



Amélioration de l'adaptation à la sécheresse chez le niébé (*Vigna unguiculata* L. Walpers).

Mahamat Hissene H.^{1,2,*}, N. Belko¹, N.Cisse¹, B. Sine¹, I. Ndoye²

1. Centre d'étude régional pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse CERAAS, BP 3320 Thiès-Escale, Sénégal

2. Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Faculté des Sciences et Techniques, Département de Biologie Végétale BP 5085, Dakar Sénégal

* **Corresponding author:** Email: mahamathissenehalime@yahoo.fr ; telephone: 00221 77 503 67 22

Original submitted in on 2nd February 2014. Published online at www.m.elewa.org on 31st May 2014. <http://dx.doi.org/10.4314/jab.v77i1.12>

RÉSUMÉ

Objectif : Pour des rendements élevés sous nos conditions agro-climatiques de plus en plus rudes, des variétés résistantes à la sécheresse à différents étapes de leurs cycles sont nécessaires. Nos travaux visent à obtenir des variétés tolérantes avec des parents à mécanisme de tolérance différent et comprendre les mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le niébé.

Méthodologie et résultats : Huit variétés ont été évaluées pour leur réponse à différentes conditions hydriques. Mouride et IT93K-503-1 sont les parents tolérants d'une population recombinante qui fera l'objet des études ultérieures. La transpiration des plantes arrosées sous différentes DPV (différence de pression de vapeur atmosphérique) a été évaluée en pot. Au champ les plantes ont été soumises à deux sécheresses terminales et intermittentes. La transpiration à 15h (DPV élevée) est faible chez les tolérants comparés aux sensibles. L'indice de surface foliaire diminue et la température foliaire augmente significativement sous stress hydriques. Mouride et IT93K-503-1 ont eu les rendements en graines et en fanes de dix plantes les plus élevés. Le stress terminal est plus sévère que le stress intermittent. IT93K-503-1 a eu la plus grande surface foliaire spécifique, une courbe de transpiration en fonction de la DPV différente de celles des autres variétés, une température foliaire élevée et un cycle de développement long. Mouride a eu des indices de surface foliaire et de récolte des gousses importantes. Mouride est plus adapté au stress terminal et a une bonne tolérance au stress intermittent. IT93K-503-1 est plus adaptée au stress intermittent mais avec un faible rendement en graines lors du stress terminal. Mouride et IT93K-503-1 ont des réponses physiologiques différentes. L'indice de surface foliaire, et la température foliaire sont corrélés aux variables de rendement.

Conclusion et application des résultats : Ce travail a permis de mettre en évidence l'importance de certains paramètres physiologiques et agronomiques dans la sélection pour la tolérance à la sécheresse chez le niébé. Mouride et IT93K-503-1 sont des génotypes adaptés au stress hydrique avec des mécanismes différents. Ces résultats peuvent nous permettre de mieux comprendre le mécanisme de tolérance à la sécheresse chez le niébé et ces deux génotypes peuvent être utilisés dans un programme de sélection pour des variétés adaptées à la sécheresse terminale et intermittente.

Mots clé : Niébé, tolérance à la sécheresse, transpiration, DPV, température foliaire, rendement.

Improving drought adaptation in cowpea (*Vigna unguiculata* Walpers L.).

ABSTRACT

Objective: To obtain high yields under more and more irregular agro-climatic conditions, varieties with high resistance to drought in different stages of their cycles are necessary. The objectives of this study are to obtain tolerant cowpea varieties by using parents with different mechanisms of tolerance and to understand mechanisms of tolerance to drought in cowpea.

Methodology and Results: Eight varieties were estimated for their response to different hydric conditions.. The transpiration of well watered plant under different VPD (vapor pressure deficit) was estimated in a pot. In the field, plants were subjected to two water conditions, intermittent and terminal stress. The transpiration at 3 pm (the highest VPD) was low in the tolerant genotypes compared with the sensitive genotypes. The leaf area index decreases while the leaf temperature increased significantly under water deficit. Mouride and IT93K-503-1 had the highest grain and fodder yield of ten plants. The terminal stress proved more severe than the intermittent stress. IT93K-503-1 had the greatest specific leaf area, a transpiration curve accorded to the VPD different from those of the other varieties, a high leaf temperature and a long life cycle. Mouride had important leaf area and pod harvest index. Mouride is more adapted to the terminal stress and has a good tolerance in the intermittent stress. IT93K-503-1 is more adapted to the intermittent stress than Mouride but had a low yield in seeds during the terminal stress. Mouride and IT93K-503-1 had different physiological responses. Leaf area index and leaf temperature are correlated to the variables of yield.

Conclusion and application of results: This work permitted to highlight the importance of some physiological and agronomic parameters in the breeding for drought tolerance in cowpea. Mouride and IT93K-503-1 are adapted genotypes to water stress with different mechanisms. These results can let us understanding more the mechanism of drought tolerance in cowpea and these two genotypes can be used in a program of breeding for varieties adapted to the terminal and intermittent drought.

Keywords: Cowpea, drought resistance, transpiration, VPD, leaf temperature, yield.

INTRODUCTION

En 2010, la production mondiale de graines sèches de niébé était de 6.879.163 tonnes sur une superficie de 11.557.209 Ha dont 9.534.016 Ha en Afrique de l'Ouest et Centrale (FAOSTAT, 2010, 2011). En général, le niébé est vu comme une culture résistante à la sécheresse. Cependant, la plus grande zone de production de niébé est dans le Sahel africain où les pluies jouent un rôle très significatif dans le développement des cultures (Turk *et al.* 1980). Le climat africain connaît des fluctuations, avec des phases plus arides ou plus humides. Le siècle passé après une période sèche de courte durée, s'installe une phase humide jusque dans les années 1960. La décennie 1970-1980 marque à nouveau une aridification du climat qui se fera lourdement ressentir par les populations (CEDEAO-CSAO/OCDE, 2008). Des

épisodes de sécheresse intra-saisonnières (périodes sèches extrêmes) sont fortement liés à la perte de rendement des cultures en zone sahélienne de l'Afrique de l'Ouest, zone de production du niébé, particulièrement quand ils parviennent à des étapes critiques de la culture comme la phase végétative ou la floraison. Le déficit hydrique durant les étapes de croissances critiques peut conduire à une réduction considérable du rendement (Turk *et al.* 1980 ; Salack *et al.* 2013). Des travaux, menés au niveau de la plante, permettent de comprendre les différentes stratégies mises en œuvre lors d'un stress hydrique. La plante, sous l'effet d'un stress hydrique, exprime une réponse que l'on peut caractériser par beaucoup de paramètres physiologiques, morphologiques et de rendement.

Le succès dans la sélection pour le niébé avec la tolérance à la sécheresse n'a pas été comme pour beaucoup d'autres caractères. Ceci est en partie dû au manque de méthodes de sélection simples, moins coûteuses et fiables pour choisir des plantes tolérantes à la sécheresse (Singh and Matsui, 2000). La recherche doit donc identifier des paramètres qui permettront de sélectionner plus facilement des variétés résistantes à la sécheresse en termes de stabilité de production en conditions sèches variées. Les mécanismes mis en œuvre par les plantes pour s'adapter à la sécheresse peuvent changer avec les conditions environnementales. De même, des génotypes jugés tolérants peuvent présenter des mécanismes différents d'adaptation au stress hydrique. C'est le cas par exemple de la réponse de certains génotypes de niébé à la différence de pression de vapeur atmosphérique (DPV) en conditions hydriques non-limitant ou limitant. En général dans des conditions hydriques non-limitant sous DPV élevées, les lignées tolérants présentent les plus basses transpirations par rapport aux sensibles. Des réponses différentes de la transpiration en fonction de DPV ont été observées pour des génotypes tolérants à la sécheresse terminale (Belko *et al.* 2012a et 2012b). L'amélioration du rendement sous stress hydrique demande une meilleure compréhension des mécanismes utilisés chez les génotypes tolérants. Donc pour améliorer l'adaptation du niébé aux nouvelles conditions

agro-climatiques la combinaison des génotypes présentant des mécanismes différents d'adaptation au déficit hydrique peut être efficace. C'est dans ce contexte que des travaux ont été entrepris pour mieux comprendre les mécanismes engagés dans la résistance à la sécheresse chez le niébé afin d'améliorer l'adaptation du niébé aux nouvelles conditions agro-climatiques de la région et ceci par combinaison de génotypes présentant des mécanismes différents d'adaptation au déficit hydrique. Les travaux ont été réalisés sur huit génotypes dont Mouride et IT93K-503-1, parents résistants d'une population recombinante sur laquelle porteront nos travaux ultérieurs. Deux approches ont été utilisées pour examiner la tolérance à la sécheresse des plantes. L'approche qui utilise le rendement en grain et ses composants comme les critères principaux, puisque le rendement est l'expression intégrée de l'ensemble de caractères liés à la productivité sous le stress (Agbicodo *et al.* 2009). Et l'approche analytique ou physiologique qui identifie un caractère physiologique ou morphologique spécifique contribuant significativement à la croissance et au rendement en cas de la sécheresse. En plus des variables de rendement, des paramètres physiologiques et morphologiques ont été étudiés au champ sous stress hydrique terminal et intermittent et en pot sous condition hydrique non-limitant.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Évaluation en pot de la transpiration de huit génotypes sous différentes DPV: L'essai a été réalisé au Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse CERAAS de Thiès (14° 81' Nord 16° 28' Ouest) (Ogbonnaya *et al.* 2003). Huit génotypes de niébé ont été utilisés dont quatre adaptés à la sécheresse terminale (Mouride, IT93K-503-1, K VX-61-1, Suvita2) et quatre sensibles (Bambey21, IT97K-556-6, K VX-525, et UC-CB 46) (Muchero *et al.* 2008 ; Belko *et al.* 2012). 'Mouride' a été sélectionné par l'Institut Sénégalais pour la Recherche Agronomique (ISRA), il arrive à maturité en 70 jours après germination et a montré une grande résistance à la sécheresse en milieu de cycle et

terminale (Cissé *et al.* 1995 ; Hall *et al.* 2003). L'IT93K503-1 est aussi une variété à cycle moyen développée par l'Institut International pour l'Agriculture Tropicale (IITA) avec une bonne tolérance à la sécheresse de fin de cycle (Muchero *et al.* 2008 ; Muchero *et al.* 2009). Cet expérience est menée selon les méthodes précédemment relatées par R. Seraj, 2002 ; Devi *et al.* 2009 et Belko *et al.* 2012a, 2012b. Le dispositif est en bloc complet randomisé avec cinq répétitions. Les pots de cinq Litres de contenance sont remplis avec du sol sablo-argileux collecté au CNRA de Bambey tamisé et fertilisé avec de l'engrais N₆P₂₀K₁₀ (2 à 3 g par pot). Les graines sont traitées au Granox® (fongicide-insecticide) avant semis et trois traitements à

l'insecticide-acaricide Bomec® (abamectine (18 g/l)) ont eu lieu le 07/05, 14/05 et 17/05/13. Le semis a été fait le 19/04/13 avec trois graines par pot et 20 jours après la levée un démariage a été fait pour laisser une seule plante par pot. Le matin du 26/05/13 les pots ont été saturés à 80% avec de l'eau et le soir après drainage ils ont été mis dans des sacs en plastiques blancs (autour de la tige) pour limiter l'évaporation directe du sol. Les pesés ont été fait chaque heure le 27 et 28/05/13 de 8h à 18h. Le 29/05/13 les plantes des cinq répétitions ont été récoltées, la surface foliaire a été mesurée à l'aide d'un scanner (LA2400 Epson Expression 10000 XL 3.4, Régent Instruments Inc.) et du logiciel WinRhizo. Le séchage de la biomasse s'est fait avec une étuve (HERAEUS Instruments Function Line, Type B12 D-63450 Hanau, Germany) à 60°C pendant 72h et le pesage avec une balance de précision (120 g Adventurer Pro AV2102, OHAUS® Corporation, Pine Brook, NJ, USA). Deux thermo-hygromètres (Hobo® Pro SeriesTemp H08-032-08, RH © 1998 ONSET) ont été installés dans l'essai pour mesurer les paramètres climatiques (température, humidité relative). La transpiration (T), la surface foliaire spécifique (SFS) et la différence de pression de vapeur atmosphérique (DPV) ont été calculées afin d'évaluer le comportement des plantes à des DPV différents.

- SFS (cm²/g) = unité de surface foliaire/poids sec des feuilles ;

- $T_{n+1} = (\text{poids}_{n+1} - \text{poids}_n) / \text{unité de surface foliaire}$, n=heure ;

- $DPV = [(100 - HR) / 100] \times SVP$ (HR : humidité relative ; SVP : projection de la température sur la courbe de la pression de vapeur saturée).

Évaluation en champ de huit génotypes en réponse à deux stress intermittent et terminal : L'essai a été mené du 14/03 au 13/06/2013 au Centre National de Recherches Agronomiques (CNRA) de Bambey. Bambey est une ville située au centre-ouest du Sénégal (14° 42' Nord 16° 28' Ouest) avec un climat sahélo-soudanien, une pluviométrie entre 500mm et 700mm et un harmattan de 7 à 8 mois. Les sols sont légers et sableux, et durant la période de l'essai les températures minimales étaient entre 16 et 25°C et maximales entre 31 et 43°C. Les mêmes génotypes utilisés en pot sont testés au champ par des paramètres agronomiques et physiologiques. Le terrain sur lequel s'est tenu l'essai au champ a été fertilisé avec de l'engrais N₆P₂₀K₁₀ à la dose de 150 kg/ha avant le semis. Les graines sont traitées au fongicide-

insecticide GRANOX CBC® (Chlorlothalonyl 10% - Benomyl 10% - Carbofuran 10%) avant semis. Deux traitements insecticides ont été réalisés à partir de 50% de floraison avec de l'Endosulfan (thimul 35%) à la dose de 200 cl pour 15l d'eau avec un intervalle de 10 jours entre deux traitements. Des binages ont été effectués les deuxième et quatrième semaines d'avril sur l'ensemble de l'essai. L'essai est mis en place suivant un dispositif en factoriel (split-plot) avec le régime hydrique (arrosé et stressé) comme facteur principal et le génotype (8 cultivars) comme facteur secondaire randomisé dans chaque traitement hydrique avec quatre (4) répétitions. La parcelle élémentaire est constituée de quatre lignes (4) (les mesures se font sur les plantes des deux lignes centrales) avec 50 cm de distance entre les lignes et 15 cm entre les poquets. Une surface de 10 m² sépare les lots des différentes conditions hydriques. Les trois conditions hydriques sont :

Témoin : les plantes sont arrosées deux fois par semaines (20 à 30 mm par jour) jusqu'à la récolte.

Stress intermittent : les plantes sont arrosées comme les témoins jusqu'au 04/04/13 (20 jours après semis) où l'irrigation a été arrêté pendant 20 jours (jusqu'au début de la floraison). Un deuxième stress de 10 jours a été imposé à partir du 05/05/13 (52 jours après semis, début de la formation des gousses) puis les plantes sont arrosées normalement jusqu'à la récolte.

Stress terminal : les plantes sont arrosées comme les témoins au début de l'essai et à partir du 05/05/13 (50% de floraison) l'irrigation a été arrêtée jusqu'à la récolte le 13/06/13 (stress pendant la formation des gousses, le remplissage des graines). Les paramètres climatiques, agronomiques (phénologie, rendements) et physiologiques mesurés sont les suivants :

- Date de levée, Date de 50% floraison et Date de 95% maturité ;

- Rendement en graines, en gousses et en fourrages pour dix plantes et par parcelle, et poids de 100 graines ;

- Température, humidité relative et évaporation données par la station météo de Bambey (à 400 m de l'essai) ;

- Humidité du sol mesurée par des sondes (24 sondes) et un Diviner 2000 SENTEK (deux fois par semaine, avant et après l'irrigation) ;

- Température foliaire mesurée par un thermomètre infrarouge (Quicktemp 860-T2 Testo AG, D-79853 Lenzkirch, Germany).

- La canopée foliaire (ISF) mesurée par un LAI Ceptomètre (LAI AccuPAR LP 80 Ceptometer Decagon Devices Inc.) ;

Les mesures physiologiques sont faites une fois par semaine du 15/04/13 au 21/05/13. Les mesures de l'indice de surface foliaire (ISF) se font sous la canopée sur les deux lignes centrales avec trois répétitions par parcelle et de la température foliaire sur la troisième feuille la plus élevée sur trois plantes des deux lignes centrales.

Analyses Statistiques : Les analyses statistiques ont été faites à l'aide du logiciel Statbox 7.2.1 ©1985-2013 FEEDBACK&CO. Certains graphiques sont faits sur Excel 2010. Les analyses de variance (Anova) sont

effectuées avec comme hypothèse nulle d'absence d'effet significatif des variables au seuil de signification alpha égale à 5%. Les Analyses en Composantes Principales (ACP) sont réalisées au seuil de signification alpha de 5% avec comme hypothèse nulle l'absence de corrélation significative entre les variables. Le test de sphéricité de Bartlett donne la P-value associée à la corrélation entre les variables avec un seuil de signification total Alpha de 0,050. Les comparaisons multiples de moyennes nous donnent des groupes significativement différents affectés des lettres.

RÉSULTATS

Evaluation en pot de la transpiration de huit génotypes sous différentes DPV :

Tableau 1 : Comparaisons multiples de moyennes de SFS en fonction des génotypes

Variété	Groupe	Moyenne
UC-CB46	A	118,794
BAMBEY21	A	119,177
SUVITA2	AB	151,288
IT97K-556-6	AB	152,066
KVX-61-1	AB	156,582
KVX-525	AB	156,948
MOURIDE	AB	164,927
IT93K-503-1	B	169,136

SFS (cm².g⁻¹) =unité de surface foliaire/poids sec des feuilles.

D'après l'anovades 8 génotypes en fonction de la surface foliaire spécifique (SFS) les génotypes sont significativement différents. La comparaison multiple de

moyennes a classé IT93K-503-1 comme le génotype ayant la plus grande surface foliaire spécifique, suivi de la variété Mouride.

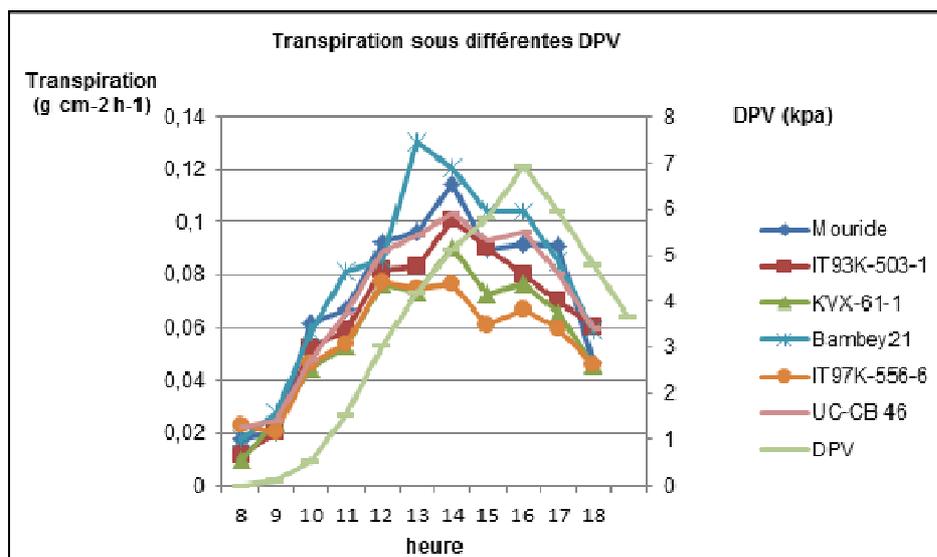


Figure 1 : représentation de la transpiration de chaque génotype, de 8h à 18h en fonction de la différence de pression de vapeur atmosphérique (DPV). $T =$ transpiration, $T_{n+1} = (\text{poids}_{n+1} - \text{poids}_n) / \text{unité de surface foliaire} \cdot \text{heure}$

La transpiration de tous les génotypes a donné des courbes plus ou moins similaires. A 15h (DPV=6,9 kPa), la transpiration diminue et reste presque constante une à deux heures après, avant de baisser avec la diminution de DPV. A la différence de la transpiration de IT93K-503-1 qui diminue

continuellement à partir de 15h. A 15 h lorsque la DPV est la plus élevée (6,9 kPa), trois des génotypes adaptés au stress hydrique (KVX-61-1, Mouride et IT93K-503-1) ont des transpirations plus basses que les sensibles. A l'exception de IT97K-566-6 qui a vu sa transpiration baisser malgré sa sensibilité.

Evaluation en champ de huit génotypes en réponse à deux stress intermittent et terminal

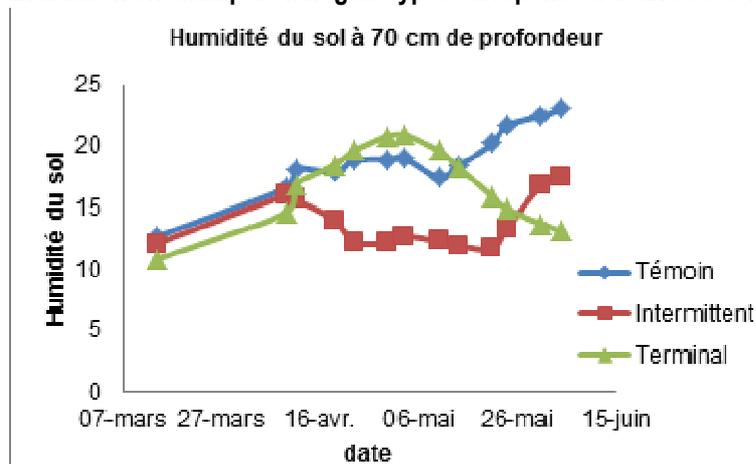


Figure 2 : Évolution de l'humidité du sol à 70 cm de profondeur du 14-03-2013 au 04-06-2013 en fonction des traitements hydriques.

Les résultats du Diviner ont montré que c'est à 70 cm de profondeur qu'on trouve plus de variation. On voit que le stress intermittent commence à s'installer à partir du 16-04-2013 et après le deuxième stress

l'humidité du sol à 70 cm s'approche de celle du bloc témoin. Dès le début du stress terminal (10-05-2013) on observe une diminution de l'humidité du sol à 70 cm qui atteint des valeurs très basses vers la fin de l'essai.

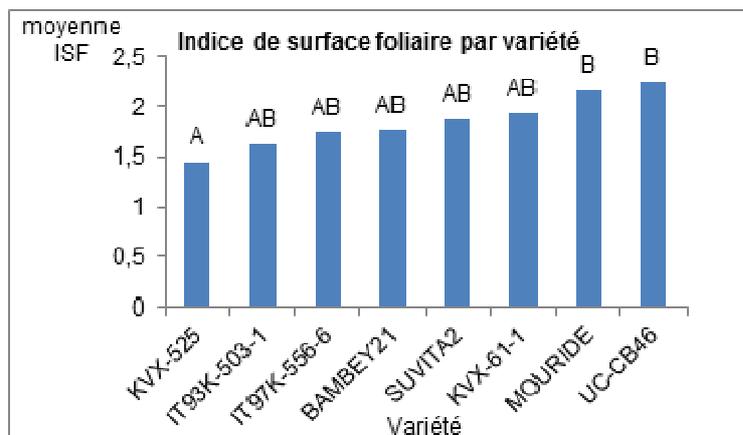


Figure 3 : Histogrammes des moyennes de l'Indice de surface foliaire (ISF) en fonction des variétés du 30-04-2013. Comparaisons multiples des moyennes : les variétés affectées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes.

En absence d'interaction entre les facteurs (traitement et variété) nous avons considéré les résultats de toutes les conditions confondues. Après le premier traitement de l'essai sous stress intermittent (30-04-2013), le génotype UC-CB46 a eu une ISF élevée suivi de Mouride, contrairement à IT93K-503-1 qui a eu une

faible ISF. Lorsque les deux stress sont bien installés (21-05-2013) les plantes du stress terminal ont eu en moyenne la plus basse ISF (1,654) comparées à celles sous stress intermittent (2,04) et aux témoins (3,384) (résultat non montré).

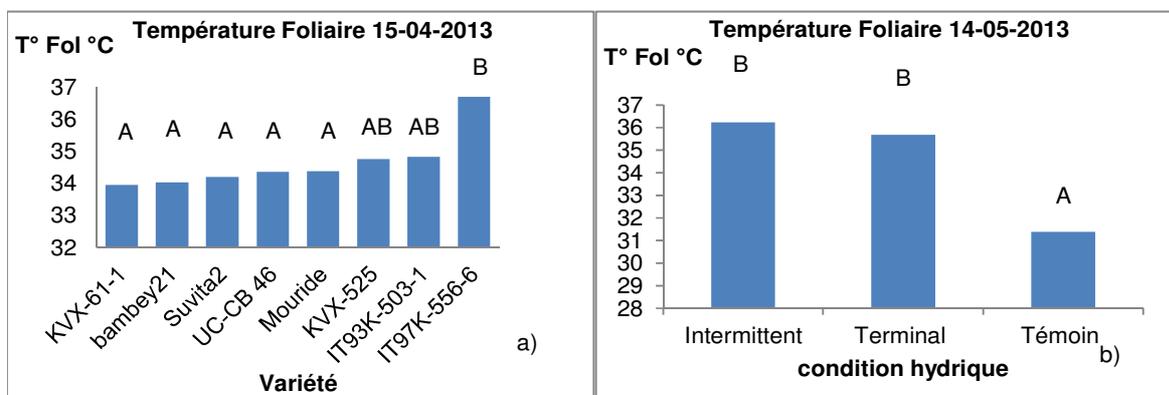


Figure 4 : Histogrammes de la température foliaire (T° Fol), a) en fonction des génotypes et b) des conditions hydriques (témoin, stress intermittent et stress terminal). Comparaisons multiples des moyennes : les variétés et traitements affectés des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes.

En absence d'interaction entre les facteurs (traitement et variété) nous avons considéré les résultats de toutes les conditions hydriques confondues (4-a). 10 jours après le premier stress intermittent (15-04-2013), IT93K-503-1 avait une température foliaire plus élevée que celle de Mouride. Et 10 jours après le deuxième

traitement du stress intermittent et le début du stress terminal (14-05-2013), les plantes en stress intermittent ont en moyenne une température foliaire élevée (36,243°C), ainsi que celles en stress terminal (35,678°C) comparées aux plantes témoins (31,39°C).

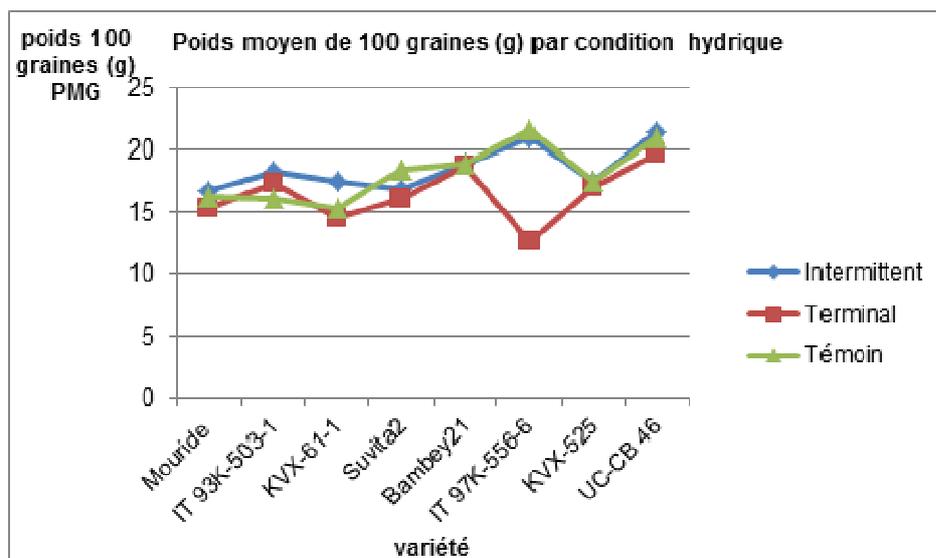


Figure 5 : Représentation du poids moyen de 100 graines (g) (PMG) en fonction des génotypes et des conditions hydriques.

Le PMG des plantes en stress terminal a été considérablement réduit comparé aux plantes témoins. Par contre les plantes du stress intermittent ont un

PMG plus important. Le poids de 100 graines n'est pas corrélé avec les autres variables de rendement.

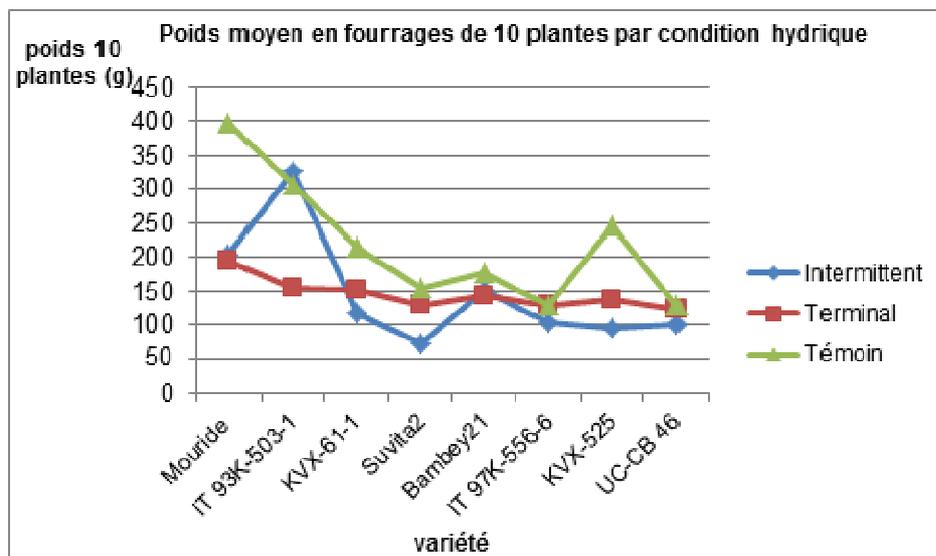


Figure 6 : Représentation du poids moyen en fourrages de dix plantes en fonction des génotypes et des conditions hydriques.

Le traitement hydrique (stress intermittent et terminal) a eu un effet très significatif sur le rendement en fourrage de dix plantes. Les génotypes Mouride (266,017 g) et IT93K-503-1 (262,933 g) ont produit beaucoup de

fourrages comparés aux autres génotypes. IT93K-503-1 a eu un rendement en fanes sous stress intermittent supérieur à celui des plantes témoins.

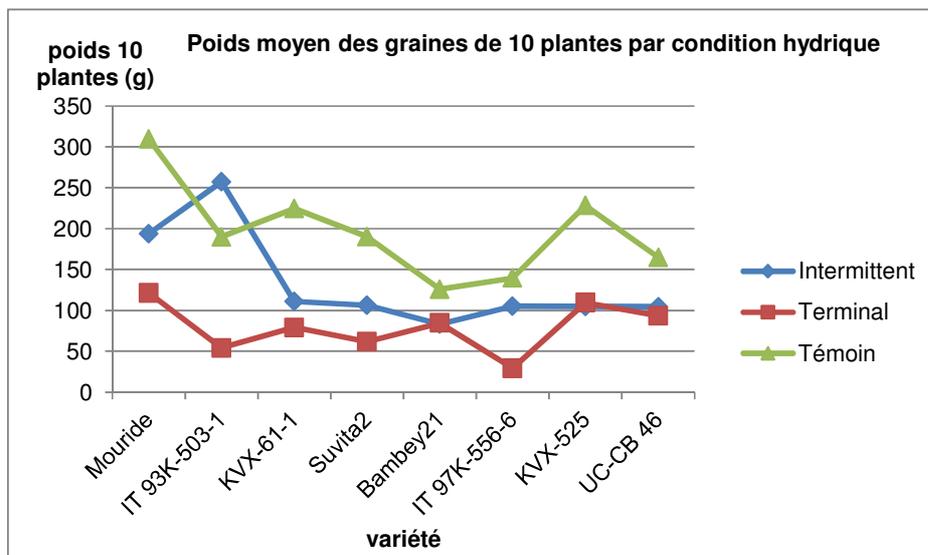


Figure 7 : Représentation du rendement moyen en graines de dix plantes en fonction des génotypes et des conditions hydriques.

Le traitement hydrique a eu un effet grandement significatif sur le rendement en graines de dix plantes. Le stress terminal a réduit considérablement le rendement moyen en graines de dix plantes (76,881 g) comparé au stress intermittent (130,374 g) et au témoin (197,450 g). Sous stress intermittent, IT93K-503-1 a eu un rendement en graines de dix plantes (250,924 g) plus élevé que son rendement sous bonne condition

d'irrigation. Mouride aussi a eu un bon rendement comparé aux autres génotypes (191,424 g). Sous stress terminal, Mouride (122,25 g) a eu le rendement en graines de dix plantes le plus élevé mais IT93K-503-1 (54,95 g) a eu un rendement faible. Les génotypes à cycle court comme Bambey21, K VX-61-1 et UC-CB 46 ont eu des bons rendements.

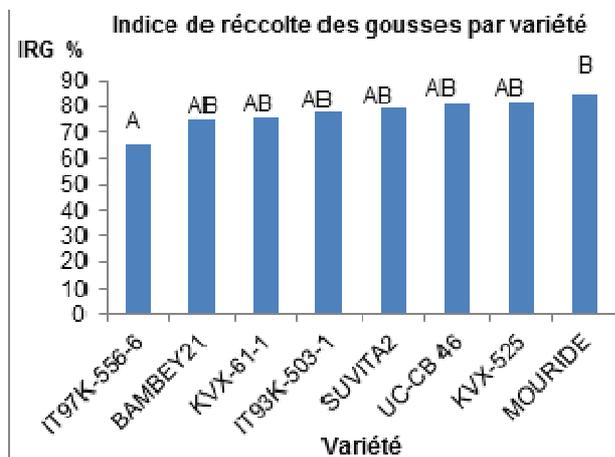


Figure 9 : Indice de récolte des gousses (IRG) en fonction des génotypes. Comparaisons multiples des moyennes : les variétés affectées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes.

IRG (%) = biomasse sèche des graines à la récolte / biomasse sèche des gousses à la récolte x 100.

En absence d'interaction entre les facteurs (traitement et variété) nous avons considéré les résultats de toutes les conditions confondues. Mouride a eu le plus

important IRG (84,79) mais IT93K-503-1 a eu un IRG réduit (77,81).

Tableau 2 : Comparaisons multiples de moyennes de durée de la phase végétative (en jours) en fonction des génotypes

Variété	Groupe	Moyenne
BAMBEY21	A	47,167
UC-CB46	AB	49,417
KVX-61-1	BC	51,583
SUVITA2	CD	52,333
KVX-525	CD	52,500
IT97K-556-6	D	54,167
MOURIDE	DE	54,667
IT93K-503-1	E	56,667

Les variétés affectées des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes.

La durée de phase végétative varie significativement avec les génotypes et les traitements hydriques. Les plantes en stress ont une durée de phase végétative plus longue (intermittent 53 jours, terminal 54 jours)

que les témoins (51 jours). IT93K-503-1 (57 jours) et Mouride (55 jours) ont les plus longues durées de phase végétative.

Tableau 3 : Analyse en Composantes Principales (ACP) présentant l'humidité du sol à trois profondeurs (30, 70 et 120 cm), la température foliaire (T° Foliaire), l'indice de surface foliaire (ISF) et les rendements en graines et en fourrages de dix plantes

	T° Foliaire	ISF	poids fourrages (g)	poids graines (g)
30 cm	- 0,487	0,177	0,019	0,217
70 cm	- 0,430	0,350	0,247	0,374
120 cm	- 0,064	0,148	0,063	0,063
T° Foliaire	1,0	- 0,677	- 0,340	- 0,601
ISF	- 0,677	1,0	0,585	0,624
poids fourrages (g)	- 0,340	0,585	1,0	0,697
poids graines (g)	- 0,601	0,624	0,697	1,0

En gras : valeurs significatives au seuil alpha= 0,05

La corrélation entre les variables de rendement et les paramètres physiologiques est significative. A partir d'une certaine profondeur (120 cm) l'humidité du sol n'a pas d'effet sur le rendement en graines.

DISCUSSIONS

IT93K-503-1 a eu la plus grande surface foliaire spécifique (SFS), suivi de la variété Mouride (Tableau 1). Sous stress hydrique la SFS diminue afin de limiter la transpiration et de maintenir une teneur en eau relative élevée, c'est l'évitement de la sécheresse (Anyia and Herzog 2004 ; Puangbut *et al.* 2009). La croissance foliaire est l'un des premiers processus physiologiques affecté par les changements du statut hydrique de la plante sous stress hydrique. Une

diminution du taux d'expansion foliaire précède d'habitude une réduction dans la conductance stomatale ou la photosynthèse (Farooq *et al.* 2010). A 15 h la DPV était la plus élevée (6,9 kPa), trois des génotypes adaptés avaient des transpirations plus basses que les sensibles. La transpiration a diminué et est restée presque constante une à deux heures après, avant de baisser avec la diminution de DPV. A la différence de la transpiration de IT93K-503-1 qui

diminue continuellement à partir de 15h probablement parce qu'il ferme ses stomates progressivement pour limiter sa transpiration (Figure 1). Le taux de transpiration est affecté par la différence de pression de vapeur atmosphérique (DPV) (Abraham Blum, 1988). Sous conditions de bonne irrigation, les stomates semblent répondre largement aux changements de différence de pression de vapeur atmosphérique (DPV) (Vadez *et al.* 2013). Des variations ont été observées entre 17 génotypes d'arachide (*Arachis hypogaea* L.) étudiés avec neuf génotypes montrant un point de rupture (break point) dans leur réponse à des DPV à partir de 2,2 kPa, au-delà desquelles il y a peu ou pas d'augmentation de transpiration. Donc, ces génotypes avec des points de rupture ont la capacité de conservation d'eau du sol lorsque les DPV dépassent 2,2 kPa (Devi *et al.* 2009). Chez le niébé, des larges différences ont été obtenues à partir des DPV de 6,5 kPa, le taux de transpiration du reste de la journée est inférieure de 30% chez les lignées adaptées comparé aux lignées sensibles (Belko *et al.* 2012a). Au champ le stress est bien installé pour les deux conditions dès les premières semaines d'arrêt d'irrigation à certaines profondeurs (70 cm) (figure 2). Le déficit hydrique se développe lorsque la demande excède l'apport d'eau. L'apport est déterminé par le niveau d'eau contenu dans le sol à la profondeur du système racinaire de la plante (Abraham Blum, 1988). A partir d'une certaine profondeur (120 cm) l'humidité du sol n'a pas d'effet sur le rendement en graines. Des travaux plus approfondis sur les caractéristiques des racines permettraient d'expliquer certains aspects de la tolérance à la sécheresse. La profondeur d'enracinement peut être de 1,5 m ou plus chez quelques espèces de légumineuses ce qui explique probablement la tolérance à la sécheresse de quelques-unes d'entre elles (Westphal *et al.* 1985). Les caractéristiques des racines sont bien établies comme des traits de résistance à la sécheresse chez l'arachide par exemple (Puangbut *et al.* 2009). IT93K-503-1 au début du stress intermittent a eu une ISF faible mais Mouride a gardé une canopée importante. Cependant la différence entre variété dévient non significative avec le développement du stress intermittent et terminal mais reste très importante entre les conditions hydriques (Figure 3). L'ISF est un paramètre important dans l'évaluation de la densité, l'architecture et le développement des plantes. L'ISF est le rapport de la surface totale supérieure des feuilles à la surface du sol sur laquelle la végétation se développe. Sous stress hydrique les plantes réduisent

leur surface foliaire (par roulement des feuilles, limitation de l'expansion foliaire) pour diminuer la transpiration (Anyia and Herzog, 2004). Le stress hydrique a augmenté la température foliaire des plantes. IT93K-503-1 avait une température foliaire plus élevée que Mouride, probablement par la réduction importante de sa transpiration (figure 4-a et 4-b). La transpiration fait que les feuilles se refroidissent par rapport à la température ambiante. Sous stress, la transpiration diminue et la température foliaire augmente (Abraham Blum, 1988). La température foliaire est un indicateur intéressant, compte tenu du rôle central joué par les stomates dans le contrôle de la perte en eau. L'évaporation de l'eau au niveau des feuilles refroidit ces dernières. Mais quand, en réponse à une sécheresse, les stomates se ferment, la transpiration baisse et la température de la feuille augmente (Agbicodo *et al.* 2009). Les plantes du stress intermittent ont un poids moyen de 100 graines (PMG) plus important que les témoins (Figure 5). L'augmentation de poids des graines sous stress hydrique a été également observé chez d'autres légumineuses et chez Mouride, Bambey21 et TN 88-63 dans d'autres études. Ceci peut être dû à des réductions du nombre de graines par gousse et la répartition des photosynthates disponibles à ces quelques graines (Ogbonnaya *et al.* 2003). Le stress hydrique a eu un effet significatif sur le rendement en fourrage sans différence entre les deux conditions de stress hydrique (intermittent et terminal). Mouride et IT93K-503-1 ont eu les plus hauts rendements en fourrage (figure 6). Le fourrage du niébé est utilisé pour les bétails et joue un rôle important durant la saison sèche en Afrique de l'Ouest (Singh *et al.* 2003). Le stress hydrique a réduit le rendement en graine des plantes avec une réduction plus sévère sous stress hydrique terminal (figure 7). Le stress intermittent est moins sévère car le stress hydrique durant l'étape végétative montre un effet non significatif sur la production de graines (Labanauskas *et al.* 1981). La sécheresse durant la phase de floraison réduit considérablement le rendement, mais une reprise partielle du rendement peut être observée après la reprise de l'irrigation, permettant une nouvelle apparition de fleurs pour produire des gousses. Comme la plante stressée a tendance à accumuler du nitrate dans ses vacuoles, celui-ci est très rapidement disponible pour l'activité nitrate réductase lors du rétablissement du flux d'eau permettant une reprise rapide de la production (Obaton, 1992). Ceci pourrait

expliquer le rendement important sous stress intermittent, notamment pour IT93K-503-1 dont le rendement sous stress intermittent dépasse son rendement sous des conditions normales d'irrigation. Le stress terminal est plus pénalisant en rendement, Mouride a eu le rendement en graines de dix plantes le plus élevé. Les génotypes à cycle court comme Bambey21, KVX-61-1 et UC-CB 46 ont pu échapper au stress hydrique terminal. La sécheresse durant le remplissage des gousses réduit considérablement le rendement des cultivars (Turk et al. 1980). En général, le niébé est très sensible à la sécheresse durant la formation et le remplissage des gousses (Anthony Hall, 2004). Des études ont montré que chez les plantes soumises au stress hydrique durant les deux étapes de la floraison et le remplissage des gousses la réduction de rendements étaient de plus de 60% comparé aux plantes témoins. Les recherches sur le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) ont montré que les meilleurs génotypes sous conditions limitant en eau sont ceux capables de remobiliser les photosynthates des structures végétatives vers les gousses, et des gousses vers les graines. Les différences génotypiques dans ces processus physiologiques peuvent être quantifiées avec l'indice de récolte des gousses (IRG) (biomasse sèche des graines à la récolte/biomasse sèche des gousses à la récolte x 100) (Assefa et al. 2013). IT93K-503-1 a eu un IRG réduit et donc une capacité de remobiliser les photosynthates faible (figure 9). Par conséquent IT93K-503-1 n'a pas eu un bon rendement en graines sous la sécheresse pendant la phase de remplissage de graine (stress terminal) malgré son bon rendement en fanes. Contrairement à Mouride qui lui serait plus sensible au stress pendant la floraison ce qui pourrait expliquer la diminution de son rendement sous stress intermittent. Les plantes en stress ont une durée de phase végétative plus longue

que les témoins. IT93K-503-1 a eu la plus longue durée de phase végétative suivi de Mouride (tableau 2). Le déficit hydrique cause une floraison avancée ou retardée, dépendant de l'espèce (Abraham Blum, 1988). La date de floraison et la durée de la phase de remplissage des graines sont des facteurs qui permettent la maximisation de l'indice de récolte sous déficit hydrique (Philippe Monneveux, 1991). Ce résultat et les différences observés avec les autres variables montrent que Mouride et IT93K-503-1 ont des bons rendements sous stress et ont probablement des mécanismes de résistance à la sécheresse différents. Selon la classification de Mitra (2001) et considérant ces résultats Mouride est proche de la tolérance et IT93K-503-1 proche de l'évitement (Agbicodo et al. 2009). Les corrélations entre les variables de rendement et les paramètres physiologiques sont significatives (tableau 3). Les études qui utilisent les caractères physiologiques pour évaluer la tolérance à la sécheresse visent à comprendre lesquels des caractères contribuent réellement au rendement sous sécheresse. Comme suggéré par Blum (1983) et Fussell et al. (1991) l'approche, qui combine la sélection pour le potentiel de rendement dans des conditions normales d'irrigation avec la sélection pour l'expression de caractères physiologiques qu'on pense pouvoir être associé à la tolérance à la sécheresse sous des environnements de stress contrôlés et répétables, pourrait être la plus efficace. Ceci exige donc l'identification de caractères spécifiques associés à la tolérance à la sécheresse sous condition hydrique contrôlée et qui soient fiables et faciles à mesurer (Agbicodo et al. 2009). La physiologie de plante a fourni de nouveaux aperçus et a développé de nouveaux outils pour comprendre le réseau complexe de caractères concernant la sécheresse (Cattivelli et al. 2008).

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre d'une thèse soutenue par une bourse de l'Office allemand d'échanges universitaires (DAAD- Deutscher Akademischer Austausch Dienst). Je remercie tous ceux qui ont participé à ces travaux au CERAAS de

Thiès et au CNRA de Bambey et plus particulièrement Dr Fonckea Daniel, Mme Diop Diarétou, Mr Aristide Tossim, Mr Bassiaka Ouatarra, Mlle Sassoum Lô, Mr Assane Sène et Mr Cheikh Sène.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agbicodo E. M., C. A. Fatokun, S. Muranaka, R. G. F. Visser, C. G. Linden van der, 2009. Breeding drought tolerant cowpea: constraints, accomplishments, and future prospects.

Euphytica (2009) 167:353–370 DOI 10.1007/s10681-009-9893-8.

Anya A.O. and H. Herzog, 2004. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas

- under mid-season drought. *Europ. J. Agronomy* 20 (2004) 327–339.
- Assefa Teshale, Stephen E. Beebe, Idupulapati M. Rao, Juan B. Cuasquer, Myriam C. Duque, Mariela Rivera, Andria Battisti, Margherita Lucchin, 2013. Pod harvest index as a selection criterion to improve drought resistance in white pea bean. *Field Crops Research* Volume 148, July 2013, Pages 24–33.
- Belko N., M. Zaman-Allah, N.N. Diop, N. Cisse, G. Zombre, J.D. Ehlers & V. Vadez, 2012b. Restriction of transpiration rate under high vapour pressure deficit and non-limiting water conditions is important for terminal drought tolerance in cowpea. *Plant Biology* ISSN 1435-8603.
- Belko Nouhoun, Mainassara Zaman-Allah, Ndiaga Cisse, Ndeye Ndack Diop, Gerard Zombre, Jeffrey D. Ehlers and Vincent Vadez, 2012a. Lower soil moisture threshold for transpiration decline under water deficit correlates with lower canopy conductance and higher transpiration efficiency in drought-tolerant cowpea. *Functional Plant Biology* <http://dx.doi.org/10.1071/FP11282>.
- Blum Abraham, 1988 *Book Plant breeding for stress environments*. 1988. pp. 223 pp., ISBN 0-8493-6388-8.
- Cattivelli Luigi, Fulvia Rizza, Franz-W. Badeck, Elisabetta Mazzucotelli, Anna M. Mastrangelo, Enrico Francia, Caterina Mare, Alessandro Tondelli, A. Michele Stanca, 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105 (2008) 1–14.
- CEDEAO-CSAO/OCDE, 2008. Atlas de l'intégration régionale en Afrique de l'Ouest, Série environnement, Le Climat et les changements climatiques. Le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC).
- Cissé N, N'diaye M., Thiaw S., Hall A.E., 1995. Registration of Mouride cowpea. *Crop science*, 35: 1215-1216.
- Devi M. Jyostna, T.R. Sinclair, V. Vadez, L. Krishnamurthy, 2009. Peanut genotypic variation in transpiration efficiency and decreased transpiration during progressive soil drying. *Field Crops Research* 114 (2009) 280–285.
- FAOSTAT, 2010, 2011. Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) Statistics.
- Farooq M., N. Kobayashi, O. Ito, A. Wahid, R. Serraj, 2010. Broader leaves result in better performance of indica rice under drought stress.
- Hall A.E., Cisse, N., Thiaw, S., Elawad, H.O.A., Ehlers, J.D., Ismail, A.M., Fery, R.L., Roberts, P.A., Kitch, L.W., Murdock, L.L., Boukar, O., Phillips, R.D., Mc Watters, K.H., 2003. Development of cowpea cultivars and germplasm by the bean/cowpea CRSP. *Field Crops Res.* 82, 103–134.
- Hall Anthony E., 2004. Breeding for adaptation to drought and heat in cowpea. *Europ. J. Agronomy* 21 (2004) 447–454.
- Labanauskas C. K., Peter Shouse, L. H. Stolzy and M. F. Handy, 1981. Protein and free amino acids in field-grown cowpea seeds as affected by water stress at various growth stages. *Plant and Soil* 63, 355-368 (1981). 0032-079X/81/0633-0355\$02.10.
- Mitra J (2001). Genetics and genetic improvement of drought resistance of crop plants. *Curr Sci* 80:758–763.
- Monneveux Ph., 1991. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver ? *John Libbey Eurotext*. Paris 1991, pp. 165-186.
- Muchero W, Ehlers JD, Roberts PA, 2008. Seedling stage drought-induced phenotypes and drought-responsive genes in diverse cowpea genotypes. *Crop Sci* 48:541–552.
- Muchero Wellington, Ehlers JeVrey D., Timothy J. Close and Philip A. Roberts, 2009. Mapping QTL for drought stress-induced premature senescence and maturity in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *Theor Appl Genet* (2009) 118:849–863 DOI 10.1007/s00122-008-0944-7.
- Obaton M., 1992. Facteurs pédoclimatiques limitant la fixation biologique de l'azote chez les légumineuses *Biological Nitrogen Fixation and sustainability of Tropical Agriculture*.
- Ogbonnaya C. I., B. Sarr, C. Brou, O. Diouf, N. N. Diop, and H. Roy-Macauley, 2003. Selection of Cowpea Genotypes in Hydroponics, Pots, and

- Field for Drought Tolerance. *Crop Sci.* 43:1114–1120 (2003).
- Puangbut D., S. Jogloy, N. Vorasoot, C. Akkasaeng, T. Kesmala, Rao C.N. Rachaputi, G.C. Wright, A. Patanothai, 2009. Association of root dry weight and transpiration efficiency of peanut genotypes under early season drought. *Agricultural Water Management* 96 (2009) 1460–1466.
- SalackSeyni, Alessandra Giannini, Moussa Diakhaté, Amadou. T. Gaye & Bertrand, 2013. Oceanic influence on the sub-seasonal to interannual timing and frequency of extreme dry spells over the West African Sahel. DOI 10.1007/s00382-013-1673-4.
- Serraj R., 2002. Drydown FTSW Protocol, Drought Physiology Group, IRRI, Experimental protocol of typical dry-down experiment in glasshouse.
- Singh B.B. and T. Matsui, 2000. Cowpea varieties for drought tolerance.
- Singh B.B., H.A. Ajeigbe, S.A. Tarawali, S. Fernandez-Rivera, Musa Abubakar, 2003. Improving the production and utilization of cowpea as food and fodder. *Field Crops Research* 84 (2003) 169–177.
- Turk J., A. E. Hall, and C. W. Asbell, 1980. Drought adaptation of cowpea. I. Influence of drought on seed yield. *Agron. J.* 72, 413-420.
- Turk Kenneth J. and Anthony E. Hall, 1980. Drought Adaptation of Cowpea II. Influence of Drought on plant water Status and Relations with Seed yield. *AGRONOMY JOURNAL*, VOL 72, MAY-JUNE 1980.
- Vadez, V.; Ehlers, J.D.; Cisse, N.; Diop, N.N.; Zaman-Allah, M.; Belko, N.; Zombre, G., 2013. Restriction of transpiration rate under high vapour pressure deficit and non-limiting water conditions is important for terminal drought tolerance in cowpea.
- Westphal E., 1985. Cultures vivrières tropicales avec référence au Cameroun, Pudoc Wageningen ISBN 9022008452.