

## Réponse adaptative de deux variétés de niébé à un stress hydrique

Falalou Hamidou<sup>1</sup>  
Mamoudou H. Dicko<sup>2</sup>  
Gérard Zombre  
Alfred S. Traoré<sup>2</sup>  
Sita Guinko<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université de Ouagadougou,  
Unité de formation et de recherche en  
sciences de la vie et de la terre (UFR-SVT),  
Laboratoire de biologie et écologie végétales,  
03 BP 7021,  
Ouagadougou 03  
Burkina Faso  
<hamidou\_falalou@univ-ouaga.bf>  
<g.zombre@univ-ouaga.bf>  
<sguinko@univ-ouaga.bf>

<sup>2</sup> Université de Ouagadougou,  
Unité de formation et de recherche en  
sciences de la vie et de la terre (UFR-SVT),  
Centre de recherche en sciences biologiques  
alimentaires et nutritionnelles,  
Laboratoire de biochimie,  
03 BP 7021,  
Ouagadougou 03  
Burkina Faso  
<mdicko@univ-ouaga.bf>  
<astraore@univ-ouaga.bf>

### Résumé

L'étude a pour objet la réponse adaptative du niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) à un stress hydrique s'exerçant en début de formation des gousses. La régulation de la teneur en glucides, notamment celle du saccharose et de l'amidon, a été suivie chez deux variétés : Gorom local et KN1. La masse spécifique foliaire et les composantes de rendement ont été également déterminées. Une diminution de la quantité d'amidon et le maintien d'une teneur assez élevée de saccharose au cours de la journée ont été observés chez la variété Gorom stressée. Chez la variété KN1, en revanche, le déficit hydrique a réduit considérablement la teneur en ces glucides. En conditions de stress, la masse spécifique foliaire ainsi que les caractéristiques agromorphologiques telles que le nombre de gousses par pot, la masse de matière sèche de 100 graines sont plus élevées chez la variété Gorom que chez KN1. De par la variation de la teneur en saccharose et en amidon, la masse spécifique foliaire et les caractéristiques agromorphologiques, la variété Gorom s'est révélée tolérante au déficit hydrique. La variété KN1, en revanche, est très sensible car ses caractéristiques morphophysiologiques ont été très réduites et sa productivité est faible en situation de stress hydrique.

**Mots clés :** productions végétales ; physiologie.

### Abstract

#### Adaptative response of two varieties of cowpeas to water stress.

This study examined the adaptive response of the cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) to water stress at the beginning of pod formation. The regulation of carbohydrate levels, sucrose and starch in particular, was monitored in two varieties: local Gorom and KN1. In addition, the specific leaf mass and components of yield were studied. When the Gorom variety was stressed, its starch concentration diminished while the sucrose levels remained fairly elevated. In the KN1 variety, on the other hand, the water deficit considerably reduced the carbohydrate content. In these conditions of stress, leaf mass and agromorphological characteristics such as the number of pods per pot and the dry weight of 100 seeds were higher in the Gorom variety than in KN1. The Gorom variety showed its tolerance to water deficit by its variation in sucrose and starch, leaf mass, and agromorphological characteristics. The KN1 variety, on the other hand, is very sensitive to water stress, which strongly affected its morphophysiologic characteristics and lowered its productivity.

**Key words:** vegetal productions; physiology.

Le stress hydrique est une des contraintes environnementales auxquelles sont soumises les plantes cultivées en zones arides et semi-arides comme le Sahel. Les effets de ce stress sur les plantes sont nombreux : diminution de la vitesse de croissance, baisse de la teneur en eau des tissus, perturbation de la balance hormonale, modification du métabolisme glucidique,

protéique et lipidique, diminution de rendement [1, 2].

Par exemple la photosynthèse, facteur primaire de la production totale, est souvent perturbée par un déficit hydrique qui provoque la fermeture des stomates. L'impact est fonction de l'intensité du déficit, du stade phénologique durant lequel il intervient et cela en fonction de la plante. Il peut affecter l'ensemble du

Tirés à part : M.H. Dicko

cycle végétatif et compromettre la production. En général chez les céréales, un stress hydrique diminue le nombre des feuilles et accélère leur sénescence. Un déficit hydrique durant la croissance végétative réduit la taille du sorgho (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) affectant ultérieurement le nombre de grains par épi [3]. Le déficit hydrique affecte également le métabolisme et induit la production de l'acide abscissique (ABA). Un déficit hydrique au cours de la période végétative du maïs entraîne une perte de la productivité [4]. Pendant la maturation des grains, il aura pour principal effet de réduire leur taille et leur nombre. Chez le mil [5], un déficit hydrique en phase de maturation réduit la capacité de synthèse des feuilles ainsi que le transfert d'assimilats. De même, chez le blé, une baisse de l'activité photosynthétique des feuilles due à un déficit hydrique en fin de cycle a été observée [6]. Chez le soja, le stress hydrique influence la répartition du carbone photosynthétique entre l'amidon et le saccharose et entraîne une réduction de la photosynthèse nette [7]. De plus, le nombre de graines par plante diminue presque de moitié, la fixation symbiotique est fortement réduite et par conséquent le métabolisme azoté [8].

Chez le niébé (*Vigna unguiculata* L. Walp.), on observe une fermeture rapide des stomates avec une réduction de la transpiration, une diminution de la concentration du CO<sub>2</sub> interne, une accumulation des sucres solubles et de la proline ainsi qu'une inhibition ou des dommages des processus photochimiques et biochimiques [9]. Outre ces effets, l'alimentation hydrique insuffisante du niébé entraîne une réduction de la matière sèche des tiges et une diminution de la nodulation. Elle a aussi comme conséquences une baisse de la teneur en eau des organes, un avortement des boutons floraux et des pertes de rendement [10, 11]. L'effet d'un déficit hydrique sur le rendement final en graines du niébé dépend du stade auquel il intervient [12]. Les stades de floraison et de maturation physiologique des grains sont les plus sensibles [4]. En effet, à ces stades, l'activité photosynthétique est en faveur de la migration des assimilats des feuilles vers les graines [13]. Selon ces auteurs, la photosynthèse est un meilleur indicateur du fonctionnement de la plante au cours d'un déficit hydrique. La synthèse des glucides est la conséquence essentielle des activités photosynthétiques réalisées au niveau des feuilles. Le saccharose et

l'amidon sont les glucides majeurs issus de la fixation de gaz carbonique par photosynthèse [14]. Ces assimilats sont importants aussi bien pour le fonctionnement de la plante que pour la production finale (remplissage des grains, synthèse d'autres substances carbonées, etc.). Chez le soja [14], la sécheresse limite la synthèse des composés organiques, notamment le saccharose. En revanche, une accumulation en glucose, fructoses foliaires et dans une moindre mesure de saccharose a été observée dès l'induction de déficit hydrique chez le maïs [15]. Le dosage des glucides pourrait donc permettre d'étudier l'impact d'un déficit hydrique sur le métabolisme d'une plante cultivée afin d'élucider sa réponse adaptative. L'augmentation et/ou la réduction de la teneur en saccharose et en amidon associée à un rendement faible, moins réduit ou en hausse, peut permettre de mieux évaluer et éventuellement de mieux comprendre la sensibilité d'une variété vis-à-vis d'un déficit hydrique.

Les travaux menés sur la réponse physiologique du niébé soumis à un déficit hydrique ont porté essentiellement sur la mesure des paramètres physiologiques tels que le potentiel hydrique foliaire, la teneur en eau, la transpiration, le potentiel osmotique et la conductance stomatique. L'effet d'un déficit hydrique sur la synthèse et le niveau des photosynthétats tels que les glucides chez le niébé ne sont pas ou très peu connus.

L'objectif de ce travail est de déterminer les teneurs en amidon et en saccharose dans deux variétés de niébé soumises à un déficit hydrique en début de formation des gousses, puis d'analyser l'impact du déficit hydrique sur les composantes de rendement afin de comparer la réponse adaptative de ces variétés.

## Matériel et méthodes

### Matériel

L'étude a porté sur Gorom local et KN1, deux variétés de niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) vulgarisées au Burkina Faso. Ce matériel a été cultivé de septembre à décembre 1999 (fin saison humide-début saison sèche et plus froide, température maximale moyenne 33 °C, humidité relative moyenne 73 %) sur un sol préalablement tamisé à 2 mm et séché à 105 °C pendant 24 heures. Ce sol a été ensuite mis dans des pots en plastique dont les fonds sont troués pour laisser

égoutter après arrosage. La capacité au champ (CAC) de ce sol est de 0,24 g, sa composition granulométrique est de 84,8 % (p/p) de sable, 8,7 % (p/p) de limon et 6,43 % (p/p) d'argile. L'essai a été conduit dans une serre, abri grillagé au toit transparent, ce qui a permis à la culture d'être dans des conditions quasi naturelles d'éclairage, de température, d'hygrométrie et d'être protégée des insectes. De plus, le régime hydrique peut être complètement maîtrisé.

### Méthodes de culture et essai de déficit hydrique

Les graines des deux variétés sont prégermées dans du coton humidifié dans des boîtes de Pétri puis repiquées dans des pots de 10 L ayant 30 cm de diamètre (16 pots par variétés) dont le sol est arrosé la veille à 80 % de CAC. Chaque pot contient deux plantes qui sont régulièrement arrosées. Au stade de formation des gousses, les pots sont répartis en deux lots constitués respectivement des plantes témoins et des plantes à stresser. La contrainte hydrique est appliquée en interrompant l'arrosage au stade formation de gousses notamment dès l'apparition des jeunes gousses. Le déficit hydrique a duré 7 jours, du 43<sup>e</sup> au 51<sup>e</sup> jour après semis. Au dernier jour du stress hydrique les feuilles du rang 3, à partir du sommet de la plante, ont été prélevées pour dosages biochimiques à raison d'une feuille par pot. Les plantes stressées ont ensuite été réarrosées. Les composantes de rendement ont été étudiées à la fin du cycle, environ deux semaines après la fin du stress, sur 16 plantes témoins et stressées qui n'ont subi aucun prélèvement des feuilles.

### Méthodes de mesures

#### Prélèvement des échantillons

Pour les dosages de l'amidon et du saccharose, les feuilles du troisième étage sont prélevées en début de matinée (5 h 30) avant le lever du soleil, à midi (12 h) et le soir (18 h 30) juste après le coucher du soleil. La masse de matière fraîche est aussitôt déterminée et les feuilles sont immédiatement plongées dans de l'éthanol à 80 % (v/v) bouillant pour bloquer les activités enzymatiques et extraire le saccharose et autres sucres simples. Lors des prélèvements, les feuilles des plantes non stressées sont vertes et turgescents tandis que celles des feuilles stressées sont jaunâtres et fanées.

Pour la mesure de la masse spécifique, les feuilles du deuxième rang sont prélevées à 6 h, à 12 h et à 18 h, leur masse de matière fraîche est aussitôt déterminée et leur surface est mesurée à l'aide d'un planimètre. Elles sont ensuite placées à l'étuve à 105 °C pendant 24 heures pour déterminer leur masse de matière sèche.

### Mesure des teneurs en saccharose et en amidon

#### • Extraction des sucres simples et de l'amidon

Le saccharose et l'amidon ont été successivement extraits comme décrit par Claire *et al.* [16]. Les feuilles prélevées et conservées dans de l'éthanol à 80 % (v/v), sont broyées dans un mortier en porcelaine. Ce broyat liquide est complété à 50 mL avec l'éthanol à 80 % (v/v). Le mélange est chauffé au reflux pendant 10 min puis centrifugé à 10 000 g pendant 15 min. Le surnageant est recueilli et le culot subit une seconde extraction comme décrit ci-dessus. Les deux surnageants sont mélangés et forment ainsi l'extrait total renfermant les sucres simples et du saccharose. L'extraction de l'amidon a été effectuée sur le culot précédemment épuisé à l'éthanol. Elle s'est effectuée comme ci-dessus, en utilisant respectivement comme solvants le méthanol à 70 % (v/v) et l'eau, pour la première et la seconde extraction. Les deux surnageants sont ensuite mélangés pour donner l'extrait total contenant de l'amidon.

#### • Analyses biochimiques

La teneur en saccharose a été déterminée par quantification de l'augmentation du taux des sucres réducteurs après hydrolyse acide douce du saccharose. Le dosage a été effectué selon le protocole suivant : 4,5 mL de l'extrait de plantes sont introduits dans deux tubes à essai A et B. On ajoute 0,5 mL d'eau dans le tube A et 0,5 mL d'HCl 1N dans le tube B. Après chauffage au bain-marie bouillant pendant 10 min, 0,1 mL de chaque tube (A et B) est prélevé puis introduit dans

deux autres tubes (A' et B') où on ajoute 1,9 mL d'eau et 2 mL du réactif au 3,5 dinitro-salicylate (DNS). Les tubes A' et B' sont homogénéisés et incubés pendant 10 min dans un bain-marie bouillant. Après refroidissement, la densité optique (DO) est lue au spectrophotomètre à 540 nm. La différence entre les DO des tubes A' et B' permet de calculer la teneur des sucres réducteurs issus de l'hydrolyse acide du saccharose. Le fructose a été utilisé comme standard. L'amidon a été dosé par la méthode spectrophotométrie du complexe iode-amidon [17]. L'amidon de pomme de terre a été utilisé comme standard. La teneur en amidon et en saccharose a été exprimée par rapport à la matière fraîche des feuilles. La teneur en azote total a été déterminée par la méthode de Kjeldahl. L'échantillon, la poudre de graines (2 g), a été minéralisé dans 10 mL d'acide sulfurique concentré en présence de sélénium comme catalyseur. Après minéralisation, l'extrait azoté a été distillé et quantifié avec le distillateur manuel de Kjeldahl. Pour le dosage du phosphore, l'échantillon est minéralisé selon la même procédure que le dosage de l'azote. Le dosage est effectué selon la méthode de Chen *et al.* [18].

#### • Analyses agromorphologiques

La mesure de la masse spécifique foliaire est déterminée selon l'équation :

$$MS = Ms/SF$$

où :

MS = masse spécifique ;  
Ms = masse de matière sèche des feuilles ;  
SF = surface foliaire.

La teneur en eau spécifique des feuilles (TE) à la fin de la période de stress a été déduite selon la formule :

$$TE = (Mf - Ms)/SF$$

où :

Mf = masse de matière fraîche des feuilles.  
À la fin du cycle, le nombre de gousses, la taille des gousses, le nombre de graines par gousse, la masse de 100 graines, les

masses de matière sèche des tiges et racines ont été déterminées sur 8 plantes (4 témoins et 4 stressées) de chaque variété. L'indice de sensibilité variétale à la sécheresse (*drought susceptibility index*) a été calculé selon la formule d'Acevedo [19] :

$$S = (1 - Rs/Rt)/Is$$

où :

Rs = rendement en grains en conditions de sécheresse ;

Rt = rendement en grains en conditions témoins (non limitantes en eau) ;

Is = « intensité de sécheresse » =  $1 - Rsm/Rtm$  ;

Rsm = moyenne de rendement de l'essai, en conditions de sécheresse ;

Rtm = moyenne de rendement de l'essai, en conditions témoins.

#### • Analyses statistiques

L'analyse de variance (Anova, *analysis of variance*) à deux facteurs (variété et régime hydrique, *tableau 1*) a été effectuée à l'aide du logiciel GenStat (GenStat 5, Release 3.2, 2nd édition). Le test de Tukey de comparaison des moyennes a été utilisé à l'aide du logiciel SAS pour les moyennes des facteurs dont les effets ont été significatifs.

## Résultats et discussion

### Composantes de rendement à maturité

Sur l'ensemble des caractères de croissance et de reproduction étudiés, l'analyse statistique (*tableau 1*) révèle qu'il y a un effet régime hydrique (RH) significatif sur la masse de graines par plante, le nombre de gousses par plante, le nombre de graines par gousse, la masse de matière sèche des tiges et des racines et sur la teneur en azote des graines. Le *tableau 2* montre que les caractères de croissance et de reproduction sont affectés par le déficit hydrique dans les deux

**Tableau 1. Résultats de l'analyse de variance des caractéristiques agromorphologiques**

Table 1. Results of variance analysis of agromorphological traits.

Effet	Niveau de signification								
	m.gr/p	n.gs/p	t.gses	n.gr/gse	m.100gr	ms.tig	ms.ra	t.azote	t.Phosp
RH	< 0,001	< 0,001	0,075	< 0,001	n.s	0,018	0,0011	0,013	n.s
VAR.	n.s	n.s	0,011	n.s	n.s	< 0,001	< 0,001	n.s	n.s
RH.VAR	0,002	0,009	0,06	n.s	n.s	n.s	0,033	0,047	n.s

m.gr/p = masse de graines par plante ; n.gs/p = nombre de gousses par plante ; n.gr/gse = nombre de graines par gousse ; m.100 gr = masse de 100 graines ; ms.tig = masse de matière sèche des tiges ; ms.ra = masse de matière sèche des racines ; t.azote = teneur en azote des graines ; t.Phosp = teneur en phosphore des graines ; RH = régime hydrique ; VAR = variété ; RH.VAR = interaction régime hydrique-variété ; n.s : non significatif au seuil p = 0,05.

variétés. Tous ces caractères sont donc réduits par le stress, sauf la teneur en azote qui a augmenté chez KN1. Un effet variétal (VAR) significatif a aussi été observé sur la taille des gousses, et sur la masse de matière sèche des tiges et des racines. Cela signifie qu'une différence dans l'expression de ces caractères existe entre les deux variétés. Sur la masse de graines par plante, le nombre de gousses par plante, la masse de matière sèche des racines et la teneur en azote des graines, une interaction RH\*VAR significative est également observée, indiquant que l'effet du stress hydrique sur ces caractères dépend de la variété. En effet, la masse de graines par plante et le nombre de gousses par plante ont été plus réduits par le stress chez KN1 que chez Gorom ; en revanche, la matière sèche des racines et la teneur en azote des graines a plus augmenté chez KN1 que chez Gorom. L'effet négatif du stress hydrique chez Gorom n'est significatif ( $P < 0,05$ ) que sur la masse de graines par plante, le nombre de gousses par plante, le nombre de graines par gousse et la masse de matière sèche des tiges. Quant à KN1, l'effet négatif est significatif sur la masse de graines

par plante, le nombre de gousses par plante le nombre de graines par gousse et la masse de matière sèche des tiges. Des résultats similaires à ceux de Gorom ont été obtenus sur d'autres variétés de niébé [10] où la taille des gousses et la masse de 100 graines sèches n'ont pas été affectées. En revanche, la masse de matière sèche des racines n'était pas réduite par le stress hydrique chez ces variétés, alors qu'elle est significativement augmentée chez les variétés Gorom et KN1. La masse des graines par plante a certes été significativement affectée chez les deux variétés mais la réduction est de 70 % chez Gorom et de 88 % chez KN1. La tolérance d'une culture à la sécheresse peut s'exprimer par un rendement en graines sensiblement égal à celui d'une plante en conditions normales [20]. La variété Gorom a plus de gousses, une masse de graines par plante plus élevée, un poids de 100 graines plus élevé, et un indice de sensibilité variétale  $S < 1$ , par rapport à KN1. Il est connu [2, 21] qu'un rendement en graines moins affecté, un indice de sensibilité variétale à la sécheresse faible (inférieur à 1) caractérisent les variétés peu sensibles à un déficit hydri-

que. Cela démontre le caractère de « tolérance » à un déficit hydrique en fin de cycle de Gorom. La variété KN1 qui se révèle très affectée au niveau du nombre de gousses produites et de la masse de graines, a plutôt développé son appareil végétatif (tiges, racines). Cela pourrait indiquer qu'elle a détourné vers l'appareil végétatif le produit de sa photosynthèse au détriment du remplissage des gousses. Cette variété pourrait servir pour la production du fourrage dans les écosystèmes secs puisqu'elle produit une plus grande quantité de matière sèche dans les tiges que l'autre variété.

### Teneur des graines en azote et en phosphore à maturité

La teneur des graines sèches en azote a augmenté de 64,8 % et 5,8 % respectivement chez KN1 et Gorom sous l'effet du déficit hydrique (tableau 2). Cette augmentation est significative dans les deux cas. Chez le soja, il a été observé [8] qu'un stress hydrique réduit le métabolisme azoté, notamment la protéogenèse. Cette réduction n'induit pas forcément la baisse de la teneur en azote, car celle-ci dépend

**Tableau 2. Comparaison des caractéristiques agromorphologiques des variétés Gorom (G) et KN1 (K) stressées et témoins en début de formation des gousses**

Table 2. Comparison of agromorphological characteristics of stressed and control Gorom (G) and KN1 (K) varieties at start of pod formation.

Paramètres	Gorom		KN1.	
	G	GS	K	KS
Masse de graines par plante (g)	7,78 ± 0,56a	2,28 ± 0,51b	8,65 ± 1,07a	1,038 ± 0,10b
Nombre de gousses par plante	10 ± 1,41a	6 ± 1,70b	15 ± 3,69a	3 ± 1,29b
Taille de gousses (cm)	11,98 ± 0,85a	12,13 ± 1,65a	17,2 ± 2,68a	13,1 ± 1,65a
Nombre de graines par gousse	6 ± 0,81a	3 ± 0,81b	5 ± 0,81a	3 ± 0,81b
Masse de 100 graines sèches (g)	12,97 ± 1,60a	15,42 ± 4,11a	11,5 ± 1,37a	11,54 ± 5,32a
Masse de matière sèche des tiges (g)	12,94 ± 1,70a	10,82 ± 1,86b	24,6 ± 2,67a	20,12 ± 2,57b
Masse de matière sèche des racines (g)	3,67 ± 1,31a	4,17 ± 1,15b	11,6 ± 1,76a	15,05 ± 1,56b
Teneur en azote (N) des graines (% ms)	1,84 ± 0,42a	1,95 ± 0,42b	1,31 ± 0,25a	2,16 ± 0,28b
Teneur en phosphore (P) des graines (% ms)	0,94 ± 0,27a	0,86 ± 0,48a	1,017 ± 0,51a	1,082 ± 0,22a
Indice de sensibilité variétale d'Acevedo	0,95		1,006	

G et K = témoins ; GS et KS = stressées par arrêt de l'arrosage pendant 7 jours au début du remplissage des graines et reprise jusqu'à maturité. Moyenne de 4 répétitions ± écarts type de la moyenne des 4 mesures. Pour chaque variété et chaque caractère, les moyennes suivies de même lettre ne sont pas significativement différentes au risque 5 %.

du rapport entre métabolismes azoté et carboné. La forte augmentation de la teneur en azote pourrait s'expliquer dans les graines par une sensibilité aux stress du transfert et de la synthèse des glucides plus forte qu'à ceux des composés azotés (acides aminés, protéines, etc.). En revanche, il n'y a pas eu d'effet significatif de la sécheresse sur la teneur en phosphore des graines. Ces résultats indiquent que la masse et la composition biochimique des graines sont affectées par le déficit hydrique mais pas de façon identique pour tous les composés.

### Masse spécifique foliaire à la fin de la période de stress hydrique

À la fin de la période de stress, les teneurs en eau spécifiques (en mg/mm<sup>2</sup>) moyennes des feuilles de rang 2 de Gorom témoin sont de 0,19 ; 0,18 ; et 0,15 respectivement à 6 h ; 12 h ; et 18 h contre 0,12 ; 0,10 ; et 0,11 chez Gorom stressé aux mêmes heures. Chez KN1, les teneurs en eau spécifique des feuilles des plantes témoins sont de 0,02 ; 0,015 ; et 0,014 respectivement à 6 h ; 12 h ; et 18 h. Chez KN1, aux mêmes heures, il n'y a pas de différence significative entre les stressés et les témoins. La masse spécifique de ces feuilles n'est réduite par le stress que chez la variété Gorom (figure 1).

Au cours de la journée, les masses spécifiques de Gorom témoin, de KN1 témoin et stressé restent assez constantes alors que le stress provoque chez Gorom une baisse très nette à midi (12 h) puis une faible augmentation le soir (18 h). La variété KN1 a une masse spécifique toujours très faible quelles que soient les conditions, puisque la valeur est comprise entre 1/7 et 1/5 de celle de Gorom. Ce résultat corrobore celui obtenu lors de notre précédente étude [10]. Le métabolisme carboné réalisé par Gorom lui permet de synthétiser plus d'assimilats dans ses feuilles, ce qui pourrait expliquer en partie sa masse spécifique élevée, alors que ce n'est pas le cas de KN1.

### Teneur en saccharose et en amidon des feuilles à la fin de la période de stress hydrique

La teneur en saccharose évolue différemment en fonction de l'heure de la journée, selon le traitement et selon la variété (figure 2). Pour la variété Gorom, les

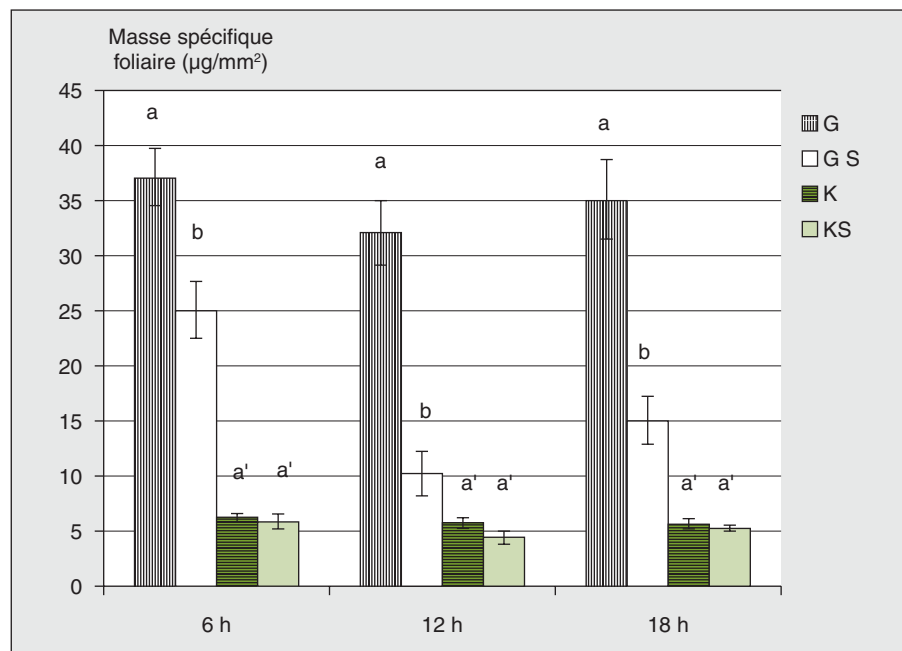
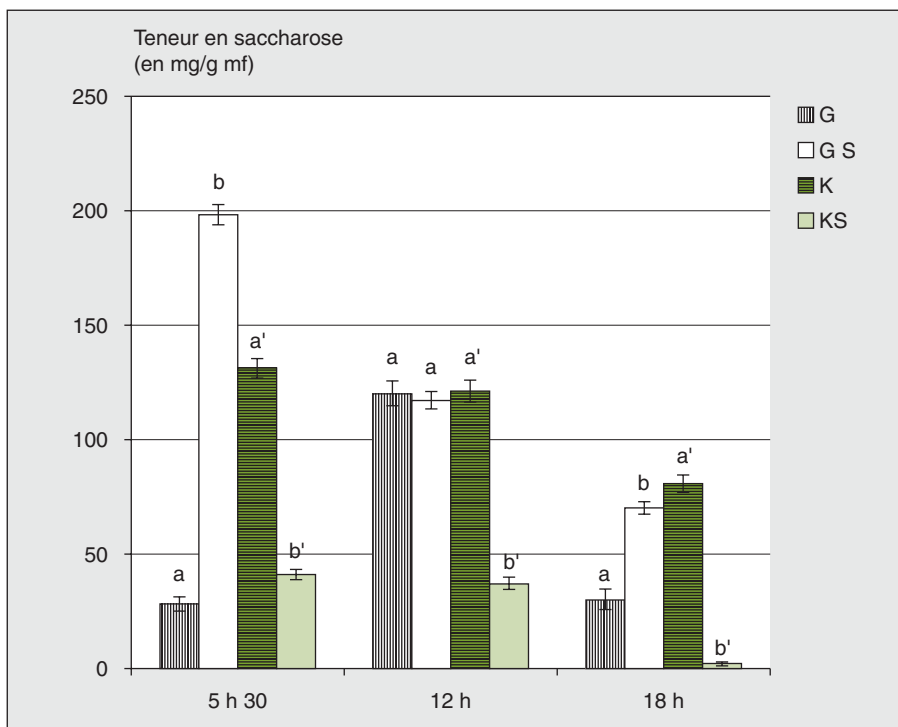


Figure 1. Masse spécifique foliaire au septième jour de déficit hydrique en début de formation de gousses chez Gorom (G) et KN1 (K).

Figure 1. Leaf-specific mass on day 7 of water deficit at start of pod formation in Gorom (G) and KN1 (K). G et K = témoins ; GS et KS = stressées par arrêt de l'arrosage pendant 7 jours au début du remplissage des graines et reprise jusqu'à maturité. Moyenne de 4 répétitions ± écarts type des données. À 6 h, 12 h et 18 h, les moyennes de chaque variété ont été comparées pour les deux niveaux de régime hydrique ; celles de même lettre ne sont pas significativement différentes à 5 %.

témoins ont une teneur faible le matin (28 mg/g MF) ; elle augmente considérablement à midi (130 mg/g MF) puis baisse le soir (35 mg/g MF). Chez les plantes stressées, cette teneur est au contraire très élevée le matin (200 mg/g MF) ; elle baisse à midi où elle rejoint la valeur des témoins, puis encore le soir (85 mg/g MF). Excepté à midi, la teneur en saccharose des plantes stressées est largement supérieure à celle des témoins : le stress hydrique tend donc à induire une augmentation caractéristique de la teneur en saccharose dans les feuilles de la variété Gorom. Une accumulation de la teneur en saccharose a été également mise en évidence chez le sorgho [22] et le blé [23]. Elle pourrait contribuer à la réalisation d'une pression osmotique élevée qui limite la transpiration. Une situation opposée est observée chez la variété KN1 puisque la teneur en saccharose des plantes stressées est toujours inférieure d'au moins trois fois la valeur des témoins. Dans les deux conditions, la teneur décroît le long de la journée. La réduction par le stress de la teneur en saccharose des feuilles chez KN1 a aussi été observée chez les variétés de *Carex setifolia* sensibles à la sécheresse qui accumulent peu ou pas de saccharose

[24]. La comparaison intervariétale révèle des comportements très différents : en cas de stress hydrique, Gorom accumule plus de saccharose dans les feuilles que KN1 ; cette accumulation est plus forte le matin et il y a une baisse tout au long de la journée. Chez KN1, la teneur en saccharose, déjà faible en début de matinée (83 mg/g MF), tend à s'annuler en fin de journée. Cette diminution au cours de la journée pourrait s'expliquer à la fois par l'utilisation du saccharose par les plantes pour leur survie en conditions difficiles et par son transfert vers les gousses. Cette dernière voie serait privilégiée par la variété Gorom, ce qui expliquerait sa meilleure productivité par rapport à la variété KN1. Il serait important de savoir si une relation peut être observée entre ces variations de teneur et l'inhibition ou l'arrêt de la photosynthèse suite à la fermeture des stomates provoquée par le stress hydrique. Un autre élément susceptible de modifier l'accumulation de glucides solubles est le rapport entre synthèse et mobilisation des réserves. Une diminution de l'activité de la saccharose phosphatase synthétase par le déficit hydrique a été décrite [7]. La réduction de l'activité de cette enzyme peut atteindre de 50 à 80 % après 7 jours de déficit hydrique [15]. Il



**Figure 2.** Teneur en saccharose des feuilles au septième jour du stress hydrique en début de formation des gousses chez Gorom (G) et KN1 (K).

**Figure 2.** Sucrose contents in leaves on day 7 of water stress at start of pod formation of Gorom (G) and KN1 (K).

G et K = témoins ; GS et KS = stressées par arrêt de l'arrosage pendant 7 jours au début du remplissage des graines et reprise jusqu'à maturité. Moyenne de 4 répétitions ± écarts type des données. mf = matière fraîche.

À chaque heure, les moyennes de chaque variété ont été comparées pour les deux niveaux de régime hydrique ; celles de même lettre ne sont pas significativement différentes à 5 %

\* À 5 h 30, 12h et 18 h, les moyennes de chaque variété ont été comparées pour les deux niveaux de régime hydrique ; celles de même lettre ne sont pas significativement différentes à 5 %.

est aussi connu [7] que seule une fraction du saccharose accumulé reste dans la feuille. La teneur en saccharose dans les feuilles pourrait donc être réduite au cours de la journée chez les plantes stressées par la baisse de l'activité de cette enzyme induite par le stress et/ou due au transfert vers les gousses du saccharose accumulé en début du stress hydrique. Le transfert du saccharose ou de ses dérivés vers les gousses semble être la cause la plus probable de cette réduction. En effet, les résultats obtenus récemment (non encore publiés) montrent chez Gorom une augmentation de la teneur en sucres totaux dans les graines en cas de stress hydrique en début de formation de gousses. La baisse de la teneur en saccharose dans les feuilles des plantes stressées pourrait expliquer en partie la diminution de la masse spécifique foliaire (figure 1). La teneur en amidon des feuilles varie en fonction de l'heure de la journée chez les deux variétés (figure 3). Chez le soja, la quantité de l'amidon formé dépend aussi du stade du développement. En effet,

c'est au stade de formation des gousses que les teneurs sont les plus faibles [7]. Le stress hydrique de 7 jours appliqué en début de formation des gousses a réduit la teneur en amidon indépendamment de la variété (figure 3). Des résultats similaires ont été obtenus sur le sorgho, le soja et l'*Acacia cyanophylla* [3, 13, 14, 25]. Cependant, d'autres travaux [26] ont montré que *Cajanus cajan* accumule l'amidon dans les tiges en cas de déficit hydrique appliqué au 36<sup>e</sup> jour après semis. Chez les plantes témoins de Gorom, la teneur en amidon baisse depuis le matin (5 h 30) jusqu'au soir (18 h). Quant aux KN1 témoins, cette teneur est faible le matin, augmente à midi avant de baisser légèrement le soir. Cette variation n'est cependant pas significative durant la journée.

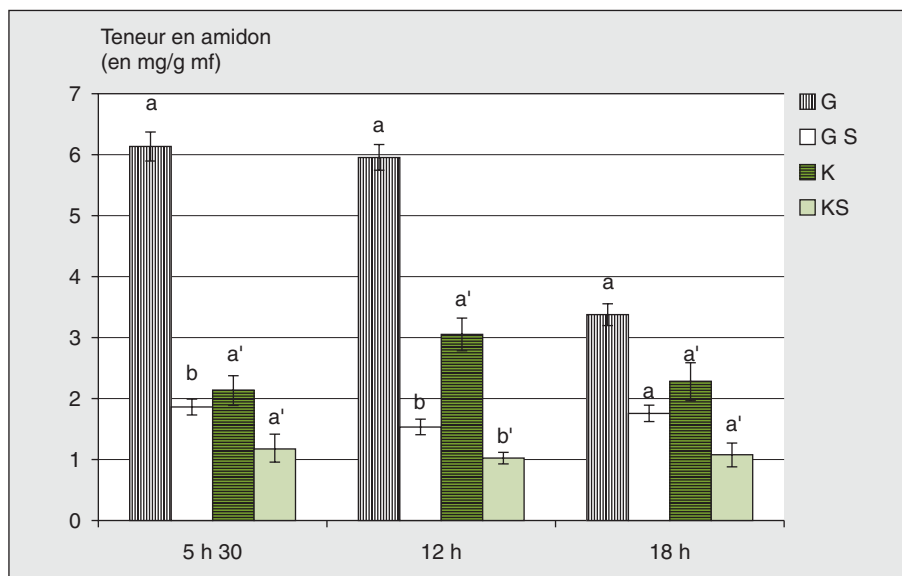
La tendance à la baisse des teneurs en amidon au cours de la journée chez les témoins n'est pas classique. En effet, l'amidon devrait s'accumuler en fin de journée pour être utilisé la nuit. Cependant, la synthèse et la dégradation pour-

raient coexister ; il est alors possible que l'hydrolyse de l'amidon l'emporte sur sa synthèse l'après-midi [13], en particulier dans le cas de Gorom. Les variétés stressées ont des teneurs en amidon réduites et presque constantes tout au long de la journée. D'autres travaux ont montré une diminution de la teneur en sucres solubles et en amidon dans les feuilles [7] et dans les racines [24] en cas de déficit hydrique. La baisse de la quantité d'amidon pourrait aussi expliquer la réduction de la masse spécifique foliaire, mais ce n'est pas le cas ici où les teneurs en amidon mesurées sont extrêmement faibles vis-à-vis des teneurs en saccharose. Cette faiblesse des teneurs en amidon mériterait d'être vérifiée en utilisant une autre méthode d'extraction et de dosage d'amidon.

Si l'on compare maintenant la réponse des deux variétés à la sécheresse, en termes de relation source (feuilles)-puits (graines), un effet paradoxal apparaît (figure 2, tableau 2). Gorom est la variété la plus productive en conditions de stress et aussi celle qui retient le plus de saccharose dans les feuilles. On pourrait expliquer ce phénomène si l'on admet que l'augmentation de la teneur en saccharose foliaire est la marque d'un ajustement osmotique qui permet à la photosynthèse de se maintenir à un niveau suffisant pour continuer l'approvisionnement des gousses et des graines en glucides. *A contrario*, les feuilles de la variété KN1 qui ont sans doute des capacités d'exportation en conditions témoin, comme le suggèrent leur faible niveau de réserves glucidiques et la plus grande production de graines et gousses, perdraient rapidement leurs capacités photosynthétiques en cas de sécheresse. D'autres travaux [3, 12] ayant porté sur ces variétés ont aussi montré que le déficit hydrique affecte moins les caractères de croissance et de reproduction de Gorom que ceux de KN1. Il faudrait maintenant valider cette hypothèse par des mesures de photosynthèse et d'exportation des assimilats.

## Conclusion

Le déficit hydrique appliqué en début de formation des gousses a réduit, chez les deux variétés Gorom et KN1, la masse spécifique foliaire et certaines composantes de rendement, notamment la masse de graines par plante et le nombre de



**Figure 3.** Teneur en amidon des feuilles au septième jour du stress hydrique en début de formation des gousses chez Gorom et KN1 (K).

**Figure 3.** Starch contents in leaves on day 7 of water deficit at start of pod formation in Gorom (G) and KN1 (K).

G et K = témoins ; GS et KS = stressés par arrêt de l'arrosage pendant 7 jours au début du remplissage des graines et reprise jusqu'à maturité. mf = matière fraîche. Moyenne de 4 mesures  $\pm$  écart type des données. À 5 h 30, 12 h et 18 h, les moyennes de chaque variété ont été comparées pour les deux niveaux de régime hydrique ; celles de même lettre ne sont pas significativement différentes à 5 %.

gousses par plante. Cette réduction est moins marquée chez Gorom que chez KN1. L'indice de sensibilité variétale à la sécheresse de Gorom est inférieur à 1, celui de KN1 est légèrement supérieur à 1. La masse spécifique foliaire, le nombre gousses, le nombre de graines par gousse et la masse de 100 graines sont plus élevés chez Gorom que chez KN1. Gorom se révèle donc moins sensible au déficit hydrique. Ce comportement de Gorom pourrait s'expliquer par une gestion de la répartition des glucides entre les feuilles et les gousses qui préserverait la synthèse et l'exportation des assimilats en cas de sécheresse. Cependant, la matière sèche totale restant dans les parties végétatives est beaucoup plus élevée chez KN1, ce qui peut en faire un fourrage plus intéressant que Gorom en cas de stress. ■

## Références

- Deblonde P, Ledent JF. Effects of moderate drought conditions on crop growth parameters and earliness of six potato cultivars under field conditions. *Agronomie* 2000 ; 20 : 595-608.
- Sidikou RDS, Ellisseche D, Sihachakr D, Jouan B, Ducreux G. Conséquences d'un déficit hydrique chez huit cultivars de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Acta Bot Gallica* 2002 ; 149 : 139-48.

- Ronald JN, Shyamala B, Jeffrey DP, Smith HR. Physiological changes in cultured sorghum cells in response to induced water stress : soluble carbohydrates and organic acids. *Plant Physiol* 1986 ; 81 : 626-9.
- Edmeades GO, Bolanos J, Lafitte HR, Lisman GM. Des progrès dans l'amélioration génétique du maïs pour la tolérance à la sécheresse. *Agric Dev Rur* 1995 ; 2 : 64-5.
- Winkel T, Do F. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse. *Agro Trop* 1992 ; 46 : 4.
- Pheloung PC, Siddique KHM. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust J Plant Physiol* 1991 ; 18 : 53-63.
- Bessari M, Calmes J, Viala G. Déficit hydrique et distribution du carbone photosynthétique entre saccharose et amidon. *Acta Oecologica* 1990 ; 11 : 843-55.
- Calmes J, Viala G, Gelf N, Blanchet R. Influence d'un déficit hydrique sur trois variétés de soja : effet sur la protéogénèse des graines. *Agronomie* 1985 ; 5 : 169-76.
- Scotti CP, Ramalho JC, Lauriano JA, Silva LJ, Céu-Matos DM. Effects of drought on photosynthetic performance and water relations of four *Vigna* genotypes. *Photosynthetica* 1999 ; 36 : 79-87.
- Zombre G, Zongo JD, Sankara ETP. Réponse physiologique du niébé au déficit hydrique s'exerçant uniformément au cours du cycle de développement. *Afr Crop Sci J* 1994 ; 2 : 225-31.
- Sarr B, Diouf O, Diouf M, Roy-Macauley H, Brou C. Utilisation des paramètres agronomiques comme critères de résistance à la sécheresse chez trois variétés de niébé cultivées au Sénégal et au Niger. *Sécheresse* 2001 ; 12 : 259-66.

- Hamidou F. Réponse physiologique du niébé (*Vigna unguiculata* L. Walp) au déficit hydrique au cours de deux stades de développement. Mémoire de diplôme d'études approfondies, université de Ouagadougou, 2000.

- Mourad B, Calmes J, Viala G. Répartition du carbone fixé par photosynthèse entre l'amidon et le saccharose dans les feuilles de soja. Influence d'un déficit hydrique. *Plant Physiol Biochem* 1990 ; 28 : 113-21.

- Zombre G. Synthèse d'amidon et du saccharose dans la feuille du soja, étude de quelques facteurs de régulation. Thèse de doctorat de l'université Paul Sabatier de Toulouse, 1999.

- Pelleschi S, Rocher JP, Prioul JL. Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. *Plant Cell Environ* 1997 ; 20 : 493-503.

- Claire A, Verrier E, Justin NM. Analyse par chromatographie HPLC des principaux glucides solubles repartis dans le flagelle des tiges volubiles d'*Ipomea purpurea*. Détermination des teneurs en glucose, fructose, saccharose et amidon. *CR Acad Sci* 1988 ; 307 : 735-40.

- Jarvis CE, Walker JRL. Simultaneous, rapid spectrophotometric determination of total starch amylose and amylopectin. *J Sci Food Agric* 1993 ; 63 : 53-7.

- Chen PS Jr., Toribara TY, Warner H. Method of phosphate analysis. *Anal Chem* 1956 ; 28 : 1756-8.

- Acevedo E. *Improvement of winter cereal crops in Mediterranean environment. Use of yield, morphological and physiological traits.* Coll. Physiology breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environment, 55. Paris : Inra éditions, 1991.

- Monneveux P. La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : espoirs et difficultés. *Sécheresse* 1997 ; 2 : 29-37.

- Gutiérrez-Rodríguez M, Miguel-Chavez RS, Larqué-Saavedra A. Physiological aspects in tuxpeno maize with improved drought tolerance. *Maydica* 1998 ; 43 : 137-41.

- Jones MN, Turner NC, Osmond CB. Mechanism of drought resistance. In : Paleg LG, Aspinall D, eds. *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants.* New York : Academic Press, 1981.

- Szegletes ZS, Erdei L, Tari I, Cseuz L. Accumulation of osmoprotectants in wheat cultivars of different drought tolerance. *Cereal Res* 2000 ; 28 : 403-10.

- Da S. *Modifications morphologiques et changement dans la teneur en amidon et en glucides solubles lors du dessèchement et de la reprise de la végétation dans le système racinaire du Carex setifolia.* Thèse de docteur 3ème cycle, université Pierre et Marie Curie, 1975.

- Albouchi A, Ghir R, El Aouni MH. Endurcissement à la sécheresse et accumulation des glucides solubles et des acides aminés libres dans les phyllodes d'*Acacia cyanophylla* Lindl. *Ann Sci For* 1997 ; 54 : 155-68.

- Subbrarao GV, Nam NH, Chauhan YH, Johansen C. Osmotic adjustment, water relation and carbohydrate remobilisation in pigeonpea and water deficit. *Plant Physiol* 2000 ; 157 : 651-9.