

Tolérance au chlorure de sodium et sélectivité Na/K chez 3 races géographiques de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait)

A Nguyen-Queyrens¹, N Derré¹, A Lamant², P Seillac²

¹ INRA, centre de recherches forestières de Bordeaux-Cestas, 33611 Cestas-Gazinet;

² Université de Bordeaux I, laboratoire de biologie et physiologie végétales, 33405 Talence, France

(Reçu le 21 octobre 1994 ; accepté le 23 janvier 1995)

Résumé — À la suite d'un dépérissement dans des forêts de pin maritime sur la côte ouest de la France, 3 provenances géographiques de cette espèce sont testées pour leur tolérance au chlorure de sodium et leur sélectivité Na/K. Des semis âgés de 1 mois sont cultivés sur solution nutritive aérée contenant du NaCl (0 à 150 mM/l). Après 10 j de traitement, les plants sont pesés individuellement et les bilans ioniques en Na et K déterminés. Les 3 provenances diffèrent dans leur sensibilité au stress salin, et le classement trouvé est identique au comportement des arbres en forêt : ce résultat est en faveur de l'hypothèse du sodium comme un des facteurs responsables du dépérissement. Pour les jeunes plants, la tolérance au Na est essentiellement due à une plus forte sélectivité pour K aux dépens de Na, ce qui permet notamment le maintien de leur croissance. Le développement de biomasse plus important permettrait également à ces géotypes de retarder les effets toxiques de Na, par dilution de ce cation. Ces mécanismes physiologiques, mis en évidence à un stade de croissance précoce, sont à confirmer sur des plants plus âgés.

***Pinus pinaster* / NaCl / potassium / croissance**

Summary — Tolerance to sodium chloride and Na/K selectivity in 3 provenances of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). Because of a maritime pine forest dieback on the west coast of France, 3 geographic provenances were tested for their tolerance to sodium chloride and for their Na/K selectivity. Young seedlings (1 month old) were cultivated on aerated nutrient solution containing NaCl (0 to 150 mM/l). After 10 days of treatment, the 3 provenances differed in their sensibility to salinity, and the observed classification was found to be identical to the behavior of the trees in forest: this result supports the hypothesis of sodium as one of the factors responsible for the dieback. For these young plants, tolerance to Na was essentially due to a higher selectivity for K over Na, so that growth was maintained. A greater production of biomass would also allow these genotypes to delay the toxic effects of Na, by dilution of this cation. These physiological mechanisms, noted at an early growth stage, are to be confirmed on older plants.

***Pinus pinaster* / NaCl / potassium / growth**

INTRODUCTION

Le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) couvre environ 3 millions d'hectares dans le sud-ouest de l'Europe. En France, sur la côte atlantique, on observe un jaunissement et une chute prématurée des aiguilles de cette espèce, qui atteignent 500 hectares de forêts. Ce dépérissement, signalé déjà il y a 20 ans (Bonneau, 1969 ; Rivailon, 1971), est réapparu nettement depuis 1983.

Un stress d'origine saline est soupçonné : les aiguilles des arbres dépérissants se distinguent par des teneurs en sodium plus élevées (Magnin, 1990 ; Guyon, 1991) ; dans la majorité des placettes dépérissantes, les analyses de sol révèlent des quantités non négligeables de sodium de l'ordre de 0,4 à 0,7 méq pour 100 g de l'horizon A1 sableux, autrement dit des concentrations variant entre 40 et 70 méq/l en condition d'alimentation en eau correcte (Magnin, 1990). Dans ces sols dunaires sableux, on peut vraisemblablement supposer un doublement de ces concentrations lors de déficits hydriques édaphiques, notamment lors de la sécheresse estivale.

Par ailleurs, la réponse de l'arbre diffère selon la région géographique de provenance. La provenance Ibérique semble plus sensible que la provenance autochtone Aquitaine qui peut éventuellement reprendre une croissance correcte après avoir montré des signes de jaunissement (Grouhel, 1991). La provenance d'origine marocaine Tamjoute serait plus tolérante, d'après des essais de plantations : cependant, ces derniers ayant été réalisés récemment, l'observation demande confirmation. Une première expérimentation sur plants âgés de 1 an, élevés en solutions nutritives coulantes (Saur *et al*, 1993), a permis de retrouver la sensibilité décroissante au NaCl : Ibérique, Aquitaine, Tamjoute.

En présence de teneurs élevées en NaCl dans le sol, la plante est confrontée à 2 pro-

blèmes principaux : i) la toxicité provoquée par des concentrations élevées en sodium et chlore, en particulier dans le cytoplasme cellulaire ; ii) la forte pression osmotique du milieu racinaire, contre laquelle elle doit développer une régulation osmotique, afin de pouvoir continuer à extraire l'eau du sol et de maintenir un niveau suffisant de turgescence cellulaire.

Bien qu'elle soit dénommée «maritime», l'espèce *P pinaster* ne semble pas être une halophyte. On peut vraisemblablement supposer que sa stratégie de tolérance au stress salin serait du type «exclusers» (Zid et Grignon, 1991) : elle n'accumulerait pas de Na dans les feuilles (cette accumulation est tolérée dans les espèces dites «includers» grâce à une faculté de compartimentation cellulaire vers les vacuoles). Entre variétés d'une même espèce, la tolérance est d'autant meilleure que moins de sodium est transporté vers les parties aériennes (Winter et Lauchli, 1982 ; Yeo et Flowers, 1984). Quant au problème d'osmorégulation, si les solutés dits «compatibles» sont évoqués comme osmoticum cytoplasmique (acides aminés, acides organiques, pinitol et polyols : Flowers et Yeo, 1988 ; Nguyen et Lamant, 1988), des ions assureraient principalement ce rôle au niveau vacuolaire, notamment le potassium pour les glycophytes (Wyn Jones et Gorham, 1983), Na et Cl pour les halophytes (Gorham *et al*, 1980). Chez le pin maritime, la provenance Tamjoute, résistante à la sécheresse et au NaCl, semble montrer une capacité d'osmorégulation, aussi bien en cas de stress salin qu'en cas de stress hydrique (Loustau *et al*, 1995 ; Nguyen et Lamant, 1989b), et nous avons mis l'accent sur l'importance du potassium (Nguyen et Lamant, 1989b). Il faut rappeler le rôle déterminant du potassium pour la croissance des végétaux (Leigh et Wyn Jones, 1984), ce qui souligne le fait que le processus de tolérance au stress (salin ou hydrique) utilisant le K se situe dans une

stratégie de productivité en condition de stress, et non de survie. Un milieu riche en sodium induit une compétition Na/K par un mécanisme de faible affinité, qui joue probablement aussi bien pour l'entrée dans la racine que dans les tissus végétaux. Chez des herbacées, comme le triticales et le sorgho, des variétés résistantes ont ainsi été sélectionnées sur la base d'une faible teneur foliaire en Na et une forte sélectivité en faveur de K (Bizid *et al*, 1988 ; Pathamanablan *et al*, 1976). Le rapport Na/K (quantités ioniques exprimés en équivalent-moles) est souvent utilisé pour évaluer la sélectivité pour K aux dépens de Na (Flowers et Yeo, 1988) : des valeurs faibles caractérisent une meilleure résistance au sel. Chez le pin maritime, en reprenant les données de Guyon (1991) sur des aiguilles âgées de 1 an prélevées sur des arbres en forêt, le calcul de ce rapport donne des valeurs de 0,42 et 0,93 pour respectivement les arbres sains et dépérissants de la provenance Ibérique ; en parallèle, Na/K = 0,23 et 0,48 pour la provenance Aquitaine. Ces valeurs, cohérentes avec à la fois l'état de santé de l'arbre et les sensibilités comparées des provenances, seraient une première indication de la présence effective d'un stress salin dans le phénomène de dépérissement observé.

Dans le travail présent, nous nous proposons de tester en conditions contrôlées, l'hypothèse du stress salin en se focalisant sur le cation (Na) comme cause non négligeable du dépérissement, et de comparer les 3 provenances auparavant citées : Tamjoute, Aquitaine et Ibérique. De jeunes plantules sont élevées en solution nutritive avec addition de NaCl à différentes concentrations. Les mesures de biomasse et de bilans ioniques de Na et K, effectués dans ces conditions homogènes de culture, nous permettent d'estimer l'entrée du sodium dans la plante et d'évaluer pour chaque génotype la sélectivité Na/K.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les graines de pin maritime correspondant aux origines Aquitaine et Ibérique nous ont été fournies par l'ONF et sont issues de peuplements identifiés du réseau de surveillance du dépérissement en Poitou-Charentes et Vendée (forêts domaniales d'Oléron, de Ré et des Pays de Mont). Les récoltes ont été effectuées au cours de l'hiver 1989-1990. Les graines d'origine marocaine proviennent de la région de Tamjoute dans le Moyen-Atlas.

Après stérilisation à l'hypochlorite de calcium (4%, 15 min), les graines ont été mises à germer sur papier filtre imbibé, puis cultivées en solution nutritive aérée (solution de Seillac, 1960). Les bacs de culture ont été placés sous lumière artificielle (environ 30 W/m², 16 h de photopériode). La température variait entre 20 et 25°C. Un mois après la germination, des lots de plantules ont été soumis à des traitements salins plus ou moins intensifs : 0 (lot témoin), 50, 100 et 150 mM/l de NaCl dans le milieu nutritif. Ces concentrations en NaCl ont été choisies selon 2 critères : les teneurs trouvées dans les sols, mentionnées en introduction, et une expérience préliminaire qui nous a permis de déterminer le seuil maximum de stress, un traitement de 200 mM/l de NaCl ayant décimé rapidement les plants, après noircissement des racines. Les additions de NaCl ont été faites de manière progressive (+50 mM/l/jour), jusqu'à l'obtention de la concentration finale, ceci pour éviter un choc osmotique brutal. Dix j après le début du traitement ($t = 10$ j), les plants ont été récoltés individuellement (15 individus par provenance et par traitement). Après mesure de la longueur racinaire (racine principale), les racines et parties aériennes ont été séparées, pesées avant et après passage à l'étuve (48 h à 70°C) pour les déterminations respectives des poids frais (PF) et poids sec (PS). L'analyse des quantités de sodium et potassium présentes dans ces organes a été réalisée par spectrométrie d'émission atomique, après minéralisation acide des échantillons végétaux (HCl N/10, 30 min au bain-marie à 60°C). Cette méthode de minéralisation s'avère satisfaisante sur les tissus juvéniles étudiés. Les concentrations ioniques seront exprimées en méq/l eau tissulaire, l'eau dans les tissus étant estimée par la différence entre PF et PS.

Pour l'étude des bilans ioniques, des plantules ont également été prélevées avant traitement ($t =$

0 j), et ont été soumis aux mêmes mesures (20 individus par provenance).

L'accumulation nette dans la racine et dans les parties aériennes pendant la durée du traitement salin est calculée par différences des quantités ioniques trouvées dans ces organes entre l'échantillonnage effectué avant traitement ($t = 0$ j) et l'échantillonnage final après 10 j de traitement ($t = 10$ j). L'accumulation nette totale dans la plante, ou encore le prélèvement sur le milieu nutritif, est la somme de ces 2 termes. Par la suite, nous prendrons la terminologie utilisée par Bizid *et al* (1988) :

Absorption dans la plante (Ab)

= Accumulation dans la racine (Ac)

+ Transfert vers les parties aériennes (Tr)

RÉSULTATS

Croissance et teneur en eau

Les lots témoins (0 mM/l NaCl) présentent lors de la récolte ($t = 10$ j) des valeurs de poids secs d'environ 28 mg et 5 mg pour respectivement les parties aériennes et les racines. La quantité de biomasse produite en 10 j par les lots témoins varie en fonction des provenances et est reliée à leur vigueur génétique (tableau I) : la provenance Tamjoute est connue comme étant moins productive que les 2 provenances Aquitaine et Ibérique. En raison de cette variabilité, les provenances seront comparées pour leur réaction au stress salin sur la base des pourcentages par rapport à la production des plants témoins correspondants.

En ce qui concerne les parties aériennes (fig 1), alors que la provenance marocaine maintient sa croissance avec les stress salins appliqués, les provenances Aquitaine et Ibérique voient leur production diminuer par rapport à la production des plants témoins : pour la provenance Aquitaine, cette baisse de production est relativement faible (20%) mais intervient dès le traitement de 50 mM/l NaCl, tandis que, pour la

Tableau I. Quantité de biomasse produite en 10 j par les lots témoins.

Provenances	Poids sec d'un plant	
	$t = 0$ j	$t = 10$ j
Tamjoute	28,9 ± 7,5	33,7 ± 6,0
Aquitaine	21,5 ± 6,0	32,1 ± 9,5
Ibérique	22,8 ± 5,7	36,0 ± 8,2

Moyenne ± écart type de 20 plants ($t = 0$ j) ou 15 plants ($t = 10$ j).

provenance Ibérique, la chute est brutale (40%) mais pour une concentration de NaCl plus forte (150 mM/l NaCl). Considérant le système racinaire, l'effet du NaCl est plus net sur la longueur de la racine principale que sur le poids sec (fig 1). L'allongement racinaire est significativement réduit dans le cas de la plus forte concentration saline. Les racines de la provenance ibérique sont les plus sensibles. En revanche, on peut noter que le stress salin entraîne une légère stimulation en matière sèche chez la provenance marocaine.

Les teneurs en eau chez les plants témoins sont de l'ordre de 7 ml/g poids sec pour les parties aériennes et 13 ml/g poids sec pour les racines. L'effet du NaCl est significatif à partir de 100 mM/l NaCl (fig 2). À la plus forte concentration de NaCl, les provenances perdent en moyenne de 5 à 10% d'eau/poids sec par rapport aux plants témoins pour les parties aériennes, et de 10 à 20% pour les racines. Aucune différence nette entre provenances n'apparaît.

Bilans des accumulations nettes de Na et K

La figure 3 présente les bilans des transports de Na et K (micro-équivalents par

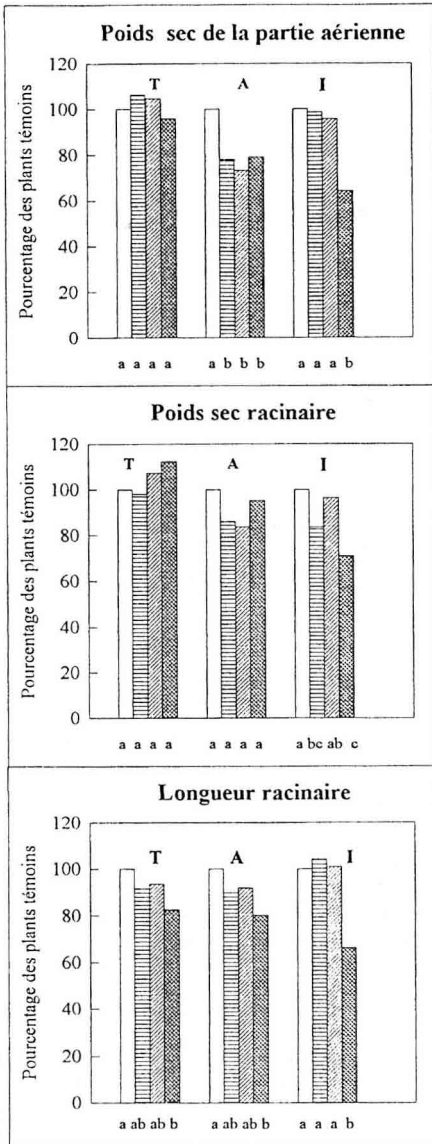


Fig 1. Effet de NaCl sur les biomasses et longueur racinaire, exprimées en pourcentage relativement aux plants témoins (0 mM/l NaCl). Provenances : Tamjoute (T), Aquitaine (A), Ibérique (I). Traitements NaCl: 0 mM/l (\square), 50 mM/l (\blacksquare), 100 mM/l (\boxplus), 150 mM/l (\boxtimes). Moyennes de 15 plants: résultats des tests de Duncan indiqués en bas de chaque histogramme, 2 colonnes avec la même lettre ne sont pas statistiquement différents au seuil de 5%.

plante en 10 j). On peut noter qu'au départ des courbes (0 mM/l NaCl) les accumulations nettes de potassium reflètent bien la productivité en biomasse de la provenance correspondante (voir tableau I).

En présence de NaCl, la plante absorbe du Na et réduit l'absorption de K.

Plus de la moitié du Na absorbé est transférée vers les parties aériennes (50 à 60%). Quelle que soit l'intensité du stress

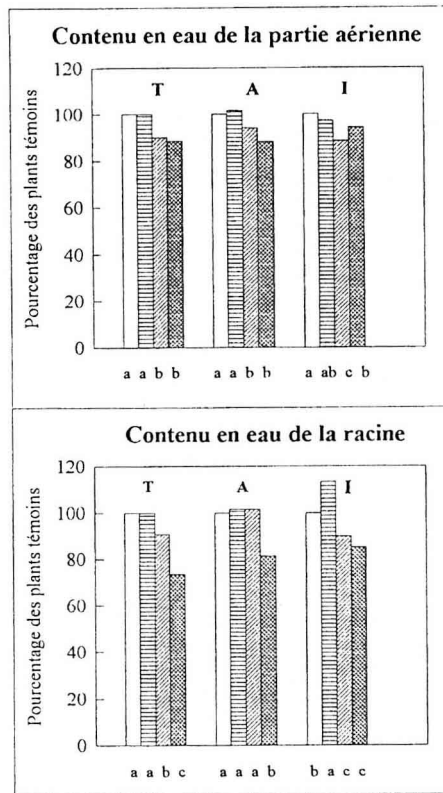


Fig 2. Effet de NaCl sur le contenu en eau des tissus (g.g-1 MS), exprimé en pourcentage relativement aux plants témoins (0 mM/l NaCl). Provenances : Tamjoute (T), Aquitaine (A), Ibérique (I). Traitements NaCl: 0 mM/l (\square), 50 mM/l (\blacksquare), 100 mM/l (\boxplus), 150 mM/l (\boxtimes). Moyennes de 15 plants: résultats des tests de Duncan indiqués en bas de chaque histogramme, 2 colonnes avec la même lettre ne sont pas statistiquement différents au seuil de 5%.

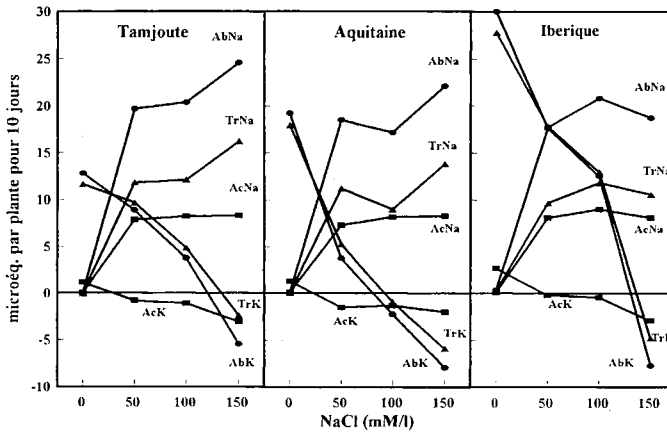


Fig 3. Effet de NaCl sur les transports calculés de K et Na. Ab : absorption (●), Ac : accumulation dans les racines (■), Tr : transfert vers les parties aériennes (▲). Moyennes de 15 plants ($t = 10$ j) et 20 plants ($t = 0$ j).

salin, les quantités de Na absorbées sont pratiquement identiques. Les provenances ne montrent pas de différences significatives dans leur comportement vis-à-vis du sodium.

La quasi-totalité du potassium absorbé est transféré vers les parties aériennes (courbes de tranfert et absorption pratiquement confondues). Les traitements de NaCl diminuent l'absorption du potassium et vont jusqu'à provoquer une perte nette de potassium dans la plante en 10 j aux concentrations les plus fortes de NaCl (exsorption). La provenance aquitaine est la plus sensible : l'absorption de K diminue de 80% dès le traitement de 50 mM/l NaCl et une exsorption est constatée à 100 mM/l NaCl, alors que pour les 2 autres provenances la réduction d'absorption est plus progressive.

Concentrations en Na et K

Sous l'effet des traitements salins, le sodium se concentre dans les tissus, alors que la concentration en potassium diminue (fig 4).

Dans les parties aériennes, ces variations concomitantes se compensent, ce qui laisse inchangée la concentration totale [Na+K]. En revanche, dans les racines, l'en-

richissement en Na est plus important, ce qui augmente la concentration globale [Na+K]. Comme, de plus, les tissus racinaires présentent des concentrations en K 2 fois moins élevées que dans les parties aériennes, ils deviennent plus riches en sodium qu'en potassium.

La provenance marocaine montre un comportement différent des 2 autres provenances : i) les concentrations en Na dans les racines sont inférieures d'environ 60 méq/l eau aux concentrations racinaires des provenances Aquitaine et Ibérique ; ii) dans les parties aériennes, la concentration en K ne diminue pas significativement, alors que les 2 autres provenances subissent une réduction de 30% à 150 mM/l NaCl.

Sélectivité pour K aux dépens de Na

La figure 5 montrent les variations du rapport Na/K en fonction du stress salin, en séparant les racines des parties aériennes. Seules les valeurs concernant les racines permettent de discriminer les provenances. La provenance Tamjoute apparaît comme la plus tolérante avec des valeurs faibles de ce rapport. La provenance Ibérique exprime une forte sensibilité à 150 mM/l NaCl.

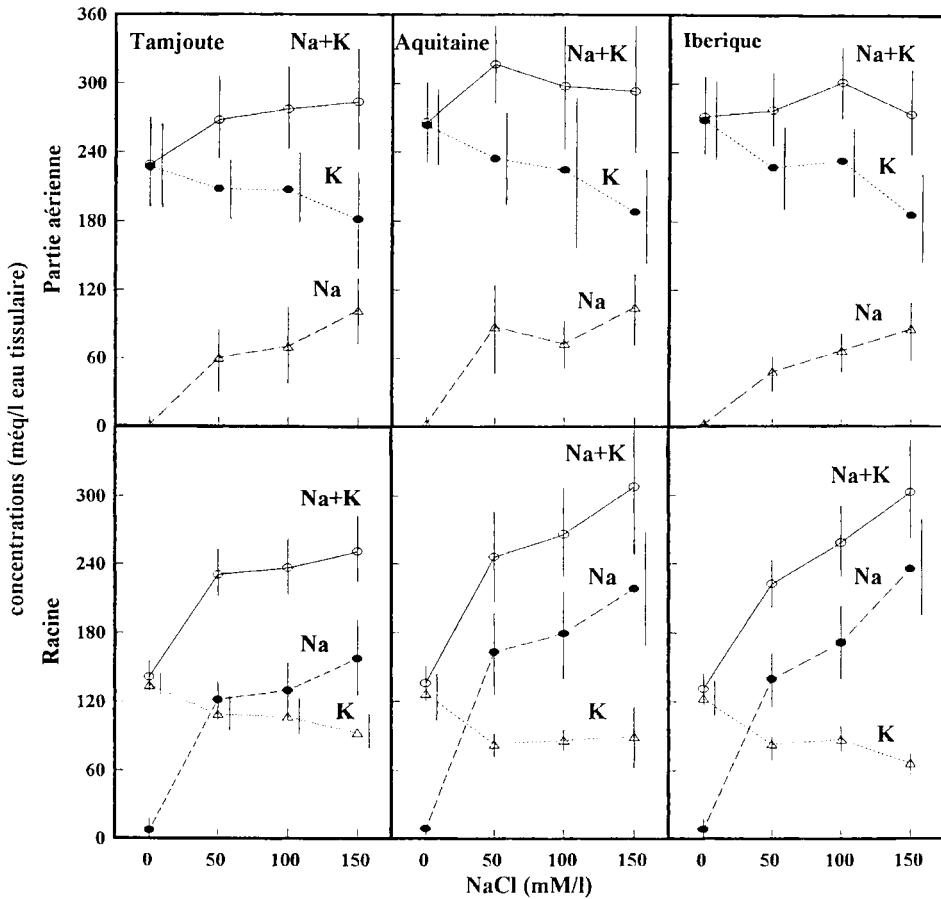


Fig 4. Effet de NaCl sur les concentrations de K et Na. Moyennes de 15 plants \pm écart type (trait vertical décalé dans certains cas pour K).

DISCUSSION

La biomasse de la partie aérienne est plus sensible au stress salin que la partie racinaire. Dans des conditions expérimentales similaires, Bizid *et al* (1988) observent également chez le triticale cette différence de réaction entre organes aériens et souterrains. On peut rapprocher ce résultat de la diminution du rapport de biomasse parties aériennes/racines communément trouvée

dans le cas d'un autre stress osmotique, le déficit hydrique (Hsiao *et al*, 1976 ; et, pour le pin maritime, Nguyen et Lamant, 1989a).

L'osmolarité élevée du milieu nutritif n'est pas la seule cause de la baisse de productivité. L'allongement racinaire est réduit dans le traitement le plus intense de 150 mM/l NaCl, qui correspond à une pression osmotique de 0,73 MPa. Or, dans des expérimentations antérieures, une solution de polyéthylène-glycol (PEG) de 0,8 MPa

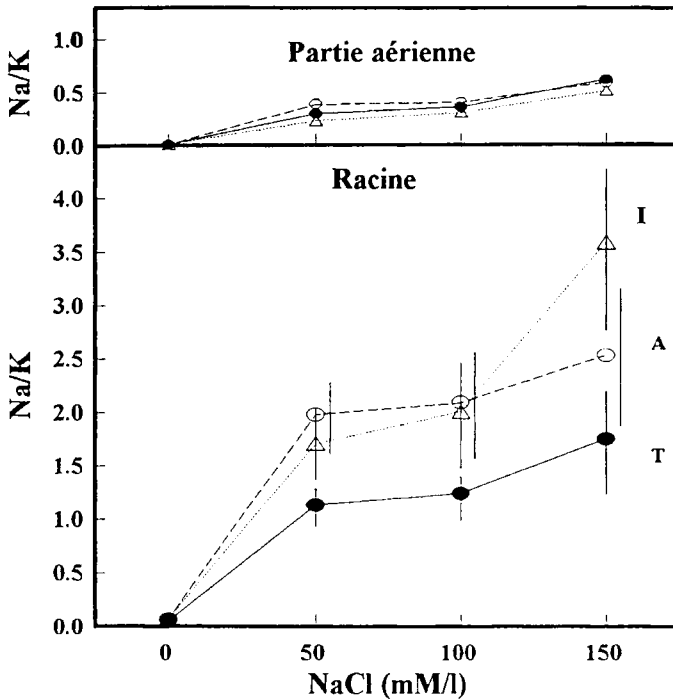


Fig 5. Effet de NaCl sur le coefficient de sélectivité Na/K. Trait continu : Tamjoute (T), tiretés : Aquitaine (A), pointillés : Ibérique (I). Moyennes de 15 plants. Racines : trait vertical de l'écart type décalé pour A. Partie aérienne : les valeurs ne sont pas significativement différentes entre provenances.

n'avait aucun effet significatif sur la croissance des racines (Nguyen et Lamant, 1989a) : cependant, entre 0,5 MPa et 0,8 MPa de pression osmotique due au PEG, les cellules racinaires de la périphérie commencent à être endommagées (rupture du tonoplaste), sans que ces perturbations n'atteignent encore l'apex (Nguyen, 1986). On peut supposer que, dans le cas d'un stress salin, ces lésions favoriseraient l'entrée de Na, ce que l'on retrouve sur les courbes d'absorption, du moins pour les provenances Tamjoute et Aquitaine (fig 3).

La provenance Tamjoute apparaît comme la plus tolérante au stress salin (fig 1), ce qui rejoint les observations en forêt sur arbres adultes. Cette tolérance pourrait être expliquée : i) par une plus faible concentration racinaire en Na par rapport aux 2 autres provenances (fig 4), et ii) par une limitation des pertes en K dans les parties aériennes (fig 3).

La faible concentration de Na trouvée peut provenir d'une exclusion du Na du niveau racinaire (contrôle de l'entrée ou de la sortie de Na), ou d'une dilution de ce cation dans la biomasse (ou plus exactement dans l'eau des tissus). Les plantes d'origine marocaine ne présentent pas une capacité moindre d'absorption du Na, et elles n'évacuent pas de manière significative plus de Na⁺ vers les parties aériennes (fig 3). En revanche, on a constaté une augmentation de biomasse racinaire (fig 1), et le calcul des quantités d'eau racinaire par plante donne des valeurs plus élevées pour la provenance Tamjoute, quel que soit le traitement appliqué : 58 à 72 mg/plante (37 à 65 mg/plante pour les autres provenances). L'hypothèse d'une dilution du cation dans la biomasse semble donc plus vraisemblable.

La provenance Tamjoute ne montre pas de baisse significative de la concentration de

K dans les parties aériennes (fig 4), ce qui permet certainement la croissance observée. En revanche, chez les provenances Aquitaine et Ibérique, la baisse importante de quantité de K transférée vers les tiges, dès le traitement de 50 mM/l NaCl pour la première, et plus tardivement à 150 mM/l NaCl pour la seconde (fig 3), serait responsable de la chute concomitante de biomasse des parties aériennes de ces provenances. On trouve également sur la figure 5 un parallèle entre les variations du rapport Na/K et ces réponses en biomasse des différentes provenances.

Finalement, dans les conditions présentes d'expérimentation, la tolérance au stress salin chez le pin maritime est essentiellement due à une limitation de la perte en potassium de la part des génotypes résistants. On peut par ailleurs noter que les provenances tolérantes, en développant des biomasses plus importantes, évitent, ou du moins retardent les effets toxiques de Na, de manière tout à fait incidente par dilution du cation. La question reste cependant de savoir si les variations de la vitesse de croissance des racines avec l'âge de l'arbre et avec la durée et l'intensité du stress salin, permettent toujours cette dilution du sodium.

Dans le cas d'un stress d'origine hydrique, la provenance tolérante Tamjoute se distinguait de la provenance sensible Landes par un enrichissement des tissus racinaires en K (Nguyen et Lamant, 1989b). Nous avons soulevé l'hypothèse d'une meilleure absorption nette de K à partir du substrat au niveau du plasmalemma des cellules corticales et de l'endoderme. La plus forte sélectivité pour K aux dépens de Na trouvée dans le travail présent chez cette même provenance, ainsi que la limitation des pertes en K qu'elle entraîne, viennent supporter cette hypothèse : l'affinité particulière des racines pour K permettrait aux génotypes marocains une meilleure sélection de K à partir d'un substrat abondant en Na. Du point de vue fondamental, ces résultats motivent pour l'ave-

nir des études visant à étudier les propriétés vis-à-vis de l'absorption potassique du plasmalemma des cellules corticales et de l'endoderme de racines de pin maritime d'origine Tamjoute. À notre connaissance, peu de travaux sur ce thème procèdent par comparaison intervariétale.

Contrairement à certaines herbacées (Winter et Lauchli, 1982 ; Bizid *et al*, 1988), la provenance Tamjoute la plus tolérante au sel ne montre pas de réduction du transport de Na dans les feuilles. Les arbres sont cependant ici étudiés à un stade végétatif précoce. Malgré les difficultés expérimentales, ce résultat serait à confirmer sur des plants plus âgés, où il faudra de plus considérer les différents niveaux foliaires dans la répartition de Na : Yeo et Flowers (1982) ont constaté une compartimentation du sodium en direction des feuilles âgées pour les variétés les plus résistantes chez le riz. Par ailleurs, l'intérêt d'affiner au niveau intracellulaire les mesures de teneurs en Na ou les estimations du rapport Na/K est souligné par Yeo et Flowers (1989).

Du point de vue appliqué, le fait de retrouver en conditions contrôlées les différentes sensibilités exprimées sur le terrain des provenances conforterait l'hypothèse du sodium comme étant l'un des facteurs responsables du dépérissement dans l'ouest de la France. En forêt, on constate par ailleurs que les deux provenances sensibles Aquitaine et Ibérique montrent une hétérogénéité dans le comportement individuel des arbres. Une des causes de cette hétérogénéité pourrait provenir d'une interaction génotype-environnement : la réponse de l'arbre dépend à la fois du seuil de sensibilité de la provenance et des microvariations géographiques des hauteurs de nappes salines. Nous avons trouvé sur jeunes plants une réponse de la provenance Aquitaine dès les faibles doses de NaCl, mais cette réponse reste plus faible que celle accusée par la provenance Ibérique aux fortes concentrations de NaCl. Il faut également garder à l'esprit que l'arbre,

comme toute plante, est un système dynamique : des différences dans les vitesses de croissance individuelles des arbres, entraînant des variations dans les concentrations ioniques.

Une solution au problème du dépérissement serait de planter des génotypes résistants. La provenance Tamjoute présente cependant, dans de bonnes conditions environnementales, un taux de croissance faible, ce qui est un sérieux handicap si une forêt de production est recherchée : il est fort probable qu'en cas de stress modéré les autres provenances présentent des accroissements absolus supérieurs à ceux de Tamjoute, malgré des sensibilités relatives plus fortes. Les forêts concernées sont cependant principalement des forêts de loisirs. On peut donc envisager d'introduire la provenance Tamjoute, en particulier sur les sols les plus salins. D'autres provenances font actuellement l'objet d'essais sur le terrain. Par ailleurs, des essais de fertilisation sont en cours : les résultats du présent travail incitent à porter une attention particulière sur le potassium.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce au soutien financier de l'Office national des forêts, régions Pays de la Loire et Poitou-Charentes, dans le projet : «Le dépérissement du pin maritime sur le littoral nord-atlantique», coordonné par JP Guyon.

RÉFÉRENCES

- Bizid Z, Zid E, Grignon C (1988) Tolérance à NaCl et sélectivité K/Na chez les triticales. *Agronomie* 8, 23-27
- Bonneau M (1969) Dépérissement des pins maritimes des forêts de la Barre de Monts et de Saint-Jean-de-Monts. Commentaire des analyses de sols et des analyses foliaires. INRA, rapport, 15 p
- Hsiao TC, Acevedo E, Fereres E, Henderson DW (1976) Stress metabolism. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil Trans R Soc Lond B* 273, 479-500
- Flowers TJ, Yeo AR (1988) Ion relations of salt tolerance. In: *Solute Transport in Plant Cells and Tissues* (DA Baker, JL Hall, eds), Longman Scientific and Technical, New York, 392-416
- Gorham J, Hughes LL, Wyn Jones RG (1980) Chemical composition of salt marsh plants from Ynys Môn (Anglesey): the concept of physiotypes. *Plant Cell Environ* 3, 309-318
- Grouhel A (1991) Dépérissement du pin maritime sur le littoral atlantique (Vendée et Charente-Maritime). Aspects méthodologiques, géomorphologie et symptomatologie. Mémoire DEA, ENSA Rennes, 104 p
- Guyon JP (1991) Dépérissement du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) en Vendée. Les causes écologiques. *Ann Sci For* 48, 333-346
- Loustau D, Crépeau S, Guye MG, Sartore M, Saur E (1995) Effects of soil salinity on growth and water relations in 3 geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Tree Physiol* (sous presse)
- Leigh RA, Wyn Jones RG (1984) A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytol* 97, 1-13
- Magnin H (1990) Dépérissement du pin maritime sur le littoral vendéen. État sanitaire des peuplements et écologie du dépérissement. Mémoire de 3^e année ENITEF, 76 p
- Nguyen A (1986) Effets d'une contrainte hydrique racinaire sur de jeunes plants de pin maritime. Thèse, univ Bordeaux I, France, 149 p
- Nguyen A, Lamant A (1988) Pinitol and myo-inositol accumulation in water-stressed seedlings of maritime pine. *Phytochemistry* 27, 3423-3427
- Nguyen A, Lamant A (1989a) Variation in growth and osmotic regulation of roots of water-stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) provenances. *Tree Physiol* 5, 123-133
- Nguyen A, Lamant A (1989b) Effect of water stress on potassium distribution in young seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Ann Sci For* 46 (suppl), 379s-383s
- Pathamanablan G, Rao JS (1976) Note on potassium as a possible index for screening sorghum varieties for salt tolerance. *Indian J Agric Sci* 46, 392-394
- Rivailon P (1971) Sur le dépérissement du pin maritime en Vendée. *Rev For Fr* XXIII 3, 366-368
- Saur E, Rotival N, Lambrot C, Trichet P (1993) Dépérissement du pin maritime en Vendée. Résistance au chlorure de sodium de 3 provenances géographiques dans différentes conditions édaphiques. *Ann Sci For* 50, 389-399
- Seillac P (1960) Contribution à l'étude de la nutrition du pin maritime : variations saisonnières de la teneur des pseudophylles en azote, potassium et acide phosphorique. Thèse, univ Bordeaux, France

- Winter E, Lauchli A (1982) Salt tolerance of *Trifolium alexandrinum* L. I. Comparison of the salt response of *T alexandrinum* and *T pratense*. *Aust J Plant Physiol* 9, 221-226
- Wyn Jones RG, Gorham J (1983) Osmoregulation. In: *Encyclopedia of plant physiology*. New ser Vol 12 C (OL Lange, PS Nobel, CB Osmond, H Ziegler, eds), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 35-58
- Yeo AR, Flowers TJ (1982) Accumulation and localisation of sodium ions within the shoots of rice (*Oryza sativa*) varieties differing in salinity resistance. *Physiol Plant* 56, 346-348
- Yeo AR, Flowers TJ (1984) Mechanisms of salinity resistance in rice and their role as physiological criteria in plant breeding. In: *Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement* (RC Staples, GA Toenniessen, eds), Wiley, New York, 151-170
- Yeo AR, Flowers TJ (1989) Selection for physiological characters—examples from breeding for salt tolerance. In: *Plants under stress* (HG Jones, TJ Flowers, MB Jones, eds), Cambridge Univ Press, UK, 217-234
- Zid E, Grignon C (1991) Les tests de sélection précoce pour la résistance des plantes aux stress. Cas des stress salin et hydrique. In : *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*, AUPELF-UREF, John Libbey Eurotext, 91-108