

Institut National Agronomique - El Harrach – Alger
Mémoire en vue de l'obtention du diplôme de Magister en
Biotechnologies végétales
Ecole Doctorale : Biotechnologies Végétales

***Etude de la symbiose à rhizobium chez
l'arachide (Arachis hypogaea L.) cultivée
sous contrainte hydrique:
aspects morpho-physiologiques et agronomiques***

Présenté par :

LAZALI Mohamed

Directeur de thèse : OUNANE S.M. Maître de conférences INA, El-Harrach, Alger
Soutenu le 15. 02. 2009

Jury Président : BOUZNAD Z. Professeur INA, El-Harrach, Alger Examineurs : AIDAOUI A.
Professeur INA, El-Harrach, Alger BELLAL M.M. Professeur INA, El-Harrach, Alger BENCHABANE M.
Maître de conférences Université de Blida

Table des matières

REMERCIEMENTS . . .	5
RESUME . . .	6
SUMMARY . . .	7
Introduction . . .	8
Synthèse bibliographique . . .	10
I. Description de l'arachide (<i>Arachis hypogaea</i> L.) . . .	10
I.1. Origine et caractéristiques de l'espèce . . .	10
I.2. La situation de la culture d'arachide en Algérie . . .	11
II. Fixation symbiotique de l'azote . . .	12
II.1. Etablissement de la symbiose . . .	12
II.2. Processus d'infection et de nodulation . . .	13
II.3. La génétique de la fixation symbiotique de l'azote . . .	14
II.4. L'inoculation . . .	15
III. Effet du stress hydrique et les stratégies d'adaptation à la sécheresse . . .	18
III.1. Effet du stress hydrique . . .	18
III.2. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse . . .	21
Matériel & Méthodes . . .	25
1. Site expérimental . . .	25
2. Conditions expérimentales . . .	25
2.1. Conditions climatiques . . .	25
2.2. Conditions édaphiques . . .	25
3. Matériel végétal . . .	26
4. Isolats rhizobiens . . .	26
5. Gestion de l'essai . . .	28
6. Les caractères étudiés . . .	29
6.1. Caractères morphologiques . . .	29
6.2. Caractères physiologiques . . .	30
6.3. Caractères biochimiques . . .	31
6.4. Caractères liés à l'état hydrique de la plante . . .	32
6.5. Caractères agronomiques . . .	33
7. Traitement des données . . .	34
Résultats & Discussions . . .	35
I. Effet du stress hydrique sur les caractères morphologiques . . .	35
I.1. Hauteur de la tige . . .	35
I.2. Surface foliaire . . .	36
I.3. Nombre de ramifications . . .	38
II. Effet du stress hydrique sur les caractères physiologiques . . .	40
II.1. Accumulation de la proline . . .	40
II.2. Accumulation des sucres solubles . . .	42
II.3. Synthèse des pigments chlorophylliens . . .	45

III. Effet du stress hydrique sur la fixation symbiotique de l'azote . .	48
Discussion . .	50
IV. Effet du stress hydrique sur la nutrition azotée . .	51
Discussion . .	53
V. Effet du stress hydrique sur l'état hydrique de la plante . .	54
V.1. Teneur relative en eau . .	54
V.2. Potentiel hydrique foliaire . .	56
V.3. Résistance stomatique . .	58
V.4. Température du couvert végétal . .	60
V.5. Efficience d'utilisation de l'eau . .	62
VI. Effet du stress hydrique sur le rendement et ses composantes . .	63
VI.1. Nombre de gousses/plant . .	64
IV.2. Rendement . .	65
VI.3. Matière sèche . .	67
VII. Regroupement des couples symbiotiques . .	68
conclusion générale . .	72
Références bibliographiques . .	74
Annexes . .	91

REMERCIEMENTS

Bien qu'une thèse soit un travail individuel, il y a une bonne quantité de personnes qui ont rendu possible la réalisation de ce travail et que je tiens à remercier ici.

Au terme de ce travail, je me fais un agréable devoir de remercier vivement mon promoteur Monsieur Ounane S.M. Maître de conférences à l'INA pour tous ses encouragements, son aide, ses conseils précieux et de son entière disponibilité, qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je remercie également Monsieur Bouznad Z. Professeur à l'INA qui a accepté d'examiner ma thèse et d'être président de ce jury.

Mes vifs remerciements vont également à Monsieur Aidaoui A. Professeur à l'INA au Département de Génie Rural, Monsieur Bellal M.M. Professeur à l'INA au Département de Technologie Alimentaire et Monsieur Benchabane M. Maître de conférences à l'Université de Blida, Faculté des Sciences Agronomiques qui me font l'honneur d'examiner ce travail et de participer au jury.

Je tiens à exprimer mes profonds remerciements aux : M^{me} Djabara M. Chargé de cours à la Faculté des Sciences Biologiques (FSB/USTHB) pour la fourniture des isolats rhizobiens. Mr. Akrouf N. responsable de la station expérimentale de l'ITCMI pour la fourniture du matériel végétal. Mr. Abdelguerfi A. Professeur à l'INA au Département de Phytotechnie pour la fourniture des appareils de mesure ; pistolet infrarouge et poromètre. Mr. Mouhouche B. Maître de conférences à l'INA au Département de Génie Rural pour ses précieux conseils dans la partie stress hydrique. Mr. Djabbar R. chargé de cours à la Faculté des Sciences Biologiques (FSB/USTHB) pour la fourniture des différents protocoles de dosage (proline, sucres solubles et chlorophylle).

Comme je tiens à remercier aussi Mr. Mhamdi R. Maître de conférences au Laboratoire Interaction Légumineuses Microorganismes (Tunisie), Mr. Graham P.H. Professeur à l'Université de Minnesota (USA) et Mr. Serraj R. Maître de conférences à l'Université de Florida (USA) pour les articles qu'ils m'ont fournis par courrier électronique.

Une pensée particulière pour ma famille qui m'a toujours soutenu.

Je n'ai pas de mots pour remercier tous mes amis, plus particulièrement ceux de l'Ecole Doctorale Biotechnologies Végétales pour leur aide et soutien moral.

Merci à Mr. Ayad R. responsable de la station expérimentale de l'INA et à toutes les personnes de la même station pour leur aide matériels.

Sans oublier de remercier M^{me} Nouar S. responsable du Laboratoire d'Analyse du Sol, M^{me} Djamila technicienne au Laboratoire de Ressources Génétiques et Biotechnologies (L-RGB), M^{me} Habiba de la bibliothèque centrale et M^{me} Anissa de la bibliothèque de phytotechnie pour leurs aide, encouragements et leur soutien.

En fin, merci à tous ceux qui ont rendu possible ce travail, et même s'ils ne se retrouvent pas dans cette petite liste, ils sont dans mes pensées.

LAZALI

RESUME

En dépit du niveau de résistance assez important développé par l'arachide (*Arachis hypogaea*L.), son production dans les écosystèmes secs est affectée par des périodes de déficit hydrique survenant au cours du cycle de croissance. Le but de ce travail était de mettre en évidence, les réponses au déficit hydrique faible, modéré puis sévère de cinq populations d'arachides d'origine locale et étrangère inoculées par trois isolats rhizobiens, en vue d'identifier des critères pour la sélection des interactions symbiotiques les mieux adaptées à la sécheresse.

Les mécanismes étudiés ont porté principalement sur les aspects morfo-physiologiques (hauteur de la tige, surface foliaire, accumulation de la proline et sucres solubles, teneur de la chlorophylle), aspects biochimiques (fixation et l'assimilation de l'azote), aspects hydriques de la plante (la teneur relative en eau, potentiel hydrique foliaire, résistance stomatique et la température du couvert végétal) et agronomiques (rendement et ses composants). Les résultats obtenus ont montré que les effets du stress hydrique se manifestent par une diminution de la teneur relative en eau et du potentiel hydrique foliaire et une augmentation de la résistance stomatique et de la température du couvert végétal. Tous ces effets de la contrainte hydrique se répercutent négativement sur la croissance végétative ainsi que sur l'assimilation et la fixation de l'azote et enfin sur le rendement et ses composantes. Les interactions symbiotiques étudiées se comportent différemment en fonction de la sévérité de stress. Cependant, Les couples symbiotiques SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TON, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-TON et SA₁-OUM se sont avérés les plus tolérants aux différents degrés de déficit hydrique. Par contre, les interactions symbiotiques SA₂-TIM et SA₂-NIG ont montré une sensibilité importante face au manque d'eau. Le comportement des autres couples symbiotiques a varié en fonction de la sévérité de la contrainte hydrique. De plus, la variabilité génétique du matériel végétal vis-à-vis du stress hydrique ne semble pas liée à l'origine géographique des populations d'arachides, mais plutôt à leur phénologie et à leur morphologie. Cette étude pourrait servir à la définition de critères pertinents de résistance à la sécheresse utilisables en sélection variétale.

Mots clés : symbiose ; stress hydrique ; fixation d'azote ; arachide ; rhizobia ; tolérance ; sélection.

SUMMARY

Despite the level of resistance sizable developed by groundnut (*Arachis hypogaea* L.) production in the dry ecosystems is affected by periods of water deficit occurring during the growth cycle. The purpose of this work was to highlight the responses to water deficit low, moderate and severe of five peanut populations of local and foreign inoculated by three strains rhizobiums, to identify criteria for selecting symbiotic interactions better adapted to drought.

The mechanisms studied focused on the morpho-physiological aspects (height of the stem, leaf area, the accumulation of proline and soluble sugar, content of chlorophyll), biochemical aspects (fixation and assimilation of nitrogen) hydrous aspects of the plant (relative water content, leaf water potential, stomatal resistance, leaf temperature and water use efficiency) and agronomic aspects (yield and its components). The results showed that the effects of water stress are manifested by a decrease in relative water content and leaf water potential and increased stomatal resistance and leaf temperature. All these effects of water impact negatively on the vegetative growth and the assimilation and fixation of nitrogen and on yield and its components. The symbiotic interactions studied behave differently depending on the severity of water stress. However, symbiotic interactions SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TON, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-TON and SA₁-OUM have proved the most tolerant to different degrees of water stress applied. As against the symbiotic interactions SA₂-TIM and SA₂-NIG showed a significant sensitivity over the lack of water. The behavior of other symbiotic interactions varied depending on the severity of stress applied. Moreover, the genetic variability of plant material in relation to water stress does not appear related to the geographical origin of populations of peanuts, but rather to their phenology and morphology. This study could serve to define criteria for resistance to drought used in breeding.

Key words : symbiosis, water stress, nitrogen fixation, peanut, rhizobia, tolerance, selection.

Introduction

Dans les régions arides et semi arides, la production agricole et les rendements des cultures sont largement tributaires de la disponibilité en eau et en azote pendant les stades critiques de développement des plantes. Ces deux éléments constituent les facteurs limitants essentiels de la production végétale du fait de la fréquence des déficits hydriques et de la rapidité de dégradation de la matière organique dans le sol. De ce fait et compte tenu de l'immense besoin en protéines dans l'alimentation humaine, les chercheurs ont été amenés à s'intéresser davantage à l'amélioration des légumineuses alimentaires, dont certaines espèces sont capables de s'adapter à ces conditions et de produire suffisamment des protéines nécessaires à la ration alimentaire.

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 (graine, huile, tourteaux, fanes et coques). C'est une légumineuse qui peut utiliser l'azote atmosphérique grâce à la symbiose avec des bactéries de la famille des rhizobiaceae pouvant fournir jusqu'à 30 % de l'azote nécessaire à la plante ; mais la quantité d'azote fixé est très variable car l'activité symbiotique est influencée par plusieurs facteurs tels que la souche bactérienne, la plante hôte et les conditions du milieu (**Wani et al ., 1995**). La recherche des couples tolérants capables de fonctionner dans ces conditions constitue un objectif à atteindre, afin de comprendre les paramètres et les mécanismes physiologiques liés à ce caractère, et pouvant servir de base à l'établissement de critères de sélection de cette association.

Les plantes réagissent différemment au stress hydrique. Chaque espèce développe une stratégie pour surmonter cette contrainte. Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer les mécanismes d'adaptation des végétaux au stress hydrique. Ils sont de nature morphologique, physiologique, biochimique et agronomique. Dans la symbiose par contre, la nodosité où la bactérie ne possède pas de mécanisme efficace pour contrer les effets du stress hydrique. Cette déficience est aggravée par le fait que les nodules sont localisés généralement sur le collet dans l'horizon de surface qui est le plus exposé au dessèchement du sol. Il s'agit donc de tenir compte des deux partenaires impliqués dans la symbiose fixatrice d'azote et de les inclure simultanément dans les programmes de sélection afin d'identifier les meilleurs couples arachide-rhizobia capables de produire suffisamment dans un système de culture durable sous contrainte hydrique.

L'affaiblissement de la fixation de l'azote par les contraintes environnementales, en particulier le stress hydrique se traduit par une baisse et une instabilité des rendements qui représentent la limitation majeure du développement de cette espèce. En effet, la contrainte hydrique et les perturbations osmotiques et enzymatiques qui en découlent, peuvent affecter largement cette symbiose, en diminuant la croissance et la survie des rhizobia dans le sol, en réduisant la colonisation de la rhizosphère ou en inhibant totalement ou partiellement le processus d'infection et de développement des nodosités ou encore en affaiblissant l'activité fixatrice de ces dernières.

Le stress hydrique affecte tous les métabolismes de la plante notamment la nutrition azotée qui réagit fortement à cette contrainte. La réponse de la plante se traduit par une

baisse des activités enzymatiques qui se répercute sur la production de la biomasse et les rendements. En effet, le stress hydrique peut affecter l'activité de la nitrogénase responsable de la fixation de l'azote et l'activité nitrate réductase qui contrôle la première étape de l'assimilation de l'azote combiné du sol.

Les effets du stress hydrique sur le comportement et les mécanismes de réponse développés par l'arachide, sont étudiés à travers la diversité de cinq populations d'arachides d'origine locale et étrangère inoculées par trois isolats rhizobiens sous une contrainte hydrique provoquée par l'arrêt de l'arrosage au début du stade floraison, en vue d'identifier des critères pour la sélection des couples symbiotiques les mieux adaptés à la sécheresse.

Le but de ce travail est de rechercher les couples symbiotiques arachide-rhizobia les plus performants, ayant la capacité de tolérer les déficits hydriques qui peuvent se produire à un stade critique de développement de cette espèce. Il a porté essentiellement sur :

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

Synthèse bibliographique

I. Description de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.)

I.1. Origine et caractéristiques de l'espèce

L'arachide (*Arachis hypogaea* L.) est originaire de l'Amérique du Sud. Les portugais introduisirent la plante au début du XVI^{ème} siècle sur la côte occidentale de l'Afrique. De leur côté, les espagnols, à peu près à la même époque, l'auraient introduite aux Philippines à partir de la côte Ouest du Mexique. De là, la culture de l'arachide se serait étendue vers la Chine, le Japon, le Sud-Est asiatique, l'Inde et la côte Est de l'Australie. Ainsi, l'Afrique se trouverait être un lieu de rencontre de deux voies différentes de diffusion de l'espèce (**Gillier et Silvestre, 1969**).

L'arachide cultivée est une légumineuse annuelle, herbacée appartenant à la famille des Fabacées 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.

La plante de l'arachide est caractérisée par une tige principale et des ramifications primaires qui peuvent avoir de 0,20 à 0,70 m de long, selon les variétés et les conditions du milieu. Les ramifications sont toujours herbacées de couleur vert clair, vert sombre ou plus ou moins pourpre. Elles sont de section anguleuse dans le jeune âge et deviennent cylindriques en vieillissant ; la moelle centrale disparaît avec le temps et les tiges âgées deviennent creuses. (**Clavel et Gautreau, 1997**).

Le système racinaire est formé d'un pivot central qui peut s'enfoncer à plus de 1,30 m dans le sol et des racines latérales qui prennent naissance à diverses hauteurs sur ce pivot et se ramifient abondamment pour constituer un chevelu dense. Les racines de l'arachide portent comme beaucoup de légumineuses des nodules dus à l'association symbiotique de la plante et de bactéries fixatrices d'azote. Ces nodules apparaissent environ quinze jours après la levée. Sur la plante développée, ils se rencontrent sur le pivot, ainsi que sur les racines primaires et secondaires, essentiellement dans les quinze premiers centimètres du sol. Leur dimension peut aller de la taille d'une tête d'épingle à environ 4 mm, leur nombre varie entre 800 et 4000 (**Gillier et Silvestre, 1969**).

Les inflorescences de l'arachide se présentent comme des épis de trois à cinq fleurs. Elles prennent naissance sur les rameaux végétatifs à l'aisselle d'une feuille complète ou rudimentaire et comportent à chacun de leur nœud une feuille rudimentaire (cataphylle) à l'aisselle de laquelle se développe une branche florale très courte portant elle aussi une feuille rudimentaire souvent bifide ; à l'aisselle de cette dernière se trouve le bourgeon floral.

Après la fécondation qui a lieu avant l'ouverture de la corolle, la base de l'ovaire s'allonge pour donner naissance à un organe improprement 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. Le gynophore a une longueur qui ne dépasse généralement pas 15 cm ; il possède une structure de tige, mais développe dans sa partie enterrée des formations

analogues à des poils absorbants qui lui confèrent une fonction de racine. Alors que le gynophore se développe verticalement sous l'effet d'un géotropisme positif, la gousse prend une position horizontale entre 2 et 7 cm sous la surface du sol (Gillier et Silvestre, 1969).

La graine est dormante dans le groupe Virginia, non-dormante chez les Valencia et Spanich. Elle lève au bout de 3 à 5 jours ; la plante aura un développement végétatif limité jusqu'au début de la floraison (25 à 30 jours après le semis), suivi d'un développement végétatif intense avec émission de fleurs puis formation des gousses. La floraison dans les conditions de croissance normale passe par un maximum entre 40 et 60 jours après semis pour ensuite décroître sans cesser totalement jusqu'à la récolte. Une plante émet de 400 à 1000 fleurs dont 10 à 20 % donneront des gousses qui ne parviendront pas toutes à maturité : seules les premières gousses formées, correspondant à la floraison « utile », pourront s'enterrer et mûrir. Dans les conditions optimales de culture pluviale, l'arachide achève son cycle en 90 jours (variétés hâtives), en 120 jours (semi-tardives) ou en 140 jours (tardives). L'irrigation, en prolongeant la croissance et améliore la productivité. Les gousses à la récolte contiennent environ 35 % d'eau ; un séchage naturel ou artificiel sera donc nécessaire pour abaisser la teneur en eau jusqu'à 8 % avant de pouvoir stocker la récolte (Schilling, 2003).

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

La culture d'arachide est très ancienne. En Algérie, elle s'est développée au cours des années 80, sans pratiquement aucun appui de la part de l'Etat. Cependant, il s'agit de culture des variétés d'arachide de bouche dont le débouché naturel n'est pas la transformation par l'industrie.

Selon les statistiques du MADR (Tab. 1), on constate que la production d'arachide est en fluctuations continue d'une année à une autre, surtout pour les années 2005 et 2006, où l'on constate une diminution nette de la production, due à un rétrécissement presque de moitié des superficies réservées à cette culture par rapport aux autres années.

La culture de cette espèce est menée durant la période estivale dans toutes les régions d'Algérie. Cependant, les surfaces dédiées à cette culture sont principalement localisées au Nord-Est (El-Tarf, Skikda), au Sud-Est dans les Oasis (Ghardaïa) et au Sud (Adrar, El-Oued) où la nature des sols et le régime thermique répondent le mieux aux exigences de l'arachide (Fig. 1).

Année	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Superficie (ha)	2260	2880	2290	3380	4260	4020	4250	3750	3380	4081	2837	2718
Rdt. (qx/ha)	11,7	10,7	10,0	12,2	11,1	9,7	11,0	12,3	11,4	10,5	11,6	11,0
Pro. (qx)	30.930	30.780	23.830	41.350	47.490	38.940	46.210	46.160	38.420	42.690	33.040	29.950

Tableau 1 : Evolution des superficies, rendements et productions d'arachides en Algérie

Source : Statistiques agricoles, série B

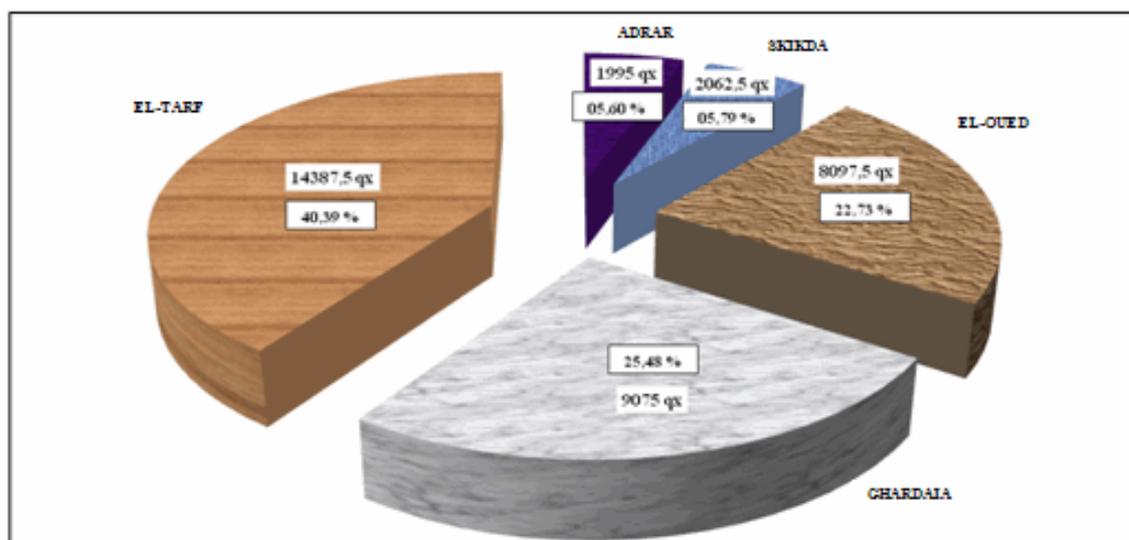


Figure 1 : Les principales zones productrices d'arachide en Algérie (2003-2006).

II. Fixation symbiotique de l'azote

II.1. Etablissement de la symbiose

La symbiose légumineuse-rhizobia est le résultat d'une interaction hautement complexe de reconnaissance entre les deux organismes. La bactérie induit chez la plante la formation d'un organe spécialisé le nodule encore appelé nodosité, à l'intérieur duquel la bactérie se différencie en bactéroïde capable de fixer l'azote atmosphérique. L'établissement et le fonctionnement de la symbiose sont sous le contrôle génétique de chacun des deux partenaires (**Rosenberg, 1997**).

La séquence des événements qui débutent par l'infection bactérienne et qui se terminent par la formation d'un nodule différencié fixant l'azote, a été très étudiée chez les légumineuses, d'abord sous l'angle morphologique, puis plus récemment sous un angle biochimique et de génétique moléculaire. Globalement, le processus met en jeu des interactions multiples entre la bactérie et les racines hôtes. En effet, les rhizobia et les racines du futur hôte nouent un dialogue sous la forme de message chimique entre les deux partenaires (**Hopkins, 2003**).

L'établissement d'une symbiose effective exige : (i) la multiplication des rhizobia, la colonisation de la rhizosphère et la fixation aux cellules épidermiques et aux poils absorbants, (ii) la courbure caractéristique des poils absorbants, l'invasion par les bactéries et la formation d'un cordon d'infection, (iii) l'initiation du nodule et son développement dans le cortex de la racine et (iv) le déversement des bactéries du cordon d'infection et différenciation de cellules spécialisées dans la fixation de l'azote (**Hopkins, 2003**).

Les rhizobia induisent deux types de nodules en fonction des légumineuses, des nodules déterminés et indéterminés (**Franssen et al., 1992**). Les nodules indéterminés sont généralement formés sur les légumineuses tempérées (pois, trèfle, luzerne), tandis que les nodules déterminés sont normalement induits par *Bradyrhizobium* sur les légumineuses

tropicales comme le soja et le haricot commun. Les rhizobias infectent les plantes hôtes et induisent la formation des nodules sur les racines, en utilisant trois processus fondamentalement différents : (i) par l'intermédiaire des poils absorbants (**Kijne, 1992**) ; (ii) par l'entrée à travers des blessures, des fissures, ou des lésions (**Boogerd et vanRossum, 1997**) ou (iii) par l'intermédiaire des cavités situées autour du primordium racinaire ou des racines adventives (**Boivin et al., 1997**).

II.2. Processus d'infection et de nodulation

Le processus d'infection et de nodulation implique une interaction intime entre les deux partenaires symbiotiques (**Sadowsky, 2005**). L'initiation et la continuation de la nodulation dépend d'un échange continu des signaux chimiques entre la légumineuse et les bactéries (**Dénarié et Cullimore, 1993** ; **Dénarié et al., 1996** ; **Parniske et Downie, 2003**).

En présence des racines de l'hôte, la multiplication des bactéries et la colonisation de la rhizosphère sont accrues. L'attraction des bactéries par les racines des plantes hôtes semble d'abord impliquer un chimiotactisme positif, autrement dit un mouvement vers un stimulant chimique (**Charrier et al., 1995** ; **Shirley, 1996** ; **Bladergroen et Spaink, 1998**). Le chimiotactisme est une caractéristique adaptative importante généralement observée chez les microorganismes. Il permet à l'organisme, de détecter les nutriments ou les composés chimiques qui lui sont bénéfiques ou qui sont nécessaires à sa croissance et sa reproduction. On sait que les racines exsudent une foule d'acides aminés, de glucides et d'acides organiques qui peuvent servir de nutriments aux rhizobias ainsi qu'aux autres microorganismes du sol (**Hopkins, 2003**).

L'interaction symbiotique commence quand la bactérie colonise la surface des racines et induit leur déformation (**Caetano-Anollés, 1997**). Elle montre une grande spécificité de l'hôte, et seules certaines combinaisons légumineuse-rhizobias sont compatibles pour établir une symbiose fixatrice d'azote (**Schultze et Kondorosi, 1998**).

L'établissement d'un rapport complexe entre les deux symbiotes exige un dialogue moléculaire par la perception des molécules signales produites par chaque partenaire (**Dénarié et Cullimore, 1993** ; **Iglesias et al., 2005** ; **Lee et Hirsch, 2006**). La plante hôte sécrète des substances chimiotactiques telles que les hydrates de carbone, les acides aminés, les acides carboxyliques et les flavonoïdes, qui attirent les rhizobias vers les poils absorbants (**Hirsch et al., 2001**). En réponse de la signalisation issue de la plante hôte, les bactéries synthétisent et sécrètent des molécules signales appelées les facteurs Nod (**Dénarié et al., 1996** ; **Spaink, 1996** ; **Downie, 1998** ; **Lee et Hirsch, 2006**).

Les flavonoïdes libérées par la plante hôte et les lipochito-oligosaccharides (LCO) ou les facteurs de nodulation (facteurs Nod) sécrétés par les rhizobias sont les deux principaux signaux moléculaires impliqués dans l'établissement de la symbiose. En outre, d'autres composants bactériens tels que les exopolysaccharides (EPS), lipopolysaccharides (LPS), B-glucanes et protéines externes de nodulation (Nops) jouent un rôle intégral dans la formation de nodule. Les poils absorbants se déforment sous l'influence des facteurs Nod sécrétés par les rhizobias (**Gage, 2004**).

Les légumineuses s'avèrent être très sensibles aux facteurs Nod ; elles peuvent les identifier à des concentrations très basses, dans certains cas à un niveau de pico molaire (**Ramos et Bisseling, 2004** ; **Lee et Hirsch, 2006**). Les facteurs Nod sécrétés par les rhizobias dans la solution du sol, induisent de nombreux changements importants de

la croissance et du métabolisme des racines de l'hôte qui précèdent l'invasion des poils absorbants par les rhizobia puis le développement du nodule (**Hopkins, 2003**).

Avant d'envahir leur hôte, les rhizobia émettent également des signaux mitogènes qui stimulent la division de cellules du cortex ; ces cellules en division forment le méristème primaire du nodule, délimitant ainsi la région dans la quelle le nodule se développera éventuellement. La spécificité hôte- rhizobia est probablement déterminée lorsque les rhizobia s'attachent aux poils absorbants ; elle doit nécessiter une sorte de reconnaissance entre le symbionte et l'hôte. La reconnaissance semble mettre en jeu deux classes de molécules : les lectines et les polysaccharides complexes. La spécificité d'hôte résulterait donc de l'attachement du rhizobia au poil absorbant de l'hôte, et par la suite de l'interaction spécifique entre lectines et polysaccharides de surface (**Hopkins, 2003**).

Il a été montré que les bactéries libèrent des enzymes telles que les pectinases, hémicellulases et cellulases qui, toutes, dégradent le matériel pariétal. Ces enzymes pourraient interférer localement avec l'assemblage à la pointe du poil absorbant, des éléments destinés à la paroi en croissance permettant ainsi aux bactéries de percer la paroi et d'atteindre la membrane plasmique sous-jacente. Lorsque les rhizobia ont atteint la face externe du plasmalemme, la croissance du poil absorbant cesse et la membrane plasmique commence à s'invaginer. Il s'ensuit la formation dans la cellule, d'une invagination en forme de tube, nommée cordon d'infection qui renferme les bactéries (**Panagiota et al ., 1995**).

Les étapes qui suivent, sont la croissance du cordon d'infection contenant les cellules de rhizobia vers le péricycle de la racine, se développant en primordium nodulaire. La ramification du cordon d'infection permet d'infecter un plus grand nombre de cellules du primordium et la libération des bactéries dans le cytoplasme des cellules végétales. La différenciation des bactéries en bactéroïdes, couplée avec la synthèse de la leghémoglobine et du complexe enzymatique nécessaire à la fixation se produit après. Les nodosités efficaces sont caractérisées par la présence de la leghémoglobine à l'intérieur (**Broughton et al ., 1984**).

II.3. La génétique de la fixation symbiotique de l'azote

L'analyse génétique a permis d'identifier chez les rhizobia plusieurs gènes qui sont impliqués dans la reconnaissance spécifique de la plante, son infection et son nodulation. Trois groupes de gènes ont été identifiés, gènes *nod*, *nif* et *fix*.

Les gènes *nod* sont classés en deux catégories : les gènes communs et les gènes de spécificité de l'hôte. Ces derniers jouent un rôle essentiel dans la détermination de la gamme d'hôte.

Trois gènes *nod* (*nodA,B,C*), sont des gènes de nodulation communs à tous les rhizobia. Ils codent pour le squelette chitino-oligosaccharidique des facteurs Nod (**Vance, 2005 ; Hari et al ., 2006**). Leur mutation empêche les rhizobia d'induire l'infection et la nodulation (**Begun et al ., 2005**). Le gène *nodD* semble jouer un rôle central dans la reconnaissance des flavonoïdes (**Iglesias et al ., 2005**), son expression est influencé de façon différentielle par les exsudats racinaires et son produit stimule la transcription d'une série de gènes de nodulation (**Schlaman et al ., 1998**). Les gènes *nod* spécifiques *hsn* (*host specific nod genes*) sont responsables de la spécificité d'hôte et de la reconnaissance entre la bactérie et la plante. Une mutation au niveau de ces gènes a pour effet de provoquer un changement de spécificité de la souche à l'égard de la plante cible (**Patriarca et al ., 2002**). Dans le *Rhizobium meliloti*, les gènes de spécificité sont régulés par *nod E,F,G,H,P,Q*

alors que dans le *Rhizobium leguminosarum* les gènes de spécificité sont régulés par *nod* E,F,L,M,N,O,T (Dénarie *et al.*, 1996 ; Schultz et Kondorosi, 1998).

La synthèse de la nitrogénase est sous la dépendance d'une série de gènes connus sous le terme de gènes *nif*. La nitrogénase est composée de deux protéines de taille différente, protéine MoFe (composant I) et protéine à fer (composant II) (Burgess et Lowe, 1996 ; Howard et Rees, 1996). La protéine Fe est codée par *nifH*. deux gènes *nif*, *nifD* et *nifK* codent respectivement pour les deux sous-unités α , β de la protéine MoFe (Ramos et Bisseling, 2004 ; Vance, 2005 ; Sadowsky, 2005). *nifB*, *nifE* et *nifN* codent pour la biosynthèse du cofacteur de la protéine FeMo (Fischer, 1994). *nifF* et *nifJ* codent pour les protéines de transport des électrons. Les gènes de régulation sont codés par *nifA* (régulateur positif) et *nifL* (régulateur négatif) (David *et al.*, 1988 ; Noonan *et al.*, 1992).

Les gènes *fixA,B,C,X* codent pour la chaîne de transport des électrons à la nitrogénase. La fonction des gènes *fixG,H,I,S* est inconnue, alors que les gènes *fixN,O,Q,P* codent pour le cytochrome oxydase qui est exigé pour la respiration des rhizobia dans le cas de faibles teneurs en oxygène (Delgado *et al.*, 1998).

Chez les souches de *Rhizobium*, les gènes *nod*, *nif* et *fix* sont localisés sur un plasmide (plasmide *pSym*), par contre chez les espèces de *Bradyrhizobium* ces gènes sont localisés sur le chromosome (Schultz et Kondorosi, 1998).

Le développement d'un nodule fonctionnel nécessite la production par les cellules hôtes, d'un certain nombre de protéines spécifiques du nodule. Ces protéines appelées nodulines, sont codées par des gènes *NOD* localisés dans le génome des cellules hôtes. Environ 40 nodulines ont été identifiées dans plusieurs espèces de légumineuses. Les nodulines précoces sont exprimées pendant le processus d'infection et le développement du nodule. Elles sont impliquées dans la production de la membrane plasmique qui délimite le cordon d'infection ainsi que dans la formation du méristème nodulaire (Franssen *et al.*, 1992). L'expression des nodulines tardives coïncide plus ou moins avec le début de la fixation d'azote ; elles semblent être impliquées dans le fonctionnement et la maintenance du nodule. La leghémoglobine est la noduline tardive la plus abondante. D'autres nodulines tardives comprennent des enzymes comme l'uricase, glutamate synthétase, asparagine synthétase et NADH-glutamate synthase qui interviennent dans le métabolisme de l'azote fixé (Hopkins, 2003).

II.4. L'inoculation

L'inoculation est une opération de bactérisation des semences ou du sol en vue de l'amélioration de la fixation biologique de l'azote chez une légumineuse à faible activité symbiotique ou nouvellement introduite. Le recours à cette technique est expliqué par l'absence des rhizobia spécifiques à cette légumineuse dans le sol ou la nécessité de substituer les souches indigènes par une nouvelle souche plus efficiente.

II.4.1. Choix des souches de rhizobia pour l'utilisation dans l'inoculation

La recherche de nouvelles souches de rhizobia pour l'inoculation est continue et conduite dans le but de : (i) fournir les rhizobia aux nouveaux cultivars et espèces de légumineuses ; (ii) développer la culture des légumineuses dans des conditions environnementales hostiles ; (iii) optimiser la productivité des espèces cultivées (Herridge, 2008).

Brockwell *et al.* (1995), ont énuméré les caractères suivants comme désirables pour les souches des rhizobia utilisées dans l'inoculation : (i) formation des nodules effectives

capables de fixer l'azote avec la légumineuse inoculée ; (ii) concurrencer les rhizobia existants déjà dans le sol pour la formation des nodules ; (iii) formation des nodules fixatrices d'azote même en présence de nitrate du sol ; (iv) persistance dans le sol, surtout pour les légumineuses pérennes ; (v) colonisation du sol même en absence de la plante hôte ; (vi) tolérance aux stress environnementaux ; (vii) maintenir une stabilité génétique.

II.4.2. Techniques de l'inoculation

L'inoculation des légumineuses par les rhizobia peut se faire par l'inoculation de la graine ou du sol. Cependant, la méthode d'application de l'inoculum change selon différentes pratiques et espèces de légumineuses.

- La méthode de mélange tourbe-inoculum (Desting)

Avant le semis, la graine est habituellement mélangée avec un substrat à base de tourbe (**Deaker et al ., 2004**). Cependant, la technique d'inoculation de mélange tourbe avec les graines n'est pas recommandée, parce que la majeure partie de l'inoculum ne collera pas au grains bien que le mélange soit la plupart du temps fait manuellement dans des boîtes ou dans des bétonnières. L'inoculation d'une grande quantité de semences peut être également automatisée en utilisant des semoirs équipés d'un réservoir d'inoculum, d'une pompe et d'une chambre de mélange semence-inoculum (**Deaker et al ., 2004**). La plupart des semences de légumineuses fourragères sont inoculées à l'aide d'un tambour rotatif, vue la rentabilité et la simplicité de cette technique (**Scott et al ., 1997**).

- La méthode de la boue (Slurry)

La technique d'inoculation recommandée pour l'inoculation des graines est la méthode de boue. D'abord, l'inoculum est mélangé avec une solution contenant l'adhésif, cette boue est mélangée aux graines jusqu'à ce qu'une couverture uniforme soit réalisée. Les graines sont séchées dans des conditions fraîches avant le semis (**Hungria et al ., 2005**). Les adhésifs généralement utilisés incluent le sucre (10 %), un fongicide, un bactéricide, la gomme arabique (40 %), la cellulose méthyle-éthylrique et la cellulose méthyle-hydroxyle-propylique (environ 2 à 4 %) (**Horikawa et Ohtsuka, 1996a**). Le volume de boue dans le cas du soja ne devrait pas excéder 300 ml par 50 kilogrammes de graines.

- Enrobage des graines

L'enrobage des graines est employé quand les conditions de semis sont moins favorables (hautes températures ou pH du sol acide). Dans ce procédé, la graine est inoculée en utilisant un adhésif fort, tel que la gomme arabique 40 %, qui est alors mélangé avec du carbonate de calcium, du phosphate naturel ou de l'argile finement broyé (**Smith, 1992 ; Thompson et Stout, 1992 ; Horikawa et Ohtsuka ; 1996b**). En Australie, des micronutriments spécifiques ont été également ajoutés aux graines enrobées dans le cas des sols acides (**Hungria et al ., 2005**).

Les graines inoculées peuvent être stockées aussi longtemps (1-2 ans) avant leur utilisation, mais cette durée de conservation change selon les espèces de légumineuses (**Smith, 1992 ; Gemell et al ., 2005**). **Gemell et al . (2005)** recommandent une durée de conservation des graines inoculées de 6 mois pour la luzerne pérenne et les médics, 6 semaines pour le trèfle souterrain et 2 semaines pour le trèfle blanc, rouge et les autres espèces de légumineuses.

Le nombre de rhizobia par graine varie en fonction de la taille de la graine, 10^3 rhizobia par graine pour les légumineuses de petites graines comme le trèfle, les médics, la luzerne

pérenne et 10^5 rhizobia /graine pour les légumineuses à grosses graines comme le soja et le haricot (**Smith, 1992 ; Lupwayi et al ., 2000**).

· L'inoculation du sol

Pour les légumineuses à grosses graines tels que le soja, le haricot, et en particulier l'arachide, l'inconvénient de l'inoculation de la graine est l'incompatibilité entre les rhizobia contenus dans l'inoculum et les fongicides et insecticides appliqués à la graine. Pour surmonter cette contrainte, l'inoculum peut être appliqué directement dans le sol comme granules, tourbe, ou liquide. Les inoculums ne sont pas mélangés aux engrais, qui peuvent être nuisibles aux rhizobia, mais séparément réunis dans le sol. L'inconvénient majeur de ce procédé est le coût plus élevé parce que la quantité d'inoculum utilisée est plus élevée que celle utilisée pour l'inoculation des graines (**Hungria et al ., 2005**). La profondeur à laquelle l'inoculum est placé est également importante ; la nodulation du soja est supérieure quand l'inoculum est appliqué en sillon à une profondeur de 2,5 cm au-dessous de la graine comparée à une profondeur d'application de 5 cm (**Smith, 1992**).

L'inoculation directe des graines à la période de semis avec les inoculums liquides ou granulaires évite d'endommager la graine fragile et surmonte l'effet nuisible des pesticides et fongicides appliqués à la graine enrobée par les rhizobia (**Deaker et al ., 2004**). L'inoculation liquide du soja au moment du semis est également mieux réussie que l'inoculation de la graine avec la boue ; cependant, cette dernière produit une nodulation plus précoce (**Brockwell et al ., 1988**).

II.4.3. Facteurs affectant le succès de l'inoculation

De nombreuses études dans lesquelles, l'utilisation d'inoculum de qualité qui a été appliqué aux sols contenant un niveau bas de l'azote et peu de rhizobia indigènes, a eu comme conséquence des résultats intéressants en termes de nodulation, fixation de l'azote et rendement en grains.

Quand les sols sont pauvres ou exempts des rhizobia, l'inoculation est nécessaire pour assurer la nodulation et l'approvisionnement de l'azote (**Smith, 1992 ; Hall et Clark, 1995**). Plusieurs études montrent des réponses positives à l'inoculation du soja et du haricot commun au Brésil dans les sols contenant des nombres élevés de rhizobia indigènes (**Nishi et al ., 1996 ; Hungria et al ., 1998 ; Hungria et Vargas, 2000 ; Hungria et al ., 2000a**).

Le traitement des graines avec des fongicides affecte le succès d'inoculation du haricot et du soja. Les insecticides et les herbicides appliqués au moment du semis peuvent également empêcher la nodulation, et la fixation d'azote (**Evans et al ., 1991**).

Dans les conditions défavorables, la tourbe est le support le plus approprié. Dans ces conditions, la combinaison de l'inoculation de la graine et du sol peut également être recommandée (**Brockwell et al ., 1985**). Le facteur important qui affecte le succès de l'inoculation est l'application de la fertilisation azotée. Plusieurs études montrent des avantages de l'application de l'azote comme engrais starter (**van Kessel et Hartley, 2000**) mais, au Brésil, les doses de l'ordre de 20-40 kg d'azote/ ha ont diminué sensiblement la nodulation et la fixation de l'azote (**Hungria et al ., 2005**).

III. Effet du stress hydrique et les stratégies d'adaptation à la sécheresse

III.1. Effet du stress hydrique

III.1.1. Effet du stress hydrique sur la fixation symbiotique de l'azote

L'inhibition de la fixation de l'azote par le déficit hydrique, constitue un obstacle majeur à l'exploitation optimale de cette voie de nutrition azotée chez les légumineuses. Chez celles-ci, les besoins en eau des nodules, assurent le maintien de la turgescence de leur tissu et l'exportation à travers le xylème des produits de la fixation de l'azote (**Van Gestel et al ., 1993**).

En conditions défavorables (déficit hydrique), la croissance et la survie des populations de rhizobia sont affectées (**Van Gestel et al ., 1993 ; Hungria et Vargas, 2000**), la formation, la longévité et le fonctionnement de nodules, la synthèse de leghémoglobine sont diminués (**Hungria et Vargas, 2000**). En outre, le mouvement de ces micro-organismes est entravé (**Mahler et Wollum, 1981**), induisant la limitation des premières étapes de la symbiose (**Leung et Bottomley, 1994**). La diminution de la mobilité des rhizobia dans le sol limite les processus d'infection (**Serraj et al ., 1999**).

L'effet du stress hydrique sur la symbiose dépend généralement de la phase de la croissance et de développement de la plante, mais aussi de la sévérité de la contrainte hydrique (**Zahran, 1999**). Un stress hydrique modéré réduit seulement le nombre de nodules formés sur des racines de soja, alors qu'un stress sévère réduit le nombre et la taille des nodules (**Williams et al ., 1984**). La nodulation et la fixation d'azote est plus sensible au stress hydrique pendant la phase végétative que la phase reproductrice (**Pena-Cabriales et al ., 1993**).

Zahran et al . (1994), ont montré que les rhizobia exposés à un stress osmotique ont eu comme conséquence une altération de leur membrane lipopolysaccharide, qui est impliquée dans le processus de reconnaissance entre le rhizobia et la plante hôte. Le processus d'infection des racines de légumineuses par les rhizobia et de la formation du cordon d'infection est sérieusement inhibé par le stress hydrique (**Graham, 1992**). Les deux partenaires et toutes les étapes de l'établissement de la symbiose *Rhizobia*-légumineuse sont sensibles au stress hydrique (**Serraj et al ., 1999**). Les souches de rhizobia à croissance rapide sont plus sensibles au stress hydrique par rapport aux souches à croissance lente (**Sprent, 1971**).

La fixation symbiotique de l'azote est fortement affectée par le déficit hydrique, à cause de la réduction de la leghémoglobine dans les nodules, de la diminution de l'activité spécifique des nodules et de la réduction de nombre et poids sec des nodules (**Reddy et al ., 2003**). Le stress hydrique retarde aussi la formation des nodules chez les légumineuses (**Reddi et Reddy, 1995**). La réduction de nombre de nodules a été également observée chez la fève et le haricot exposés au stress hydrique (**Sangakkara et al ., 1996**). Les nodules déterminés sont plus sensibles au stress hydrique par rapport aux nodules indéterminés (**Serraj et al ., 1999**). **Smith et al . (1988)** ont montré une diminution de la masse du nodule de l'haricot et du soja soumis au stress hydrique.

Plusieurs études montrent que la diminution de la fixation symbiotique de l'azote sous stress hydrique ne s'explique pas par la limitation de l'approvisionnement des nodosités

en substrats carbonés (**Hungria et Vargas, 2000**). Dans les nodules de soja, l'activité de la nitrogénase est presque annulée avec le début du stress hydrique, tandis que la teneur en hydrates de carbone n'a pas été affectée (**Durand et al ., 1987 ; Fellows et al ., 1987**).

Cette grande sensibilité de la fixation symbiotique de l'azote au stress a été expliquée par le fait que celui-ci provoque la plasmolyse des cellules corticales des nodosités et leur tassement, augmentant ainsi leur résistance à la diffusion de l'oxygène vers les bactéroïdes fixateurs (**Guérin et al ., 1990**), ce qui est confirmé par le fait que l'accroissement de la pression partielle d'oxygène autour des nodosités augmente l'activité de la nitrogénase (**Drevon et al ., 1994**).

III.1.2. Effet du stress hydrique sur l'assimilation de l'azote

L'assimilation de l'azote est aussi affectée par le stress hydrique, en relation avec la photosynthèse et le flux de la sève dans la plante. Mais pour les légumineuses, cette deuxième voie de la nutrition azotée semble moins sensible au déficit hydrique que la fixation symbiotique de l'azote. **Dubey et Pessarakli (2001)** ont montré que l'absorption et l'assimilation de l'azote diminuent chez des plantes soumises à un stress hydrique. La diminution de l'assimilation de l'azote est expliquée par la réduction de l'activité de nitrate réductase (**Reddy et al ., 2003**).

Le stress hydrique diminue l'activité de la nitrate réductase à différents stades de développement chez la plupart des espèces cultivées, cependant cette activité reste élevée dans les plantes fortement fertilisées par rapport aux plantes faiblement fertilisées (**Dubey et Pessarakli, 2001**).

Les travaux de **Ashref et Iram (2005)**, effectués sur le haricot et le sesbania, montrent que le stress hydrique réduit significativement l'activité de la nitrate réductase ; cette réduction est plus élevée dans les feuilles et nodules du haricot.

Plusieurs propositions ont été émises pour expliquer la diminution de l'activité nitrate réductase sous l'effet du stress hydrique. La diminution de l'activité nitrate réductase est principalement due à la diminution du flux de NO_3^- , mais pas à la diminution du potentiel hydrique foliaire (**Shaner et Boyer, 1976**). L'application d'engrais azotés aux plantes soumises à un stress hydrique améliore nettement l'absorption de NO_3^- , alors que l'activité nitrate réductase reste faible (**Dubey et Pessarakli, 2001**).

La fixation de l'azote est beaucoup plus sensible au déficit hydrique que l'assimilation du nitrate. En effet, la fixation de l'azote baisse très rapidement pour un potentiel hydrique foliaire de $-0,74\text{MPa}$ puis s'annule pour un potentiel de $-1,58\text{MPa}$, alors que l'activité de nitrate réductase baisse plus tardivement pour un potentiel hydrique foliaire voisin de $-1,6\text{MPa}$ (**Obaton et al ., 1994**).

III.1.3. Effet du stress hydrique sur la morphologie et la physiologie de la plante

Au niveau de la plante entière, l'effet du stress hydrique se manifeste par la diminution de la croissance, de la photosynthèse et par l'altération du métabolisme carboné et azoté.

La croissance est l'un des processus physiologiques le plus sensible au stress hydrique, cela est dû à la baisse du potentiel de turgescence (**Shao et al ., 2008**). Le stress hydrique réduit considérablement le développement et la croissance des cellules (**Jalleel et al ., 2007**).

La croissance de la partie aérienne, et surtout celle des feuilles, est généralement plus sensible que celle des racines (**Mahajan et Tuteja, 2005**). Chez le maïs la croissance des feuilles est fortement réduite lorsque le potentiel hydrique atteint $-0,45$ MPa, et totalement inhibée, à $-1,00$ MPa. En même temps, la croissance des racines est normale, jusqu'à $-0,85$ MPa, et n'est pas totalement inhibée à des valeurs de $-1,4$ MPa (**Westgate et Boyer, 1985**).

Shao et al. (2008) sur *Abelmoschus esculentum* montrent que le stress hydrique diminue la longueur des racines et des tiges, la surface foliaire, nombre de feuilles par plant, la longévité des feuilles et la biomasse verte et sèche. En revanche, **Pandey et al. (1984)** indiquent que l'arachide soumise à un stress hydrique développe un système dense et pivotant par rapport aux autres légumineuses.

Peacock et al. (1990), ont remarqué que, durant la levée, la sécheresse provoque la mortalité des jeunes plants. Le taux de mortalité sera davantage plus élevé si le manque d'eau est associé à des températures excessivement élevées surtout lors de l'apparition des premières feuilles. Ainsi, son application durant la phase de germination et de post-levée provoque une diminution de la densité de plants/m² à cause du dépérissement d'un certain nombre de plants.

Plusieurs études montrent que, le stress hydrique a un effet défavorable sur les relations hydriques, photosynthèse, nutrition minérale, métabolisme, la croissance et le rendement de l'arachide (**Reddy et al., 2003**). La teneur relative en eau, la résistance stomatique, le potentiel hydrique foliaire, le taux de transpiration, la température du couvert végétal sont des paramètres importants qui influencent les relations hydriques chez l'arachide (**Reddy et al., 2003**). Chez les plantes d'arachides soumises à un stress hydrique, la TRE est de l'ordre de 30 % par rapport aux plantes non stressées qui ont une TRE de l'ordre de 85-90 % (**Babu et Rao, 1983**). **Black et al. (1985)**, ont montré, que le stress hydrique diminue le potentiel hydrique foliaire, le potentiel de turgescence et la conductance stomatique, cependant, cette dernière est plus affectée que le statut de l'eau foliaire. Le potentiel hydrique foliaire, le taux de transpiration et le taux de photosynthèse ont diminué progressivement avec l'augmentation de la durée de stress hydrique (**Subramaniam et Maheswari, 1990**).

Babu et Rao (1983), ont examiné l'effet de la durée du stress hydrique (35 jours) sur l'arachide entre 20^{ème} et le 55^{ème} jours après le semis ; sans restriction hydrique, le potentiel hydrique foliaire varie entre $-0,15$ et $-1,15$ MPa à 6,00 AM et 4,00 PM respectivement. La teneur relative en eau varie entre 100 % et 87 % pendant le premier jour du stress hydrique. A la fin de cette durée de la contrainte hydrique, le potentiel hydrique foliaire était de l'ordre de -5 MPa, et la teneur relative en eau enregistrée était 29,7 %. **Bhagsari et al. (1976)**, ont observé une forte réduction de la photosynthèse et de la conductance stomatique quand la teneur relative en eau de l'arachide diminuait de 80 à 75 %. Le développement des feuilles est plus sensible au stress hydrique que la fermeture de stomates. Le stress hydrique diminue la surface foliaire par le ralentissement de développement des feuilles et par la réduction de l'approvisionnement des carbohydrates. Un stress hydrique sévère diminue le niveau de chlorophylle a et b (**Yordanov et al., 2000**). La diminution de la teneur en chlorophylles est expliquée par l'inhibition de leur synthèse (**Reddy et al., 2003**). Le stress hydrique n'a pas un effet seulement sur la diminution de la teneur en chlorophylle, mais aussi sur la désorganisation des membranes de thylakoïdes (**Ladjal et al., 2000**).

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

la conductance stomatique et de la surface foliaire. Le stress hydrique induit la fermeture des stomates, avec pour conséquence une diminution de la conductance à la diffusion du CO₂, qui se répercute négativement sur le taux de la photosynthèse (**Reddy et al.**, 2003 ; **Athar et Ashraf**, 2005 ; **Mahajan et Tuteja**, 2005).

La diminution du taux de la photosynthèse foliaire est expliquée par : (i) la diminution de la teneur relative en eau et aussi du potentiel hydrique foliaire (**Lawlor et Cornic**, 2002) ; (ii) la fermeture des stomates (**Cornic**, 2000) ; (iii) l'affaiblissement métabolique (**Tezara et al.**, 1999 ; **Lawson et al.**, 2003) ; (iv) déséquilibre entre la lumière captée et son utilisation (**Foyer et Noctor**, 2000). La fermeture des stomates est généralement la cause déterminante principale de la réduction de la photosynthèse sous l'effet d'un stress hydrique (**Cornic**, 2000). Elle diminue la concentration interne en CO₂, qui empêche le métabolisme photosynthétique. La fermeture des stomates est progressive en fonction de la sévérité du stress hydrique. Il est bien connu que la teneur en eau des feuilles est influencée toujours par la conductance stomatique et une bonne corrélation entre le potentiel hydrique des feuilles et la conductance stomatique a été établie sous l'effet du stress hydrique (**Ramachandra Reddy et al.**, 2004).

La plante se comporte comme un système biologique dont les caractéristiques physiologiques changent avec l'état hydrique. L'effet dépressif du stress hydrique sur la plupart des processus physiologiques et métaboliques de la plante se répercute sur les composantes du rendement, le rendement lui-même, ainsi que sa qualité (**De Raissac**, 1992). Des études sur le tournesol montrent que, les composantes du rendement, tels que le nombre de graines, le nombre de fleurons, sont fortement diminués sous l'effet d'un stress hydrique (**Shao et al.**, 2008).

Comme le montrent les travaux de **Meisner et Karnok** (1992) effectués sur l'arachide, l'effet du stress hydrique réduit le taux de production des fleurs par contre le nombre de fleurs/plant n'est pas affecté, cela à cause de l'augmentation de la durée de floraison. L'élongation de gynophore est retardée sous l'effet de la contrainte hydrique pendant lequel le sol devient trop sec pour la pénétration des gynophores, ce qui retarde le développement des gousses et des graines. Le dessèchement du sol au cours de développement des gynophores diminue le taux de croissance des gousses et des graines de l'ordre de 30 %. Le développement des gousses est progressivement inhibé par l'effet du stress hydrique à cause de l'insuffisance de la turgescence cellulaire et le manque de carbohydrates (**Reddy et al.**, 2003).

III.2. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse

Face à la sécheresse, l'unique issue offerte à la plante cultivée est la préservation d'un état hydrique compatible avec le maintien de l'ensemble des fonctions physiologiques. Pour cela, les plantes ont recours à des comportements qui leur permettent de survivre à des situations de déficit hydrique par des méthodes d'adaptation (**De Raissac**, 1992). Ces méthodes leur permettent de préserver l'intégrité de leurs fonctions physiologiques et de leur assurer un état productif et de survie. En effet, le caractère adaptatif d'une plante doit non seulement lui permettre de survivre, mais aussi de se reproduire et de pérenniser dans son environnement.

En réponse au déficit hydrique, une panoplie de stratégies ont été développées par différents génotypes et dépendent en particulier de la nature des pressions de sélections subies au cours de l'évolution. **Jones** (1992) a défini et établi une classification des

stratégies d'adaptation des plantes à la sécheresse : la première consiste à « éviter » le stress hydrique et l'autre à le « tolérer ».

III.2.1. Evitement

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive (*Drought escape*). L'esquive 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. La variabilité génétique pour la longueur de cycle est généralement importante dans les plantes et plus particulièrement chez les espèces à floraison indéterminée comme l'arachide. Le développement phénologique rapide avec une floraison précoce, permet à la plante d'éviter les périodes sèches. Cette stratégie appliquée aux espèces cultivées a amené à décaler la date de semis et/ou à sélectionner des variétés plus précoces permettant d'éviter les déficits hydriques de fin de cycle (**Fukai et Cooper, 1995 ; Monneveux, 1997 ; Hopkins, 2003 ; Tardieu, 2004**). Le rendement de nombreuses variétés a été amélioré grâce au raccourcissement des longueurs de cycle (précocité) et ceci chez pratiquement toutes les espèces cultivées annuelles (**Turner, 2001**), sur les légumineuses (**Subbarao et al ., 1995**), comme sur les céréales (**Fukai et Cooper, 1995 ; Fukai et al ., 1999**). Ce mécanisme est particulièrement efficace dans les environnements avec déficits hydriques fréquents en fin de cycle.

La deuxième façon d'éviter la sécheresse est la capacité de la plante à maintenir un état hydrique élevé (**Blum, 2005**). La stratégie de l'évitement (*Drought avoidance*) est essentiellement 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. (**Monneveux et Belhassen, 1996 ; Liu et al ., 2005**). 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. 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 (**Tardieu, 2005**). 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.

La régulation de la conductance stomatique reste le mécanisme majeur intervenant à court terme pour limiter les pertes d'eau. Le potentiel hydrique foliaire sera maintenu d'autant plus longtemps que la fermeture des stomates est précoce (**Turner, 1997**). Les génotypes à faible conductance sont plus sensibles au déficit hydrique que les génotypes à forte conductance. Une faible conductance est généralement proposée comme un critère de sélection pour la résistance des plantes à la sécheresse (**Jones, 1979, 1980, 1987 ; Turner, 1979, 1982, 1986**, cités par **Ludlow et Muchow, 1990**).

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. Un système racinaire capable d'extraire l'eau du sol est un critère essentiel pour la résistance à la sécheresse. Cette caractéristique revêt une importance particulière sur les cultures qui subissent régulièrement des déficits hydriques de fin de cycle (**Khalfaoui et al ., 1990 ; Subbarao et al ., 1995**). Son impact sur le rendement est particulièrement élevé car elle intervient directement dans l'efficacité de l'utilisation de l'eau en conditions de stress. La majorité des résultats reportés montre une corrélation positive entre la profondeur d'enracinement et le rendement en grain notamment chez l'arachide (**Ketring, 1984 ; Wright et al ., 1991**). Cependant deux types de raisons limitent beaucoup l'utilisation des critères racinaires par les sélectionneurs (**Turner et al**

., **2001**) : L'impraticabilité du criblage au champ pour cette caractéristique sur une grande échelle et la difficulté de corrélérer des observations au champ à celles qui sont faites en pots. L'absence d'une compréhension précise du rôle exact des racines en conditions de ressources hydriques limitées est un autre facteur limitant à la mise en place d'un système de criblage économe et efficace.

III.2.2. Tolérance

La tolérance (*Drought tolerance*) est la stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une réduction 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. Une autre conséquence du maintien du métabolisme carboné sera une diminution de la fréquence des épisodes de photo-inhibition. L'ajustement osmotique est l'un des mécanismes de tolérance au stress hydrique (**Bray, 1997 ; Babu et Henry, 2006**). Dans ce processus, les plantes diminuent leur potentiel osmotique cellulaire par l'accumulation des solutés, cette diminution de potentiel osmotique permet la rentrée de l'eau à l'intérieur des cellules qui augmente le potentiel de turgescence (**Mahajan et Tuteja, 2005**).

Lors de l'ajustement osmotique la plante accumule au niveau de cytoplasme certains solutés tels que les ions inorganiques (K^+), composés contenant l'azote (proline, acides aminés), les polyamines et les composés d'ammonium quaternaires (glycine bêtaïne) (**Tamura et al., 2003**). Autres osmolytes sont produits en réponse au stress hydrique tels que sucrose, polyols, pinitol et les oligosaccharides. L'application de la proline et de glycine bêtaïne exogènes jouent un rôle majeur dans la tolérance des plantes au stress hydrique (**Ashraf et Foolad, 2007**). Les osmolytes jouent un rôle dans la stabilisation des membranes et le maintien de la conformation des protéines à des potentiels hydriques foliaires faibles (**Ramachandra Reddy et al., 2004**), comme ils jouent un rôle majeur dans la protection des cellules par la scavenging des molécules réactives d'oxygènes (**Pinhero et al., 2001**). La proline est également connue pour être impliquée dans la réduction des dommages au niveau des membranes de thylakoïdes par scavenging et/ou réduction de la production de l'oxygène singulier (**Ashraf et Foolad, 2007**). La glycine bêtaïne joue un rôle important dans la protection des enzymes et des membranes et aussi dans la stabilisation des complexes protéiques du photosystème II (**Papageorgiou et Morata, 1995**).

Dans les conditions de stress hydrique, la synthèse de l'acide abscissique (ABA) joue un rôle majeur dans la tolérance des plantes à cette contrainte (**Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1999**). L'acide abscissique (ABA), qualifié « d'hormone de stress », est impliqué dans la communication entre des racines soumises à un stress hydrique et les feuilles. La synthèse et l'accumulation des osmolytes changent selon les espèces et même aussi chez la même espèce selon les variétés (**Ramachandra Reddy et al., 2004**).

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

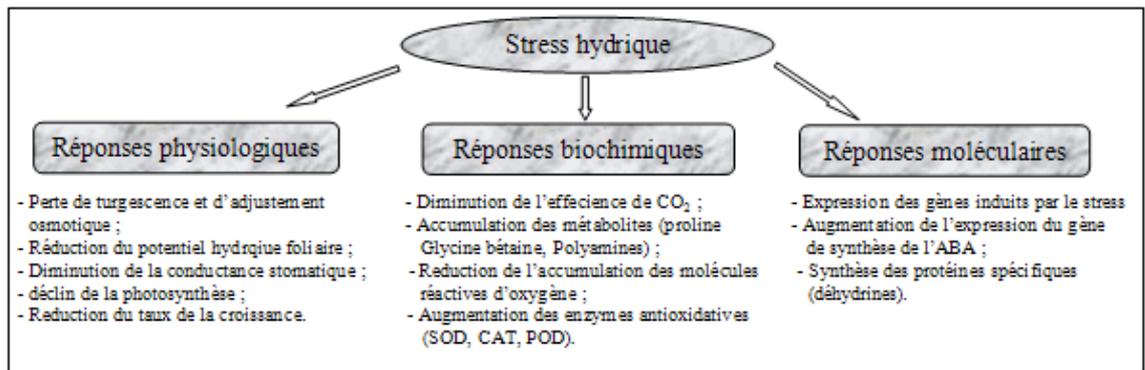


Figure 2 : Les mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires de tolérance à la sécheresse (**Ramachandra Reddy et al ., 2004**).

Matériel & Méthodes

1. Site expérimental

Notre expérimentation a été réalisée au niveau de la station expérimentale de l'Institut National 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 50 m, étage climatique Sub-humide à hiver doux.

2. Conditions expérimentales

2.1. Conditions climatiques

L'expérimentation a été réalisée sous abri afin d'éviter les apports d'eau non contrôlés par les pluies, et de mieux maîtriser les quantités d'eau données aux plantes par la méthode du bilan hydrique.

Pour mieux contrôler les conditions climatiques (température) dans la serre, nous avons installé un thermomètre. Les températures enregistrées durant la campagne 2007-2008 sont en général un peu plus élevées par rapport à celles enregistrées au niveau de la station météorologique de l'INA. La température à l'intérieur de la serre enregistrée variée entre 33 °C et 37 °C pendant tout le cycle de développement de la culture.

2.2. Conditions édaphiques

Les analyses du sol de notre expérimentation ont donné les résultats reportés dans le tableau 3.

Analyse	Eléments	Résultats	Méthode
<i>Granulométrique</i>	Argile	7,5 %	Méthode Internationale : Pipette de Robinson
	Limon	45 %	
	Sable	47,5 %	
<i>Chimique</i>	pH	8,3	pH mètre
	pH KCl	7,6	
	Calcaire total	3,18 %	Calcimètre de Bernard
	Carbone	1,41 %	
	MO	2,42 %	Anne
	Azote	2,10 %	Kjeldahl
	Phosphore	45 ppm	Joret-Hebert
	Conductivité électrique	0,44 mmohs/cm	Conductimètre

Tableau 2 : Caractéristiques physico-chimiques du sol

Détermination des besoins en eau de la culture

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Les besoins en eau de la culture sont déterminés par la méthode dite directe en utilisant les pots comme des cuves lysimétriques, cette méthode se base sur le concept du bilan hydrique qui se traduit par la formule suivante : **Bilan = Apport – Percolation**

Dont, Bilan : l'eau consommée (ml), Apport : irrigation (ml), Percolation : l'eau de drainage (ml).



Figure 3 : Système de contrôle du drainage

3. Matériel végétal

Le matériel végétal consacré à cette étude est composé de cinq populations d'arachides provenant de la collection de M^{me} Ghalmi, ces dernières ont été fournies par l'ITCMI. La dénomination de ces populations correspond au nom des localités d'où elles ont été prélevées.

Critères	Berrihane (BER)	Oum-Tbouh (OUM)	Tonga-Ouest (TON)	Timimoun (TIM)	Niger (NIG)
Cycle	90 – 120 jours	90 – 120 jours	90 – 120 jours	100 – 140 jours	120 – 150 jours
Type	Spanich	Spanich	Spanich	Spanich	Valencia
La taille de la gousse	Petite	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Grande
Port	Érigé	Érigé	Érigé	Érigé	Érigé
Ceinture	Absente	Légère	Moyenne	Prononcée	Absente
Nombre de cavité	1 à 2	1 à 2	1 à 2	1 à 3	1 à 3
Poids de cent grains	24 à 29	34 à 38	24 à 28	/	/
Coque	Très mince	Mince	Mince	Dure	Très Dure
Rendement	Très élevé	Moyenne	Élevé	Moyenne	Faible
Origine	El-Kala	El-Kala	El-Kala	Adrar	Niger

Tableau 3 : Caractéristiques des cinq populations d'arachide

Source : ITCMI, 2008

4. Isolats rhizobiens

Trois isolats rhizobiens ont été retenus au cours de cette étude, dont deux isolats à croissance lente et un à croissance rapide. Ces isolats ont été isolés à partir de nodules d'arachide. D'après le test d'authentification tous sont infectifs.

<i>Isolats</i>	<i>Caractéristique</i>
SA ₁	isolat à croissance lente
SA ₂	isola à croissance rapide
SA ₃	isolat à croissance lente

Tableau 4 : Liste des isolats rhizobiens

Pour la culture et la conservation à court terme des isolats rhizobiens, nous avons utilisé le milieu YEM.

· Test de piégeage

Nous avons procédé ce test pour vérifier l'absence ou la présence des rhizobies de l'arachide dans notre sol d'expérimentation. D'après les résultats obtenus, aucun nodule n'a été formé sur le système racinaire de l'arachide, cela nous a confirmé que notre sol ne contient pas des rhizobies spécifiques vis-à-vis de l'arachide.

· Préparation d'inoculum

L'inoculum est obtenu après l'ensemencement par une culture bactérienne récente d'un milieu de culture YMB reparti à raison de 5 ml dans des tubes à essai, ces derniers ont été incubés sous agitation rotative à 200 tours/mn à 28°C pendant 5 jours pour les souches à croissance lente et 48 h pour la souche à croissance rapide. Cette pré-culture a été ensemencée dans des erlens de 500 ml contenant 100 ml d'YMB. Ces erlens ont été incubés sous agitation rotative à 200 tours/mn à 28°C jusqu'à l'apparition d'une couleur trouble correspondant à une concentration cellulaire de 10^9 cellules/ml de culture pour les souches à croissance rapide et 10^{10} pour les souches à croissance lente. Cette corrélation est déterminée par mesure de la densité optique et numération des bactéries vivantes sur YMA



Figure 4 : Nodosités sur plant d'arachide inoculé par l'isolat rhizobien isolat à croissance rapide ; (B) isolat à croissance lente

5. Gestion de l'essai

- Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental adopté est une randomisation totale avec trois répétitions seulement ; la quantité de semences disponibles ne permettait pas d'envisager plus de répétitions. Chaque répétition comprend trois facteurs :

Facteur 1 : représente la durée du stress hydrique avec quatre niveaux : (i) témoin ; (ii) cinq jours de stress (stress faible) ; (iii) dix jours de stress (stress modéré) ; (iv) quinze jours de stress (stress sévère).

Facteur 2 : représente les cinq populations d'arachides.

Facteur 3 : représente les trois isolats rhizobiens.

Le stade de développement de la culture choisi pour l'application de la contrainte hydrique est le début floraison, car ce stade s'est avéré plus sensible à la sécheresse (**Reddy *et al.*, 2003**). Avant l'application du stress hydrique, tous les plants sont conduits sans restriction hydrique puis stressés par l'arrêt complet de l'arrosage jusqu'à la durée voulue.



Figure 5 : Comparaison entre un plant témoin et un plant stressé

- Mise en place

Le substrat utilisé est un mélange de 50 % du sol prélevé sur 20 cm de profondeur au niveau de la station expérimentale de l'INA et 50 % du sable de rivière.

Les pots utilisés sont en plastique d'une capacité de 20 kg (diamètre au sommet 31 cm, diamètre à la base 21 cm et d'une hauteur de 26 cm). La base des pots est perforée à raison de 5 trous de dimension de 7 mm de diamètre pour faciliter le drainage des eaux excessives.

- Inoculation

Les graines d'arachide de chaque population ont été inoculées avant le semis par immersion pendant trois heures dans un mélange contenant l'inoculum et la tourbe stérile. Elles sont semées par la suite à raison de deux graines par pot à une profondeur de 3 cm. Juste avant le semis (24 heures) tous les pots sont irrigués jusqu'au drainage (à la capacité en pot). Après la levée, nous avons effectué un éclaircissage dont le meilleur plant a été choisi.

- Irrigation

L'irrigation a été effectuée manuellement à l'aide d'arrosoirs. Pour assurer une bonne uniformité des irrigations, nous avons apporté les quantités d'eau en les répartissant sur toute la surface du pot. Les quantités d'eau apportées ainsi que percolées ont été mesurées à l'aide des éprouvettes de 100, 200 et 500 ml.

- **Traitements phytosanitaires**

La surveillance des plantes a permis de signaler la présence de Cicadelle verte (*Empoasca sp*), Oïdium et les Chenilles. Pour pallier ces attaques nous avons procédé à l'application de « **Pychlorox** » qui est un insecticide total à une dose 2 ml/l, **Oxydore** (Fongicide) et **Bye-bye** qui est un acaricide à une dose de 2 ml/l.

- Fertilisation

D'après les résultats d'analyse du sol, notre sol est riche en azote, phosphore et matière organique pour cela aucun apport d'engrais n'a été appliqué à la culture.



Figure 6 : Vue générale de l'essai

6. Les caractères étudiés

6.1. Caractères morphologiques

- Hauteur de la tige (HT)

La hauteur de la tige principale est la distance entre le collet jusqu'à la dernière feuille. Ce paramètre a été mesuré à l'aide d'une règle graduée.

- Surface foliaire (SF)

La surface foliaire est calculée comme suit : 1 cm² d'un papier glace est pris, puis pesé à l'aide d'une balance de précision. La forme de la feuille est dessinée sur le même type de papier, découpée puis pesée. La surface foliaire est déduite par la formule suivante : $SF = MF / MP$. Dont, MF : masse du papier découpé, MP : masse de 1 cm² du papier (Alem et al., 2002).

- Nombre de ramifications (NR)

C'est le nombre total des rameaux principaux que nous avons compté.

6.2. Caractères physiologiques

- Dosage de la proline (PRO)

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

A 1 ml d'extrait de proline sont ajoutés 1 ml d'acide acétique et 1 ml du réactif de ninhydrine (1,25 g de ninhydrine + 30 ml acide acétique + 7,5 ml d'acide orthophosphorique 85 % + 12,5 ml d'eau distillée). Les tubes sont homogénéisés et placés dans un bain-marie à 95° C pendant 30 min.

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

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

Après avoir récupéré de la phase supérieure, nous avons ajouté du 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 à une longueur d'onde de 520 nm.

Pour connaître la correspondance entre les densités optiques et les concentrations en proline, une courbe étalon est réalisée à partir de concentrations croissantes en proline, préparées à partir d'une solution mère de 100 µg/ml.

- Dosage des sucres solubles (SS)

Les sucres sont dosés selon la méthode de **Mc Cready et al . (1950)**. C'est une méthode colorimétrique basée sur la déshydratation intramoléculaire des oses en milieu acide (H₂SO₄ concentré) à chaud. Les dérivés furfuraliques obtenus (5-hydroxyméthyl-furfural pour les hexoses) se condensent avec l'antrone pour donner des produits colorés. Les différences de couleur obtenues (bleu-vert avec les hexoses, rouge avec les pentoses) donnent une certaine spécificité à la technique.

0.1 g de la matière végétale fraîche sont broyés dans 5 ml d'éthanol bouillant à 80 %. Après agitation au vortex, le broyat est centrifugé pendant 20 min à 4000 tr/min. L'extraction est réalisée deux fois. À chaque extraction le surnageant est prélevé et rajouté au précédent dans un tube et le tout est ajusté à 20 ml par de l'eau distillée.

1 ml d'extrait glucidique (à diluer éventuellement) est ajouté au 2 ml de réactif à l'antrone (0,2 g d'antrone dans 100 ml 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 7 min, une coloration vert-bleu est observée. Après refroidissement, les densités optiques sont lues au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 630 nm.

La courbe étalon est réalisée à l'aide de concentrations croissantes en glucose obtenues à partir d'une solution mère de 100 µg/ml.

- Dosage de pigments chlorophylliens (CHL)

Le dosage des chlorophylles est basé sur la méthode de **Arnon (1949)**. 0,1 g de matière végétale fraîche a été broyé à sec puis dans 10 ml 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 chlorophylles est déterminée selon les équations de **Arnon (1949)** :

- Chl a = 1,27 DO 663 – 2,7 DO 645 (µg/ml)
- Chl b = 22,9 DO 645 – 4,7 DO 663 (µg/ml)

6.3. Caractères biochimiques

· Mesure de l'activité réductrice d'acétylène (ARA)

Le dispositif utilisé pour cette mesure est une adaptation de la méthode « *in situ* » de **Balandreau et Dommergues (1971)**. La partie racinaire est isolée de la partie aérienne de la plante, en couvrant le pot par un sac en plastique bien fermé au niveau du collet. A l'aide d'une seringue, un volume de 10 ml d'acétylène est injecté dans le pot à travers le sac en plastique. Après 30 mn d'incubation, un volume de 5 ml du mélange gazeux est prélevé, stocké dans des tubes venoject. L'éthylène produit est dosé par chromatographie en phase gazeuse (CPG).

Cette méthode ne peut permettre d'apprécier la quantité d'azote réellement fixée car elle ne prend pas en compte la production simultanée d'H₂ (**Schbert et Evans, 1976**) ni l'inhibition de la nitrogénase par C₂H₂ (**Minchin et al ., 1983**) mais la corrélation entre l'ARA et la quantité d'azote fixée est en général significative (**Bergersen, 1970 ; Sinclair, 1973**).

$$\text{ARA } (\mu\text{mols/h/plant}) = \frac{\text{H éch} \times \text{V1} \times \text{V2} \times \text{V5} \times 60 \times 10^6}{\text{H ethy} \times 24500 \times \text{V2} \times \text{V3} \times \text{V6} \times \text{T}}$$

V1 : volume éthylène étalon, V2 : volume injection au chromatographe, V3 : volume flacon étalon, V4 : Volume venoject, V5 : volume du pot, V6 : volume prélèvement de l'échantillon, T : temps d'incubation.

· 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 feuille des deux feuilles supérieures de la plante, entièrement développées est placée dans des tubes venoject de 13 ml contenant 0,5 ml de KNO₃⁻ (0,2 N). L'anoxie est réalisée en introduisant deux aiguilles creuses de seringues dans les tubes hermétiquement fermés, permettant le balayage d'azote gazeux sous pression (1,5 Bar). Le balayage est interrompu après 1 minute par retrait simultané des deux aiguilles. L'obscurité est assurée par une feuille d'aluminium entourant le tube. Après 30 mn d'incubation, l'extraction du nitrite est réalisée par addition de 4 ml d'eau distillée bouillante et passage au bain-marie à 100°C pendant 10 minutes. Le nitrite produit est alors révélé en ajoutant 2 ml de sulfanilamide (10 g/l dans HCl 1,5 N) et 2ml de N-Naphtyl-Ethylène Diamine-Dichlorure (0,2 g/l). Après 10 mn de réaction la coloration est lue au spectrophotomètre à 540 nm.

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

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.

6.4. Caractères liés à l'état hydrique de la plante

- **Teneur relative en eau (TRE)**

La teneur relative en eau est calculée selon la formule suivante : $TRE = (PF - PS) / (PT - PS) \times 100$. Dont, PF : poids frais de la foliole, PT : poids de la turgescence 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 24 h.

- **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 (**Sholander et al ., 1964**). La 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.

- **Résistance stomatique (RES)**

Ce caractère a été mesuré à l'aide d'un poromètre sur les folioles entièrement formées. Ce paramètre nous indique l'état hydrique des feuilles au cours du stress hydrique.



Figure 7 : Mesure de la résistance stomatique à l'aide d'un poromètre



Figure 8 : Mesure de la température du couvert végétal par le thermomètre infrarouge

- Température du couvert végétal (TCV)

Ce caractère a été mesuré à l'aide d'un pistolet à infrarouge qui indique la température instantanée du couvert végétal ce qui nous renseigne sur le degré du stress de la plante.

- Efficience d'utilisation de l'eau (EUE)

L'efficience d'utilisation de l'eau est un important caractère de tolérance à la sécheresse. Ce caractère est défini de manière intégrative comme la capacité de la plante à produire une quantité importante de biomasse en présence d'une quantité d'eau limitée. Ce caractère est estimé à partir de la relation suivante : **EUE = RDT/ETM**. Dont, EUE : efficience d'utilisation de l'eau (Kg/m^3), RDT : rendement (Kg/ha), ETM : évapotranspiration maximale (m^3/ha).

6.5. Caractères agronomiques

- 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.

- Rendement (RDT)

L'étude de ce paramètre, nous permet 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 gousses est obtenu à partir de chaque plant récolté au niveau de chaque pot.

- Matière sèche (MS)

C'est le poids sec des parties aériennes évalué après passage à l'étuve à une température de 72°C pendant 48h.

7. Traitement des données

Les données recueillies pour l'ensemble des caractères étudiés ont été soumises à une analyse de la variance avec le logiciel **XLSTAT**. L'analyse de la variance effectuée est à trois critères de classification. Les moyennes sont comparées à l'aide du test de Newman-Keuls, lorsque cela est nécessaire (différences au moins significatives). Des matrices de corrélations entre les différents caractères ont été aussi élaborées.

Nous avons effectué aussi une analyse en composantes principales (ACP) avec le logiciel **WINSTAT**. Cette méthode statistique essentiellement descriptive ; son objectif est de voir comment se structurent nos variables, quelles sont celles qui sont associées et celles qui ne le sont pas ? et/ou comment se répartissent nos individus : quels sont ceux qui se ressemblent et ceux qui sont dissemblables ?

Résultats & Discussions

I. Effet du stress hydrique sur les caractères morphologiques

I.1. Hauteur de la tige

Les résultats de variation de la hauteur de la tige en fonction des couples symbiotiques et des traitements hydriques sont présentés dans la figure 9. Cette figure montre que, chez toutes les associations symbiotiques, l'augmentation de la durée du stress s'accompagne d'une diminution de la hauteur de la tige.

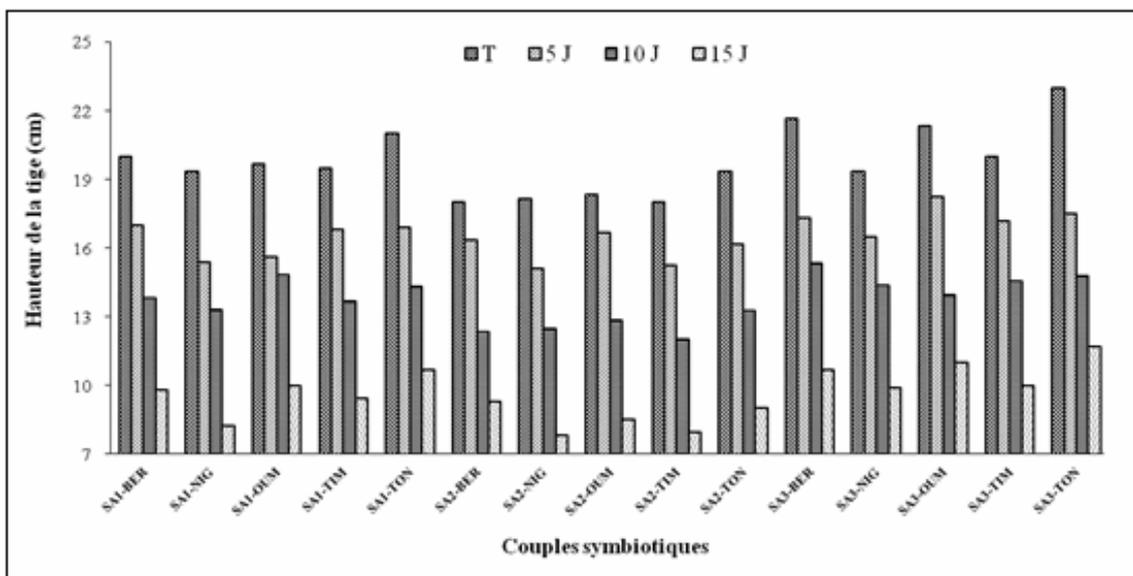


Figure 9 : Variation de la hauteur de la tige chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Les couples symbiotiques conduits en conditions hydriques non restrictives en eau enregistrent les meilleures hauteurs de la tige par rapport aux autres traitements hydriques. La hauteur de la tige la plus élevée (23 cm) est enregistrée chez le couple symbiotique SA₃-TON. Les couples symbiotiques SA₂-BER et SA₂-TIM enregistrent la faible hauteur végétative (18 cm).

L'application d'une contrainte hydrique faible entraîne une diminution de la hauteur végétative. Nous remarquons une variabilité de réponse entre les différents couples symbiotiques. Le couple symbiotique SA₃-OUM présente la plus forte hauteur de végétation (18,25 cm) alors que SA₂-NIG enregistre la plus faible hauteur végétative (15 cm).

Après dix jours de stress, l'effet devient plus marqué et se traduit par une baisse de 30,63 % par rapport à l'ETM. A la fin de cette contrainte, c'est l'association symbiotique SA₃-

BER qui présente la hauteur de la tige la plus importante (15 cm). Par contre la population Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ semble plus sensible et enregistre la plus faible hauteur végétative (12 cm).

Le traitement hydrique sévère, provoque une diminution importante de la hauteur de la tige avec une moyenne de 9 cm. Malgré la sévérité du stress, le couple symbiotique SA₃-TON demeure celui qui détient la plus grande hauteur de la tige (11,67 cm). La population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ est plus affectée par la sécheresse et enregistre la plus faible hauteur de végétation (7,82 cm).

L'analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe I.1).

Discussion

L'effet dépressif du stress hydrique sur la hauteur de la tige a été signalé par plusieurs auteurs chez différentes espèces notamment *Populus sp* (Nicholas, 1998), *Trifolium repens* L. et *Lolium perenne* L. (Lucero *et al.*, 1999), *Vicia faba* L. (Mwanamwenge *et al.*, 1999), *Eucalyptus microtheca* (Marron *et al.*, 2002), *Medicago sativa* L. (Lazali, 2006 ; Loussaief *et al.*, 2008), *Cicer arietinum* L. (Slim *et al.*, 2008), *Pennisetum glaucum* L. (Radhouane, 2008a).

Amri-Tiliouine (2008), qui a travaillé sur une seule population d'arachide inoculée par plusieurs isolats rhizobiens a signalé que le stress hydrique d'une semaine n'induit pas une diminution significative de la hauteur végétative, par contre un stress de cinq semaines entraîne une diminution importante de la hauteur de la tige.

Nos résultats sont en accord avec ceux de Reddy *et al.* (2003) qui ont indiqué que la hauteur de la tige et la surface foliaire de l'arachide sont plus affectées par la contrainte hydrique.

La réduction de la hauteur de la tige sous contrainte hydrique est expliquée par : (i) un retard dans la croissance végétative ; (ii) une diminution du nombre des feuilles et du diamètre de collet (Thakur et Rai, 1982) ; (iii) un déclin de l'agrandissement et la croissance des cellules (Jallel *et al.*, 2008) ; (iv) l'inhibition de la photosynthèse et par conséquent la réduction des carbohydrates (Munns, 2002).

I.2. Surface foliaire

Les stress hydriques appliqués ont induit une diminution notable de la surface foliaire chez tous les couples symbiotiques qui s'accroît avec l'augmentation de la durée du stress (Fig. 10).

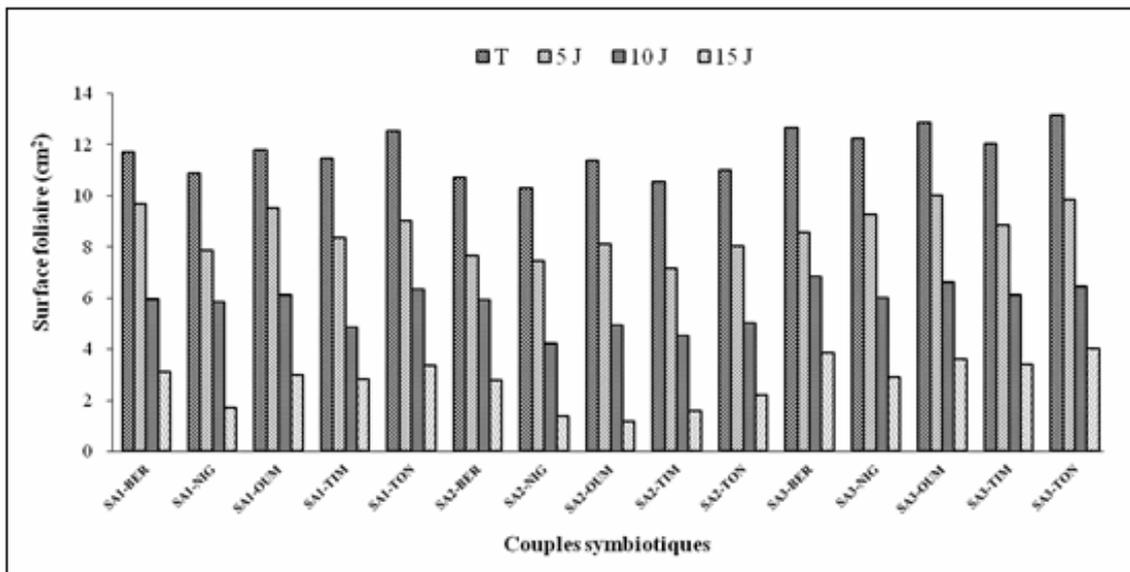


Figure 10 : Variation de la surface foliaire chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

La surface foliaire du traitement ETM varie entre 13,13 cm² et 10,27 cm² respectivement pour les couples symbiotiques SA₃-TON et SA₂-NIG. La valeur moyenne enregistrée est de 11,66 cm². Les meilleures surfaces foliaires sont observées chez les populations d'El-Kala inoculées par l'isolat SA₃. Par contre, les populations Timimoun et Niger inoculées par l'isolat SA₂ enregistrent les plus faibles surfaces foliaires.

En condition de déficit hydrique de faible durée, nous avons observé une réduction de la surface foliaire par rapport au témoin. Le pourcentage moyen de diminution est de 26,24 % par rapport à l'ETM. La meilleure surface foliaire est notée chez SA₃-OUM avec une valeur de 10 cm². La population saharienne Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ présente la plus faible surface foliaire (7,13 cm²).

Un stress de dix jours entraîne une baisse importante de la surface foliaire (51,20 % par rapport au témoin). La population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃ maintient la surface foliaire la plus grande (6,80 cm²) tandis que la population nigérienne inoculée par SA₂ est plus affectée par cette contrainte (4,20 cm²).

Une diminution frappante de la surface foliaire a été observée après l'application d'un stress sévère. La population Oum-Tboul inoculée par l'isolat SA₂ devient cette fois celle qui est la plus affectée par la sécheresse, et ce avec une surface foliaire de 1,15 cm². La population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃ enregistre une surface foliaire de 4 cm² qui traduit une tolérance de ce couple aux conditions contraignantes.

En comparant le témoin aux autres traitements, la surface foliaire diminue de 26 % sous une contrainte faible, de 51 % lors de l'application d'un stress modéré et de 76 % pour un stress sévère.

L'analyse de la variance a montré une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe I.2).

Discussion

Les contraintes hydriques appliquées induisent la réduction de la surface foliaire suivant la sévérité de déficit hydrique. Nous remarquons la sensibilisé des populations inoculées par l'isolat SA₂ à cause des faibles surfaces foliaires enregistrées. Le maintien des meilleures surfaces foliaires chez les populations inoculées par l'isolat SA₃ peuvent indiquer un caractère de tolérance à la sécheresse.

Nos résultats sont en accord avec ceux trouvés par plusieurs auteurs sur de nombreuses espèces notamment *Vicia faba* L. (Mwanamwenge *et al.*, 1999), *Eragrotis curvula* (Colom *et al.*, 2001), *Sorghum* (Yadav *et al.*, 2005), *Medicago polymorpha* L. (Mefti *et al.*, 2006), *Hedysarum carnosum* Desf (Tibaoui *et al.*, 2006), *Medicago sativa* L. (Loussaief *et al.*, 2008), *Pennisetum glaucum* L. (Radhouane, 2008a).

Pane et Goldstein (2001) sur l'arachide ont montré que le stress hydrique sévère diminue le poids et la surface des feuilles. Les mêmes constatations ont été rapportées par (Chung *et al.*, 1997). Yadav *et al.* (2005) ont observé une réduction de la surface foliaire avant même la diminution de la conductance stomatique.

La réduction de la surface foliaire semble être une réponse immédiate à la sécheresse, puisque les pertes ont été enregistrées dès l'application de la contrainte hydrique faible. Cette perte de la surface du limbe peut résulter d'un ralentissement de la croissance des jeunes feuilles, comme elle peut être également causée par l'accélération de la sénescence des feuilles. Ces modifications morphologiques des feuilles ont pour rôle de limiter les pertes d'eau par transpiration (Noitsakis et Tsiouvaris, 1990 ; Kalil et Grace, 1992 ; Tiercelin, 1998).

Boyer (1968) rapporte que la réduction de la surface foliaire provient d'une diminution de l'expansion foliaire et/ou d'une sénescence accélérée de la feuille. Chez le tournesol, la croissance foliaire est stoppée très rapidement par un déficit hydrique, puisqu'elle intervient à des potentiels hydriques foliaires de - 0,4 MPa.

Selon Arrandeu (1989), la réduction de la surface foliaire tend à minimiser les pertes en eau par transpiration, mais elle peut aussi provoquer une diminution des rendements à cause de la réduction de la capacité photosynthétique (Bidinger et Witcombe, 1989 ; Rucker *et al.*, 1995 ; Srivastava *et al.*, 2007).

Saadallah *et al.* (2001) ont montré clairement que la tolérance à un déficit hydrique de certaines variétés de pois repose particulièrement sur leur aptitude à maintenir une surface foliaire plus importante et à développer un système racinaire plus abondant et plus efficace.

La réduction de la surface foliaire sous l'effet du stress hydrique est très souvent associée à un mécanisme d'évitement de la contrainte hydrique (Keim et Kroustard, 1981 ; Fussel *et al.*, 1991).

I.3. Nombre de ramifications

Les résultats de la variation du nombre de ramifications en fonction de différents couples symbiotiques et des traitements hydriques sont présentés dans la figure 11. L'allure

générale des histogrammes montre l'effet pénalisant du manque d'eau sur ce paramètre morphologique chez toutes les associations symbiotiques.

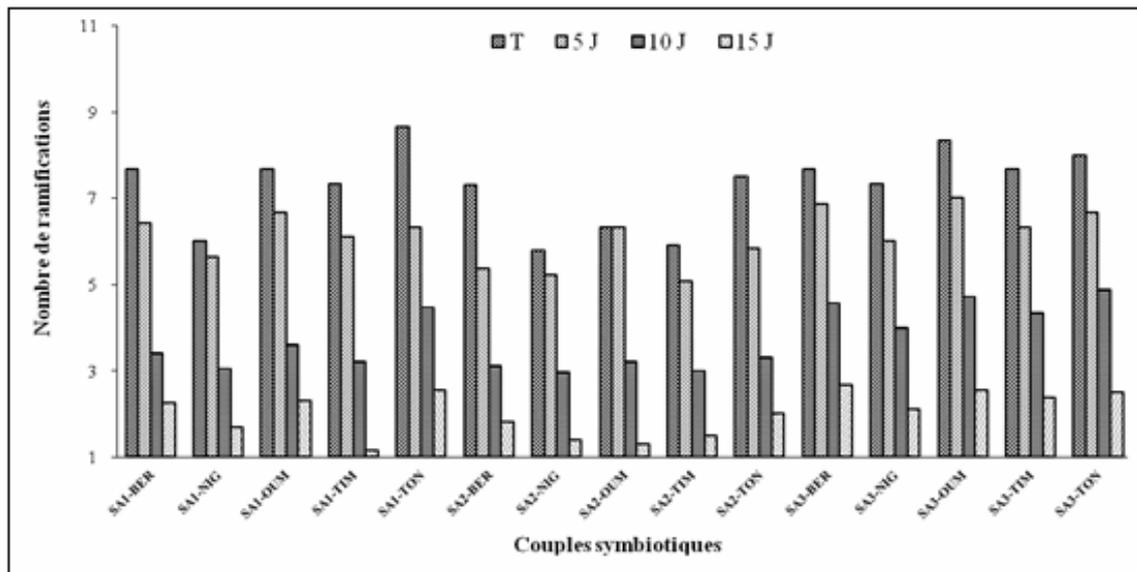


Figure 11 : Variation du nombre de ramifications chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Chez les couples symbiotiques conduits en ETM, le nombre de ramifications est plus important (7,28 rameaux/plant). Il varie entre 8,67 rameaux/plant et 5,78 rameaux/plant respectivement pour les associations symbiotiques SA₁-TON et SA₂-NIG.

L'arrêt de l'arrosage pendant cinq jours réduit le nombre de ramifications chez tous les couples symbiotiques. Le nombre de ramifications moyen noté est de 6,13 rameaux/plant, soit une chute de 15,79 % par rapport à l'ETM.

Après un stress de dix jours sans irrigation, le nombre de ramifications est fortement diminué. Le meilleur nombre de ramifications (4,87 rameaux/plant) est enregistré chez le couple symbiotique SA₃-TON. Les populations Timimoun et Niger inoculées par l'isolat SA₂ sont plus affectées par cette contrainte avec une diminution du nombre de ramifications plus de 49 %.

L'augmentation de la sévérité du stress s'accompagne par une réduction continue du nombre de ramifications jusqu'à atteindre une valeur de 2 rameaux/plant. L'association symbiotique SA₃-BER présente un nombre de ramifications plus important (2,66 rameaux/plant) tandis que SA₁-TIM enregistre le plus faible nombre de ramifications (1,15 rameaux/plant).

L'analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe I.3).

Discussion

Nous avons pu démontrer que les plants bien alimentés en eau ont un très fort développement végétatif. Leur productivité se trouve donc améliorée par une formation importante de rameaux. Par contre, une restriction hydrique entrave significativement l'apparition de nouvelles pousses.

La réponse des quinze couples symbiotiques au déficit hydrique est différente. Les populations d'El-Kala (Tonga-Ouest, Berrihane et Oum-Tboul) inoculées par l'isolat SA₃ et SA₂ semblent moins sensibles que le reste des associations symbiotiques.

Nos résultats rejoignent ceux de plusieurs travaux qui ont montré l'effet négatif de la contrainte hydrique sur la limitation du nombre de ramifications. En effet, **Chabouti (1999)**, sur trois espèces de luzerne annuelle, a trouvé que le nombre de ramifications primaires diminue significativement sous l'effet de la contrainte hydrique. **Semiani (1997)** sur le blé dur indique que l'effet de déficit hydrique se traduit par une baisse de nombre de talles formées.

A la lumière des résultats obtenus, nous pouvons dire que l'apparition des nouveaux rameaux est significativement influencée par le déficit hydrique. Sans restriction hydrique, un plant d'arachide produit en moyenne 7,28 rameaux/plant ; mais, sous la contrainte hydrique, il ne donne en moyenne que 4 rameaux/plant, soit une diminution de 45 % par rapport au témoin.

II. Effet du stress hydrique sur les caractères physiologiques

II.1. Accumulation de la proline

La durée du stress hydrique induit une augmentation notable des teneurs en proline dans les feuilles des différentes associations symbiotiques (Fig. 12). En effet, plus la durée de la contrainte hydrique augmente, plus les teneurs en proline accumulées sont importantes.

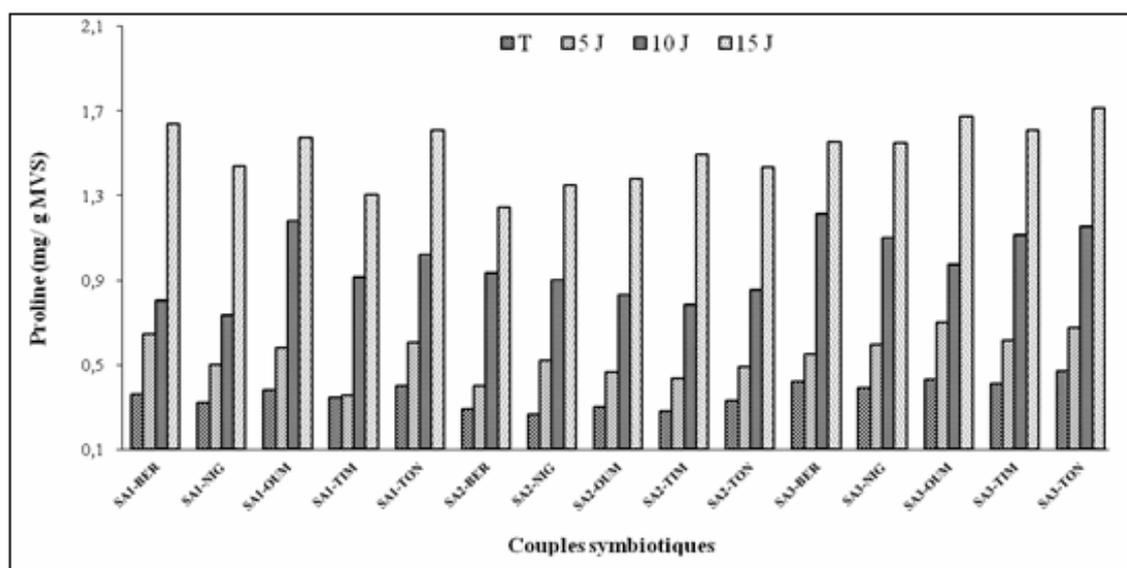


Figure 12 : Variation de la teneur de la proline chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, la synthèse de la proline est très faible comparativement aux autres traitements. Le couple symbiotique SA₃-TON se caractérise par la plus forte teneur

en proline (0,47 mg/g MVS). La plus faible teneur est notée chez la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ (0,26 mg/g MVS). La teneur moyenne est de 0,36 mg/g MVS.

Après cinq jours de stress, l'accumulation de la proline enregistrée est de 0,45 mg/g MVS, soit une augmentation de 33 % par rapport au témoin. La plus importante teneur de la proline est enregistrée chez la population Oum-Tboul inoculée par l'isolat SA₃ avec une valeur de 0,70 mg/g MVS. La population saharienne Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ enregistre la plus faible valeur (0,35 mg/g MVS).

L'arrêt de l'arrosage pendant dix jours induit une accumulation importante de la proline (0,97 mg/ g MVS), soit une augmentation de 63 % par rapport au témoin. La population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃ accumule la plus forte teneur en proline (1,21 mg/g MVS), par contre, le couple symbiotique SA₁-NIG ne semble pas réagir comme les autres et se caractérise par une faible teneur en proline (0,73 mg/g MVS).

L'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours provoque un stress sévère qui se traduit par une forte accumulation de la proline. La teneur moyenne enregistrée est quatre fois supérieure par rapport au témoin. Les teneurs de la proline accumulées pendant cette contrainte oscillent entre 1,24 mg/g MVS et 1,71 mg/g MVS respectivement pour les couples symbiotiques SA₂-BER et SA₃-TON.

L'accumulation de la proline est proportionnelle à la sévérité du stress hydrique. En effet, dans le traitement non restrictif en eau la quantité de la proline synthétisée est faible (0,36 mg/g MVS). Elle atteint des valeurs de 0,54 mg/g MVS, 0,97 mg/g MVS et 1,59 mg/g MVS respectivement après cinq, dix et quinze jours sans arrosage.

L'analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et traitements hydriques (annexe II.1).

Discussion

Les acides aminés sont nécessaires au métabolisme et au développement des plantes supérieures. La proline est le plus stable des acides aminés, résistant à l'oxydation et à l'hydrolyse acide. C'est une molécule organique, cyclisée, la plus largement distribuée dans les plantes. Plusieurs travaux ont montré une corrélation entre l'accumulation de la proline et la tolérance des plantes au déficit hydrique notamment (**Djabbar, 2008**).

Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par plusieurs chercheurs chez différentes espèces. En effet, **Hsu et al . (2003)** ont observé une augmentation de la concentration de la proline dans les feuilles de riz soumises à un stress hydrique. Les résultats obtenus par **Manivannan et al . (2007)** sur cinq variétés de tournesol, montrent une accumulation significative de la proline dans les feuilles, tiges et racines chez toutes les variétés soumises à un stress hydrique. Cependant, cette accumulation est plus importante dans les racines par rapport aux feuilles et tiges. Selon **Reddi et Reddy (1995)**, l'accumulation de la proline chez l'arachide est considérée comme un indicateur du stress hydrique. Certains auteurs **Singh et al . (1973)** pensent que les quantités accumulées pourraient être liées au niveau de tolérance aux stress.

La synthèse de la proline sous stress abiotique chez plusieurs espèces a été corrélée positivement avec la tolérance à cette contrainte. Elle est généralement plus haute dans les plantes tolérantes que dans les plantes sensibles (**Nayyar et Walia, 2003**). En outre, la synthèse de l'acide abscissique (ABA) sous l'effet d'un stress hydrique joue un rôle

déterminant dans la régulation de l'expression du gène P5CS impliqué dans la synthèse de la proline (Xiong *et al.*, 2001).

De nombreux travaux rapportent que la proline est synthétisée au niveau des feuilles et transportée vers les sites de résistance aux agressions lesquelles varient selon les espèces, ainsi, l'ajustement osmotique serait lié à la synthèse et l'accumulation de cet acide aminé (Matrangola *et al.*, 2000).

Plusieurs auteurs ont évoqué le rôle joué par cet acide aminé dans la tolérance au déficit hydrique et que les concentrations de cet osmoticum diffèrent considérablement d'une espèce à une autre (Monneveux et Nemmar, 1986). En réponse à la sécheresse ou à la salinité, l'accumulation de la proline se produit normalement dans le cytosol où elle contribue à l'ajustement osmotique cytoplasmique (Leigh *et al.*, 1981; Binzel *et al.*, 1987; Ketchum *et al.*, 1991). En effet, elle agit comme (i) médiateur de l'ajustement osmotique (ii) protecteur des systèmes enzymatiques et des membranes (iii) une source d'énergie, de carbone et d'azote, permettant un recouvrement après le stress (Tal et Rosenthal, 1979). Elle pourrait, également, intervenir dans la régulation du pH cytoplasmique (Pesci et Belfagna, 1984).

La réduction de l'activité proline oxidase pourrait être la raison de l'accumulation de la proline sous contrainte hydrique (Manivannan *et al.* (2007).

II.2. Accumulation des sucres solubles

La variation de la teneur en sucres solubles chez les couples symbiotiques en fonction des traitements hydriques est présentée dans la figure 13. L'allure générale des histogrammes montre que la teneur en sucres solubles augmente proportionnellement avec la durée du stress hydrique.

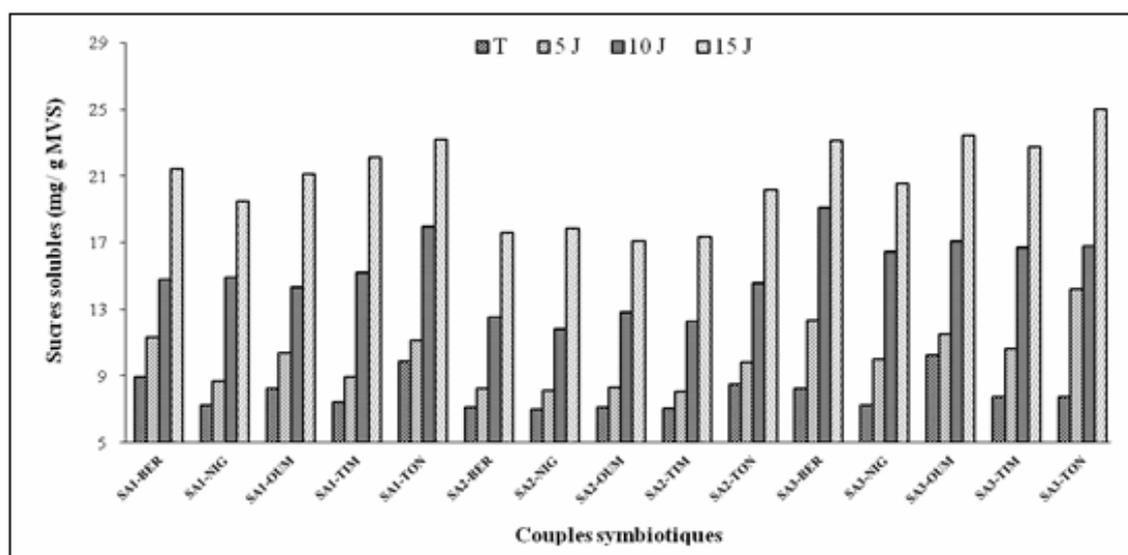


Figure 13 : Variation de la teneur en sucres solubles chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

La teneur moyenne en sucres solubles accumulée dans les feuilles des couples symbiotiques témoins est de 7,97 mg/g MVF. Elle oscille entre 10,22 mg/g MVF chez le

couple symbiotique SA₃-OUM et 7 mg/g MVF chez la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂.

L'arrêt de l'arrosage pendant cinq jours entraine une augmentation significative de la teneur en sucres chez tous les couples symbiotiques. La teneur moyenne enregistrée est de 10,10 mg/g MVF, soit une augmentation de 21,08 % par rapport au témoin. La population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃ enregistre la plus forte teneur en sucres (14,17 mg/g MVF). La plus faible valeur est notée chez les couples symbiotiques SA₂-NIG et SA₂-TIM avec respectivement 8,12 mg/g MVF et 8,08 mg/g MVF.

Après dix jours sans arrosage, la quantité de sucres accumulée est presque double par rapport au témoin. Nous remarquons que la teneur en sucres la plus élevée (19,08 mg/g MVF) est observée chez la population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃. L'association symbiotique SA₂-NIG garde ainsi sa réputation du couple le plus tolérant à la sécheresse. Pour cela, il accumule une forte teneur en sucres (11,82 mg/g MVF).

Une forte augmentation des teneurs en sucres solubles a été enregistrée (20,67 mg/g MVF) sous l'effet de la contrainte hydrique sévère. Le couple symbiotique SA₃-TON prend la tête du classement avec une teneur en sucres de 25 mg/g MVF ; il est suivi par les couples SA₃-OUM, SA₁-TON et SA₃-BER avec des valeurs plus proches. Le couple SA₂-OUM occupe la dernière position avec une valeur de 17,11 mg/g MVF.

En comparant le traitement ETM avec les autres traitements, nous constatons que la teneur en sucres synthétisée par les couples symbiotiques conduit en ETM est presque deux fois inférieure par rapport au traitement modéré et trois fois inférieure par rapport au traitement sévère (Fig. 14).

L'analyse de la variance a montré une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe II.2).

Lafigure 15 montre une corrélation négative significative ($R = - 0,85$) entre la quantité de sucres accumulée et la teneur relative en eau. La même corrélation a été révélée par la matrice de corrélation entre ce paramètre et le potentiel hydrique foliaire (annexe VI).

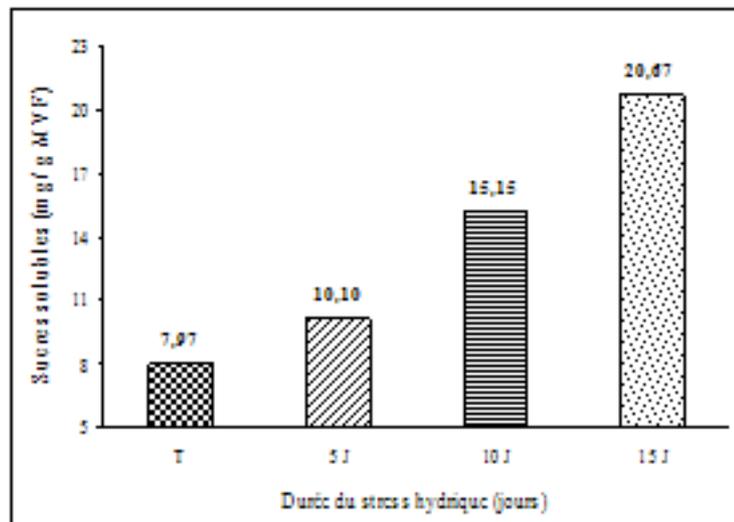


Figure 14 : Evolution de la teneur en sucres solubles en fonction de la durée du stress

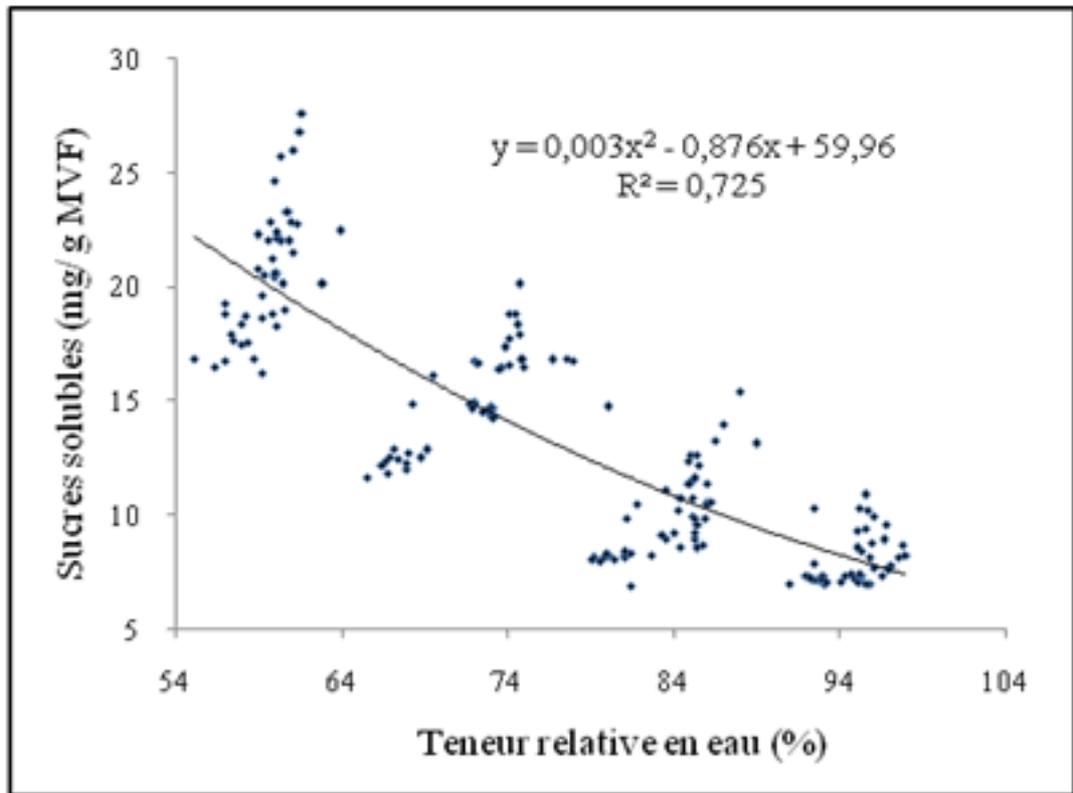


Figure 15 : Corrélation entre la teneur en sucres solubles et la teneur relative en eau

L'évolution de l'accumulation de la proline et des sucres solubles en fonction de la durée du stress est présentée dans la figure 16. L'allure générale des courbes, montre que les deux osmotocums évoluent dans le même sens. Un stress hydrique faible induit une augmentation de 33 % pour la proline et seulement de 21 % pour les sucres solubles. A la fin du stress sévère, la teneur de la proline accumulée est quatre fois supérieure à celle du témoin, alors que la quantité de sucres synthétisée n'est que deux fois plus supérieure. D'après nos résultats, l'accumulation de la proline semble être un meilleur indicateur du stress hydrique par rapport aux sucres solubles.

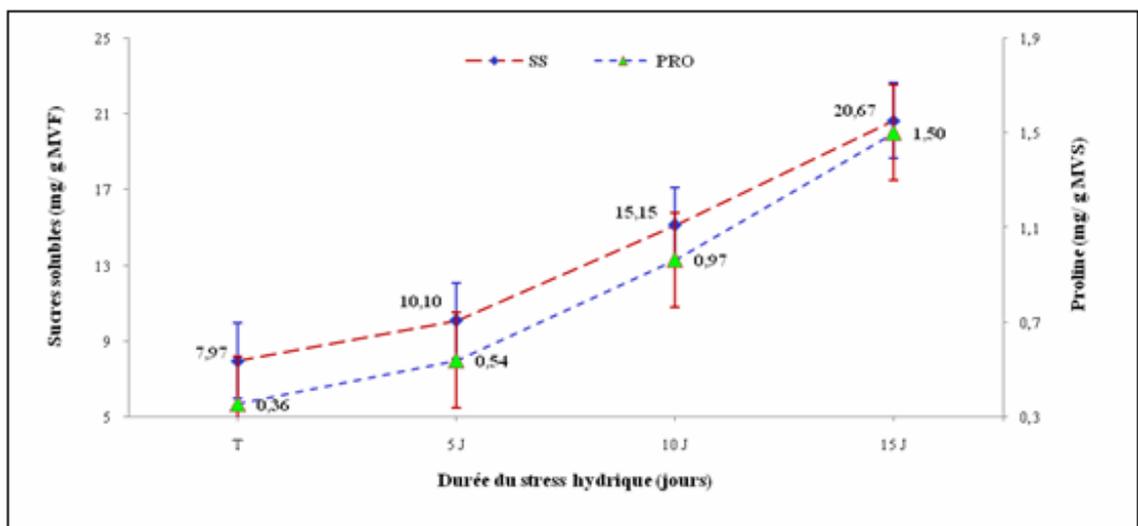


Figure 16 : Evolution de la teneur en sucres soluble et de la proline en fonction de la durée du stress.

Discussion

Certaines plantes soumises aux contraintes hydriques sont caractérisées par une accumulation importante d'hexoses (glucose, fructose...). Les sucres solubles proviendraient également de l'hydrolyse de l'amidon en glucose. En effet, la quantité d'amidon foliaire diminue pendant la période de stress et augmente à nouveau lorsque la contrainte est levée. Le stress hydrique semble agir sur l'activité alpha-amylasique qui est l'enzyme clé de la dégradation de l'amidon. L'accumulation de ces hexoses permet un ajustement osmotique, qui pourrait contrecarrer la déshydratation cellulaire (**Ober et al ., 2005 ; Chimenti et al ., 2006**).

Le dosage des sucres solubles pourrait donc permettre d'étudier la réponse adaptative d'une plante cultivée sous stress hydrique. La variation de la teneur en saccharose et en amidon associée au rendement peut permettre de mieux évaluer et éventuellement de mieux comprendre la sensibilité d'une variété vis-à-vis d'un déficit hydrique (**Hamidou et al ., 2005**).

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs sur des espèces différentes. En effet, **Bajji et al . (2001)** sur le blé et **Mohsenzadeh et al . (2006)** sur *Aeluropus lagopoides* ont montré que la quantité de sucres solubles accumulée dans les plantes témoins est faible, par contre celle accumulée dans les plantes stressées augmente proportionnellement avec la sévérité de la contrainte hydrique. **Mefiti et al . (2006)** sur *Medicago polymorpha* a enregistré un taux d'augmentation de sucres solubles de 38,12 % par rapport au traitement témoin. La synthèse des sucres solubles au niveau de la plante entière, notamment de sa partie foliaire a été également observée par **Kameli et Losel (1995)** et **Rekika et al . (1998)** sur le blé. Une accumulation de glucose et de fructose foliaires et dans une moindre mesure de saccharose a été observée dès l'induction du déficit hydrique chez le maïs (**Pelleschi et al . 1997**).

L'accumulation des solutés compatibles augmente la résistance des plantes aux différents types de stress telles que la salinité, sécheresse et les températures élevées (**Chen et Murata, 2002**). Ils jouent un rôle crucial dans le maintien de pression de la turgescence et protègent contre la perte d'eau (**Yokota et al ., 2006**).

Reddy et al . (2003) indiquent que l'accumulation des sucres solubles chez l'arachide augmente le potentiel osmotique et diminue la perte d'eau par les cellules.

II.3. Synthèse des pigments chlorophylliens

· Chlorophylle a

Les résultats de la variation de la teneur de chlorophylle a en fonction des couples symbiotiques et des traitements hydriques sont présentés dans la figure 17. D'une manière globale, la contrainte hydrique induit une diminution de la teneur de la chlorophylle a. Cependant, les couples symbiotiques qui ont subi un déficit hydrique sévère sont plus affectés par rapport aux autres.

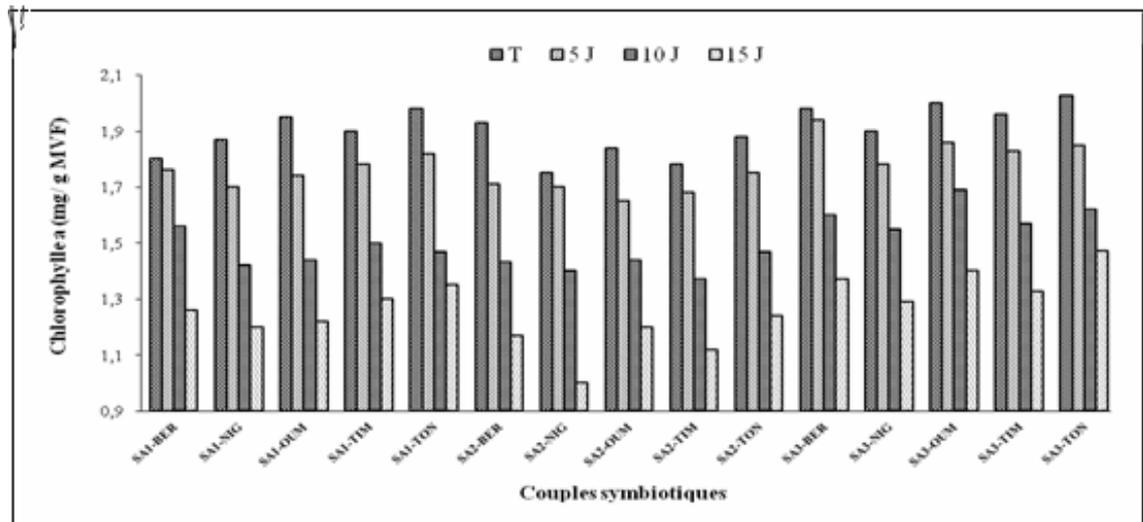


Figure 17 : Variation de la teneur en chlorophylle a chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Les couples symbiotiques qui n'ont subi aucune restriction hydrique enregistrent les plus fortes teneurs en chlorophylle a (1,90 mg/g MVF) par rapport aux autres traitements. La valeur la plus élevée (2,03 mg/g MVF) est notée chez l'association symbiotique SA₃-TON, tandis que la population Niger inoculée par l'isolat SA₂ enregistre la valeur la plus faible (1,75 mg/g MVF).

L'arrêt de l'arrosage pendant cinq jours provoque une diminution de la teneur en chlorophylle a. En effet, la teneur moyenne enregistrée est de 1,77 mg/g MVF, soit une baisse de 6,84 % par rapport au témoin. Cette teneur varie entre deux valeurs extrêmes : 1,94 mg/g MVF chez le couple symbiotique SA₃-BER et 1,65 mg/g MVF chez l'interaction symbiotique SA₂-OUM.

Après dix jours sans arrosage, la teneur en chlorophylle a continue à diminuer jusqu'à atteindre une valeur de 1,50 mg/g MVF. Pour le classement, le couple symbiotique SA₃-OUM prend la tête avec une valeur de 1,69 mg/g MVF. La dernière place est occupée par la population Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ avec une valeur de 1,37 mg/g MVF.

Une baisse plus prononcée de la teneur en chlorophylle a a été observée suite à l'application d'un stress sévère. La teneur moyenne enregistrée est de 1,26 mg/g MVF, soit une baisse de 33 % par rapport au témoin. Le couple symbiotique SA₃-TON est moins affecté par cette contrainte grâce à une forte teneur en chlorophylle a (1,47 mg/g MVF). Par contre, la plus faible teneur en chlorophylle a (1 mg/g MVF) pourrait traduire probablement une sensibilité de la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ à la sécheresse.

L'analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques. L'interaction entre les deux n'est pas significative (annexe II.3).

Chlorophylle b

La teneur de chlorophylle b chez les différentes associations symbiotiques soumises aux différentes durées du stress hydrique est illustrée sur la figure 18. Les résultats montrent que la teneur en chlorophylle b diminue au fur et à mesure que le déficit hydrique s'accroît.

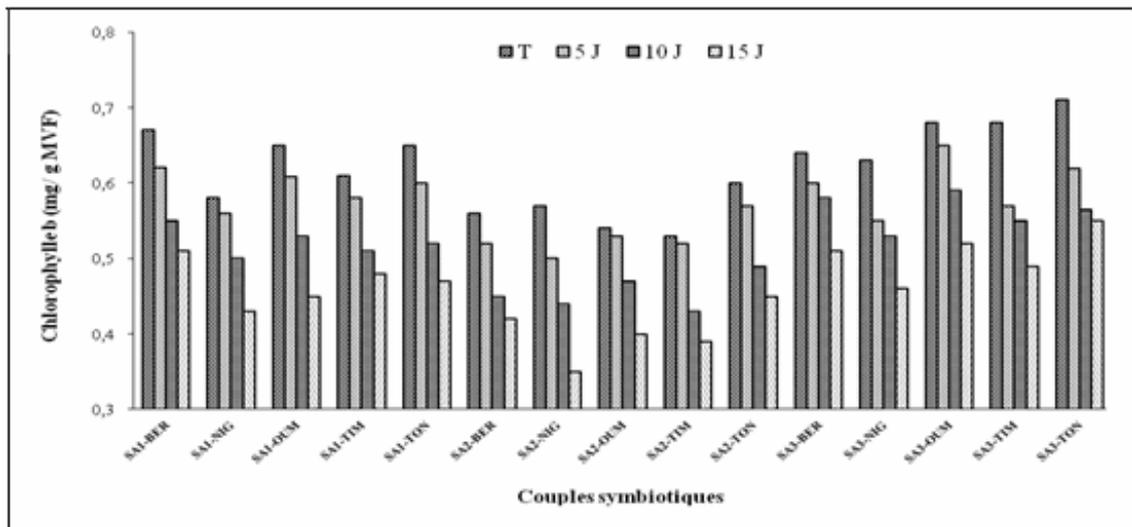


Figure 18 : Variation de la teneur en chlorophylle b chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement témoin, la teneur en chlorophylle b enregistre une valeur maximale de l'ordre de 0,71 mg/g MVF chez la population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃. La faible valeur est notée chez le couple symbiotique SA₂-TIM avec une valeur de 0,53 mg/g MVF.

Après cinq jours de stress, la teneur en chlorophylle b atteint une valeur moyenne de 0,57 mg/g MVF, soit une chute de 6,45 % par rapport au témoin. La plus faible valeur (0,50 mg/g MVF) est enregistrée chez le couple symbiotique SA₂-NIG tandis que la valeur la plus élevée (0,65 mg/g MVF) est notée chez la population Oum-Tboul inoculée par l'isolat SA₃.

Le stress hydrique modéré entraîne une réduction de la teneur en chlorophylle b chez tous les couples symbiotiques. La teneur moyenne enregistrée est de 0,51 mg/g MVF. En effet, cette teneur oscille entre 0,59 mg/g MVF chez la population Oum-Tboul inoculée par l'isolat SA₃ et 0,43 mg/g MVF chez la population Timimoun inoculée par l'isolat SA₂.

L'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours entraîne une diminution plus importante de la teneur en chlorophylle b, soit une réduction de 25,80 %. Les associations symbiotiques SA₂-OUM, SA₂-TIM et SA₂-NIG sont plus affectées par cette contrainte avec respectivement 0,40 mg/g MVF, 0,39 mg/g MVF et 0,35 mg/g MVF. Par contre les populations d'El-Kala inoculées par l'isolat SA₃ gardent la particularité des couples les plus tolérants à la sécheresse avec respectivement 0,55 mg/g MVF, 0,52 mg/g MVF et 0,51 mg/g MVF.

L'analyse de la variance a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe II.3).

Discussion

L'étude de l'effet de la contrainte hydrique sur les teneurs de la chlorophylle fait ressortir trois groupes des couples symbiotiques. Le premier groupe qui semble plus tolérant au stress hydrique renferme les populations d'El-Kala inoculées par l'isolat rhizobien SA₃. Le deuxième groupe serait plus affecté par cette contrainte, et contient la population saharienne

Timimoun et la population nigérienne inoculées par l'isolat SA₂. Le dernier groupe se caractérise par une tolérance moyenne et englobe le reste des associations symbiotiques.

La diminution de la teneur en chlorophylles sous l'effet du stress hydrique a été constatée par plusieurs auteurs. En effet, **Ormaetxe et al . (1998)** sur *Pisium sativum* L. ont montré qu'un stress hydrique sévère (- 1,9 MPa) inhibe presque complètement la photosynthèse et réduit la teneur en chlorophylle, en b-carotène et en néoxanthine.

Nos résultats relatifs à la sensibilité de la chlorophylle au déficit hydrique rejoignent ceux obtenus par plusieurs auteurs, notamment chez le tournesol (**Manivannan et al . 2007**), l'orge **Li et al . (2006)**. En revanche, **Ashraf et Iram (2005)**, sur le haricot, ont indiqué que la chlorophylle a, b et le rapport chlorophylle a/b ne sont pas affectés par le déficit hydrique.

Parallèlement à l'augmentation de la teneur en proline foliaire sous l'effet de stress, une baisse dans les teneurs en pigments chlorophylliens (chlorophylles a et b) a été enregistrée. Ces résultats suggèrent l'existence d'une interaction vraisemblable entre les voies de biosynthèse des pigments chlorophylliens et de la proline. Une compétition entre ces deux composés sur leur précurseur commun, le glutamate, peut être à l'origine de cette évolution (**Bengston et al ., 1978 ; Reddy et Veeranjaneyulu, 1991**). Selon **Manivannan et al . (2007)** la diminution de la chlorophylle sous l'effet de déficit hydrique est due aux dommages causés par les molécules réactives d'oxygènes sur le chloroplaste.

III. Effet du stress hydrique sur la fixation symbiotique de l'azote

Les résultats présentés dans la figure 19 montrent bien l'effet dépressif de la contrainte hydrique sur l'activité fixatrice d'azote qui s'annule pratiquement quand les plantes sont soumises à un stress sévère.

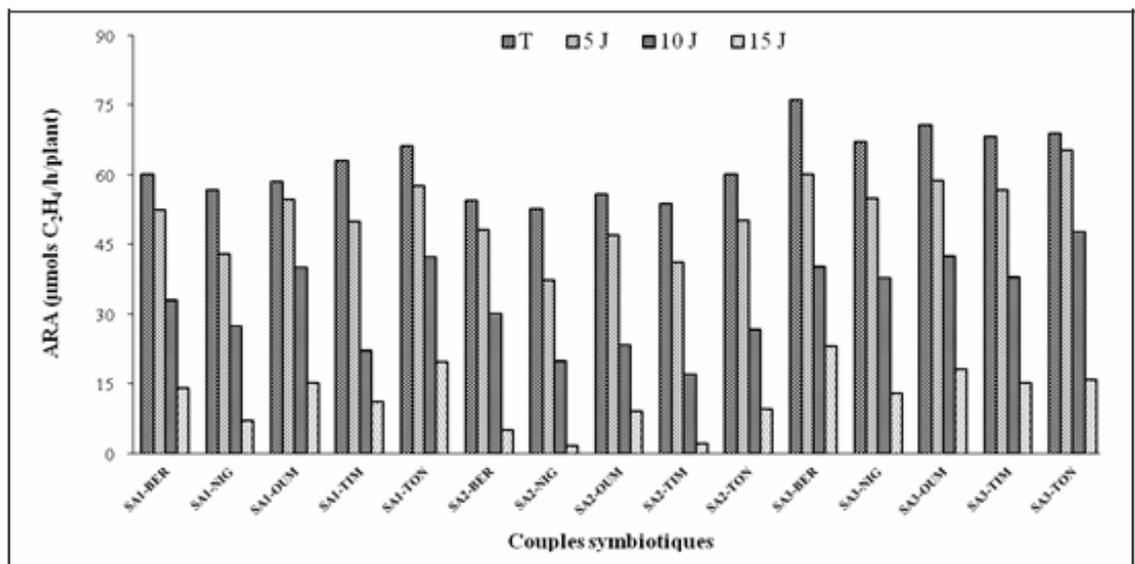


Figure 19 : Variation de l'ARA chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement témoin, l'activité réductrice d'acétylène semble très importante, elle enregistre une valeur moyenne de 62,28 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$. Elle oscille entre 76,19 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$ et 52,79 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$ respectivement pour les couples symbiotiques SA₃-BER et SA₂-NIG.

Après cinq jours de stress, l'effet de ce dernier se traduit par une diminution de l'activité nitrogénasique chez tous les couples symbiotiques, soit une chute de 16,57 % par rapport au témoin. L'activité nitrogénasique la plus importante est notée chez les populations Tonga-Ouest et Berrihane inoculées par l'isolat SA₃ avec respectivement 65,34 $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$ et 60,31 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$. Le couple symbiotique SA₂-NIG enregistre la plus faible valeur de l'ARA (37,41 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$).

Lors du stress hydrique modéré, l'ARA est fortement affectée et la quantité d'azote fixée diminue presque deux fois par rapport au témoin. Pratiquement le même ordre de classement des associations symbiotiques est observé. Le couple symbiotique SA₃-TON apparait le plus efficace avec une valeur de 47,88 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$. La population saharienne Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ présente la plus faible activité avec une valeur d'ARA de 17,33 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$.

La contrainte hydrique de quinze jours sans irrigation entraîne une diminution brutale jusqu'à l'annulation presque de l'activité nitrogénasique. La valeur moyenne de l'ARA enregistrée est de 12,12 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$, soit une baisse de 80 % par rapport au témoin. La population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃ et la population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₁ semblent plus tolérantes à la sécheresse, et cela grâce au maintien d'une bonne activité réductrice d'acétylène avec des valeurs respectives de 32,14 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$ et 19,74 μmols de $\text{C}_2\text{H}_4/\text{h/plant}$.

L'analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe III.1).

En comparant l'activité nitrogénasique du témoin par rapport aux autres traitements, nous avons constaté que l'activité de la nitrogénase est maximale dans le traitement témoin, puis commence à diminuer sous l'effet de déficit hydrique. En effet, les valeurs de l'ARA enregistrées dans les traitements modérés et sévères sont respectivement deux fois et cinq fois inférieures par rapport à l'ETM (Fig. 20).

La figure 21 montre une corrélation positive significative entre l'activité nitrogénasique et le potentiel hydrique foliaire. Les résultats de la matrice de corrélation ont révélé également une corrélation positive de ce paramètre avec la teneur relative en eau (annexe VI).

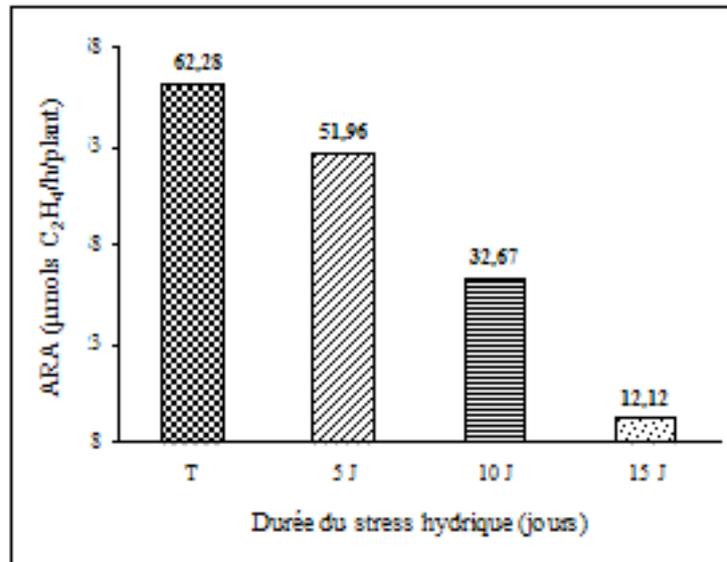


Figure 20 : Variation de l'ARA en fonction de la durée du stress hydrique

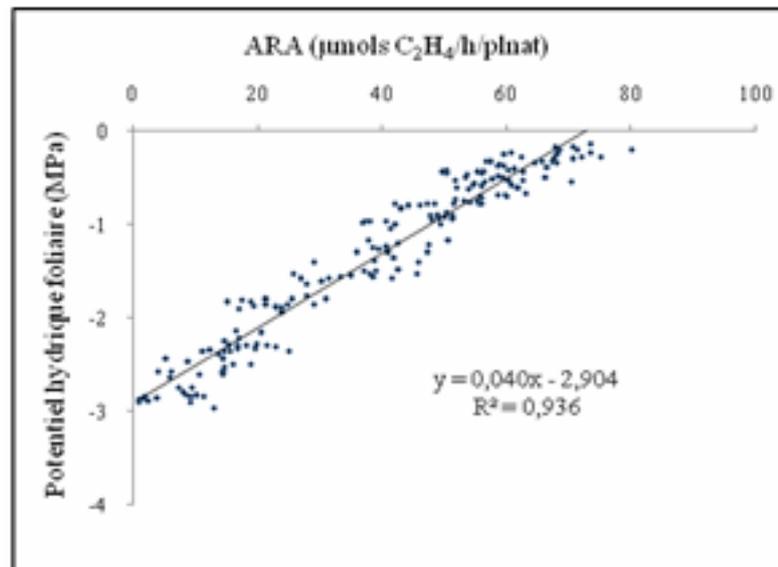


Figure 21 : Corrélation entre l'ARA et le potentiel hydrique foliaire

Discussion

Les résultats obtenus mettent en évidence la supériorité des populations inoculées par l'isolat SA₃ dans les conditions hydriques optimales. Mais sous contrainte hydrique, les couples symbiotiques se comportent différemment. Notamment, les populations d'El-Kala (Tonga-Ouest, Oum-Tboul et Berrihane) inoculées par l'isolat SA₃ et SA₁ arrivent à garder une bonne activité fixatrice d'azote.

La fixation symbiotique de l'azote est très sensible au déficit hydrique. Cette sensibilité a été signalée par plusieurs auteurs chez de nombreuses espèces, notamment *Medicago sativa* L. (Aparicio-Tejo et Sanchez-Diaz, 1982), *Arachis hypogaea* L. (Simpson et Daft, 1991), *Vicia faba* L. (Guerin et al., 1990), *Glycine max* L. (Randall Weiss et al., 1985 ;

Devries *et al.*, 1989 ; Kirda *et al.*, 1989 ; Obaton *et al.*, 1994 ; Serraj *et al.*, 1997), *Vigna sp* (Orchard et Cook, 1983), *Cicer arietinum* L. (Ounane *et al.*, 2003), *Phaseolus vulgaris* L. (Mnasri *et al.*, 2007). Les travaux de Obaton *et al.* (1982) sur le soja ont montré que l'activité de la nitrogénase est plus rapidement et fortement déprimée que l'activité nitrate réductase.

Hungria et Vargas (2000) indiquent que le stress hydrique a des effets néfastes sur : (i) la croissance et la survie des rhizobiadans le sol ; (ii) la formation et la longévité des nodules ; (iii) la synthèse de la leghémoglobine et les fonctions du nodule. En outre, un stress hydrique sévère peut mener à une inhibition irréversible de la fixation de l'azote (Sprent, 1971 ; Walker et Miller, 1986 ; Venkateswarlu *et al.*, 1989 ; Guerin *et al.*, 1991).

Sall et Sinclair (1991) ont montré chez le soja que l'activité de la nitrogénase est beaucoup plus sensible que le rendement à la baisse du potentiel hydrique des plantes.

Plusieurs causes ont été rapportées pour expliquer la sensibilité de la fixation de l'azote au déficit hydrique. Certains auteurs considèrent que la diminution de l'activité nitrogénasique est due à l'inhibition de la photosynthèse par le stress hydrique (Huang *et al.*, 1979). Ultérieurement Finn et Brun (1980) ont montré que la nitrogénase était plus sensible au déficit hydrique que la photosynthèse. Par ailleurs, Durand *et al.* (1987), Walsh (1995), Serraj et Sinclair (1998) ont expliqué cette sensibilité comme étant la perte du contenu en eau des nodules avec un rétrécissement et une diminution de la porosité de leur épiderme qui provoquerait une augmentation de la résistance à la diffusion de l'eau et de l'oxygène nécessaires aux bactéroïdes.

La forte sensibilité de l'activité fixatrice des nodosités pourrait résulter de multiples effets du dessèchement du sol : (i) perte d'eau par les nodosités, la plupart situées dans la couche de sol en dessèchement ; (ii) action sur les nodosités d'un messenger racinaire (ABA) synthétisé par les racines en réponse au dessèchement du sol, impliqué dans la fermeture des stomates et la réduction de croissance des parties aériennes ; (iii) limitation de la fourniture en carbone des nodosités, résultat de la baisse de la photosynthèse des parties aériennes ; (iv) rétro-inhibition de l'activité fixatrice, via la composition du flux phloémique issu des parties aériennes (Wakrim-Mezouri et Wery, 1994).

IV. Effet du stress hydrique sur la nutrition azotée

La figure 22 représente l'évolution de l'activité nitrate réductase chez les différents couples symbiotiques en fonction de la durée du stress hydrique. L'allure générale des histogrammes montre une diminution de cette activité qui s'accroît au fur et à mesure que le stress hydrique augmente.

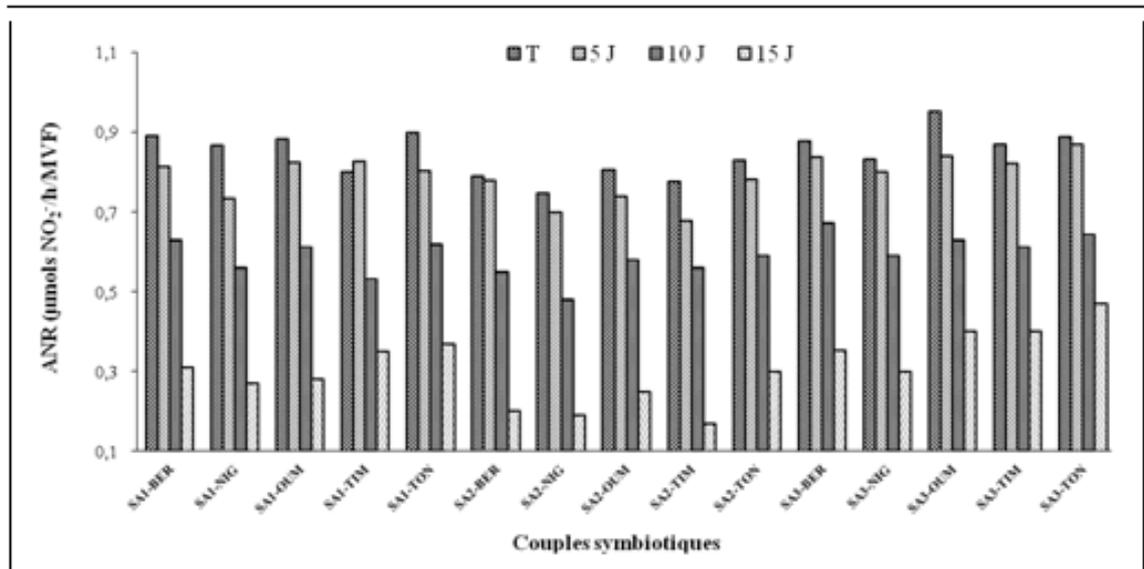


Figure 22 : Variation de l'ANR chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, l'activité nitrate réductase est plus forte par rapport aux autres traitements, elle présente une valeur moyenne de 0,85 µmols NO₂⁻/h/MVF. Le couple symbiotique SA₃-OUM enregistre une ANR de 0,95 µmols NO₂⁻/h/MVF, alors que la plus faible valeur de l'ANR est enregistrée chez le couple symbiotique SA₂-NIG (0,75 µmols NO₂⁻/h/MVF).

La contrainte hydrique de cinq jours entraîne une légère baisse de l'ANR chez toutes les associations symbiotiques. La valeur moyenne de l'ANR enregistrée est de 0,79 µmols NO₂⁻/h/MVF, soit une chute de 7 % par rapport au témoin. La plus importante valeur (0,87 µmols NO₂⁻/h/MVF) est notée chez la population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃. Les populations Niger et Timimoun inoculées par l'isolat SA₂ présentent les plus faibles valeurs de l'ANR avec respectivement 0,70 et 0,68 µmols NO₂⁻/h/MVF.

Après dix jours sans irrigation, l'activité nitrate réductase diminue fortement. La valeur moyenne enregistrée est de 0,59 µmols NO₂⁻/h/MVF. Elle varie entre 0,67 µmols NO₂⁻/h/MVF chez le couple symbiotique SA₃-BER et 0,48 µmols NO₂⁻/h/MVF chez le couple symbiotique SA₂-NIG.

L'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours provoque une chute brutale de l'ANR, soit trois fois inférieure par rapport au témoin. Les populations Niger et Timimoun inoculées par l'isolat SA₂ sont plus affectées par cette contrainte avec respectivement 0,17 et 0,19 µmols NO₂⁻/h/MVF. Par contre, la valeur élevée de l'ANR (0,47 µmols NO₂⁻/h/MVF) enregistrée par SA₃-TON indique probablement tolérance de cette association symbiotique à la sécheresse.

L'analyse statistique des données a révélé une différence au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques, leur interaction n'est pas révélée significative (annexe III.2).

A la lumière des résultats obtenus, nous avons constaté que l'activité réductrice d'acétylène (ARA) et l'activité nitrate réductase (ANR) évoluent dans le même sens sous l'effet du stress hydrique. Cependant, l'activité nitrogénasique est plus sensible au déficit hydrique par rapport à l'ANR (Fig. 23). En effet, un manque d'eau pendant cinq jours entraîne une baisse de 16,57 % de l'ARA et seulement 7,05 % de l'ANR. A la fin de la contrainte hydrique sévère, l'activité nitrogénasique est cinq fois inférieure à celle du témoin par contre l'activité nitrate réductase ne diminue que trois fois par rapport au témoin.

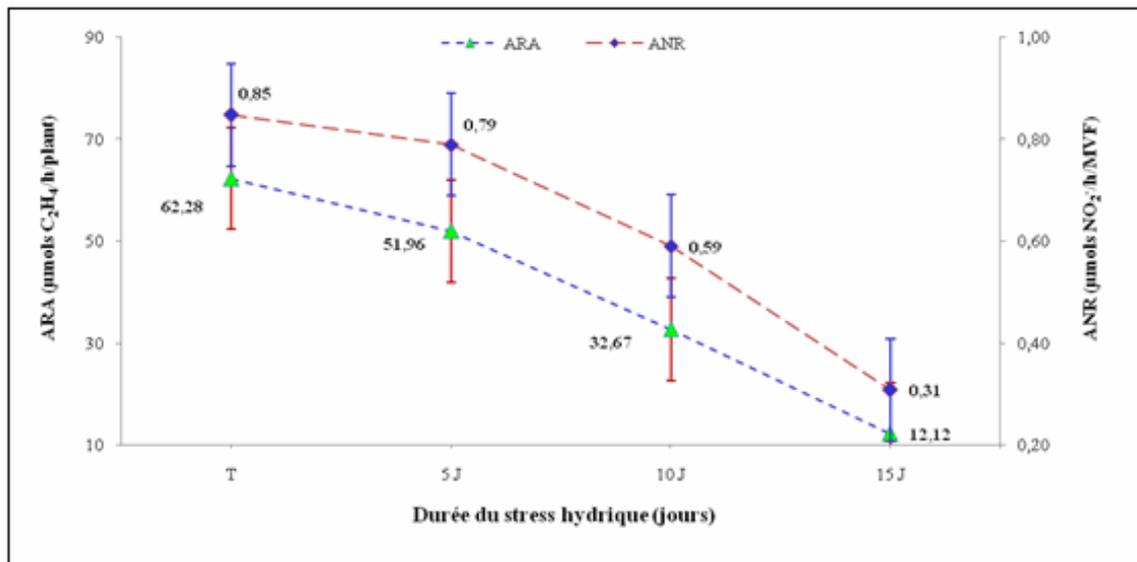


Figure 23 : Evolution de l'ANR et l'ARA en fonction de la durée du stress.

Discussion

La réduction de l'assimilation des nitrates sous contrainte hydrique a été rapportée par plusieurs auteurs (Frechilla *et al.*, 2000 ; Dubey et Pessaraki, 2001 ; Reddy *et al.*, 2003 ; Ounane *et al.*, 2003). Cette réduction peut notamment s'expliquer d'une manière indirecte par la diminution du potentiel hydrique foliaire qui a un effet sur l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs par les racines. Une corrélation positive entre l'activité nitrate réductase et le potentiel hydrique foliaire a été trouvée chez le maïs (Shaner et Boyer, 1976 In Dubey et Pessaraki, 2001).

Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés dans la littérature chez d'autres légumineuses, notamment chez *Glycine max* (Obaton *et al.*, 1994 ; Hioun et Djekoun, 2005), *Cicer arietinum* L. (Ounane, 1998 ; Bacha, 2002), *Pisum sativum* L. (Frechilla *et al.*, 2000), *Sesbania aculeata* et *Phaseolus vulgaris* L. (Ashraf et Iram, 2005). Shaner et Boyer (1976), sur le maïs, ont montré, qu'une baisse modérée du potentiel hydrique foliaire entraîne une baisse de la synthèse du nitrate réductase par suite d'une baisse du flux de nitrate qui arrive au niveau des feuilles.

Les résultats obtenus par Amri-Tiliouine (2008) qui a travaillé sur une seule population d'arachide inoculée par six isolats rhizobiens indiquent que l'ANR diminue d'une façon proportionnelle à la sévérité de la contrainte hydrique.

Plusieurs propositions ont été formulées pour expliquer la baisse de l'activité nitrate réductase sous contrainte hydrique. L'explication la plus plausible suggérée par **Morilla et al.** (1971) *In* **Dubey et Pessaraki** (2001) est que la réduction de l'ANR est due à un déclin de la synthèse de l'enzyme plutôt qu'à l'augmentation de sa dégradation. Une autre explication indique que la baisse de l'ANR par l'effet du déficit hydrique est due à la diminution du flux de NO_3^- et pas de la diminution du potentiel hydrique ou bien les quantités de NO_3^- dans les feuilles (**Dubey et Pessaraki**, 2001). De la même manière **Singh et Sawhney** (1989), suggèrent que la réduction de l'activité nitrate réductase dans ces conditions est expliquée par l'abaissement de la capacité des tissus à synthétiser la nitrate réductase.

D'après **Sall** (1987), le manque d'eau diminue l'activité photosynthétique et handicape la réduction du nitrate par un manque du pouvoir réducteur à l'ANR. Les besoins énergétiques seraient diminués suite à la fermeture des stomates.

V. Effet du stress hydrique sur l'état hydrique de la plante

V.1. Teneur relative en eau

L'état hydrique des feuilles chez les différentes associations symbiotiques rhizobium-arachide soumises à un déficit hydrique est illustré sur la figure 24. L'allure générale des histogrammes montre que la TRE diminue proportionnellement à la durée du stress hydrique.

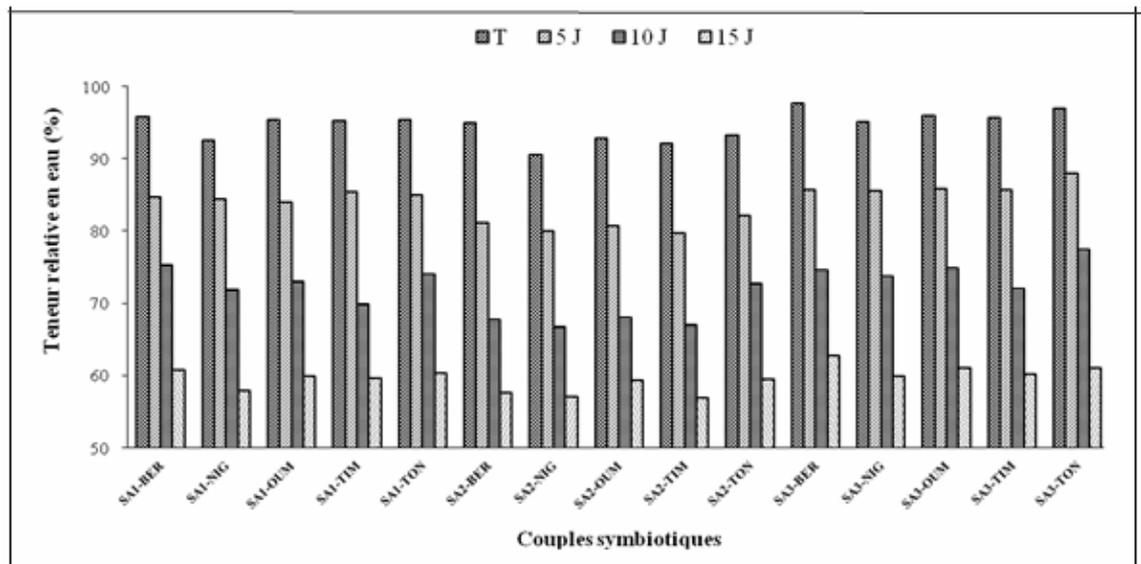


Figure 24 : Variation de la TRE chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, la TRE atteint une valeur moyenne la plus importante (94,63 %) par rapport aux autres traitements. Les valeurs de TRE obtenues oscillent entre 97,60 % chez le couple symbiotique SA₃-BER et 90,52 % chez l'association symbiotique SA₂-NIG.

Après cinq jours de stress, l'effet de ce dernier se traduit par une diminution significative de la TRE chez tous les couples symbiotiques. La TRE moyenne enregistrée est de 83,87 %, soit une baisse de 11,37 % par rapport au témoin. La meilleure TRE est notée chez SA₃-TON avec une valeur de 88 %. La population saharienne Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ enregistre la plus faible valeur de la TRE (79,66 %).

Le manque d'eau provoqué par l'arrêt de l'arrosage pendant dix jours, entraîne une réduction plus importante de la TRE (72 %). La population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃ arrive à maintenir la plus forte valeur de la TRE (77,43 %). Les plus faibles valeurs sont observées chez SA₂-TIM et SA₂-NIG avec respectivement 67 % et 66,72 %.

La contrainte hydrique sévère suite à l'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours, se manifeste par un effet dépressif sur la TRE. Le couple symbiotique SA₃-BER s'est montré plus tolérant à cette contrainte avec une TRE de 62,77 %, tandis que les couples symbiotiques SA₂-NIG et SA₂-TIM sont plus sensibles à la sécheresse avec des TRE respectives de 57,11 % et 56,87 %.

L'analyse de la variance a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et traitements hydriques (annexe IV.1).

La figure 25 montre une corrélation positive significative entre la teneur relative en eau et le potentiel hydrique foliaire. Cette corrélation est souvent utilisée pour quantifier la tolérance des tissus à la déshydratation ; les tissus qui maintiennent une TRE supérieure par rapport à un potentiel hydrique faible sont considérés plus tolérants à la déshydratation (Iannucci *et al.*, 2002).

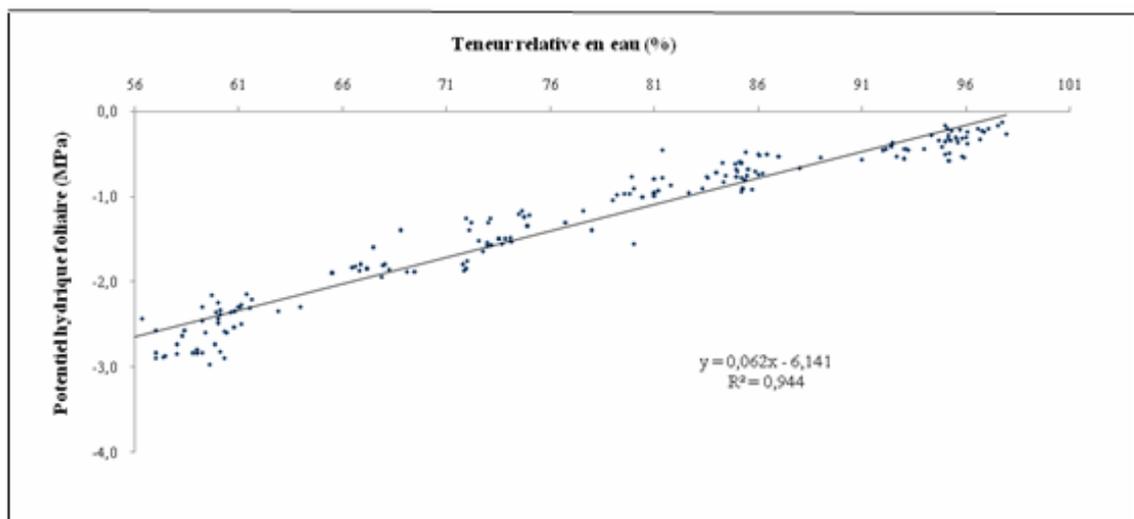


Figure 25 : Corrélation entre la teneur relative en eau et le potentiel hydrique foliaire.

Discussion

En situation de stress hydrique, les différents couples symbiotiques étudiés se comportent différemment. Les populations Tonga-Ouest, Oum-Tboul et Berrihane inoculées par

l'isolat SA₃ et SA₁ maintiennent une teneur élevée en eau par rapport aux autres couples symbiotiques. Le maintien d'une teneur élevée en eau dans les feuilles en croissance et dans les feuilles en expansion, sous stress hydrique, indique l'efficacité de l'ajustement osmotique, qui contrebalance la diminution du potentiel hydrique, sans diminution significative de la TRE (**Hsiao et al ., 1976**).

Nos résultats rejoignent ceux obtenus par nombreux auteurs sur plusieurs espèces, telles que *Vigna unguiculata* et *Phaseolus vulgaris* L. (**Cruz de Carvalho et al ., 1998**), *Vigna sp* (**Silveira et al ., 2003**), *Triticum eastivum* (**Bajji et al ., 2000**), *Aeluropus lagopoides* (**Mohsenzadeh et al ., 2006**), *Arachis hypogaea* L. (**Clavel et al ., 2005**), *Zea mays* (**Nayyar et Gupta, 2006**), *Hedysarum carnosum* (**Tibaoui et al ., 2006**), *Vicia faba* L. (**Khan et al ., 2007**), *Medicago truncatula* (**Nunes et al ., 2008**), *Pennisetum glaucum* L. (**Radhouane, 2008**).

Poormohammad Kiani (2007) sur 32 lignées de tournesol a obtenu une TRE qui oscille entre 92 % à 82 % en conditions irriguées et de 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 hydriques très drastiques.

Les travaux de **Babu et Rao (1983)**, effectués sur l'arachide, montrent que le stress hydrique diminue la TRE jusqu'au 29 %, alors que le témoin non stressé garde une TRE de l'ordre de 85 à 90 %.

Le maintien de l'état hydrique de la plante est considéré comme un mécanisme adaptatif important pour conserver l'activité physiologique au cours du déficit hydrique (**Conroy et al ., 1988**).

V.2. Potentiel hydrique foliaire

Les résultats de la variation du potentiel hydrique foliaire en fonction des couples symbiotiques et des traitements hydriques sont présentés dans la figure 26. Cette figure montre que, chez tous les couples symbiotiques, l'augmentation de la durée de stress s'accompagne d'un abaissement du potentiel hydrique foliaire. Cet abaissement est d'autant plus accentué que la durée de la contrainte hydrique est plus sévère.

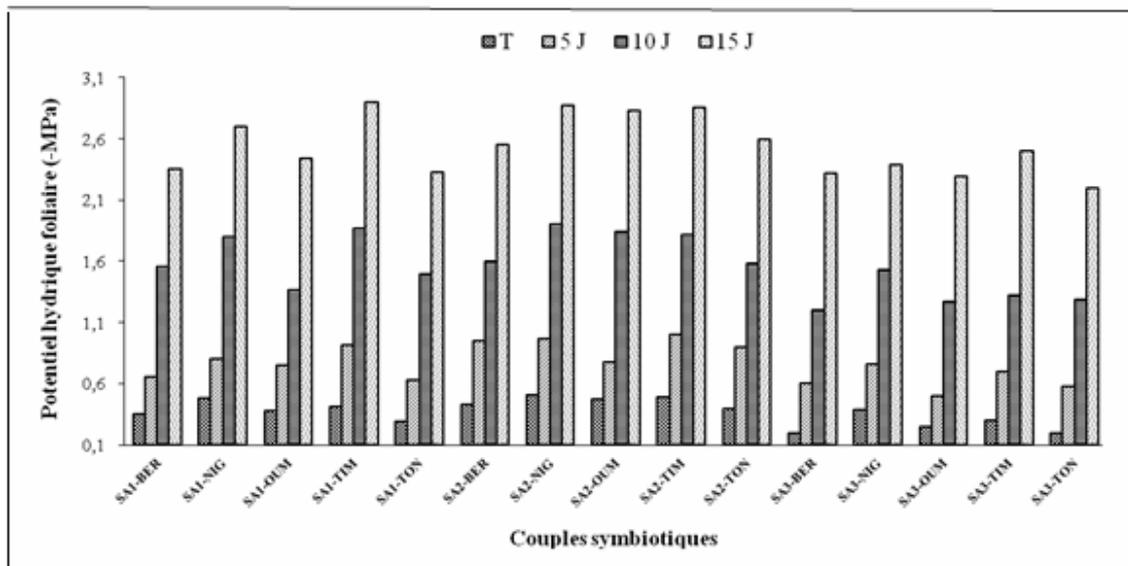


Figure 26 : Variation du potentiel hydrique foliaire chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, le potentiel hydrique foliaire atteint une valeur la plus faible par rapport aux autres traitements (– 0,37 MPa). En effet, cette valeur oscille entre – 0,20 MPa chez le couple symbiotique SA₃-TON et – 0,51 MPa chez l’association symbiotique SA₂-NIG.

La contrainte hydrique faible provoquée par l’arrêt de l’arrosage pendant cinq jours se traduit par une diminution du potentiel hydrique chez tous les couples symbiotiques. La valeur moyenne notée est de – 0,77 MPa, soit une baisse de 51,74 % par rapport au témoin. La valeur la plus élevée (– 0,50 MPa) est observée chez SA₃-OUM. L’interaction symbiotique SA₂-TIM montre la plus faible valeur (– 1 MPa).

Après dix jours sans arrosage, l’effet du stress est plus marqué. Il se traduit par une diminution importante du potentiel hydrique foliaire (–1,56 MPa). La population Berrihane inoculée par l’isolat SA₃ surclasse toutes les interactions symbiotiques avec une valeur de – 1,20 MPa. Le couple symbiotique SA₂-NIG se classe en dernier avec une valeur de – 1,90 MPa.

L’arrêt de l’irrigation pendant quinze jours entraîne une forte diminution du potentiel hydrique foliaire, soit une baisse de 85 % par rapport au témoin. La population Tonga-Ouest inoculée par l’isolat SA₃ est plus tolérante à cette contrainte avec une valeur de – 2,20 MPa. La plus faible valeur (- 2,90 MPa) enregistrée par SA₂-TIM indique la sensibilité de ce couple symbiotique à la sécheresse.

L’analyse statistique des données a révélé une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe IV.2).

Discussion

Le maintien d’un potentiel hydrique élevé chez la plante indique une stratégie d’évitement qui semble liée, d’une part, à une optimisation de l’absorption de l’eau par les racines et, d’autre part, à un ensemble complexe de caractères morphologiques racinaires (profondeur,

masse et volume, ramifications) (**Monneveux, 1997**). De ce fait, nous pouvons dire qu'une plante qui évite la déshydratation est une plante qui conserve un potentiel hydrique élevé lorsqu'elle est soumise à un déficit hydrique. Elle est ainsi capable de maintenir une hydratation tissulaire suffisante, permettant une fonction métabolique normale, soit en réduisant les pertes, soit en augmentant l'absorption d'eau.

Nos résultats relatifs à la diminution du potentiel hydrique sous l'effet du stress hydrique sont rapportés par plusieurs auteurs chez différentes espèces. En effet, **Radhouane (2008)** sur *Pennisetum glaucum* L. enregistre une chute du potentiel hydrique foliaire plus de 80 % lors de l'application d'un stress sévère. Chez l'arachide, le potentiel hydrique atteint une valeur de - 4,4 MPa après 28 jours sans irrigation (**Clavel et al., 2005**) et -5 MPa après 35 jours sans irrigation (**Reddy et al., 2003**). **Black et al. (1985)** rapporte que l'arachide abaisse son potentiel hydrique afin de surmonter une période du stress hydrique.

Même pour des plantes bien alimentées en eau, une diminution du potentiel hydrique foliaire à la mi-journée est souvent observée au champ, lorsque la journée est chaude et ensoleillée (**Tardieu et al., 1993**).

Selon **Sinclair et Ludlow (1985)**, la valeur du potentiel hydrique que peut atteindre la dernière feuille viable (capable de récupérer après réhydratation de la plante) représente une mesure clef de la capacité de 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 - 8,2 MPa. **Bajji et al. (2000)** ont expliqué la diminution du potentiel hydrique par l'abaissement du potentiel osmotique.

En conditions de sécheresse, la baisse du potentiel hydrique des plantes induit une importante perte de turgescence au niveau des feuilles (**Boyer, 1982 ; Sorells et al., 2000**). Le maintien d'un potentiel hydrique élevé est lié à l'aptitude de la plante à extraire l'eau du sol et à la capacité de limiter les pertes d'eau par transpiration (**Turner, 1986**). Malgré toutes les réponses physiologiques des plantes à la sécheresse, une diminution continue du potentiel hydrique du substrat finit par se répercuter sur le potentiel hydrique de la plante et sur son rendement (**Bidinger et al., 1987**).

V.3. Résistance stomatique

Les résultats illustrés sur la figure 27 montrent que l'augmentation de la résistance stomatique chez les associations symbiotiques est proportionnelle à la sévérité de la contrainte hydrique appliquée.

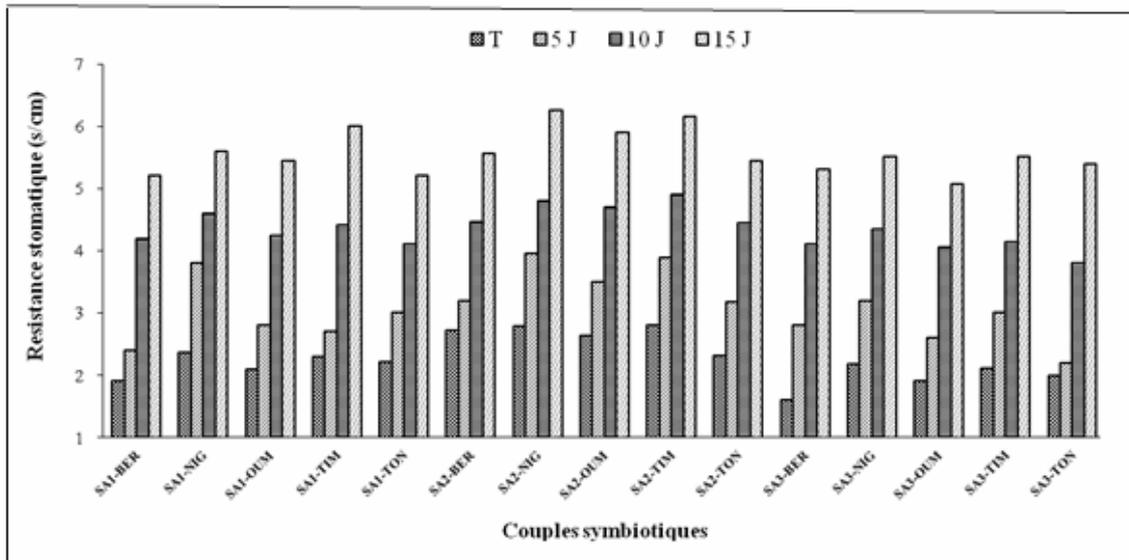


Figure 27 : Variation de la résistance stomatique chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Les faibles résistances stomatiques sont enregistrées chez les couples symbiotiques qui n'ont subi aucune restriction hydrique. La plus faible résistance stomatique affichée sur le poromètre est celle du couple symbiotique SA₃-BER avec une valeur de 1,60 s/cm. Par contre, la population Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ enregistre une résistance stomatique de 2,81 s/cm.

Après cinq jours sans arrosage, le poromètre affiche une valeur moyenne de 3,08 s/cm, soit une augmentation de 26,57 % par rapport au témoin. La population Tonga-Ouest inoculée par l'isolat SA₃ enregistre la plus faible résistance stomatique (2,20 s/cm), tandis que le couple symbiotique SA₃-NIG enregistre la plus forte valeur (3,95 s/cm).

La résistance stomatique continue d'augmenter jusqu'à atteindre une valeur de 4,36 s/cm après dix jours sans irrigation. Elle oscille entre 3,80 s/cm et 4,90 s/cm respectivement pour SA₃-TON et SA₂-TIM.

L'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours engendre une augmentation brutale de la résistance stomatique (5,57 s/cm). Le couple symbiotique SA₂-NIG est plus affecté par cette contrainte (6,25 s/cm). Les associations symbiotiques SA₁-TON, SA₁-BER et SA₃-OUM semblent plus tolérantes à la sécheresse avec respectivement 5,20 s/cm, 5,20 s/cm et 5,08 s/cm.

L'analyse de la variance montre une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques, leur interaction n'est pas significative (annexe IV.3).

La figure 28 montre une corrélation négative significative ($R = -0,95$) entre la résistance stomatique et le potentiel hydrique foliaire. La même corrélation est signalée par **Stewart et al.** (1984) sur le maïs. Le point critique du potentiel foliaire qui correspond au début de l'augmentation de la résistance stomatique est souvent pris comme repère de l'apparition d'un stress hydrique.

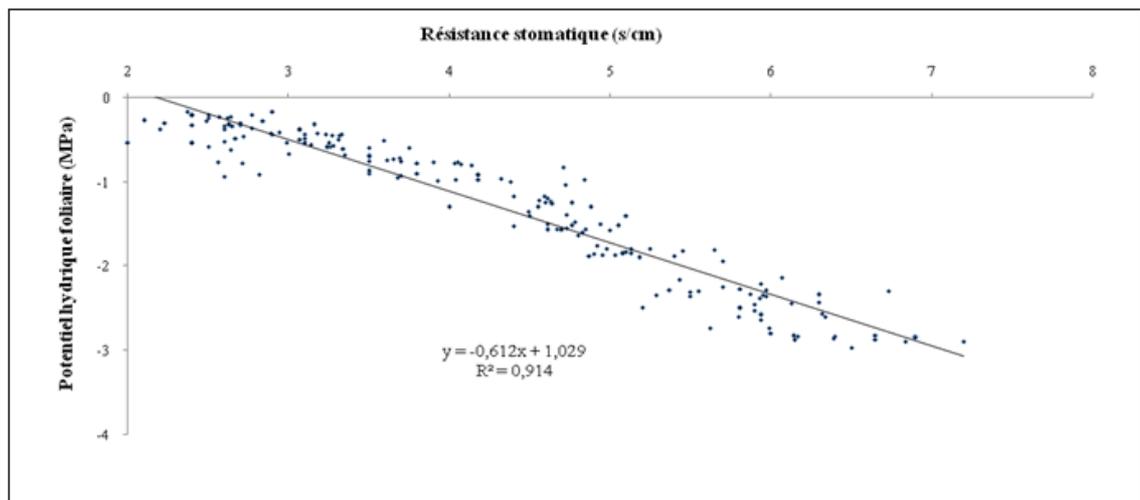


Figure 28 : Corrélation entre la résistance stomatique et le potentiel hydrique foliaire.

Discussion

Les couples symbiotiques se comportent différemment en fonction de la durée du stress. Les populations Timimoun et Niger inoculées par l'isolat SA₂ semblent indiquer les plus sensibles au stress par rapport aux autres couples.

L'effet d'une contrainte hydrique sur la résistance stomatique a été mis en évidence par plusieurs auteurs sur plusieurs espèces. **Bajji et al. (2001)**, sur trois géotypes de blé dur, ont obtenu une résistance stomatique qui varie entre 15 et 30 s/cm après quinze jours sans irrigation. **Lazali (2006)**, sur seize variétés de luzerne pérenne, montre une résistance stomatique moyenne de 1,53 s/cm chez les plantes bien irriguées et 2,45 s/cm chez les plantes stressées.

L'augmentation de la résistance stomatique sous stress hydrique est expliquée par la diminution du potentiel hydrique foliaire qui conduit à la fermeture des stomates (Guyot, 1998).

La forte résistance stomatique des feuilles, en conditions sèches, est considérée comme une conséquence des mécanismes de régulation de l'évaporation de l'eau par la plante. En situation de stress lorsque le potentiel hydrique du sol diminue, les racines vont réagir en émettant un signal sous forme d'une hormone (ABA) qui sera véhiculée par la sève jusqu'aux feuilles qui vont alors fermer leurs stomates (**Zhang et Davies, 1989** ; **Davis et al. , 1994** ; **Leclerc, 1999**).

V.4. Température du couvert végétal

Comme pour la résistance stomatique, l'effet du stress hydrique se manifeste par une augmentation de la température du couvert végétal. En effet, cette augmentation varie en fonction des couples symbiotiques et des traitements hydriques comme nous le montrent les résultats de la figure 29.

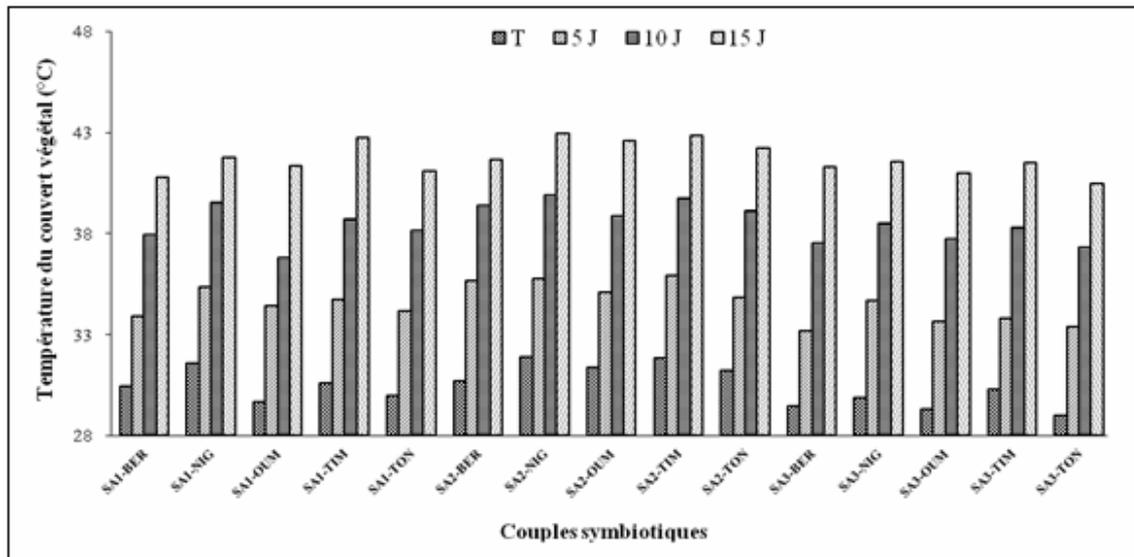


Figure 29 : Variation de la TCV chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Le traitement hydrique conduit à l'ETM se traduit par une TCV de 30,49°C. La TCV varie entre 29°C chez le couple symbiotique SA₃-TON et 31,92°C chez l'association symbiotique SA₂-NIG.

Après cinq jours de stress, nous remarquons une augmentation de la TCV, soit 11,83 % par rapport au témoin. La TCV la plus élevée est enregistrée chez la population Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ avec une valeur de 35,94°C. Le couple symbiotique SA₃-BER montre la plus faible TCV (33,20°C).

Après dix jours sans arrosage, la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ se distingue par la plus forte TCV (39,89°C). La plus faible TCV (36,80°C) est observée chez l'interaction symbiotique SA₁-OUM.

L'arrêt de l'arrosage pendant quinze jours entraîne une élévation de la TCV, soit une augmentation de 26,93 % par rapport au témoin. Les couples symbiotiques SA₂-TIM et SA₂-NIG sont plus affectés par cette contrainte avec respectivement 42,87°C et 42,96°C. La plus faible TCV (40,46°C) enregistrée par SA₃-TON atteste sa tolérance à la sécheresse.

L'analyse statistique des données a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe IV.4).

Discussion

La température du couvert végétal moyenne enregistrée par les couples symbiotiques qui n'ont subi aucune restriction hydrique est de 30,49°C. Elle atteint une valeur de 34,58°C après cinq jours sans arrosage et 38,51°C, 41,73°C lors de l'application du stress modéré et sévère. Il faut rappeler que les mesures de ce paramètre ont été effectuées entre 10^h et 11^h du matin à la fin de chaque traitement hydrique, comme nous avons mesuré aussi la température à l'intérieur de la serre. La différence entre la température du couvert végétal (T_C) et celle de l'air (T_a) traduit l'état hydrique des plantes. Les valeurs positives de (T_c – T_a) est un signe clair de la présence d'un déficit hydrique (Aidaoui et Hartani, 2000).

De nombreux auteurs, sur plusieurs espèces, ont indiqué que la TCV augmente au fur et à mesure que le déficit hydrique s'accroît, notamment chez *Oryza sativa* L. (Pantuwan *et al.*, 2002), *Medicago sativa* L. (Lazali, 2006), *Vicia faba* L. (Khan *et al.*, 2007). Cette augmentation de la température dans les organes aériens est la conséquence de la fermeture des stomates, par l'intermédiaire desquelles la transpiration assure la régulation thermique de la plante.

La température du couvert végétal est un autre paramètre qui peut nous aider à mieux comprendre les mécanismes de la réponse des plantes à la sécheresse. Il est perçu par Hopkins (2003) comme un indicateur de stress.

V.5. Efficience d'utilisation de l'eau

D'après la Figure 30, nous remarquons que l'efficience d'utilisation de l'eau diminue d'une façon proportionnelle avec l'augmentation de la durée du stress hydrique.

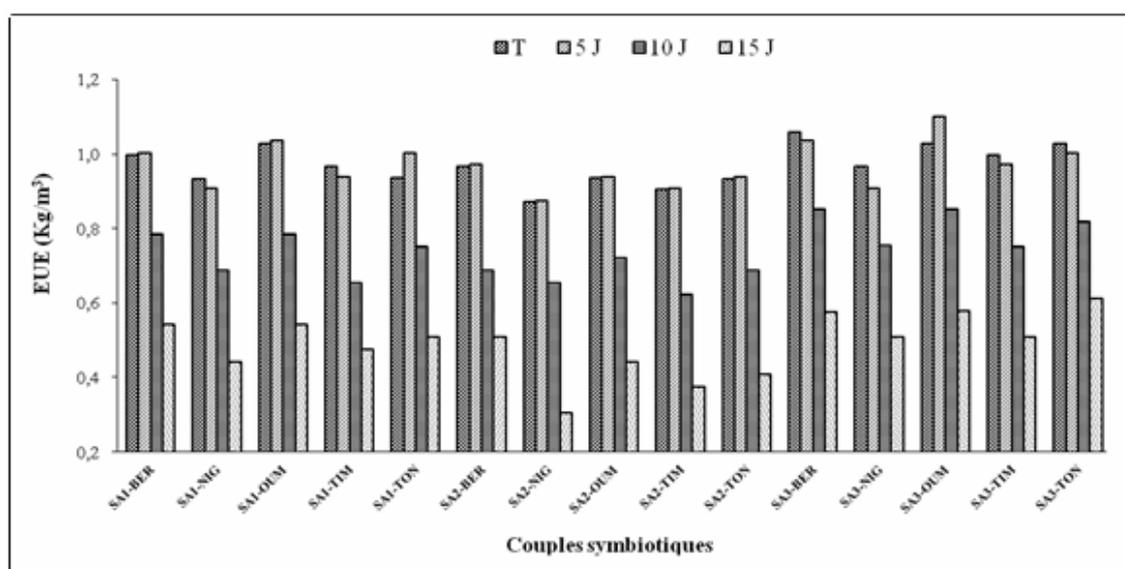


Figure 30 : Variation de L'EUE chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

L'efficience d'utilisation de l'eau moyenne enregistrée dans le traitement témoin est de $0,97 \text{ kg/m}^3$. Elle varie entre $1,06 \text{ kg/m}^3$ chez le couple symbiotique SA₃-BER et $0,87 \text{ kg/m}^3$ chez la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂.

Après cinq jours de stress, l'effet de ce dernier ne semble pas avoir d'impact sur l'EUE chez tous les couples symbiotiques. L'interaction symbiotique SA₃-OUM serait la plus valorisatrice de l'eau avec une valeur de $1,10 \text{ kg/m}^3$. La faible efficience est observée chez le couple symbiotique SA₂-NIG avec une valeur de $0,87 \text{ kg/m}^3$.

La contrainte hydrique de dix jours sans arrosage entraîne une réduction importante de l'EUE, soit une baisse de 23,71 % par rapport au témoin. L'association symbiotique SA₃-BER devient dans ce cas, celle qui valorise mieux l'eau, et ce avec une efficience de $0,85$

kg/m³. La population saharienne Timimoun inoculée par l'isolat SA₂ se classe en dessous de tous les couples symbiotiques et se distingue par une faible valeur d'EUE (0,62 kg/m³).

Une baisse importante de l'EUE est observée après l'application d'un stress sévère. La valeur moyenne de l'efficacité marquée est de 0,49 kg/m³, soit une diminution de 49,48 % par rapport au témoin. Les interactions SA₃-TON, SA₃-BER et SA₃-OUM sont avérées plus valorisatrices de l'eau avec respectivement 0,61 kg/m³, 0,58 kg/m³ et 0,58 kg/m³. Le couple symbiotique SA₂-NIG semble plus affecté par le déficit hydrique, avec une faible EUE (0,31 kg/m³).

L'analyse statistique des données a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe IV.5).

Discussion

Le comportement des couples symbiotiques à la contrainte hydrique est différent. Les populations d'El-Kala (Oum-Tboul, Berrihane et Tonga-Ouest) inoculées par l'isolat SA₃ et SA₁ semblent plus tolérantes par rapport aux autres couples.

L'efficacité d'utilisation de l'eau est considérée par **Reddy et al.** (2003) comme un bon caractère d'appréciation de la résistance des plantes à la sécheresse.

La diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau sous contrainte hydrique est rapportée par plusieurs auteurs. **Sarr et al.** (2005) sur trois variétés de niébé cultivées sous contrainte hydrique a signalé que la diminution de l'efficacité de l'utilisation de l'eau a été de moitié par rapport à l'ETM. Des résultats similaires ont été obtenus par **Wu et al.** (2008) sur *Sophora davidii* et **Collino et al.** (2000) sur l'arachide.

Lazali (2006) sur seize variétés de luzerne pérenne (*Medicago sativa* L.) montre que l'efficacité de l'utilisation de l'eau est plus important dans les conditions non limitantes en eau par rapport aux conditions de déficit hydrique, comme il signale aussi que les variétés qui valorisent mieux l'eau dans les conditions irriguées sont les mêmes dans le cas des conditions sèches.

Il faut rappeler que l'efficacité d'utilisation de l'eau est considérée comme un indicateur de l'adaptation des plantes à la sécheresse et que la tolérance à la sécheresse d'une plante cultivée est le résultat de l'expression de nombreux caractères dont l'efficacité de l'utilisation de (**Hebbar et al.**, 1994).

L'efficacité de l'utilisation de l'eau est un indicateur fonctionnel fortement lié à la croissance des plantes dans les conditions de déficit hydrique, comme elle dépend de la quantité de l'eau utilisée par la croissance pour la production de la biomasse (**Liu et Stutzel, 2004** ; **Monclus et al.**, 2006).

VI. Effet du stress hydrique sur le rendement et ses composantes

VI.1. Nombre de gousses/plant

La variation du nombre de gousses/plant chez les couples symbiotiques en fonction des traitements hydriques est présentée sur la figure 31. 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 de gousses/plant.

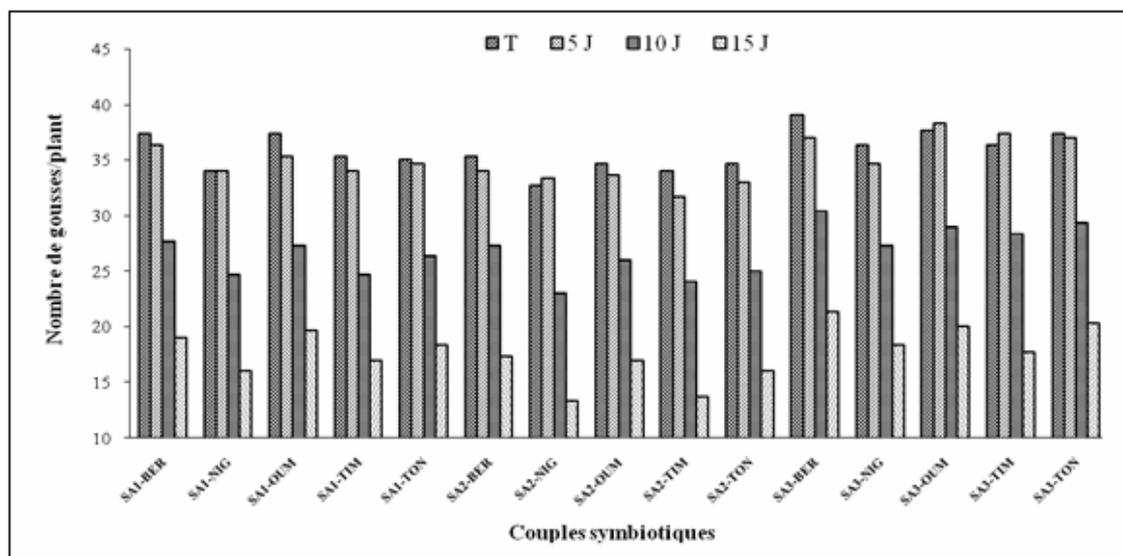


Figure 31 : Variation du nombre de gousses/plant chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour les couples symbiotiques témoins, le nombre moyen de gousses est de 36 gousses/plant. Il varie entre 39 gousses/plant chez l'interaction symbiotique SA₃-BER et 33 gousses/plant chez le couple symbiotique SA₂-NIG.

Pour les couples symbiotiques stressés pendant cinq jours, l'effet de ce dernier ne semble pas avoir d'impact sur le nombre de gousses/plant pour l'ensemble des associations symbiotiques. Le nombre moyen enregistré est de 35 gousses/plant. La population d'El-Kala Oum-Tboul inoculée par l'isolat SA₃ prend la tête du classement avec 38 gousses/plant alors que le couple symbiotique SA₂-TIM se classe en dernière position avec 32 gousses/plant.

L'arrêt de l'arrosage pendant dix jours entraîne une diminution du nombre de gousses/plant chez toutes les interactions symbiotiques. Le nombre moyen de gousses/plant noté est 27, soit une baisse de 25 % par rapport au témoin. Le nombre de gousses le plus important est observé chez la population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃ avec 30 gousses/plant. L'interaction symbiotique SA₂-NIG marque le plus faible nombre de gousses avec 23 gousses/plant.

La contrainte hydrique de quinze jours sans arrosage se manifeste par une chute importante du nombre de gousses/plant. Le nombre moyen de gousses récoltées est de 18 gousses/plant, soit une diminution de 50 % par rapport au témoin. L'interaction symbiotique SA₂-NIG est plus affectée par cette contrainte avec seulement 13 gousses/plant. Le maintien d'un nombre élevé de gousses chez le couple symbiotique SA₃-BER indique probablement sa tolérance à la sécheresse.

L'analyse statistique des données a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe V.1).

Discussion

L'étude de ce paramètre partage le comportement des couples symbiotiques au déficit hydrique en trois groupes. Le premier groupe renferme les couples symbiotiques SA₃-BER, SA₃-OUM et SA₃-TON qui semblent les plus tolérants au déficit hydrique. Le deuxième groupe serait plus affecté par la contrainte hydrique, et contient la population saharienne Timimoun et la population nigérienne inoculées par l'isolat SA₂. Le dernier groupe englobe le reste des associations symbiotiques qui se caractérisent par une tolérance moyenne.

Nos résultats relatifs à la sensibilité du nombre de gousses/plant au déficit hydrique rejoignent ceux obtenus par plusieurs auteurs. **Mwanamwenge et al. (1999)**, sur la fève, ont montré que le nombre de gousses par plant est plus touché par la contrainte hydrique que le nombre de graines par gousse. La même constatation a été signalée par **Mouhouche (2001)** sur quatre espèces de légumineuses alimentaires. **Mefi et al. (2006)** sur *Medicago polymorpha* indiquent que le nombre de gousses par plant est plus pénalisé par le stress hydrique.

Les travaux de **Sharma et Sivakumar (1991)** sur l'arachide montrent que la diminution du nombre de gousses par plant sous contrainte hydrique est due à la compaction du sol qui affecte leur développement. **Mwanamwenge et al. (1999)** ont expliqué la diminution du nombre de gousses/plant au déficit hydrique par l'avortement des fleurs.

IV.2. Rendement

La durée du stress induit une diminution du rendement chez toutes les associations symbiotiques (Fig. 32). En effet, cette diminution s'accompagne avec l'augmentation de la sévérité du stress.

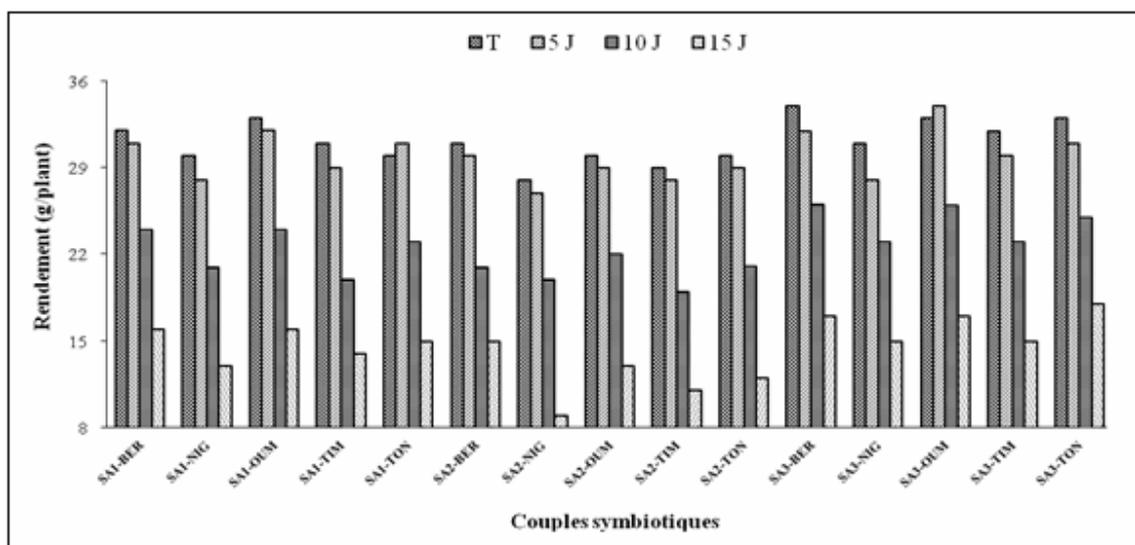


Figure 32 : Variation du rendement chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour le traitement ETM, le rendement moyen est de 30 g/plant. Il varie entre 34 g/plant chez l'association symbiotique SA₃-BER et 28 g/plant chez le couple symbiotique SA₂-NIG.

L'arrêt de l'arrosage pendant cinq jours engendre une diminution significative du rendement. Le rendement moyen noté est de 30 g/plant, soit une baisse de 3,86 % par rapport au témoin. Les rendements obtenus suivent pratiquement ceux du témoin, c'est ainsi que nous trouvons le couple symbiotique SA₃-OUM en tête du classement avec une valeur de 31 g/plant. L'interaction symbiotique SA₂-NIG, également, garde sa position du couple le moins productif avec une valeur de 27 g/plant.

Après dix jours sans arrosage, l'effet de déficit hydrique se traduit par une baisse du rendement chez toutes les associations symbiotiques. La valeur moyenne du rendement enregistrée est de 23 g/plant, soit une diminution de 27,60 % par rapport au témoin. La population Berrihane inoculée par l'isolat SA₃ se montre la plus productive avec une valeur de 26 g/plant. Le plus faible rendement (19 g/plant) est obtenu par l'association symbiotique SA₂-TIM.

Pour les couples symbiotiques stressés pendant quinze jours, le rendement est fortement pénalisé (14 g/plant), soit une chute de 53,77 % par rapport au témoin. L'interaction symbiotique SA₂-NIG est plus touchée par cette contrainte avec seulement 9 g/plant. Par contre le rendement élevé enregistré par SA₃-TON (18 g/plant) indique probablement une résistance de cette interaction symbiotique à la sécheresse.

L'analyse statistique des données par le biais de l'analyse de la variance a mis en évidence une différence significative au seuil de 0,1 % entre les couples symbiotiques et les traitements hydriques (annexe V.2).

Des corrélations positives significatives du rendement avec les paramètres de croissance et les deux activités enzymatiques (ARA et ANR), d'une part, et du rendement avec la teneur relative en eau et le potentiel hydrique foliaire, d'autre part, ont été signalées par la matrice de corrélation (annexe VI). **Nautiyal et al . (1995)** ont établi une corrélation positive entre la teneur relative en eau et le rendement chez l'arachide.

Discussion

A la lumière des résultats obtenus, nous avons remarqué que les associations symbiotiques les plus productives dans les conditions optimales, le sont aussi dans les conditions restrictives en eau. Le maintien des rendements élevés par ces couples sous stress hydrique revient à leurs processus physiologiques et métaboliques qui sont moins affectés par la sécheresse.

De nombreux auteurs ont signalé la réduction du rendement de l'arachide sous stress hydrique (**Reddy et al ., 2003** ; **Clavel et al ., 2006**). Les résultats obtenus par **Sarr et al . (2001)** sur le niébé montrent clairement l'effet pénalisant du stress hydrique sur le rendement en graines et en gousses.

À l'instar de nos résultats, **Clavel et al . (2006)** chez l'arachide cultivée sous contrainte hydrique ont enregistré un rendement qui varie entre 7 et 11 qx/ha.

L'effet d'un déficit hydrique sur le rendement final en graines dépend du stade auquel il intervient. Chez le soja, les stades floraison et maturation des grains sont les plus sensibles (**Mourad et al ., 1990**).

Reddy et al. (2003) attribuent la baisse du rendement chez l'arachide en situation contraignante à la diminution de la durée de la phase de développement des gousses.

La diminution du rendement est dû à la réduction du taux de photoassimilats disponible pour le remplissage de la gousse au cours du stress hydrique (**Mwanamwenge et al., 1999**). **Setter et al. (2001)** l'expliquent par une augmentation de la teneur en ABA. Ils attribuent à cet acide un rôle important dans la perte de rendement, car son accumulation inhibe la photosynthèse par fermeture stomatique.

Boyer et Westgate (2004) ont montré que l'invertase est l'enzyme responsable de l'inhibition du remplissage des graines durant un stress hydrique.

VI.3. Matière sèche

La matière sèche chez les différents couples symbiotiques soumises à une contrainte hydrique est illustrée dans la figure 33. L'allure générale des histogrammes montre que la diminution de la matière sèche s'accompagne avec l'augmentation de la durée du stress.

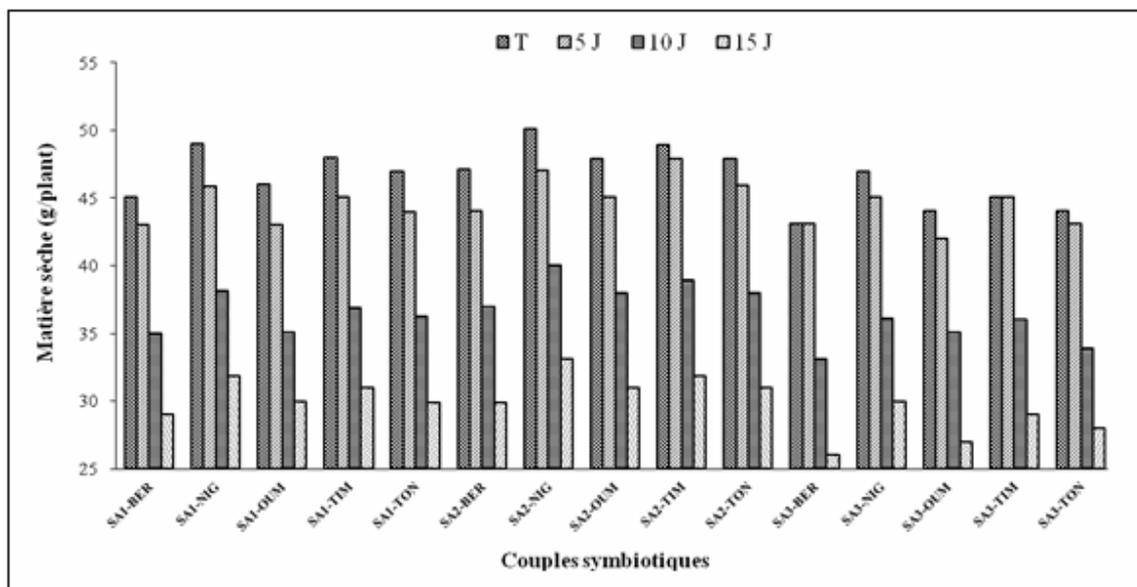


Figure 33 : Variation de la matière sèche chez les couples symbiotiques en fonction de la durée du stress.

Pour les couples symbiotiques qui n'ont subi aucune restriction hydrique, la matière sèche présente une valeur moyenne maximale (47 g/plant) par rapport aux traitements stressés. Cette valeur varie entre 50 g/plant chez le couple symbiotique SA₂-NIG et 43 g/plant chez l'association symbiotique SA₃-BER.

Le stress hydrique pendant cinq jours sans arrosage n'induit pas un effet néfaste sur la biomasse sèche totale. Le rendement moyen en matière sèche obtenu est de 45 g/plant. La valeur la plus élevée (48 g/plant) est observée chez l'interaction symbiotique SA₂-TIM tandis que le couple symbiotique SA₃-OUM enregistre une matière sèche la plus faible (42 g/plant).

Après dix jours de déficit hydrique, l'effet de ce dernier se manifeste par une réduction de la matière sèche chez toutes les interactions symbiotiques. La biomasse sèche moyenne enregistrée pour ce traitement est de 36 g/plant, soit une baisse de 23,40 %. La population

nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ surclasse toutes les associations symbiotiques avec une valeur de 40 g/plant. L'interaction SA₃-BER se classe à la dernière place avec une valeur de 33 g/plant.

L'application d'une contrainte hydrique sévère provoque une forte diminution de la matière sèche, soit une baisse de 36,17 % par rapport au témoin. Les interactions symbiotiques SA₃-BER et SA₃-OUM sont plus affectées par cette contrainte avec respectivement 26 et 27 g/plant. Par contre, la population nigérienne inoculée par l'isolat SA₂ présente la meilleure valeur de la matière sèche (33 g/plant), et semble moins affectée par la sécheresse.

L'analyse de la variance a révélé une différence très hautement significative entre les couples symbiotiques et hautement significative entre les traitements hydriques (annexe V.3).

Discussion

La réponse des couples symbiotiques au déficit hydrique est différente. Les populations d'El-Kala (Tonga-Ouest, Oum-Tboul et Berrihane) inoculées par l'isolat SA₃ sont les plus affectées par le manque d'eau. Par contre la population Timimoun et la population nigérienne inoculées par l'isolat SA₂ paraissent plus tolérantes au déficit hydrique. Le reste des interactions symbiotiques montre une tolérance moyenne.

La réduction de la matière sèche sous l'effet de la contrainte hydrique est rapporté par plusieurs auteurs notamment chez *Vicia faba* L. (Mwanamwenge *et al.* , 1999), *Cicer arietinum* L. (Ounane *et al.* , 2003 ; Slim *et al.* , 2008), *Medicago sativa* L. (Lazali, 2006), *Vigna unguiculata* L. (Sarr *et al.* , 2001 ; Hamidou *et al.* 2005) *Hedysarum carnosum* Desf (Tibaoui *et al.* , 2006), *Abelmoschus esculentus* (Sankar *et al.* , 2007).

Amri-Tiliouine (2008) sur l'arachide enregistre une matière sèche de 2,39 g/plant pour le traitement irrigué et seulement 1,06 g/plant pour le traitement stressé.

La production de la matière sèche est différemment affectée par les contraintes hydriques selon les souches rhizobiennes (Sexena *et al.* , 1993) et le stade phénologique de la plante (Roy *et al.* , 1995).

VII. Regroupement des couples symbiotiques

L'analyse en composantes principales a été réalisée sur l'ensemble des caractères morpho-physiologiques, biochimiques et agronomiques étudiées. En effet, la première composante principale explique 82,08 % de la diversité totale, elle est corrélée positivement avec HT, SF, NR, PRO, CHL a, CHL b, ARA, ANR, TRE, PHF, EUE, NGP et RDT comme elle est corrélé négativement avec RS, TCV et MS.

La deuxième dimension n'explique que 4,66 % de la variance ; elle est corrélée négativement avec SS. Le plan 1-2 apporte 86,74 % de l'information. La dispersion des individus dans le plan défini par les deux composantes principales a révélé une hétérogénéité entre les interactions symbiotiques étudiées. Ainsi,

- Les associations symbiotiques SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TON, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-OUM et SA₁-TON constitue un groupe caractérisé par une bonne croissance végétative, une teneur relative en eau élevée, un potentiel hydrique foliaire faible, une bonne fixation symbiotique azotée.
- Les populations d'arachides saharienne (Timimoun) et nigérienne inoculées par l'isolat SA₂ constituent un groupe caractérisé par une température du couvert végétal, une résistance stomatique et une matière sèche élevés.
- Le reste des couples symbiotiques constitue un groupe intermédiaire entre les deux.

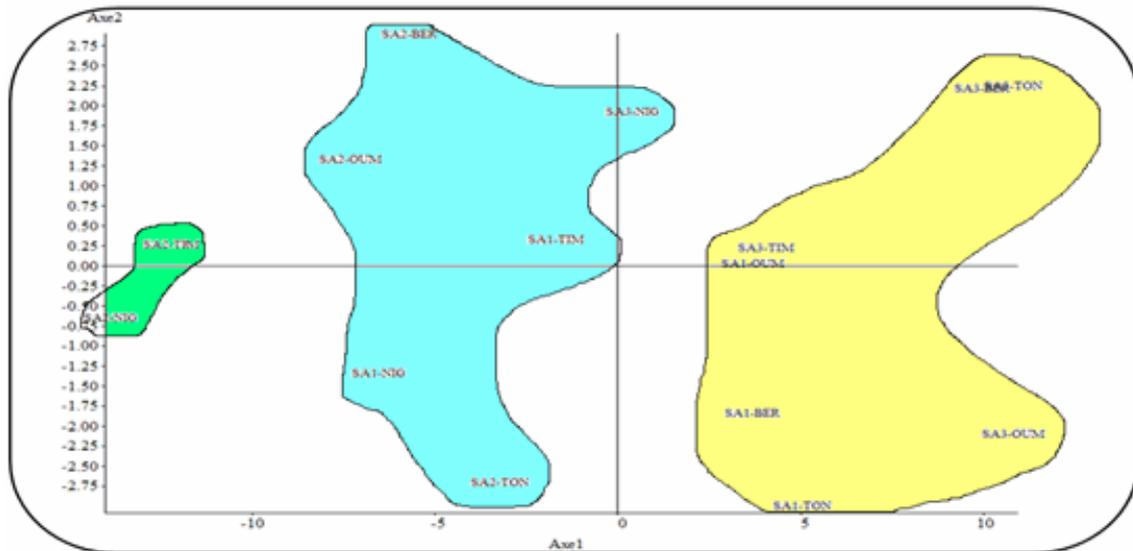


Figure 34 : Représentation des couples symbiotiques en deux dimensions.

L'ACP complétée par la classification ascendante hiérarchique permet de classer les quinze couples symbiotiques étudiés en deux groupes distincts I et II, et cela à une distance Euclidienne de similitude de 1,6.

Le premier groupe I contient les couples symbiotiques les plus tolérants à la sécheresse à savoir : SA₃-TON, SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-OUM et SA₁-TON.

Le deuxième groupe II rassemble les interactions symbiotiques SA₁-TIM, SA₁-NIG, SA₂-BER, SA₂-OUM, SA₂-TON, SA₃-NIG, SA₂-TIM et SA₂-NIG. Ce groupe se subdivise rapidement à une distance Euclidienne de similitude de 1,20 pour détacher les couples symbiotiques SA₂-TIM et SA₂-NIG constituant un sous groupe à part. Les couples symbiotiques de ce sous-groupe se sont révélés les plus sensibles au déficit hydrique. Le reste des interactions symbiotiques du groupe II sont intermédiaires.

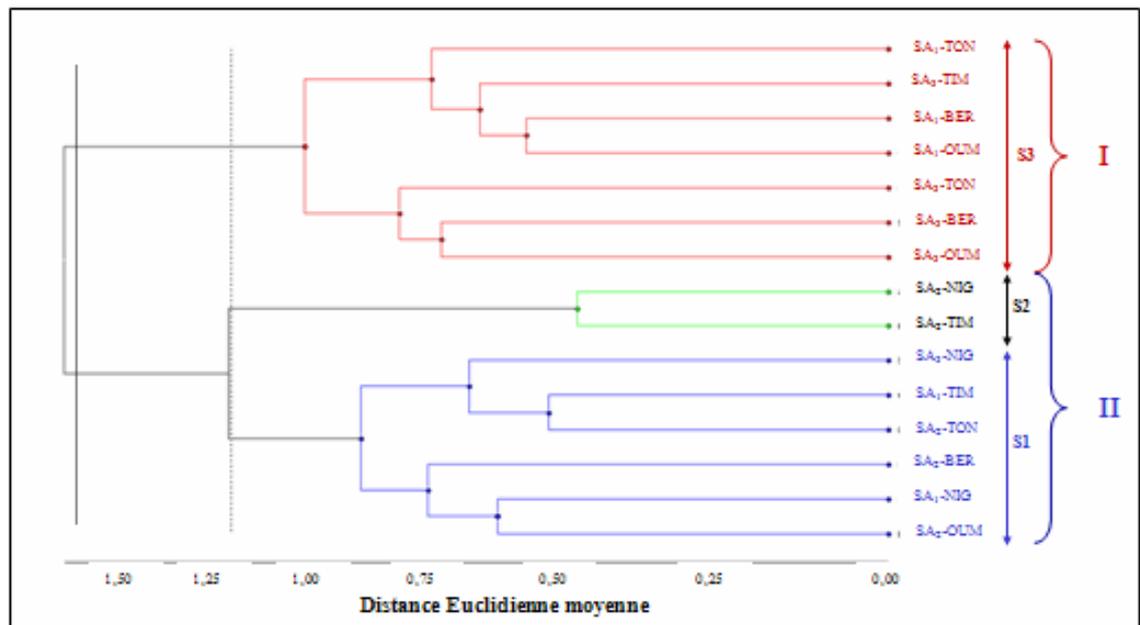


Figure 35 : Dendrogramme des couples symbiotiques en fonction des différents caractères étudiés.

L'analyse de cet arbre (Fig. 36), indique que les associations symbiotiques étudiées se partagent en trois groupes distincts sous contrainte hydrique.

- Le premier groupe recèle les couples symbiotiques SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TON, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-TON, SA₁-OUM. En effet, les interactions symbiotiques de ce groupe se sont révélées les plus tolérantes à la sécheresse ;
- Le deuxième groupe contient les couples symbiotiques SA₂-TIM et SA₂-NIG, qui sont plus sensibles au déficit hydrique ;
- Le troisième groupe renferme le reste des couples symbiotiques qui sont intermédiaires entre les deux groupes.

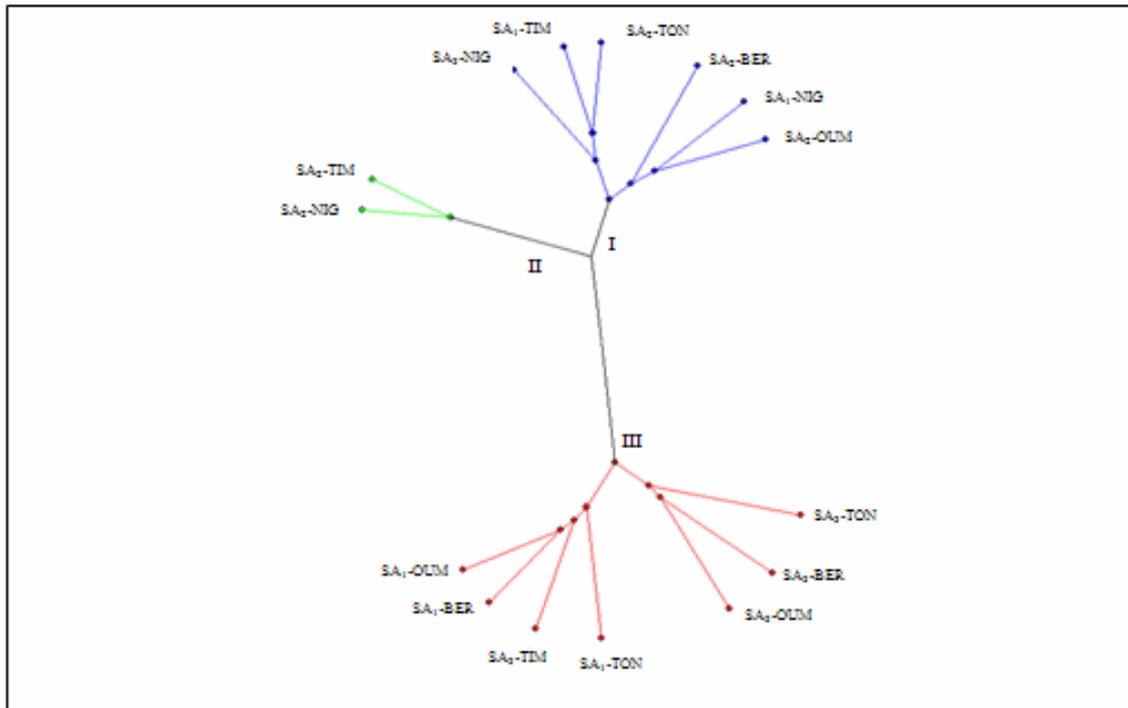


Figure 36 : Arbre de répartition des couples symbiotiques en fonction des différents caractères étudiés.

conclusion générale

Ce travail qui a porté sur l'étude de la symbiose arachide-rhizobia a permis d'identifier plusieurs réponses de cette association au stress hydrique qui prédisent de l'existence de divers mécanismes d'adaptation à cette contrainte.

Ces mécanismes qui peuvent être de nature morphologiques, physiologiques ou agronomiques se déclenchent séparément ou ensemble, pour contrecarrer les effets du stress hydrique.

Les différentes combinaisons symbiotiques étudiées réagissent différemment à la contrainte hydrique. Cette diversité constitue un atout majeur pouvant être exploité pour déterminer les mécanismes les plus efficaces déployés par l'arachide pour s'adapter à la contrainte hydrique.

La nature de ces mécanismes ne semble pas être liée à l'espèce ni à l'origine des populations étudiées. La diversité des réponses au stress hydrique serait plutôt sous le contrôle de l'association de deux partenaires (plante/bactérie).

L'arachide déploie plusieurs stratégies adaptatives en fonction de la durée de la contrainte hydrique : (i) ajustement osmotique par l'accumulation de la proline (1,50 mg/g MVS) et des sucres solubles (20,80 mg/g MVF) ; (ii) modifications morphologiques (évitement) par la diminution de la hauteur de la tige (9,60 cm), la réduction de la surface foliaire (2,70 cm²) et l'augmentation de la résistance stomatique (5,57 s/cm) ; (iii) baisse de l'état hydrique de la plante par la diminution de la teneur relative en eau (59 %), du potentiel hydrique foliaire (- 2,54 MPa) et l'augmentation de la température du couvert végétal (41°C).

Le potentiel hydrique foliaire, l'efficacité de l'utilisation de l'eau et la fixation symbiotique de l'azote sont les paramètres les plus corrélés avec le rendement. Leur affectation par la contrainte hydrique pénalise fortement le rendement. Ces critères peuvent être utilisés pour la sélection d'un matériel végétal adapté au stress hydrique.

La fixation symbiotique est un paramètre important qui s'inscrit dans le nouveau concept de l'agriculture durable et qui s'intègre parfaitement à nos conditions édapho-climatiques. Il est cependant admis que l'arachide est relativement moins performante dans la fixation symbiotique de l'azote comparativement aux autres légumineuses. Pour améliorer cette capacité, de nombreux travaux de recherche se sont orientés vers la sélection variétale (**Hong, 1998** ; **Rusli et al ., 1998**). Les plus grands potentiels de fixation symbiotique obtenus sur l'arachide par la sélection variétale atteignent 121 kg N ha⁻¹ soit 70 % environ des besoins de cette plante (**Rusli et al ., 1998**). L'inoculation du sol par des souches bactériennes performantes peut aussi améliorer ce potentiel en établissant une symbiose efficace pouvant supporter les contraintes hydriques.

L'analyse statistique des données indique une différence significative entre les différentes durées du stress hydrique d'une part, et entre les couples symbiotiques de l'autre part. Par ailleurs, l'analyse en composantes principales (ACP) révèle la présence de trois groupes de couples symbiotiques, dont le premier groupe rassemble les couples SA₃-BER, SA₃-OUM, SA₃-TON, SA₃-TIM, SA₁-BER, SA₁-TON et SA₁-OUM qui semblent tolérants

à la contrainte hydrique. Le deuxième groupe contient les couples SA₂-TIM et SA₂-NIG qui paraissent sensibles au stress. Le troisième groupe rassemble le reste des couples symbiotiques qui ont une réponse intermédiaire au stress.

A partir de tous les résultats obtenus, des recommandations et projections peuvent être proposées pour compléter ce travail :

- Il serait intéressant de poursuivre ce travail par une étude du comportement des couples symbiotiques attestés tolérants à la sécheresse en conditions de plein champ. En effet, les expériences en pot n'ont pas permis de prendre en compte la capacité de développement racinaire de l'arachide qui constitue un mécanisme important d'adaptation à la sécheresse ;
- Une étude approfondie sur les mécanismes de tolérance au stress hydrique ne peut être envisagée sans une approche moléculaire (identification d'un ou des gènes de résistance) et biochimique (recherche de protéines synthétisées ou inhibées par le stress) et serait indispensable pour améliorer rapidement la productivité de l'arachide en Algérie.

Références bibliographiques

- Aidaoui A., Hartani T., 2000.** Gestion de l'irrigation du blé dur par des indicateurs de l'état hydrique. *In* Durum wheat improvement in the Mediterranean region : New challenges. *Options Méditerranéennes*, série A n°40, 579-582.
- Alem C., Labhilili M., Brahmi K., Jlibene M., Nasrallah N., Filali-Maltouf A., 2002.** Adaptations hydrique et photosynthétique du blé dur et du blé tendre au stress salin. *Compte Rendu Biologies* 325, 1097 – 1109.
- Amri-Tilioune W., 2008.** Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) : aspects microbiologiques, physiologiques et biochimiques et agronomiques. Thèse magister, INA-EI-Harrach, Algérie. 83 p et annexe.
- Aparicio-Tejo P., Sanchez-Diaz M., 1982.** Nodule and leaf nitrate reductase and nitrogen fixation in *Medicago sativa* L. under water stress. *Plant Physiology* 69, 479–482.
- Arrandean M., 1989.** Breeding strategies for drought. *In* Drought resistance in cereals. Ed. Baker F.W.G. Cab international, Wallingford, 107-116.
- Arnon D.T., 1949.** Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24, 1-15.
- Ashraf M., Iram A., 2005.** Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant parts of two potential legumes differing in salt tolerance. *Flora* 200, 535-546.
- Ashraf M., Foolad M.R., 2007.** Roles of glycine betaine in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59, 206-216.
- Babu V., Henry T.N., 2006.** Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 9, 189-195.
- Babu V.R., Rao D.V.M., 1983.** Water stress adaptations in the groundnut (*Arachis hypogaea* L.) foliar characteristics and adaptations to moisture stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 10, 64-80.
- Bacha F., 2002.** Etude de l'effet du stress hydrique sur la nutrition azotée du pois chiche (*Cicer arietinum* L.). Thèse de Magister, INA. EI-Harrach, Alger, 68 p.
- Bajji M., Lutts S., Kinet J.M., 2000.** La résistance au stress hydrique chez le blé dur : Comparaison des comportements au niveau cellulaire et au niveau de la plante entière. *Options Méditerranéennes*, série A n° 40, 227–231.
- Bajji M., Lutts S., Kinet J.M., 2001.** Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science* 160, 669-681.
- Balandreau J., Dommergues Y., 1970.** Mesure *in situ* de l'activité nitrogénase. *C. R. Acad. Sci.* 273, 2020 – 2023.

- Begun A., Leibovith S., Mogner P., Zhang F., 2005.** Specific flavonoides induced nod gene expression and pre-activated 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* 52, 1537-1543.
- Bengston C., Klockare B., Klockare R., Larsson S., Sundquist C., 1978.** The after effect of water stress on chlorophyll formation during greening and the level of abscisic acid and proline in dark grown wheat seedlings. *Plant Physiology* 43, 205-212.
- Bergerson F.G., 1970.** The quantitative relationship between nitrogen fixation and the acetylene reduction assay. *Austr. J. Biol. Sci.* 23, 1015 - 1025.
- Bhagsari A.S., Brown R.H., Schepers J.S., 1976.** Effect of moisture stress on photosynthesis and some related physiological characteristics in peanuts. *Crop Science* 16, 712-715.
- Bidinger F., Witcombe J.R., 1989.** Evaluation of specific deshydration tolerance traits for improvement of drought resistance. *In* Drought resistance in cereals. Ed. Baker F.W.G. Cab international, Wallingford, 151-164.
- Binzel M.L., Hasegawa P.M., Rhodes D., Handa S., Handa A.K., Bressan R.A., 1987.** Solute accumulation in tobacco cells adapted to NaCl. *Plant Physiology* 84, 1408-1415.
- Black C.R., Tang D.Y., Ong C.K., Solon A., Simmonds L.P., 1985.** Effects of soil moisture on water relations and water use of groundnut stands. *New Phytologist* 100, 313-328.
- Bladergroen M.R., Spaink H.P., 1998.** Genes and signal molecules involved in the rhizobia-leguminosae symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 1998, 353-359.
- Blum A., 2005.** Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. *Australian Journal of Agricultural Research* 56, 1159-1168.
- Boivin C., Ndoye I., Molouba F., De Lajudie P., Dupuy N., Dreyfus B., 1997.** Stem nodulation in legumes - diversity, mechanisms, and unusual characteristics. *Critical Review of Plant Science* 16, 1-30.
- Boogerd F.C., Van Rossum D., 1997.** Nodulation of groundnut by *Bradyrhizobium* : a simple infection process by crack entry. *FEMS Microbiol. Rev.* 21, 5-27
- Boyer J.S., 1968.** Relationships of water potential to growth of leaves. *Plant physiology* 43, 1056-1062.
- Bradford M.M., 1976.** A rapid and sensitive method for quantitative of microgram protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal. Biochem.* 72, 248-254.
- Bray E.A., 1997.** Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2, 48-54.
- Brockwell J., Bottomley P.J., Thies J.E., 1995.** Manipulation of rhizobia microflora for improving legume productivity and soil fertility: a critical assessment. *Plant and Soil* 174, 143-180.
- Brockwell J., Gault R.R., Chase D.L., Turner G.L., Bergersen F.J., 1985.** Establishment and expression of soybean symbiosis in a soil previously free of *Rhizobium japonicum*. *Australian Journal of Agricultural Research* 36, 397-409.

- Brockwell J., Gault R.R., Herridge D.F., Morthorpe L.J., Roughley R.J., 1988.** Studies on alternative means of legume inoculation : Microbiological and agronomic appraisals of commercial procedures for inoculating soybeans with *Bradyrhizobium japonicum*. *Australian Journal of Agricultural Research* 39, 965-972.
- Broughton W.J., Heycke N., Meyer Z.A., Pankhurst C.E., 1984.** Plasmid linked nif and nod genes in fast-growing rhizobia that nodulate *Glycine max*, *Psophocarpus tetragonolobus* and *Vigna unguiculata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 81, 3093-3097.
- Burgess B., Lowe D.L., 1996.** Mechanism of molybdenum nitrogenase. *Chem. Rev.* 96, 2983-3001.
- Caetano-Anolles G., 1997.** Molecular dissection and improvement of the nodule symbiosis in legumes. *Field Crops Research* 53, 47-68.
- Chabouti A., 1999.** Effet du stress hydrique sur le comportement et la production de semences chez trois espèces de luzernes annuelles : *Medicago aculeata*, *Medicago orbicularis* et *Medicago truncatula*. Thèse magister, INA-Algérie, 125 p.
- Charrier B., Coronado C., Kondorosi A., Ratet P., 1995.** Molecular characterization and expression of alfalfa (*Medicago sativa* L.) flavanone-3-hydroxylase and dihydroflavonol-4-reductase encoding genes. *Plant Mol. Biol.* 29, 773-786.
- Chen T.H., Murata N., 2002.** Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion of Plant Biology* 5, 250-257.
- Chimenti C.A., Marcantonio M., Pearson J., Hal A.J., 2006.** Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phase. *Field Crops Research* 95, 305-315.
- 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.* 45, 4516-4521.
- Clavel D., Gautreau J., 1997.** L'arachide. *In* l'amélioration des plantes tropicales. Eds. Charrier A., Jacquart M., Hamon S., Nicolas D., 61-82.
- Clavel D., Drame N.K., Roy-Macauley H., Braconnier S., Laffray D., 2005.** Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany* 54, 219-230.
- Clavel D., Diouf O., Khalfaoui J.L., Braconnier S., 2006.** Genotypes variations in fluorescence parameters among closely related groundnut (*Arachis hypogaea* L.) lines and their potential for drought screening programs. *Field Crops Research* 96, 296-306.
- Collino D.J., Dardanelli J.L., Serenoc R., Racca R.W., 2000.** Physiological responses of argentine peanut varieties to water stress. Water uptake and water use efficiency. *Field Crops Research* 68, 133-142.
- Colom M.R., Vazzana C., 2001.** Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula* : photosynthesis and water relations. *Plant Growth Regulation* 34, 195-202.

- Conory J.P., Virgona J.M., Smillie R.M., Barlow E.W., 1988.** Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought. *Plant Physiology* 86, 1108-1115.
- Cornic G., 2000.** Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Science* 5, 187-198.
- Cruz de Carvalho M.H., Laffray D., Louguet P., 1998.** Comparison of the physiological responses of *Phaseolus vulgaris* and *Vigna unguiculata* cultivars when submitted to drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 40, 197–207.
- David M., Daveran M.L., Batut J., Dedieu A., Domergue O., Ghai J., Hertig C., Boistard P., Kahn D., 1988.** Cascade regulation of nif gene expression in *Rhizobium meliloti*. *Cell* 54, 671-683.
- De Raissac M., 1992.** Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées. *Agronomie tropicale* 46, 29-37.
- Deaker R., Roughley R.J., Kennedy I.R., 2004.** Legume seed inoculation technology. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1275-1288.
- Delgado M.J., Bedmar E.J., Downie J.A., 1998.** Genes involved in the formation and assembly of rhizobial cytochromes and their role in symbiotic nitrogen fixation. *Adv. Microb. Physiol.* 40, 191–231.
- Denarie J., Cullimore J., 1993.** Lipo-oligosaccharide nodulation factors : a new class of signalling molecules mediating recognition and morphogenesis. *Cell* 74, 951-954.
- Denarie J., Debelle F., Prome J.C., 1996.** Rhizobium lipo-chitooligosaccharide nodulation factors: Signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. *Annual Review of Biochemistry* 65, 503-535.
- Devries J.D., Bennett J.M., Albrecht S.L., Boote K.J., 1989.** Water relations, nitrogenase activity and root development of three grain legumes in response to soil water deficits. *Field Crop Research* 21, 215–226.
- Djabbar R., 2008.** Cours d'écophysiologie végétale, 1^{ère} année école doctorale amélioration des productions végétales et ressources génétiques, Polycopie 12 p.
- Downie J.A., 1998.** Functions of rhizobial nodulation genes. *In* The Rhizobiaceae. Eds. Spaink H.P., Kondorosi A., Hooykas P.J.J. 387- 402.
- Drevon J.J., Deransart C., ROY G., Serraj R., Vadez V., 1994.** Les réponses des échanges nodulaires à l'O₂ permettant de mieux comprendre diverses limitations de la fixation symbiotique de l'azote. *In* Recenet developments in biological nitrogen fixation research in Africa. Eds. Sadiki M., Hillali A.
- Dubey R.S., Pessaraki M., 2001.** Physiological Mechanisms of Nitrogen Absorption and Assimilation in Plants Under Stressful Conditions. *In* Handbook of Plant and Crop Physiology. Ed. Pessaraki M., Marcel Dekker, New York, 937-655.
- Durand J.L., Sheehy J.E., Minchin F.R., 1987.** Nitrogenase activity photosynthesis and nodule water potential in soybean plants experiencing water deprivation. *Journal of Experimental Botany* 38, 311-321.

- Evans J., Seidel J., O'Connor G.E., Watt J., Sutherland M., 1991.** Using omethoate insecticide and legume inoculant on seed. *Australian Journal of Agricultural Research* 31, 71-76.
- 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 oasisiennes : Perspectives pour la valorisation des potentialités du Sahara. Institut des Régions Arides, Médenine 25-28 Décembre 2008, Tunisie. Revue des régions arides* 21, 816-820.
- Fekade S., Krieg A.R., 1992.** Osmotic adjustment in sorghum : 1. Mechanisms of diurnal osmotic potential changes. *Journal of Experimental Botany* 99, 577-582.
- Fellows R.J., Patterson R.P., Raper J.R., Harris D., 1987.** Nodule activity and allocation of photosynthate of soybean during recovery from water stress. *Plant Physiology* 84, 456-460.
- Finn G.A., Brun W., 1980.** Water stress effects on CO₂ assimilation, photosynthate partitioning, stomatal resistance and nodule activity in soybean. *Crop Science* 20, 431-434.
- Fischer R.A., Maurer R., 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29, 897-912.
- Fischer H.M., 1994.** Genetic regulation of nitrogen fixation in rhizobia. *Microbiol. Rev.* 58, 352-386.
- Foyer C.H., Noctor G., 2000.** Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytologist* 146, 359-388.
- Franssen H.J., Bisseling T., 1992.** Nodulins in root nodule development. *In Biological Nitrogen Fixation.* Eds. Stacey G., Burris R.H., Evans H.J. 598-624.
- Frechila S., Gonzelez E.M., Royuela M., Minchin F.R., Aparicio-Tejo P.M., Arrese-Igor C., 2000.** Source of nitrogen nutrition (nitrogen fixation or nitrate assimilation) is a major factor involved in pea response to moderate water stress. *Journal of Plant Physiology* 157, 609-617.
- Fukai S., Cooper M., 1995.** Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice. *Field Crops Research* 40, 67-86.
- Fukai S., Pantuwan G., Jongdee B., Cooper M., 1999.** Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. *Field Crops Research* 64, 61-74.
- Fussel L.K., Bidinger F.R., Bieler P., 1991.** Crop physiology and breeding for drought tolerance research and development. *Field Crops Research* 27, 183-99.
- Gage D.J., 2004.** Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 68, 280-300.
- Gemell L.G., Hartley E.J., Herridge D.F., 2005.** Point-of-sale evaluation of preinoculated and custom-inoculated pasture legume seed. *Australian Journal of Agricultural Research* 45, 161-169.
- Gillier P., Silvestre P., 1969.** L'arachide, techniques agricoles et productions tropicales. Ed. G.P. Maisonneuve et Larousse, Paris, 289 p.

- Graham P.H., 1992.** Stress tolerance in *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* and nodulation under adverse soil conditions. *Canadian Journal of Microbiology* 38, 475-484.
- Guerin V., Trinchant J.C., Rigaud J., 1990.** Nitrogen fixation (C_2H_2 reduction) by broad bean (*Vicia faba* L.) nodules and bacteroids under water-restricted conditions. *Plant Physiology* 92, 595-601.
- Guerin V., Pladys D., Trinchant C., Rigaud J.M., 1991.** Proteolysis and nitrogen fixation in faba-bean (*Vicia faba* L.) nodules under water stress. *Physiologia Plantarum* 82, 360-366.
- Gupta S.A., Berkowitz G.A., 1987.** Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. *Plant Physiology* 87, 1040-1047.
- Guyot N., 1998.** Climatologie de l'environnement. Cours et exercices corrigés. Ed. Dunod, Paris, 525 p.
- Hall A., Clark N., 1995.** Coping with change, complexity and diversity in agriculture - the case of rhizobium inoculants in Thailand. *World Development* 23, 1601-1614.
- Hamidou F., Dicko M.H., Zombre G., Traoré A.S., Guinko S. 2005.** Réponse adaptative de deux variétés de niébé à un stress hydrique. *Cahiers Agricultures* 14, 561-567.
- Hari B.K., John O.B., 2006.** Rhizobium-legume symbioses : molecular signals elaborated by rhizobia that are important for nodulation. *In* : Plant-Associated Bacteria. Ed. Gnanamanickam S.S. Springer, Printed in the Netherlands, 57-113.
- Hebbar K.B., Sashidhar V.R., Udayakumar M., Devendra R., Nageswara Rao R.C., 1994.** A comparative assessment of water use efficiency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) grown in containers and in the field under water-limited conditions. *J. Agric. Sci.* 122, 429-434.
- Herridge D.F., 2008.** Inoculation technology for legumes. *In* Nitrogen-fixing leguminous symbioses. Eds. Dilworth M.J., James E.K., Sprent J.I., Newton W.E., Springer Science+Business Media, 77-115.
- Hioun S., Djekoun A., 2005.** Contribution de l'activité nitrate réductase dans l'élaboration du rendement du soja en sec et en irrigué. *In* Actes du séminaire international sur l'amélioration des productions végétales, Ed. Khelifi L, Alger 5-7 décembre 2005, 214-215.
- Hirsch A.M., Lum M.R., Downie J.A., 2001.** What makes the rhizobia-legume symbiosis so special ?. *Plant Physiology* 127, 1484-1492.
- Hong N.X., 1998.** Breeding for high N_2 fixation in groundnut and soybean in Viet Nam. *In* Improving yield and nitrogen fixation of grain legumes in the tropics and subtropics of Asia, 57-63.
- Hopkins W.G., 2003.** Physiologie végétale. Editions DeBoeck Université, 493 p.
- Horikawa Y., Ohtsuka H., 1996a.** Effects of coating and adhesive on the inoculation of *Rhizobium meliloti* to alfalfa (*Medicago sativa* L.) seeds for nodulation and seedling growth. *Grass . Science* 41, 275-279.

- Horikawa Y., Ohtsuka H., 1996b.** Storage conditions and nodule formation of coated alfalfa (*Medicago sativa* L.) seeds inoculated with *Rhizobium meliloti*. *Grass. Science* 42, 7-12.
- Howard J.B., Rees D.C., 1996.** Structural basis of biological nitrogen fixation. *Chem Rev.* 96, 2965-2982.
- Huang J.C., Boyer J.S., Vanderhoff L.N., 1979.** Acetylene reduction (nitrogen fixation) and metabolic activities of soybean having various leaf and nodule water potential. *Plant physiology* 56, 222-227.
- Hungria M., Vargas M.A.T., 2000.** Environmental factors affecting Nitrogen fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. *Field Crops Research* 65, 151-164.
- Hungria M., Andrade D.S., Chueire L.M.O., Probanza A., Guttierrez-Manero F.J., Mergias M., 2000a.** Isolation and characterization of new efficient and competitive bean (*Phaseolus vulgaris* L.) rhizobia from Brazil. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1515-1528.
- Hungria M., Boddey L.H., Santos M.A., Vargas M.A.T., 1998.** Nitrogen fixation capacity and nodule occupancy by *Bradyrhizobium japonicum* and *B. elkanii* strains. *Biol. Fert. Soils* 27, 393-399.
- Hungria M., Loureiro M.F., Mendes I.C., Campo J., Graham P.H., 2005.** Inoculant preparation, production and application. *In* Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology, and the Environment. Eds. Werner D., Newton W.E. Springer. Printed in the Netherlands, 223-253.
- Iglesias A.A., Estrella M.J., Pieckenstain F., 2005.** Nitrogen Assimilation and Carbon Metabolism. *In* HandBook of photosynthesis, second Edition. Ed. Pessaraki M., Taylor & Francis Group, LLC.
- Jaleel C.A., Gopi R., Sankar B., Manivannan P., Kishorekumar A., Sridharan R., Panneerselvam R., 2007.** Alterations in germination, seedling vigour lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *South African Journal of Botany* 73, 190–195.
- Jones M.M., Turner N.C., 1980.** Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 181-192.
- Jones H.G., 1992.** Plant and Microclimates : A quantitative approach to environmental plant physiology, Cambridge University Press, 452 p.
- Kameli A., Lo # sel D.M., 1995.** Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *Journal of Plant Physiology* 145, 363-366.
- Keim D.L., Kroustard W.E., 1981.** Drought response of winter wheat cultivars growth under field stress conditions. *Crop Science* 21, 11-14
- Ketchum R.E.B., Warren R.C., Klima L.J., Lopez-Gutierrez F., Nabors M.W., 1991.** The mechanism and regulation of proline accumulation in suspension cultures of the halophytic grass *Distichlis spicata* L. *Journal of Plant Physiology* 137, 368–374.
- Ketring D., 1984.** Root diversity among peanut genotypes. *Crop Science* 24, 229-232.

- Khalifaoui J.L.B., 1990.** Genetic adaptation to drought of cultivated species and consequences on plant breeding. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 137, 125-37.
- Khalil M., Grace J., Ayoub A., 1992.** Acclimation to drought in *Acer pseudoplatanus* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany* 43,1591-1602.
- Khan H.R., Link W., Hocking T.J., Stoddard F.L., 2007.** Evaluation of physiological traits for improving drought tolerance in faba bean (*Vicia faba*L.). *Plant and Soil* 292, 205-217.
- Kijne J.W., 1992.** The rhizobiuminfection process. *In* Biological Nitrogen Fixation. Eds.Stacey G., Burris R.H., Evans H.J. 349-398.
- Kirda C., Danso S.K.A., Zapata F., 1989.** Temporal water stress effects on nodulation, nitrogen accumulation and growth of soybean. *Plant and Soil* 120, 49-55.
- Ladjal M., Epron D., Ducrey M., 2000.** Effects of drought preconditioning on thermo tolerance of photosystem II and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings. *Tree Physiology* 20,1235–1241.
- Lazali M., 2006.** Etude de comportement de seize variétés de la luzerne pérenne (*Medicago sativa* L.) sous deux régimes hydriques en Mitidja. Mémoire d'ingénieur d'Etat en agronomie, INA – Algérie. 90 p.
- Lawson T., Oxborough K., Morison J.I.L., Baker N.R., 2003.** The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light, and water stress in a range of species are similar. *Journal of Experimental Botany* 54, 1743-1752.
- Leclerc J.C., 1999.** Ecophysiologie végétale. Publication de l'universite de Saint-Etienne, Paris, 283 p.
- Lee A., Hirsch A.M., 2006.** Signals and Responses : Choreographing the Complex Interaction between Legumes and a- and b-rhizobia. *Plant Signaling & Behavior* 4, 161-168.
- Leigh R.A., Ahmad N., Wyn Jones R.G., 1981.** Assessment of glycine betaine and proline compartmentation by analysis isolated beet vacuoles. *Planta* 153, 34–41.
- Leung K., Bottomley P.G., 1994.** Growth and nodulation characteristics of subclover (*Trifolium subterraneum* L.) and *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* at different soil water potentials. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 805-812.
- Li R.H., Guo P.P., Michael B., Stefania G., Salvatore C., 2006.** Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China* 5, 751-757.
- Liu F., Stutzel H., 2004.** Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* sp.) in response to water stress. *Sci. Hortic.* 102, 15-27.
- Liu F., Christian R., Shahanzari J.A., Andersen M.N., Jacobsen E.E., 2005.** ABA regulated stomata control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science* 168, 831–836.
- Loussaief L., Mezni M., Smiti S., 2008.** Influence de l'intensité et de la durée du stress hydrique sur le comportement écophysiologique de deux cultivars de luzerne pérenne (*Medicago sativa* L.) Gabès et Aquarius. *In* Actes du séminaire international : Gestion des ressources et applications biotechnologiques en aridoculture et cultutres

oasiennes : Perspectives pour la valorisation des potentialités du Sahara. Institut des Régions Arides, Médenine 25-28 Décembre 2008, Tunisie. Revue des régions arides 21, 701-712.

- Lowlor D.W., Cornic G., 2002.** Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25, 275-294.
- Lucero D.W., Grieu P., Guckert A., 1999.** Effects of water deficit and plant interaction on morphological growth parameters and yield of white clover (*Trifolium repens* L.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) mixtures. *European Journal of Agronomy* 11, 167–177.
- Ludlow M.M., Chu A.C.P., Clements R.J., Kerlake R.G., 1983.** Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 10, 119-130.
- Ludlow M.M., Muchow R., 1990.** A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Adv. Agron.* 43, 107-53.
- Lupwayi N.Z., Olsen P.E., Sande E.S., Keyser H.H., Collins M.M., Singleton P.W., Rice W.A., 2000.** Inoculant quality and its evaluation. *Field Crops Research* 65, 259-270.
- Mahajan S., Tuteja N., 2005.** Cold, salinity and drought stresses. *Arch. Biochem. Biophys.* 444, 139-158.
- Mahler R.L., Wollum II A.G., 1981.** The influence of soil water potential and soil texture on the survival of *Rhizobium japonicum* and *Rhizobium leguminosarum* isolates in the soil. *Journal of the Soil Science Society of America* 45, 761-766.
- Marron N., Delay D., Petit J.M., Dreyer E., Kahlem G., Delmotte F.M., Brignolas F., 2002.** Physiological traits of two populus euramericana clones, *Luisa avanzo* and *dorskamp*, during water stress and re-watering cycle. *Tree Physiology* 22, 849–858.
- Mastrangelo A.M., Rascio A., Mazzucco L., Russo M., Cattivelli L., Di Fonzo N., 2000.** Molecular aspects of abiotic stress resistance in durum wheat. *Options Méditerranéennes, série A n°40*, 207-213.
- McReady R.M., Guggoz J.J., Silvicera V., Owens H.S., 1950.** Determination of starch and amylase in vegetables. *Annal. Chem.*, 22, 1156-1160.
- Mefti M., Chabouti A., Bouzerzour H., M'hammedi Bouzina M., Aouani M.E., Abdelguerfi A., 2006.** Etude de l'effet du stress hydrique sur le développement de quelques populations de *Medicago polymorpha* L. *In* Workshop international sur la diversité des fabacées fourragères et leurs symbiotes : Applications biotechnologiques, agronomiques et environnementales. Ed. Abdelguerfi A., Alger 19-22 février 2006, 226-229.
- Meisner C.A., Karnok K.J., 1992.** Peanut root response to drought stress. *Agronomy Journal* 84, 159-165.
- Mnasri B., Aouani M.E, Mhamdi R., 2007.** Nodulation and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under water deficiency. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1744–1750.
- Mojayad F., Planchon C., 1994.** Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Science* 34, 103-107.

- Manivannan P., Abdul Jaleel C., Sankar B., Kishorekumar A., Somasundaram R., Lakshmanan G.M.A., Panneerselvam R., 2007.** Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59, 141-149.
- 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* 56, 314-322.
- Monclus R., Dreyer E., Villar M., Delmotte F.M., Delay D., Petit J.M., Barbaroux C., Thiec D.L., Brechet C., Brignolas F., 2006.** Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoids*, *Populus nigra*. *New Phytologist* 169, 765-777.
- Monneveux P., Nemmar M., 1986.** Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et chez le blé dur (*Triticum durum* Desf). Etude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie* 6, 583-590.
- Monneveux P., Belhassen E., 1996.** The diversity of drought adaptation in the wide. *Plant Growth Regulation* 20, 85-92.
- Monneveux P., 1997.** La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : espoirs et difficultés. *Sécheresse* 2, 29-37.
- Mouhouche B., 2001.** Effet du stress hydrique appliqué à différentes phases phénologiques, sur les composantes du rendement de quatre légumineuses alimentaires à grosse graine par utilisation de la méthode de marquage des organes fructifères. Thèse doctorat, INA. EL-Harrach, 164 p.
- Mourad B., Calmes J., Viala G., 1990.** Répartition du carbone fixé par photosynthèse entre l'amidon et le saccharose dans les feuilles de soja. Influence d'un déficit hydrique. *Plant Physiology and Biochemistry* 28, 113-121.
- Munns R., 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25, 239-250.
- Mwanamwenge J., Loss S.P., Siddique K.H.M., Cocks P.S., 1999.** Effect of water stress during floral initiation, flowering and podding on the growth and yield of faba bean (*Vicia faba* L.). *European Journal of Agronomy* 11, 1-11.
- Nautiyal P.C., Ravindra V., Joshi J.C., 1995.** Gas exchange and leaf water relations in two peanut cultivars of different drought tolerance. *Biologia Plantarum* 37, 371-374.
- Nayyar H., Walia D.P., 2003.** Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biologia Plantarum* 46, 275-279.
- Nayyar H., Gupta D., 2006.** Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress : Association with oxidative stress and antioxidants. *Environmental and Experimental Botany* 58, 106-113.
- Ndunguru B.J., Ntare B.R., Williams J.H., Greenberg D.C., 1995.** Assessment of groundnut cultivars for end-of-season drought tolerance in a Sahelian environment. *Journal Agr. Science* 125, 79-85.

- Nicholas S., 1998.** Plant resistance to environmental stress. *Curr. Opin. Biotechnol.* 9, 214–219.
- Nishi C.Y.M., Boddey L.H., Vargas M.A.T., Hungria M., 1996.** Morphological, physiological and genetic characterization of two new *Bradyrhizobium* strains recently recommended as Brazilian commercial inoculants for soybean. *Symbiosis* 20, 147-162.
- Noïtsakis B., Tsiouvaris C., 1990.** Seasonal changes in components of leaf water potential and leaf area growth rate in Kermes oak. *Acta Oecologica* 11, 419-427.
- Noonan B., Motherway M., O'gara F., 1992.** Ammonia regulation of the *Rhizobium meliloti* nitrogenase structural and regulatory genes under free-living conditions : involvement of the *fixL* gene product ?. *Mol. Gen. Genet.* 234, 423-428.
- Nunes C., Araujo S.S., da Silva J.M., Fevereiro M.P.S., da Silva A.B., 2008.** Physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv. Jemalong to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* xxx, xxx-xxx.
- Obaton M., Berger A., Junhu L., Fournier C., Panne F., Selles G., 1994.** Influence du déficit hydrique sur la nutrition azotée du soja (*Glycine max* L.). *In* Facteurs limitant la fixation symbiotique de l'azote dans le bassin méditerranéen. Ed. Devron J.J., Paris : INRA (colloques N°77), 31-48.
- Ober E.S., Le-Bloa M., Clark C.J.A., Royal A., Jaggard K.W., Pidgeon J.D., 2005.** Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet. *Field Crops Research* 91, 231-249.
- Orchard V.A., Cook F.G., 1983.** Relation between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15, 447–453.
- Ormaetxe I.I., Escuredo P.R., Igor C.A., Becana M., 1998.** Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. *Plant Physiology* 116, 173-181.
- Ounane S.M., 1998.** Effet du stress hydrique sur la fixation et l'assimilation de l'azote chez LE Pois-Chiche. *Annales de l'INA 1 et 2*, 114-123.
- Ounane S.M., Irekti H., Bacha F., 2003.** Effet du déficit hydrique sur la fixation de l'azote et la biomasse chez le pois chiche (*Cicer arietinum* L.) inoculé avec différentes souches de *Mesorhizobium ciceri*. *In* Fixation symbiotiques de l'azote et développement durable dans le bassin méditerranéen. Ed. INRA, Paris, *les colloques N°100*, 69-80.
- Panagiota M., Katharina P., Bisseling T., 1995.** Symbiotic Nitrogen Fixation. *The Plant Cell* 7, 869-885.
- Pane J.A., Goldstein A.H., 2001.** Response of stomatal conductance to drought in ponderosa pine : implications for carbon and ozone uptake. *Tree Physiology* 21, 335–342.
- Pandey R.K., Herrera W.A.T., Villepas A.N., Pendelton J.W., 1984.** Drought response grain legumes under irrigation gradient. III. Plant growth. *Agronomy Journal* 76, 557-560.
- Pantuwan G., Fukai S., Cooper M., Rajatasereekul S., O'Toole J.C., 2002.** Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowland : 3. Plant factors contributing to drought resistance. *Field Crop Research* 70, 181-200.

- Papageorgiou G.C., Morata N., 1995.** The usually strong stabilizing effects of glycine betaine on the structure and function in the oxygen evolving photosystem-II complex. *Photosynth. Res.* 44, 243-52.
- Parniske M., Downie J.A., 2003.** Locks, keys and symbioses. *Nature* 425, 569-570.
- Patriarca E.J., Tate R., Laccarino M., 2002.** Key role of bacterial NH₄ metabolism in rhizobium-plant symbiosis. *Microbial. Mol. Biol.* 66, 203-222.
- Peacock J.M., Miler W.B., Robinson., 1990.** Role of heat girdling in early seedling death of sorghum. *Crop Science* 30, 138-143.
- 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* 20, 493-503.
- Pena -Cabriales J.J., Castellanos J.Z., 1993.** Effects of water stress on nitrogen fixation and grain yield of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant and Soil* 152, 151-155.
- Pesci P., Beffagna A., 1984.** Inhibiting effect of fusicocin on abscisic acid induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Science Letters* 37, 7-12.
- Pinhero R.G., Rao M.V., Palyath G., Murr D.P., Fletcher R.A., 2001.** Changes in the activities of antioxidant enzymes and their relationship to genetic and paclobutrazol-induced chilling tolerance of maize seedlings. *Plant Physiology* 114, 695-704.
- 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, 213 p et annexe.
- Premachandra G.S., Saneoka H., Fujita K., Ogata S., 1992.** Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. *Journal of Experimental Botany* 43, 1451-1456.
- Radhouane L., 2008.** Caractéristiques hydriques du mil (*Pennisetum glaucum* L.) en présence de contraintes hydriques. *Comptes Rendus Biologies* 331, 206-214.
- Radhouane L., 2008a.** Corrélation entre le stade germination et le stade adulte en présence de stress hydrique chez quelques écotypes autochtones tunisiens de mil (*Pennisetum glaucum* L.). *Comptes Rendus Biologies* 331, 623-630.
- Ramachandra Reddy A., Chaitanyaa K.V., Vivekanandan M., 2004.** Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161, 1189-1202
- Ramos J., Bisseling T., 2004.** Symbiotic nitrogen fixation. *In* Nitrogen Acquisition and Assimilation in Higher Plants. Eds. Amancio S., Stulen I. Kluwer Academic Publishers, Printed in The Netherlands, 99-131.
- Randall Weiss P., Denison R.F., Sinclair T.R., 1985.** Response to drought stress of nitrogen fixation (acetylene reduction) rates by fieldgrown soybeans. *Plant Physiology* 78, 525-536.
- Reddi G.H.S., Reddy T.Y., 1995.** Efficient Use of Irrigation Water. Kalyani Publishers, New Delhi.
- Reddy P.S., Veeranjanyulu K., 1991.** Proline metabolism in senescing leaves of horsgram (*Macrotyloma uniflorum*). *Journal of Plant Physiology* 137, 381-383.

- 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* 41, 75-88.
- Rekika D., Nachit M.M., Araus J.L., Monneveux P., 1998.** Effects of water deficit on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheats. *Photosynthetica* 35, 129-138.
- Rehman Athar H., Ashraf M., 2005.** Photosynthesis under Drought Stress. *In* Handbook of photosynthesis, Second Edition. Ed. Pessarakli M., Taylor & Francis Group, LLC.
- Robin P., Conejero G., Tranchant J.P., Passama L., Salsac L., 1983.** Mesure de la réduction du nitrate dans les feuilles intactes. *Physiologie Végétale* 21, 123-128.
- Rosenberg C., 1997.** Signaux symbiotiques chez les rhizobium. *In* Assimilation de l'azote chez les plantes : Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. INRA, Paris, 149- 162.
- Roy S.K., Rahamans S.M.L., Salahudin 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.* 65, 853-857.
- Rucker K.S., Kevin C.K., Holbrook C.C., Hook J.E., 1995.** Identification of peanut genotypes with improved drought avoidance traits. *Peanut Science* 22, 14–18.
- Rusli I.A.R., Harun K.A., Rahman S.S., Rahim K.A., 1998.** Evaluation of yield and N₂ fixation of mutant lines of groundnut in Malaysia. *In* Improving yield and nitrogen fixation of grain legumes in the tropics and sub-tropics of Asia, 87-94.
- Saadallah K., Drevon J.J., Hajji M., Abdelly C., 2001.** Genotypic variability for tolerance to salinity of nitrogen fixation common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomie* 21, 675-682.
- 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, 89-112.
- Sall K., 1987.** Influence du déficit hydrique sur les activités nitrate réductase et nitrogénase chez le soja. Thèse doctorat d'état. INP, Toulouse, 140 p.
- Sall K., Sinclair., 1991.** Soybean genotypic differences in sensitivity of symbiotic nitrogen fixation to soil desiccation. *Plant and Soil* 133, 31-37.
- Saneoka H., Moghaieb R.E.A., Premachandra G.S., Fujita K., 2004.** Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris*. *Environmental and Experimental Botany* 52, 131–138.
- Sangakkara U.R., Hartwig U.A., Nosberger J., 1996.** Soil moisture and potassium affect the performance of symbiotic nitrogen fixation in faba bean and common bean. *Plant and Soil* 184, 123-130.
- Sankar B., Jaleel C.A., Manivannan P., Kishorekumar A., Somasundaram R., Panneerselvam R., 2007.** Drought induced biochemical modifications and proline metabolism in *Abelmoschus esculentus*. *Acta Bot.Croat.* 66, 43-56.

- Sarr B., Diouf O., Diouf M., Roy-Macauley H., Brou C., 2001.** Utilisation de paramètres agronomiques comme critères de résistance à la sécheresse chez trois variétés de niébé cultivées au Sénégal et au Niger. *Sciences et Changements Planétaire/ Sécheresse* 12, 259-266.
- Saxena N.P., Johansen M.C., Saxena M.C., Silim S.N. 1993.** Selection for drought and salinity tolerance in cool-season food legumes. *In* Breeding for Tolerance in cool-season Food Legumes. Eds. Singh K.B., Saxena M.C. 245-270.
- Schilling R., 2003.** L'arachide : Histoire et perspective, Résumé de la Conférence donnée à Agropolis Museum, 5 février 2003, 14 p.
- Schlaman H.R.M., Phillips D.A., Kondorosi E., 1998.** Genetic organization and transcriptional regulation of rhizobial nodulation genes. *In* The Rhizobiaceae. Eds. Spaink H.P., Kondorosi A. 351-386.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Hemmingsen E.A., Bradstreet E.D., 1965.** Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proceeding of the National Academy of Science* 52, 119-125.
- Schubert K.R., Evans M.J., 1976.** Hydrogen evolution : A major factor affecting the efficiency of nitrogen fixation in nodulated symbionts. *Proceeding of the National Academy of Science* 73, 1207 – 1211.
- Schultze M., Kondorosi A., 1998.** Regulation of symbiotic root nodule development. *Annu. Rev. Genet.* 32, 33-57.
- Scott J.M., Blair G.J., Andrews A.C., 1997.** The mechanics of coating seeds in a small rotating drum. *Seed Science and Technology* 25, 281-292.
- Semiani M., 1997.** Etude de l'effet du stress hydrique sur quelques processus de développement et de croissance de deux variétés de blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Recherche Agronomique INRA* 501, 43-52.
- Serraj R., Bona S., Purcell L.C., Sinclair T.R., 1997.** Nitrogen accumulation and nodule activity of field-grown "Jackson" soybean in response to water deficits. *Field Crops Research* 52, 109-116.
- Serraj R., Sinclair T.R., 1998.** Soybean cultivars variability for nodule formation and growth under drought. *Plant and Soil* 202, 159-166.
- Serraj R., Sinclair T.R., Purcell L.C., 1999.** Symbiotic nitrogen fixation response to drought. *Journal of Experimental Botany* 50, 143-155.
- Setter T.L., Flannigan B.A., Melkonian J., 2001.** Loss of kernel due to water deficit and shade in maize : carbohydrate supplies, abscisic acid, and cytokinins. *Crop Science* 41, 1530-1540.
- Shaner D.L., Boyer J.S., 1976.** Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays* L.) leaves : regulation by nitrate flux and low leaf water potential. *Plant Physiology* 58, 505-509.
- Sharma P.S., Sivakumar M.V.K., 1991.** Penetrometer soil resistance, pod number and yield of peanuts as influenced by drought stress. *Indian Journal of Plant Physiology* 34, 147-152.
- Shao H.B., Chu L.E., Jaleel C.A., Zhao C.X., 2008.** Water deficit stress induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* xxx, xxx–xxx.

- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., 1999.** Molecular responses to drought stress. *In* Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants. Ed. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., Austin T.X. R.G. Landes Company, 11-28.
- Shirley B.W., 1996.** Flavonoid biosynthesis: new functions for an "old" pathway. *Trends Plant Sci. Bacteriol.*1, 377-381.
- Silveira J.A.G., Costa R.C.L., Viegas R.A., Oliveira J.T.A., Figueiredo M.V.B., 2003.** N-compound accumulation and carbohydrate shortage on N₂ fixation in drought-stressed and rewatered copea plants. *Spanish Journal of Agricultural Research* 3, 65-75.
- Simpson D., Daft M.J., 1991.** Effects of *Glomus clarum* and water stress on growth and nitrogen fixation in two genotypes of groundnut. *Afr. Ecosyst. Environ.* 35, 47–54.
- Sinclair A.G., 1973.** Non destructive acetylene reduction assay of nitrogen fixation applied to white clover plants growing in soil. *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 273 – 290.
- Sinclair T.R., Ludlow M.M., 1985.** Who taught plants thermodynamics ? The unfulfilled plant water potential. *Australian Journal of Plant Physiology* 12, 213-217.
- Singh T.N., Paleg L.G., Aspinall D., 1973.** Nitrogen metabolism and growth in barley plant during water stress. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26, 45-56.
- Slim N., Sifi B., Triki S., 2008.** Criblage de variétés de pois chiche (*Cicer arietinum* L.) pour la résistance au stress hydrique. *In* Actes du séminaire international : Gestion des ressources et applications biotechnologiques en aridoculture et cultures oasisiennes : Perspectives pour la valorisation des potentialités du Sahara. Institut des Régions Arides, Médenine 25-28 Décembre 2008, Tunisie. *Revue des régions arides* 21, 734-744.
- Smit G., Swart S., Lugtenberg B.J.J., Kijne J.W., 1992.** Molecular mechanisms of attachment of rhizobium bacteria to plant roots. *Mol. Microbiol.* 6, 2897-2903.
- Smith I.T., Pocard J.A., Bernard T., Lerudulier D., 1988.** Osmotic control of glycine betaine biosynthesis and degradation in *Rhizobium meliloti*. *Journal of Bacteriology* 170, 3142-3149.
- Smith R.S., 1992.** Legume inoculant formulation and application. *Canadian Journal of Microbiology* 38, 485-492.
- Spaink H.P., 1996.** Regulation of plant morphogenesis by lipo-chitin oligosaccharides. *Critical Reviews in Plant Sciences* 15, 559-82.
- Sprent J.I., 1971.** Effects of water stress on nitrogen fixation in root nodules. *Plant and Soil* 169, 225-228.
- Srivastava N.K., Srivastava A.K., 2007.** Influence of gibberellic acid on CO₂ metabolism, growth, and production of alkaloids in *Catharanthus roseus*. *Photosynthetica* 45, 156–160.
- Stewart J.I., Mistra R.D., Pruitt N.D., 1984.** Irrigation corn and grain sorghum with a deficit water supply. *Trans ASAE* 18, 270-279.
- Subbarao G.V., Johansen C., Slinkard A.E., Nageswara Rao R.C., Saxena N.P., Chauhan Y.S., 1995.** Strategies for improving drought resistance in grain legume. *Critical Review of Plant Science* 14, 469-523.

- Subramaniam V.B., Maheswari M., 1990.** Physiological responses of groundnut to water stress. *Indian Journal of Plant Physiology* 33, 130-135.
- Tamura T., Hara K., Yamaguchi Y., Koizumi N., Sano H., 2003.** Osmotic stress tolerance of transgenic tobacco expressing a gene encoding a membrane-located receptor-like protein from tobacco plants. *Plant Physiology* 131, 454-462.
- Tardieu F., Zhang J., Gowing D.J.G., 1993.** A model of stomatal control by both ABA concentration in the xylem sap and leaf water status. Test of the model and of alternative mechanisms for droughted and ABA-fed field-grown maize. *Plant Cell Environment* 16, 413-420.
- Tardieu F., 2005.** Plant tolerance to water deficit : physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geoscience* 337, 57-67.
- Tezara W., Mitchell V.J., Driscoll S.D., Lawlor D.W., 1999.** Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 1401, 914-917.
- Thakur P.S., Rai V.K., 1982.** Effect of water stress on protein content in two maize cultivars differing in drought resistance. *Biologia Plantarum* 24, 96 – 100.
- Thompson D.J., Stout D.G., 1992.** Influence of three commercial seed coatings on alfalfa seedling emergence, nodulation and yield. *Journal of Seed Technology*, 9-16.
- Tibaoui G., Zouaghi M., Bennaceur M., 2006.** Influence du déficit hydrique sur le comportement physiologique et agronomique de quelques populations tunisiennes de sulla de sousse (*Hedysarum carnosum* Desf). *In* Workshop international sur la diversité des fabacées fourragères et leurs symbiotes : Applications biotechnologiques, agronomiques et environnementales. Ed. Abdelguerfi A., Alger 19-22 février 2006, 230-234.
- Tiercelin J.R., 1998.** Traité d'irrigation. Ed, Tec et Doc, Paris, 1011 p.
- Turner N.C., 1997.** Further progress in crop water relation. *Adv. Agron.* 58, 293-338.
- Turner N.C., Wright G.C., Siddique K.H.M., 2001.** Adaptation of grain legume to water limited environments. *Adv. Agron.* 71, 193-231.
- Van Gestel M., Merckx R., Vlassak K., 1993.** Microbial biomass responses to soil drying and rewetting : the fate of fast and slow growing microorganisms in soil from different climates. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 109-123.
- Van kessel C., Hartley C., 2000.** Agricultural management of grain legumes : Has it led to an increase in nitrogen fixation?. *Field Crops Research* 65, 165-181.
- Vance C.P., 2005.** Root–Bacteria Interactions: Symbiotic N₂ Fixation. *In* Plant roots the hidden half. Ed. Gnanamanickam S.S. Springer, Printed in the Netherlands, 839-868
- Venkateswarlu B., Maheshwari M., Saharan N., 1989.** Effects of water deficit on N₂ (C₂H₂) fixation in cowpea and groundnut. *Plant and Soil* 114, 69 - 74.
- Wakrim-Mezrioui R., Wery J., 1994.** Analyse des relations entre état hydrique du sol, rendement en graines et fixation d'azote chez le pois chiche (*Cicer arietinum* L.). *In* Facteurs limitant la fixation symbiotique de l'azote dans le bassin méditerranéen. Ed. Drevon J.J., Paris, INRA (colloques N°77), 257-266.

- Walker D.W., Miller J.C., 1986.** Influence of water stress on nitrogen fixation in cowpea. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 111, 451-458.
- Walsh K.B., 1995.** Physiology of the legume nodule and its response to stress. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 637- 655.
- Wani S.P., Rupela O.P., Lec K.K., 1995.** Sustainable agriculture in the semi-arid tropic through biological nitrogen fixation in grain legumes. *Plant and Soil* 174, 29-49.
- Westgate M.E., Boyer J.S., 1985.** Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and siliqua growth at low water potentials in maize. *Planta* 164, 540-549.
- Williams P.M., Demallorca S.M., 1984.** Effects of osmotically induced leaf moisture stress on nodulation and nitrogenase activity of *Glycine max*. *Plant and Soil* 80, 267-283.
- Wright G.C., Hubick K., Farquhar G.D., 1991.** Physiological analysis of peanut cultivar response to timing duration of drought stress. *Australian Journal of Agricultural Research* 42, 453-470.
- Wu F., Bao W., Li F., Wu N., 2008.** Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 63, 248-255.
- Xiong L., Ishitani M., Lee H., Zhu J.K., 2001.** The Arabidopsis LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress and osmotic stress responsive gene expression. *Plant Cell* 13, 2063–2083.
- Yadav S.K., Jyothi Lakshmi N., Maheswari M., Vanaja M., Venkateswarlu B., 2005.** Influence of water deficit at vegetative, anthesis and grain filling stages on water relation and grain yield in sorghum. *Indian Journal of Plant Physiology* 10, 20–24.
- Yokota A., Takahara K., Akashi K., 2006.** Water stress *In* Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. Eds. Madhava Rao K.V., Raghavendra A.S., Janardhan Reddy K. Springer. Printed in the Netherlands. 15-39.
- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T., 2000.** Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38, 171-186.
- Zahran H.H., Rasanen L.A., Karsisto M., Lindstrom K., 1994.** Alteration of lipopolysaccharide and protein profiles in SDS-PAGE of rhizobia by osmotic and heat stress. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 10, 100-105.
- Zahran H.H., 1999.** Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63, 968–989.

Annexes

Analyse de la variance

I. Caractères morphologiques

1. Hauteur de la tige

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	89,3	6,38	1,84	0,0789
Résidus	30	104	3,47		
Total	44	193,3			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

<i>Source de variation</i>	<i>DDL</i>	<i>SCE</i>	<i>CM</i>	<i>Test F</i>	<i>Pr</i>
Couples symbiotiques	14	34,1	2,436	5,756	0,0001***
Résidus	30	12,696	0,423		
Total	44	46,796			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %
%Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	42,41	3,03	10,24	0,0001***
Résidus	30	8,88	0,3		
Total	44	51,29			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-BER	A						
SA1-OUM	A	B					
SA3-TON	A	B					
SA3-TIM	A	B	C				
SA3-NIG	A	B	C				
SA1-TON	A	B	C				
SA3-OUM		B	C	D			
SA1-BER		B	C	D	E		
SA1-TIM			C	D	E		
SA1-NIG				D	E	F	
SA2-TON				D	E	F	
SA2-OUM					E	F	G
SA2-NIG						F	G
SA2-BER						F	G
SA2-TIM							G

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	55,25	3,95	2,5	0,0172*
Résidus	30	47,34	1,58		
Total	44	102,59			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA3-TON	A			
SA3-OUM	A	B		
SA1-TON	A	B	C	
SA3-BER	A	B	C	
SA1-OUM	A	B	C	D
SA3-TIM	A	B	C	D
SA3-NIG	A	B	C	D
SA1-BER	A	B	C	D
SA1-TIM	A	B	C	D
SA2-BER	A	B	C	D
SA2-TON		B	C	D
SA2-OUM			C	D
SA1-NIG			C	D
SA2-TIM				D
SA2-NIG				D

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	2500,55	833,52	578,44	0,0001***
Couples symbiotiques	14	179,28	12,81	8,89	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	41,78	0,99	0,69	0,9148
Résidus	120	172,92	1,44		
Total	179	2894,53			

Classement des traitements hydriques selon le test Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

2. Surface foliaire

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	34,92	2,49	119,86	0,0001***
Résidus	30	0,62	0,02		
Total	44	35,55			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA3-TON	A									
SA3-OUM		B								
SA3-BER		B	C							
SA1-TON			C							
SA3-NIG			C							
SA3-TIM				D						
SA1-OUM					E					
SA1-BER					E					
SA1-TIM						F				
SA2-OUM						F				
SA2-TON							G			
SA1-NIG							G	H		
SA2-BER								H	I	
SA2-TIM									I	
SA2-NIG										J

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	35,02	2,5	12,15	0,0001***
Résidus	30	6,18	0,21		
Total	44	41,2			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA3-OUM	A									
SA3-TON	A	B								
SA1-BER	A	B	C							
SA1-OUM	A	B	C							
SA3-NIG	A	B	C	C						
SA1-TON		B	C	C	D					
SA3-TIM			C	C	D	E				
SA3-BER				C	D	E	F			
SA1-TIM					D	E	F	G		
SA2-OUM						E	F	G	H	
SA2-TON						E	F	G	H	
SA1-NIG							F	G	H	I
SA2-BER								G	H	I
SA2-NIG									H	I
SA2-TIM										I

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	26,89	1,92	2,17	0,0371*
Résidus	30	26,6	0,89		
Total	44	53,5			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA3-BER	A			
SA3-OUM	A	B		
SA3-TON	A	B		
SA1-TON	A	B	C	
SA3-TIM	A	B	C	
SA1-OUM	A	B	C	
SA3-NIG	A	B	C	D
SA1-BER	A	B	C	D
SA2-BER	A	B	C	D
SA1-NIG	A	B	C	D
SA2-TON	A	B	C	D
SA2-OUM		B	C	D
SA1-TIM		B	C	D
SA2-TIM			C	D
SA2-NIG				D

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	35,23	2,52	16,05	0,0001***
Résidus	30	4,7	0,16		
Total	44	39,94			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-TON	A						
SA3-BER	A	B					
SA3-OUM	A	B	C				
SA3-TIM	A	B	C	D			
SA1-TON	A	B	C	D			
SA1-BER		B	C	D			
SA1-OUM			C	D			
SA3-NIG			C	D			
SA1-TIM				D	E		
SA2-BER				D	E		
SA2-TON					E	F	
SA1-NIG						F	G
SA2-TIM						F	G
SA2-NIG							G
SA2-OUM							G

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements	3	2010,48	670,16	2110,29	0,0001***
Couples symbiotiques	14	113,23	8,09	25,47	0,0001***
Traitements*Couples symbiotiques	42	18,83	0,45	1,41	0,0760
Résidus	120	38,11	0,32		
Total	179	2180,65			

Classement des traitements hydriques selon le test Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

3. Nombre de ramifications

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	32,76	2,34	1,75	0,0972
Résidus	30	40,13	1,34		
Total	44	72,89			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	15,32	1,09	0,55	0,8784
Résidus	30	59,21	1,97		
Total	44	74,53			

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	20,27	1,45	7,39	0,0001***
Résidus	30	5,88	0,2		
Total	44	26,14			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-TON	A				
SA3-OUM	A	B			
SA3-BER	A	B			
SA1-TON	A	B			
SA3-TIM	A	B	C		
SA3-NIG		B	C	D	
SA1-OUM			C	D	E
SA1-BER				D	E
SA2-TON				D	E
SA1-TIM				D	E
SA2-OUM				D	E
SA2-BER					E
SA1-NIG					E
SA2-TIM					E
SA2-NIG					E

Traitement 15 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	10,65	0,76	1,42	0,2030
Résidus	30	16,04	0,53		
Total	44	26,69			

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	752,47	250,82	248,22	0,0001***
Couples symbiotiques	14	64,84	4,63	4,58	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	14,15	0,34	0,33	0,9999
Résidus	120	121,26	1,01		
Total	179	952,71			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

II. Caractères physiologiques

1. Proline

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,16	0,01	9,52	0,0001***
Résidus	30	0,04	0		
Total	44	0,19			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA3-TON	A									
SA3-OUM	A	B								
SA3-BER	A	B	C							
SA3-TIM	A	B	C							
SA1-TON		B	C	D						
SA3-NIG		B	C	D	E					
SA1-OUM		B	C	D	E	F				
SA1-BER			C	D	E	F	G			
SA1-TIM				D	E	F	G	H		
SA2-TON					E	F	G	H		
SA1-NIG						F	G	H	I	
SA2-OUM							G	H	I	
SA2-BER								H	I	
SA2-TIM								H	I	
SA2-NIG										I

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,43	0,03	54,66	0,0001***
Résidus	30	0,02	0,00		
Total	44	0,45			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA3-OUM	A									
SA3-TON	A	B								
SA1-BER		B	C							
SA3-TIM			C	D						
SA1-TON			C	D						
SA3-NIG				D						
SA1-OUM				D	E					
SA3-BER					E	F				
SA2-NIG						F	G			
SA1-NIG							G	H		
SA2-TON							G	H		
SA2-OUM								H	I	
SA2-TIM									I	J
SA2-BER										J
SA1-TIM										K

Traitement 10 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	1,01	0,07	84,43	0,0001***
Résidus	30	0,03	0,00		
Total	44	1,03			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA3-BER	A									
SA1-OUM	A	B								
SA3-TON		B	C							
SA3-TIM			C	D						
SA3-NIG				D						
SA1-TON					E					
SA3-OUM					E	F				
SA2-BER						F	G			
SA1-TIM							G			
SA2-NIG							G	H		
SA2-TON								H	I	
SA2-OUM									I	J
SA1-BER									I	J
SA2-TIM										J
SA1-NIG										K

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,83	0,06	16,56	0,0001***
Résidus	30	0,11	0,00		
Total	44	0,94			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA3-TON	A							
SA3-OUM	A	B						
SA1-BER	A	B	C					
SA3-TIM	A	B	C					
SA1-TON	A	B	C					
SA1-OUM		B	C	D				
SA3-NIG			C	D				
SA3-BER			C	D				
SA2-TIM				D	E			
SA1-NIG					E	F		
SA2-TON					E	F		
SA2-OUM						F	G	
SA2-NIG						F	G	
SA1-TIM							G	H
SA2-BER								H

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	34,97	11,66	7511,59	0,0001***
Couples symbiotiques	14	1,63	0,12	74,82	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,81	0,02	12,42	0,0001***
Résidus	120	0,19	0,00		
Total	179	37,6			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
15 jours	A			
10 jours		B		
5 jours			C	
Témoin				D

2. Sucres solubles

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	43,9	3,14	9,76	0,0001***
Résidus	30	9,64	0,32		
Total	44	53,55			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-OUM	A				
SA1-TON	A				
SA1-BER		B			
SA2-TON		B	C		
SA1-OUM		B	C	D	
SA3-BER		B	C	D	
SA3-TIM			C	D	E
SA3-TON			C	D	E
SA1-TIM				D	E
SA1-NIG				D	E
SA3-NIG				D	E
SA2-OUM					E
SA2-BER					E
SA2-TIM					E
SA2-NIG					E

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	134,11	9,58	16,84	0,0001***
Résidus	30	17,07	0,57		
Total	44	151,18			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-TON	A						
SA3-BER		B					
SA3-OUM		B	C				
SA1-BER		B	C	D			
SA1-TON		B	C	D	E		
SA3-TIM			C	D	E		
SA1-OUM			C	D	E		
SA3-NIG				D	E	F	
SA2-TON					E	F	
SA1-TIM						F	G
SA1-NIG						F	G
SA2-OUM							G
SA2-BER							G
SA2-NIG							G
SA2-TIM							G

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	201,35	14,38	78,65	0,0001***
Résidus	30	5,49	0,18		
Total	44	206,84			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-BER	A						
SA1-TON		B					
SA3-OUM			C				
SA3-TON			C				
SA3-TIM			C				
SA3-NIG			C				
SA1-TIM				D			
SA1-NIG				D	E		
SA1-BER				D	E		
SA2-TON				D	E		
SA1-OUM					E		
SA2-OUM						F	
SA2-BER						F	G
SA2-TIM						F	G
SA2-NIG							G

Traitement 15 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	266,33	19,02	5,07	0,0001***
Résidus	30	112,67	3,76		
Total	44	379			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA3-TON	A					
SA3-OUM	A	B				
SA1-TON	A	B	C			
SA3-BER	A	B	C			
SA3-TIM	A	B	C			
SA1-TIM	A	B	C			
SA1-BER	A	B	C	D		
SA1-OUM		B	C	D	E	
SA3-NIG		B	C	D	E	F
SA2-TON		B	C	D	E	F
SA1-NIG			C	D	E	F
SA2-NIG				D	E	F
SA2-BER					E	F
SA2-TIM						F
SA2-OUM						F

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	4417,72	1472,57	1219,84	0,0001***
Couples symbiotiques	14	494,39	35,31	29,25	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	151,31	3,60	2,98	0,0001***
Résidus	120	144,86	1,21		
Total	179	5208,28			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
15 jours	A			
10 jours		B		
5 jours			C	
Témoin				D

3. Chlorophylle a

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,29	0,02	3,37	0,0026**
Résidus	30	0,19	0,01		
Total	44	0,48			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-TON	A				
SA3-OUM	A				
SA1-TON	A	B			
SA3-BER	A	B			
SA3-TIM	A	B			
SA1-OUM	A	B	C		
SA2-BER	A	B	C		
SA3-NIG	A	B	C	D	
SA1-TIM	A	B	C	D	
SA2-TON	A	B	C	D	E
SA1-NIG	A	B	C	D	E
SA2-OUM		B	C	D	E
SA1-BER			C	D	E
SA2-TIM				D	E
SA2-NIG					E

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,26	0,02	2,87	0,0076**
Résidus	30	0,19	0,01		
Total	44	0,45			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-BER	A				
SA3-OUM	A	B			
SA3-TON	A	B	C		
SA3-TIM	A	B	C	D	
SA1-TON	A	B	C	D	
SA3-NIG		B	C	D	E
SA1-TIM		B	C	D	E
SA1-BER		B	C	D	E
SA2-TON		B	C	D	E
SA1-OUM		B	C	D	E
SA2-BER		B	C	D	E
SA1-NIG			C	D	E
SA2-NIG			C	D	E
SA2-TIM				D	E
SA2-OUM					E

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,36	0,03	2,09	0,0440*
Résidus	30	0,36	0,01		
Total	44	0,72			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-OUM	A				
SA3-TON	A	B			
SA3-BER	A	B	C		
SA3-TIM	A	B	C	D	
SA1-BER	A	B	C	D	
SA3-NIG	A	B	C	D	
SA1-TIM	A	B	C	D	
SA1-TON		B	C	D	
SA2-TON		B	C	D	
SA1-OUM		B	C	D	
SA2-OUM		B	C	D	
SA2-BER		B	C	D	
SA1-NIG		B	C	D	
SA2-NIG			C	D	
SA2-TIM				D	

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,60	0,04	6,66	0,0001***
Résidus	30	0,19	0,01		
Total	44	0,80			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA3-TON	A							
SA3-OUM	A	B						
SA3-BER	A	B	C					
SA1-TON	A	B	C	D				
SA3-TIM	A	B	C	D	E			
SA1-TIM		B	C	D	E	F		
SA3-NIG		B	C	D	E	F		
SA1-BER		B	C	D	E	F	G	
SA2-TON			C	D	E	F	G	
SA2-OUM				D	E	F	G	
SA1-NIG				D	E	F	G	
SA1-OUM					E	F	G	
SA2-BER						F	G	
SA2-TIM							G	H
SA2-NIG								H

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	11,01	3,67	469,58	0,0001***
Couples symbiotiques	14	1,24	0,09	11,29	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,28	0,01	0,84	0,7399
Résidus	120	0,94	0,01		
Total	179	13,46			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

4. Chlorophylle b

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,15	0,01	1,70	0,1090
Résidus	30	0,19	0,01		
Total	44	0,34			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,07	0,00	1,66	0,1200
Résidus	30	0,09	0,00		
Total	44	0,16			

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,12	0,01	1,63	0,1265
Résidus	30	0,16	0,01		
Total	44	0,28			

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,13	0,01	2,34	0,0247*
Résidus	30	0,11	0,00		
Total	44	0,24			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA3-TON	A			
SA3-OUM	A	B		
SA1-BER	A	B	C	
SA3-BER	A	B	C	
SA3-TIM	A	B	C	
SA1-TIM	A	B	C	
SA1-TON	A	B	C	D
SA3-NIG	A	B	C	D
SA1-OUM	A	B	C	D
SA2-TON	A	B	C	D
SA1-NIG		B	C	D
SA2-BER		B	C	D
SA2-OUM		B	C	D
SA2-TIM			C	D
SA2-NIG				D

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	0,65	0,22	47,15	0,0001***
Couples symbiotiques	14	0,4	0,03	6,27	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,06	0,00	0,32	1,000
Résidus	120	0,55	0,00		
Total	179	1,66			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes		
Témoin	A		
5 jours	A		
10 jours		B	
15 jours			C

III. Caractères biochimiques

1. Activité réductrice d'acétylène

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	2114,25	151,02	13,28	0,0001***
Résidus	30	341,08	11,37		
Total	44	2455,33			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-BER	A						
SA3-OUM	A	B					
SA3-TON		B	C				
SA3-TIM		B	C				
SA3-NIG		B	C				
SA1-TON		B	C	D			
SA1-TIM			C	D	E		
SA2-TON				D	E	F	
SA1-BER				D	E	F	
SA1-OUM					E	F	G
SA1-NIG						F	G
SA2-OUM						F	G
SA2-BER						F	G
SA2-TIM						F	G
SA2-NIG							G

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	2451,71	175,12	39,86	0,0001***
Résidus	30	131,79	4,39		
Total	44	2583,51			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes								
SA3-TON	A								
SA3-BER		B							
SA3-OUM		B	C						
SA1-TON		B	C	D					
SA3-TIM		B	C	D					
SA3-NIG			C	D	E				
SA1-OUM				D	E				
SA1-BER					E	F			
SA2-TON						F	G		
SA1-TIM						F	G		
SA2-BER							G		
SA2-OUM							G		
SA1-NIG								H	
SA2-TIM								H	
SA2-NIG									I

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	3805,54	271,82	53,34	0,0001***
Résidus	30	152,89	5,10		
Total	44	3958,42			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes								
SA3-TON	A								
SA3-OUM		B							
SA1-TON		B							
SA3-BER		B	C						
SA1-OUM		B	C						
SA3-TIM			C						
SA3-NIG			C						
SA1-BER				D					
SA2-BER				D	E				
SA1-NIG					E				
SA2-TON					E	F			
SA2-OUM						F	G		
SA1-TIM							G		
SA2-NIG							G	H	
SA2-TIM								H	

Traitement 15 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	1659,23	118,52	70,77	0,0001***
Résidus	30	50,24	1,67		
Total	44	1709,47			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes								
SA3-BER	A								
SA1-TON		B							
SA3-OUM		B							
SA3-TON			C						
SA1-OUM			C	D					
SA3-TIM			C	D					
SA1-BER			C	D					
SA3-NIG				D	E				
SA1-TIM					E	F			
SA2-TON						F			
SA2-OUM						F	G		
SA1-NIG							G	H	
SA2-BER								H	
SA2-TIM									I
SA2-NIG									I

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	66100,29	22033,43	3911,26	0,0001***
Couples symbiotiques	14	8790,19	627,87	111,46	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	1240,54	29,54	5,24	0,0001***
Résidus	120	676,00	5,63		
Total	179	76807,02			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

2. Activité nitrate réductase

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,13	0,01	0,93	0,5372
Résidus	30	0,3	0,01		
Total	44	0,43			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,13	0,01	0,75	0,7084
Résidus	30	0,36	0,01		
Total	44	0,49			

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,1	0,01	0,58	0,8627
Résidus	30	0,37	0,01		
Total	44	0,47			

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,3	0,02	2,77	0,0094**
Résidus	30	0,23	0,01		
Total	44	0,53			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-TON	A				
SA3-TIM	A	B			
SA3-OUM	A	B			
SA1-TON	A	B	C		
SA1-TIM	A	B	C	D	
SA1-OUM	A	B	C	D	
SA3-BER	A	B	C	D	
SA1-BER	A	B	C	D	E
SA3-NIG	A	B	C	D	E
SA2-TON	A	B	C	D	E
SA1-NIG		B	C	D	E
SA2-OUM		B	C	D	E
SA2-BER			C	D	E
SA2-NIG				D	E
SA2-TIM					E

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	7,86	2,62	249,24	0,0001***
Couples symbiotiques	14	0,52	0,04	3,54	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,13	0	0,3	1,0000
Résidus	120	1,26	0,01		
Total	179	9,78			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

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

1. Teneur relative en eau

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	160,27	11,45	2,45	0,0193*
Résidus	30	140,12	4,67		
Total	44	300,39			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA3-BER	A			
SA3-TON	A	B		
SA3-OUM	A	B	C	
SA1-BER	A	B	C	
SA3-TIM	A	B	C	
SA1-OUM	A	B	C	
SA1-TON	A	B	C	
SA1-TIM	A	B	C	
SA3-NIG	A	B	C	
SA2-BER	A	B	C	
SA2-TON		B	C	D
SA2-OUM		B	C	D
SA1-NIG			C	D
SA2-TIM			C	D
SA2-NIG				D

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	262,6	18,76	33,54	0,0001***
Résidus	30	16,78	0,56		
Total	44	279,37			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA3-TON	A					
SA3-OUM		B				
SA3-BER		B				
SA3-TIM		B				
SA3-NIG		B				
SA1-TIM		B				
SA1-TON		B	C			
SA1-BER		B	C			
SA1-NIG		B	C			
SA1-OUM			C			
SA2-TON				C		
SA2-BER				C	D	
SA2-OUM					D	E
SA2-NIG					D	E
SA2-TIM						E

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	466,91	33,35	20,71	0,0001***
Résidus	30	48,31	1,61		
Total	44	515,22			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA3-TON	A					
SA1-BER	A	B				
SA3-OUM		B	C			
SA3-BER		B	C			
SA1-TON		B	C	D		
SA3-NIG		B	C	D		
SA1-OUM		B	C	D		
SA2-TON			C	D		
SA3-TIM				D		
SA1-NIG				D	E	
SA1-TIM					E	F
SA2-OUM						F
SA2-BER						F
SA2-TIM						G
SA2-NIG						G

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	110,27	7,88	13,07	0,0001***
Résidus	30	18,08	0,60		
Total	44	128,34			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA3-BER	A			
SA3-OUM		B		
SA3-TON		B		
SA1-BER		B	C	
SA1-TON		B	C	
SA3-TIM		B	C	
SA1-OUM		B	C	
SA3-NIG		B	C	
SA1-TIM		B	C	
SA2-TON			C	
SA2-OUM			C	
SA1-NIG				D
SA2-BER				D
SA2-NIG				D
SA2-TIM				D

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	30827,06	10275,69	5522,57	0,0001***
Couples symbiotiques	14	808,90	57,78	31,05	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	191,15	4,55	2,45	0,0001***
Résidus	120	223,28	1,86		
Total	179	32050,38			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

2. Potentiel hydrique foliaire

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,5	0,04	5,61	0,0001
Résidus	30	0,19	0,01		
Total	44	0,69			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-TON	A				
SA3-BER	A				
SA3-OUM	A				
SA1-TON	A	B			
SA3-TIM	A	B	C		
SA1-BER	A	B	C	D	
SA1-OUM		B	C	D	E
SA3-NIG		B	C	D	E
SA2-TON			C	D	E
SA1-TIM			C	D	E
SA2-BER			C	D	E
SA2-OUM				D	E
SA1-NIG				D	E
SA2-TIM				D	E
SA2-NIG					E

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	1,02	0,07	31,66	0,0001***
Résidus	30	0,07	0,00		
Total	44	1,09			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-OUM	A						
SA3-TON	A	B					
SA3-BER		B					
SA1-TON		B	C				
SA1-BER		B	C				
SA3-TIM			C	D			
SA1-OUM				D	E		
SA3-NIG				D	E		
SA2-OUM				D	E		
SA1-NIG					E		
SA2-TON						F	
SA1-TIM						F	G
SA2-BER						F	G
SA2-NIG						F	G
SA2-TIM							G

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	2,42	0,17	25,08	0,0001***
Résidus	30	0,21	0,01		
Total	44	2,63			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes						
SA3-BER	A						
SA3-OUM	A	B					
SA3-TON	A	B					
SA3-TIM	A	B					
SA1-OUM		B	C				
SA1-TON			C	D			
SA3-NIG				D			
SA1-BER				D			
SA2-TON				D			
SA2-BER				D			
SA1-NIG						E	
SA2-TIM						E	
SA2-OUM						E	
SA1-TIM						E	
SA2-NIG						E	

Traitement 15 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	2,41	0,17	20,91	0,0001***
Résidus	30	0,25	0,01		
Total	44	2,65			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA3-TON	A							
SA3-OUM	A	B						
SA3-BER	A	B						
SA1-TON	A	B						
SA1-BER	A	B	C					
SA3-NIG		B	C	D				
SA1-OUM		B	C	D	E			
SA3-TIM			C	D	E			
SA2-BER				D	E	F		
SA2-TON					E	F		
SA1-NIG						F	G	
SA2-OUM							G	H
SA2-TIM							G	H
SA2-NIG								H
SA1-TIM								H

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	124,82	41,61	6997,04	0,0001***
Couples symbiotiques	14	5,21	0,37	62,61	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	1,14	0,03	4,56	0,0001***
Résidus	120	0,71	0,01		
Total	179	131,88			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes		
Témoin	A		
5 jours		B	
10 jours			C
15 jours			D

3. Résistance stomatique

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	5,28	0,38	14,02	0,0001***
Résidus	30	0,81	0,03		
Total	44	6,09			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA2-TIM	A					
SA2-NIG	A					
SA2-BER	A					
SA2-OUM	A	B				
SA1-NIG		B	C			
SA2-TON			C			
SA1-TIM			C	D		
SA1-TON			C	D		
SA3-NIG			C	D	E	
SA3-TIM			C	D	E	
SA1-OUM			C	D	E	
SA3-TON				D	E	
SA1-BER					E	
SA3-OUM					E	
SA3-BER						F

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	9,24	0,66	4,54	0,0003***
Résidus	30	4,37	0,15		
Total	44	13,61			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA2-NIG	A					
SA2-TIM	A	B				
SA1-NIG	A	B				
SA2-OUM	A	B	C			
SA3-NIG	A	B	C	D		
SA2-BER	A	B	C	D		
SA2-TON		B	C	D	E	
SA1-TON			C	D	E	
SA3-TIM			C	D	E	
SA3-BER			C	D	E	F
SA1-OUM			C	D	E	F
SA1-TIM				C	E	F
SA3-OUM				C	E	F
SA1-BER					E	F
SA3-TON						F

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	3,94	0,28	9,57	0,0001***
Résidus	30	0,88	0,03		
Total	44	4,82			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA2-TIM	A							
SA2-NIG	A							
SA2-OUM	A	B						
SA1-NIG	A	B	C					
SA2-BER		B	C	D				
SA2-TON		B	C	D	E			
SA1-TIM		B	C	D	E	F		
SA3-NIG			C	D	E	F	G	
SA1-OUM				D	E	F	G	
SA1-BER				D	E	F	G	
SA3-TIM					E	F	G	
SA3-BER						F	G	
SA1-TON						F	G	H
SA3-OUM							G	H
SA3-TON								H

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	5,22	0,37	2,94	0,0065**
Résidus	30	3,81	0,13		
Total	44	9,03			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA2-NIG	A				
SA2-TIM	A	B			
SA1-TIM	A	B	C		
SA2-OUM	A	B	C	D	
SA1-NIG	A	B	C	D	E
SA2-BER		B	C	D	E
SA3-TIM		B	C	D	E
SA3-NIG		B	C	D	E
SA2-TON			C	D	E
SA1-OUM			C	D	E
SA3-TON			C	D	E
SA3-BER				D	E
SA1-TON				D	E
SA1-BER					E
SA3-OUM					E

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	284,77	94,92	1089,97	0,0001***
Couples symbiotiques	14	21,24	1,52	17,42	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	4,93	0,12	1,35	0,1075
Résidus	120	10,45	0,09		
Total	179	321,39			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
15 jours	A			
10 jours		B		
5 jours			C	
Témoin				D

4. Température du couvert végétal

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	36,73	2,62	114,30	0,0001***
Résidus	30	0,69	0,02		
Total	44	37,42			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA2-NIG	A									
SA2-TIM	A									
SA1-NIG		B								
SA2-OUM		B	C							
SA2-TON			C							
SA2-BER				D						
SA1-TIM				D						
SA1-BER				D	E					
SA3-TIM					E					
SA1-TON						F				
SA3-NIG						F	G			
SA1-OUM							G	H		
SA3-BER								H	I	
SA3-OUM									I	
SA3-TON										J

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	32,16	2,30	8,79	0,0001***
Résidus	30	7,84	0,26		
Total	44	40,00			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA2-TIM	A									
SA2-NIG	A	B								
SA2-BER	A	B	C							
SA1-NIG	A	B	C	D						
SA2-OUM	A	B	C	D	E					
SA2-TON		B	C	G	E	F				
SA1-TIM			C	D	E	F	G			
SA3-NIG			C	D	E	F	G			
SA1-OUM				D	E	F	G	H		
SA1-TON					E	F	G	H	I	
SA1-BER						F	G	H	I	J
SA3-TIM							G	H	I	J
SA3-OUM								H	I	J
SA3-TON									I	J
SA3-BER										J

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	36,4	2,60	64,82	0,0001***
Résidus	30	1,20	0,04		
Total	44	37,6			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes									
SA2-NIG	A									
SA2-TIM	A	B								
SA1-NIG	A	B								
SA2-BER		B	C							
SA2-TON			C	D						
SA2-OUM				D	E					
SA1-TIM					E	F				
SA3-NIG						F	G			
SA3-TIM							G	H		
SA1-TON								H	I	J
SA1-BER									I	J
SA3-OUM									J	K
SA3-BER										K
SA3-TON										L
SA1-OUM										L
										M

Traitement 15 jours du stress

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	25,97	1,85	10,4	0,0001***
Résidus	30	5,35	0,18		
Total	44	31,32			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA2-NIG	A				
SA2-TIM	A				
SA1-TIM	A				
SA2-OUM	A				
SA2-TON	A	B			
SA1-NIG		B	C		
SA2-BER		B	C		
SA3-NIG		B	C	D	
SA3-TIM		B	C	D	
SA1-OUM			C	D	
SA3-BER			C	D	
SA1-TON			C	D	E
SA3-OUM			C	D	E
SA1-BER				D	E
SA3-TON					E

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	3198,09	1066,03	8482,20	0,0001***
Couples symbiotiques	14	114,37	8,17	65,00	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	16,88	0,40	3,20	0,0001***
Résidus	120	15,08	0,13		
Total	179	3344,42			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes				
15 jours	A				
10 jours		B			
5 jours			C		
Témoin					D

5. Efficience d'utilisation de l'eau

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,12	0,01	1,57	0,1454
Résidus	30	0,16	0,01		
Total	44	0,27			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,16	0,01	7,77	0,0001***
Résidus	30	0,04	0,00		
Total	44	0,20			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-OUM	A				
SA1-OUM	A	B			
SA3-BER	A	B			
SA1-TON		B	C		
SA1-BER		D	C		
SA3-TON		D	C		
SA2-BER		B	C	D	
SA3-TIM		B	C	D	
SA1-TIM			C	D	E
SA2-TON			C	D	E
SA2-OUM			C	D	E
SA3-NIG				D	E
SA2-TIM				D	E
SA1-NIG				D	E
SA2-NIG					E

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,22	0,02	11,46	0,0001***
Résidus	30	0,04	0,00		
Total	44	0,26			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA3-BER	A					
SA3-OUM	A					
SA3-TON	A	B				
SA1-BER	A	B	C			
SA1-OUM	A	B	C			
SA3-NIG		B	C	D		
SA1-TON		B	C	D		
SA3-TIM		B	C	D		
SA2-OUM			C	D	E	
SA2-TON				D	E	F
SA1-NIG				D	E	F
SA2-BER				D	E	F
SA1-TIM					E	F
SA2-NIG					E	F
SA2-TIM						F

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,29	0,02	17,03	0,0001***
Résidus	30	0,04	0,00		
Total	44	0,33			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA3-TON	A							
SA3-OUM	A	B						
SA3-BER	A	B						
SA1-OUM		B	C					
SA1-BER		B	C					
SA1-TON			C	D				
SA2-BER			C	D				
SA3-NIG			C	D				
SA3-TIM			C	D				
SA1-TIM				D	E			
SA1-NIG					E	F		
SA2-OUM					E	F		
SA2-TON						F	G	
SA2-TIM							G	
SA2-NIG								H

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	7,10	2,37	1014,27	0,0001***
Couples symbiotiques	14	0,68	0,05	20,87	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,10	0,00	1,05	0,4039
Résidus	120	0,28	0,00		
Total	179	8,17			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes		
Témoin	A		
5 jours	A	B	
10 jours			
15 jours			C

V. Caractères agronomiques

1. Nombre de gousses/plant

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	123,87	8,85	0,42	0,9567
Résidus	30	635,33	21,18		
Total	44	759,20			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	147,91	10,57	0,49	0,9228
Résidus	30	652,00	21,73		
Total	44	799,91			

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	188,98	13,50	0,63	0,8154
Résidus	30	638,67	21,29		
Total	44	827,64			

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	222,00	15,86	1,72	0,1031
Résidus	30	276,00	9,20		
Total	44	498,00			

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	9688,36	3229,45	175,99	0,0001***
Couples symbiotiques	14	617,78	44,13	2,40	0,0053**
Traitements x Couples symbiotiques	42	64,98	1,55	0,08	1,0000
Résidus	120	2202,00	18,35		
Total	179	12573,11			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes		
Témoin	A		
5 jours	A		
10 jours		B	
15 jours			C

2. Rendement

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	15,27	1,09	1,57	0,1454
Résidus	30	20,81	0,69		
Total	44	36,08			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	19,5	1,39	7,77	0,0001****
Résidus	30	5,38	0,18		
Total	44	24,87			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

Couples symbiotiques	Groupes homogènes				
SA3-OUM	A				
SA1-OUM	A	B			
SA3-BER	A	B			
SA1-TON		B	C		
SA1-BER		B	C		
SA3-TON		B	C		
SA2-BER		B	C	D	
SA3-TIM		B	C	D	
SA1-TIM			C	D	E
SA2-TON			C	D	E
SA2-OUM			C	D	E
SA3-NIG				D	E
SA2-TIM				D	E
SA1-NIG				D	E
SA2-NIG					E

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	25,96	1,85	11,46	0,0001****
Résidus	30	4,85	0,16		
Total	44	30,81			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes					
SA3-BER	A					
SA3-OUM	A					
SA3-TON	A	B				
SA1-BER	A	B	C			
SA1-OUM	A	B	C			
SA3-NIG		B	C	D		
SA1-TON		B	C	D		
SA3-TIM		B	C	D		
SA2-OUM			C	D	E	
SA2-TON				D	E	F
SA1-NIG				D	E	F
SA2-BER				D	E	F
SA1-TIM					E	F
SA2-NIG					E	F
SA2-TIM						F

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	31,97	2,28	17,03	0,0001***
Résidus	30	4,02	0,13		
Total	44	35,99			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes							
SA3-TON	A							
SA3-OUM	A	B						
SA3-BER	A	B						
SA1-OUM		B	C					
SA1-BER		B	C					
SA1-TON			C	D				
SA2-BER			C	D				
SA3-NIG			C	D				
SA3-TIM			C	D				
SA1-TIM				D	E			
SA1-NIG					E	F		
SA2-OUM					E	F		
SA2-TON						F	G	
SA2-TIM							G	
SA2-NIG								H

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	1029,72	343,24	1174,68	0,0001***
Couples symbiotiques	14	81,21	5,8	19,85	0,0001***
Traitements x Couples symbiotiques	42	11,49	0,27	0,94	0,5864
Résidus	120	35,06	0,29		
Total	179	1157,48			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes			
Témoin	A			
5 jours		B		
10 jours			C	
15 jours				D

3. Matière sèche

Traitement ETM

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,23	0,02	0,33	0,9836
Résidus	30	1,46	0,05		
Total	44	1,68			

Traitement 5 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,14	0,01	0,77	0,6901
Résidus	30	0,40	0,01		
Total	44	0,54			

Traitement 10 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,19	0,01	2,28	0,0288*
Résidus	30	0,18	0,01		
Total	44	0,38			

Classement des couples symbiotiques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Couples symbiotiques	Groupes homogènes			
SA2-NIG	A			
SA2-TIM	A	B		
SA1-NIG	A	B	C	
SA2-TON	A	B	C	
SA2-OUM	A	B	C	
SA2-BER	A	B	C	D
SA1-TIM	A	B	C	D
SA1-TON	A	B	C	D
SA3-NIG	A	B	C	D
SA3-TIM	A	B	C	D
SA3-OUM		B	C	D
SA1-OUM		B	C	D
SA1-BER		B	C	D
SA3-TON			C	D
SA3-BER				D

Traitement 15 jours du stress

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Couples symbiotiques	14	0,19	0,01	1,86	0,0756
Résidus	30	0,22	0,01		
Total	44	0,41			

Interaction couples symbiotiques x traitements hydriques

Tableau d'analyse de la variance

Source de variation	DDL	SCE	CM	Test F	Pr
Traitements hydriques	3	10,27	3,42	181,57	0,0001***
Couples symbiotiques	14	0,70	0,05	2,66	0,0021**
Traitements x Couples symbiotiques	42	0,05	0,00	0,07	1,0000
Résidus	120	2,26	0,02		
Total	179	13,29			

Classement des traitements hydriques selon le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %

Traitements hydriques	Groupes homogènes		
Témoin	A		
5 jours	A		
10 jours		B	
15 jours			C

VI. Matrice de corrélation

Etude de la symbiose à rhizobium chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée sous contrainte hydrique:

	HV	SF	NR	PRO	SS	CHL a	CHL b	ARA	ANR	RWC	PHF	RS	EUE	TCV	NGP	R
HV	1,000															
SF	0,947	1,000														
NR	0,869	0,900	1,000													
PRO	-0,837	-0,862	-0,793	1,000												
SS	-0,767	-0,801	-0,735	0,950	1,000											
CHL a	0,910	0,925	0,883	-0,814	-0,731	1,000										
CHL b	0,689	0,707	0,691	-0,507	-0,395	0,737	1,000									
ARA	0,938	0,957	0,909	-0,826	-0,759	0,936	0,728	1,000								
ANR	0,871	0,886	0,832	-0,822	-0,745	0,916	0,686	0,907	1,000							
RWC	0,943	0,975	0,911	-0,905	-0,847	0,930	0,684	0,960	0,894	1,000						
PHF	0,941	0,962	0,904	-0,894	-0,840	0,932	0,694	0,968	0,908	0,972	1,000					
RS	-0,933	-0,956	-0,898	0,859	0,791	-0,912	-0,705	-0,955	-0,877	-0,959	-0,957	1,000				
EUE	0,890	0,902	0,863	-0,841	-0,776	0,910	0,685	0,939	0,897	0,913	0,950	-0,914	1,000			
TCV	-0,947	-0,978	-0,908	0,877	0,830	-0,925	-0,689	-0,952	-0,873	-0,984	-0,963	0,960	-0,896	1,000		
NGP	0,839	0,847	0,826	-0,806	-0,750	0,825	0,604	0,865	0,812	0,855	0,888	-0,862	0,901	-0,849	1,000	
RDT	0,910	0,925	0,878	-0,862	-0,799	0,921	0,690	0,950	0,904	0,935	0,963	-0,931	0,998	-0,921	0,904	1,
MS	0,734	0,769	0,724	-0,886	-0,865	0,712	0,452	0,728	0,684	0,811	0,810	-0,770	0,747	-0,791	0,762	0,