

ETUDE DES INTERACTIONS ENTRE LE DEFICIT HYDRIQUE ET LA JAUNISSE NANISANTE CHEZ L'ORGE

IBRIZ ,M.,* MONNEVEUX,P.,*
CHERY ,J.,* COMEAU,A.,**

INTRODUCTION

La jaunisse nanisante est aujourd'hui l'une des maladies les plus graves des céréales à paille . Elle est provoquée par un luteovirus à ARN (Virus de la Jaunisse Nanisante de l'Orge, VJNO) . Elle est transmise par des pucerons (entre autres *Rhopalosiphum padi*), par la voie phloémique, et sa multiplication au sein de la plante hôte est contrôlée, en partie, par le gène *yd₂*, découvert chez des orges d'origine éthiopienne (comeau et Makkouk, 1988) .

Concernant la réaction de la plante au virus, Comeau et Saint Pierre (1988) donnent à la "résistance au champ" un sens très large, incluant la résistance (ou capacité à réprimer le virus), et la tolérance (ou aptitude à limiter le développement des symptômes et les pertes de rendement, malgré la présence du VJNO) .

De nombreuses observations, réalisées tant en Espagne (Lafarga, communication personnelle) qu'au Canada (Monneveux et al. 1992), révèlent que les effets de la virose sur la croissance de la plante sont d'autant plus importants que celle-ci est soumise à une contrainte hydrique .

* Chaire de Phytotechnie-Station d'Amélioration des Plantes ENSA-INRA, Montpellier, France .

** Agriculture Canada, Station de Recherches, Sainte-Foy, Quebec, Canada.

Par ailleurs, il semble que les cultivars tolérants au VJNO soient moins sensibles aux contraintes de l'environnement. Comeau et Jedlinski (1987) rapportent que les lignées tolérantes sont celles qui donnent les meilleurs rendements en conditions sèches, et Monneveux et al. (1990) notent qu'elles présentent, dans les conditions du Canada, une assez bonne tolérance au froid d'hiver. Dans le cas des sécheresses "avec VJNO", les cultivars sensibles au virus de la jaunisse se révèlent donc particulièrement affectés par la combinaison du stress viral et du stress hydrique.

L'association de caractères de résistance au virus et de tolérance au déficit hydrique a conduit Monneveux et al. (1990) à parler "d'interaction virus * déficit hydrique", et plusieurs hypothèses ont été proposées pour tenter d'expliquer cette interaction :

- le développement de la virose se traduit par un nanisme général de la plante (Bayon, 1980), qui affecterait le système racinaire. Les travaux de Eweida et al. (1988) sur avoine et ceux de Bonte (1989) sur orge montrent en effet que :

- La virose réduit considérablement le développement racinaire.

- Les génotypes tolérants au virus, ainsi qu'à l'interaction virus* déficit hydrique, sont généralement des génotypes à enracinement profond.

- La présence de particules virales en grand nombre, et la production de callose dans les lumières des tubes phloémiques, entraineraient une réduction importante des flux de sève (Eweida et al. 1988), qui pourrait être à l'origine du nanisme et de la jaunisse observés.

- La présence du virus entrainerait également des modifications biochimiques profondes qui pourraient perturber un certain nombre de fonctions de la plante (photosynthèse, ajustement osmotique) intervenant dans la tolérance ou la résistance à la contrainte hydrique : des blocages de plusieurs enzymes ont ainsi été observés, en cas de virose, par Henke (1957) et Boser (1960), in Perdrizet (1964).

Nous avons cherché dans ce travail :

- à confirmer l'hypothèse du rôle joué par les racines dans le cas de la virose;

- à décrire les principales perturbations physiologiques et biochimiques induites par la contrainte hydrique en présence du VJNO, et à analyser leurs combinaisons;

- à analyser le rôle joué par la résistance génétique au virus dans la tolérance au "double stress" (Virus* déficit hydrique).

Trois expérimentations ont été mises en place, avec les objectifs suivants :

- évaluation des effets du VJNO sur la croissance racinaire et aérienne à des stades précoces;

- description, au stade tallage, des effets du déficit hydrique, du VJNO, et de leur combinaison, sur la teneur en pigments chlorophylliens et sur divers paramètres liés à l'ajustement osmotique (potentiel hydrique foliaire, turgescence relative, accumulation d'osmorégulateurs présumés tels que la proline);

- analyse des effets du déficit hydrique, des effets du VJNO, et des effets combinés sur la teneur en différents acides aminés, en vue de préciser les conséquences de ces différents types de contraintes sur le métabolisme intermédiaire de l'azote .

Ces trois expérimentations ont été conduites sur deux variétés d'orge, l'une sensible au VJNO, et l'autre, résistante .

MATERIEL ET METHODES

1 - Conduite des essais

Les deux variétés d'orge utilisées dans les trois expérimentations proviennent d'une même population F₃ (Fig. 1) .

- LM 153/ 7-1-6 .
- LM 153/ 2-12-5 .

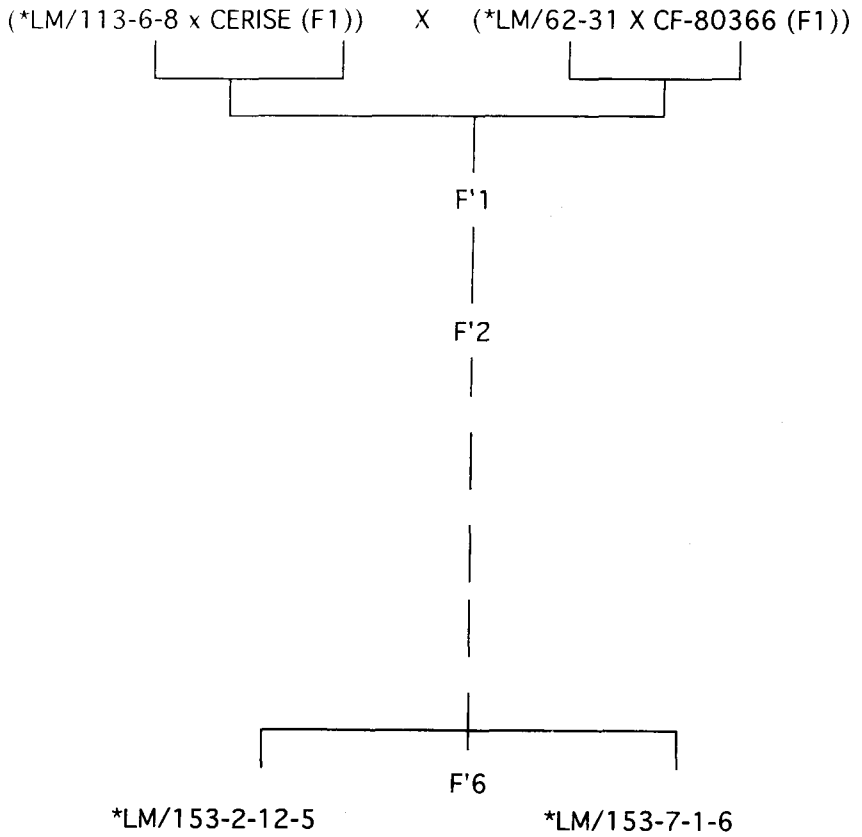
Dans les conditions du champ l'une (LM-153-7-1-6) est sensible au VJNO, et l'autre (LM 153-2-12-5) est résistante (Chery, communication personnelle); la variété résistante est porteuse du gène Yd₂ (Lapierre, communication personnelle) .

On sait par ailleurs que le gène Yd₂ protège l'orge contre l'isolat PAV du VJNO, mais est assez peu efficace contre l'isolat RPV (Herrera et Plumb, 1991) . Un mélange PAV+RPV a donc été utilisé de façon à imiter la pire situation virale possible au champ . L'usage du mélange PAV+RPV, dans l'essai actuel, permet donc de vérifier si la lignée LM-153-2-12-5 (résistante uniquement au PAV) peut encore démontrer certaines caractéristiques intéressantes dans des conditions de déficit hydrique et d'irrigation, mais aussi dans une situation de double virose associée ou non au déficit hydrique .

Dans les trois essais, les grains des deux cultivars d'orge sont mis à germer dans des boîtes de Petri; les plantules sont ensuite repiquées, dans le cas du premier essai sur du sable siliceux inerte afin de faciliter l'extraction des racines, et dans le cas des deux autres essais, sur un mélange de terre, de terreau, et de sable (en proportions équivalentes) à raison de 6 plantes par pot .

Au stade 1-2 feuilles, la moitié du matériel végétal est inoculée par des pucerons, porteurs d'un mélange viral PAV+RPV (*Padi avenae virus* + *Rhopalosiphum padi virus*) 2 à 3 jours après inoculation, les pucerons sont éliminés par un insecticide à base de Deltaméthrine (Décis) .

Dans le cas de l'essai n°1 les pots sont irrigués à l'aide d'une solution nutritive



* LM : lignée Montpellier obtention du Laboratoire d'Amélioration de l'orge, INRA Montpellier

Figure 1 : Généalogie des deux lignées d'orge étudiées .

complète (solution de Hoagland à laquelle ont été rajoutés du fer (citrate de fer : 25 g. l-1) et de la silice (silicate de sodium : 35.3 g. l-1)) .

Dans le cas des essais n°2 et 3, l'ensemble des pots est irrigué avec une solution nutritive complète jusqu'au stade 2-3 feuilles . Ensuite, au sein de chaque essai, les pots sont divisés en deux lots contenant chacun pour moitié des plantes virosées et pour moitié des plantes non virosées : les pots d'un lot continuent à bénéficier des irrigations, alors que les plantes correspondant à l'autre lot ne sont irriguées que si la teneur en eau du sol atteint une valeur égale à 30% de la capacité au champ .

La présence du virus dans les plantes inoculées est vérifiée à l'aide du test Elisa (enzyme linked Immunosorbent assay) .

2 - Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental utilisé dans l'essai n°1 (culture sur sable) est un dispositif à 3 facteurs (variétés, virus, et date de prélèvement) complètement randomisé: chaque traitement comporte 3 répétitions.

Le dispositif expérimental adopté pour les essais 2 et 3, est aussi un dispositif complètement randomisé à 3 critères de classification: variété, irrigation et virus. les différentes combinaisons: irrigué avec virus (IV), irrigué sans virus (INV), déficit hydrique avec virus (DHV) et déficit hydrique sans (DHNV) sont réparties aléatoirement au sein de chaque essai . Le nombre de répétitions utilisées est de trois.

3 - Caractères mesurés

Dans l'essai n°1, des mesures de croissance des parties aériennes et racinaires: masse de matière fraîche aérienne (MMFA), masse de matière sèche aérienne (MMSA), masse de matière sèche racinaire (MMSR), nombre de racines principales (NRP), volume racinaire (VR), longueur des racines (LR) .ont été effectuées à différents stades (stades 3.4 et 5 feuilles).

Dans l'essai n°2, plusieurs caractères morphologiques et physiologiques ont été mesurés: masse de matière sèche (MMS), teneur relative en eau (TRE), teneur en chlorophilles a et b (chl_a, chl_b), potentiel hydrique foliaire (PHF), teneur en proline (PRO).

Dans l'essai n°3, la composition des plantes en acides aminés libres a été déterminée par HPLC (High Performance Liquid Chromatography) selon la méthode de Brunet et al. (1988).

La teneur relative en eau est calculée selon la méthode de Barrs, (1968) :

$$\text{MMF-MMS} / \text{MMT-MMS} * 100$$

Où MMF : masse de matière fraîche

MMS : masse de matière sèche
MMT : masse de matière à turgescence maximale (obtenue en trempant les bases des feuilles dans de l'eau, à l'obscurité, pendant 24 heures).

Les chlorophylles a et b sont dosées par colorimétrie, après extraction à l'acétone à 80% (Lichtenthaler, 1987) .

Le potentiel hydrique foliaire est mesuré à l'aide d'une presse à membrane (Renard et Ndayishimie, 1982) .

La proline est dosée selon la méthode de Troll et Lindsley (1955) modifiée par Benlaribi et Monneveux (1988) .

Les acides aminés sont dosés par HPLC selon la méthode de Brunet et al. (1988) .

RESULTATS

ESSAI 1

Comme le montre le Tableau I, l'effet du VJNO est très hautement significatif, sur l'ensemble des variables mesurées : il en est de même pour le facteur "date de prélèvement" . L'interaction virus* date de prélèvement est quant à elle significative .

La représentation graphique de l'évolution des paramètres mesurés au cours du développement (Fig. 2) permet de constater :

- Un net effet du virus sur la croissance pondérale des parties aériennes et racinaires;
- Une croissance significativement supérieure des parties aériennes de la variété LM-153-2-12-5, résistante au VJNO .

ESSAI 2

Les facteurs irrigation et virus ont un effet significatif sur la plupart des caractères mesurés .

Le Tableau d'analyse de variance (Tableau II) et la comparaison des moyennes (Tableau III) montrent que :

- La croissance pondérale des parties aériennes est réduite par le déficit hydrique, la virose et leur combinaison;
- La teneur en chlorophylle a, est affectée par le déficit hydrique, et les teneurs en chlorophylles b, et a+b par la virose (l'interaction virus* déficit hydrique se traduisant quant à elle par une réduction significative des teneurs en

chlorophylles a, b, et a+b) :

- Le potentiel hydrique foliaire est significativement affecté par la virose et par le déficit hydrique; la combinaison des deux stress se traduit toutefois par des potentiels hydriques nettement supérieurs à ceux observés en cas de déficit hydrique seul ;

- La turgescence relative est significativement affectée par la virose et le déficit hydrique; la combinaison des deux stress se traduit toutefois par des turgescences relatives significativement plus élevées que dans le cas du déficit hydrique seul ;

- La teneur en proline des feuilles est modifiée par le déficit hydrique, la virose et leur interaction; en cas de déficit hydrique, la teneur en proline est significativement réduite par la présence du virus .

ESSAI 3

Le Tableau IV montre que les teneurs des acides aminés dosés ne sont pas affectées de la même manière par les différents stress appliqués (déficit hydrique, virus, déficit hydrique*virus) .

- les teneurs en sérine, méthionine, et valine ne présentent pas de variations significatives entre traitements ;

- les teneurs en acide glutamique, thréonine et histidine sont significativement affectées par le déficit hydrique ;

- les teneurs en acide aspartique sont affectées par l'interaction déficit hydrique*virus ;

- on note enfin l'existence d'interactions triples (variété*déficit hydrique*virus) dans le cas de l'arginine et la Lalanine .

Le Tableau V montre quant à lui que les teneurs en acides aminés totaux sont elles aussi affectées par les différents stress appliqués, et en particulier par la virose.

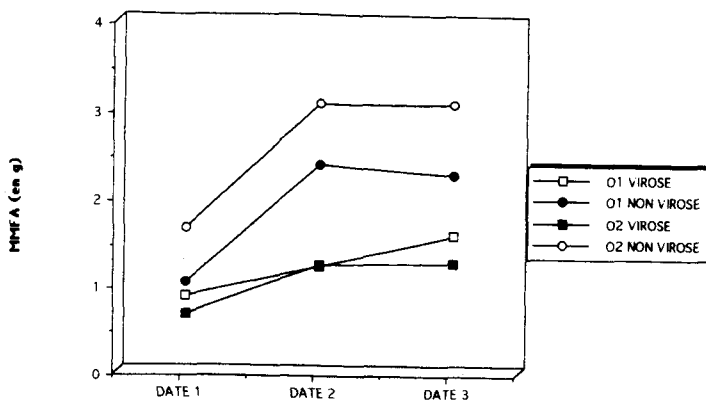
En analysant plus précisément les variations des teneurs de ces acides aminés (Fig. 3), on peut noter que la présence du virus se traduit par :

- une diminution de la teneur en acide aspartique en conditions irriguées et une augmentation en conditions sèches .

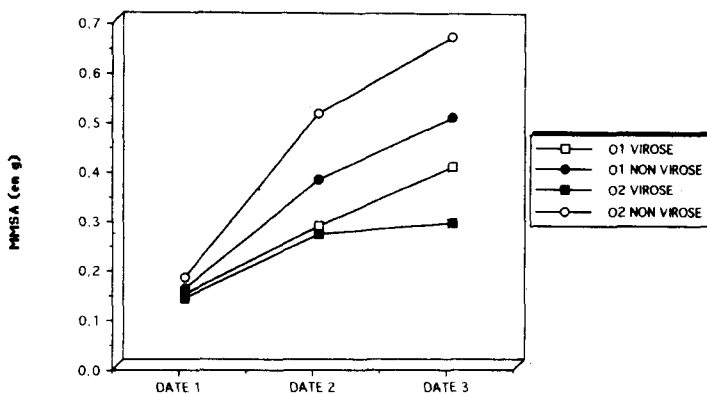
- une diminution de la teneur en acide glutamique, surtout en conditions irriguées .

- une augmentation des teneurs en asparagine, arginine et histidine, en particulier dans le cas de la variété LM-153-7-1-6 (sensible au VJNO), et en

MASSE DE MATIERE FRAICHE AERIENNE



MASSE DE MATIERE SECHE AERIENNE



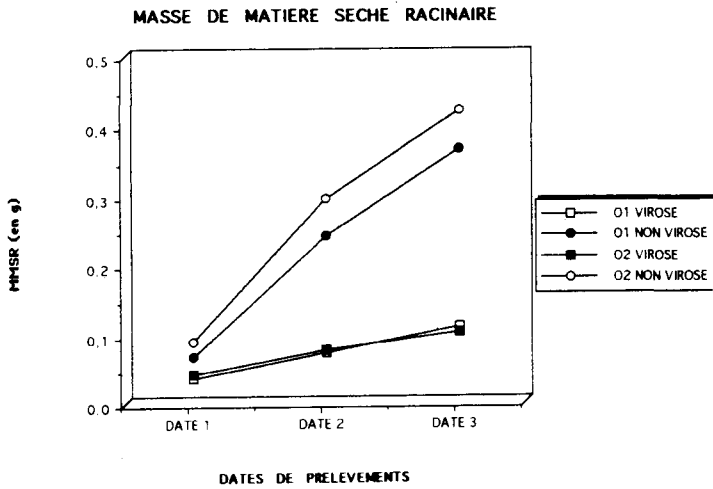
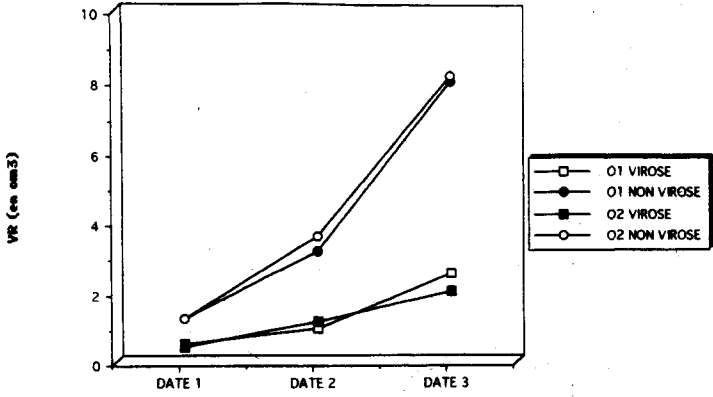


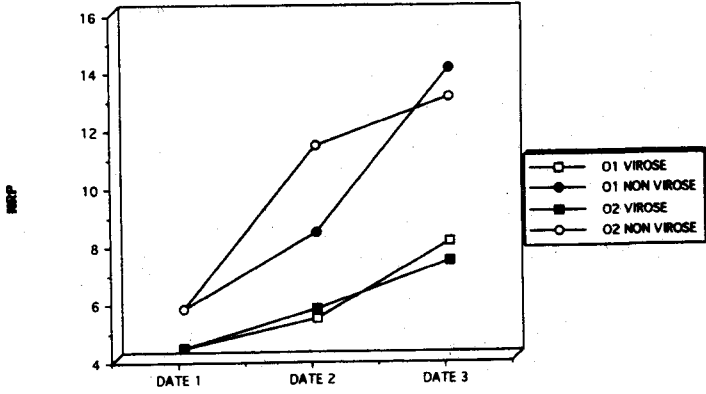
Fig.2 (a): Effets du VJNO sur la croissance des parties aériennes et racinaires (essai n°1).

DATE1: Stade 3 feuilles
 DATE2: Stade 4 feuilles
 DATE3: Stade 5 feuilles

VOLUME DES RACINES



NOMBRE DE RACINES PRINCIPALES



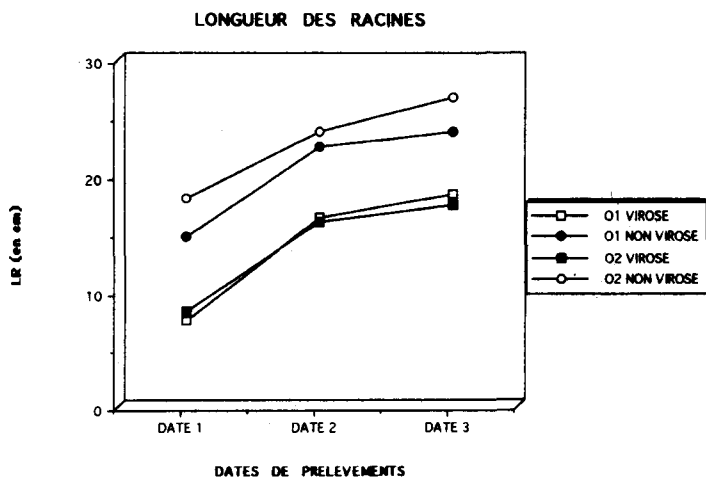


Fig.2 (b): Effets du VJNO sur la croissance des parties aériennes et racinaires (essai n°1).

DATE1: Stade 3 feuilles

DATE2: Stade 4 feuilles

DATE3: Stade 5 feuilles

Tableau I: récapitulatif des résultats des analyses de variance effectuées sur l'essai n°1.

Variables	F1	F2	F3	F1*2	F1*3	F2*3	F1*2*3
MMSA	2,09 NS	51,45 ***	82,40 ***	14,17 **	0,62 NS	9,70 ***	3,09 NS
MMFA	12,08 **	135,33 ***	45,97 ***	26,42 ***	0,74 NS	9,34 **	2,25 NS
MMSR	2,37 NS	150,82 ***	63,10 ***	2,39 NS	0,10 NS	25,81 ***	0,28 NS
NRP	0,83 NS	158,70 ***	112,30 ***	1,63 NS	5,83 **	18,90 ***	2,43 NS
VR	0,06 NS	769,80 ***	568,20 ***	2,63 NS	1,77 NS	194,67 ***	0,73 NS
LSR	1,35 NS	54,44 ***	31,56 ***	1,75 NS	0,21 NS	0,26 NS	0,11 NS

F1: effet de la variété
F2: effet du virus
F3: effet de la date de prélèvement
Fx*y: interaction de deux facteurs

* effet significatif au seuil 5%
** effet significatif au seuil 1%
*** effet significatif au seuil 0,1%
NS effet non significatif

MMFA: masse de matière fraîche aérienne
MMSA: masse de matière sèche aérienne
MMSR: masse de matière sèche racinaire
NRP : nombre de racines principales
VR : volume racinaire
LR : longueur des racines

Tableau II : récapitulatif des résultats des analyses de variance effectuées sur l'essai n° 2 (stade tallage).

Variables	F1	F2	F3	F1*2	F1*3	F2*3	F1*2*3
PSI	7,72 *	488,90 ***	112,60 ***	3,36 NS	6,53 *	202,27 ***	8,03 *
PRO	3,03 NS	66,58 ***	56,63 ***	7,37 *	8,04 *	82,45 ***	3,58 NS
Chla	16,10 ***	0,00 NS	160,22 ***	2,96 NS	11,55 NS	0,41 NS	1,08 NS
Chlb	7,54 *	0,03 NS	42,81 ***	0,67 NS	2,56 NS	0,01 NS	0,18 NS
Chlab	14,93 *	0,00 NS	133,47 ***	2,45 NS	9,10 **	0,27 NS	0,78 NS
MMF	7,56 *	67,12 ***	31,60 ***	7,86 *	3,40 NS	24,03 ***	1,99 NS
MMS	4,92 *	23,43 ***	12,60 **	3,52 NS	1,22 NS	4,04 NS	0,03 NS
TRE	0,03 NS	246,94 ***	271,51 ***	0,00 NS	0,30 NS	289,06 ***	0,95 NS

F1: effet de la variété
F2: effet du déficit hydrique
F3: effet du VJNO
Fx*y: interaction de deux facteurs

* effet significatif au seuil 5%
** effet significatif au seuil 1%
*** effet significatif au seuil 0,1%
NS effet non significatif

PRO : teneur en proline
PHF : potentiel hydrique foliaire
Ch1a : teneur en chlorophylles a
Ch1b : teneur en chlorophylles b
Ch1ab: teneur en chlorophylles ab
MMF : masse de matière fraîche
MMS : masse de matière sèche
TRE : teneur relative en eau

Tableau III : classement et comparaison des moyennes par le test de newman et keuls, dans le cas de l'essai n°2 .

1/ Potentiel hydrique foliaire (en MPa):
Sécheresse*virus

Traitements	Moy.	Groupes homogènes
DH-NV	-1,433	A
DH-V	-0,688	B
I -V	-0,452	C
I -NV	-0,343	D

2/ Teneur en proline (en µg/g de MF)
Sécheresse*virus

Traitements	Moy.	Groupes homogènes
DH-NV	414,4	A
I -V	53,1	B
DH-V	31,9	B
I -NV	17,3	B

3/Teneur en chlorophylle "a+b" (en µg/g de MF):
variété*virus

Traitements	Moy.	Groupes homogènes
O2-NV	62,20	A
O1-NV	60,00	A
O2-V	28,60	B
O1-V	18,40	C

4/ Masse de matière fraîche (en mg):
Sécheresse*virus

Traitements	Moy.	Groupes homogènes
I -NV	10,00	A
I -V	4,38	B
DH-NV	3,00	B
DH-V	2,62	B

5/ Teneur relative en eau (en%):
Sécheresse*virus

Traitements	Moy.	Groupes homogènes
DH-V	93,17	A
I -NV	92,60	A
I -V	92,15	A
DH-NV	53,24	B

Tableau IV : récapitulatif des résultats des analyses de variance effectuées
 sus l'essai (stade tallage).

Variables	F1	F2	F3	F1*2	F1*3	F2*3	F1*2*3
ASP	6,11 *	5,47 *	10,67 *	3,11 NS	0,13 NS	32,58 ***	0,02 NS
GLU	2,09 NS	5,12 NS	76,02 ***	0,07 NS	0,16 NS	2,13 NS	0,26 NS
ASN	0,80 NS	2,81 NS	7,74 *	2,34 NS	2,73 NS	2,66 NS	2,07 NS
SER	0,92 NS	2,55 NS	0,21 NS	0,72 NS	1,14 NS	3,41 NS	0,05 NS
HIS	0,40 NS	1,51 NS	27,20 ***	2,34 NS	1,25 NS	1,96 NS	1,99 NS
GLY	19,50 **	7,49 *	1,74 NS	8,71 *	2,11 NS	3,76 NS	4,70 NS
THR	0,24 NS	11,20 NS	0,03 NS	0,21 NS	0,31 NS	0,23 NS	0,00 NS

ARG	10,48	18,39	2,21	15,20	17,08	11,78	20,44
	*	**	NS	**	**	**	**
L-ALA	5,61	0,25	9,20	6,34	14,31	0,35	6,41
	*	NS	*	*	**	NS	*
TYR	0,65	0,09	12,48	1,37	0,05	11,45	0,65
	NS	NS	**	NS	NS	**	NS
MET	4,76	0,10	0,62	3,76	1,71	0,62	0,22
	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
VAL	1,48	2,07	1,80	0,95	0,23	0,58	1,32
	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
PHE	1,03	0,79	6,25	4,82	0,23	9,23	3,12
	NS	NS	*	NS	NS	*	NS
I-LEU	0,66	5,71	8,85	0,44	0,05	0,27	0,64
	NS	*	*	NS	NS	NS	NS
LEU	0,03	6,07	15,60	1,33	0,29	4,90	1,30
	NS	*	**	NS	NS	NS	NS

* effet significatif au seuil 5%

** effet significatif au seuil 1%

*** effet significatif au seuil 0,1%

NS effet non significatif

Tableau V : moyennes des teneurs en acides amines (μ molaire).

	LM/153-7-1-6	LM/153-2-12-5	MOY
IV	1855.51 (\pm 52.50)	748.58 (\pm 20.50)	1302.05
INV	488.45 (\pm 8.36)	507.69 (\pm 14.42)	498.00
DHV	691.15 (\pm 41.14)	753.49 (\pm 28.04)	722.32
DHNV	621.70 (\pm 27.49)	646.10 (\pm 12.31)	633.90

IV : irrigué avec virus
 INV : irrigué sans virus
 DHV : déficit hydrique avec virus
 DHNV: déficit hydrique sans virus

conditions irriguées .

- une augmentation de la teneur en glycine chez la variété sensible en conditions irriguées, et une diminution de cette teneur en cas du déficit hydrique

- une augmentation de la teneur en L-lanine, surtout en conditions irriguées, chez la variété LM-153-2-12-5 (résistante au VJNO) .

- une diminution de la teneur en méthionine et phénylalanine, surtout en conditions irriguées et chez la variété sensible .

- une augmentation des teneurs en leucine et isoleucine .

DISCUSSION

Effets du VJNO sur le développement racinaire

L'étude conduite dans le cadre de l'essai n° 1 confirme le puissant effet inhibiteur du VJNO sur les différents paramètres du développement racinaire de l'orge, déjà observé par Bonte (1989) sur la même espèce . De plus, cette étude démontre qu'un mélange d'isolats PAV + RPV cause des symptômes graves au niveau racinaire chez toutes les orges, qu'elles soient ou non porteuses du gène Yd₂ .

Ce résultat doit être analysé en considérant le rôle essentiel joué par les racines dans la résistance et la tolérance au VJNO :

- Chez l'avoine par exemple, Eweida et al. (1988) notent que la détection du virus dans les racines est possible très tôt après inoculation .

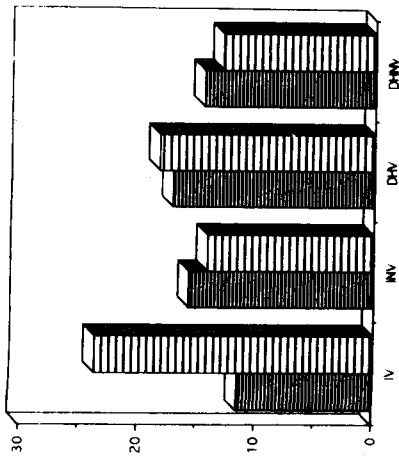
- Dans le cas d'une inoculation précoce (stade 1-2 feuilles), on observe dans les racines d'orge (Bonte, 1989) et d'avoine (Eweida et al. 1988) une concentration maximum en virus (observée 7-8 jours après inoculation) quatre fois plus forte que dans les feuilles .

- Le VJNO endommage plus les racines que les parties aériennes (Kainz et Hendrix, 1981 ; Catherall et Parry, 1987) .

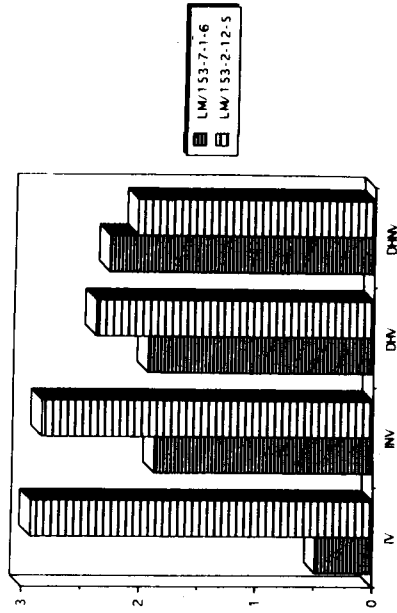
La lignée LM 153/2-12-5, présumée résistante au VJNO, et porteuse du gène Yd₂, a été très affectée par le mélange viral utilisé . Ceci pourrait s'expliquer en prenant en compte les résultats de Herrera et Plumb (1991), selon lesquels Yd₂ ne protège pas contre l'isolat RPV qui fait partie du mélange viral utilisé dans cette expérimentation .

Pour étudier une interaction virus-sécheresse, il faut distinguer le concept de résistance au virus, qui passe par la répression de la multiplication virale, du concept de tolérance, qui a trait à la capacité génétique de croissance racinaire des cultivars, capacité qui peut avoir des effets bénéfiques en cas de sécheresse, d'infection virale ou de sécheresse avec virus : la résistance a des effets faciles à

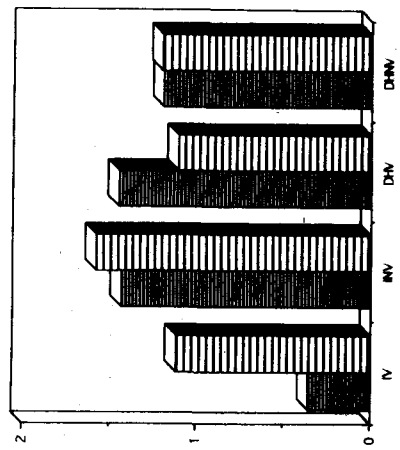
L-ALANINE



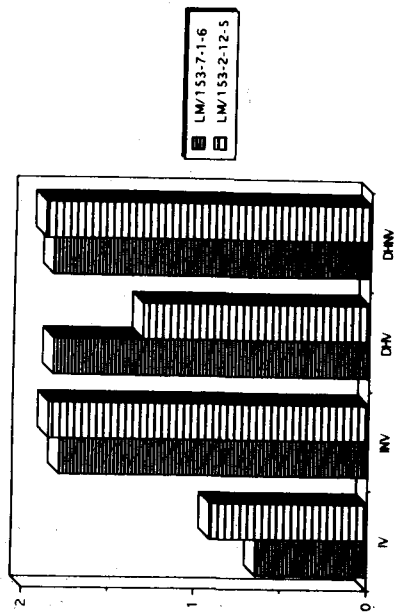
METHIONINE



PHENYLALANINE



LEUCINE



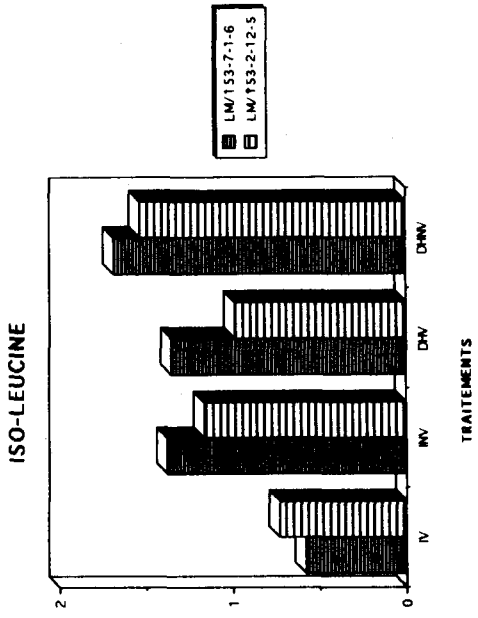
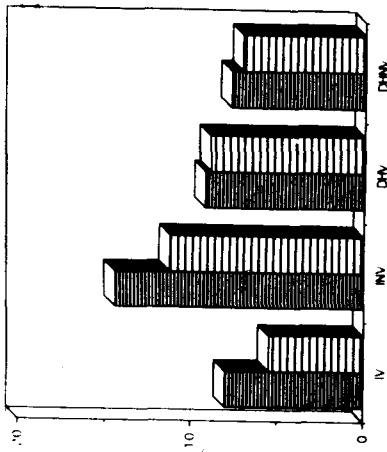


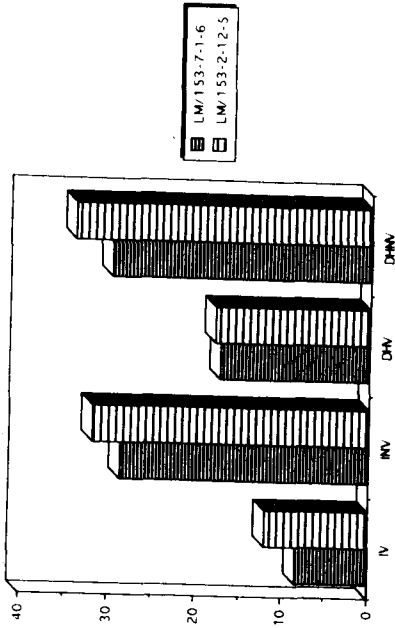
Fig.3 (a) : Proportion (en pourcentage de la teneur en acides aminés totaux) de quelques acides aminés dosés, sous l'effet des traitements appliqués.(essai n°3).
 (Les acides aminés retenues ici sont ceux dont les teneurs ont été significativement affectées par les différents traitements)

- IV : irrigué avec virus
- INV : irrigué sans virus
- DHV : déficit hydrique avec virus
- DHNV: déficit hydrique sans virus

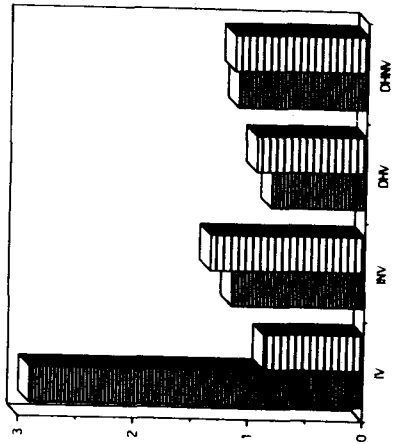
ACIDE ASPARTIQUE



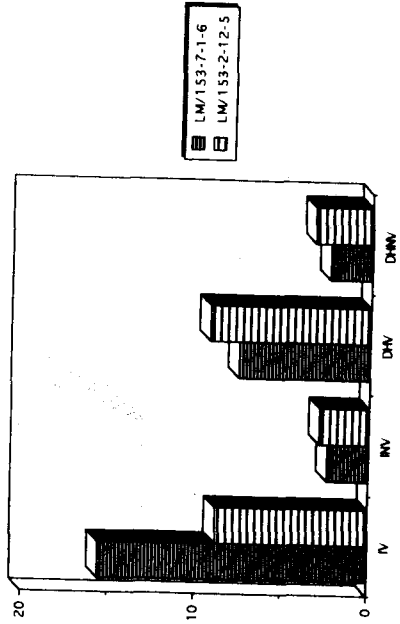
ACIDE GLUTAMIQUE



ARGININE



HISTIDINE



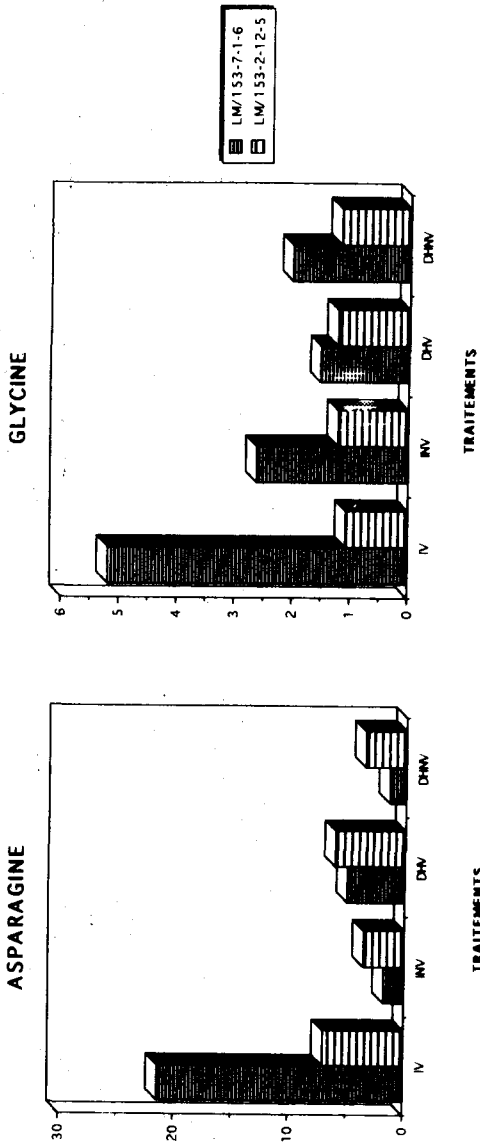


Fig.3 (b) : Proportion (en pourcentage de la teneur en acides aminés totaux) de quelques acides aminés dosés, sous l'effet des traitements appliqués. (essai n°3).
 (Les acides aminés retenues ici sont ceux dont les teneurs ont été significativement affectées par les différents traitements)

- IV : irrigué avec virus
- INV : irrigué sans virus
- DHV : déficit hydrique avec virus
- DHNV: déficit hydrique sans virus

observer si on compare une lignée comme C.I.3208-1 porteuse de Yd₂ à une lignée sensible comme Cadette : en effet, Cadette montre une croissance racinaire réduite par l'isolat PAV dès le quatrième jour après l'inoculation (3 mm/jour) alors que la croissance racinaire de C.I.3208-1 continue à environ 25 mm/jour (Comeau, communication personnelle) . La capacité génétique de croissance racinaire méritait d'être évaluée d'abord dans des conditions de déficit hydrique et d'irrigation, mais aussi dans une situation de double virose (PAV+RPV), associée ou non au déficit hydrique . Or en pratique la lignée LM-153-2-12-5 (résistante au PAV) a montré une croissance supérieure des racines en conditions irriguées, et une croissance aérienne supérieure en conditions de double virose malgré que la réduction du système racinaire soit la même pour les deux lignées . On peut donc d'abord conclure qu'il existe une différence génétique de capacité racinaire entre ces deux lignées . Par ailleurs, la croissance aérienne supérieure en conditions de double virose de la lignée LM-153-2-12-5 ne s'explique pas par une croissance racinaire meilleure . Des essais supplémentaires incluant un plus grand nombre de cultivars et de traitements viraux seront nécessaires pour répondre aux interrogations posées par cette observation .

La relation entre "résistance au champ" au VJNO et développement racinaire a été fréquemment évoquée (Comeau et Saint Pierre, 1988) . Compte tenu du rôle joué par les racines dans la tolérance au déficit hydrique (Hurd, 1974 ; Richards et Passioura, 1981), les variétés à système racinaire développé supportent mieux l'interaction VJNO*déficit hydrique : l'enracinement profond conférerait au génotype une tolérance supérieure au virus (et à l'interaction virus*déficit hydrique), liée à une meilleure capacité à tolérer le double effet nanisant du VJNO et la contrainte hydrique . Un bon exemple de ce comportement nous est fourni par la variété d'orge "Tadmor" qui, bien que ne possédant pas le gène Yd₂ (et donc la résistance à la prolifération du virus), manifeste une bonne "résistance au champ", grâce en particulier à son système racinaire très développé (Comeau et Makkouk, 1988) .

Effets du VJNO sur différentes composantes de l'ajustement osmotique

Le déficit hydrique appliqué dans le cadre de l'essai n° 2 se traduit chez les deux variétés par :

- une réduction du potentiel hydrique foliaire qui passe de -0,34 MPa à -1,43 MPa, réduction toutefois moins marquée chez la variété résistante au VJNO (LM-153-2-12-5) ;

- Une réduction de la turgescence relative (qui passe de 92% à 53%) .

Ces variations de potentiel hydrique et de turgescence relative sous l'effet du stress hydrique ont été décrites par de nombreux auteurs (Blum, 1989 ; Morgan, 1984) .

L'inoculation et la multiplication du VJNO dans la plante se traduisent, chez les deux génotypes soumis au déficit hydrique, par une réduction plus limitée du potentiel de l'eau. Chez les plantes virosées, la chute du potentiel due au déficit hydrique n'est que de 0.24 MPa (-52.2 %), alors qu'elle est de 1.09 MPa (-317,8%) dans le cas des plantes non virosées.

La présence du virus ne se traduit pas, chez les plantes irriguées, par une modification de la turgescence relative ; chez les plantes soumises au déficit hydrique, on observe au contraire un effet considérable de la présence du virus, la turgescence relative passant de 53,2% chez les plantes non virosées à 93,3% chez les plantes virosées (+75%).

On note enfin, sous l'effet du déficit hydrique, une augmentation importante de la teneur en proline (qui passe de 17,3 à 414 $\mu\text{g/g}$ de matière fraîche) ; l'accumulation de cet acide aminé sous l'effet du stress hydrique a été évoquée par de nombreux auteurs (Hubac et Guerrier, 1972 ; Stewart et Bogges, 1978 ; Monneveux et Nemmar, 1988).

Le maintien des teneurs en eau chez une plante soumise au déficit hydrique, peut s'expliquer, selon Levitt (1972) par :

- une augmentation de l'absorption d'eau ;
- Une réduction des pertes d'eau par transpiration ;
- un ajustement osmotique efficace .

Dans le cas des plantes soumises au double stress (VJNO*déficit hydrique), le maintien des teneurs en eau élevées ne peut être attribué à l'augmentation de l'absorption de l'eau, compte tenu des effets du virus sur le développement racinaire, et semble donc devoir être imputé à la réduction des pertes d'eau et/ou à l'ajustement osmotique. L'hypothèse d'une meilleure régulation osmotique chez les plantes virosées semble être confirmée par le maintien de la turgescence observée chez ces plantes. Le maintien de la turgescence ne peut s'expliquer que par une augmentation de la teneur en solutés consécutive à :

- un arrêt de croissance, avec blocage du flux phloémique, augmentant la concentration intracellulaire des métabolites accumulés : cet arrêt de croissance est effectivement produit par le virus ;

- l'accumulation d'osmoticum spécifique, induite par la présence du virus. La présence abondante d'osmoticums chez l'orge virosée a déjà été démontrée clairement par Jensen (1968). En effet, cet auteur a montré que l'orge virosée accumule dans les limbes et gaines foliaires une quantité importante d'hydrates de carbone, dont les teneurs atteignent des valeurs 10 à 15 fois supérieures à la normale entre le 12e et le 19e jour après l'inoculation. Ces valeurs résultent probablement d'un blocage de la translocation des produits de la photosynthèse, noté chez le blé (Jensen et Van Sambeek, 1972). La pression osmotique des feuilles d'orge Cadette virosée est très élevée par rapport aux feuilles non

virosées de la même variété (Comeau communication personnelle) . Il est logique qu'une diminution de la pression osmotique retient l'eau dans les feuilles virosées, améliorant temporairement la résistance au stress hydrique et au stress thermique . Il s'ensuit, en conditions de champ, que les plantes virosées gardent leur turgescence et survivent, fournissant par ailleurs une nourriture aux pucerons alors que les plantes non virosées flétrissent plus facilement (Comeau, communication personnelle) . La plante virosée reste de toutes façons incapable de croître ; la teneur élevée en sucres serait donc un symptôme de maladie (qui par hasard favorise le développement des pucerons) et non un mécanisme de défense de la plante soumise au stress viral .

Le fait que la proline ait été invoquée par de nombreux auteurs comme composé osmorégulateur nous a incité à nous intéresser à son accumulation en cas de déficit hydrique, de virose et de leur combinaison ; mais l'absence d'accumulation de cet acide aminé en cas de déficit hydrique chez les plantes virosées nous conduit à formuler les hypothèses suivantes :

- l'accumulation de proline pourrait avoir un rôle très limité dans l'ajustement osmotique (ce que semblent indiquer les travaux récents de Turner, 1990) ; elle serait en réalité plutôt liée à des déséquilibres consécutifs au stress hydrique (Hubac et Guerrier, 1972), en particulier au niveau du métabolisme azoté intermédiaire ;

- d'autres osmorégulateurs expliqueraient, mieux que la proline, l'ajustement osmotique . Monneveux et Salsac (1991), évoquent en particulier le cas des nitrates et des acides organiques ;

En ce qui concerne les différences variétales dans l'accumulation de proline, on peut noter :

- une accumulation supérieure, en l'absence de virose et en conditions de déficit hydrique, chez la variété résistante LM-153-2-12-5 ;

- l'absence de différences variétales dans le cas où les plantes ont été inoculées par le VJNO .

Effets du VJNO sur la teneur en pigments chlorophylliens

Alors que l'effet du déficit hydrique se manifeste surtout sur la chlorophylle a, l'effet du VJNO se traduit par une diminution significative des teneurs en chlorophylles b et a+b . La diminution de la teneur en pigments chlorophylliens observée dans le cas des jaunisses virales serait due, d'après Perdrizet (1966), à un blocage métabolique au niveau de l'un des précurseurs de la chaîne de synthèse de la chlorophylle ; le caractère lent et progressif de l'apparition du jaunissement laisse toutefois supposer, d'après cet auteur, que la déficience chlorophyllienne n'est qu'un caractère secondaire du développement de la virose, conséquence d'autres perturbations du métabolisme de la plante, en particulier au niveau du métabolisme azoté intermédiaire .

Chez le blé, la teneur en chlorophylle, a d'ailleurs peu de relation avec les dommages causés par le virus (Jensen et Van sambeek, 1972) .

Effets du VJNO sur la composition en acides aminés

En conditions irriguées, la présence du virus dans les tissus phloémiques se traduit surtout par :

- une augmentation de la teneur en acides aminés totaux, qui passent de 498 à 1302 μ moles (+ 161,4%) :

- une diminution des teneurs en acide aspartique, en acide glutamique, en méthionine, et en phénylalanine ;

- une augmentation des teneurs en asparagine, arginine, histidine, Lalanine, leucine et isoleucine .

Ces résultats diffèrent de ceux observés par Ajayi (1986) sur blé tendre (cultivar Highbury) qui note, 32 jours après inoculation, des augmentations importantes de teneur en acide glutamique et en acide aspartique, qui interviennent alors respectivement pour 46% et 9% dans l'augmentation de la teneur en acides aminés totaux .

L'augmentation de la teneur en arginine a toutefois été notée dans plusieurs cas de viroses (Duranton et al. 1966, cas de la mosaïque jaune chez le navet ; Ajayi, 1986, ou du VJNO chez le blé tendre) .

En conditions de déficit hydrique, la virose provoque :

- une augmentation de la teneur en acides aminés totaux, qui passe de 633,9 à 732,3 μ moles (+15,52%) :

- une augmentation des teneurs en acide aspartique, leucine, et isoleucine ;

- une diminution des teneurs en glycine et en serine . Concernant ces deux acides aminés, il faut rappeler qu'ils sont impliqués dans la synthèse de la glycine-bétaine (Stewart et Lahrer, 1980) , leur réduction de teneur pourrait correspondre à une synthèse accrue de ce composé qui joue un rôle essentiel dans le maintien des potentiels osmotiques du cytoplasme (Wyn Jones et Storey, 1981).

La diminution, sous l'effet du virus, des teneurs en acide aspartique pourrait être attribuée à une réduction de teneur de son substrat (l'aspartate), métabolisé en asparagine dont la teneur est augmentée .

Rappelons enfin que, dans nos conditions expérimentales, la présence du virus se traduit, chez les plantes soumises au déficit hydrique, par une réduction importante de la teneur en proline . Des résultats contradictoires ont été publiés à ce sujet (Stewart et Lahrer, 1980) : ces différences pourraient toutefois être

imputées aux espèces et conditions environnementales testées .

Des différences ont pu être observées entre les deux génotypes étudiés, dans les teneurs en acides aminés :

- en conditions irriguées, la présence du virus a pour conséquence une teneur en Lalanine supérieure chez la variété LM-153-2-12-5 (résistance au VJNO) :

- en cas de déficit hydrique, la présence du virus se traduit par :

- une augmentation plus importante des teneurs en asparagine, arginine, et histidine chez la variété LM-153-7-1-6 (sensible au VJNO) ;

- une réduction plus importante de la teneur en glycine chez cette variété .

Les conséquences pratiques de l'effet du virus sur les teneurs en acides aminés incluent une légère augmentation de la valeur nutritive de la sève du phloème pour les pucerons, puisque les acides aminés sont déficitaires dans la diète du puceron (Comeau, 1991) . Notons par ailleurs que le déficit hydrique, même sans virus, augmente significativement la teneur en acides aminés, ce qui aura pour effet de rendre l'orge plus nourrissante pour le puceron .

CONCLUSION

L'effet inhibiteur de la présence du VJNO sur la croissance des racines et des parties aériennes, constatée ici dans le cas de l'orge, confirme les résultats déjà obtenus sur cette même espèce (Bonte, 1989) ainsi que sur l'avoine (Eweida et al. 1988 ; Kolb et al. 1990) . Cet effet explique sans doute pour une large part la sensibilité accrue au déficit hydrique des plantes fortement contaminées par le VJNO (Comeau et Makkouk, 1988) . L'effet nanisant sur les parties aériennes apparaît certes plus important chez la variété LM 153-7-1-6 (sensible au virus) que chez la variété LM 153-2-12-5 (résistante à l'isolat PAV), mais l'effet nanisant sur les racines diffère peu entre les deux génotypes : ceci peut être dû au fait que la résistance des deux lignées est insuffisante vis à vis de l'isolat RPV

Toutefois, les effets du VJNO ne se limitent pas à la réduction de la croissance végétative, et les "interactions VJNO*déficit hydrique" semblent pouvoir aussi s'expliquer par les perturbations métaboliques provoquées par le VJNO . En cas de contrainte hydrique, la présence du virus se traduit en effet par une moindre réduction du potentiel de l'eau, et par le maintien à un haut niveau de la turgescence relative, qui traduisent un meilleur ajustement osmotique des plantes virosées . Cet ajustement (reflété, dans nos expériences, par une meilleure turgescence et un port plus érigé des feuilles) peut s'expliquer :

- soit par une réduction des pertes d'eau chez la plante virosée (hypothèse non examinée dans ce travail) ;

- soit par une augmentation de la teneur intracellulaire en composés osmorégulateurs .

Parmi les nombreuses molécules susceptibles de jouer un rôle osmotique au niveau vacuolaire ou cytoplasmique, on connaissait déjà le rôle des hydrates de carbone ; on a ici envisagé le rôle de la proline, dont le rôle est toutefois probablement mineur .

L'absence d'accumulation de proline pourrait toutefois avoir, chez les plantes virosées soumises au déficit hydrique, des conséquences qui demandent d'être analysées, la proline étant en effet impliquée également :

- dans la régulation du pH cytoplasmique (Pesci et Beffagna, 1984) ;

- dans le catabolisme glucidique (Venekamp et al. 1988) .

Une étude des perturbations induites par le VJNO au niveau des métabolismes azoté et glucidique doit donc être envisagée . Cette étude a été entamée, dans le cadre de ce travail, avec le dosage des acides aminés; celui-ci montre que les principaux effets du VJNO consistent en:

- une augmentation de la teneur en acides aminés totaux .

- une variation de la teneur en plusieurs acides aminés (augmentation des

teneurs en arginine et acide aspartique; réduction des teneurs en glycine et serine).

Quelques différences ont été observées entre les deux variétés étudiées, qui concernent : la croissance végétative, les variations du potentiel hydrique, et les teneurs en acides aminés (asparagine, arginine, histidine, glycine ...); elles rejoignent l'hypothèse émise par Kold et al. (1990) concernant l'effet des gènes de résistance sur la croissance racinaire et le rapport parties aériennes/racines chez l'avoine .

L'effet de la sécheresse et du virus ont donc pour conséquence d'augmenter les teneurs en acides aminés, éléments importants de la diète des pucerons . Le virus augmente la turgescence des feuilles, ce qui peut aussi aider à la reproduction du puceron en conditions sèches.

Par ailleurs, la lignée porteuse du gène Yd2 a montré une meilleure croissance racinaire que la lignée sensible en conditions irriguées, mais sous inoculation avec le mélange PAV+RPV, il y a eu inhibition de la croissance racinaire chez les deux lignées d'orge, sans effet visible du gène Yd2, alors que l'on observe une légère efficacité du gène Yd2 sur la croissance des parties aériennes .

L'ensemble des résultats nous amène à proposer un schéma préliminaire des relations complexes entre le virus, la sécheresse, les pucerons et les gènes de croissance racinaires et de résistance au virus (Fig. 4) .

La complexité d'un tel schéma montre, si besoin est, la nécessité impérieuse d'associer aux études de repérage des gènes, des études, à caractère physiologique, de l'expression et du rôle de ces gènes au sein de systèmes d'interactions complexes .

En reprenant l'idée émise par Monneveux et al. (1992) de l'utilisation de la "résistance au champ" au VJNO pour une sélection indirecte pour la tolérance à la sécheresse, et en écartant, pour l'instant, l'hypothèse d'une relation directe entre le gène Yd2 et le complexe de gènes contrôlant les caractères morphophysiologiques d'adaptation à la sécheresse, on pourrait aujourd'hui suggérer le schéma opérationnel de sélection suivant :

- Pour les régions soumises au double stress (VJNO*déficit hydrique), sélection de génotypes porteurs du gène Yd2 : la résistance au virus empêche que soient cumulés, en cas de "sécheresse avec VJNO", les effets sur le rendement, de la virose et du déficit hydrique .

- Pour les régions soumises à la sécheresse, mais où la présence du VJNO est plus occasionnelle (situations de "sécheresse sans VJNO") : recherche de génotypes, résistants ou non au virus, mais ayant subi une sélection préalable dans des régions à la "sécheresse avec VJNO", permettant d'identifier les génotypes qui manifestent une bonne tolérance au déficit hydrique malgré les effets perturbateurs du VJNO sur la croissance et le métabolisme .

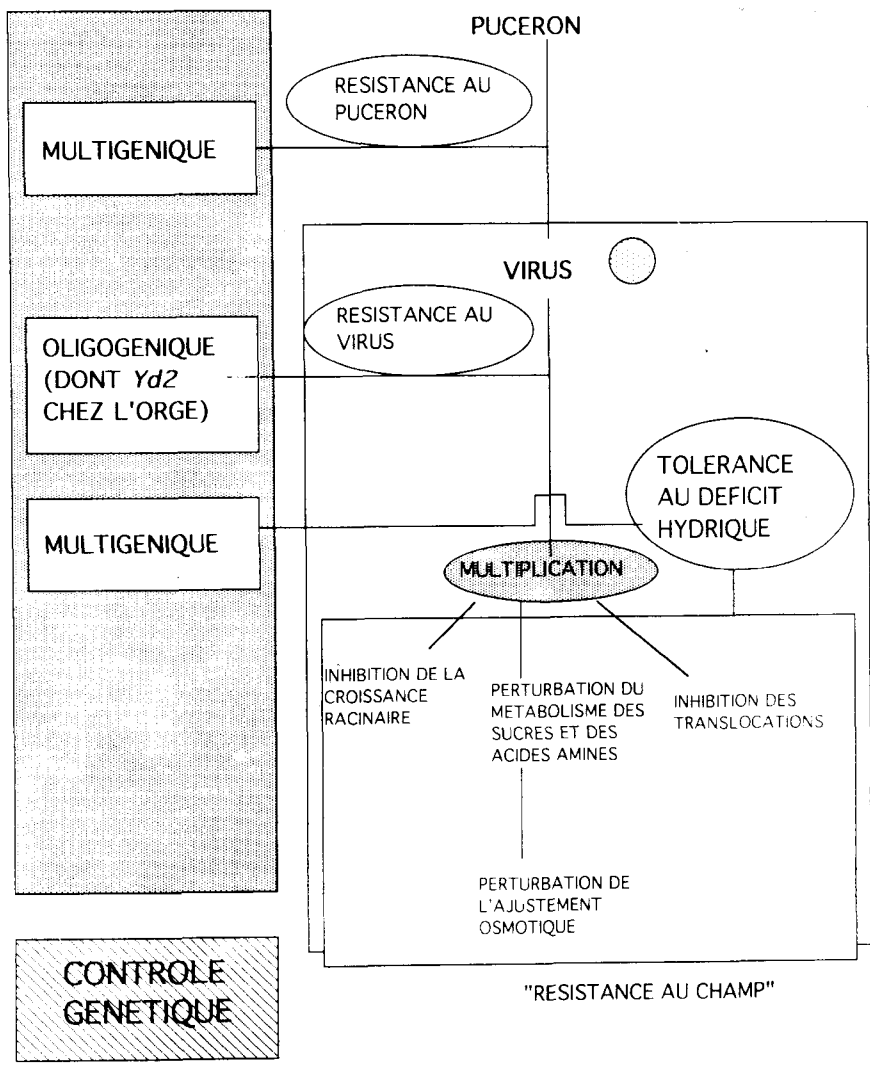


Figure 4 : Résumé des hypothèses concernant les interactions entre le VJNO et la sécheresse .

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier :

- *Claude CHABALLIER*, (Station d'Amélioration des Plantes) pour l'aide technique apportée tout au long de l'expérience .

- *Pierre SIGNORET*, (Laboratoire de Pathologie Végétale INRA Montpellier) pour la mise à notre disposition du mélange de souches virales et des pucerons vecteurs .

- *Bruno TOURAINÉ* et *Bertrand MULLER*, (Laboratoire de Biochimie-physiologie Végétale INRA Montpellier) pour leur aide dans la réalisation des dosages des acides aminés .

- *Jean Bernard QUIOT* , (Zoologie Agricole INRA Montpellier) pour la réalisation des test ELISA .

RESUME

La jaunisse nanisante est aujourd'hui l'une des maladies les plus graves des céréales à paille : elle est provoquée par un luteovirus à ARN, transmis par certains pucerons (entre autres *Rhopalosiphum padi*), dont les effets sur la plante hôte sont partiellement contrôlés chez l'orge par le gène Yd2 .

L'impact du virus de la jaunisse nanisante de l'orge (VJNO) sur la croissance et le rendement de la céréale est d'autant plus important que la plante est soumise à une contrainte hydrique . Les génotypes les plus tolérants au virus manifestent en général un niveau de tolérance à la sécheresse élevé . L'objectif du présent travail a donc été de chercher à mieux comprendre la nature des interactions virus*déficit hydrique . L'attention a été portée sur certaines modifications morphologiques et physiologiques induites par le virus et susceptibles d'affecter la tolérance à la contrainte hydrique :

- modifications morphologiques au niveau des racines et au niveau des feuilles ;

- modifications du métabolisme des acides aminés et de l'ajustement osmotique .

Ces différentes modifications peuvent dès lors être considérées comme faisant partie d'un système de mécanismes d'interactions à déterminisme génétique complexe . La possibilité de mise en place de programmes de sélection pour la tolérance au déficit hydrique, prenant en compte ces interactions, est discutée .

ملخص

يعتبر مرض فيروس اصفرار وتقزم الشعير (VJNO) واحدا من الأمراض الخطيرة التي تصيب الشعير . وهو ينتج عن فيروس (Luteovirus) متوارث من بعض أنواع المن (Phopalosiphum). وتأثير الفيروس على النبتة يحصر جزئيا لدى الشعير بوجود مورثة yd2 كما أن تأثير هذا الفيروس على نمو الشعير و مردوده يزداد أهمية تحت تأثير الجفاف .

إن الأصناف الأكثر مقاومة للفيروس تظهر في جل الأوقات على مستوى عال لمقاومة تأثير الجفاف .

تهدف هذه الدراسة إلى إدراك العلاقة الموجودة بين الفيروس و الجفاف . ولقد ركزنا دراستنا على بعض التغيرات أو الخصائص الفيزيولوجية و المرفولوجية التي تنتج عن إصابة النبتة بالفيروس والتي يمكن أن تؤثر على الخصائص المقاومة للجفاف .

- تغيرات المرفولوجية في الجذور و الأوراق .

- تغيرات في أيض حوامض الأمينات و التسوية الإرشاحية .

هاته التغيرات تنتمي إلى جهازية تفاعلية تحت حتمية وراثية . كما ناقشنا أيضا إمكانية وضع برنامج لتصفية الأنواع المقاومة للجفاف بغض النظر عن هاته التفاعلات الموجودة بين الجفاف و الإصابة بالفيروس .

ABSTRACT

Barley yellow dwarf is nowadays one of the most dangerous disease of cereals . It is induced by an RNA luteovirus, transmitted by certain aphids (*Rhopalosiphum padi*) . The effect of the virus upon the plant, especially barley, is partially controlled by Yd2 gene .

The impact of the virus on the growth and yield of cereals is more drastic when the plants are under dry conditions . The tolerant genotypes to the virus generally express a good tolerance to drought .

The objective of the present work is to better understand the nature of the interaction between the virus and drought stress .

This investigation focuses on some morphological and physiological modifications induced by the virus that can affect the tolerance of the plant to drought stress :

- Morphological modifications of roots and leaves .
- Modification of the metabolism of amino-acids and osmotic adjustment .

These modifications could be considered as part of a complex mechanism of interactions determined by a complex genetic behavior .

The possibility of undergoing a screening program for drought stress is discussed.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AJAYI OLUPOMI (1986) The effect of BYDV on the amino acid composition of spring wheat . *Ass. appl. biol.*, 108 : 154-149 .
- BARRS H. (1968) Determination of water deficit in plant tissues . in: water deficit and plant growth . *T.T.Kozlowski (ed.), Academic Press, New York 1*: 235-368 .
- BAYON F. (1980) La jaunisse nanisante de l'orge : Symptômes, dégâts, cycles, moyens de lutte, améliorations . *La défense des végétaux*, 204 .
- BENLARIBI M. et MONNEVEUX P. (1988) Etude comparée du comportement, en situation de déficit hydrique, de deux variétés algériennes de blé dur (T.durum) adaptées à la sécheresse . *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 74: 73-83 .
- BLUM A. (1989) Plant breeding for stress environment. *CRC Press. Boca Raton, Florida* .
- BONTE A. (1989) Première approche de l'interaction BYDV/sécheresse : Effet du BYDV sur la croissance racinaire, étude sur 9 variétés d'orge . *Doc ronéotypé*.
- BRUNET Ph., SARROBERT B. et PARIS-PIREYRE (1988) Adaptation d'une méthode d'analyse des acides aminés, par chromatographie liquide haute performance, dans les sèves xylémiques. . *Journal of chromatography*, 455: 173-182 .
- CATHERALL P.L. et PARRY A. (1987) Effects of barley yellow dwarf virus on some varieties of italian, hybrid and perennial ryegrass and their implications for grass breeders . *Plant pathology* 36: 148-153 .
- COMEAU A. et JEDLINSKI H. (1987) Successful breeding for BYDV resistance or tolerance: A systematic approach related to other agronomic characteristics . Proceeding of the workshop in CIMMYT, Udine, Italie, (sous presse) .
- COMEAU A. et MAKKOUK K. M. (1988) "Recent progress in barley yellow dwarf virus research: Interactions with diseases and other stresses . *Rachis*, 7: 5-11 .
- COMEAU A. et SAINT-PIERRE C.A. (1988) *Rapport VJNO n°10* collaboration entre Agriculture Canada et l'université Laval. 10: 146p .
- COMEAU A. (1992) The use of artificial inoculation with viruliferous aphids in barley yellow dwarf virus reseach . *BYDV in west Asia and North Africa . Proceeding of a Workshop, Rabat, Morocco*, 19-21 November 1989, p: 117-182
- DURANTON H., HIRTH L. et MEYER J. (1966) . Acides aminés libres des

feuilles de Brassica chinensis sain, infecté par le virus de la mosaïque jaune du navet . Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét., 12: 325-333 .

EWEIDA M., OXELFELT P. et TOMENIUS K. (1988) . Concentration of virus and ultrastructural changes in oats at various stages of BYDV infection . *Ann. appl. Biol.*, 112 : 313-321

HERRERA G. et PLUM T. (1991) The effect of MAV-PAV and RVP LIKE ISOLATES OF BYDV on spring and winter barley cultivars . *Acta phytopathol Entomol. Hungar.* (Budapest) . 26 : 41-45 .

HUBAC C. et GUERRIER D. (1972) Etude de la composition en acides aminés de deux carex : *Carex stenophylla*, très résistant à la sécheresse, et *Carex setifolia*, peu résistant . Effet d'un apport de proline exogène . *Oecol. Meteorol.*, 14 : 39-55 .

HURD E. A. (1974) Phenotype and drought tolerance in wheat . *Agric. Meteorol.*, 14 : 39-55 .

JENSEN (1969) - Photosynthesis, respiration, and other physiological relationships in barley infected with barley yellow dwarf virus . *Phytopath.*, 58 : 204-208 .

KAINZ M. et HENDRIX W. (1981) Response of cereal roots to barley yellow dwarf virus infection in mist culture . *Phytopathology* 71 : 229 .

KOLB F.L., COOPER N.K., HEWINGS A.D. et BAUSKE E.M. (1990) Effect of barley yellow dwarf virus on root growth in spring oat. *Barley Yellow Dwarf Newsletter* 3 : 28-29 .

LEVITT J. (1972) Responses of plants to environmental stresses . *Academic Press*. New York-San Francisco-London, 697p

LICHTENTHALER H. K. (1987) Chlorophyll and carotenoids : pigments of photosynthetic biomembranes . *Methods in Enzymology* 148 : 350-382

MONNEVEUX et NEMMAR (1988) Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum*) et chez le blé dur (*Triticum durum*) : études de l'accumulation en proline au cours du cycle de développement. *Agronomie* 6 : 583-590

MONNEVEUX et SALSAC (1991) Relations entre la nutrition minérale et la tolérance au déficit hydrique . *Physiology Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environment*, (Montpellier France, 3-6 July 1989) . *ed., INRA, Paris 1991 . (Les Colloques n° 55) : 49-66 .*

MONNEVEUX P., SAINT-PIERRE C. A., ET COMEAU A. (1992) Barley Yellow dwarf virus tolerance in drought situations . *BYDV in west Asia and North Africa . Proceeding of a workshop . Rabat, Morocco, 19-21 November 1989, P : 209-220 .*

MORGAN J. M. (1984) Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual review plant physiology. 35 : 299-319 .

PERDRIZET E. (1964) Quelques aspects du métabolisme des glucides chez les maladies à virus du type "jaunisse". *Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét.*, 3 : 176-181.

PERDRIZET E. (1966) Comparaison entre les déviations métaboliques de mutants chlorophylliens et de plantes atteintes de jaunisses virales. *Bull. Soc. Franc. Physiol. végét.*, 12 : 335-344.

PESCI P. et BEFFAGNA N. (1984) Inhibiting effect of fusicoccin on abscisic-acid induced proline accumulation in barley leaves . Plant Sciences Letters 36 : 7-12 .

RENARD C. et NDAYISHIMIE H.S. (1982) Etude des relations hydriques chez *Coffea arabica L.* "I/ Comparaison de la presse membrane et de la chambre à pression pour la mesure du potentiel hydrique foliaire . *Café, cacao, thé*, 26 : 27-30 .

RICHARDS R.A. et PASSIOURA J. B. (1981) - Seminal root morphology and water use of wheat. I. Environmental effects . *Crop Sci.*, 21 : 249-252 .

SAINT-PIERRE C.A. et COMEAU A. (1987) "Le déploiement mondial de la résistance génétique des céréales au virus de la jaunisse nanisante de l'orge. "conférence présentée dans le cadre des journées scientifiques de l'AUPELF, 1er septembre 1987. à l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada

STEWART C. R. et BOGGESS S. F. (1978) Metablism of (5-3 H) ; proline by barley leaves and its use measuring the effect of water stress on proline oxydation . *Plant Physiol.*, 61 : 654-657 .

STHEWART C. R. et LAHRER F. (1980) "The biochemistry of plants" . *Academic press, New York. B.J. Mifflin, ed.*, 5 : 609-635 .

WYN JONES R.G. et STORY R. (1981) - The physiology and biochemistry of drought resistance in plants (L.G. PALEGG, D. ASPINALL Eds, *New York, Academic Press* .