

***Effet du stress hydrique sur le
comportement de deux populations de
niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par
quatre souches rhizobia autochtones***

Présenté par : M. MEFTAH Youcef

Directeur de thèse : M^r. OUNANE S.M. (Professeur à l'ENSA)

Co- Directeur : M^{me}. DJEBARA M. (CC à la F.S.B. de L'USTHB)

2012-05-14

Jury : Président : M^r. BOUZNAD Z. (Professeur à l'ENSA) Examineurs : Mr. AIDAOUI A. Mme.
Mekliche L. (Professeur à l'ENSA)

Table des matières

Remerciements . . .	5
Résumé . . .	6
Summary . . .	7
ص غ ل م ل ا . . .	8
Liste des abréviations . . .	9
Introduction . . .	10
Etude bibliographique . . .	12
I.1. Symbiose Rhizobia légumineuse . . .	12
I.1.1. Le macrosymbiote . . .	12
I.1.2. Le microsymbiote . . .	17
I.2. Stress hydrique . . .	18
I.2.1. Effet du stress sur l'état hydrique de la plante . . .	19
I.2.2. Effet du stress sur la fermeture des stomates . . .	19
I.2.3. Effet du stress sur la nodulation . . .	19
I.2.4. Effet du stress sur la fixation d'azote . . .	19
I.2.5. Effet du stress sur la photosynthèse et la surface foliaire . . .	20
I.2.6. Effet du stress sur la chlorophylle . . .	20
I.2.7. Effet du stress sur la croissance . . .	21
I.2.8. Effet du stress sur le rendement . . .	21
I.2.9. Stratégies d'adaptation . . .	22
Matériels et méthodes . . .	27
II.1 Matériels . . .	27
II.1.1 Matériel végétal . . .	27
II. 1. 2. Souches bactériennes . . .	28
II. 1. 3. Milieu de culture des rhizobia . . .	28
II.2. Méthodes . . .	29
II. 2. 1. Analyses physico-chimiques du sol . . .	29
II. 2. 2. Préparation de l'inoculum . . .	30
II. 3. Données climatiques . . .	30
II. 4. Dispositif expérimental . . .	30
II.5. Régimes hydriques appliqués . . .	31
II.6. Conduite de la culture . . .	32
II.7 Caractères étudiés . . .	33
II.7.1 Caractères végétatifs . . .	33
II.7.2 Caractères physiologiques et teneur relative en eau . . .	33
II.7.3. Caractères agronomiques . . .	36
II.8. Analyses statistiques . . .	36
Résultats et discussion . . .	38
III.1. Caractères végétatifs . . .	38
III.1. 1. Effets des traitements sur le nombre de nodules au stade végétatif . . .	38

III.1. 2. Effets des traitements sur le nombre de nodules en fin du cycle . . .	38
III.1. 3. Effets des traitements sur le nombre de feuilles . . .	40
III.1. 4. Effets des traitements sur la hauteur de la tige au stade végétatif . . .	42
III.1. 5. Effets des traitements sur la hauteur de la tige en fin du cycle . . .	43
III.1. 6. Effets des traitements sur le diamètre du collet . . .	46
III.1. 7. Effets des traitements sur le poids frais de la partie aérienne (PFA) . . .	48
III.1. 8. Effets des traitements sur le poids sec de la partie aérienne (PSA) . . .	49
III.1. 9. Effets des traitements sur le poids frais de la racine . . .	51
III.1. 10. Effets des traitements sur le poids sec de la racine . . .	51
III.1. 11. Effets des traitements sur le rapport poids sec racine sur partie aérienne . . .	52
III.2. Effets des traitements sur les paramètres physiologiques et la TRE . . .	54
III.2. 1. Effets des traitements sur la teneur relative en eau (TRE) . . .	54
III.2. 2. Effets des traitements sur les teneurs en proline . . .	57
III.2. 3. Effets des traitements sur les teneurs en sucres solubles . . .	59
III.2.4. Effets des traitements sur les teneurs en pigments foliaires . . .	60
III.3. Effets des traitements sur les composantes du rendement . . .	63
III.3.1. Effets des traitements sur le nombre de gousses . . .	63
III.3. 2. Effets des traitements sur le nombre de graines . . .	64
III.3.3. Effets des traitements sur le poids de gousses . . .	67
III.3.4. Effets des traitements sur le poids de graines . . .	68
Conclusion Générale . . .	72
Références Bibliographiques . . .	74
Annexe . . .	85

Remerciements

Au terme de ce travail, je tiens à remercier Dieu le tout puissant de m'avoir accordé la patience, la santé et le courage d'accomplir ce travail.

Mes remerciements vont d'abord à mon promoteur OUNANE S.M., professeur à L'ENSA d'El Harrach, pour avoir Accepté de diriger ce travail tout le long de sa réalisation, pour sa patience et ses encouragements

Ma profonde reconnaissance va à ma co-promotrice madame DJEBARA M. Chargée de cours à la faculté science biologique de L'USTHB pour son suivi, et pour les efforts fournis afin de concrétiser ce travail.

Mes sincères remerciement, vont à :

Monsieur BOUZNAD Zouaoui professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'avoir accepté de présider ce jury.

Monsieur AIDAOUI Abdallah professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'avoir accepté d'examiner ce travail.

Madame.Mekliche Leila professeur à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'avoir accepté d'examiner ce travail.

Enfin, mes remerciements vont à tous ceux et à toutes celles, qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail

Résumé

Le présent travail a porté sur l'étude de la réponse de deux populations de niébé *Vigna unguiculata*, inoculées par quatre souches de rhizobium, vis-à-vis du stress hydrique.

Les résultats montrent que le stress hydrique a un effet dépressif et significatif sur tous les caractères végétatifs mesurés. Il réduit significativement les paramètres de croissance. Alors que, le rapport poids sec de la racine sur la partie aérienne tend à augmenter sous stress sévère.

Le déficit hydrique affecte les teneurs en pigments foliaires de la plante. Mais augmente significativement les teneurs en proline et en sucres solubles dans les feuilles.

Le stress hydrique, moyen et sévère, se traduit par une diminution de toutes les composantes du rendement (le nombre de gousses, le nombre de graines, le poids de gousses et le poids de graines).

La population P1 de Tizi Ouzou paraît plus productive sous les deux régimes hydriques en ETM et en déficit hydrique par rapport à la population de P2 de Djanet.

L'inoculation n'a pas révélé d'effet significatif sur tous les caractères mesurés. Mais, une légère amélioration dans certains caractères (le poids frais et sec de la partie aérienne, le poids frais et sec de la racine, le diamètre de collet et le nombre de feuilles par plante) a été enregistrée par rapport au témoin.

Mots clés : Stress hydrique, Vigna, Inoculation, Rhizobium, proline, sucres solubles, pigments foliaires

Summary

This work concerned the study of the answer of two populations of Cowpeas *Vigna unguiculata*, inoculated by four rhizobium strains, under the water stress.

The results showed that the water stress have a depressive and significant effect on all the measured vegetative characters. It significantly reduced the parameters of growth. Whereas, Ratio of dry weight of root on shoot tends to increase under severe stress.

The hydrous deficit had a negative effect on the contents of pigments foliar of the plant. But it makes significantly increase the contents of proline and soluble sugars in leaves.

The hydrous stress, average and severe, affect negatively and dramatically all the components of the output (the number of pods, the number of seeds, the weight of pods and the seed weight).

The population P1 de Tizi Ouzou appears most productive under the two hydrous modes in ETM and hydrous deficit compared to the population of P2 de Djanet.

Inoculation do not reveal a significant effect on all the measured characters. But, a light improvement in certain characters (the fresh and dry weight of the air part, the fresh and dry weight of the root, the diameter of collet and the number of leaves per plant) is recorded compared to the control.

Keywords: Water stress, Vigna, inoculation, Rhizobium, proline, soluble sugars, leaf pigments

ص خل مل ا

الدراسة المقامة في هذه المدكرة تهدف لدراسة استجابة زراعة اللوبيا مطبق عليها عملية الزرق ب اربعة تصائل بكتيرية الرزوبيوم بكتيريا متبته للزوت الجوي محلية. هذه الزراعة تعرضت لاجهاد نقص المياه. النتائج المتحصل عليها هو ان نقص المياه كان له نعل مؤثر و منقص لجميع الصفات والعناصر المقاسة التي تتعلق ب النمو.

نقص المياه تسبب في نقص محسوس في صابغات الكلوروفيل لكمة يزيد لمقادير حمض اميني بروتين و نسبة السكريات للمنطة في الاوراق .

نقص المياه يؤثر سلبا على جميع العناصر لمكونة للمحصول آلا وهي عدد القرون و الحبات و وزن القرون و حبات اللوبيا.

الفصيلة المجطوبة من تيزي وزو ظهرت اكثر إنتاجية في كلتا الحلتين بالنسبة لفصيلة المجطوبة من جفات.

في ما يخص عملية الزرق في هذه الدراسة ليس لها نعل محسوس على جميع العناصر المقاسة غير انه تم تسجيل تحسن لبعض العناصر المقاسة مثل وزن النبتة سمك قطر الساق و عدد الاوراق بنسبة للشاهد .

كلمات البحث باللوبيا أهلا نقص المياه بكتيرية الرزوبيوم حمض أميني بروتين السكريات المنطة صابغات الكلوروفيل

Liste des abréviations

- ABA Acide abscissique
- ADN acide désoxyribonucléique
- ANR Activité nitrate réductase
- ATP adénosine-5'-triphosphate
- ADP L'adénosine diphosphate
- °C degré celsius
- Cm Centimètre
- DO Densité optique
- FAO Food and agriculture organisation
- JAS jours après semis
- kg/ha Kilogramme par hectare
- LCO Lipochitoologosaccharide
- MVS Matière végétale sèche
- MVF Matière végétale fraîche
- M Mètre
- mg/g Milligramme /gramme
- Mm Millimètre
- MPa Mégapascal
- nm Nanomètre
- pH Potentiel hydrogène
- P Probabilité
- TREF Teneur relative en eau
- ROS Réactive oxygen species
- µm Micrometre
- RH Régime hydrique
- YEMA Yeast extract mannitol agar

Introduction

La disponibilité en eau est un facteur important qui définit la distribution des espèces sur les différentes zones climatiques autour du globe (Lobato *et al.*, 2008). La sécheresse est largement reconnue comme premier facteur limitant la production agricole mondiale et particulièrement dans le bassin méditerranéen (Ounane, 1995 ; Clavel *et al.*, 2005 ; Hessinia *et al.*, 2009). Dans le monde, presque 40% des terres cultivées sont touchées chaque année par la sécheresse ce qui réduit considérablement le rendement des cultures (Pigeair *et al.*, 1988). Les pertes de rendement attribuées au stress hydrique excèdent les pertes causées par d'autres facteurs assemblés (Rodriguez *et al.*, 2010). L'estimation des pertes dues à la sécheresse est de 17 % (Athar et Ashraf, 2009). La solution la plus pertinente serait de bien gérer les ressources hydriques et de sélectionner des espèces et des variétés végétales qui se comportent bien sous ces conditions.

Les légumineuses jouent un rôle essentiel dans la durabilité des systèmes agricole, mais elles sont souvent cultivées dans des conditions marginales sous divers stress biotique et abiotique et ainsi leur rendement est souvent en dessous de leur potentiel de production. L'amélioration de la tolérance des légumineuses à la sécheresse améliore la sécurité alimentaire et la durabilité des systèmes agricoles. Les légumineuses approvisionnent 35% des besoins en protéines alimentaires dans le monde et ceci par leur mise en culture sur une superficie de 250 millions hectares à travers le monde (Sadowsky, 2005). L'avantage des légumineuses dans des systèmes d'embravages a été longtemps identifié. Leurs résidus peuvent améliorer la fertilité et les caractéristiques physiques du sol dû en grande partie à leur capacité à former une symbiose rhizobienne qui se traduit par la fixation de l'azote atmosphérique. Elles peuvent également être utilisées dans la rotation des cultures pour rompre le cycle des maladies, minimiser la pollution et les prix d'utilisation des engrais.

Le niébé est une légumineuse alimentaire et fourragère très importante dans les zones tropicales et semi arides. C'est une culture multifonctionnelle fournissant la nourriture pour l'homme et pour le bétail. Elle génère aussi des revenus aux agriculteurs habitants dans les régions marginales (Mahamane, 2008 ; Timko et Singh, 2008). Le Vigna est également un composant important des systèmes d'exploitation agricole dans beaucoup de régions où la fertilité du sol est limitée. Dans les Oasis au sud ouest du Sahara algérien, le niébé, appelé également Tadelaght, représente une ressource nutritive appréciable aussi bien pour l'alimentation humaine que pour l'alimentation animale. C'est un excellent fourrage vert et plusieurs coupes sont possibles avant la floraison (Anoun et Echikh, 1990). Il peut se développer dans les zones marginales où les sols sont pauvres (de 85% de sable et moins de 0,2% de matière organique) et déficients en phosphore (Singh, 2005 ; Singh et Jauhar, 2005). Il peut enrichir le sol en fixant jusqu'à 245 kg d'azote/ha/an (Winch, 2006). Le niébé (*Vigna unguiculata*) est une légumineuse reconnue comme tolérante à la sécheresse (Singh et Jauhar, 2005 ; Anonyme, 2006 ; Mahamane, 2008). Pas moins de 1000 kg/ha de grain sec de niébé ont été produits dans un environnement sahélien avec seulement 181 mm de précipitation et sous une demande climatique élevée (Timko *et al.*, 2007).

Le stress hydrique est le principal facteur de limitation de la production végétale. Une meilleure compréhension de la façon dont le stress hydrique affecte la croissance

de la plante, la nutrition et l'utilisation de l'eau est fondamentale au développement des techniques pour réduire au minimum les effets négatifs du stress (Molla, 2001)

Dans le but de sélectionner le couple *Vigna unguiculata*- rhizobia le plus performant en condition de stress hydrique, nous avons étudié l'effet de l'inoculation de deux populations locales de niébé avec quatre souches de rhizobia sous deux niveaux de stress hydrique

Dans cette optique, nous avons évalué :

- Les paramètres de la croissance,
- la physiologie,
- et le rendement des différents couples symbiotiques.

Etude bibliographique

I.1. Symbiose Rhizobia légumineuse

L'azote est l'élément le plus abondant dans l'atmosphère et il est encore le facteur limitant de la croissance des cultures dans plusieurs systèmes agricoles (Sadovsky, 2005 ; Fustec *et al.*, 2009). Les légumineuses sont intéressantes sur le plan écologique et agricole puisqu'elles sont responsables, pour une grande partie, dans le flux de la fixation de l'azote à partir de l'atmosphère (Zahran, 1999 ; Serraj et Adu-Gyamfi, 2004). La symbiose biologique de l'azote peut se faire par des organismes vivants à l'état libre (*Azotobacter*, *Bacillus*, *Clostridium Rhodospirillum*...) et par ceux qui forment une vie symbiotique associée à d'autres organismes. Sur le plan agronomique, presque 80% de la fixation de l'azote N₂ vient de la symbiose, légumineuses-rhizobium (Garg et Geetanjali, 2007).

I.1.1. Le macrosymbiote

I.1.1.1. Description

Le niébé est une plante annuelle herbacée de printemps qui ressemble à l'haricot commun sauf que les feuilles sont généralement vert foncé plus brillant (Timko *et al.*, 2007).

Feuilles : les deux premières feuilles sont opposées sessiles et entières tandis que les feuilles venant après sont alternées, pétiolées et trifoliées (Fery, 1985 ; Timko et Singh, 2008). Les folioles du niébé ont une forme ovale à nervures secondaire atteignant occasionnellement le bord du limbe. Ce dernier est glabre et présente un bord entier.

Tige : la tige de niébé a une section polygonale. Elle est plus épaisse que celle du haricot commun (Messiaen 1975 ; Timko *et al.*, 2007). Chaque nœud de la tige porte deux stipules prolongées sous l'insertion, ce qui caractérise *Vigna unguiculata* et trois bourgeons axillaires capables de donner un rameau latéral ou une inflorescence (Pasquet et Baudoin, 1997).

Racine : le système racinaire est pivotant et en général bien développé et profond. Il porte de nombreuses ramifications secondaires localisées en surface (Pasquet et Baudoin, 1997 ; Venderborght et Baudoin, 2001). En tant que légumineuse, le niébé présente des nodosités sur les racines. Les nodules sont confinés entre les couches du sol de 5 à 15 cm (Chopra *et al.*, 1984). Il est à noter que le nombre de nodule est plus grand en phase végétative et connaît une diminution jusqu'à l'anéantissement en fin de cycle (Herridge et Pate 1977 ; Lahbib *et al.*, 1981).

Inflorescence : les fleurs sont papilionacées de grande taille. L'inflorescence groupée axillaire est formée par un pédoncule mesurant habituellement 10-30 cm au bout duquel se trouve le rachis. Chaque nœud du rachis porte une paire de fleurs et un bourrelet de nectaire extra

floraux contribuant à l'attraction des insectes (Fery, 1985 ; Timko et Singh, 2008). La plante de niébé est principalement autogame. Dans les formes cultivées, les fleurs s'ouvrent à la fin de la nuit et se ferment en fin de la matinée où la déhiscence des anthères se

fait plusieurs heures avant l'ouverture de la fleur alors que le stigmate est réceptif depuis deux jours (Pasquet et Baudoin, 1997). Malgré l'autogamie, l'allogamie représente 5 % de la fécondation des ovaires (Timko et al., 2007 ; Timko et Singh, 2008).

Fruit : les fruits sont des gousses allongées contenant entre 6 et 21 grains. Deux à trois gousses sont communes par pédoncule et souvent quatre gousses et plus si les conditions de culture sont très favorables (Timko et al., 2007 ; Timko et Singh, 2008). Comme chez les légumineuses domestiquées, les gousses tendent à devenir moins déhiscentes à la fin de la maturation. Le niébé présente une gamme de types de gousses, comparable à ceux de *Phaseolus vulgaris*, fortement déhiscentes pour les formes sauvages avec réduction progressive de tissus parenchymateux sous l'effet de la domestication aboutissant aux gousses indéhiscentes chez les cultivars améliorés (Smartt, 1999). Les formes cultivées se distinguent des sauvages par leurs graines et gousses de taille plus importante.

Graines : les graines sont plus ou moins carrées à oblongues aplaties latéralement (5 à 12 mm de long et 4 à 6 mm de large). La couleur de la graine est régie par le gène C General Color factor associé aux gènes contrôlant les types de pigments (anthocyanine acide, anthocyanine basique et mélanine). En présence du gène C, la graine est colorée et la fleur est mauve comme celle des formes sauvages. En son absence, la graine est partiellement blanche ainsi que la fleur. Le gène C est dominant (Fery, 1985). La nature du tégument est également une caractéristique importante de la graine. On trouve, en effet, deux types de téguments, l'un épais, lisse et plus ou moins brillant et l'autre mince, ridé et mat. Ces deux types semblent déterminés par au moins deux gènes et le phénotype à tégument lisse est dominant (Pasquet et Baudoin, 1997).

Port de la plante : la croissance des plantes de niébé peut être érigée, semi érigée, rampante ou grimpante suivant, la plupart du temps, le génotype. Bien que le photopériodisme et les conditions de croissance puissent également affecter la structure de la plante (Pasquet et Baudoin, 1997). La plupart des collections de niébé ont une croissance indéterminée (Timko et al., 2007 ; Timko et Singh, 2008).

I.1.1.2. Origine de la plante

Les vigna ont été domestiqués, il y a 5 à 6 mille ans et à ce jour, la gamme la plus étendue des différentes formes sauvages et cultivées se trouvent en Ethiopie (Smartt, 1999 ; Zeuz 1999 ; Winch, 2006 ; Timko et al., 2007). Les observations ont prouvé que les vigna actuels en Asie sont très divers et morphologiquement différents de ceux qui se cultivent en Afrique, suggérant que l'Asie et l'Afrique pourraient être des centres indépendants de l'origine de cette espèce. Cependant, l'absence des vigna sauvages en Asie en tant qu'ancêtres possibles, jette un doute sur cette origine (Smartt, 1999 ; Timko et Singh, 2008).

I.1.1. 3. Classification botanique

Le niébé est une plante herbacée annuelle dicotylédone appartenant à l'ordre des Fabaceae, sous famille Faboïdeae (papillonoïdeae) ; tribu Phaseoleae ; genre *Vigna* ; espèce *Vigna unguiculata* (Singh, 2005a ; Singh, 2005b). Les cellules de niébé sont diploïde dont le nombre chromosomique est $2n=2x=22$ (Singh, 2005a ; Singh, 2005b ; Timko et al., 2007). Une étude cytogénétique détaillée sur les chromosomes au stade pachytène fait par Makherjee (1968) indique que les 11 chromosomes bivalent sont composés d'un chromosome court (19 μm) ; 7 de taille moyenne (26-36 μm) et 3 chromosomes longs (41-45 μm) (Smartt, 1999 ; Singh, 2005a ; Singh, 2005b).

I.1.1.4. Production mondiale

Plus de 70% de la production mondiale du niébé se réalise dans les savanes et les zones sahéliennes de l'Afrique centrale occidentale où la culture de niébé est traditionnellement cultivée comme culture intercalaire avec des cultures tels que le maïs (*Zea mays*), le manioc et le coton (*Gossypium* sp) ou en association culturale en bandes avec les céréales et moins fréquemment comme monoculture (Anyia et Herzog, 2004 ; Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008). Actuellement, le rendement en grain du niébé est en moyenne de 300 à 400 Kg par hectare dans la plupart des pays d'Afrique occidentale (Sarker *et al.*, 2001 Ogonnaya *et al.*, 2003 ; Winch, 2006 ; Chimphango *et al.*, 2008). Ceci est dû principalement au fait que le niébé est cultivé sur des sols sableux infertiles caractérisés par un pH acide pauvre en matière organique, une faible capacité de rétention en eau, une faible capacité d'échange cationique et déficient en éléments nutritifs particulièrement le phosphore (Mahamane, 2008). Ogonnaya *et al.* (2003) ont rapporté que le rendement obtenu dans les pays de l'Afrique de l'Ouest est plus faible que celui obtenu aux USA et en Australie.

Le rendement potentiel en grain des variétés améliorées, avec un bon itinéraire technique est de plus de 4 T/ha (Winch, 2006 ; Timko *et al.*, 2007). Pour une culture destinée à la production de fourrage, le rendement moyen est de 5 T/ha. La production mondiale en grain de niébé et les principaux producteurs sont présentés dans le tableau 1.

En Algérie, le niébé n'est cultivé que sur des superficies très restreintes relevant souvent du jardinage (Ghalmi *et al.*, 2005). Par conséquent les rendements sont très faibles et la production est réservée uniquement à l'autoconsommation.

Tableau 1. Production mondiale en grain de niébé année 2009

Pays	Superficie plantée Ha	Production en tonne
Monde	9969690	5249571
Nigeria	2524580	2369580
Niger	5200000	1550000
Burkina Faso	691489	325000
Cameron	79949	130000
Mali	268181	105376
Sénégal	215783	86625
Malawi	88042	72082
Afrique du sud	7594	5747
Sri Lanka	14400	13480
Philippines	388	953
Haïti	39605	25849
USA	5544	5544
Europe	9351	30331

FAO Statistique 2009

I.1.1.5. Exigence et aspect agronomique de la plante

Propagation : la durée de la conservation et le stockage des graines dépendent de l'humidité de la graine. Une humidité de 8 à 9% est recommandée pour un stockage de longue durée (Winch, 2006). La germination est plus rapide à une température supérieure à 18 °C (Winch,

2006). Elle prend 3 à 5 jours à 22°C. La germination des graines est considérée épigée. Ce type d'émergence rend la plante plus sensible aux dommages puisque la plante ne peut pas régénérer des bourgeons au dessous de nœud cotylédonaire (Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008).

Quantité de semence : elle varie selon la destination de la culture : pour la récolte des grains 17 à 28 kg/ha (monoculture) ou 22 à 33 kg/ha pour une culture intercalaire avec le millet ou maïs alors qu'une culture destinée au fourrage demande de 50 à 100 kg/ha. Le nombre de graines de niébé par kilogramme varie entre 4000 à 10000 (Winch, 2006).

Sol : une grande gamme de type de sol est tolérée par la plante s'ils sont bien drainés. L'optimum de pH est 5,5 à 6,5 bien qu'il puisse tolérer encore une plus grande acidité (Winch, 2006).

Espacement et profondeur de semis : le semis se fait avec 2 à 3 graines par poquet. La profondeur de semis est de 2 à 5 cm (Winch, 2006). La distance séparant deux plantes est selon le port de la variété. Les densités de semis recommandées sont reportées dans le tableau 2.

Tableau 2. Densité de semis/ha suivant les écartements recommandés

Types de niébé	Maturité	Ecartement	Quantité de gaines/ha
Erigé	Extra-précoce	50 x 20	25 kg
Semi-érigé	Précoce/intermédiaire	75 x 20	20 kg
Rampant	Intermédiaire/tardif	75 x 30	16 kg
Prostré	Tardif	75 x 50	12 kg

Source Dugje *et al.*, 2009

La durée du cycle de culture : la durée du cycle varie selon les variétés et les conditions de croissance. Elle est de 90 à 240 jours pour les cultures destinées à la production de graines sèches bien qu'il existe des variétés précoces de 60 jours. Une durée de 50 à 100 jours pour les cultures destinées pour la récolte de gousses en vert (Winch, 2006). Il faut signaler que la plupart des variétés de vigna sont à croissance indéterminée.

Température : la température du sol ne doit pas être inférieure à 20 °C au semis (Winch, 2006). L'optimum pour la croissance de la plante est de 20 à 28 °C (Singh, 2005a; Timko et Singh, 2008, Dugje *et al.*, 2009). Bien que certains auteurs prolongent cette marge jusqu'à 35 °C (Winch, 2006). Si les températures sont plus hautes que l'éventail de l'optimum, les plantes subissent l'avortement floral (Singh, 2005a). Les plantes sont sensibles au gel et on observe un affaiblissement des jeunes plantules au dessous d'environ 10 °C (Craufurd *et al.*, 1997 ; Winch, 2006).

Photopériodisme : le niébé est principalement une plante à jours courts et beaucoup de variétés sont sensibles au photopériodisme en ce qui concerne le déclenchement et le développement des bourgeons floraux, alors que d'autres sont indifférentes (Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008).

Précipitation : la consommation en eau des cultures dépend pour l'essentiel d'une part de la durée du cycle de croissance et des conditions climatiques où se développe la plante (Tardieu *et al.*, 2006). Le niébé est une plante ayant une certaine adaptation à la sécheresse. Sa culture est effectuée entre les isohyètes 300 mm à 1500 mm (Sawadogo, 2009). En général, une précipitation de 600 mm par an est suffisante pour les variétés à

croissance déterminée. La précipitation ou l'humidité élevée en fin de cycle tendent à réduire le rendement à cause des attaques des maladies fongiques et des pathogènes (Winch, 2006 ; Timko et Singh, 2008). Les travaux de sélection des lignées de niébé pour la tolérance à la sécheresse, dans les zones sahéennes et les savanes, ont abouti à des cultivars qui peuvent se développer sous une pluviométrie de 300 à 600 mm (Anonyme, 2006 ; Singh, 2005a).

Hall et Patel (1985) ont rapporté des rendements obtenus en grains de niébé supérieurs à 1000 kg/ha dans un environnement sahéen avec une précipitation de 181mm.

1.1.1.6. Intérêt de la culture

Intérêt nutritionnel

Le niébé joue un rôle important dans la vie de millions de personnes en Afrique et d'autres régions du monde en voie de développement. C'est une source importante de protéines diététique qui complète les repas à base de céréales (valeur protéique faible) et de tubercules (Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008). Le profil alimentaire du grain de vigna est semblable à celui des autres légumineuses à graines avec une faible teneur en matière grasse et une teneur en protéines totales élevée (23 à 32%) qui est 2 à 4 fois supérieure aux céréales (Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008). Les protéines de réserve

des graines de niébé sont riches en acides aminés (lysine et tryptophane) comparées aux graines de céréales mais elles contiennent moins de méthionine et cystéine comparées aux protéines animales (Smartt, 1999 ; Timko et Singh, 2008). Les graines du niébé sont également riches en minéraux (potassium, phosphore, magnésium, calcium et fer) (Hussain et Basahy, 1998 ; Sarker *et al.*, 2001) et riches en vitamine notamment l'acide folique.

Il n'y a pas que les graines qui sont consommées puisque dans beaucoup de pays d'Afrique et d'Asie on consomme les feuilles fraîches ; les jeunes pousses et les gousses vertes qui fournissent une ration nutritive importante (Pasquet et Baudoin, 1997 ; Anonyme, 2006 ; Winch, 2006 ; Timko et Singh, 2008).

Intérêt agronomique

La culture du niébé est considérée à double fin destinée à la production des graines et du fourrage. Les fanes de culture du niébé constituent un bon fourrage pour le bétail ; elles contiennent de 11 à 12% de protéines ; ce qui constitue un bon supplément en protéine pour les pailles de céréales utilisées comme fourrage pour le cheptel (Singh, 2005b ; Winch, 2006).

Le niébé, en fixant l'azote, contribue ainsi à l'amélioration de la fertilité du sol et de la productivité des systèmes de production agricole. De plus, les agriculteurs alimentent leurs bétails par le fourrage de vigna et utilisent leurs fumiers pour la reconstitution de la fertilité des terrains agricoles. Il peut être utilisé comme engrais vert réduisant ainsi les frais dépensés pour l'achat des engrais commerciaux (Anonyme, 2006 ; Winch, 2006 ; Mahamane, 2008).

La culture du niébé est tolérante à l'ombre et serait compatible comme culture associée et intercalaire avec le maïs, le millet, le sorgho, la canne à sucre et le coton et d'autres cultures (Singh, 2005a ; Singh, 2005b; Winch, 2006). Par sa croissance rapide, le niébé assure une couverture du sol, le protégeant ainsi de l'érosion et de l'envahissement des adventices (Sawadogo, 2009).

Intérêt économique

Le niébé présente un intérêt économique par la commercialisation de ses produits et sous produits. En outre, les variétés précoces, capables de produire en 55 jours après le semis fournissent souvent aux agriculteurs la première source de nourriture de la campagne avant toute autre récolte (Timko *et al.*, 2007 ; Timko et Singh, 2008).

I.1.2. Le microsymbiote

Les rhizobia sont toutes les bactéries qui ont la capacité d'induire la formation de nodules racinaires, lieu où se fixe et se réduit l'azote gazeux en ammoniacque directement assimilable par la plante. Ce sont des bactéries, gram négatif et aérobie, en forme de bâtonnets de 0.5 à 0.9 μm de large sur 1.2 à 3 μm de long. Ils sont généralement mobiles par moyen de ciliature polaire (flagelle) ou péritriche. Ils forment des colonies incolores, blanches ou de couleur crème, sur un milieu de culture contenant du mannitol et de l'extrait de levure (Prescott *et al.*, 2003 ; Duhoux et Nicole 2004).

Les rhizobia sont capables de vivre à l'état libre dans la rhizosphère des années à l'état saprophyte (Nurmi *et al.*, 2009) ou vivent en symbiose sous forme bactéroïde avec une taille 10 fois plus grande dans des cellules végétales spécialisées.

Les rhizobia se distinguent entre eux selon les caractères suivants :

- Les rhizobia à croissance rapide dont les colonies apparaissent 3 à 5 jours après l'ensemencement sur milieu YEMA. Les colonies ayant un diamètre compris entre 3 et 5 mm. Ils acidifient le milieu (Vincent, 1979 ; Jordan, 1982)
- Les rhizobia à croissance lente dont les colonies apparaissent après 7 jours d'incubation sur milieu YEMA. Elles ont tendance à alcaliniser le milieu de culture (Vincent, 1979). La colonie présente un aspect punctiforme de 1 mm de diamètre.

L'établissement de la symbiose se fait grâce aux signaux chimiques entre la plante (flavonoïdes) et le rhizobium (LCO). Ces dernières sont des molécules de nature Lipochitoologosaccharide LCO (Schultze et Kondorosi, 1998). La formation des nodules s'effectue selon deux mode d'infection : infection à travers les poils absorbants et infection intercellulaire ou entrée par fissure (= "crack entry") (Nap et Bisseling 1990 ; Pawlowski et Bisseling, 1996; Giller, 2001)

I.1.2.1. Enzyme de la fixation de l'azote : la nitrogénase

L'azote est fixé grâce à la nitrogénase contenue dans les bactéroïdes et serait exporté vers le cytosol végétal sous forme d'ammonium (Svistoonoff, 2003). La nitrogénase catalyse la transformation de la molécule d'azote N_2 en deux molécules d'ammonium (NH_3) (Fustec *et al.*, 2009) selon l'équation suivante :



Elle permet aux plantes appartenant à cette famille d'acquérir une voie supplémentaire de nutrition azotée : l'assimilation de l'azote atmosphérique grâce à un complexe enzymatique appelé nitrogénase dans les nodules.

La réduction de N_2 semble être la réaction la plus coûteuse en énergie avec l'émission d'hydrogène (énergie perdue) dont la consommation de l'ATP de cette fonction physiologique est de 32 à 48 unités consommés par molécule de N_2 ou 16 à 24 unités consommés par molécule d'ammonium formé (Robin et Salsac, 1985).

Puisque l'enzyme nitrogénase est une enzyme anaérobique, le maintien d'une faible pression d'oxygène dans le nodule est donc primordial. Il est assuré par :

- Une barrière à la diffusion de l'oxygène située dans le cortex interne du nodule
- Une respiration rhizobienne rapide
- La présence de la légghémoglobine qui facilite le transport de l'oxygène aux bactéroïdes à une pression partielle sans endommager le complexe nitrogénase.

L'ammonium en provenance de la réduction du nitrate ou de l'azote atmosphérique peut être assimilé par deux voies différentes (Mifflin et Lea, 1976). La voie de glutamine synthétase / glutamate synthase (GS/GOGAT) ou la voie glutamate déshydrogénase (GDH) (Evans *et al.*, 1987). Les formes d'azote transportées sont de deux natures : les uréides (allantoïne et l'acide allantoïque) et les amides et acide aminés (asparagine et glutamine). Ce sont des molécules à partir desquelles l'azote fixé est transporté vers les parties supérieures. Elles se caractérisent par un rapport C/N et un poids moléculaire faible assurant la fonction du transport et le stockage de l'azote fixé. L'exportation de l'azote vers le reste de la plante se fait via le xylème (Svistoonoff, 2003).

Les uréides sont considérés plus économiques que les amides sur le plan énergétique ;

Leur synthèse ne coûte globalement que 2 ATP contre 7 ATP pour la synthèse de l'asparagine (Schubert et Coker, 1981). D'autre part, elles coexistent (les deux formes) dans la sève des légumineuses mais avec des proportions différentes qui varient avec l'espèce. Chez le petit pois (une plante à amides), il y a 10% de l'azote transporté dans la sève sous la forme uréides alors que chez le soja (plante à uréides), une partie de l'azote fixé est transporté sous forme d'asparagine et glutamine (Pate *et al.*, 1980).

Chez le niébé, la proportion des composés uréides dans la sève est supérieure ou égale à 75% (Herridge *et al.*, 1978 ; Pate *et al.*, 1980 ; Woo *et al.*, 1980 ; Evans *et al.*, 1987 ; Lippi *et al.*, 1999).

I.2. Stress hydrique

L'eau est un élément indispensable à l'être vivant. Elle représente le constituant quasi total des organes végétaux. Elle assure plusieurs fonctions à savoir : remplissage des organes de la plante pour le maintien de son port ; un moyen de transport et de dissolution des éléments nutritifs solubles à travers les vaisseaux. Elle est considérée comme régulateur thermique par son passage de la forme liquide à la forme vapeur. De ce fait, l'eau transpirée crée un microclimat spécial à travers les limbes.

La sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés (Atti, 2002 ; Tardieu *et al.*, 2006). La sécheresse agricole qui conduit à la diminution des rendements et la croissance de plantes cultivées est le résultat des combinaisons atmosphérique (ETP), de l'état de l'humidité du sol et de l'état de la culture (stade phénologique, densité de semis). Un stress hydrique s'installe lorsque les pertes d'eau par transpiration dépassent la quantité absorbée (Bourgault, 2009 ; Sawadogo 2009).

Le stress hydrique affecte négativement la croissance et le métabolisme de plusieurs plantes. Les réponses dépendent de la sévérité et de la durée du stress, de l'espèce et du

génotype, du stade phénologique et des conditions environnementales (Figueiredo *et al.*, 1999 ; Pagter *et al.*, 2005 ; Lobato *et al.*, 2008 ; Shao *et al.*, 2008).

I.2.1. Effet du stress sur l'état hydrique de la plante

Tardieu *et al.* (1995) considèrent que l'activité physiologique d'une plante vasculaire est affectée dès que la teneur en eau de ses organes diminue de 15 à 25% de sa valeur en turgescence. Le stress hydrique d'une plante peut être caractérisé directement par la mesure du potentiel hydrique foliaire (Figueiredo *et al.*, 1999). Le plus souvent, l'état hydrique d'une plante peut être défini par la mesure de la teneur en eau relative (TRE). Cette teneur relie la quantité d'eau restante dans le tissu après la déshydratation à la quantité d'eau à la turgescence (Oliver *et al.*, 2010). Cet indice est largement appliqué aux feuilles seulement (TREF). Il est calculé selon l'expression suivante :

$$TREF = [(F_W - D_W) / (T_N - D_W)] * 100$$

- F_W pois frais
- D_W pois sec
- T_N poids à l'état de la turgescence

Le stress hydrique fait diminuer substantiellement le potentiel hydrique, la TRE et le taux de transpiration avec augmentation concomitante de la température du couvert végétal (Farooq *et al.*, 2009).

I.2.2. Effet du stress sur la fermeture des stomates

La fermeture des stomates est la réponse instantanée après le déclin de la turgescence des feuilles, suite à une demande évaporatoire élevée et un signal chimique élaboré par la racine (Chaves *et al.*, 2009 ; Durand, 2007). L'effet direct du stress hydrique sur la photosynthèse repose sur la réduction de la diffusion de CO_2 à travers les stomates et à travers les tissus mésophyllien des feuilles. Ces changements de conductance mésophyllienne peuvent être liés au changement physique de la structure des espaces intercellulaires en raison du rétrécissement des feuilles ou des changements dans la perméabilité de la membrane (aquaporines) (Chaves *et al.*, 2009).

I.2.3. Effet du stress sur la nodulation

En condition de déficit hydrique prolongé et intense, la survie des rhizobia est affectée (Van Gestel ., 1993 cité par Tiliouine, 2008). On observe une grande mortalité ainsi que le ralentissement des mouvements de ces microorganismes induisant de ce fait une baisse de l'infection des racines (Chatel et Paker, 1973). Le stress hydrique affecte aussi l'initiation, le développement et le fonctionnement nodulaire (Serraj et Drevon, 1994).

I.2.4. Effet du stress sur la fixation d'azote

Des études montrent que le processus de la fixation azotique est plus sensible à la sécheresse que l'accumulation de la matière sèche, les échanges gazeux et l'assimilation du nitrate (Serraj *et al.*, 1999 ; Serraj et Adu-Gyamfi, 2004 ; Sadowsky, 2005 ; Durand, 2007).

La fixation symbiotique est aussi hautement sensible selon plusieurs travaux réalisés sur plusieurs espèces de légumineuses des zones tempérées et tropicales tels que *Medicago sativa*, *pisum sativum*, *Arachis hypogaeae*, *vicia faba*, *Glycine max* et *Vigna*, montrant une réduction de la fixation d'azote sous contrainte hydrique (Zahran, 1999). La réponse de la nodulation et de la fixation au stress dépend du stade de développement de la plante. Au stade végétatif, le stress hydrique est plus néfaste à la nodulation et à la fixation que celui imposé pendant le stade de reproduction (Zahran, 1999).

Zablotowicz et Focht (1981) ont constaté une réduction significative du potentiel de la fixation d'une culture de niébé menée en culture de plein champ et soumise à un stress hydrique appliqué pendant le stade végétatif. Ils ont trouvé une variabilité génétique entre les souches de rhizobium inoculées sur la culture. Ils ont constaté un effet significatif de stress sur la fixation d'azote dès que le potentiel hydrique de la plante diminue au dessous de 0.75 MPa chez le niébé stressé (Figueiredo *et al.*, 1999).

L'inhibition de la fixation ne semble pas seulement être liée à la disponibilité ou à la diminution des photosynthétats mais semble plutôt impliquer trois mécanismes (Serraj *et al.*, 1999 ; Serraj *et al.*, 2001 ; Bourgaulte, 2009) :

- Changement de perméabilité à l'oxygène dans les nodules.
- Mécanisme de rétroaction (feedback) lié à l'accumulation des uréides.
- Manque de photosynthétats dans les nodules où presque 22% de photosynthétats peuvent être attribués pendant la période de fixation maximale (Evans *et al.*, 1987).

Le déficit hydrique provoque une baisse du flux phloémique de la plante qui à son tour modifie la perméabilité du nodule à l'oxygène. Ceci peut être expliqué par le fait que la privation d'eau provoque la plasmolyse des cellules corticales et leur tassement augmentent ainsi la résistance à la diffusion de l'oxygène vers les bactéroïdes fixateurs (Serraj *et al.*, 1999 ; Serraj et Adu-Gyamfi, 2004). La proportion des composés uréides dans la sève des plantes légumineuses, est augmentée avec le dessèchement du sol et le déclin du taux de fixation d'azote (Serraj *et al.*, 2001).

I.2.5. Effet du stress sur la photosynthèse et la surface foliaire

Dans les conditions de déficit hydrique, on observe un ralentissement des activités biologiques à plusieurs niveaux : métabolisme, croissance et turgescence. L'épuisement de la réserve du sol en eau cause une série de réactions «syndromes» qui peuvent s'étendre de quelques minutes (fermeture de stomate), quelques semaines (changement en croissance, sénescence des feuilles) et quelques mois (diminution de biomasse et du rendement). Le stress hydrique fait réduire le nombre de feuilles par plante, la surface foliaire et la longévité des feuilles (Atti, 2002 ; Shao *et al.*, 2008).

Le manque d'eau en diminuant la photosynthèse qui à son tour répercute négativement sur la réduction du nitrate par un manque de pouvoir réducteur au nitrate réductase (Sall, 1987 ; Fukutoku, 1996 ; Durand, 2007).

I.2.6. Effet du stress sur la chlorophylle

Plusieurs travaux ont montré l'effet dépressif du stress hydrique sur les teneurs en pigments des feuilles (Atti, 2002 ; Jaleel *et al.*, 2009). Roy-Macauley (1999) a montré un lien entre la tolérance à la sécheresse, le maintien de la teneur en pigments photosynthétiques et

l'activité photochimique. Il montre que la diminution des pigments chlorophylliens est plus marquée chez les cultivars sensibles que chez les cultivars tolérants.

I.2.7. Effet du stress sur la croissance

Les réductions de croissance sont l'une des premières manifestations du déficit hydrique. Il se traduit chez beaucoup d'espèces par une modification importante de l'architecture de la plante. Sous stress hydrique, la vitesse de division cellulaire décroît, les parois cellulaires, qui doivent normalement être souples déformables pour faciliter la croissance et l'élongation, deviennent plus rigides de ce fait la turgescence décroît (Tardieu *et al.*, 2006 ; Shao *et al.*, 2008). Il est constaté chez les plantes dicotylédones comme le petit pois et le vigna que le nombre de ramifications et le nombre d'organes élémentaires (phytomère) de la tige sont dramatiquement réduits. Il en va de même chez les graminées où le nombre de talles est réduit (Tardieu *et al.*, 2006). La croissance de la partie aérienne est plus sensible et plus affectée par rapport à celle de la racine (Munns, 2002).

I.2.8. Effet du stress sur le rendement

Le moment d'application du stress est important puisque les réponses changent selon le stade phénologique de la plante. Le déficit hydrique pendant le développement végétatif de soja réduit le taux de croissance de la plante mais habituellement n'affecte pas le rendement de soja (Atti, 2002). Les effets sur la croissance végétative sont reflétés par l'apparition des petites feuilles, la réduction du diamètre de collet et la hauteur de la plante (Atti, 2002). S'il est appliqué à la floraison ou préfloraison, le stress agit principalement sur le nombre de gousses et de graines par plante. Ce résultat est attribué surtout à une chute importante des organes fructifère (avortement) (Atti, 2002).

Les résultats de sensibilité au stress hydrique des différentes phases phénologique de plusieurs espèces de légumineuses à gros grains montrent (Mouhouche *et al.*, 1998 ; Mouhouche, 2004) :

- Les phases de développement végétatif et de maturation ont une sensibilité au stress relativement faible ;
- Les phases florales et postflorales agissent plus sur les composantes de rendement exprimés en nombre à cause du phénomène de l'avortement ;
- Les phases de grossissement de graines agissent sur les composantes exprimées en poids.

La sécheresse perturbe le phénomène de translocation des assimilats vers les organes reproducteurs par la diminution de la photosynthèse, la chute précoce des feuilles causée par l'acide abscissique et le manque d'eau assurant le transport des assimilats. De ce fait, les organes reproducteurs (boutons floraux, gousses nouées) sont soumis au phénomène d'avortement (Atti, 2002 ; Farroq *et al.*, 2009). Du point de vue agronomique, la réduction du nombre de graines peut être néfaste car elle est irréversible même si les conditions hydriques redeviennent favorables et la réduction du rendement sera toujours observée. L'appareil reproducteur réduit le nombre des graines afin de maintenir leur viabilité (Tardieu *et al.*, 2006).

Le déficit hydrique conduit généralement à la limitation de l'absorption totale des éléments nutritifs et diminue leurs concentrations dans les tissus des plantes (Farroq *et al.*, 2009). Il est constaté des changements dans les constituants organiques des graines

suite à un déficit hydrique. Ceci aboutit à une diminution en disponibilité de carbohydrate pour la graine affectant ainsi les teneurs en amidon et en huile. Au contraire, les teneurs en protéines sont augmentées car les métabolismes liées aux protéines sont moins affectés que ceux liées à l'accumulation de carbohydrate (Farooq *et al.*, 2009). Les teneurs en amidon et en lipides tendent à baisser et celles de protéines tendent à augmenter sous la contrainte hydrique (Tardieu *et al.*, 2006 ; Farooq *et al.*, 2009).

I.2.9. Stratégies d'adaptation

I.2.9.1. Définition

La tolérance à la sécheresse est défini comme la capacité d'une plante de croître, fleurir et d'atteindre une production économique sous les conditions sub-optimale en approvisionnement en eau (Hall, 2001 ; Tardieu *et al.*, 2006). Afin de surmonter la contrainte hydrique, les plantes ont recours à des comportements qui leur permettent de survivre par des mécanismes d'adaptation en préservant l'intégrité de leurs fonctions physiologiques. Dans ce sens, il existe deux approches du concept de la tolérance.

I.2.9.2. Première approche Drought resistance framework

Elle est appelée *Drought resistance framework*. Elle identifie classiquement trois grand types de mécanismes : l'esquive (drought escape) ; l'évitement (avoidance) et la tolérance (dehydration tolerance). Chacun des grands mécanismes décrits dans cette classification est sous la dépendance d'un certain nombre de caractères plus ou moins complexes et plus ou moins faciles à identifiés (Clavel *et al.*, 2005).

I.2.9.2.1. L'esquive

Consiste à placer le cycle cultural d'une plante pendant des périodes où la demande climatique est faible et/ou pluvieuses. Il permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adéquation de son cycle de culture à la longueur de la saison des pluies. Ce raccourcissement du cycle est un mécanisme adaptatif qui permet à la plante de produire des graines alors qu'il reste encore de l'eau dans le sol. Ce mécanisme est particulièrement efficace dans les environnements où le déficit hydrique est rencontré en fin de cycle, un schéma habituel dans les zones sahéliennes et les zones semi-arides (Monneveux *et al.*, 1997 ; Hall, 2001 ; Clavel *et al.*, 2005 ; Singh, 2005a; Tardieu *et al.*, 2006 ; Timko et Singh, 2008 ; Neumann, 2008; Athar et Ashraf, 2009 ; Bourgault, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). Mais ce raccourcissement du cycle se traduit aussi par une réduction de la photosynthèse et donc du rendement potentiel (Tardieu *et al.*, 2006).

I.2.9.2.2. Evitement

L'évitement de la déshydratation se rapporte aux mécanismes qui permettent à une culture de maintenir une teneur relative élevée en eau ou un potentiel hydrique élevé. Ceci peut être réalisé en maintenant l'absorption de l'eau ou en réduisant les pertes d'eau (Wright et Rachaputi, 2004 ; Blum, 2005 ; Farooq *et al.*, 2009 ; Oliver *et al.*, 2010). Trois grands

types de réponses permettant à la plante d'éviter ou plus exactement de retarder la déshydratation de ses tissus. Le premier groupe de caractères est lié à l'efficacité de l'extraction de l'eau du sol par la racine. Le deuxième type de réponse est constitué par la régulation de l'ouverture et de la fermeture de stomates. Elle conditionne les échanges

gazeux et par conséquent la croissance et la productivité de la culture. Une faible conductance stomatique est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse. Le troisième correspond à l'ajustement osmotique que les plantes réalisent en réponse au déficit hydrique lorsque le potentiel hydrique foliaire décroît. La pression de turgescence et la conductance stomatique sont maintenues grâce à une accumulation intracellulaire des solutés osmotiques compatibles (Monneveux *et al.*, 1997 ; Clavel *et al.*, 2005 ; Athar et Ashraf, 2009).

Fermeture des stomates

Des études comparatives entre des cultivars *Phaseolus Vulgaris* ont prouvé que les plantes tolérantes à la sécheresse tendent à montrer une fermeture stomatique plus rapide en réponse au potentiel hydrique de sol décroissant (Bourgault, 2009). Cruz carvalho *et al.*(1998) ont montré que les génotypes sensibles de *Phaseolus vulgaris* présentent une conductance stomatique plus grande par rapport aux cultivars de niébé. La fermeture des stomates réduit simultanément la transpiration et limite ainsi le flux de l'eau des racines aux feuilles. Ceci à son tour réduit le mouvement du nitrate et d'autres composés des racines aux feuilles d'où une réduction de la synthèse des acides aminés. Puisque le CO₂ passe à travers les stomates, la fermeture de celles-ci aura également comme conséquence un taux photosynthétique diminué provoquant une réduction de la croissance et du rendement (Atti, 2002). L'échange eau contre la chaleur est une limitation de la tolérance à la sécheresse puisque une stratégie génétique consistant à réduire la transpiration par contrôle stomatique se trouve confronté au risque de stress thermique (Tardieu *et al.*, 2006). Il est observé chez plusieurs cultures le manque de contrôle par la fermeture des stomates lors d'un stress après la floraison. Ceci suggère que la limitation de l'utilisation de l'eau par la diminution de la conductance stomatique ne pourrait pas aboutir à un bon rendement sous contrainte hydrique (Bourgault, 2009).

Rôle de la racine

Plusieurs études sur le système racinaire des céréales et des légumineuses ont prouvé que les cultivars tolérants à la sécheresse tendent à avoir une plus grande biomasse de racine et un grand rapport poids sec des racines sur partie aérienne et un système racinaire profond (Shao

et al., 2008 ; Bourgault, 2009). Les racines sont les organes dont la croissance est la moins affectée par rapport aux parties aériennes végétatives et reproductrices (Hall, 2001 ; Tardieu *et al.*, 2006 ; Neumann, 2008). L'appareil racinaire des végétaux des régions steppiques et désertiques se caractérise par l'apparition, après les pluies, de très longues et fines « racines de pluie » qui se développent parfois en quelques heures ; le rôle de ces racines étant d'exploiter les ressources hydriques qui sont dans ces régions très fugaces.(Aussenac et El Nour, 1986)

Les plantes limitent généralement le nombre et la surface foliaire en réponse au stress hydrique juste pour ajuster et adapter le budget hydrique au coût des pertes d'eau (Farooq *et al.*, 2009). La pubescence foliaire est un caractère xeromorphique qui fait protéger les feuilles des températures excessives. Les poils foliaires ou la présence d'une couche épaisse de cuticule et d'une couche cireuse réduisent la température et la transpiration foliaire (Bourgault, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). La pilosité joue un rôle d'écran et augmente la réflectivité de la lumière et limite ainsi les pertes d'eau.

La sénescence induite par la sécheresse est considéré comme un mécanisme d'adaptation de plante entière qui réduit la surface foliaire sous contrainte hydrique afin de réduire la transpiration et la différence du potentiel hydrique entre les racines et les

feuilles, de remobiliser les assimilats aux graines ou à d'autres organes en croissance et de maintenir le bourgeon terminal vivant. La sénescence se produit au potentiel hydrique relativement modéré commençant dans les vieilles feuilles à la base (Atti, 2002 ; Singh, 2005a).

Le mouvement para-héliotropique est le mouvement des feuilles pour les aligner parallèlement à la lumière incidente diminuant ainsi la charge d'irradiation qui pourrait réduire la température des feuilles et la perte d'eau (Atti, 2002; Bourgault, 2009).

Rôle bénéfique de la fixation biologique

La fixation de l'azote biologique pourrait être plus appropriée que l'assimilation de l'azote minérale dans des zones prédisposées à la sécheresse. Une culture de haricot fertilisée a un plus grand développement végétatif à feuilles et par conséquent peut être plus affectée sous stress hydrique pendant le remplissage des graines comparée à une culture inoculée (Bourgault, 2009). Figuerredo *et al.* (1999) ont trouvé que quelques souches de *Bradyrhizobium* ont soulagé les effets du stress hydrique d'une culture de vigna.

Il existe peu d'informations indiquant la supériorité des souches de rhizobiums spécifiques qui améliorent les performances de la plante sous contrainte hydrique. Athar et Johnson (1997), dans une expérience sur les espèces *Medicago sativa* et *Medicago falcata* cultivées sous contrainte hydrique, ont constaté une hauteur élevée et une forte teneur en azote dans la partie aérienne lorsqu'elles sont inoculées avec des souches de *Rhizobium Meliloti* performantes sous les conditions de sécheresse (UL136 ; UL 210 ; UI 222) comparées aux autres souches testés. Le plus important c'est que les souches UL 136 et UL 222 sont plus compétitives aux souches indigènes pour la nodulation de *Medicago* sous déficit hydrique (Serraj *et al.*, 1999).

Des études sur la pulvérisation de facteurs Nod LCOs sur le végétal ont montré que ce traitement stimule la biomasse et l'augmentation de rendement. L'application de LCOs a augmenté le rendement en graines de soja de 33 à 44% sous conditions normales. Le facteur Nod a un effet stimulant de la croissance (Atti, 2002). Ce traitement augmente le taux et la productivité photosynthétique et permet une plus grande prise de CO₂ par l'ouverture des stomates dans des conditions naturelles de serre chaude. Ceci est observé chez plusieurs espèces cultivées tels que le soja, le maïs, le melon et la pomme de terre (Parithiviroj *et al.*, 2000 cités par Atti, 2002).

Mécanisme physiologique

Le Système de défense antioxydant dans les cellules est constitué de composés enzymatiques et non enzymatiques. Les composés enzymatiques comprennent la superoxyde dismutase, la catalase, la peroxydase, l'ascorbate peroxidase et la glutathion reductase. Les composés non enzymatiques comprennent l'acide ascorbique, le glutathion réduit, la cystéine, caroténoïde et le tocophérol vitamine E (Farooq *et al.*, 2009). Les dégâts causés par le stress oxydatif suite à un stress hydrique sont atténués par l'action conjuguée des composés enzymatiques et non enzymatiques (Farooq *et al.*, 2009).

L'ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est défini comme l'accumulation active des solutés compatibles et la diminution conséquente du potentiel osmotique afin de maintenir l'état hydrique et le bon fonctionnement des cellules. L'ajustement osmotique maintient l'extraction de l'eau, la turgescence et la croissance sous stress hydrique et salin (Munns, 2001 ; Blum, 2005 ; Chaves *et al.*, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). Il pourrait permettre aux plantes soumises aux stress de maintenir les stomates ouverts et de continuer à photosynthétiser par

l'absorption de CO₂. Ces solutés peuvent être appelés osmoprotectants puisque leur accumulation ne provoque pas une intoxication dans les cellules et pouvant jouer un rôle protecteur des enzymes et des protéines cellulaires (Bourgault, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). Les solutés accumulés sont de nature acides aminés (proline), sucres solubles, acides organiques (malate, citrate), composé d'ammonium quaternaire (glycine bêtaïne) et aussi des ions (nitrate, potassium, calcium et chlore) (Tardieu *et al.*, 2006 ; Bourgault, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). Ces solutés compatibles se caractérisent par un poids moléculaire faible, une forte solubilité et sont non toxiques à des concentrations élevées dans le cytoplasme (Farooq *et al.*, 2009).

La proline est un osmoprotectant le plus important. Plusieurs études ont démontré que la teneur en proline des végétaux supérieur augmente sous différents stress parmi lesquels le stress hydrique. La proline est synthétisée principalement à partir du glutamate (Szabados et Savoure, 2009). La biosynthèse de la proline est contrôlée par l'activité de 2 gènes dans la plante ; le premier P5CS2 s'exprime dans la condition normale pour le maintien du bon fonctionnement physiologique (Housekeeping) et l'autre P5CS1 s'exprime sous les conditions de stress. Chez l'arabidopsis, l'expression du gène P5CS1 est induite par le stress osmotique et salin et elle est activée par des signaux de stress (ABA, H₂O₂) (Yordanov *et al.*, 2003). Il a été démontré que la proline est capable de protéger l'intégrité de protéines par l'empêchement de l'agrégation des protéines et maintenir ainsi la stabilité de la configuration des protéines et des enzymes. Sa biosynthèse est activée et son catabolisme est réprimé pendant la déshydratation (Szabados et Savoure, 2009).

I.2.9.2.3. Stratégie de la tolérance à la sécheresse

Stabilité des membranes cellulaires

Le caractère de tolérance au sens strict le plus connu est la résistance membranaire ou la résistance protoplasmique. Elle est le plus souvent mesurée par la méthode des efflux d'électrolytes après le choc osmotique au polyéthylenglycol. La résistance membranaire s'exprime à un niveau très important chez les plantes dites de résurrection qui peuvent reconstituer leurs membranes après des périodes de plusieurs semaines de déshydratation (Wright et Rachaputi, 2004 ; Clavel *et al.*, 2005 ; Athar et Ashraf, 2009 ; Farooq *et al.*, 2009). La fuite d'électrolytes a été examinée par Srinivasan *et al.* (1996) cité par Bourgault (2009) qui ont trouvé une variabilité génétique considérable chez le pois chiche, l'Arachide, le pois

d'Angole et le soja. Cependant, la faible fuite d'électrolyte est corrélée avec la tolérance à la sécheresse observée au champ.

La perturbation des membranes cellulaires est observée au niveau de la composition lipidique. La contrainte hydrique induit une diminution de la teneur en phospholipides et en acides gras insaturés ce qui provoque l'augmentation des acides gras saturés de type C16 :0 et C18 :0 et ainsi, les membranes cellulaires deviennent fragiles à cause de la rigidité provoquée par le stress (Clavel *et al.*, 2005). La stabilité membranaire et la protection de la configuration des protéines sont obtenues par l'intervention des mécanismes moléculaires comme aquaporine (protéines en forme de canaux ayant la capacité de faciliter et réguler l'échange passif de l'eau à travers la membrane) et les protéines du stress (Heat Shock Proteins HSP ; Membrane stabilizing proteins MSP et Late Embryogenic Abundant Proteins LEA) (Farooq *et al.*, 2009)

I.2.9.3. Deuxième approche : *Yield Component Framework*

La sélection, pour être efficace, doit s'opérer en priorité sur les caractères dont la valeur pour l'élaboration du rendement est forte relativement à d'autres caractères de résistance. C'est la base de la deuxième approche appelée *Yield Component Framework* (Clavel *et al.*, 2005). L'indice de récolte et les caractères affectant l'utilisation de l'eau par la plante ont été identifiés comme les facteurs principaux d'un modèle d'élaboration du rendement en condition de déficit hydrique. Le *Yield Component Framework* décompose le rendement en composantes physiologiques théoriquement indépendantes, chacune intégrant des processus complexes. Ce modèle est élaboré à partir de la relation générale suivante entre le rendement et ses composantes (Clavel *et al.*, 2005).

$$Y = W \times WUE \times HI$$

Où W représente la quantité d'eau évapotranspirée par la culture et WUE, l'efficacité de l'utilisation d'eau et HI est l'indice de récolte

Efficiences d'utilisation d'eau

C'est le rapport de la production de biomasse sur la transpiration. Dans une étude comparative, le niébé et le Haricot ont la capacité de survivre pendant une longue période sous condition de sécheresse grâce à une bonne efficacité d'utilisation d'eau (Atti, 2002). Dans une autre étude sur le bersim *Trifolium alexandrinum* l'efficacité d'utilisation de l'eau est augmentée grâce à la diminution de la perte d'eau par le biais de la réduction de la transpiration et de la surface foliaire (Farooq *et al.*, 2009).

Selon Hall (2001), il existe deux situations qui font que la valeur d'efficacité d'utilisation d'eau soit grande :

- Cultivars avec une grande capacité photosynthétique due au niveau élevé de l'enzyme rubisco par unité de surface foliaire. Les génotypes d'arachide sélectionnés avec un grand W_i , ont une grande capacité photosynthétique et produisent plus de biomasse sous conditions hydriques limitées (Hall, 2001).
- Cultivars avec une faible conductance stomatique ayant un grand W_i mais une biomasse réduite, comme chez le blé (Hall, 2001).

L'indice de récolte

L'indice de récolte est le rapport entre la biomasse récoltée et la biomasse totale. L'amélioration de l'indice de récolte (IR) en bonne partie via l'augmentation du nombre de graines, a été l'une des voies principales d'amélioration du rendement tant en conditions sèches qu'irriguées. (Tardieu et Zivy, 2006).

Matériels et méthodes

II.1 Matériels

II.1.1 Matériel végétal

Le matériel végétal retenu pour la réalisation de cet essai est constitué de deux populations locales du niébé collectées à partir de deux régions différentes de l'Algérie (Ghalmi *et al.*, 2005). Il est à signaler que ces deux populations ont fait l'objet d'étude de caractérisation morphologique (Beddiaf, 2006 ; Boubkeur, 2007). Les caractéristiques et l'origine de ces deux populations sont résumées dans les tableaux 3 et 4.

Tableau 3. Caractéristiques des deux populations

Population	P6	P28
origine	Tizi Ouzou	Djanet
Port et Croissance de la plante	Semi érigé à croissance déterminée	Grimpante à croissance indéterminée
Couleur de la fleur (Figure1)	Fleur blanche	Fleur bleue
Texture des graines et couleur de l'œil (Figure 2)	Ridé à œil noire	Lisse à œil marron clair

Nous avons dénommé P1 la population de Tizi Ouzou (ancienne dénomination P6) et P2 celle de Djanet (ancienne dénomination P28).



Figure 1. Couleur des fleurs population Tizi Ouzou (A) population Djanet (B)

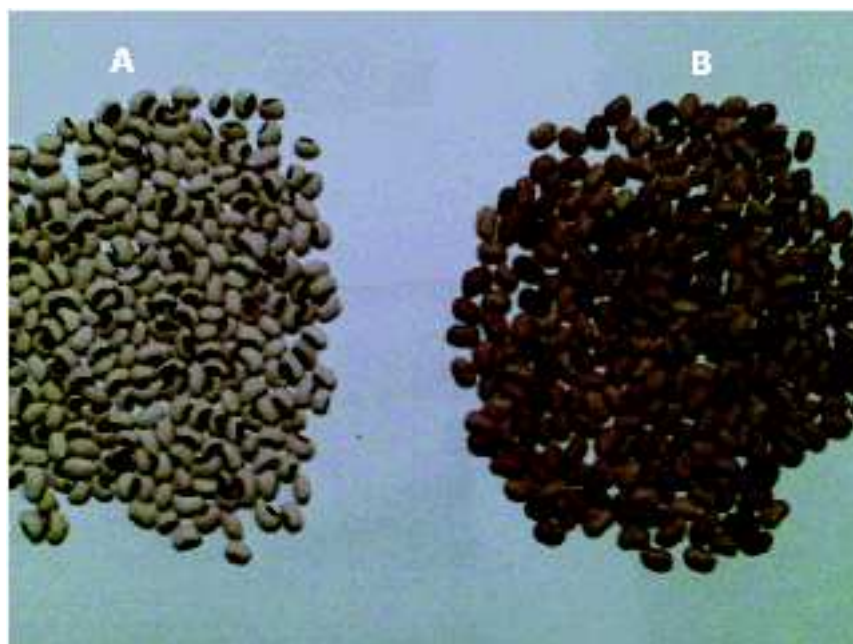


Figure 2. Couleur des graines population Tizi Ouzou (A) population Djanet (B)

Tableau 4. Présentation des régions de provenance

Région de provenance	Latitude	Longitude	Altitude	Type de climat
Tizi Ouzou	36° 45 N	4° 02 E	270 m	Climat de type méditerranéen avec un hiver doux pluvieux et un été chaud sec
Djanet	24° 33 N	9° 29 E	1094 m	Climat désertique marqué par des pluies sans rythme saisonnier et par de longues périodes sèches avec un hiver froid et un été chaud

II. 1. 2. Souches bactériennes

Nous avons testé 4 souches de rhizobia appartenant à la collection du département de phytotechnie de l'ENSA. Deux souches dénommées S1 et S2 sont à croissance lentes et les deux autres souches dénommées S3 et S4 sont à croissance rapide

II. 1. 3. Milieu de culture des rhizobia

Nous avons utilisé le milieu YMB pour la multiplication des rhizobia et la préparation de l'inoculum. Sa composition est la suivante (Vincent, 1970)

Mannitol : 10g

K₂HPO₄ : 0.5g

MgSO₄ : 0.2g

Extrait de levure : 0.4g

NaCl : 0.1g

Le milieu est ajusté à pH 6,9 puis autoclavé à 120°C pendant 20 minutes.

II.2. Méthodes

II. 2. 1. Analyses physico-chimiques du sol

L'essai est mené en pot de 10 kg remplis du sol prélevé de la station expérimentale de l'ENSA, à 25 cm de profondeur. Les caractéristiques physicochimiques récapitulées dans le tableau 5 ont été obtenues avec des techniques normalisées au département de phytotechnie (protocole de Duchaufour (1970) et Aubert (1978). L'interprétation des résultats a été faite en se référant aux normes définies par Zang (1982).

Caractéristiques		Résultats	Méthodes et instruments de mesure
Granulométrie	Argile %	15,2	Méthode (Pipette de robinson)
	Limons %	47,12	
	Sable %	37,68	
pH eau et pH KCl		8 et 7,5	pH - mètre
Conductivité électrique		0,14 ms/cm	conductimètre électronique
Teneur en matière organique		1,55%	
Teneur en calcaire		3,8%	Méthode de Bernard
Teneur en azote		0,17%	méthode de Kjeldahl
Teneur en P ₂ O ₅ assimilable		16,33 ppm	méthode Olsen
Teneur en potassium assimilable		0,44 meq/100g de sol	Spectrophotomètre à flamme atomique

Tableau 5. Caractéristiques physico-chimiques du sol

Les résultats montrent que le sol est limono argileux, neutre à légèrement alcalin, pauvre en matière organique et en phosphore mais pourvu d'azote, non calcaire et non salin.

II. 2. 2. Préparation de l'inoculum

Pour la fabrication de l'inoculum, nous avons utilisé le milieu Yeast- Mannitol- Broth (Y.M.B), dont la composition est semblable au YMA mais sans Agar-agar. Les graines sont inoculées avant le semis par immersion dans un mélange inoculum liquide-tourbe-gomme arabique.

II. 3. Données climatiques

Les données climatiques enregistrées pendant le déroulement de l'essai sont présentées dans le tableau 6.

Tableau 6. Données climatiques pendant la réalisation de l'essai

Mois	Température moyenne de l'air	Température moyenne du sol	Humidité relative %	Pluie mm
Juin	24,6	26	62,9	0
Juillet	27,2	28,8	68,2	0
Aout	26,9	28,7	68,2	18
Septembre	22,7	27,27	74,6	64
Octobre	20,6	24,2	80,9	16,4

Station météo ENSA

Les températures moyennes de l'air et du sol sont propices pour la croissance d'une culture du niébé et la croissance des souches de rhizobia (Zahran, 1999 ; Singh, 2005a ; Timko et Singh, 2008, Dugje *et al.*, 2009).

II. 4. Dispositif expérimental

L'essai est réalisé suivant un dispositif expérimental split split plot (Figure 3). Le dispositif est composé de 120 pots. Il est subdivisé en quatre blocs qui comportent chacun 30 traitements correspondants aux différentes combinaisons : Niveau hydrique, population du niébé et souche de rhizobia.

En plus du facteur contrôlé (bloc), les facteurs étudiés sont :

- **Facteur principal** : Régime hydrique avec 3 niveaux (RH0, RH1 et RH2).
- **Facteur secondaire** : Population de niébé avec 2 qualités (P1 et P2).
- **Facteur tertiaire** : Souches bactériennes avec 5 qualités (S0, S1, S2, S3et S4).

II.5. Régimes hydriques appliqués

L'irrigation a été effectuée manuellement. L'eau est mesurée à l'aide d'une éprouvette. Les pots ont été arrosés à la capacité au champ quotidiennement dans un premier temps, puis trois régimes hydriques ont été choisis et appliqués à partir de la troisième semaine après le semis.

1. Plantes témoins non stressées menées en ETM
2. Plantes moyennement stressées

Le stress est provoqué par l'arrêt répétitif de l'irrigation jusqu'à 50% de réserve utile. Le substrat utilisé retient 27,8% de son poids à la capacité de rétention, soit une réserve utile de 12,5%. Le contrôle du dessèchement du sol se fait par pesée quotidienne des pots en phase de stress jusqu'à l'obtention du poids final (Mouhouche, 2004). Dans notre cas, le dessèchement du sol doit correspondre au taux de 50% de la réserve utile (RU). La variation de stock d'eau du sol est déterminée à chaque pesée par rapport au poids initial (P_i) du conteneur à la capacité de rétention (C_r) (Ounane, 1998 ; Mouhouche, 2004). Le stress est arrêté lorsque le poids du conteneur atteint la valeur de poids final (P_f) selon l'équation suivante :

$$P_f = P_i - 0,5 RU$$

P_f : poids final du conteneur à la fin du stress (g).

P_i : poids initial du conteneur à la capacité de rétention au début de stress.

RU : réserve utile du sol (g/ g de sol sec).

Sachant que

$$P_i = P_s + C_r$$

P_s : poids du sol sec du conteneur (g)

C_r : poids de l'eau du conteneur à la capacité de rétention (g)

$$P_i = P_s + 0,278 P_s = 1,278 P_s \Rightarrow P_s = P_i / 1,278$$

Selon la texture de notre sol, la réserve utile représente 45% de l'eau totale retenue à la capacité de rétention (Mouhouche, 2004).

$$R_u = 0,45 \times 0,278 P_s = 0,125 P_s$$

$$R_u = 0,45 \times 0,278 \times P_i / 1,278 = 0,10 P_i$$

$$P_f = P_i - [0,5 \times (0,45 \times 0,278 \times P_i / 1,278)]$$

$$P_f = P_i - 0,0489 P_i = 0,95 P_i$$

Le stress est arrêté lorsque chaque conteneur a perdu 5% de son poids initial à la capacité de rétention. A la fin du stress, le sol des conteneurs est alors remis à la capacité de rétention. Ces opérations sont répétées jusqu'à la fin du cycle de la culture.

1. Plantes sévèrement stressées

Le déclenchement et la reprise de l'irrigation sont conditionnés par l'apparition des symptômes du stress correspondants au retournement des folioles de la base de la plante du niébé. Ce stress simule le stress subi dans les conditions des zones semi-arides (Ogbonnaya *et al.*, 2003). Comme le précédent, le stress est répété jusqu'à la fin de cycle de la culture.

L'irrigation est arrêtée 20 jours avant la récolte pour tous les traitements afin d'accélérer la maturation des graines surtout pour la population de Djanet (P2) à croissance indéterminée.

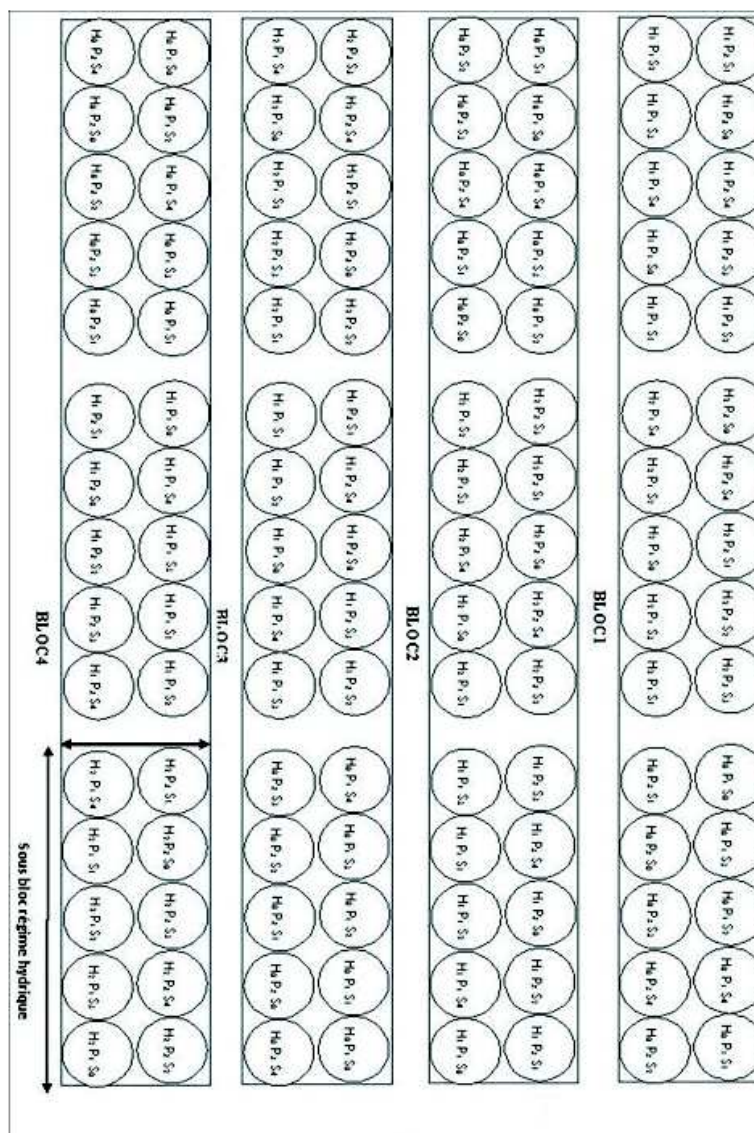


Figure 3. Dispositif expérimental

II.6. Conduite de la culture

Pré-irrigation des pots : Une pré-irrigation a été faite un jour avant le semis afin d'éviter le déplacement des graines lors du semis.

Semis : le semis a été réalisé, le 17 juin 2009, manuellement à une profondeur de 3 à 4 cm à raison de 6 graines par pot.

Démariage : Cette opération a été effectuée 2 semaines après le semis. Elle consiste à éliminer les plants chétifs et à ne laisser que 3 plants du niébé sains vigoureux par pot.

II.7 Caractères étudiés

II.7.1 Caractères végétatifs

Nous avons prélevé un plant par pot à 55 jours après le semis pour mesurer les caractères suivants

- Nombre de nodules par plants.
- Nombre de feuilles par plant
- Hauteur des plants
- Diamètre du collet
- Poids frais et sec de la partie aérienne
- Poids frais et sec de la racine.
- Le rapport poids sec de la racine sur la partie aérienne

II.7.2 Caractères physiologiques et teneur relative en eau

II.7.2.1 Dosages des pigments foliaires

L'échantillonnage s'est effectué sur la foliole médiane de la feuille complètement développée à partir de l'apex de la tige pour tous les paramètres physiologiques

Les chlorophylles et les caroténoïdes ont été dosés selon la méthode de Lichtenthaler (1987). Elle consiste à broyer 0,1 g de matière vivante fraîche (MVF) dans 10 ml d'acétone à 80%. Le broyat est centrifugé à 3000 tours /min pendant 10 minutes. Le surnageant est récupéré puis lu aux longueurs d'ondes suivantes :

- $\lambda_a = 645$ nm, pour la détermination de la chlorophylle a.
- $\lambda_b = 663$ nm, pour la détermination de la chlorophylle b.
- $\lambda_c = 470$ nm, pour la détermination du caroténoïde.

Les teneurs en chlorophylles et en caroténoïdes sont déterminées par les équations suivantes de Lichtenthaler (1987).

$$\text{Cha} = 12,25 (\text{DO}_{\lambda_b}) - 2,79 (\text{DO}_{\lambda_a}) \quad (\mu\text{g/ml})$$

$$\text{Chb} = 21,5 (\text{DO}_{\lambda_a}) - 5,1 (\text{DO}_{\lambda_b}) \quad (\mu\text{g/ml})$$

$$\text{Caroténoïde} = \frac{\{(1000 \times \text{DO}_{\lambda_c}) - [(1,82 \times \text{Cha}) + (85,02 \times \text{Chb})]\}}{\quad} \quad (\mu\text{g/ml})$$

198

II.7.2.2 Dosage de la proline

Le protocole de dosage appliqué est celui de Troll et Lindsley (1955) amélioré par Magné et Larher (1992).

Principe

Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones

La proline réagit en milieu acide et chaud avec la ninhydrine (réactif) pour donner un composé de couleur rose dont l'intensité est fonction de la concentration de la proline.

Dosage

Une quantité de 0,05 g de matière végétale séchée est broyée avec 5 ml de méthanol (40%). Le broyat obtenu est mis à chauffer au bain marié à 85°C pendant une heure. Après refroidissement et sédimentation des débits, 1 ml du réactif ninhydrine est additionné à 0,5 ml de l'extrait végétal puis agité au vortex. Le mélange est porté au bain marie à 90°C durant 30 minutes. Une coloration rose apparaît. Après refroidissement, un volume de 3 ml de toluène est ajouté à la solution. Après agitation au vortex, deux phases sont obtenues. Une phase inférieure aqueuse et une phase toluénique supérieure. Cette dernière est récupérée à l'aide d'une pipette et la densité optique est lue à 520 nm au spectrophotomètre.

La gamme étalon est préparée en utilisant une solution mère de proline de 10 mg/100ml d'eau distillée. Les quantités de proline sont exprimées en mg/g MVS.

Réactif de ninhydrine

(1,25g de ninhydrine dissous dans 30 ml d'acide acétique glacial+ 7,5 ml d'acide orthophosphorique à 85% et 12,5 ml d'eau distillée).



Figure 4. Dispositif expérimental



Figure 5. Plantes de niébé en croissance



Figure 6. Dosage de la proline

II.7.2.3. Dosage des sucres solubles

La méthode utilisée pour le dosage des sucres solubles est celle de Mc Cready (1950)

Principe

En milieu chaud et en présence de l'acide sulfurique (91%), les glucides se transforment en furfural et dérivés furfuriques. L'anthrone en milieu acidifié par l'acide sulfurique et à chaud se condense avec le furfurol et ses dérivés pour donner des complexes colorés en vert-bleu.

Préparation de l'extrait végétal

Une quantité de 0,5 g de matière végétale fraîche est broyée à sec puis dans 10 ml d'éthanol (80%) bouillant. Après agitation au vortex, le broyat est centrifugé à 5000 tours par minute pendant 20 minutes. Le surnageant (extrait) est récupéré. La centrifugation est répétée 3 fois en récupérant le surnageant et en ajoutant 5 ml d'éthanol (80%) bouillant. Les trois surnageants sont additionnés et le volume est ajusté à 20 ml avec de l'eau distillée.

Dosage

Un volume de 0,5 ml de l'extrait végétal est mis dans un tube à essai auquel est ajouté 0,5 ml d'eau distillée et 2 ml de réactif d'anthrone (0,2 g d'anthrone dissous dans 100ml d'acide sulfurique (91%) préparé dans de la glace). Après agitation au vortex, les échantillons sont mis au bain marie à 100°C pendant 7 minutes. Après refroidissement, les densités optiques de chaque échantillon sont lues en spectrophotomètre à la longueur d'onde $\lambda = 630$ nm. Le spectrophotomètre est étalonné avec un blanc préparé à partir mélange de 0,5 ml d'éthanol, 0,5 ml d'eau distillé et 2 ml de réactif à l'anthrone.

Le courbe étalon est réalisé à l'aide de solution mère de glucose (10 mg/ 100 ml). Les résultats sont exprimés en mg/g MVF.

II.7.2.4 La teneur relative en eau foliaire (TREF)

La teneur relative en eau est un indicateur de l'état hydrique d'une plante. Elle est calculée selon la formule suivante :

$$\text{TRE} = (\text{PF-PS}) / (\text{PT-PS}) \times 100$$

PF : poids frais de foliole

PT : poids de foliole à l'état de turgescence

PS : poids sec

Le poids frais est déterminé par pesée de la foliole médiane, d'une feuille complètement développée à partir de l'apex, immédiatement après le prélèvement. Le poids de la turgescence est obtenu en plaçant la foliole dans l'eau distillée pendant 24 heures à 4°C à l'obscurité. Le poids sec est obtenu en plaçant les folioles à l'étuve à 105°C pendant 24 heures.

II.7.3. Caractères agronomiques

A la fin du cycle de culture (137 JAS), deux plantes sont prélevées pour mesurer les caractères suivants :

- Hauteur finale de la plante
- Nombre de nodules à la fin de cycle.
- Nombre de gousses
- Nombre de graines
- Poids de gousses
- Poids de graines

II.8. Analyses statistiques

Les données des mesures recueillies ont été traitées en utilisant le logiciel Stat-ITCF pour l'analyse de la variance à 4 critères de classification avec 3 facteurs étudiés et un facteur contrôlé (bloc). Si l'hypothèse d'homogénéité est rejetée, une comparaison multiple des moyennes à l'aide du test Newman et Keuls au seuil de 5 % est réalisée. La signification des différences est exprimée en fonction de la probabilité

- $P < 0,05$ les traitements sont significativement différents (S)
- $P < 0,01$ les différences entre les traitements sont hautement significatives (HS)
- $P < 0,001$ les différences entre les traitements sont très hautement significatives (THS)

La matrice des corrélations a été établie pour mettre en évidence l'existence de corrélation entre les différents paramètres étudiés.

Résultats et discussion

III.1. Caractères végétatifs

III.1. 1. Effets des traitements sur le nombre de nodules au stade végétatif

Le nombre de nodules diminue d'une façon importante sous stress. On enregistre une diminution de 55,03 % sous stress moyen et 68,20% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir deux groupes. Le groupe A représenté par les plants non stressés avec une valeur de 45,92 nodules par plant. Le groupe B représenté par les plants sous stress moyen avec une valeur de 20,65 nodules par plant et sous stress sévère avec une valeur de 14,60 nodules par plant. On remarque que la diminution du nombre de nodules augmente avec l'intensité du stress (Figure 7).

La Figure 8 montre que la population P2 qui représente le groupe A selon le test Newman et Keuls donne une valeur moyenne de 40,97 nodules par plant. Elle est supérieure à celle de la population P1 avec 13,15 nodules/plant.

En comparant le nombre moyen de nodules par souche, on remarque que la souche S1 présente la valeur la plus élevée avec 32,88 nodules par plant alors que la souche S4 présente la plus faible valeur soit 26,50 nodules par plant (Annexe tableau 2).

L'analyse statistique montre un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 1).

III.1. 2. Effets des traitements sur le nombre de nodules en fin du cycle

L'analyse statistique montre un effet très hautement significatif pour la population et non significatif pour les autres facteurs. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 3).

Le nombre de nodules reste supérieur en régime hydrique sans restriction soit 42.55 nodules/plante par rapport au stress moyen et sévère soit 36.38 et 31.40 nodules/plant respectivement. Cette différence n'est pas significative (Annexe tableau 4).

Il existe une différence significative entre les deux populations pour ce caractère. La population P2 présente encore le nombre le plus élevé de nodules par plant soit 61.20 nodules presque 5 fois supérieur que celui de la population P1 qui est de 12.35 (Figure 8).

Discussion

Dans notre cas, la population de Djanet présente le nombre de nodules le plus élevé par rapport à la population de Tizi Ouzou P1 sous les deux régimes hydriques.

Notre résultat est en accord avec les travaux de Herridg et Pate (1977) et Lahbib *et al.* (1981) qui montrent une diminution du nombre des nodules chez *Vigna unguiculata* en fin de cycle.

Nos résultats sont analogues à ceux obtenus pour la même espèce ou des espèces proches par d'autres auteurs. Ainsi, Figueiredo *et al.* (1999) ont étudié les réponses des plantes de niébé inoculées par deux souches de Bradyrhizobium (BR-2001 ; EL6) sous différents degrés du stress. Ils ont indiqué que le déficit hydrique induit une réduction de la masse nodulaire.

Lobato *et al.* (2009) ont constaté une diminution significative supérieure à 31% du nombre de nodules chez deux variétés de niébé sous stress hydrique (5 jours d'arrêt d'irrigation).

Chopra *et al.* (1984), en étudiant l'effet du dessèchement du sol sur une culture de niébé en pot, ont remarqué une diminution du nombre et de la masse de nodules. Cette diminution coïncide avec une baisse de l'activité nitrogénase et de la teneur en leghémoglobine de 96% et 40% respectivement. En plus, Zablutowicz et Focht (1981), en étudiant l'effet du stress hydrique sur une culture du niébé inoculé avec quatre souches de rhizobiums, ont constaté que la masse des nodules a diminué de 53,31%.

Verdoy *et al.* (2004) ont étudié l'effet de stress hydrique appliqué 21 jours après le semis par arrêt d'irrigation sur une culture de haricot (*Phaseolus Vulgaris*). Ils ont observé que le nombre et le poids frais des nodules de haricot ont baissé de 30% sous stress par rapport au témoin.

Ounane (2004) a constaté que l'effet de stress hydrique diminue systématiquement le nombre et le poids sec des nodules. Cette diminution est variable suivant les cultivars de pois chiche.

Suzuki *et al.* (2004) ont rapporté que sous stress hydrique, l'acide abscissique contrôle le nombre de nodules chez les légumineuses ayant le mécanisme de l'infection symbiotique à travers les poils absorbant telle que le niébé.

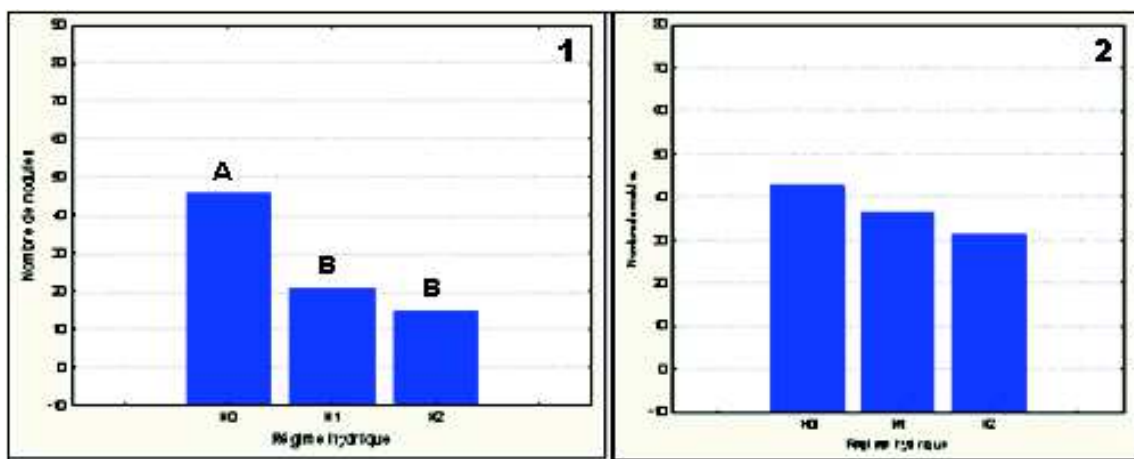


Figure 7. Effet de stress hydrique sur le nombre nodules (1) stade végétatif (2) fin de cycle

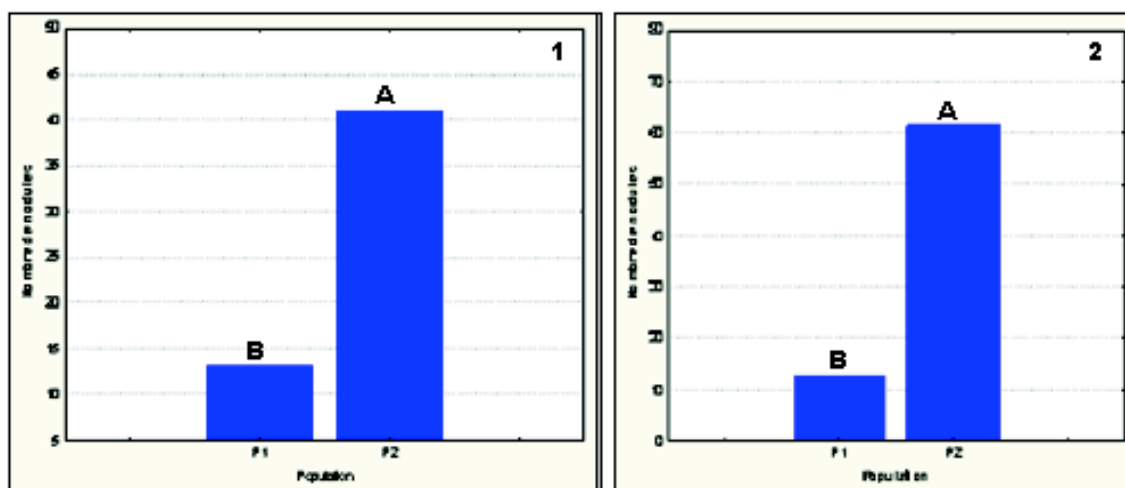


Figure 8. Effet des populations sur le nombre de nodules (1) stade végétatif (2) fin de cycle

Daugaria *et al.* (1994) cité par Rengel (2002) ont indiqué que le nombre et le poids des nodules varient en fonction des génotypes de pois chiche. Plusieurs auteurs attribuent cette différence à la production de flavonoïdes spécifiques de la plante hôte déterminant ainsi son niveau d'infection (Rengel, 2002). Il est à noter que le nombre et la taille des nodules sont contrôlés par les génotypes des deux partenaires ; par l'efficacité de l'interaction symbiotique ; par la présence initiale des nodules et par les facteurs environnementaux tels que le niveau de nitrate et l'humidité du sol (Sadowsky, 2005). Les rhizobiums diffèrent dans leur sensibilité aux effets néfastes de la dessiccation du sol. Les rhizobia à croissance lente sont généralement considérés plus tolérants à la dessiccation dans les sols sableux que les rhizobia à croissance rapide (Sadowsky, 2005).

III.1. 3. Effets des traitements sur le nombre de feuilles

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs étudiés et les interactions (Annexe tableau 5).

Le stress hydrique affecte le nombre de feuilles de la plante. La réduction est de 22,63% sous stress moyen et de 41,43% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls subdivise les valeurs moyennes en trois groupes homogènes qui sont le groupe A pour le régime hydrique sans restriction (RH0) avec une valeur moyenne de 21,65 feuilles par plante. Le groupe B représente le stress moyen avec une valeur de 16,75 feuilles par plante et enfin le groupe C le stress sévère avec une valeur de 12,68 feuilles par plante (Figure 9).

L'inoculation par des souches exogènes tend à améliorer légèrement le nombre de feuilles par plante par rapport aux témoins (Annexe tableau 6). Mais cette différence n'est pas significative.

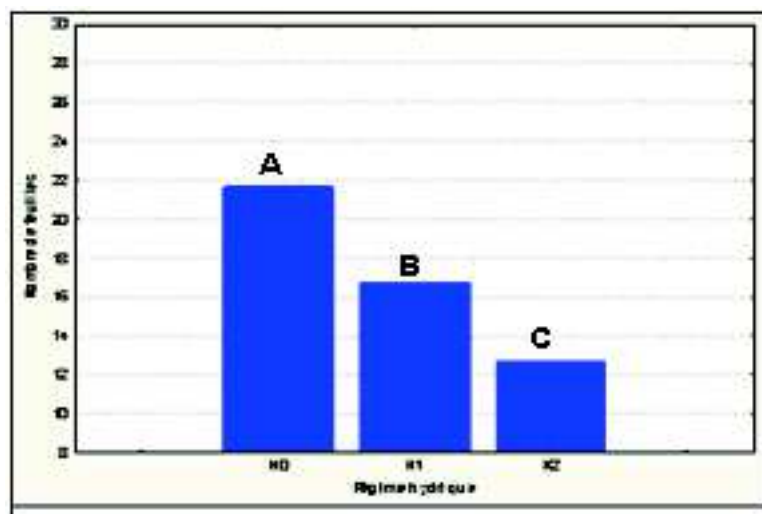


Figure 9. Effet de stress hydrique sur le nombre de feuilles au stade végétatif



Figure 10. Nodules sur la racine d'une plante de niébé



Figure 11. Plante stressé (A) et Plante Figure non stressée (B) de niébé au stade végétatif

Discussion

Ce résultat est similaire à ceux obtenus par d'autres chercheurs qui montrent l'effet du stress hydrique sur le nombre et la surface des feuilles chez différentes espèces. On peut citer les travaux sur le soja (Atti, 2002), sur *Phragmites australis* (Pagter *et al.*, 2005), sur *Sesuvium portulacastrum* (Slama *et al.*, 2006 ; Slama *et al.*, 2008), sur le haricot commun (Singer *et al.*, 1996), sur l'arachide (*Arachis hypogaea*) (Ferreira *et al.*, 1992), sur *Medicago sativa* (Gorai *et al.*, 2010), sur le pois chiche (Labidi *et al.*, 2009) et sur le niébé *Vigna unguiculata* (Anyia *et Herzog*, 2004).

Gorai *et al.* (2010) ont constaté une diminution significative du nombre de feuilles (43,61%) chez une culture de *Medicago sativa* irriguée à 40% de capacité au champ par rapport au témoin.

Anyia et Herzof (2004) ont testé l'effet de stress sur 10 génotypes de niébé. Ils ont montré que le nombre de feuilles diminue fortement (40%) par rapport au témoin mené en ETM.

L'inoculation améliore légèrement le nombre de feuilles par plante par rapport au témoin mais d'une façon non significative. L'inoculation de l'arachide avec une souche à croissance lente a provoqué une augmentation significative du nombre de feuilles (16,27%) (Meftah, 2006).

III.1. 4. Effets des traitements sur la hauteur de la tige au stade végétatif

L'analyse statistique a révélé un effet significatif pour les facteurs régime hydrique et population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions régime hydrique*population et régime hydrique*population*inoculation sont significatives (Annexe tableau 7).

Le stress hydrique provoque une diminution de la hauteur de la plante de 38,12% sous stress moyen et de 76,25% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes homogènes. Le groupe A correspondant aux plants non stressés avec une valeur de 1,39 m, le groupe B correspondant aux plants sous stress moyen avec une valeur moyenne de 0,86 m et enfin le groupe C représenté par les plants sous stress sévère avec une valeur de 0,33 m (Figure 12).

Il est à noter une différence entre les deux populations à ce stade où la population P1 présente la valeur moyenne la plus élevée avec 0,94 m. Elle est 15,95% supérieure à la population de Djanet P2 qui est de 0,79 m. De ce fait, le test Newman et Keuls révèle deux groupes homogène : le groupe A représenté par la population P1 et le groupe B par la population P2 (Figure 13).

L'inoculation améliore légèrement la hauteur de la plante par rapport au témoin sauf pour les plantes inoculées avec la souche S2 (Annexe tableau 8). Cette amélioration n'est pas significative.

L'interaction régime hydrique *population est significative. Ceci signifie que les deux populations répondent différemment au régime hydrique. Le test Newman et Keuls fait ressortir 5 groupes. Le traitement RH0-P1 représente le groupe A avec la valeur la plus élevée soit 1,55 m et la valeur la plus faible correspond à la combinaison RH2-P1 soit 0,33 m (Figure 14).

III.1. 5. Effets des traitements sur la hauteur de la tige en fin du cycle

L'analyse statistique montre un effet significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 9).

Le stress hydrique diminue la hauteur des plantes de niébé. La réduction n'est significative que sous stress sévère. Elle est de 17,14% sous stress moyen et de 44,28% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir deux groupes homogènes. Le groupe A qui regroupe les deux régimes hydrique : sans restriction hydrique et stress moyen avec des valeurs moyennes de 2,10 m et 1,74 m respectivement. Le stress sévère se trouve dans le groupe B avec une valeur moyenne de 1,17m (Figure 12).

La population de Djanet P2 présente une hauteur la plus élevée avec une augmentation de 33,83% (2,01 m) par rapport à la population de Tizi Ouzou P1 qui est de 1,33 m (Figure13).

Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones

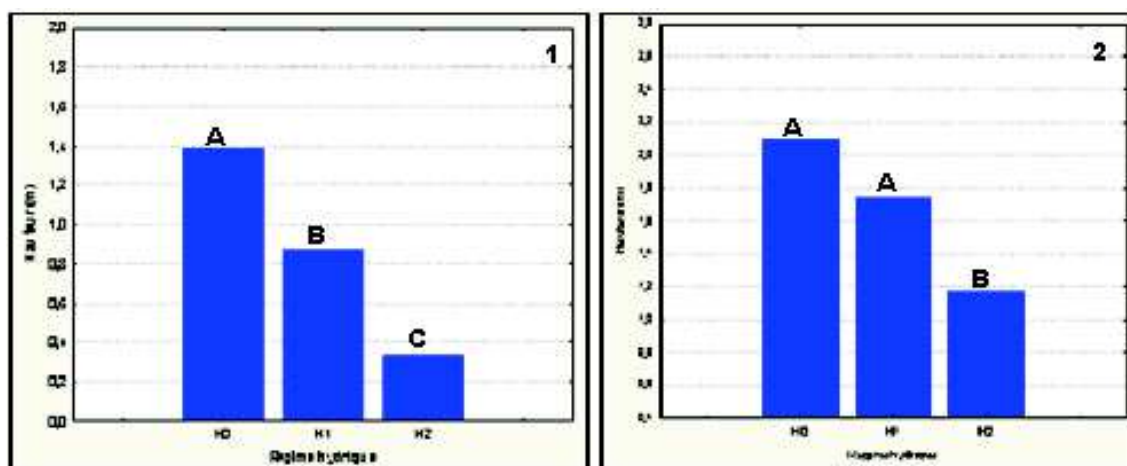


Figure 12. Effet de stress hydrique sur la hauteur de la tige (1) stade végétatif (2) fin du cycle

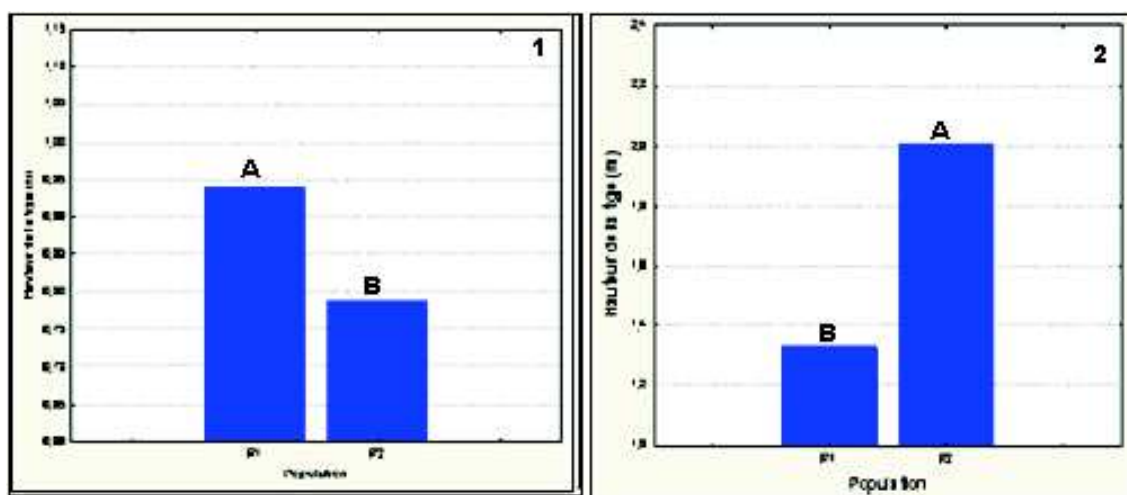


Figure 13. Effet des populations sur hauteur de la tige (1) phase végétative (2) fin du cycle

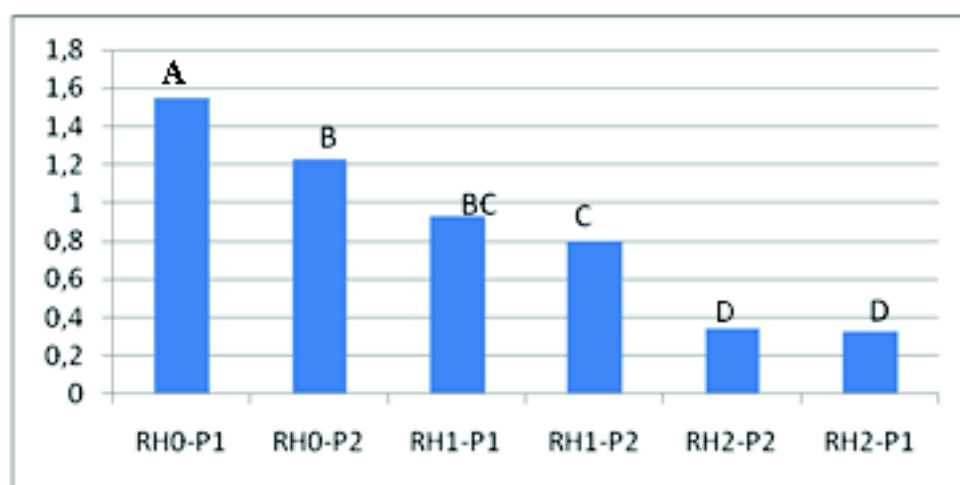


Figure 14. Effet de l'interaction RH*Pop sur la hauteur de la tige au stade végétatif

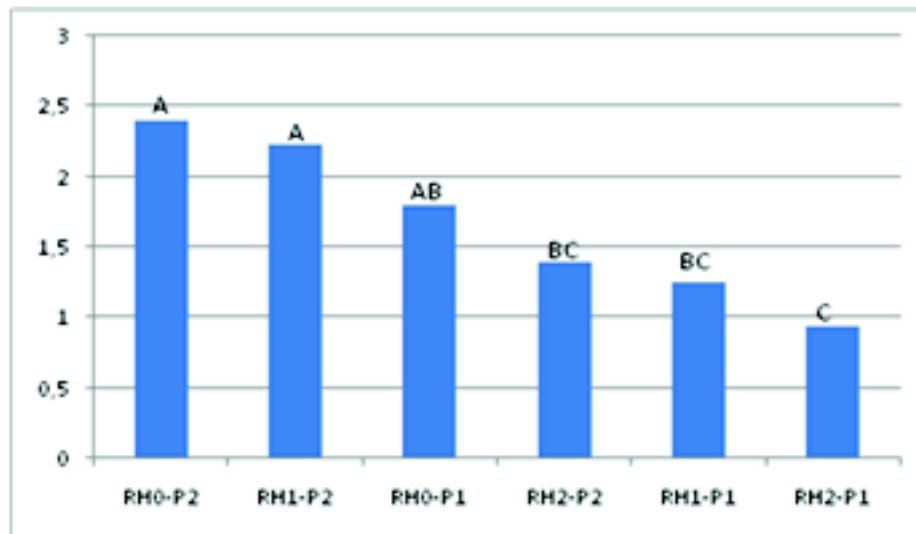


Figure 15. Effet de l'interaction RH*Pop sur la hauteur de la tige au stade fin du cycle

L'interaction régime hydrique*population est significative. Cela signifie que les deux populations testées réagissent différemment selon le régime hydrique appliqué pour ce caractère. Le test de Newman et Keuls fait ressortir 4 classes. La classe A contient les combinaisons RH0-P2 et RH1-P2 avec des valeurs moyennes de 2,40 m et 2,33 m respectivement. Alors que la valeur la plus faible est enregistrée chez la combinaison RH2-P1 avec une valeur de 0,94 m (classe C) (Figure 15).

On remarque en fin du cycle que c'est la population de Djanet P2 qui présente la hauteur la plus élevée par rapport à la population de Tizi Ouzou P1. Cela est dû au fait que la population P1, étant à croissance déterminée et cycle court, a anticipé la croissance et la vigueur en premier. Alors que, la population P2 à croissance indéterminée et cycle long, n'a pas encore entamé sa croissance vigoureuse, cette dernière ne s'est exprimée qu'après 65 JAS.

Discussion

L'effet dépressif du stress hydrique sur la croissance des plantes est la première fonction observée chez plusieurs espèces (Figure 11). Suite à la diminution de la turgescence des cellules de la plante, la diminution de la hauteur est l'observation la plus fréquente provoquée par un stress hydrique. Ce dernier cause la réduction de la hauteur et du nombre de feuilles des plantes de deux populations.

Atti (2002) a étudié l'effet du déficit hydrique chronique sur une culture de soja et elle a évalué l'effet de la pulvérisation du LCO facteur Nod sur les plants comme une nouvelle technique de gestion d'eau. Elle a rapporté que la hauteur des plantes de soja soumis au déficit hydrique, a fortement diminué de façon très hautement significative.

Pigeaire *et al.* (1988), en appliquant quatre régimes hydriques sur deux variétés de soja (Hodgson et Kingsoy) cultivées en pots, ont montré que le stress affecte la croissance de la tige principale et des branches avec la même intensité. Cependant, Wade *et al.* (2006) qui ont étudié l'effet de l'inoculation sur une culture de niébé sous restriction hydrique, ont constaté qu'il n'y a pas un effet significatif sur la hauteur des plantes en ce qui concerne le facteur régime hydrique. Mais par contre, il y a un effet significatif pour le facteur d'inoculation souches.

Notre résultat est en accord avec le travail de Boubkeur (2007) concernant la caractérisation morphologique des populations locales du niébé. Elle a trouvé que la population de Djanet P2 présente la plus grande hauteur (48.53 cm) par rapport aux autres populations et parmi lesquelles la population Tizi Ouzou P1 (35 cm) où la différence est significative.

III.1. 6. Effets des traitements sur le diamètre du collet

L'analyse statistique ANOVA montre un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et un effet significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 11).

Le stress hydrique réduit le diamètre du collet des plantes de niébé. Cette diminution est de 12,08 % sous stress moyen et de 24,86% sous stress sévère par rapport au témoin. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A correspond aux plantes non stressées avec une valeur moyenne de 7,28 mm. Le groupe B correspond aux plants sous stress moyen avec une valeur de 6,40 mm et enfin le groupe C représente les plants sous stress sévère avec la plus faible valeur soit 5,47 mm (Figure 16).

La population P2 présente la valeur moyenne la plus élevée de 6,63 mm (groupe A). Elle est 7.54 % supérieure à la population de Tizi Ouzou P1 (6.13 mm) (Figure 17).

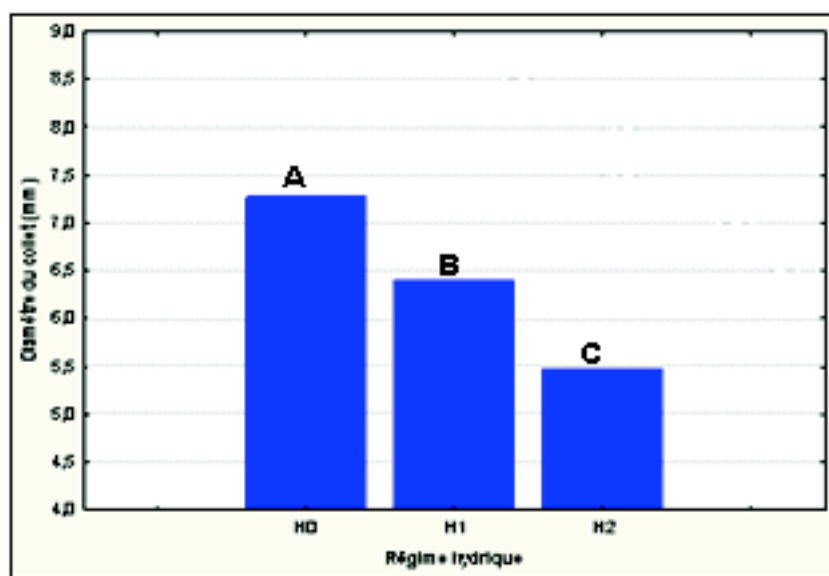


Figure 16. Effet du stress hydrique sur le diamètre du collet

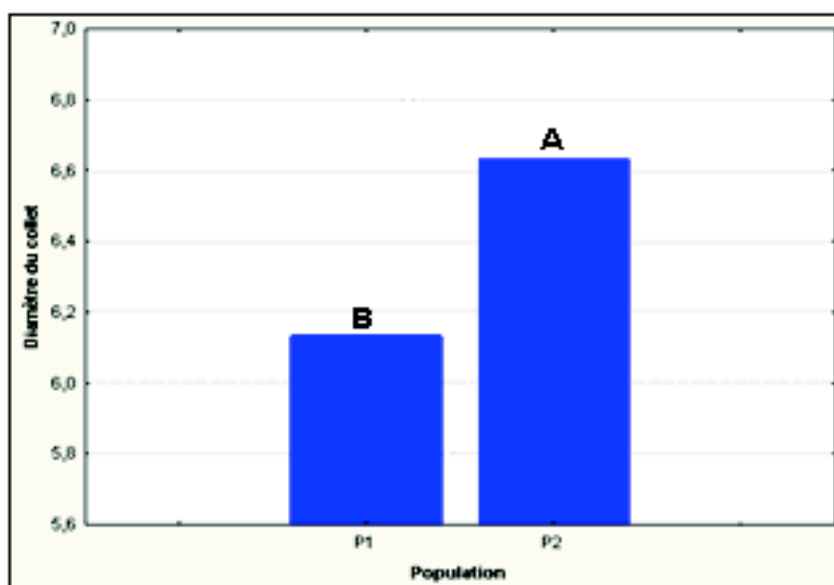


Figure 17. Effet des populations sur le diamètre du collet

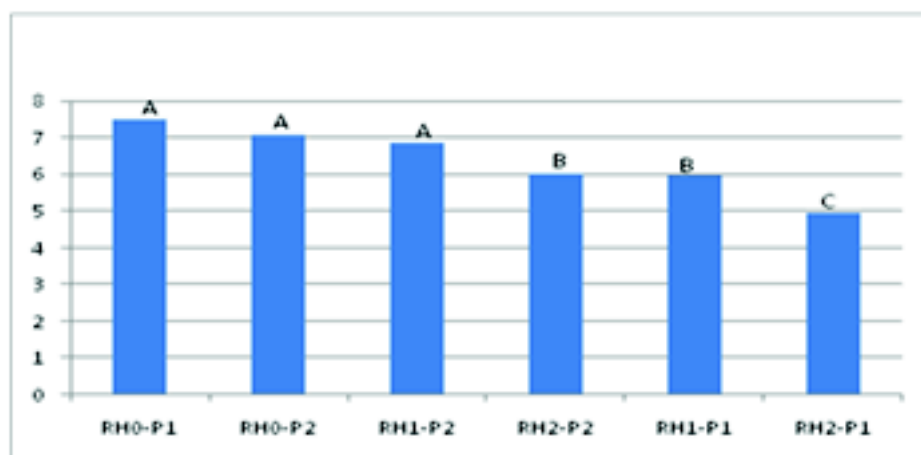


Figure 18. Effet de l'interaction RH*Pop sur le diamètre de collet au stade végétatif

L'inoculation rhizobienne tend à améliorer légèrement le diamètre du collet par rapport au témoin (Annexe tableau 12). Mais cette différence n'est pas significative.

L'interaction régime hydrique*population est significative. Cela signifie que les populations répondent différemment en fonction des conditions hydriques appliquées pour ce caractère. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes. La combinaison RH0-P1 présente la valeur la plus élevée soit 7,5 mm. La combinaison RH2-P1 représente la dernière classe C avec une valeur moyenne de 4,95 mm (Figure 18).

Discussion

Ce résultat vient appuyer celui d'Ogbonnaya *et al.* (2003) qui ont étudié et évalué les différentes réponses de croissance de quatre génotypes de *Vigna Unguiculata* cultivés en pots et en plein champ. Ils ont noté un effet significatif du stress hydrique sur le diamètre du collet. En plus, l'interaction régime hydrique*génotype est significative. Ils ont indiqué que le stress hydrique est le responsable des variations observées sur le diamètre du collet, la biomasse de la partie aérienne et le rapport racine/partie aérienne.

Selon le travail de Boubkeur (2007), la population de Djanet P2 présente la valeur la plus élevée du diamètre du collet (0,49 cm) par rapport à d'autres populations caractérisées parmi lesquelles la population de Tizi ousou P1 (0,27 cm).

III.1. 7. Effets des traitements sur le poids frais de la partie aérienne (PFA)

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs. Les interactions régime hydrique *population et régime hydrique*souches sont significatives (Annexe tableau 13).

Le stress hydrique diminue significativement le poids frais de la partie aérienne soit 31,22% sous stress moyen et 64,95% sous stress sévère. De ce fait, le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes homogènes. Le groupe A correspondant aux plantes non stressées (RH0) avec la valeur la plus élevée soit 120,53 g. Le groupe B représenté par les plantes sous stress moyen avec une valeur moyenne de 82,89g et enfin le stress sévère avec une valeur de 42,24g (Figure 19).

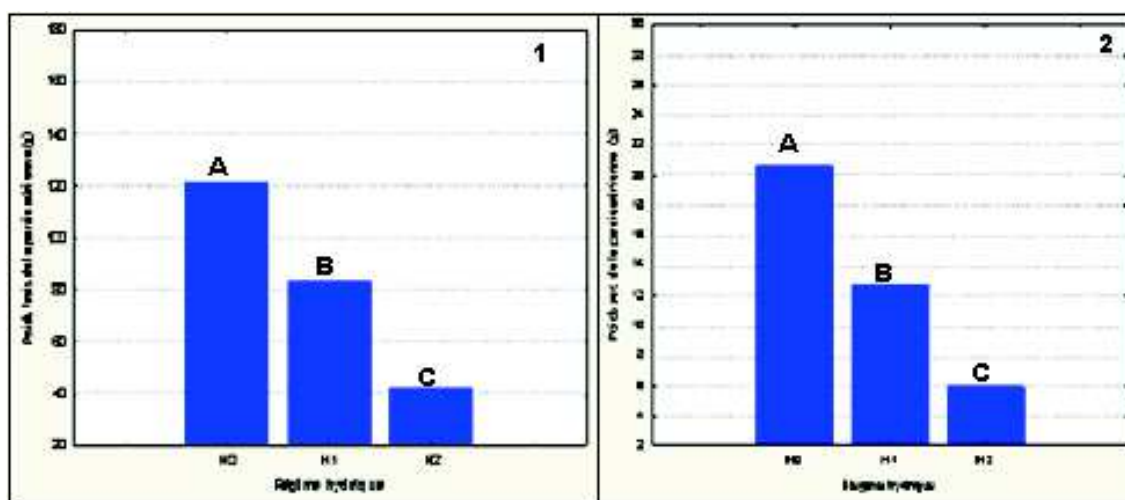


Figure 19. Effet du stress hydrique sur le poids frais (1) et sec (2) de la partie aérienne

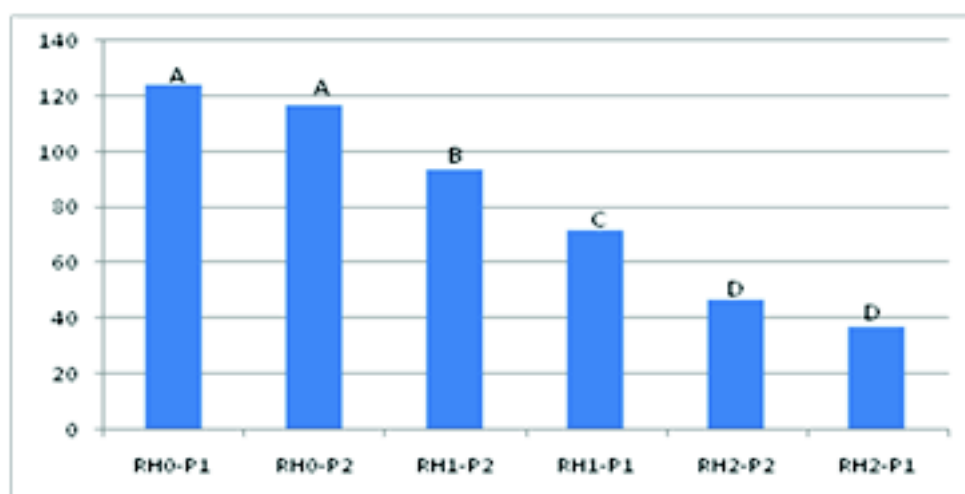


Figure 20. Effet de l'interaction RH*Pop sur le poids frais de la partie aérienne au stade végétatif

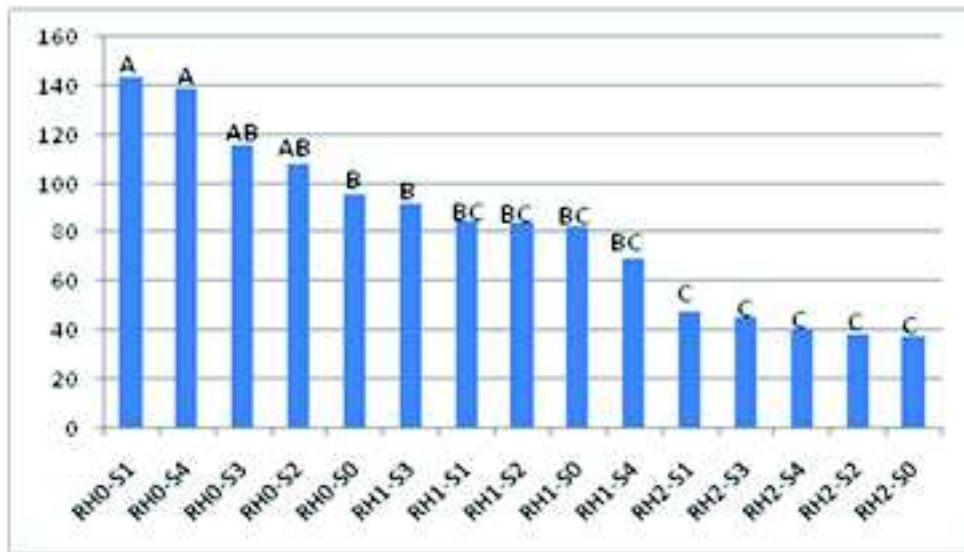


Figure 21. Effet de l'interaction RH*souches sur le poids frais de la partie aérienne au stade végétatif

L'interaction régime hydrique*population est significative ; Cela montre que les populations testées répondent différemment selon le régime hydrique. Le test Newman et Keuls fait ressortir 4 groupes homogènes. Le groupe A contient les deux combinaisons RH0-P1 et RH0-P2 avec des valeurs moyennes de 124,45 g et 116,62 g respectivement. Les valeurs les plus basses sont enregistrées dans le groupe D qui contient les deux combinaisons, RH2-P2 et RH2-P1, avec des valeurs moyennes de 47,17 g et 37,31 g respectivement. Ce résultat montre que le poids frais de la partie aérienne diminue avec l'augmentation de la sévérité du stress hydrique (Figure 20).

L'interaction Régime hydrique*souches est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 5 classes. Le groupe A contient les combinaisons RH0-S1 avec une valeur de 143,59 et RH0-S4 avec une valeur de 139,49 g. La valeur la plus faible est enregistrée chez la combinaison RH2-S0 avec une valeur de 38,20 g (Figure 21).

III.1. 8. Effets des traitements sur le poids sec de la partie aérienne (PSA)

L'analyse statistique a révélé un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs étudiés. Les interactions RH*Pop et RH*Pop*souches sont significatives (Annexe Tableau 15).

L'effet du stress sur le poids sec de la partie aérienne a suivi la même tendance que celle du poids frais. On enregistre une diminution de 38,53 % sous stress moyen et de 71,11% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir de ce fait, 3 groupes homogènes. Le groupe A correspond aux plants non stressés avec une valeur de 20,63 g. Le groupe B correspond aux plants sous stress hydrique moyen avec une valeur de 12,68 g et enfin le groupe C correspond aux plants sous stress sévère avec la plus faible valeur soit 5,91 g (Figure 19).

Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones

L'inoculation rhizobienne tend à améliorer légèrement le poids frais et sec de la partie aérienne par rapport au témoin (Annexe tableaux 14 et 16). Mais cette amélioration n'est pas significative.

L'interaction régime hydrique*population est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 5 classes. La combinaison RH0-P1 présente la valeur la plus élevée soit 22,12 g. Par contre, la valeur la plus faible est obtenue par la combinaison RH2-P1 soit 5,43 g (groupe C) (Figure 22).

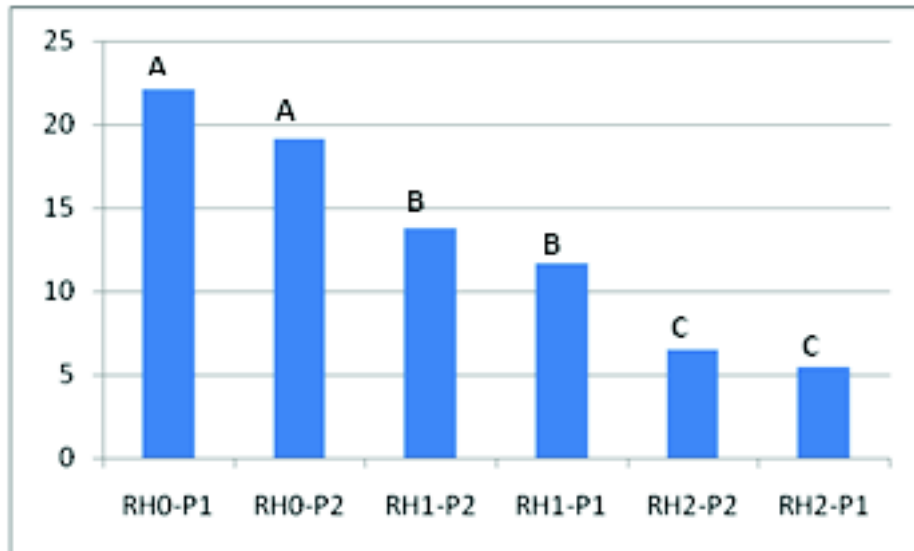


Figure 22. Effet de l'interaction RH*Pop sur le poids sec de la partie aérienne

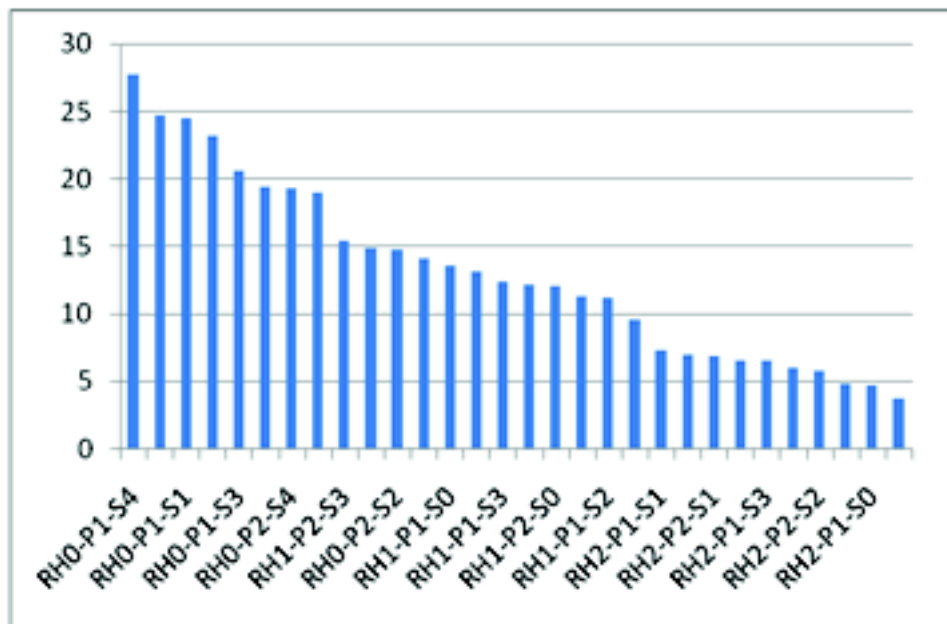


Figure 23. Effet de l'interaction RH*Pop*Souches sur le poids sec de la partie aérienne

L'interaction régime hydrique*Pop*Souches est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 11 classes. Le groupe A est représenté par la seule combinaison RH0-P1-S4 avec la valeur la plus élevée soit 27,47 g ; par contre, la valeur la plus faible est obtenue avec la combinaison RH2-P1-S4 soit 3,77 g (Figure 23).

Discussion

Le stress hydrique diminue la matière sèche accumulée. Nos résultats sont en accord avec ceux rapportés par plusieurs travaux en la matière chez plusieurs espèces telle que l'arachide (Clavel *et al.*, 2004), le trèfle blanc (Shamsun *et al.*, 1989), le petit pois (Gonzalez *et al.*, 2001), le soja (Andriani *et al.*, 1991 ; Pigeaire *et al.*, 1988), le haricot (Verdoy *et al.*, 2004), *Medicago truncatula* et *Medicago laciniata* (Yousfi *et al.*, 2010), sur *Medicago sativa* (Gorai *et al.*, 2010), sur le pois chiche (Derya *et al.*, 2010 ; Matos *et al.*, 2010) et le niébé *Vigna unguiculata* (Chopra *et al.*, 1984 ; Figueiredo *et al.*, 1999 ; Kumaga *et al.*, 2003 ; Lippi *et al.*, 1999 ; Matsui et Singh, 2003 ; Anyia et Herzog, 2004 ; Hamidou *et al.*, 2005 ; Wade *et al.*, 2006).

Hamidou *et al.* (2005) ont étudié l'effet du stress hydrique pendant la phase début de formations des gousses sur deux variétés de niébé (Gorom et KN1). Ils ont constaté une diminution significative en masse de la matière sèche par tige (16,38% pour Gorom et 18,21% pour KN1). De même, Matsui et Singh (2003) ont étudié l'effet du stress sur le système racinaire et des caractères végétatifs de deux variétés de niébé afin d'établir une méthode de sélection des génotypes de niébé en se basant sur le système racinaire. Ils ont trouvé qu'il y a un effet hautement significatif entre les 2 variétés de niébé testées et un effet très hautement significatif entre les traitements des régimes hydriques. Le stress hydrique sévère réduit la matière sèche de 44,23% par rapport au témoin non stressé.

Gorai *et al.* (2010) ont constaté une diminution significative du poids sec de la plante soit 50% chez une culture de *Medicago sativa* irriguée à 40% de capacité au champ par rapport au témoin.

Shamsun *et al.* (1989) ont étudié l'effet du stress hydrique sur quatre variétés de trèfle blancs (*Trifolium repens*). Ils ont constaté que le stress hydrique a induit une réduction variable de la matière sèche selon les cultivars. Cette diminution atteint 33% chez le cultivar Major alors que elle est plus modérée chez les autres cultivars (12 à 17%).

III.1. 9. Effets des traitements sur le poids frais de la racine

L'analyse de variance révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe Tableau 17).

Le stress hydrique réduit dramatiquement le poids frais de la racine. La diminution observée est de 45,04% sous stress moyen et de 65,16% sous stress sévère par rapport au témoin. Le test Newman et keuls fait ressortir 3 groupes homogènes. Le groupe A correspond aux plants non stressés avec une valeur de 7,78 g. Le groupe B correspond aux plants sous stress moyen avec une valeur de 4,12 g et enfin le groupe C qui contient le stress sévère avec une valeur moyenne de 2,71 g. Ce résultat montre que l'ampleur de la diminution du poids est fonction de la sévérité du stress (Figure 24).

La population de Djanet présente la valeur la plus élevée en poids frais de la racine avec une valeur moyenne de 6 g (groupe A) soit 37,83% supérieure à celle de la population de Tizi Ouzou P1 (Figure 25).

III.1. 10. Effets des traitements sur le poids sec de la racine

L'analyse a révélé un effet très hautement significatif pour les deux facteurs, régime hydrique et population, et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 19).

Le stress hydrique a un effet dépressif sur le poids sec de la racine d'autant plus grand suivant la sévérité du stress. On remarque une diminution de 44,5 % pour le stress moyen (Tarissement 50% de la capacité de rétention de l'eau) et 65,38 % pour le stress sévère par rapport au témoin mené en ETM. Le test Newman et Keuls subdivise les moyennes en trois groupes homogènes. Le groupe A contient le régime hydrique sans restriction avec une valeur moyenne de 1,82 g. Le groupe B contient le régime hydrique stress moyen avec une valeur de 1,01 g et enfin le groupe C contient le régime hydrique stress sévère avec une valeur de 0,63 g (Figure 24).

En ce qui concerne le facteur population, le poids sec racinaire le plus élevé est remarquée chez la population P2 avec une valeur moyenne de 1,41 g soit 36,17% supérieure à la P1 (0,90g) (Figure 25).

L'inoculation tend à améliorer légèrement le poids frais et sec de la racine par rapport au témoin (annexe tableaux 18 et 20). Cette amélioration n'est pas significative.

III.1. 11. Effets des traitements sur le rapport poids sec racine sur partie aérienne

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur populations et non significatif pour facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 21).

Le stress hydrique augmente significativement le rapport sous stress sévère. Sous stress moyen, on remarque une diminution de ce rapport par rapport au témoin non stressé. Cette diminution est non significative. Elle est de 14,13% par rapport au témoin. Par contre, sous stress hydrique sévère, le rapport poids sec racine sur partie aérienne connaît une augmentation significative de 15,21%. Le test Newman-Keuls révèle 2 classes qui sont la classe A qui regroupe les deux régimes hydriques (RH0 et RH1) avec des valeurs moyennes de 0.092 et 0.079 respectivement. La classe B qui contient le stress sévère avec une valeur moyenne de 0.106 (Figure 26).

La population de Djanet P2 présente la valeur la plus élevée 0.112. Elle est 53,42% supérieure à la population de Tizi Ouzou P1 (0.073) (Annexe tableau 22).

Le rapport poids sec de la racine sur partie aérienne est corrélé négativement et significativement avec les caractères suivants : hauteur des plantes phase végétative, nombre de feuilles, poids frais et sec de la partie aérienne, nombre de gousses et poids de graines. Il est corrélé positivement et significativement avec le poids frais et sec de la racine, nombre de nodules et teneur en proline (Annexe tableau 43).

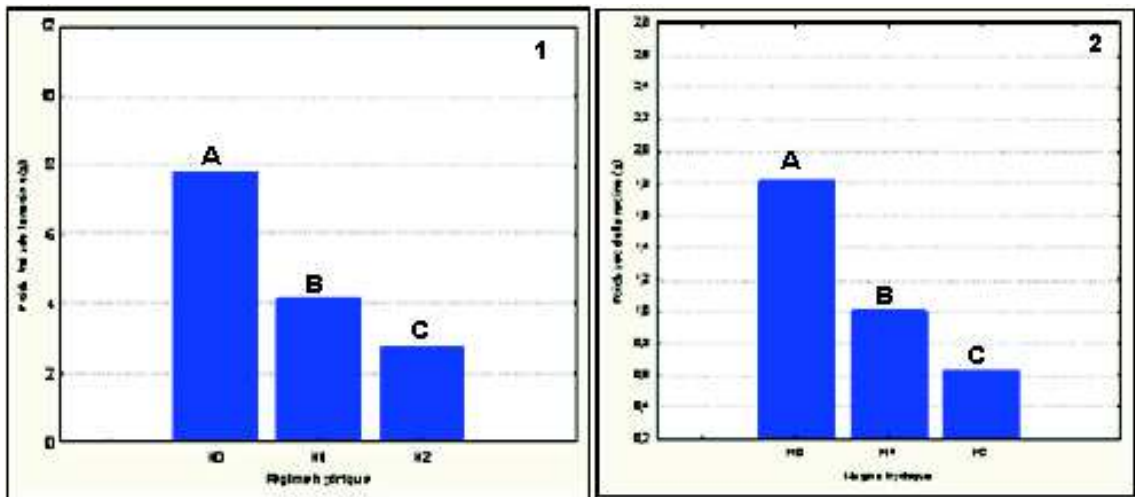


Figure 24. Effet du stress hydrique sur le poids frais (1) et sec (2) de la racine

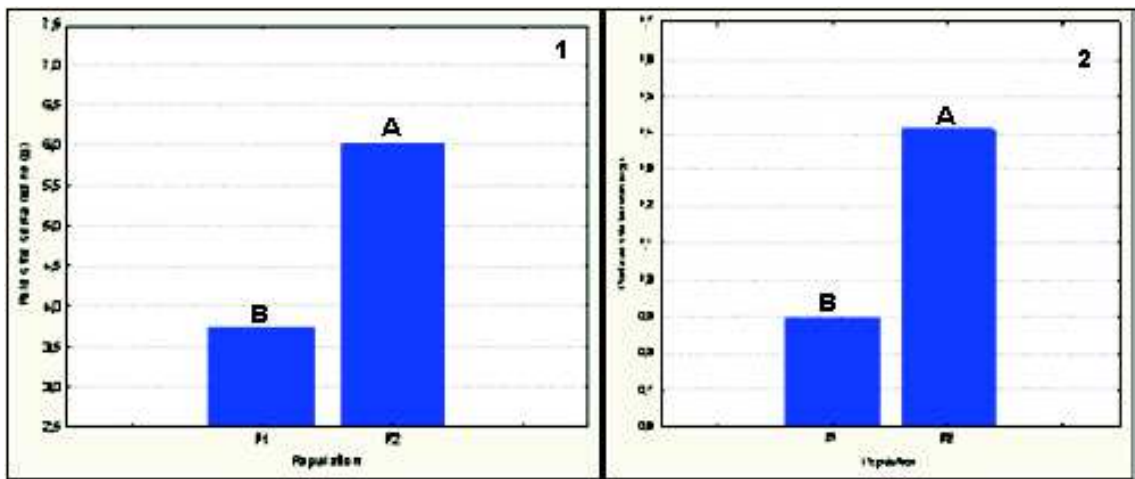


Figure 25. Effet des populations sur le poids frais (1) et sec (2) de la racine

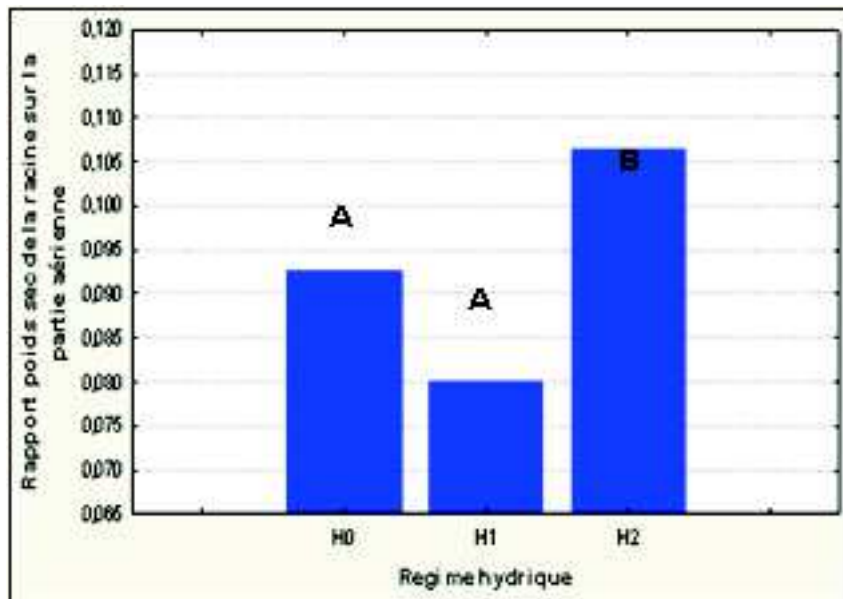


Figure 26. Effet du stress hydrique sur le rapport poids sec racine/partie aérienne

Discussion

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus pour la même espèce ou des espèces proches par d'autres chercheurs. Plusieurs travaux ont étudié l'effet du stress hydrique sur la croissance de la racine pour son rôle dans l'adaptation à la sécheresse. Le stress hydrique réduit la croissance et le poids sec de la racine chez le soja (Andriana *et al.*, 1991 ; Porcel *et al.*, 2004) ; *Sesuvium Portulacastrum* (Slama *et al.*, 2006 ; Slama *et al.*, 2008), sur le pois chiche (Derya *et al.*, 2010 ; Matos *et al.*, 2010) et le niébé *Vigna unguiculata* (Matsui et Singh, 2003 ; Hamidou *et al.*, 2005 ; Wade *et al.*, 2006). Cet effet sur la croissance de la racine est moins dépressif par rapport à la croissance de la partie aérienne.

Wade *et al.* (2006) ont étudié l'effet de l'inoculation de deux souches de rhizobium sur une culture en pot de niébé soumise à deux régimes avec et sans restriction hydrique. Ils ont remarqué que le poids sec de la racine est influencé par le déficit hydrique à partir du 74^{ème} jour après semis.

Porcel *et al.* (2004) ont rapporté que le stress hydrique réduit le poids frais de la racine des plantes du soja inoculées avec *Bradyrhizobium japonicum* mais qui présentent un plus grand développement racinaire lorsqu'elles sont comparées aux plantes non inoculées.

Notre résultat va cependant à l'encontre de celui trouvé par Hamidou *et al.* (2005), qui en étudiant l'effet du stress hydrique sur la formation des gousses de deux variétés de niébé (Gorom et KN1), ont constaté une augmentation en masse de la matière sèche de la racine (13,62% pour Gorom et 29,74% pour KN1).

Notre résultat montre que le rapport poids sec de la racine sur la partie aérienne tend à augmenter sous stress sévère où la plante va favoriser la croissance de la racine afin de mieux exploiter le sol à la recherche de l'eau. La plante sous déficit hydrique, utilise fréquemment les allocations de la matière sèche pour développer la partie racinaire afin d'explorer le maximum de couches du sol à la recherche de l'eau (De Souza et Da Silva, 1987).

Dans notre cas, l'inoculation améliore légèrement mais non significativement l'accumulation de la matière sèche. Par contre, Porcel *et al.* (2004) ont constaté une augmentation significative et bénéfique de l'inoculation d'une culture de *Glycine Max* par une souche de *Bradyrhizobium* en matière de poids frais de la racine. Cette amélioration co-existe dans les deux situations régime hydrique (stress et ETM) d'où l'importance de l'inoculation par des souches efficaces.

III.2. Effets des traitements sur les paramètres physiologiques et la TRE

III.2. 1. Effets des traitements sur la teneur relative en eau (TRE)

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs. Les interactions régime hydrique*population, régime

hydrique*inoculation et régime hydrique*population *inoculation sont significatives pour ce paramètre (Annexe tableau 23).

Le stress hydrique affecte l'état hydrique de la plante. On enregistre une diminution hautement significative entre le traitement régime hydrique en ce qui concerne la TRE. La réduction est de 12,41% sous stress moyen et de 23,03 sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A représente les plants non stressés avec une valeur de la TRE de 83,95%. Le groupe B représente les plants sous stress moyen avec une valeur de 73,53% et enfin le groupe C représente les plants sous stress sévère avec une valeur de 64,61% (Figure 27).

L'interaction régime hydrique*population est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 4 classes. Le groupe A contient les combinaisons RH0-P2 et RH0-P1 avec des valeurs moyennes de 85,75% et 82,14% respectivement. Le dernier groupe D contient la combinaison RH2-P2 avec une valeur de 61,92% (Figure 28).

L'interaction régime hydrique*inoculation est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 10 classes. La combinaison RH0-S2 présente la valeur la plus élevée avec une valeur de 86%. Alors que la combinaison RH2-S2 présente la valeur la plus faible soit 62,43% (Figure 29).

La TRE est corrélée significativement avec tous les caractères mesurés sauf le nombre de nodules en fin de cycle. Ce qui montre l'importance et l'influence de l'état hydrique d'une plante sur l'expression des caractères et sur la physiologie de la plante. La corrélation est négative dans le cas des teneurs en proline et sucres solubles (-0.5417) et (-0.6320) respectivement (Annexe tableau 43). Ceci montre que l'état hydrique de la plante contrôle les teneurs en proline et en sucres solubles qui augmentent dans les conditions hydriques déficitaires. Alors que, pour les autres paramètres, la TRE est corrélée positivement et significativement. Cela est expliqué par le fait que la contrainte hydrique provoque la diminution des caractères mesurés liés à la croissance, à l'accumulation de la matière sèche et des rendements.

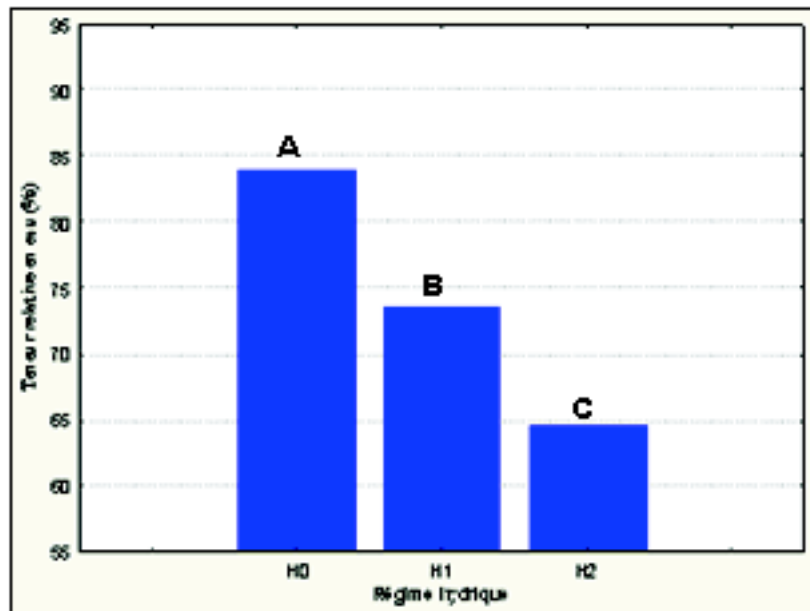


Figure 27. Effet de stress hydrique sur TRE foliaire



Figure 28. Effet de l'interaction RH*Pop sur TRE au stade végétatif

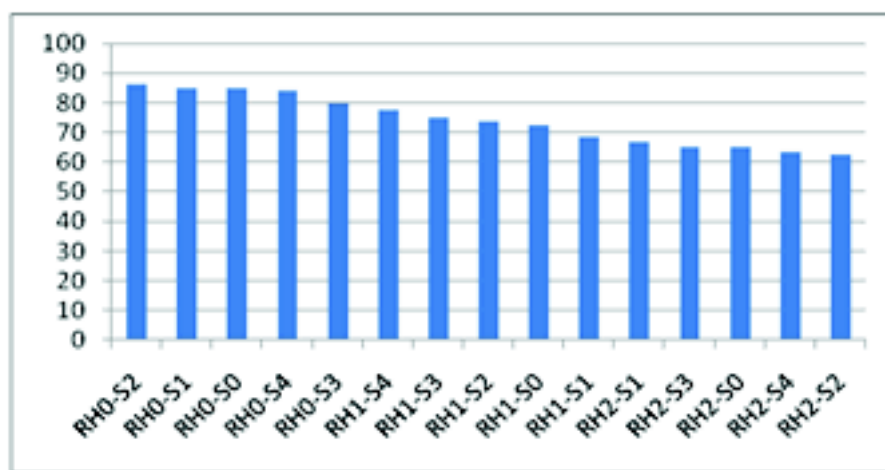


Figure 29. Effet de l'interaction RH*Souches sur TRE au stade végétatif

Discussion

La teneur relative en eau foliaire est un paramètre indicateur de l'état hydrique d'une plante. Notre résultat est en accord avec celui sur l'arachide (Clavel *et al.*, 2004), sur *Medicago truncatata* et *Medicago lacinata* (Yousfi *et al.*, 2010), sur le pois chiche (Derya *et al.*, 2010 ; Matos *et al.*, 2010) et sur le niébé *Vigna unguiculata* (Anyia et Herzog, 2004 ; Lobato *et al.*, 2008 ; Lobato *et al.*, 2009).

Lobato *et al.* (2008) ont étudié l'effet du déficit hydrique appliqué par arrêt d'irrigation de 9 jours sur une culture du niébé. Ils ont remarqué que la TRE foliaire subit une réduction significative de 25,7 % alors que la valeur du témoin reste stable entre 88 % et 91%. Dans une autre étude, Anyia et Herzog (2004) ont testé l'effet du stress appliqué par le maintien de potentiel hydrique de sol à une valeur de - 75 KPa sur 10 cultivars de *Vigna unguiculata*. Ils ont remarqué une réduction moyenne de 12,2% de TRE foliaire des plantes stressées par rapport au témoin et que les réductions constatées diffèrent significativement selon le cultivar.

Lobato *et al.* (2009) ont constaté une diminution significative supérieure à 31 % de la teneur relative en eau chez deux variétés du niébé sous stress hydrique (5 jours d'arrêt d'irrigation).

Matos *et al.* (2010) ont constaté une réduction significative de la teneur relative en eau de 55% chez une culture de pois chiche sous contrainte hydrique.

III.2. 2. Effets des traitements sur les teneurs en proline

L'analyse statistique révèle un effet très hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs étudiés. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 25).

Le stress hydrique augmente la teneur en proline. L'augmentation est de 23,15% sous stress moyen et de 130% sous stress sévère. Le test Neuman-Keuls fait ressortir 3 classes qui sont la classe A regroupant les plants non stressés avec une valeur moyenne de 13,82 mg/g MVS. La classe B regroupant les plants sous stress moyen avec une valeur de 17,02 mg/g MVS et enfin la classe C regroupant les plants sous stress sévère avec une valeur moyenne de 31,81 mg/g MVS (Figure 30).

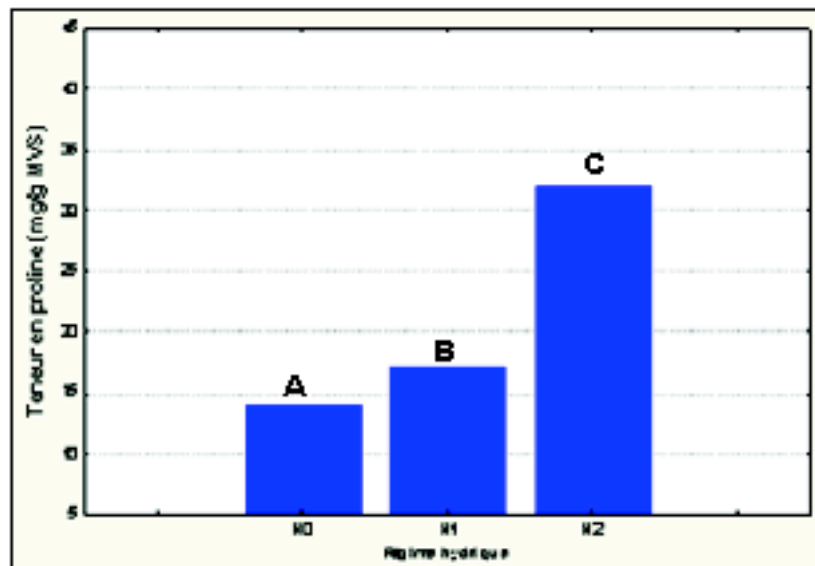


Figure 30. Effet du stress hydrique sur la teneur en proline

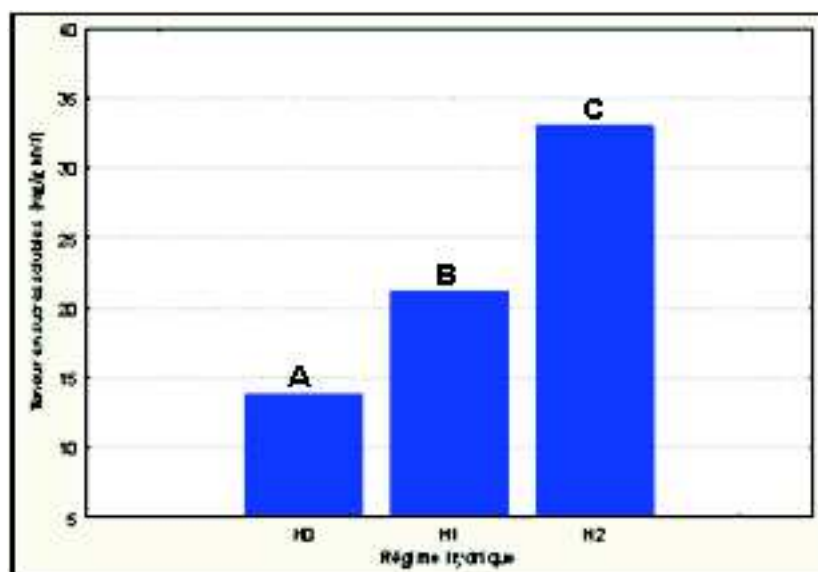


Figure 31. Effet du stress hydrique sur la teneur en sucres solubles

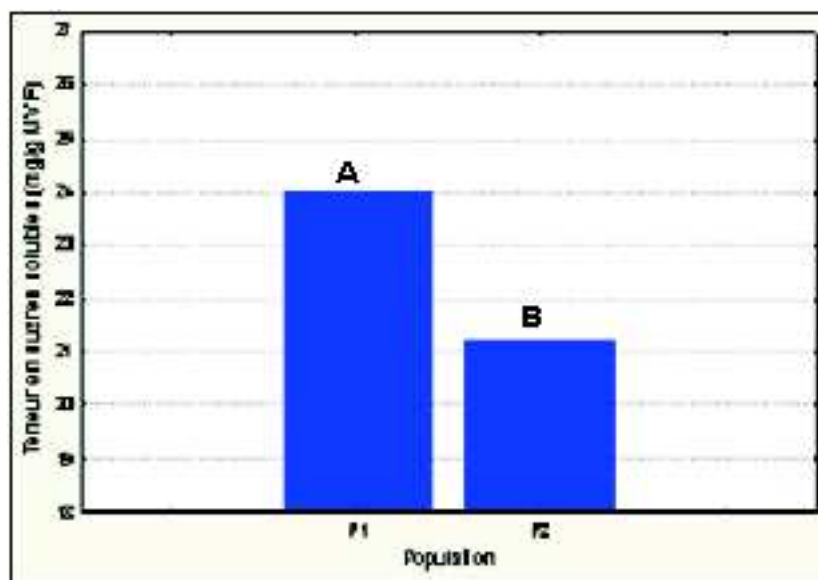


Figure 32. Effet des populations sur les teneurs en sucres solubles

Discussion

Nos résultats corroborent ceux obtenus sur Haricot commun *Phaseolus vulgaris* (Mauro et Pimentel, 2009), sur *Sesuvium portulacastrum* (Slama *et al.*, 2006 ; Slama *et al.*, 2008), sur *Eleusine coracana* (Ranjenda *et al.*, 1981), sur *Medicago truncatula* et *Medicago laciniata* (Yousfi *et al.*, 2010), sur soja (Ohashi *et al.*, 2009), sur pois chiche (Singh et Rai, 1981 ; Mafakheri *et al.*, 2010) et sur niébé *Vigna unguiculata* (Hamidou *et al.*, 2007 ; Costa *et al.*, 2008 ; Lobato *et al.*, 2008).

Lobato *et al.* (2008) ont étudié l'effet de stress hydrique par arrêt de l'arrosage de 9 jours sur les teneurs en proline, sucres solubles et les protéines dans les tissus foliaires du niébé pendant la phase végétative. Ils ont rapporté que la teneur en proline libre dans les tissus a augmenté de 97,3 % par rapport au témoin.

Costa *et al.* (2008) ont testé l'effet de stress hydrique, par arrêt de l'arrosage de 5 jours pendant la phase végétative, sur une culture de deux variétés de niébé (Sempre verte et Pitiuba). Ils ont constaté que la variété sempre verte répond au stress avec une augmentation en proline de 45,32% alors que le cultivar pituiba présente une augmentation de 57,57%.

Hamidou *et al.* (2007), en appliquant trois régimes hydriques (T0 : témoin, T1 : stress hydrique stade végétatif par arrêt d'irrigation 14 jours et T2 : stress hydrique au stade floraison par arrêt d'irrigation 12 jours) sur des variétés de niébé, ont rapporté que le stress hydrique induit une augmentation significative de la teneur en proline de 56% par rapport au témoin mené en ETM.

Singh et Rai (1981) ont rapporté une augmentation significative de la teneur en proline dans les feuilles de plante stressée du pois chiche d'une valeur 4.6 fois supérieure au témoin.

Sarker *et al.* (2005) ont étudié l'effet du stress en appliquant 4 régimes hydriques sur une culture du vigna. Ils ont remarqué que les plants soumis au traitement stress doux et moyen augmentent significativement leurs teneurs en proline de 89 et 74 fois supérieure par rapport au témoin respectivement. Alors que, Le stress sévère induit une augmentation de 115 fois supérieure à la valeur obtenue avec le témoin et une faible réduction des teneurs en proline après le rétablissement de l'irrigation.

La proline étant l'osmoprotectant le plus connu et le plus mesuré dans les travaux axé sur l'effet du stress hydrique puisque sa teneur dans les tissus végétaux révèle le niveau de sensibilité ou de tolérance à la sécheresse d'une espèce ou d'une variété. L'accumulation de proline est fortement liée avec l'accumulation de l'hormone du stress l'acide abscissique qui entre dans le cycle de signalisation pendant le stress (Sanchez-Diaz *et al.*, 2008).

L'effet de l'inoculation n'est pas significatif dans notre cas. Bianco *et al.* (2009) ont constaté une augmentation des teneurs en proline chez *Medicago truncatula* par l'effet de l'inoculation. Ces auteurs expliquent le fait par la production de l'hormone de croissance IAA chez *Sinorhizobium meliloti*.

III.2. 3. Effets des traitements sur les teneurs en sucres solubles

L'analyse ANOVA révèle un effet très hautement significatif pour le facteur régime hydrique et hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 27).

Le stress hydrique augmente significativement les teneurs foliaires en sucres solubles. Cette augmentation s'accroît avec l'intensité du stress. On enregistre une augmentation en sucres solubles de 53,52 % sous stress moyen et de 136,10 % sous stress sévère. Le test Newman-Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A regroupe les plants non stressés avec une valeur moyenne de 13,75 mg/g MVF. Le groupe B représente les plants sous stress moyen avec une valeur de 21,11 mg/g MVF. Le groupe C représente les plants sous stress sévère avec une valeur de 32,96 mg/g MVF (Figure 31).

Il existe une différence significative entre les deux populations. La valeur la plus élevée soit 23,99 mg/g MVF est enregistré chez la population P1 (groupe A). Par contre, la population P2 présente une teneur en sucres solubles de 21,22 mg/g MVF soit 11,54% inférieure (Figure 32).

Discussion

Les sucres solubles jouent un rôle primordial dans le mécanisme de la tolérance à la sécheresse « ajustement osmotique ». Leur accumulation dans les tissus de la plante a été constatée suite à un stress hydrique chez plusieurs espèces. Notre résultat corrobore celui obtenu par d'autres chercheurs travaillant sur l'olivier (Ahmed *et al.*, 2009), sur le soja (Fulai *et al.*, 2004) et sur niébé *Vigna unguiculata* (Lobato *et al.*, 2008 ; Costa *et al.*, 2008 ; Hamidou *et al.*, 2007).

Lobato *et al.* (2008) ont rapporté que les niveaux des sucres solubles augmentent significativement dans les tissus des plants de niébé soumis à une contrainte hydrique par arrêt d'irrigation de 9 jours.

Costa *et al.* (2008) ont rapporté qu'un stress hydrique de 5 jours, par arrêt d'irrigation, induit une augmentation des teneurs en sucres solubles chez deux variétés de niébé. Cette augmentation est de 57,81% chez Sempre verde et 72,15% chez la variété pitiuba. Cet effet est concomitant à l'abaissement des teneurs en amidon dans les tissus.

Fulai *et al.* (2004) ont constaté que le stress hydrique diminue significativement les teneurs en saccharose et en amidon mais il augmente significativement les sucres solubles (hexose) dans les feuilles du soja.

Ohashi *et al.* (2009) ont constaté une augmentation significative de 9.34 % des teneurs en sucres solubles dans les feuilles des plantes de soja soumises à la contrainte hydrique.

Les sucres solubles sont progressivement accumulés dans les tissus foliaires pendant le stress hydrique. Ceci provoque la réduction de la quantité de l'amidon stocké comme réserve dans les tissus. Cette action est réalisée par l'activation de l'enzyme amylase qui augmente avec l'intensité du stress (Lobato *et al.*, 2008 ; Hamidou *et al.*, 2007). La diminution des réserves en amidon dans les tissus par l'effet du stress est importante afin de fournir l'énergie nécessaire pour maintenir le bon fonctionnement du métabolisme de la plante suite à une diminution de la photosynthèse et fournir les sucres solubles osmoprotectants nécessaires pour l'ajustement osmotique. Il est à noter que la biosynthèse et l'accumulation des solutés organiques comme la proline et les sucres solubles coûtent plus d'énergie que l'absorption des solutés inorganiques utilisés dans l'ajustement osmotique tels que le potassium et le nitrate (Yousfi *et al.*, 2010).

III.2.4. Effets des traitements sur les teneurs en pigments foliaires

III.2.4.1. Effets des traitements sur les teneurs en Chlorophylle a

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et un effet significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 29).

Le stress hydrique diminue la teneur en chlorophylle a ; la réduction n'est significative que sous le stress sévère. La réduction est de 12,22% sous stress moyen et de 33,78% sous stress sévère. Le test Newman et keuls fait ressortir 2 groupes. Le groupe A regroupant les plants non stressés et les plants sous stress moyen avec des valeurs moyennes de 5,89 µg/ml et 5,17 µg/ml respectivement. Le groupe B comprend les plants sous stress sévère avec une valeur de 3,90 µg/ml (Figure 33).

Il y a une différence significative entre les deux populations en ce qui concerne ce paramètre. La population de Djanet P2 présente une valeur moyenne de 5,22 µg/ml alors

que la population Tizi Ouzou P1 présente une valeur de 4,76 µg/ml soit 9,6% inférieure (Figure 34).

L'interaction régime hydrique*population est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 4 classes. La classe A contient la combinaison RH0-P2 avec une valeur de 6,11 µg/ml. Alors que, la classe C contient la combinaison RH2-P1 avec une valeur de 3,34 µg/ml (Figure 35).

III.2.4.2. Effets des traitements sur les teneurs en Chlorophylle b

L'analyse statistique montre un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et un effet significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 31).

L'effet du stress hydrique sur la chlorophylle b a suivi la même tendance que celui de la chlorophylle a. La réduction des teneurs en chlorophylle b n'est significative que sous stress sévère. La diminution est de 16,44 % sous stress moyen et de 38,96% sous stress sévère. Le test Newman- Keuls révèle 2 groupes homogènes qui sont le groupe A, regroupant les plants non stressés et sous stress moyen avec des valeurs de 6,75 µg/ml et 5,64 µg/ml respectivement alors que, le groupe B regroupe les plants sous stress sévère avec une valeur de 4,12 µg/ml (Figure 33).

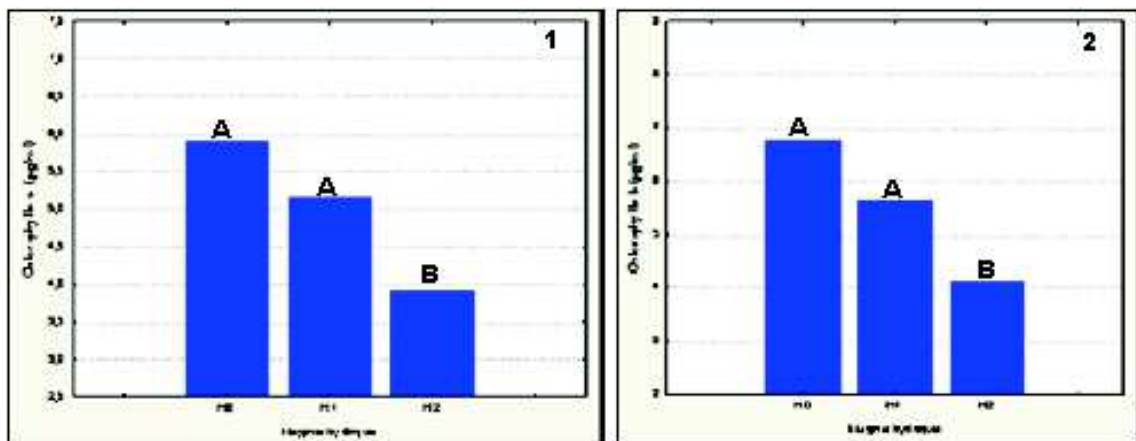


Figure 33. Effet du stress hydrique sur les teneurs en chlorophylles a (1) et b (2).

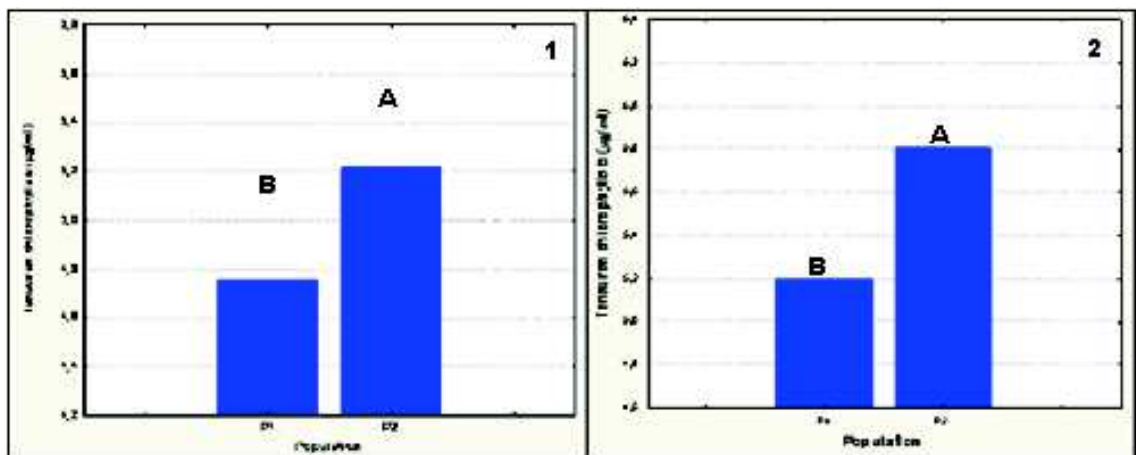


Figure 34. Effet des populations sur les teneurs en chlorophylles a (1) et b (2)

La population P2 présente une teneur supérieure de 10,34% (5,80 µg/ml) par rapport à la population P1. Cette différence est significative (Figure 35).

III.2.4.3. Effets des traitements sur les teneurs en Caroténoïdes

L'analyse statistique révèle un effet très hautement significatif pour le facteur régime hydrique et non significatif pour les autres facteurs étudiés. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 33).

Le stress hydrique diminue les teneurs des pigments caroténoïdes dans les tissus foliaires. Cette diminution est de 27,72% sous stress moyen et de 50,49% sous stress sévère. Le test Newman-Keuls fait ressortir 3 classes qui sont la classe A correspondant aux plants non stressés avec une valeur moyenne de 3,03 µg/ml, la classe B qui comprend les plants sous stress moyen avec une valeur de 2,19 µg/ml et enfin la classe C qui renferme les plants sous stress sévère avec une valeur moyenne de 1.50 µg/ml (Figure 36).

Discussion

La photosynthèse est une fonction physiologique importante pour assurer les besoins des plantes en assimilats et concrétiser ainsi un bon rendement d'une espèce ou d'une variété. Parmi les facteurs qui diminuent la capacité photosynthétique, le stress hydrique a un effet négatif sur les teneurs en pigments foliaires (Jaleel *et al.*, 2009). Nos résultats rejoignent les observations de plusieurs chercheurs sur les teneurs en chlorophylles chez différentes espèces végétales comme le soja (Atti, 2002), sur le haricot commun (Nemeskeri *et al.*, 2010 ; Singer *et al.*, 1996), sur le pois chiche (Labidi *et al.*, 2009 ; Mafakheri *et al.*, 2010 ; Matos *et al.*, 2010) et le niébé (Sawadogo, 2009).

Il ressort des résultats de Sawadogo (2009) que les variétés de niébé non stressées présentent une teneur en chlorophylle plus élevée comparativement aux variétés stressées. Ceci montre que la teneur des pigments chlorophylliens est liée à l'état hydrique de la plante.

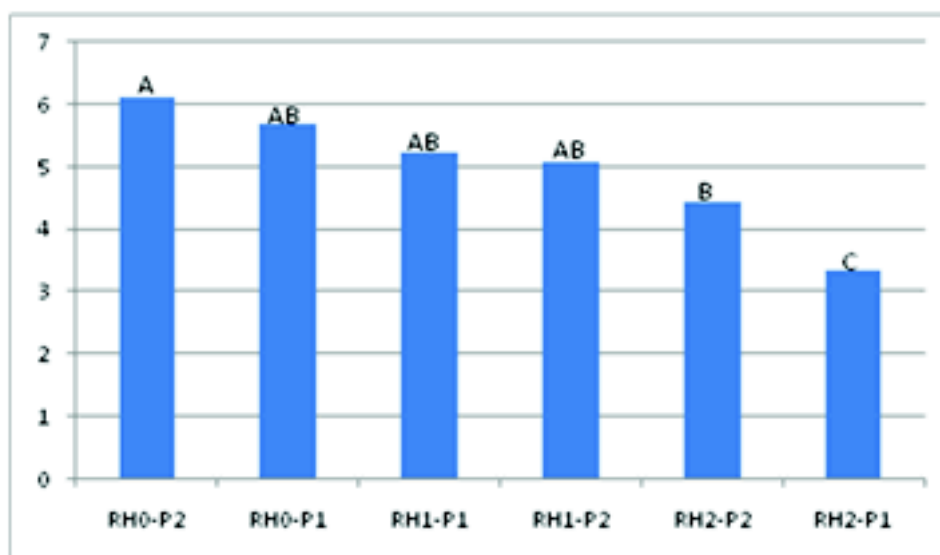


Figure 35. Effet de l'interaction RH*Pop sur les teneurs en chlorophylle a

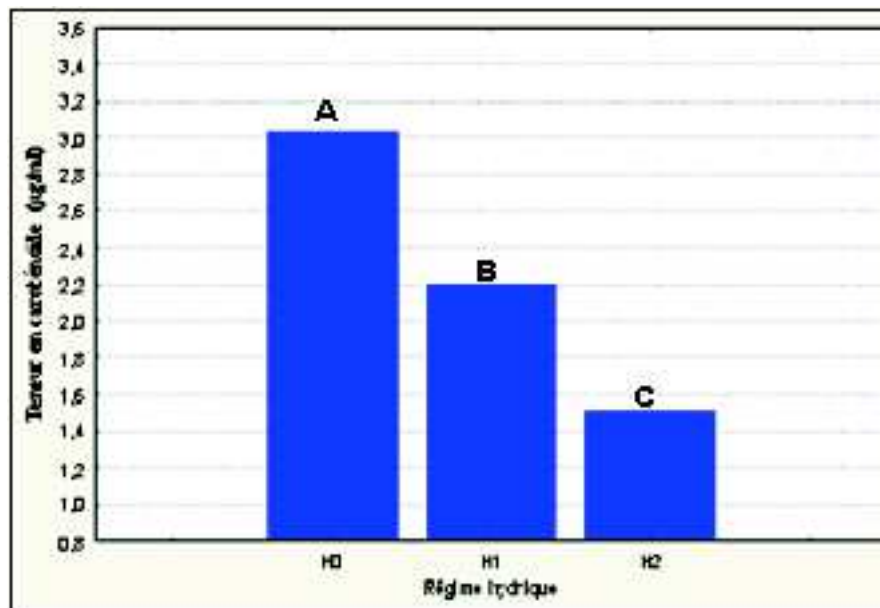


Figure 36. Effet du stress hydrique sur la teneur en caroténoïde

Nemeskeri *et al.* (2010) ont constaté une réduction significative de la teneur en chlorophylle b de 12% sous stress hydrique chez une culture de haricot commun.

Pagter *et al.* (2005) ont étudié l'effet de stress en soumettant les plants *Phragmites australis* à différents niveaux du stress hydrique. Ils ont rapporté que la teneur en chlorophylle a dans les feuilles chez *Phragmites australis* ne connaît une diminution significative que sous un stress sévère. Cette diminution est approximativement de 20% par rapport aux autres régimes hydriques.

La diminution des teneurs en caroténoïde est expliquée par le fait de la biosynthèse de l'hormone végétale de stress qui est l'ABA, à partir des caroténoïdes. L'ABA est un inhibiteur de croissance et elle est produite sous une large gamme de stress environnementaux incluant la sécheresse (Zhang *et al.*, 2004 ; Neumann, 2008). Iuchi *et al.* (2000) ont trouvé que la biosynthèse de l'ABA sous stress se fait par l'induction d'un gène codant pour 9-cis epoxy-caroténoïde dioxygénase enzyme clef pour la biosynthèse de l'ABA. Ils ont suggéré que la synthèse de l'ABA est principalement produite dans les feuilles par rapport au niveau la racine chez les plantes de niébé stressées.

Alors que d'autres auteurs ont attribué cette diminution à la dégradation des caroténoïdes en zéaxanthine impliqué dans la protection contre la photo-inhibition (Cowan *et al.*, 1995, Sultana *et al.*, 1999). De plus, sous stress, le glutamate, précurseur de la chlorophylle est détourné au profit de la synthèse de la proline (Tahri *et al.*, 1998 cités par Abed, 2011).

III.3. Effets des traitements sur les composantes du rendement

III.3.1. Effets des traitements sur le nombre de gousses

L'analyse de la variance montre un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 35).

Le déficit hydrique pénalise négativement le nombre de gousses par pot. La réduction est significative. Elle est de 42,12 % sous stress moyen et de 71,92 % sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A qui renferme les plants non stressés avec une valeur moyenne de 30,10 gousses par pot. Le groupe B comprend les plants sous stress moyen avec une valeur moyenne de 17,42 gousses et enfin le groupe C comprenant les plants sous stress sévère avec une valeur moyenne de 8,45 gousses. La réduction de ce caractère est d'autant plus marquante que l'intensité du stress augmente (Figure 37).

La population P1 présente la valeur moyenne la plus élevée, soit 34,50% supérieure à celle de la population P2 (Figure 38).

L'interaction régime hydrique*population est significative. Ceci signifie que les deux populations ont des réponses différentes selon le régime hydrique exercé. Le test Newman-Keuls fait ressortir 5 classes. La combinaison RH0 - P1 présente la valeur la plus élevée avec une moyenne de 37,05 gousses par pot. Alors que, la combinaison RH2-P2 se trouve dans le dernier groupe (D) avec une valeur moyenne de 6,80 gousses (Figure 39).

III.3. 2. Effets des traitements sur le nombre de graines

L'analyse statistique révèle un effet hautement significatif pour les deux facteurs, régime hydrique et population, et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 37).

Le nombre de graines a suivi la même tendance que celui du nombre de gousses en subissant une diminution par l'effet de restriction hydrique. La diminution est significative et elle est de 45,51% sous stress moyen et de 76,01% sous stress sévère. Le teste Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A comprend le régime hydrique sans restriction avec une valeur de 347,90 graines par pot. Le groupe B contient le régime stress moyen avec une valeur de 189,57 graines. Le régime stress sévère se trouve dans le dernier groupe avec une valeur moyenne de 83,45 graines (Figure 37).

La différence est significative entre les deux populations pour ce caractère. La population P1 est plus productive. Elle est de 19,36% supérieure par rapport à la population P2 (Figure 38).

L'interaction régime hydrique*population est significative. Le test Newman et Keuls fait ressortir 5 classes. La combinaison RH0-P1 se retrouve dans le groupe A avec une valeur moyenne de 392,35 graines alors que, le groupe D contient les combinaisons RH2-P1 et RH2-P2 qui présentent les valeurs moyennes les plus faibles avec des valeurs de 87,40 et 79,50 graines par pot respectivement (Figure 40).

La population P1 de Tizi Ouzou se comporte bien et elle est plus productive dans tous les régimes hydriques appliqués en présentant les meilleures valeurs moyennes en ce caractère par rapport à la population P2 de Djanet.

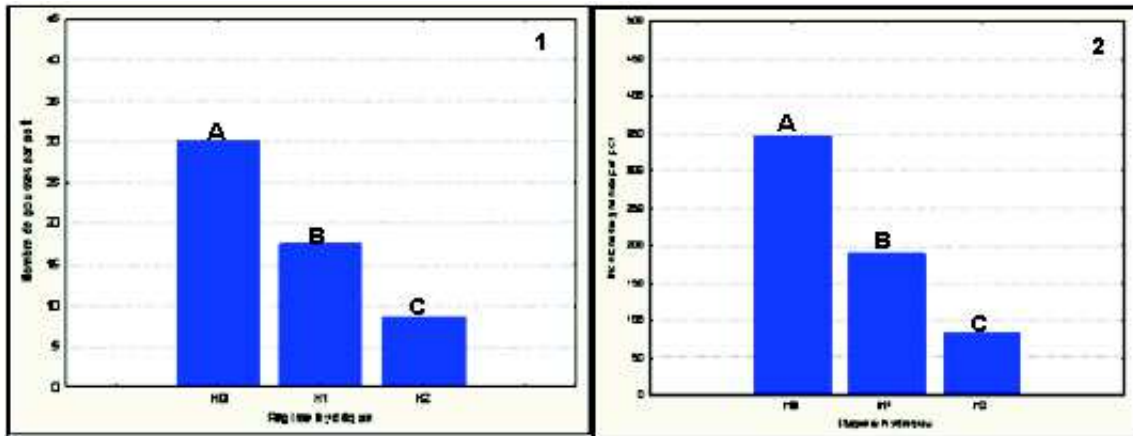


Figure 37. Effet du stress hydrique sur le nombre de gousses (1) et graines (2)

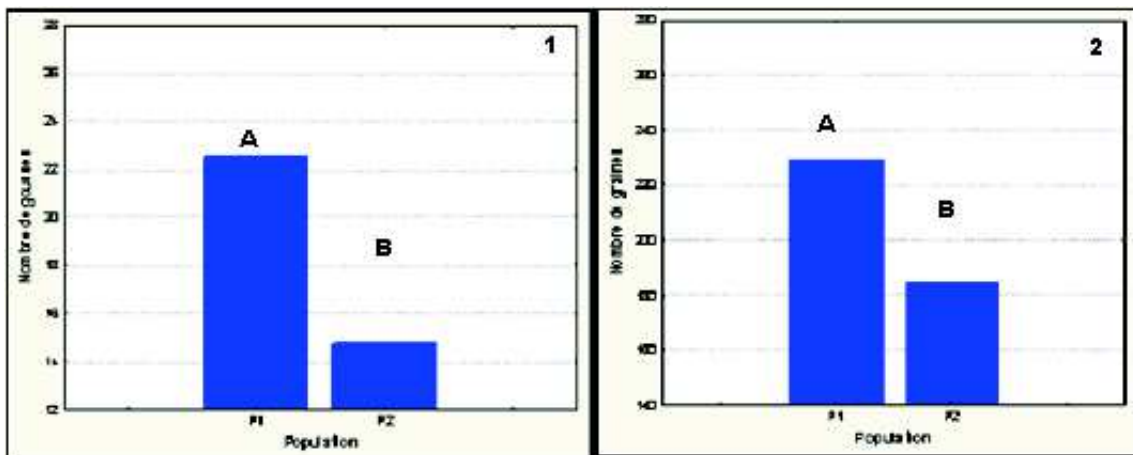


Figure 38. Effet des populations sur le nombre de gousses (1) et graines (2)

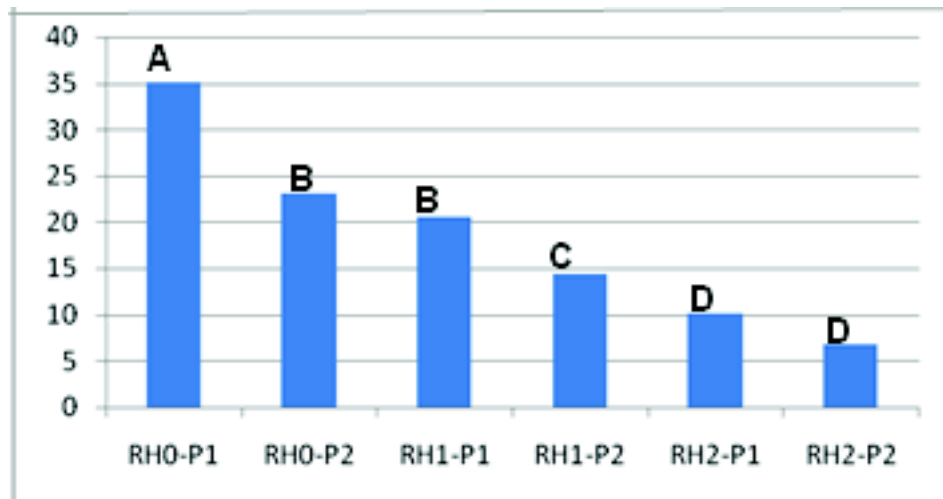


Figure 39. Effet de l'interaction combinaison RH*Pop sur le nombre de gousses

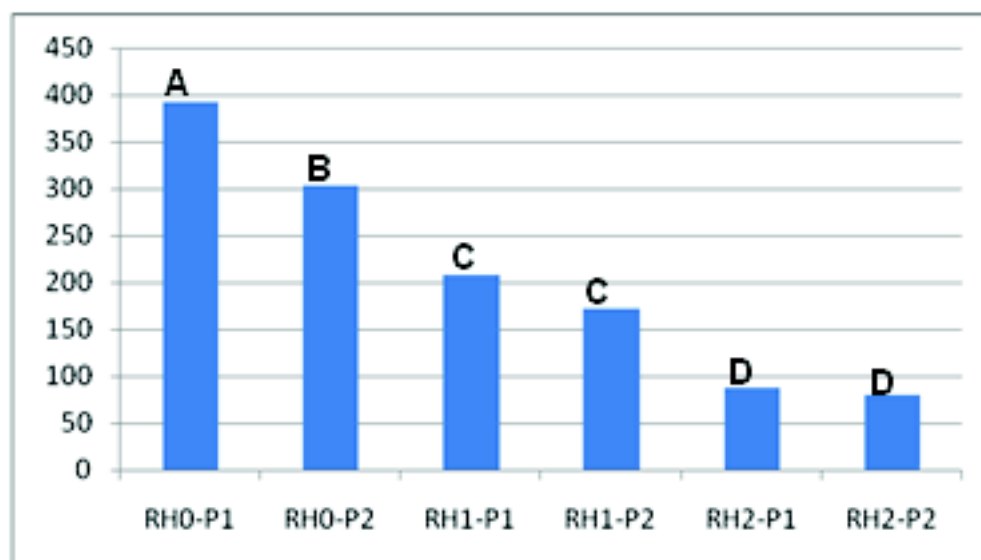


Figure 40. Effet de l'interaction combinaison RH*Pop sur le nombre de graines

Discussion

Dans les conditions de restriction hydrique, les composantes du rendement sont fortement pénalisées, particulièrement lorsque le stress est sévère et intervient au début de la période de reproduction. Ces résultats sont confirmés par d'autres chercheurs travaillant sur le genre *Vigna* et d'autres espèces. En effet, Calmés *et al.* (1985) ont évalué l'effet du stress sur une culture composée de trois cultivars de soja cultivés en deux régimes hydriques (ETM et ETR). Ils ont indiqué que les processus de la fructification sont très affectés chez les trois cultivars du soja par la contrainte hydrique mais d'une manière différente selon le cultivar. Une diminution du nombre moyen de gousses a été enregistrée chez les cultivars Kingsoy et Jiangedou (26,49% et 23,27% respectivement). Elle est plus importante chez le cultivar Q533 où la diminution de nombre de gousses atteint 61,13%. Cette variation est expliquée par le fait que le maximum de déficit hydrique coïncide avec la floraison chez le cultivar (Q533) tandis que chez les autres il a lieu à un stade du développement plus avancé.

Andriani *et al.* (1991) ont étudié l'effet du stress sur les différentes phases de cycle d'une culture de soja en plein champ. Ils ont indiqué que le stress hydrique pénalise et diminue le nombre de gousse par hectare de 30% par rapport au témoin.

Pigeaire *et al.* (1988) ont prouvé que le stress diminue significativement le nombre de gousses du soja. L'abaissement est de 32,74% pour la variété Hodgson et 43,49% pour la variété Kingsoy. De plus, Ils ont constaté une diminution significative, même en condition de stress hydrique doux, du nombre de graines de soja. La réduction est de 38,31% pour la variété Hodgson et de 51,11% pour la variété Kingsoy.

Suliman et Ahmed (2010), en étudiant l'effet d'application de 6 régimes hydriques sur la culture du niébé composée de deux variétés, ont constaté une réduction significative du nombre de gousses de 31% sous déficit hydrique. De plus, Ahmed et Suliman (2010) ont observé une réduction significative supérieure à 48% pour deux saisons de la culture du niébé par l'effet du déficit hydrique.

Hamidou *et al.* (2005) ont constaté une réduction significative en matière du nombre de gousses du niébé (40% pour Gorom et 80% pour KN1).

Hamidou *et al.* (2007) ont rapporté que le stress hydrique ne diminue pas significativement le nombre de graines par gousse mais plutôt diminue significativement le nombre total de gousses et graines par plante du niébé. La réduction du nombre de gousses et graines induite par le traitement de 14 jours de stress pendant le stade végétatif est de 36% et 24% respectivement par rapport au témoin. Elle atteint 56% pour les deux composantes sous stress arrêt d'irrigation de 12 jours appliqué pendant la floraison.

Ohashi *et al.* (2009) ont constaté une diminution significative du nombre de gousses et de graines chez une culture de soja sous déficit hydrique, de 9.50% et 24.97% respectivement.

III.3.3. Effets des traitements sur le poids de gousses

L'analyse statistique révèle un effet très hautement significatif pour le facteur régime hydrique et significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. Les interactions sont non significatives (Annexe tableau 39).

Le stress hydrique a un effet dépressif sur le rendement en gousse. On remarque une diminution significative pour ce caractère. Elle est de 43,95 % sous stress moyen et de 77,50 % sous stress sévère. De ce fait, le test Newman-Keuls fait ressortir 3 groupes. Le groupe A correspond aux plants non stressés avec une valeur moyenne de 88,79 g. Le groupe B correspond aux plants sous stress moyen avec une valeur de 49,76 g et enfin le groupe C comprend les plants sous stress sévère avec la plus faible valeur moyenne de 19,97 g (Figure 42).

Le poids de gousse par pot a suivi la même tendance que ceux des caractères des nombres de gousses et de graines où la population de Tizi Ouzou P1 présente une supériorité de 12,39% par rapport à la population de Djanet P2 présentant une valeur moyenne de 49,35 g. Le test Newman et Keuls fait ressortir deux groupes homogènes (Figure 43).

Le poids de gousses est corrélé significativement avec tous les caractères sauf le nombre de nodules en fin du cycle. Ce caractère est corrélé négativement et significativement avec les teneurs en proline, sucres solubles et le rapport de poids sec de la racine sur la partie aérienne (-0.5504 ; -0.6810 et -0.2180 respectivement) (Annexe tableau 43). Ceci est expliqué par le fait que la plante stressée fait dépenser plus d'énergie et détruit de la matière sèche (amidon) afin de maintenir l'équilibre et la vie de la plante et empêche ainsi la plante de bien exprimer son potentiel du rendement.

Discussion

Des résultats similaires ont été rapportés pour la même espèce ou d'autres légumineuses. Ainsi, Clavel *et al.* (2004) ont testé l'effet de la restriction hydrique sur six variétés d'arachide. Ils ont constaté une diminution significative du rendement en gousses sous stress moyen. Cette diminution atteinte 40,56% par rapport au témoin non stressé.

Ferreira *et al.* (1992) ont étudié l'effet du stress sur trois variétés d'arachide en appliquant 4 régimes hydriques correspondants à différents degrés d'intensité du stress. Ils ont noté une réduction significative de rendement en gousses de 70,25%.

Ogbonnaya *et al.* (2003) ont constaté une réduction significative pour les trois variétés niébé testées. Ils ont remarqué une diminution moyenne de 37,05% du rendement en gousses et de 43,03% pour le rendement en graines sous stress hydrique.

L'effet de l'inoculation n'est pas ressenti dans notre cas. Cette constatation est en accord avec celle de Wade *et al.* (2006) qu'ils ont indiqué que l'inoculation n'a pas amélioré la croissance de la culture du niébé. Alors que, le stress hydrique a diminué la biomasse de la partie aérienne de 17%, la biomasse des racines de 24% et une réduction du rendement en gousses allant de 74% à 89%.

Cependant, Ceci va à l'encontre de Sarker *et al.* (2001), dans un essai d'inoculation avec deux souches différentes sur une culture de niébé, ont observé une augmentation significative de composantes du rendement suivants : le nombre des gousses par plante, le nombre de graines par plante ; le poids de 100 graines et le rendement en graines. L'augmentation du rendement par l'effet de l'inoculation atteint plus de 30 % par rapport au témoin non inoculé.

III.3.4. Effets des traitements sur le poids de graines

L'analyse de la variance montre un effet hautement significatif pour le facteur régime hydrique et très hautement significatif pour le facteur population et non significatif pour le facteur souches. L'interaction régime hydrique*population est significative (Annexe tableau 41).

Le rendement en graines est pénalisé par la restriction hydrique. On note une réduction significative pour ce caractère. La réduction est de 43,60% sous stress moyen et de 76,84% sous stress sévère. Le test Newman et Keuls fait ressortir 3 groupes homogènes. Le groupe A renferme les plants non stressés avec une valeur moyenne de 68,83 g. Le groupe B comprend les plants sous stress moyen avec une valeur de 38,82 g et enfin le groupe C représente les plants sous stress sévère avec la valeur la plus faible soit 15,94 g (Figure 41).

La population P1 donne un poids 26,91% supérieure par rapport à la population P2. Cette différence est significative. Le test de Newman et Keuls classe les valeurs moyennes des populations en deux groupes homogènes A et B (Figure 42).

L'interaction régime hydrique*population est significative. Le test Newman et Keuls classe les valeurs moyennes pour ce caractère en 5 classes. La combinaison RH0-P1 (groupe A) présente la meilleure valeur moyenne avec 81,16 g. alors que le dernier groupe D renferme les deux combinaisons RH2-P1 et RH2-P2 avec des valeurs moyennes de 18,06 g et 13,82 g respectivement (Figure 43).

La population de Tizi Ouzou P1 reste encore la plus productive par rapport à la population de Djanet P2 et ce, pour les différents régimes hydriques exercés.

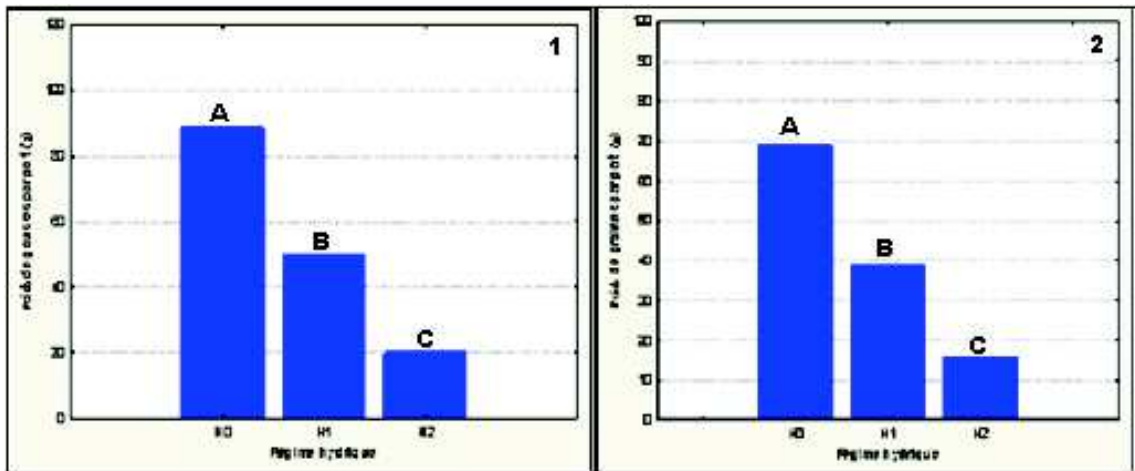


Figure 41. Effet du stress hydrique sur poids gousses (1) et graines (2)

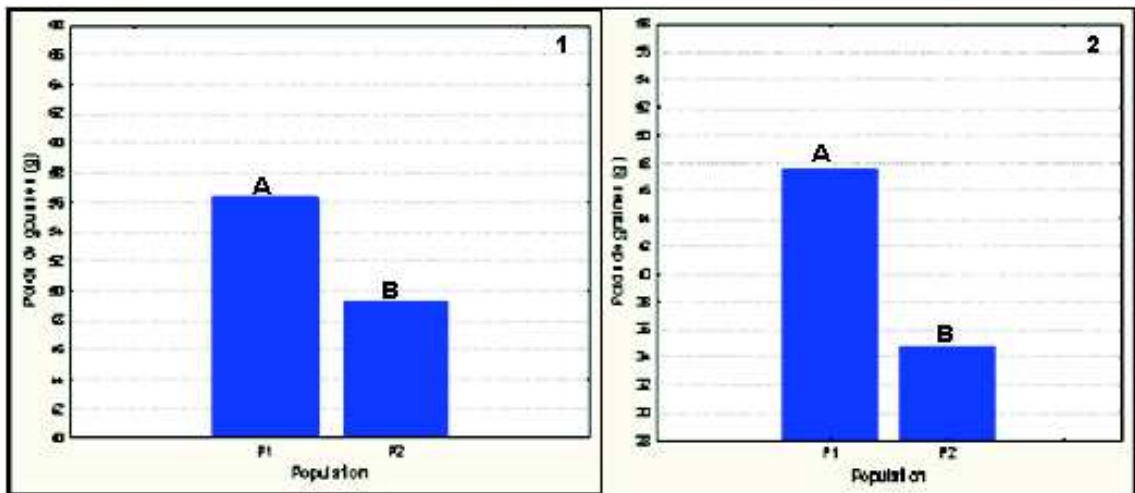


Figure 42. Effet des populations sur le poids gousses (1) et graines (2)

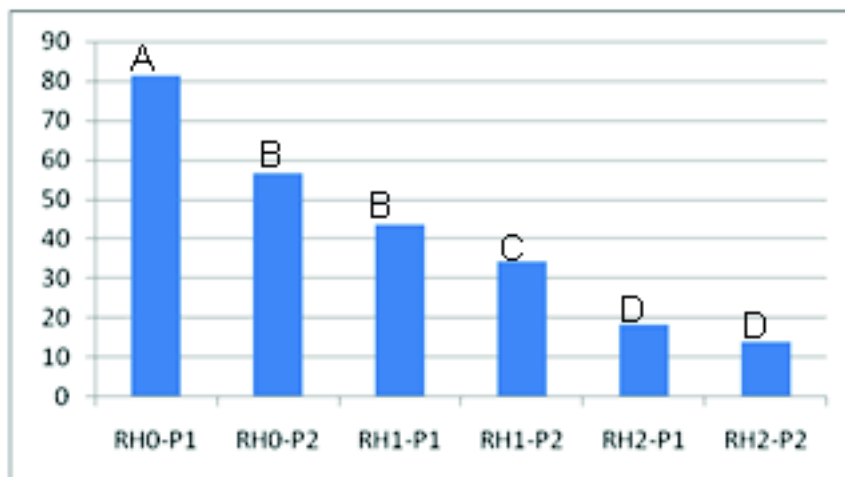


Figure 43. Effet de l'interaction RH*Pop sur le nombre de graines

Discussion

La contrainte hydrique réduit la croissance et le développement de la plante conduisant à une production entravée des fleurs et des organes reproductifs. Ceci est provoqué par une faible translocation de la matière sèche pendant la phase du remplissage ce qui conduit à une production et une taille de graines faibles. La réduction du remplissage de graines est attribuée par le fait de la diminution de la répartition des photosynthétats et en déclin de l'activité enzymatique de la synthèse de saccharose et de l'amidon dans les graines (Farooq *et al.*, 2009). Parmi les causes de l'abaissement de rendement, le phénomène de l'avortement dû au stress hydrique. Le rythme de l'avortement est minimum lorsqu'il est appliqué durant la période de fin de remplissage des gousses (Mouhouche *et al.*, 1998 ; Mouhouche, 2004).

Nos résultats concordent avec ceux rapportés par des auteurs où la réduction du rendement en graines est plus liée au déclin du nombre de graines que leur poids chez le niébé. Ainsi, Hamidou *et al.* (2005) ont constaté qu'il ya un effet significatif du régime hydrique sur la masse de graines par plante. Celle-ci a été significativement affectée chez les deux variétés de niébé. Les réductions sont de 70% et 88% chez les variétés Gorom et KN1 respectivement.

Kumaga *et al.* (2003) ont constaté une réduction significative du rendement en graines du niébé de 50% sous déficit hydrique (7 jours d'arrêt d'irrigation).

Suliman et Ahmed (2010) ont constaté une réduction significative du rendement en graines de 50 % sous déficit hydrique chez une culture du niébé composée de deux variétés. De plus, Ahmed et Suliman (2010) ont observé une réduction significative supérieure à 40% pour trois saisons de la culture du niébé. Le même résultat a été obtenu par Dadson *et al.* (2005) chez dix cultivars du niébé sous contrainte hydrique.

Pigeaire *et al.* (1988) ont marqué un effet dépressif du stress hydrique sur le rendement en graines de culture du soja. Cette réduction est de 35,02% pour Hodson et 59,91% pour la variété Kingsoy.

Ohashi *et al.* (2009) ont constaté une diminution significative du rendement en graines de 30,64% chez une culture de soja cultivée sous contrainte hydrique.

L'effet bénéfique de l'inoculation rhizobienne a été démontré par plusieurs travaux. Ainsi, Obaton et Drevon (1993) dans un essai étudiant l'effet d'inoculation sur une culture de soja, ont constaté que l'inoculation multiplie par 4 le rendement en graines par rapport au témoin non inoculé et non fertilisé.

Meftah (2006), Dans un essai de l'effet de l'inoculation par une souche à croissance lente sur la culture d'arachide, a constaté une augmentation significative du nombre des graines, le poids de gousses et le poids de graines par plante avec un pourcentage de 29,36%; 37,98% et 36,75% respectivement.

Nos résultats rejoignent les observations de Thies *et al.* (1991) qu'ont constaté que la culture du soja répond positivement à l'inoculation rhizobienne dans tous les essais réalisés avec un rendement doublé par rapport à une culture non inoculé. De plus, haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*) et l'arachide (*Arachis hypogaeae*) répondent qu'en deux sites d'expérimentation. Par contre, la culture de *Vigna unguiculata* n'a pas répondu positivement à l'inoculation dans tous les essais réalisés (6 sites).

La nécessité d'établir un travail de sélection des souches efficaces est une obligation pour choisir des souches rhizobiums adaptées à des conditions environnementales bien précises. Tillard et Drevon (1988) ont réalisé une étude sur une culture du pois chiche (INRA 1999) inoculé avec 12 souches différentes de *Rhizobium ciceri* pour étudier l'effet

de l'inoculation en se référant au témoin azoté et au témoin non inoculé. Ils ont constaté une variation dans la production de gousses entre les traitements. D'après ces auteurs, Ces variations peuvent être attribuées aux différents niveaux de la fixation biologique de l'azote en fonction de la souche inoculée où la nutrition azotée est un facteur limitant de croissance qui est décelé par un faible rendement pour les deux témoins non inoculé et azoté.

Il est connu que les variétés à croissance indéterminées sont plus productives que celles des variétés à croissance déterminées. Mais ce n'est pas le cas pour nous. Ceci peut être expliqué par :

- La population de Djanet investit beaucoup son énergie dans la biomasse végétative alors que la population de Tizi Ouzou investit son énergie pour établir les composantes du rendement où on remarque un raccourcissement de son cycle végétatif et une précocité de floraison sous stress hydrique (stratégie d'esquive).
- La population de Djanet P2 à croissance indéterminée se comporte mal dans une culture en pot (croissance vigoureuse) et une faible contenance (volume) ne répond pas à son exigence. Alors que, la population de Tizi Ouzou P1, à croissance déterminée, exploite bien ce volume conféré par le pot. Ce qui se traduit par une supériorité de la population de Tizi Ouzou en composantes du rendement par rapport à la population de Djanet P2.

Conclusion Générale

La réponse de deux populations du niébé *Vigna unguiculata*, inoculées avec quatre souches de rhizobium, vis-à-vis du stress hydrique, est étudiée.

Les résultats montrent que le stress hydrique a un effet dépressif et significatif sur tous les caractères végétatifs mesurés. Il réduit significativement les paramètres de croissance tels que la hauteur des plantes, le nombre de feuilles, le nombre de nodules au stade végétatif, le poids frais et sec de la partie aérienne et le poids frais et sec de la racine. Cette réduction est proportionnelle à l'intensité du stress. Le rapport du poids sec de la racine sur la partie aérienne tend à augmenter sous stress sévère qui contraint la plante à favoriser la croissance de ses racines afin de mieux exploiter le sol à la recherche de l'eau. La sensibilité de la croissance de la partie aérienne à la contrainte hydrique est grande par rapport à celle de la racine. Les réductions de la croissance les plus élevées ont été enregistrées chez la population P1 de Tizi Ouzou par rapport à la population P2 de Djanet.

Le stress hydrique augmente significativement les teneurs en proline et en sucres solubles dans les feuilles du niébé. Ces deux paramètres sont reconnus comme osmoprotectants jouant un grand rôle dans le mécanisme de l'ajustement osmotique afin de maintenir l'état hydrique de la plante qui est défini dans notre essai par la mesure de la TRE foliaire qui diminue sous l'effet de stress hydrique. La TRE est corrélée négativement et significativement ($r = -0,541$ et $r = -0,632$) avec la teneur en proline et la teneur en sucres solubles respectivement. La population P1 de Tizi Ouzou présente des teneurs élevées en sucres solubles (différence très hautement significative) par rapport à la population P2 de Djanet ce qui indique qu'elle a une capacité élevée d'ajustement osmotique même si la différence des teneurs en prolines entre les deux populations n'est pas significative.

Le déficit hydrique a un effet négatif sur les teneurs en pigments foliaires de la plante. Une diminution significative et proportionnelle à l'intensité du stress sur les teneurs de chlorophylle a, chlorophylle b et caroténoïdes est enregistrée. Ceci indique que la teneur en pigments foliaire est reliée à l'état hydrique de la plante. De même, la TRE est corrélée significativement et positivement avec ces trois paramètres. Les teneurs en pigments foliaires les plus élevées sont observées chez la population P2 de Djanet.

Le stress hydrique, moyen et sévère, affecte négativement et drastiquement toutes les composantes du rendement. Les taux de diminution s'accroissent avec l'augmentation de l'intensité du stress hydrique. Le nombre de gousses est le caractère le plus affecté à cause de l'avortement des organes reproducteurs provoqué par le stress hydrique. La population P1 de Tizi Ouzou paraît plus productive sous les deux régimes hydriques. En effet, cette population tend à raccourcir son cycle cultural sous stress en utilisant le mécanisme d'esquive où une floraison et une maturité précoces ont été enregistrées par rapport aux plantes non stressées. Par contre, les plantes stressées de la population Djanet favorisent l'accumulation de la matière sèche dans les parties végétatives. Alors que, la population de Tizi Ouzou favorise l'accumulation de la matière sèche dans les graines.

L'inoculation n'a pas révélé d'effets significatifs sur tous les caractères mesurés. On a enregistré une légère augmentation du poids frais et sec de la partie aérienne, du poids frais et sec de la racine, du diamètre du collet et du nombre de feuilles par plante. Ce résultat peut être expliqué par la ressemblance des souches inoculées dans leurs effets sur la culture du

niébé et la présence des souches indigènes d'où la nécessité de poursuivre la recherche des souches plus efficaces.

Enfin, le développement de la culture de niébé passe obligatoirement par l'amélioration des rendements, en perfectionnant les techniques culturales et en sélectionnant des cultivars efficaces avec les rhizobiums et adaptés aux contraintes hydriques. Pour atteindre cet objectif plusieurs voies sont envisageable notamment l'amélioration de la symbiose Vigna-Rhizobium en vue d'optimiser la nutrition azotée sous le stress hydrique. Mais cette association ne peut fonctionner que si les deux partenaires sont pris en compte simultanément et sélectionnés sous un environnement bien précis. La sélection des combinaisons cultivar niébé-souche rhizobium bien adaptés à nos conditions peut alors se traduire par une amélioration des rendements et permettre le développement de cette culture.

Références Bibliographiques

- Abed N.**, 2011. Effet de l'inoculation sur la croissance et le rendement de *Vigna unguiculata* L. sous contrainte saline. Thèse Magister, Faculté Des Sciences De L'Université D'Oran Es-Senia, Algerie, 128p.
- Ahmed C.H., Ben Rouinab B., Sensoyc S., Boukhrisa M., Ben Abdallah F.**, 2009. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 345–352.
- Ahmed F.G. et Suliman A.H.**, 2010. Effect of water stress applied at different stages of growth on seed yield and water-use efficiency of Cowpea. *Agric. Biol. J. N. Am.*, 1, 4, 534-540
- Andriani J.M., Andrade EE Suero F.H., Dardanelli J.L.**, 1991. Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield *Agronomie*, 11, 737-746.
- Anonymes**, 2006. Lost crops of Africa. Volume II: Vegetables. Ed: The National Academies Press, Washington, D.C. pp 105-117.
- Anoun N. et Echikh N.**, 1990. Etude bio systématique d'une légumineuse saharienne : le Tadelaght. Mémoire DES, Univ. Sci. Technol. "Houari Boumedienne", Bab Ezzouar, Algérie, 101p.
- Anyia A.O., Herzog H.**, 2004. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange Of cowpeas under mid-season drought. *Europ. J. Agronomy*, 20, 327–339.
- Athar H.R., Ashraf M.**, 2009. Strategies for crop improvement against salinity and drought stress: An overview. In : Salinity and water stress. Ed : SERIES EDITOR H. Lieth, University of Osnabrueck, Germany. 1-16.
- Athar M. et Johnson D.A.**, 1997. Effect of drought on the growth and survival of *Rhizobium meliloti* strains from Pakistan and Népal. *Journal of the Arid Environment*, 35, 335-340.
- Atti S.**, 2002. Assessment of soybean (*glycine max* (l.) merr.) water stress, lipochitooligosaccharides application and spectral response. Thèse Master , Department of Agricultural and Biosystems Engineering Macdonald Campus of McGill University Montreal, Canada , 128p.
- Aussenac G., El Nour M.**, 1986. Reprise des plants et stress hydriques. *Revue forestière française*, XXXVIII (3), 264-270.
- Beddiaf Z.**, 2006. Titre Caractérisation agro-morphologique de quelques populations locales de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. dans la région de Djanet. Mémoire Ingénieur, INA El Harrach, Algérie, 93p.
- Bianco, C., Imperlini, E and R. Defez.** 2009. Legumes like more IAA. *Plant Signaling & Behavior*, vol. 4, 8, 763-765.

- Blum A.**, 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1159–1168.
- Boubkeur D.**, 2007. Caractérisation agro morphologique de quelques populations locales de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. dans la région de Tidikelt Type Auteurs principaux. Mémoire d'ingénieur, INA El Harrach, Algérie, 75p.
- Bourgault M.**, 2009. Legume production in semi-arid areas: Comparative study of the physiology of drought tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). Thèse Doctora en Plant Science, McGill University Montreal, Quebec, Canada, 261 p.
- Calmés J., Viala G., Gelfi N., Blanchet R.**, 1985. Influence d'un déficit hydrique sur trois variétés de soja : effet sur la protéogenèse des graines. *Agronomie*, 5, 2, 169-176.
- Chatel, D.L. et Parker C.A.**, 1973. Survival of field grown rhizobia over the dry summer period in Western Australia. *Soil Biology and Biochemistry*, 5, 415-423.
- Chaves M. M., Flexas J., Pinheiro C.**, 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103, 551–560
- Chimphango S. B. M., Belane A., Naab J.B., Tanzubil P.B., Asiwe J.A.N., Ndakidemi P.A., van Heerden P.D., Dakora F.D.**, 2008. Multi-factor approach to identifying cowpea genotypes with superior symbiotic traits and higher yield for africa. In : Biological nitrogen fixation towards poverty alleviation through sustainable agriculture. Ed : Dakora F.D., Chimphango S. B. M., Valentine A. J. Newton W.E., Elmerich C. 15th International Nitrogen Fixation Congress, 23-24.
- Chopra R.K., Koundal K.R., Sinha S.**, 1984. A simple technique of studying water deficit effects on nitrogen fixation in nodules without influencing the whole plant. *Plant Physiol*, 76, 254-256.
- Clavel D., Sarr B., Marone E., Ortiz R.**, 2004. Potential agronomic and physiological traits of Spanish groundnut varieties (*Arachis hypogaea* L.) as selection criteria under end-of-cycle drought conditions. *Agronomie*, 24, 101–111.
- Clavel D., Drame N.K., Diop N.D., Zuily-Fodil Y.**, 2005. Adaptation à la sécheresse et création variétale : le cas de l'arachide en zone sahélienne. *Oléagineux, corps gras, lipides*, 12, 3, 248-260
- Costa R.C.L., Lobato A.K.S., Oliveira Neto C.F., Maia P.S.P.**, 2008. Biochemical and physiological responses in tow *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Cultivars under water stress. *Journal of Agronomy*, 7, 1, 98-101.
- Cowan A. K., Logie M. R. R., Rose P. D et Phillips L. G.**, 1995. Stress induction of zeaxanthin formation in the #-carotene-accumulating alga *Dunaliella salina* Teod. *Journal of plant physiology*, 146, 4, 554-562.
- Craufurd P.Q. , Summerfield R.j. , Ellis R.H. , Roberts E.H.**, 1997. Photoperiod, temperature, and th e growth and development of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In : Advances in cowpea researc h, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeri a, IITA-jl RCAS, 75-86.

- Cruz de Carvalho, M.H., Laffray, D., Louguet, P.,** 1998. Comparison of the physiological responses of *Phaseolus vulgaris* and *Vigna unguiculata* cultivars when submitted to drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 40, 197-207.
- Dadson R. B., Hashem F. M., Javaid I., Joshi J., Allen A. L. et Devine T. E.,**2005. Effect of water stress on the yield of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) genotypes in the Delmarva Region of the United States. *J. Agronomy & Crop Science*, 191, 210-217.
- Derya O.Y., Anlarsal A.E., Durdane M., et Celal Y.,** 2010. Effects of drought stress on early seedling growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. *World Applied Sciences Journal*, 11, 4, 478-485.
- Durand J.L.,**2007. Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques. *Fourrages*, 190, 181-195.
- De Souza J.G., Da Silv J.V.,** 1987. Partitioning of carbohydrates in annual and perennial cotton (*Gossypium hirsutum* L.), *J. Exp. Bot.*, 38, 1211–1218.
- Dugje I.Y., Omoigui L.O., Ekeleme F., Kamara A.Y., Ajeigbe H.,** 2009. Production du niébé en Afrique de l'Ouest: Guide du paysan. Edition Institut International d'Agriculture tropicale (IITA), Ibadan, Nigeria, 20p.
- Duhoux E., Nicole M.,** 2004. Biologie végétale. Association et interaction chez les plantes. Ed. DUNOD, Paris, 164p.
- Evans H.J., Zuber M., Dalter D.A.,** 1987. Some processes related to nitrogen fixation in nodulated legumes. *Philosophical transactions of the Royal society of London serie B Biological science*, 317, 209-225.
- Faostat,** 2009. <http://faostat.fao.org>
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A.,** 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms and Management effects of drought on plants. *Agron. Sustain. Dev.*, 29, 185–212.
- Ferreira L.G.R., Dos Santos I.F., Tavora F.J.F., Vieira Da Silva,** 1992. Déficit hydrique sur variétés d'arachide (*arachis hypogaea*): Reponses physiologiques et production. *Oléagineux*, 47, 9, 523-530.
- Fery R.L.,** 1985. The genetics of cowpea: a review of the world literature. In: S.R. Singh et K.O. Rachie. *Cowpea research, production and utilization*, Ed., New York, Etats-Unis, Wiley, 25-62.
- Figueiredo M.V.B., Vilar J.J., Burity H.A., de França F.P.,** 1999. Alleviation of water stress effects in cowpea by *Bradyrhizobium* spp. Inoculation. *Plant and Soil*, 207, 67–75.
- Fukutoku Y.,** 1996. Effect of water stress on nitrate assimilation in soybean leaves. *Bull. Fac. Agr. Saga Univ.No.*, 80, 69-76.
- Fulai L. , Jensen C . et Andersen N.,** 2004. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development : its implication in altering pod set. *Field Crops Research*, 86, 1–13
- Fustec J., Lesuffleur F., Mahieu S., Cliquet J.B.,** 2009. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* (2009), 1-10. www.agronomy-journal.org

- Garg N., Geetanjali**, 2007. Symbiotic nitrogen fixation in legume nodules: process and signaling. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 27, 59-68.
- Ghalmi N., Hanifi-mekliche L., Baudoin JP., Ounane S.M., Benmohamed A.**, 2005. Caractérisation agro-morphologique de quelques populations locales de niébé (*Vigna unguiculata*) (L.) Walp.) cultivées en Algérie. In L. Khelifi (éditeur). Actes du séminaire international sur l'amélioration des productions végétales- APV 2005, LRGB, 5-7 Décembre 2005, INA, Alger, 190-192.
- Giller K.**, 2001. Nitrogen Fixation in Tropical Cropping Systems. Ed : CAB International 10E 40th Street Suite 3203 New York, NY 10016 USA , 409p.
- Gonzalez E.M., Galvez L., Royuela M., Aparicio-Tejo P.M., Arrese-Igor C.**, 2001. Insights into the regulation of nitrogen fixation in pea nodules : lessons from drought, abscisic acid and increased photoassimilate availability. *Agronomie*, 21, 607-613.
- Gorai M., Hachef A. et Neffati M.**, 2010. Differential responses in growth and water relationship of *Medicago sativa* (L.) cv. Gabès and *Astragalus gombiformis* (Pom.) under water-limited conditions. *Emir. J. Food Agric.*, 22, 1, 01-12
- Hall A.E.**, 2001. Crop responses to environment. Ed : Hall A.E., CRC Press LLC, 2000 N.W. Corporate Blvd., Boca Raton, Florida, 228p.
- Hamidou F., Dicko M.H., Zombre G., Traoré A.S., Guinko S.**, 2005. Réponse adaptative de deux variétés de niébé à un stress hydrique. *Cahiers Agricultures* vol. 14, 6, 561-567.
- Hamidou F., Zombre G., Diouf O., Diop N.N., Guinko S., Braconnier S.**, 2007. Physiological, biochemical and agromorphological responses of five cowpea genotypes (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) to water deficit under glasshouse conditions. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 11, 3, 225–234.
- Herridge D.F et Pate J.S.**, 1977. Utilization of net photosynthate for nitrogen fixation and protein production in an annual legume. *Plant Physiol*, 60, 759-764.
- Herridge D.F., Atkins C.A., Pate J.S., Rainbird R.M.**, 1978. Allantoin and allantoic acid in the nitrogen economy of the cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Plant Physiol*, 62, 495-498.
- Hessinia K., Mart.... J.P., Gandoura M., Albouchib A., Soltania A., Abdellya C.**, 2009. Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 312–319
- Hussain M.A., Basahy A.Y.**, 1998. Nutrient composition and amino acid pattern of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp, Fabaceae) grown in the Gizan area of Saudi Arabia. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 49, 2, 117-124.
- Iuchi S., Kobayashi M., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K.**, 2000. A stress-inducible gene for 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase involved in abscisic Acid biosynthesis under water stress in drought-tolerant cowpea. *Plant Physiology*, 123, 2, 553-562.
- Jaleel C., Manivannan P., Abdul Wahid, Farooq M., Jasim Al-Juburi, Somasundaram R. et Panneerselvam R.**, 2009. Drought Stress in Plants: A Review

- on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *Int. J. Agric. Biol.*, 11, 1, 100-105.
- Jordan D.C.**, 1982. Transfer of rhizobium japonicum Buchanan 1980 to Bradyrhizobium gen. Nov., a genus of slow root nodule bacteria from leguminous plants. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 32, 136-139.
- Kumaga F.K., Adiku S.G.K., et Ofori K.**, 2003. Effect of post-flowering water stress on dry matter and yield of three tropical grain legumes. *Int. J. Agri. Biol.*, 5, 4, 405-407.
- Labidi N., Mahmoudi H, Dorsaf M., Slama I. et Abdelly C., 2009.** Assessment of intervarietal differences in drought tolerance in chickpea using both nodule and plant traits as indicators. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 1, 4, 80- 86.
- Lahbib M., Sasson A., Renaut J.**, 1981. Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par des Légumineuses cultivées au Mali. *Cah. ORSTOM, série Biol.* 43, 33-44.
- Lichtenthaler, H.K.** 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods enzymol.*, 148, 350- 382.
- Lippi D., De Paolis M.R., Osmi M., Pietrini F., Pietrosanti T., Villani M.C., Massacci A.**, 1999. Effect of *Rhizobium* sp. Inoculation on N₂-fixing and photosynthetic activities of two cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes. *Photosynthetica*, 37, 3, 413-422.
- Lobato A.K.S. Oliveira Neto C.F., Costa R.C.L., Santos Filho B.G., Cruz F.J.R., Laughinghouse H.D.**, 2008. Biochemical and physiological behavior of *Vigna unguiculata* (L.) Walp Under water stress during the vegetative phase. *Asian Journal of Plant Sciences*, 7 1, 44-49.
- Lobato A.K.S., Costa R.C.L., Oliveira Neto C.F., Santos Filho B.G., Gonçalves-Vidigal M.C., Vidigal Filho P.S., Silva C.R., Cruz F.J.R., Carvalho P.M.P., Santos P.C.M., Gonela A.**, 2009. Consequences of the water deficit on water relations and symbiosis in *Vigna unguiculata* cultivars. *Plant Soil Environ.*, 55, 4, 139–145.
- Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B., Struik P.C., Sohrabi Y.**, 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*, 4, 8, 580-585.
- Magnè C, Larher F.** 1992. . High sugar content of extracts interferes with colorimetric determination of amino acids and free proline. *Analytical Biochemistry*, 200, 115-118.
- Mahamane S.**, 2008. Evaluation of cowpea (*vigna unguicula* l. walp) genotypes for adaptation to low soil phosphorus conditions and to rock phosphate application. Thèse Doctorat , the office of Graduate Studies of Texas A&M University , USA , 127p.
- Matos M.C., Campos P.S., Passarinho J.A., Smedo J.N., Marques N.M., Ramalho J.C., er Ricardo C.P.**, 2010. Drought effect on photosynthetic activity, osmolyte accumulation and membrane integrity of two *Cicer arietinum* genotypes. *Photosynthetica*, 48, 2, 303-312.
- Matsui T. et Singh B.B.**, 2003. Root characteristics in cowpea related to drought tolerance at the seedling stage. *Expl Agric.*, 39, 29–38.

- Mauro G.S et Pimentel C.**, 2009. Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 15, 1, 23-30.
- Mc Cready**, 1950. 'Biochemical Methods', Jeyaraman Publications, 35-38.
- Meftah Y.**, 2006. Réponses de trois populations locales d'arachide (*Arachis hypogaea* L) à des inoculum de souches de rhizobiums autochtones. Thèse Ingénieur, Institut National Agronomique El Harrach Alger, 54p.
- Messiaen C.M.**, 1975. Le Potager tropicale. Ed. Presses universitaires de France, 67-89.
- Miflin B.J. Lea P.J.**, 1976. The pathway of nitrogen assimilation in plants. *Phytochemistry*, 15, 873-885.
- Molla M.N.**, 2001. Effects of water stress on tomato at different growth stages. Thèse Master, McGill University, Macdonald Campus, Montréal, Canada, 92p.
- Monneveux P., This D., Belhassen E.**, 1997. Amélioration génétique de la résistance à la sécheresse. In C. Riou, R. Bonhomme, P. Chassin, A. Neveu, F. Papy (éds) : L'eau et l'espace rural. Production végétale et qualité de l'eau, INRA Éditions, Paris, 122-142.
- Mouhouche B., Rbuget F., Delécolle R.**, 1998. Effects of water stress applied at different phenological phases on yield components of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomie*, 18, 197-205.
- Mouhouche B.**, 2004. Effets du stress hydrique appliqué à différentes phases phénologique sur les composantes du rendement de quatre légumineuses alimentaires à grosses graines. Thèse Doctorat d'état, Institut National Agronomique El Harrach Alger, 165p.
- Munns R.**, 2002. **Comparative physiology of salt and water stress.** *Plant, Cell and Environment*, 25, 239–250
- Nap J.P., Bisseling T.**, 1990. Developmental Biology of a Plant-Prokaryote Symbiosis: The Legume Root Nodule. *Science*, 16, 250, 948- 954.
- Nemeskeri E., Sardi E., Remenyik J., Koszegi B. et Nagy P.**, 2010. Study of the defensive mechanism against drought in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties. *Acta Physiol Plant*, 32, 1125–1134.
- Neumann P.M.**, 2008. Coping Mechanisms for Crop Plants in Drought-prone Environments. *Annals of Botany*, 101, 901–907.
- Nurmi D.A., Fewer D.P., Rasanen L.A., Lindstrom K.**, 2009. The Diversity and Evolution of Rhizobia. In : Prokaryotic symbionts in plants [Volume 8 de Microbiology Monographs](#) . Ed : [Katharina Pawlowski](#) , Springer-Verlag Berlin Heidelberg Germanypp, 3-42.
- Obaton K.M., Drevon J.J.**, 1993. Mesure de l'activité nitrate réductase durant le cycle cultural du soja (*Glycine max* L Merr). Répartition dans la plante et relation avec l'activité nitrogénase. *Agronomie* , 13 , 845-852.
- Ogbonnaya C.I. Sarr B., Brou C., Diouf O., Diop N.N., Roy-Macaulay H.**, 2003. Selection of cowpea genotypes in hydroponics, pots and field for drought toleranc. *Crop Science*, 43, 3, 1114-1120.

- Ohashi O., Nakayama N., Saneoka H., Mohapatra P. et Fujita K., 2009.** Differences in the responses of stem diameter and pod thickness to drought stress during the grain filling stage in soybean plants. *Acta Physiol Plant*, 31, 271–277.
- Oliver M.J., Cushman J.C., Koster K.L., 2010.** Dehydration Tolerance in Plants. In : *Plant Stress Tolerance Methods and Protocols*. Ed : Ramanjulu Sunkar , Springer Science+Business Media , 3-24
- Ounane S.M., 1995.** Influence du stress hydrique sur la fixation de l'azote chez le pois chiche (*Cicer arietinum*). In : *Facteurs limitant la fixation symbiotique de l'azote dans le bassin Méditerranéen. Les colloques n° 77.* Ed. INRA. Paris, 269-276.
- Ounane S.M., 1998.** Effet du stress hydrique sur la fixation et l'assimilation de l'azote chez le pois-chiche. *Annales de l'Institut National Agronomique - El Harrach*, 19, N° 1 et 2, 114-123.
- Ounane S.M., 2004.** Effet du stress hydrique et thermique sur la nutrition azotée chez le pois chiche (*Cicer arietinum*). Thèse Doctorat d'Etat, Institut National Agronomique El- Harrach Alger, 145p.
- Pagter M., Bragato C., Brix H., 2005.** Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 81, 285–299.
- Pasquet R.S., Baudoin J.P., 1997.** Le niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. In: A., Charrier Jacquot, M., Hammon, S., Nicolas, D, Ed., *L'amélioration des plantes tropicales*, Cirad-Orstom, Montpellier, France, 483-505.
- Pate J.S., Atkins C.A., White S.T., Rainbird R.M., Woo K.C., 1980.** Nitrogen nutrition and xylem transport of nitrogen in ureide producing grain legumes. *Plant Physiol.* 65, 961-965.
- Pawlowski K. et Bisseling T., 1996.** Rhizobial and Actinorhizal Symbioses: What Are the Shared Features?. *Plant Cell*, 8, 1899-1913.
- Pigeaire A., Sebillotte M., et Blanchet R., 1988.** Water stress in indeterminate soybeans : no critical stage in fruit development. *Agronomie*, 8, 10, 881-888.
- Porcel R., Azcon R., Ruiz-Lozano J.M., 2007.** Evaluation of the role of genes encoding for d1-pyrroline-5- carboxylate synthetase (p5cs) during drought stress in arbuscular mycorrhizal glycine max and lactuca sativa plants. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 65, 211–221.
- Pospíšilová J., Synková H. et Rulcová J., 2000.** Cytokinins and water stress. *Biologia Plantarum* 43, 3, 321-328.
- Prescott L.M., Harley J.P., Klein D.A., 2003.** *Microbiologie*. Ed. Deboek et Larcier S.A., paris 1137p.
- Rajendra P, Vaidyanathan C. S., Kumar M., Krishna Sastry ET Appaji RAO N, 1981.** Alterations in the activities of the enzymes of proline metabolism in Ragi (*Eleusine coracana*) leaves during water stress. *J. Biosci.*, 3, 4, 361-370.
- Rengel Z. 2002.** Breeding for better symbiosis. *Plant and soil*, 245, 147 - 162.
- Robin P et Salsac L, 1985.** Colloque: nutrition des légumineuses. Versailles 19-21 Novembre 1985. Thème II Physiologie de la plante entière: les échanges métaboliques. 22p.

- Rodriguez E., Rubio-Wilhelmi M.M., Cervilla L.M., Blasco B., Rios J.J., Rosales M.A., Romera L., Ruiz J.M., 2010.** Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. *Plant Science*, 178, 30–40.
- Roy-Macauley, H., 1999.** Physiologie de l'adaptation à la sécheresse et création variétale pour les régions sèches. *Agriculture Tropicale et Subtropicale*, troisième programme STD, 1992-1995.
- Sadowsk M.J., 2005.** Soil stress factors influencing symbiotic Nitrogen fixation. In : *Nitrogen fixation in agriculture, forestry, ecology, and the environment*. Ed. Werner D., et Newton W.E. Springer, the Netherlands , 89-112.
- Sall K., 1987.** Influence du déficit hydrique sur les activités nitrates réductase et nitrogénase chez le soja (*Glycine max. L.Merrill*). Thèse Doctorat. INP-ENAS , Toulouse France , 140p.
- Sanchez-Diaz M., Tapia C., Carmen Antolin M., 2008.** Abscisic acid and drought response of canarian laurel forest tree species growing under controlled conditions. *Environmental and Experimental Botany* , 64 , 155–161.
- Sarker P.C., Rahman M.F., Shiblee M.A., Muqit A., M.Uddin S.M. et Anwar M.N., 2001.** Effect of Rhizobium inoculants on Cowpea under rainfed condition. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 4, 6, 654-656.
- Sawadogo A., 2009.** Evaluation de la production du niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walpers) en condition de stress hydrique: contribution au phénotypage et à la sélection du niébé pour la résistance à la sécheresse. Mémoire d'Ingenieur , Université Polytechnique De Bobo-Dioulasso Institut Du Developpement Rural , Burkina Faso , 70p.
- Schubert RR et Coker GT, 1981.** Nitrogen and carbon assimilation in N –fixing plants. Short-term studies using ¹³N and ¹⁴C. In *advances in chemistry series 197*. JWRoot and KA Krohn. eds. Amer. Chem. Soc., 317-339.
- Schultze M., et Kondorosi A., 1998.** Regulation of symbiotic root nodule development *Annual Review of Genetics*, 32, 33-57.
- Serraj R. et Drevon J.J., 1994.** Effet de la salinité et de la source d'azote sur la croissance et la fixation biologique de l'azote chez la luzerne. In : *Recent Developments in Biological Nitrogen Fixation Research in Africa*. Ed. Sadiki et Hillali , IAV Hassen II. Rabat , Morocco , 163-168.
- Serraj R., Sinclair T.R. et Purcell L.C., 1999.** Symbiotique N₂ response to drought. *Journal of Experimental Botany*, 50, 331, 143-155.
- Serraj R., Vadez V. et Sinclair T.R., 2001.** Feedback regulation of symbiotic N₂ fixation under drought stress. *Agronomie*, 21, 621–626.
- Serraj R. et Adu-Gyamfi J., 2004.** Role of symbiotic nitrogen fixation in the improvement of legume productivity under stressed environments. *West African Journal of Applied Ecology* , 6 , 95-109.
- Shamsun Noor L., Robin C., Schontz D., Heulin T. et Guchert A., 1989.** Effet d'un déficit hydrique sur le tefle blanc (*Trifolium repens* L.) I. Importance du cultivar. *Agronomie*, 9, 251-257.

- Shao H.B., Chu L.Y., Cheruth A.J., Zhao C.X.**, 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biologies*, 331, 215–225.
- Singer S.M., Helmy Y. I., Maras A.N. et Abou-Hadid A.F.**, 1996. Growth and development of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under water-stress. *Cahiers Options Méditerranéennes*, 31, 241-250
- Singh G. et Rai V.K.**, 1981. Free proline accumulation and drought resistance in *Cicer arietinum* L. *Biologia Plantarum* (PRAHA), 23, 2, 86-90.
- Singh B.B.**, 2005a. Cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. In : Genetic Resources, Chromosome Engineering, And Crop Improvement *Grain Legumes*. Ed : Singh R.J. et Jauhar P.P. CRC Press Taylor & Francis Group 6000 Broken Sound Parkway NW, Suite 300 Boca Raton, 138-196.
- Singh B.B.**, 2005b. Cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. In : Genetic Resources, Chromosome Engineering, And Crop Improvement. Ed : Singh R.J. et Jauhar P.P. CRC Press, LLC , 117-161.
- Slama I., Messedi D., Ghnaya T., Savouré A. et Abdelly C.**, 2006. Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. *Environmental and Experimental Botany* , 56 , 231–238
- Slama I., Ghnaya T., Savouré A. et Abdelly C.**, 2008. Combined effects of long-term salinity and soil drying on growth, water relations, nutrient status and proline accumulation of *Sesuvium portulacastrum*. *C. R. Biologies* , 331 , 442–451
- Smartt J.**, 1999. Grain legumes: Evolution and genetic resources. Ed : Cambridge University Press , 140-175.
- Suliman A.H. et Ahmed F.G.**, 2010. . Effect of water potentials on growth and yield of cowpea (*Vigna Unguiculata* [L] Walp). *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 6, 4, 401-410.
- Sultana, N., Ikeda T. et Itoh R.**, 1999. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. *Environ. Exp. Bot.*, 42, 211–220.
- Suzuki A., Akune M., Kogiso M., Imagama Y., Osuki K., Uchiumi T., Higashi S., Han S.H., Yoshida S., Asami T. et Abe M.**, 2004. Control of nodule number by the phytohormone abscisic acid in the roots of two leguminous species. *Plant Cell Physiol.* 45, 7, 914-922.
- Svistoonoff S.**, 2003. Implication d'une subtilase dans les étapes précoces des symbioses actinorhiziennes. Thèse Doctorat , Université Montpellier II , 67p.
- Szabados L. et Savoure A.**, 2009. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15, 89-97.
- Tardieu F., Ameglio T., Bréda N. et Dayau S.** 1995. Régulation des transferts hydriques chez les plantes soumises à la sécheresse. Actes de L'Ecole-Chercheurs, INRA, Bioclimatologie. Le Croisic 3-7 avril 1995, 61-82.
- Tardieu F.**, 2006. Perception de la sécheresse par la plante. Conséquences sur la productivité et sur la qualité des produits récoltés. In : Sécheresse et agriculture Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Ed. Expertise scientifique collective, INRA , Paris , 49-67.

- Tardieu F., Zivy M.**, 2006. Amélioration génétique de la tolérance des cultures à la sécheresse. In : Sécheresse et agriculture Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Ed. Expertise scientifique collective, INRA , Paris ,242-257.
- Thies J.E., Singleton P.W., Bohlool B.B.**, 1991. Influence of the size of indigenous rhizobial populations on establishment and symbiotic performance of introduced rhizobia on field-grown legumes. *Applied And Environmental Microbiology*, 57, 1, 19-28.
- Tiliouine W.**, 2008. Etude de la symbiose à *Rhizobium* chez l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) : aspects microbiologique, physiologique et biochimiques et agronomique. Thèse magister, Institut National Agronomique El Harrach Alger, 83p.
- Tillard P. et Drevon J.J.**, 1988. Nodulation and nitrogenase activity of chickpea cultivar INRA 199 inoculated with different strains of *Rhizobium ciceri*. *Agronomie*, 8, 5, 387-392.
- Timko M., Ehlers J., Roberts P.**, 2007. Cowpea. In : *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants volume 3 : Pulses, Sugar and Tuber Crops*. Ed. Chittaranjan Kole , Springer-Verlag Berlin Heidelberg , 49-67.
- Timko M.P, Singh B.B.**, 2008. Cowpea, a multifunctional legume. In : *Genomics of tropical crop plants*. Ed: Paul H. Moore · Ray Ming , Springer Science+Business Media, LLC, 233 Spring Street, New York, NY 10013, USA , 227-258.
- Venderborght T et Baudoin J.P.**, (2001). Légumineuses à grain : Niébé. In : *Agriculture en Afrique Tropical*. R, Raemaekers (éditeur) , DGCI ,Bruxelles , 368-383.
- Verdoy D., Lucas M.M., Manrique E., Covarrubias A.A., De Felipe M.R. et Pueyo J.J.**, 2004. Differential organ-specific response to salt stress and water deficit in nodulated bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant, Cell and Environment* , 27 , 757–767.
- Vincent J.M.**, 1970. A Manual for the practical study of the root-nodule bacteria. International Biological Programme, Handbook N°15, Oxford : Blackuell scientific publications, 164p.
- Vincent J.M.**, 1979. The identification and classification of hizobium. *Soc.Appl.Bact. Tech. Ser.*, 14, 49-69.
- Wade T.K., Diouf O., Ndoiyel I., Sall C.E., Braconnier S. et Neyral M.**, 2006. Water-condition effects on rhizobia competition for cowpea nodule occupancy. *African Journal of Biotechnology*,5, 16, 1457-1463.
- Winch T.**, 2006. *Growing Food A Guide to Food Production*. Springer, P.O. Box 17, 3300 AA Dordrecht, The Netherlands , 158-161.
- Woo K.C., Atkins C.A. et Pate J.S.**, 1980. Biosynthesis of Ureides from Purines in a Cell-free System from Nodule Extracts of Cowpea [*Vigna unguiculata* (L) Walp. *Plant Physiol.* 66, 735-739.
- Wright G.C. et Rachaputi N.C.**, 2004. Drought and Drought Resistance. In : *Encyclopedia of plant and crop science*. Ed : R. M. Goodman, *Rutgers University, New Brunswick, New Jersey, USA* , 386-390.
- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T.**, 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant physiol.*, special issue 2003, 187–206.

Yousfi N., Slama I., Ghnaya T., Savoure A. et Abdelly C., 2010. Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations. *C. R. Biologies*, 333, 205–213

Zablotowics R.M. et Focht D.D., 1981. Physiological Characteristics of Cowpea Rhizobia: Evaluation of Symbiotic Efficiency in *Vigna unguiculata*. *Applied And Environmental Microbiology*, 41, 3, 679-685.

Zahran H.H., 1999. *Rhizobium*-Legume Symbiosis and Nitrogen Fixation under Severe Conditions and in an Arid Climate. *Microbiology and molecular biology reviews*, 63, 4, 968–989.

Zang H. 1982. La fertilisation des cultures légumières. Ed. C.T.I.F.L. 395p.

Zeuz N., 1999. Effect of mulch application in combination with NPK fertilizer in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp., Leguminosae) on two key pests, *Maruca vitrata* F. (Lepidoptera: Pyralidae) and *Megalurothrips sjostedti* Trybom (Thysanoptera: Thripidae), and their respective parasitoids. Thèse Doctorat , Institute of Phytomedicine University of Hohenheim Department of Applied Entomology: Prof. Dr. C. P. W. Zebitz , 374p.

Annexe

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	28941.49	11	2631.04				
VAR. FACTEUR 1	22089.12	2	11044.56	24.73	0.0017		
VAR. BLOCS	4172.42	3	1390.81	3.11	0.1098		
VAR. RESIDUELLE 1	2679.95	6	446.66			21.13	78.1*
VAR. TOTALE	95812.59	119	805.15				
VAR. FACTEUR 2	23213.01	1	23213.01	54.91	0.0000		
VAR. FACTEUR 3	1566.13	4	391.53	0.93	0.4544		
VAR. INTER F1*2	566.72	2	283.36	0.67	0.5192		
VAR. INTER F1*3	2714.97	8	339.37	0.80	0.6032		
VAR. INTER F2*3	1018.53	4	254.63	0.60	0.6651		
VAR. INTER F1*2*3	3546.36	8	443.30	1.05	0.4076		
VAR. TOT. S-BLOC	28941.49	11	2631.04	6.22	0.0000		
VAR. RESIDUELLE 2	34245.38	81	422.78			20.56	76.0*

Tableau 2 :

Tableau 2 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	45,92500		20,65000		14,60000	
Populations	P1			P2		
moyennes	13,15000			40,96667		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	27,50000	32,87500	21,50000	26,91667	26,50000	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	9808.96	11	891.72				
VAR. FACTEUR 1	2495.65	2	1247.82	1.53	0.2902		
VAR. BLOCS	2428.77	3	809.59	0.99	0.4579		
VAR. RESIDUELLE 1	4884.55	6	814.09			28.53	77.6*
VAR. TOTALE	121662.39	119	1022.37				
VAR. FACTEUR 2	71614.09	1	71614.09	197.19	0.0000		
VAR. FACTEUR 3	1349.97	4	337.49	0.93	0.4526		
VAR. INTER F1*2	348.06	2	174.03	0.48	0.6267		
VAR. INTER F1*3	2093.30	8	261.66	0.72	0.6742		
VAR. INTER F2*3	3320.14	4	830.04	2.29	0.0664		
VAR. INTER F1*2*3	3711.11	8	463.89	1.28	0.2664		
VAR. TOT. S-BLOC	9808.96	11	891.72	2.46	0.0106		
VAR. RESIDUELLE 2	29416.75	81	363.17			19.06	51.8*

Tableau 3 :

Tableau 4 :

**Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.)
inoculées par quatre souches rhizobia autochtones**

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	42,55000		36,38750		31,40000	
Populations	P1			P2		
moyennes	12,35000			61,20833		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	33,68750	42,58333	33,22917	37,04167	37,35417	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	1893.63	11	172.15				
VAR.FACTEUR 1	1615.55	2	807.78	49.30	0.0004		
VAR.BLOCS	179.76	3	59.92	3.66	0.0829		
VAR.RESIDUELLE 1	98.32	6	16.39			4.05	23.8*
VAR.TOTALE	3764.93	119	31.64				
VAR.FACTEUR 2	27.07	1	27.07	1.59	0.2083		
VAR.FACTEUR 3	67.47	4	16.87	0.99	0.4187		
VAR.INTER F1*2	12.95	2	6.48	0.38	0.6902		
VAR.INTER F1*3	165.78	8	20.72	1.22	0.2996		
VAR.INTER F2*3	72.47	4	18.12	1.06	0.3805		
VAR.INTER F1*2*3	145.88	8	18.24	1.07	0.3920		
VAR.TOT.S-BLOC	1893.63	11	172.15	10.11	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	1379.67	81	17.03			4.13	24.2*

Tableau 5 :

Tableau 6 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	21,65000		16,75000		12,67500	
Populations	P1			P2		
moyennes	17,50000			16,55000		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	15,79167	18,12500	16,95833	17,29167	16,95833	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	25.93	11	2.36				
VAR.FACTEUR 1	22.37	2	11.18	43.76	0.0005		
VAR.BLOCS	2.03	3	0.68	2.64	0.1435		
VAR.RESIDUELLE 1	1.53	6	0.26			0.51	58.6*
VAR.TOTALE	36.00	119	0.30				
VAR.FACTEUR 2	0.68	1	0.68	9.09	0.0035		
VAR.FACTEUR 3	0.45	4	0.11	1.48	0.2150		
VAR.INTER F1*2	0.57	2	0.28	3.77	0.0266		
VAR.INTER F1*3	0.74	8	0.09	1.23	0.2914		
VAR.INTER F2*3	0.20	4	0.05	0.67	0.6182		
VAR.INTER F1*2*3	1.34	8	0.17	2.23	0.0335		
VAR.TOT.S-BLOC	25.93	11	2.36	31.33	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	6.09	81	0.08			0.27	31.8*

Tableau 7 :

Tableau 8 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	1,391000		0,864500		0,333500	
Populations	P1			P2		
moyennes	0,938500			0,787500		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	0,814583	0,840000	0,805000	0,972083	0,883333	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	30.31	11	2.76				
VAR.FACTEUR 1	17.78	2	8.89	10.57	0.0114		
VAR.BLOCS	7.48	3	2.49	2.96	0.1192		
VAR.RESIDUELLE 1	5.05	6	0.84			0.92	55.0*
VAR.TOTALE	59.96	119	0.50				
VAR.FACTEUR 2	13.87	1	13.87	100.01	0.0000		
VAR.FACTEUR 3	0.85	4	0.21	1.53	0.1991		
VAR.INTER F1*2	1.44	2	0.72	5.18	0.0077		
VAR.INTER F1*3	0.73	8	0.09	0.66	0.7270		
VAR.INTER F2*3	0.60	4	0.15	1.08	0.3707		
VAR.INTER F1*2*3	0.94	8	0.12	0.85	0.5653		
VAR.TOT.S-BLOC	30.31	11	2.76	19.87	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	11.23	81	0.14			0.37	22.3*

Tableau 9 :

Tableau 10 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	2,099000		1,737125		1,165250	
Populations	P1			P2		
moyennes	1,328167			2,006083		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	1,624792	1,527917	1,679375	1,750208	1,753333	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	72.37	11	6.58				
VAR.FACTEUR 1	64.82	2	32.41	51.40	0.0003		
VAR.BLOCS	3.77	3	1.26	1.99	0.2165		
VAR.RESIDUELLE 1	3.78	6	0.63			0.79	12.4*
VAR.TOTALE	214.37	119	1.80				
VAR.FACTEUR 2	7.50	1	7.50	6.57	0.0118		
VAR.FACTEUR 3	5.12	4	1.28	1.12	0.3527		
VAR.INTER F1*2	13.65	2	6.82	5.98	0.0039		
VAR.INTER F1*3	3.68	8	0.46	0.40	0.9155		
VAR.INTER F2*3	4.58	4	1.15	1.00	0.4113		
VAR.INTER F1*2*3	15.02	8	1.88	1.64	0.1245		
VAR.TOT.S-BLOC	72.37	11	6.58	5.76	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	92.45	81	1.14			1.07	16.7*

Tableau 11 :

Tableau 12 :

Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	7,275000		6,400000		5,475000	
Populations	P1			P2		
moyennes	6,133333			6,633333		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	6,125000	6,625000	6,166667	6,583333	6,416667	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	131273.47	11	11933.95				
VAR. FACTEUR 1	122665.75	2	61332.88	58.17	0.0003		
VAR. BLOCS	2280.98	3	760.33	0.72	0.5768		
VAR. RES IDUELLE 1	6326.73	6	1054.46			32.47	39.7*
VAR. TOTALE	212928.75	119	1789.32				
VAR. FACTEUR 2	1943.97	1	1943.97	3.17	0.0749		
VAR. FACTEUR 3	5664.94	4	1416.23	2.31	0.0638		
VAR. INTER F1*2	4536.20	2	2268.10	3.70	0.0283		
VAR. INTER F1*3	10574.16	8	1321.77	2.16	0.0393		
VAR. INTER F2*3	1533.30	4	383.32	0.63	0.6484		
VAR. INTER F1*2*3	7789.19	8	973.65	1.59	0.1402		
VAR. TOT. S-BLOC	131273.47	11	11933.95	19.48	0.0000		
VAR. RES IDUELLE 2	49613.53	81	612.51			24.75	30.2*

Tableau 13 :

Tableau 14 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	120,5343		82,8918		42,2383	
Populations	P1			P2		
moyennes	77,86333			85,91283		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	72,26125	92,34542	76,90458	84,48708	83,44208	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	4569.60	11	415.42				
VAR. FACTEUR 1	4311.76	2	2155.88	76.51	0.0001		
VAR. BLOCS	88.77	3	29.59	1.05	0.4373		
VAR. RES IDUELLE 1	169.07	6	28.18			5.31	40.6*
VAR. TOTALE	6836.51	119	57.45				
VAR. FACTEUR 2	0.12	1	0.12	0.01	0.9300		
VAR. FACTEUR 3	137.56	4	34.39	2.05	0.0939		
VAR. INTER F1*2	145.20	2	72.60	4.33	0.0162		
VAR. INTER F1*3	246.68	8	30.84	1.84	0.0811		
VAR. INTER F2*3	55.70	4	13.92	0.83	0.5117		
VAR. INTER F1*2*3	323.51	8	40.44	2.41	0.0217		
VAR. TOT. S-BLOC	4569.60	11	415.42	24.78	0.0000		
VAR. RES IDUELLE 2	1358.14	81	16.77			4.09	31.3*

Tableau 15 :

Tableau 16 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	20,62800		12,68050		5,96225	
Populations	P1			P2		
moyennes	13,05850			13,12200		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	11,43208	14,67833	12,57292	13,48417	13,28375	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	602.98	11	54.82				
VAR.FACTEUR 1	548.28	2	274.14	60.30	0.0002		
VAR.BLOCS	27.42	3	9.14	2.01	0.2138		
VAR.RESIDUELLE 1	27.28	6	4.55			2.13	43.8*
VAR.TOTALE	1213.73	119	10.20				
VAR.FACTEUR 2	155.00	1	155.00	37.48	0.0000		
VAR.FACTEUR 3	25.19	4	6.30	1.52	0.2021		
VAR.INTER F1*2	14.24	2	7.12	1.72	0.1833		
VAR.INTER F1*3	40.80	8	5.10	1.23	0.2902		
VAR.INTER F2*3	19.26	4	4.82	1.17	0.3323		
VAR.INTER F1*2*3	21.26	8	2.66	0.64	0.7411		
VAR.TOT.S-BLOC	602.98	11	54.82	13.25	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	334.99	81	4.14			2.03	41.8*

Tableau 17 :

Tableau 18 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	7,779500		4,118000		2,707500	
Populations	P1			P2		
moyennes	3,731833			6,004833		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	4,308333	5,393750	4,326667	5,174167	5,138750	

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	31.67	11	2.88				
VAR.FACTEUR 1	29.48	2	14.74	96.32	0.0001		
VAR.BLOCS	1.27	3	0.42	2.77	0.1332		
VAR.RESIDUELLE 1	0.92	6	0.15			0.39	33.9*
VAR.TOTALE	62.53	119	0.53				
VAR.FACTEUR 2	7.86	1	7.86	36.53	0.0000		
VAR.FACTEUR 3	1.46	4	0.37	1.70	0.1567		
VAR.INTER F1*2	0.47	2	0.24	1.10	0.3384		
VAR.INTER F1*3	2.26	8	0.28	1.31	0.2487		
VAR.INTER F2*3	0.44	4	0.11	0.51	0.7339		
VAR.INTER F1*2*3	0.95	8	0.12	0.55	0.8165		
VAR.TOT.S-BLOC	31.67	11	2.88	13.38	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	17.43	81	0.22			0.46	40.2*

Tableau 19 :

Tableau 20 :

**Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.)
inoculées par quatre souches rhizobia autochtones**

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2
moyennes	1,820750		1,009000		0,633000
Populations	P1			P2	
moyennes	0,898333			1,410167	
Souches	S0	S1	S2	S3	S4
moyennes	0,990417	1,291667	1,064167	1,199583	1,225417

Tableau 21 :

	SCE	DDL	CARRE MOYENS	test F	PROB	ET	CV
VAR.TOT.S-BLOC	0,024166	11	0,009994				
Régime hydrique	0,014136	2	0,007068	16,9447268	**		
bloc	0,007527	3	0,002509	6,01495683	*		
Régime hydrique*bloc	0,002503	6	0,000417				
						0.02042	21.95%
Total	0,124582	119					
Population	0,044315	1	0,044315	85,4686141	***		
Souche	0,001412	4	0,000353	0,68103672			
Régime hydrique*Population	0,000006	2	0,000003	0,00532696			
Régime hydrique*Souche	0,003039	8	0,000380	0,73273728			
Population*Souche	0,003257	4	0,000814	1,570495			
Régime hydrique*Population*Souche	0,006390	8	0,000799	1,54052745			
VAR.TOT.S-BLOC	0,024166	11	0,009994	19,275203	***		
VAR.RESIDUELLE 2	0,041997	81	0,000518485			0.02277	24.47%

Tableau 22 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2
moyennes	0,092664		0,079912		0,106491
Populations	P1			P2	
moyennes	0,073805			0,112239	
Souches	S0	S1	S2	S3	S4
moyennes	0,092048	0,089106	0,097134	0,089851	0,096972

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	8289.81	11	753.62				
VAR. FACTEUR 1	7490.11	2	3745.06	45.79	0.0004		
VAR. BLOCS	308.93	3	102.98	1.26	0.3697		
VAR. RESIDUELLE 1	490.77	6	81.79			9.04	12.2*
VAR. TOTALE	12295.65	119	103.32				
VAR. FACTEUR 2	0.03	1	0.03	0.00	0.9726		
VAR. FACTEUR 3	45.34	4	11.33	0.42	0.7951		
VAR. INTER F1*2	456.37	2	228.19	8.48	0.0005		
VAR. INTER F1*3	609.19	8	76.15	2.83	0.0081		
VAR. INTER F2*3	174.41	4	43.60	1.62	0.1759		
VAR. INTER F1*2*3	540.34	8	67.54	2.51	0.0173		
VAR. TOT. S-BLOC	8289.81	11	753.62	28.00	0.0000		
VAR. RESIDUELLE 2	2180.16	81	26.92			5.19	7.0*

Tableau 23 :

Tableau 24 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	83,94588		73,53399		64,61320	
Populations	P1			P2		
moyennes	74,01323			74,04881		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	74,21273	73,37428	74,05297	73,44432	75,07082	

Tableau 25 :

	ddl	SCE	CM	F	PROB	ET	CV
VAR.TOT.S-BLOC	11	9046,46	822,4055213				
Régime hydrique	2	7373,23	3686,62	14,28631253	0,00		
bloc	3	124,91	41,64	0,161355793	ns		
Régime hydrique*bloc	6	1548,31	258,05				
						16.06	76.90%
Total	119	12938,82					
Population	1	5,75	5,75	0,148268271	ns		
Souche	4	267,57	66,89	1,723940043	ns		
Régime hydrique*Population	2	5,57	2,78	0,071741495	ns		
Régime hydrique*Souche	8	346,55	43,32	1,116392433	ns		
Population*Souche	4	44,96	11,24	0,28968466	ns		
Régime hydrique*Population*Souche	8	78,94	9,87	0,254316267	ns		
VAR.TOT.S-BLOC	11	9046,46	822,4054545	21,19463059	0,00		
VAR.RESIDUELLE 2	81	3143,01	38,80253779			6.229	29.82%

Tableau 26 :

Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.) inoculées par quatre souches rhizobia autochtones

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	13,82165		17,02158		31,81724	
Populations	P1			P2		
moyennes	20,66786			21,10578		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	20,96404	22,24710	22,76752	18,87398	19,58146	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	8258.91	11	750.81				
VAR. FACTEUR 1	7513.38	2	3756.69	113.30	0.0001		
VAR. BLOCS	546.58	3	182.19	5.49	0.0378		
VAR. RES IDUELLE 1	198.95	6	33.16			5.76	25.5*
VAR. TOTALE	10311.29	119	86.65				
VAR. FACTEUR 2	229.05	1	229.05	14.39	0.0004		
VAR. FACTEUR 3	132.46	4	33.11	2.08	0.0899		
VAR. INTER F1*2	25.71	2	12.85	0.81	0.4530		
VAR. INTER F1*3	108.93	8	13.62	0.86	0.5584		
VAR. INTER F2*3	83.04	4	20.76	1.30	0.2748		
VAR. INTER F1*2*3	183.90	8	22.99	1.44	0.1904		
VAR. TOT. S-BLOC	8258.91	11	750.81	47.17	0.0000		
VAR. RES IDUELLE 2	1289.30	81	15.92			3.99	17.6*

Tableau 27 :

Tableau 28:

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	13,75175		21,10562		32,95896	
Populations	P1			P2		
moyennes	23,98749			21,22340		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	21,87228	21,83939	21,77253	23,06946	24,47355	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	120.66	11	10.97				
VAR. FACTEUR 1	81.66	2	40.83	15.04	0.0045		
VAR. BLOCS	23.73	3	7.91	3.11	0.1102		
VAR. RES IDUELLE 1	15.28	6	2.55			1.60	32.0*
VAR. TOTALE	239.88	119	2.02				
VAR. FACTEUR 2	6.28	1	6.28	6.73	0.0109		
VAR. FACTEUR 3	2.94	4	0.73	0.79	0.5400		
VAR. INTER F1*2	8.12	2	4.06	4.34	0.0160		
VAR. INTER F1*3	10.52	8	1.31	1.41	0.2054		
VAR. INTER F2*3	0.97	4	0.24	0.26	0.9018		
VAR. INTER F1*2*3	14.73	8	1.84	1.97	0.0603		
VAR. TOT. S-BLOC	120.66	11	10.97	11.74	0.0000		
VAR. RES IDUELLE 2	75.66	81	0.93			0.97	19.4*

Tableau 29 :

Tableau 30 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	5,892169		5,172409		3,896456	
Populations	P1			P2		
moyennes	4,758640			5,215382		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	4,769278	5,047037	4,845316	5,191508	5,081916	

	S.C.E.	DDL	CARRES MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	184.03	11	16.73				
VAR.FACTEUR 1	139.94	2	69.97	15.38	0.0049		
VAR.ELOCS	16.79	3	5.60	1.23	0.3781		
VAR.RES IDUELLE 1	27.29	6	4.55			2.13	38.8*
VAR.TOTALE	396.48	119	3.33				
VAR.FACTEUR 2	10.89	1	10.89	5.68	0.0186		
VAR.FACTEUR 3	3.95	4	0.99	0.51	0.7282		
VAR.INTER F1*2	8.15	2	4.07	2.12	0.1238		
VAR.INTER F1*3	9.43	8	1.18	0.61	0.7644		
VAR.INTER F2*3	11.24	4	2.81	1.47	0.2192		
VAR.INTER F1*2*3	13.46	8	1.68	0.88	0.5399		
VAR.TOT.S-BLOC	184.03	11	16.73	8.72	0.0000		
VAR.RES IDUELLE 2	155.33	81	1.92			1.38	25.2*

Tableau 31 :

Tableau 32 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	6,752170		5,639863		4,117558	
Populations	P1			P2		
moyennes	5,201930			5,804464		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	5,305440	5,646810	5,474355	5,769322	5,320059	

Tableau 33 :

**Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.)
inoculées par quatre souches rhizobia autochtones**

	S.C.E	DDL	CARRES MOYENS	TEST F	PROB	ET	CV
VAR.TOT.S-BLOC	52,146	11	24,6759				
Régimes hydrique	46,8459	2	23,423	45,5965587	***		
bloc	2,2179	3	0,7393	1,43913798			
Régimes hydrique*bloc	3,0822	6	0,5137	0,99999805			
						0.7167	29.23%
Total	67,5521	119					
Population	0,0005	1	0,0005	0,00372301			
Souche	0,5327	4	0,1332	0,99165364			
Régimes hydrique*Population	0,4957	2	0,2479	1,84555525			
Régimes hydrique*Souche	0,741	8	0,0926	0,68967103			
Population*Souche	0,5529	4	0,1382	1,02931167			
RH*Population*Souche	2,1986	8	0,2748	2,04635967			
VAR.TOT.S-BLOC	52,146	11	24,6759	183,737156	***		
VAR.RESIDUELLE 2	10,8847	81	0,134378465			0.3665	14.95%

Tableau 34 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	3,036070		2,190990		1,508495	
Populations	P1			P2		
moyennes	2,245689			2,244682		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	2,303863	2,229048	2,124988	2,261315	2,306712	

	S.C.E.	DDL	CARRES MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	10319.29	11	938.12				
VAR.FACTEUR 1	9465.71	2	4732.86	40.14	0.0006		
VAR.BLOCS	146.09	3	48.70	0.41	0.7515		
VAR.RESIDUELLE 1	707.49	6	117.91			10.86	58.2*
VAR.TOTALE	15996.99	119	134.43				
VAR.FACTEUR 2	1817.41	1	1817.41	60.25	0.0000		
VAR.FACTEUR 3	70.78	4	17.70	0.59	0.6762		
VAR.INTER F1*2	601.82	2	300.91	9.98	0.0002		
VAR.INTER F1*3	322.87	8	40.36	1.34	0.2363		
VAR.INTER F2*3	98.05	4	24.51	0.81	0.5229		
VAR.INTER F1*2*3	323.60	8	40.45	1.34	0.2349		
VAR.TOT.S-BLOC	10319.29	11	938.12	31.10	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	2443.17	81	30.16			5.49	29.4*

Tableau 35 :

Tableau 36 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2
moyennes	30,10000		17,42500		8,45000
Populations	P1			P2	
moyennes	22,55000			14,76667	
Souches	S0	S1	S2	S3	S4
moyennes	19,37500	18,45833	17,33333	18,66667	19,45833

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	1561691.25	11	141971.94				
VAR.FACTEUR 1	1416841.50	2	708420.75	33.17	0.0008		
VAR.BLOCS	15719.75	3	5573.25	0.26	0.8516		
VAR.RESIDUELLE 1	128130.00	6	21355.00			146.13	70.6*
VAR.TOTALE	2187806.75	119	18384.93				
VAR.FACTEUR 2	59096.25	1	59096.25	12.19	0.0009		
VAR.FACTEUR 3	17278.00	4	4319.50	0.89	0.4747		
VAR.INTER F1*2	33773.13	2	16886.56	3.48	0.0345		
VAR.INTER F1*3	60576.13	8	7572.02	1.56	0.1485		
VAR.INTER F2*3	16480.25	4	4120.06	0.85	0.4995		
VAR.INTER F1*2*3	46362.75	8	5795.34	1.20	0.3117		
VAR.TOT.S-BLOC	1561691.25	11	141971.94	29.30	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	392549.00	81	4846.28			69.62	33.6*

Tableau 37 :

Tableau 38:

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2
moyennes	347,9000		189,5750		83,4500
Populations	P1			P2	
moyennes	229,1667			184,7833	
Souches	S0	S1	S2	S3	S4
moyennes	218,7500	207,1250	184,5833	208,6667	215,7500

	S.C.E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E.T.	C.V.
VAR.TOT.S-BLOC	104606.09	11	9509.64				
VAR.FACTEUR 1	95279.22	2	47639.61	35.96	0.0007		
VAR.BLOCS	1377.69	3	459.23	0.35	0.7945		
VAR.RESIDUELLE 1	7949.18	6	1324.86			36.40	68.9*
VAR.TOTALE	137084.92	119	1151.97				
VAR.FACTEUR 2	1461.89	1	1461.89	4.76	0.0303		
VAR.FACTEUR 3	1249.28	4	312.32	1.02	0.4045		
VAR.INTER F1*2	1117.22	2	558.61	1.82	0.1666		
VAR.INTER F1*3	2134.09	8	266.76	0.87	0.5474		
VAR.INTER F2*3	433.55	4	108.39	0.35	0.8425		
VAR.INTER F1*2*3	1204.83	8	150.60	0.49	0.8604		
VAR.TOT.S-BLOC	104606.09	11	9509.64	30.96	0.0000		
VAR.RESIDUELLE 2	24877.98	81	307.14			17.53	33.2*

Tableau 39 :

Tableau 40 :

**Effet du stress hydrique sur le comportement de deux populations de niébé (*Vigna unguiculata* L.)
inoculées par quatre souches rhizobia autochtones**

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	88,78675		49,75675		19,97200	
Populations	P1			P2		
moyennes	56,32883			49,34817		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	57,07583	49,28917	49,36958	52,55542	55,90250	

	S. C. E.	DDL	CARRÉS MOYENS	TEST F	PROBA	E. T.	C. V.
VAR. TOT. S-BLOC	61288.90	11	5571.72				
VAR. FACTEUR 1	56284.50	2	28142.25	39.20	0.0006		
VAR. BLOCS	697.24	3	232.41	0.32	0.8096		
VAR. RESIDUELLE 1	4307.16	6	717.86			26.79	65.0*
VAR. TOTALE	89035.77	119	748.20				
VAR. FACTEUR 2	4922.29	1	4922.29	23.29	0.0000		
VAR. FACTEUR 3	759.93	4	189.98	0.90	0.4702		
VAR. INTER F1*2	2247.97	2	1123.99	5.32	0.0069		
VAR. INTER F1*3	1568.84	8	196.10	0.93	0.4989		
VAR. INTER F2*3	262.58	4	65.64	0.31	0.8705		
VAR. INTER F1*2*3	866.78	8	108.35	0.51	0.8444		
VAR. TOT. S-BLOC	61288.90	11	5571.72	26.36	0.0000		
VAR. RESIDUELLE 2	17118.48	81	211.34			14.54	35.3*

Tableau 41 :

Tableau 42 :

Régime hydrique	RH0		RH1		RH2	
moyennes	68,82925		38,81900		15,94000	
Populations	P1			P2		
moyennes	47,60067			34,79150		
Souches	S0	S1	S2	S3	S4	
moyennes	44,55625	38,74875	38,29333	40,78083	43,60125	

