

Etude de comportement de quelques populations d'arachide (Arachis Hypogaea L.) vis-à-vis du stress hydrique Approche physiologique et Agronomique

présenté par :AIT OUALI Karima
Promoteur:Mr OUNANE SM. Professeur ENSA
Soutenu le : 03 Juillet 2011

Composition du jury : Président: Mr KHELIFI L. Professeur ENSA Examineurs: Mr AIDAOU
A.Professeur ENSA M^{me} DJEBARA M. Chargée de cours USTHB

Table des matières

Dédicace . . .	5
Remerciement . . .	6
Résumé . . .	7
Abstract . . .	8
ص خ لم . . .	9
Liste des abréviations . . .	10
Introduction . . .	11
CHAPITRE I .:Le Partenaire végétal . . .	13
I.1.Généralités sur la culture d'arachide . . .	13
I.2. La situation de la culture d'arachide en Algérie . . .	15
CHAPITRE II.: Le partenaire microbien Rhizobium . . .	16
II.1. Processus d'infection et de nodulation . . .	17
II.2. Biochimie de la fixation biologique d'azote . . .	19
II.3. Génétique de la fixation biologique d'azote . . .	20
CHAPITRE III.: Stress hydrique . . .	22
III.1. Effets du stress hydrique et stratégies d'adaptation . . .	22
III.1.1. Effets de la sécheresse sur la production . . .	22
III.1.2. Effet du stress hydrique sur la surface assimilatrice . . .	23
III.1.3. Effet du stress hydrique sur la photosynthèse . . .	23
III.1.4. .Effet du stress hydrique sur la nutrition azotée . . .	24
III.1.5. Effet du stress hydrique sur la fixation biologique d'azote . . .	24
III.2. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse . . .	24
III.2.1. Eviter la sécheresse . . .	25
III.2.2. Tolérer la sécheresse . . .	26
III.2.3. Les mécanismes moléculaires de la tolérance à la sécheresse . . .	26
CHAPITRE IV.: Matériels et méthodes . . .	28
IV.1.Site expérimental . . .	28
IV.2.Conditions édaphiques . . .	28
IV.3.Matériel végétal . . .	28
IV.4.Isolats rhizobiens . . .	30
IV.5.Gestion de l'essai . . .	32
IV.5.1. Dispositif expérimental . . .	32
IV.5.2. Mise en place de l'essai . . .	32
IV.5.3. Irrigation . . .	33
IV.5.4. Traitement phytosanitaire . . .	33
IV.6.Les caractères étudiés . . .	34
IV.6.1. Paramètres morphologiques . . .	34
IV.6.2. Paramètres physiologiques . . .	35
IV.6.3. Caractères liés à l'état hydrique de la plante . . .	36
IV.6.4. Caractères agronomiques . . .	37

IV.6.5. Analyses statistiques . . .	37
CHAPITRE V. Résultats et discussions . . .	38
V.1. Paramètres morphologiques . . .	38
V.1.1. Surface foliaire . . .	38
V.1.2. Hauteur de la tige . . .	39
V.2. Paramètres physiologiques . . .	41
V.2.1. Teneur en proline . . .	41
V.2.2. Sucre soluble . . .	44
V.2.3. Pigments chlorophylliens . . .	47
V.3. Statut hydrique de la plante . . .	49
V.3.1. Potentiel hydrique foliaire . . .	49
V.3.2. Teneur Relative en Eau (TRE) . . .	51
V.4. Effet de la contrainte hydrique sur l'assimilation d'azote. . .	53
V.4.1. Activité du nitrate réductase . . .	53
V.4.2. Taux d'azote total . . .	55
V.4.3 Teneur en protéine . . .	56
V.5. Effet de stress hydrique sur le rendement . . .	57
V.5.1 Nombre de gousses/plant . . .	57
V.5.2. Le rendement total . . .	59
V.6. L'analyse en composantes principales (ACP) . . .	61
Conclusion . . .	63
Référence bibliographique . . .	64
ANNEXE . . .	77

Dédicace

A mes chers parents, auxquels je dois tout mon respect et que je ne remercierais jamais assez pour leurs sacrifices ; A mes sœurs Samira, Lynda, Nasima et Menoune A mon frère Massinissa A tous mes amis (es) A mon mari Mohamed Djellouli Je dédie ce travail

Remerciement

Louange à dieu, le tout puissant, de m'avoir aidé à réaliser ce modeste travail dans les bonnes conditions.

Je tiens à exprimer ma plus profonde gratitude et mon plus grand respect au Mr OUNANE S.M (Professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique), qui a assuré la direction de ma thèse. Il a veillé que je dispose de bonnes conditions de travail.

J'adresse ma gratitude et mes remerciements à Mr Khilifi (Professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique, El Harache, Alger) pour m'avoir fait l'honneur de présider le jury.

J'adresse également mon profond remerciement à Mr Aidaoui (Professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique, El Harache, Alger)

Et M^{me} DJEBARA (Chargé de cours à l'USTHB).

Pour avoir accepté de juger ce travail.

Mes grands remerciements vont à tous les personnes qui travaillent dans la ferme expérimentale de l'ENSA.

J'exprime ma profonde reconnaissance à tous mes amis, particulièrement DAHMANI nassima pour son aide au cours de ma thèse.

Une haute gratitude pour tous ceux qui m'ont aidé à dévoiler les horizons du savoir des l'enfance.

Résumé

Le déficit hydrique est un facteur limitant majeur de la production agricole ; son effet varie avec l'espèce, le stade de développement de la plante et la sévérité du stress.

Le but de ce travail consiste à évaluer l'effet de trois niveaux du stress hydrique (5 jours, 10 jours et 15 jours) sur quatre populations d'arachide (*Arachis hypogaea* L.), d'origine locale et étrangère (Adrar, El Frin, Oued Souf et Egypte) inoculées par deux souches rhizobiennes, une à croissance rapide (23ac) et l'autre à croissance lente (Br12). Les critères étudiés ont porté essentiellement sur les aspects morphologiques (Hauteur de la tige et surface foliaire), biochimique (teneur en proline, sucre, chlorophylle et assimilation d'azote), statut hydrique de la plante et Agronomique.

La contrainte hydrique a affecté l'ensemble des activités métaboliques de la plante ; réduit le statut hydrique de la plante, perturbe les mécanismes biochimiques, ce qui a provoqué une réduction de la croissance et du rendement. Cependant l'inoculation a permis à l'espèce de mieux tolérer cette contrainte. Les populations de sud inoculées par la souche à croissance lente sont les plus tolérantes à la contrainte hydrique.

Cette étude met en valeur l'intérêt de l'inoculation rhizobiennes sur la tolérance à la contrainte hydrique et offre des critères pouvant servir dans la sélection végétale.

Mots clés : stress hydrique, symbiose, Arachide, Rhizobium, fixation d'azote, inoculation.

Abstract

The water deficit is a major limiting factor in agriculture production; his effect varies with the nature of species, phase of plant development and severity of stress.

The goal of this work was to evaluate the effect of three levels of water stress; (5 days, 10 days and 15 days) on four populations of groundnut (*Arachis hypogaea* L.), from local and foreign origin (Adrar, El Frin, Oued Souf and Egypt) inoculated with two rhizobial strains, a fast-growing (23ac) and another one slow growing (Br12). The criteria has been studied focused on the morphological features (height of stem and leaf area), biochemical (content of proline, sugar, chlorophyll and assimilation of nitrogen), plant water status and Agronomy.

Water stress has affected all the metabolic activities of the plant reduces the plant water status, disrupts the biochemical mechanisms, which caused a reduction in the growth and yield. However inoculation allowed the species to better tolerate the stress. Populations of southern inoculated with the strain to grow slowly are more tolerant to water stress. This study highlights the interest of rhizobial inoculation on tolerance to drought stress and provides criteria that can be used in plant breeding.

Key words: Water stress, Symbiosis, Groundnut, Nitrogen fixation, Rhizobium, inoculation

ص خ لم

الإجهاد المائي عامل أساسي في نقص الإنتاج الزراعي، وتكثيره يختلف باختلاف النوع، مرحلة تطور النبات و شدة الإجهاد. الهدف من هذا البحث هو تقييم مدى تكبير ثلاثة مستويات الإجهاد المائي (5، 10 و 15 يوم) على أربعة سلالات من القول السوداني (أدرار، الغرين، واد سوف و مصر) متعايشة مع سلالتين من جكتيريا ريزوبيوم. واحدة ذات النمو السريع والأخرى ذات النمو البطيء. ركزت الدراسة على الخصائص المورفولوجية (طول الساق، مساحة الورقة)، الفيزيولوجية (تجمع البزولين و السكريات الكلية و كذا كمية البخضون)، الخصائص البيوكيميائية (القدرة على امتصاص الأزوت)، الخصائص الزراعية (مردود الإنتاج النبتة و مكوناته). النتائج المحصلة عليها بينت التكبير السلبي لنقص الماء على جميع الأنشطة الأيضية للنبات، مما أثر سلباً على النمو و الإنتاج. تعايش القول السوداني جكتيريا سمح بمقاومة أفضل للإجهاد المائي.

الكلمات المفتاحية: الإجهاد المائي، التعايش، القول السوداني، ريزوبيوم، تثبيبات الأزوت

Liste des abréviations

- **ACP** : Analyse en Composantes Principales
- **ANR** : Activité nitrate réductase
- **Chl a** : Chlorophylle a
- **Chl b** : Chlorophylle b
- **CM** : Carré moyen ;
- **DDL** : Degré de liberté
- **DO** : Densité optique
- **ETM** : Evapotranspiration maximale
- **Fig** : Figure
- **g** : gramme
- **h** : heure
- **ITCMI** : Institut Technique des Cultures Maraîchères et Industrielles
- **l** : Litre;
- **ml** : millilitre
- **mn** : minute
- **N°** : Numéro
- **NGP** : Nombre de Gousses/Plant ;
- **P** : Population ;
- **p H** : Potentiel d'hydrogène
- **PHF** : Potentiel Hydrique Foliaire
- **Pr** : Probabilité
- **ROS** : Espèces réactives d'oxygènes
- **S** : Souche
- **TRE** : Teneur Relative en Eau ;
- **YMA** : Yeast-Manitol-Agar ;
- **YMB**: Yeast-Mannitol-Broth;
- **µg** : microgramme ;
- **%** : Pourcentage

Introduction

En Algérie, la plupart des zones de culture sont soumises au déficit hydrique qui peut se manifester à tous les stades du cycle des cultures. Pour échapper à cette contrainte, plusieurs stratégies peuvent être envisagées afin d'assurer la stabilité des rendements.

La plupart des espèces ont développés des mécanismes d'adaptation pour surmonter, dans une certaine mesure, le stress hydrique. Il existe cependant une grande diversité dans cette tolérance qui se manifeste par plusieurs mécanismes :

- Une surproduction de plusieurs solutés organiques compatibles appelés osmolytes (comme le saccharose et la proline), pour l'ajustement osmotique et la protection des structures cellulaires.
- Des modifications anatomiques et morphologiques, comme la fermeture des stomates, l'enroulement des feuilles et la diminution de la surface foliaire.

Il est généralement admis que les moyens technologiques ne peuvent plus améliorer la productivité sous contrainte hydrique. Par contre la voie génétique offre plus de possibilités en sélectionnant des espèces ou des variétés adaptées à cette contrainte (Serraj et al., 1998).

Les légumineuses constituent une alternative dont les bénéfices écologiques sont considérables. En symbiose avec les bactéries, elles peuvent fixer l'azote atmosphérique, maintenir la fertilité du sol et améliorer la tolérance des plantes au stress hydrique.

Parmi les légumineuses, l'arachide (*Arachis hypogaea L.*) est l'une des plus importantes oléagineuses cultivées dans le monde, notamment dans les régions arides et semi-arides de l'Afrique. Son succès réside dans le fait que c'est une oléo-protéagineuse aux nombreuses utilisations alimentaires et fourragères. C'est une légumineuse qui peut fixer l'azote atmosphérique grâce à la symbiose avec des bactéries de la famille des rhizobiaceae qui peuvent fournir jusqu'à 30% de l'azote nécessaire à la plante (Gillier et Silvestre, 1996).

En Algérie, elle est cultivée dans le sud et dans la région d'El Taref pour la production de graines de la bouche uniquement. Son développement dans les zones céréalières et en rotation avec le blé offre beaucoup d'avantages que procurent les légumineuses.

L'introduction d'une nouvelle espèce dans un système de production est confrontée généralement à des facteurs limitatifs majeurs. Le déficit hydrique se manifeste différemment suivant le stade phénologique de la plante et se traduit par une réduction de la croissance et des rendements.

Il affecte aussi la symbiose rhizobienne en perturbant la nodulation et la fixation symbiotique de l'azote. Il existe cependant une grande diversité dans la tolérance de cette symbiose qui fait intervenir deux partenaires, la plante et le microsymbiote.

Les effets du stress hydrique sur le comportement et les mécanismes de réponse développés par l'arachide, sont étudiés sur quatre populations d'arachide inoculées par deux isolats rhizobiens sous une contrainte hydrique provoquée par l'arrêt de l'arrosage au début du stade floraison. Le but étant d'établir des critères de sélection pour identifier des couples symbiotiques les mieux adaptés à la sécheresse.

Ce travail sera consacré à la recherche de couples symbiotiques « arachide-rhizobia » les plus performants, ayant la capacité de tolérer le déficit hydrique qui peut se produire à un stade critique de développement de cette espèce. Il a porté essentiellement sur :

- L'étude de la variabilité des réponses morpho-physiologiques, biochimiques et agronomiques vis-à-vis de la contrainte hydrique chez les différentes associations symbiotiques.
- L'identification des couples symbiotiques les plus tolérants à la sécheresse.

Synthèse Bibliographique Partenaires de la symbiose Arachide-Rhizobiums

CHAPITRE I .:Le Partenaire végétal

I.1.Généralités sur la culture d'arachide

L'arachide (*Arachis hypogaea* L.), plante à la fois vivrière et industrielle, serait selon *Adrian et Jaquot (1968)* originaire de l'Amérique Latine et plus précisément du Pérou. De là, elle aurait émigré au Brésil d'où elle aurait traversé l'Atlantique avec les premiers conquérants Portugais vers l'Afrique occidentale , la même époque les espagnoles ont introduit cette spéculiation en Asie (*Gillier et Silvestre, 1969*).

L'arachide cultivée est une légumineuse annuelle, herbacée appartenant à la famille des légumineuses et la sous-famille des papilionacées. Une famille qui renferme plus de 17 000 espèces, constituant ainsi le groupe de végétaux supérieurs le plus abondant et le plus diversifié (*Gillier et Silvestre, 1969*).La partie aérienne comprend une tige principale et des ramifications primaires qui peuvent mesurer de 0.2 à 0.7m de long, selon les variétés et les conditions du milieu.

Les feuilles sont composées de deux paires de folioles opposées, elliptiques de couleur vert foncé (*Gillier et Silvestre, 1969*).

Le système racinaire est formé d'un pivot central à chevelu dense qui peut s'enfoncer à plus de 1.3 m. Les racines de l'arachide portent comme la plupart des légumineuses des nodules dus à l'association symbiotique de la plante et des bactéries fixatrices d'azote ; ces nodules apparaissent environ quinze jours après la levée et elles se rencontrent sur le pivot ainsi que sur les racines primaires et secondaires, essentiellement dans les quinze premiers centimètres ; leur nombre peut varier entre 800 et 4000 (*Gillier et Silvestre, 1969*).



Figure 01: Plant d'arachide

Les inflorescences se présentent comme des épis de trois à cinq fleurs jaunes papilionacées et sessiles. Après la fécondation, la base de l'ovaire s'allonge pour donner naissance à un organe appelé « gynophore » qui est en fait une partie du fruit lui-même, et à l'extrémité duquel la gousse se développe après sa pénétration dans le sol (Gillier et Silvestre, 1969).

La graine est dormante dans le groupe Virginia, non dormante chez les valencia et spanish. La plante a un développement végétatif limité jusqu'au début de la floraison (25 à 30 jours après le semis), il s'intensifie ensuite avec émission de fleurs puis formation des gousses (Clavel et Gautreau, 1997).

La floraison dans les conditions normales de croissance passe par un maximum de croissance jusqu'à la récolte. La plante émet de 400 à 1000 fleurs dont 10 à 20% donneront des gousses qui ne parviendront pas toutes à maturité ; seules les premières formées correspondant à la floraison « utile » (Nigam et al., 1983).

Dans les conditions optimales, l'arachide achève son cycle en 90 jours pour les variétés hâtives, en 120 jours pour les semi-tardives et en 140 jours pour les tardives (Schilling et al, 1996).

L'arachide a des besoins importants en chaleur, pour la germination il faut des températures de 32 à 34°C pendant 4 à 5 jours, 24 à 33°C sont nécessaires pour la croissance de la plante et 15 à 45°C sont les extrêmes au-delà desquels la germination est inhibée.

L'arachide tolère bien la sécheresse mais il présente des phases de sensibilités variables selon les stades physiologiques. La graine a besoin d'une quantité d'eau importante proche de la capacité de rétention pour s'imbiber avant de germer, l'embryon par contre a des besoins en oxygène élevés dès que la germination est amorcée (Schilling et al, 1996).

La période de prés floraison (0 à 30 jours après le semis) correspond à une phase de bonne résistance à la sécheresse suivie d'une période de sensibilité maximum correspondant à une forte activité physiologique (floraison et formation des gousses) ; la maturation est favorisée par une sécheresse relative (Gillier et Sylvestre, 1969).

L'arachide exige des sols bien drainés et bien aérés à texture fine mais meuble et perméable, en raison de son mode de fructification. Ils doivent permettre la pénétration des gynophores puis l'arrachage des gousses mure. L'arachide est une oléaprotéagineuse, qui a de nombreuses utilisations alimentaires ; sa graine riche en huile (50%) et en protéine (25%), fait l'objet de plusieurs utilisations selon les pays producteurs (Clavel et Gautreau, 1997).

Son fruit connu sous la dénomination « cacahuète » peut être consommé directement (sans aucune préparation particulière) ou après une légère torréfaction. L'huile d'arachide est très appréciée pour la fabrication de certains produits alimentaires (Schilling et al., 1996)

Les coques vides, résultants des traitements des gousses est un sous produit non négligeable, qui fournit une partie de l'énergie aux huileries locales en Afrique de l'Ouest (Schilling et al., 1996).

I.2. La situation de la culture d'arachide en Algérie

La culture de l'arachide peut se pratiquer durant la période estivale dans toutes les régions d'Algérie. Cependant, les surfaces dédiées à cette culture sont principalement localisées au Nord-Est (El-Taref Skikda), au Sud-Est dans les Oasis (Ghardaia) et au sud (Adrar et El-Oued) où la nature des sols et le climat répondent mieux aux exigences de cette espèce.

La production de l'arachide en Algérie est familiale. Des fluctuations très importantes suivant les années (Tableau N° 01).

Année	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Superficie	4250	3750	3380	4081	2837	2718	2683	2840	2574
Rdt (q/ha)	10,9	12,3	11,4	10,5	11,6	11,01	12,4	11,3	11,9
Pro (q)	46210	46160	38420	42690	33040	29950	33190	32222	30570

Tableau 01 : Evolution des superficies, rendements et productions en Algérie (2001-2009).

Selon M.A.D.R. 2001-2009

La répartition par wilayas est représentée dans la figure 02.

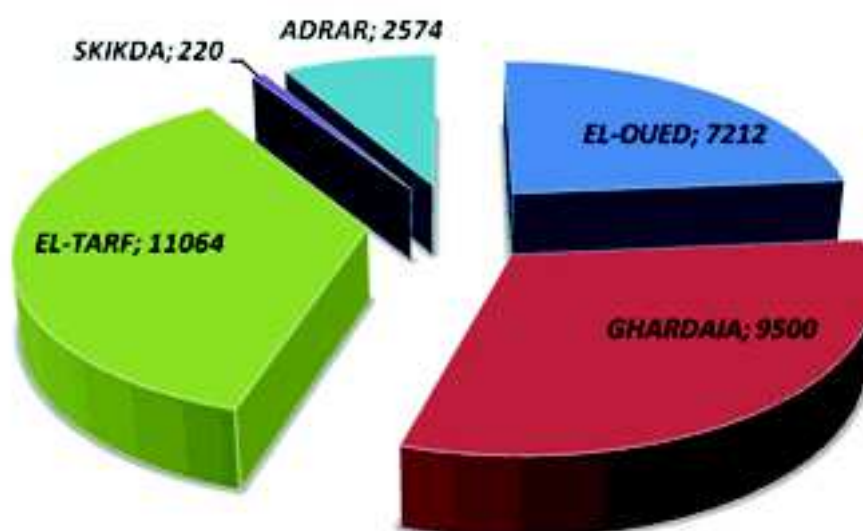


Figure 02 :Les principales zones productrices d'arachide en Algérie (2009) M.A.D.R.2009

CHAPITRE II.: Le partenaire microbien Rhizobium

L'azote est un élément majeur qui joue un rôle fondamental dans la constitution de la matière vivante. L'atmosphère est la principale réserve naturelle d'azote. Malheureusement cet azote moléculaire en abondance considérable, n'est pas accessible à la plupart des êtres vivants (Denarié, 2009). L'azote combiné est la seule forme d'azote biologiquement assimilable par les plantes et les animaux. La fixation symbiotique d'azote joue un rôle important dans le cycle de l'azote et dans l'écosystème tout entier puisqu'elle constitue la plus grande source d'azote combiné produit dans la nature (Dommergues et Dreyfus, 1982).

La capacité de fixer l'azote est restreinte à environ 200 espèces bactériennes (Lajudie, 1983). Parmi les bactéries autotrophes vis-à-vis de l'azote les symbioses Rhizobium-légumineuses, constituent un groupe dont l'importance est considérable, puisqu'elles peuvent fixer jusqu'à 350 kg/ha /an d'azote (Jeder et al., 1996).

Le terme « rhizobia » regroupe des bactéries appartenant aux quatre différentes branches de la sous-classe α des protéobactéries : la branche Mesorhizobium-Sinorhizobium-Rhizobium, la branche des Bradyrhizobium, la branche des Azorhizobium et la branche des Methylobacterium (Moulin et al., 2001). Ce sont des bactéries en forme de bâtonnets à l'état libre, non sporulantes et généralement mobiles grâce à la présence d'un ou plusieurs flagelles. Le groupe des rhizobia comprend des bactéries très diverses qui ont en commun leur aptitude à induire la formation de nodules fixateurs d'azote sur les racines ou les tiges des Légumineuses. Elles n'acquièrent en général leur capacité à fixer l'azote atmosphérique qu'au sein des nodules (Moulin et al., 2001).

Il existe deux types de nodules, les nodules indéterminés (Franssen et al., 1992) comporte un méristème nodulaire persistant comme le pois, la vesce, la luzerne et le Mimosa scabrella, et les nodules déterminés chez les quels ce méristème a une durée d'activité limitée ; ces nodules perdent leur activité mitotique à un stade précoce de leur développement (10 jours après l'inoculation) c'est le cas du soja (Dommergues et al., 1999). Le type et le nombre (ou le poids) des nodules actif sur le système racinaire est contrôlé par la plante hôte et non par la souche rhizobial (Hopkins, 2003).

Selon Francois et Gaudry (1997), la plupart des nodules sont légèrement colorés en rose par la léghémoglobine-hémoprotéine ; cette particularité permet de distinguer les nodosités fixatrices des nodosités inefficentes. Les nodosités caulinaires sont toujours vertes en raison de la présence des chloroplastes dans les tissus corticaux.

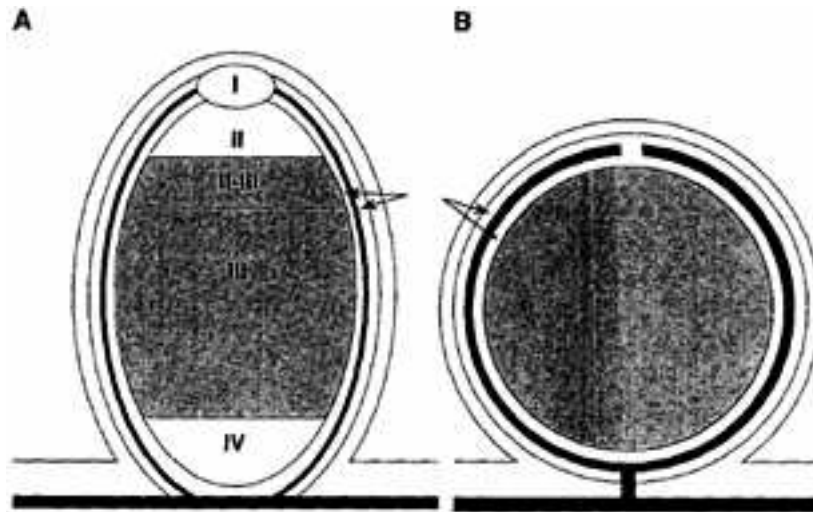


Figure 03 . Types nodulaires chez les Légumineuses

Nodule de type indéterminé présentant une zone méristématique (I), une zone de préfixation (II), une zone de fixation (III) et une zone de sénescence (IV) (A). Nodule de type déterminé (B). pn : parenchyme nodulaire. D'après Pawlowski et Bisseling, 1996.

II.1. Processus d'infection et de nodulation

Les conditions requises avant la mise en place de la symbiose sont une faible teneur en azote minérale du sol et une photosynthèse active pour assurer une source suffisante d'énergie (Kondorosi, 2000).

a. Préinfection

L'interaction entre la plante et la bactérie débute dans la rhizosphère. La plante permettant la croissance des bactéries de manière sélective (Savka et al., 2002). Les rhizobia sont attirés vers les poils racinaires par une large gamme de substances, principalement par les phénylpropanoïdes exsudés par la racine (Kape et al., 1991). Une production plus importante de ces composés est observée en condition de carence azotée (Coronado et al., 1995). Les flavonoïdes présents dans les exsudats racinaires induisent l'expression des gènes nod bactériens qui gouvernent la production des facteurs Nod, des lipochitoooligosaccharides qui déterminent la spécificité d'hôte (Perret et al., 2000). Les facteurs Nod induisent des événements morphologiques, physiologiques et moléculaires chez la plante hôte.

La déformation du poil racinaire est observée environ 12 à 24 heures après inoculation chez *M. sativa* (Wais et al., 2002). Elle fait intervenir des changements dans l'arrangement des microtubules (Timmers et al., 2007). Plus précisément, les poils racinaires peuvent adopter différentes formes en fonction de leur stade de développement : en crosse de berger, courbés, renflés, entrelacés, déformés, branchés ou joints (Wood et Newcomb, 1989).

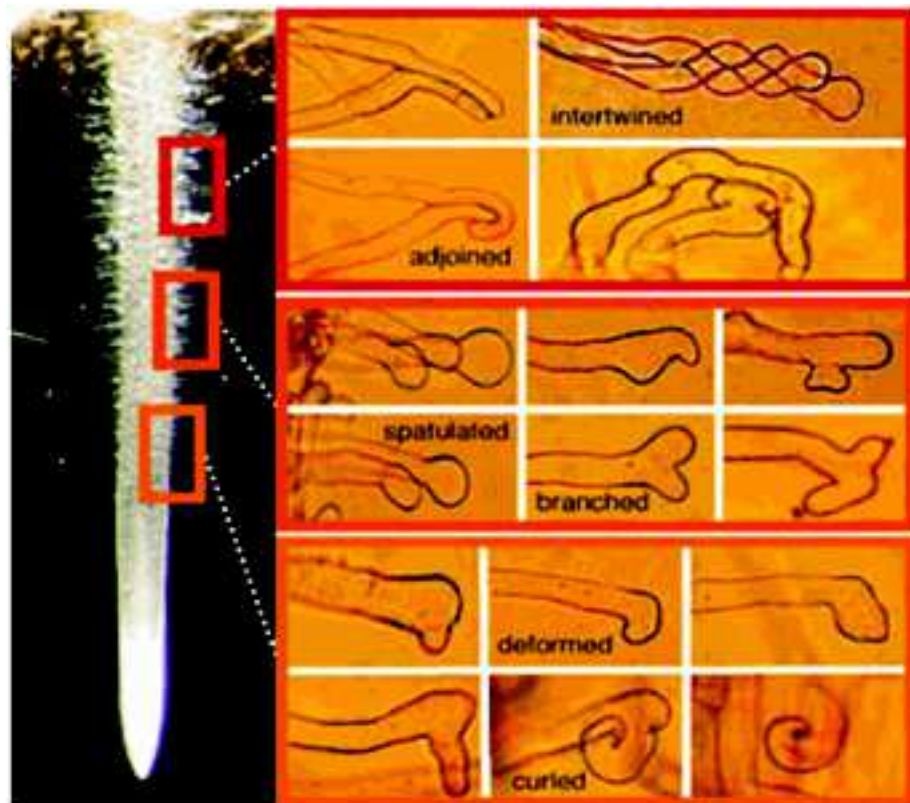


Figure 04 :Déformation des poils racinaires chez le haricot

Différents types de déformation des poils racinaires sont observés chez le haricot après contact avec la bactérie *Rhizobium etli*. Gauche : différentes zones correspondant aux différents stades de différenciation des poils racinaires. Droite : types de déformations couramment observées en réponse à la bactérie symbiotique. D'après Patriarca et al., 2004.

b. Infection

On distingue deux types d'infection : la voie intracellulaire et la voie intercellulaire (ou « crack entry »). Au cours de l'infection intracellulaire, la pénétration de la bactérie est facilitée par la courbure du poil racinaire qui crée une zone confinée dans laquelle la bactérie est entourée par la paroi végétale. Un cordon d'infection est initié à partir de ce point par hydrolyse de la paroi (Mateos et al., 2001). Le cordon d'infection est une structure tubulaire qui croît à l'intérieur de la cellule et dans laquelle la bactérie prolifère (Heller et al., 1998 ; Gage et Margolin, 2000 ; Gage, 2004).

L'infection intercellulaire (crack entry) le cas de l'arachide est un mode d'infection spécifique aux légumineuses tropicales ; le micro-symbiote infecte par voie fissurale ou par les blessures épidermiques (Chandher et al., 1982, Uheda et al., 2001).

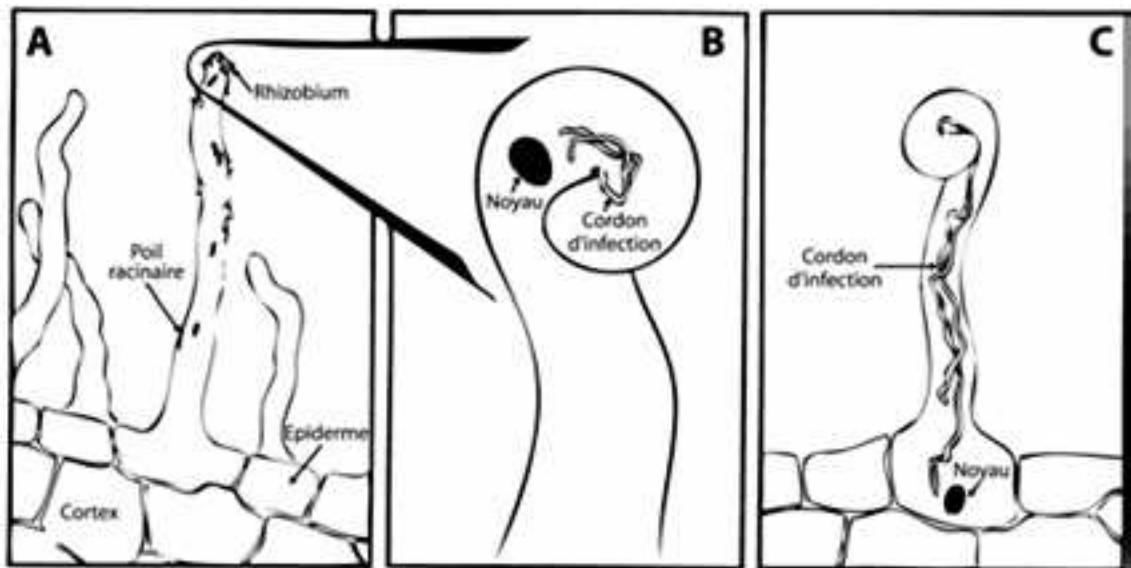


Figure 05 : .Infection intracellulaire chez les Légumineuses

La bactérie colonise la rhizosphère et entre en contact avec le poil racinaire (A). Les facteurs Nod induisent la courbure du poil racinaire ce qui permet la création d'une zone confinée pour la bactérie qui initie l'infection (B). La mise en place du cordon d'infection suit le déplacement du noyau vers la base du poil (C). D'après Perret et al., 2000.

c. Développement du nodule

L'infection de la plante par les rhizobia induit la dédifférenciation et la division des cellules du cortex (Foucher et Kondorosi, 2000). Les nodules de type indéterminé (*Medicago truncatula*, *Pisum sativum*) sont formés à partir du cortex interne alors que les nodules de type déterminé (*L. japonicus*, *Glycine max*, *Phaseolus vulgaris*) sont formés à partir du cortex externe. La persistance du méristème chez les espèces à nodules de type déterminé est très éphémère et la croissance en longueur du nodule est limitée. Une croissance en épaisseur a lieu par hypertrophie des cellules corticales et par des divisions de cellules contenant déjà des Rhizobia. Ce processus de formation se traduit par une forme sphérique et un état de différenciation identique pour toutes les cellules. Dans le cas des espèces à nodules de type indéterminé, la zone méristématique est persistante ce qui se traduit par une forme allongée (Peret, 2007).

II.2. Biochimie de la fixation biologique d'azote

Le processus de fixation d'azote de l'air a lieu dans le nodule, la conversion de l'azote moléculaire en ammonium est réalisée grâce à un complexe enzymatique, formé de deux métalloprotéines nommées protéine I (dinitrogénase) et II (dinitrogénase réductase) (Duoux et Nicole, 2004).

La nitrogénase est une enzyme lente, nécessite pour chaque molécule de diazote réduite, au moins seize d'ATP. Le bilan global de la réduction catalysée par la nitrogénase est :



La source première de l'énergie utilisée dans la fixation d'azote est constituée des glucides produits par la plante hôte au cours de la photosynthèse (Hopkins, 2003). Les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote peuvent consommer près de 20% de l'ATP produite par la plante hôte (Prescott et al., 2003).

La nitrogénase est très sensible à l'oxygène moléculaire. Le maintien d'une faible pression en oxygène dans le nodule est donc crucial. Il est assuré :

- Par une barrière à la diffusion de l'oxygène située dans le cortex interne du nodule.
- Par une respiration bactérienne rapide.
- Par la présence de la leghémoglobine, protéine qui facilite le transport de l'oxygène aux bactériode, à une pression partielle, sans endommager le complexe nitrogénase (Duhoux et Nicole, 2004).

La leghémoglobine synthétisée par la plante hôte, est localisée dans les cellules hôtes infectées par les bactéroïdes. Elle peut constituer jusqu'à 30% des protéines de cellule hôte et conférer au nodule une couleur rose. (Hopkins, 2003).

II.3. Génétique de la fixation biologique d'azote

La fixation biologique d'azote nécessite l'expression coordonnée de nombreux gènes appartenant à la fois au génome de la plante hôte et à celui du microsymbiote.

La génétique de l'infection, de la nodulation et de la machinerie fixatrice d'azote, a permis d'identifier plusieurs gènes dont les gènes *nif* qui comprennent des gènes de structure qui codent pour la protéine nitrogénase (Burgess et lowe, 1996), deux gènes *nif*, *nif D* et *nif K* codent respectivement pour les deux sous unités de la protéine MoFe (Howard et Rees, 1996 ; Engelhard, 2004). La protéine Fe et la ferrédoxine sont codées respectivement par les gènes *nif H* et *nif F*. (Dommergues et al., 1999 ; Ramos et Bisseling, 2004 ; Duhoux et Nicole, 2004 ; Sadawsky, 2005).

Trois gènes, comprenant les gènes *nif* sont impliqués dans le processus symbiotique ; les gènes *nod* communs, les *nod* de spécificité d'hôte (*hsm*) et les gènes de spécificité du génotype (*GSN*) (Vance, 2005) .

- Les gènes *nod* communs

Les gènes *nod* communs (ABC) sont activés par les flavonoïdes des exsudats racinaires émis par l'hôte. Ce sont les gènes fonctionnellement identiques que l'on trouve chez tous les rhizobiums ; ils sont interchangeables entre les différentes espèces. (Dommergues et al., 1999). Leur mutation empêche les rhizobiums d'induire l'infection et la nodulation (Begun et al., 2005).

- Les gènes de spécificité pour la nodulation de l'hôte : gènes *hsm*

Les gènes *hsm* (host specific nod genes) régissent la spécificité pour la nodulation d'une espèce ou d'un genre donné de plantes hôtes (Patriarca et al., 2002), ils jouent un rôle essentiel dans le deuxième niveau de la détermination du spectre d'hôtes (Hopkins, 2003) .

- Les gènes de spécificité pour la nodulation du génotype : gènes GSN

Les gènes GSN régissent la spécificité pour la nodulation d'un génotype donné à l'intérieur d'une espèce de légumineuse donnée.

Le développement d'un nodule fonctionnel nécessite la production par la cellule hôte d'un certain nombre de protéines spécifiques de nodule appelées nodulines, codées par des gènes Nod localisés dans le génome des cellules hôte. (Davet, 1996). Ils sont impliqués dans

la déformation des poils absorbants, la formation du cordon d'infection, la formation de la membrane enveloppante, le transport de l'oxygène dans les nodosités (léghémoglobines) et l'assimilation de l'azote fixé et son transport dans les organes de la plante (Franssen et al., 1992 in Hopkins, 2003 ; Davet, 1996).

CHAPITRE III.: Stress hydrique

La disponibilité en eau est l'un des facteurs les plus importants pour la croissance et la productivité des plantes. L'eau est la principale composante des plantes où elle peut représenter, selon les espèces jusqu'à 95% du poids total (Mayer et al., 2004).

La croissance des cellules et par conséquent celle des tissus de la plante est le résultat direct de la force de l'eau (la pression de turgescence) exercée par la vacuole sur les membranes des cellules. De ce fait, l'expansion des cellules est de loin la plus sensible au déficit hydrique. Il suffit d'une faible réduction de disponibilité en eau pour réduire le taux de croissance cellulaire (Geoffrey et Cooper, 1997).

La transpiration varie en fonction des conditions environnementales telles que l'humidité de l'air, la température, l'humidité du sol (Cowan, 1977). Une plante qui perd de l'eau plus rapidement qu'elle ne peut en absorber, souffre d'un déficit hydrique. En effet, toutes les plantes souffrent, à un degré plus ou moins important du stress hydrique dans leur cycle de développement. De plus, la capacité à supporter les déficits hydriques est un facteur déterminant de la répartition naturelle des plantes dans le monde. Les effets du stress hydrique dépendent de l'humidité du sol, de la durée et de l'intensité du stress, du stade de développement de la plante. Ils provoquent généralement une réduction de la biomasse et du rendement (Tardieu, 2008).

III.1. Effets du stress hydrique et stratégies d'adaptation

III.1.1. Effets de la sécheresse sur la production

Des relations positives, de type linéaire, sont observées entre le rendement de l'arachide et l'eau consommée (Annerose, 1988 ; Harold, 1999). Le rendement peut être décomposé en deux termes: le nombre de gousses par plant et le poids moyen d'une gousse. Pour ces deux composantes de rendement, les périodes de sensibilité maximale sont le début floraison et le remplissage des gousses (Gillier et Silvestre, 1969). Une contrainte hydrique peut avoir des conséquences de natures et d'intensités variables selon sa position dans le cycle de développement. Le nombre de gousses par plant est fortement affecté si le déficit hydrique est subi en période végétative ; en revanche, c'est plutôt leur poids qui sera diminué si le déficit a lieu après la floraison (Annerose, 1988).

A la floraison chez l'arachide, un déficit hydrique réduit de plus de 50% le nombre de gousses par plant et de 53,77% leur poids moyen (Lazali, 2008).

La plupart des études, attribuent à la disponibilité en eau, une action déterminante sur la production des cultures par une diminution de la surface foliaire (Bacha, 1998), ainsi sur la durée de fonctionnement de cette dernière (Shulz et Matthews, 1993) et enfin sur le

taux d'assimilation du carbone des feuilles qui est étroitement associé au fonctionnement photosynthétique des feuilles (Marrieu et al., 1981 ; Hopking, 2003).

III.1.2. Effet du stress hydrique sur la surface assimilatrice

Le développement végétatif de l'arachide sous conditions limitantes d'alimentation hydrique est fortement perturbé (Chaves et al., 2002 ; Ferrera et al., 2004 ; Lebon et al., 2006). On note principalement une diminution importante de la taille et de la surface foliaire (Perry et al., 2005 ; Lebon et al., 2006). La réduction de la surface foliaire peut provenir d'une diminution de l'expansion foliaire et/ou d'une sénescence accélérée de la feuille. La croissance foliaire est stoppée très rapidement par un déficit hydrique, puisqu'elle intervient à des potentiels hydriques de turgescence de -0,4 MPa (Kramer et Boyer, 1995). Au niveau cellulaire, deux facteurs sont déterminants sur la croissance : l'extensibilité de la paroi et sa turgescence.

L'extensibilité de la paroi ne dépend pas uniquement de ses propriétés élastiques, mais également de phénomènes biochimiques impliqués dans les processus de relaxation de celle-ci ; ces derniers sont souvent diminués lors d'un déficit hydrique (Matthews et Boyer, 1984 ; Cosgrove, 1993).

Il existe une valeur seuil de turgescence cellulaire, conditionnée par l'extensibilité de la paroi, pour laquelle l'expansion est stoppée, et lorsque la contrainte est sévère, la perte de turgescence peut conduire à la sénescence foliaire. Ainsi des plantes soumises à un déficit hydrique voient généralement leur sénescence foliaire s'accélérer (Lebon et al., 2006), et une perte trop importante d'eau peut conduire à la mort de la cellule et à la sénescence du tissu.

La diminution de la surface foliaire entraîne une diminution du rayonnement intercepté et de la transpiration, ce qui produit une diminution de l'assimilation du carbone (Cowan, 1982). Lorsque l'indice foliaire est inférieure à environ trois, la surface foliaire est limitante pour l'interception du rayonnement utile pour la photosynthèse (Gosse et al., 1982 ; Durand et al., 1991 ; Akmal et Janssens, 2004).

En réponse à la sécheresse, la sénescence foliaire conduit également à une allocation préférentielle des ressources vers les organes reproducteurs. La sénescence foliaire précoce est habituellement corrélée à un faible rendement (Merrien et al., 1981).

III.1.3. Effet du stress hydrique sur la photosynthèse

Lors d'un déficit hydrique, l'activité physiologique de la feuille et plus particulièrement la photosynthèse, est affectée.

La première manifestation du stress hydrique est la fermeture des stomates et une diminution du taux d'assimilation du CO₂ (Hopkin et William, 2004). La régulation stomatique fait intervenir la turgescence stomatique et également dépend de l'action de Ca²⁺ et ABA (l'acide abscissique), et de la combinaison des deux (Davis et al., 1994 ; Santer et al, 2001).

Le second processus concerne la réduction de la régulation du Rubulos 1,5 biphosphate par l'apport insuffisant d'ATP et aussi par la réduction de l'activité des enzymes de la photosynthèse (Farineau et al., 2006).

La relation entre la photosynthèse et le taux du RubP (rubulose biphosphate) a été démontrée par Gimenez et al. (1992), qui suggèrent que l'inhibition progressive de la

photosynthèse au cours d'un faible potentiel hydrique dépend non seulement du faible taux de CO₂ mais aussi de l'apport de la RubP.

Lorsque les cellules se déshydratent fortement ; la structure quaternaire des enzymes et des photosystèmes (PSI et PSII) se dégrade, ainsi que des modifications des propriétés des parois notamment leurs perméabilités (Munier-Jolain et al., 2005).

En parallèle, lors d'un stress hydrique, l'excès d'énergie absorbée par la chlorophylle provoque la formation des formes actives d'oxygènes, générant ainsi un stress oxydatif (Abdella et El-Khshiban, 2007). Le chloroplaste est la source de formation des substances toxiques (¹O₂, O₂⁻, H₂O₂, OH) ; l'ion OH⁻ est la forme la plus toxique. Ces composés provoquent d'importants dommages au niveau de la cellule (peroxydation des lipides, dégradation des protéines ainsi qu'une altération et une déstabilisation des membranes) ; ces effets ont des conséquences significatives sur la photosynthèse et la productivité des végétaux (Chamnongpol et al., 1998 ; Queval et al., 2007).

III.1.4. Effet du stress hydrique sur la nutrition azotée

Le stress hydrique affecte l'ensemble des phénomènes biologiques qui peuvent conduire à la mort de la plante. Le métabolisme général des plantes est perturbé, notamment le métabolisme azoté, qui représente la particularité d'être alimenté par deux voies, l'assimilation de l'azote et de la fixation biologique de l'azote atmosphérique.

III.1.5. Effet du stress hydrique sur la fixation biologique d'azote

L'inhibition de la fixation biologique d'azote par le déficit hydrique constitue un obstacle majeur à l'exploitation optimale de la nutrition azotée chez les légumineuses. Lors d'un déficit hydrique dans le sol, la survie des populations bactériennes est affectée ; leurs mouvements sont entravés, ce qui se traduit par une baisse de l'infection des racines. L'effet de ce stress sur la symbiose dépend généralement de la phase de croissance et de développement de la plante, mais aussi de la sévérité du stress hydrique.

Un stress hydrique appliqué au stade de développement végétatif affecte la nodulation, mais cette dernière peut reprendre normalement après re-irrigation ; par contre un stress appliqué pendant la période de reproduction affecte définitivement la nodulation du haricot (Mouhouche, 1999).

Les travaux de Bacha (1998), effectués sur le pois chiche, montrent que le stress hydrique provoque une diminution de la fixation de l'azote, due à la diminution du statut hydrique des nodules durant la période du déficit hydrique.

La grande sensibilité des nodules au déficit hydrique provient du fait que ceux-ci ne possèdent pas de mécanismes de régulation des flux d'eau, comme c'est le cas des stomates aux niveaux des feuilles. L'effet inhibiteur du stress hydrique sur la nodulation pourrait être attribué à l'altération de l'activité métabolique des nodules ou bien à des effets directs sur la perméabilité nodulaire à l'oxygène.

III.2. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse

L'installation d'une sécheresse se manifeste par la combinaison d'une part, de la restriction de la disponibilité en eau du sol et, d'autre part, de l'augmentation de la demande évaporatrice.

Dans les zones arides, les plantes ont développés des mécanismes de régulation physiologiques et morphologiques qui leurs permettent de s'adapter à une alimentation en eau déficitaire (Boulbaba et al., 2009). L'adaptation à la sécheresse est la capacité de la plante à croître et donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des déficits hydriques (Turner, 1997).

Jonnes (1992) a défini et établi une classification des « stratégies » d'adaptation à la sécheresse : (1) la première consiste à 'éviter' le stress hydrique et (2) l'autre à le 'tolérer'.

III.2.1. Eviter la sécheresse

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive, qui permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adaptation de son cycle de culture à la longueur de la saison des pluies. Le développement phénologiques rapide avec une floraison précoce, permet à la plante d'éviter les périodes sèches.

La précocité chez l'arachide (variété de 90 jours), est un caractère essentiellement intéressant en cas de sécheresse, par ce qu'elle permet de réduire la durée réelle d'exposition de la plante au stress hydrique (Annerose, 1988).

Cette stratégie appliquée aux espèces cultivées a emmené à décaler la date de semis et ou à sélectionner des variétés plus précoces permettant d'éviter le déficit hydrique de fin de cycle (Annerose, 1988).

La deuxième façon d'éviter la sécheresse est la capacité de la plante à maintenir un état hydrique satisfaisant. La stratégie de l'évitement est principalement liée, d'une part, à la réduction de la transpiration et d'autre part, à une optimisation de l'absorption d'eau par les racines. La diminution de la transpiration est principalement liée à la fermeture des stomates. Il s'ensuit une chute de l'assimilation de CO₂ donc une baisse de production de biomasse. Elle peut être due également à une diminution des surfaces évaporantes (Kiani, 2007).

Parmi les mécanismes permettant de réduire la transpiration, la réduction de la surface foliaire et la diminution de la conductance stomatique jouent un rôle déterminant. Lors de sécheresses précoces, la réduction de la surface foliaire est associée à une diminution de l'expansion foliaire plus qu'à une sénescence accélérée des feuilles (Tardieu et al., 2006).

Chez l'arachide, les mécanismes de fermeture des stomates, d'enroulement des feuilles et la réduction de la surface foliaire permettent de réguler les pertes en eau de la plante. Ils permettent d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'eau en réduisant les pertes aux heures de forte demande évaporative (Bhagsari et al., 1976).

Les travaux d'Harold (1999) montrent que lorsque la fermeture des stomates est complète chez l'arachide, une transpiration de la cuticule a été observée, qui permet à cette culture de maintenir un certain niveau d'assimilation surtout en cas de déficit hydrique sévère. La régulation de la conductance stomatique dépend du potentiel hydrique foliaire et de l'humidité de l'air au champ (Turner, 1997). Les génotypes à faible conductance sont plus sensibles au déficit et à la baisse du potentiel hydrique foliaire que les génotypes à forte conductance. Une faible conductance est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse.

L'optimisation de l'absorption d'eau est liée à un ensemble complexe de caractères morphologiques des racines : masse et volume, ramification, profondeur (Ramanjulu et Bartels, 2002). De nombreuses plantes adaptées aux zones arides ne contrôlent que très peu leurs pertes en eau par transpiration, mais possèdent un enracinement très profond capable d'extraire l'eau du sol. La croissance racinaire en conditions sèches peut être maintenue par l'ajustement osmotique qui limite la baisse du potentiel de turgescence (Turner, 1986).

III.2.2. Tolérer la sécheresse

La tolérance est la stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique. Le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates (Mojayad et Planchon 1994), de maintenir le volume chloroplastique (Gupta et Berkowitz 1987) et de réduire le flétrissement foliaire (Jones et Turner 1980). Cette aptitude confère à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne (Ludlow et al., 1983).

Cette tolérance au déficit hydrique interne permet un fonctionnement prolongé de la photosynthèse. Les produits carbonés peuvent alors être utilisés autant pour l'ajustement osmotique que la croissance racinaire.

La tolérance à la sécheresse est le résultat de mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires complexe.(Sharma et al., 1992). L'expression de différents gènes et l'accumulation de divers osmolytes (l'ajustement osmotique) couplés à un système antioxydant efficace sont souvent les principaux mécanismes de tolérance au déficit hydrique. Plusieurs de ces mécanismes ont été caractérisés chez différentes plantes (Ramanjulu et Bartels, 2002).

III.2.3. Les mécanismes moléculaires de la tolérance à la sécheresse

III.2.3.1. Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est considéré comme étant un mécanisme important d'adaptation des végétaux à la sécheresse (Poormohammad Kiani, 2007). Les substances osmotiques ou osmolytes accumulées dans des cellules soumises à différents stress appartiennent à un nombre limité de catégories de composés chimiques hydrosolubles possédant une charge électrique nulle au pH physiologique.

Ces osmolytes de faible poids moléculaire sont essentiellement des polyols et des sucres solubles (glycérol, glucose, fructose, saccharose.....), des acides aminés non essentiels (proline, glycine betaine ect) (Hopkins, 2003).

III.2.3.2. Proline

Le maintien d'une pression osmotique élevée au niveau cellulaire est lié à l'accumulation de certain osmolytes compatibles tels que les sucres et les acides aminés (la proline, la glycine bêtaïne) (Moulineau, 1993). La proline semble jouer un rôle de première importance, en effet la proline est la molécule organique la plus accumulée chez les organismes lors d'un stress (Johari et al., 2010).

La proline est considérée, comme un médiateur dans l'ajustement osmotique (Johani et al., 2010). C'est un stabilisant des structures (acides nucléiques, protéines et des

membrane), en raison de leurs propriétés extrêmement hydrophiles (Yakota et al., 2006), c'est aussi une source d'énergie, d'azote et de carbone (Kavi et al., 1995 ; Zhang et al., 1997), de plus c'est un régulateur de pH cytoplasmique (Tahri et al., 1998).

Lors d'un stress hydrique, la proline est synthétisée à partir du glutamate par l'action de deux enzymes : l'acide 5-carboxylique Δ_1 pyrroline synthétase (P5CS) et la pyrroline -5 carboxylique réductase (P5CR) (Hu et al., 1992).

Le déficit hydrique interviendrait, principalement sur la formation de P5C, la stimulation de la synthèse de la proline sous stress hydrique est associée à un niveau élevé en ARNm P5CS (Yoshiba et al., 1999).

Selon Nano et al. (1999), l'expression de la P5CS antisens, inhibe la synthèse de la proline ce qui provoque une hypersensibilité des plantes au déficit hydrique.

III.2.3.3. Les glucides

Les sucres solubles figurent parmi les composés les plus fréquemment accumulés au cours des stress environnementaux (Yakota et al., 2006).

Les sucres sont des produits de la photosynthèse et sont exportés des chloroplastes à l'état de trioses phosphates, tandis que le transport des oses dans la parois de la plante est réalisé sous forme de saccharose. Les trioses phosphates sont transformés en saccharose dans le cytosole, au fur et à mesure de leur sortie du chloroplaste. Le saccharose est la forme de transport qui permet les mouvements entre les différentes zones de synthèse.

Le saccharose est la source de carbone la plus accumulée lors d'un stress hydrique au niveau des tissus de certaines espèces végétales (Zrenner et Stitt, 1991). Cette accumulation du saccharose joue un rôle important dans l'ajustement osmotique et peut fournir rapidement des carbohydrates mobilisables comme source d'énergie pour la croissance après la levée du stress (Hare et al., 1998).

Le métabolisme du saccharose est un cycle continue de synthèse et de dégradation (Su, 1982 ; Hill et Rees, 1995). Trois systèmes enzymatiques participent au métabolisme du saccharose ; i) Saccharose phosphate synthétase (SPS), ii) Saccharose synthase (SS), iii) Invertase (B-fructofuranosidase).

Le stress hydrique induit une régulation de l'activité de la SPS. En effet, l'activité de la SPS augmente fortement lors d'un stress hydrique chez certaines espèces (Zrenner et Stitt, 1991).

CHAPITRE IV.: Matériels et méthodes

IV.1.Site expérimental

Notre expérimentation a été réalisée au niveau de la station expérimentale de l'ENSA « Ecole Nationale Supérieure Agronomique » dans une serre en verre orientée dans le sens Nord-Sud, dont les caractéristiques géographiques sont : latitude 36° 43' Nord, longitude 30° 8' Est, altitude 50m, étage climatique subhumide à hiver humide.

IV.2.Conditions édaphiques

Les analyses physico-chimiques du sol sont rapportées dans le tableau N° : 02.

Tableau 02 : caractéristiques physico-chimiques du sol.

Analyse	Eléments	Résultats	Méthodes
Granulométrique	Argile Limon Sable	3% 17,25% 79,75%	Pipette de ROBINSON
Chimique	pH Calcaire total Carbone MO Azote P Phosphore Conductivité électrique	8.5 5.64% 1.72% 2.06% 0.08% 4.7	BERNARD WALKEY-BLACK KJELDAHL JORET-HEBERT Conductimètre

Le sol est de texture sablo-limoneux, n'est pas riche en phosphore, et légèrement salin.

IV.3.Matériel végétal

Le matériel végétal consacré à cette étude est composé de quatre populations d'arachide, fournies par l'ITCMI. La nomination de ces populations correspond au nom des localités d'où elles ont été prélevées.

Tableau 03 : Liste des populations étudiées.

populations	code	origine
Oued souf	P1	Oued souf
El frin	P2	El kala
Adrar	P3	Adrar
Egypte	P4	Egypte



Figure 06 : P1 Oued souf



Figure 07: P2 El Frin



Figure 08: P3 d'Adrar



Figure 09: P4 d'Egypte

IV.4. Isolats rhizobiens

Deux isolats rhizobiens ont été retenus au cours de cette étude, dont un isolat à croissance lente Br12 (SI) et l'autre à croissance rapide 23ac (SII), ces isolats ont été isolés par madame Djebara à partir de nodules d'arachide.

Tableau 04 : Les souches rhizobiennes étudiées.

Isolats	Caractéristiques
Br 12 (SI)	Souche à croissance lente
23ac (SII)	Souche à croissance rapide

- Préparation de l'inoculum

L'inoculum est préparé à partir d'une culture bactérienne obtenue après ensemencement d'une préculture pendant 24 heures dans un milieu de culture YMB, reparti à raison de 100 ml dans des erlens de 500ml. Les erlens sont ensuite incubés sous agitation à 200tours / mn à 28°C jusqu'à une DO (620 nm) égale à 0,600, correspondant à une concentration cellulaire de 10^9 cellule/ml de culture pour les souches à croissance rapide et 10^{10} pour les souches à croissance lente.

Milieu de culture

Le milieu (YMA), Yeast-Manitol-Agar (Vincent, 1970) , a été utilisé pour la culture des souches.

- Mannitol : 10g
- K_2HP_4 : 0,5g
- $MgSO_4$: 0,2g
- Extrait de levure : 0,4g
- Nacl : 0,1g
- Agar agar : 15g

Le milieu est ajusté à pH 6,9 puis autoclavé à 120°C pendant 20 minutes. Le milieu Yeast-Mannitol-Broth (YMB) est utilisé pour la préparation des précultures, dont la composition est semblable au YMA mais sans Agar agar.

- Test de piégeage

La vérification de la présence ou l'absence de rhizobiums dans le sol a été réalisée par un test de piégeage ; aucun nodule n'a été formé ; ce qui confirme que notre sol est dépourvu de souche rhizobia spécifique à l'arachide.

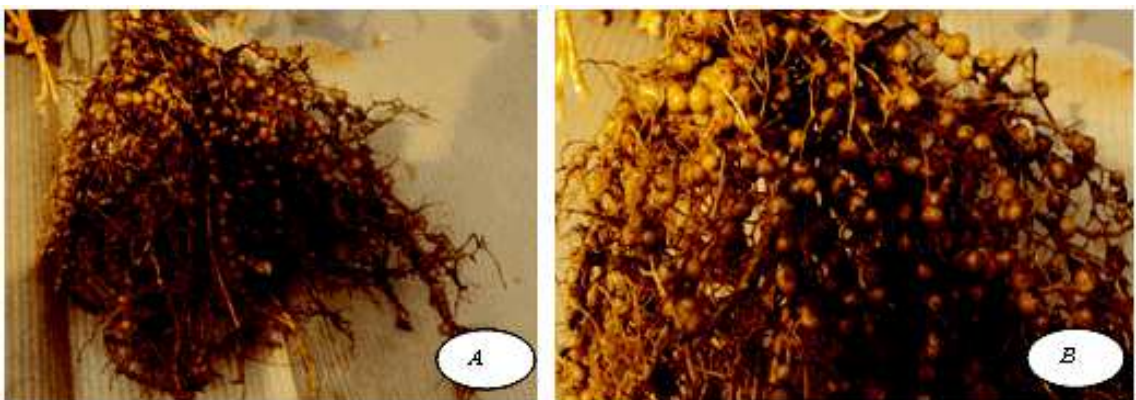


Figure 10 : Nodosité sur plant d'arachide inoculé avec les souches rhizobiennes : **A** : souche à croissance rapide (23ac), **B** : souche à croissance lente (Br 12).



Figure 11 : Plant témoin non inoculé

IV.5. Gestion de l'essai

IV.5.1. Dispositif expérimental

Il s'agit d'un essai en bloc aléatoire complet, avec trois répétitions, chaque répétition comprend trois facteurs :

- **Facteur I** : représente la durée du stress hydrique avec quatre niveaux (1) témoin ; (2) cinq jour de stress (stress faible) ; (3) dix jours de stress (stress modéré) ; (4) quinze jours de stress (stress sévère).
- **Facteur II** : représente les quatre populations d'arachide.
- **Facteur III** : représente les deux isolats rhizobiens.

Le stade de développement de la culture choisi pour l'application du stress hydrique est le début floraison, car c'est la phase la plus sensible à la contrainte hydrique (Gillier et Silvestere, 1969). Le stress hydrique est provoqué par un tarissement de l'eau du sol (arrêt d'arrosage) qui correspondre à 80% de la réserve utile (RU) et pendant des durées ; 0, 5, 10 et 15 jours. Le témoin est représenté par des pots conduits à ETM. La mesure du taux de tarissement se fait par pesée. Pour chaque pot nous avons calculé la réserve totale (RT) et la RU ($RU = 1/2 RT$), La réserve totale est mesurée à partir de quatre échantillons du substrat utilisé. Ils sont ramenés à la capacité au champ, pesés, séchés à 105°C pendant 48 heures, puis repesés. La différence entre le poids frais et le poids sec nous donne la réserve totale (Ducroq, 1990).

IV.5.2. Mise en place de l'essai

Le substrat utilisé est un mélange de 2/3 du sol de la région de Staouali et 1/3 de matière organique. Les pots utilisés sont en plastique d'une capacité de 15 kg.

Les graines sont décortiquées deux jours avant leur inoculation, ensuite elles sont immergées pendant trois heures dans un mélange constitué de 200 ml d'inoculum et 50g de tourbe stérile. Elles sont semées par la suite à raison de quatre graines par pot. Les pots sont préalablement irrigué jusqu'au drainage. Après la levée, on effectue un éclaircissage dont le meilleur plant est gardé.

IV.5.3. Irrigation

L'irrigation a été effectuée manuellement.

IV.5.4. Traitement phytosanitaire

Au cours du cycle de notre culture il a été enregistré l'apparition de l'oïdium. « *Oidium arachidis* », qui a été traité par l' Hexaconazole.



Figure12 : Vue générale de l'essai

N

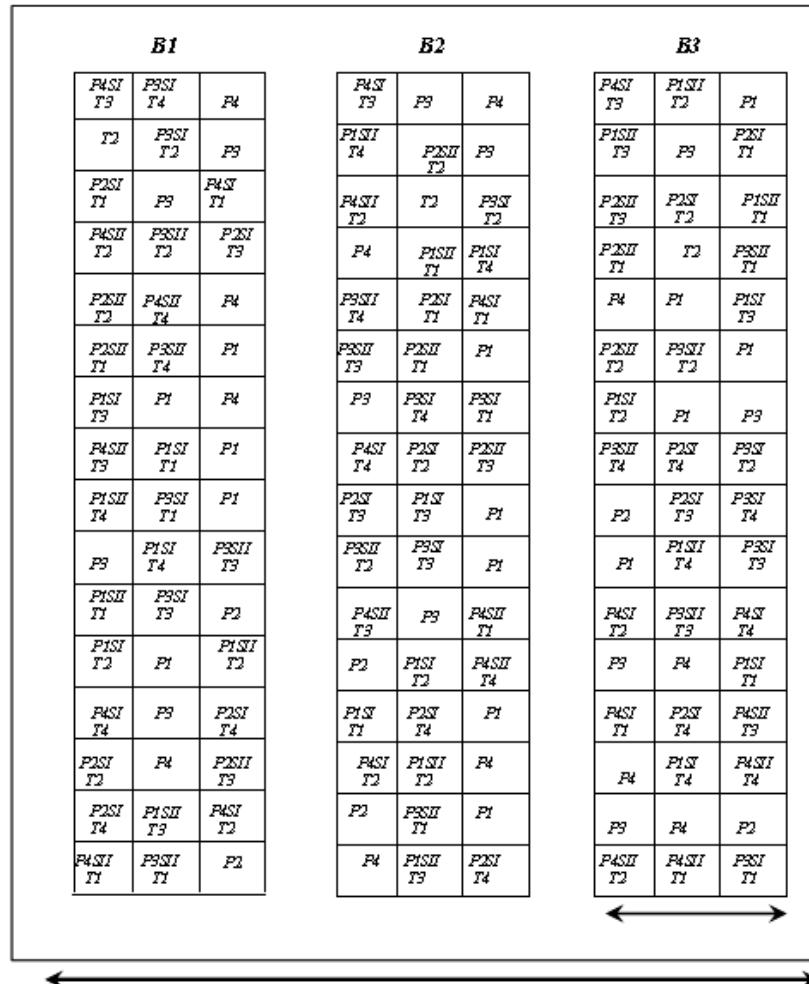


Tableau 05 : déspositif expérimental

IV.6. Les caractères étudiés

IV.6.1. Paramètres morphologiques

La hauteur des tiges :

consiste à déterminer, la distance entre le collet et la partie terminale de la tige, à l'aide d'une règle graduée.

La surface des feuilles:

consiste à peser une surface donnée ($x \text{ cm}^2$) d'un papier homogène, qui va donner y (g), puis à l'aide d'un crayon, on dessine les feuilles du plant sur un papier semblable au

premier, qu'on découpe et qu'en pèse, ce qui donnera un poids Zg et de là et à l'aide d'une règle de trois, on détermine la surface des feuilles.

IV.6.2. Paramètres physiologiques

IV.6.2.1. Dosage de la proline

La technique utilisée pour le dosage de la proline est celle de Troll et Lindsay (1955). Cette technique est basée sur la capacité de la proline à réagir avec en milieu acide et chaud avec la ninhydrine pour donner un composé de couleur rose à rouge, soluble dans les solvants organiques tel que le Toluène.

100 mg de matière végétale sèche sont broyés dans 5ml de méthanol. L'ensemble est chauffé au bain marie à 85°C pendant une heure.

A 1ml d'extrait de proline sont ajoutés 1ml d'acide acétique et 1ml de réactif de ninhydrine (1.25 g de ninhydrine + 30 ml acide acétique + 7.5 ml d'acide orthophosphorique 85 % + 12.5 ml d'eau distillé). Les tubes sont homogénéisés et placés dans un bain marie à 95°C pendant 30mn.

Après refroidissement 5ml de toluène sont ajoutés, après centrifugation au vortex deux phase se développent :

- La phase supérieure organique contenant la proline est prélevé.
- La phase inférieure aqueuse est éliminée.

Après avoir récupéré la phase supérieure, nous avons ajouté de Na₂SO₄ à l'aide d'une spatule afin d'éliminer l'eau qu'elle contient. Enfin les densités optiques des échantillons sont lues au spectrophotomètre.

IV.6.2.2. Dosage des sucres solubles

Les sucres sont dosés selon la méthode de Mc Cready. C'est une méthode colorimétrique basée sur la déshydratation intramoléculaire des oses en milieu acide (H₂SO₄ concentré) à chaud.

Les dérivées furfuraliques obtenu (5-hydroxyméthyl-furfural pour les exoses) se condensent avec l'antrone pour donner des produits colorés. Les différences de couleur obtenues (bleu-vert avec les hexoses, rouge avec les pentoses).

0,1g de matière végétal fraîche est broyées dans 5ml d'éthanol bouillant à 80%. Après agitation au vortex, le broyat est centrifugé pendant 20mn à 4000tr/mn. L'extraction est réalisée deux fois. A chaque extraction le surnageant est prélevé et rajouté au précédant dans un tube et le tout est ajusté à 20 ml par de l'eau distillé.

1ml d'extrait glucidique est ajouté au 2ml de réactif à l'antrone (0.2g d'antrone dans 100ml d'acide sulfurique 91%, le réactif est préparé le jour même et conservé à froid et à l'obscurité). Après agitation au vortex et passage au bain-marie à 100°C pendant 7mn, une coloration vert-bleu est observée. Après refroidissement, les densités optiques sont lues au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 630nm.

La courbe étalon est réalisée à l'aide de concentration croissante en glucose obtenu à partir d'une solution mère de 100µg/ml.

IV.6.2.3. Dosage des pigments chlorophylliens

Le dosage des chlorophylles est basé sur la méthode de Arnon (1949). 0.1g de matière végétale fraîche a été broyé à sec puis dans 10ml d'acétone (80%) le broyat est centrifugé à 4000 tr/mn pendant 10 mn. Le surnageant qui contient les pigments est récupéré. Les densités optiques sont lues aux longueurs d'ondes 663 et 645 nm respectivement pour la chlorophylle a et b. la teneur en chlorophylle est déterminée selon les équations de Arnon

$$\text{➤ Chl a} = 1.27 \text{ DO } 663 - 2.7 \text{ DO } 645 \text{ (}\mu\text{g/ml)}$$

$$\text{➤ Chl b} = 22.9 \text{ DO } 645 - 4.7 \text{ DO } 663 \text{ (}\mu\text{g/ml)}$$

IV.6.2.4. Dosage de l'activité nitrate réductase (ANR)

Cette mesure a été réalisée par la méthode « in situ », mise au point par Robin et al. (1983). Une foliole des deux feuilles supérieures de la plante, entièrement développées est placée dans un tube venoject de 13ml contenant 0.5 ml de KNO_3 (0.2N). L'anoxie est réalisée en introduisant deux aiguilles de seringues dans des tubes hermétiquement fermés, permettant le balayage d'azote sous pression (1.5 Bar). Le balayage est interrompu après une minute par retrait simultané des deux aiguilles. L'obscurité est assurée par une feuille d'aluminium entourant le tube. Après 30mn d'incubation, l'extraction du nitrite est réalisée par addition de 4ml d'eau distillée bouillante et passage au bain-marie à 100°C pendant 10mn. Le nitrite produit est alors révélé en ajoutant 2ml de sulfanilamide (10g/l dans HCl 1,5N) et 2ml de N-Naphtyl-Ethylène Diamine-Dichlorure (0,2g/l). Après 10mn de réaction la coloration est lue au spectrophotomètre à 540nm.

$$\text{ANR (}\mu\text{mols de NO}_2\text{/h/MVF)} = \text{DO} \times 60 \times \text{V/E} \times \text{T} \times \text{P}$$

T : temps d'incubation en minutes, E : coefficient d'absorption molaire pour le nitrite, spécifique du spectrophotomètre $47,8 \times 10^{-3}$, P : poids frais du végétal en gramme, V : volume d'extraction égale $8,5 \times 10^{-3}$ L.

IV.6.2.5. Dosage de l'azote total (méthode Kjeldhal)

IV.6.2.6 Teneur en protéine total (%)

Teneur en Azote totale X coefficient (n)

Pour l'arachide (n) = 6,25 (Nautiyal et al., 2008).

IV.6.3. Caractères liés à l'état hydrique de la plante

IV.6.3.1. La teneur relative en eau (TRE)

La teneur relative en eau est calculée selon la formule suivante : $\text{TRE} = (\text{PF-PS}) / (\text{PT-PS}) \times 100$.

Dont : PF ; Poids frais de la foliole, PS ; Poids sec de la foliole. Le poids frais est déterminé par pesée de la feuille immédiatement après son prélèvement. Le poids à la saturation est obtenu en plaçant la feuille dans l'eau distillée pendant 24h à 4°C dans l'obscurité. Le poids sec est obtenu en plaçant la feuille à l'étuve à 80°C pendant 24h.

IV.6.3.2. Potentiel hydrique foliaire (PHF)

Ce paramètre a été mesuré sur la dernière feuille du sommet entièrement formée par la technique de la chambre à pression. La dernière feuille sectionnée est introduite dans un bouchon de silicone, le tout est introduit dans la chambre à pression de sorte que le bout sectionné apparaisse à l'extérieur du couvercle sur une hauteur maximale de 1.5 cm et on envoie de l'azote sous pression jusqu'à l'apparition de la première goutte de sève au niveau de la section de la feuille. La pression nécessaire à l'excrétion d'une goutte de sève est égale, en signe opposé, au potentiel hydrique foliaire du tissu considéré.

IV.6.4. Caractères agronomiques

IV.6.4.1. Nombre de gousses/Plant (NGP)

C'est le nombre de gousses ayant atteint la maturité complète. Ce paramètre est déterminé pour chaque plant et pour chaque population.

IV.6.4.2. Rendement

L'étude de ce paramètre, nous permettons d'avoir une idée sur les potentialités réelles des populations étudiées. Ce caractère étant la finalité de tout travail de production ; il est également le premier paramètre sur le quel se répercute tous les changements qui affectent la plante. Le rendement en gousse est obtenu à partir de chaque plant récolté au niveau de chaque pot.

IV.6.5. Analyses statistiques

Pour l'analyse statistique de nos résultats deux logiciels sont utilisés :

- Le logiciel Staistica 8 pour l'analyse de la variance à trois facteurs (facteurs stress hydrique, population d'arachide et facteur souche rhizobium).
- Le logiciel Xlstat 2010 pour l'analyse en composantes principales (ACP).
- Les courbes ont été réalisées par l'Excel 2003.

CHAPITRE V. Résultats et discussions

V.1. Paramètres morphologiques

V.1.1. Surface foliaire

La figure 14, permet de comparer la surface foliaire des plantes stressées et des plantes conduites sans restriction hydrique.

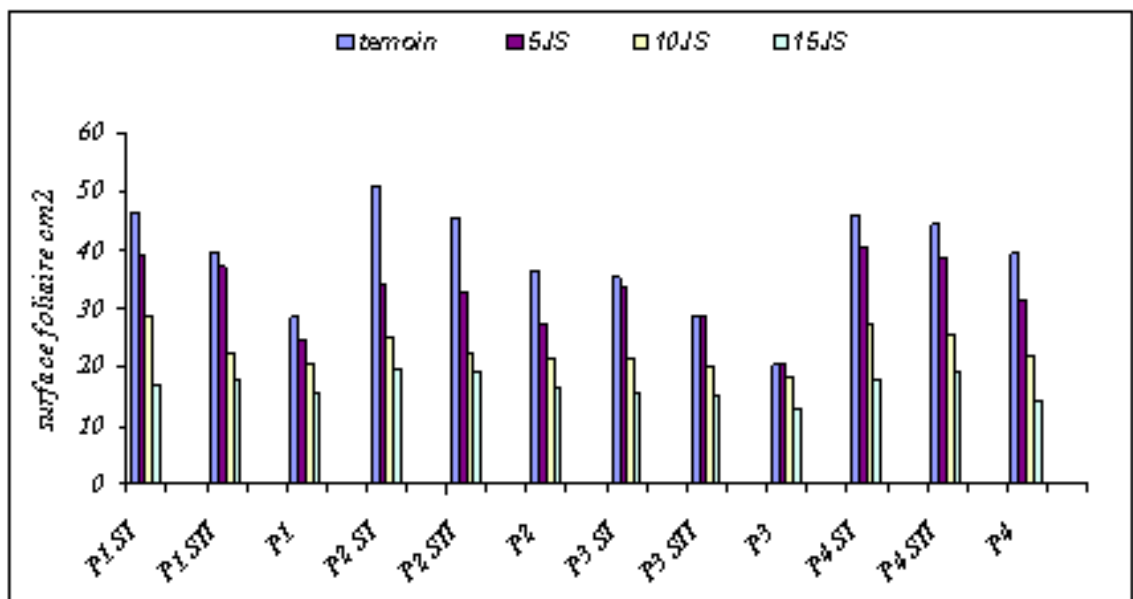


Figure 14 : Variation de la surface foliaire chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

On constate que le stress hydrique provoque une diminution de la taille de la surface foliaire chez toutes les populations d'arachide, cette réduction s'accroît avec la sévérité de la contrainte hydrique.

En condition de déficit hydrique faible (5 jours), on remarque une légère diminution de la surface foliaire par rapport aux témoins. Cette diminution est de l'ordre de 18,84%, la plus grande surface foliaire ($40,56\text{cm}^2$) est observée chez la population P4 (Egypte) inoculée avec la souche SI (Br12), par contre la population P3 (Adrar) non inoculée a la plus faible surface foliaire ($20,33\text{cm}^2$).

Un stress moyen de 10 jours a engendré une diminution importante de la surface foliaire pour l'ensemble des populations, cette dernière est de l'ordre de (40,4%) par rapport aux témoins.

La population Oued Souf inoculée avec la souche SI a la surface la plus élevée $28,8\text{cm}^2$, contrairement à la population d'Adrar qui a enregistré la plus faible surface foliaire $18,12\text{cm}^2$.

Une diminution très importante de la surface foliaire a été observée chez toutes les populations qui ont la restriction hydrique de 15 jours, le taux de diminution est de l'ordre de 56,44%.

L'analyse statistique des données a révélé une différence hautement significative entre les trois facteurs étudiés (stress hydrique, rhizobium, populations d'arachide), par contre leurs interactions sont non significatives.

Dans la présente étude, le stress hydrique engendre des réductions de la hauteur de la tige et de la surface foliaire des quatre populations d'arachide étudiées. En effet, plusieurs auteurs ont rapporté que la réponse générale des plantes à la sécheresse est la réduction de la croissance.

Hopkins (2003) considère que la réduction de la croissance est une capacité adaptative nécessaire à la survie d'une plante exposée à un stress hydrique.

La réduction de la surface foliaire observée dans notre essai a été également signalée par plusieurs auteurs sur de nombreuses espèces notamment sur le Riz (*Bois et Couchat, 1983*), Soja (*Vidal et Pognonec, 1984*), le haricot (*Singer et al., 1999*), la vigne (*Messoudi et El fellah, 2002*), , Sorgho (*Yadav et al., 2005*), Blé (*Benmahammed et al., 2008*), et la fève (*Belayet et al., 2010*).

La diminution de la surface foliaire est due à la réduction du volume des cellules et une diminution de leurs divisions (*Abdellah et Khoshiban, 2007*).

Pane et Goldstein (2001) ont montré que le stress hydrique sévère diminue le poids et la surface des feuilles de l'arachide. Les mêmes constatations ont été rapportées par (*Chung et al., 1997*).

Une étude faite par *Boyer (1968)* sur tournesol stressé montre que la croissance des feuilles est fortement réduite lorsque le potentiel hydrique atteint $-0,4$ Mpa.

Selon *Tardieu (2005)* la réduction de la surface foliaire est bénéfique aux plantes soumises à un stress hydrique, puisque la surface des feuilles est diminuée et la transpiration réduite. Cependant elle provoque une diminution des rendements à cause de la réduction de la capacité photosynthétique.

V.1.2. Hauteur de la tige

La figure 15 illustre l'effet du stress hydrique sur la hauteur des quatre populations.

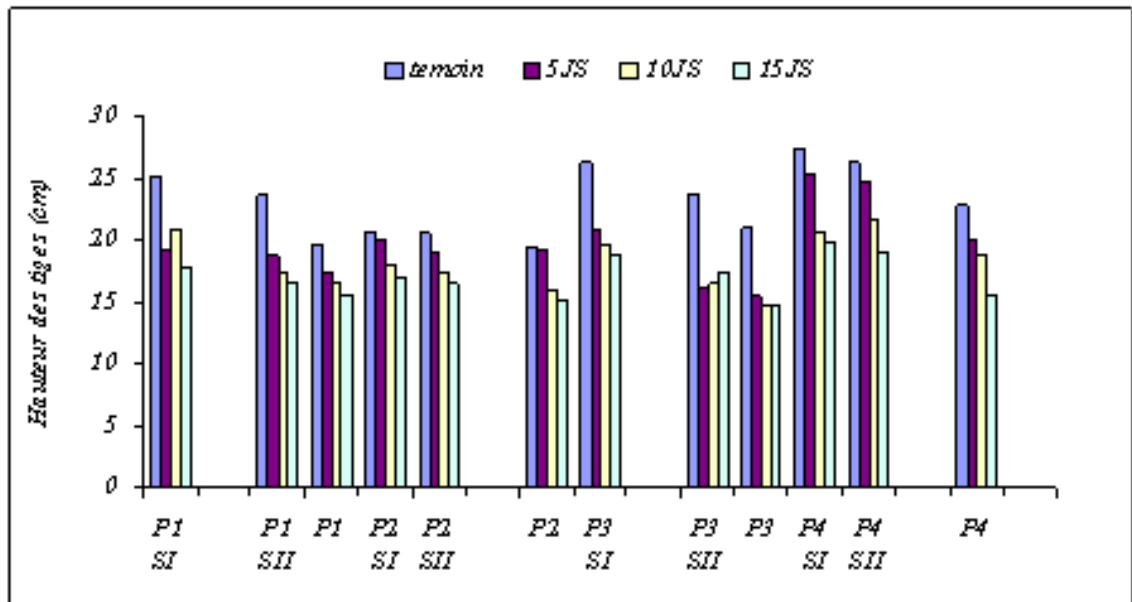


Figure 15 : Variation de la hauteur de la tige chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Les couples symbiotiques non stressés ont les meilleures hauteurs de tiges, la hauteur la plus élevée (27,36 cm) a été enregistrée chez la population P4 SI (population d’Egypte inoculé avec la souche Br 12).

La contrainte hydrique faible (5 jours) a entraîné une diminution légère, qui est de l’ordre de 14,48% par rapport aux témoins ; la plus grande hauteur a été observée chez le couple P4SI ; par contre la plus faible hauteur a été enregistrée chez la population P3 (Adrar) non inoculé.

10 jours de stress ont provoqué une réduction de 21,29% par rapport aux témoins, la plus grande hauteur est enregistrée chez P4 SII (21,7cm).

Une restriction hydrique de 15 jours a engendré une réduction de 26,32% de la hauteur de tige, avec une moyenne de 16,99cm, malgré la sévérité du stress, la population P4 détient la meilleure hauteur (19,86 cm).

L’effet de déficit hydrique ne dépend pas seulement de l’humidité de sol mais aussi de la durée du stress et du stade de développement de la plante ainsi que des conditions climatiques (*Umebese et al., 2009*).

Le stress hydrique a provoqué une diminution très hautement significative de la hauteur de tige, cette dernière a été signalée par plusieurs auteurs chez différentes espèces, notamment *medicago sativa* (*Chebouti et Abdelguerfi, 2000*), sur *Zea mays* (*Rahman et al., 2004*), sur blé (*Ghamarnia et Gowing, 2005*), sur *Saccharum officinarum* (*Hussein et al., 2008*), sur l’arachide (*Amri-Tilioune, 2008 ; Lazali, 2009 ; Vorasoot et al., 2009*),.

La réduction de la hauteur de la tige sous contrainte hydrique est expliqué par un retard dans la croissance végétative, une diminution du nombre des feuille et du diamètre du collet (*Chokairi et Chelyah, 1994*), un déclin de l’agrandissement et la croissance des cellules (*Hopkins, 2003*), une réduction de la photosynthèse, l’enroulement et la sénescence des feuilles (*Yokata et al., 2006*).

Selon *Pospisilova et al. (2000)* la sécheresse diminue le taux d’auxines, des gibbérélines et des cytokinines ; par contre elle augmente le taux d’ABA, de ce fait la

possibilité des racines à absorber la plupart des éléments nutritifs essentiels est moindre, ce qui provoque une diminution de la croissance de la plante.

L'inoculation avec les souches SI et SII s'est traduite par une amélioration hautement significative de la surface foliaire et les hauteurs de tige. Les populations inoculées avec les souches SI et SII présentent les surfaces foliaires et hauteurs des tiges les plus élevées par rapport aux témoins.

L'effet positif de l'inoculation sur la croissance peut être expliqué par une meilleure nutrition azotée grâce à la fixation symbiotique fixatrice d'azote des légumineuses et le meilleur statut hydrique de la plante. (Kirova *et al.*, 2005). Des résultats contradictoires édités par Kasteur *et al.* (2009) et (Kohler *et al.*, 2010), ont montré que l'inoculation symbiotique n'a aucun effet significatif sur les paramètres de croissance des plantes soumises à la contrainte hydrique.

La figure 16 représente l'évolution de la surface foliaire et de la hauteur de la tige en fonction de la durée du stress hydrique. La surface foliaire semble être la plus sensible au stress hydrique que la hauteur de la tige. En effet le pourcentage de diminution est plus important au niveau des surfaces foliaires par rapport aux hauteurs des tiges.

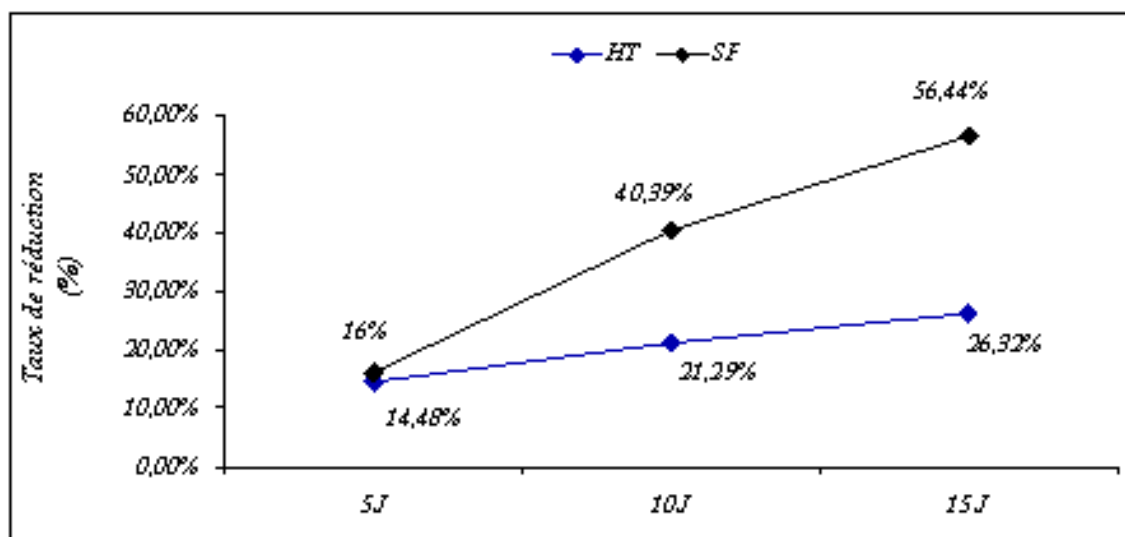


Figure 16 : Evolution de la surface foliaire et de la hauteur de la tige en fonction de la durée du stress.

V.2. Paramètres physiologiques

V.2.1. Teneur en proline

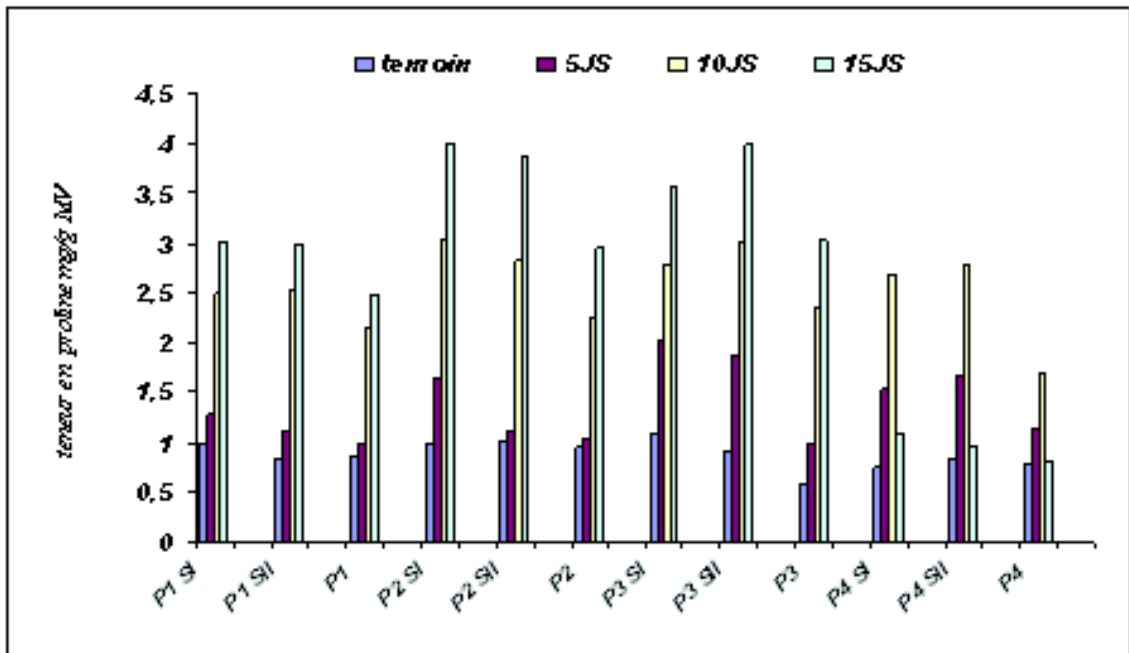


Figure 17 : Variation de la teneur en proline chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

La durée du stress hydrique induit une augmentation très hautement significative des teneurs en proline dans les feuilles des différentes associations symbiotiques (fig 17). En effet, plus la contrainte hydrique augmente, plus les teneurs en proline accumulés augmentent.

Un faible taux de proline a été enregistré chez le traitement ETM ; le couple symbiotique P3SI se caractérise par la plus forte teneur en proline (1,08 mg/1g MV), la teneur moyenne est de 0,87mg/1g MV.

Après 5jours de stress, le taux moyen de proline enregistré est de 1,36mg/1g MV, soit une augmentation de 36% par rapport au témoin, la plus grande valeur (2,02mg/1g MV) a été enregistrée chez la population d'Adrar inoculée avec la souche Br12, et la plus faible teneur est enregistrée chez la même population non inoculée (0,57mg/1g MV).

Une restriction hydrique de 10 jours induit une importante accumulation de la proline, soit une augmentation de 65,88% par rapport au témoin, la population P2 inoculée par l'isolat SI (Br12) accumule le plus grand taux de proline (3,02mg/1g MV), par contre la population d'Adrar synthétise le taux le plus faible de proline (1,68 mg/1g MV).

Un stress hydrique sévère (15 jours) provoque une réponse variable des populations vis-à-vis du taux d'accumulation de proline; chez la population P4 on remarque une diminution de 60,92% du taux de proline accumulé, par rapport à sa réponse durant les 10 jours de stress. Par contre cette même durée de stress a provoqué une augmentation très importante de taux de proline chez les autres populations, la teneur moyenne enregistrée est quatre fois supérieure au témoin, les teneurs de proline accumulées pendant cette contrainte oscillent entre 2,46 et 4,005 mg/1g MV.

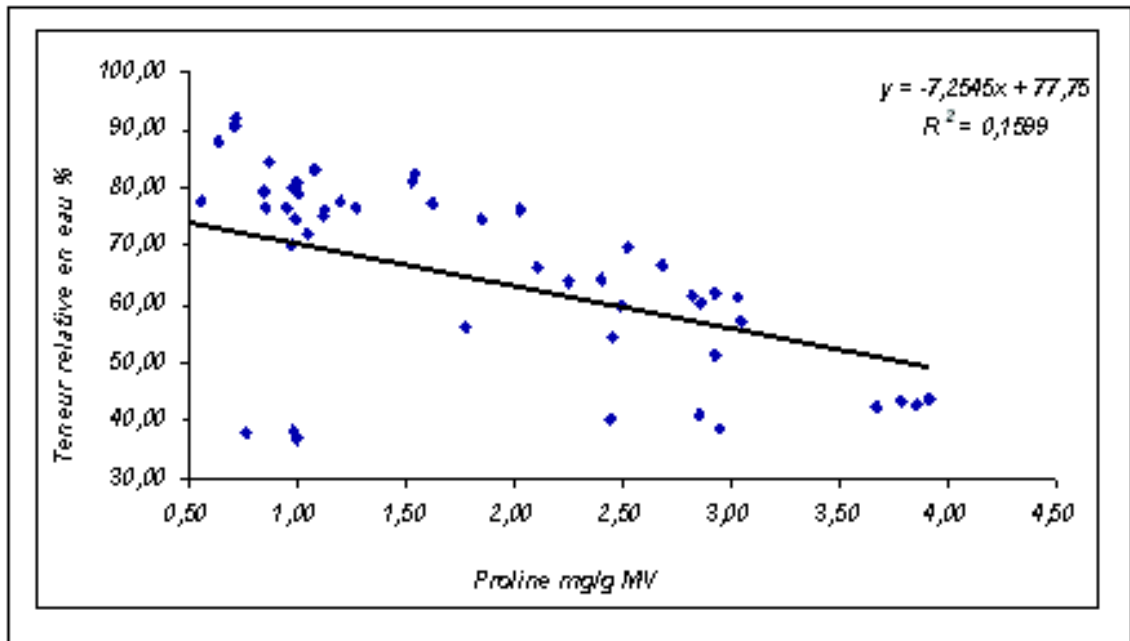


Figure 18 : Corrélation entre le taux de la proline et la TRE.

La figure 18 montre une corrélation négative significative (- 0,40) entre le taux de la proline accumulé et la TRE.

Le maintien d'une pression osmotique élevée au niveau cellulaire lors d'un déficit hydrique, est liée à l'accumulation de certains osmolytes compatibles tels que les sucres et les acides aminés (la proline, la glycine betaine) (Djebbar R., 2008 ; Djerroudi –Zidaneet al., 2010), la proline semble jouer un rôle de première importance. En effet la proline est la molécule organique la plus accumulée chez les organismes lors d'un stress (Hassani et al., 2008). Elle présente 70% de l'ensemble des composés aminés accumulés au cours d'un stress hydrique (Karamanos Andreas J., 1995).

L'existence d'une corrélation positive entre l'accumulation de la proline et l'adaptation au stress a été démontrée par plusieurs chercheurs dont ; Kocheva et Georgiev (2003); Abdellah et Khoshiban (2007) ; Zerrad et al. (2008) ;Hemmatollah et al.(2009) ; Johari-Pireivatlou(2010) .

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs dont *Vajrabhay et al. (2001)* qui ont observé une augmentation du taux de la proline dans les feuilles de riz soumis à un stress hydrique. Les résultats obtenus par *Tahri et al. (1998)* sur trois variétés de blé dur, montrent que les teneurs de proline accumulées ne deviennent significatives qu'après 24h de stress osmotique. Selon *Reddi et Reddy (1995)*, l'accumulation de la proline chez l'arachide est considérée comme un indicateur du stress hydrique.

Certains auteurs comme *Ait Hadou et al. (2002)* pensent que la quantité de la proline accumulée pourrait être liée au niveau de la tolérance au stress ; par contre *Zid et Grignon (1991)* pensent que l'accumulation de la proline n'est pas une réaction d'adaptation au stress, mais plutôt un signe d'une perturbation métabolique. *Lugan (2008)* suggère que le rôle de la proline serait plutôt lié à la survie qu'à la maintenance de la croissance.

La proline est considérée comme un acte médiateur dans l'ajustement osmotique (*Johani et al., 2010*), un stabilisant des structures (acides nucléiques, protéines et des membranes), en raison de leurs propriétés extrêmement hydrophile (*Yakota et al., 2006*),

une source d'énergie, d'azote et de carbone (Kavi *et al.* (1995) et Zhang *et al.* (1997). comme régulateur de pH cytoplasmique (Tahri *et al.*, 1998).

Selon Sigh *et al* (1973) in Karamanos A. (1995), les plantes qui ont déjà été exposées aux stress hydrique, ont la capacité d'accumuler plus de proline que les plantes qui n'ont jamais subi cette contrainte.

Ali *et Ban* (1994) ont rapporté que l'application d'ABA sur le pois chiche a augmenté d'une manière significative la teneur des feuilles en proline.

Selon Yoshiba *et al.* (1999), la stimulation de la synthèse de la proline sous stress hydrique est associée à un niveau élevé en ARNm P5CS. Des études contradictoires montrent que le mécanisme de la régulation osmotique est inexistant chez la culture d'arachide (Annerose, 1988).

Pour ce paramètre, les souches de rhizobiums n'ont aucun effet significatif sur le taux de la proline accumulée.

V.2.2. Sucre soluble

La figure 19 illustre la variation de la teneur en sucres soluble, chez les différents couples symbiotiques en fonction des traitements hydriques. D'après cette figure on remarque que le taux de sucre soluble augmente parallèlement avec la durée du stress hydrique.

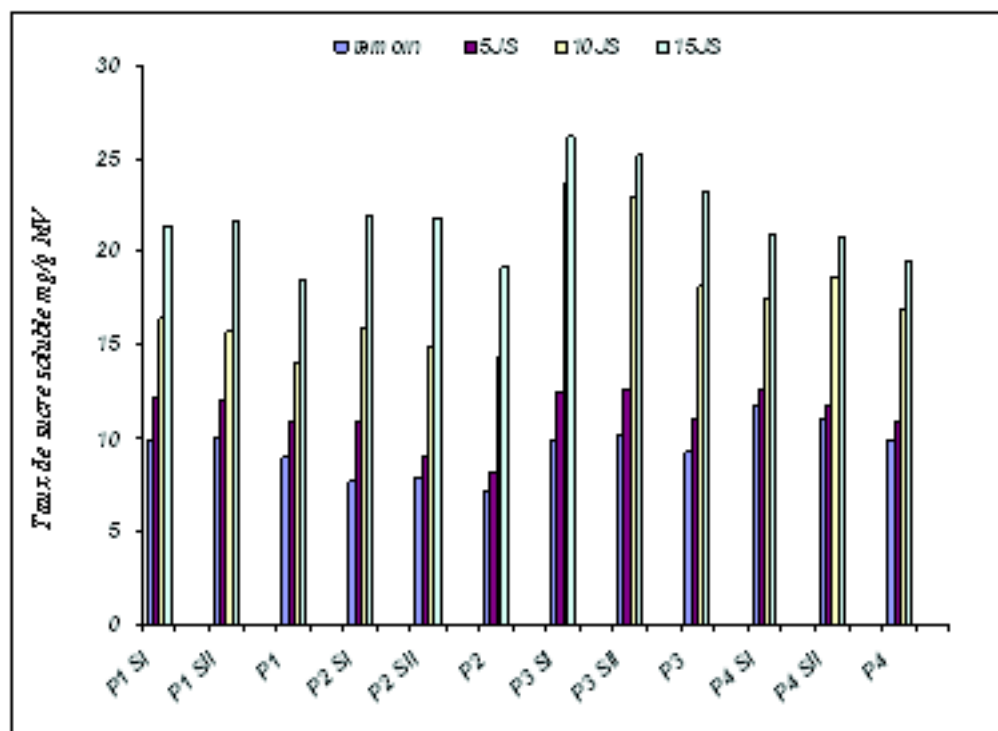


Figure 19 : Variation de la teneur en sucres solubles chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Un stress hydrique de 5 jours entraîne une légère augmentation de la teneur en sucre soluble, chez tous les couples symbiotiques. Le taux moyen de sucre accumulé est de 11,25mg/g MV, soit une augmentation de 15,78% par rapport au témoin.

Le couple P4SI a enregistré la plus forte teneur en sucre (11,65mg/g MV), par contre la plus faible valeur a été enregistrée chez la population P2 non inoculée.

Avec un stress moyen (10jours), la quantité de sucres accumulés a doublé par rapport aux témoins. Nous remarquons que la teneur en sucre la plus élevée (23,62mg/g MV) a été enregistrée chez la population d'Adrar inoculée par l'isolat Br 12.

Une forte accumulation des sucres a été enregistrée (26,20mg/g MV), soit une augmentation de 56,35% sous l'effet de la contrainte hydrique sévère (15 jours), le même couple P3SI a enregistré le plus grand taux de sucres 26,20mg/g MV.

L'analyse de la variance montre un effet très hautement significatifs du stress hydrique sur l'accumulation des sucres solubles.

Les sucres solubles figurent parmi les composés osmotiques les plus fréquemment accumulés au cours des stress environnementaux ; ils peuvent provenir de l'hydrolyse de l'amidon en glucose.

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs sur des espèces différentes. En effet *Arbaoui (1977)* sur Tomate et *Mohsenzadeh et al. (2006)* sur *Aeluropus lagopoides*, ont montré que la quantité de sucre accumulée dans les plantes témoins est faible, par contre celle accumulée dans les plantes stressées augmente proportionnellement avec la sévérité de la contraintes hydrique. La plante stressée réagit pour augmenter sa teneur en sucres soluble au niveau des cellules, qui s'accélère avec la sévérité de la contrainte. *Mefti et al. (2006)* sur medicago ont enregistré un pourcentage de progression de 14% au début de traitement et de 36% à la fin de traitement.

Selon *Moulineau (1993)* lorsque le potentiel hydrique diminue, l'accumulation des sucres solubles provoque une baisse du potentiel osmotique de turgescence des cellules. *Pelleschi et al. (1997)* observent une augmentation de l'activité de l'invertase (enzyme qui hydrolyse le saccharose en molécules de glucose et fructose) au niveau des feuilles de maïs soumises à un stress hydrique et l'existence d'une corrélation entre l'accumulation du fructose et du glucose et une faible quantité de saccharose. La surexpression des gènes invertase induit l'activité de l'invertase. Selon *Chaves et Oliveira (2004)*, l'ABA est un stimulateur très puissant de l'activité de l'invertase.

L'inhibition de la synthèse du saccharose et la stimulation de sa dégradation est le résultat de l'inhibition de SPS (La Saccharose Phosphate Synthétase catalyse une étape de la synthèse du saccharose) et la stimulation de l'activité de l'invertase acide (*Kim et al., 2000*).

Des résultats contradictoires sont rapportés par *Abdella et Khoshiban (2007)* ; *Lebon et al. (2006)* , qui remarquent une diminution des taux des sucres solubles des feuilles de blé et de vigne sous stress hydrique.

Les populations inoculées avec les deux souches rhizobiales ont accumulés les sucres solubles d'une manière hautement significative par rapport aux témoins ; du à la capacité des rhizobiums à accumuler les corps dissous et les exopolysaccharides (*Deaker et al., 2007*).

Les plus grandes valeurs sont enregistrées chez les plantes inoculées avec la souche SI

(Rhizobium à croissance lente), indiquant sa meilleure tolérance au stress hydrique par rapport à SII (souche à croissance rapide). *Bushby et Marshall (1977)* in (*Deaker et al., 2007*)

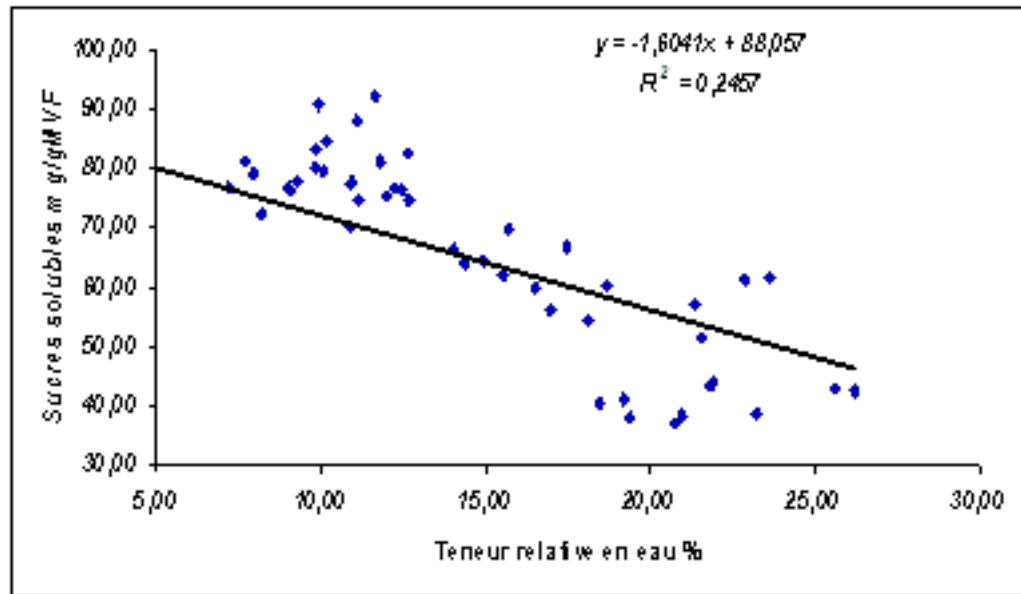


Figure 20 : Corrélation entre la teneur en sucres solubles et la TRE.

La figure 20 montre une corrélation négative significative (- 0,50) entre la quantité des sucres solubles accumulés et la TRE ; la même corrélation a été signalée par (Lazali, 2009) sur l'arachide.

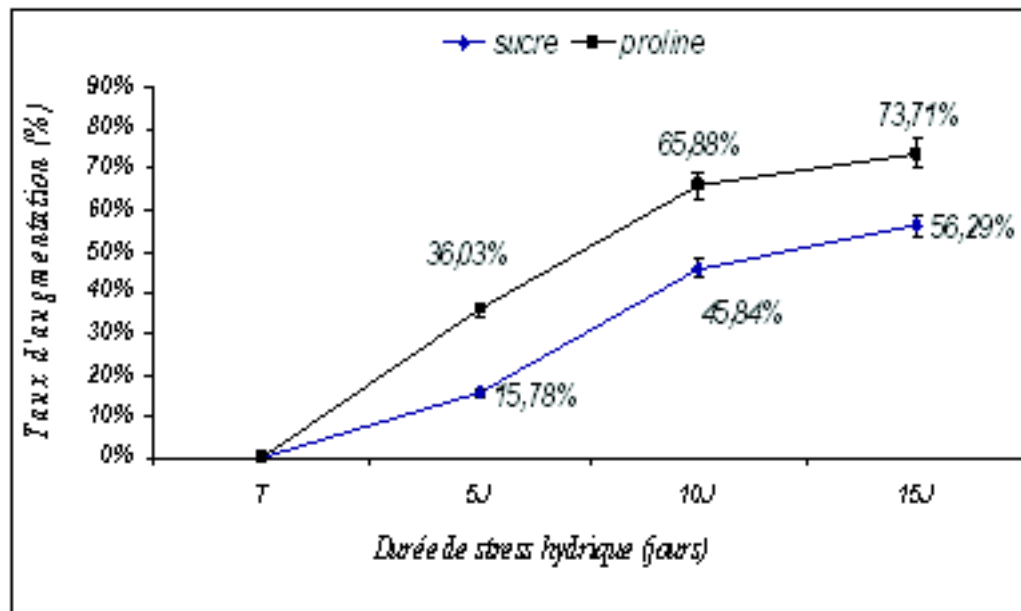


Figure 21 : Evolution de la teneur en sucres soluble et de la proline en fonction de la durée du stress.

L'allure générale des courbes montre que les deux osmotocums évoluent dans le même sens ; un stress hydrique faible de cinq jours a induit une augmentation de 36% pour la proline et de 16% pour les sucres solubles, A la fin du stress la teneur de la proline accumulée est quatre fois supérieure à celle du témoin, alors que la quantité des sucres synthétisés n'est que deux fois supérieure. D'après nos résultats, la proline semble être l'osmotocum le plus utilisé par l'arachide pour sont ajustement osmotique.

V.2.3. Pigments chlorophylliens

V.2.3.1 Chlorophylle a

La figure 22 illustre l'effet de la durée de la contrainte hydrique sur la teneur de la chlorophylle a chez les quatre couples symbiotiques.

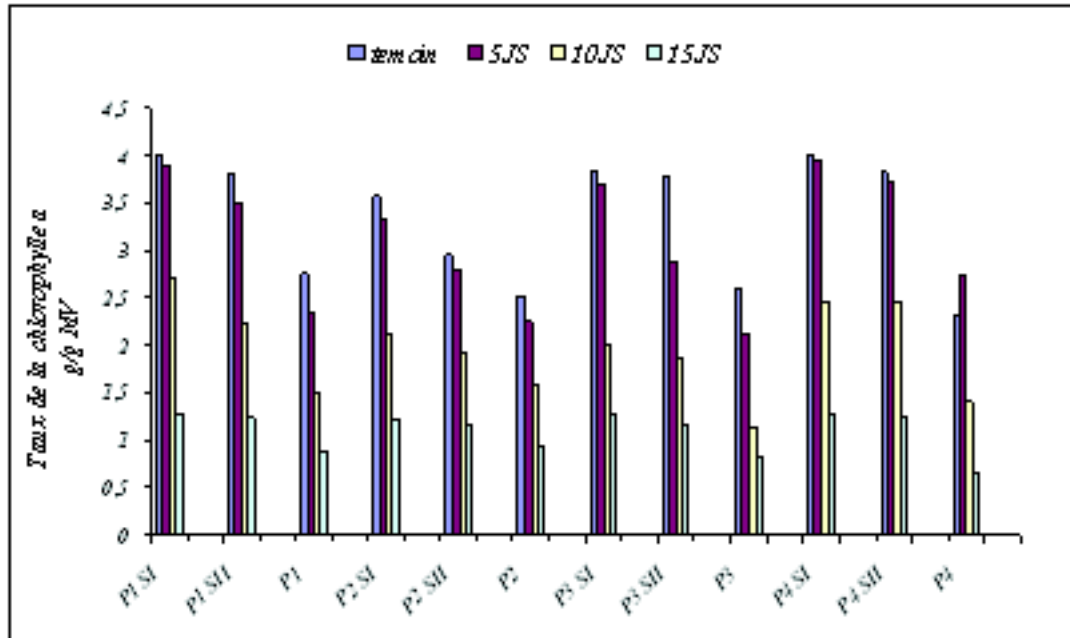


Figure 22 : Variation du taux de la chlorophylle a chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Une contrainte hydrique de 5 jours a provoqué une légère diminution du taux de la chlorophylle a, la teneur moyenne enregistrée est de 3,1 mg/gMV par rapport aux témoins, où leurs teneurs ont été de l'ordre de 3,33 mg/gMV, soit une diminution de 6,9%. La teneur de la chlorophylle a ne cesse pas de diminuer après 10 jours de stress, où elle atteint la moyenne de 1,95 mg/gMV, avec un taux de diminution de 41,44% par rapport aux témoins.

Le couple symbiotique P1-SI a eu la plus grande teneur en chlorophylle a (2,7 mg/gMV), en parallèle la plus faible teneur a été enregistrée chez la population P3 non inoculée.

Une baisse plus prononcée de la teneur en chlorophylle a a été observée suite à l'application du stress sévère, la teneur moyenne enregistrée est de 1,09 mg/g MV, soit une diminution de 67,261 mg/g MV. Les populations inoculées par la souche SII sont les plus affectées par cette contrainte, suivies par les populations non inoculées.

V.2.3.2. Chlorophylle b

La figure 23 permet de comparer les teneurs de la chlorophylle des plantes stressées et des plantes conduites sans restriction hydrique.

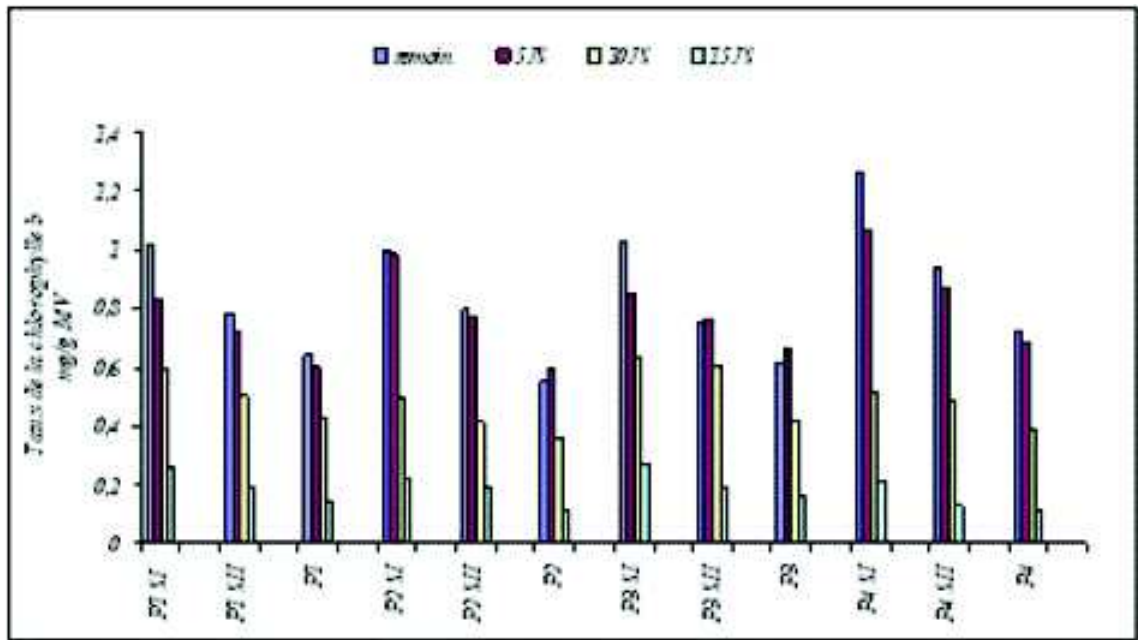


Figure 23 : Variation du taux de la chlorophylle b chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

On remarque que le déficit hydrique provoque une diminution très hautement significative de la teneur des feuilles en chlorophylle b : cette diminution s'accroît avec la sévérité de la contrainte hydrique.

En conditions de déficit hydrique faible (5 jours), on remarque une légère diminution de la teneur en chlorophylle b par rapport au témoin ; cette diminution est de l'ordre de 7,14mg/g MV. Le plus grand taux de la chlorophylle b (1,07 mg/g MV) a été enregistré chez le couple symbiotique P4SI et la plus faible valeur est obtenue par la population P2 non inoculée (0,59 mg/g MV).

Le stress hydrique modéré (10 jours), entraîne une réduction importante de la chlorophylle b chez toutes les populations, cette diminution est de 42,85%. La teneur moyenne enregistrée est de 0,48 mg/g MV ; elle varie entre 0,36 mg/g MV chez la population P2 non inoculée et 0,64 mg/g MV chez la population P3 inoculée par la souche SI.

Une diminution très hautement significative (78,56%) de la teneur en chlorophylle b a été observée chez toutes les populations qui ont subi la contrainte hydrique de 15 jours.

La photosynthèse est le processus primaire des composés carbonés, à partir du quelle la croissance de la plante est possible. C'est le phénomène le plus sensible au stress hydrique.

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs et sur différentes espèces dont le niébé et l'arachide (Roy-Macauley, 1999), le pois chiche (Khamssi et al., 2010). Bois et Couchat (1983) ont constaté qu'un stress de 38 jours a réduit de 25% le taux de la photosynthèse chez le riz.

La diminution de la teneur en chlorophylle a et b sous l'effet du stress hydrique a été constaté par plusieurs chercheurs. En effet, Hopkins (2003) a rapporté qu'un potentiel hydrique de -1,0MPa a provoqué une lésion des membranes thylacoïdales et de la protéine ATP synthétase qui inhibe presque totalement la photosynthèse chez le tournesol.

L'effet dépressif du stress hydrique sur la photosynthèse est attribué à la réduction dans la diffusion du CO_2 causée par la fermeture des stomates (Chaves et Oliveira, 2004), et à la diminution de la concentration en CO_2 intercellulaire (Couchat et al. (1985).

La diminution de la photosynthèse provoquée par le stress hydrique est due à la diminution de la régénération de la Ribulose 1,5 biphosphate, causée par l'apport insuffisant d'ATP, des réductants et aussi, par l'inactivation des enzymes du cycle de Calvin (Baker et al., 1997 ;Santos et al., 2009). Laszlò et al.(2002) rapportent que le stress hydrique provoque une inhibition de l'enzyme RubisCO (Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxydase). L'activité de la RubisCO diminue de 65% quand la TRE passe de 100 à 50% (Bjorn et Ruise-Torres, 1992).

Selon Khamssi et al. (2010), un apport d'ABA diminue d'une manière significative le taux de la chlorophylle.

Les deux souches (SI et SI) ont permis une accumulation très hautement significative de la chlorophylle a et b par rapport aux témoins. Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par Gomah et al.(1992), qui ont remarqué que les plants de soja inoculés ont un taux de chlorophylle plus élevé par rapport aux plants non inoculés.

L'effet positif de l'inoculation sur ce paramètre peut être attribué à l'amélioration de la nutrition minérale des plantes inoculées grâce à la symbiose fixatrice d'azote (Ashraf et Iram, 2005).

V.3. Statut hydrique de la plante

L'eau est un facteur important pour la plante, non seulement comme constituant des cellules et des tissus, mais aussi et surtout parce qu'il contribue à la structure de l'organisme et aux transports.

Le statut hydrique de la plante est l'une des composantes dans l'identification du degré de sensibilité des génotypes au stress hydrique. Deux paramètres, le potentiel hydrique foliaire et la teneur relative en eau (TRE ou RWC) décrivent le statut hydrique des plantes.

V.3.1. Potentiel hydrique foliaire

Les résultats de la variation du potentiel hydrique foliaire des populations d'arachides en fonction des différents traitements hydriques sont présentés dans la figure 24. Cette figure démontre l'effet dépressif du stress hydrique sur le potentiel hydrique foliaire qui s'accroît avec la sévérité du stress.



Figure 24 : Variation du potentiel hydrique chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Le potentiel hydrique foliaire, ou potentiel chimique de l'eau, représente la mesure la plus utilisée pour caractériser le statut de l'eau. Il fournit une description thermodynamique de l'eau dans les plantes et il représente une force motrice du mouvement de l'eau.

La différence du potentiel hydrique à travers la membrane exprime le mouvement de l'eau à travers les différents compartiments cellulaires et détermine, la direction des flux.

La contrainte hydrique faible (5 jours), se traduit par une légère diminution de potentiel hydrique qui est de l'ordre de 5,55% par rapport aux témoins. La valeur la plus élevée a été observée chez P2SI (-0,12MPa), et la plus faible a été enregistrée chez la population P3 non inoculé. Après dix jours sans arrosage, l'effet du stress est plus marqué. Il se traduit par une diminution importante du potentiel hydrique foliaire (-0,83MPa). La population d'Adrar inoculée par la souche SI semble être la plus tolérante au stress hydrique (-0,58 MPA), contrairement à la population d'Egypte, elle détient le potentiel hydrique le plus élevé (1,21MPa).

La contrainte hydrique sévère c'est traduit par une forte diminution du potentiel hydrique foliaire. La population El Frin inoculée par l'isolat SI est la plus tolérante à cette contrainte avec une valeur de (-1,42MPa), par contre la population d'Egypte semble être la plus sensible à cette contrainte avec une valeur de plus de (-2MPa).

Le potentiel hydrique foliaire est considéré comme un indicateur fiable pour mesuré l'état hydrique foliaire d'une plante soumise à une contrainte hydrique. (Siddique et Islam, 2000). Effectivement dans notre essai le stress hydrique a provoqué des diminutions très hautement significative du potentiel hydrique de l'ensemble des plantes stressées.

Nos résultats sont en accord avec ceux publiés par plusieurs auteurs dont : Rahman et al (2004) et Mohammadkhani et Heidari (2008) sur maïs, Goarais et al.(2010) sur medicago,

Cocheva et Georgiev (2003) sur orge, Bjorne et Ruiz-Torres (1992) sur blé, et Xu et Zhou (2006) sur *L. chinensis*.

Chez l'arachide, le potentiel hydrique foliaire atteint une valeur de -0,06MPa après 5 jours de stress, -0,27MPa après 6 jours de stress (*Akkasaeng et al., 2007*), -4,4MPa après 28 jours de stress (*Clavel et al., 2005*) et -5MPa après 35 jours de stress (*Reddy et al., 2003*).

Selon *Sinclair et Ludlow (1985)*, la valeur du potentiel hydrique peut atteindre la dernière feuille viable (capable de récupérer après réhydratation de la plante) représente une mesure clef de la capacité de la tolérance d'une plante. Cette valeur varie selon les espèces. *Turner et al. (2001)* ont indiqué que la valeur du potentiel hydrique foliaire létale pour l'arachide varie entre -3,4 et -8,2MPa.

Le stress hydrique entraîne des changements physiologiques chez l'arachide, permettant à la plante de maximiser l'absorption d'eau tout en minimisant les pertes (*Akkasaeng et al., 2007*), et de garder une turgescence élevée par l'accumulation d'osmolytes (*Martinez et al., 1995*).

Notre essai, enregistre une accumulation de la proline chez toutes les populations, particulièrement chez P2 (El frin) inoculée avec la souche SI. Le même couple symbiotique a enregistré le potentiel hydrique le plus élevé, ce qui lui confère une tolérance au stress hydrique.

V.3.2. Teneur Relative en Eau (TRE)

La teneur relative en eau (TRE) est une mesure du volume cellulaire relatif. La TRE est une estimation appropriée du statut hydrique de la plante ; c'est également un indicateur fiable du statut hydrique pour la comparaison des tissus et des espèces (*Gorai et al., 2010*). La valeur normale de la TRE est d'environ 98% dans les feuilles gorgées d'eau et transpirantes et 40% dans des feuilles desséchées sévèrement (*De Raissac, 1992 in Gorai et al., 2010*).

La figure 25 illustre l'effet du stress hydrique sur la teneur relative en eau des couples symbiotiques soumis à trois niveaux de stress.

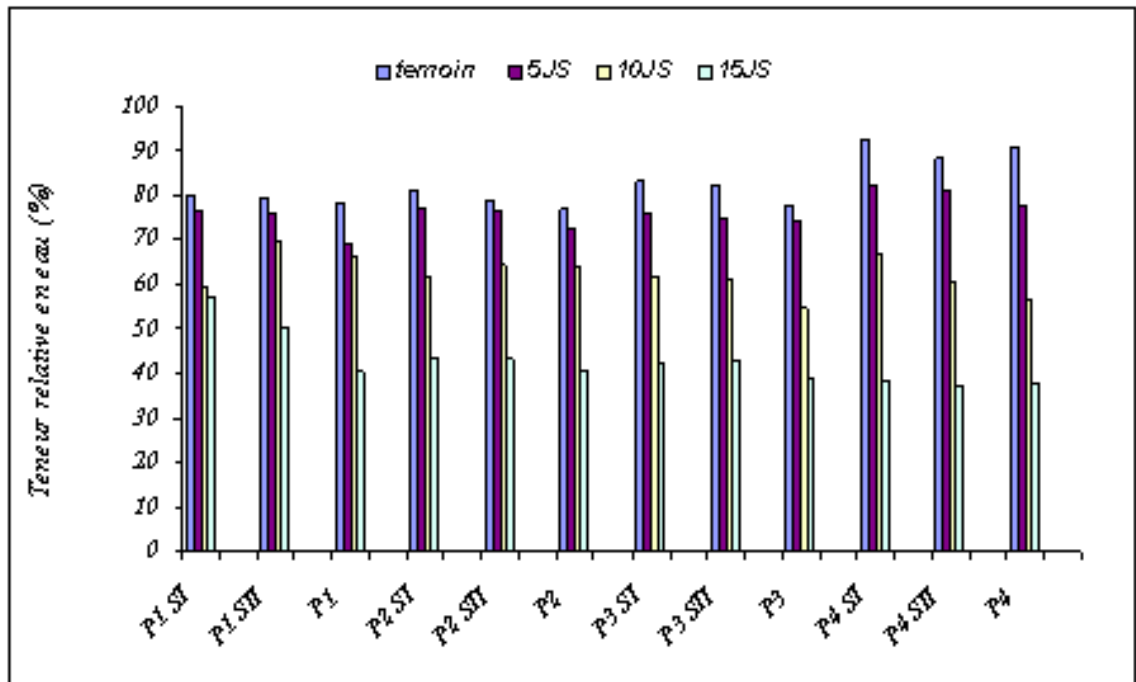


Figure 25 : Variation de la teneur relative en eau chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Une diminution très hautement significative de TRE est constatée ; la contrainte hydrique légère de cinq jours a provoqué une diminution de 7,55% de la TRE par rapport au témoin. La plus grande TRE est observée chez la population d’Egypte inoculée par la souche Br12, à l’opposé de la population Oued Souf non inoculée qui a la plus faible TRE (69,52%).

Une restriction hydrique de dix jours a engendré une réduction de 24,48% de la TRE, le meilleur taux de TRE est obtenu par la population P4 avec une valeur de 66,61%

Les populations se comportent différemment vis à vis des différents niveaux de stress hydrique, les populations inoculées ont un meilleur statut hydrique par rapport aux populations non inoculées, à l’exception de la population d’Egypte qui est la moins tolérante à cette contrainte.

Si la contrainte hydrique se traduit par des pertes d’eau qui ne dépasse pas 60 à 70% de la teneur en eau des feuilles, la réhydratation permet de récupérer des plantes parfaitement fonctionnelles. Pour des valeurs élevées de perte d’eau, des atteintes irréversibles à l’intégrité des photosystèmes apparaissent (*Farineau et al., 2006*).

Nos résultats sont en accord avec les données obtenues chez l’orge (*Khcheva et Georgive, 2002*), la lentille (*Khakhechaman et al., 2008*), la pomme de terre (*Zrost et al. 1994*), le riz (*Samathi, 2009 ; Sumathi et Mohandass, 2009*), sur le blé dur (*Zerrad et al. 2008*) et chez le medicago (*Nunes et al., 2008*).

Les travaux de *Akkasaeng et al. (2007)* effectués sur l’arachide, montrent que le stress hydrique de 4 et 6 jours provoque une diminution de 69 et 97% de la teneur relative en eau, par rapport aux témoins.

Poormohammad (2007) sur 32 lignées de tournesol a obtenu une TRE qui oscille entre 92% à 82% en conditions irriguées et 82% à 61% en conditions de stress hydrique. Cependant, *Ezzeddini et al. (2008)* sur la fève ont enregistré une teneur relative en eau de

70% dans les conditions optimales et seulement 13% dans des conditions hydrique très drastique.

Gorai et al. (2010) ont expliqué la diminution de la teneur relative en eau avec l'abaissement du potentiel hydrique qui s'accélère avec l'intensité du stress.

Les analyses de corrélations indiquent des corrélations positives significatives entre la TRE et les divers paramètres étudiés. (Voir Annexe)

V.4. Effet de la contrainte hydrique sur l'assimilation d'azote.

Les résultats présentés dans la figure 26 montrent bien l'effet dépressif de la contrainte hydrique sur l'activité fixatrice d'azote qui s'annule quand les plantes sont soumises à un stress sévère.

V.4.1. Activité du nitrate réductase

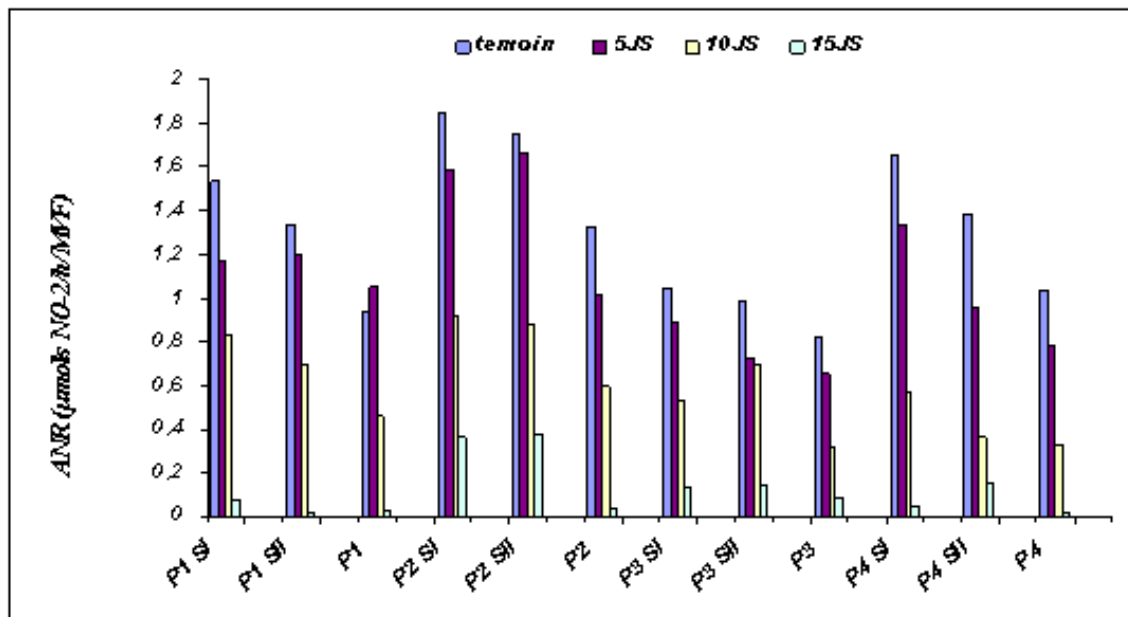


Figure 26 : Variation de ANR chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, l'Activité Nitrate Réductase (ANR) est plus forte par rapport aux autres traitements, elle présente une valeur moyenne de $0,85 \mu\text{mols NO}_2^- / \text{h} / 1\text{gMVf}$, le couple symbiotique P2SI a enregistré une valeur de $1,85 \mu\text{mols NO}_2^- / \text{h} / \text{MVf}$, alors que la plus faible l'ANR est enregistré chez la population P3 non inoculé ($0,72 \mu\text{mols NO}_2^- / 1\text{gMVf}$).

Le stress hydrique a provoqué une diminution très hautement significative de l'activité nitratre réductase chez tous les couples symbiotiques. La contrainte hydrique de cinq jours a entraîné une légère baisse de l'ANR chez toutes les associations symbiotiques. La valeur moyenne de l'ANR enregistré est de $1,08 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$, soit une diminution de 16,27% par apport aux témoins. La plus importante valeur ($1,66 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$) est notée chez la population El frin inoculée par la souche 23ac ; les populations d'Oud souf et El frin présentent les plus faibles valeurs de l'ANR avec respectivement $0,69$ et $0,65 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$.

Le déficit hydrique de dix jours a provoqué une diminution importante de l'activité de la nitratre réductase, la valeur moyenne est de $0,59 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$. Elle varie entre $0,91 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$ chez le couple symbiotique P2SI et $0,31 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$ chez la population d'Adrar non inoculée.

La restriction hydrique de quinze jours a provoqué l'inactivation presque totale de l'activité nitratre réductase, la valeur moyenne enregistrée est de $0,11 \mu\text{mols NO}_2^-/\text{h}/\text{MVF}$, soit une diminution de 91,47% par rapport à l'activité initiale. La population d'El frin qui a enregistré la plus grande valeur de ANR, indique probablement la tolérance de cette population à la sécheresse. Par contre le déficit sévère a provoqué une inhibition de l'activité nitratre réductase chez les autres populations.

Le nitratre réductase est un indicateur physiologique efficace vis-à-vis du stress hydrique, car c'est la première enzyme impliquée dans le métabolisme azoté. Elle montre une réponse rapide vis-à-vis des conditions déficientes (Lobato *et al.*, 2008 ; Solomonson *et Barber*, 1990).

L'effet dépressif de stress hydrique sur l'activité de la nitratre réductase a été montré par plusieurs auteurs (Garg *et Singla*, 2005 ; Ounane *et al.*, 2003 ; Bacha, 1998 ; Lobato *et al.*, 2008 ; El-Shrkawi *et Farghali*, 1987). Cette réduction peut notamment s'expliquer d'une manière indirecte par la diminution du potentiel hydrique foliaire qui a un effet sur la l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs par les racines. Une corrélation positive entre l'activité nitratre réductase et le potentiel hydrique foliaire a été trouvé chez le maïs (Foyer *et Singla*, 2005).

Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par plusieurs auteurs et chez différentes espèces végétales notamment chez *Medicago sativa* (Aparicio-Teja *et Sanchez-Diazi*, 1982), le Maïs (Barzik *et al.*, 1971, Singh *et al.*, 2009), le Riz (Sirithan *et Vijayalakshmi*, 2007), *Glycine max* (Chen *et Sung*, 1983) et (Xu *et Zhou*, 2005).

D'après Foyer *et al.* (1998) la diminution du taux de CO_2 dans les cellules provoque l'inhibition de l'ANR, suite à la fermeture des stomates provoquée par le déficit hydrique.

Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer la diminution de l'Activité Nitratre Réductase sous la contrainte hydrique. Selon Sung *et Singla* (2005) la réduction de l'ANR est due à sa dégradation et un déclin de la synthèse de cette enzyme (Talouzi *et Champigny*, 1988) in (Foyer *et al.*, 1998). Une autre explication indique que la baisse de l'ANR par l'effet de déficit hydrique est due à la diminution du flux de NO_3^- (Aparicio-Teja *et Sanchez-Diazi*, 1982 ; Dubey *et Passarakli*, 2001).

Selon *Bacha (1998)*, l'inhibition de l'ANR par le stress hydrique sévère est due à la réduction du flux des nitrates dans les feuilles, qui est impliqué dans l'induction du nitrate réductase.

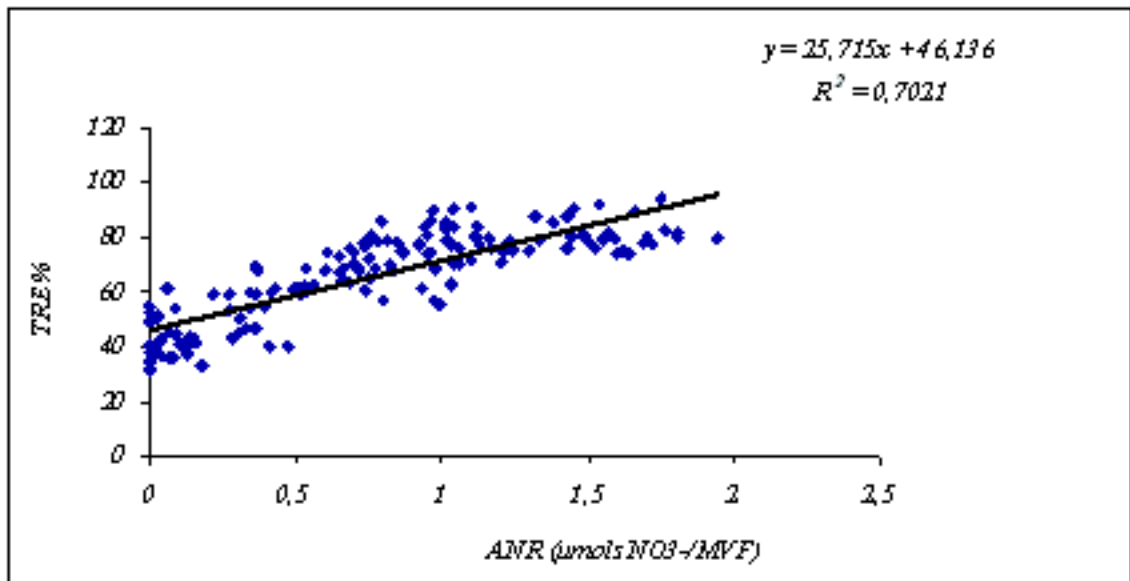


Figure 27 : Corrélation entre la TRE et l'ANR.

L'inoculation avec nos deux souches SI et SII induit une augmentation très hautement significative de l'activité nitrate réductase. Des résultats similaires ont été obtenus par *Rahalwan et Tripathi (1984)* ; *Ayala (1997)* ; *Al lucinski et al. (2002)* et *El komy et al. (2003)*.

V.4.2. Taux d'azote total

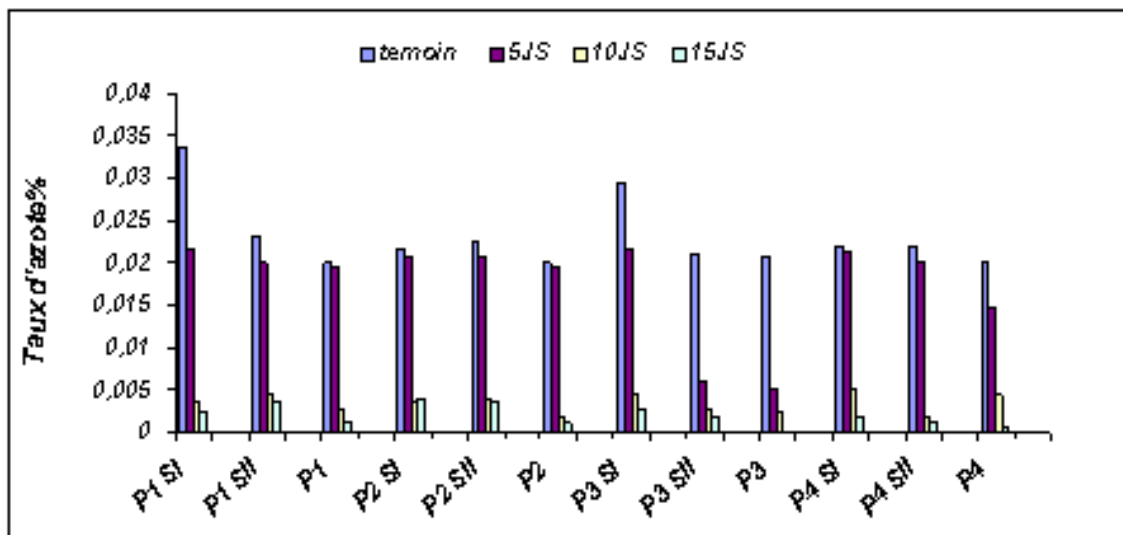


Figure 28 : variation du taux d'azote total en fonction de la durée de stress hydrique.

L'effet du stress hydrique est très important sur la teneur en azote total. La contrainte hydrique légère provoque une diminution de 23% par rapport aux témoins ; la plus grande valeur est enregistrée chez la population d'Oued Souf inoculée avec la souche Br 12, (0,002%).

Une restriction hydrique moyenne de 10 jours provoque une réduction de 85,3% d'azote total ; le meilleur taux est obtenu chez la population P4 d'Egypte inoculée par la souche Br12.

Une forte diminution du taux d'azote est enregistrée (91%) sous la contrainte hydrique sévère (15 jours), le taux le plus élevé est obtenu par la population d'El Frin (0,004%).

L'effet du stress hydrique sur la teneur en azote total est très hautement significatif. Des résultats similaires sont rapportés par *Zu et Zhou (2005)* ; *Loboto et al.(2008)* sur pois chiche. *Wery (1986)* a enregistré une diminution de production d'azote total de 39% quand l'ARA diminue de 44%. Les travaux de *Wery (1986)* sur pois chiche et *Obation (1992)* sur soja, ont montré qu'un arrêt d'irrigation de 53 jours appliqué entre la phase début floraison et fin développement des gousses, conduit à une baisse de la fixation de l'azote de 80% par rapport aux témoins bien irrigués.

Selon *Turner et Begg (1981)*, la baisse de l'activité photosynthétique, liée à la fermeture des stomates limiterait l'approvisionnement des nodosités en substrats carbonés, est la cause de l'inhibition de la fixation d'azote par le stress hydrique.

L'inoculation s'est traduite par une amélioration du taux d'azote total foliaire de nos plantes. Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par *Rahal Wan et Tripathi (1984)* sur soja, *El Komy et al. (2003)* et *Kaster et al. (2009)* sur arachide.

L'effet positif de l'inoculation sur la taux de l'azote total des plants est du à l'amélioration de la fixation d'azote, grâce a la présence d'une activité très élevé de l'enzyme nitrogénase dans les bactéroïdes (*Al locinski et al., 2002*).

V.4.3 Teneur en protéine

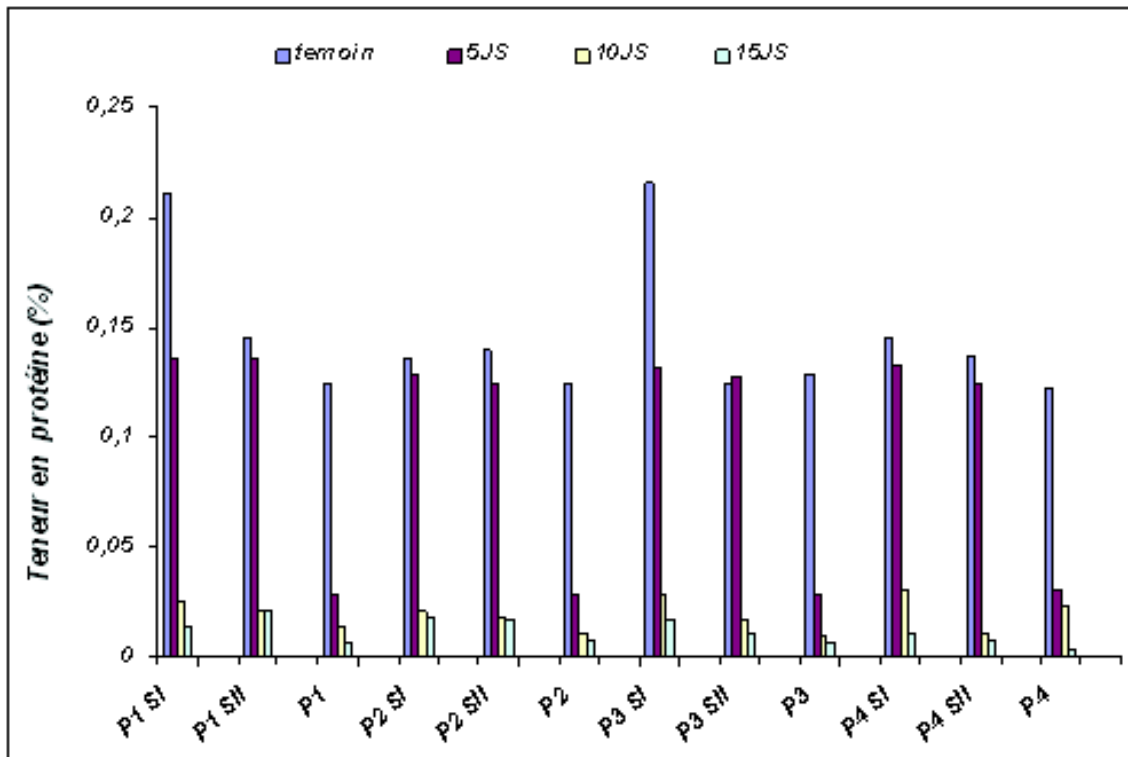


Figure 29 : Variation de la teneur en protéine chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Le stress hydrique induit une diminution hautement significative des teneurs en protéine dans les feuilles des différentes associations symbiotiques (Fig 29).

Une contrainte hydrique de 5jours a provoqué une légère diminution de la teneur en protéine, la teneur moyenne enregistrée est de 0,097%, soit une diminution 34,05%.

Le déficit hydrique de 10jours a provoqué une diminution importante de la teneur en protéine, le plus grand taux a été enregistré chez la population d’Egypte inoculé par l’isolat Br12 (0,031%).

Le stress hydrique de 5 et 10 jours n’a aucun effet significatif sur la teneur en protéine totale. (Voir annexe)

Une chute très prononcé de la teneur en protéine sous stress sévère qui est de l’ordre de 91,84% par rapport aux témoins, la population d’Oued Souf a enregistrée la plus grande teneur en protéine (0,022%).

L’effet dépressif du stress hydrique sur la teneur en protéine total a été signalé par plusieurs auteurs sur de nombreuses espèces notamment Maïs (Barzik et al., 1971 ; Mohammadkhani etHeidari, 2008),Haricot (*Singer et al., 1999*), medicago (*Esther et al., 2007*), blé (*Zerad et al., 2008*).

La diminution de la teneur en protéines provoqué par le stress hydrique est due à la diminution de la photosynthèse (*Dhidsa et Cleland, 1975 ;Zerad et al., 2008*), ainsi qu’une peroxydation des protéines par les ROS (*Abdella et El Khochiba, 2007*).

D’après *Ashraf et Iram (2005)* le déclin en protéines est lié à l’augmentation de la proline foliaire.

V.5. Effet de stress hydrique sur le rendement

V.5.1 Nombre de gousses/plant

Les variations du nombre de gousses/plant chez les couples symbiotiques en fonction des traitements hydriques sont présentées sur la figure 29. L’allure générale des histogrammes montre que chez toutes les associations symbiotiques, l’augmentation de la durée de stress s’accompagne d’un abaissement du nombre du gousses/plant.

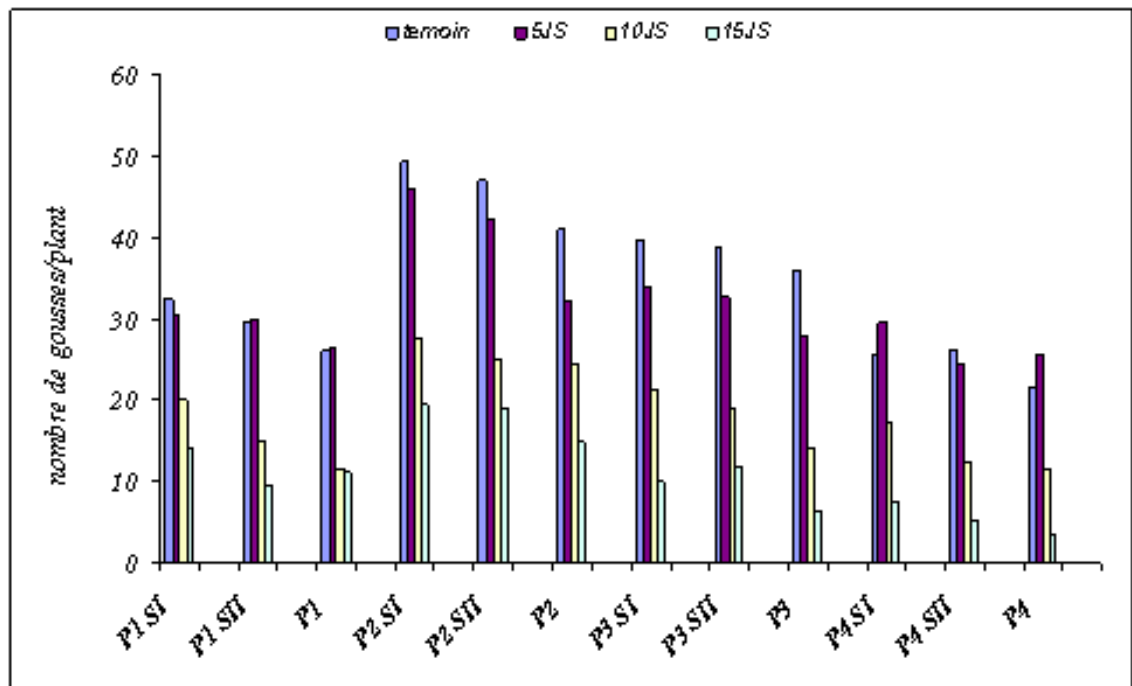


Figure 30 : Variation du nombre de gousses/plant chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

L'analyse de la variance révèle que le stress hydrique a un effet très hautement significatif sur la diminution du nombre de gousses par plant.

La restriction hydrique de cinq jours ne semble pas avoir un impact sur le nombre de gousses/plant pour l'ensemble des associations symbiotiques ; le nombre moyen enregistré est de 31,77 gousses/plant.

La population El Frin inoculée par la souche SI (Br 12) a obtenu le plus nombre de gousses par plant par contre la population d'Egypte inoculé par la souche SII se classe en dernière position avec 29,5 gousses/plant.

L'arrêt de l'arrosage pendant dix jours a entraîné une diminution remarquable de nombre de gousses/plant chez les quatre populations, le nombre moyen est de 18,23, soit une diminution de 46,71% par rapport au témoin. Le plus grand nombre de gousses a été observé encore chez le couple P2SI avec 27,66 gousses par plant ; la population P4 non inoculée marque le plus faible nombre de gousses (11,5 gousses/plant).

Le déficit hydrique de quinze jours se manifeste par une chute importante du nombre de gousses par plant, le nombre moyen est de 10,95 gousses, soit une diminution de 68,15%. La population d'Egypte est la plus affectée par cette contrainte avec une moyenne de 5,33 gousses/plant.

Nos résultats relatifs à la sensibilité du nombre de gousses/ plant au déficit hydrique rejoignent ceux obtenus par plusieurs auteurs, qui soulignent l'effet dépressif du stress hydrique sur le rendement.

Selon *Varasooti et al (2003)* le déficit hydrique provoque une réduction de la production d'arachide en quantité et en qualité. Cette contrainte a provoqué une diminution de 56% du nombre de gousses/plant.

D'après *Chikhaoui et al. (1998)* et *Ben Mbarek et al (2009)* l'effet dépressif de stress hydrique sur le nombre de gousses/plant est provoqué par la diminution de la floraison et par l'avortement des fleurs.

Selon *Khamssi et al (2010)* le rendement d'une plante sous stress hydrique nous renseigne sur son niveau d'adaptation.

Selon *Mefti et al (2006)*, le stress hydrique provoque chez *Medicago* une régression de 27,62%, du nombre totale de gousses produite, à cet effet *Mouhouche et al., 1998* signalent que le nombre de gousses/plant est la composante de rendement la plus sensible au stress hydrique, chez la même espèce *Chebouti et Abdelguerfi (2000)*, rapportent que le stress hydrique appliqué pendant la phase végétative provoque une réduction de 30,7% le nombre de gousses par plant et de 45,5% pour les plantes soumises à un stress hydrique durant la phase floraison.

L'inoculation des quatre populations d'arachide avec les souches Br 12 et 23ac s'est traduite par une augmentation de rendement de plus de 29% par rapport aux mêmes populations non inoculées.

Ces résultats sont similaires à ceux obtenu par *Ndiaye (1986)*, qui a obtenu une augmentation de plus de 20% du nombre de gousses, grâce aux potentialités fixatrices d'azote des souches.

V.5.2. Le rendement total

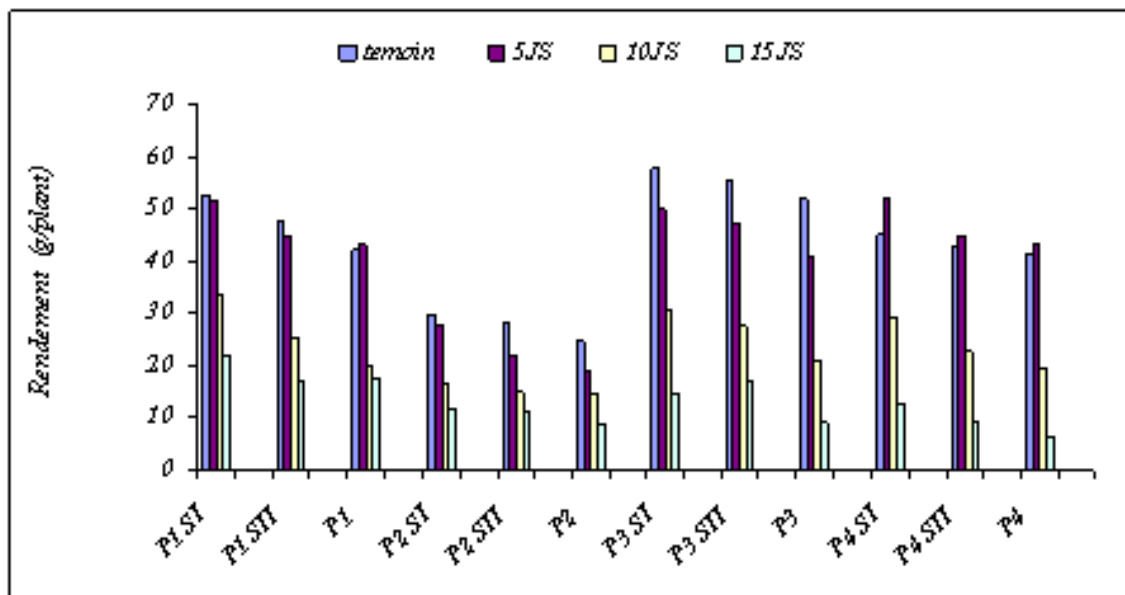


Figure 31 : Variation du rendement chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Le stress hydrique faible a engendré une diminution de rendement de 6% par rapport au témoin ; le rendement moyen noté est 40,53 g/plant. Le couple symbiotique P4-SI se trouve en tête de classement avec un rendement de 52,12g/plant et le couple P2-SII est le moins productif (21,87g/plant).

Avec un stress moyen (10jours), l'effet du stress hydrique se traduit par une baisse du rendement chez toutes les populations ; la valeur moyenne enregistrée est de 22,90g/plant,

soit une diminution de 47,03%, la population Oued souf inoculé par Br 12 se montre la plus productive sous contrainte hydrique, avec un rendement de 33,32g/plant, et le plus faible rendement est obtenu toujours par le couple symbiotique P2-SII (14,83g/plant).

Une diminution très significative du rendement a été observée chez toutes les populations qui ont subi la restriction hydrique de 15 jours ; cette diminution est de l'ordre de 69,61%, les populations non inoculées semblent plus touchées par cette contrainte avec une moyenne de 10,5g/plant.

Plusieurs auteurs ont signalé l'effet dépressif du stress hydrique sur le rendement de différentes cultures, (*Ahmed et al., 2003 ; Mirbahar et al., 2010 ; Jalal et al., 2006*). Les résultats obtenus par *Singer et al. (1999)* sur le haricot, montre l'effet pénalisant du stress hydrique sur tous les paramètres de rendement.

Un stress sévère de quinze jours a provoqué une réduction de 53,77% du rendement de l'arachide (*Lazali, 2008*).

L'effet d'un déficit hydrique sur le rendement dépend du stade auquel il intervient. Chez l'arachide le stade floraison est la phase la plus sensible à cette contrainte (*Annerose, 1988*).

La réduction de rendement est le résultat de tous les processus utilisés par la plante pour faire face à la contrainte hydrique. Le contrôle stomatique et la réduction de la surface foliaire sont nécessaires au maintien de l'état hydrique de la plante, mais elles se traduisent par une baisse de la photosynthèse. De même l'appareil reproducteur réduit le nombre de grains pour maintenir leurs viabilités.

Nos résultats montrent que les plantes inoculées ont un niveau d'adaptation plus élevée que les plantes non inoculées. Ils sont en accord avec ceux obtenue par *Kirova et al (2005)* qui ont remarqué que les plantes de soja inoculées résistent mieux au déficit hydrique. Cette tolérance est due à la forte teneur en azote et à leur meilleur statut hydrique (TRE), que les plantes non inoculées (*Sugeet et Peary, 1987*) in (*Kirova et al., 2005*)

L'inoculation de l'arachide avec les souches SI et SII s'est traduite par une augmentation très hautement significative du rendement ; cette augmentation est de l'ordre de 20% pour les plantes non stressées, 19% pour les plantes stressées par rapport aux plantes non inoculées. Ces résultats sont similaire à ceux obtenu par plusieurs auteurs ; *Tolkachev et al., 1994* et *Salmaman, 1999* sur pois chiche, *Shehzad et al., 2006, Delic et al., 2009* et *Zammurad et al., 2006* sur petit pois. *Hoque et Haq, 1994* sur la lentille, *Daterao et al., 1994* sur l'arachide.

Selon *Alikhani et Mohamadi (2010)*, la tolérance des rhizobiums aux stress hydrique est supérieure à celle des plantes hôtes

L'effet positif de l'inoculation sur le rendement est du à une meilleure disponibilité de l'azote, grâce à la symbiose fixatrice d'azote et du phosphore (*Tahir et al., 2009*), l'amélioration des composantes du rendement par la fixation biologique d'azote est liée à l'amélioration des facteurs de croissances (*Sobral et al., 2004*).

L'augmentation du rendement en grains, du nombre de gousses et du nombre de graines par gousse est liée à la meilleure vigueur des plants due à une meilleure disponibilité de l'azote et à l'amélioration de statut hydrique de la plante.

Gupta et Namdeo (1996), ont constaté que l'inoculation du pois chiche avec les rhizobium a augmenté le rendement de 27%, et de 41% le rendement de soja (*Tahir et al., 2009*)

V.6. L'analyse en composantes principales (ACP)

L'analyse en composantes principales a été réalisée sur l'ensemble des paramètres morpho-physiologiques, biochimiques et agronomiques étudiées (Fig 32).

Les deux premiers axes décrivent 70,04% de la variation totale, le premier axe représente 40,99% de la variation, où il est corrélé positivement avec ; ANR, PHF, NG/plant, proline, SS, Chl b, TRE et Rendement, et corrélés négativement avec ; HT, SF et Chl a.

Le deuxième axe exprime 29,04% de la diversité totale. Il est corrélé positivement avec ; ANR, PHF, NG/plant et proline, et négativement avec ; SS, Chl b, Chl a, TRE et rendement.

Les associations symbiotiques P1SI, P3SI, P1SII, P3SII, P2SI et P2SII constituent un groupe caractérisé par une meilleure accumulation de proline, une bonne activité de l'enzyme Nitrate réductase, une bonne accumulation des sucres solubles, une teneur relative en eau élevée, potentiel hydrique foliaire faible et un bon rendement. Par contre la population d'Égypte inoculée par les deux souches SI et SII constitue un groupe qui se caractérise par un bon développement végétatif et une bonne teneur en Chlorophylle a.

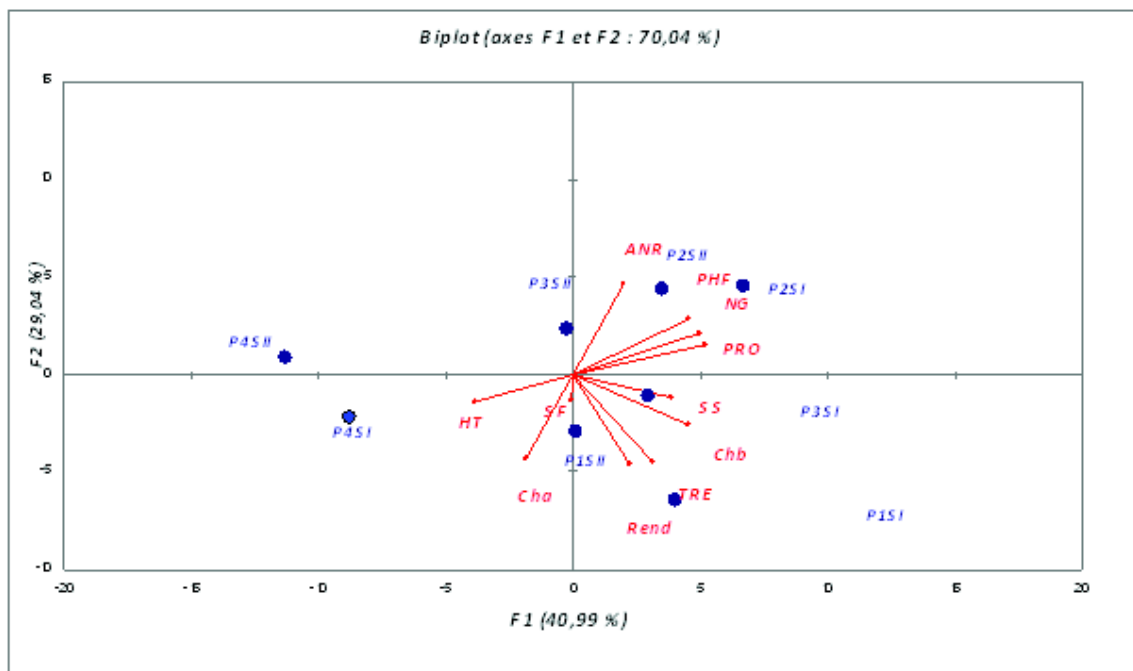


Figure 32 : Analyse en composantes principales (ACP) des couples symbiotiques et des paramètres

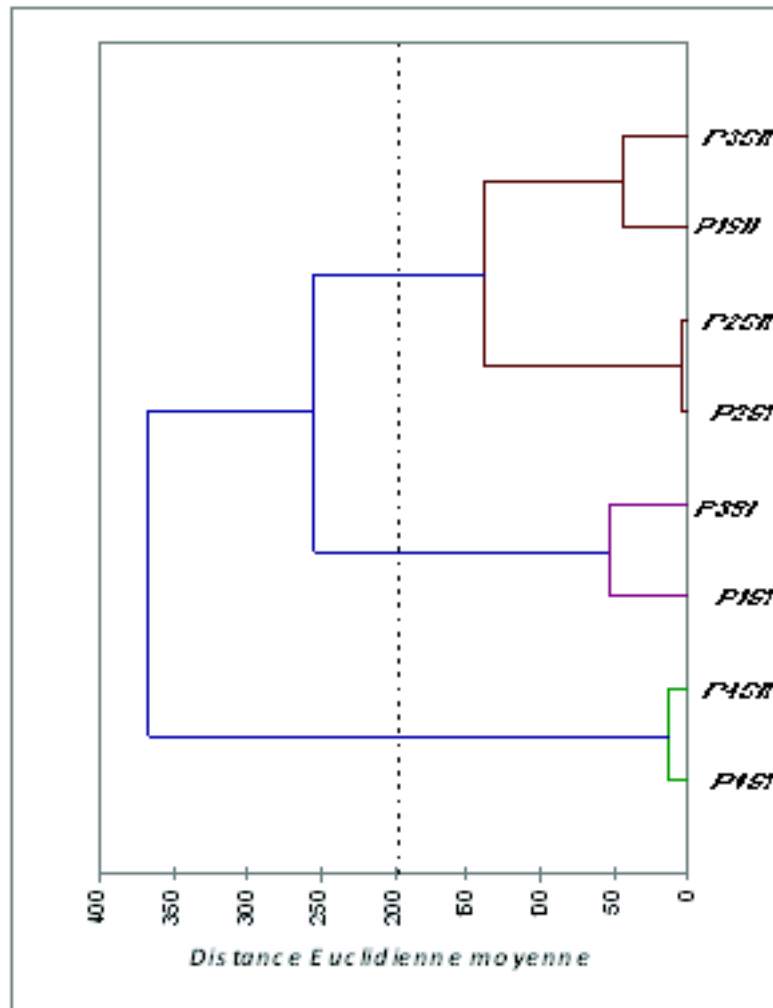


Figure 33 : Dendrogramme des couples symbiotiques en fonction de l'ensemble des paramètres étudiés.

L'analyse du dendrogramme (Fig 33) permet de distinguer 03 classes :

- La première classe regroupe les deux populations les plus tolérantes à la sécheresse à savoir : P1 d'Oued Souf et P3 d'Adrar inoculées par la souche SI (Br12 à croissance lente).
- La deuxième classe rassemble les couples symbiotiques les moins tolérants à la contrainte hydrique qui sont : P3, P1 et P2 inoculés par la souche SII (23ac, Souche à croissance rapide) et P2 d'El Frin inoculée par la souche SI.
- La dernière classe regroupe les deux couples symbiotiques les plus sensibles au stress hydrique à savoir : P4 d'Egypte inoculée par les deux souches SI et SII.

Conclusion

La résistance des plantes à la sécheresse apparaît comme un caractère polygénique contrôlé à différents niveaux d'organisation de la cellule à la plante entière. La grande variabilité manifestée par les espèces et les variétés pour ce caractère permet d'envisager la sélection de génotypes particulièrement bien adaptés au stress hydrique. Par ailleurs la diversité des effets du stress hydrique offre une gamme étendue de critères morphologiques, physiologique et biochimique qui peuvent être à la base de teste de sélection.

Les populations d'arachides ont déployé plusieurs stratégies pour faire face à cette contrainte environnementale, qui varient avec la sévérité du stress hydrique : des modifications morphologiques (réduction de la surface foliaire et de la hauteur de la tige), biochimiques (accumulation de la proline et des sucres soluble) ; réduction du statut hydrique des plants (diminution de la teneur relative en eau et du potentiel hydrique foliaire).

Le stress hydrique a induit une diminution des pigments chlorophylliens (chlorophylle a et b) ainsi qu'une réduction de l'activité nitrate réductase et de la teneur en azote total foliaire, ce qui a provoqué une réduction générale des paramètres de rendement.

Les populations du sud (P1 et P3) inoculées avec la souche à croissance lente sont les plus tolérantes à la contrainte hydrique sévère, et ont le meilleur taux de la chlorophylle a (1,28 et 1,26mg/gMV respectivement pour P1 et P3),

Les populations de sud semblent les plus tolérantes à la contrainte hydrique, avec une bonne accumulation de proline, des sucres solubles, une teneur relative en eau élevée, un faible potentiel hydrique foliaire et un bon rendement, suivies par la population P1 d'El Frin qui à un bon statut hydrique et la meilleure activité Nitrate Réductase ($0,3708 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{h} / \text{MV}$) ; par contre la population P4 d'Egypte est la plus sensible à la contrainte hydrique sévère car la plupart de ses activités vitales sont inhibées après 10 jours de stress hydrique.

L'inoculation des quatre populations d'arachide a permis de diminuer l'effet dépressif du stress hydrique. Elle a permis une amélioration des facteurs du rendement ainsi que des paramètres biochimiques par rapport aux témoins non inoculés.

La souche Br12 (souche à croissance lente) semble être la plus efficiente par rapport à la deuxième souche 23ac (souche à croissance rapide) ; l'inoculation a permis une meilleure tolérance à la contrainte hydrique.

Nos résultats permettent de conclure que les populations du sud d'Oued Souf et d'Adrar sont les plus tolérantes à la sécheresse. De même que l'inoculation avec la souche à croissance lente Br12, a joué un rôle important dans l'adaptation de l'arachide à la contrainte hydrique.

Référence bibliographique

- Abdalla, M.M et El-Khoshiban. N.H.,2007.** The Influence of Water Stress on Growth, Relative Water Content, Photosynthetic Pigments, Some Metabolic and Hormonal Contents of two *Triticium aestivum* cultivars. Journal of Applied Sciences Research, Vol. 03, N°.12, Pp:2062-2074.
- Ahmed rachid , Saleem Aleem qadir, Nair Ahmed et Kazim Hussain Shah, 2003** .Yield Potential and Stability of Nine Wheat Varieties under Water Stress Conditions.International Journal of Agriculture et Biology, Vol. 5, N°.1, Pp: 7-9.
- Ait Hadou M., Aouatif B., Benyahia H., Benazzouz A., 2002.** Effet du stress salin sur l'accumulation de la proline et des sucres solubles dans les feuilles de trois porte-greffes d'agrumes au Maroc. Fruits, Vol. 57,N°.5, Pp : 335-339.
- Akkasaeng, Napaporn Tantisuwichwong, Issariya Chairam, Narumon Prakrongrak, Sanun Jogloy te Aran Pathanotha, 2007.** Isolation and Identification of Peanut Leaf Proteins Regulated by Water Stress. Pakistan Journal of Biological Sciences, Vol.10, Pp:1611 -1617.
- Akmal, M., Janssens, M.J.J., 2004.** Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting water and nitrogen supplies. Field Crops Research, Vol. 88, Pp:143–155.
- Ali S. et Bano A., 2008** .Leaf and nodule senescence in chickpea (*Cicer Arietinum* L.) and the rolz of plant growth regulators. Pak. J. Bot,Vol.40, N°.06, Pp: 2492-2492.
- Amri-Tilioune W., 2008.** Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) :espects microbiologiques, physiologique et biochimiques et agronomiques. Thèse magistère, INA-El-Harrach, Algérie. Pp83.
- Annerosse, 1988.** Critères physiologiques pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide. Oleagineux, Vol. 43, N°. 5, Pp :217-222.
- Aparicio-Tejo et Sanchez,1982** . Nodule and Leaf Nitrate Reductases and Nitrogen Fixation in *Medicago sativa* L. under Water Stress. Plant Physiol, Vol. 69, Pp:479-482.
- Arbaoui M., 1977.** Action de la salinité et du stress hydrique sur le comportement métabolique et anatomique de quelques variétés de la tomate industrielle au stade juvénile. Thèse magister, ENSA El-Harach, Algérie, Pp : 102.
- Ashraf et Iram, 2005.** Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant parts of two potential legumes differing in salt tolerance.Flora, Vol.200, Pp :535–546.
- Bacha F. , 1998** . Etude de l'effet du stress hydrique sur la fixation d'azote du pois chiche. Seminaire national sur les légumes alimentaires, Hammam Bouhadjer Algérie, 10-12 mai, Pp : 100-117.
- Begun A., Leibovith S., Mogner P., Zhang F., 2005.** Specific flavonoides induced nod gene expression and preactivated nod gene of *Rhizobium leguminosarum* increased

- pea (*Pisium sativum* L.) and lentil (*Lens culinaris* L.) nodulation in controlled growth chamber environments. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 52, Pp:1537-1543.
- Belayet, Waliur Rahman, Rahman, Noorul Anwar et Hossen, 2010** .Effects of water stress on yield and attributes and yield of different mungbeen genotypes. *Int. J. Sustain. Crop Prod*, Vol. 5, N°. 1, Pp : 19-24.
- Ben Mbarek, Abdlhamid boujelben, Boubaker M. , Hannachi C., 2009**. Criblage et performance agronomiques de 45 genotypes de pois chiche (*Cicer arietinum* L.) soumise à un régime hydrique limité. *Biotechnol.agron.sol.environ*, Vol.13, N°. 3, Pp : 381-393.
- Benmahammed, Bouzerzour, Mekhlouf et Benbelkacem, 2008**. Variation de la teneur relative en eau, l'intégrité cellulaire, la biomasse et l'efficacité d'utilisation de l'eau des variétés de blé dur (*Triticum Turgidum* L. Var Durum) conduites sous contrainte hydrique. *Recherche Agronomique* N° 21, INRA Algérie, Pp: 37-45.
- Bjorn Martin, Norma A. Ruiz-Torres, 1992**. Effects of Water-Deficit Stress on Photosynthesis, Its Components and Component Limitations, and on Water Use Efficiency in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol*, Vol.100, Pp:733-739.
- Bhagsari A.S., Brown R.H. et Schepers J.S., 1976**. Effect of moisture stress on photosynthesis and some related physiological characteristics in peanuts. *Crop Sci*, Vol.16, Pp:712–715.
- Bois J.Ft., Couchat P.H., 1983** . Effects of water stress on the root and Shoot behaviour of rain fed rice. *Isotope and Radiation Techniques in Soil physics and irrigation*. *Acta Horticulturae*, Vol. 171, Pp :297-304.
- Boulbaba L'taief , Bouaziz Sifi , Mainassara Zaman-Allah , Mokhtar Hajji et Mokhtar Lachaâl, 2009**. Effets de la fertilisation azotée, de l'inoculation par *Rhizobium* sp. et du régime des pluies sur la production de la biomasse et la teneur en azote du pois chiche. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*. Vol.13, Pp: 537-544.
- Boyer J.S., 1968**. Relationships of water potential to growth of leaves. *Plant physiology*, Vol. 43. Pp: 1056-1062.
- Brett J. Ferguson, Arief Indrasumunar, Satomi Hayashi, Meng-Han Lin, Yu-Hsiang Lin, Dugald E. Reid et Peter M. Gresshoff , 2010**. Molecular Analysis of Legume Nodule Development and Autoregulation. *Journal of Integrative Plant Biology*. Vol. 52, Pp:61-76.
- Brussel AA, Recourt K, Pees E, Spaink HP, Tak T, Wijffelman CA, Kijne JW et Lugtenberg B.J., 1990**. Abiovar-specific signal of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* induces increased nodulation gene inducing activity in root exudate of *Vicia sativa* subsp. *nigra*. *J Bacteriol*, Vol.172, Pp:5394-5401.
- Burgess B., Lowe D.L., 1996**. Mechanism of molybdenum nitrogenase. *Chem.Rev*, Vol. 96, Pp:2983-3001.
- Bushby, H.V.A., Marshall, K.C., 1977** . Some factors affecting the survival of root-nodule bacteria on desiccation. *Soil Biology & Biochemistry*. Vol.9, Pp:143–147. in (Deaker et al., 2007).
- Chakherchaman, H. Kazemi-Arbat, M. Yarnia, H. Mostafaei, D. Hassanpanah, M.R. Dadashi et R. Easazadeh, 2008**. Study on Relations Between Relative Water

Content, Cell Membrane Stability and Duration of Growth Period with Grain Yield of Lentil Genotypes under Drought Stress and Non-Stress Conditions. International Meeting on Soil Fertility Land Management and Agroclimatology. Turkey. Pp: 749-755.

Chamnongpol S., Willekens H., Moeder W., Langebartels C., Sandermann H., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W., 1998 . Defense activation and enhanced pathogen tolerance induced by H₂O₂ in transgenic tobacco. Proc Natl Acad Sci, Vol. 95, Pp: 5818-5823.

Chaves et Oliveira, 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. Journal of Experimental Botany, Vol. 55, No.407, Pp :2365-2384.

Chaves MM., Pereira JS., Maroco J., Rodrigues ML, Ricardo CPP., Osorio ML., Carvalho

I., Faria T., Pinheiro C., 2002 . How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. Annals of Botany, Vol. 89, Pp : 907-916.

Chebouti et A. Abdelguerfi, 2000. Effet du stress hydrique sur la production de gousses et de graines chez quelques populations de *Medicago truncatula* (L.) Gaertn. CIHEAM - Options Méditerranéennes, Pp: 237-240.

Chen et Sung, 1983 . Effect of Water Stress on the Reduction of Nitrate and Nitrite by Soybean Nodules. Plant Physiol, Vol. 73, Pp:1065-1066.

Chikhaoui N., Mouhouche B. et Abdelguerfi A., 1998. Effet de l'application du stress hydrique durant le stade floraison et remplissage de gousses sur les composantes de rendement de cinq variétés de féveroles (*Vicia fabae* ssp minor) de différentes origine. In ACTES Seminaire national sur les légumineuses alimentaires, Pp :90-99.

Chokairi et Chlyah, 1994. Comparaison de la tolérance à la sécheresse chez deux génotypes de maïs marocains. Etude au niveau macroscopique, microscopique et moléculaire. Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? Ed. AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext. Paris. Pp: 423-431.

Chung S.Y., Vercellotti J.R., Sanders T.H., 1997. Increase of glycolytic enzymes in peanuts during peanut maturation and curing: evidence of anaerobic metabolism. J.Agric.Food Chem, Vol. 45, Pp: 4516-4521.

Coronado C., Zuanazzi J., Sallaud C., Quirion JC., Esnault R., Husson HP., Kondorosi A. et Ratet P., 1995 . Alfalfa Root Flavonoid Production Is Nitrogen Regulated. Plant Physiol, Vol. 108, Pp: 533-542.

Cosgrove DJ., 1993. Water uptake by growing cells: An assesement of the controlling roles of wall relaxation, solute uptake, and hydraulic conductance. Int J Plant Sci, Vol. 154, Pp :10-20.

Cowan, I.R., 1977 . Stomatal behavior and environment. Adv. Bot. Res, Vol . 4, Pp : 117-228.

Davet, 1996 . Vie microbienne du sol et production végétale. Ed. INRA, Pp : 144-161.

Davis WJ., Tardieu F., Trejo CL., 1994. How do chemical signals works in plants that grow in drying soil? Plant Physiol, Vol.104, Pp: 309-314.

- Deaker,, Rodney J., Roughley, Ivan R., Kennedy, 2007.** Desiccation tolerance of rhizobia when protected by synthetic polymers. *Soil Biology & Biochemistry*, Vol. 39, Pp: 573–580.
- Deli#, O. Stajkovi#, Kuzmanovi#, N. Rasuli#, J. Kneževi#-Vuk#evi#, B. Mili#i#, 2009.** The effects of rhizobial inoculation on growth and yield of vigna mungo L. in Serbian soils. *Biotechnology in Animal Husbandry*, Vol.25, N° 6, Pp: 1197-1202.
- Dénarié J., 2009 .** Les signaux des symbioses racinaires, de la biologie moléculaire à l'Agronomie. Institut de France, Académie des sciences.
- Djebbar R., 2008.** Physiologie des stress : concepts et définitions. Cours d'écophysiologie végétale, 1^{ère} année école doctorale amélioration des productions végétales et ressources génétiques, Polycopie, Pp :12.
- Djerroudi –Zidane O., Belkhodja M., Bissati S., 2010.** Effect of Salt Stress on the Proline Accumulation in Young Plants of *Atriplex Halimus L.* and *Atriplex Canescens* (Pursh) Nutt. *European Journal of Scientific Research*, Pp :249-260.
- Dhidsa RS., Cleland RE., 1975.** Water Stress and Protein Synthesis. *Plant Physiol*, Pp:778-781.
- Dommergues Y., Duhoux E. et Diem HG., 1999 .** Les arbres fixateurs d'azote. Espace 34 (ed) Montpellier, Pp : 13-30.
- Dommergues, Duhoux et Hoang, 1999.** Les arbres fixateurs d'azote, caractéristiques fondamentales et rôle dans l'aménagement des écosystèmes méditerranéens et tropicaux. Ed. Espace FAO-IRD, Pp :13-30.
- Dubey R.S., Passarakli M., 2001.** Physiological Mechanisms of Nitrogen Absorption and Assimilation in Plants Under Stressful Conditions. In *Handbook of Plant and crop Physiology*. Ed. Pessarakli M., Macel Dekker, New York, Pp:937-655.
- Ducroq M., 1990 .** Les bases de l'irrigation. Editions Michel Ducroq, Paris, Pp :350.
- Duhou E. et Nicole M., 2004.** Biologie végétale association chez les plantes. Ed. IRD édition, Pp : 4-6.
- El Komy, M.A.Hamdia et G.K.ABD EL Baki, 2003.** Nitrate reductase in wheat plants growth under water stress and inoculated with *Azospirillum*. *BIOLOGIA PLANTARUM*, Vol. 46, Pp:281-287.
- El-Shrkawi et Farghali, 1987.** Interactive Effects of Nitrogen, Water Stress and Temperature in the Germination of *Bauhinia* Seeds. *Phyton* (Austria), Vol. 27, Pp :139-153.
- Esther M. González, Rubén Ladrera, Estíbaliz Larrainzar, Cesar Arrese-Igor, 2007.** Rzspnse of medicago truncaluta of abiotic stress. *Medicago truncatula handbook*. Pp : 1-32.
- Ezzeddini M., Ferchichi A., Abdelly C., 2008.** Effet du stress hydrique sur la capacité germinative et la croissance chez la fève (*Vicia faba L.*). In Actes du séminaire international : Gestion des ressources et applications biotechnologiques en aridoculture et cultures oasiennes : perspectives pour la valorisation des potentialités du Sahara. Institut des Régions Arides, Médenine 25-28 Décembre 2008, Tunisie. *Revue des Régions Arides*, Vol. 21, Pp :816-820.

- Farineau et Jean - François Morot, 2006** . La photosynthèse ; processus physiques, moléculaires et physiologiques. INRA Paris, Pp : 345-346-397.
- Ferreira R., Sellés G., Ruiz R.S. and I.M. Sellés, 2004** . Effect of water stress induced at different growth stages on grapevine. Chardonnay on production and wine quality. Acta Hort, Vol. 664, Pp: 233-236.
- Foucher F. et Kondorosi E., 2000**. Cell cycle regulation in the course of nodule organogenesis in *Medicago*. Plant Mol Biol, Vol. 43, Pp:773-786.
- Foyer, Marie-He`le`ne Valadier, Andrea Migge et Thomas W. Becker, 1998**. Drought-Induced Effects on Nitrate Reductase Activity and mRNA and on the Coordination of Nitrogen and Carbon Metabolism in Maize Leaves, Vol. 117, Pp: 283–292.
- Franssen H.J., Bisseling T., 1992**. Nodulins in root nodule development. In Biological Nitrogen Fixation. Eds. Stacey G., Burris R.H., Evans H.J, Pp: 598-624.
- Gage DJ., 2004**. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes. Microbiol Mol Biol Rev, Vol. 68, No. 2, Pp: 280-300.
- Gage DJ. et Margolin W. 2000**. Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia. Curr Opin Microbiol, Vol. 3, Pp:613-617.
- Garg et Singla, 2005** .Short communication. Nitrate reductase activity in roots and leaves of chickpea cultivars under salt stress. Spanish Journal of Agricultural Research, Vol. 3, No.2, Pp:248-252.
- Geoffrey M. et Cooper, 1999** . La cellule; Une approche moleculaire. Ed. De Boek université, Pp: 480.
- Ghamarnia et Gowing, 2005** .Effect of Water Stress on Three Wheat Cultivars. ICID 21st European Regional Conference, Pp : 1-4.
- Gillier P., Sylvestre, 1969**. L'arachide, techniques Agricoles et productions tropicales. Ed. Maisonneuve et Larousse. Paris, Pp :292.
- Gillier P., Sylvestre, 1996**. L'arachide, techniques Agricoles et productions tropicales. Ed. Maisonneuve et Larousse. Paris.
- Gimenez C., Mitchel VJ. et Lowlor DW., 1992**. Regulation of photosynthetic role of two sunflower hybrids under water stress. Plant physiol, Vol. 98., Pp: 516-524
- Gomah, F. N. El-Barakah et A. M. Heggo** , Effect of VA Mycorrhiza and/or Bradyrhizobium Inoculants on Soybean Growth and Phosphatase Activity, Under Water Stress Conditions. Zagazig J. Agric. Res, Vol. 19, Pp: 2331-2349.
- Gorai, A. Hachef et M. Neffati, 2010**. Differential responses in growth and water relationship of *Medicago sativa* (L.) cv. Gabès and *Astragalus gombiformis* (Pom.) under water-limited conditions. Emir. J. Food Agric, Vol. 22, N°.1, Pp :01-12.
- Gossee G., Chrtier M., Lemaire G., et Guy P., 1982**. Influence des facteurs climatiques sur la production de luzerne Fourrages, Vol. 90, Pp :113-133.
- Gupta SA., Berkowitz GA., 1987**. Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. Plant Physiol, Vol. 87, Pp:1040–1047.

- Gupta, S.C., S.L. Namdeo, 1996** . Effect of *Rhizobium* strains on symbiotic traits and grain yield of chickpea. Indian J. Pulses Res, Vol. 9, V°.1, Pp :94-95.
- Harold roy-Macaulay, 1999** . Physiologie of adaptation to drought and plant breeding for by areas. Tropical and Subtropical Agriculture, Thrid STD programme, Pp: 96-109.
- Hassani, Dellal, Belkoodja et Kaid-Harche, 2008**. Effet de la salinité sur l'eau et certains osmolytes chez l'orge (*Hordeum Vulgare*).European Journal of Scientific Resarch, Vol. 23, Pp : 61-69.
- Heller R., Esnanlt R., et Lance C., 1998**. Physiologie végétale: Nutrition. 6eme Edition de labergé DUNOD, Pp :148-155.
- Hemmatollah Pirdashti,Zeinolabedin Tahmasebi Sarvestani, and Mohammad Ali Bahmanyar,2005**. Comparison of Physiological Responses among Four Contrast Rice Cultivars under Drought Stress Conditions. World Academy of Science, Engineering and Technology, Pp:52-53.
- Hopkins W.G., 2003**. Physiologies végétale.Edition DeBoeck U niversité. P. 514.
- Hoque, M.M. et Haq M.F., 1994** . Rhizobial Inoculation and Fertilization of Lentil in Bangladesh. Lens Newsletter, Pp: 29–30.
- Howard J.B.,Rees D.C.,1996**. Structural basis of biological nitrogen fixation. Chem Rev,Vol.96, Pp: 2965-2982.
- Jalal. A., Al-Tabbal, Omar, M. Kafawin, et Jamal. Y. Ayad, 2006** .Influence of Water Stress and Plant Growth Regulators on Yield and Development of Two Durum Wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) Cultivars. Jordan Journal of Agricultural Sciences, Vol. 2, No.2 , Pp :28-37.
- Jeder H., De Lajudie P., Dreyfus SB., Lefloch E., Behaegh TE., Zaafour MI.S., 1996. Etude de la nodulation des légumineuses autochtones des régions arides de Tunisie. Revue des Régions Arides,Vol. 9, Pp :3-10.
- Johari-Pireivatlou, N. Qasimov, H. Maralian, 2010**. Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines. African Journal of Biotechnology, Vol. 9, No.1, Pp:36-40.
- Jonnes HG., 1992**. Plant and microclimates.Quantitative approach to environmental plant physiology. Ed Cambridge university press., London.
- Jones MM. et Turner NC.,1980**. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Aus J Plant Physiol, Vol. 7, Pp: 181–192.
- Kape R., Parniske M. et Werner D., 1992**. Chemotaxis and nod gene activity of *Bradyrhizobium japonicum* in reponse ti hydroxycinnamic acids and isoflavonoids. Appel.Environ.Micbiol, Vol. 57, Pp:316-319.
- Karamanos Andreas J., 1995**. The involvement of proline and some metabolites in water stress and their importance as drought resistance indicators. BULG. J. PLANT PHYSIOL,Vol. 21, Pp: 98–110.
- Kasten Dumroese, Jacobs et Anthony S. Davis, 2009**. Inoculating Acacia koa with Bradyrhizobium and Applying Fertilizer in the Nursery: Effects on Nodule Formation and

Seedling Growth. HORTSCIENCE, Vol. 44, N°. 2, Pp:443–446.

Kaydan et Mehmet Yagmur, 2008. Germination, seedling growth and relative water content of shoot in different seed sizes of triticale under osmotic stress of water and NaCl. African Journal of Biotechnology, Vol. 7, N°. 16, Pp: 2862-2868.

Khamssi, Kazem Ghassemi Golezani, Saeed Zehtab Salmasi et Abdollah Najaphy, 2010. Effects of water deficit stress on field performance of chickpea cultivars. African Journal of Agricultural Research, Vol. 5, Pp: 1973-1977.

Kim Jae-Yean, Aline Mahe´, Judy Brangeon, Jean-Louis Prioul, 2000. A Maize Vacuolar Invertase, *IVR2*, Is Induced by Water Stress. Organ/Tissue Specificity and Diurnal Modulation of Expression. Plant Physiology, September, Vol. 124, Pp: 71–84.

Kirova, Nedeva, Nikolova, Ignatov, 2005. Changes in the biomass production and total soluble protein spectra of nitrate-fed and nitrogen-fixing soybeans subjected to gradual water stress. PLANT SOIL ENVIRON, Vol.51, Pp: 237–242.

Kocheva, G. Georgiev, 2003. Evaluation of the reaction of two contrasting barley (*Hordeum Vulgare* L.) cultivars in response to stomatic stress with PEG 6000. BULG. J. PLANT PHYSIOL. SPECIAL ISSUE, Pp: 290–294.

Kondorosi E. et Kondorosi A., 2000. Control of root nodule organogenesis. In Prokaryotic nitrogen fixation : a model system for the analysis of a biological process. Triplett, EW (ed) Horizon Scientific Press, Wymondham, UK.

Kramer P.J. et J.S. Boyer, 1995. Water relations of plants and soils (Book). Academic Press, Inc.

László Cseuz, János Pauk, Zoltán Kertész, János Matuz, Péter Fónad, Irma Tari, László Erdei, 2002. Wheat breeding for tolerance to drought stress at the Cereal Research Non-Profit Company. *Proceedings of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology*, Pp: 25-26.

Lazali M., 2008. Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique : aspects morpho-physiologiques et agronomiques. Thèse de magister, INA-EI-Harrach, Algérie, Pp : 93.

Lobato, Oliveira et Costa, 2008. Biochemical and Physiological of *Vigna Unguiculata* (L.) Walp. Under water stress during the vegetative phase. Asian Journal of Plants Sciences, Pp: 44-49.

Lebon, Pellegrinio, Louarn et Lecoeur, 2006. Branch Development Controls Leaf Area Dynamics in Grapevine (*Vitis vinifera*) Growing in Drying Soil. Annals of Botany, Pp :175–185.

Loceur, 2007. Influence d'un déficit hydrique sur le fonctionnement d'un couvert végétal cultivé. Montpellier Sup Agro, Pp :1-12.

Ludlow M.M, Chu ACP, Clements RJ, Kerslake RG (1983) Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. Australian J Plant Physiol, Vol. 10, Pp: 119–130.

Lugan Raphaël, 2008. Phénotypage métabolique des réponses aux stress abiotiques chez *Arabidopsis thaliana*. Analyse fonctionnelle et intégrative du métabolome. Thèse de doctorat. Université de Tennes, Vol.1, Pp : 64.

- Mamadou, 1986.** Fixation biologique d'azote par la symbiose Rhizobium-Arachide : Acquis et perspectives de recherche. Institut Sénégalais de Recherche Agricoles ISRA, Pp : 1-9.
- Mateos PF, Baker DL, Petersen M, Velázquez E, Jiménez- Zurdo JI, Martínez-Molina E, Squartini A, Orgambide G, Hubbell DH et Dazzo FB, 2001.** Erosion of root epidermal cell walls by Rhizobium polysaccharide-degrading enzymes as related to primary host infection in the Rhizobium-legume symbiosis. *Can J Microbiol*, Vol.47, Pp :475-487.
- Matthews MA., Boyer JS., 1984.** Acclimation of photosynthesis to low leaf water potentials. *Plant Physiol* , Vol.74, Pp :161–166.
- Mayer S., Reeb C. et Bosdeveix R., 2004.** Botanique Biologie et Physiologie végétales. Ed., Maloine, Paris, Pp : 461.
- Mefti, A. Abdelguerfi et A. Chebout, 2006.** Etude de la tolérance à la sécheresse chez quelques populations de *Medicago truncatula* (L.) Gaertn. INRA Algérie, Pp: 173-176.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., 1981.** Relationships between water supply, leaf area development and survival, and production in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agronomie*, Vol.1, Pp : 917–922.
- Mesoudi et Felah, 2002.** Besoins en eau et effet d'un stress hydrique modéré sur la croissance et la production de la vigne dans la région de Meknes. *Revue H.T.E.N*, N °.123, Pp:52-55.
- Mirbahar, Markhand, Mahar, Abro et Kanhar, 2009.** Effect of water stress on yield and yield components of wheat (*Triticum Aestivum*) variétés. *Pak. J. Bot*, Vol. 41, N °. 3, Pp:1303-1310.
- Mohammadkhani et Reza Heidari, 2008.** Drought-induced Accumulation of Soluble Sugars and Proline in Two Maize Varieties. *World Applied Sciences Journal*, Vol. 32, Pp: 448-453.
- Mohsenzadeh S., Malboobi M.A., Razavi K., Farrahi-Aschtiani S., 2006.** Physiological and molecular responses of *Aeluropus lagopoides* (Poaceae) to water deficit. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 56, Pp:141-149.
- Mojayad F., Planchon C., 1994.** Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Sci*, Vol. 34, Pp: 103–107.
- Moulin L., Munive A., Dreyfus B. et Boivin-Masson C., 2001.** Nodulation of legumes by members of the betasubclass of Proteobacteria. *Nature*, Vol. 411, Pp :948-950.
- Moulineau C., 1993.** Variations sous contrainte hydrique de la teneur en acides aminés libres foliaires du Mil. DPVE, Centre d'Etudes de Cadarache 13108 Saint Paul Lez Durance, Cedex. Pp : 233-244.
- Munier-Jolain N., Biarnes V., Chaillet I., 2005.** Agrophysiologie du pois protéagineux. INRA, IRNALIS, Institut de végétal, UND, ENSAM, P.
- Nautiyal, K. Rajgopal, P. V. Zala, Dipti S. Pujari, Manojit Basu, Bhuwaneshwariba A. Dhadhal, Bharat M. Nandre, 2008.** Evaluation of wild *Arachis* species for abiotic stress

tolerance: I. Thermal stress and leaf water relations. Euphytica Springer Science +Business Media B.V, Pp: 43–57.

Ndiaye M., 1986. Contribution à l'inoculation bactérienne au champ de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) et du soja (*Glycine Max*) au Sénégal. Communication représentée au séminaire Amélioration biologique de la fertilité du sol. Dakar, 19-25 mars 1986, Pp: 437-454.

Nunes C. , Araujo S.S., da Silva J.M.,Feverheiro M.P.S.,da Salva A.B., 2008. physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv. Jemalong to water deficit. Environmental and Experimental Botany.

Ounane S.M. Irekti H.,Bacha F.,2003. Effet du déficit hydrique sur la fixation sur la fixation de l'azote et la biomasse chez le pois chiche . Annales de l'INA.

Ovtsyna AO., Dolgikh EA., Kilanova AS., Tsyganov VE., Borisov AY., Tikhonovich IA. et Staehelin C ., 2005 . Nod factors induce nod factor cleaving enzymes in pea roots. Genetic and pharmacological approaches indicate different activation mechanisms. Plant Physiol, Vol. 139, Pp: 1051-1064.

Pahal wan et R.S. Tripathi, 1984 . Nodulation, accumulation and redistribution of nitrogen in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) as influenced by seed inoculation and scheduling of irrigation. Plant and Soil , Vol. 81, Pp : 235-246.

Pane J.A.,Goldstein A.H.,2001. Response of stomatal conductance to drought in ponderosa pine: implication for carbon and ozone uptake. Tree physiology , Vol.21, Pp: 335-342.

Parry M.A.J., Flexas J. and H. Medrano, 2005 . Prospects for crop production under drought: research priorities and future directions. Annals of Applied Biology, Vol.147, Pp:211-226.

Patriarca EJ., Tatè R., Ferraioli S. et Iaccarino M., 2002. Key role of bacterial NH₄ metabolism in rhizobium-plant symbiosis. Microbial. Mol.Biol, Vol. 66, N°. 2, Pp: 203-222.

Patriarca EJ., Tatè R., Ferraioli S. et Iaccarino M. , 2004 . Organogenesis of legume root nodules. Int Rev Cytol, Vol.234, Pp:201-262.

Pawlowski K et Bisseling T (1996). Rhizobial and Actinorhizal Symbioses: What Are the Shared Features? Plant Cell, Vol.8, Pp: 1899-1913.

Pelleschi S. , Rocher J.P.,Prioul J.L., 1997. Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. Plant Cell Environment, Vol. 20, Pp:493-503.

Perret X, Staehelin C et Broughton WJ (2000) . Molecular basis of symbiotic promiscuity. Microbiol Mol Biol Rev, Vol. 64, Pp :180-201.

Poormohammad K.S., 2007. Analyse génétique des réponses physiologiques du tournesol (*Helianthus annuus* L.) soumis à la sécheresse. Thèse de doctorat d'état, ENSAT, Toulouse. France, Pp: 213.

Pospíšilová, J., Synková, H., Rulcová, J., 2000 . Cytokinins and water stress. Biol. Plant, Vol. 43, Pp: 321-328.

Queval G., Issakidis-Bourguet E., Hoerberichts F.A., Vandorpe M., Gakière B., Vanacker H., Miginiac-Maslow M., Van Breusegem F., Noctor G., 2007 .

Conditional oxidative stress responses in the Arabidopsis photorespiratory mutant *cat2* demonstrate that redox state is a key modulator of daylength-dependent gene expression and define photoperiod as a crucial factor in the regulation of H₂O₂-induced cell death. *Plant J*, Vol.52, Pp: 640-657.

Rahman, Nawata et Tetsuo Sakuratani, 1999. Effect of water stress on growth yield and eco-physiological responses of four Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars. *J.Japan. Soc. Hort.Sci*, Vol. 68, N°3, Pp: 499-504.

Ramanjulu S., Bartels D., 2002. Drought and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Env*, Vol.25, Pp: 141-151.

Ramos J., Bisseling T., 2004. Symbiotic nitrogen fixation. In *Nitrogen Acquisition and assimilation in Higher plants*. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, Vol. 38, N°3, PP: 339-347.

Reddi G.H.S., Reddy, 1995. *Efficient Use of irrigation Water*. Kalyani Publishers, New Delhi.

Reddy T.Y., Reddy V.R., Anbumozhi V., 2003. Physiological responses of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) to drought stress and its amelioration: a critical review. *Plant Growth regulation*, Vol. 41, Pp: 75-88.

Rehman Athar H., Ashraf M., 2005. Photosynthesis under Drought stress. In: *Hand Book*

Photosynthesis, 2nd (ed.) by M. Pessarakli. C. R. C. Press, New York, USA, Pp: 795-810

Rosenberg C., 1999 . Signaux symbiotiques chez rhizobium. Assimilation de l'azote chez les plantes ; Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. INRA, Pp : 150-159.

Roy-Macauley H., 1999. Physiology of adaptation to drought and plant breeding for dry areas. *CTA*, Pp: 105-110.

Roy S.K., Rahmans S.M.L., Salhudin A.B.M., 1995. Effect of rhizobium inoculation and nitrogen on nodulation, growth and seed yield of gram (*Cicer arietinum* L.). *Indian J. Agric.sci*, Vol.65, Pp: 853-857.

Sadowsky M.J., 2005. Soil stress factors influencing symbiotic nitrogen fixation. In *nitrogen fixation in Agriculture, Forestry, Ecology, and the Environment*. Eds. Werner D., Newton W.E. Springer, Printed in the Netherlands, Vol. 4, Pp:89-112.

Santos, Ribeiro RV., Machado et Pimentel C., 2009 . Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *BIOLOGIA PLANTARUM*, Vol 53, Pp: 229-236.

Savka MA., Dessaux Y., Oger P. et Rossbach S., 2002 . Engineering bacterial competitiveness and persistence in the phytosphere. *Mol Plant Microbe Interact*, Vol. 15, Pp:866-874.

Serraj, Sinclair T.S., et Allen L., 1998. Soybean nodulation and N₂ fixation response to drought under carbon dioxide enrichment. *Plant, Cell and Environment*, Vol. 21, Pp: 491-500.

- Shehzad Muhammad Anjum, Zammurad I A., Ch. Abdul Rauf, 2006.** Effect of *Rhizobium* Inoculation and Nitrogen Fertilizer on Yield and Yield Components of Mungbean. INTERNATIONAL JOURNAL OF AGRICULTURE & BIOLOGY, Vol. 8, N° 2, Pp: 238–240.
- Shultz H.R. et M.A. Matthews, 1993.** Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta*, Vol.190, Pp:393-406.
- Siddiqui et Islam, 2000.** Drought stress effects of water relations of wheat. *Bot.Bull.Acad.Sin*, Vol. 41, Pp: 35-39.
- Sinclair T.R., Ludlow M.M., 1985.** Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled plant water potentiel. *Australian Journal of Plant Physiology*, Vol. 12, Pp: 213-217.
- Singer, Inger Y., Helmy, A.N., Mara et A.F. Abou-Hadid, 1999** .Growth and development of Bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under water stress. *Cahiers Options Méditerranéennes*, vol 31, Pp : 241-251.
- Singh N.B., D Singh D.,Singh A., 2009.** Modification of physiological responses of water stressed *Zea mays* seedlings by leachate of *Nicotiana plumbaginifolia*. *General and Applied Plant Physiology*, Vol.35,Pp: 51–63.
- Singh, T. N., D. Aspinall, L. G. Paleg, S. F. Boggess, 1973** . Stress metabolism. II. Changes in proline concentration in excised plant tissues. *Aust. J. Biol. Sci.*, Vol.26, Pp: 57-63.
- Sobral , Welington Luiz Araújo, Mendes R, Geraldi , Kleiner, Azevedo 2004** . Isolation and characterization of soybean associated bacteria and their potential for plant growth promotion. *Environ. Microbiol*, Vol. 12, P:p1244-1251.
- Solomnson, L.P. Barber, M.J** ., Assimilatory nitrate reductase; functional properties and regulation.*Plant physiol plant mol. Biol*, Vol. 41P, Pp: 225-253.
- Sritharan et Vijayalakshmi, 2007.** RUBISCO, Nitrate Reductase and IAA Oxidase Activity of Rice Genotypes through Aerobic Cultivation. *Journal of Basic and Applied Sciences*. Vol. 3, N°6, Pp: 844-847.
- Sumathi et S. Mohandass, 2009.** Efficacy of RWC, LWP, Proline, LDR and Transpiration Rate as Indices for Selection against Water Deficit in SRI and Conventional Methods of Rice Planting. *Madras Agric. J.*,Vol. 96, PP: 383-385.
- Supanjani S., Habib A., Mabood F., Lee KD., Donnelly D. et Smith DL.,2006.** Nod factor enhances calciumuptake by soybean. *Plant Physiol Biochem*, Vol. 44, Pp : 866-872.
- Tahri E. , Belabed A.,Sadki K., 1997** . Effets d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum*). *Bulletin de l'institut scientifique,Rebat*, N°. 21, Pp : 81-87.
- Tahir, M. Kaleem Abbasi, Nasir Rahim, Abdul Khaliq et Mushtaq Hussain Kazmi, 2009.** Effect of *Rhizobium* inoculation and NP fertilization on growth, yield and nodulation of soybean (*Glycine max*L.) in the sub-humid hilly region of Rawalakot Azad Jammu and Kashmir, Pakistan. *African Journal of Biotechnology*, Vol. 8, Pp: 6191-6200.

- Talouzi A. , Chmpigy ME., 1988** . Reponse of wheat seedlings to shortterm drought stress with particular respect to nitrate utilization. *Plant, Cell and Environment*, Vol. 11, Pp:149-155.
- Tardieu F., 2005**. Plant tolerance to water deficit : physical limits and possibilities for progress. *Comptes rendus Geoscience*, N°. 337, Pp: 57-67.
- Tardieu Cruiziat, Durand et Tribo, 2006**. Perception de la sécheresse par la plante. Conséquences sur la productivité et sur la qualité des produits récoltés. *ESCo "Sécheresse et agriculture"*, Pp:49-69.
- Timmers AC., Vallotton P., Heym C. et Menzel D., 2007** . Microtubule dynamics in root hairs of *Medicago truncatula*. *Eur J Cell Biol*, Vol. 86, Pp: 69-83.
- Tolkachev, N. Z., P. A. Donchenko, A. V. Knyazev, N. M. Kosenko and V. F. Patyka. 1994** . Methods of enhancing the efficiency of legume-*Rhizobium* symbiosis. *Fiziol. Biok. Kul Rast*, Vol. 26, N°. 4, Pp : 344-351.
- Turner NC., Begg JE., 1981**. Plant-Water relation and adaptation to stress. In *soil Water and Nitrogen in Mediterranean Type environment*. (J Monteith and C. Webb Eds), Chap.5, Pp :97-131.
- Turner N.C., Wright G.C., Siddique K.H.M., 2001**. Adaptation of grain legume to water limited environments. *Adv. Agron*, Vol. 71, Pp :193-231.
- Umebese, Olatimilehin et Ogunsusi, 2009** . L'acide salicylique protège l'activité de réductase de nitrate, la croissance et la proline dans l'amarante et les plantes de tomate pendant le déficit de l'eau. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, Vol. 4, N°. 3, Pp: 224-229.
- Vance C.P., 2005**. Root-Bacteria Interaction: Symbiotic N₂ Fixation. In *Plant roots the hidden half*. Ed. Gnanamanickam S.S. Springer, Printed in the Netherlands, Pp:839-868.
- Verslues paul E., 2010**. Quantification of Water Stress-Induced Osmotic Adjustment and Proline Accumulation for *Arabidopsis thaliana* Molecular Genetic Studies, in *plant stress tolerance, Methods in molecular biology*, Ed. Springer Science et Business Media, Vol. 639, Pp: 301-315.
- Vidal A., Pognonec JC., 1984**. Effet de l'alimentation en eau sur quelques caractères morphologiques et anatomiques des feuilles de soja (*Glycine max (L.) Merrill*), Vol. 4, N°. 10, Pp : 967-975.
- Vorasoot, Chutipong Akkasaeng, Patcharin Songsri, Sanun Jogloy et Aran Patanothai. 2004**. Effect of available soil water on leaf development and dry matter partitioning in 4 cultivars of peanut (*Arachis hypogaea L.*). *Songklanakarin J. Sci. Technol*, Vol. 26, Pp: 788-794.
- Vorasoot , Patcharin Songsri, Chutipong Akkasaeng , Sanun Jogloy4 and Aran Patanothai, 2003** . Effect of water stress on yield and agronomic characters of peanut (*Arachis hypogaea L.*). *Songklanakarin J. Sci. Technol*, Vol. 25, N°. 3, Pp: 283-288.
- Wais RJ, Keating DH., Long SR ., 2002** . Structure-function analysis of nod factor-induced root hair calcium spiking in *Rhizobium-legume* symbiosis. *Plant Physiol*, Vol. 129, Pp:211-224

- Wery J., 1986.** Relation entre la nutrition azotée et la production chez les légumineuses. INRA Paris, les colloques de l'INRA, N°. 37.
- Wood SM. et Newcomb W., 1989.** Nodule morphogenesis: the early infection of Alfalfa (*Medicago sativa*) root hairs by *Rhizobium meliloti*. *Can J Bot*, Vol. 67, Pp:3108-3122.
- Xu et Zhou, 2005** .Effects of water stress on photosynthesis and nitrogen metabolism in vegetative and reproductive shoots of *Leymus chinensis*, Vol. 43, N°. 1, Pp: 29-35.
- Yadav S.K.Jyothi Lakshmi N., Maheswari M., Vanaja M., Venkateswarlu B., 2005.** Influence of water deficit at vegetative, anthesis and grain stages on water relation and grain yield in sorghum. *Indian Journal of plant physiology*. Pp: 20-24.
- Yang WC, Canter Cremers HC, Hogendijk P, Katinakis P, Wijffelman CA, Franssen H, van Kammen A et Bisseling T ., 1992.** In-situ localization of chalconesynthase mRNA in pea root nodule development.*Plant J*, Vol. 2, Pp: 143-151
- Yokota, K. Takahara et K. Akashi, 2006.** Water stress. In *Physiology and molecular Biology of stress tolerance in plants*. Ed. Springer, Printed in the netherlands, Pp:15-40.
- Zammurad I A., Shehzad Muhammad Anjum et Ch. Abdul Rauf, 2006.** Effect of *Rhizobium* Inoculation on Growth and Nodule Formation of Green Gram.*INTERNATIONAL JOURNAL OF AGRICULTURE & BIOLOGY*, Vol. 8, N° 2, Pp: 235-237.
- Zhang J, Davies WJ.,1989.** Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell Environ*, Vol.12, Pp: 73–82.
- Zerrad, B.S. Maataoui1, S. Hilali1, S. El Antri et A. Hmyene, 2008.** Etude de comportement des mécanismes biochimiques de résistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur. *Lebanese Science Journal*, Vol. 9, N°. 2. Pp : 27-36.
- Zid E., et Grignon, 1991.** Les tests de sélection précoce pour la résistance des plantes aux stress salin et hydrique. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. Ed.AUPELF. John Libbey Eurotext. Paris, Pp : 91-108.
- Zrenner R, Krause KP, Apel P, Sonnewald U (1996)** Reduction of the cytosolic fructose-1,6-bisphosphatase in transgenic potato plants limits photosynthesis sucrose biosynthesis with no impact on plant growth and tuber yield. *Plant J*, Vol. 9, Pp: 671-681.
- Zrost, Vacek, Hala, Jana ANA,Adamec, Ambro, Dian et Vacha,1994.** Influence of water stress on photosynthesis and variable chlorophyll fluorescence of potato leaves. *BIOLOGIA PLANTARUM*, Vol.36, N°.2, Pp: 209-214.

ANNEXE

The image shows a vertical strip of text that is too small to be legible. It appears to be a list of items, possibly a table of contents or a list of references, arranged in a single column. The text is centered on the page and spans most of its vertical length.