

La photosynthèse du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) en présence de contrainte hydrique et saline

L. Radhouane

Chargé de Recherches au laboratoire Biotechnologie et Physiologie végétale, Institut National de la Recherche Agronomique de Tunis (INRAT), Avenue Hédi Karray – Ariana, 2049 Tunisie, e-mail : radhouane.leila@iresa.agrinet.tn

Résumé : La surexploitation et le gaspillage de nos ressources en eau, en particulier dans le domaine agricole, privent d'eau d'autres zones entraînant ainsi la baisse de la production agricole.

L'amélioration de l'efficacité de l'irrigation – soit l'augmentation de la production pour chaque mètre cube d'eau investi – est un objectif crucial pour l'avenir et doit donc devenir l'une des premières priorités. Que ce soit l'irrigation déficitaire ou l'usage d'eaux saumâtres, l'utilisation de ces eaux peut s'accompagner de transformations morphologiques, physiologiques et biochimiques dont l'intensité dépend de la plante.

L'influence de contraintes hydriques et salines a été étudiée sur la photosynthèse de 3 écotypes locaux de mil soumis à 3 doses de sel et à 3 niveaux d'irrigation.

Les résultats ont montré que l'efficacité photosynthétique du mil est meilleure en présence d'un léger manque d'eau ou en présence d'une salinité modérée et que seule une sécheresse sévère ou un excès d'eau sont contraignants pour la photosynthèse de cette plante. Également, la photosynthèse a présenté une variabilité selon les écotypes utilisés.

Mots- clés : écotipe, mil, photosynthèse, irrigation déficitaire, eau saline

Introduction

L'eau et la sécurité alimentaire sont étroitement associées. En effet, près de 800 millions de personnes souffrent de la faim dans le monde et une grande partie d'entre elles vivent dans des régions qui manquent d'eau (FAO, 2002).

D'ailleurs, plusieurs pays voient déjà leurs ressources en eau se raréfier considérablement et que de nombreux autres connaissent de graves pénuries dans

certaines de leurs régions. Le nombre de régions qui dans le monde souffrent d'une pénurie d'eau douce ne cesse d'augmenter et les usagers se disputent de plus en plus l'accès à l'eau.

A l'heure actuelle, environ 3 600 km³ d'eau douce sont prélevés pour la consommation humaine. 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 pour cent des prélèvements mondiaux lui sont imputables. Or, une grande partie des ressources mondiales en eau est imprudemment gaspillée. En effet, l'utilisation des ressources en eau douce laisse beaucoup à désirer, en particulier dans le domaine agricole. Dans certaines régions, ces ressources sont surexploitées. Ailleurs, c'est le gaspillage qui prive d'eau d'autres zones, entraînant ainsi la baisse de la production agricole.

La surexploitation de nos ressources en eau limitées est exacerbée par le gaspillage qui se produit à presque tous les stades où l'homme intervient dans le cycle naturel de l'eau. L'irrigation est notoirement gaspilleuse: l'eau est gaspillée à presque toutes les étapes du cycle, par les fuites des canaux utilisés pour transporter l'eau d'irrigation, sur les terres non cultivées qui reçoivent inutilement d'importants volumes d'eau et au niveau des cultures pour lesquelles l'apport d'eau dépasse leurs besoins.

A cela s'ajoute le fait que des sources non classiques doivent être exploitées quand l'approvisionnement normal en eau se tarit: on peut avoir à utiliser les eaux saumâtres et les effluents d'eaux d'égout pour l'irrigation, avec les risques que cela peut entraîner pour la santé humaine si leur emploi est mal géré.

L'amélioration de l'efficacité de l'irrigation – soit l'augmentation de la production pour chaque mètre cube d'eau investi – est un objectif crucial pour l'avenir et doit donc devenir l'une des premières priorités. Il s'agit de produire plus avec moins d'eau. Ainsi, la valeur de l'eau réside à la fois dans les aliments qu'elle permet de produire et dans les revenus qu'elle peut générer.

La Tunisie, est parmi les pays menacés par le problème de manque d'eau (surtout les eaux de qualité). Face à ce problème, celle-ci est obligée de les économiser 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. Or, l'application d'une irrigation déficitaire ou l'usage d'eau saumâtre, peut s'accompagner de transformations morphologiques (Baldy, 1973, Garg *et al.*, 2002) et physiologiques (Monneveux, 1997) et peut induire des changements dans le métabolisme biochimique de la plante (Zhang *et al.*, 1999). De plus, la tolérance aux divers stress dépend des espèces, des variétés et même des écotypes (Ullaha *et al.*, 2008 ; Li *et al.*, 2008).

Parmi, les processus physiologiques touchés par les contraintes abiotiques, nous citons la photosynthèse. Cette photosynthèse, responsable de la transformation du CO₂ atmosphérique en matière organique est sous le contrôle de facteurs biotiques et abiotiques. (Farquhar *et al.*, 1989). En effet, le manque d'eau et la salinité sont des facteurs limitants de la conductance stomatique et par suite de la capacité photosynthétique (Greenway et Munns, 1980 ; Cornic *et al.*, Briantais, 1991 ; Tezara *et al.*, 1999 ; Lawler, 1995).

La diminution de la photosynthèse suite à un déficit hydrique ou salin est due à la fois à une limitation stomatique et non stomatique (Werner et Stelzer, 1990 ; Parida *et al.*, 2003 ; Flexas *et al.*, 2004; Ennahli et Earl, 2005).

La contrainte hydrique peut affecter une ou plusieurs étapes du processus photosynthétique : la diffusion de CO₂ à travers les stomates et dans les espaces intercellulaires, le transport d'électrons, les photophosphorylations et les réactions de carboxylation proprement dite. (Brestic *et al.*, 1995 ; Massacci *et al.*, 1996).

La réduction de la photosynthèse par NaCl est l'une des causes majeures de la réduction de la croissance et de la productivité végétale (Ball *et al.*, 1987 ; Wang *et al.*, 1997). Ceci peut résulter des effets inhibiteurs directs du sel sur les réactions biochimiques de la photosynthèse (Ziska *et al.*, 1990 ; Jeschke *et al.*, 1992) ou aux restrictions stomatiques de l'apport du CO₂ à la feuille par induction de la fermeture des stomates (Kingsbury *et al.*, 1984 ; Kyparassis *et al.*, 1995).

Chez les glycophytes (Downton et Milhouse, 1985), comme les halophytes (Schöppel-Meier et Kaiser, 1988), l'accumulation de Na⁺ et Cl⁻ ne perturbe la photosynthèse que sous des conditions extrêmes où l'influx de NaCl excède la capacité de la cellule à compartimenter les ions toxiques dans la vacuole.

Le mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.), graminée en C₄, est une plante estivale cultivée en irriguée en Tunisie. La culture du mil est essentiellement pratiquée au sud du pays ; où les eaux de bonne qualité se font rares et le recours aux eaux saumâtres est d'usage courant (Radhouane *et al.*, 2001 ; Radhouane et Mallouli, 2007).

La réponse physiologique de cette plante vis-à-vis des contraintes hydriques et salines n'a pas fait l'objet de travaux, particulièrement dans les conditions méditerranéennes.

Dans l'objectif de mieux connaître la capacité photosynthétique de cette plante en présences de contraintes et de sélectionner les écotypes les plus tolérants au manque d'eau et/ou à la salinité, nous avons entamé une série d'essais agronomiques et physiologiques sur trois populations locales de mil afin de rationaliser la demande en eau et d'optimiser l'efficacité de son utilisation.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Le matériel végétal est composé de 3 écotypes collectés à travers le territoire tunisien :

- EC : mil collecté à Echaba (Mahdia: latitude 35° 30', longitude 11° 04'). C'est un écotype moyen qui présente à la fois, les caractéristiques des écotypes à cycle long (tige longue) et celles des écotypes à cycle court (chandelles peu productives et peu vigoureuses). Il est semi précoce et moyennement productif.

- HG : écotype collecté au Cap Bon (Hammam Laghzaz : 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.

- ZZ : écotype collecté à Zarzis (latitude 33° 30', longitude 11° 07') présentant une longue tige et des chandelles fines à structure lâche. Son cycle est assez long et il est productif.

Protocole expérimental

Les semis ont été réalisés le 23 Mai 2002 à la station expérimental de l'INRA de Tunis (altitude:10 m ; Latitude: 36°51' ; Longitude : 10° 11') sur un sol d'apport alluvial.

Le climat est de type semi-aride à hiver doux.

Le dispositif expérimental adopté est un split plot avec comme facteur principal les 3 écotypes de mil et comme facteur secondaire les 3 traitements hydriques ou salins

La densité de semis est de 200.000 plants / ha. Après démariage, la densité devient de 10 plantes au m².

Chaque répétition est subdivisée en 3 parcelles élémentaires de 4 m² de superficie. Chaque carré (correspondant à un écotype) est formé de 4 lignes de 2 m de longueur. Les lignes sont espacées de 33 cm et sur la ligne, 2 plants sont distants de 30 cm.

Les traitements sont espacés de 3 m et sont entourés dans toutes les directions de lignes de bordure.

L'eau d'irrigation est celle courante titrant 1g/l de NaCl. Elle est délivrée aux parcelles par submersion.

En adoptant les valeurs de l'évaporation de référence mesurées à la station de Tunis au niveau des cases lysimétriques (De Villèle, 1965) et celles des coefficients

cultureux déterminés selon la méthode de la FAO (FAO, 1998), nous avons estimé les besoins théoriques en eau (ETM) du mil à 580 mm (100%).

La fréquence d'irrigation étant la même : 10 jours au début de la culture et 1 fois par semaine dès le début de l'épiaison. Les doses ont été distribuées comme suit : (2 fois 27 mm au début puis 7 fois 75 mm d'eau). Les traitements ont été démarrés au stade 4 feuilles.

Les traitements appliqués sont :

T₀ : témoin irrigué à 100% ETM

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

L'étude de la photosynthèse (P) a été réalisée en plein champ, sur la face inférieure des feuilles drapeaux en pleine expansion au stade épiaison, à raison de 4 répétitions par écotype et par traitement.

Le principe de fonctionnement du dispositif de mesure des échanges gazeux repose sur la mesure différentielle du contenu de CO₂ et de la vapeur d'eau entre l'entrée et la sortie d'une chambre d'assimilation.

Une description détaillée de l'installation a été faite par (Huygens et Vandecasteele, 1992).

Les mesures de la photosynthèse (P) sont celles correspondant à des fractions molaires de 350 µmol/mol de CO₂ dans l'atmosphère.

Etude statistique

L'analyse de la variance a été faite suivant le programme STATIT-ITCF, chaque donnée constitue la moyenne d'au moins 10 mesures.

Pour la comparaison des moyennes, nous avons utilisé le test de Newman-Keuls au seuil de 5%.

Résultats

Photosynthèse et stress hydrique

Les valeurs de la photosynthèse mesurées sont en moyenne de 28 µmol/m²/s. La mesure de la capacité photosynthétique en plein champ, a révélé l'existence

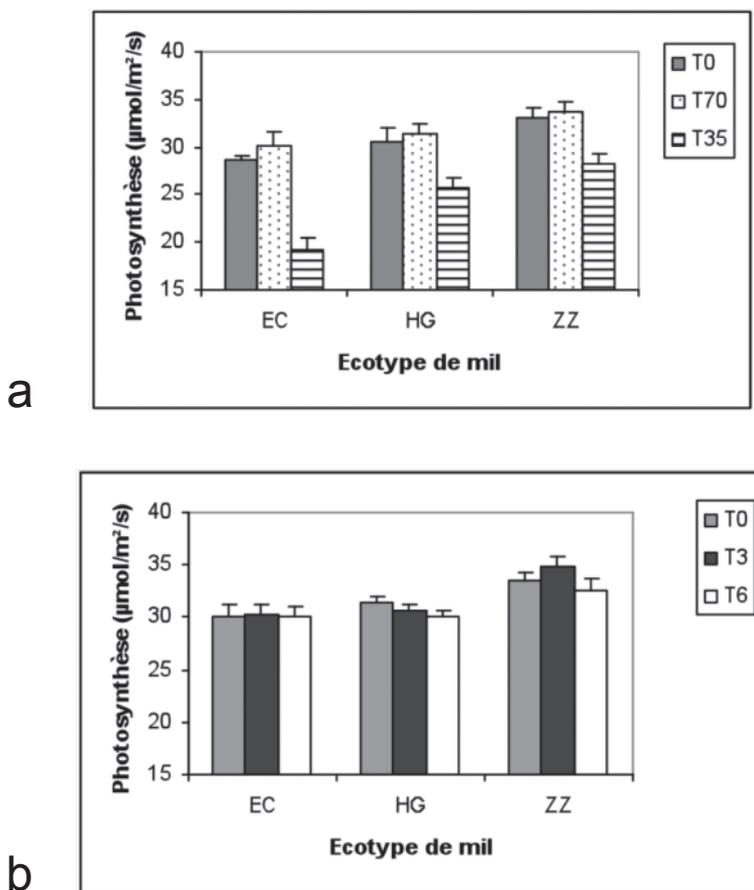


Figure 1 - Evolution de la photosynthèse de 3 écotypes de mil en fonction des traitements et des écotypes (a. traitements hydriques ; b. traitements salins)

d'un effet génotypique important. C'est l'écotype ZZ qui présente la capacité photosynthétique intrinsèque la plus importante. Il est suivi de HG, puis de EC.

La contrainte hydrique modérée a améliorée en moyenne le taux de photosynthèse de tous les écotypes d'environ 7%; celle sévère, en revanche, a réduit ce taux de 37%.

La figure 1a montre également que les écotypes les plus touchés par le stress sévère sont EC suivi de HG avec des baisses du taux de photosynthèse respectivement de 33% et 15%.

Photosynthèse et stress salin

L'application d'une eau légèrement saumâtre (T_3) a agi différemment sur les écotypes de mil (fig.1 b). Ainsi, la photosynthèse de l'écotype ZZ est améliorée en présence du traitement T_3 ; alors que celle de HG est légèrement diminuée. A l'inverse de ces 2 écotypes, la capacité photosynthétique de EC ne semble pas touchée, ni par la salinité modérée, ni par celle sévère.

Face à une salinité de 7g/l, l'assimilation photosynthétique diminue légèrement chez ZZ et HG.

Discussion

Variation de la photosynthèse sous stress hydrique

Les taux de photosynthèse mesurés lors de nos essais (tout écotype et tout traitement confondu) tournent au tour de $28 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Cette valeur est similaire à celle trouvée par de nombreux auteurs sur des plantes à métabolisme C_4 (Sashidhar *et al.*, 1986 ; Dias Da Silva Jr. *et al.*, 1990 ; Saneoka *et al.*, 1995 ; Xu et Kirkham, 2003).

Face au déficit hydrique, l'activité photosynthétique est quantitativement différente selon les plantes et les conditions de cultures durant la croissance (Pochinok, 1966). En effet, sous stress modéré, le taux de photosynthèse enregistré une légère amélioration (7%) du taux de photosynthèse pour l'ensemble des écotypes de mil. Un tel résultat a été signalé par (Souchon, 1972 ; Souza *et al.*, 2004 ; Laouar, 1973 ; Laouar, 1977). Ce dernier auteur a trouvé que lorsque les feuilles sont à leur maximum de saturation, l'activité photosynthétique n'est pas maximale mais de l'ordre de 80% environ ; il en conclut qu'une légère sécheresse conduit à un meilleur équilibre ionique qui serait avantageux pour la photosynthèse.

Les travaux de (Havaux, 1992 ; Lu et Zhang, 1998 ; Shangguan *et al.*, 2000) ont montré que le stress hydrique modéré a peu d'effet sur l'efficacité photochimique du PSII et qu'il faudrait une déshydratation foliaire très prononcée (CRE < 45 %) pour observer une diminution significative de la photosynthèse maximale. D'ailleurs, Socias et Medranos 1994, ont noté que lorsque le manque d'eau est léger, la réponse photosynthétique des plantes montre des caractéristiques particulières permettant une augmentation significative de l'efficacité photosynthétique. En revanche, la culture du mil en condition difficile d'alimentation en eau, conduit à une diminution de la capacité maximale de

photosynthèse d'environ 37%. Dans ce contexte, (Ashraf *et al.*, 2001 ; Golombek, 2003) ont trouvé la même réduction photosynthétique chez des lignées de mil soumises à un stress hydrique sévère. Slatyer 1973, a attribuée cette baisse entièrement à l'effet de la fermeture des stomates sur l'approvisionnement en CO₂, aucun effet direct de la déshydratation sur l'appareil photosynthétique lui-même n'a pu être décelé. Par contre, ce comportement semble être le résultat d'un changement de la résistance stomatique et/ou mésophyllienne à la diffusion du CO₂ (Cornic *et al.*, 1989). Au contraire, (Boyer et Westgate, 2004) attribuent la diminution de la capacité photosynthétique à une accumulation d'ABA provoquant une fermeture stomatique. A l'opposé de ces auteurs, (Du *et al.*, 1998) ont remarqué que sous stress hydrique modéré, la diminution de l'activité photosynthétique est consécutive à une fermeture stomatique alors que le déficit hydrique intense modifie les réactions biochimiques et entraîne une baisse de l'activité de la PPKK.

L'efficacité photosynthétique varie avec les espèces et les variétés (Huygens et Vandecasteele, 1992 ; Raghavendra *et al.*, 2003). En effet, nous avons noté que l'écotype ZZ et dans un second plan HG, possèdent de meilleurs taux photosynthétiques ; alors que la capacité photosynthétique la plus faible est détenue par EC.

De même, il a été remarqué que les réductions les plus importantes du taux de photosynthèse face à la contrainte hydrique sévère est inversement proportionnel à la capacité photosynthétique intrinsèque de l'écotype : les écotypes à faible photosynthèse subissent les baisses les plus importantes de leur capacité photosynthétiques lorsque la contrainte est sévère.

La capacité de maintenir une photosynthèse appréciable en cas de stress hydrique, apparaît comme une composante majeure de la tolérance au stress (O'Toole et Turner, 1984 ; Turner, 1986). Elle serait liée à l'aptitude de la plante à maintenir l'intégrité des structures photosynthétiques en particulier celle du PSII (Havaux *et al.*, 1988).

Pour (Osaki *et al.*, 1991) la recherche de rendement élevé doit passer par la recherche de variétés à forte capacité photosynthétique alors que pour (Khanrachopra, 2003) ; la forte assimilation photosynthétique n'explique pas à elle seule l'augmentation de rendement.

Variation de la photosynthèse sous stress salin

Le recours à des eaux légèrement chargées en sel (Γ_3) pour l'irrigation du mil n'a pas eu d'effet dépressif sur la capacité photosynthétique des écotypes étudiés.

Un tel résultat a été signalé par Cramer *et al.* 1994, qui ont remarqué que la réduction de la croissance est beaucoup plus importante que celle de la photosynthèse pour un traitement salin modéré. Même, une légère stimulation photosynthétique a été signalée pour les stress salins modérés (Rawat et Benerjee, 1998 ; Folkard *et al.*, 2000 ; Naido *et al.*, 1995 ; Kurban *et al.*, 1999 ; Parida *et al.*, 2004). La présence d'un minimum de Na⁺ dans le milieu de culture pour les plantes du type C₄ est très recherchée (Brownell et Crossland, 1972), ce qui explique peut être cette amélioration enregistrée.

Des auteurs (Kingsbury *et al.*, 1984 ; Kyparassis *et al.*, 1995) ont montré qu'à des niveaux modérés de stress salin, l'activité photochimique est insensible au sel. Egalement, (Parida *et al.*, 2003) ont démontré que l'activité du PSII est améliorée par un apport modéré en sel.

L'altération de la capacité photosynthétique et des processus primaires de la photosynthèse s'observent uniquement aux doses élevées de NaCl (Larcher *et al.*, 1990 ; Parida et Das, 2005). La réduction de la photosynthèse dépend de deux aspects de la salinisation, la concentration et la composition ionique de la solution saline. En effet, une forte concentration en sel réduit l'eau disponible à la plante, et crée un stress osmotique qui rend le transport électronique photosynthétique inactif (Allakhverdiev *et al.*, 2000). De même, l'augmentation du potentiel osmotique par la salinité entraîne la fuite de Na⁺ du cytosol, ce qui inactive à la fois le transport d'électrons pour la photosynthèse et la respiration (Papageorgiou *et al.*, 1998). La réduction de l'assimilation photosynthétique par une forte salure a été signalée par (Netondo *et al.*, 2004b ; Bouraïma *et al.*, 1986).

Dans nos essais, lorsque la charge en sel atteint 7g/l (T₆), le taux de photosynthèse est diminué de 6.5% pour tous les écotypes. Cette baisse serait due à des perturbations du contenu enzymatique des tissus végétaux sous l'effet de NaCl (Greenway et Osmond, 1972); or les deux enzymes fortement impliquées dans le métabolisme carboné des plantes en C₄ sont la PEPC (phosphoénolpyruvate carboxylase) et la NADP-EM (enzyme malique à NADP), et donc toute modification de l'une ou de l'autre sous stress salin, influence positivement ou négativement la photosynthèse (Hatch, 1969 ; Miginiac-Maslow *et al.*, 1983 ; Vidal et Godal, 1983).

D'ailleurs, l'augmentation de l'activité de la PEPC par une concentration en sel de 75 mM est une manifestation de la réponse des plantes au choc salin et laisse supposer l'existence in situ d'une protection de la PEPC vis-à-vis des ions Na⁺ et Cl⁻ (Bouraïma *et al.*, 1986). De plus, cette augmentation des activités enzymatiques laisse supposer que les mécanismes mis en jeu par le mil, en réponse au choc salin, dépendent plus de la capacité des plantes à compartimenter Na⁺ voir Cl⁻ que de

l'adaptabilité des systèmes enzymatiques (Greenway et Munns, 1980).

De plus, les performances photosynthétiques génétiques des écotypes autochtones de mil ne sont pas semblables. C'est ainsi que l'écotype ZZ se distingue par une capacité photosynthétique intrinsèque supérieure aux autres écotypes.

L'existence d'une spécificité photosynthétique propre a été signalée par (Bouraïma *et al.*, 1986) sur le mil. Ce dernier auteur a également montré que le «Droô Zarzis» serait plus tolérant au sel et a attribué cette tolérance à une production activée de CO₂ à partir du malate dans les cellules de la gaine tandis que la sensibilité au sel de certains écotypes serait liée à un ralentissement de la décarboxylation du malate dans les gaines.

Comparaison

Pour le mil, c'est surtout le manque d'eau qui conduit plus qu'une salinité sévère, à une diminution de la capacité photosynthétique. En effet, le taux de réduction est de 37% dans le cas d'une déshydratation poussée, et seulement de 6.5% lors de l'application d'une eau fortement chargée en sel. En revanche, une salinité modérée a amélioré la photosynthèse dans le même sens qu'une légère contrainte hydrique. A ce propos, (Shalhevet, 1994) a signalé que la salinité et le stress hydrique n'ont pas le même effet quantitatif dans le sens que l'augmentation d'une unité MPa sous stress hydrique n'a pas le même effet que celle d'une unité sous stress salin. En principe, unité par unité, le stress hydrique réduit plus la photosynthèse et les autres paramètres physiologiques et biochimiques que le stress salin.

Conclusion

La photosynthèse du mil est importante et est caractéristique des plantes à métabolisme C₄. L'efficacité photosynthétique de cette plante est meilleure en présence d'un léger manque d'eau ou en présence d'une salinité modérée et que seule une sécheresse sévère ou un excès d'eau sont contraignants pour la photosynthèse du mil.

Le comportement de cette espèce face à des conditions contraignantes constitue un exemple de réponse adaptative à la sécheresse et à la salinité modérée. En effet, il semble que les contraintes hydriques modérées (sécheresse ou salinité) confèrent au mil, une résistance plus grande puisqu'il parvient à épargner l'intégrité de ses structures photosynthétiques.

Cette capacité de maintenir une photosynthèse appréciable en cas de stress hydrique, apparaît comme une composante majeure de la tolérance au stress et serait très recherchée si elle est corrélée aux rendements élevés.

De ce fait, l'irrigation déficitaire ou l'usage des eaux salines constituent des alternatives très intéressantes du point de vue agronomique, à condition de connaître à priori les possibilités adaptatives et d'accommodation de chaque écotype aussi bien aux contraintes hydriques qu'à la salinité de l'eau apportée.

Références bibliographiques

- Allakhverdiev S.I., Nishiyama Y., Suzuki I., Tasaka Y., Sakamoto A., Murata N., 2000. *Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of Synechocystis to salt stress*. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, (96) p. 5862-5867.
- Ashraf M., Shabaz M., Mahmood S., Rasul E., 2001. *Relationship between growth and photosynthetic characteristics in pearl millet (Pennisetum glaucum) under limited water deficit conditions with enhanced nitrogen supplies*. Belgian Journal of Botany, 134(2) p.131-144.
- Baldy C.H., 1973. *Sur l'énergie active en photosynthèse. Son utilisation par des graminées en cours de leur développement*. Ann. Agro., 24(1): 1-31.
- Ball M.C., Chow W.S., Anderson J.M., 1987. *Salinity induced potassium deficiency causes loss of fonctionnal photosystem II in leaves of the grey mangrove, Avicennia marina through depletion of atrazine-binding polypeptide*. Aust. J. Plant Physiol., (14) p. 351-361.
- Bouraïma S., Lavergne D., 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) p. 675-682.
- Boyer J.S., Westgate M.E., 2004. *Grain yields with limited water*. J. Exp. Bot., (55) p. 2385-2394.
- Brestic M., Cornic G., Fryer, M.J., Baker N.R., 1995. *Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress*. Planta, (196) p. 450-457.
- Brownell P.F., Crossland C.J., 1972. *The requirement for sodium as a micronutrient by species having the C₄ dicarboxylic photosynthetic pathway*. Plant Physiol., (49) p. 794-797.
- Cornic G., Le Gaouellec J.L., Briantais J.M., Hodges M., 1989. *Effect of dehydration and night light on photosynthesis of two C₃ plants (Phaseolus vulgaris L. and Elastostema repens (Lour) Hall f.)*. Planta, (177) p.84-90.

- Cornic G., Briantais J.M., 1991. *Water stress and photosynthesis*. Planta, (183) p.178-184.
- Cramer G.R., Alberico G.J., Schmidt C., 1994. *Leaf expansion limits dry matter accumulation of salt-stressed Maize*. Aust. J. Plant. Physiol., (21) p. 663-674.
- De Villèle O., 1965. *Cinq années d'expérience sur les besoins en eau des cultures*. Document Technique. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie, (11), 54 pp.
- Dias Da Silva Jr. C., Nunes De Pinho J.L., Laffray D., Louguet P., 1990. *Effets d'une contrainte hydrique contrôlée sur divers paramètres hydriques et physiologiques de cultivars de mil et de sorgho sensibles et résistants à la sécheresse*. Rev. Rés. Amélior. Agr. Milieu Aride, (2) p.79-92.
- Downton W.J.S. et Milhouse J., 1985. *Chlorophyll fluorescence and water relations of salt-stressed plants*. Plant Sci. Lett., 37: 205-212.
- Du Y.C., Nose A., Wasano K., Ushida Y., 1998. *Responses to water stress of enzyme activities and metabolite levels in relation to sucrose and starch synthesis, the Calvin cycle and the C₄ pathway in Sugarcane (Saccharum sp.) leaves*. Aust. J. Plant Physiol., (25) p. 253-260.
- Ennahli S., Earl H.J., 2005. *Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress*. Crop Sci. (45) p. 2374-2382.
- FAO, 1998. *Crop evaporation. Guidelines for computing crop water requirements*. FAO irrigation and drainage. Paper n° 56. FAO. Rome.
- FAO, 2002. *Eau et Agriculture. Division de la mise en valeurs des terres et des eaux*. 28 pp.
- Farquhar G.D., Wong S.C., Evans J.R., Hubick K.T., 1989. *Photosynthesis and gas exchange. Plant under Stress*. H.G. Jones and M.B. Jones. New York, Cambridge University Press, p: 31-46.
- Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey D.T., 2004. *Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants*. Plant Biol. (6) p. 269-279.
- Folkard A., Ding-Kuhu M., Dorffling K., 2000. *Salinity increases CO₂ assimilation but reduces growth in field-grown, irrigated rice*. Plant and Soil, 218(1-2) p.1-10.
- Garg A.K., Kim J.K., Owens T.G., Ranwala A.P., Choi Y.D., Kochian L.V., Wu R.J., 2002. *Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA (99) p. 15898-15903.
- Golombek S., 2003. *Effect of drought on gas exchange and carbone metabolism in pearl millet*. In: Technological and Institutional Innovations for Sustainable Rural Development. Deutsher Tropentag, October 8-10, 2003-Göttingen. p: 339-348.
- Greenway H., Osmond C.B., 1972. *Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance*. Plant Physiol., (49) p. 256-259.

- Greenway H., Munns R., 1980. *Mechanisms of salt tolerance in non halophytes*. Annu. Rev. Plant Physiol., (31) p.149-190.
- Hatch M.D., 1969. *Light-induced changes in the content of some enzymes of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on characteristic of photosynthesis*. Phytochemistry, (8) p. 697-706.
- Havaux M., Ernez M., Lannoye R., 1988. *Correlation between heat tolerance and drought tolerance in cereals emontred by rapid chlorophyll fluorescence tests*. J. Plant Physiol.; (133) p. 555-560.
- Havaux M., 1992. *La fluorescence de la chlorophylle n vivo : quelques concepts appliqués à l'étude de la résistance de la photosynthèse aux contraintes de l'environnement*. In : Les colloques de l'INRA, n 64 : 19-29. Eds INRA, Paris. 1993.
- Huygens H., Vandecasteele P., 1992. *On-line CO₂ analysis for determination of cold tolerance in green house plants using a temperature controlled leaf chamber*. Acta Hort., (304) p.143-150.
- Jeschke W.D., Wolf O., Hartung W., 1992. *Effect of NaCl on flows and partitioning of C, N and mineral ions in whole plants of white lupin, Lupinus alba L.* J. Exp. Bot., (43) p. 777-788.
- Khanrochopra A.S., 2003. *Photosynthesis Research in the Post-Genomic. Era*. Indian J. Biochem. Biophys., 37: 351-520.
- Kingsbury R.W., Epstein E., Percy R.W., 1984. *Physiological responses to salinity in selected lines of wheat*. Plant Physiol., (74) p. 417- 423.
- Kurban, H., Saneoka H., Nehira K., Adilla R., Premachandra G.S., Fujita K., 1999. *Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant Alhagi pseudo alhagi (Breb.)*. Soil Sci. Plant Nutri., 45: 851-862.
- Kyparassis A., Ptopoulou Y., Manetas Y., 1995. *Summer survival of leaves in a soft leaved shrub (Phlomis fruticosa L. Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents*. J. Exp. Bot., (46) p. 1825-1831.
- Laouar S., 1973. *Influence des conditions hydriques du milieu extérieur sur l'économie de l'eau et les échanges gazeux du Sinapsis alba L.* Thèse de 3ème cycle. Université Paris-Sud, 91pp.
- Laouar S., 1977. *Caractéristiques écophysiologicals et aspects de l'économie de l'eau de l'olivier (Olea europea L.) et de l'oranger (Citrus sinensis L. Osbeck)*. Thèse de Doctorat d'Etat Es-Science, Université Paris VII, 247 pp.
- Larcher W., Wagner J., Thammathaworn A., 1990. *Effects of superimposed temperature stress on in vivo chlorophyll fluorescence of Vigna unguiculata under saline stress*. J. Plant. Physiol., (136) p. 92-102.
- Lawler D.W., 1995. *The effects of water deficit on photosynthesis*. In Environment and

- Plant Metabolism: Flexibility and Acclimatation. N. Smimoff Eds., Bios Scientific, Oxford, 129-160.
- Li N., Chen S., Zhou X., Li C., Shao J., Wang R., Chen E., Huttermann A.H., 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) p. 303-310.
- Lu C., Zhang J., 1998. *Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants*. Aust. J. Plant Physiol., (25) p. 883-892.
- Massacci A., Battistelli A., Loreto F., 1996. *Effect of drought stress on photosynthetic characteristics, growth and sugar accumulation of field-grown sweet sorghum*. Aust. J. Plant. Physiol., (23) p. 331-340.
- Miginiac-Maslow M., Vidal J., Bismuth E., Hoarau A., Champigny M.L., 1983. *Effet de la carence et de la réalimentation en phosphate sur l'équilibre énergétique et l'activité phosphoenolpyruvate carboxylase de jeunes plantes de blé*. Physiologie végétale, (21) p. 325-336.
- Monneveux D., 1997. *La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse: espoirs et difficultés*. Sécheresse, 8(1) p. 29-37.
- Naido G., Jahuke J., Von Willert J.R., 1995. *Gas exchange response of the C₄ grass, Sporobolus virginicus to salinity stress*. In: M.A. Khan and I.A. Ungar eds., Biology of salt tolerant plants. Dept. Bot. Univ., Karachi, Pakistan, p: 121-130.
- Netondo G.W., Onyango J.C., Beck E., 2004b. *Sorghum and salinity. II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress*. Crop Sci., 44(3) p. 806-811.
- O'Toole J.C., Turner N.C., 1984. *Comparison of some crop water statute stress measurement methods*. Crop Sci. (17) p.49 -172.
- Osaki M., Morikawa K., Yoshida H., Shinano T., Tadano T., 1991. *Productivity of high-yielding crops. I. Comparison of growth and productivity among high-yielding crops*. Soil Sci. and Plant Nutri., (37) p.331-339.
- Papageorgiou G.C., Alygisaki-Zobra A., Ladas N., Murata N., 1998. *A method to probe the cytoplasmic osmolarity and osmotic water and solute fluxes across the cell membrane of Cyanobacteria with chl a fluorescence: experiments with Synechococcus sp. PCC 7942*. Physiol. Plant., (103) p. 215-224.
- Parida A.K., Das A.B., Mittra B., 2003. *Effects on NaCl stress on the structure, pigment complex composition and photosynthetic activity of mangrove, Bruguiera parviflora chloroplasts*. Photosynthetica, (41) p.191-200.
- Parida A.K., Das A.B., Mittra B., 2004. *Effects of salt on growth, ion accumulation photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, Bruguiera parviflora*. Trees-

- Struc. Func., 18: 167-174.
- Parida, A.K., Das A.B., 2005. *Salt tolerance and salinity effects on plants: a review*. Ecotoxicology and Environmental Safety, 60: 324-349
- Pochinok K.N., 1966. *Photosynthesis and plant productivity*. Izd. Vo. An. Ukr., (50) p. 23-29.
- 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) p. 25- 40.
- 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) p. 17- 22.
- Raghavendra A.S., Prafullachandra V.S., Prasanna M., 2003. *Photosynthesis research in India: transition from yield physiology into molecular biology*. Photosynthesis Research, (76) p. 435- 450.
- Rawat J.S., Benerjee S.P., 1998. *The influence of salinity on growth, biomass production and photosynthesis of Eucalyptus camaldulensis Dehnh, and Dalbergia sissoo Roxb, seedlings*. Plant and Soil, 205(2) p.163-169.
- Saneoka H., Nagasaka C., Hahn D.T., Yang W.J., Premachandra G.S., Joly R.J., Rhodes D., 1995. *Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and containing maize lines*. Plant Physiol., (107) p. 631-638.
- Sashidhar V.R., Gurusurthy B.R., Prasad T.G., Udaya Kumar M., Seetharam A., Krishna Sastry K.S., 1986. *Genotypic variation in carbon exchange rate, functional leaf area and productivity in finger millet* (*Eleusine coracana Gaertn.*): *An approach to identify desirable plant types for higher water use efficiency under rainfed conditions*. Field Crops Research, (13) p. 133-146.
- Schröppel-Meier G. et Kaiser W., 1988. *Ion homeostasis in chloroplasts under salinity and mineral deficiency. I. Solute concentrations in leaves and chloroplasts from spinach plants under NaCl or NaNO₃ salinity*. Plant. Physiol., 87: 822-827.
- Shalhevet J., 1994. *Using water of marginal quality for crop production: major issues*. Agricultural water management, 25: 233-269.
- Shangguan Z., Shao M., Dyckmans J., 2000. *Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat*. J. Plant Physiol., 156: 46-51.
- Slatyer R.O., 1973. *Effects of short periods of water stress on leaf photosynthesis*. In: Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes du colloque d'Uppsala. Unesco. p: 271-276.
- Socias F.X., Medrano H., 1994. *Drought acclimatation in field growing subterranean clover plants*. Agronomie, (2) p. 141-148.

- Souchon C., 1972. *Caractérisation et étude éco-physiologique comparée d'écotypes stationnels de Cardamine pratensis* L. Thèse Université Paris Sud, Orsay. n° A. O. 6403. 138pp.
- Souza R.P., Machado E.C., Silva J.A.B., Lagôa A.M., Silveira J.A.G., 2004. *Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (Vigna uguiculata) during water stress and recovery*. Environmental and Experimental Botany, (51) p. 45-56.
- Tezara W., Mitchell V.J., Driscoll S.D., Lawlor D.W., 1999. *Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP*. Nature (401) p. 914-917.
- Turner N.C., 1986. *Adaptation to water deficit: a changing perspective*. Aust. J. Plant. Physiol., (13) p.175-190.
- Ullaha I., Ur-Rahman M., Ashraf M., Yusuf Zafar Y., 2008. *Genotypic variation for drought tolerance in cotton (Gossypium hirsutum L.): Leaf gas exchange and productivity*. Flora (203) p .105–115.
- Vidal J., Godal P., 1983. *Influence of light on phosphoenolpyruvate carboxylase in sorghum leaves. II. Immunochemical study*. Physiol. Plant. (57) p.124-128.
- Wang L.W., Showalter A.M., Ungar I.A., 1997. *Effect of salinity on growth; on content, and cell wall in Atriplex prostrata*. Am. J. Bot., (84) p. 1247-1255.
- Werner A., Stelzer R., 1990. *Physiological responses of the mangrove Rhizophora mangle grown in the absence and presence of NaCl*. Plant Cell Environ. (13) p. 243-255.
- Xu Q., Kirkham M.B., 2003. *Combined effect of irradiance and water regime on sorghum photosynthesis*. Photosynthetica, 41(1) p. 27-32.
- Zhang J., Nguyen H.T., Blum A., 1999. *Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants*. J. Exp. Bot., (50) p. 291-302.
- Ziska L.H., Seamann J.R., Dejoing T.M., 1990. *Salinity induced limitations of photosynthesis in Prunus salinica, a deciduous tree species*. Plant Physiol., (93) p.864-870.