



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET
POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE EL -HADJ LAKHDAR BATNA
INSTITUT DES SCIENCES VETERINAIRES
ET DES SCIENCES AGRONOMIQUES



MEMOIRE

Pour l'obtention du diplôme de

MAGISTER

Filière

Science Agronomique

Option

Gestion des ressources naturelles et environnement

Présenté par :

Mansouri Ali

THEME

Les champignons endophytes chez le blé dur (*Triticum durum*.Desf) :

Occurrence et rôle dans la tolérance au stress hydrique

JURY

Président : OUDJEHIH B.

Rapporteur : BOUZERZOUR H.

Examineur : HARZALLAH D.

Examineur : BENMAHAMMED A.

Grade et Université

Prof : Université de Batna

Prof : Université de Sétif

Prof : Université de Sétif

Prof : Université de Sétif

Année universitaire : 2011

DEDICACES

A mes parents ...

A la mémoire de nos martyres, qu'ils nous pardonnent notre "égoïsme"...

A tous les Algériens qui travaillent dans le silence et qui rêvent d'une Algérie prospère...

REMERCIEMENTS

Je remercie avant tout **ALLAH** le tout puissant de m'avoir accordé force et volonté pour terminer ce travail.

Mes sincères remerciements sont exprimés agréablement à mon rapporteur, **Mr. BOUZERZOUR H.** Professeur à l'Université Farhat Abbas (Sétif) pour sa patience, son aide, ses conseils et encouragements pour réaliser ce modeste travail.

Mes remerciements vont également aux membres du jury:

Mr. OUDJEHIIH B. Professeur à l'Université à l'Université El-Hadj Lakhdar (Batna); pour m'avoir fait l'honneur de présider mon jury;

Mr. HARZALLAH D. Professeur à l'Université Farhat Abbas (Sétif), **Mr. BENMAHAMMED A.** Professeur à l'Université Farhat Abbas (Sétif), tous pour leur précieuse participation dans l'évaluation de ce document.

Ce travail n'est rendu possible sans l'aide technique de **Mr. LAAMARI M.** Professeur à l'Université à l'Université El-Hadj Lakhdar (Batna) qui m'a permis l'accès au laboratoire et de **Mr. BENSSACI** Maître assistant à l'Université à l'Université El-Hadj Lakhdar (Batna) pour son aide particulièrement dans l'identification des champignons, qu'ils trouvent ici toute ma gratitude.

En fin, je voudrais remercier tous mes amis qui m'ont toujours soutenu et l'ensemble des personnes, qui m'ont aidé, de près ou de loin, à réaliser ce travail.

Les champignons endophytes chez le blé dur : Occurrence et Rôle dans la Tolérance au Stress hydrique

Résumé:

L'objectif de ce travail est l'étude de la présence des champignons de type endophytes chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) et l'analyse de l'impact de l'infection sur la capacité des génotypes d'endurer la contrainte hydrique.

La mise en évidence des champignons endophytes a été réalisée sur des graines saines de 17 génotypes de blé dur récoltés au cours de la saison 2006/07 à la station ITGC Sétif Algérie. Les résultats montrent que l'ensemble des cultivars étudiés sont infectés par les champignons endophytes avec un taux d'infection atteignant les 80%. L'analyse des isolats a permis d'identifier 19 mycotaxons. Les plus représentés des mycotaxons sont le groupe du genre *Alternaria* (*Alternaria* sp et *Alternaria alternata*), *Fusarium*, *Cladosporium cladoisporoides* et *Ulocladium*. Le reste des mycotaxons sont moins abondants.

L'étude de l'effet de la présence des champignons endophytes sur le comportement du génotype à l'égard de la contrainte hydrique est réalisée selon un dispositif expérimental factoriel avec trois répétitions comprenant deux génotypes, deux traitements hydriques (irrigué et stressé) et deux statut d'infection (infectés: et non infectés:).

Dans cette partie et pour évaluer le degré de la tolérance au stress hydrique, différents paramètres morphologiques, phénologiques, physiologiques, biochimiques et agronomiques ont été étudiés chez les génotypes sous les deux traitements hydriques (80 et 40%, de la capacité au champ) appliqués le long du cycle végétatif. Les résultats obtenus montrent que le stress hydrique a entraîné une réduction de la plupart des paramètres étudiés. Mais d'un autre côté, il induit une augmentation du poids spécifique foliaire, une accumulation prononcée de la proline et des sucres solubles et une amélioration de l'indice de récolte et de l'efficacité de l'utilisation de l'eau pour les grains. Quant aux résultats de l'étude de l'effet bénéfique et délétère des champignons endophytes pour le blé dur, ces premiers ne sont pas discriminants.

Mots clés : champignons endophytes, blé dur (*Triticum durum*. Desf.), Stress hydrique, tolérance.

Fungal endophytes in durum wheat: Occurrence and Role in drought Tolerance

Abstract:

The objective of this work is the study of the presence of **Fungal endophytes in** durum wheat (*Triticum durum* Desf.) and analyzes its impact on the capacity of the genotypes to endure the hydrous constraint.

The survey of the fungal endophytes was carried out on healthy seeds of 17 durum wheat genotypes collected during season 2006/07 at station ITGC Sétif Algérie. Results show that the whole of the studied cultivars are infected by the fungal endophytes with a rate of infection reaching the 80%. The analysis of isolates had allowed to identify 19 mycotaxons. The most represented of mycotaxons are the group of *Alternaria* genera (*Alternaria* sp and *Alternaria alternata*), *Fusarium* sp, *Cladosporium cladoisporoides* and *Ulocladium* sp. The remainders of the mycotaxons are less abundant.

The study of the effect of the presence of the endophytic fungi on the behavior of the genotypes with regard to the water constraint is carried out according to a factorial experimental design (2x2x2) with three repetitions including two genotypes, two water treatments (irrigated and stressed) and two infection status (infected: E+ and not infected: E-).

In this part, various parameters: morphological, phenologic, physiological, biochemical and agronomic were studied on the genotypes under two water treatments (80 and 40%, at the capacity of the field) applied along the vegetative cycle. The results obtained shows that the water stress involved a reduction of the more shares of the studied parameters. But on another side, it induces an increase in the foliar specific weight, a marked accumulation of the proline and soluble sugars and an improvement of the harvest index and the water use efficiency for the grains. As for the results of the study of the beneficial and deleterious effects of the fungal endophytes for durum wheat, these first are not discriminant.

Key words: fungal endophytes, durum wheat (*Triticum durum* Desf.), water Stress, tolerance.

LISTE DES TABLEAUX

| | Page |
|--|----------------|
| Tableau n°01: Analyse physico-chimique du substrat utilisé..... | 20 |
| Tableau n°02: Fréquence de colonisation en fonction des grains de blé dur par les champignons endophytes..... | 20 |
| Tableau n°03: Composition générale de la Mycoflore endophyte associée au blé dur identifiée au niveau des grains et leur pourcentage d'occurrence relatif..... | 22 |
| Tableau n°04: Résumé de l'ANOVA des paramètres mesurés: phénomorphologiques, physiologiques, biochimiques et agronomiques..... | 24 |
| Tableau n°05: Les Moyennes des variables des paramètres phénomorphologiques..... | 26 |
| Tableau n°06: Les Moyennes des variables des paramètres physiologiques et biochimiques | 30 |
| Tableau n°07: Les Moyennes des variables des paramètres agronomiques..... | 35 |
| Tableaux A7: Tableaux de l'analyse de la variance (ANOVA) et tableaux des moyennes | 119-135 |

LISTE DES FIGURES

| | Page |
|---|------|
| Figure 01. Illustrations microscopiques de quelques champignons endophytes | 4 |
| Figure 02. Une représentation de la complexité des réponses des plantes aux stress abiotiques | 23 |
| Figure 03. Courbe étalon du dosage de la proline | 45 |
| Figure 04. Courbe étalon du dosage des sucres solubles..... | 46 |
| Figure 05. Fréquences de colonisation en fonction des grains de blé dur par les champignons endophytes..... | 50 |
| Figure 06. Le pourcentage d'occurrence relatif de la composition générale de la Mycoflore endophyte associée au blé dur identifiée au niveau des grains..... | 50 |
| Figure 07. Variation du tallage herbacé des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 58 |
| Figure 08. L'évaluation de la surface foliaire des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 58 |
| Figure 09. Variation du poids spécifique foliaire des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 59 |
| Figure 10. Variation de la hauteur de la plante des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 60 |
| Figure 11. Variation de la longueur de l'épi et la longueur des barbes des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique | 61 |
| Figure 12. Variation du taux de croissance relatif des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 61 |
| Figure 13. Variation de la teneur relative en eau des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 64 |
| Figure 14. Variation de l'eau consommée des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 64 |
| Figure 15. Variation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau WUE et WUE _{grain} des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique | 65 |
| Figure 16. L'évaluation de la teneur en proline et en sucres solubles des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique | 66 |
| Figure 17. Variation du tallage-épi des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 68 |
| Figure 18. Variation du taux de régissions des talles des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 69 |

| | |
|---|----------------|
| Figure 19. Variation du poids de la paille des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 69 |
| Figure 20. Variation du poids de grains des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 69 |
| Figure 21. Variation du nombre de grains des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 70 |
| Figure 22. Variation du HI des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 70 |
| Figure 23. Variation du PMG des deux génotypes de blé dur infectés et non infectés soumis aux différents niveaux de stress hydrique..... | 70 |
| Figure A1. 1. La mise en place de l'essai (ensemencement des graines dans les boites de Pétri) 2a,b,c,d. Emergence des colonies d'endophytes isolées à partir des grains de blé dur..... | 113 |
| Figure A2. Vue microscopique du genre <i>Alternaria</i> | 114 |
| Figure A3. Vue microscopique de quelques mycoendophytes Mitosporiques et Ascomycota | 115 |
| Figure A4. Vue microscopique de quelques mycoendophytes isolés à partir des graines de blé dur | 116-117 |
| Figure A5. 1. La mise en place de l'essai sous abri. 2. Emergence des plantules de blé dur. 3a,b. La génération des plantules E- de blé dur (désinfectées) par le fongicide systémique..... | 118 |

ABREVIATIONS

| | |
|-----------------------|---|
| ABA | Acide abscissique |
| AtHTK1 | <i>Arabidopsis thaliana</i> Histidine Kinase Transmembrane |
| ¹³C | L'isotope lourd du carbone |
| cDNA | Complementary Deoxyribonucleic Acid |
| CDPKs | Calcium-Dependent Protein Kinase |
| DSE | Dark Septate Endophytes |
| E+ | Plantes infectées |
| E- | Plantes non infectées |
| FC | Fréquence de colonisation |
| ITGC : | Institut Technique des Grandes Cultures |
| LEA | Late Embryogenesis Abundant |
| PDA | Potato Dextrose Agar |
| PEG | Polyethylene Glycol |
| PRO | Pourcentage Relatif d'Occurrence |
| QTLs | Quantitative traits loci |
| RWC | Relative water content (Teneur relative en eau) |
| WUE | Water use efficiency (L'efficacité de l'utilisation de l'eau) |

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

RESUME

ABSTRACT

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES FIGRES

LISTE DES ABREVIATIONS

INTRODUCTION

INTRODUCTION ----- 01

CHAPITRE I : Introduction et revue bibliographique

| | |
|---|----|
| 1. Les champignons endophytes----- | 03 |
| 1.1. Définition de l'endophyte ----- | 05 |
| 1.2. Diversité et classification----- | 06 |
| 1.2.1. Groupe des Balansieae ----- | 06 |
| 1.2.2. Les endophytes non-Clavicipitacées ----- | 07 |
| 1.2.3. Les endophytes non-systémiques des Poacées----- | 08 |
| 1.3. Colonisation ----- | 08 |
| 1.4. Modes de transmission des endophytes ----- | 10 |
| 1.4.1. Transmission verticale----- | 10 |
| 1.4.2. Transmission horizontale----- | 10 |
| 1.5. Méthodes d'études des champignons endophytes----- | 11 |
| 1.5.1. Techniques histologiques ----- | 11 |
| 1.5.2. Techniques d'isolement simple----- | 12 |
| 1.5.3. Techniques moléculaires----- | 13 |
| 1.5.4. Techniques biochimiques----- | 14 |
| 1.6. L'élimination des endophytes----- | 15 |
| 1.7. Rôle des endophytes dans la tolérance de plantes au stress hydrique----- | 17 |
| 2. Le stress hydrique et l'efficacité de l'utilisation de l'eau----- | 21 |
| 2.1. Perception et signal du stress hydrique ----- | 21 |
| 2.2. La résistance au stress hydrique----- | 26 |

| | |
|--|----|
| 2.2.1. L'esquive ----- | 26 |
| 2.2.2. L'évitement ----- | 28 |
| 2.2.3. La résistance à la déshydratation ----- | 33 |
| 2.3. L'efficience de l'utilisation de l'eau----- | 36 |

CHAPITRE II : Matériels et Méthodes

| | |
|--|----|
| 2.1 Origine et caractérisation des génotypes testés----- | 39 |
| 2.2 Méthodes ----- | 47 |
| 2.2.1 Mise en évidence des champignons endophytes----- | 54 |
| 2.2.1.1. Stérilisation des semences----- | 39 |
| 2.2.1.2. Milieu de culture----- | 39 |
| 2.2.1.3. Paramètres suivis----- | 40 |
| • La fréquence moyenne de colonisation (FC) ----- | 40 |
| • L'identification des isolats fongiques endophytes----- | 40 |
| • Pourcentage relatif d'occurrence (PRO) ----- | 40 |
| 2.2.2. L'effet des champignons endophytes sur la réponse de blé dur sous stress hydrique----- | 41 |
| 2.2.2.1. Matériel végétal et conduite de culture----- | 41 |
| 2.2.2.2. Paramètres suivis----- | 43 |
| • Paramètres morphologiques et phénologie----- | 43 |
| • Paramètres physiologiques et biochimiques----- | 43 |
| • Paramètres agronomiques----- | 46 |
| 2.2.3 Traitement des données ----- | 46 |

CHAPITRE III : Résultats et Discussion

| | |
|---|----|
| 3.1. Mise en évidence des champignons endophytes ----- | 47 |
| 3.1.1. Résultats ----- | 47 |
| 3.1.2. Discussion----- | 51 |
| 3.2. L'effet des champignons endophytes sur la réponse de blé dur sous stress hydrique.----- | 54 |
| 3.2.1. Résultats----- | 54 |
| 3.2.2. Paramètres morphologiques et phénologie----- | 56 |
| 3.2.3. Paramètres physiologiques et biochimiques----- | 63 |
| 3.2.4. Paramètres agronomiques----- | 67 |

| | |
|--------------------------|-----|
| 3.3. Discussion----- | 71 |
| CONCLUSION GENERALE----- | 96 |
| Références----- | 98 |
| Annexe----- | 113 |

Introduction

INTRODUCTION

Les ressources naturelles sont de plus en plus menacées suite à une exploitation non raisonnée. L'agriculture est un secteur qui a participé en partie dans l'altération des potentialités naturelles du milieu par l'ensemble des pratiques culturales adoptées, telle que l'utilisation irrationnelle des ressources d'eau et l'usage intensif des différents intrants.

Aujourd'hui, il est devenu impératif d'adopter de nouvelles approches pour réaliser un développement durable et assurer le recyclage et le renouvellement des ressources naturelles. A cet égard l'homme a pensé se retourner vers la nature et chercher les vertus d'intérêt économique chez les microorganismes à travers les associations que forment ces derniers avec leurs hôtes, et en particulièrement les plantes.

Cette partie discrète de notre monde connue par certaines potentialités écologiques, procure, par ses associations symbiotiques, aux plantes hôtes des vertus bénéfiques d'une importance capitale en agronomie. Parmi ces associations symbiotiques, on trouve celles qui se forment entre les plantes et les champignons appelés endophytes qui vivent dans les espaces intercellulaires des tissus sains.

Dans leur évolution, les graminées ont développé des associations symbiotiques avec les champignons. On rencontre des espèces des champignons qui vivent sur/dans les racines (mycorhize) et / ou celle qui infectent les parties aériennes et souterraines d'une façon systémique (champignons endophytes). Ces derniers passent entièrement leur cycle de vie dans les différentes parties des plantes dans les espaces intercellulaires. Ils sont non pathogènes et asymptotiques en infectant leur hôte. Ils forment une symbiose de mutualisme. Les champignons endophytes sont transmis horizontalement via les spores et verticalement via les hyphes.

Cette symbiose est très étudiée chez la fétuque et le ray-grass et leur endophyte *Neotyphodium* spp (Malinowski et Belesky, 2000; 2006). Le genre *Neotyphodium* est très abondant chez les graminées. Il représente la forme asexuée du genre *Epicloë* (forme sexuée). Il appartient à la tribu des *Balansieae* de la famille *Clavicipitaceae* (*Ascomycètes*). Les chercheurs se sont intéressés à l'étude de cette association symbiotique, suite à une intoxication du bétail causée par les alcaloïdes produits par les champignons endophytes qui infectaient les plantes de fétuques broutées.

D'après certaines études (West et al, 1993, Elbersen *et* West.1996, Assuero et al. 2000, Cheplick et al, 2000, Morse *et al.*, 2002) ayant pour objet l'endosymbiose qui se forme entre les plantes et les champignons, il s'est avéré que quand elle est de type mutualisme, ces champignons participent pour une grande partie dans l'adaptation des plantes notamment les graminées et la survie même en cas de stress sévères, qu'ils soient biotiques ou abiotiques (Morse *et al.*, 2002, Clay et Schardl 2002).

Les expériences effectuées sur les graminées infectées ont montré que les champignons endophytes procurent à leurs plantes hôtes certaines caractéristiques bénéfiques : ils impliquent des modifications morphophysiologiques et biochimiques ; leurs confèrent une aptitude à se développer même en conditions minimales de nutrition (N, P.) par l'augmentation de leur absorption, la tolérance à la sécheresse par la sécrétion des osmoticum telles que la proline et le mannitol. D'autre part, ils jouent un rôle dans la tolérance à la salinité et la résistance à certains éléments toxiques par la production de certains acides organiques et autres composés (Arachevaleta *et al.* 1989, Richardson *et al.*, 1992, Assuero et al. 2000, Morse *et al.*, 2002, Rahman et Saiga, 2005, Malinowski and Belesky, 2005).

La présente recherche a été initiée avec pour objectifs d'étudier la présence des champignons de type endophytes chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) et l'analyse de l'impact de l'infection par ces endophytes sur la capacité des génotypes de blé dur d'endurer la contrainte hydrique. La variation de réponses à la sécheresse est étudiée en utilisant un échantillon de génotypes infectés (E+) et non infectés (E-) et subissant différents degrés de la contrainte hydrique (stressés et non stressés). Globalement, la présente étude tente d'apporter des réponses aux questions principales suivantes:

1. les champignons endophytes sont- ils fréquents chez le blé dur?
2. sont- ils bénéfiques, neutres ou parasites pour le blé dur?
3. le blé dur infecté montre t- il de la variabilité génotypique pour la capacité de reprise après le stress hydrique?

CHAPITRE I

Revue

Bibliographique

1. Les champignons endophytes :

Introduction:

Les plantes et les microorganismes présentent un complexe dont l'habitat écologique est très divers, que se soit dans l'espace ou dans le temps (Bacon et White.2000). Dans la nature nous ne trouvons pas un organisme qui vit en isolation, mais en association avec d'autres entités vivantes. Les scientifiques ont décrit cette relation par le mot symbiose, qui veut dire en termes simples " la co-existence entre différents organismes" Debary (1879). Smith et Read (2000) s'accordent en partie avec Schulz et al (1998) dans la description de la symbiose. Ils la définissent comme étant une association permanente entre deux ou plus d'organismes distincts au moins durant une partie de leurs cycles de vie. Les associations symbiotiques sont l'état typique de la majorité des êtres vivants. Elles sont anciennes et fondamentales (Scharndl et al 2004). Certains suggèrent que l'établissement des plantes sur la terre a été par le biais de la symbiose (ex: plantes et champignons) (Pirozynski et Malloch. 1975 in Rodriguez et al, 2004).

Les symbioses mutualistiques sont le type qui tire plus l'attention des scientifiques vue son importance écologique et évolutionnaire. Le mutualisme est défini comme étant la relation dans la quelle les bénéfices excèdent les coûts pour les deux partenaires (Stanton 2003, Althoff et al. 2005 in wali. 2006). L'évolution des plantes au cours des ères était maintenue grâce à l'établissement de ces symbioses mutualistiques avec certains microorganismes dont les champignons. Dans ces derniers, on trouve deux catégories majeures:

1. Les champignons mycorhizes qui résident seulement dans les racines mais qui s'étendent en dehors dans la rhizosphère (Smith et Read .2000, Rodriguez et al, 2004).
2. Les champignons endophytes (**Figure 1.**) qui résident entièrement dans les tissus des plantes, et colonisent les espaces inter et / ou intracellulaires des racines (Bacon et Hinton 1996, Sieber. 2002) ainsi que les parties aériennes: tiges et feuilles (Stone et *al.* 2000).

Les champignons endophytes ont fait l'objet de plusieurs recherches notamment chez les plantes fourragères (ex : fétuque) après que Charles Bacon et ses collègues les ont découvert pour la première fois, suite à une intoxication du bétail causée par des alcaloïdes contenus dans les plantes de fétuque consommées et produits par les endophytes.

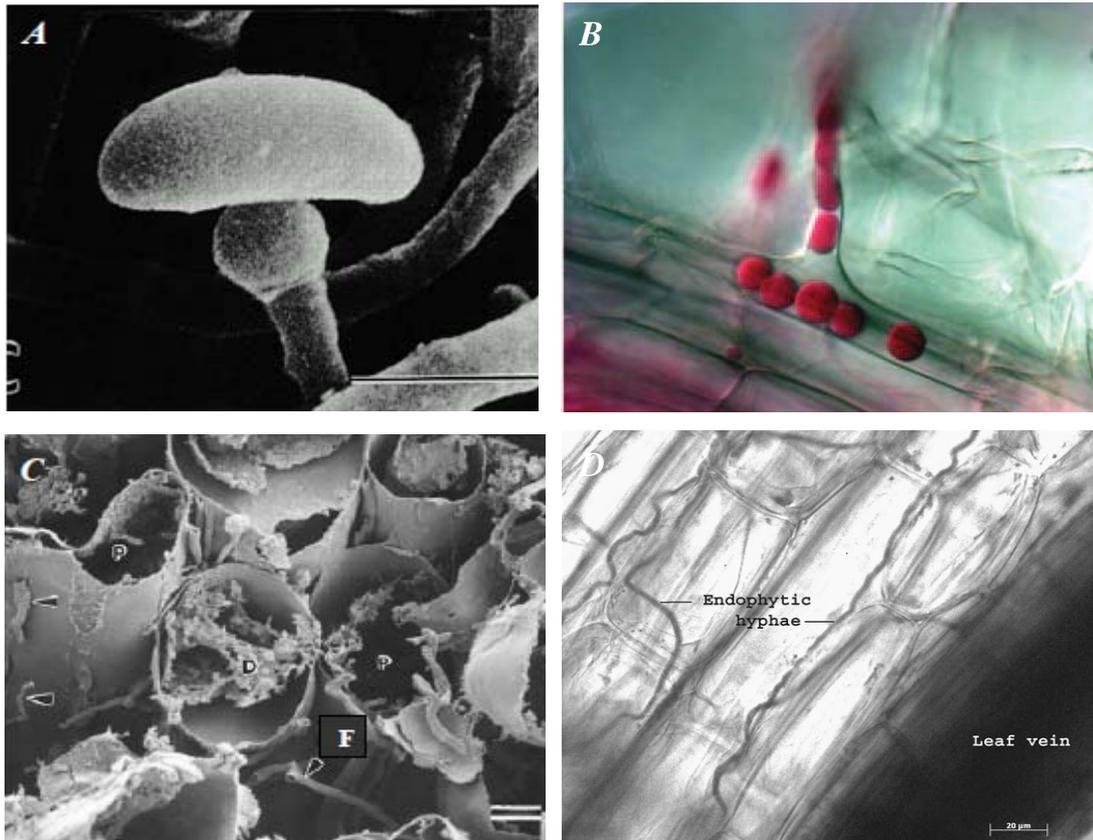


Figure 01. Illustrations microscopiques de quelques champignons endophytes.

A : conidie de *Neotyphodium* sp. isolé à partir de fétuque (Clement *et al.* 2001). **B**: le type de colonisation de *Piriformospora indica* dans les racines de l'orge hyphe de l'endophyte entre dans les racines via les poils absorbants des plants de 10 jours. Les champignons forment des chlamydospores piriformes dans les poils absorbants et se regroupent dans les cellules du rhizoderme (Waller *et al.* 2005). **C**: *Fusarium moliniforme* endophyte infectant des cellules radiculaires de Maïs. **F** : hyphe (YATES *et al.* 1997). **D** Hyphe de l'endophyte *Neotyphodium lolii* dans la feuille de ray-grass (*Lolium perenne*) à 400× (Cheplick et Faeth, 2009).

1.1. Définition de l'endophyte

Littéralement, le mot endophyte signifie "dans la plante" (endon Gr = dans, phyton = plante). L'usage de ce terme est aussi large que sa définition et le spectre des hôtes ainsi que les organismes qui les habitent (ex : Bactéries, champignons...etc.) (Schulz et Boyle.2006). Le terme endophyte a été utilisé pour la première fois par Debary en 1866 pour décrire les champignons qui colonisent l'intérieur des tissus végétaux des tiges et des feuilles (Wilson 1995). Cette définition a été modifiée plusieurs fois. Les plus acceptées et utilisées des définitions sont les suivantes:

" Les endophytes sont l'ensemble de microorganismes qui colonisent l'intérieur des tissus sains de leurs plantes hôtes, sans l'exhibition de symptômes, bien qu'ils puissent après une période de latence ou d'incubation causer de maladies" (Petrini. 1991 in Bayman. 2007).

" Les endophytes sont les champignons et les bactéries qui, pour une partie ou la totalité de leurs cycles de vie, causent des infections inaperçus et asymptomatiques des tissus végétaux" (Wilson. 1995).

Bien qu'il ait des utilisations très diverses, le mot endophyte désigne les organismes dont l'infection est non apparente, les tissus de l'hôte sont au moins d'une façon transitoire asymptomatiques et la colonisation de l'hôte est interne (Stone et *al.* 2000).

D'après Bayman (2007), ces définitions des endophytes sont basées principalement sur l'endroit (la localisation de l'infection), que sur le type d'interaction symbiotique. Les interactions entre un organisme et son hôte forment un continuum, où la relation symbiotique peut changer avec le temps (Saikkonen et al. 1998; Schulz et Boyle. 2005). Par exemple, un endophyte mutualistique peut devenir un pathogène et vis versa, et ceci est fonction de l'environnement et des conditions de la plante hôte (Saikkonen et al. 1998; Schulz et Boyle 2005, wali .2006).

Dans ce manuscrit, nous utilisons le mot endophyte pour désigner les champignons qui vivent à l'intérieur des tissus sains de la plante hôte.

1.2. Diversité et classification

Les champignons endophytes forment un groupe extrêmement diversifié sur le plan écologique et taxonomique. Leur diversité reste très remarquable (Arnold et Lutzoni, 2007). Dans une étude sur la richesse des espèces en champignons endophytes, (Unterseher et al. 2007) ont isolé 49 taxons des feuilles des arbres des forêts tempérées dont la plupart, à l'exception d'un seul, était des ascomycètes filamenteuses.

Chez les Poacées et en particulier le blé tendre (*Triticum aestivum*), plus de 50 taxons de champignons endophytes ont été isolés de quatre cultivars (Crous et al. 1995). Larran et al. (2007) ont identifié 30 taxons fongiques chez cette même espèce. Récemment, une communauté diversifiée et assez large a été identifiée chez le dactyle (*Dactylis glomerata*) (Márquez et al. 2007 in Cheplick et Faeth. 2009).

Dans cette revue bibliographique nous nous limiterons à traiter seulement les groupes fongiques (endophytes) spécifiques aux graminées.

1.2.1. Groupe des Balansieae

Les champignons endophytes des graminées appartenant à la famille: *Clavicipitaceae*, tribu des Balansieae (phylum Ascomycota) et sont traditionnellement groupés dans quatre genres *Atkinsonella*, *Balansia*, *Epichloë*, et *Myriogenospora* (White 1997 in Cheplick et Faeth. 2009). La plupart des 37 espèces appartenant à ces genres se reproduisent sexuellement via la production des stromatas et les ascospores.

Deux autres genres sont également placés dans la tribu des Balansieae : *Nigrocornus* et *Parepichloë* (Cheplick et Faeth. 2009). Le genre *Balansia*, ayant une phase de vie asexuée ou anamorphe, est rangé par ces formes imparfaites au sein du genre *Ephelis* (Stone *et al*, 2004). Quant au genre *Epichloë*, Morgan-Jones et Gams (1982) cité par Malinowski et Belesky (2000) créèrent la section *Albo-lanosa* pour y ranger le genre *Acremonium* décrivant les anamorphes de ce premier.

Ultérieurement, en se basant sur leurs biologies et leurs affinités phylogénétiques avec le genre *Epichloë*, ces anamorphes ont été reclassifiée au sein du genre *Neotyphodium* (Glenn et al. 1996 in Stone et al. 2004). D'après Malinowski et Belesky (2000), cette attribution au genre *Neotyphodium* avait pour but la séparation des *Acremonium* aux affinités endophytes (e-endophytes) de ceux ayant des affinités saprophytes.

Les (e-endophytes) sont généralement rencontrés chez les Poacées (notamment la sous-famille *Poidae*). Les plus connus sont *Neotyphodium coenophialum*, *N. uncinatum* et *N. lolii* inféodés aux espèces ; *Lolium arundinaceum* [Schreb.], *L. pratense* [Huds.] et *L. perenne* L. (Malinowski et Belesky 2006).

1.2.2. Les endophytes non-Clavicipitacées

Des études plus détaillées ont réussi à découvrir d'autres groupes de champignons endophytes non-clavicipitacées. Ces derniers représentent maintenant le deuxième groupe majeur avec les mycoendophytes clavicipitacées.

Les non-clavicipitacées sont fortement diversifiés, représentant un assemblage polyphylétique composé principalement d'ascomycètes avec des rôles écologiques divers et souvent mal définis ou inconnus (Schulz et Boyle 2005, Rodriguez *et al*, 2009). Ils ont été isolés presque de toutes les principales familles de plantes terrestres et de tous les écosystèmes terrestres, y compris des agroécosystèmes et des biomes s'étendant des tropiques à la toundra (Arnold et Lutzoni, 2007).

Chez les Poacées white et al (1990) in Stone et al (2004) ont identifié le *Pseudocercospora trichachnicola* une espèce fongique des endophytes non-clavicipitacées associée en abondance au *Trichachne insularis* une Poacée spécifique des zones chaudes du globe.

En outre, ce groupe renferme d'autres mycoendophytes appelés : (P-endophytes). Ce dernier est représenté par le genre *Glicocladium* (*Glicocladium-like endophytes*) (An *et al*, 1993) isolé de *Lolium perenne* L. (Latch *et al*, 1984; Philipson, 1991 in Malinowski et Belesky 2006) et le genre *Phialophora* (*Phialophora-like endophytes*) trouvé chez *Festuca gigantea* (L) Vill., et (*F. arizonica* Vasey) (Schmidt, 1991; An *et al*, 1993 in Malinowski et Belesky 2006). Le P des (P-endophytes) fait référence au P pour *Phialophora* (An *et al*, 1993, Siegel *et al*, 1995 in Stone et al, 2004).

Les P-endophytes sont rangés dans l'ordre des Eurotiales (Ascomycètes) (Siegel *et al*, 1995 in Malinowski et Belesky 2006). Ils n'ont aucune liaison avec les E-endophytes et diffèrent substantiellement d'eux non seulement sur le plan morphologique et physiologique au niveau des aspects de croissance mycélienne, la colonisation des tissus foliaires, la colonisation des racines ainsi que leurs aptitudes à sporuler sur l'hôte et la synthèse des alcaloïdes qui est souvent insignifiante (Malinowski et Belesky, 2000), mais également dans la réponse de la graminée à l'égard de l'infection (Malinowski et Belesky 2006). Les P-endophytes et les E-endophytes peuvent coexister chez la même plante hôte (Latch *et al*, 1984; Schmidt, 1991, in Malinowski et Belesky 2000). Un autre groupe le (A-endophytes) a été accommodé pour les champignons endophytes isolés des espèces *Lolium multiflorum* Lam.; et *Festuca paniculata* L. (Naffaa *et al*, 1998), ainsi qu'une autre espèce annuelle du genre *Lolium* (Guillaumin *et al*, 2000 in Malinowski et Belesky 2006). Similaires aux P-endophytes, les effets des A-endophytes sur les processus physiologiques et écologiques des

graminées des zones tempérées sont actuellement mal compris (Malinowski et Belesky, 2006).

1.2.3. Les endophytes non-systémiques des Poacées

Les études portées sur les graminées quant aux endophytes non-systémiques ont révélé la présence des formes épiphytes ou pathogènes (Stone *et al.* 2004). Parmi les formes les plus signalées des mycoendophytes épiphytes, on trouve chez le riz (*Oryza sativa*) et le maïs (*Zea mays*) : *Alternaria alternata*, *Arthrinium* spp, *Cladosporium tenuissimum*, et *Epicoccum purpurascens* (Fisher et Petrini, 1992 ; Fisher et al 1992). Pour les formes pathogènes on cite à titre d'exemple: *Phaeosphaeria (Stagonospora) nodurum* (Crous et al. 1995) et quelque espèces de *Fusarium* comme le *Fusarium graminearum*. (Stone *et al.* 2004).

1.3. Colonisation

Les modèles de colonisation des endophytes dans leurs hôtes traversent un continuum et incluent les champignons qui sont spécialisés à occuper chaque niche dans la plante hôte, ceux qui se développent d'une manière inter et intracellulaire, ceux ayant une spécificité d'organe et ceux qui colonisent la partie végétative et également le système racinaire. Certains se développent seulement de façon endophytique et d'autres d'une manière endophytique et épiphytique. On trouve aussi ceux qui sont adaptés à certains hôtes et d'autres qui sont omniprésent à l'égard de leurs hôtes (Schulz et Boyle 2005).

D'une manière générale, la colonisation des tissus de la plante hôte peut être intracellulaire et limitée à des cellules individualisées, intercellulaire et localisée, systémique et à la fois inter et intracellulaire (Stone *et al.* 2000), ou bien limitée au système racinaire comme le cas des endophytes bruns séptatés (cloisonnés) ou DSE (*Dark Septate Endophytes*) (Jumpponen *et al.*, 2001; Sieber 2002), ou bien intercellulaire en occupant les deux parties de la plante (Bacon et Hinton 1996).

Pour les feuilles et les pousses Boyle *et al.* (2001), et Shultz et Boyle (2005) rapportent que la colonisation par les *Fusarium* spp est intercellulaire, discrète et localisée chez *Hordeum vulgare* et *Phaseolus vulgaris*, et elle est intercellulaire et systémique dans les pousses de maïs et certaines graminées infectées respectivement par *Fusarium moniliforme* (Bacon et Hinton 1996) et *Neotyphodium* sp. (Schardl et Clay 1997).

Christensen *et al.* (1997), (2001) ont signalé la présence des hyphes de champignons endophytes dans les faisceaux vasculaires de certaines graminées, mais, d'après (Schulz *et al.* 1999) leur pénétration à cette zone est plutôt occasionnelle.

Quant aux racines, et contrairement à la colonisation des parties aériennes, la croissance des champignons endophytes dans les racines s'est fréquemment avérée extensive.

La colonisation des racines peut également être inter- et intracellulaire, les hyphes forment souvent des enroulements intracellulaires, comme c'est le cas pour les DSE (*Dark Septate Endophytes*) (Jumpponen et Trappe 1998, Stone *et al* 2000, Sieber 2002) ou certains basidiomycètes (Varma *et al.* 2000). Sieber (2002) nous rapportent que : *Cryptosporiopsis*, *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Microdochium* et également les endophytes bruns séptés (DSE: *Dark Septate Endophytes*) tel que *Phialocephala* spp. et *Phialophora* spp. sont les espèces qui dominent fréquemment les communautés inféodées aux racines. Cette même source évoque la spécialisation probable, pour les niches similaires dans les plantes herbacées et particulièrement les graminées, des espèces *Fusarium* spp., *Phialophora* spp., (excepté *P. finlandia*, qui infecte spécialement les pins), de trois races de *Gaeumanomyces graminis* (agent causal du piétin échaudage des Graminées) et *Microdochium bolleyi*.

Schulz *et al.* (1999), dans une étude histologique sur la colonisation des racines de plantules d'orge *Hordeum vulgare* par un champignon endophyte le : *Fusarium* sp. ; l'examen par le microscope optique avait montré que la colonisation des racines était extensive, inter et intracellulaire. De plus, d'autres DSE (Sieber 2002) colonisant les racines de la même manière sont signalés, ainsi que des basidiomycètes: *Piriformospora indica* (Varma *et al.* 2000, Waller *et al* 2005). D'autre part, (Bacon et Hinton. 1996), nous rapportent que la colonisation des racines du maïs par un isolat avirulent du *Fusarium moniliforme* était intercellulaire et systémique, par contre la souche pathogène était en plus intracellulaire (Bacon et Hinton 1996).

En conclusion: la colonisation endophytique des parties végétatives et racinaires semblent différer. Dans ces dernières des structures spécialisées, présumées à améliorer les échanges des métabolites dans les deux parties de la plante, ont été observées. Actuellement, on peut seulement spéculer sur les raisons de ces différents aspects de colonisation, puisque beaucoup de facteurs peuvent y être impliqués, entre autres : les différences anatomiques, les rapports source-puits et la qualité des flux bidirectionnels des nutriments entre les deux partenaires.

En outre, la colonisation et la différenciation du champignon endophyte au sein de la plante sont probablement gouvernées par une multitude de facteurs comme les changements biochimiques au niveau des concentrations des phytohormones ou des métabolites et/ou les changements physiques tels que la division et l'élongation cellulaire chez la plante (Tan *et al.* 2001 in Schardl *et al* 2004).

1.4. Modes de transmission des endophytes

Les champignons endophytes sont des biotrophes (Isaac 1992 in Cheplick.2009). Ils obtiennent leurs nutriments à partir de plantes hôtes. Par leurs modes de reproduction sexuée et asexuée ils optèrent par les voies de transmission verticale et horizontale pour assurer leur perpétuité.

Transmission verticale: C'est la transmission du champignon systémique de la plante hôte à sa progéniture par l'intermédiaire de ses graines.

Transmission horizontale: C'est la transmission du champignon par les spores sexuelles ou asexuelles.

La transmission verticale est connue notamment chez les Graminées (Faeth. 2002). Elle est effectuée généralement par les formes végétatives (hyphes) du champignon porté par les semences de la plante hôte.

Les semences chez les Poacées sont considérées comme le seul moyen de transmission des formes asexuelles des endophytes (ex: *Neotyphodium*), et de ce fait, la symbiose est transmise d'une génération à une autre (Cheplick et Faeth .2009)

La transmission verticale est prédie par la théorie de l'évolution à être associée avec les fortes interactions mutualistiques, du fait que la survie et la reproduction de l'hôte et de l'endophyte sont étroitement liées (Faeth.2002). Cette même source nous rapporte que la transmission via les graines n'est pas assurée à 100% soit, parce que les hyphes du champignon endophyte faillent à se développer dans les graines ou les talles (transmission imparfaite), soit par la perte de leurs viabilité.

Pour les endophytes ayant un cycle sexuel (ex : *Epichloë*) la transmission verticale est facultative, et comme alternative. Le vent et les insectes peuvent agir en tant que vecteurs pour la transmission des spores (Bultman et al. 1995, Rao et Baumann 2004 in Cheplick et Faeth .2009). Cependant, les taux de transmission horizontale devraient égaler ou excéder ceux perdus à cause de la non viabilité des hyphes et de la transmission imparfaite à fin de maintenir ou augmenter les fréquences de l'infection (Faeth.2002, Cheplick et Faeth .2009).

Dans leur étude de dix espèces d'*Epichloë*, Schardl et Leuchtman. (2005) in Cheplick et Faeth (2009) ont noté que la transmission verticale par les graines se produit seulement dans quelques espèces hôtes. Pour les endophytes qui transmettent les spores via le cycle sexuel, les ascospores éjectées des structures reproductrices fongiques peuvent infecter les fleurs des graminées avoisinantes.

Cette forme de transmission horizontale a comme conséquence des graines infectées qui produisent des plantules infectées lors de la germination, plutôt que des plantes adultes simplement infectées (Schardl et Leuchtman 2005 in Cheplick et Faeth .2009).

Le mode de transmission de l'endophyte est dépendant de plusieurs facteurs à l'égard de son hôte.

La taille et l'architecture, la durée de vie prévue et l'âge de la maturité sexuelle de la plante hôte contraignent fortement l'aspect de croissance, les fréquences des modes de transmission (verticale et horizontale) ainsi que la durée de la période de latence du champignon endophyte (Saikkonen, et al. 2004). Contrairement aux graminées pérennes, la petite taille et le cycle de vie relativement court des graminées annuelles devraient fournir plus d'opportunité pour la croissance systémique et la transmission verticale subséquente aux champignons endophytes. La transmission verticale pour les endophytes systémiques semble réduire simultanément leur capacité à infecter de nouveaux hôtes non infectés horizontalement par les spores asexuelles ou sexuelles (Clay et Schardl, 2002).

1.5. Méthodes d'études des champignons endophytes:

Les endophytes sont internes et asymptomatiques, ceci rend leur détection et identification un peu difficile. Pour faciliter cette tâche, un ensemble de techniques est employé: Les techniques histologiques, techniques d'isolement simple, techniques moléculaire et techniques biochimiques. Les résultats qui seront obtenus peuvent dépendre du choix de la technique. Chacune a des avantages et des limitations, et peut influencer les résultats en faveur de certains taxons.

1.5.1. Techniques histologiques :

La méthode histologique est la manière définitive permettant la détection des endophytes et la détermination de la fréquence d'infection chez la plante hôte. Elle consiste à effectuer directement des observations microscopiques des tissus végétaux. C'est la méthode qui convient le plus pour distinguer à quel niveau le champignon endophyte a réellement colonisé son hôte (Schulz et Boyle.2005).

On utilise fréquemment le microscope optique pour l'observation qui peut être utile dans un travail de sélection. L'usage de la microscopie électronique (SEM et TEM) est plus recommandé pour visualiser les structures fongiques ainsi que les changements histologiques ultra structuraux dans le tissu végétal (Stone et al.2004, Schulz et Boyle.2005). Les procédures suivies pour la technique histologique sont très simples.

Elles consistent en premier à laver les tissus végétaux par une série de solutions chimiques, entre autre, la solution de KOH (2 - 10%) à 40 – 60°C, l'eau Oxygénée H₂O₂ 3 % et HCl 2 %.

Ce lavage, qui vise à rendre les tissus claires et éliminer tous les composés qui empêchent l'observation microscopique (ex : chlorophylle), est suivi par un trempage dans des colorants spécifiques pour la visualisation des champignons endophytes. Ces colorants diffèrent selon le tissu étudié, feuilles ou racines (Stone et al.2004). Les pigments de coloration les plus employés en mycologies ont : le trypan bleu, le lactophénol, l'acide de fuscine. Ce traitement doit être suivi d'un trempage dans l'éthanol afin de déshydrater le tissu (Stone et al.2004). La littérature décrit plusieurs protocoles adoptés pour le traitement du matériel végétal dans les études des champignons endophytes.

Pour les graminées, un protocole plus simple est suivi pour l'étude histologique. Un segment de 5 mm de la gaine de feuille est excisé et placé dans l'éthanol 70% pendant au moins une journée. Le tissu décoloré est alors trempé dans l'acide bleu-lactique d'aniline (Bacon et White 1994 in Cheplick et Faeth .2009) pendant 10 minutes. Le spécimen est ensuite examiné sur le microscope optique à 400X.

Les fluorochromes (pigments fluorescents) sont aussi très utiles comme moyen technique de détection des champignons endophytes. Ils se fixent sur les membranes cellulaires fongiques ou sur des organites spécifiques de celles-ci. Les tissus sont en suite examinés sous microscope à fluorescence (Deacon, 2006). Les fluorochromes largement conçus pour l'étude des champignons endophytes sont: Le Cellufluor (ou Calcofluor White); le Phénoxazine ou Nile red et le Diacétate de carboxyfluoresceine (CFDA) (Deacon, 2006).

Le problème avec l'approche histologique est de discerner les mycéliums fongiques dans le tissu végétal, puisque la colonisation est souvent localisée et l'identification minutieuse des structures fongiques dans le tissu végétal peut être équivoque.

En plus, si les hyphes visualisés infectaient l'hôte naturellement, il est souvent difficile de déterminer le taxon auquel ils appartiennent.

1.5.2. Techniques d'isolement simple:

La grande majorité des études concernant les champignons endophytes est effectuée sur des pièces des plantes-hôtes (feuilles, fleurs, fruits, semences, tiges, écorce, racines,..) après une stérilisation superficielle et incubation sur des milieux de cultures synthétiques. Les fragments échantillonnés sont habituellement stérilisés superficiellement par l'éthanol (l'éthanol 70-95%) et/ou l'eau de javel (NaOCl) (2 - 10%) (Schulz et al. 1993, Stone et al. 2004, Bayman. 2007). Cette procédure vise à éliminer de la microflore épiphyte. D'autres composés de désinfection sont utilisés, entre autre, l'eau oxygénée (H₂O₂) ; et le permanganate de potassium (KMnO₄) (Stone *et al*, 2004).

La procédure de la stérilisation superficielle utilisée pour les céréales est celle décrite par Crous et al (1995), et Larran et al (2007). Elle consiste en des traitements en série par : l'éthanol 96% pour 1 min, puis l'eau de javel (NaOCl) (2% chlore disponible v/v) pendant 3 min, et en fin par l'éthanol 96% pour une durée de 30 sec.

Une fois la stérilisation superficielle est terminée les fragments sont incubés dans des milieux de culture amendés par des antibiotiques évitant tous types de contamination (Schulz et al. 1993; Stone et al.2004, Bayman. 2007). Parmi les milieux utilisés pour les champignons endophytes on trouve Le MEA 2% (*Malt Extract Agar*) et le PDA 2% (*Potato Dextrose Agar*) (Crous et al, 1995, Stone *et al*, 2004, Deacon. 2006, et Larran et al, 2007). Ces méthodes sont généralement associées aux techniques histologiques (Stone et al. 2004), elles sont simples, peu coûteuses, et permettent la détection d'une large gamme de champignons (Bayman. 2007). Cependant, le choix de la méthode de stérilisation superficielle et le milieu de culture influence les résultats en faveur de certains organismes par rapport à d'autres. Il est important d'assurer l'efficacité de la stérilisation superficielle à fin de distinguer les champignons endophytes de ceux dits épiphytes. On outre, les champignons biotrophes obligatoires qui ne se développent pas sur les milieux de cultures sont donc dominés par les champignons ayant une rapidité de croissance. Ces limitations ont stimulé le recoure aux méthodes moléculaires pour l'identification des champignons endophytes (Bayman. 2007). D'autre part, il y a la stratégie d'échantillonnage qui influence à son tour la richesse de la communauté des endophytes qui se développent. Généralement, l'utilisation de petites pièces de feuilles révèle l'existence de plus de taxons que celles des grandes tailles, Puisque la variation de feuille-à-feuille est considérable, plusieurs parties devraient être prélevées (Bayman. 2007).

1.5.3. Techniques moléculaires:

Comme nous l'avons évoqué, l'application des méthodes moléculaires pour l'étude des champignons endophytes est devenue impérative non seulement pour l'identification précise des différents taxons occupant les plantes hôtes, mais également l'exploration du polymorphisme existant au sein de ces mêmes organismes (Verscheure *et al*, 2002). Les méthodes moléculaires servent à l'analyse séquentielle des acides nucléiques (ADN, ARN) ainsi que les produits protéiques.

Ces méthodes se basent essentiellement sur la technique de réaction de polymérisation en chaîne: PCR (Polymerase Chain Reaction) et connaissent actuellement un progrès très important (Edel, 1998, Deacon. 2006, Brunner et al, 2007).

Une variété de techniques est disponible entre autre: PCR-RFLP (restriction length polymorphism), DNA RAPD (random amplified polymorphic), AFLP (amplified fragment length polymorphism) et DGGE (denaturing gradient gel electrophoresis) (Brunner et al, 2007).

Par le biais de l'analyse de l'ADN extrait des champignons isolés en cultures pures, ces méthodes moléculaires ne sont pas seulement utilisées en taxonomie mais aussi dans l'identification des champignons endophytes qui ne sporulent pas en milieux de cultures (Schulz et Boyle. 2005). D'autre part, cette approche ne permet pas la détection et l'identification des champignons non cultivables (biotrophes obligatoires). Pour cela, il faut faire appel à une autre méthode qui consiste à l'amplification directe de l'ADN fongique issue des plantes hôtes (Zuccaro et al.2003; Bayman. 2007). Cependant, Schulz et Boyle (2005), nous rapportent que lorsque on utilise cette approche il est important de prendre en compte que la stérilisation superficielle peut ne pas avoir dénaturé l'ADN des épiphytes, bien que l'eau de javel (NaOCl) soit relativement efficace à cette fin.

Pour maximiser la diversité des champignons endophytes, les études doivent s'effectuées à la fois par l'analyse de l'ADN fongique issu des cultures pures et celui isolé directement et amplifié à partir des plantes hôtes (Bayman. 2007).

1.5.4. Techniques biochimiques:

Les champignons sont des organismes qui produisent une large gamme de substances spécifiques et de différentes natures. Ces dernières représentent un outil qui permet aux chercheurs, dans leurs travaux de taxonomie ou d'écologie...etc ; la distinction des différents taxons par le biais de certains analyse biochimiques et tests immunologiques.

Théoriquement, la mesure du contenu d'un composé biochimique spécifique aux champignons endophytes, (c.a.d. non produit par la plante hôte), pourrait être employée pour mesurer l'intensité d'infection. Par exemple, les stéroles (composés alcaloïdes hautement spécifique aux champignons), et de même pour certains acides gras et d'autres marqueurs biochimiques, sont utilisés pour cette tâche.

L'ergostérol peut être employé pour détecter et mesurer l'infection fongique des plantes, Logendra et Richardson (1997) in Cheplick et Faeth. (2009) ont décrit une technique pour mesurer le contenu de l'ergostérol produit par des endophytes isolé à partir des feuilles de quatre espèces de graminées.

La chitine un autre composé commun chez les champignons s'avère plus efficace dans l'évaluation de la fréquence et l'intensité d'infection des endophytes chez les populations et les individus des graminées, respectivement (Cheplick et Faeth. 2009).

Les diagnostics immunologiques se fondent sur la reconnaissance par des anticorps, avec les antigènes spécifiques se présentant sur la surface ou secrétés par les champignons cibles. La plus part des tests immunologiques sont basés sur l'ELISA (enzyme-linked immunosorbent assay). C'est une technique simple à utiliser, spécifique, et permet l'examen d'un grand nombre d'échantillons et d'une manière quantitative (Brunner et al, 2007). Dans ce contexte, Christensen et al. (1997) ont utilisé l'ELISA pour quantifier la concentration relative en hyphes fongiques dans quelques graminées fourragères infectées par les champignons endophytes.

L'inconvénient de tels outils est qu'ils soient très coûteux à développer et qu'ils ne sont applicables qu'aux champignons dont les anticorps monoclonaux ont été développés (Bayman. 2007, Brunner et al, 2007).

1.6. L'élimination des endophytes:

Les chercheurs qui étudient les champignons endophytes obtiennent les plantes E+ (infecté) et E-(non infecté) par une des trois manières suivantes (Cheplick et Faeth. 2009), (1) par la collection (ou mesure) directe des plantes ou des graines dépourvues ou infecté naturellement. (2) par le traitement des semences infectées avec la chaleur ou les fongicides (3) par le traitement des plantes infectées ou les talles excisées avec les fongicides systémiques.

La recherche des plantes E+ et E- a pour objectif de servir les études d'investigation quant aux effets potentiels des champignons endophytes sur leurs hôtes (Leyronas et al. 2006).

La première méthode consiste en premier lieu la récolte des plantes E+ et les E- putatives (identifiées aisément par la présence des stromatas fongique sur les feuilles sèches de la saison précédente). L'ensemble des plantes après la séparation des E+ et E- sont plantées individuellement et laissées se développées sous serre pendant une période (environ 15 semaines). A la fin, il sera possible de distinguer les talles E+ et E- dans la même touffe parce que les individus infectés produisent les deux types contrairement à ceux non infectés qui ne produisent que des E-. Ceci souligne l'importance d'évaluer l'infection par les endophytes pour toutes les plantes employées pour déterminer l'effet des endophytes sur la croissance et la reproduction de l'hôte.

Puisque l'infections peut parfois être perdue dans les différentes talles des plantes ou les graines infectées (Kover et Clay 1998), même pendant une expérience simple, d'où la nécessité d'évaluer le statut d'infection plusieurs fois.

Vu l'inconvénient de la méthode précédente, le traitement expérimental des semences infectées avec la chaleur ou les fongicides a été utilisé pour générer les plantes E-.

Morse (2007, communication personnelle) a trouvé que le traitement des semences infectées de la fétuque *Lolium arundinaceum* par l'eau bouillante, ayant la température de 56 à 57°C pendant 20 à 40 minutes, est effectif dans l'éradication des champignons endophytes. Cependant, ce traitement réduit considérablement le taux de germination (Williams et al. 1984 in Cheplick et Faeth. 2009).

Le traitement des semences par les fongicides s'est avéré plus efficace dans l'élimination des endophytes (ex : prochloraz pour le *Neotyphodium*) à condition que le traitement n'affecte pas la croissance de l'hôte (Leyronas et al. 2006).

Une autre voie très effective permettant l'élimination des endophytes dans les plantes hôtes, elle consiste à traiter les plantules infectées ou les talles excisées par des fongicides systémiques. Une gamme très large de fongicides a été utilisée pour cette fin. Parmi ces fongicides qui ont fait preuve d'efficacité on trouve le Propiconazole utilisé sur des plantules de fétuque semées dans des pots (Hill et Brown.2000) ou sur des plantules hydroponiques (Faeth et Sullivan, 2003). Le benomyl est un autre fongicide qui a été utilisé avec succès sur des talles excisées. Cheplick et al. (2000) et Cheplick et Faeth (2009) ont utilisé le benomyl sur des talles excisées (avec quelque racines adventives) de leurs plantes mères infectées par une lame rasoir. Ces talles taillées à environ 3 cm (pour les deux parties) sont immédiatement plantées dans un récipient rempli de sable fin ou de vermiculite saturées par une solution de benomyl à une concentration de 1-2 g/L. Bien que ce ne soit pas nécessaire, une solution d'engrais minéral peut être ajoutée pour encourager le tallage. Pendant la période de croissance si le sable devient sec, on peut ajouter plus de solution de benomyl. Après un ou deux mois de croissance de nouvelles talles sont produites. Il faut veiller par examen microscopique à ce que les talles soient dépourvues d'endophytes à fin d'assurer leurs utilisations sans soucis dans d'éventuelles études.

1.7. Rôle des endophytes dans la tolérance de plantes au stress hydrique:

La capacité de la plante à survivre aux stress, dépend de son aptitude à s'y adapter. Cette adaptation nécessite la mise en œuvre des mécanismes morphologiques, physiologiques et biochimiques qui sont à même d'assurer la continuité des fonctions cellulaires sous stress et la reprise de la croissance dès la fin du stress.

La symbiose des champignons endophytes avec les graminées, est basée sur la tolérance ou la croissance améliorée des hôtes infectés une fois exposés aux stress abiotiques tels que le stress hydrique ou la déficience en éléments nutritifs du sol. Cependant, les cas rapportés pour de telles tolérances (particulièrement la tolérance à la sécheresse) viennent principalement de deux espèces de graminées agronomiques : la fétuque élevée et le ray-grass anglais infectés par *des espèces de Neotyphodium* (revue par: Belesky et Malinowski, 2000, Malinowski et Belesky, 2000; 2006).

La sécheresse est la résultante d'un effet généralement combiné du déficit hydrique et de températures élevée. Ceci induit un ensemble d'adaptations chez les plantes leurs permettant de favoriser la croissance ou leur survie. Ces adaptations incluent les mécanismes d'évitement, de tolérance et de reprise après les périodes de sécheresse (Malinowski et Belesky, 2000).

Les plantes évitent la sécheresse en possédant une variété d'adaptations morphophysilogiques qui permettent le maintien d'un statut hydrique favorable via l'efficacité d'approvisionnement en eau de parties aériennes et /ou sa conservation durant les périodes de déficit. Ceci est réalisé par l'amélioration de l'absorption de l'eau par un système racinaire extensif, la réduction de la perte d'eau par transpiration et un bon stockage de l'eau dans les tissus végétaux.

L'amélioration de l'absorption de l'eau chez les plantes infectées par rapport à celles non infectées peut être favorisée par un système racinaire dense et plus profond. En effet, en réponse à l'infection, Malinowski et al (1997a, b) rapportent chez la fétuque et Nan and Li (2001) in Cheplick et Faeth, (2009) chez *Hordeum bogdanii* et *Elymus cylindricus*, une augmentation prononcée en matière sèche chez la plante E+. En outre, Malinowski et al. (1999), ont observé que les plantes infectées développent de longs poils absorbants et diminuent le diamètre des racines. Ces traits augmentent la surface racinaire qui optimise l'absorption de l'eau et l'acquisition des éléments minéraux.

Le stress hydrique induit la fermeture des stomates. Ce phénomène permet aux plantes de bénéficier, mais à court terme, de la réduction des pertes d'eau par transpiration (Turner, 1986, Turner et al 2001). L'infection des plantes (ex: la fétuque) par les champignons endophytes semble avoir un effet sur le comportement des stomates (Elmi and West, 1995, Malinowski et al, 1997a, b). Elmi and West, (1995) nous rapportent que la conductance stomatique des plantes du fétuque infectées décline rapidement et plus tôt que celle de plantes non infectées suggérant la rapidité de la fermeture des stomates. Chez cette même plante (Morse *et al*, 2002), ont trouvé que les plantes infectées avaient un taux élevé d'assimilation net (P_n) et une faible conductance stomatique (g_l). Le mécanisme direct impliqué dans ce phénomène est quasiment inconnu. D'après Malinowski et Belesky (2000), il s'agit peut être d'un signal biochimique émis par l'endophyte ou une altération d'un statut hormonal dans l'hôte qui prédispose ses feuilles à répondre (réponse adaptative) rapidement au stress hydrique par la fermeture des stomates.

En ce qui concerne le stockage de l'eau dans les tissus végétaux, il a été observé que la teneur en eau des talles chez quelques associations de graminées avec les champignons endophytes, peut être maintenue à des niveaux plus élevés que ceux des plantes non infectées pendant la sécheresse (Elbersen et West, 1996). Ce phénomène peut être expliqué par l'accumulation accrue des solutés dans les tissus des plantes infectées par l'endophyte comparées aux plantes non infectées, ou par une réduction de conductance stomatique des feuilles et donc le ralentissement de la transpiration, ou d'une cuticule plus épaisse et l'enroulement des feuilles durant la période de sécheresse.

La tolérance de sécheresse se réfère aux adaptations physiologiques et biochimiques qui permettent aux tissus végétaux de résister à des déficits en l'eau. Chez la plupart des graminées, la combinaison des mécanismes d'évitement et de tolérance détermine les potentialités de survie sous stress hydrique.

Les mécanismes de tolérance ont été divisés en trois groupes majeurs:

(1) L'accumulation et la translocation des assimilés, (2) l'ajustement osmotique et (3) la maintenance de l'élasticité et la stabilité des membranes cellulaires. Ces mécanismes peuvent être affectés chez les graminées par l'infection endophytique (Malinowski et Belesky, 2000). L'accumulation des carbohydrates en absence de contraintes hydrique durant la période de croissance et leur translocation en l'occurrence de la sécheresse peuvent contribuer dans la tolérance au stress hydrique.

Les plantes infectées de fétuque accumulent dans les feuilles plus de composés carbohydratés (ex: glucose et fructose) que celles des plantes non infectées (Richardson et al, 1992). Ces composés jouent un rôle dans l'ajustement osmotique.

Cette accumulation de solutés en réponse au stress hydrique aide à maintenir la turgescence cellulaire et facilite les processus physiologiques et biochimiques. Chez les plantes infectées par les champignons endophytes, on trouve une myriade de substances dont le rôle est l'ajustement osmotique entre autre, les sucres solubles et certains métabolites fongiques (polyols) tel que le mannitol et arabitol (Richardson et al, 1992).

La proline est un acide aminé reconnu en tant que composé qui s'accumule en réponse au stress hydrique et qui procure aux plantes la capacité de tolérer la sécheresse via l'ajustement osmotique. Cependant, Elbersen et West (1996) avaient observé que sous stress hydriques les plantes infectées de fétuque accumulent moins de proline que les plantes non infectées. Ces auteurs ont conclu que les plantes infectées étaient moins stressées par rapport à celles non infectées. Le loline (alcaloïde) est supposé d'être impliqué dans la régulation de la réponse à la sécheresse chez les graminées (Malinowski et Belesky, 2000). Il est maintenant reconnu que le loline est produit par les champignons *Neotyphodium* spp. à partir de la proline, le métabolite abondant et commun chez les plantes sous stress hydrique (Blankenship *et al*, 2005 in Malinowski et Belesky, 2006).

L'élasticité des membranes cellulaires peut être exprimée par le rapport poids en turgescence sur le poids sec (PT/PS). Ce rapport détermine la capacité d'emmagasiner l'eau et reflète l'habilité des cellules à l'absorber. Les valeurs élevées du (PT/PS) indiquent que les dommages des membranes cellulaires sont minimes. L'infection par les champignons endophytes affecte les caractéristiques des membranes cellulaires en réponse au stress hydrique. Dans ce contexte, Malinowski et Belesky (2000), rapportent que ce rapport était plus élevé chez les plantes E+ que chez les plantes E-.

L'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) est l'une des différentes façons d'adaptation à la sécheresse. Ce paramètre exprime l'aptitude de la plante à limiter les pertes en eau tout en maintenant l'assimilation nette du CO₂. Chez les graminées possédant un métabolisme C₃, l'efficacité de l'utilisation de l'eau est liée à la composition des tissus végétaux en isotope stable (¹³C) et elle peut être estimée indirectement par une approche (nommée Δ¹³C: discrimination isotopique du carbone) qui décrit la discrimination opérée par la photosynthèse contre l'isotope lourd du carbone (¹³C) par rapport à l'isotope courant (¹²C) (une forte corrélation négative a été observée entre ces deux paramètres) (Condon et al. 2002).

Comme nous l'avons évoqué, les plantes E+ réduisent le taux de transpiration par la fermeture rapide de leurs stomates comparativement aux plantes E- (Elmi et West, 1995), ce qui conduit également à une réduction du taux de fixation du carbone chez les plantes infectées due au faible ratio C_i/C_a (concentration du CO_2 intercellulaire et ambiant respectivement) et donc un Δ élevé (Johnson, 1993). Etant donné que le Δ est corrélé négativement à l'efficacité de l'utilisation de l'eau, les plantes E+ ont une (WUE) inférieure à celles des plantes E-. Ce ci a été rapporté chez le ray-grass sous stress hydrique (Eerens et al, 1998 in Malinowski et Belesky, 2000). Cependant, le bon statut hydrique des plantes infectées par rapport aux plantes non infectées sous stress hydrique suggère que les champignons endophytes n'affectent pas directement l'WUE, mais ils aident à maintenir le fonctionnement des processus physiologiques et biochimiques en réduisant la croissance durant les périodes de sécheresse et en facilitant sa reprise dès que les conditions soient favorables (Malinowski et Belesky, 2000).

Les mécanismes de reprise, dès la disparition des conditions défavorables, déterminent l'habilité de la plante à reprendre sa croissance. Chez les plantes infectées ces mécanismes incluent la rapidité de l'absorption de l'eau par les racines et l'aptitude des tissus à restaurer les fonctions physiologiques. Malinowski et al. (1997b) ont observé ces effets dus à l'infection durant la période qui suit l'installation du stress hydrique. Malinowski et Belesky (2000), évoquent la postulation de West et al (1994) qui dit que les effets des endophytes sur la croissance et la tolérance à la sécheresse peuvent être plus importants pour la persistance des graminées durant leurs reprises de croissance que pour la tolérance lors de l'installation de la sécheresse.

Notre compréhension reste incomplète vis à vis des mécanismes impliqués dans la réponse des plantes à la sécheresse et qui sont dus à l'infection par les champignons endophytes. Ces derniers, induisent une gamme de réponses vis-à-vis le stress hydrique et qui sont une combinaison de mécanismes d'évitement, de tolérance et de reprise.

2. Le stress hydrique et l'efficacité de l'utilisation de l'eau :

2.1. Perception et signal du stress hydrique :

Dans son environnement la plante est soumise à différents stress (biotiques et abiotiques) qui influencent sa vie. Les facteurs abiotiques entravent le développement et la croissance des plantes et causent la réduction de plus de 50% des rendements (Mayra, *et al.*2005). La sécheresse est parmi ces facteurs qui ont façonné et continuent à façonner l'évolution de la plante (Zhu. 2002).

En météorologie, le terme sécheresse signifie un manque de précipitation au cours d'une période prolongée de temps. Dans un contexte agronomique, il y a sécheresse quand la quantité et la distribution des précipitations sont insuffisantes et irrégulières d'une manière à causer la réduction importante des rendements (Passioura.2007).

Les préjudices deviennent encore plus sérieux sur la vie et la productivité des plantes lorsque la sécheresse (qu'elle soit du sol et/ou atmosphérique) est conjuguée aux hautes températures et radiation qui coïncident avec (Boyer 1982).

L'importance écologique de l'eau résulte de son importance physiologique, il est le constituant pondéral le plus important des végétaux (50 % à 90 % de leur masse de matière fraîche). L'eau est impliquée tant dans les structures que dans les processus de transport et le métabolisme des plantes.

Le déficit hydrique survient chez les plantes chaque fois où la demande atmosphérique excède la provision en eau du sol pendant la photosynthèse où les plante échangent l'eau contre le CO₂, il aboutit par conséquence à la réduction du contenu relatif en eau, le volume et la turgescence de la cellule (Lawlor et Cornic, 2002). Les plantes peuvent être soumises aux déficits hydriques à court terme (des heures à des jours) ou faire face aux déficits hydriques qui se développent lentement (dans des jours, semaines ou des mois).

Les effets physiques, chimiques et physiologiques du stress hydrique dépendent du degré et du temps des conditions de sécheresse en relation avec le stade de développement de la plante (Hale et Orcutt, 1989 in Khan 2000). La dessiccation rapide et lente peut avoir des résultats totalement différents en durée quant à la réponse physiologique ou l'adaptation (McDonald et Davies 1996 in Chaves *et al.* 2003), mais l'importance de temps dans le façonnage de la réponse de la plante peut changer radicalement selon le génotype et l'environnement (Chaves *et al.* 2003).

La réponse de la plante à la sécheresse dépend de l'espèce, le génotype, la durée et la sévérité de la perte d'eau, l'âge et le stade de développement, l'organe, le type de cellule et aussi le type du compartiment subcellulaire (Bray, 1997).

En raison de leur mode sédentaire de vie, les plantes recourent à beaucoup de stratégies adaptatives pour répondre et résister aux effets négatifs des différents stress abiotiques, comme la salinité, la sécheresse...etc. Ces derniers ayant tendance à changer l'équilibre plante-environnement et représentant une force agissante qui influence l'homéostasie cellulaire (Moher et Schopfer.1995 ; Xiong et Zhu.2002), ont permis le développement des mécanismes moléculaires spécifiques chez la plante pour faire face à ces contraintes (Madhava Rao.2006).

Zhu. (2001, 2002) ; Xiong et Zhu. (2002) nous rapportent que la plante arrive à tolérer le stress salin et la sécheresse en possédant impérativement trois aspects interconnectés issues de ses activités. Le premier est son aptitude de contrôler et réparer les dommages causés par le stress, le deuxième est le rétablissement de l'homéostasie cellulaire (ionique et osmotique), et le dernier aspect concerne le règlement de la croissance. Ce la ne sera réalisé que par une efficacité dans la perception et la signalisation du stress. Ces deux mécanismes sont vitaux pour la plante car ils vont lui permettre de modifier l'expression de certains gènes et d'adapter le fonctionnement métabolique aux nouvelles conditions du milieu et reprogrammer son développement (Chaves *et al.* 2003).

La façon par laquelle la plante perçoit le stress hydrique est très complexe et la première étape, dans le déclenchement de sa réponse au niveau moléculaire et cellulaire, est le captage du signal par des percepteurs spécifiques qui sont des molécules qui peuvent initier (ou stopper) une cascade ayant pour tâche la transmission du signal à l'intérieur des cellules et dans d'autres cas, elles activent la transcription des facteurs qui induisent l'expression de certains gènes spécifiques dont les produits jouent un rôle capitale dans la tolérance au déficit hydrique (Fig02.) Wang et al, (2003). Un grand nombre de gènes (des centaines) avec un rôle potentiel dans la tolérance à la sécheresse ont été identifiés et caractérisés (Ingram et Bartels, 1996, Chaves *et al.* 2003).

La signalisation du stress hydrique chez les plantes peut se faire localement ou à longue distance. Au niveau du sol la détermination du statut hydrique par les racines est peu claire (Madhava Rao.2006), mais ils possèdent une machinerie qui leur permet de détecter le déficit hydrique au niveau du sol et de se diriger en direction du gradient d'humidité (phénomène d'hydrotropisme) (Porterfield, 2002, Eapen et al, 2005).

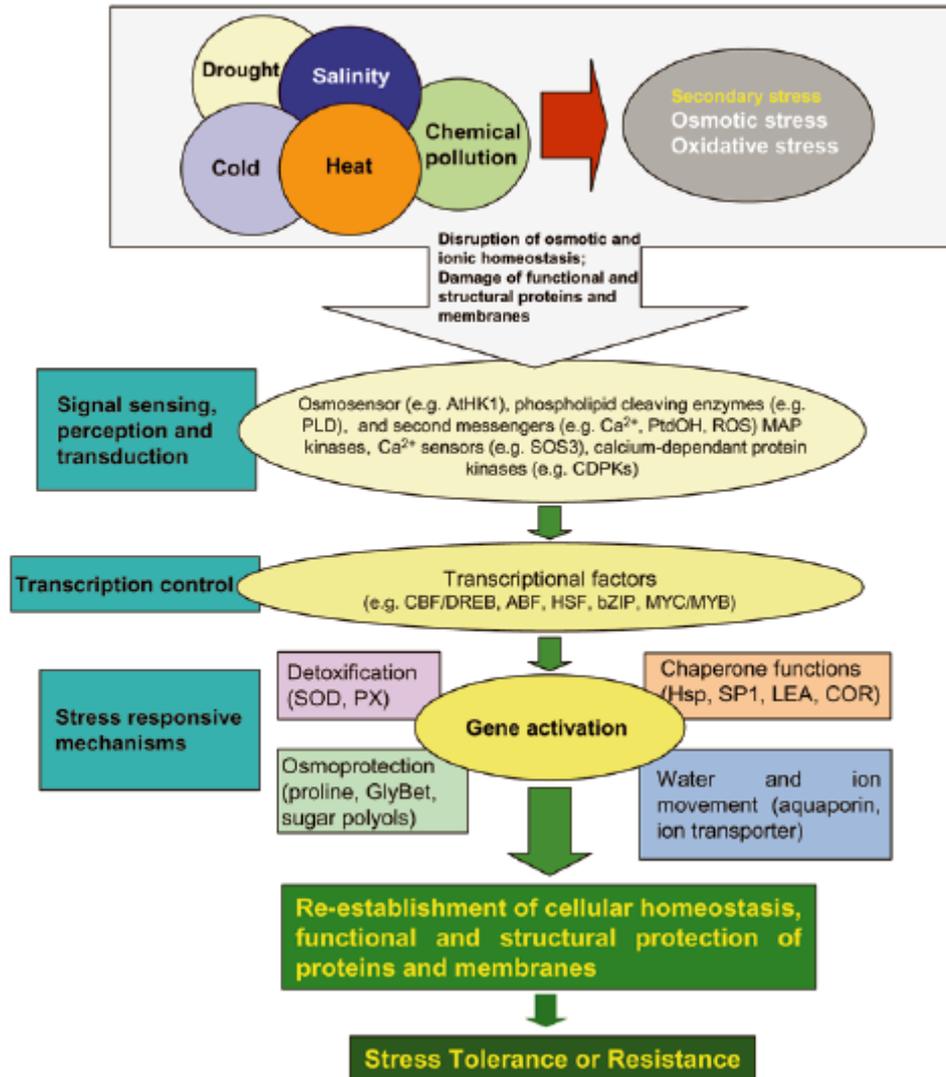


Figure 02. Les réponses de la plante aux stress abiotiques, stress primaires comme la sécheresse, salinité, froid, thermique et la pollution chimique sont souvent interconnectés, et causent des dommages cellulaires et des stress secondaires, comme les stress osmotiques et oxydatifs. Les signaux initiaux des stress (e.g. effets osmotiques et ioniques, ou températures, changements de la fluidité des membranes) déclenchent le processus de signalisation en aval et les contrôles de transcription qui activent les mécanismes de réponse aux stress pour rétablir l'homéostasie, protéger et réparer les protéines et les membranes endommagées. La réponse inadéquate à une ou plusieurs étapes de la signalisation et l'activation des gènes peut conduire à des changements irréversibles de l'homéostasie cellulaire et à la destruction des membranes et des protéines fonctionnelles et structurales et causer à la fin la mort de la cellule. (Wang et al, 2003).

La détection du déficit hydrique au niveau racinaire sera émise vers les parties aériennes par le biais des signaux physiques ou des substances chimiques qui traversent les vaisseaux du xylème (Davies et Zhang, 1991). Les plantes ont des mécanismes similaires concernant la perception des signaux, et d'après Urao *et al.* (1999) le AtHTK1 (une Transmembrane Histidine Kinase) et les protéines qui lui sont associées sont l'élément principal dans la détection du stress hydrique chez *Arabidopsis thaliana*, mais cela reste une question ouverte parce qu'aucune molécule (comme perceptrice du déficit hydrique) n'a vraiment été identifiée (Ramanjulu et Bartels, 2002, Chaves *et al.* 2003 ; Bartels et Sunkar. 2005). Après la stimulation du perceuteur (e.g. AtHTK1) on assiste à la transduction du signal qui a plusieurs niveaux (Bray, 1997) et mettent en jeu beaucoup d'éléments. Elle consiste à la phosphorylation et déphosphorylation des protéines qui fait appel à différentes protéines kinase et phosphatases (Ingram et Bartels, 1996 ; Luan, 1998; Ramanjulu et Bartels, 2002 ; Bartels et Sunkar 2005). Parmi d'autres, l'ABA et le Ca^{+2} sont les deux éléments qui ont le plus d'importance dans la signalisation.

L'ABA est une phytohormone qui joue un rôle crucial dans beaucoup d'aspects de réponse. Son rôle apparaît dans les réponses adaptatives qui sont critiques pour la survie des plantes durant la croissance végétative en face des différents stress abiotiques (froid, salinité et sécheresse) et également dans le développement, la dormance et la germination des graines (Bartels et Sunkar. 2005).

Par conséquent, la feuille exprime en premier lieu sa réponse à l'égard de la sécheresse par la fermeture des stomates. En effet, beaucoup d'informations sont accumulées au cours des années sur le fonctionnement de ces derniers. Davies et Zhang (1991) ; Ali et al (1999) nous rapportent que la fermeture des stomates s'observe chez la plantes sans même que son statut hydrique ne soit perturbé. Ce phénomène est peut être due à l'effet de l'ABA stocké dans les cellules du mésophylle (Hopkins. 2003) ou synthétisé dans les racines, lorsque elles sont soumises à un déficit hydrique, et qui est par la suite véhiculé aux parties aériennes via le xylème (Davies et Zhang, 1991; Trejo et al, 1995 ; Ali et al, 1999). Des événements biochimiques divers sont induits dans les cellules de garde en réponse à l'ABA. Une perte de turgescence est observé suite à un efflux de potassium K^{+} et des ions anioniques Cl^{-} ainsi qu'à une diminution des concentrations du saccharose et du malate converti en amidon causant l'abaissement du potentiel hydrique ce qui conduit par conséquence à une réduction de l'ouverture stomatiques (Schroeder et al. 2001). Le vrai rôle de cette phytohormone reste ambigu, mais il ne serait ce qu'une corrélation effective existe entre l'ABA et la conductance des stomates chez la plante notamment dans la réponse précoce sous l'effet de la sécheresse.

Le rôle du calcium dans la signalisation du stress hydrique est évident, en effet, plusieurs CDPKs (Calcium-dependent protein kinase) sont impliquées dans cette tâche (Kaur et Gupta 2005 ; Bartels et Sunkar. 2005). On outre, l'augmentation de la concentration du Ca^{+2} dans le cytoplasme des cellules de gardes en présence d'une $[\text{ABA}^-]$ élevée aux alentours suggère que ce premier agit comme un second messager conduisant à la fermeture des stomates par l'amplification de l'effet de l'acide abscissique (Schroeder et al, 2001 ; Luan, 2002).

Comme nous l'avons évoqué, sous l'effet du déficit hydrique, un changement s'observe dans l'expression de plusieurs gènes pour permettre à la plante de s'adapter et de régler le fonctionnement métabolique. Le Ca^{+2} et l'ABA jouent un rôle clé dans la régulation de l'expression des gènes induits par la sécheresse (Kaur et Gupta 2005 ; Bartels et Sunkar. 2005). Cependant, d'après (Zhu.2002 ; Yamaguchi-Shinozaki et Shinozaki, 2005) l'expression des ces gènes n'est pas entièrement dépendante de l'ABA, ils indiquent la présence de deux système de régulation : un qui est ABA-dépendant et l'autres ABA-indépendant. Basées sur leurs réponses en terme d'échelle de temps et leurs fonctions, les gènes induits par le déficit hydrique sont classés dans deux catégories principales. Ceux qui sont directement impliqués dans la tolérance aux stress sont appelés les gènes fonctionnels et ceux qui sont impliqués dans la régulation d'expression des gènes et la transduction de signal lors de la réponse de stress sont appelés les gènes régulateurs (Bray, 1997 ; Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 1999; Yamaguchi-Shinozaki et Shinozaki, 2005).

Les produits du premier groupe de gènes incluent : (1) les protéines fonctionnelles ayant pour tâche la protection des macromolécules tel que, les enzymes, les lipides et les ARNm, de la déshydratation. Se sont les protéines de type LEA (Late Embryogenesis Abundant), les chaperonnes et les ARNm binding proteins. (2) Les solutés compatibles comme la proline, la glycine bêtaïne, et les sucres qui fonctionnent en tant qu'osmolytes dans la protection des cellules de la déshydratation. (3) les protéines des canaux de transport de l'eau et les transporteurs de la proline et des sucres dont la fonction est le transport de ces premiers à travers les membranes plasmiques et les tonoplaste pour permettre l'ajustement osmotique en conditions des stress hydrique. (4) les enzymes de détoxification, tel que le superoxide dismutase, glutathion S-transferase, et l'époxide hydrolase soluble qui sont impliquées dans la protection des cellules des formes réactives d'oxygène. (5) les protéinases et leurs inhibiteurs qui déterminent la dégradation des protéines. Les produits du deuxième groupe de gènes contiennent les protéines impliquées dans la transduction du signal et l'expression des gènes qui probablement fonctionnent dans la réponse au stress hydrique, ils incluent les protéines kinase, les facteurs de transcriptions et les enzymes du métabolisme des phospholipides.

2.2. La résistance au stress hydrique :

La résistance à la sécheresse est l'habilité de la plante de survivre, de se développer, ainsi que de minimiser les pertes de rendement sous stress hydrique relativement à celui réalisé sous les conditions favorables (Sinha 1986 in Guillermo 1996 ; Gupta et O'Toole, 1986 in Khan 2000). D'un point de vue agronomique, la tolérance à la sécheresse est la capacité de la plante à croître et donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des déficits hydriques épisodiques (Turner, 1997). L'aptitude de la plante à répondre et survivre un déficit hydrique cellulaire dépend des mécanismes que possède cette dernière et qui peuvent intégrer la réponse au niveau cellulaire (Bray ; 1997). Cette habilité a été associée à plusieurs caractéristiques d'ordre phénologique, morphologique, physiologique et biochimique reflétant différents types d'adaptation (Turner, 1979 in Hayek et al, 2000).

Les stratégies de résistance à la sécheresse chez les plantes ont fait l'objet de plusieurs travaux. Par ses divers mécanismes, la plante résiste à la sécheresse en optant les trois grandes stratégies décrites par (Turner, 1986 ; Turner et al, 2001), elles comprennent : l'esquive, l'évitement et la tolérance de la déshydratation. En réalité, la résistance à la sécheresse conférée à certaines plantes, est un résultat de la combinaison de ces différentes stratégies (Chaves et al, 2002).

2.2.1. L'esquive :

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive. Les plantes qui optent pour cette stratégie exhibent un haut degré de plasticité de développement qui permet de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adaptation de son cycle de culture suivant la durée de la disponibilité de l'eau, cette stratégie repose sur le succès de la reproduction (Turner, 1986 ; Turner et al, 2001; Chaves et al, 2003).

La précocité des génotypes est souvent utilisée pour échapper à la sécheresse de fin de cycle, elle a été le facteur principale de l'augmentation des rendements des céréales en zones méditerranéennes (Loss, et Siddique, 1994). Ceccarelli et al, 1998, ont montré une corrélation négative et significative entre le rendement de grain et la date de floraison sous les conditions de sécheresse, mais dans les conditions favorables il n'y a aucune corrélation significative entre ces deux traits. Elle permet, d'après Fischer et Maurer (1978) un gain de rendement qui varie de 30-85 Kg/ha par jour. Fukai et Cooper (1995) de leurs travaux nous rapportent, quant à la floraison chez le riz, qu'une différence de 20 jours entre deux génotypes ayant le même rendement potentiel peut causer une perte de rendement d'environ 40 %. Cependant, ce n'est pas toujours évident notamment en zones où la possibilité d'incidence de gel printanier est accrue et qui pénalise la production céréalière (Gate, 1995).

À cet effet, Debaeke et Aboudrare (2004) évoquent le choix de la date de semis en zones méditerranéennes en tant que facteur crucial dans la réalisation du rendement, ils suggèrent qu'elle doit être choisi d'une manière qu'elle soit, tardive pour éviter les températures basses durant la montaison et précoce pour assurer que la floraison échappe à la sécheresse de fin de cycle. Ce ci est vrai pour les espèces céréalières comparativement aux espèces légumineuses (Turner et al, 2001).

Les génotypes précoces utilisent moins d'eau à cause de leurs cycles végétatifs raccourcis et le LAI (leaf area index) bas. De là, dans les années favorables, ces premiers tendent à former moins de biomasse et de produire moins de grains comparativement aux génotypes tardifs (Debaeke et Aboudrare, 2004 ; Monneveux et Ribaut, 2006).

La sensibilité au photopériodisme influence, de son côté, la durée du cycle de développement des céréales. Le blé est une plante à jours longs, et les jours longs réduisent, chez les génotypes sensibles au photopériodisme, la durée à la floraison (Foulkes et al, 2007). Le contrôle génétique de la sensibilité au photopériodisme est déterminé par la présence de séries de gènes *Ppd1*, *Ppd2*, et *Ppd3*, localisés respectivement sur les chromosomes 2D, 2B et 2A (Welsh et al. 1973; Law et al. 1978) cité par (Worland et al, 1998).

Worland. (1996), Worland et al. (1998) rapportent qu'une augmentation du rendement d'environ 5% est observée chez les NILs (near-isogenic lines) précoce et possédant l'allèle *Ppd-D1a* insensible au photopériodisme par rapport à celle qui est tardive et portant l'allèle *Ppd-D1b* sensible au photopériodisme. Cependant, (Foulkes et al, 2004 ; 2007) rapportent que, sous déficit hydrique, la variation dans la durée pour la floraison a un effet neutre non significatif sur la perte absolue du rendement. Ces auteurs suggèrent qu'il y a un (compromis) entre le comportement du stockage de l'eau pendant la courte durée de pré-floraison avec la précocité et la réduction de la taille du système racinaire induisant une moins bonne utilisation de l'eau.

A l'égard des dates de l'épiaison et de la floraison l'effet de l'ABA est prononcé par plusieurs scientifiques, car, d'après Ali et al (1999) il y a une évidence que les signaux émis par les racines sujettes à un déficit hydrique peut hâter ces premières sans même que le statut hydrique de la plante ne soit perturbé et ce ci ne peut être expliqué que par l'accumulation de l'ABA.

Concernant le contrôle génétique des dates d'épiaison et de floraison, beaucoup de travaux ont été menés. Miura *et al.* (1999) ont identifié deux gènes affectant la précocité sur le chromosome 3A. Keller *et al.* (1999), de leurs tours ont détecté 10 QTLs pour la date d'épiaison sur les chromosomes 2A, 2B, 3A, 3B, 4A, 4B, 5A, 5B, 7A et 7B.

En outre, quant à la floraison (Salem. 2004) a identifié 4 QTLs sur les chromosomes 1A, 2A, 3B et 7A et 7 QTLs sur les chromosomes 1A, 2B, 3D, 5B, 5D, 7B et 7D en analysant une population composée de : 81 familles F3 issues d'un croisement interspécifique entre ATRI 5283' (*Triticum durum* L.) en tant que parent male et 'ATRI 15010' (*Triticum aestivum* L.) en tant que parent femelle et une F8 (sélectionnée en SSD) de 114 lignes recombinées (RILs : recombinant inbred line) issues d'un croisement enter W7984 et Opata 85 respectivement. Chez le blé dur, les loci contrôlant la date d'épiaison sont (Xgwm99, Xcfa2086, Xgwm389, Xgwm566, Xgwm518, Xgwm193, Xgwm573.2, Xgwm46) situés respectivement sur les chromosomes (1AL, 2AL, 3BS, 3BS, 6BS, 6BL, 7BS, 7AS) (Sanguineti et al.2007). La réussite de cette stratégie dépend de la prédiction de l'occurrence et la sévérité de la sécheresse (Lafitte et al, 2003 ; Monneveux et Ribaut, 2006).

2.2.2. L'évitement :

Une autre stratégie qui permet à la plante à surmonter la sécheresse est l'évitement. L'action d'éviter la sécheresse (la déshydratation) est définie comme étant la capacité de la plante à maintenir un état hydrique (potentiel hydrique) suffisamment élevé ou une hydratation cellulaire satisfaisante sous l'effet de sécheresse pour assurer un fonctionnement métabolique normal (Blum. 2005). La stratégie de l'évitement est principalement liée aux paramètres suivants : À une optimisation de l'absorption d'eau par les racines, à la réduction de la transpiration et à l'ajustement osmotique (Turner et al, 2001 ; Blum. 2005). L'optimisation de l'absorption d'eau est liée à un ensemble complexe de caractères morphologiques des racines : masse et volume, ramification, profondeur (Ramanjulu et Bartels, 2002).

Ces caractéristiques, qui sont adaptatifs à un habitat particulier, dépendront des caractéristiques de sol comme la profondeur, la conductivité hydraulique et également la disponibilité de l'eau en profondeur (Peng et Ismail.2004). El Hafid (1997) nous rapporte que la production de beaucoup de racines, et en particulier, des racines qui se développent en profondeur représente un mécanisme logique d'évitement de la sécheresse et un caractère très important pour la réalisation des rendements élevés en zones à risque de sécheresse.

La pénétrabilité, la longueur, l'épaisseur et la densité du système racinaire sont des caractéristiques, associées à la capacité d'évitement de la sécheresse, qui permettent de différencier les cultivars tolérant de ceux sensibles à l'égard de la sécheresse. Ces traits ont fait que les cultivars (upland rice) du riz surpassent les (lowland rice: ayant un système racinaire superficiel peu profond) en matière de résistance à la sécheresse (Peng et Ismail. 2004).

La pénétrabilité des racines présente une corrélation positive et significative avec l'épaisseur et la densité des racines (Kubo et al. 2004, 2006). En zones semi arides, et notamment où les sols sont durs, le système racinaire qui se développe en profondeur est recommandée pour l'amélioration de la résistance à la sécheresse pour le blé (Kubo et al, 2006, 2007). Ce ci permet l'accès en profondeur pour extraire l'eau et les nutriments (Botwright Acuna et Wade, 2005).

Une grande variation génétique concernant le caractère de pénétrabilité des racines a été révélée chez les céréales en utilisant la technique de la couche mince à base de la vaseline et la paraffine placée dans la cylindre en PVC pour simuler la couche dure du sol (Kubo et al. 2004, 2006 ; Botwright Acuna et al, 2007). Cette aptitude a permet, d'après (Kirkegaard et al, 2007), un gain de rendement d'environ 0.62t/ha qui représente une efficience de 59 kg ha par mm d'eau épuisé de la couche de sol située à (1.35 – 1.85 m). Dans ce contexte, le système racinaire profond est suggéré pour les blés destinés aux zones où la culture de blé repose sur les réserves en eau stockées dans le sol, en revanche, les blés ayant un système racinaire extensif et superficiel sont plus accommodés aux zones dont les précipitations sont suffisantes et bien distribuées (Manschadi et al, 2006).

Pour la pénétrabilité des racines, un seul QTL contrôlant ce trait est détecté sur le chromosome 6AL. Quant à la matière sèche des racines le QTL responsable est situé sur le chromosome 1BS (Kubo et al, 2007).

En outre à ce qui a été évoqué, l'optimisation de l'eau absorbée par les racines passe par la réduction de la transpiration. Parmi les mécanismes permettant de réduire la transpiration : la diminution de la conductance stomatique, la réduction de la surface foliaire et certains caractères morphologiques qui lui sont associés jouent un rôle déterminant. A l'échelle de quelques minutes, la plante peut réduire sa transpiration en fermant ses stomates.

Ce mécanisme d'évitement (Turner, 1986), améliore l'état hydrique des tissus car les racines continuent à absorber l'eau alors que la transpiration est réduite. Pour le contrôle de ses stomates, la plante fait intervenir des messages de type chimique (en particulier, l'acide abscissique) qui transitent entre les racines et les feuilles par la sève xylémienne (Davies et Zhang, 1991; Ali et al, 1999).

L'accumulation de cette phytohormone, lors d'un déficit hydrique dans le sol, maintienne la croissance des racines et augmente leurs conductivité hydraulique, ce qui implique une augmentation de l'absorption de l'eau et d'éviter le développement d'un stress hydrique au niveau des feuilles. L'ABA réduit la transpiration au niveau des feuilles par la diminution de leurs expansions et en induisant la fermeture de ses stomates (Liu et al, 2005), mais, ce là

affecte beaucoup les échanges gazeux. Cependant, d'après, Gate. (1995), il existe des génotypes capables de fermer partiellement leurs stomates sans diminuer significativement l'activité photosynthétique.

La sensibilité à l'effet de l'ABA présente une différence génotypique consistante chez les blés (Blum et Sinmena, 1995). Le QTL qui influence la concentration de l'ABA dans les feuilles est localisé sur le chromosome 5AL entre les locus Xpsr575 et Xpsr426 (Quarrie et al 1994). Sur la même région chez des blés diploïdes (Nakamura et al, 2007) ont localisé un QTL majeur responsable de la dormance des semences.

La réduction de la surface foliaire, la glaucescence, la pubescence, l'épaisseur et l'enroulement des feuilles sont des caractères propres à la feuille qui jouent aussi un rôle dans l'adaptation de la plante vis-à-vis de la sécheresse.

La limitation de la croissance foliaire est un mécanisme adaptatif qui permet de réduire la transpiration. Chez les céréales, une diminution de la surface foliaire via la réduction du tallage en cas de sécheresse augmenter la probabilité de limiter la transpiration avant la floraison et donc économiser l'eau pour être utilisée au cours de la période du remplissage du grain et ce ci peut contribuer à l'augmentation du l'HI (Richards et al, 2001).

Cette réduction de la croissance n'est pas une conséquence passive du manque d'eau dans les cellules, elle est contrôlée et programmée par la plante, avec l'intervention de gènes d'inhibition qui s'expriment avant les sècheresses "catastrophiques". Il s'ensuit qu'une plante réduisant fortement sa taille lors d'un déficit hydrique n'a pas nécessairement été stressée au niveau cellulaire : il peut s'agir de régulations précoces (Tardieu et Zivy, 2006).

Dans la recherche d'un cultivar (idéotype) résistant à la sécheresse, un model conceptuel a été proposé par Skovmand et al, (2001) et dans le quel les traits anatomiques de la feuilles tel que (la glaucescence, la pubescence, l'épaisseur et l'enroulement des feuilles) doivent être hautement exprimés.

La glaucescence est la couverture cireuse qu'on observe sur la cuticule des plantes. Un caractère qui s'exteriorise en plus sous les conditions de stress hydrique (Gate. 1995). L'importance fonctionnelle de la cire épicuticulaire réside en l'amélioration de l'efficacité du contrôle stomatique par la réduction des pertes d'eau (via la transpiration cuticulaire) après la fermeture des stomates la nuit, et ainsi l'amélioration de l'efficience de l'utilisation de l'eau et la réalisation des rendements acceptables (Qariani et al, 2000). McIntosh (1983) cité par Qariani et al, (1997) a montré que la glaucescence est contrôlée chez le blé, par une série de gènes (WI, W 1, WI ' , W2a, W2b. W2') correspondant aux génomes B et D.

Richards et al (2001), ont proposé la pubescence comme critère de sélection pour l'amélioration de l'efficacité de la transpiration par le fait qu'elle permet une meilleure réflectance des radiations et bonne dissipation de la chaleur des tissus photosynthétiques.

Chez *T. monococcum*, Sharma et Waines (1994), ont rapporté que la pubescence des plants adultes est gouvernée par un seul gène dominant, et d'après (Arbuzova et al, 1996) ce gène appelé (*H1*) est localisé chez le *Triticum aestivum* sur le chromosome 4BS, mais, (Shin et al, 2002) rapportent que le gène responsable de la pubescence (*H12*) est situé sur 7BS et que celui ci n'est pas allélique avec le gène rapporté par (Arbuzova et al, 1996).

L'enroulement des feuilles est le symptôme le plus évident de la sécheresse, et il est considéré comme symptôme aussi bien qu'un caractère adaptatif. Le degré de l'enroulement indique le statut hydrique de la plante, il apparaît lors de la perte de la turgescence. Ce caractère semble de même réduire la perte d'eau dans la période critique notamment pendant la mi-journée (Turner.1986). À cet égard, l'enroulement des feuilles pourrait être un caractère adaptatif s'il apparaît en réponse à la sécheresse du sol et de l'atmosphère avec la capacité de retourner à l'état normale après que la période du stress soit délivrée (Peng et Ismail.2004). Toutefois, si ce caractère apparaît en permanent, même en stress modéré, il peut causer des pertes de rendement, et donc, il faut être prudent dans son utilisation comme caractère d'adaptation à la sécheresse (Peng et Ismail. 2004).

Le mécanisme d'ajustement osmotique reste un sujet de controverse, étant donné que, certains auteurs le considèrent comme un mécanisme d'évitement et d'autres comme un mécanisme de tolérance à la sécheresse.

L'ajustement osmotique est l'accumulation active des solutés par la plante en réponse à une hausse du déficit hydrique dans le sol et/ou la plante (Turner et al, 2001), c'est une réponse active, qui ne correspond pas à la simple concentration des molécules résultant de la perte en eau (Tardieu et al, 2006). L'accumulation des osmolytes dans les cellules aboutit à la diminution du potentiel osmotique, et ainsi dans le maintien de l'absorption de l'eau et de la pression de turgescence qui peut contribuer au soutien des processus physiologiques tel que l'ouverture des stomates, la photosynthèse et la croissance (Morgan, 1984; Blum, 1996).

L'ajustement osmotique chez les plantes, est généralement considéré comme le paramètre ayant le plus d'importance dans leurs résistances vis à vis la sécheresse (Morgan, 1992; Zhang et al, 1999), et beaucoup de scientifiques ont rapporté l'évidence concernant l'association entre l'ajustement osmotique élevé et le soutien du rendement et la biomasse (Morgan *et al*, 1986; Ali *et al*, 1999 ; Blum *et al*, 1999 ; Morgan, 2000; Moinuddin et al, 2005).

Morgan *et al*, 1986, nous rapportent que la capacité élevée d'ajustement osmotique a permis un supplément de rendement de 11 à 17 % chez le blé tendre et de 7 % chez le blé dur.

Blum and Pnuel (1990), Teulat *et al*, (1997) et Moinuddin *et al*, (2005) rapportent que la stabilité de rendement de blé sous des conditions de sécheresse variables a été associée à la forte capacité à l'ajustement osmotique. Il est suggéré comme critère de sélection pour l'amélioration des rendements dans les zones à risque de sécheresse (Belhassen *et al*, 1995; Rekika *et al*, 1998 ; Zhang *et al*, 1999, Moinuddin *et al*, 2005). D'autre part, l'intérêt agronomique de ce paramètre (notamment dans le soutien du rendement) est cependant discuté (Serraj *et Sinclair*, 2002).

Quant aux éléments qui jouent un rôle dans l'ajustement osmotique des plantes on trouve les ions inorganiques particulièrement le potassium et les solutés compatibles avec la vie de la cellule, ou osmoprotecteurs : proline, glycine bêtaïne, polyols (mannitol, sorbitol, D-ononitol), trehalose, glucose, fructose, saccharose, fructanes et les acides organique malate, citrate (Zhang *et al*, 1999, Tardieu *et Zivy*, 2006).

L'accumulation des sucres en grandes quantités en réponse au déficit hydriques est bien connue. C'est une caractéristique très importante dans l'adaptation des blés en zones à risque de sécheresse (Kameli *et Lösel*, 1996 ; Rekika *et al*, 1998). Ils représentent le principal contributeur dans l'ajustement osmotique (Kameli *et Lösel*, 1995 ; Rekika *et al*, 1998, Bajji *et al*, 2001a). Le pourcentage de contribution des sucres dans l'ajustement osmotique s'élève à 95% (Kameli *et Lösel*, 1995), leurs taux étaient de 2, 3 et 4 fois plus chez les plantes stressées par rapport à celles non stressées suivant l'âge et le stade de développement (Bajji *et al*, 2001a). En outre au rôle des sucres, l'accumulation des acides aminés contribue elle aussi à l'ajustement osmotique et elle vient en deuxième position après les sucres (Bajji *et al*, 2001a). Leurs taux de contribution dans l'ajustement osmotique est d'environ 22% dont 4% est dû à l'accumulation de la proline (le composé majeur des acides aminés) (Morgan *et al*. 1992). Bajji *et al*, 2001a, rapportent un taux qui varie entre 2.5 à 7.6%, qui représente en moyenne 40, 47 et 64% des acides aminés totaux suivant l'âge et le stade de développement. Un autre composé qui semble jouer un rôle dans l'ajustement osmotique est le potassium. Il est le cation majeur accumulé dans la vacuole et qui contribue par environ 70% dans la réduction du potentiel hydrique (Gate. 1995). De sa part, Morgan *et al*, 1992, a trouvé que le taux de participation du potassium dans l'ajustement osmotique est de 78%. Cependant, d'après (Kameli *et Lösel*, 1995 ; Bajji *et al*, 2001a), il y a pas une contribution direct de l'ion (K+) dans l'ajustement osmotique.

La capacité d'ajustement osmotique chez les plantes sujettes à un déficit hydrique est un trait héritable. Il est conditionné par des allèles alternatifs d'un même locus, et que la réponse "forte capacité d'ajustement osmotique" est récessive (Morgan, 1991).

Le gène semble conditionner principalement une différence dans l'accumulation de potassium, avec comme réponse possible secondaire et dépendante l'accumulation d'acides aminés (Morgan, 1992). L'étude menée par Morgan (1991), a indiqué que le gène codant pour cette réponse se trouve sur le chromosome 7A et ceci a été confirmé par (Morgan et Tan, 1996). D'autre part, Galiba *et al*, (1992) ont rapporté que les gènes contrôlant l'ajustement osmotique chez le blé sont localisés essentiellement sur les chromosomes 5A et 5D basé sur l'accumulation des acides aminés induit sous le stress. Il apparaît que les gènes identifiés par Galiba *et al*, (1992) règlent l'accumulation des acides aminés et diffèrent ainsi de celui ou ceux trouvé(s) par Morgan, (1991) (Zhang et al, 1999).

2.2.3. La résistance à la déshydratation :

La tolérance de la déshydratation est définie comme étant la capacité relative d'une plante à soutenir ou de conserver sa fonction sous un état de déshydratation. Cette stratégie est vue parfois comme une seconde ligne de défense après l'action d'évitement de la déshydratation (Blum. 2005). La tolérance de la déshydratation en tant que mécanisme effectif de la résistance à la sécheresse est très rare chez les plantes. Il n'existe que chez les embryons des graines, perdue après la germination, et chez les plantes appelées de résurrection.

Cette stratégie adopté par certaines plantes peut permettre le maintien de l'activité métabolique, pendant de longues périodes de déficit hydrique, et la translocation des assimilés stockés pour le remplissage des grains (Fukai et Cooper, 1995; Blum. 2005), et ceci est assuré via la maintenance de l'intégrité et la stabilité des membranes cellulaires (Tripathy et al, 2000) les membranes cellulaires sont la première cible de plusieurs stress, et il est reconnu que leurs intégrité et stabilité sous déficits hydrique est une caractéristique de la tolérance à la sécheresse chez le blé dur (Bajji et al, 2001b). Cette dernière se mesure par la technique de largage des électrolytes de cellules (Tripathy et al. 2000, Bajji et al. 2001b)

La stabilité des membranes cellulaires est considérée comme critère prédictif de sélection pour la résistance à la sécheresse chez les céréales et notamment le blé dur (Bajji et al. 2001b). D'après Tripathy et al. (2000), un des neuf putatifs QTLs identifiés pour la stabilité des membranes cellulaires (CMS) était localisé sur le chromosome 8 au même locus que celui de l'ajustement osmotique. Zhang et al. (1999), nous rapportent que la comparaison des cartes génétiques du blé et du riz a indiqué que la région génomique contrôlant l'ajustement

osmotique chez le blé et le riz étaient homologues. Il se peut donc que le chromosome 7A abrite la région génomique contrôlant la stabilité des membranes cellulaires (CMS).

La translocation des assimilats stockés dans les tiges pour le remplissage du grain constitue, selon (Blum, 1998 et 2005), la forme la plus effective des mécanismes de la tolérance à la déshydratation chez les céréales. C'est un processus harmonisé que possèdent les plantes et qui permet un bon remplissage de grains quand la photosynthèse est inhibée par un stress (thermique ou hydrique) pendant la phase du remplissage du grain (Blum et al., 1994; van Herwaarden et al., 2003; Ehdaie et al., 2006 a, b).

Chez les céréales le remplissage des grains en développement est assuré grâce à deux sources (Gebbing et al., 1999 et, Santiveri et al., 2004):

- La première est l'ensemble des assimilats issus de la photosynthèse et transférés directement vers les grains.
- La deuxième est la remobilisation des assimilats stockés temporairement dans les parties végétatives de la plante.

L'importance relative de ces deux sources dans le remplissage des grains change avec les génotypes et elle est fortement liée aux conditions environnementales. La littérature nous rapporte deux avis différents sur la contribution relative de l'assimilation courante (des photosynthétas) et la remobilisation des stocks au cours du remplissage des grains sous l'effet du stress hydrique.

Certains auteurs ont observés une augmentation de la remobilisation des réserves (en carbone et en azote) vers les grains au cours du remplissage pour compenser la réduction de l'assimilation lorsque la photosynthèse est affectée par le stress hydrique (Palta *et al.* 1994; Yang *et al.* 2001).

Cependant, d'autres auteurs, (Ozturk and Aydin, 2004, Plaut et al., 2004, Edhaie et al., 2006 a,b, 2008, Ercoli et al. 2008) rapportent que l'assimilation et la remobilisation sont toutes les deux affectées par un stress hydrique post-anthèse. L'accumulation potentielle des réserves dans les tiges et leurs remobilisations subséquentes chez le blé dépend de la taille des tiges et du poids spécifique. La capacité du stockage est élevée chez les génotypes une taille haute et poids spécifique élevé (Blum et al. 1994). Dans ce contexte (Edhaie et al., 2008) ont trouvé une corrélation positive et significative entre le taux de contribution des réserves, le poids et la hauteur des tiges. En outre, (Borrell et al., 1993) rapportèrent que les gènes de nanisme Rht-B1b et Rht-D1b causèrent une réduction en quantités accumulées de 35 à 39 % respectivement suite à une réduction de 21% de la taille des tiges.

Puisque, la remobilisation des réserves pré stockées dans les parties végétatives requière l'initiation du phénomène de sénescence chez les plantes monocarpiques, ce dernier, en étant retardé peut perturber le processus de remobilisation et conduisant en suite à marquer de faibles indices de récolte et à beaucoup de réserves de différentes nature non transférés vers les grains notamment dans les tiges. Ce-ci est dû généralement à la fertilisation excessive en azote et/ou à l'adoption des cultivars résistant au dessèchement "lodging-resistant cultivars" (Yang et Zhang, 2006).

Le type de sol ainsi que la densité de semis peuvent influencer de leur part la capacité de stockage et la remobilisation des réserves. Masoni et al (2007) rapportent que les plantes poussant sur les sols argilo-limoneux accumulent et remobilisent plus de matière sèche, d'azote et phosphore que les plantes poussant sur des sols sablo-limoneux. Arduini et al (2006) dans un travail porté sur l'effet de la densité de semis sur la capacité d'accumulation et de remobilisation des réserves ont trouvé que les quantités de matière sèche et d'azote transférées augmentent proportionnellement avec la densité de semis (allant de 200 à 400 grains /m²).

Les réserves accumulées notamment dans les tiges, et qui seront ultérieurement utilisées dans le remplissage des grains, sont en grandes parties constituées de composés carbohydratés (ex: sucres solubles) et des protéines. Une large variabilité est rapportée concernant le taux de contribution des réserves pré anthèse remobilisés dans la réalisation du rendement. Les proportions estimées du rendement fournies par ces réserves différent suivant de nombreux facteurs (génotype, stress hydrique...etc.).

D'après Van Herwaarden et al(1998), la contribution apparente des assimilats stockés est entre 37 à 39% en condition favorables, par contre elle peut aller de 75 à 100% sous les conditions de sécheresse. Mariotti et al (2003) cité par Arduini et al (2006) ont trouvé que la contribution dans la formation du poids du grain varie entre 43 à 54%. Sous stress hydrique (Palta *et al.* 1994) ont estimé que le C (carbone) et N (azote) stockés contribuent par 64% et 81% dans la quantité totale du C et N du grain. D'autre part, Masoni et al, (2007) ont observé que la quantité de C remobilisée ne dépasse pas les 30% et l'autre partie vient de l'activité photosynthétique, par contre, les majeurs parties de l'azote et du phosphore dans les grains viennent de la remobilisation.

De même et en fonction de la méthode par la quelle le taux de contribution des réserves accumulées dans le rendement en grains est estimé (Edhaie et al, 2008) nous rapportent un taux de contribution, en utilisant la méthode indirecte (quantification de la matière sèche), variant de 15 à 53.6% en conditions favorables, et de 36 à 65.4 % sous stress hydrique.

Cependant, en faisant recours à la méthode directe (le dosage des sucres solubles), le pourcentage de contribution varie de 11.4 à 47.2% en conditions optimales et de 28.6 à 53.5% en conditions de stress. D'après cette même source, une chose à noter est que le pourcentage de contribution en condition de sécheresse est plus élevé que celui en conditions favorables.

La génétique quantitative moléculaire est une approche utile pour étudier des traits quantitatifs complexes en décrivant les caractéristiques des distributions phénotypiques continues et pour estimer le nombre de loci impliqués, de l'action moyenne de gène, et du degré d'interaction entre les loci quantitatifs de trait (QTL) et l'environnement (Tanksley 1993 in Yang D-L. et al. 2007). L'application de cette technique peut contribuer à l'identification des loci affectant l'accumulation et la remobilisation de des composés hydrocarbonés solubles des tiges chez le blé SWSC (SWSC: stem water-soluble carbohydrate). Yang D-L. et al, (2007) dans leur étude portée sur l'analyse génétique de l'accumulation et la remobilisation des réserves chez le blé à fin identifier les QTLs gérant ces processus en traitant aussi les traits associés avec SWSC au cours des différents stades de développement du grain comme la floraison (SWSCF: stem water-soluble carbohydrates at the flowering stage) ; le remplissage (SWSCG, stem water-soluble carbohydrates at the grain-filling stage) ; la maturité (SWSCM, stem water-soluble carbohydrates at the maturity stage); l'efficacité d'accumulation (AESWC, accumulation efficiency of stem water-soluble carbohydrates); l'efficacité de remobilisation (RESWC, remobilization efficiency of stem water-soluble carbohydrates).

Pour le contenu des composés hydrocarbonés solubles SWSC au cours des trois stades de développement du grain, la même source a trouvé 10 QTLs à effet additif incluant 7 pour SWSCF, 1 QTL pour SWSCG et 2 QTLs pour SWSCM situé sur différentes régions des chromosomes: 1A, 1D, 2D, 4A, 4B, 6B, 7B, et 7D. Quant à l'efficacité d'accumulation (AESWC) 5 QTLs ont été localisés sur les chromosomes: 2A, 3B, 5A 7B et 7D. Pour l'efficacité de remobilisation (RESWC) 3 QTLs ont été localisés sur les chromosomes: 1A, 3B, et 7A.

2.3. L'efficacité de l'utilisation de l'eau :

La demande mondiale en céréales augmente en permanence d'une année à l'autre (pour le blé, elle est de 2% par an, Skovmand et al, 2001). D'où la nécessité de fournir plus d'eau pour l'agriculture dans le future. Dans ce contexte, produire plus par unité d'eau durant le cycle de développement du végétal à travers une WUE (L'efficacité de l'utilisation de l'eau) élevée peut avoir un impact fort notamment en région semi-aride.

En bref, l'utilisation de moins d'eau pour réaliser un bon rendement est l'objectif majeur de l'agriculture moderne (Richards et al, 2001; Araus, 2004).

La WUE en tant que terme de ratio a quelques significations. Le numérateur (le produit obtenu) et le dénominateur (l'eau investie dans le processus) du WUE peuvent être considérés à plusieurs niveaux et échelles temporelles, et par conséquent, différentes définitions de WUE peuvent être faites (Tambussi et al. 2007a). C'est à partir d'une approche intégrative que les agronomes et les physiologistes définissent la WUE, c.-à-d. la matière sèche accumulée divisée par l'eau employée par la plante dans la même période (Abbate et al, 2004). Le terme 'intégrative' a deux composantes, ainsi, une dimension temporelle et spatiale.

En raison de l'existence de plusieurs échelles et utilisations du terme WUE, ce dernier, devrait être défini d'une manière exacte dans chaque étude. Et à fin d'éviter les confusions possibles (Tambussi et al. 2007a) ont résumé les différentes définitions.

La WUE peut être estimée ou mesurée, Estimée par une approche (nommée $\Delta^{13}\text{C}$: discrimination isotopique du carbone) qui décrivent la discrimination opérée par la photosynthèse contre l'isotope lourd du carbone (^{13}C) par rapport à l'isotope courant (^{12}C)(une forte corrélation négative a été observée entre ces deux paramètres) ou mesurée, soit en quantifiant les échanges gazeux (assimilation nette du CO_2 au cours de la photosynthèse) et les divisés sur l'eau transpirée dans la même période ou la conductance stomatique [$\text{WUE}_{\text{instantané}} = A / E$; $\text{WUE}_{\text{intrinsèque}} = A / g$ où A : est assimilation nette du CO_2 au cours de la photosynthèse , E : est l'eau transpiré , g : est la conductance stomatique], soit d'une manière intégré, suivant le contexte, la matière sèche accumulée qui pourrait être considérée comme la biomasse totale ou partitionnée en produit économique (rendement en grains chez les céréales) est divisé sur l'eau (evapo) transpirée dans la même période [$\text{WUE}_{\text{biomasse}} = \text{MS} / \text{eau (evapo) transpirée}$; $\text{WUE}_{\text{rendement}} = \text{Rdt grains} / \text{eau (evapo) transpirée}$].

Dans un travail extensif effectué sur une population de 95 lignées DH dérivés d'un croisement entre Chinese Spring \times SQ1 testées sous différents régimes hydrique afin de découvrir les QTLs influençant la WUE (Quarrie *et al.*, 1995 cité par Tuberosa et Salvi. 2004), et en utilisant l'analyse $\Delta^{13}\text{C}$ des grains récoltés pendant deux années consécutives ont pu identifier trios QTLs sur les chromosomes 2A, 2B et 4D. Dans ce même contexte, en faisant appel à la technique de profilage d'expression (microarray), Xue et al (2006), ont investigué les différences de l'expression génique chez des lignées de blé contrastés par leur efficacité de transpiration. L'efficacité de transpiration, la WUE élevées inversement corrélés au $\Delta^{13}\text{C}$ sont associées aux rendements élevés en conditions de sécheresse (Rebetzke et al. 2002; Condon et al. 2002, 2004).

D'après Xue et al (2006), ce profilage d'expression de 16000 uniques gènes a permis d'identifier 93 gènes qui montrèrent une expression différentielle chez ces lignées de blé contrastés par leur efficacité de transpiration. Parmi ces 93 gènes 51 gènes sont sensibles à la sécheresse. Cette même source, et par un autre échantillon, 18 de ces gènes ayant une expression différentielle ont fait l'objet d'une analyse par RT-PCR (reverse transcription-polymerase chain reaction) qui a révélé la corrélation positive de l'efficacité de transpiration avec les niveaux d'expression de 11 de ces gènes.

Quant à l'amélioration de la WUE sans pénaliser la croissance et le développement des céréales C3, ainsi les traits morphophysologiques ayant une relation avec ce paramètre ont été discutés d'une manière exhaustive par beaucoup d'auteurs dont parmi eux (Tambussi et al. 2007a).

CHAPITRE II

Matériels & Méthodes

Matériels et Méthodes

Notre étude porte sur deux volets:

1. La mise en évidence des champignons endophytes chez 17 géotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf.).
2. L'analyse de l'effet de l'infection par les champignons endophytes sur le comportement de deux géotypes de blé dur soumis à un stress hydrique.

2.1. Origine et caractérisation des géotypes de blé dur testés

La mise en évidence des champignons endophytes était effectuée sur des semences de 17 géotypes de blé dur récoltés au cours de la saison 2006/07 à la station ITGC Sétif Algérie (voir Tab 02 p48).

2.2 Méthodes

2.2.1. Mise en évidence des champignons endophytes:

2.2.1.1. Stérilisation des semences

Avant d'être ensemencées dans les boîtes de Pétri, les semences ont subi une stérilisation superficielle à fin d'éliminer les organismes épiphytes. Dans notre étude les semences ont été stérilisées superficiellement suivant la méthode décrite par Crous et al (1995), et Larran et al (2007), qui consiste à des traitements en série par : l'éthanol 96% pour 1 min, puis l'eau de javel (NaOCl) (2% chlore disponible v/v) pendant 3 min, en suite par l'éthanol 96% pour une durée de 30 sec et en fin les semences sont rincées à l'eau distillée stérilisée.

2.2.1.2. Milieu de culture

Après la stérilisation, les semences sont mises en culture dans des boîtes de (90 mm de diamètre) contenant le PDA (*Potato Dextrose Agar*) à 2% (Crous et al 1995, Stone *et al*, 2004, Deacon, 2006, et Larran et al, 2007) amendé par la tétracycline (100 mg/l) (Stone *et al*, 2004) (un antibiotique) pour empêcher le développement des bactéries. L'ensemencement a été fait à raison de 6 grains/ boîte/géotype répété 3 fois.

Une fois ensemencées, les cultures sont incubées à l'obscurité dans une étuve à $25 \pm 2^\circ\text{C}$ pendant 5 jours où un contrôle quotidien et minutieux est effectué afin d'observer le développement des colonies résultantes sur les graines (voir annexe1).

2.2.1.3. Paramètres suivis:

- **La fréquence moyenne de colonisation (FC):**

La fréquence moyenne de colonisation (FC) ou d'infection, calculée en se basant sur la méthode de Fisher et Petrini, (1987), donnée comme suit :

Le nombre de segments colonisés (Nc) par une espèce ou groupe fongique/nombre total des segments (Nt) x 100.

$$\text{FC}\% = \text{Nc}/\text{Nt} \times 100$$

- **L'identification des isolats fongiques endophytes:**

L'identification des isolats fongiques endophytes détectés chez les graines traités qui est effectuée suite à une observation moyennant un microscope optique, en se basant sur les caractères morphologiques des hyphes (cloisonnement, coloration) et des formes reproductrices (fructifications, formes et couleurs des spores) en se référant également aux clés d'identification de LANIER (1976, 1978). La détermination est optée à l'échelle du genre car il est difficile de caractériser l'espèce fongique en se basant sur les données morphologiques uniquement. La sporulation facilite l'identification des champignons endophytes, bien que certains isolats n'exhibent que rarement ou jamais de phénomènes de sporulations. Il est possible d'induire une sporulation en mettant les cultures sous des conditions extrêmes sur le plan photonique, thermique ou hydrique.

Si l'induction de la sporulation échoue, les isolats sont codés en utilisant les caractéristiques des cultures tel l'aspect général de la surface de la colonie, sa texture et la pigmentation des hyphes (Suryanarayanan *et al*, 2003).

- **Pourcentage relatif d'occurrence (PRO):** Ce paramètre se calcule suivant la formule

$$\text{PRO}^* = \text{FCs} / \text{FCt} \times 100$$

Avec : **FCs** : fréquence de colonisation d'un groupe fongique ; **FCt** : fréquence de colonisation totale.

* : dans notre étude nous avons modifié un peu cette formule à cause du manque des moyens. Nous l'avons calculé sur la base de la présence ou l'absence du champignon endophyte chez un génotype donné.

2.2.2. L'effet des champignons endophytes sur la réponse de blé dur sous stress hydrique:

Nous avons conduit un essai pour l'évaluation de l'impact de l'infection par les champignons endophytes sur la capacité des génotypes de blé dur d'endurer la contrainte hydrique.

2.2.2.1. Matériel végétal et conduite de culture.

Le dispositif expérimental utilisé dans cette étude est un factoriel (2x2x2) avec trois répétitions. Le facteur cultivar inclut deux génotypes (Hedba3 et Bousselem). le facteur irrigation comporte deux traitements (Niveaux d'irrigation: 80% et 40% par rapport à la capacité au champ). Le facteur statut d'infection a deux niveaux (infectés E+, non infectés E-).

Cet essai est constitué par deux génotypes : Hedba3 et Bousselem cultivés sous abris à l'université de Batna. Les graines sont semis dans des pots en plastique de mêmes caractéristiques remplis de 10 Kg de sol tamisé à 2 mm à raison de 10 graines par pot. Les pots étaient recouverts par un film de plastique noir pour minimiser l'évaporation de l'eau du sol (voir Fig.A6). Le substrat utilisé est un sol de texture Argilo-limoneuse ayant les caractéristiques suivantes consignées da le tableau n°01.

Tableau n°01 : Analyse physico-chimique du substrat

| Paramètres analysés | Quantité |
|---------------------------|----------|
| 1- Granulométrie (%) : | |
| Argile : | 38.83 |
| Limons fins : | 33.53 |
| Limons grossiers : | 8.25 |
| Sable fin : | 12.18 |
| Sable grossier : | 7.18 |
| 2 - CC% | 32 |
| 3 - pH | 8.23 |
| 4 - CE (m mohs / cm) | 0.74 |
| 5 - CEC (meq / 100 g) | 28.3 |
| 6 - Calcaire total (%) | 30.78 |
| 7 - Calcaire actif (%) | 15.7 |
| 8 - Carbone organique (%) | 1.98 |
| 9 - Matière organique (%) | 1.99 |
| 10 - Azote total (%) | 0.17 |

Après la levée le nombre des plantules a été réduit à neuf et celles qui manquent ont été remplacées en repiquant d'autres plantules, et en suit deux traitements hydriques ont été appliqués de façon continue jusqu'à la récolte de l'essai :

- T1 : Traitement correspondant à 80% de la capacité au champ.
- T2 : Traitement correspondant à 40% de la capacité au champ.

Pour calculer ces niveaux d'irrigation (80% et 40%) par rapport à la capacité au champ du pot, nous avons pesé des pots contenant 10 Kg de substrat sec utilisé dans l'expérimentation, P1 (P1 = poids de sol sec). En suite nous avons irrigué ces derniers jusqu'à saturation, tout en couvrant les pots à l'aide d'un plastique noir pour éviter l'évaporation de l'eau par la surface. Après 24h de repos, les pots sont pesés de nouveau P2 (P2 = poids à saturation). La différence entre P2 et P1 est la quantité d'eau retenue par le sol et qui représente la capacité au champ des pots. On estime la capacité au champ (C.C) par l'équation suivante :

$$\text{C.C} = (\text{P}_2 - \text{P}_1) / \text{P}_1 \cdot 100$$

La pesée des pots et l'ajustement de leurs taux d'humidité correspondant aux deux traitements (80% et 40% de la capacité au champ) était effectué chaque trois jours.

Aucune fertilisation n'a été appliquée à fin de mieux voir le comportement de ces deux génotypes en réponse à l'infection sous stress hydrique.

L'obtention des plants de blé dur dépourvus des champignons endophytes (E-) a été réalisée suivant la méthode de Hill et Brown (2000). Cette méthode consiste à éliminer les champignons endophytes en traitant les plantules par un fongicide systémique (annexe 6). Le traitement est effectué par pulvérisation sur les feuilles à raison d'un traitement tous les 7 jours pendant 3 semaines (7, 14, 21^{ième} jours). Le fongicide utilisé était le Tachigazol à une concentration de 4g de matière active par litre d'eau.

2.2.2.2. Paramètres suivis:

- **Paramètres morphologiques et phénologie.**

- **Le tallage herbacé (TH):** le comptage est effectué sur l'ensemble des plantes des pots.
- **La surface foliaire (SF en cm²):** les mesures sont effectuées sur deux feuilles par traitement par bloc et elle est calculé suivant la formule décrite par (Li et al, 2004).

$$\text{SF}(\text{cm}^2) = \text{longueur (L)} \times \text{largeur (l)} \times 0.75 \text{ (facteur de multiplication) .}$$

- **Le poids spécifique foliaire (PSF g/cm²):** Le poids spécifique foliaire (PSF) est déterminé par la formule suivante (Qariani et al, 2000):

$$\text{PSF}(\text{mg/cm}^2) = \text{PS} / \text{SF}$$

- **Le taux de croissance relative (RGR):** il a été calculé suivant la méthode décrite par Hoffmann et Poorter (2002):

$$\text{RGR} = (\ln \text{MS}_2 - \ln \text{MS}_1) / (t_2 - t_1) \quad \text{Où:}$$

MS₂ est la matière sèche au stade épiaison

MS₁ est la matière sèche au stade tallage estimée par une méthode non destructive décrite par Cheplick et al (2000) suivant la formule suivante:

$$\text{MS}(\text{en milligramme}) = 0.1987 (\text{TTL en centimètre}) + 5.9289$$

($r = 0.75$, $P < 0.01$; TTL est la longueur totale des talles).

- **La hauteur de la paille (HP) :** est mesurée du plateau de tallage jusqu'au point d'insertion de l'épi et ce pour la totalité des plantes de chaque pot.
- **La longueur des barbes et de l'épi (LB, LE) :**
- **L'épiaison:** l'épiaison est le seul paramètre phénologique qu'on a retenu. La date d'épiaison est déterminée par le nombre de jours du semis à la sortie de 50% des épis des pots.

- **Paramètres physiologiques et biochimiques.**

- **La teneur relative en eau (RWC « % »)**

La teneur relative en eau de la feuille a été déterminée par la méthode décrite par Barrs, (1968). Selon cette méthode, les feuilles sont coupées à la base du limbe, elles sont pesées immédiatement pour obtenir leur poids frais (PF). Ces feuilles sont mises par la suite dans des tubes à essai remplis d'eau distillée et placés à l'obscurité dans un endroit frais, après 24h les feuilles sont retirées, passées dans un papier buvard pour absorber l'eau de la surface, pesées de nouveau pour obtenir le poids de la pleine turgescence (PT). Les échantillons sont enfin mis à l'étuve régler à 80°C pendant 48h et pesés pour avoir leur poids sec (PS). La teneur relative en eau est calculée par la formule suivante: **RWC (%) = [(PF-PS) / (PT- PS)].100**

- Détermination de l'eau consommée et l'efficacité de l'utilisation de l'eau (WU, WUE, WUEgrain)

L'efficacité de l'utilisation de l'eau chez la majorité des plantes cultivées, peut être définie comme étant le rendement à la récolte par unité d'eau consommée. Selon Tambussi et al (2007a), l'WUE a été définie au niveau de la feuille comme étant le rapport entre la photosynthèse nette **A** (assimilation nette du CO₂) par unité d'eau transpirée **E** **WUEinstantanée** = **A/E**, ou par la conductance stomatique **G**: **WUE intrinsèque** = **A/G**. L'efficacité de l'utilisation de l'eau peut être aussi définie comme étant le rapport de la matière sèche totale produite ou le rendement en grains par unité d'eau utilisée (Abbate et al, 2004, Tambussi et al, 2007a) et c'est la méthode que nous avons utilisée dans notre expérimentation.

$$\text{WUE} = \text{MS} / \text{WU}$$

$$\text{WUEgrain} = \text{Rdt en grain} / \text{WU}$$

MS : Matière sèche totale en mg (pesée en fin de cycle).

WU : Quantité d'eau utilisée en kg (déduit de la pesée des pots le long du cycle végétatif).

- Dosage de la proline

La méthode suivie pour le dosage de la proline est celle de Troll et Lindsley (1955), simplifiée par Dreier et Goring (1974) et modifiée par Monneveux et Nemmar (1986). Elle consiste à prendre 100 mg du matériel végétal (1/3 médian de la feuille), puis à ajouter 2 ml de méthanol à 40 %, le tout est chauffé à 85°C dans un bain- marie pendant 60mn. Après refroidissement, on prélève 1 ml d'extrait auquel on ajoute : 1 ml d'acide acétique (CH₃COOH) ; 25 mg de ninhydrine (C₆H₆O₄) et 1 ml de mélange contenant : 120 ml d'eau distillée ; 300 ml d'acide acétique ; 80 ml d'acide orthophosphorique (H₃PO₄.d=1.7).

La solution obtenue est portée à ébullition pendant 30 mn à 100°C. La solution vire au rouge. Après refroidissement, 5 ml de toluène sont rajoutés à la solution qui est agitée. Deux phases se séparent : une phase supérieure de couleur rouge contenant la proline et une phase inférieure transparente sans proline. Après avoir éliminé la phase inférieure, la phase supérieure est récupérée est déshydratée par l'ajout d'une spatule de Sulfate de Sodium Na₂SO₄ anhydre (pour éliminer l'eau qu'elle contient). On détermine la densité optique (Do) à l'aide d'un spectrophotomètre à une longueur d'onde de 528nm. Les valeurs obtenues sont converties en taux de proline par le biais d'une « courbe étalon » (Fig.04), préalablement établie à partir d'une série de solutions de concentration en proline connue. Cette courbe est utilisée pour déterminer les teneurs en proline dans les feuilles des plantes.

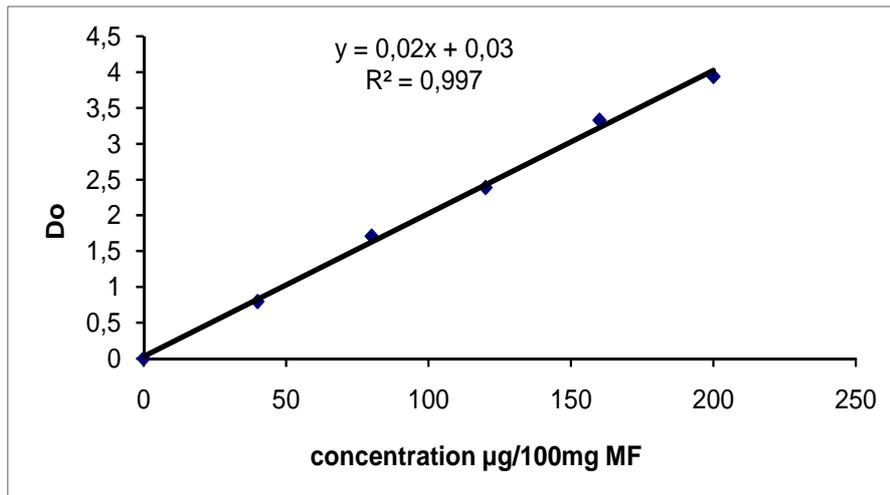


Figure. 03: Courbe étalon du dosage de la proline

- Dosage des sucres solubles

Les sucres solubles totaux (saccharose, glucose, fructose, leurs dérivés méthyles et les polysaccharides) sont dosés par la méthode au phénol de Dubois et al, (1956). Elle consiste à prendre 100 mg de matière fraîche (1/3 médian de la feuille), placées dans des tubes à essais, on ajoute 3 ml d'éthanol à 80% pour faire l'extraction des sucres. On laisse à température ambiante pendant 48h à l'obscurité. Au moment du dosage les tubes sont placés dans l'étuve à 80°C pour faire évaporer l'alcool. Dans chaque tube on ajoute 20ml d'eau distillée à l'extrait.

Dans des tubes à essais propres, on met 2ml de la solution à doser, on ajoute 1ml de phénol à 5% (le phénol est dilué dans de l'eau distillée); et 5ml d'acide sulfurique concentré 96%, tout en évitant de verser de l'acide contre les parois du tube. On obtient, une solution jaune orange à la surface. On passe au vortex pour homogénéiser la couleur de la solution. Après 10 mn de repos, les tubes sont placés au bain-Marie pour 10 à 20mn à une température de 30°C (La couleur de la réaction est stable pendant plusieurs heures.). Les mesures d'absorbances sont effectuées à une longueur d'ondes de 485 nm. Enfin des résultats des densités optiques sont rapportés sur une courbe étalon (Fig.05) des sucres solubles (exprimés en glucose).

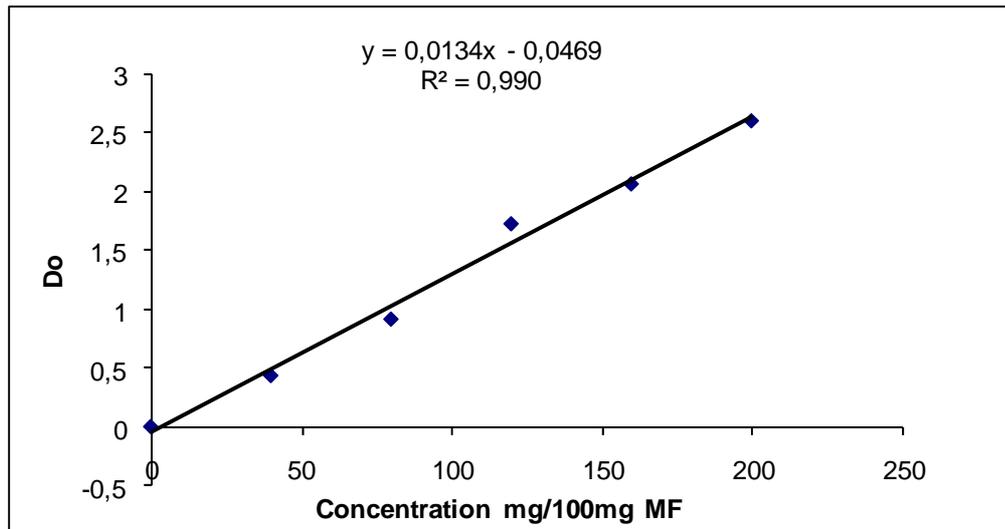


Figure. 04: Courbe étalon du dosage des sucres solubles.

- **Paramètres agronomiques:**

- **Le tallage-épi (TE):** le comptage est effectué sur les plantes de chaque pot.

- **Le taux de régression des talles:** calculé suivant la formule :

$[(TH-TE) \times 100] / TH$ où le TH est le tallage herbacée et TE est le tallage-épi.

- **Le nombre de grains (NG), le poids des grains (PG), le poids de la paille (PP) et le poids de mille grains (PMG):** Les grains récoltés ont été pesés ainsi que la paille et les valeurs sont exprimées pour chaque pot. En suite, le poids des grains a été divisé par le nombre de grains à fin de déterminer le poids moyen du grain qui a été ramené à mille pour exprimer le poids de mille de grains.

- **L'indice de récolte (HI):** ce paramètre est calculé suivant la formule:

$$HI = (PG/PBiom) * 100$$

PG : le poids des grains, **PBiom :** le poids de la biomasse

2.2.3. Analyses statistiques:

Tous les essais de notre étude ont été répétés au moins trois fois, notamment les mesures des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques en relation avec la tolérance au stress hydrique. Les résultats, présentés sous forme d'histogrammes et des courbes, rejoignent le plus souvent des valeurs moyennes ont été réalisés par le biais du logiciel *Excel 2003*. L'analyse de variance à trois facteurs (facteur endophyte, facteur variété, facteur traitement hydrique et leur interaction) a été réalisée par l'utilisation du logiciel spécifique Cropstat. Version 6.1 pour Windows.

CHAPITRE III

Résultats

&

Discussions

3.1. Mise en évidence des champignons endophytes

3.1.1. Résultats:

La présence des champignons endophytes a été mise en évidence pour la première fois en Algérie au niveau des grains de blé dur (voir annexe1).

Dans la présente étude 306 graines de blé dur de 17 génotypes ont été ensemencées. 251 graines du total était infectées par les champignons endophytes, ce qui représente un taux d'infection d'environ 82%. Le tableau n° 02 et Fig 05 montre les fréquences de colonisation de chaque génotype aux deux dates de prélèvement (après la 3^{ème} et la 5^{ème} journée de culture).

Le pourcentage d'infection a augmenté presque pour l'ensemble des génotypes entre les deux dates d'observations, mais il faut noter que le nombre de graines infecté n'a pas changé après le cinquième jour. Le faible taux d'infection est enregistré chez le génotype BD17 et ce pour les deux dates (≈36%). Les génotypes : Guem Goum Rkham, Hedba, Gerardo2 et Bigasté ont atteint un taux d'infection de 100% dès le troisième jour, mais Bousselem n'arrive au taux de 100% qu'en cinquième jour.

L'analyse des isolats obtenus avait permis l'identification de 19 taxons endophytes. Ces derniers ainsi que leur PRO (pourcentage relatif d'occurrence) sont présentés dans le tableau n° 03

L'identification des différents taxons endophytes dans cette étude est basée sur des critères morphologiques, notamment ceux qui sont déterminés par les structures reproductrices (Lanier et al, 1976, 1978; Taylor et al, 2004; Deacon, 2006). Les données obtenues montrent également que certains mycotaxons sont particulièrement abondants que d'autres.

Parmi les mycotaxons qui présentent des taux d'occurrence assez élevés nous trouvons le groupe de *Alternaria* (*Alternaria* sp et *Alternaria alternata*), *Fusarium* sp., *Cladosporium cladoisporoides* et *Ulocladium* sp. L'ensemble des mycotaxons qui sont moyennement abondant est constitué de ; *Rhizoctonia* sp, *Alternaria triticina*, *Epicoccum purpurascens*, *Cercospora* sp., *Curvularia lunata*. Le reste des mycotaxons identifiés sont les moins abondants comme le montre leur taux d'occurrence (Tableau n° 03 et Fig 06)

La plus grande trame de genres fongiques endophytes que nous avons pu identifiés est rangée au sein du groupe des **Champignons Mitosporiques** (formellement les Deutéromycètes ou *Fungi imperfecti*. annexe: 2, 3, 4) et dont la plupart des taxons appartiennent à la classe des **Hyphomycètes** (*Alternaria*, *Aureobasidium*, *Epicoccum*, *Cladosporium*, *Curvularia*, *Fusarium*, et *Arthrinium*).

D'autre part, le reste des genres est attribué au Phylum des **Ascomycota** : *Ulocladium*, *Chaetomium*, *Cercospora*, *Monilinia*, *Nigrospora*. Les genres *Mucor* et *Rhizopus* sont les seuls mycotaxons identifiés au sein du phylum des **Zygomycota**. Le genre *Rhizoctonia* est le seul mycotaxon qui appartient au phylum des **Basidiomycota**. Il est à noter qu'il s'est révélé difficile, voir impossible de caractériser d'autres mycotaxons endophytes eut égard aux limites imposées par le temps et la disponibilité des clés d'identification, ainsi que par la confusion entre les différentes formes reproductrices asexuées. Les structures mycéliennes stériles (n'exhibant ni la reproduction sexuée, ni asexuée) ont été codées et classées en une catégorie désigné par MS : Mycélium Stérile pigmenté par le Trypan bleu.

Tableau n°02: Fréquences de colonisation en fonction des génotypes de blé dur par les champignons endophytes après 3 et 5 jours de culture.

| Variétés | Fréquence de colonisation (FC : %) | |
|------------------------|--|--|
| | Après la 3 ^{ème} journée de culture | Après la 5 ^{ème} journée de culture |
| BD17 | 33.33 | 38.89 |
| OFANTO | 55.56 | 61.11 |
| RADIASSO | 38.89 | 44.44 |
| MRB5 | 88.89 | 94.44 |
| GUEM GOUM RKHAM | 100.00 | 100.00 |
| INRAT69 | 61.11 | 66.67 |
| HEDBA | 100.00 | 100.00 |
| GERARDO2 | 100.00 | 100.00 |
| BOUSSELEM | 94.44 | 100.00 |
| AZEGAHARE2/CHAM1/F1#13 | 83.33 | 83.33 |
| WAHA | 77.78 | 88.89 |
| TR32223 | 66.67 | 72.22 |
| KORIFLA | 88.89 | 94.44 |
| HOURANI | 94.44 | 94.44 |
| BIGASTE | 100.00 | 100.00 |
| TRINAKRIA | 66.67 | 66.67 |
| MBB | 83.33 | 88.89 |
| Moyenne | 78.43 | 82.03 |
| Minimum | 33.33 | 38.89 |
| Maximum | 100.00 | 100.00 |
| L'écart type | 21.42 | 20.08 |
| Erreur type | 5.19 | 4.87 |

Tableau n°03: Composition générale de la Mycoflore endophyte associée au blé dur identifiée au niveau des grains et leur pourcentage d'occurrence relatif.

| ENDOPHYTES | PRO% |
|--|-------------|
| <i>Alternaria</i> sp. | 70.59 |
| <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keisler | 58.82 |
| <i>Fusarium</i> sp. | 58.82 |
| <i>Cladosporium cladoisporoides</i> (Fr.) de Vries | 52.94 |
| <i>Ulocladium</i> sp. | 47.06 |
| <i>Rhizoctonia</i> sp. | 41.18 |
| <i>Alternaria triticina</i> | 35.29 |
| <i>Epicoccum purpurascens</i> Ehrenb. | 35.29 |
| <i>Cercospora</i> sp. | 23.53 |
| <i>Curvularia lunata</i> (Wakker) Boedijni | 23.53 |
| MS1 | 23.53 |
| <i>Aureobasidium</i> sp. | 11.76 |
| <i>Acremonium</i> sp. | 5.88 |
| <i>Arthrrium</i> sp. | 5.88 |
| <i>Chaetomium</i> sp. | 5.88 |
| <i>Monilinia</i> sp. | 5.88 |
| <i>Mucor</i> sp. | 5.88 |
| <i>Nigrospora</i> sp. | 5.88 |
| <i>Rhizopus</i> sp. | 5.88 |

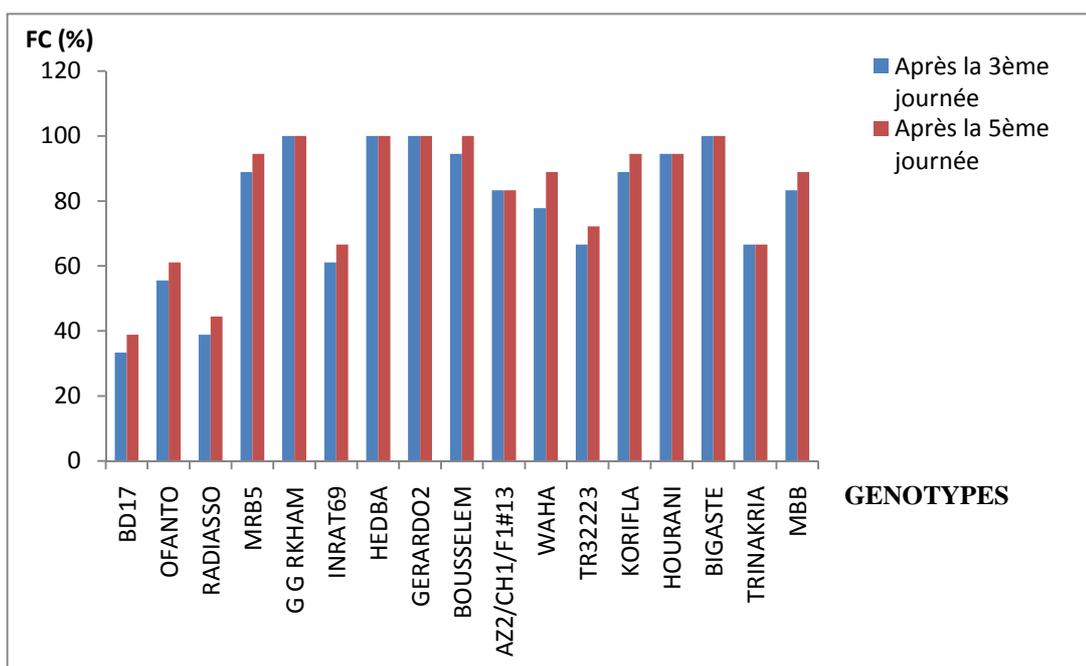


Figure 05. Fréquences de colonisation par les champignons endophytes en fonction des génotypes de blé dur.

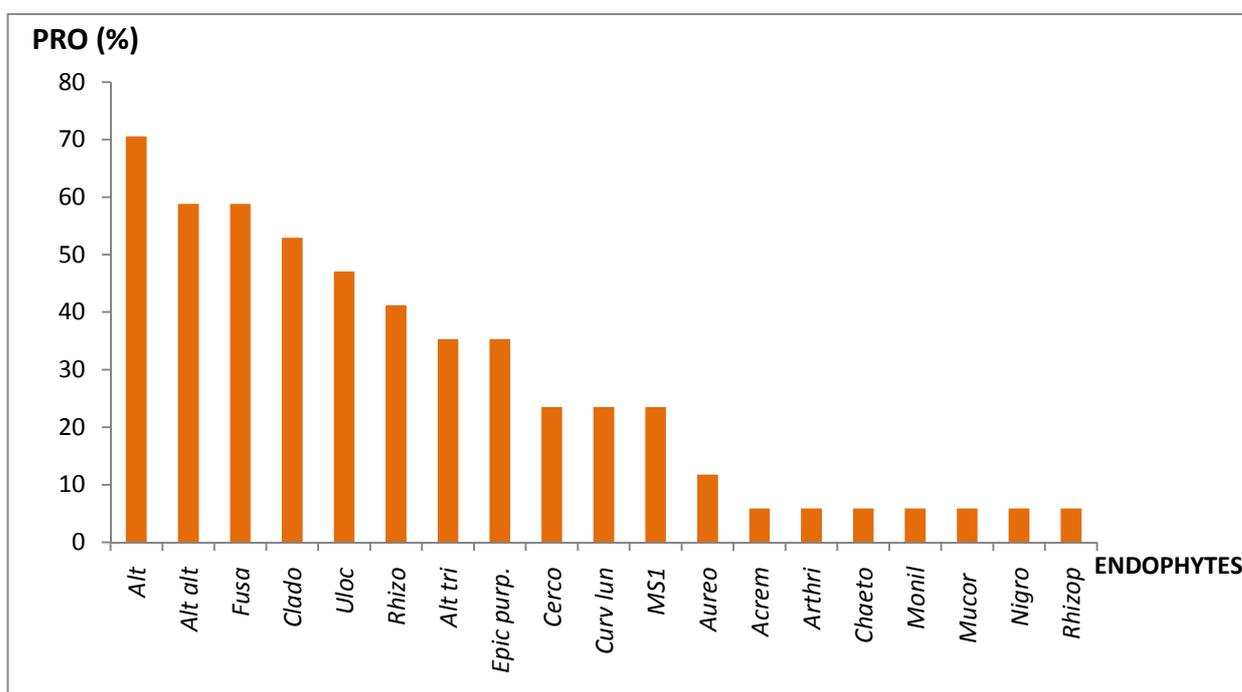


Figure 06. Le pourcentage d'occurrence relatif de la Mycoflore endophyte associée au blé dur identifiée au niveau des grains

3.1.2. Discussion:

La présente étude est considérée comme la première en Algérie menée pour la mise en évidence des champignons endophytes chez le blé dur

Nous avons utilisé pour la réalisation de cette partie les grains de 17 génotypes de blé dur. Le pourcentage d'infection enregistré est très élevé (environ 82% des grains étaient infectés). Ce résultat est en accord avec celui obtenu par Larran et al, (2007) qui menaient une étude sur les champignons endophytes chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.). Cette même source rapporte que les grains est la partie qui enregistre le taux d'infection le plus élevé (76.40%) par rapport aux autres organes de la plante. Selon Fisher et Petrini, (1992), la fréquence de colonisation des grains était significativement différente pour les quatre cultivars du riz (*Oryza sativa* L.). Cette différence significative est rapportée même pour les mycoendophytes et les stades de développement des grains (Larran et al, 2007).

L'étude des champignons émergés des grains de blé dur ensemencés sur PDA avait permis d'identifier dix-neuf mycotaxons. Larran et al, (2007) avaient identifié 13 taxons dans les grains de blé tendre.

Dans notre étude, un grand nombre d'espèce pourrait être isolée dans le blé mais seulement très peu d'espèces étaient présentes à un taux significatif comme rapporté par Petrini et al. (1992) in Larran et al, (2007). La plupart d'entre elles a été déjà décrite comme endophytes de blé et d'autres plantes des zones tempérées et des tropiques (Sieber et al. 1988 Fisher et Petrini, 1992; Crous et al, 1995; Marshall et al. 1999; Larran et al, 2002; Larran et al, 2007). Les champignons isolés peuvent être groupés dans deux catégories; l'une contient les organismes connus pour être principalement saprotrophiques et l'autre est constituée de pathogènes potentiels.

Le groupe des *Alternaria* (*Alternaria* sp. et *Alternaria alternata*) représente la trame fongique ayant le PRO le plus élevé (70%, 58% respectivement). Il est suivi par le *Cladosporium cladoisporoides* un autre champignon endophyte considéré comme saprophyte. Il est présent presque chez la moitié des génotypes (PRO : 52 %). Ainsi le genre *Ulocladium* sp. dont le mode de vie est facultatif soit saprophyte ou parasite, présente un PRO assez élevé (41%) en tant qu'endophyte.

D'autre part, nous avons pu isoler des mycotaxons endophytes reconnus comme des formes pathogènes (le *Fusarium* sp. et le *Rhizoctonia* sp). Ces deux genres sont assez présents chez les génotypes ensemencés. Le reste des champignons isolés sont présents à des taux moyens (*Epicoccum* sp.= 35,3% et *Curvularia lunata* = 23,5%) ou faibles (*Aureobasidium* sp. = 11,8% et *Acremonium* sp. = 5,8%).

Ces résultats convergent avec ceux rapportés par Sieber et al. (1988) sur blé tendre (*Triticum aestivum* L.), Fisher et Petrini, (1992) et Fisher et al (1992) sur le riz (*Oryza sativa*) et le maïs (*Zea mays*) et Crous et al, (1995); Larran et al, (2002) et Larran et al, (2007) sur blé tendre (*Triticum aestivum* L.).

La plupart des mycotaxons endophytes détectés appartiennent aux Deutéromycètes, alors que les autres phylum comme les Ascomycètes sont moins représentés.

La dominance du genre *Alternaria* est due probablement à sa croissance rapide et à sa diffusion épiphytique comme nous le rapporte Sieber (1985) in Crous et al. (1995). D'après Fisher et Petrini, (1992), *Alternaria alternata*, *Epicoccum purpurascens* et *Nigrospora oryzae* sont les mycoendophytes ayant les fréquences d'occurrences les plus élevées dans les grains du riz. Aussi pour le blé tendre, Larran et al, (2007) rapportent que *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum* et *Epicoccum. nigrum* sont les plus présents des taxons sur les grains. L'occurrence du genre *Fusarium* chez les grains de ces deux espèces est moins prononcée contrairement à ce que nous avons trouvé.

Les facteurs environnementaux et/ou la prédisposition génétique de l'hôte sont apparemment importants pour la réussite de l'infection par les endophytes (Fisher et Petrini, 1992). Ce modèle de 2 ou 3 taxons dominants accompagnés d'un ensemble d'opportunistes mineures d'infections est également typique des champignons endophytes dans beaucoup de plantes vasculaires pérennes (Petrini, 1991 in Fisher et Petrini, 1992) et est indicatif de l'Co-évolution potentielle entre les champignons endophytes dominants et leurs hôtes, comme suggéré par Clay (1988) in Fisher et Petrini, (1992) et Schardl et al, (2004) pour les endophytes des graminées ou par Carroll (1988) pour d'autres champignons endophytes.

Il est peu probable que de tels processus Co-évolutionnaires aient eu une occasion d'être établi dans les cultivars hybridés utilisés dans l'agriculture. Cependant, l'évidence que même dans de tels cultivars les champignons endophytes suivent un modèle de colonisation remarquablement semblable à celui observé dans d'autres phanérogames qui se développent dans la nature suggérant une prédisposition physiologique de base des plantes vasculaires de permettre la colonisation asymptomatique par un nombre limité de champignons endophytes. Cette dominance spécifique est expliquée par le fait que la trame mycoendophyte des Poacées se caractérise par des groupes taxonomiques ayant perdu le mode reproductif sexué ainsi que leurs attributs écophysologiques eut égard à la co-évolution champignons-plantes, sans oublier le mode de transmission qui nécessite généralement des mécanismes simples faisant intervenir le système reproductif conidien (Stone *et al.* 2004).

Selon Larran et al, (2007), les taxons dominants peuvent être adaptés à des conditions microécologiques et physiologiques particulières présentes chez le blé. Ces auteurs rapportent que les résultats prouvent que les endophytes coloniseraient des niches écologiques distinctes. Ils ajoutent que, la spécificité d'organe est probablement le résultat de l'adaptation de quelques endophytes aux conditions microécologiques et physiologiques particulières présentes dans un organe donné.

La plupart des mycotaxons endophytes détectés dans cette étude sont isolés à partir de grains sains, il semble qu'ils soient non pathogènes ou que les plantes ont développé un mécanisme de résistance contre ces agents. Selon ce contexte Petrini (1991) cité par Larran et al, (2007), suggère que les isolats sont soit avirulent soit hypovirulent ou sont virulent mais en phase latente. Leur détection permet la détermination des maladies propagées dans les champs de culture de blé.

Il est clair que certains champignons isolés du blé comme les endophytes puissent bénéficier leur hôte, et plus d'études ultérieures doivent être effectuées pour évaluer le potentiel d'utilisation des endophytes dans le contrôle biologique d'éventuel agents pathogènes ou pour d'autre fins agronomiques tel que l'amélioration de la tolérance à la sécheresse des différents cultivars des plantes ayant une importance économique.

Beaucoup d'études ont été réalisées dans ces contextes dont on cite à titre d'exemple celle de Tunali et Marshall,(2000) réalisée dans le cadre de contrôle biologique pour l'évaluation de l'effet antagoniste de certains champignons endophytes contre plusieurs pathogènes de pourriture des racines du blé et celle de Morse *et al.*, (2002) relative aux effets bénéfiques des champignons endophytes dans l'amélioration de la tolérance au déficit hydrique de certaines plantes.

3.2. L'effet des champignons endophytes sur la réponse de blé dur au stress hydrique.

3.2.1. Résultats:

Les résultats de l'analyse de la variance consignés dans le tableau n° 04 indiquent un effet significatif des facteurs génotype et traitement hydrique à l'égard de la quasi-totalité des variables mesurées à l'exception de quelques uns (Tab n° 04). L'infection par les endophytes n'est significative que pour le tallage herbacé et la date de l'épiaison.

Quant aux différentes interactions entre les facteurs, l'analyse de la variance n'a révélé d'effets significatifs que pour quelques variables (ex : endophytes X génotype pour la RWC) (Tab n° 04). L'interaction qui affecte significativement le plus de caractères est celle entre les génotypes et le traitement hydrique (génotype X traitement hydrique). Elle affecte la surface foliaire, la longueur des barbes, taux de fertilité, la date de l'épiaison, la teneur en proline et le taux de croissance relatif.

Les effets spécifiques des endophytes sur les génotypes sont observés par leurs interactions significatives à l'égard de la teneur relative en eau et la teneur en sucres solubles. En outre, l'interaction (endophytes X traitement hydrique) affecte significativement un seul paramètre qui est la date d'épiaison.

La triple interaction (endophytes X génotype X traitement hydrique) est significative seulement pour les caractères surface foliaire et poids de la paille.

Tableau n°04: Résumé de l' ANOVA des paramètres mesurés : phénomorphologiques, physiologiques, biochimiques et agronomiques

| Source de variation | df | TH | | SF | | PSF | | HP | | LE | | LB | | DEP | | RGR | |
|---------------------|----|--------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|
| | | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Genotype (G) | 1 | 32.54 | 0.000 | 0.04 | 0.833 | 4.99 | 0.041 | 70.38 | 0.000 | 18.61 | 0.001 | 22.11 | 0.000 | ***** | 0.000 | 122.58 | 0.000 |
| Endophyte | 1 | 7.44 | 0.016 | 0.19 | 0.670 | 0.20 | 0.664 | 0.53 | 0.485 | 2.69 | 0.120 | 0.34 | 0.577 | 33.16 | 0.000 | 0.10 | 0.749 |
| Water stress (WS) | 1 | 306.59 | 0.000 | 76.06 | 0.000 | 0.08 | 0.778 | 3.82 | 0.068 | 2.16 | 0.160 | 2.57 | 0.128 | 275.52 | 0.000 | 6.68 | 0.021 |
| EI x G | 1 | 0.06 | 0.803 | 3.18 | 0.093 | 3.42 | 0.083 | 0.49 | 0.503 | 0.51 | 0.492 | 0.49 | 0.503 | 0.11 | 0.738 | 2.91 | 0.107 |
| EI x WS | 1 | 0.06 | 0.803 | 1.41 | 0.254 | 1.58 | 0.227 | 1.49 | 0.242 | 0.58 | 0.465 | 0.08 | 0.783 | 5.62 | 0.031 | 0.00 | 0.953 |
| G x WS | 1 | 0.89 | 0.365 | 41.80 | 0.000 | 0.02 | 0.891 | 1.55 | 0.232 | 1.44 | 0.249 | 11.12 | 0.005 | 33.16 | 0.000 | 15.62 | 0.002 |
| EI x G x WS | 1 | 0.71 | 0.418 | 8.16 | 0.012 | 0.08 | 0.777 | 1.07 | 0.320 | 0.02 | 0.873 | 0.43 | 0.531 | 2.87 | 0.109 | 2.70 | 0.119 |

| Source de variation | df | RWC% | | ECON | | WUE | | WUEg | | PRO | | SUC | |
|---------------------|----|--------|-------|------|-------|------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|
| | | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Genotype (G) | 1 | 114.12 | 0.000 | 0.04 | 0.840 | 7.12 | 0.018 | 17.16 | 0.001 | 3.43 | 0.082 | 1.32 | 0.269 |
| Endophyte | 1 | 0.52 | 0.489 | 1.79 | 0.200 | 0.03 | 0.862 | 0.41 | 0.540 | 0.54 | 0.482 | 0.62 | 0.451 |
| Water stress (WS) | 1 | 26.79 | 0.000 | **** | 0.000 | 4.54 | 0.049 | 22.06 | 0.000 | 157.04 | 0.000 | 112.88 | 0.000 |
| EI x G | 1 | 4.90 | 0.042 | 3.42 | 0.083 | 0.01 | 0.933 | 0.26 | 0.621 | 1.97 | 0.179 | 5.25 | 0.036 |
| EI x WS | 1 | 0.05 | 0.828 | 0.99 | 0.338 | 1.62 | 0.223 | 0.02 | 0.889 | 0.02 | 0.882 | 0.21 | 0.659 |
| G x WS | 1 | 12.13 | 0.004 | 1.21 | 0.289 | 0.07 | 0.790 | 1.16 | 0.299 | 4.66 | 0.047 | 0.11 | 0.748 |
| EI x G x WS | 1 | 4.43 | 0.052 | 1.82 | 0.196 | 1.92 | 0.185 | 0.01 | 0.907 | 0.03 | 0.852 | 0.01 | 0.905 |

| Source de variation | df | TE | | TH/TE | | PP | | PG | | NG | | HI | | PMG | |
|---------------------|----|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|
| | | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Genotype (G) | 1 | 59.50 | 0.000 | 17.76 | 0.001 | 19.38 | 0.001 | 12.07 | 0.004 | 0.00 | 0.975 | 34.81 | 0.000 | 0.00 | 0.978 |
| Endophyte | 1 | 0.01 | 0.936 | 4.63 | 0.047 | 2.53 | 0.131 | 0.07 | 0.786 | 0.84 | 0.379 | 0.53 | 0.483 | 0.42 | 0.535 |
| Water stress (WS) | 1 | 61.98 | 0.000 | 12.60 | 0.003 | 290.33 | 0.000 | 15.69 | 0.001 | 1.65 | 0.218 | 16.06 | 0.001 | 1.23 | 0.287 |
| EI x G | 1 | 1.07 | 0.320 | 0.93 | 0.354 | 2.73 | 0.118 | 0.04 | 0.829 | 0.29 | 0.604 | 0.34 | 0.575 | 1.48 | 0.243 |
| EI x WS | 1 | 0.31 | 0.592 | 1.77 | 0.203 | 1.46 | 0.246 | 0.34 | 0.576 | 1.53 | 0.236 | 1.39 | 0.258 | 0.01 | 0.929 |
| G x WS | 1 | 1.07 | 0.320 | 0.03 | 0.860 | 0.30 | 0.597 | 0.59 | 0.459 | 0.01 | 0.936 | 2.02 | 0.174 | 0.04 | 0.846 |
| EI x G x WS | 1 | 0.01 | 0.936 | 0.41 | 0.540 | 5.82 | 0.029 | 0.03 | 0.851 | 0.44 | 0.526 | 1.54 | 0.233 | 0.22 | 0.648 |

TH: tallage herbacé, SF (cm²): surface foliaire, PSF (g/cm²): poids spécifique foliaire, RGR: taux de croissance relative, HP : hauteur de la paille, LB : longueur des barbes, LE: longueur de l'épi, DEP :date de l'épiaison. RWC (%): teneur relative en eau, WU : l'eau consommée, WUE : l'efficacité de l'utilisation de l'eau, WUEgrain: l'efficacité de l'utilisation de l'eau des grains, PRO: la proline, SUC: sucres solubles. TE/TH % : Taux de régression des talles, TE : Tallage-épis, NG : Nombre de grains, PG (g) : Poids de grains, HI % : Indice de récolte, PMG(g) : Poids de mille grains, PP: le Poids de la paille.

3.2.2. Paramètres morphologiques et phénologie.

➤ Tallage herbacé:

Le stress hydrique réduit et d'une façon marquée le tallage herbacé. L'absence d'interactions significatives indique que la réponse des plantes est similaire concernant ce caractère. L'étude des moyennes (**Tab n° 05**) montre que les E+ produisent plus de talles que les E- et ce pour les deux traitements hydriques (irrigués et stressés respectivement) et les deux génotypes (Fig 07.).

Les variétés Bousseleme et Hedba infectées produisent en moyenne en irrigué 73.16 ± 1.68 tandis que les E- produisent 69 ± 1.68 . Ces mêmes variétés, en traitements stressés produisent respectivement 44.16 ± 1.68 pour les traitements infectés et 39.16 ± 1.68 pour les non infectés.

➤ La surface foliaire:

Le développement des feuilles est influencé bien évidemment par le déficit hydrique qui réduit leur surface (Fig 08.), et donc leurs capacités photosynthétiques. La triple interaction indique que les réponses spécifiques des génotypes à l'infection par les endophytes dépendent du niveau du stress hydrique. Pour ce caractère, les E+ en traitements irrigués ont une surface plus large que celle des E- (22.23 ± 0.90 vs 20.76 ± 0.90). Par contre en traitements stressés c'est le contraire qui est observé (13.28 ± 0.90 vs 13.96 ± 0.90). Pour les génotypes, Bousseleme développent des feuilles plus grandes que celles de Hedba en traitements irrigués. Par contre, en traitements stressés c'est l'inverse qui est observé (**Tab n° 05**).

➤ Le poids spécifique foliaire:

Ce paramètre est considéré en tant qu'indicateur de l'épaisseur des feuilles et de leurs capacités photosynthétiques (Araus et al. 1997). L'effet génotype est marquant. On observe que Bousseleme avait un poids spécifique des feuilles plus élevé que celui de Hedba et ce ci pour les différents traitements hydriques ainsi que pour le statut d'infection (**Tab n° 05**). D'autre part, les E+ ont un PSF en traitements irrigués moins élevé que ce lui des E- (57.35 ± 2.52 vs 59.40 ± 2.52). Par contre, en traitements stressés on observe que les E+ réalisent un PSF supérieur à celui des E- (61.24 ± 2.52 vs 56.93 ± 2.52) (Fig 09.).

Tableau n°05: Les Moyennes des variables des paramètres phénomorphologiques.

| INFEC | GENO | STH | TH | SFcm2 | PSFg/cm2 | HP(cm) | LE (cm) | LB (cm) | DEP | RGRg j-1 |
|-----------------|-------|-----|-------|-------|----------|--------|---------|---------|-------|----------|
| E+ | HEDBA | S1 | 66.67 | 17.31 | 57.06 | 74.44 | 6.98 | 10.04 | 98 | 0.116 |
| E+ | HEDBA | S2 | 40.67 | 16.78 | 60.57 | 72.33 | 7.08 | 11.28 | 96.33 | 0.120 |
| E+ | BOUSS | S1 | 79.67 | 27.15 | 57.66 | 56.86 | 6.39 | 9.67 | 92 | 0.110 |
| E+ | BOUSS | S2 | 47.67 | 9.79 | 61.57 | 55.35 | 6.06 | 9.45 | 86.67 | 9.79E-02 |
| E- | HEDBA | S1 | 64.33 | 20.03 | 53.72 | 82.62 | 6.75 | 10.28 | 97.67 | 0.120 |
| E- | HEDBA | S2 | 34.67 | 16.49 | 52.31 | 70.49 | 6.56 | 11.73 | 94 | 0.120 |
| E- | BOUSS | S1 | 73.67 | 21.49 | 65.09 | 57.34 | 6.34 | 9.90 | 90.67 | 0.105 |
| E- | BOUSS | S2 | 43.67 | 11.44 | 61.92 | 55.69 | 5.82 | 9.17 | 85 | 9.84E-02 |
| SE (N=3) | | | 2.38 | 1.28 | 3.57 | 3.15 | 0.23 | 0.39 | 0.35 | 2.07E-03 |
| LSD 5% 14 DF | | | 7.21 | 3.87 | 10.83 | 9.54 | 0.68 | 1.17 | 1.06 | 6.30E-03 |

INFEC : infection, GENO : génotype, STH : stress hydrique. TH: tallage herbacé, SF (cm²): surface foliaire, PSF (g/cm²): poids spécifique foliaire, RGR: taux de croissance relative, HP : hauteur de la paille, LB : longueur des barbes, LE: longueur de l'épi, DEP : date de l'épiaison,

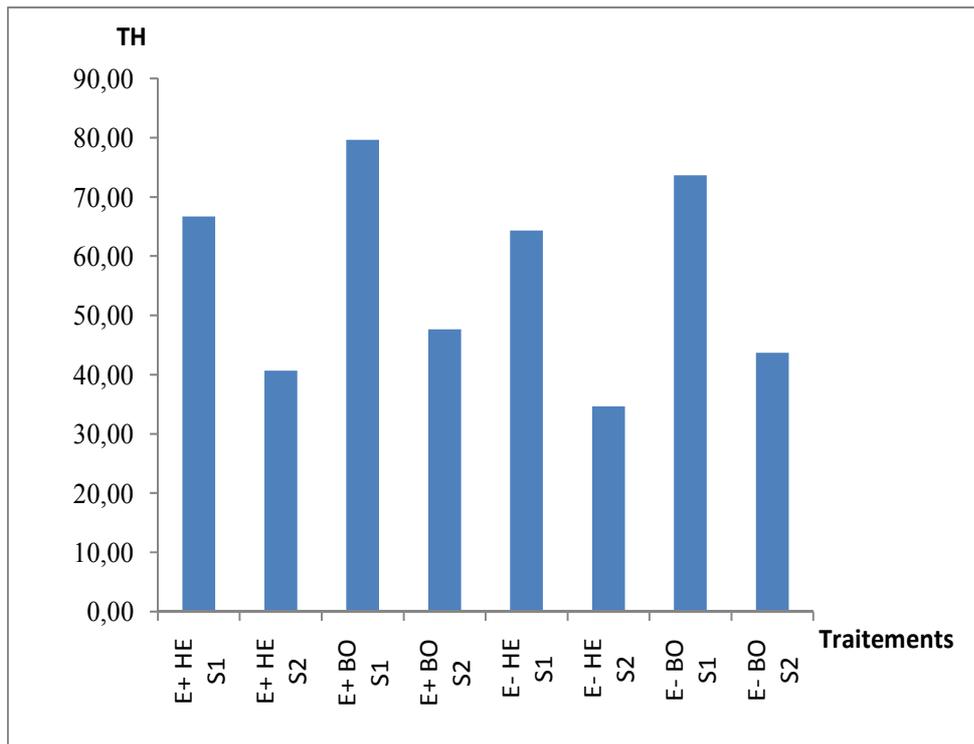


Figure 07. Variation du tallage herbacé des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

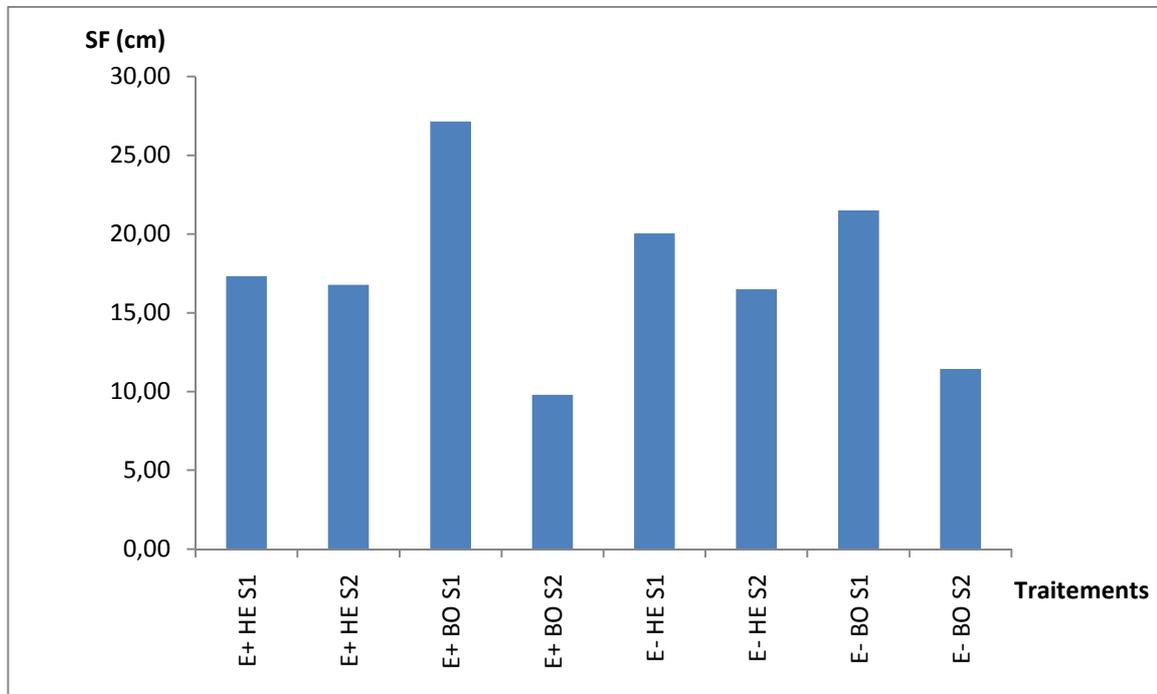


Figure 08. L'évaluation de la surface foliaire des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

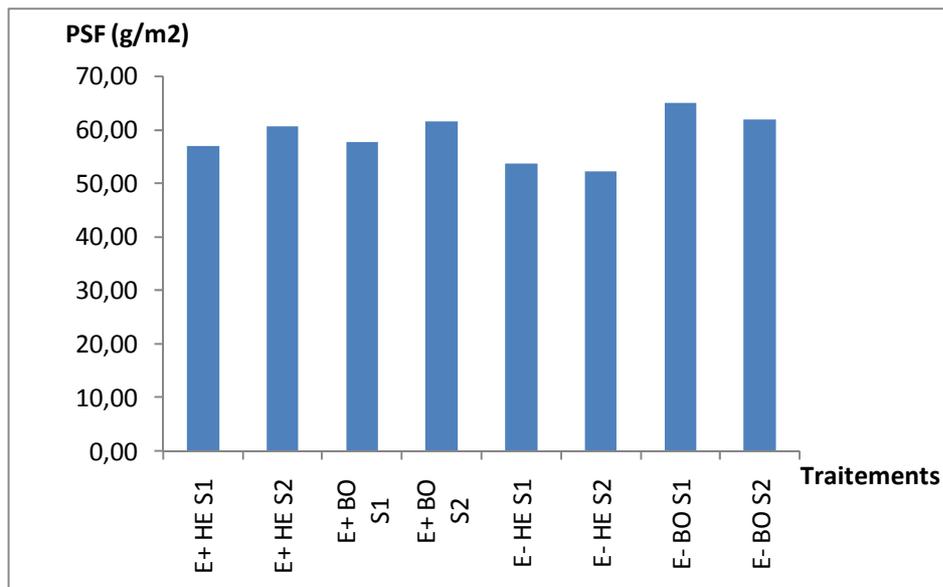


Figure 09. Variation du poids spécifique foliaire des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

➤ **La hauteur de la plante:**

Ce caractère présente une grande variabilité génotypique. Le stress hydrique de son côté montre un effet significatif mais il est marginal ($F=3.82$; $P=0.06$). La variété Hedba est reconnue par sa taille haute. Elle est plus haute par rapport à Bousseleme dans les différents traitements (**Tab n° 05**). L'expression du caractère est indépendante du statut d'infection vue l'absence des interactions possibles des endophytes avec les autres facteurs. Cependant, en tenant en compte du statut de l'infection, les E+ ont une moyenne de taille de ($65.64 \text{ cm} \pm 2.22$) et les E- enregistre la taille de ($69.97 \text{ cm} \pm 2.22$) en traitement irrigués. En traitements stressés les moyennes de la hauteur de la plante pour les E+ et les E- sont respectivement ($62.92 \text{ cm} \pm 2.22$ et $64.01 \text{ cm} \pm 2.22$) (Fig 10.).

➤ **La longueur de l'épi et des barbes:**

Pour ces deux caractères la variété Hedba présente les valeurs les plus élevées par rapport à Bousseleme (**Tab n° 05**). L'interaction observée entre le traitement hydrique et les génotypes pour la longueur des barbes montre que l'expression de caractère est influencée par le génotype à l'égard du traitement hydrique. On peut observer aussi l'indépendance de l'expression de ces deux caractères de l'infection par les champignons endophytes. De ce fait, les moyennes des E+ et les E- en traitements irrigués pour la longueur de l'épi ne sont pas si différentes ($6.68 \text{ cm} \pm 0.15$ vs $6.54 \text{ cm} \pm 0.15$). En traitements stressés elle est de ($6.57 \text{ cm} \pm 0.15$ vs $6.18 \text{ cm} \pm 0.15$) respectivement pour les E+ et les E- (Fig 11.). Pour la longueur des barbes, les E- ont les barbes plus longues que les E+ et ce pour les deux traitements hydriques.

➤ **Le taux de croissance relatif:**

Le taux de croissance relatif de la variété Hedba est plus élevé que celui enregistré chez Bousseleme (Fig 12.). Quant aux interactions, la seule enregistrée est celle entre les génotypes et le traitement hydrique, ce qui indique que l'effet du traitement hydrique à l'égard de ce caractère dépend du génotype comme nous le montre l'étude des moyennes (**Tab n° 05**). La présence ou l'absence des champignons endophytes n'influence pas le taux de croissance relatif. La moyenne du taux de croissance relatif est de $(0.1128 \pm 0.147E-02 \text{ g j}^{-1})$ pour les plants infectés de Hedba et Bousseleme en traitement irrigué. Par contre, les plants non infectés enregistrent un taux de croissance relatif de $(0.1132 \pm 0.147E-02 \text{ g j}^{-1})$. Sous stress hydrique les deux génotypes enregistrent en moyenne un taux de croissance relatif de $(0.1089 \pm 0.147E-02 \text{ g j}^{-1})$, $(0.1095 \pm 0.147E-02 \text{ g j}^{-1})$ pour les E+ et les E- respectivement.

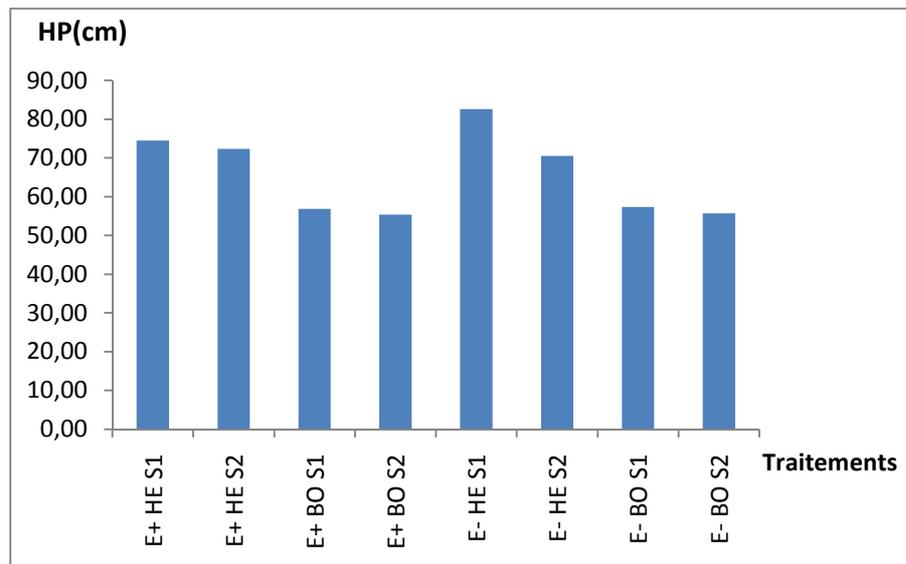


Figure 10. Variation de la hauteur de la plante des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

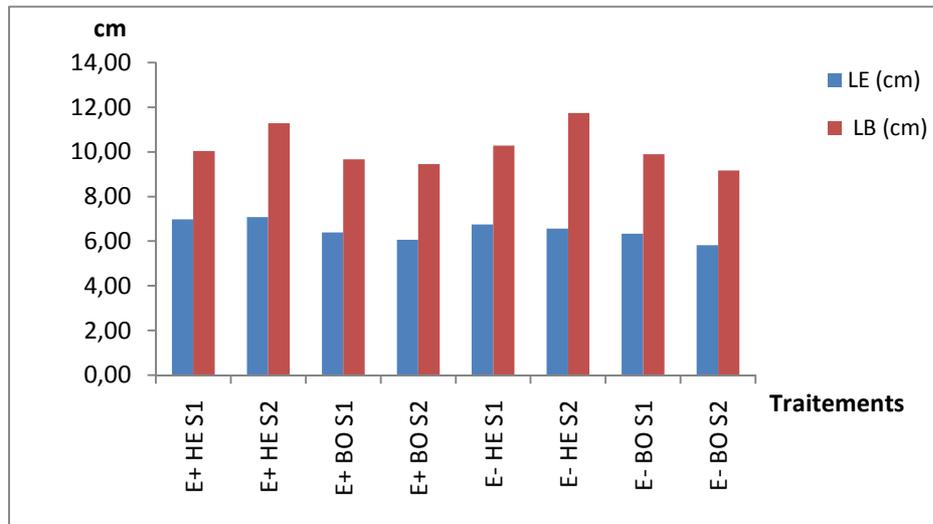


Figure 11. Variation de la longueur de l'épi et des barbes des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

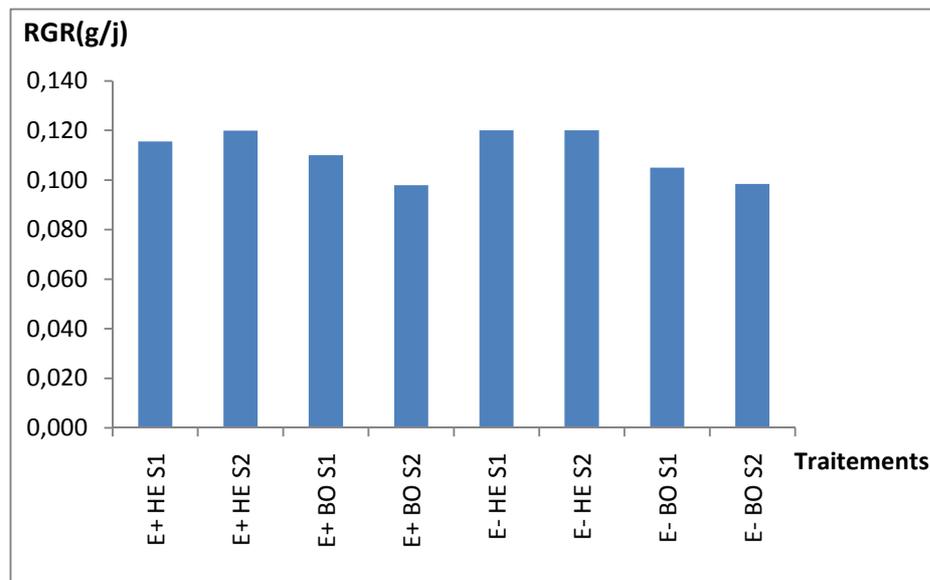


Figure 12. Variation du taux de croissance relatif des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

La date de l'épiaison:

La date d'épiaison est une caractéristique très importante dans l'adaptation de la céréale à un milieu donné. Ce paramètre phénologique tire son importance de la détermination des phases de développement qui ont un rôle capital en l'élaboration des composantes du rendement (Abassene et al. 1997). La notion de précocité qui définit la date d'épiaison est utilisée comme critère de sélection en zones méditerranéennes, et considérée en tant que moyen efficace pour lutter contre les effets de sécheresse de fin de cycle (Monneveux. 1991).

Dans notre étude, la date d'épiaison est le paramètre le plus affecté par les différents facteurs étudiés. La longueur du cycle des deux génotypes testés varie entre 85j à 98j. Bousseleme est relativement précoce que Hedba connue par sa tardivité (**Tab n° 05**). La durée du cycle de développement dépend du niveau de stress hydrique imposé vue l'interaction génotype X traitement hydrique. Ainsi, en observant l'interaction endophytes X traitement hydrique nous découvrons que, indépendamment du génotype, les E- arrivaient à l'épiaison avant les E+ en traitement irrigué ($94.16 \text{ j} \pm 0.246$, $95.00 \text{ j} \pm 0.246$) mais la différence est très minime. De même pour les traitements stressés ($89.50 \text{ j} \pm 0.246$, $91.50 \text{ j} \pm 0.246$).

3.2.3. Paramètres physiologiques et biochimiques:

➤ La teneur relative en eau (RWC):

Le teneur relatif en eau diminue au fur et à mesure que le déficit s'accroît (Fig 13.), cette réduction est observée sans tenir en compte du statut de l'infection endophytique. Pour les génotypes, on observe que Bousseleme garde une teneur relative en eau plus élevée que celle de Hedba. L'interaction (endophytes X génotype) indique les réponses spécifiques des génotypes à l'infection par les endophytes. La présence de ces derniers réduit la teneur relative en eau et ce pour les deux traitements (**Tab n° 06**). Les E+ garde une teneur relative en eau moins élevée que celle des E- et ce pour les deux traitements hydriques (en traitements irrigués : 83.00 ± 1.48 vs 83.76 ± 1.48 et en traitements stressés : 74.98 ± 1.48 vs 76.37 ± 1.48). En outre, il faut signaler que pour ce paramètre la triple interaction (endophytes X génotype X traitement hydrique) montre un effet tout juste significatif, ($F=4.43$; $P=0.052$). Ce ci montre que les effets spécifiques des champignons endophytes sur les génotypes dépendent du traitement hydrique.

➤ Eau consommée:

L'absence des interactions des différents facteurs avec les endophytes révèle que les E+ et les E- ne diffèrent pas quant à l'eau consommée. Cependant, la quantité consommée par les E+ est légèrement supérieure à celle utilisée par les E- (**Tab n° 06**). La variété Hedba est plus économe en d'eau. Elle consomme moins d'eau que Bousselem.

Tableau n°06: Les Moyennes des variables des paramètres physiologiques et biochimiques.

| INFEC | GENO | STH | RWC % | ECON | WUE | WUEG | PRO μg/gmf | SUC μg/gmf |
|---------------|-------|-----|-------|-------|------|------|---------------|---------------|
| E+ | HEDBA | S1 | 74.43 | 20.31 | 5.55 | 0.65 | 2563.33 | 1673.77 |
| E+ | HEDBA | S2 | 64.36 | 9.50 | 6.11 | 0.98 | 3493.33 | 2251.01 |
| E+ | BOUSS | S1 | 91.58 | 21.64 | 5.34 | 0.87 | 2346.67 | 1742.80 |
| E+ | BOUSS | S2 | 85.61 | 9.38 | 5.16 | 1.42 | 3630.00 | 2298.77 |
| E- | HEDBA | S1 | 81.62 | 21.15 | 5.56 | 0.66 | 2626.67 | 1768.17 |
| E- | HEDBA | S2 | 65.91 | 8.96 | 6.07 | 0.99 | 3550.00 | 2310.71 |
| E- | BOUSS | S1 | 85.90 | 20.60 | 4.69 | 1.00 | 2126.67 | 1614.81 |
| E- | BOUSS | S2 | 86.84 | 8.55 | 5.70 | 1.50 | 3468.33 | 2112.20 |
| SE (N=3) | | | 2.11 | 0.42 | 0.32 | 0.13 | 126.35 | 72.32 |
| 5%LSD14 DF | | | 6.39 | 1.26 | 0.96 | 0.39 | 383.24 | 219.35 |

INFEC : infection, GENO : génotype, STH : stress hydrique. RWC (%): teneur relative en eau, WU : l'eau consommée, WUE : l'efficacité de l'utilisation de l'eau, WUEgrain : l'efficacité de l'utilisation de l'eau des grains, PRO: la proline, SUC: les sucres solubles.

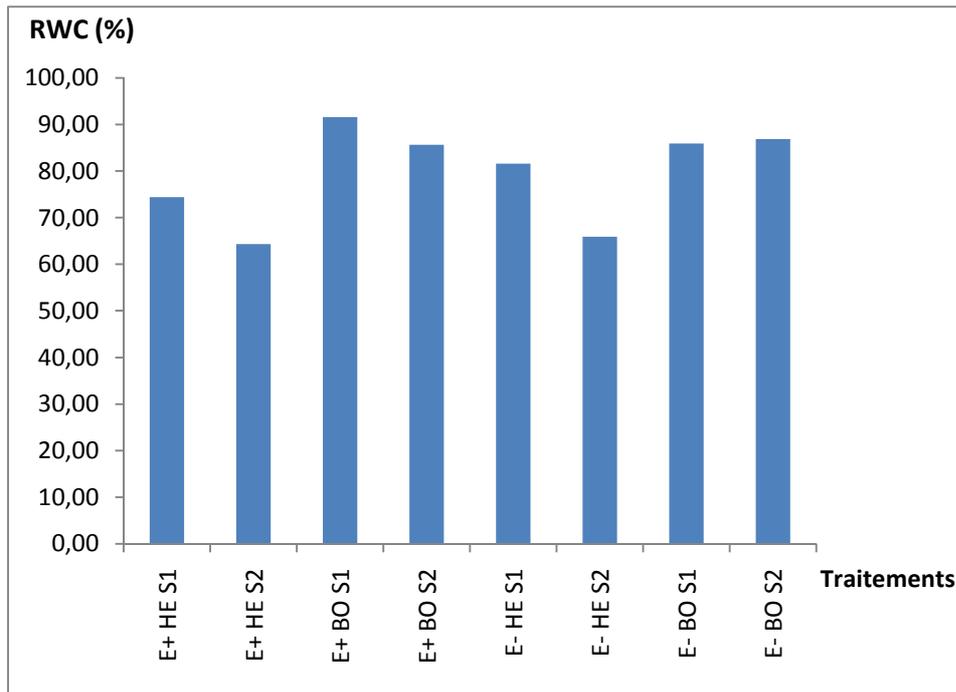


Figure 13. Variation de la teneur relative en eau des deux géotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

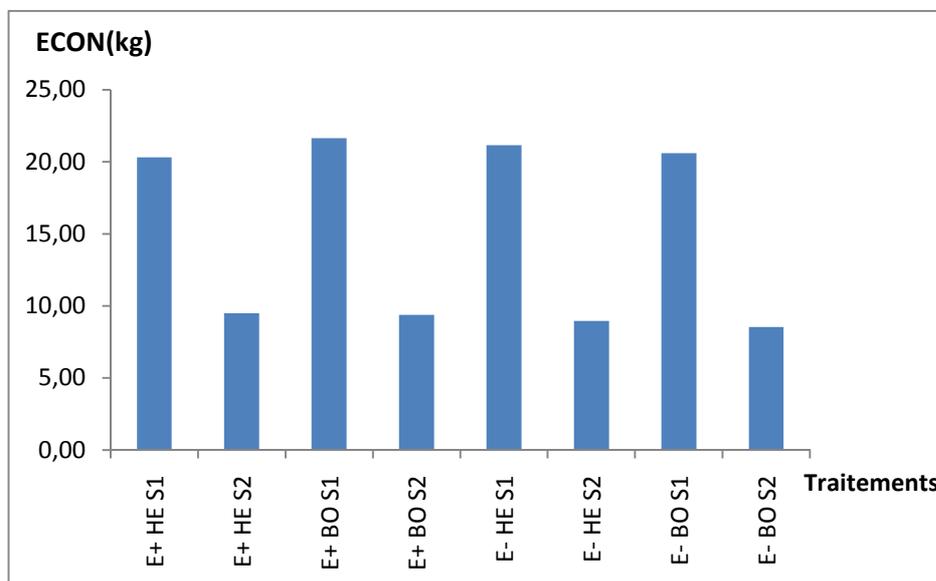


Figure 14. Variation de l'eau consommée des deux géotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

➤ **L'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE et WUE_{grain}):**

Sous stress hydrique Bousseleme et Hedba présentent une WUE et WUE_{grain} supérieures à celles réalisées dans le traitement irrigué (Fig 15.). L'infection endophytique influence négativement l'WUE et l'WUE_{grain} (Fig 15.). Excepté l'WUE en traitement irrigué, les plantes non infectées ont l'WUE et l'WUE_{grain} plus élevées que celles réalisés par les plantes infectées. Les moyennes de l'WUE en traitements irrigués pour les E+ et les E- sont respectivement (5.44 ± 0.22 vs 5.12 ± 0.22) et pour les traitements stressés elles sont de (5.63 ± 0.22 vs 5.88 ± 0.22). Quant aux WUE_{grain} elles sont respectivement pour les deux traitements hydriques et les deux statuts d'infections : $0.76 \pm 0.9089E-01$ vs $0.83 \pm 0.9089E-01$ et $1.20 \pm 0.9089E-01$ vs $1.24 \pm 0.9089E-01$. Au niveau des génotypes, Bousselem montre une WUE inférieure à celle de Hedba. Par contre, en terme de WUE_{grain} c'est l'inverse qui se passe (**Tab n° 06**).

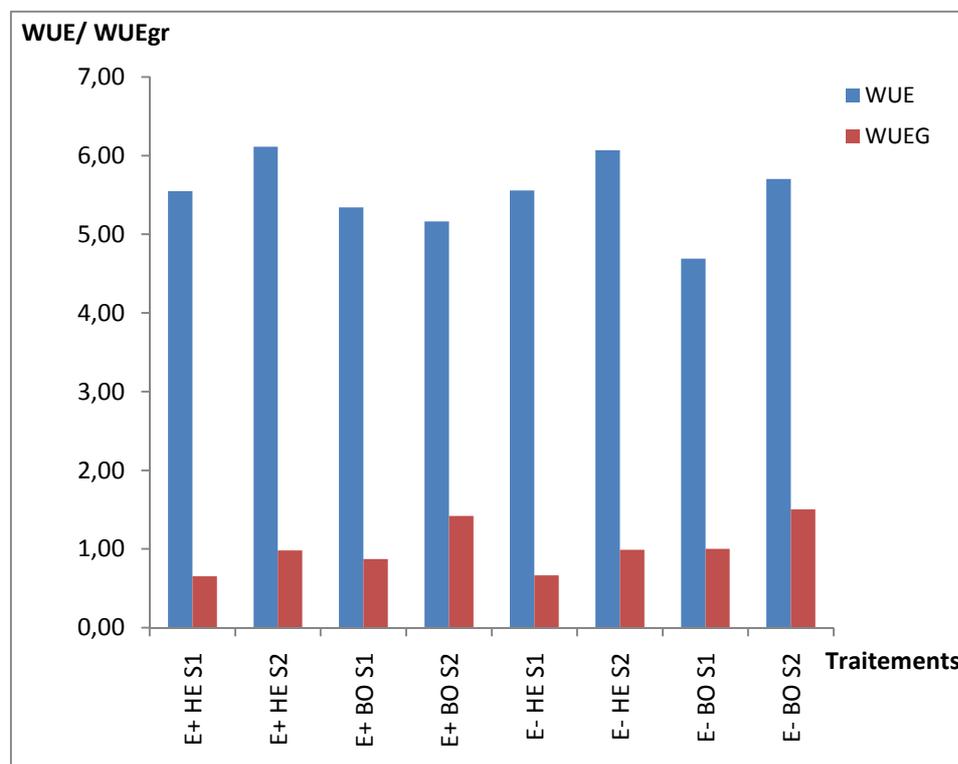


Figure 15. Variation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau WUE et WUE_{grain} des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

➤ **L'accumulation de la proline et les sucres solubles:**

Le déficit hydrique engendre une augmentation prononcée des teneurs en sucres solubles et en proline (Fig.16). L'étude des moyennes nous montre que les E+ accumulent plus de sucres solubles par rapport aux E- et ce pour les deux traitements hydriques. En irrigué les quantités sont respectivement : $1708.28 \pm 51.13 \mu\text{g/gmf}$ et $1691.49 \pm 51.13 \mu\text{g/gmf}$. Pour le traitement stressé les quantités accumulées sont respectivement : $2274.89 \pm 51.13 \mu\text{g/gmf}$ et $2211.46 \pm 51.13 \mu\text{g/gmf}$. Quant à la proline, il est de même que les sucres solubles, les quantités accumulées en traitement irrigué sont respectivement : $2455.00 \pm 89.34 \mu\text{g/gmf}$ et $2376.67 \pm 89.34 \mu\text{g/gmf}$. En traitement stressé, les quantités accumulées sont respectivement : $3561.67 \pm 89.34 \mu\text{g/gmf}$ et $3509.17 \pm 89.34 \mu\text{g/gmf}$. Au niveau des génotypes, Hedba accumule plus de sucres solubles et de proline que Bousseleme (**Tab n° 06**). D'après les interactions des différents facteurs, la réponse spécifique des génotypes pour l'accumulation de la proline dépende du statut hydrique, par contre, l'accumulation des sucres solubles semble être affectée par l'infection endophytique.

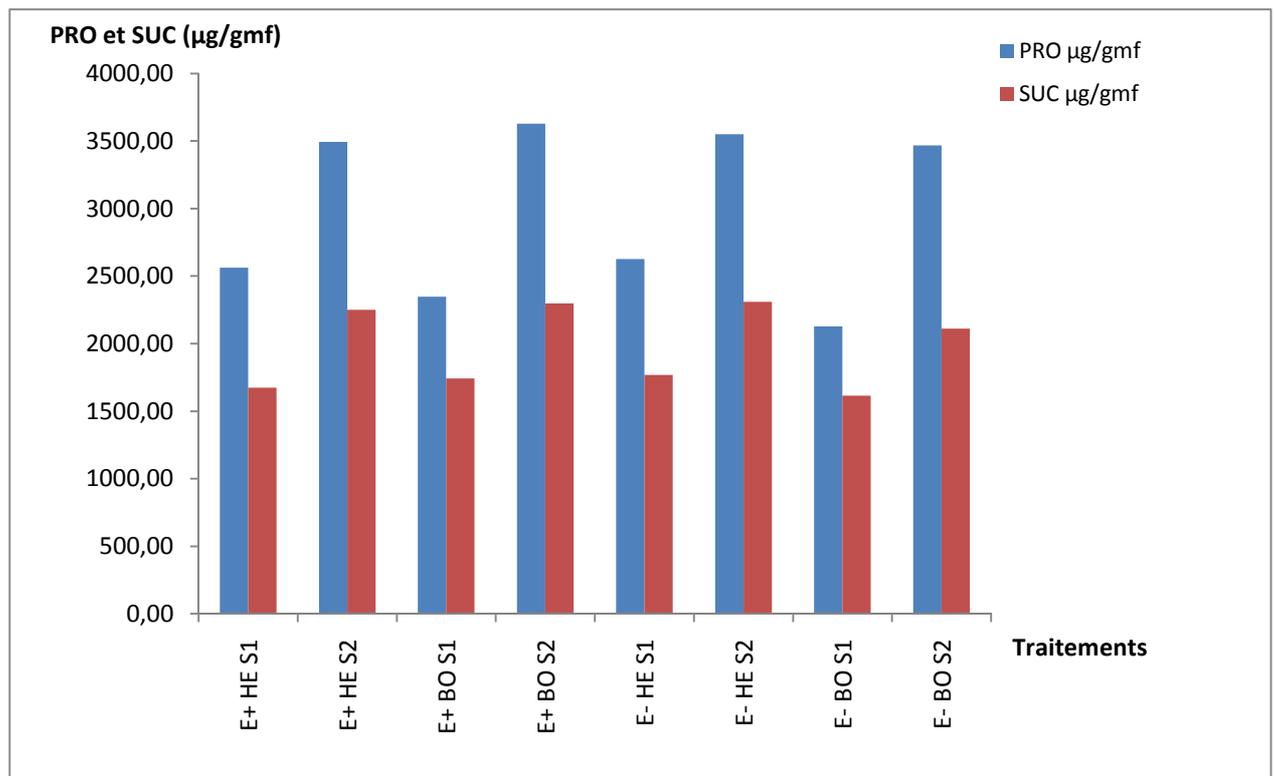


Figure 16. L'évaluation de la teneur en proline et en sucres solubles des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

3.2.4. Paramètres agronomiques: Taux de régression des talles, Tallage-épis, Nombre de grains, Poids de grains, Indice de récolte, Poids de mille grains et le Poids de la paille:

A la fin de la phase végétative, les talles de la plante commencent à monter en épis. Après cette phase on pourra estimer le taux de régression des talles. En considérant les moyennes de ce trait pour les différents traitements, on peut observer pour le facteur endophytes que les E- font monter plus de talles en épis que les E+. Le taux de régression des talles chez les E+ en traitement irrigués est de 64.52 ± 1.80 et il est chez les E- de 63.03 ± 1.80 . En traitements stressés il est de 60.50 ± 1.80 pour les E+ et de 54.21 ± 1.80 pour les E- (Fig.18). Quant aux deux génotypes, Bousseleme reste toujours mieux que Hedba concernant la capacité d'en préserver un nombre considérable de talles pour les faire monter en épis. En outre, il est à noter que pour les régimes hydriques les plants stressés marquent des taux de régression assez faibles comparativement aux plants irrigués (**Tab n° 07**). Le stress hydrique réduit considérablement les capacités de productivité. A l'exception du tallage épis (TE), les E+ ont le nombre de grains (NG), le poids de grains (PG) et l'indice de récolte (HI) moins élevés que ceux enregistrés chez les E- en traitements irrigués (**Tab n° 07**, Fig.17, 20, 21, 22). En traitement stressé, seulement pour les caractères TE et le NG ou les valeurs enregistrées chez les E+ sont inférieures à celles des E- (**Tab n° 07**, Fig.17, 21). Le poids de mille grains PMG est le seul caractère qui ne montre aucune différence significative pour l'ensemble des facteurs étudiés et la moyenne enregistrée pour ce trait est de 46.190 g (Fig.23). Le poids de la paille PP des E+ dans les deux traitements hydrique est supérieur à celui des E- (98.16 ± 3.08 ; 41.85 ± 3.08) vs (89.52 ± 3.08 ; 40.67 ± 3.08) (**Tab n° 07**, Fig.19).

La triple interaction des différents facteurs (endophytes X génotype X traitement hydrique) pour ce caractère indique que les réponses spécifiques des génotypes à l'infection par les endophytes dépendent du niveau du stress hydrique. Quant aux deux variétés, Bousseleme produise plus que Hedba sauf pour le poids de la paille.

Tableau n°07: Les Moyennes des variables des paramètres agronomiques.

| INFEC | GENO | STH | TE | TE/TH % | PP (g) | PG (g) | NG | HI % | PMG(g) |
|---------------|-------|-----|-------|---------|--------|--------|--------|-------|--------|
| E+ | HEDBA | S1 | 21.00 | 68.47 | 99.53 | 13.37 | 244.67 | 13.19 | 52.87 |
| E+ | HEDBA | S2 | 13.33 | 65.92 | 48.98 | 9.39 | 202.00 | 19.24 | 46.91 |
| E+ | BOUSS | S1 | 31.33 | 60.57 | 96.79 | 18.87 | 404.00 | 19.55 | 46.94 |
| E+ | BOUSS | S2 | 21.33 | 55.09 | 34.74 | 13.21 | 315.00 | 38.39 | 43.26 |
| E- | HEDBA | S1 | 21.67 | 66.40 | 103.43 | 14.03 | 326.00 | 13.39 | 43.11 |
| E- | HEDBA | S2 | 15.00 | 56.73 | 45.44 | 8.90 | 215.67 | 19.75 | 41.67 |
| E- | BOUSS | S1 | 29.67 | 59.68 | 75.61 | 20.65 | 414.67 | 28.52 | 50.78 |
| E- | BOUSS | S2 | 21.00 | 51.70 | 35.90 | 12.80 | 306.33 | 35.73 | 44.00 |
| SE (N=3) | | | 1.48 | 2.56 | 4.36 | 2.02 | 40.53 | 3.39 | 5.70 |
| 5%LSD14 DF | | | 4.50 | 7.76 | 13.24 | 6.12 | 122.93 | 10.29 | 17.29 |

INFEC : infection, GENO : génotype, STH : stress hydrique. TE/TH % : Taux de régression des talles, TE : Tallage-épis, NG : Nombre de grains, PG (g) : Poids de grains, HI % : Indice de récolte, PMG(g) : Poids de mille grains, PP: le Poids de la paille.

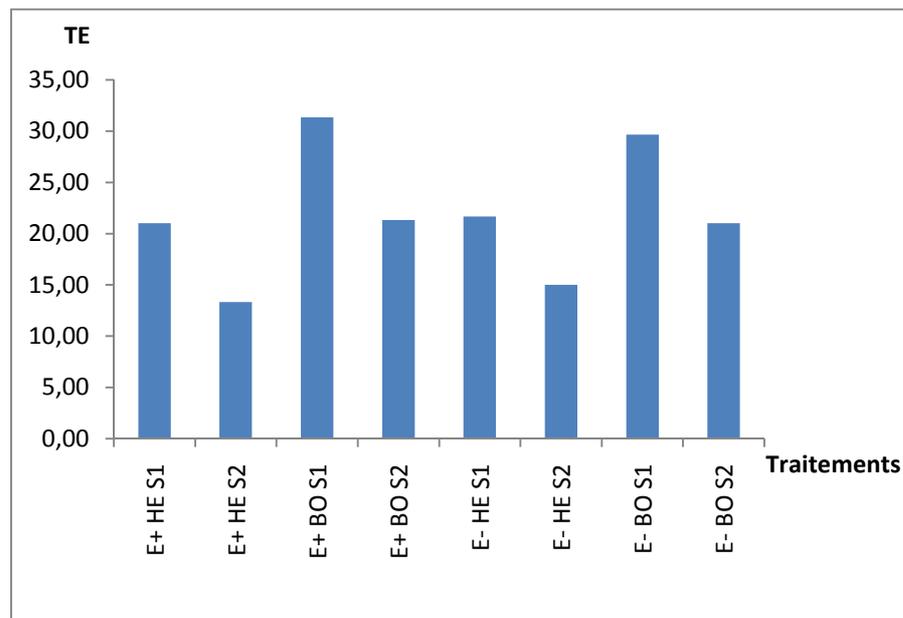


Figure 17. Variation du tallage-épi des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

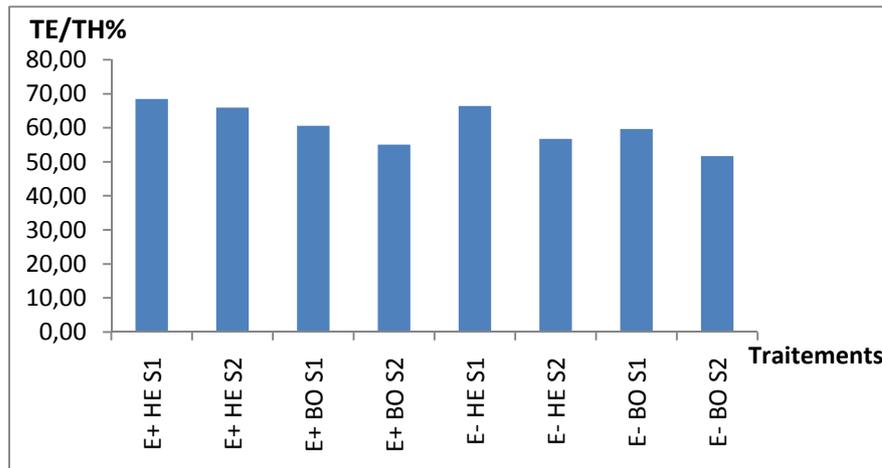


Figure 18. Variation du taux de régissions des talles des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

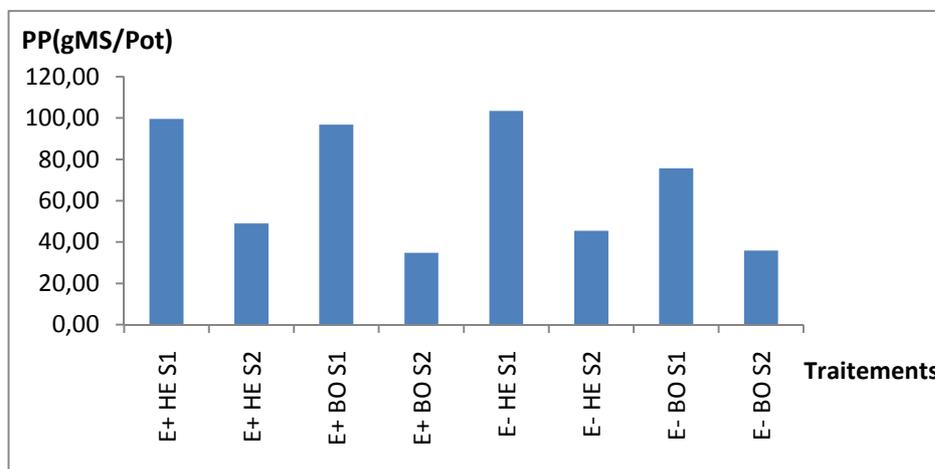


Figure 19. Variation du poids de la paille des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

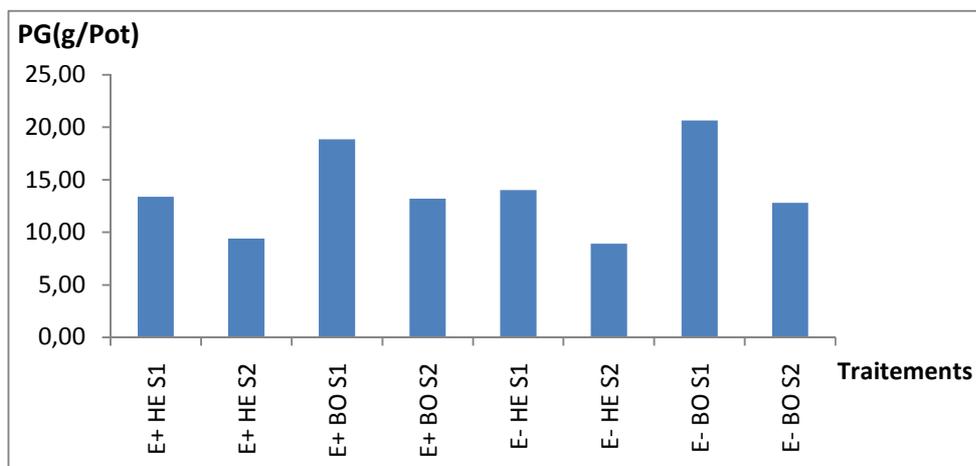


Figure 20. Variation du poids de grains des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

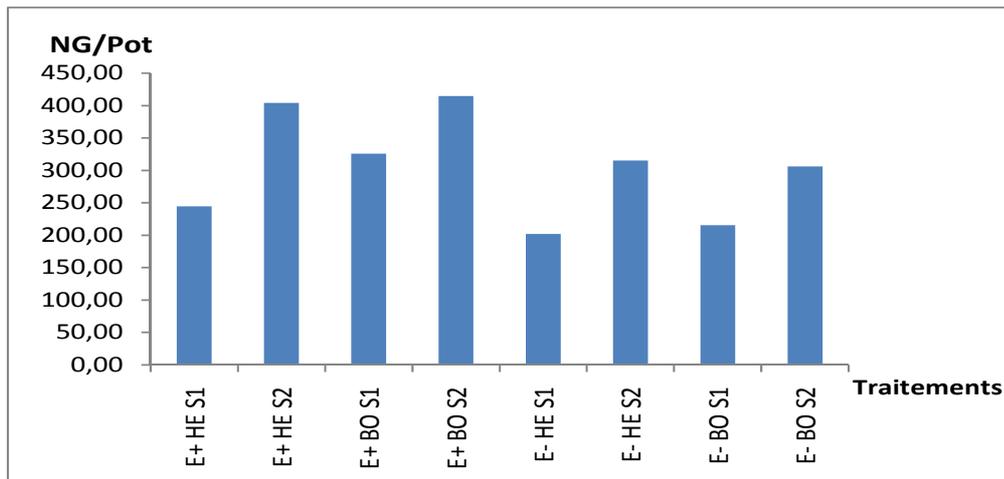


Figure 21. Variation du nombre de grains des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

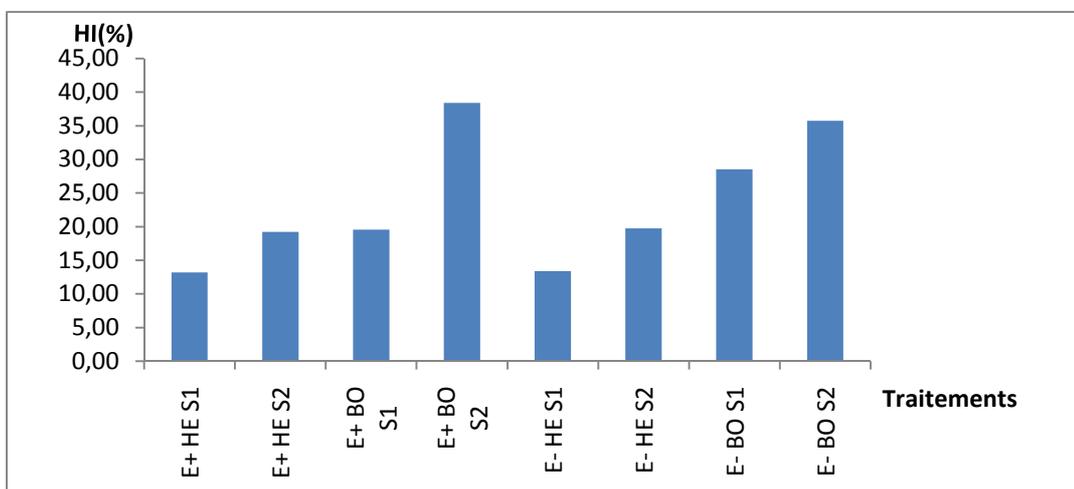


Figure 22. Variation du HI des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

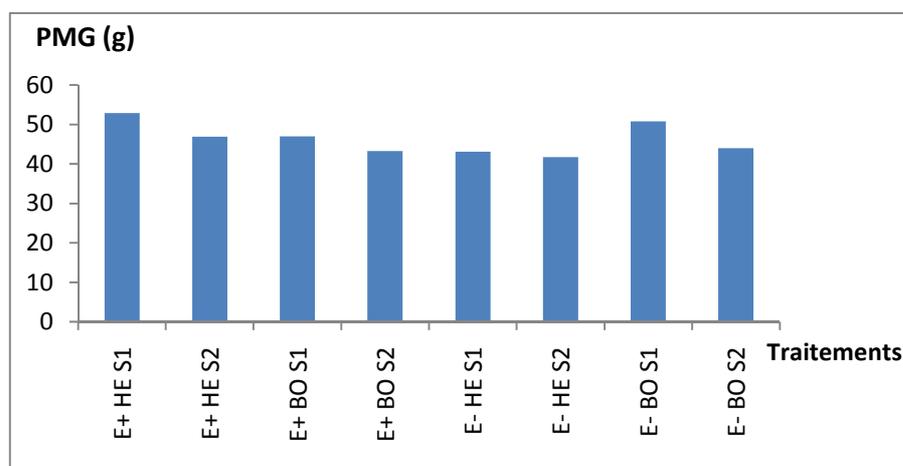


Figure 23. Variation du PMG des deux génotypes infectés et non infectés de blé dur soumis aux différents niveaux de stress hydrique.

3.3. Discussion:

Paramètres phénomorphologiques:

La sécheresse est la contrainte majeure qui entrave la production annuelle des plantes à travers le monde (Boyer.1982), notamment dans les zones à vocation céréalière où le blé est la céréale la plus cultivée pour la consommation humaine. Pour surmonter ce problème, plusieurs stratégies ont été conçues et des efforts considérables sont dévoués à l'étude des impacts de la sécheresse sur le développement et la productivité des fourrages et des céréales. Les différentes approches employées visent à déterminer les critères qui peuvent conférer un aspect de tolérance et de résistance à la sécheresse et qui seront en suite intégrés dans un programme d'amélioration.

L'une des approches utilisée entre dans un cadre écologique. Cette première s'appuie sur l'exploitation d'une relation écologique qui est la symbiose. Les plantes vivant en association de symbiose mutualistique avec les champignons endophytes ont fait l'objet de beaucoup d'études visant la sécheresse et ces impacts surtout chez les graminées infectées (West.1994, Malinowski et Belesky. 2000, Malinowski et al. 2005). La recherche focalisée sur les effets des champignons endophytes en matière de croissance chez la fétuque et le ray-grass avait donné la possibilité d'explorer d'une manière assez détaillée les effets bénéfiques putatifs que procurent ces premiers (Arachevaleta *et al.* 1989; White *et al.* 1992; West 1994; Elmi *et* West. 1995; Elbersen *et* West.1996; Hill *et al.* 1996).

A notre connaissance, c'est pour la première fois que cette approche est revue chez le blé dur. Dans la présente étude, l'éradication des champignons endophytes par le fongicide n'atteint pas les 100%, puisque l'action des traitements est rarement effective (Cheplick, 1997, Hill et al 2000).

Le déficit hydrique, sans tenir compte du statut de l'infection, a réduit considérablement le tallage herbacé, la surface foliaire, la hauteur des plantes, la longueur de l'épi ainsi que le taux de croissance relatif et a induit une légère augmentation du poids spécifique des feuilles et la longueur des barbes. Eu égard à l'épiaison et la floraison, le déficit hydrique a également provoqué un décalage dans les dates (par accélération des phases de développement) par rapport aux conditions non limitantes d'environ 3 jours de différence. De telles réponses sont prononcées chez le blé et les graminées fourragères. Les différences sont plus prononcées chez Hedba que Bousselem.

Le développement du couvert végétal est compromis par le déficit hydrique via son effet négatif sur l'initiation et la croissance des feuilles et des talles ainsi que la sénescence de celles déjà existantes (Kirby et Appleyard, 1987, Simmons. 1987, Ludlow et Muchow, 1990).

Le tallage chez le blé est l'un des premiers processus de développement. Cette capacité est généralement considérée comme un facteur important de la plasticité de la plante en réponse aux changements environnementaux. La production des talles est un caractère physiologique, et il est fonction du génotype et sévèrement influencé par l'environnement (Elhani et al.2007). Il se produit durant les premières périodes du cycle de croissance et dépend principalement de la disponibilité de l'eau et de l'azote (García del Moral et al, 1991; Simane et al, 1993). D'après (van Oosterom et Acevedo, 1993), un tallage abondant peut aider à préserver l'eau dans le sol au cours des premiers stades de développement – quand les plantes sont en vigueur - en réduisant au minimum l'évaporation directe de la surface de sol, mais il peut augmenter la transpiration en augmentant l'indice foliaire et particulièrement dans des conditions arides et de semi aride (Richards et al, 2002). La capacité élevée de tallage est reconnue d'être un bon critère en zones semi-arides, où des génotypes ayant un bon tallage et moins de variabilité en nombres de talles réalisent des rendements élevés en grains (Hadjichristodoulou, 1985).

Blum (1985) a mentionné qu'un tallage limité chez le blé pourrait être attribué comme avantage en situation de sécheresse. L'avantage des génotypes ayant un petit nombre de talles devient évident quand la survie des talles sous la sécheresse est prise en compte (Heitholt, 1989 in Raziuddin.2003). Récemment, Duggan et al (2005) ont conclu de leur étude sur le blé que les cultivars contenant un gène récessif pour l'inhibition de talles produisent mieux que les cultivars de tallage standard en conditions de sécheresse en fin de cycle. Elhani et al (2007) ont indiqué que les rendements des génotypes ayant une capacité élevée ou faibles de tallage étaient semblables sous des conditions de stress hydrique relatif. Ils suggèrent que les importantes différences de rendements entre ces deux types sous les conditions de sécheresse sévère donnent l'avantage aux génotypes avec un tallage restreint. Cependant, un nombre suitable de talles dépend principalement des conditions environnementales. En réponse à la sécheresse, les plantes produisent peu de talles à fin d'utiliser au maximum l'humidité disponible (Aparicio et al 2000, Raziuddin. 2003). Blum (1990), notait une réduction dans le nombre et la taille des talles en réponse au déficit hydrique.

En effet, les réductions touchant le tallage herbacée, la hauteur de la plante, la surface foliaire et le taux de croissance sont moins prononcées chez les génotypes à taille basse que ceux ayant une taille haute (Blum et al. 1997 a,b). Traore et al, (2000) ont rapporté que le déficit hydrique retarde l'apparition des feuilles et réduit également leur surface de 33% et la hauteur de la plante de 15%, selon le nombre de feuille et le temps de l'installation du déficit de l'eau chez maïs Bt et le maïs non-Bt.

Puisque le processus de l'expansion foliaire dépend particulièrement de celui des cellules et les principes qui les gèrent sont similaires. L'expansion cellulaire est un processus qui dépend de l'état de la turgescence et son initiation résultant le ralentissement de l'expansion foliaire se déclenche précocement lors du développement du déficit hydrique. Les petites feuilles transpirent moins, et conservent efficacement un approvisionnement limité en eau du sol pour son usage sur une longue période. La limitation de la surface foliaire peut être considéré comme la première ligne de défense contre la sécheresse (Raziuddin.2003). Dans les feuilles intactes, le déficit hydrique non seulement diminue la turgescence mais également l'extensibilité des membranes cellulaire et peut être préjudiciable à la productivité notamment (Ludlow et Muchow, 1990) en cas où l'indice foliaire est en dessous de 3 une fois le déficit hydrique disparaîtra.

Dans la présente étude on n'a pas trouvé une variabilité génotypique quant à la surface foliaire, et ce ci peut être due au stress hydrique appliqué qui n'est pas si sévère pour faire ressortir les différences génotypiques, malgré que les différences génotypiques significatives sont rapportées par beaucoup de chercheurs concernant le développement de la surface foliaire chez le blé et la réduction causé par le déficit hydrique. Cependant, Kameli et Losel (1996) ont séparément observé de larges surfaces foliaires en réponse au déficit hydrique chez le blé dur. Tan et Halloran (1982) rapportaient la réduction du taux de croissance relatif suit à l'effet du stress hydrique. Dans le même contexte, Saeed et al, (1996) étudiaient la réponse de deux cultivars de blé à la sécheresse à différents stades de développement végétatif: tallage, montaison, gonflement et le long du développement végétatif. En comparaison aux témoins, les plantes soumises au déficit hydrique le long du développement végétatif ont montré les valeurs les plus basses en matière sèche/plant, l'indice de la surface foliaire, et le taux de croissance relatif. Cette réduction est le résultat de la perte de la turgescence (Kameli et Losel, 1996), et elle est inversement liée à la taille de la plante, alors que l'importance de l'ajustement osmotique pendant le stress osmotique était directement liée à cette dernière (Blum et al. 1997b).

Blum (1989) a trouvé une corrélation négative entre l'ajustement osmotique et la réduction de la croissance due à l'effet du stress hydrique. Cependant, Muns (1988) précise que l'ajustement osmotique n'a aucun contrôle direct sur la croissance et la conductance stomatique. D'après, Tan et Halloran (1989) le taux de croissance relatif élevé chez les plantules de blé soumises à un stress hydrique modéré s'est avéré pour être fortement corrélé avec la susceptibilité à la sécheresse. Blum et al (1997b) montrent que la grande tolérance à la sécheresse des petites plantes est dérivée de leur taille relativement petite et leur taux de

croissance lent, et malgré cette aptitude, la croissance absolue et la biomasse des plantes à grande taille (*rht*) sous les conditions de stress était toujours meilleur que celles de petites tailles (*Rht3*). En conséquence, cette même source, conclue que la croissance sous stress est soutenue par le taux de croissance potentiel et la taille du génotype quand stress est modéré et par la tolérance de la plante (même aux dépens du taux de croissance potentiel et de la taille) quand le stress est plus sévère.

Le poids spécifique des feuilles tend à augmenter sous stress hydrique, et nos résultats corroborent avec ceux de (Qariani et al.2000). Son augmentation a pu être due aux carbohydrates et à la variation de la densité des tissus et/ou de l'épaisseur mésophylliennes des feuilles, comme proposé par Araus *et al.* (1986 et 1997). Volenec et al. (1984), van Arendonk et Poorter (1994), Brown et Byrd (1997b) rapportent aussi que les augmentations des PSF sont dus la plupart du temps à une augmentation dans les composantes des membranes cellulaires, les carbohydrates et parfois les protéines. La quantité des minéraux par unité de surface foliaire semble être indépendante ou seulement légèrement augmenté avec l'augmentation de PSF et diminue ainsi sur la base d'une unité de poids en raison de la dilution par l'élévation du contenu des membranes cellulaires ou les carbohydrates solubles Brown et Byrd (1997b). Poorter et Bergkotte (1992) ont trouvé que les espèces ayant des PSF bas se caractérisent par des taux de croissance relatifs élevés, probablement parce que pour une quantité donnée de matière sèche foliaire, les plantes avec de bas PSF possèdent de larges surfaces foliaires et ainsi captent plus de lumière. Mais, d'après (Brown et Byrd 1997a) ce ci n'est pas toujours évident. De plus, le fait qu'il pourrait être un indicateur de la capacité photosynthétique des feuilles, le relie possiblement avec l'WUE (Araus *et al.* 1997; Qariani *et al.*2000). La surface de la feuille étandard et poids spécifique des feuilles étaient parmi d'autres les traits les plus importants et les plus utiles dans les programmes de sélection ayant pour objectif l'évitement de la sécheresse chez le blé (Alderfasi, 2001). Ces traits étaient fortement corrélés avec le rendement en condition de champ.

Hedba est tardive en terme de dates d'épiaison par rapport à Bousselem. A l'égard des dates de l'épiaison et de la floraison, Ali et al (1999) rapportent qu'il y a une évidence que les signaux émis par les racines sujettes à un déficit hydrique peut hâter ces premières sans même que le statut hydrique de la plante ne soit perturber et ce ci ne peut être expliquer que par l'accumulation de l'ABA. En effet, Gonzalez et al (1999), évoquent que sous les conditions de sécheresse de fin de cycle le rendement été corrélé négativement à la date d'épiaison et de maturité. La même source ajoute que la précocité à la floraison avec un ajustement élevé contribuent à l'achèvement des rendements élevés.

D'autre part, Foulkes et al. (2007) rapportent que la variation observée dans les dates de floraison a un effet neutre sur les pertes absolues des rendements sous la sécheresse, suggérant là peut être un compromis entre le comportement économiseur de l'eau durant la courte période végétative avec la précocité à la floraison et la capacité réduite d'accéder à l'eau à cause du système racinaire peu développé. D'après, Merah et al (2001) la date d'épiaison affecte significativement le PSF et le rendement, et même après la fixation de son effet, les différences entre les génotypes reste fortement significatives. Ce ci montre que la variabilité génotypique n'est pas attribuable seulement à la différence phénologiques.

La diminution de la longueur de l'épi due à l'effet de la sécheresse est évidente chez les deux génotypes (Hedba et Bousselem). Cette réduction affecte par conséquence le nombre d'épillets et ainsi le nombre de grains (vue la corrélation positive entre ces deux caractères). De tels résultats sont apportés par Iqbal et al (1999) et Saleem (2003). Swati et al (1985) in Iqbal et al (1999) rapportent que la longueur de l'épi est stable sous divers environnement. Cependant, Elhani et al (2007) ont trouvé que ce caractère est déterminé principalement par l'effet de l'environnement. Il est maintenant accepté que les performances photosynthétiques de l'épi apporte une contribution importante au rendement final notamment en conditions de sécheresse, ou l'épi devient la source principale des assimilés pour le remplissage de grains (Bort *et al.* 1994; Sánchez-Díaz *et al.* 2002; Abbad *et al.* 2004).

En plus, chez le blé dur la présence des barbes double la surface totale de l'épi et ainsi l'interception de la lumière (Motzo et Giunta, 2002). Cette augmentation de la surface due aux longues barbes (surtout pour les blés tétraploïdes) peut avoir un impact significatif sur la contribution relative de la fixation net et le recyclage dans la photosynthèse total de l'épi (Tambussi *et al.* 2007). D'après (Blum. 1985), cette large surface photosynthétique peut être particulièrement importante en conditions de sécheresse et l'avantage des barbes est liée à leur rapport élevé entre le taux d'échange carbonique et le taux de transpiration associé à une WUE élevé.

En outre, dans une étude menée sur des lignes isogéniques (avec et sans barbes), Motzo et Giunta, (2002) rapportent que la présence des barbes affecte positivement le rendement avec une augmentation de 10% à 16% suivant l'année, mais, Foulkes et al. (2007) montraient que ce caractère à un effet neutre sur le rendement en condition de sécheresse modéré. Martin *et al.* (2003) ont trouvé que les génotypes ayant les barbes courtes produisent 10% moins que les génotypes ayant les barbes longues. Les barbes longues ont été proposées comme critère de sélection pour les zones chaudes et sèches (Blum. 1986).

Eu égard à l'infection par les champignons endophytes, et malgré l'absence de l'effet significatif dans certains cas, cette première affecte positivement les caractères tallage herbacé, la surface foliaire, le poids spécifique foliaire et la longueur de l'épi. La présence des champignons endophytes affecte négativement la hauteur de la plante, la longueur des barbes, le taux de croissance relatif et provoque un retardement dans les dates de l'épiaison.

Beaucoup de traits ont été considérés en examinant la croissance de plantes. Pour les graminées herbacées, les traits quantitatifs le plus utilisés sont le nombre de talles, surface foliaire, et la masse sèche des parties aériennes et racinaire. Il est important de reconnaître que ces variables sont souvent enregistrées en un point de temps et ils représentent les résultats de la croissance plutôt que des taux de croissance.

Dans une population de *Danthonia spicata* en plein champ, Clay (1984) rapporte que les plantes infectées par champignon endophytes *Atkinsonella hypoxylon* produisent plus de talles herbacées comparativement à leur contre partie de plantes non infectées. Cependant, dans une étude récente du même système (McCormick et al. 2001) ont trouvé que les plantes infectées performe moins que les plantes non infectées surtout sous certains conditions de stress hydrique et/ou minérales. En conditions contrôlées, (Latch et al. 1985) trouvaient que les E+ de *Lolium perenne* donnent significativement plus de talles et développent des feuilles assez larges que les E-. Vila-Aiub et al. (2005), ont trouvé que les plantes infectées produisent 18% plus de talles que celle non infectées. D'autre part, dans les mêmes conditions (Spiering et al. 2006) ont observé que l'infection endophytique diminue le tallage et croissance des feuilles. Pour le tallage herbacé, et sans tenir compte du traitement hydrique, l'infection endophytique améliore ce premier. Par contre, la surface foliaire des E+ est supérieur à celle du E- seulement e traitement irrigué.

Dans ce contexte, des résultats contradictoires sont cependant rapportés, en ce qui concerne la réponse de la plante hôte à l'infection. Sous les conditions optimales (Morse et al. 2002) rapportent que les plantes non infectées de *Festuca arizonica* ont de larges surfaces foliaires et produisent plus de biomasse (tallage herbacé) que les plantes infectées. Ainsi Cheplick (2004) mentionne que l'infection endophytique pour le *Lolium perenne* était délétère. Cependant, dans le même contexte, les E+ de la fétuque élevée produisent la même ou un peu plus de biomasse que les E- (Arachevaleta et al., 1989; Assuero et al., 2000).

Arachevaleta et al (1989) ont observaient que les plantes infectées de la fétuque avaient les feuilles plus étroites et plus épaisses les plantes non infectées et ce sans tenir compte du déficit hydrique.

En réponse à la sécheresse, l'infection par les endophytes affecte positivement la croissance des plantes graminées en terme de tallage herbacé et surface foliaire (West et al., 1993, Malinowski et Belesky 2000, Morse et al. 2002). Cependant, (Cheplick 2000, 2004) trouvait que l'infection endophytique exerce un effet négatif sur ces traits. De plus, Cheplick (2000) évoque que la surface foliaire et le tallage sont dépendants beaucoup plus du génotype de la plante hôte que de l'endophyte en réponse à la sécheresse. Ce ci est reconfirmé par Cheplick et Cho (2003) sur le même matériel végétal. Assuero et al., (2000) dans leur études ont trouvé que les plantes infectées ont produit moins de talles et de matières sèche que les plantes non infectées durant la période du stress hydrique. De Battista *et al.*, (1990) expliquent que la production de plus talles, sous stress hydrique, notée chez la fétuque infectée est la résultante de la production de l'IAA par l'endophyte. D'après, Hill et al (1990), le taux de tallage peut être stimulé ou inhibé selon la quantité d'IAA produit par l'endophyte et cet effet pourrait également être modifié par le génotype de la plante hôte.

Dans la récente étude, Rudgers et Swafford (2009) mentionnent que l'élimination expérimentale des endophytes chez *Elymus virginicus* conduit à une diminution de la biomasse aérienne de 45% en conditions optimales et de 23% en conditions de sécheresse (le déficit hydrique imposé été de ~67% de la CC). En outre, cette même source rapporte que les bénéfices des endophytes été significatifs en conditions irriguées et de sécheresse, avec 34% moins de talles chez les plantes non infectées relativement aux plantes infectées en conditions non limitantes et elle est de 27% en condition de déficit hydrique. En ce qui concerne la hauteur de la plante, nos résultats montrent que globalement les E- ont la taille plus grande de celle des E+. Cependant, ce ci n'est pas observé que dans le traitement irrigué par contre en traitement stressé, c'est bien les E+ qui ont la grande taille. D'après, (Rahman et Saiga 2005) les plantes élevées sous des conditions de déficience en Phosphore (Black Andisol), le taux de croissance, basé sur la mesure de quelques caractères dont parmi eux la hauteur de la plante, été significativement supérieur chez les E+ que les E-. Mais l'inverse de ce comportement est observé dans les sols riches en Phosphore (Red Andisol). Ces mêmes résultats sont obtenus par Rahman et al, (2006). Ils trouvaient qu'en réponse à l'infection endophytique, les plantes se comportent différemment en termes de tallage herbacé, la hauteur de la plante, la matière sèche accumulée et WUE, quand elles se développent sur des sols ayant de différents niveaux de fertilité. Les plantes infectées performant mieux que les plantes non infectées dans les sols pauvres en Phosphore (Black Andisol), par contre ces performances diminuent dans les sols riches en Phosphore (Red Andisol).

Pour la hauteur de la plante (Rudgers et Swafford, 2009) rapportent des différences entre les E- et les E+ de 24% en conditions irriguées et de 12% en conditions de sécheresse.

Pour la longueur de l'épi et des barbes on a trouvé que le comportement des plantes est affecté principalement par le génotype. Bien que l'effet des endophytes est absent le comportement des génotypes en réponse à l'infection endophytique pour ces deux caractères varie suivant le statut hydrique. Globalement, pour la longueur de l'épi les E+ ont les épis plus longs que les E-, mais pour la longueur des barbes c'est l'inverse qui est observé. En plus, le premier diminue et le second augmente suivant le statut de l'infection et le statut hydrique. Selon Krauss et al (2007) l'infection endophytique et la fertilisation n'ont aucun effet significatif sur la longueur de l'épi chez le *Lolium perenne*, et les différences observées sont dues aux cultivars.

Dans la présente étude, les meilleurs taux de croissance relatifs (RGR) sont observés chez les E- par rapport aux E+ et ce sans tenir compte du statut hydrique. Le stress hydrique évidemment affecte négativement le RGR comme il est prévu. Le RGR élevé observé chez les plantes non infectées s'explique peut être par le coût d'énergie que dépensent les plantes pour abriter ces champignons endophytes notamment avec le développement végétatif et l'accentuation du stress hydrique (augmentation de la transpiration).

Dans leur étude sur la fétuque élevée, Assuero et al, (2000), n'ont trouvée aucune différence significative due aux endophytes entre les traitements pour le taux de croissance brut par plantes. Cependant, l'interaction cultivar X endophyte (souche) était significative. Le taux de croissance net était plus élevé pour les plantes infectées que pour les non infectées. Le taux de croissance relatif, estimé en tant que rapport entre le taux de croissance net ($\text{g plante}^{-1} \text{ j}^{-1}$) et la taille finale de la plante (g plante^{-1}), était plus élevé chez les plantes infectées et similaire pour les deux souches d'endophytes utilisées. Les plantes infectées montraient un taux de croissance net assez élevé que les non infectées durant le déficit hydrique (Assuero et al, 2000). Sous un déficit hydrique sévère, les plantes non infectées de *Festuca arizonica* ont réduit leur biomasse et leur croissance relative comparativement aux plantes infectées (Morse et al. 2002, Morse et al. 2007).

En traitement irrigué, les E- de la fétuque d'Arizona ont produit plus de biomasse et ont eu le plus haut taux de croissance relatif. Le RGR élevé observé chez les E- été corrélé avec une photosynthèse nette élevée et également la production des feuilles moins denses, probablement minces, qui fournissent plus de surface foliaire par biomasse foliaire, et un LAR élevé (LAR : leaf area ratio; surface foliaire par biomasse totale de la plante). Sous déficit hydrique, les E+ produisaient plus de biomasse aérienne et ont eu le plus haut RGR.

Ce dernier été corrélé avec des taux élevés d'assimilations nettes ainsi que des LAR élevés et la production d'un feuillage moins dense (Morse et al. 2002). Le maintien d'un taux de croissance acceptable sous déficit hydrique, montré par les plantes infectées (Assuero et al, 2000) a pu avoir comme conséquence un avantage à la productivité à court terme. Également il pourrait avoir des conséquences défavorables sur la persistance des plantes au cours des sécheresses prolongée parce qu'une plante avec une surface d'évaporation très large sera plus susceptible sous un déficit hydrique prolongé, ou une succession des événements de déficit hydrique du sol (Belesky et al, 1989).

Dans la présente étude, et sans tenir compte des traitements hydriques, les E+ ont le PSF supérieur à celui des E-. Bien que le PSF augmente au fur et à mesure que le stress hydrique s'accroît, ceci n'est observé que chez les plantes infectées des deux génotypes, par contre pour les plantes non infectées on observe que le PSF diminue avec la diminution de la disponibilité de l'eau chez les deux génotypes.

D'après (Morse et al. 2002), la disponibilité de l'eau interagit avec l'infection endophytique pour affecter le PSF. Ils mentionnent qu'en traitement irrigué les E+ ont le PSF le plus élevé tandis que sous déficit hydrique les E- ont le PSF le plus élevé.

Dans une autre étude (Morse et al. 2007), ont trouvé que les E+ et les E- ne diffèrent pas en ce qui concerne le PSF, mais ils rapportent les différentes interactions (double et triples) entre les génotypes, le statut hydrique et l'infection endophytique à l'égard du PSF. La réponse des plantes infectées de fétuque élevées à l'infection endophytique quant au PSF n'est consistante (Hill et al, 1990).

Pour la date de l'épiaison, les E- épiaient avant les E+ et ce sans prendre en considération le traitement hydrique. L'infection endophytique affecte négativement la date de l'épiaison. Nos résultats ne corroborent pas avec ceux obtenus par (Mirlohi et al, 2007). Cette même source, évoque que l'infection endophytique peut améliorer l'émergence des épis, l'initiation de la maturité. Le nombre de jours à 50% d'anthèse et à l'initiation de la maturité sont ainsi réduits. Ils concluent que les champignons endophytes peuvent induire la précocité chez les plantes infectées.

Paramètres physiologiques:

Dans la présente étude Bousselem garde le meilleur contenu relatif en eau par rapport à Hedba, par contre, elle accumule moins de proline et de sucres. Sans prendre en considération le statut de l'infection, les résultats montrent que la teneur relative en eau (RWC) diminue au fur et à mesure que le stress hydrique s'accroît. Ainsi une accumulation prononcée de la proline et de sucres suite au déficit hydrique est observée. De tels comportements sont rapportés par plusieurs auteurs (ex : Bajji et al, 2000, Chandrasekar et al, 2000, Mastrangelo et al, 2000, Bajji et al, 2001).

La teneur relative en eau est suggérée comme étant l'indicateur le plus important, que les autres paramètres potentiels, qui permet de décrire d'une manière globale le statut hydrique de la plante en réponse au stress hydrique. La teneur relative en eau est étroitement liée avec le volume de cellules et elle peut étroitement refléter l'équilibre entre l'approvisionnement des feuilles en eau et le taux de transpiration (Qariani et al.2000). Elle permet aussi d'évaluer l'aptitude à réaliser une bonne osmorégulation, et maintenir une turgescence cellulaire (El Jaafari, 2000).

Les sucres jouent un rôle prédominant dans la vie d'une plante, ils sont produits par la photosynthèse, transportés vers les tissus profonds, canalisés vers la respiration ou convertis en composés de réserve qui sont éventuellement dégradés en leurs constituants carbohydrates.

La synthèse de proline dans les plantes peut se produire via de deux voies biosynthétiques, la première voie à partir du glutamate et la deuxième à partir de l'ornithine (Bartels et Sunkar, 2005) et son accumulation, induite par les stress, peut être le résultat de trois processus complémentaires: stimulation de sa synthèse, inhibition de son oxydation et/ou altération de la biosynthèse des protéines (Tahri et al, 1998).

Les sucres ont été signalés comme des osmorégulateurs potentiels (Kameli et Losel, 1995). Ils jouent un rôle important dans l'ajustement osmotique, lequel est considéré comme une réponse adaptative des plantes aux conditions de déficit hydrique (Zhang et al, 1999) Ils peuvent protéger les membranes et les protéines contre la déshydratation en incitant la formation d'une sorte de verre aux températures physiologiques (David et al. 1998).

En plus de son rôle comme osmolyte pour l'ajustement osmotique, la proline contribue à stabiliser les structures sub-cellulaires (par exemple des membranes et des protéines), détoxifier les radicaux libres, et tamponner le potentiel redox cellulaire en conditions de stress. Elle peut également fonctionner comme hydrotrope compatible de protéine, allégeant l'acidose cytoplasmique, et maintenant des rapports appropriés NADP⁺/NADPH compatibles avec le métabolisme. En outre, la dégradation rapide de la proline sur le relèvement du stress

peut fournir les agents réducteurs suffisants qui supportent la phosphorylation oxydante et la génération des ATPs pour le rétablissement et la réparation des dommages induits par le stress (Ashraf et Foolad, 2007).

Une variation génotypique très élevée a été observée chez les blés quant au contenu relatif en eau et l'accumulation des sucres et de la proline (Monneveux et Nemmar, 1986, Kameli et Lösel, 1993, 1995, Rekika et al, 1998). D'après Blum et al (1997b) la teneur relative en eau (RWC) ne varie pas avec la taille de la plante. En conduisant une expérimentation en pots pour investiguer les réponses physiobiochimiques des blés à l'égard du déficit hydrique, Chandrasekar et al, (2000), trouvaient que ce dernier induit une diminution de la RWC, de la stabilité membranaire et augmente l'accumulation de la proline à tous les stades ainsi que celle de l'acide abscisique (ABA).

Bajji et al, (2000) ont soumis 3 cultivars de blé dur différant par leur niveau de résistance à la sécheresse. Le déficit hydrique imposé par la présence du PEG a induit une diminution de Ψ s du suc extrait des cals, des racines et des feuilles des 3 cultivars. Cette diminution est d'autant plus importante que l'intensité du stress augmente. Ce premier a provoqué, par contre, une nette accumulation des sucres dans les plantes intactes, plus importante dans la partie foliaire. L'accumulation de sucres solubles au niveau de la plante entière, notamment de sa partie foliaire a également été observée par Kameli et Lösel (1995) et Rekika et al. (1998). En présence de PEG, la concentration en proline des cals augmente chez les cultivars résistants. Aux niveaux racinaire et foliaire, les teneurs en proline augmentent principalement en réponse à la plus forte dose de PEG ; cette augmentation est plus marquée au niveau foliaire surtout chez les cultivars résistants (Bajji et al, 2000). Les mêmes résultats sont obtenus par Bajji et al, (2001). Ils rapportent que les jeunes feuilles bien développées et celles en croissance diffèrent en termes de la teneur relative en eau et l'ajustement osmotiques. Sawhney et Singh, (2002) en utilisant un dessicatif le KI (iodide de potassium), observaient une réduction nette du taux de la photosynthèse et de contenu de chlorophylle, et une augmentation prononcée en sucres et en proline. Dans leur études, trois traitements expérimentaux étaient appliqués: 1) la pulvérisation de la plante entières avec de l'eau (témoin), 2) la pulvérisation de la plante entière (WPS) avec le KI (iodide de potassium) et 3) la pulvérisation de la plante excepté l'épi (EHE), avec le KI (iodide de potassium). Les changements ont été examinés dans les feuilles étendards à 6 h, à 1, 2,4 et à 6 jours après le traitement (DASP). Au sésième jour après l'application du KI, ils rapportent une augmentation moyenne des sucres solubles et de proline de: 4,85 - 5,8 et 14,5 - 12,3 fois par rapport au

témoin respectivement dans les traitements (EHE) et (WPS). Ils évoquent que ces réponses sont similaires à celles rapportées pour le stress hydrique.

Dans une étude récente sur des plantes transgéniques de blé (les plantes de blé sont transformées avec le Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS) cDNA de *Vigna aconitifolia* qui code l'enzyme clé dans la biosynthèse de la proline), des quantités très élevées de proline ont été rapportées en réponse au déficit hydrique (Vendruscolo et al. 2007). Ils ont constaté que la proline est impliquée dans des mécanismes de tolérance contre le stress oxydatif et c'était la stratégie principale des plantes pour éviter les effets néfastes du stress hydrique. La tolérance du déficit hydrique observé chez les plantes transgéniques était principalement due aux mécanismes de protection contre le stress oxydatif et non à l'ajustement osmotique.

La fonction fréquemment proposée pour l'accumulation de la proline concerne l'ajustement osmotique. Cependant cette hypothèse a été largement critiquée, puis que des résultats contradictoires ont été rapportés dans la littérature quant à l'implication de la proline dans les mécanismes de résistance à la sécheresse chez le blé dur (Kameli et Lösel, 1993; Ali Dib *et al*, 1994). D'après (Salsac & Monneveux, 1991), le pool de la proline représente une contribution mineure dans la totalité des osmolytes cellulaires. Bajji et al (2000) suggèrent que la proline pourrait participer au processus d'ajustement osmotique mis en oeuvre par le blé dur en conditions de stress hydrique, mais ils démontrent que son accumulation est insuffisante pour rendre compte des abaissements de Ψ_s observés. D'autres composés, dont la nature est à déterminer, doivent être impliqués dans l'ajustement osmotique. Kameli et Lösel, (1995) rapportent que les sucres accumulés pendant le stress vont probablement être utilisés dans la croissance après la levée de cette contrainte. Selon Bajji et al (2000), le fait que les teneurs des sucres accumulés chez les calcs ne revienne pas aux niveaux des témoins après la levée de la contrainte hydrique, elle suggère que ce phénomène pourrait ne pas constituer une stratégie spécifique de résistance à la sécheresse chez le blé dur, tout en contribuant cependant à la résistance de la plante. Elle pourrait être la conséquence indirecte d'un effet du stress plus marqué sur la croissance des plantes que sur leur activité photosynthétique (Bajji, 1999 in Bajji et al, 2000).

Dans l'étude récente de Johari (2010), l'accumulation accrue des solutés compatibles tels que les sucres solubles et la proline en réponse au stress hydrique joue un rôle déterminant dans la tolérance à la sécheresse.

Le maintien d'une bonne teneur relative en eau chez Bousselem par rapport à Hédba est du peut être à sa bonne aptitude à l'ajustement osmotique, comme le montre Rekika et al. (1998),

mais ce ci est du peut être à l'accumulation d'autre composés que les sucres et la proline dont la nature est à déterminer. D'autre part, la résistance à la sécheresse d'un cultivar pourrait être associée à sa précocité (Mosaad et al, 1995 in Bajji et al, 2000) et également à sa capacité d'ajustement osmotique (Bajji et al, 2000). Bousselem est précoce par rapport à Hédba.

En inspectant les résultants, les deux génotypes ne diffèrent pas statistiquement en matière d'eau consommée et ce pour les deux traitements hydriques. Bousselem a consommé légèrement plus d'eau que Hedba.

Ce ci est probablement dû à la supériorité de la variété Bousselem en terme de biomasse (tallage herbacée en début de cycle), malgré que celle-ci ait un taux de croissance relatif moins que celui de Hedba, ce qui augmente par conséquent la surface évaporatoire et également le processus de production des grains qui exige beaucoup d'eau. Généralement, et comparativement aux variétés anciennes ayant la taille haute, les variétés modernes avec les gènes de nanismes réalisent de bons rendements mais, concomitamment, elles ont une faible performance de croissance initiale (Rebetzke et al, 2004).

Blum (2005) en comparant deux cultivars de blé dur (un semi-dwarf et une landrace) en conditions contrôlées et stressées. Il rapporte que la biomasse et l'eau consommée étaient diminuées par le stress. La quantité consommée était la même chez les témoins, mais relativement plus élevé chez la variété ancienne que le cultivar moderne sous stress. Ainsi pour la biomasse produite, sa quantité était plus élevée chez la variété ancienne que le cultivar moderne. D'après (Hu et al, 2006), la quantité d'eau consommée par le génotype est en relation avec la zone de son adaptation et de domestication (ex: zone humide ou sèche). Cette même source ajoute que cette première est influencée par d'autres facteurs tels que la photosynthèse et la transpiration. La réduction de la consommation en eau des génotypes pourrait être achevée par l'amélioration de certains caractères comme la diminution de la transpiration et le développement rapide des plantes au début de cycle (Richards et al, 2002, Tambussi et al, 2007a).

Une caractéristique de la cuticule de la plante liée à la perte d'eau est la glaucescence. Qariani et al (2000) analysaient deux lignées isogéniques de blé dur différant dans leur degré de glaucescence de l'épi et des parties aériennes de la plante, ils ont constaté que les lignées avec une faible glaucescence ont une transpiration résiduelle plus élevée que leur contre partie. Aussi ces lignées réalisent une WUE_{biomasse} et un rendement assez faibles par rapport aux lignées avec une haute glaucescence notamment en conditions de sécheresse. En outre, la meilleure émergence et la bonne croissance au début de cycle (l'installation des plantes vigoureuses) ont été signalées comme étant des traits importants en terme de WUE chez les

céréales en conditions méditerranéennes (Richards et al, 2001, 2002). La présence d'un couvert végétal pourrait diminuer l'évaporation de l'eau du sol.

En effet, ce ci pourrait être réalisé via certaines pratiques culturales tels que: le semis précoce (Oweis et al, 2000, Richards et al, 2002), la fertilisation azotée (Zhang et al. 1998), et avec des petites irrigations en début de cycle (Tavakkoli & Oweis, 2004). En termes simples, la WUE est un ratio où le numérateur est le produit obtenu et le dénominateur est l'eau investie dans le processus. Elle peut être considérée à des différents niveaux et échelles temporelles (Tambussi et al, 2007a).

Dans la présente étude, nous avons trouvé qu'au fur à mesure que le stress hydrique s'accroît la WUE_{totale} et WUE_{grains} augmentent. Pour les géotypes, Hedba réalise une WUE_{totale} supérieure à celle de Bousselem, par contre pour la WUE_{grains} Bousselem est meilleure que Hedba. Ce ci montre que Hedba investie l'eau consommée dans la production de la masse végétative au lieu d'en produire des grains contrairement à Bousselem comme le rapportent (Rebetzke et al, 2004). Des résultats similaires sont rapportées par (Qariani et al 2000, Blum 2005). Avec l'augmentation de la durée du stress hydrique, (El Hafid, 1997) observait une réduction significative des quantités totales d'eau consommées, avec des différences relativement petites parmi des cultivars. Il rapporte qu'au cours des deux années de son étude, la WUE_g et la WUE de la matière sèche aérienne étaient significativement inférieures pour les stress hydriques modérés et sévères par rapport aux autres traitements.

La WUE élevée a été associée à une grande tolérance à la sécheresse par Morgan et Condon (1986). Dans les conditions de sécheresse, le rendement de grain, l'efficacité d'utilisation de l'eau pour le rendement en grain et pour la matière sèche aérienne ont été fortement associés à la capacité d'ajustement osmotique et au rapport de la photosynthèse à la transpiration (El Hafid, 1997). Gummuluru et al (1989) trouvaient que les géotypes tolérants présentaient les valeurs les plus élevées de Chlorophylle, de WUE, et du rendement, et une teneur en CO_2 , interne plus faible que les géotypes sensibles. Les différences observées entre les deux groupes n'étaient cependant significatives que dans les conditions de culture sans irrigation.

Siddique et al. (1990) rapportaient que la WUE_g augmente substantiellement des anciens cultivars à ceux modernes dans les conditions méditerranéennes. La WUE_g améliorée des cultivars modernes était associée aux: développement rapide, la précocité à la floraison, la bonne structure du couvert végétal et un haut HI. Ainsi López-Castañeda et Richards (1994b) trouvaient une différence génotypique chez le blé et l'orge pour l'efficacité d'utilisation de l'eau pour le rendement en grain et pour la matière sèche aérienne.

D'après El Hafid, (1997), la WUEg élevé était associé à un haut rendement en grain. Cette première réalisée par les cultivars LA V17 et Marzak à travers tous les niveaux du stress hydrique semblait être le résultat d'un nombre élevé de grain par épi, d'un nombre élevé d'épis, et de la distribution efficace de la matière sèche (c.-à-d. un HI élevé).

Dans les conditions irriguées ou soumises à une contrainte hydrique, le rendement en grain et la matière sèche aérienne étaient fortement associés aux WUEg et WUEms qu'avec l'eau consommée (El Hafid, 1997). Cette même source avec López-Castañeda et Richards (1994b) évoquent qu'il n'y avait aucune évidence forte confirmant que la performance des cultivars de blé était due à une plus grande extraction de l'eau du sol. La variation de la date d'anthèse parmi les cultivars était l'un des facteurs influençant l'eau utilisée comme nous le rapportent (Siddique et al 1990, López-Castañeda et Richards, 1994b, El Hafid, 1997). De là, l'évidence de ces expériences indiquerait que selon le cultivar, le facteur le plus important permettant à un cultivar d'extraire plus d'eau du sol pourrait être le maintien d'un couvert végétal transpirant le plus longtemps dans la saison et/ou un système racinaire extensif (López-Castañeda et Richards, 1994a, b, El Hafid, 1997).

Dans les études récentes comme celle réalisé par Qariani et al (2000), la WUE est déterminé par les traits de la plante et les conditions (micro-) environnementales. La haute WUE est associé à la glaucescence, où les lignes avec une forte glaucescence ont la WUE plus élevée que celles avec une faible glaucescence, par contre en conditions irriguées les deux isolignées accomplirent approximativement une WUE similaire. Ainsi rapporte Blum (2005) pour les deux cultivars qu'il a utilisés. La haute WUE est observé chez le cultivar semi dwarf par rapport au landrace sous stress. Une plus grande production de biomasse sous le stress a été associée à une utilisation relativement plus grande de l'eau et à une WUE faible comme vu dans le landrace. La variation génotypique de la WUE sous déficit hydrique est affectée plus par la variation de l'eau consommée (le numérateur) plutôt que par la variation de la biomasse (le dénominateur) (Blum, 2005).

Eu égard à l'infection par les champignons endophytes les résultats de la présente étude montrent qu'il n'y a pas une différence significative entre les deux statuts de l'infection. Cependant, les plantes infectées garde une RWC moins que celle enregistrée chez les plantes non infectées et ce pour les deux traitements hydriques.

D'après, Bayat et al (2009), les plantes infectées et leur contre partie ne diffère pas en ce qui concerne la RWC. Bien que nos résultats aillent dans le même sens que ceux de (Eerens *et al* 1998; Assuero *et al* 2000; Assuero *et al* 2006) qui rapportent qu'aucun effet significatif des endophytes sur la RWC n'a été observé, ces mêmes sources trouvaient que les

plantes infectées tendent à avoir une RWC légèrement plus élevée que celle des plantes non infectées. Dans ce contexte, une étude a été menée sur trois collections de fétuque élevée du Mississippi et de la Géorgie soumis à un stress hydrique sévère en conditions contrôlées d'une chambre de culture, l'infection endophytique n'a pas affecté la teneur relative en eau, le potentiel osmotique, ou l'ajustement osmotique (White et al, 1992). Dans une étude récente, (Kannadan et Rudgers, 2008), la teneur relative en eau des feuilles était significativement plus élevée chez les plantes désinfectées comparativement aux plantes infectées seulement sous déficit hydrique. Ce résultat est conforme à l'hypothèse qui montre que les endophytes promeuvent les stratégies de conservation de l'eau chez les plantes (Malinowski et Belesky, 2000). Dans une autre étude, les feuilles des plantes infectées (E+) ont maintenu une teneur relative en eau significativement plus élevée sous déficit hydrique (Anzhi et al. 2006 in Cheplick et Faith, 2009). En effet, il paraît que l'effet endophyte est inconsistant pour ce caractère, il est donc dépendant du génotype et l'état du statut hydrique dans le sol.

Pour l'accumulation des sucres solubles et de la proline, en tenant compte de l'infection endophytique, nos résultats montrent que les quantités accumulées par les plantes infectées sont plus élevées que celles enregistrées chez les plantes désinfectées et ce pour les deux traitements hydriques. Les quantités accumulées augmentent avec l'augmentation du stress hydriques.

Concernant l'accumulation de proline, en générale nos résultats corroborent avec ceux de Bayat et al, (2009). Dans cette étude et sans tenir compte du statut hydrique ni des génotypes, les E+ concentrent plus de proline que les E-. Cependant, en appliquant des stress faibles et modérés ils trouvaient que les E- accumulent toujours des quantités supérieures à celles des E+ puis cette concentration s'élève d'une manière drastique en conditions du stress hydrique sévère causant en suite une augmentation prononcé de la proline chez les E+. Dans une étude en plein champ, comparant en conditions de sécheresse trois génotypes de fétuque élevée infecté avec leur isolignées non infectées Elberson et West (1996), observaient que les E+ avaient de faibles concentrations de proline par rapport aux E-.

D'après Bayat et al, (2009), la similitude de leurs résultats avec ceux de Elberson et West (1996) en conditions de sécheresse modérée suggèrent que les E+ étaient moins stressées contrairement aux E-, et que les conditions de déficit sévère sont requis pour déclencher le mécanisme de tolérance à la sécheresse liée à la proline chez les E+ comparativement aux E-.

A notre avis, il est préférable pour vérifier ce ci chez le blé dur, de réaliser cette expérience sur un grand nombre de génotypes et de les tester sur un gradient de déficit hydrique. En plus, le métabolisme de la proline peut être affecté dans les graminées infectées

par les champignons endophytes parce que la proline est un produit du catabolisme de l'alcaloïde de l'ergot et la synthèse de peramine qui sont produit par les endophytes (Malinowski et Belesky, 2000, Bayat et al, 2009).

Outre à son rôle dans l'ajustement osmotique (Malinowski et Belesky, 2000), la proline est aussi reconnue par son activité comme antioxydant (White et Torres, 2010).

Pour l'accumulation des sucres nos résultats corroborent avec ceux de Richardson et al. (1992). Dans l'étude de ces derniers, le saccharose s'accumulait dans les plantes exposées à la sécheresse mais il était in affecté par les endophytes; cependant, les concentrations en fructose et en glucose dans les tissus végétaux de plantes infectées par les endophytes ont augmenté sous le déficit hydrique. Les endophytes n'ont eu aucun effet sur les niveaux de fructose ou de glucose dans les feuilles des plantes témoins; mais dans les tissus des plantes infectées, les concentrations en fructose étaient inférieures aux celles des plantes non infectées. Le saccharose, le seul disaccharide identifié par cette analyse, n'était pas significativement différent dans les tissus infectés et non infectés sous les deux traitements hydriques.

Belesky et Fedders (1996) rapportent que les quantités de carbohydrates non structural totales (TNC) chez la fétuque varient avec le statut d'infection et la défoliation. Ainsi, Cheplick et Cho (2003), montraient qu'il n'y avait aucune évidence que les endophytes réduisaient les niveaux de réserves en carbohydrates chez le ray-gras après la défoliation. Cette même source rapportaient qu'à l'exception de deux géotypes les concentrations en TNC des E+ étaient égales ou supérieur aux celles des E-. Pas d'influence consistante des endophytes sur le stockage des carbohydrates ou la recroissance après la défoliation n'a été détectée (Belesky et Fedders, 1996, Cheplick et Cho, 2003).

L'accumulation ou le stockage des TNC pourrait suggérer l'utilisation inefficace des hydrates de carbone pour la croissance chez les E-, ce qui corrobore avec les observations à l'égard de l'efficience de l'utilisation des nutriments minéraux dans les E+ (Malinowski & Belesky, 2000). La possibilité existe que la remobilisation des réserves stockées de carbone est facilitée, peut-être, dans des géotypes hôtes infectés par l'augmentation de l'activité hydrolytique des enzymes métabolisant le fructane (Prud'homme *et al*, 1992 in Cheplick et Cho, 2003).

D'après White et Torres (2010), l'accumulation élevée des sucres (glucose et fructose) rapportée par Richardson et al. (1992) dans les espaces apoplastiques de la fétuque élevée infectées comparativement à leur contre partie est consistant avec l'hypothèse qui montre que les champignons endophytes améliorent le largage des nutriments à fin de les absorber. Outre à leur rôle dans l'ajustement osmotique (Malinowski et Belesky, 2000), ils peuvent avoir

d'autres rôles. Ils servent comme matière première pour les endophytes pour produire des composés carbohydratés qui ont la capacité d'antioxydant. Le mannitol, l'alcool produit par les champignons endophytes à partir des sucres a été montré pour avoir une activité d'antioxydant (Jennings et al, 1998 in White et Torres, 2010). Richardson et al (1992) ont rapporté des concentrations élevées de mannitol et d'autres carbohydrates fongiques antioxydants potentiels dans les apoplastes des tissus de la fétuque élevée infectés par le *Neotyphodium coenophialum*. Le mannitol est un alcool fongique commun issu des sucres et utilisé par la plupart des champignons. On l'a présumé pour fonctionner comme osmoprotecteur dans les plantes. Il est produit par le champignon endophyte *Alternaria alternata* où il est suggéré de supprimer les réponses défensives des plantes dû aux ROS (reactive oxygen species) dans son hôte le tabac (Jennings et al, 1998 in White et Torres, 2010). Il est admis que les antioxydants des endophytes de toutes les formes contribuent pour augmenter la tolérance globale aux stress oxydatifs dans les plantes hôtes (White et Torres, 2010).

Concernant les quantités consommées en eau par les plantes, il n'y a pas une différence significative entre les E+ et les E-. Cependant, les E+ consomment plus d'eau que les E- et ce pour sans tenir compte du traitement hydrique, bien que le déficit hydrique fait diminuer les quantités d'eau consommées par les plantes. Des résultats similaires ont été trouvés chez la fétuque élevée (Assuero et al, 2000). D'autre part, (Eerens et al.1998) rapportaient que les E- consomment significativement plus d'eau que les E+.

Le rôle qui pouvait être attribué aux endophytes dans le contrôle des quantités d'eau utilisées par les plantes est son influence possible sur le comportement stomatique (conductance stomatique) (Buck, 1999, Malinowski & Belesky, 2000).

Les résultats de l'étude de Buck (1999) montraient que tandis que l'infection endophytique peut tendre à stimuler la fermeture rapide des stomates sous déficit hydrique chez quelques génotypes, la réponse n'était pas universelle à travers tous les génotypes de Fétuque. Cette même source évoque que la stimulation de la fermeture des stomates par les endophytes peut se faire par deux voies:

Soit par la production de l'acide abscissique ABA, soit par l'altération de la surface foliaire (augmentation ou diminution) malgré que cette dernière ne provoque aucune différence quant à la conductance stomatique pour les deux statuts de l'infection chez les feuilles excisées (Buck, 1999). Il ajoute que la présence d'une forte interaction génotype X environnement sur la conductance stomatique peut justifier les rapports inconsistants de l'effet des endophytes sur la conductance stomatique et la perte d'eau.

Pour la WUE et WUEg, les E+ performant moins que les E- excepté pour les E+ en traitement irrigué ou ils réalisent une WUE supérieur à celle des E-.

La réalisation d'une bonne WUE exprime l'aptitude de la plante d'en conserver l'eau et de limiter sa perte via la transpiration (le réglage de la fermeture des stomates) et d'en maintenir la photosynthèse. Dans notre la WUE WUEg augmentent avec l'accentuation du stress hydrique. Les différences qui peuvent s'observées traduisaient les stratégies qu'utilisaient les plantes dans la production (la quelle est favorisée la production des grains ou de la biomasse).

Eerens et al. (1998) rapportaient que les plantes non infectées utilisaient significativement plus d'eau que les plantes infectées, mais les différences étaient moins que celles observées pour la matière sèche et ce résultait en une augmentation significative de la WUE pour les E-comparativement aux E+.

D'après Morse et al (2002), la WUE (instantanée) suit une tendance similaire à la photosynthèse et la conductance stomatique. Les plantes non infectées tendent à avoir une WUE plus élevées que celle des plantes infectées, bien que les différences n'étaient significatives que pour quelques dates de prélèvement. Les plantes infectées avaient une WUE supérieur à celle des non infectées dans le traitement déficitaire en eau sur une des deux dates de prélèvement après que le déficit hydrique devient plus sévère. Cette même source évoque que les champignons endophytes peuvent soutenir la WUE des plantes sous déficit hydrique si la réduction des taux de transpiration des plantes infectées favorise la conservation de l'eau dans le sol.

D'autre part, la WUE agronomique (définie par Rahman et al, 2006) était plus élevée chez les E+ par rapport aux E-. Cependant, les résultats de leur étude montrent que les E+ et les E- se comportent différemment quand elles sont développées sur des sols ayant des différents statuts nutritionnels.

Considérant l'effet de l'infection endophytique en différentes conditions de sol, la haute WUE agronomique était réalisée par les E+ développées sur le sol Black Andisol ce qui indique que les plantes infectées utilisent moins d'eau pour la croissance, le rafraîchissement, le transport des nutriments, la photosynthèse et le maintien de la turgescence. Cependant, une tendance opposée est observée pour les plantes infectées développées sur le sol Red Andisol (Rahman et al, 2006).

Kannadan et Rudgers, (2008) rapportaient qu'il n'y avait pas de grandes différences entre les E+ et les E- quant à la morphologie des racines, la surface foliaire et la WUE. Ces premiers, bien qu'ils ont trouvé des augmentations dans la longueur maximale des poils absorbants et la WUE en traitement stressé relativement au traitement irrigué, il n'y avait

aucun effet significatif des endophytes sur ces traits, un résultat qui est inconsistant avec la stratégie d'évitement de la sécheresse améliorée.

En générale, les effets des endophytes sur l'efficacité de l'utilisation de l'eau et d'autres traits physiologiques importants dans la tolérance à la sécheresse n'ont pas été clairement démontrés chez les populations hôte en plein champ (Malinowski et Belesky 2000, 2006). Les résultats suggèrent que les endophytes n'affectent pas directement la WUE chez les graminées soumises à une contrainte hydrique. Les endophytes semblent aider à maintenir des processus physiologiques et biochimiques au dépend de la croissance pendant la sécheresse et à faciliter la recroissance rapide des graminées hôtes peu après la disparition de la contrainte hydrique (Malinowski et Belesky 2000).

Paramètres agronomiques

Dans la présente étude, les paramètres agronomiques (le rendement et ses composantes) mesurés comme le poids de la paille, le tallage-épi, le poids des grains, le nombre de grains, le PMG suivent une tendance similaire à l'égard du déficit hydrique. Ce dernier affecte négativement ces paramètres. Cependant, au fur et à mesure que le stress hydrique s'accroît, le taux de régression des talles diminue et le HI augmente. Pour l'ensemble des caractères du rendement Bousselem dépasse Hedba excepté pour le taux de régression des talles et le poids de la paille.

Le faible taux de régression enregistré chez Bousselem montre sa bonne adaptation en conditions de déficit hydrique par rapport à Hedba et ce ci est aussi observé pour rendement en grains comme le montre les résultats. Le taux de régression des talles varie significativement avec le régime hydrique appliqué (El Hafid, 1997). Ce premier augmente avec la prolongation de la durée de la sécheresse. Dans son étude, El Hafid (1997), évoque que le rendement en grain était plus étroitement lié à un taux de survie élevé de talles (faible taux de régression) plutôt qu'au tallage herbacé élevé.

En étudiant le taux de régression des talles chez une population de blé dur issue d'un diallèle complet 5X5, (Mansouri, 2003) et au cours d'une année très sèche (131mm) avait observé que les génotypes parentaux arrivent à faire monter environ 62% de ces talles alors que les génotypes hybrides n'arrivent à faire monter que 45% des talles. L'avortement des talles est une résultante de la compétition pour l'eau et les éléments minéraux ainsi que l'effet des températures élevées et le faible taux de régression observé chez certains génotypes par rapport à d'autres, en faisant monter un bon nombre de talles en épis, présentent leur capacité d'adaptation remarquable et leur aptitude de surmonter les difficultés environnementales.

Pour le rendement de la paille, nos résultats corroborent avec ceux de; Iqbal et al (1999), Saleem (2003) et Johari (2010).

Iqbal et al (1999) nous rapportent que le plus de pertes en rendement de paille sont enregistrées particulièrement lors de l'application du déficit hydrique au cours du stade végétatif ou au stade floraison. D'après Saleem (2003), la réponse des blés dur et tendre est similaire en déficit hydrique quant à ce paramètre et les géotypes diffèrent significativement. Dans ce contexte, une réduction du poids de la paille d'environ 18% est enregistrée lorsque les périodes de la sécheresse coïncident avec les stades de la formation de l'épi ou la floraison (Katerji et al, 2009). Johari (2010) rapporte que la réduction touchant le poids de la paille est approximativement 25% si le stress hydrique survient après la période de l'anthèse.

Hedba diffère de Bousselem en la dépassant en matière de la production de la paille parce que les variétés anciennes comme Hedba investie beaucoup plus dans la hauteur de la plante plutôt que dans la production des grains contrairement à ce qu'on observe dans les variétés relativement modernes à taille moyenne ou naines.

La formule classique pour la détermination du rendement en grains chez le blé et dont dépend fortement est bien celle du nombre de grains par épi X le poids de grains par épi X le nombre d'épis par m² (Debaeke et al, 1996). L'occurrence d'un déficit hydrique et à n'importe stade du développement végétatif réduit significativement le rendement (grains et paille) ainsi que ces composantes (Iqbal et al, 1999).

El Hafid (1997) avait conduit une expérimentation ayant pour objet l'étude de l'effet de la durée de la sécheresse chez le blé dur au cours de période de l'émergence à la fin du tallage. Les cultivars ont été soumis à 4 régimes hydriques incluant le témoin irrigué et trois autres niveaux de stress. Ces derniers ont été appliqués durant la période allant de l'émergence jusqu'au début, au milieu et à la fin du tallage herbacé par un arrêt des apports d'eau.

L'application de ces stress avait causé une diminution dans le rendement en grains et ses composantes, nombres d'épis et le nombre de grains par épi. Il rapporte aussi que la magnitude de la réduction était liée à la durée du stress hydrique.

Le début de la montaison s'avère une période très critique et sensible au manque d'eau. Au cours de ses premières semaines un déficit hydrique accentue sensiblement la régression des talles et provoque la régression des épillets notamment ceux de la base. Plus tardivement, en cours de la montaison le déficit hydrique sévère induit l'avortement des fleurs et peut entraîner la mort de l'épillet et par conséquent la diminution du nombre de grains (Gate, 1995, Debaeke et al, 1996)

Rodrigues et al, (1998) cité par Raziudin (2003) ont voulu évaluer les effets des déficits hydriques sur quelques paramètres liés au rendement, et également définir les périodes critiques des déficiences en eau et leurs intensités en relation avec le rendement du blé. Ils rapportent que le stade feuille étandard était le plus sensible au déficit hydrique, ayant pour résultat la plus grande réduction du rendement, suivie par le stade anthèse et le stade quatre feuilles. Le déficit hydrique imposé au stade feuille étandard a été associé aux réductions du poids de l'épi, du poids de mille grains, et du nombre de grains par épi. Au cours de la floraison, le déficit hydrique provoque la stérilité mâle et diminue ainsi le nombre de grains qui est la principale composante du rendement (Gate, 1995, Blum, 2007).

Le manque d'eau après la floraison, combiné à des températures élevées, entraîne une diminution du poids de 1000 grains par altération de la vitesse de remplissage des grains et/ou de la durée de remplissage (Triboï, 1990, Gate, 1995). Au cours du remplissage des grains, le manque d'eau a pour conséquence une réduction de la taille des grains (échouage), réduisant par conséquent le rendement (Gate et al, 1993, Gate, 1995). Le déficit hydrique écourte le volume potentiel du grain lorsqu'il apparaît durant les premiers stades de son développement par la réduction du nombre de cellules de l'endosperme et les amyloplastés formés, ainsi, la réduction du poids du grain résulte en raison de la réduction de la capacité de l'endosperme à accumuler l'amidon en termes du taux et de durée de remplissage (Yang et Zhang, 2006).

La supériorité du cultivar Bousselem par rapport à Hedba en matière de rendement est due particulièrement aux paramètres suivants. La précocité qui est l'un des facteurs influençant rendement. En outre, la fertilité de l'épi et la réalisation d'un bon poids de grain. D'autre part et malgré que les dates de l'épiaison étaient un peu proches, il semble que Bousselem avait un taux élevé et une durée assez longue pour le remplissage de grains. Hedba était plus sensible à ce stade au stress hydrique et conjugué aux températures élevées.

En ce qui concerne l'indice de récolte (HI), ce paramètre fournit une estimation de l'efficacité de la conversion de la matière sèche en rendement en grain. Il est largement rapporté que le rendement et aussi l'indice de récolte diminuent au fur et à mesure que le déficit hydrique s'accroît. Cependant, dans notre étude l'HI augmente avec la diminution de la disponibilité de l'eau. Nos résultats corroborent avec ceux de (Johari 2010) qui trouvait que sous déficit hydrique l'HI augmente. Cette augmentation est due probablement au déficit hydrique appliqué qui n'est pas si sévère. De même, les résultats de Qariani et al, (2000) pour les deux isolignées de la glaucoscence montrent que l'HI augmente en condition de sécheresse seulement chez les lignées ayant une forte glaucoscence contrairement à ce qui est observé chez les lignées avec une faible glaucoscence où l'HI diminue avec le stress.

D'autre part, il a été rapporté par Pecetti et Annicchiarico (1998) et Koç et al, (2003) que les cultivars anciens sont tardives et leur HI sont faibles comparativement aux cultivars modernes. Les faibles indices de récolte des cultivars anciens étaient le résultat du faible nombre de grains et leur faible poids du grain. Les différences du poids du grain étaient plus prononcées en condition de stress hydrique. Ce ci suggère d'après Koç et al, (2003) que la distribution de la matière sèche avant l'anthèse n'est pas efficace chez les cultivars anciens et en plus de ça, la fourniture des assimilés pour le développement des grains est limitée sous conditions de sécheresse.

La tendance des deux génotypes pour le rendement et ses composantes à l'égard de l'infection endophytique montre une grande variabilité pour l'ensemble des caractères et suivant aussi le statut hydrique.

Pour le taux de régression, les E+ arrivent à faire monter moins de talles en épis que les E- et ce pour et ce pour les deux traitements hydriques. Les résultats rapportés dans la bibliographie scientifique diffèrent considérablement. Au contraire de West et al. (1993), qui rapportent un taux de régression de 55% chez les E- et 42% chez les E+ de la fétuque soumise à un déficit hydrique, Eerens et al. (1998) rapportaient que les E- et les E+ de la fétuque ont le même taux de régression lorsqu'elles sont sous déficit hydrique. De nos résultats, les E- semblent être mieux adaptés que les E+. Il se peut que la symbiose entre l'hôte et l'endophyte a un coût qui se manifeste par la régression des talles dans de telles conditions de stress comme le rapportent (Cheplick et al, 2000; Cheplick, 2004, 2007).

Quant au poids de la paille, les plantes infectées produisent plus de paille que les non infectées et ce sans tenir compte des traitements hydriques. Nos résultats vont dans le même sens de West et al. (1993) pour la fétuque. D'autre part, Hesse et al (2003) en étudiant la réponse à l'infection par *Neotyphodium* spp. De trois génotypes de *Lolium perenne* qui diffèrent par leur habitats d'adaptations (zones: sèches, humides et zones caractérisées par l'alternance des périodes sèches et humides) sous deux régimes hydriques (irrigués et stressés), les résultats montrent qu'en conditions d'irrigation adéquates l'élimination des endophytes augmente significativement la production de la matière sèche chez le génotype collecté dans l'habitat sec. Cependant, en conditions de sécheresse, la quantité de la matière sèche produite diminue et les E+ ainsi que les E- ne diffèrent pas en ce paramètre pour la première date de récolte par contre, dans la deuxième date de récolte les E- ont produit significativement moins de matière sèche que les E+.

Pour le géotype adapté aux zones caractérisées par l'alternance des périodes sèches et humides, la désinfection avait des effets similaires et ce pour les deux traitements hydriques. L'absence des endophytes affecte positivement la production de la matière sèche.

Pour le troisième type (géotype adapté à la zone humide), en conditions adéquates d'irrigation l'élimination des endophytes n'affecte pas le rendement en matière sèche. En conditions de sécheresse, ce type montrait une grande sensibilité quand les endophytes sont présent.

Les résultats montrent que l'infection endophytique peut influencer la croissance et le développement ainsi que la production des géotypes et son influence est de nature non uniforme. Des effets positif et d'autres négatifs sont observés et ce ci suggère que la relation symbiotique est dépendante d'une part du géotype de la plante et celui de l'endophyte et d'autre part des conditions environnementales.

En ce qui concerne le reste des paramètres, tallage épis, nombre de grains, le poids de grains, l'indice de récolte et le poids de mille grains, globalement les plantes non infectées dépassent les plantes infectées excepté pour le poids de mille grains où les E+ ont un PMG supérieur à celui des E-. Les résultats rapportés par les chercheurs à l'égard des effets de l'infection endophytique sur ces paramètres sont en contre verse, certains rapportaient des effets positifs, d'autres observaient des effets négatifs.

En effets, dans leur étude citée au dessus, Hesse et al (2003) rapportaient qu'en conditions d'irrigation adéquates la désinfection augmente significativement le tallage épis et le PMG chez le géotype collecté dans l'habitat sec. Le nombre et rendement en grains étaient similaires. En conditions de sécheresse, les E+ et les E- ne diffèrent pas. Pour le géotype adapté aux zones caractérisées par l'alternance des périodes sèches et humides, l'élimination des endophytes avait un effet similaire et ce pour les deux traitements hydriques. Les E- ont moins de talles-épis et moins de grains par rapport aux E+. Elle diminue ainsi le rendement en grains et le PMG. Quant au géotype issu de la zone humide, la désinfection améliorait significativement le nombre et rendement en grains mais le PMG était significativement réduit chez les E- en conditions adéquates. De même, en conditions de sécheresse, les valeurs des variables de rendement étaient significativement plus élevées chez les E- excepté le PMG qui était plus élevé chez les E+. D'après cette même source, les trois géotypes varient dans leur réponse à l'élimination des endophytes.

Pour le génotype originaire des zones sèche, les résultats indiquent que cette association d'endophyte/plant est adaptée seulement aux conditions sèches de croissance, et les changements environnementaux peuvent perturber l'équilibre de l'interaction, et avoir pour résultat des effets négatifs sur la croissance de plantes dus aux endophytes. Chez le génotype adapté aux zones caractérisées par l'alternance des périodes sèches et humides, l'infection d'endophyte a favorisé de manière significative le développement des talles épis et de la production de grains (les effets qui sont associés à l'adaptation à la sécheresse).

En revanche, le génotype qui provient de la zone humide montrait une sensibilité très élevée à la sécheresse quand ce premier était infecté par les endophytes. Les résultats suggèrent que les conditions environnementales dans l'habitat d'origine des plantes puissent influencer l'interaction symbiotique entre la plante et le champignon endophyte, probablement par la sélection naturelle.

Chez la fétuque *Festuca arundinacea* et *Festuca pratensis*, (Mirlohi et al, 2007) rapportaient que l'infection endophytique avait augmenté le nombre de talles épis environ deux fois chez certains génotypes et amélioré aussi le rendement en grains.

Concernant l'indice de récolte, il semble que l'impact de l'infection endophytique est inconsistant vu la manière de sa variation non uniforme dans les deux traitements hydriques, comme d'ailleurs les autres paramètres tallage épis, nombre de grains et le poids de grains. A notre avis, il est beaucoup plus sous la dépendance du génotype et les conditions de l'environnement (température et disponibilité de l'eau). En outre, dans une autre étude récente utilisant la même démarche dans le choix des génotypes, Hesse et al (2004) évaluaient 13 génotypes de *Lolium perenne* qui diffèrent aussi par leurs habitats d'adaptations en plein champ pendant trois ans. Les résultats de cette étude montraient que les effets de l'infection endophytique sur la production des grains et le PMG étaient inconsistants.

Conclusion Générale

CONCLUSION:

Cette humble étude est réalisée sur deux parties, la première partie consistait à démontrer que le blé dur abrite dans ses grains une trame assez diverse de champignons endophytes et la deuxième partie consistait à étudier le rôle écologique dont joue cette trame fongique dans leurs relations symbiotiques particulièrement dans la tolérance au stress hydrique.

L'étude de la colonisation par les champignons endophytes

Notre étude avait montré que la fréquence de la colonisation par les champignons chez les grains de blé dur est très élevée (82%). D'autre part, la différence observée entre les différents cultivars quant à la fréquence de colonisation pourrait être due à deux principaux facteurs qui sont la prédisposition génétique du cultivar hôte à être colonisé par un champignon donné et aux conditions environnementales. Il se peut même que ces facteurs influencent l'assemblage de la mycoflore endophyte dont abrite chaque génotype.

Concernant la composition générale de la trame mycoendophyte qui vive en symbiose avec l'ensemble des génotypes étudiés, notre étude avait montré que cette première est relativement diverse mais la majorité des mycotaxons détectés est rangé au sein du groupe Mito sporique ce qui démontre la dominance particulière de cette trame fongique dans cette association et notamment du l'assemblage de l'*Alternaria*. En outre, l'ensemble des champignons endophytes détectés dans cette étude est bien évidemment transmis par le mode de transmission verticale via les graines ce qui explique la dominance des champignons Mito sporique. Ce groupe avait probablement perdu le mode de reproduction sexuée et fait recours au mode asexuée et cette adaptation implique une couverture écophysiological de la part de l'hôte comme étant une niche écologique permanente pour le partenaire fongique.

Cette partie de notre étude mérite d'être réalisé dans le futur et d'une manière plus approfondies sur la totalité de la plante de blé dur. Essayer de déterminer davantage les mycotaxons endophytes abrités dans les différentes parties de la plante de blé et d'employer les moyens possibles qui permettent d'étudier la spécificité de cette trame fongique à l'égard de la plante et voir les relations écologiques qui règnent entre les assemblages mycoendophytes au sein de la plante.

Concernant le rôle dont jouent les champignons endophytes dans leurs symbioses avec les graminées et particulièrement avec le blé dur le sujet de notre étude, il est difficile de déterminer leur rôle avec exactitude, sont-ils bénéfiques ou ils représentent un élément qui cause des préjudices à leurs hôte en puisant leur énergie nécessaire à un bon développement.

Cette confusion est peut être due, à notre avis, à un ensemble de facteurs entre autres:

- Le petit nombre de génotypes évalués dans notre expérimentation.
- Les effets bénéfiques de certains champignons endophytes pourront être masqués soit par la compétition qui se crée entre ces derniers pour les éléments nutritifs fournie par le génotype hôte, soit au stress hydrique qui n'était peut être si fort pour faire ressortir les différences entre les plantes infectées et leur contre partie.

Nous pensons que ce type de symbiose entre le blé dur et les champignons endophytes pourrait être prometteuse et pour l'exploitation des vertus de cette association, il serait intéressant à évaluer le comportement des cultivars sous différentes conditions de croissance à l'égard de l'infection endophytique tout en produisant des génotypes qui peuvent être infectés seulement par un seul champignon endophyte. Ainsi, pour en tirer des conclusions qui peuvent être extrapolées, il est recommandé à évaluer un nombre considérable d'associations endophytes / génotype et d'utiliser les différents indices calculant les intensités relatives pour les différents paramètres biologiques à fin de déterminer le type de symbiose des différentes associations endophyte / génotype.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Abbad H., El Jaafari S.A., Bort J., Araus J.L. 2004.** Comparative relationship of the flag leaf and the ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie*, 24: 19-28.
- Abbate P.E., Dardanelli J.L., Cantarero M.G., Maturano M., Melchiori R.J.M., Suero E.E. 2004.** Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Science*, 44: 474-483.
- Alderfasi A.A. 2001.** Evaluation of certain traits associated with drought resistance in wheat under field conditions. *Annals of Agri. Sci. Cairo*. 46(1): 71-83.
- Ali Dib, T., Monneveux, P., Acevedo, E. et Nachit, M.M. 1994.** Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum). *Euphytica*, 79: 65-73.
- Ali, M., Jensen, C.R., Mogensen, V.O., Andersen, M.N., Henson, I.E., 1999.** Root signaling and osmotic adjustment during intermittent soil drying sustain grain yield of field grown wheat. *Field Crops Res.* 62: 35-52.
- Aparicio N., D. Villegas, J. Casadesus, J.L. Araus and C. Royo. 2000.** Spectral vegetation indices as nondestructive tools for determining durum wheat yield. *Agro. J.* 92(1): 83-91.
- Arachevaleta, M., C. W. Bacon, C. S. Hoveland, and D. E. Radcliffe. 1989.** Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agronomy Journal* 81:83-90.
- Araus, J.L., Alegre, L., Tapia, L. and Calafell, R. 1986.** Relationship between leaf structure and gas exchange in wheat leaves at different insertion levels. *J. Exp. Bot.*, 37: 1323-1333.
- Araus J.L., Bort J., Ceccarelli S., Grando S. 1997.** Relationship between leaf structure and carbon isotope discrimination in field grown barley. *Plant Physiology and Biochemistry*, 35: 533-541.
- Araus, J.L., G.A. Slafer, M.P. Reynolds & C. Royo, 2002.** Plant breeding and drought in C-3 cereals: What should we breed for? *Ann Bot* 89: 925-940.
- Araus J.L. 2004.** The problem of sustainable water use in the Mediterranean and research requirements for agriculture. *Annals of Applied Biology*, 144: 259-272.
- Arbuzova V.S., Efremova T.T., Laikova L.I., Maystrenko O.I., Popova O.M & Pshenichnikova T.A. 1996.** The development of precise genetic stocks in two wheat cultivars and their use in genetic analysis. *Euphytica* 89:11-15
- Arduini, I. Masoni, A. Ercoli, L. and Mariotti, M. 2006.** Grain yield, and dry matter and nitrogen accumulation and remobilization in durum wheat as affected by variety and seeding rate, *Eur. J. Agron.* 25: 309-318.
- Arnold, A. E., and F. Lutzoni. 2007.** Diversity and host range of foliar fungal endophytes: Are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* 88:541-549.
- Ashraf M. Foolad, M.R, 2007.** Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59 : 206-216
- Assuero, S. G., C. Matthew, P. D. Kemp, G. C. M. Latch, D. J. Barker, and S. J. Haslett. 2000.** Morphological and physiological effects of water deficit and endophyte infection on contrasting tall fescue cultivars. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 43: 49-61.
- Assuero, S.G., Tognetti, J.A., Colabelli, M.R., Agnusdei, M.G., Petroni, E.C. & Posse, M.A. 2006.** Endophyte infection accelerates morpho-physiological responses to water deficit in tall fescue. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 49: 359-370
- Bacon, C.W. & Hinton, N.S. 1996.** Symptomless endophytic colonization of maize by *Fusarium moniliforme*. *Canadian Journal of Botany*, 74: 1195-1202.
- Bacon, C.W. & White, J.F. 2000.** Physiological adaptations in the evolution of endophytism in the Clavicipitaceae. In: *Microbial Endophytes* (C.W.Bacon & J.F. White, eds): 237-261. Marcel Dekker, Inc., New York & Basel.

- Bajji M., Lutts S. and 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. (ed.); Nachit-MM (ed.); Fonzo-N-di (ed.); Araus-JL. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, 12-14 April, Options-Méditerranéennes. Serie-A,-Séminaires-Méditerranéens. 40: 22–34.
- Bajji M., Lutts S. and 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
- Bartels D, Sunkar R 2005.** Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 24: 23-58.
- Bayat, F. Mirlohi, A. and Khodambashi, M. 2009.** Effects of Endophytic Fungi on Some Drought Tolerance Mechanisms of Tall Fescue in a Hydroponics Culture. *Russian Journal of Plant Physiology*, Vol. 56, No. 4, pp. 510-516.
- Bayman, P. 2007.** Fungal Endophytes in the Environment in (Eds.) C.P. Kubicek and I. S. Druzhinina. Environmental and Microbial Relationships, 2nd Edition The Mycota IV © Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp 213-224
- Belesky, D. P., W. C. Stringer, and N. S. Hill. 1989.** Influence of endophyte and water regime upon tall fescue accessions. I. Growth characteristics. *Annals of Botany*, 63:495-503.
- Belesky, D. P., and J. M. Fedders. 1996.** Does endophyte influence regrowth of tall fescue? *Annals of Botany* 78: 499-505.
- Belesky, D. P., and D. P. Malinowski. 2000.** Abiotic stresses and morphological plasticity and chemical adaptations of Neotyphodium-infected tall fescue plants. In Microbial endophytes, eds. C. W. Bacon and J. F. White, Jr., pp. 455-485. New York: Marcel Dekker.
- Belhassen E., This D. & Monneveux P. 1995.** Belhassen E, This D, Monneveux P. L'adaptation génétique face aux contraintes de sécheresse. *Cahiers Agricultures*, 4 : 251-61
- Blum, A. 1985.** Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Rev Plant Sci* 2:199–238.
- Blum, A. 1986.** The effects of heat stress on wheat leaf and ear photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 37(174): 111-118.
- Blum A .1989.** Osmotic adjustment and growth in barley genotypes under drought stress. *Crop Sci* 29 : 230 -233
- Blum, A., and Y. Pnuel. 1990.** Physiological attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a Mediterranean environment. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 799-810.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. and Shpiler, L.1994.** Stem reserve mobilisation supports wheat grain filling under heat stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21: 771-781.
- Blum A, Sinmena B.1995.** Isolation and characterization of variant wheat cultivars for ABA sensitivity. *Plant, Cell and Environment*, 18: 77-83.
- Blum A. et Sullivan C. Y. 1997.** The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. I. Root Drying. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1997, 24, 35-41
- Blum A., Sullivan C.Y. and H.T. Nguyen. 1997.** The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. II. Water deficit, heat and ABA. *Aust. J. Plant Physiol.*, 24(1): 43-48.
- Blum, A. 1998.** Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation, *Euphytica* 100: 77-83.
- Blum A., Zhang J. & Nguyen H.T. 1999.** Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research* 64, 287-291.
- Blum, A., 2005** Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential: Are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 56: 1159-1168.
- Blum A. 2007.** Drought stress and its impact. PlantStress. Com.

- Borrell, A., L.D. Incoll, and M.J. Dalling. 1993.** The influence of the Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserve in wheat. *Ann. Bot. (Lond.)* 71: 317-326.
- Bort, J., Febrero, A., Amaro, T., and Araus, J. L. 1994.** Role of awns in ear water-use efficiency and grain weight in barley. *Agronomie*, 2: 133-139.
- Botwright Acuña, T. L. et Wade, L. J. 2005.** Root penetration ability of wheat through thin wax-layers under drought and well-watered conditions *Aust. J. Agric. Res.* 56(11) : 1235-1244
- Botwright Acuña, T. L. Pasuquin, E. & Wade, L. J. 2007.** Genotypic differences in root penetration ability of wheat through thin wax layers in contrasting water regimes and in the field. *Plant Soil*, 301:135-149
- Bouton, J.H., Gates, R.N., Belesky, D.P. & Owsley, M. 1993.** Yield and persistence of tall fescue in the Southeastern coastal plain after removal of its endophyte. *Agronomy Journal*, 85, 52-55.
- Boyer JS. 1982.** Plant productivity and environment. *Science*, 218, 443-448.
- Boyle C., Götz M., Dammann-Tugend U. et Schulz B. 2001.** Endophyte - host interactions III. Local vs. systemic colonization. *Symbiosis*, 31:259-281.
- Bray E.A. 1997.** Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 2: 48-54.
- Brown, R.H. and Byrd, G.T., 1997a.** Transpiration efficiency, specific leaf weight and mineral concentration in peanut and pearl millet. *Crop Science*, 37: 2: 475-480
- Brown, R.H. and Byrd, G.T., 1997b.** Relationships between specific leaf weight and mineral concentration among genotypes. *Field Crops Research*, 54:19-28
- Brunner, K. Zeilinger, S. Mach, R.L. 2007.** Molecular Approaches for Studying Fungi in the Environment in (Eds.)C.P. Kubicek and I. S. Druzhinina. *Environmental and Microbial Relationships*, 2nd Edition The Mycota IV © Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp17-25
- Buck, G. W. 1999.** Neotyphodium endophyte effects on drought tolerance of Festuca germplasm, PhD University of Arkansas. 140p.
- Ceccarelli, S., Grando, S., Impiglia, A. 1998.** Choice of selection strategy in breeding barley for stress environments. *Euphytica*, 103: 297-318.
- Chandrasekar, V., R. K. Sairam, and G. C. Srivatsava, 2000:** Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. *J. Agron. Crop Sci.* 185, 219-227.
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Oserio ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C. 2002.** How do plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89: 907-916
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003.** Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Cheplick, G. P. 1997.** Effects of endophytic fungi on the phenotypic plasticity of *Lolium perenne* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 84:34-40.
- Cheplick, G. P., A. Perera, and K. Koulouris. 2000.** Effect of drought on the growth of *Lolium perenne* genotypes with and without fungal endophytes. *Functional Ecology*, 14:657-667
- Cheplick, G. P., and R. Cho. 2003.** Interactive effects of fungal endophyte infection and host genotype on growth and storage in *Lolium perenne*. *New Phytologist*, 158:183-191.
- Cheplick, G. P. 2004.** Recovery from drought stress in *Lolium perenne* (Poaceae): Are fungal endophytes detrimental? *American Journal of Botany* 91:1960-1968.
- Cheplick, G. P. 2007.** Costs of fungal endophyte infection in *Lolium perenne* genotypes from Eurasia and North Africa under extreme resource limitation. *Environmental and Experimental Botany*, 60:202-210.
- Cheplick, G. P. Faeth, S H., 2009.** Ecology and evolution of the grass-endophyte symbiosis. ed by Oxford University Press, Inc. New York 252pp

- Christensen, M. J., O. J.-P. Ball, R. J. Bennett, and C. L. Schardl. 1997.** Fungal and host genotype effects on compatibility and vascular colonization by *Epichloë festucae*. *Mycological Research*, 101:493-501.
- Christensen, M. J., R. J. Bennett, and J. Schmid. 2001.** Vascular bundle colonisation by *Neotyphodium* endophytes in natural and novel associations with grasses. *Mycological Research* 105:1239-1245.
- Clay, K. 1984.** The effect of the fungus *Atkinsonella hypoxylon* (Clavicipitaceae) on the reproductive system and demography of the grass *Danthonia spicata*. *New Phytologist*, 98:165-175.
- Clay, K., and C. Schardl. 2002.** Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *American Naturalist*, 160:S99-S127.
- Clement, S. L., L. R. Elberson, N. N. Youssef, C. M. Davitt, and R. P. Doss. 2001.** Incidence and diversity of *Neotyphodium* fungal endophytes in tall fescue from Morocco, Tunisia, and Sardinia. *Crop Science* 41:570–576.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. 2002.** Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Science*, 42: 122-131.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. 2004.** Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55: 2447-2460.
- Crous, P. W., O. Petrini, G. F. Marais, Z. A. Pretorius, and F. Rehder. 1995.** Occurrence of fungal endophytes in cultivars of *Triticum aestivum* in South Africa. *Mycoscience*, 36:105-111.
- Davies WJ, Zhang J.1991.** Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 55-76.
- De Battista, J.P., Bouton, J.H., Bacon, C.W. & Siegel, M.R. 1990.** Rhizome and herbage production of endophyte-removed tall fescue clones and populations. *Agronomy Journal*, 82: 651-654.
- Deacon J. 2006.** Fungal biology. 4ème édition. Blackwell Publishing. London. 371 pp.
- Debaeke P., Cabelguenne M., Casals ML. & Puech J. 1996.** Élaboration du rendement du blé d'hiver en conditions de déficit hydrique. II. Mise au point et test d'un modèle de simulation de la culture de blé d'hiver en conditions d'alimentation hydrique et azotée variées. *Epicphase-blé. Agronomie*, 16: 25 - 46 p.
- Debaeke P, Aboudrare A. 2004.** Adaptation of crop management to water-limited environments. *European Journal of Agronomy*. 21: 433-446.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton P.A., Ruberg A. & Smith F. 1956.** Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*. 28:3:350-356.
- Duggan, B.L., Richards, R.A., van Herwaarden, A.F., Fettell, N.A., 2005.** Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (*tin*) in wheat. I. Effect on yield, yield components, and grain protein. *Aust. J. Agric. Res.* 56: 169-178
- Eapen D, Barroso M L., Ponce G., Campos M. E. and Cassab G. I. 2005.** Hydrotropism: root growth responses to water: *Trends in Plant Science*, 10: 44-50
- Edel V. 1998.** Polymerase chain reaction in mycology: an overview. In Bridge P. D., Reddy C. A. et Elander R. P. (eds.) *Applications of PCR in Mycology*. CAB International. Wallingford. pp 1-20.
- Eerens, J. P. J., R. J. Lucas, H. S. Easton, and J. G. H. White. 1998.** Influence of the endophyte (*Neotyphodium lolii*) on morphology, physiology, and alkaloid synthesis of perennial ryegrass during high temperature and water stress. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 41:219-226
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG. 2006a.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science*, 46: 73 5-746
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG. 2006b.** Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Science*, 46: 2093-2 103.

- Ehdaie, B. Alloush, G.A. Waines, J.G. 2008.** Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research* .106 : 34-43
- El Hafid R. 1997.** Morphological and Physiological traits associated with early-season drought resistance in durum wheat. PhD Dep of Soil and Crop Sciences, Colorado State University
- El Jaafari, S. 2000.** Durum wheat breeding for abiotic stresses resistance: Defining physiological traits and criteria. . (ed.); Nachit-MM (ed.); Fonzo-N-di (ed.); Araus-JL. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, Options-Mediterranéennes. Serie-A,-Séminaires-Méditerranéens. 40: 251-256
- Elbersen, H.W. and West, C.P. 1996.** Growth and Water Relations of Field-Grown Tall Fescue as Influenced by Drought and Endophyte, *Grass Forage Sci.*, vol. 51, pp. 333-342.
- Elhani S., Martos V., Rharrabti Y., Royo C., García del Moral L.F. 2007.** Contribution of main stem and tillers to durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) grain yield and its components grown in Mediterranean environments. *Field Crops Research*, 103 : 25-35
- Elmi, A. A., and C. P. West. 1995.** Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment, and drought recovery of tall fescue. *New Phytologist*, 131:61-67.
- Ercoli L, Lulli, L Mariotti, M. Masoni, A. and Arduini, I. 2008.** Post-anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat as affected by nitrogen supply and soil water availability. *Eur. J. Agron.* 28 (2), 138-147.
- Faeth, S. H. 2002.** Are endophytic fungi defensive plant mutualists? *Oikos* 98:25-36.
- Faeth, S. H., and T. J. Sullivan. 2003.** Mutualistic asexual endophytes in a native grass are usually parasitic. *American Naturalist*, 161:310-325.
- Felix, G. A. B. 1996.** Wheat genotypes selected under optimum conditions and their response to water and heat stress. Department of Soil and Crop Sciences. Oregon State University.258p
- Fischer, R.A. and Maurer, R. 1978.** Drought resistance in spring wheat cultivar. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.*, 29: 887-912.
- Fisher P. J, Petrini, O. Lappin Scott, H. M 1992.** The distribution of some fungal and bacterial endophytes in maize (*Zea mays* L.). *New Phytologist*, 122:299-305
- Fisher, P.J. and Petrini, O. 1992.** Location of fungal endophytes in tissues of suaeda fruticola: a preliminary study. *Mycological Research*, 89:246-249.
- Fisher, P.J. and Petrini, O. 1992.** Fungal saprobes and pathogens as endophytes of rice (*Oryza sativa* L.). *New Phytologist*, 120 : 137-143
- Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Worland A.J., Snape J.W. 2004.** Effects of a photoperiod-response gene Ppd-D1 on yield potential and drought resistance in UK winter wheat. *Euphytica*, 135: 63-73.
- Foulkes MJ, Sylvester-Bradley R, Weightman R, Snape JW .2007.** Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research*, 103: 11-24.
- Fukai S, Cooper M .1995.** Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice. *Field Crops Research*, 40: 67-86.
- Galiba G., Simon-Sarkadi L., Kocsy G., Salgo A. and Sutka J. 1992.** Possible chromosomal location of genes determining the osmoregulation of wheat. *Theor Appl Genet*, 85:415 418
- García del Moral, L.F., Ramos, J.M., García del Moral, B., Jimenez-Tejada, M.P., 1991.** Ontogenic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. *Crop Science*, 31: 1179-1185.
- Gate P., Bouthier A., Casabianca H. & Deleens E. 1993.** Caractères physiologiques décrivant la tolérance à la sécheresse des blés cultivés en France : interprétation des corrélations entre le rendement et la composition isotopique du carbone des grains. Colloque Diversité génétique et amélioration variétale Montpellier (France). Les colloques. 64. INRA. Paris.
- Gate, P. 1995.** Ecophysiologie du blé : De la plante à la culture. La voisier, Paris. 429 p.

- Gebbing, T. Schnyder, H. and Kühbauch, W. 1999.** The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ labelling, *Plant Cell Environ*, 22: 851-858.
- Giunta, F., Motzo, R. and Deidda, M., 1995.** Effects of Drought on Leaf Area Development, Biomass Production and Nitrogen Uptake of Durum Wheat grown in a Mediterranean Environment. *Australian Journal Agricultural Research*, 46: 99-111.
- González,A. Martín, I. Ayerbe, L. 1999.** Barley yield in water-stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance *Field Crops Research*, 62 :23-34.
- Gummuluru, S., Hobbs S.L.A., and S. Jana. 1989.** Genotypic variability in physiological characters and its relationship to drought tolerance in durum wheat. *Can. J. Plant Sci.* 69:703-711.
- Hadjichristodoulou, A., 1985.** The stability of the number of tillers of barley varieties and its relation with consistency of performance under semi-arid conditions. *Euphytica*, 34: 641-649.
- Hayek, T. Ben Salem, M. et Zid, E. 2000.** Mécanisme ou stratégie de résistance à la sécheresse : Cas du blé, de l'orge et du triticale. (ed.); Nachit-MM; Fonzo-N-di ; Araus-JL. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, Options-Méditerranéennes.Serie-A,-Séminaires-Méditerranéens. 40: 207-213.
- Hesse, U., W. Schoberlein, L. Wittenmayer, K. Forster, K. Warnstorff, W. Diepenbrock, and W. Merbach. 2003.** Effects of Neotyphodium endophytes on growth, reproduction and drought-stress tolerance of three *Lolium perenne* L. genotypes. *Grass and Forage Science*, 58:407-415.
- Hesse, U., H. Hahn, K. Andreeva, K. Forster, K. Warnstorff, W. Schoberlein, and W. Diepenbrock. 2004.** Investigations on the influence of Neotyphodium endophytes on plant growth and seed yield of *Lolium perenne* genotypes. *Crop Science*, 44:1689-1695.
- Hill, N.S., W.C. Stringer, G.E. Rottinghaus, D.P. Belesky, W.A. Parrott, and D.D. Pope. 1990.** Growth, morphological and chemical component responses of tall fescue to *Acremonium coenophialum*. *Crop science*, 30:156-161.
- Hill, N. S., J. G. Pachon, and C. W. Bacon. 1996.** *Acremonium coenophialum* mediated short-and long-term drought acclimation in tall fescue. *Crop science*, 36:665-672.
- Hill, N. S., et Brown, E. 2000.** Endophyte viability in seedling tall fescue treated with fungicides. *Crop science*, 40 : 1490-1491
- Hoffmann, W. A. and Poorter, H. 2002.** Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate *Annals of Botany*, 80: 37- 42,
- Hopkins, W.G. 2003.** Physiologie végétale. Edition De Boeck Université.513p
- Hu,Y.C. Shao ,H.B. Chu,L.Y. and Gang W. 2006.** Relationship between water use efficiency (WUE) and production of different wheat genotypes at soil water deficit Colloids and Surfaces B: Biointerfaces 53 : 271-277.
- Ingram J. & Bartels D. 1996** The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47, 377-403.
- Iqbal, M., K. Ahmad, I. Alimad, M. Sadiq and M.Y. Ashraf, 1999.** Yield and yield components of durum wheat as influenced by water stress at various growth stages. *Pak. J. Biol. Sci.*, 2: 11-14.
- Johari-Pireivatlou M. 2010.** Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines. *African Journal of Biotechnology*, 9 (1), 036-040
- Johnson, R.C. 1993.** Carbon isotope discrimination, water relations, and photosynthesis in tall fescue. *Crop science*, 33:169-174.
- Jumpponen A, Trappe JM .1998.** Dark-septate root endophytes: a review with special reference to facultative biotrophic symbiosis. *New Phytologist*, 140:295-310
- Jumpponen A, 2001.** Dark septate endophytes - are they mycorrhizal ? *Mycorrhiza* 11: 207-211.
- Kameli, A. et Lösel, D.M. 1993.** Carbohydrates and water status in u heat plants under water stress. *New Phytologist*, 125 : 609-614.

- Kameli, A. et Lösel, 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.
- Kameli, A. et Lösel, D.M.I. 1996.** Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytologist*, 132(1): 57-62.
- Kannadan, S. and Rudgers, J. A. 2008.** Endophyte symbiosis benefits a rare grass under low water availability. *Functional Ecology*, 22: 706-713.
- Katerji, N. Mastrorilli, M. Hoorn, J.W. Lahmerd, F.Z. Hamdyd, A. Oweise, T. 2009.** Durum wheat and barley productivity in saline-drought environments. *Euro. J. Agron.* 31(1): 1-9.
- Kaur, N. and Gupta, A. K. 2005.** Signal transduction pathways under abiotic stresses in plants *Current Science*, Vol. 88, No. 11, 1771- 1780
- Keller, M.; C. Karutz; J. E. Schmid; P. Stamp; M. Winzeler; B. Keller and M. M. Messmer. 1999.** Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat x spelt population. *Theor. Appl. Genet.* 98: 1171-1182.
- Khan, Q. A. 2000.** Physiological aspects of drought tolerance in winter wheat. Ph.D. Thesis. Department of Soil and Crop Sciences Colorado State University. 138p
- Kirby, E.J.M, and Appleyard, M, 1987.** Development and structure of the wheat plant. In F.G.H. Lupton, ed. *Wheat Breeding*, Chapman & Hall, London, pp: 287-311.
- Kirkegaard JA, Lilley JM, Howe GN, Graham JM. 2007.** Impact of subsoil water use on wheat yield. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58, 303-315.
- Koç, N., C. Barutcular and I. Genc, 2003.** Photosynthesis and Productivity of Old and Modern Durum Wheat in a Mediterranean Environment. *Crop science*, 43: 2089-98
- Kover, P. X., and K. Clay. 1998.** Trade-off between virulence and vertical transmission and the maintenance of a virulent plant pathogen. *American Naturalist*, 152:165-175.
- Krauss J., S. A. Harri, L. Bush, R. Husi, L. Bigler, S. A. Power, and C. B. Muller. 2007.** Effects of fertiliser, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies. *Functional Ecology*, 21:107-116.
- Kubo, K., Y. Jitsuyama, K. Iwama, T. Hasegawa, and N. Watanabe, 2004:** Genotypic difference in root penetration ability by durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) evaluated by a pot with paraffin-Vaseline discs. *Plant Soil*, 262, 169-177.
- Kubo K, Iwama K, Yanagisawa A, Watanabe Y, Terauchi T, Jitsuyama Y, Mikuma T. 2006.** Genotypic variation of the ability of root to penetrate hard soil layers among Japanese wheat cultivars. *Plant Production Science*, 9: 47-55.
- Kubo ,K. Elouafi , I . Watanabe , N. Nachit ,M. M. Inagaki ,M. N. Iwama , K. and Jitsuyama, Y. 2007.** Quantitative trait loci for soil-penetrating ability of roots in durum wheat. *Plant Breeding*, 126, 375-378
- Lafitte, R., Blum, A., Atlin, G., 2003.** Using secondary traits to help identify drought-tolerant genotypes. In: Fischer, K.S., Lafitte, R., Fukai, S., Atlin, G., Hardy, B. (Eds.), *Breeding Rice for Drought-Prone Environments*. International Rice Research Institute, Los Baños, pp. 37-48.
- Lanier L., Joly P., Bondoux P. et Bellemère A. 1976.** Mycologie et Pathologie Forestière, Volume II: Pathologie forestière. Edition Masson. 478 pp.
- Lanier L., Joly P., Bondoux P. et Bellemère A. 1978.** Mycologie et Pathologie Forestière, Volume I : Mycologie forestière. Edition Masson. 487 pp.
- Larran, S. Perelló, A. Simón, M.R. et Moreno, V. 2002.** Isolation and analysis of endophytic microorganisms in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *World J Microbiol Biotechnol* 18: 683-686
- Larran, S. Perelló, A. Simón, M.R. et Moreno, V. 2007.** The endophytic fungi from wheat (*Triticum aestivum* L.). *World J Microbiol Biotech* 23 : 565-572

- Latch, G. C. M., W. F. Hunt, and D. R. Musgrave. 1985.** Endophytic fungi affect growth of perennial ryegrass. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 28:165-168.
- Lawlor, 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
- Leyronas, C., B. Meriaux, and G. Raynal. 2006.** Chemical control of *Neotyphodium* spp. endophytes in perennial ryegrass and tall fescue seeds. *Crop science*, 46:98-104.
- Li, F.S., Kang, S.Z., Zhang, J. 2004.** Interactive effects of elevated CO₂, nitrogen and drought on leaf area, stomatal conductance, and evapotranspiration of wheat. *Agricultural Water Management* 67: 221-233.
- Lilley JM, Ludlow MM, McCouch SR, O'Toole JC .1996.** Locating QTL for osmotic adjustment and dehydration tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 47: 1427-1436.
- Liu F., Jensen C.R. & Andersen M.N. 2005.** A review of drought adaptation in crop plants: changes in vegetative and reproductive physiology induced by ABA-based chemical signals. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56:1245-1252.
- López-Castañeda, C., and R.A. Richards. 1994a.** Variation in temperate cereals in rainfed environments. I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Res.* 37: 51-62
- López-Castañeda, C., and R.A. Richards. 1994b.** Variation in temperate cereals in rainfed environments. II. Phasic development and growth. *Field Crops Res.* 37: 63- 75
- Luan, S. 2002.** Signalling drought in guard cells. *Plant, Cell and Environment*: 25, 229-237.
- Ludlow M.M., Muchow R.C. 1990.** A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Adv Agron*; 43: 107-153
- Madhava Rao K.V., Raghavendra A.S. & Janardhan Reddy K. 2006.** Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. (eds.) K.V. Madhava Rao, A.S. Raghavendra and K. Janardhan Reddy, Springer: pp 1-14.
- Malinowski, D. P., A. Leuchtman, D. Schmidt, and J. Nosberger. 1997a.** Growth and water status in meadow fescue is affected by *Neotyphodium* and *Phialophora* species endophytes. *Agronomy Journal*, 89: 673-678.
- Malinowski, D. P., A. Leuchtman, D. Schmidt, and J. Nosberger. 1997b.** Symbiosis with *Neotyphodium uncinatum* endophyte may increase the competitive ability of meadow fescue. *Agronomy Journal*, 89: 833-839.
- Malinowski, D. P., D. K. Brauer, and D. P. Belesky. 1999.** The endophyte *Neotyphodium coenophialum* affects root morphology of tall fescue grown under phosphorus deficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 183:53-60.
- Malinowski, D. P., and D. P. Belesky. 2000.** Adaptations of endophyte-infected coolseason grasses to environmental stresses: mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Science*, 40: 923-940.
- Malinowski, D. P., and D. P. Belesky. 2006.** Ecological importance of *Neotyphodium* spp. grass endophytes in agroecosystems. *Grassland Science*, 52:1-14.
- Manschadi AM, Christopher J, de Voil P, Hammer GL. 2006.** The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33: 823-837.
- Mansouri, A 2003.** Analyse du rendement et de ses composantes chez quelques hybrides F2 et leurs parents de blés durs (*Triticum durum*. Desf) en zone semi-aride. Relation avec certains paramètres phéno-morphologiques. Mémoire d'ingénieur d'état, INA Batna, 65p
- Marshall D, Tunali B & Nelson LR 1999.** Occurrence of fungal endophytes in species of wild *Triticum*. *Crop science*, 39: 1507-1512.
- Martin, J. N., Carver, B. F., Hunger, R. M., and Cox, T. S. 2003.** Contributions of leaf rust resistance and awns to agronomic and grain quality performance in winter wheat. *Crop science*, 43: 1712-1717.

- Masoni, A. Ercoli, L. Mariotti, M. and Arduini, I. 2007.** Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type, *Eur. J. Agron.* 26: 179-186.
- Mastrangelo A.M., A. Rascio, L. Mazzucco, M. Russo, L. Cattivelli, N. Fonzo and C. Royo. 2000.** Molecular aspects of abiotic stress resistance in durum wheat. (ed.); Nachit-MM (ed.); Fonzo-N-di (ed.); Araus-JL. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, Options-Mediterraneennes. Serie-A,-Seminaires-Mediterraneens. 40: 207-213.
- Mayra, R. Canals, E. Borrás-Hidalgo, O.2005.** Molecular aspects of abiotic stress in plant. *Biotechnología aplicada*, 22: 1-10
- McCormick, M. K., K. L. Gross, and R. A. Smith. 2001.** *Danthonia spicata* (Poaceae) and *Atkinsonella hypoxylon* (Balansiae): environmental dependence of a symbiosis. *American Journal of Botany*, 88: 903-909.
- Merah, O., Monneveux, P., Deléens, E., 2001.** Relationships between flag leaf carbon isotope discrimination and several morpho-physiological traits in durum wheat genotypes under Mediterranean conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 45 : 63-71
- Mirlohi,A. F. Sabzalian, M. R. and Ehtemam,M. H. 2007.** Association of Endophytic Fungi with Earliness and Related Traits in Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and Meadow Fescue (*Festuca pratensis* Huds.) *Journal of Sciences and Technology of Agriculture and Natural Resources*, Vol. 10, No. 4, 239 to 239(abstract in English).
- Miura, H, M.Nakagawa and A. J. Worland. 1999** Control of ear emergence time by chromosome 2A of wheat. *Plant Breeding* 118: 85-87
- Mohr, H and Schopfer, P. 1995.** *Plant Physiology*, Springer, Berlin .603p
- Moinuddin, Fischer R.A., Sayre K.D., Reynolds M.P. 2005.** Osmotic Adjustment in Wheat in Relation to Grain Yield under Water Deficit Environments. *Agronomy Journal*, 97: 1062-1071.
- Monneveux, P. & M. Nemmar, 1986.** Contribution h l'étude de la résistance h la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) : étude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie*, 6 : 583-590.
- Monneveux P. 1991.** Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver. In : l'amélioration des plantes pour l'adaptation au milieu arides. (éd). Aupelf-Uref. J. Eurotxt.L. Paris: 165 -186 p.
- Monneveux, P. et Ribaut J.M. 2006.** Secondary traits for drought tolerance improvement in cereals. *In Drought adaptation in cereals.* .pp 97-144. Ribaut, J.M. Ed., The Harworth Press, Inc., New York.
- Morgan, J.M. 1984.** Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- Morgan, J. M., and Condon, A. G. 1986.** Water use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 523-532.
- Morgan, J. M. 1991.** A gene controlling differences in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18: 249-257.
- Morgan, J.M. 1992.** Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19: 67-76.
- Morgan, J. M. and Tan, M. K., 1996.** Chromosomal location of a wheat osmoregulation gene using RFLP analysis, *Australian Journal of Plant Physiology*, 23: 803-806.
- Morgan, J. M. 2000.** Increases in grain yield of wheat by breeding for an osmoregulation gene: relationship to water supply and evaporative demand. *Australian Journal of Agricultural Research*, 51: 971-978.

- Morse, L. J., T. A. Day, and S. H. Faeth. 2002.** Effect of Neotyphodium endophyte infection on growth and leaf gas exchange of Arizona fescue under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 48: 257-268.
- Morse, L. J., S. H. Faeth, and T. A. Day. 2007.** Neotyphodium interactions with a wild grass are driven mainly by endophyte haplotype. *Functional Ecology*, 21: 813-822.
- Motzo, R., and Giunta, F. 2002.** Awedness affects grain yield and kernel weight in near-isogenic lines of durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 53: 1285-1293.
- Munns, R. 1988.** Why measure osmotic adjustment? *Aust J Plant Physiol* 15:717-726.
- Naffaa, W., C. Ravel, and J.J. Guillaumin. 1998.** A new group of endophytes in European grasses. *Ann. appl. Biol.* 132: 211-226.
- Oweis T, Zhang H, Pala M. 2000.** Water use efficiency of rainfed and irrigation bread wheat in a Mediterranean environment. *Agron J.* 92:231-238.
- Ozturk, A. and Aydin, F. 2004.**Effect of water stress at various growth stages on some quality characteristics of winter wheat, *J. Agron. Crop Sci.* 190, pp. 93-99.
- Palta, J.A., Kobalta, T., Turner, N.C., Fillery, I.L., 1994.** Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by post-anthesis water deficit. *Crop Science*, 34, 118-124.
- Passioura JB. 2007.** The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 58, No. 2, 113-117
- Pecetti, L., Annicchiarico, P., 1998.** Agronomic value and plant type of Italian durum wheat cultivars from different eras of breeding. *Euphytica*, 99: 9-15
- Peng, S and Ismail, A. M. 2004.** Physiological Basis of Yield and Environmental Adaptation in Rice. In Henry T. Nguyen, Abraham Blum, (eds). *Physiology and Biotechnology Integration for Plant Breeding*. Marcel Dekker, Inc.
- Plaut, Z., B. J. Butow, C. S. Blumenthal and C. W. Wrigley, 2004** Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Res.* 86: 185-198.
- Poorter, H. and Bergkotte, M., 1992.** Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ*, 15: 221-229.
- Porterfield, D. M. 2002.** Environmental Sensing and Directional Growth of Plant Roots In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (eds), *Plant roots: The Hidden Half*, third ed. Marcel Dekker, New York, Basel [etc.], pp. 471-488.
- Qariani L., Jlibene, M., El Jaafari S. 1997.** Développement et utilisation de lignées isogéniques pour l'évaluation du rôle de la glaucescence dans l'efficacité d'utilisation de l'eau chez le blé. Textes et résumés des Affiches de la section C. 309-313pp. 6èmes J. Scientifiques du Réseau Biotechnologies Végétales AUPELF.UREF, Orsay, juillet 1997.
- Qariani L., El Jaafari S., Dekkaki M., Araus J.L. 2000.** Cuticular conductance, water use efficiency and drought tolerance of durum wheat isolines of differing glaucousness. (ed.); Nachit-MM (ed.); Fonzo-N-di (ed.); Araus-JL. *Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges*. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, Options-Méditerranéennes. Serie-A, Séminaires-Méditerranéens. 40: 315-318.
- Quarrie, S. A.; M. Gulli; C. Calestani; A. Steed and N. Marmaroli. 1994.** Location of a gene regulating drought-induced abscisic acid production on the long arm of chromosome 5A of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 89: 794-800.
- Rahman, M. H., and S. Saiga. 2005.** Endophytic fungi (*Neotyphodium coenophialum*) affect the growth and mineral uptake, transport and efficiency ratios in tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant and Soil*, 272:163-171.
- Rahman, M. H. Saiga, S. Sabreen, S. Kodama Y. et Tsuiki, M. 2006.** Neotyphodium endophyte infection affects the performance of tall fescue in temperate region Andisols. *Grassl Sci*, 52: 23-28.

- Ramanjulu S, Bartels D. 2002.** Drought and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Env.* 25: 141-151
- Raziuddin. 2003.** In situ and in vitro studies In wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for drought tolerance. PhD. Dept. Plant Breeding and Genetics Faculty of Crop Production Sciences. PESHAWAR, PAKISTAN. pp 219
- Rebetzke, G.J., Condon, A.G., Richards, R.A., Farquhar, G.D., 2002.** Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science*, 42: 39-745.
- Rebetzke G.J., Botwright T.L., Moore C.S., Richards R.A., Condon A.G. 2004.** Genotypic variation in specific leaf area for genetic improvement of early vigour in wheat. *Field Crops Research*, 88: 179-189.
- Rekika D., Nachit M.M., Araus J.L., Monneveux P. 1998.** Effects of water deficit on photosynthesis rate and osmotic adjustment wheats. *Photosynthetica*, 32: 129-138.
- Richards R.A., Condon A.G., Rebetzke G.J. 2001.** Traits to improve yield in dry environments. In Application of Physiology in Wheat Breeding, pp. 88-100. Eds M.P. Reynolds, J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab. DF, México: CIMMYT.
- Richards R.A., Rebetzke G.J., Condon A.G., van Herwaarden A.F. 2002.** Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 42: 111-121.
- Richardson MD, Chapman GS Jr, Hoveland CS, Bacon CW.1992.** Sugar alcohols in endophyte-infected tall fescue under drought. *Crop Science*, 32: 1060-1061.
- Rodríguez, Canales, M. Borrás-Hidalgo, E. O 2005.** Molecular aspects of abiotic stress in plants *Biotechnología Aplicada*; 22: 1-10
- Rodríguez, R. J., R. S. Redman, and J. M. Henson. 2004.** The role of fungal symbionts in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 9: 261-272.
- Rodríguez, R. J. White Jr, J. F. Arnold A. E. and Redman, R. S. 2009.** Fungal endophytes: diversity and functional roles *New Phytologist* (2009) doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x
- Rudgers, J. A. and A. L. Swafford. 2009.** Benefits of a fungal endophyte in *Elymus virginicus* decline under drought stress. *Basic and Applied Ecology*, 10:43-51
- Saeed M, Maqsood A, Ashfaq A and M. Saleem. 1996.** Agro-physiological response of wheat to drought at its various vegetative development stages. *Pak. J. of Agric. Sci.*, 33(1-4): 46-49.
- Saikkonen, K., S. H. Faeth, M. Helander, and T. J. Sullivan. 1998.** Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 319-343.
- Saikkonen, K., Wäli, P., Helander, M. & Faeth, S.H. 2004.** Evolution of endophyte-plant symbioses. *Trends in Plant Science*, 9: 275-280.
- Saleem, M., 2003.** Response of Durum and Bread wheat Genotypes to Drought Stress: Biomass and Yield components. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2(3): 290-293.
- Salem K. F. M. 2004.** The Inheritance and Molecular Mapping of Genes for Post-anthesis Drought Tolerance (PADT) in Wheat. Ph. D. Genebank Department, Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Gatersleben, Germany.
- Salsac, L. & P. Monneveux, 1991.** Relations entre la nutrition minérale et la tolérance au déficit hydrique. p. 49-66. In: E. Acevedo, A .P. Conesa, P. Monneveux & J.P. Srivastava (Eds). Physiology-Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environment. Montpellier, France, 3-6 July 1989 . Colloques INRA n° 55.
- Sánchez-Díaz, M., García, J. L., Antolín, M. C., and Araus, J. L. 2002.** Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange, and stable carbon composition of barley. *Photosynthetica* 40(3): 415-421.

- Sanguineti, M. C., S. Li, M. Maccaferri, S. Corneti, F. Rotondo et al., 2007** Dissection of genetic variability for root architecture in elite durum wheat germplasm. *Ann. Appl. Biol.* 151: 291-305.
- Santiveri, F. Royo, C. and Romagosa, I. 2004.** Growth and yield responses of spring and winter triticale cultivated under Mediterranean conditions, *Eur. J. Agron.* 20, pp. 281-292.
- Sawhney, V. Singh, D.P. 2002.** Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. *Field Crops Research*, 77 : 1- 6
- Schardl, C. L., and K. Clay. 1997.** Evolution of mutualistic endophytes from plant pathogens. In *The Mycota. V. Plant Relationships. Part B*, eds. G. C. Carroll and P. Tudzynski, pp. 221-238. Berlin: Springer-Verlag.
- Schardl, C.L, Leuchtmann, A, Spiering, M. J, 2004.** Symbiosis of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology* 55: 315-340.
- Schroeder, J. I., Kwak, J. M., and Allen, G. J. 2001.** Guard cell abscisic acid signalling and engineering drought hardiness in plants. *Nature*, 410: 327-330.
- Schulz, B., Wanke, U., Draeger, S. & Aust, H.-J. 1993.** Endophytes from herbaceous plants and shrubs: effectiveness of surface sterilisation methods. *Mycological Research*, 97: 1447-1450.
- Schulz, B., Guske, S., Dammann, U. & Boyle, C. 1998.** Endophyte-host interactions II. Defining symbiosis of the endophyte-host interaction. *Symbiosis*, 25: 213-227.
- Schulz, B., Römmert, A.-K., Dammann, U., Aust, H.-J. & Strack, D. 1999.** The endophyte-host interaction: a balanced antagonism. *Mycological Research*, 103: 1275-1283.
- Schulz, B., and C. Boyle. 2005.** The endophytic continuum. *Mycological Research*, 109: 661-686.
- Schulz, B. and Boyle, C. 2006.** What are Endophytes? in *Soil Biology*, V 9 Microbial Root Endophytes. B. Schulz, C. Boyle, T. N. Sieber (Eds.) © Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp 1-13
- Serraj R, Sinclair TR .2002.** Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell & Environment*, 25: 333-341.
- Sharma, H.C. & J.G. Waines, 1994.** Inheritance of leaf pubescence in diploid wheat. *J Hered.* 85: 286-288.
- Shin, T., Chang, C.L., Makoto, I., et Kazuyoshi, T. 2002.** Chromosome arm location of the gene controlling leaf pubescence of a Chinese local wheat cultivar 'Hong-mang-mai'. *Euphytica* 125: 141-147.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 1999.** Molecular responses to drought stress. In: Shinozaki K, Yamaguchi- Shinozaki K, eds. *Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants*. Austin, TX, USA: RG Landes Company, 11-28.
- Siddique, K.H.M., Tennant, D., Perry, M.W., Belford, R.K., 1990.** Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41, 431-447.
- Sieber, T. N., Riesen, T. K., Mueller, E. and Fried, P.M. 1988.** Endophytic fungi in four winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) differing in resistance against *Stagonospora nodorum* (Berk.) Cast. & Germ. [*Septoria nodorum* IBerk.] Berk.] *J. Phytopathol.* 122: 289-306.
- Sieber, T.N, 2002.** Fungal Root Endophytes. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (eds), *Plant roots: The Hidden Half*, third ed. Marcel Dekker, New York, Basel [etc.], pp. 887-917.
- Simane, B., P.C. Struik, M.M. Nachit, and J.M. Peacock. 1993.** Ontogenic analysis of field components and yield stability of durum wheat in water-limited environments. *Euphytica*, 71: 211-219.
- Simmons, S. R. 1987.** Growth, development and physiology. In: *Wheat and Wheat Improvement*. pp. 77-113. Madison, American Society of Agronomy Inc., Heyne EG ed.

- Skovmand B., Reynolds M.P., Delacy I.H. 2001.** Searching genetic resources for physiological traits with potential for increasing yield. In *Application of Physiology in Wheat Breeding*, pp. 17-28. Eds M.P. Reynolds, J.I. Ortiz- Monasterio and A. McNab. DF, México: CIMMYT.
- Smith, S.E., & Read, D.J. 2000.** Mycorrhizal symbiosis. 2nd ed. Academic Press, London, UK.
- Spiering, M. J., D. H. Greer, and J. Schmid. 2006.** Effects of the fungal endophyte, *Neotyphodium lolii*, on net photosynthesis and growth rates of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) are independent of in planta endophyte concentration. *Annals of Botany*, 98: 379-387.
- Stone JK, Bacon CW, White Jr JF, 2000.** An overview of endophytic microbes: endophytism defined. In: Bacon CW, White Jr JF (eds), *Microbial Endophytes*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 3-29.
- Stone JK, Polishook JD, White JF, 2004.** Endophytic fungi. In: Mueller GM, Bills GF, Foster MS (eds), *Biodiversity of fungi*. Elsevier, Amsterdam, pp. 241-270.
- Suryanarayanan T. S., Venkatesan G. et Murali T. S. 2003.** Endophytic fungal communities in leaves of tropical forest trees: diversity and distribution patterns. *Current Science*, 85 (4): 489-493.
- Tahri E., Belabed A. & Sadki K. 1997.** Effet d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.). *Bulletin de l'Institut Scientifique*. Rebat.21: 81 - 89 p.
- Tambussi E.A., Bort J., Araus J.L. 2007a.** Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann Appl Biol*. 150 : 307-321.
- Tambussi E.A., Bort J., Guiamet J.J., Nogués S., Araus J.L. 2007b.** The photosynthetic role of ears in C3 cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Reviews in Plant Science*, 26, 1-16.
- Tan B.H. et Halloran G.M. 1982.** Variation and Correlations of Proline Accumulation in Spring Wheat Cultivars. *Crop Science*, 22: 459-463
- Tardieu, F. & Zivy, M. 2006.** ESCo 'sécheresse et agriculture'. 241-257
- Tavakkoli A.R., Oweis T.Y. 2004.** The role of supplemental irrigation and nitrogen in producing bread wheat in the highlands of Iran. *Agricultural Water Management*, 65: 225-236.
- Taylor J. W., Spatafora J., O'Donnell K., Lutzoni F., James T., Hibbett D. S., Geiser D., Bruns T. D. et Blackwell M. 2004.** The fungi. In CRACRAFT J. et DONOGHUE M. J. (Eds.) *Assembling the Tree of Life*. Oxford University Press. pp 171-194.
- Teulat B, Rekika D, Nachit MM, Monneveux P 1997.** Comparative osmotic adjustments in barley and tetraploid wheats. *Plant Breeding*, 116: 519-523.
- Teulat, B., Monneveux, P., Wery, J., Borries, C., Souyris, I., Charrier, A. and This, D. (1997).** Relationships between relative water content and growth parameters under water stress in barley: A QTL study. *New Phytologist*, 137: 99-107.
- Traore S.B., R.E. Carlson, C.D. Pilcher and M.E. Rice. 2000.** Bt and non-Bt maize growth and development as affected by temperature and drought stresses. *Agro. J.* 92: 1027-1 035.
- Trejo, C. Clephan, A. L. and Davies, W. J. 1995.** How Do Stomata Read Abscisic Acid Signals? *Plant Physiol.* 109: 803-81 1
- Triboï E. 1990.** Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre. *Agronomie*, 10: 191- 200p.
- Tripathy J.N. , Zhang J. , Robin S. , Nguyen Th.T. , Nguyen H.T. 2000.** QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theor Appl Genet.* 100: 1197-1202
- Troll, W. & J. Lindsley, 1955.** A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Chem* . 215: 655-660.
- Tuberosa, R. and Salvi, S. 2004.** QTLs and genes for tolerance to abiotic stress in cereals in P.K. Gupta and R.K. Varshney (eds.), *Cereal Genomics*, 253-315. © 2004 Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands.

- Tunali B. and Marshall, D. 2000.** Antagonistic effect of endophytes against several root-rot pathogens of wheat(ed.); Nachit-MM (ed.); Fonzo-N-di (ed.); Araus-JL. Durum wheat improvement in the Mediterranean region: new challenges. Proceedings of a seminar, Zaragoza, Spain, 12-14 April, Options-Mediterraneennes.Serie-A,-Seminaires-Mediterraneens. 40: 381-386.
- Turner, N.C., 1986.** Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 175-190.
- Turner, N.C. 1997.** Further progress in crop water relation. *Adv Agron.* 58: 293-338
- Turner, N.C., G.C. Wright, and K.H.M. Siddique. 2001.** Adaptation of grain legume to water-limited environments. *Adv Agron.* 71: 193-231
- Unterseher, M., A. Reiher, K. Finstermeier, P. Otto, and W. Morawetz. 2007.** Species richness and distribution patterns of leaf-inhabiting endophytic fungi in a temperate forest canopy. *Mycological Progress* 6:201-212.
- Urao T., Yakubov B., Satoh R., Yamaguchi-Shinozaki K., Seki M., Hirayama T. & Shinozaki K. 1999.** A transmembrane hybridtype histidine kinase in Arabidopsis functions as an osmosensor. *Plant Cell*, 11: 1743-1754.
- Van Arendonk, J.J.C.M. and Poorter, H., 1994.** The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.*, 17: 963-970.
- van Herwaarden A F, Angus J F, Richards R A and Farquhar G D,1998.** 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. II. Carbohydrate and protein dynamics. *Australian Journal of Agricultural Research*, 49, 1083-1093.
- van Herwaarden A F, Angus J F, Richards R A and Farquhar G D.2003.** Response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. II. Seasonal dynamics of water-soluble carbohydrate accumulation and nitrogen uptake. *Australian Journal of Agricultural Research*,
- Van Oosterom, E.J., Acevedo, E., 1993.** Leaf-area and crop growth in relation to phenology of barley in Mediterranean environments. *Plant Soil*, 148: 223-237.
- Varma, A., Singh, A., Sahay, N.S., Sharma, J., Roy, A., Kumari, M., Raha, D., Thakran, S., Deka, D., Bharti, K., Hurek, T., Blechert, O., Rexer, K.-H., Kost, G., Hahn, A., Maier, W., Walter, M., Strack, D. & Kranner, I. 2000.** Piriformospora indica: an axenically culturable mycorrhiza-like endosymbiotic fungus. In: The Mycota, Vol. IX. Fungal Associations, (B. Hock, ed.): 125-150.
- Vendruscolo, E. C. G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C. A., Molinari, H. B. C., Marure, C. J., Vieira, L. G. E. 2007.** Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *J Plant Physiol.*164: 1367-1376
- Verscheure M., Lognay G. et Marlier M. 2002.** Revue bibliographique : les méthodes chimiques d'identification et de classification des champignons. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 6(3): 131-142.
- Vila-Aiub, M. M., P. E. Gundel, and C. M. Ghersa. 2005.** Fungal endophyte infection changes growth attributes in *Lolium multiflorum* Lam. *Austral Ecology*30:49-57.
- Volenc, J.J., Nelson, C.J. and Sleper, D.A., 1984.** Influence of temperature on leaf dark respiration of diverse tall fescue genotypes. *Crop Science*, 24: 907-912.
- Wäli, Piippa R 2006.**Environment and genetic background affecting endophyte-grass Symbiosis. Ph.D. dissertation Faculty of Science, Department of Biology, University of Oulu, Finland.
- Waller, F, Achatz, B. Baltruschat, H. Fodor, J. Becker, K. Fischer, M. Heier, T. Hückelhoven, R. Neumann, C. Wettstein, D. V. Franken, P. and Kogel, K. H 2005.** The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *PNAS.* vol. 102 n°. 38: 13386-13391.
- Wang, W. Vinocur, B. and Altman, A. 2003.** Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance *Planta*, 218: 1-14

- West, C. P., E. Izekor, K. E. Turner, and A. A. Elmi. 1993.** Endophyte effects on growth and persistence of tall fescue along a water-supply gradient. *Agronomy Journal* 85:264-270.
- West, C. P. 1994.** Physiology and drought tolerance of endophyte-infected grasses. In: *Biotechnology of Endophytic Fungi of Grasses* (Eds Bacon CW, White JF Jr), CRC Press, Boca Raton, FL, 87-99.
- White JF Jr, Torres MS, 2010.** Is plant endophyte-mediated defensive mutualism the result of oxidative stress protection? *Physiol. Plant*, 138: 440-446
- White, R. H., M. C. Engelke, S. J. Morton, J. M. Johnson-Cicalese, and B. A. Ruennele. 1992.** Acremonium endophyte effects on tall fescue drought tolerance. *Crop Science*, 32:1392-1396.
- Wilson, D. 1995.** Endophyte - the evolution of a term, and clarification of its use and definition. *Oikos*, 73: 274-276
- Worland, A.J., 1996.** The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 89: 49-57.
- Worland, A.J., A. Börner & V. Korzun, 1998.** The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 100: 385-394.
- Xiong, L & Zhu, J.K. 2002.** Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant, Cell and Environment*. 25:131-139.
- Xue GP, McIntyre CL, S. Chapman, Bower NI, Way, H Reverter, A Clarke, B Shorter, R. 2006.** Differential gene expression of wheat progeny with contrasting levels of transpiration efficiency. *Plant Mol Biol*. 61: 863-881.
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K 2005.** Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. *Trends in Plant Science*, 10: 88-94.
- Yang JC, Zhang JH, Huang ZL, Zhu QS, Wang L 2000.** Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil drying during grain filling of wheat. *Crop Science*, 40: 1645-1655.
- Yang, J.C, Zhang, J.H. 2006.** Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 169: 223-236.
- Yang,D.L. Jing, R.L. Chang, X.P. and Li,W. 2007.** Identification of Quantitative Trait loci and Environmental Interactions for Accumulation and Remobilization of Water-Soluble Carbohydrates in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Stems. *Genetics*, 176: 571-584
- Yates, I. E., Bacon, C. W., and Hinton, D. M. 1997.** Effects of endophytic infection by *Fusarium moniliforme* on corn growth and cellular morphology. *Plant Dis*. 81:723-728.
- Zerrad W., Hillali S., Mataoui B., El Antri S. & Hmyene A. 2006.** Etude comparative des mécanismes biochimiques et moléculaires de résistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur. *Biochimie, Substances naturelles et environnement. Congrès international de biochimie. Agadir.*
- Zhang J, Nguyen HT, Blum A.1999.** Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 50: 291-302.
- Zhang, H., T. Oweis, S. Garabet, and M. Pala. 1998.** Water use efficiency and transpiration efficiency of wheat under rainfed and irrigation conditions in a Mediterranean environment. *Plant Soil*, 201: 295-305.
- Zhu, J.K 2001.** Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6:66-71
- Zhu, J.K 2002.** Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53: 247-273.
- Zuccaro, A., Schulz, B & Mitchell, J. 2003.** Molecular detection of ascomycetes associated with *Fucus serratus*. *Mycological Research*, 107: 1451-1466.

Annexe

Annexe 1:

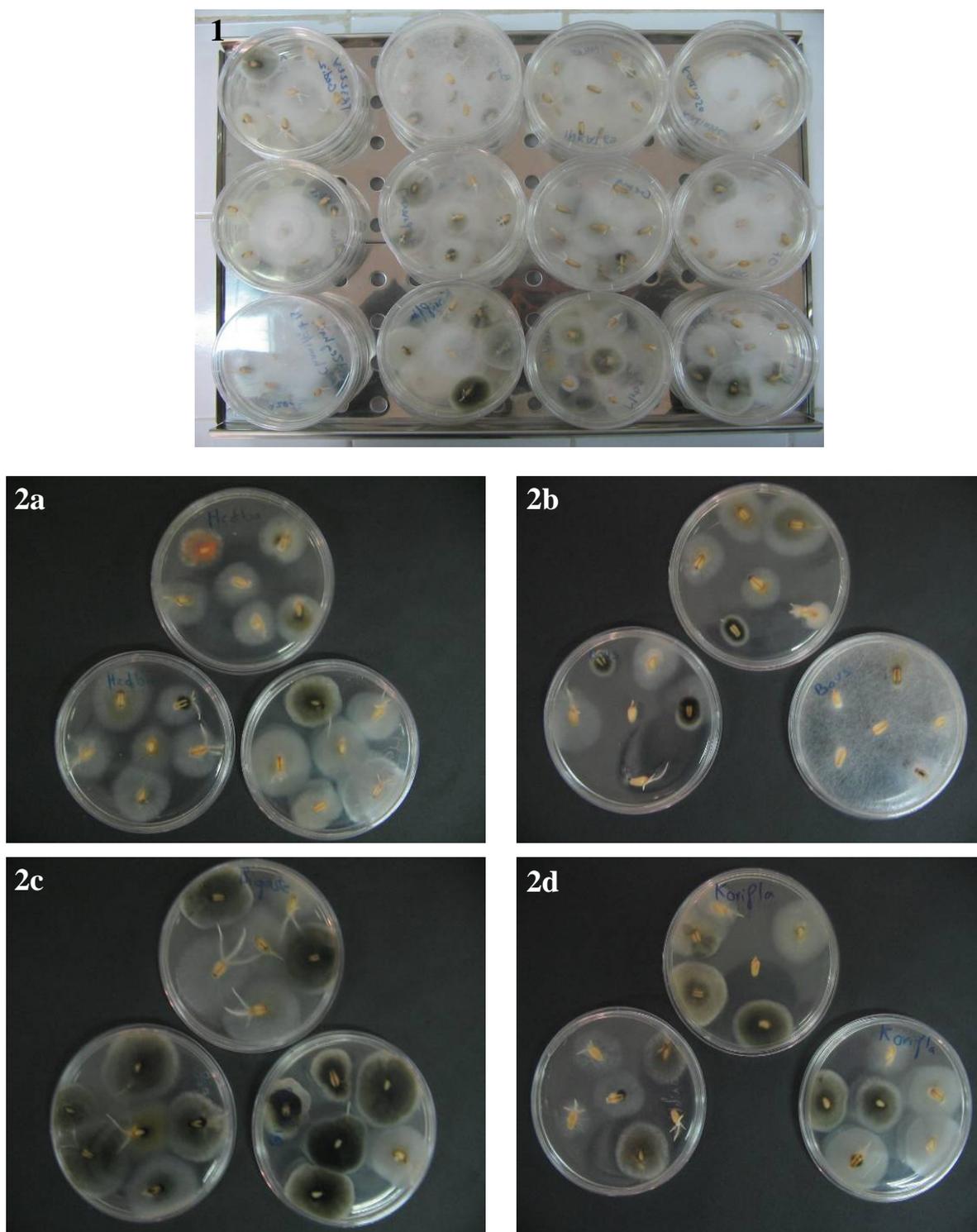


Figure A1. 1. La mise en place de l'essai (ensemencement des graines dans les boîtes pétri.)
2a,b,c,d. Emergence des colonies d'endophytes isolées à partir des grains de blé dur.

Annexe 2:

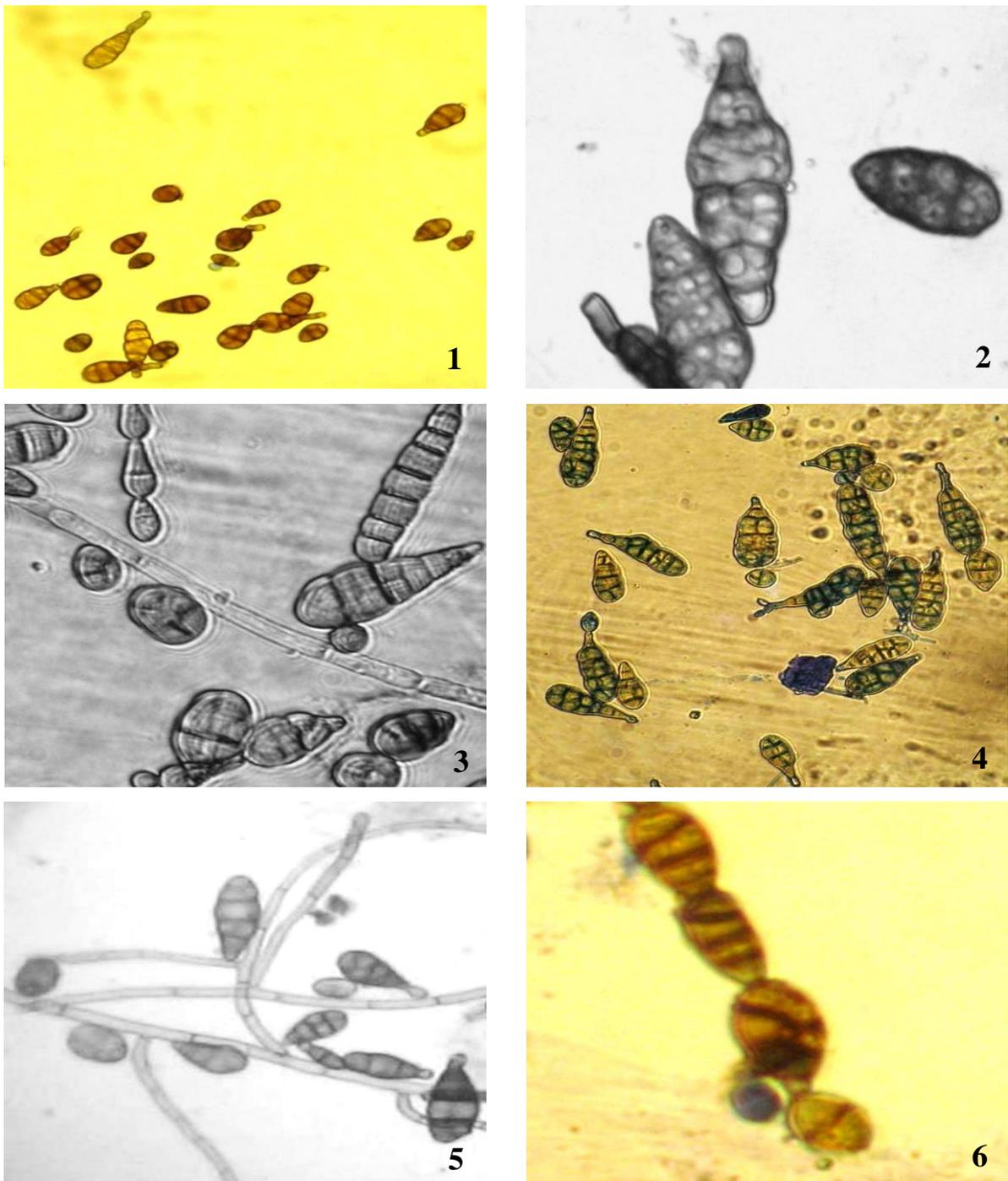


Figure A2. Vue microscopique du genre *Alternaria*.

1. 2. 3. Différentes formes conidiennes. *Alternaria* sp.; **4.** *Alternaria triticina*; **5. 6.** *Alternaria alternata*. (40X)

Annexe 3:

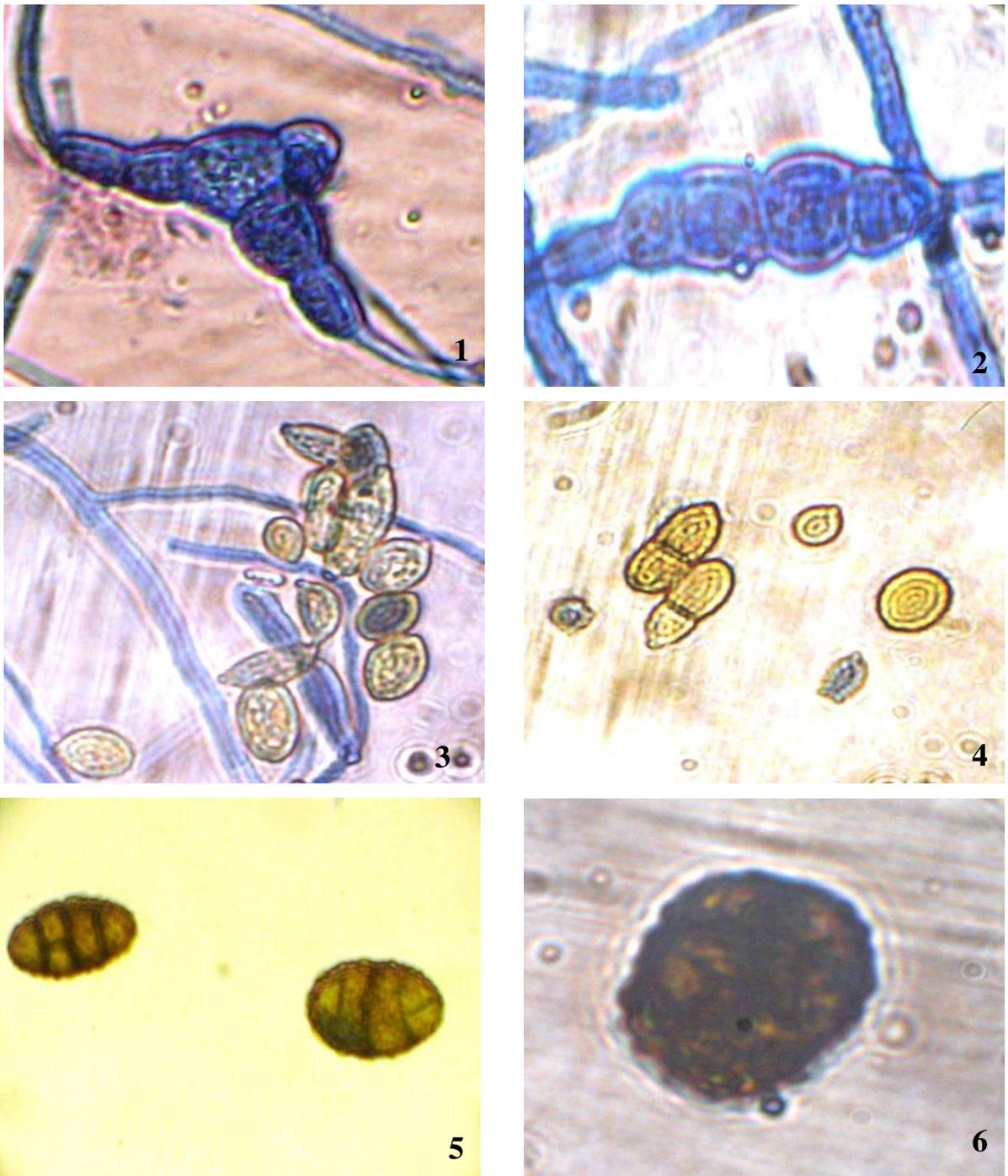


Figure A3. Vue microscopique de quelques mycoendophytes Mitosporiques et Ascomycota. **1,2.** *Fusarium* sp.(chlamydospore); **3,4.** *Cladosporium cladosporoides*.; **5,6.** *Epicoccum purpurscens*. (40X)

Annexe 4:

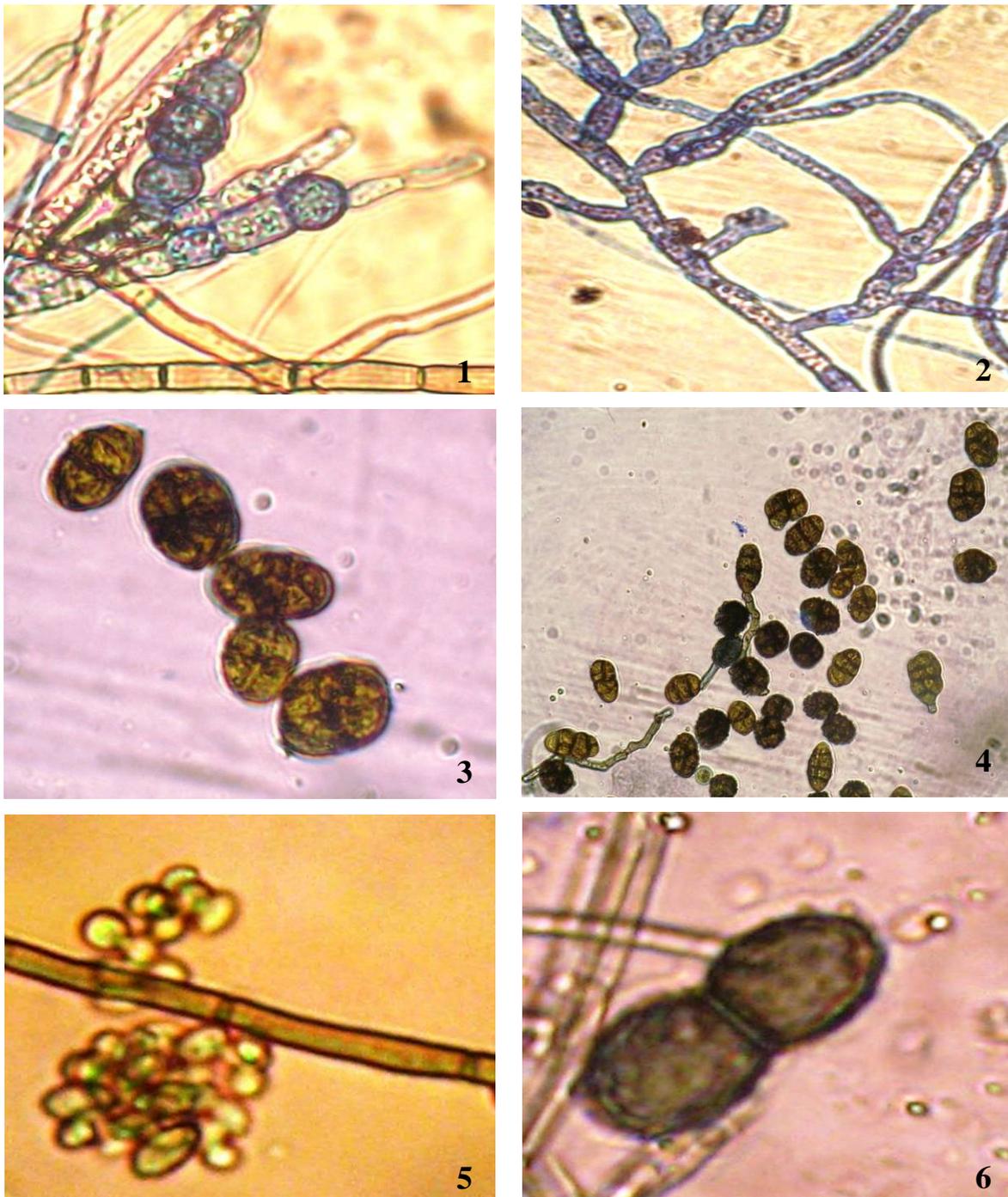


Figure A4. Vue microscopique de quelques mycoendophytes isolés à partir des grains de blé dur. **1, 2.** *Rhizoctonia* sp. (hyphe et chlamydospore); **3.** *Ulocladium* sp., **4.** *Epicoccum purpurascens* + *Ulocladium* sp.; **5,6.** *Aureobasidium* sp. (**40X**)

Suite A4:

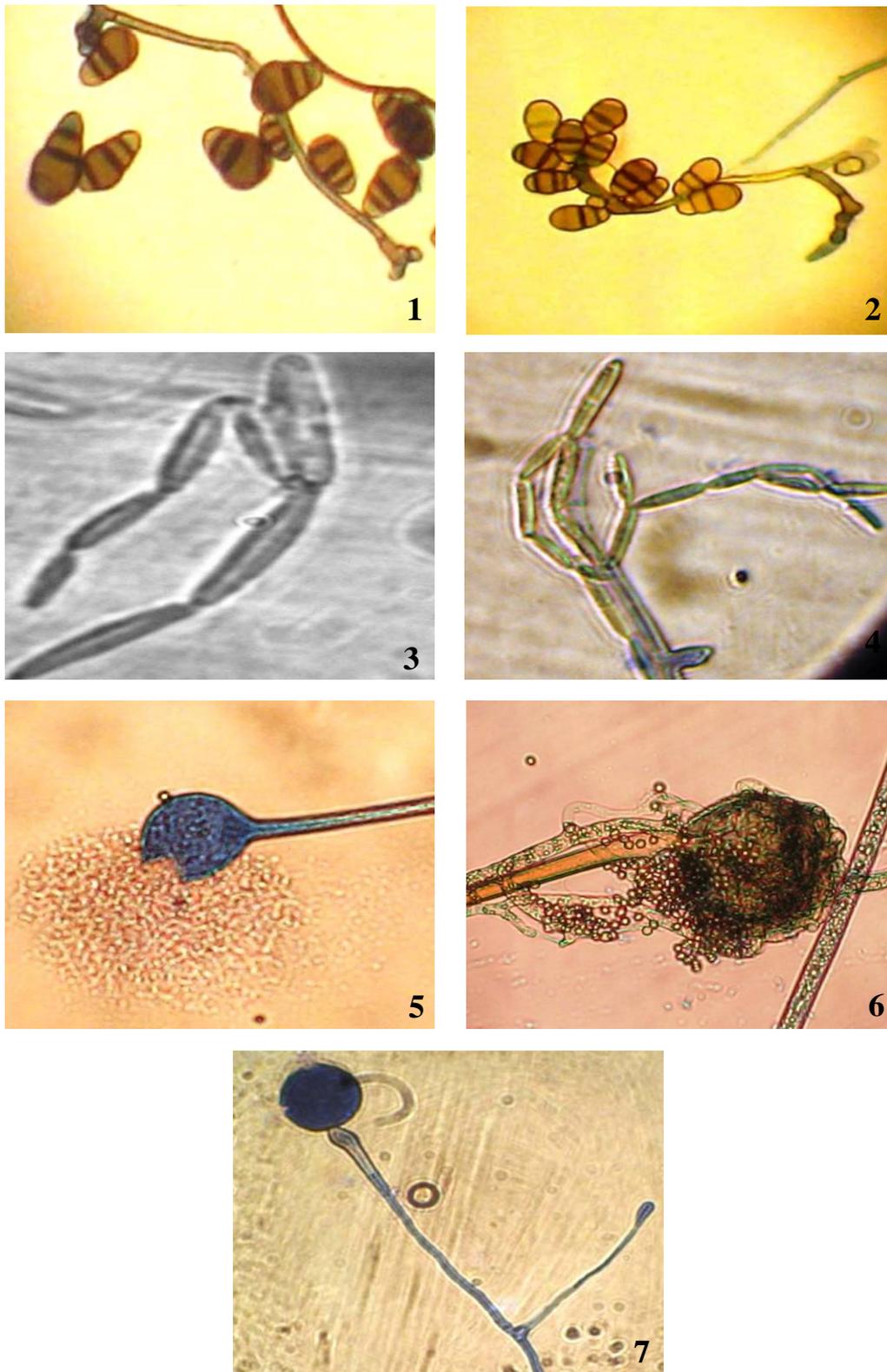


Figure A4. Vue microscopique de quelques mycoendophytes isolés à partir des grains de blé dur **1,2.***Curculararia lunata*, **3,4.** *Cercospora* sp. **5.** *Mucor* sp. **6.** *Rhizopus* sp. **7.** *Nigrospora* sp. (40X)

Annexe 5:



Figure A5. 1. La mise en place de l'essai sous abri. **2.** Emergence des plantules de blé dur. **3a,b.** La génération des plantules E- de blé dur (désinfectées) par le fongicide systémique.

Annexe 6: Tableaux de l'analyse de la variance (ANOVA) et tableaux des moyennes.

BALANCED ANOVA FOR VARIATES:TH, SF,PSF,HP,LE,LB,DEP,RGR. FILE CLSS1 26/ 4/10
23:14

VARIATE : TH

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|-------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 551.042 | 551.042 | 32.54 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 126.042 | 126.042 | 7.44 | 0.016 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 5192.04 | 5192.04 | 306.59 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 1.04167 | 1.04167 | 0.06 | 0.803 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 1.04166 | 1.04166 | 0.06 | 0.803 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 15.0417 | 15.0417 | 0.89 | 0.365 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 12.0417 | 12.0417 | 0.71 | 0.418 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 288.250 | 144.125 | 8.51 | 0.004 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 237.085 | 16.9346 | | | |
| ----- | | | | | | | |
| * | TOTAL (CORRECTED) | 23 | 6423.62 | 279.288 | | | |

VARIATE: SF

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|-------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | .209184 | .209184 | 0.04 | 0.833 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .941341 | .941341 | 0.19 | 0.670 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 371.725 | 371.725 | 76.06 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 15.5556 | 15.5556 | 3.18 | 0.093 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 6.88346 | 6.88346 | 1.41 | 0.254 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 204.294 | 204.294 | 41.80 | 0.000 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 39.9045 | 39.9045 | 8.16 | 0.012 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 31.9575 | 15.9788 | 3.27 | 0.067 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 68.4236 | 4.88740 | | | |
| ----- | | | | | | | |
| * | TOTAL (CORRECTED) | 23 | 739.894 | 32.1693 | | | |

VARIATE: PSF

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|-------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 191.039 | 191.039 | 4.99 | 0.041 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 7.70590 | 7.70590 | 0.20 | 0.664 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 3.04053 | 3.04053 | 0.08 | 0.778 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 130.843 | 130.843 | 3.42 | 0.083 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 60.5317 | 60.5317 | 1.58 | 0.227 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .685669 | .685669 | 0.02 | 0.891 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 3.09093 | 3.09093 | 0.08 | 0.777 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 14.8303 | 7.41515 | 0.19 | 0.827 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 535.722 | 38.2659 | | | |
| ----- | | | | | | | |
| * | TOTAL (CORRECTED) | 23 | 947.489 | 41.1952 | | | |

VARIATE: HP

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|---------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 2089.04 | 2089.04 | 70.38 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFECS | 1 | 15.7245 | 15.7245 | 0.53 | 0.485 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 113.442 | 113.442 | 3.82 | 0.068 | 9 |
| 4 | INFECS*GENO\$ | 1 | 14.4765 | 14.4765 | 0.49 | 0.503 | 9 |
| 5 | INFECS*STH\$ | 1 | 44.0818 | 44.0818 | 1.49 | 0.242 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 45.9954 | 45.9954 | 1.55 | 0.232 | 9 |
| 7 | INFECS*GENO\$*STH\$ | 1 | 31.6821 | 31.6821 | 1.07 | 0.320 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 14.0469 | 7.02343 | 0.24 | 0.795 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 415.526 | 29.6805 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 2784.01 | 121.044 | | | |

VARIATE: LE

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|---------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 2.83166 | 2.83166 | 18.61 | 0.001 | 9 |
| 2 | INFECS | 1 | .409017 | .409017 | 2.69 | 0.120 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | .329293 | .329293 | 2.16 | 0.160 | 9 |
| 4 | INFECS*GENO\$ | 1 | .778806E-01 | .778806E-01 | 0.51 | 0.492 | 9 |
| 5 | INFECS*STH\$ | 1 | .882887E-01 | .882887E-01 | 0.58 | 0.465 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .219429 | .219429 | 1.44 | 0.249 | 9 |
| 7 | INFECS*GENO\$*STH\$ | 1 | .367157E-02 | .367157E-02 | 0.02 | 0.873 | 9 |
| 8 | REP | 2 | .332683E-01 | .166341E-01 | 0.11 | 0.897 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 2.13042 | .152173 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 6.12293 | .266214 | | | |

VARIATE: LB

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|---------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 9.90909 | 9.90909 | 22.11 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFECS | 1 | .151186 | .151186 | 0.34 | 0.577 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 1.15108 | 1.15108 | 2.57 | 0.128 | 9 |
| 4 | INFECS*GENO\$ | 1 | .218659 | .218659 | 0.49 | 0.503 | 9 |
| 5 | INFECS*STH\$ | 1 | .340403E-01 | .340403E-01 | 0.08 | 0.783 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 4.98649 | 4.98649 | 11.12 | 0.005 | 9 |
| 7 | INFECS*GENO\$*STH\$ | 1 | .191089 | .191089 | 0.43 | 0.531 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 1.02405 | .512024 | 1.14 | 0.348 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 6.27546 | .448247 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 23.9411 | 1.04092 | | | |

VARIATE: DEP

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 376.042 | 376.042 | ***** | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 12.0417 | 12.0417 | 33.16 | 0.000 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 100.042 | 100.042 | 275.52 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | .416665E-01 | .416665E-01 | 0.11 | 0.738 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 2.04167 | 2.04167 | 5.62 | 0.031 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 12.0417 | 12.0417 | 33.16 | 0.000 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 1.04167 | 1.04167 | 2.87 | 0.109 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 3.58333 | 1.79167 | 4.93 | 0.024 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 5.08336 | .363097 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 511.958 | 22.2591 | | | |

VARIATE: RGR

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | .159003E-02 | .159003E-02 | 122.58 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .135376E-05 | .135376E-05 | 0.10 | 0.749 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | .866364E-04 | .866364E-04 | 6.68 | 0.021 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | .377085E-04 | .377085E-04 | 2.91 | 0.107 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .445199E-07 | .445199E-07 | 0.00 | 0.953 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .202667E-03 | .202667E-03 | 15.62 | 0.002 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .350084E-04 | .350084E-04 | 2.70 | 0.119 | 9 |
| 8 | REP | 2 | .677160E-05 | .338580E-05 | 0.26 | 0.777 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | .181593E-03 | .129709E-04 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | .214181E-02 | .931222E-04 | | | |

BALANCED ANOVA FOR VARIATES: RWC%, ECON, WUE, WUEg, PRO, SUC. FILE CLSS1 26/
4/10 23:14

VARIATE: RWC%

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 1517.24 | 1517.24 | 114.12 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 6.89377 | 6.89377 | 0.52 | 0.489 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 356.172 | 356.172 | 26.79 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 65.2038 | 65.2038 | 4.90 | 0.042 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .608985 | .608985 | 0.05 | 0.828 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 161.292 | 161.292 | 12.13 | 0.004 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 58.9573 | 58.9573 | 4.43 | 0.052 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 10.4903 | 5.24513 | 0.39 | 0.686 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 186.125 | 13.2946 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 2362.98 | 102.738 | | | |

VARIATE: ECON

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | .205335E-01 | .205335E-01 | 0.04 | 0.840 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .929053 | .929053 | 1.79 | 0.200 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 839.303 | 839.303 | ***** | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 1.78106 | 1.78106 | 3.42 | 0.083 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .515388 | .515388 | 0.99 | 0.338 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .631477 | .631477 | 1.21 | 0.289 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .946846 | .946846 | 1.82 | 0.196 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 1.76154 | .880771 | 1.69 | 0.219 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 7.28253 | .520180 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 853.172 | 37.0944 | | | |

VARIATE: WUE

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 2.13379 | 2.13379 | 7.12 | 0.018 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .868179E-02 | .868179E-02 | 0.03 | 0.862 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 1.35950 | 1.35950 | 4.54 | 0.049 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | .204785E-02 | .204785E-02 | 0.01 | 0.933 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .484039 | .484039 | 1.62 | 0.223 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .211668E-01 | .211668E-01 | 0.07 | 0.790 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .575836 | .575836 | 1.92 | 0.185 | 9 |
| 8 | REP | 2 | .961089 | .480545 | 1.60 | 0.235 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 4.19271 | .299479 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 9.73886 | .423429 | | | |

VARIATE: WUEG

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | .850505 | .850505 | 17.16 | 0.001 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .202250E-01 | .202250E-01 | 0.41 | 0.540 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 1.09371 | 1.09371 | 22.06 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | .130682E-01 | .130682E-01 | 0.26 | 0.621 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .915236E-03 | .915236E-03 | 0.02 | 0.889 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .577196E-01 | .577196E-01 | 1.16 | 0.299 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .643345E-03 | .643345E-03 | 0.01 | 0.907 | 9 |
| 8 | REP | 2 | .122372 | .611860E-01 | 1.23 | 0.321 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | .694058 | .495756E-01 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 2.85321 | .124053 | | | |

VARIATE: PRO

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 164176. | 164176. | 3.43 | 0.082 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 25676.0 | 25676.0 | 0.54 | 0.482 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | .752080E+07 | .752080E+07 | 157.04 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 94376.0 | 94376.0 | 1.97 | 0.179 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 1001.04 | 1001.04 | 0.02 | 0.882 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 223301. | 223301. | 4.66 | 0.047 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 1584.37 | 1584.37 | 0.03 | 0.852 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 195469. | 97734.4 | 2.04 | 0.165 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 670478. | 47891.3 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | .889687E+07 | 386820. | | | |

VARIATE: SUC

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 20722.5 | 20722.5 | 1.32 | 0.269 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 9653.80 | 9653.80 | 0.62 | 0.451 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | .177094E+07 | .177094E+07 | 112.88 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 82364.7 | 82364.7 | 5.25 | 0.036 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 3263.18 | 3263.18 | 0.21 | 0.659 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 1654.25 | 1654.25 | 0.11 | 0.748 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 213.855 | 213.855 | 0.01 | 0.905 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 92416.3 | 46208.2 | 2.95 | 0.084 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 219643. | 15688.8 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | .220087E+07 | 95690.2 | | | |

BALANCED ANOVA FOR VARIATES: TE, TH/TE, PP, PG, NG, HI, PMG. FILE CLSS1 26/ 4/10
23:14

VARIATE: TE

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 392.042 | 392.042 | 59.50 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .416667E-01 | .416667E-01 | 0.01 | 0.936 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 408.375 | 408.375 | 61.98 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 7.04167 | 7.04167 | 1.07 | 0.320 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 2.04167 | 2.04167 | 0.31 | 0.592 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 7.04167 | 7.04167 | 1.07 | 0.320 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .416667E-01 | .416667E-01 | 0.01 | 0.936 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 25.0833 | 12.5417 | 1.90 | 0.184 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 92.2500 | 6.58928 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 933.958 | 40.6069 | | | |

VARIATE: TE/TH %

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 348.330 | 348.330 | 17.76 | 0.001 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 90.7422 | 90.7422 | 4.63 | 0.047 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 247.229 | 247.229 | 12.60 | 0.003 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 18.1719 | 18.1719 | 0.93 | 0.354 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 34.7096 | 34.7096 | 1.77 | 0.203 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | .580591 | .580591 | 0.03 | 0.860 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 8.00247 | 8.00247 | 0.41 | 0.540 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 146.654 | 73.3272 | 3.74 | 0.049 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 274.639 | 19.6171 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 1169.06 | 50.8287 | | | |

VARIATE: PP

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 1107.22 | 1107.22 | 19.38 | 0.001 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 144.694 | 144.694 | 2.53 | 0.131 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 16586.0 | 16586.0 | 290.33 | 0.000 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 155.778 | 155.778 | 2.73 | 0.118 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 83.3521 | 83.3521 | 1.46 | 0.246 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 17.2222 | 17.2222 | 0.30 | 0.597 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 332.701 | 332.701 | 5.82 | 0.029 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 140.254 | 70.1269 | 1.23 | 0.323 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 799.802 | 57.1287 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 19367.0 | 842.043 | | | |

VARIATE: PG

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 147.542 | 147.542 | 12.07 | 0.004 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | .895211 | .895211 | 0.07 | 0.786 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 191.919 | 191.919 | 15.69 | 0.001 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | .549219 | .549219 | 0.04 | 0.829 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 4.14220 | 4.14220 | 0.34 | 0.576 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 7.27519 | 7.27519 | 0.59 | 0.459 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | .411969 | .411969 | 0.03 | 0.851 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 47.1730 | 23.5865 | 1.93 | 0.181 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 171.194 | 12.2281 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 571.102 | 24.8305 | | | |

VARIATE: NG

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 76501.0 | 76501.0 | 15.52 | 0.002 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 3528.37 | 3528.37 | 0.72 | 0.416 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 46025.0 | 46025.0 | 9.34 | 0.008 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 3243.37 | 3243.37 | 0.66 | 0.436 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 2838.37 | 2838.37 | 0.58 | 0.466 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 737.041 | 737.041 | 0.15 | 0.705 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 876.041 | 876.041 | 0.18 | 0.682 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 23227.6 | 11613.8 | 2.36 | 0.130 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 68987.1 | 4927.65 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 225964. | 9824.52 | | | |

VARIATE: HI

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | 1201.91 | 1201.91 | 34.81 | 0.000 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 18.4553 | 18.4553 | 0.53 | 0.483 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 554.552 | 554.552 | 16.06 | 0.001 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 11.7599 | 11.7599 | 0.34 | 0.575 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | 47.9593 | 47.9593 | 1.39 | 0.258 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 69.8056 | 69.8056 | 2.02 | 0.174 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 53.3186 | 53.3186 | 1.54 | 0.233 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 87.9191 | 43.9596 | 1.27 | 0.311 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 483.415 | 34.5296 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 2529.10 | 109.961 | | | |

VARIATE: PMG

| LN | SOURCE OF VARIATION | DF | SUMS OF SQUARES | MEAN SQUARES | F RATIO | PROB | ER LN |
|---------------------|----------------------|----|-----------------|--------------|---------|-------|-------|
| 1 | GENO\$ | 1 | .655975E-01 | .655975E-01 | 0.00 | 0.978 | 9 |
| 2 | INFEC\$ | 1 | 40.7498 | 40.7498 | 0.42 | 0.535 | 9 |
| 3 | STH\$ | 1 | 119.583 | 119.583 | 1.23 | 0.287 | 9 |
| 4 | INFEC\$*GENO\$ | 1 | 143.968 | 143.968 | 1.48 | 0.243 | 9 |
| 5 | INFEC\$*STH\$ | 1 | .750813 | .750813 | 0.01 | 0.929 | 9 |
| 6 | GENO\$*STH\$ | 1 | 3.52981 | 3.52981 | 0.04 | 0.846 | 9 |
| 7 | INFEC\$*GENO\$*STH\$ | 1 | 21.7251 | 21.7251 | 0.22 | 0.648 | 9 |
| 8 | REP | 2 | 120.737 | 60.3683 | 0.62 | 0.557 | 9 |
| * | RESIDUAL | 14 | 1365.93 | 97.5664 | | | |
| * TOTAL (CORRECTED) | | 23 | 1817.04 | 79.0017 | | | |

MEANS FOR EFFECT INFEC\$*GENO\$*STH\$

| INFEC\$ | GENO\$ | STH\$ | NOS | TH | TE | TE/TH | SF | PSF | HP |
|------------|--------|-------|-----|----------|----------|--------------|----------|----------|----------|
| E+ | HEDBA | S1 | 3 | 66.6667 | 21.0000 | 68.4683 | 17.3125 | 57.0619 | 74.4381 |
| E+ | HEDBA | S2 | 3 | 40.6667 | 13.3333 | 65.9203 | 16.7844 | 60.5704 | 72.3296 |
| E+ | BOUSS | S1 | 3 | 79.6667 | 31.3333 | 60.5745 | 27.1500 | 57.6551 | 56.8612 |
| E+ | BOUSS | S2 | 3 | 47.6667 | 21.3333 | 55.0947 | 9.79375 | 61.9229 | 55.6943 |
| E- | HEDBA | S1 | 3 | 64.3333 | 21.6667 | 66.3991 | 20.0344 | 53.7174 | 82.6187 |
| E- | HEDBA | S2 | 3 | 34.6667 | 15.0000 | 56.7310 | 16.4906 | 52.3088 | 70.4933 |
| E- | BOUSS | S1 | 3 | 73.6667 | 29.6667 | 59.6762 | 21.4937 | 65.0857 | 57.3394 |
| E- | BOUSS | S2 | 3 | 43.6667 | 21.0000 | 51.6957 | 11.4375 | 61.5655 | 55.3473 |
| SE(N= 3) | | | | 2.37589 | 1.48203 | 2.55715 | 1.27638 | 3.57146 | 3.14539 |
| 5%LSD 14DF | | | | 7.20661 | 4.49534 | 7.75641 | 3.87153 | 10.8330 | 9.54067 |
| INFEC\$ | GENO\$ | STH\$ | NOS | LE | LB | PP | PG | NG | HI |
| E+ | HEDBA | S1 | 3 | 6.97657 | 10.0352 | 99.5294 | 13.3740 | 244.667 | 13.1933 |
| E+ | HEDBA | S2 | 3 | 7.07958 | 11.2817 | 48.9776 | 9.38830 | 202.000 | 19.2424 |
| E+ | BOUSS | S1 | 3 | 6.39164 | 9.67413 | 96.7926 | 18.8694 | 404.000 | 19.5548 |
| E+ | BOUSS | S2 | 3 | 6.06270 | 9.45428 | 34.7363 | 13.2055 | 315.000 | 38.3877 |
| E- | HEDBA | S1 | 3 | 6.74759 | 10.2817 | 103.433 | 14.0265 | 326.000 | 13.3934 |
| E- | HEDBA | S2 | 3 | 6.55852 | 11.7344 | 45.4429 | 8.90317 | 215.667 | 19.7500 |
| E- | BOUSS | S1 | 3 | 6.34104 | 9.89575 | 75.6128 | 20.6511 | 414.667 | 28.5168 |
| E- | BOUSS | S2 | 3 | 5.81897 | 9.16833 | 35.9038 | 12.8014 | 306.333 | 35.7333 |
| SE(N= 3) | | | | 0.225221 | 0.386543 | 4.36382 | 2.01892 | 40.5284 | 3.39262 |
| 5%LSD 14DF | | | | 0.683144 | 1.17247 | 13.2364 | 6.12383 | 122.932 | 10.2906 |
| INFEC\$ | GENO\$ | STH\$ | NOS | PMG | DEP | RWC% | ECON | WUE | WUEG |
| E+ | HEDBA | S1 | 3 | 52.8674 | 98.0000 | 74.4333 | 20.3125 | 5.55048 | 0.650729 |
| E+ | HEDBA | S2 | 3 | 46.9135 | 96.3333 | 64.3600 | 9.50000 | 6.11165 | 0.981592 |
| E+ | BOUSS | S1 | 3 | 46.9377 | 92.0000 | 91.5817 | 21.6375 | 5.34179 | 0.872122 |
| E+ | BOUSS | S2 | 3 | 43.2555 | 86.6667 | 85.6086 | 9.38167 | 5.16458 | 1.41986 |
| E- | HEDBA | S1 | 3 | 43.1063 | 97.6667 | 81.6179 | 21.1542 | 5.55668 | 0.664114 |
| E- | HEDBA | S2 | 3 | 41.6656 | 94.0000 | 65.9123 | 8.96100 | 6.06632 | 0.990985 |
| E- | BOUSS | S1 | 3 | 50.7792 | 90.6667 | 85.9038 | 20.5950 | 4.69146 | 0.999555 |
| E- | BOUSS | S2 | 3 | 43.9987 | 85.0000 | 86.8372 | 8.54750 | 5.70189 | 1.50188 |
| SE(N= 3) | | | | 5.70282 | 0.347897 | 2.10512 | 0.416405 | 0.315953 | 0.128550 |
| 5%LSD 14DF | | | | 17.2979 | 1.05525 | 6.38531 | 1.26305 | 0.958356 | 0.389922 |
| INFEC\$ | GENO\$ | STH\$ | NOS | PRO | SUC | RGR | | | |
| E+ | HEDBA | S1 | 3 | 2563.33 | 1673.77 | 0.115614 | | | |
| E+ | HEDBA | S2 | 3 | 3493.33 | 2251.01 | 0.119956 | | | |
| E+ | BOUSS | S1 | 3 | 2346.67 | 1742.80 | 0.110070 | | | |
| E+ | BOUSS | S2 | 3 | 3630.00 | 2298.77 | 0.979562E-01 | | | |
| E- | HEDBA | S1 | 3 | 2626.67 | 1768.17 | 0.120926 | | | |
| E- | HEDBA | S2 | 3 | 3550.00 | 2310.71 | 0.120608 | | | |
| E- | BOUSS | S1 | 3 | 2126.67 | 1614.81 | 0.105536 | | | |
| E- | BOUSS | S2 | 3 | 3468.33 | 2112.20 | 0.984259E-01 | | | |
| SE(N= 3) | | | | 126.348 | 72.3160 | 0.207933E-02 | | | |
| 5%LSD 14DF | | | | 383.241 | 219.350 | 0.630708E-02 | | | |

F-PROBABILITY VALUES FOR EACH EFFECT IN THE MODEL. SECTION - 1

| VARIATE | NO. OBS. | GRAND MEAN | STANDARD | DEVIATION | C OF V | GENO\$ | INFEC\$ | STH\$ | INFEC\$*G | INFEC\$*S | GENO\$*ST | INFEC\$*G | REP |
|---------|-------------|------------|-------------|-------------|---------|--------|---------|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------|
| | | (N= 24) | ----- | ----- | SD/MEAN | | | | ENO\$ | TH\$ | H\$ | ENO\$*STH | \$ |
| | | | BASED ON | BASED ON | % | | | | | | | | |
| | | | TOTAL SS | RESID SS | | | | | | | | | |
| TH | 24 | 56.375 | 16.712 | 4.1152 | 7.3 | 0.0001 | 0.0157 | 0.0000 | 0.8027 | 0.8027 | 0.3647 | 0.4178 | 0.0039 |
| TE | 24 | 21.792 | 6.3724 | 2.5670 | 11.8 | 0.0000 | 0.9356 | 0.0000 | 0.3201 | 0.5923 | 0.3201 | 0.9356 | 0.1845 |
| TE/TH | 24 | 60.570 | 7.1294 | 4.4291 | 7.3 | 0.0009 | 0.0474 | 0.0032 | 0.3545 | 0.2025 | 0.8602 | 0.5397 | 0.0493 |
| SF | 24 | 17.562 | 5.6718 | 2.2107 | 12.6 | 0.8333 | 0.6702 | 0.0000 | 0.0930 | 0.2543 | 0.0000 | 0.0123 | 0.0673 |
| PSF | 24 | 58.736 | 6.4183 | 6.1859 | 10.5 | 0.0405 | 0.6636 | 0.7782 | 0.0827 | 0.2275 | 0.8907 | 0.7766 | 0.8272 |
| HP | 24 | 65.640 | 11.002 | 5.4480 | 8.3 | 0.0000 | 0.4847 | 0.0682 | 0.5026 | 0.2419 | 0.2322 | 0.3204 | 0.7945 |
| LE | 24 | 6.4971 | 0.51596 | 0.39009 | 6.0 | 0.0008 | 0.1201 | 0.1604 | 0.4922 | 0.4645 | 0.2488 | 0.8734 | 0.8968 |
| LB | 24 | 10.191 | 1.0203 | 0.66951 | 6.6 | 0.0004 | 0.5767 | 0.1281 | 0.5025 | 0.7827 | 0.0049 | 0.5308 | 0.3482 |
| PP | 24 | 67.554 | 29.018 | 7.5584 | 11.2 | 0.0007 | 0.1306 | 0.0000 | 0.1177 | 0.2460 | 0.5973 | 0.0288 | 0.3233 |
| PG | 24 | 13.902 | 4.9830 | 3.4969 | 25.2 | 0.0037 | 0.7863 | 0.0015 | 0.8295 | 0.5759 | 0.4588 | 0.8512 | 0.1807 |
| NG | 24 | 303.54 | 99.119 | 70.197 | 23.1 | 0.0015 | 0.4161 | 0.0083 | 0.4357 | 0.4661 | 0.7054 | 0.6818 | 0.1297 |
| HI | 24 | 23.471 | 10.486 | 5.8762 | 25.0 | 0.0000 | 0.4827 | 0.0014 | 0.5749 | 0.2575 | 0.1742 | 0.2330 | 0.3109 |
| PMG | 24 | 46.190 | 8.8883 | 9.8776 | 21.4 | 0.9778 | 0.5349 | 0.2872 | 0.2434 | 0.9288 | 0.8460 | 0.6481 | 0.5571 |
| DEP | 24 | 92.542 | 4.7180 | 0.60258 | 0.7 | 0.0000 | 0.0001 | 0.0000 | 0.7383 | 0.0312 | 0.0001 | 0.1092 | 0.0236 |
| RWC | 24 | 79.532 | 10.136 | 3.6462 | 4.6 | 0.0000 | 0.4894 | 0.0002 | 0.0421 | 0.8279 | 0.0037 | 0.0516 | 0.6856 |
| ECON | 24 | 15.011 | 6.0905 | 0.72124 | 4.8 | 0.8395 | 0.2005 | 0.0000 | 0.0825 | 0.3381 | 0.2894 | 0.1964 | 0.2186 |
| WUE | 24 | 5.5231 | 0.65071 | 0.54725 | 9.9 | 0.0176 | 0.8616 | 0.0492 | 0.9330 | 0.2226 | 0.7897 | 0.1846 | 0.2351 |
| WUEG | 24 | 1.0101 | 0.35221 | 0.22266 | 22.0 | 0.0011 | 0.5397 | 0.0004 | 0.6206 | 0.8891 | 0.2995 | 0.9071 | 0.3215 |
| PRO | 24 | 2975.6 | 621.95 | 218.84 | 7.4 | 0.0824 | 0.4821 | 0.0000 | 0.1795 | 0.8820 | 0.0467 | 0.8525 | 0.1655 |
| SUC | 24 | 1971.5 | 309.34 | 125.25 | 6.4 | 0.2694 | 0.4512 | 0.0000 | 0.0364 | 0.6587 | 0.7480 | 0.9047 | 0.0844 |
| RGR | 24 | 0.11114 | 0.96500E-02 | 0.36015E-02 | 3.2 | 0.0000 | 0.7492 | 0.0208 | 0.1071 | 0.9527 | 0.0015 | 0.1194 | 0.7765 |