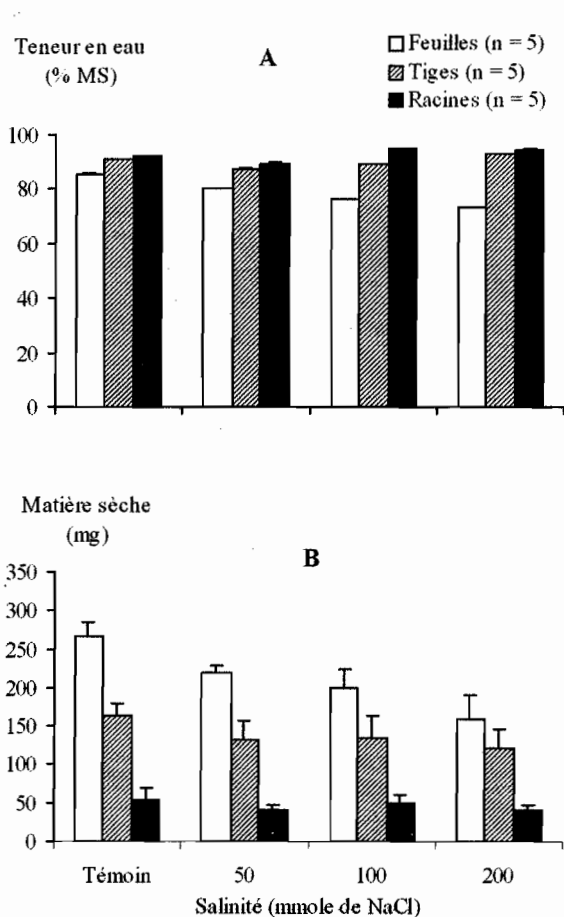


Fig. 1 :
 A- Teneur en eau (% MS) des feuilles, tiges et racines en fonction de la salinité du milieu (mM NaCl).
 B- Variation de la matière sèche (mg) des feuilles, tiges et racines en fonction de la salinité du milieu (mM NaCl).

on note des différences non significatives par rapport au témoin ($p = 0,104$; $p = 0,229$ respectivement).

D'autre part, la hauteur des plantules est négativement corréllée à la salinité du milieu de culture (Fig. 3).

2- Distribution ionique (Teneurs en K^+ , Na^+ et Na / K)

Par rapport aux plantules du lot témoin , l'apport de NaCl ne modifie pas de façon significative la répartition de K^+ dans les différents organes végétaux des plantes des lots expérimentaux ($p = 0,36$; $p = 0,48$; $p = 0,65$ respectivement pour les feuilles, les tiges et les racines ; Fig. 2A). Toutefois la teneur en K^+ des feuilles reste nettement supérieure à celle des tiges et racines quelle que soit la concentration en sel du milieu ($p < 0,001$). Cette teneur

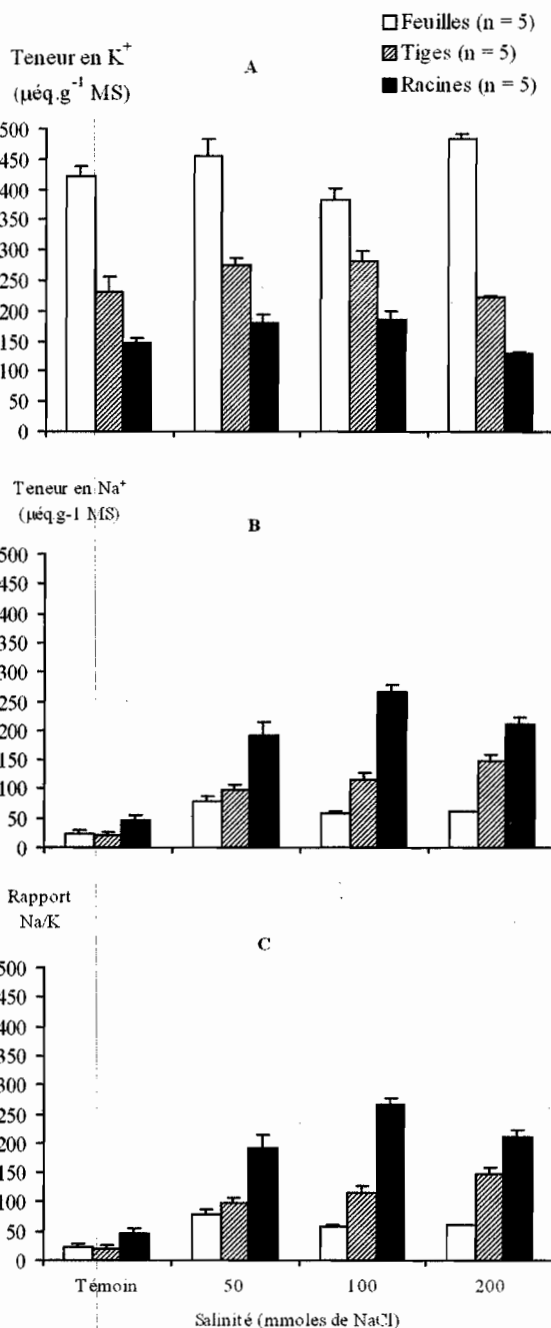


Fig. 2 :
 A- Teneur en K^+ ($\mu\text{eq/g}$ MS) des feuilles, tiges et racines en fonction de la concentration du milieu en NaCl (mM).
 B- Teneur en Na^+ ($\mu\text{eq/g}$ MS) des feuilles, tiges et racines en fonction de la concentration du milieu en NaCl (mM).
 C- Variation du rapport Na/K dans feuilles, tiges et racines en fonction de la concentration du milieu en NaCl (mM).

diminue donc dans le sens : feuille > tige > racine.
 La figure 2B permet de constater que par rapport au témoin, l'apport de NaCl entraîne une augmentation significative de la teneur en Na^+ des feuilles ($F(4 ; 20) =$

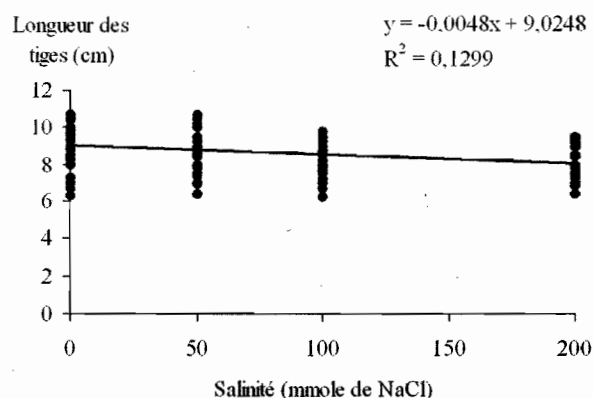


Fig.3 : Evolution de la longueur des tiges (cm) en fonction de la concentration du milieu en NaCl (mM).

63,75 ; $p < 0,001$), des tiges ($F(4 ; 20) = 169,84$; $p < 0,001$) et des racines ($F(4 ; 20) = 220,40$; $p < 0,001$). L'accumulation de Na^+ est plus importante dans les racines que dans les autres organes quelle que soit la concentration du milieu en NaCl ($p < 0,001$) ; les teneurs en Na^+ diminuent dans le sens : racine > tige > feuille.

Pour expliquer la translocation de Na^+ , nous avons analysé le rapport Na/K en fonction du traitement salin (Fig. 2C). Ce rapport a augmenté dans les différents organes étudiés mais d'une façon plus accentuée au niveau des racines ($p < 0,001$). Cette espèce a procédé à une plus grande rétention de Na^+ dans son système racinaire limitant ainsi l'accumulation de cet ion dans sa partie aérienne.

DISCUSSION

La salinité du milieu affecte significativement la longueur des tiges des plantules de *G. hirsutum*, ce qui se traduit par une corrélation linéaire positive entre la durée de culture et des doses croissantes de NaCl. L'inhibition de la croissance en présence de concentrations élevées de sel qui est une manifestation classique chez les glycophytes (Greenway et Munns, 1980 ; Brun, 1988 ; Saadallaha *et al.*, 2001 a, 2001 b ; Khadri *et al.*, 2001), a également été observée chez quelques halophytes (Gleen et O' Leary, 1984 ; Brun, 1988). Ceci serait due à la présence des ions Na^+ dans les feuilles les quels créent ainsi des perturbations physiologiques au niveau des divisions cellulaires.

Les plantules de *G. hirsutum* cultivées en présence de NaCl sont capables de maintenir une teneur en eau élevée dans tous les organes comparativement au

témoin. La présence des fortes teneurs en eau dans les parties basses serait liée à une adaptation physiologique par laquelle beaucoup d'eau est retenue pour la dilution des solutés dans le but de prévenir les lésions cellulaires observées chez les glycophytes (Okusanga, 1980).

La salinité a réduit l'absorption de K^+ et de Ca^{++} chez deux cultivars de *Triticum aestivum* (Al-Mutawa et Elkaton, 2001). Notre travail par contre montre que la présence de Na^+ dans le milieu même en quantité élevée ne modifie pas de façon notable l'alimentation en K^+ des feuilles. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Brun (1988) sur une halophyte (*Canavalia obtusifolia*). La limitation de la croissance des plantules de *G. hirsutum* par le Chlorure de sodium ne semble donc pas liée à une déficience dans l'approvisionnement des tissus foliaires en K^+ ; mécanisme responsable selon Hajji (1979) de la limitation de croissance du Laurier-rose, plante semi-tolérante en milieu salé. Nos résultats montrent que K^+ pourrait être le principal élément minéral responsable de l'ajustement osmotique, le Na^+ étant bloqué en grande partie au niveau des racines. Nos résultats révèlent également une meilleure absorption et translocation de K^+ vers les parties aériennes de la plante, même sous stress salin sévère. De même, la distribution de K^+ dans les organes étudiés est fortement corrélée avec la production de matière sèche (r est de l'ordre de 0,95). Ce qui permet de dire que la meilleure capacité d'absorption et de translocation de K^+ vers les feuilles pourrait être utilisée comme critère physiologique de sélection précoce pour la tolérance à la salinité chez les variétés de cotonnier.

La particularité de *G. hirsutum* est que sous contrainte saline, elle a procédé à une forte rétention de Na^+ dans son système racinaire et à un degré moindre dans les tissus foliaires alors que certaines glycophytes tolérantes comme *Hedysarum carnosum* (Hamza, 1977) et *Atriplex halimus* (Zid et Boukhris, 1977), l'accumulent davantage dans les feuilles que dans les racines. L'accumulation de cet ion en conditions de stress salin a été également rapportée par plusieurs auteurs (Brun, 1988 sur *Canavalia obtusifolia* ; Shachtman *et al.* 1991 sur *Triticum tauschii* ; Sharma et Kumar, 1992 sur Chick-pea ; Tattini *et al.*, 1995 sur *Olea europaea* ; Suarez *et al.*, 1998 sur *Avicennia germinans*). Ce processus physiologique constituerait une protection contre l'envahissement des parties jeunes par cet ion limitant ou retardant ainsi certains effets défavorables de la salinité (Levitt, 1980).

Pour expliquer la translocation de Na^+ , nous avons analysé le rapport Na/K en fonction du traitement salin. Ce rapport a augmenté en présence de NaCl au niveau des différents organes étudiés mais d'une façon plus accentuée dans les racines. Cette grande rétention de Na^+ par le système racinaire limite l'accumulation de cet ion dans les parties aériennes en les protégeant contre les effets toxiques susceptibles d'empêcher les activités métaboliques (Rajesh *et al.*, 1998 ; Sobrado, 1999a, 1999b ; Khadri *et al.*, 2001).

En conclusion, la salinité affecte significativement la croissance chez les plantules de *Gossypium hirsutum* à partir de 100 mM de NaCl . Son influence est peu marquée au niveau de l'état hydrique et des teneurs en K^+ car les résultats obtenus montrent une intense translocation du K^+ vers les parties aériennes. Le ralentissement de la croissance des plantules en milieu salé, d'autant plus marqué que les doses de NaCl sont plus élevées ne semble pas lié à une limitation de l'approvisionnement des tissus foliaires en K^+ , ni à l'impossibilité des tissus à ajuster leur pression osmotique mais plutôt à un effet spécifique de Na^+ et/ou Cl^- dû à l'accumulation de ces éléments qui finissent par devenir excessives ; l'effet toxique de Na^+ n'intervenant ici que de façon progressive car stocké davantage dans les racines. La forte rétention de l'ion sodium dans les parties basses contribue donc à retarder l'envahissement des feuilles par cet ion et pourrait être le principal mécanisme adaptatif des jeunes plantules au stress salin.

La distribution de K^+ dans les organes étudiés est fortement corrélée avec la production de matière sèche. De plus *Gossypium hirsutum* a montré une meilleure absorption et translocation de K^+ vers les parties aériennes de la plante, même sous stress salin sévère. Ce qui nous permet de dire que la meilleure capacité d'absorption et de translocation de K^+ vers les feuilles pourrait être utilisée comme critère physiologique de sélection précoce pour la tolérance à la salinité chez les espèces végétales.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier le Dr Vondo Ze du laboratoire d'analyse des plantes et du sol de l'Université de Dschang, pour sa contribution lors du dosage des échantillons d'organes végétaux

REFERENCES

- Anonyme** (2002). Mémento de l'agronome. Edition CIRAD-GRET. 1691p.
- Albert, R.** (1975). Salt regulation in halophytes. *Oecologia* 21(1) : 57 - 71
- Al-Mutawa, M. and El-Katony, T.M.** (2001). Salt tolerance of two wheat genotypes in response to the form of nitrogen. *Agronomie* 21 : 259-266.
- Ben Naceur, M., Rahmoune, C., Sdiri, H., Meddahi, M.L. et Selmi, M.** (2001). Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains de quelques variétés magrébines de blé. *Sciences et changements planétaires/sécheresse* 12 :167-174.
- Brun, A.** (1981). Mise au point bibliographie concernant l'étude des effets de la salinité sur les végétaux. *Annale de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé* 28 : 59-84.
- Brun, A.** (1987). Importance relative des différents effets de NaCl sur la croissance de deux légumineuses à graines du Cameroun : *Phaseolus vulgaris* L. (variété « Pemkou ») et *Canavalia obtusifolia* DC. *Annale de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé* 1(4) : 37-48.
- Brun, A.** (1988). Effets de NaCl sur une halophyte tropicale (*Canavalia obtusifolia* DC.) : croissance, distribution de Na^+ et K^+ , état hydrique. *Oecologia* 9(2) : 173-186.
- El-Iktil, Y., Karrou, M. and Benichou, M.** (2000). Salt stress effect on epinasty in relation to ethylene production and water relation in tomato. *Agronomie* 20 : 399-406.
- Epstein, L.** (1983). Crop tolerance to salinity and other mineral stresses. In : Better crops for food. Ciba foundation symposium, London 97 : 66-82.
- El Haddad, E.H.M. and O'Leary, J.W.** (1994). Effect of salinity and K^+/Na^+ ratio of irrigation water on growth and solute content of *Atriplex amicola* and *Sorghum bicolor*. *Irrigation Sciences* 14 :127-133.
- Fromard, F., Fontes, S. et Louis, A.** (1994). Structure et Dynamique des mangroves de la région de Port-Gentil, Gabon. Analyse de l'impact lié à l'activité pétrolière, Rapport scientifique réalisé à la demande de Elf Gabon. 51p.
- Gleen, E.P. and O'Leary, J.W.** (1984). Relationship between salt accumulation and water content of dicotyledonous halophytes. *Plant, cell and Environment* 7 : 253-261.

- Greenway, H. and Munns, R.** (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Plant physiology* 31 : 149-190.
- Grillot, G.** (1957). Les problèmes biologiques relatifs aux plantes tolérant l'eau salée ou saumâtre et à l'utilisation d'une telle eau pour l'irrigation. Recherche sur la zone aride. Tome IV : Utilisation des eaux salines. UNESCO, Paris. 152p.
- Hajji, M.** (1979). Effets du sel sur la croissance et l'alimentation minérale du Laurier-rose. *Physiologie Végétale* 17 : 517-524.
- Hamid, T. and Talibudeen, D.** (1976). Effect of sodium on the growth and ion uptake by barley, sugar beet and broad beans. *Journal of Agricultural Sciences* 86 : 49-56.
- Hamza, M.** (1977). Action de différents régimes d'apport du Chlorure de sodium sur la physiologie de deux Légumineuses : *Phaseolus vulgaris* (sensible) et *Hedysarum carnosum* (tolérante). Relations hydriques et ioniques. Thèse Doct.ès-Sci., Paris. 252p.
- Heller, R.** (1995). Abrégé de physiologie végétale. Tome 1. *Nutrition*. Masson et Cie, Paris, Milan, Barcelone, Mexico. 273p.
- Khadri, M. Pliego, L. Soussi, M. LIUCH, C. and OCANA, A.** (2001). Ammonium assimilation and ureide metabolism in common bean (*Phaseolus vulgaris*) nodules under salt stress. *Agronomie* 21 : 635-643.
- Levitt, J.** (1980). Responses of plants to environmental stresses. Vol.II : water, radiation, salt and other stresses. *United kingdom Edition, Academic press*, London : 395-434.
- Okusanga, O.T.** (1980). The effect of salinity and nutrient level on the growth of *Lavatera arborea*. *Oikos* 5 : 49-54.
- Prevel, M.P. Gagnard, J. et Gauthier, P.** (1984). Analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales. Paris. 110p.
- Rajest, A. Arumugam, R. and Venkatesalu, V.** (1998). Growth and photosynthetic characteristic of *Ceriops roxburghiana* under NaCl stress. *Photosynthetica* 35 : 285-287.
- Saadallah, K. Drevonb, J.J. Hajjic, M. and Abdellya, C.** (2001a). Genotypic variability for tolerance to salinity of N₂ fixing Common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Agronomie* 21 : 675-682.
- Saadallah, K. Drevonb, J.J. Hajjic and Abdellya, C.** (2001b). Nodulation et croissance nodulaire chez le haricot (*Phaseolus vulgaris*) sous contrainte saline. *Agronomie* 21 : 627-634.
- Savouré, J.C.** (1980). Manipulation pratique en physiologie végétale. Masson, Paris. 258p.
- Shachtman, D. Munns, R. and White Cross, M.I.** (1991). Variation in sodium exclusion and salt tolerance in *Triticum tauschii*. *Crop Science* 31 : 992-997.
- Shannon, M.C.** (1982). Genetics of salt tolerance : new challenges. Bio saline research. A look to the future (A San Pietro Edit.) Prenum Press ; New York. 271-282.
- Sharma, S. and Kumar, S.** (1992). Effect of salinity on Na⁺, K⁺ and Cl⁻ content in different organs of chick-pea and the basis of ion expression. *Biologia plantarum* 34(3-4) : 311-317.
- Slama, F.** (1986). Effet du chlorure de sodium sur la croissance et la nutrition minérale de six espèces de plantes cultivées. *Agronomie Tropicale* 41 (1) : 21-25.
- Slama, F.** (1987). Recherche sur les causes de l'exclusion du sodium des feuilles des plantes sensibles à NaCl. *Agronomie* 7(7) : 517-522.
- Slama, F. et Bouazi, E.** (1978). Absorption et distribution interne du sodium chez le soja cultivé en milieu salé. Effet sur la production. *Agrochimica* 22(2) : 128-133.
- Sobrado, M.A.** (1999a). Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Photosynthetica* 63 : 547 - 555.
- Sobrado, M.A** (1999b). Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinity. *Trees* 13 : 125 - 130.
- Suarez, N. Sobrado, M.A. and Medina, E.** (1998). Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. *Oecologia*, 114 : 299-304.
- Tattini, M. Gucci, R., Coradeschi, M.A. Ponzio, C. and Everard, J.D.** (1995). Growth, gas exchange and ion content in *Olea europaea* plants during salinity stress and subsequent relief. *Biologia plantarum* 95 : 203-210.
- Tsoata, E. et Taffouo, V.D.** (1997). Absorption du sodium par les parties aériennes de quatre espèces de légumineuses. *Agronomie Africaine* 9 (1) : 37 - 43.
- Venkataraman, S. and Venkataraman, G.S.** (1995). Response of *Anabaena* to salt stress. Effect of exogenous

nitrogen. *National Academic Science Letters India* 18 : 165
– 166.

Wacquant, J.P. (1974). Recherche sur les propriétés
d'absorption cationique des racines. Rôle physiologique
et importance écologique. *Thèse de doctorat*, Montpellier.
155 p.

Zid, E. et Boukhris, M. (1977). Quelques aspects de
la tolérance de *Atriplex halimus* L. au chlorure de so-

dium. *Oecologia* 12 : 351-362.

Received: 03/03/2004

Accepted: 18/01/2007