

La sélection de triticales tolérants au sel

Ramdane Houchi, Alain Coudret

Des importantes surfaces des terres du globe sont naturellement salées, ou subissent une salinisation secondaire, du fait du recours intense à l'irrigation avec des eaux riches en sels, sous climats chauds et atmosphères évaporantes (tableau 1) ; ceci constitue une menace sérieuse pour le développement agricole de nombreux pays [1].

Des études de biologie et d'écophysiologie des halophytes [2], ainsi que des recherches de solutions d'aménagements des sols salés ont été menées [3, 4] parallèlement à l'amélioration de la connaissance des mécanismes de résistance aux sels surtout au cours des années 1950-1980. La décennie 80 a été marquée par des investigations sur l'amélioration génétique des plantes cultivées tolérantes au sel [5, 6] ; les physiologistes se sont attachés à identifier les caractères biochimiques, biophysiques et physiologiques pouvant servir de base à la mise au point de tests de sélection pour la tolérance au sel [1, 7, 8].

Évaluation de la résistance des plantes à la salinité

Devant la complexité des interactions plante-milieu, il est nécessaire de définir

R. Houchi : Institut d'agronomie de Tizi-Ouzou, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie.

A. Coudret : Laboratoire de physiologie et génétique végétales, Université de Clermont-Ferrand II, 4, rue Ledru, 63038 Clermont-Ferrand, France.

Tirés à part : A. Coudret

Tableau 1

Superficie des terres salées dans le monde (d'après Epstein [3])

	Superficie (millions d'ha)
Terres salées (sans les déserts et zones arides)	400
Zones arides et semi-arides	2 400
Périmètres irrigués par les eaux salées	77

Surface area of salinated land worldwide

avec un maximum de précision les conditions du milieu et les paramètres servant à la quantification de la résistance. La salinité du milieu peut être caractérisée par des mesures de conductivité électrique ou de pourcentage en sel ; la nature et la concentration (en mol/l) du (ou des) sel(s) peuvent être précisées par les proportions relatives en divers ions (Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , HCO_3^- , SO_4^{4-} , etc.) et dans certains sols sodiques et alcalins par le pourcentage de sodium échangeable et le pH. Un échantillonnage rigoureux permet d'obtenir une image de la variabilité de la salinité le long des profils du sol et selon les parcelles ; sa variation temporelle peut aussi être suivie au cours d'une culture [3, 6, 9]. La résistance des plantes est quant à elle évaluée par les réductions de germination, de production de biomasse, de rendement ou de superficie foliaire. La prise en considération de la salinité maximale tolérée par les espèces ou les variétés et de la réduction de croissance, par unité d'élévation de la salinité au-delà de ce seuil, permet de dresser des échelles de tolérance au sel [6].

Tolérance du triticales à la salinité

Cette céréale présente un intérêt agronomique en zones semi-arides et/ou salées. D'un point de vue botanique, les triticales constituent un nouveau genre : *X Triticosecale* Wittmack. Ce nom, proposé en 1899, s'appliquait aux premiers hybrides blé x seigle [10]. Il comprend un complexe d'espèces polyploïdes avec des caryotypes à $2n = 28$, 42 ou 56 chromosomes. La quasi-totalité des variétés actuellement cultivées sont hexaploïdes ($2n = 42$) et sont à autogamie prépondérante. Le triticales est essentiellement destiné à l'alimentation animale, du fait de sa richesse en protéines et en certains acides aminés (lysine, méthionine) ; sa farine, en mélange avec celle du blé, présente des qualités de panification appréciables et peut être utilisée dans l'alimentation humaine. Les cultures de triticales se sont étendues dans le monde grâce aux

Summary

Use of physiological criteria for breeding salt-tolerant triticales

R. Houchi, A. Coudret

Initial soil salinity levels and secondary salinisation are serious setbacks to agricultural development (table 1). Breeding for high-salt-tolerant crops, associated with draining off and soil fertilisation, might allow plants to grow on salinated soils. Understanding the mechanisms of plant's physiological adaptations to salt could be the key to establishing with physiological criteria of salt tolerance should be used in plant breeding programmes. Because of the salinity problems encountered in many countries limiting their growth, we have concentrated on cereals.

The main physiological criteria are:

- cell permeability, measured by the conductivity of cell exudates;
- water efficiency, measured by $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ method, or by the ratio of assimilated carbon over quantity of water needed for the fixation;
- protection of the photosynthesis system, measured by the fluorescence technique;
- ionic transport and regulation;
- production of biochemical markers as proline or distinctive proteins which can be studied by electrophoresis;
- plant's osmotic adjustment capacity.

Emphasis is laid on the last three criteria.

Cahiers Agricultures 1994 ; 3 : 227-30.

progrès réalisés par différentes équipes travaillant dans des contextes climatiques et pédologiques divers [11-13]. Les recherches actuelles sur le triticale concernent l'amélioration de la productivité, des résistances aux adversités et aux maladies, de la qualité de la récolte, par exploitation de la variabilité génétique existant dans les espèces progénitrices. L'étude des potentialités génétiques des triticales pour la résistance à diverses contraintes du milieu, comme l'acidité et le froid en zones montagneuses et d'altitude, ou la sécheresse et la salinité en zones semi-arides et arides, est en cours. Le triticale est considéré comme moyennement résistant au sel et se rangerait dans la même classe que le blé, le sorgho ou le seigle qui présentent une mortalité de 50 % pour une salinité du milieu de 8 à 16 mS/cm (mesure par électroconductivité en Siemens), soit l'équivalent de 0,5 - 1,0 % de sel [9]. En fait, la résistance au sel du triticale dépend des variétés testées : le triticale Armadillo est plus résistant que les blés Arz et Florence Aurore [12], tandis que le triticale GTL 176 l'est plus que les blés Chinese Spring et Cappelle Desprez [14]. Certains de ces triticales, sélectionnés par le CIMMYT,

s'avèrent plus résistants que l'orge, espèce considérée comme résistante au sel [15]. Ces différences variétales chez le triticale ont été constatées au stade germination [16] et au stade tallage [12], mais pas pour la suite du cycle, particulièrement au niveau du rendement ; ceci est dû, d'après Waizel [2] à des compensations entre les diverses composantes du rendement lors du développement.

À des fins de sélection variétale pour la résistance aux sels, et afin de faciliter les criblages permettant des créations variétales, il apparaît souhaitable de définir des marqueurs et des tests physiologiques précis et fiables.

Critères physiologiques de sélection variétale pour la résistance au sel

La variabilité intraspécifique parmi les plantes cultivées, en ce qui concerne la

résistance au sel [5, 6], peut être mise en évidence par l'application de tests physiologiques rapides (à un stade précoce) en utilisant des techniques simples applicables à de larges collections de plantes [7, 17]. Divers caractères biochimiques, biophysiques et physiologiques typiques de la résistance au sel ont été proposés [1, 7, 8, 12, 14, 18, 19]. Les principaux caractères physiologiques de la résistance au sel sont :

- la perméabilité cellulaire qui peut être évaluée par la conductivité des exsudats cellulaires [20] et par les modifications de la composition lipidique des membranes [21] ;

- des marqueurs biochimiques tels que la proline, ou des protéines particulières qui peuvent être mises en évidence par électrophorèse [22] ;

- les transports ioniques et leur régulation [23] ;

- la capacité d'ajustement osmotique des organes [7, 18] ;

- l'efficacité de l'utilisation de l'eau, mesurée par la technique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ [24], ou évaluée par la mesure du rapport carbone fixé/quantité d'eau nécessaire à cette fixation ;

- la protection du système photosynthétique, qui peut être mesurée par la technique de fluorescence [8].

Lorsque l'on veut utiliser ces marqueurs physiologiques dans un schéma de sélection faisant appel à l'hybridation interspécifique, il apparaît nécessaire, après évaluation de la variabilité observée au niveau de chaque espèce parentale, de comparer celle-ci à celle obtenue dans les produits d'hybridation. Ceci n'exclut pas, bien entendu, comme lors des croisements intraspécifiques, une évaluation de la variabilité des résultats liée aux méthodes employées par rapport à la variation induite par l'application de sel. Trois marqueurs physiologiques nous paraissent particulièrement intéressants à retenir.

Exclusion foliaire du Na^+ et sélectivité K^+/Na^+

Chez de nombreuses espèces des genres *Triticum*, *Triticosecale*, *Secale*, *Aegilops*, l'exclusion foliaire du Na^+ due à la limitation de sa translocation des racines vers les parties aériennes, et la sélectivité K^+/Na^+ des feuilles apparaissent comme des mécanismes de tolérance au sel et constituent d'excellents critères de sélection variétale [7, 14, 19].

Accumulation de proline

La teneur foliaire en proline augmente en conditions de sécheresse [25] et de salinité [8]. Le métabolisme de la proline en conditions de déficit hydrique a été étudié par Hanson et Hitz [26]. En conditions salines, l'accumulation de proline est souvent liée à celle des ions Na^+ et K^+ [18]. Son rôle osmotique et protecteur des voies métaboliques vis-à-vis des effets inhibiteurs des ions (tels que Na^+ , Cl^-) au niveau du cytoplasme a été discuté [27]. L'utilisation de la proline comme critère de discrimination variétale pour la tolérance à divers stress, dont la salinité, est largement citée, mais la sélection par rapport à ce critère dépend des différences de tolérance entre les variétés étudiées [28]. Le dosage de la proline est relativement simple, mais ne devient utilisable chez les céréales qu'à partir du stade 7-8 feuilles [25].

Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est une réponse d'adaptation au déficit en eau qui induit une accumulation de solutés cellulaires et permet le maintien de la turgescence cellulaire et des processus qui en dépendent, comme ceux de la croissance, de l'ouverture des stomates, de la transpiration et de la photosynthèse [29]. Le potentiel osmotique dépend de la concentration en solutés et la capacité d'ajustement osmotique correspond aux situations où la baisse de ce potentiel est due plus à une augmentation de la quantité de solutés qu'à une déshydratation des tissus exprimée par la diminution de leur teneur en eau [29]. En conditions de salinité, l'ajustement osmotique est l'un des mécanismes d'adaptation aux contraintes hydriques du milieu chez de nombreuses halophytes et glycophytes, dont des plantes cultivées [18, 30, 31]. Cet ajustement osmotique est réalisé par prélèvement d'ions (Na^+ , Cl^- , K^+ , etc.) dans le milieu externe et par synthèse de substances organiques telles que des sucres, alcools, acides aminés et autres composés azotés comme la glycine bêtaïne. L'utilisation de la mesure de l'ajustement osmotique comme critère de sélection en conditions de sécheresse ou de déficit en eau a été proposée [32]. En conditions de déficit en eau, les variétés de blé à haute capacité d'ajustement osmotique donnent de meilleurs rendements que celles dont la capacité d'ajustement est réduite. Il a été proposé des

tests de sélection reposant sur ce caractère physiologique [32]. L'appréciation de la résistance au sel des variétés, en termes d'aptitude à l'ajustement osmotique, peut s'évaluer par la durée nécessaire à sa réalisation et par le niveau maximal de la salinité auquel les variétés peuvent ajuster leur potentiel osmotique interne par rapport à celui du milieu [6]. La résistance au sel met en jeu divers processus de régulations ioniques et osmotiques. Aussi, pour certaines espèces de céréales, la limitation des flux ioniques, tels que celui de Na^+ vers les parties aériennes, s'accompagne d'un gradient osmotique milieu-racines-feuilles à peine suffisant pour vaincre les contraintes hydriques du milieu. L'utilisation du gradient osmotique en association avec d'autres critères tels que l'exclusion foliaire du Na^+ a été envisagée dans la sélection pour la résistance au sel [7].

Conclusion

Il apparaît que, en particulier chez les triticales, des critères physiologiques peuvent être utilisés dans des schémas de sélection pour la tolérance au NaCl , s'ils sont représentatifs des fonctions physiologiques dont dépendent la croissance et le développement des plantes (ceci est le cas de la sélectivité K^+/Na^+ , de l'accumulation de proline et de l'ajustement osmotique) ; de plus, en combinant plusieurs fonctions physiologiques, il est possible d'obtenir une bonne image des potentialités d'un génotype confronté à des conditions de salinité.

Il faut toutefois au préalable déterminer très précisément :

- les conditions d'échantillonnage et de cultures, les stades de croissance, les organes étudiés (3^e ou 4^e feuille par exemple), les conditions d'environnement, les parties d'organe étudiées et la variabilité des résultats qui y est liée ;
- cette variabilité par rapport aux variations induites par le stress salin ;
- cette variabilité par rapport aux variations liées au génome.

C'est seulement lorsque ces conditions sont remplies que des critères physiologiques peuvent être utilisés dans un schéma de sélection ■

Remerciements

Ce travail a pu être effectué grâce à une bourse Aupelf-Uref attribuée à R. Houchi.

Résumé

La salinité initiale des terres et leur salinisation secondaire constituent une menace sérieuse pour le développement agricole de nombreux pays. L'amélioration de la résistance au sel des plantes cultivées permet, avec la pratique de techniques d'aménagement comme le drainage et les amendements de sols, la mise en valeur de ces terres. Dans cette perspective, la caractérisation de la résistance physiologique au sel des plantes et la compréhension des mécanismes sous-jacents en vue de mettre au point des critères de sélection paraissent importantes. L'accent est mis sur les céréales, en raison du fait que leur mise en culture est, dans de nombreux pays, limitée par des problèmes de salinité.

Références

1. Zid E, Grignon C. Les tests de sélection pour la résistance des plantes aux stress. Cas du stress salin et hydrique. In : N. Chalbi, Y. Demarly, eds. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Paris : John Libbey Eurotext/Aupelf-Uref, 1991 : 91-108.
2. Waizel Y. *Biology of halophytes*. Londres : Academic Press, 1972 ; 365 p.
3. Epstein E. Salt-tolerant crops : origins, development, and prospects of the concept. *Plant and Soil* 1985 ; 89 : 187-98.
4. Bertrand R, Keita B, N'Diaye MK. La dégradation des sols irrigués des grandes vallées sud-sahariennes. *Cahiers Agricultures* 1993 ; 2 : 318-29.
5. Epstein E, Rains DW. Advances in salt tolerance. In : Gabelman HW, Loughman BC, eds. *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. New York, 1987 : 113-25.
6. Rana RS. Breeding for salt resistance : concept and strategy. *Intern J Trop Agric* 1985 ; 3 : 236-54.
7. Wyn Jones RG, Gorham J. Use of physiological traits in breeding for salinity tolerance. In : *Drought resistance in cereals*. Oxon, UK : Wallingford CAB international, 1989 : 95-106.
8. El Mekkaoui M. *Étude des mécanismes de tolérance à la salinité chez le blé dur (Triticum durum Desf.) et l'orge (Hordeum vulgare L.) : recherches de tests précoces de sélection*. Montpellier : Thèse ENSAM, 1990 ; 193 p.
9. François LE, Donovan TJ, Maas E, Rubenthaler GL. Effect of salinity on grain yield and quality, vegetative growth, and germination of triticales. *Agron J* 1987 ; 80 : 642-7.
10. Cauderon Y. Les triticales : introduction. *CR Acad Agric Fr* 1992 ; 78 : 3-5.

11. Benbelkacem A. Le triticale. *Revue de Céréaliculture* 1989 ; 56 p.
12. Haddad S. *Étude de quelques critères de la tolérance au NaCl (sélectivité Na⁺/K⁺ ; physiologie de l'eau) et de son amélioration, à des fins de sélection variétale chez le triticale (X Triticosecale Wittmack), var. Clercal et Beagle*. Thèse de doctorat, Université Clermont-Ferrand, 1990 ; 195 p.
13. Bernard M, Jestin L, Bernard S, Gay G, Bonhomme H. Le triticale en France : historique, évolution et perspectives. *CR Acad Agric Fr* 1992 ; 78 : 23-36.
14. Wyn Jones RG, Gorham J, Donnel E. Organic and inorganic solute contents as selection criteria for salt tolerance in the triticeae. In : Staples MC, Toeniessen GH, eds. *Salinity tolerance in plants, strategies for crop improvement*. New York : Wiley and Sons, 1984 : 189-203.
15. Touraine B, Amar M. Comparison of salt tolerance in triticale and barley. *Agronomie* 1985 ; 5 : 391-5.
16. Norlyn JD, Epstein E. Variability in salt tolerance of four triticale lines at germination and emergence. *Crop Sci* 1984 ; 24 : 1090-2.
17. Monneveux P. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver ? In : N. Chalbi, Y. Demarly, eds. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Paris : John Libbey Eurotext/Aupelf-Uref, 1991 : 165-86.
18. Weiberg R. Solute adjustments in leaves of two species of wheat at two different stages of growth in response to salinity. *Physiol Plant* 1987 ; 70 : 381-8.
19. Gorham J. Salt tolerance in the triticeae : ion discrimination in rye and triticale. *J Exp Bot* 1990 ; 226 : 609-14.
20. Withlow TH, Bassuk NL, Ranney TG, Reichert DL. An improved method for using electrolyte leakage to assess membrane competence in plant tissue. *Plant Physiol* 1992 ; 98 : 198-205.
21. Erdel L, Stuiver BEP, Kuiper PJC. The effect of salinity on lipid composition and on activity of Ca²⁺ and Mg²⁺ stimulated ATPases in salt-sensitive and salt-tolerant *Plantago* species. *Physiol Plant* 1980 ; 49 : 315-9.
22. Gulick PJ, Dvorak J. Coordinate gene response to salt stress in *Lophopyrum elongatum*. *Plant Physiol* 1992 ; 100 : 1384-92.
23. Huang CX, Van Steveninck RFM. Maintenance of low Cl⁻ concentrations in mesophyll cells of leaf blades of barley seedlings exposed to salt stress. *Plant Physiol* 1989 ; 90 : 1440-3.
24. Turner NC, Nicholas ME, Hubick KT, Farquar CD. Evaluation of traits for the improvement of water use efficiency and harvest index. In : *Drought resistance in cereals*. Oxon, UK : Wallingford CAB International, 1989 : 176-89.
25. Palfi-Deim G, Gulyas S, Cseuz L. Demonstration of the extent of drought resistance in winter wheat varieties, and study of the proline accumulation ability of 25 cultivated species. *Acta Biol Szeged* 1989 ; 35 : 81-9.
26. Hanson AD, Hitz WD. Metabolic responses of mesophytes to water deficits. *Ann Rev Plant Physiol* 1982 ; 33 : 163-203.
27. Wyn Jones RG. An assessment of quaternary ammonium and related compounds as osmotic effectors in crop plants. In : Rains DW, Valentine RC, Hollaender A, eds. *Genetic engineering of osmoregulation. Impact on plant productivity for food, chemicals, and energy*. Londres : Butterworth Press, 1980 : 155-70.
28. Quarrie SA. Genotypic differences in leaf water potential, abscissic acid and proline concentrations in spring wheat during drought stress. *Ann Bot* 1980 ; 46 : 383-4.
29. Morgan JM. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol* 1984 ; 35 : 299-319.
30. Kingsbury RW, Epstein E. Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. *Plant Physiol* 1984 ; 74 : 417-23.
31. Yang YW, Newton RG, Miller FR. Salinity tolerance in *Sorghum* l. Whole plant response to sodium chloride in *Sorghum bicolor* and *Sorghum halepense*. *Crop Sci* 1990 ; 30 : 755-81.
32. Morgan JM. Osmoregulation as a selection criteria for drought tolerance in wheat. *Aust J Agric Res* 1983 ; 34 : 607-14.