

Etude De L'importance De La Mycorhization Dans La Synthèse Des Composés Phénoliques Chez Le Maïs (*Zea mays* L.) En Condition De Stress Hydrique

Benjelloun S.⁽¹⁾ ; El Harchli E.H.^(*1) ; Amrani Joutei K.⁽²⁾ ; El Ghachtouli N.⁽¹⁾ ;
Fikri Benbrahim K.⁽¹⁾ et El Yamani J.⁽²⁾

¹Laboratoire de Biotechnologie microbienne. Faculté des Sciences et Techniques, Fès BP : 2202- Route d'Imouzzer.

² Laboratoire de molécules bioactives Faculté des Sciences et Techniques, Fès BP : 2202- Route d'Imouzzer.

ABSTRACT: An experiment on maize plants (*Zea mays* L.) was conducted under greenhouse to investigate the effect of inoculation with an indigenous population of mycorrhizal fungi on the tolerance of these plants to water stress and the contents of these plants in total phenolics and condensed tannins. Results show that after two-weeks of water stress, the levels of total phenols and condensed tannins of shoot and root systems of mycorrhizal plants are higher than those of non-mycorrhizal plants. The results are discussed in relation to the possibility of the involvement of phenolic compounds in increasing tolerance to water stress observed in mycorrhizal maize plants

KEYWORDS: mycorrhiza, water stress, (*Zea mays* L.), phenolic compounds.

RESUME : Une expérience réalisée sur des plantes de maïs (*Zea mays* L.) a été conduite sous serre pour rechercher l'effet de l'inoculation par une population indigène de champignons mycorhiziens sur la tolérance de ces plantes au stress hydrique et sur les teneurs de ces plantes en composés phénoliques totaux et en tanins condensés. Les résultats montrent qu'après une période de deux semaines de stress hydrique, les teneurs en phénols totaux et en tanins condensés des parties aériennes et des systèmes racinaires des plantes mycorhizées sont plus élevés que celles des plantes non mycorhizées. Les résultats obtenus sont discutés en relation avec la possibilité de l'implication des composés phénoliques dans l'augmentation de la tolérance au stress hydrique observée chez les plantes de maïs mycorhizées.

Mots clés : mycorhizes, stress hydrique, (*Zea mays* L.), composés phénoliques.

I. INTRODUCTION

Dans la nature, les plantes sont fréquemment exposées à diverses contraintes environnementales qui ont des effets négatifs sur leur survie, leur développement et leur productivité. La sécheresse est considérée parmi les plus importants facteurs abiotiques qui limitent la croissance et le rendement de la plante [1]. En plus des systèmes protecteurs intrinsèques des plantes contre les stress, les plantes se développent en association avec plusieurs micro-organismes qui peuvent alléger les symptômes du stress. Les champignons endomycorhiziens arbusculaires (CMA) se développent aussi bien de façon extracellulaire qu'intracellulaire (la formation des arbuscules dans les cellules corticales) [2]. Ils établissent ainsi des associations symbiotiques avec les racines des plantes ce qui permet d'améliorer leur rendement. Ils fournissent aux plantes de l'eau et des minéraux, en échange les plantes leur apportent des éléments carbonés [3] leur permettant ainsi de réduire les dommages causés par les pathogènes et d'augmenter leur tolérance au stress hydrique [4].

Le rôle de la symbiose endomycorhizienne dans la tolérance à la sécheresse, est attribué à l'interaction de plusieurs mécanismes. Les processus mis en jeu peuvent être aussi bien la capacité à intensifier l'extraction de l'eau et des éléments nutritifs par le mycélium fongique [5; 6; 7] que l'intensification du potentiel hydrique foliaire [8] et à la modification de l'architecture racinaire. Des études montrent que cette tolérance peut également être attribuée à une amélioration de la nutrition [9; 10] et à une modification du métabolisme de la plante comme par exemple les taux de photosynthèse, les taux de carbohydrates et de protéines [11; 12].

Cependant, peu d'études ont exploré le rôle des voies des métabolites secondaires dans les réponses des plantes au stress. La voie des phenylpropanoïdes est responsable de la synthèse de divers métabolites phénoliques comme les flavonoïdes, les tanins, les esters hydroxycinnamates et la construction de polymère de lignine. Ces composés sont souvent induits par le stress, et jouent des rôles spécifiques dans la protection des plantes contre les agents pathogènes, les prédateurs et les rayons ultraviolets ou les antioxydants [13]. Le métabolisme phénolique dans la symbiose mycorrhizienne a fait l'objet de nombreuses études, avec comme objectif la détermination du rôle possible de ces composés dans la protection des plantes mycorhizées contre les agents pathogènes [14; 15; 16]. Cependant, jusqu'à présent, aucune étude n'a été réalisée sur l'effet des mycorhizes sur le métabolisme phénolique en réponse au stress hydrique. Notre étude se propose alors d'étudier l'effet de l'inoculation des plantes de maïs par une population indigène de champignons mycorrhiziens sur le contenu en phénols totaux et en tanins condensés des racines.

II. MATERIEL ET METHODES

Les graines d'une variété précoce de maïs (*Zea mays* L.), *Sam Sara* sont pré-germées et transplantées dans des pots en plastique (19cm x 23 cm x 22.5cm) à raison d'une plante par pot. Le sol utilisé est un sol argilo limoneux dont l'analyse a montré la richesse en spores et en hyphes. Pour les plantes mycorhizées (M), le sol est utilisé à l'état pur alors que pour les plantes non mycorhizées (NM) le sol est stérilisé par autoclavage à 121°C pendant une heure, 3 jours consécutifs à 24 heures d'intervalle. Ces dernières sont arrosées avec le filtrat du sol non stérilisé pour assurer une microflore bactérienne comparable à celle des plantes mycorhizées.

Les plantes croissent dans une serre sous des conditions climatiques naturelles correspondant à la saison de culture de maïs au champ (début mai à fin juin); humidité et température ambiante (Jour: 30°C-40°C / Nuit: 28°C-30°C); photopériode d'environ 17 h de lumière (le jour) et 7h d'obscurité (la nuit). Toutes les plantes sont arrosées de façon hebdomadaire, et sont fertilisées par une solution nutritive de Long-Ashton pauvre en phosphore (500ml/semaine/ pot). Après 45 jours du semis, deux traitements d'irrigation sont appliqués : un groupe de plantes sont continuellement maintenues en irrigation optimale (témoin (NS)) et le second groupe est sujet à une contrainte hydrique par absence d'irrigation pendant 2 semaines (jusqu'à 60 jours après le semis). Les plantes sont ensuite soumises à une période de recouvrement de 2 semaines (2sRC). Le dispositif expérimental utilisé est un bloc complètement aléatoire, avec 3 répétitions par traitement. Les plantes sont récoltées en fin des périodes de stress (S) et de recouvrement (RC). Des paramètres de croissance sont mesurés (poids des parties aériennes et racinaires, hauteur de la partie aérienne et nombre de feuilles).

L'estimation de l'infection mycorrhizienne est réalisée sur des échantillons de racines de maïs par coloration non vitale au bleu de Trypan (BT) [17]. Cette estimation est réalisée au microscope optique révélant la biomasse fongique à travers des paramètres d'infection : F% (fréquence de la mycorrhization), M% (intensité de la mycorrhization) et A% (richesse en arbuscules) selon la méthode de Trouvelot et al. [18]

L'extraction des composés phénoliques est réalisée au niveau des parties racinaires de la plante, par broyage au mortier de la matière fraîche (500mg) en présence de solution hydro alcoolique, à laquelle on rajoute du chloroforme. Après centrifugation on sépare la phase supérieure (contenant les composés phénoliques) et la phase inférieure (contenant des lipides, des pigments chlorophylliens et des caroténoïdes). Les extraits éthanoliques sont réunis puis évaporés sous vide partiel à 30°C. Un aliquote est récupéré pour la détermination des phénols totaux qui sont quantifiés avec le réactif de Folin-Ciocalteus selon la méthode de dosage décrite par [19] modifiée par [20]. L'absorption est mesurée à 760 nm et exprimée en milligrammes d'acide gallique équivalents comme solution standard. Les tanins condensés sont dosés selon la méthode de [21] sur deux séries de tubes, on met 3 ml de l'extrait éthanolique auquel on rajoute 3 ml de HCl concentré. Pour la série 1, les tubes sont placés dans le bain marie à 100°C pendant 30 minutes, suivis d'un refroidissement rapide dans un bain de glace; et pour la série 2, les tubes sont maintenus à température ambiante. Sur les deux séries, on rajoute 0.5ml d'éthanol concentré, la lecture est réalisée au spectrophotomètre à 550 nm. Les calculs sont rapportés à une relation : teneur en tanins condensés = $(DO\ 1 - DO\ 2) \times 19.33$.

Analyses Statistiques

Les données sont analysées statiquement par l'analyse de variance et les moyennes sont comparées à l'aide du test de Newman-Keuls ($p=0,05$) [22]

III. RESULTATS

1. Colonisation mycorhizienne

Le stress hydrique induit une augmentation significative de la colonisation mycorhizienne des racines de maïs. Cette augmentation est de 34 % et de 49 % respectivement, pour l'intensité de mycorhization (M%) et pour la richesse en arbuscules (A%) (Tableau1).

Tableau 1 : Colonisation mycorhizienne des parties racinaires des plantes de maïs stressées (S) ou non (NS), exprimée par : la fréquence de la mycorhization (F%) ; l'intensité de la mycorhization (M%) et la richesse en arbuscules (A%). Pour le même paramètre d'infection mycorhizienne, les valeurs suivies par des lettres différentes sont significativement différentes (P=0,05).

| Infection mycorhizienne (%) | | | |
|-----------------------------|-------|---------|---------|
| Traitements | F% | M% | A% |
| NS | 100 a | 48,91 b | 25,34 b |
| S | 98 a | 65,83 a | 37,82 a |

2. Croissance des plantes

En absence de la contrainte hydrique, les plantes inoculées par une population indigène de champignons mycorhiziens montrent une meilleure croissance par rapport aux plantes non inoculées. Après deux semaines de stress hydrique, la croissance des plantes est réduite (poids frais et poids sec des parties aériennes et racinaires, hauteur de la plante, nombre de feuilles), cependant ces paramètres restent significativement plus élevés chez les plantes M que chez les plantes NM (Tableau2).

Avec le recouvrement, les plantes ayant été stressées reprennent une bonne croissance, toutefois les plantes M montrent une croissance plus importante que celle des plantes non inoculées.

Tableau 2 : Poids de matière fraîche (pMF) et sèche (PMS) aériennes et racinaires et longueur de la partie aérienne (Long.a (cm)), des plantes de maïs inoculées (M) ou non (NM) et soumises au stress hydrique (S) ou non (NS) pendant 2 semaines (2s), suivies de 2 semaines de recouvrement (2s RC).). Pour le même prélèvement et le même paramètre de croissance, les valeurs suivies par des lettres sont significativement différentes (p = 0,05)

| Traitements | | Partie aérienne (g/plante) | | Partie racinaire (g/plante) | | Long.a (cm) |
|-------------|------|----------------------------|---------|-----------------------------|---------|-------------|
| | | pMFa | pMSa | pMFr | pMSr | |
| 2s | NMNS | 31,2 b | 9,40 c | 11,16 c | 4,20 c | 24 c |
| | MNS | 103,33 a | 24,67 a | 87,10 a | 9,03 a | 57 a |
| | NMS | 11,22 c | 4,2 d | 7,42 d | 2,36 d | 20 d |
| | MS | 43,99 a | 12,88 b | 60,05 b | 6,25 b | 34 b |
| 2sRC | NMNS | 33,80 c | 12,50 c | 15,16 c | 5,30 c | 30 c |
| | MNS | 136,23 a | 37,40 a | 90,20 a | 10,50 a | 114 a |
| | NMS | 19,68 d | 8,24 d | 12,48 d | 4,08 d | 26 d |
| | MS | 80,45 b | 23,63 b | 79,37 b | 8,67 b | 63 b |

3. Teneurs en composés phénoliques

En absence des mycorhizes, les plantes stressées accumulent dans leurs racines des teneurs plus élevées en phénols totaux et en procyanidines (tanins condensés) (respectivement 44% et 80%) que les plantes non stressées (Figure 1). La même observation peut être faite pour les parties aériennes dont les teneurs en ces molécules augmentent significativement pour atteindre des valeurs en phénols totaux (Figure 2) et en procyanidines (Figure 3) respectivement 68% et 48 % plus élevées chez les plantes non stressées.

En présence des mycorhizes, on constate dans tous les cas une augmentation des teneurs en phénols totaux et en procyanidines aussi bien dans les parties aériennes que dans les parties racinaires. Dans les parties racinaires, cette augmentation peut atteindre 110% dans le cas de non stress et 61 % dans le cas de stress pour les phénols totaux, et 33% dans le cas de non stress et 23% dans le cas de stress pour les procyanidines (Figure 1).

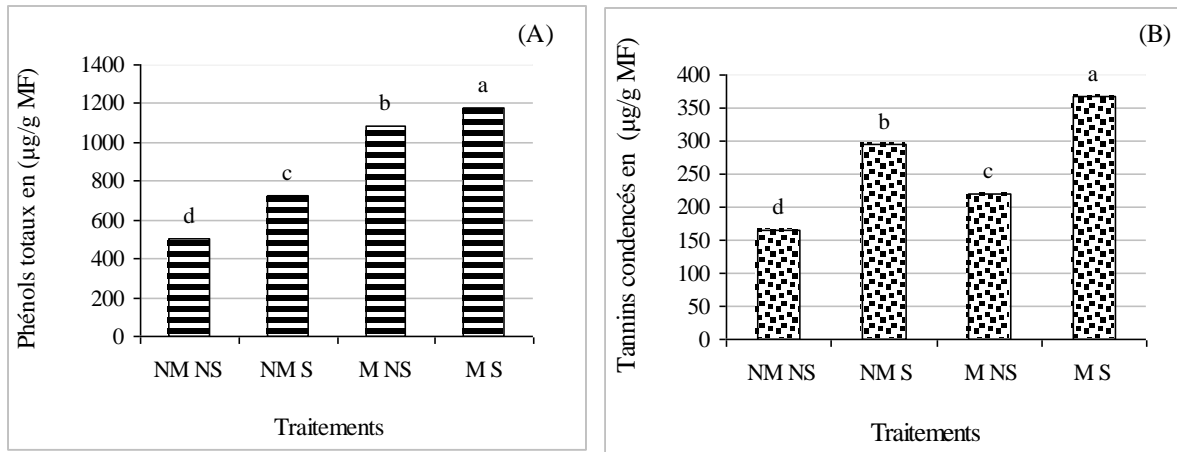


Fig. 1. Concentrations en (µg/g MF) des Phénols totaux (A) et des Tanins condensés (B) dans les parties radiculaires des plantes de maïs inoculées (M) ou non (NM), stressées (S) ou non (NS). Les valeurs suivies par des lettres différentes sont significativement différentes (P=0,05).

Pour les parties aériennes, le contenu en phénols des plantes non stressées est plus élevé chez les plantes M (726 µg/g MF) que chez les plantes NM (432 µg/g MF) (Figure 2). Le stress hydrique augmente ces teneurs, en maintenant des valeurs significativement plus élevées chez les plantes M (1105 µg/g MF) que chez les plantes NM (726 µg/g MF).

Avec le retour de l'irrigation (2sRC), les phénols totaux montrent toujours une augmentation en gardant la même tendance que pendant la période de stress.

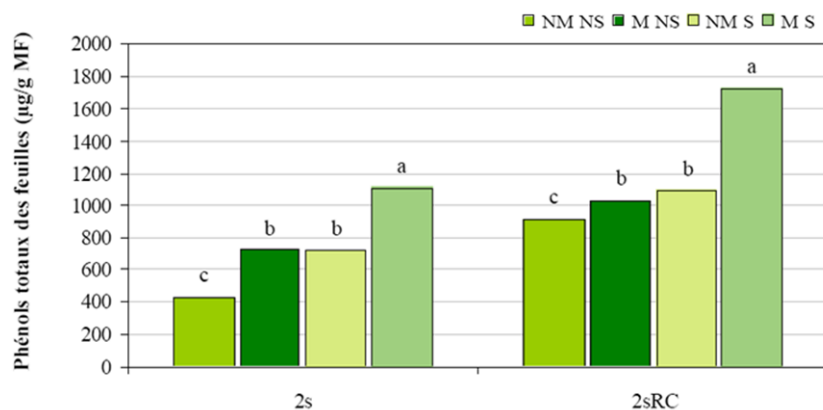


Fig. 2 : Concentrations en (µg/g MF) des Phénols totaux dans les parties aériennes des plantes de maïs inoculées (M) ou non (NM), stressées (S) ou non (NS).

En ce qui concerne les tanins condensés, en conditions d'irrigation (NS), les parties aériennes des plantes M montrent des teneurs plus élevées (338 µg/g MF) que les plantes témoins NM (216 µg/g MF) (Figure 3). Le stress hydrique induit une augmentation de ces teneurs, avec des valeurs, significativement plus élevées chez les plantes M (514 µg/g MF) que chez les plantes NM (321 µg/g MF). Ces teneurs diminuent avec le retour de l'irrigation (2sRC) et sont comparables chez les plantes ayant subi la période de stress et celles non stressées; les teneurs des plantes M (309 µg/g MF chez les plantes NS et 340 µg/g MF chez les plantes S) étant toujours plus élevées que celles des plantes NM (166 µg/g MF chez les plantes NS et 193 µg/g MF chez les plantes S) (Figure 3).

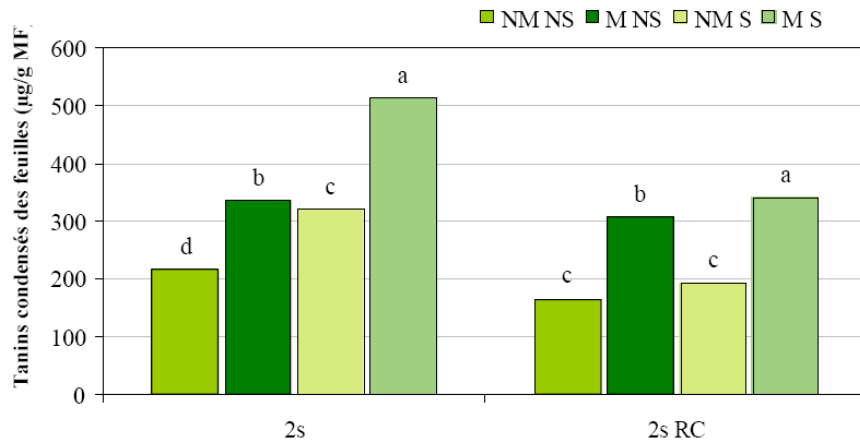


Fig. 3 : Concentrations en ($\mu\text{g/g MF}$) des tanins condensés dans les parties aériennes des plantes de maïs inoculées (M) ou non (NM), stressées (S) ou non (NS).

IV. DISCUSSION

Les plantes de maïs (*Zea mays*. (L)) inoculées par une population indigène de champignons mycorhiziens présentent une meilleure croissance par rapport aux plantes non inoculées, ceci est maintenu même en conditions de stress hydrique. Des résultats similaires ont été montrés par de nombreux travaux [23; 24; 25]. Cette stimulation de la croissance par les mycorhizes serait le résultat d'une amélioration du statut nutritionnel et surtout phosphaté des plantes [10; 26] ainsi que d'une amélioration de la photosynthèse des plantes [11; 23]. En effet, dans une étude antérieure [26], nous avons confirmé l'effet bénéfique de la symbiose MA sur l'aptitude des plantes de maïs à mieux tolérer les conditions défavorables de déshydratations, combinant des mécanismes physiologiques et métaboliques (nutrition phosphaté, chlorophylle, protéine et proline), régulant ainsi les changements induits par la contrainte hydrique. L'importance des mycorhizes MA, en conditions difficiles, est également mise en évidence par l'augmentation, de l'infection mycorhizienne, en réponse au déficit hydrique. Des résultats similaires ont été observés chez la laitue inoculée par *G. deserticola* [24] ainsi que chez le soja inoculé par *G. Mosseae*, mais surtout à des stades avancés de stress hydrique [27]. La stimulation de l'intensité de mycorhization (M%) et de la richesse en arbuscules (A%) des racines de maïs montre un développement important des structures fongiques qui favorisent les échanges nutritifs entre les deux partenaires symbiotiques, ce qui se traduit par une amélioration du statut hydrique et nutritionnel de la plante hôte et se reflète en terme de maintien de la croissance de la plante en conditions de stress hydrique.

Dans cette étude, nous avons montré, pour la première fois, l'effet de l'infection mycorhizienne sur les teneurs en phénols totaux et en tanins condensés des racines de maïs en conditions de déficit hydrique. L'induction de la synthèse des composés phénoliques comme les isoflavonoïdes, les phytoalexines par la mycorhization a été montrée par de nombreux auteurs [28; 15; 16] qui ont montré un métabolisme très actif impliquant la synthèse de novo d'enzymes. En effet, l'augmentation du métabolisme phénolique en réponse à la mycorhization serait responsable de la résistance des plantes mycorhizées à des attaques par des champignons pathogènes et des nématodes car elles seraient capables de répondre plus rapidement et de produire des quantités importantes de composés phénoliques pouvant intervenir dans les réactions de défense de la plante. Les composés phénoliques et en particulier les flavonoïdes peuvent également jouer le rôle de molécules signal dans les interactions plante-Rhizobium ou également plante-champignons MA [29; 30; 31; 32]. Par ailleurs, des travaux de [28] ont montré que les teneurs en flavanols qui sont les monomères des tanins condensés (flavanols epicatechines (EC), epicatechines gallate (ECG) et epigallocatechines gallate (EGCG)) augmentent dans les feuilles de *C. chusii*, en réponse au déficit hydrique. Certes, la plupart des phénols des plantes sont considérés comme des métabolites de stress et leur accumulation dans les plantes est affectée par plusieurs facteurs aussi bien la déficience en minéraux nutritifs [33; 34], l'équilibre de la nutrition carbonée, les changements hormonaux, les stress abiotiques, l'induction biotique par les microorganismes [35; 36] et les herbivores, les changements de saison, l'âge et le développement de la plante. Leur accumulation est souvent intensifiée par une baisse de la fertilité du sol, du stress hydrique et l'application de certaines phytohormones exogènes [37; 38].

V. CONCLUSION

L'augmentation des teneurs des tanins condensés dans les racines de maïs, en réponse à la mycorrhization et l'accentuation de cette augmentation en conditions de déficit hydrique constitue une autre indication des modifications biochimiques induites par la mycorrhization dans les tissus des plantes, mais la signification biologique de ces variations reste à déterminer. D'autres expériences sont nécessaires pour vérifier la possibilité de l'intervention de ces composés dans la tolérance des plantes au stress hydrique.

RÉFÉRENCES

- [1] - P.J KRAMER, J.S. BOYER : «*Water relations of plants and soils*». Academic Press, San Diego, Calif (1997)
- [2] - P.BONFANTE ;A GENRE.: «*Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis*». Nature communications, 1(4), 48 (2010)
- [3] - C. BALZERGUE C : «*Régulation de la symbiose endomycorhizienne par lephosphate*», thèse de doctorat. Vegetal Biology. Universit_e Paul Sabatier - Toulouse III . (2012)
- [4] - F.T.DAVIES, J.R. , R.G., LINDERMAN : «*Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations*». Physiologia Plantarum; 87: 45-53 (1993)
- [5] - J. C. GERMON : «*Quelques apports de la microbiologie des sols à Lagronomie et au développement des plantes cultivées*» Académie d'agriculture de France (2013).
- [6] - B.A FABER, R.J. ZASISKI, D.N MUNNS., K SHACKEL .: «*A method for measuring nutrient and water uptake in mycorrhizal plants*». Can J Bot; 69: 87-94 (1991)
- [7]- KOTHARI S.K., R.J MARSCHENER., E.GEORGE: «*Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere micro-organisms on root and shoot morphology, growth and water relations of maize*». New Phytol;116: 303-311 (1990)
- [8] - R.M AUGÉ, X.DUAN., R.C., EBEL., A.J., STODOLA : «*Nonhydraulic signaling of soil drying in mycorrhizal maize*». Planta 193: 74-82 (1994).
- [9] - R.M.TOBAR, R.AZCÓN, J.M.BAREA : «*Improved nitrogen uptake and transport from N15-labeled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions*». New Phytol; 126:119-122 (1994a)
- [10]- K.S.SUBRAMANIAN, C.CHAREST : «*Nutritionnel, growth, and reproductive responses of maize (Zea mays L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasseling*». Mycorrhiza ; 7: 25-32 (1997)
- [11] - K.S.SUBRAMANIAN , C. CHAREST, L.M.DWYER, R.I.HAMILTON : «*Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasseling*». New Phytol; 129: 643-650 (1975)
- [12]- C.CHAREST, Y.DALPE, A.BROWN : «*The effect of vesiculararbuscular mycorrhizae and chilling on two hybrids of Zea mays L.* » Mycorrhiza; 4:89-92 (1993)
- [13] - S.C GRACE, B.A. LOGAN.: «*Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway*». Phill. Trans. R. Soc. Lond. B; 355: 1499-1510 (2000)
- [14]- J.A.RIOUX, M.TREPANIER, M.P.LAMY; F.SIMARD : «*Stimulation par les champignons endomycorhiziens de la synthèse de composés nutraceutique et aromatiques dans les fruits et légumes*». Ministère de l'agriculture des pecheries et de l'alimentation du Québec Canada (2013).
- [15] - G.JACQUES, M.O.GYORGY, V.N.MARIE-ROSE, F.VALENTIN : «*Characterization and localization of plant phenolics likely involved in the pathogen resistance expressed by endomycorrhizal roots*». Mycorrhiza; 3: 155-164 (1993)
- [16] - D.MORANDI, J.A.BAILEY, V.GIANINNAZZI-PEARSON: «*Isoflavonoid accumulation in soybean roots infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi*» Physiol Plant Pathology; 24: 357-364(1984)
- [17]- J. M PHILLIPS , D.S.HAYMAN: «*Improved procedures for clearing and staining parasite and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection*» Trans. Brit. Mycol. Soc ; 55: 158-161(1970)
- [18]- A.TROUVELOT, J.L.KOUGH, V GIANINAZZI-PEARSON: «*Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle*». In : Physiological and genetical aspects of mycorrhizae, (Ed. by V. Gianinazzi-Pearson and S. Gianinazzi); pp. 217-221. INRA, Paris.(1986)
- [19] - T.SWAIN, W.E. HILLIS: *J.Sci. Fd. Agric*: 63 (1959)
- [20]- M.MARIGO : «*Sur une méthode de fractionnement et d'estimation des composés phénoliques chez les végétaux*». Analisis ; vol. 2 : N°2 (1973)
- [21]- J.RIBERAU-GAYON; E.STRONESTREET : «*Le dosage des anthocyanes dans le vin rouge*» Bull . Soc Chim. France 9, 2649-2655 (1975)
- [22]- M.G.KENDALL, A.STUART : «*The advance Theory of Statistics*», Butler and Tanner, London (1982)
- [23]- S.B.JESÚS, F.TRINITARIO, M ANGELES, M ASUNCIÓN , A. JOSÉ : «*Variations in water status, gas exchange, and growth in Rosmarinus officinalis plants infected with Glomus deserticola under drought conditions*». Plant Physiol; 161: 675-682 (2004).
- [24]- J.M.RUIZ-LOZANO, M.GOMEZ, R.AZCON.: «*Influence of different Glomus species on the time-course of physiological responses of lettuce to progressive drought stress periods*». Plant Science ; 110: 37-44 (1995)
- [25] - K.S.SUBRAMANIAN, C.CHAREST, L.M.DWYER, R.I.HAMILTON : «*Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasseling*» . New Phytol; 129: 643-650 (1996)
- [26]- S.BENJELLOUN, N.EL GHACHTOULI, K BENBRAHIM , J.K.AMRANI, J.EL YAMANI : «*Influence de la mycorrhization par le champignon glomus mosseae sur la croissance et le métabolisme du maïs (Zea mays. L) sous des conditions de stress hydrique*». J.Catal. Mat. Env ; vol. III : 31-36 (2004)
- [27]- G.J.BETHENFALVAY, M. S. BROWN, R. N. AMES, R. S. THOMAS : «*Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake*». Plant Physiology ; 72: 565-571(1988)
- [28]- H.IKER, A LEONOR, M.B.SERGI : «*Drought-induced changes in flavonoids and other low molecular weight antioxidants in Cistus clusii grown under Mediterranean field conditions*». Tree physiology; 24: 1303-1311 (2004)
- [29]- B.G.ROLFE : «*Flavones and isoflavones as inducing substances of legume nodulation*» Biofactors:1-3(1988)
- [30]- M.A.DJORDJEVIC, C.D.DUSTIN, G.A. COOPER-DRIVER: «*Changes in phenolic production in the hay-scented fern (Dennstaedtia punctilobula) in relation to resource availability*». Biochem. Syst. Ecol; 20: 99-106 (1992)
- [31]- U.HARTWIG, C.M.JOSEPH, D.A.PHILLIPS : «*Flavonoids released naturally from alfalfa seeds enhance growth rate of Rhizobium meliloti*. Plant Physiol; 95: 797-803 (1991)
- [32]- M.HUNGRIA, C.M.JOSEPH, D.A.PHILLIPS : «*Anthocyanidins and flavonols, major nod-gene inducers from seds of a black-seeds common bean (Phaseolus vulgaris L.)* » Plant Physiol; 97: 751-758 (1991)

- [33]- P.D.COLEY, J.P. BRYANT, F.S. CHAPIN: «*Resource availability and plant antiherbivore defense*». *Science*; 230: 895–899 (1985)
- [34]- F.A.EINHELLIG : «*Interactions involving allelopathy in cropping systems*». *Agron. J*; 88: 886–893 (1996)
- [35]- S.WOODHEAD, G. COOPER-DRIVER: «*Phenolic acids and resistance to insect attack in Sorghum bicolor*». *Biochem. Syst. Ecol*; 7: 309–310 (1979).
- [36]- G.GUINN, M.P. EINDENBOCK: «*Catechin and condensed tannin contents of leaves and bolls of cotton in relation to irrigation and boll load*». *Crop Sci*; 22:614–616 (1982)
- [37]- G.GROSS: «*Phenolic acids, in The Biochemistry of Plants*», Secondary Plant Products, Conn, E., Ed., Academic Press, New York; 301 (1981)
- [38]- J.GERSHENZON: «*Changes in the level of plant secondary metabolites under water and nutrient stress*», *Recent Adv. Phytochem.*, chap. 1(1984)