

AGRONOMIE AFRICAINÉ



Tiré à part

AVRIL / APRIL 2007

**Revue Scientifique coéditée par l'Association Ivoirienne des Sciences Agronomiques (AISA/IAAS)
et le Conseil Ouest et Centre Africain pour la Recherche et le Développement Agricoles
(CORAF/WECARD)**

***Scientific Journal issued by the Ivorian Association for Agricultural Sciences (AISA/IAAS)
and the West and Central African Council for Agricultural Research and Development
(CORAF/WECARD)***

STATUT HYDRIQUE ET CAPACITES PHOTOSYNTHETIQUES DE DEUX VARIETES DE NIEBE (*Vigna unguiculata* (L.) WALPERS) SOUMISES AU STRESS HYDRIQUE

Y. C. BROU¹, O. DIOUF², A. ZEZE¹ et M. EYLETTERS³

¹Institut National Polytechnique Félix Houphouët-Boigny (INP-HB), Dépt. ARA, Laboratoire d'Agronomie,
B.P. 1313 Yamoussoukro, Côte-d'Ivoire ; E-mail : ycasimir_brou@yahoo.fr

²Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse CERAAS, Thiès-Escale, B.P. 1339 Thiès,
Sénégal.

³Laboratoire de Physiologie et Agrotechnologies végétales (CP 169), 50 Av. FD Roosevelt 1050 Bruxelles, Belgique.

RESUME

Le statut hydrique et les variations des échanges de CO₂ photosynthétique ont été étudiées chez deux variétés de niébé (*Vigna unguiculata* L. Walp.). Les processus biochimiques susceptibles d'être à l'origine de ces variations ont été interprétés en relation avec les conditions hydriques de ces plantes. Les paramètres photosynthétiques associés aux échanges de CO₂ entre la plante et l'atmosphère ont été déterminés à l'aide de l'analyseur de gaz à capteurs infrarouges. L'intensité du stress hydrique a été évaluée par la mesure du potentiel hydrique et du contenu relatif en eau des plantes. La courbe de libération de l'eau obtenue en représentant le contenu relatif en eau en fonction du potentiel hydrique confirme la plus grande résistance de la variété Bambey 21 par rapport à TN88-63 au stress hydrique. Le stress hydrique induit la diminution de la conductance stomatique et du taux de photosynthèse nette tandis qu'il provoque une augmentation de la concentration intercellulaire de CO₂ dans la chambre sous-stomatique, lesquelles observations sont plus marquées chez TN88-63 que chez Bambey 21. L'interprétation intégrée des variations de ces paramètres permet de mieux montrer leur caractère discriminant pour la comparaison de variétés vis-à-vis du stress hydrique.

Mots clés : Photosynthèse, stress hydrique, échanges gazeux, niébé, Côte d'Ivoire.

ABSTRACT

WATER STATUS AND PHOTOSYNTHETIC CAPACITIES OF TWO COWPEA (*Vigna unguiculata* (L.) WALPERS) VARIETIES
SUBMITTED TO WATER STRESS

Water status and variations of photosynthetic CO₂ exchange parameters were studied in two cowpea varieties (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) with contrasted responses to water stress. The biochemical processes supposed to sustain these variations were analysed mostly in relation to the water status of the plants, with particular emphasis on the relationships between these processes. Photosynthetic parameters were determined using an infrared gas analyser and water stress intensity was assessed through water potential and relative water content measurements. The water release curve obtained by plotting the relative water content as a function of water potential confirms the higher resistance to water stress of the Bambey 21 variety, as compared to the TN88-63. Water stress induced a decrease in stomatal conductance and in net photosynthesis rate, while it caused an increase in the intercellular CO₂ concentration in the sub-stomatal chamber. The changes were more pronounced in TN88-63 than in Bambey 21. The integrated interpretation of variations in these parameters allows to better explain the discriminating characters for the comparison of varieties with regard to water stress.

Keywords : Photosynthesis, water stress, gas exchange, cowpea, Côte d'Ivoire.

INTRODUCTION

Les travaux relatifs aux réponses du niébé (*Vigna unguiculata* L. Walp.) au stress hydrique sont nombreux. Certains ont porté sur l'appréciation de critères morpho-physiologiques tels que la taille et / ou le nombre de certains organes (longueur de l'épicotyle, longueur de la racine, surface foliaire, circonférence au collet, nombre de gousses, masse de matières sèches de feuilles ou de graines, biomasse totale, etc.) (Hall et Grantz, 1981 ; Gwathmey et Hall, 1992 ; Sarr *et al.*, 2001 ; Ogonnaya *et al.*, 2003 ; Badiane *et al.*, 2004). D'autres ont porté sur l'efficacité d'utilisation de l'eau des plantes (Hall *et al.*, 1990 ; Hall *et al.*, 1994), ou se sont intéressés à la régulation des systèmes enzymatiques impliqués dans la détoxification des déchets métaboliques tels que les espèces actives de l'oxygène issues de la déshydratation des plantes (Brou *et al.*, 1998).

L'étude des réponses de ces plantes au déficit hydrique sur la base des paramètres physiologiques dérivant des échanges gazeux sont également nombreux (Schulze et Hall, 1982 ; Gwathmey et Hall, 1992 ; Tuba *et al.*, 1996). Ceci est lié au fait que les effets du stress hydrique sur la photosynthèse des plantes s'observent de façon spectaculaire au niveau des échanges gazeux. Les échanges gazeux au cours de la photosynthèse concernent non seulement les échanges de CO_2 et d'oxygène entre la plante et l'atmosphère, mais aussi les pertes d'eau sous forme de vapeurs par transpiration. Les effets du stress hydrique sont rendus complexes par l'interaction des effets de la transpiration sur le potentiel hydrique et des effets du statut hydrique de la plante sur la conductance stomatique. La sensibilité avec laquelle le potentiel hydrique foliaire change avec la transpiration est affectée par les résistances au flux d'eau liquide du sol vers les feuilles, et est fortement influencée par la diminution de l'eau dans la zone racinée (Schulze et Hall, 1982).

Le stress hydrique provoque l'inhibition de la photosynthèse via la diminution de la conductance stomatique et de l'assimilation du CO_2 . Cependant, chez certaines plantes en C_3 , l'effet d'un stress hydrique à long terme est plus marqué sur la conductance stomatique que sur l'assimilation du CO_2 (Schulze et Hall, 1982). Cette observation s'expliquerait par la perturbation de la diffusion des gaz à travers les stomates suite aux déformations (contractions)

induites par le déficit hydrique dans les tissus du mésophylle (Tuba *et al.*, 1996). La plupart des études relatives aux échanges gazeux (CO_2 notamment) au cours de la photosynthèse considèrent séparément les variations des paramètres tels que la conductance stomatique, la photosynthèse nette et la concentration intercellulaire du CO_2 . Les données relatives à la relation qui existent entre ces paramètres et leurs variations en conditions de stress hydrique sont quasi-inexistantes. Dans cette étude, nous présentons l'influence du stress hydrique sur ces caractéristiques photosynthétiques et sur la relation existant entre ces paramètres chez deux variétés de Niébé au comportement contrasté vis-à-vis du stress hydrique. L'intensité du stress hydrique est déterminée par la mesure des variations du potentiel hydrique et du contenu relatif en eau des plantes étudiées en condition semi-contrôlée.

MATERIEL ET METHODES

MATERIEL VEGETAL

Les deux variétés de niébé étudiées [*Vigna unguiculata* (L.) Walp. var. Bambey 21 (B21), résistantes, et var. TN88-63 (TN), modérément sensible], sont cultivées localement dans les régions semi-arides du Sénégal et du Niger (TN). Les graines utilisées pour l'expérimentation nous ont été mises à disposition par le Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS) du Sénégal.

D'après les travaux de Cissé *et al.* (1996), B21 est une variété à port érigé, à croissance déterminée, aux feuilles vert foncé et larges, aux fleurs blanches et longues, aux gousses vert foncé et aux graines blanches. Cette variété a un cycle moyen de 60 jours. Quant à la variété TN88-63, elle a un port rampant avec de petites feuilles semi-globuleuses. Ses fleurs sont blanches à bordure violette. Ses gousses sont vertes, étroites, longues de 10 à 11 cm et contiennent des graines blanches à hile noir.

Conditions de culture

Ces plantes ont été cultivées sous serre au laboratoire de Physiologie et Agrotechnologies végétales de l'Université Libre de Bruxelles, Belgique sur un mélange de terreau, de vermiculite et de sable, dans les proportions

75,4 %, 5,6 % et 19 % respectivement, dans des pots en plastique, aux conditions environnementales suivantes : température $27,7 \pm 0,5$ °C, humidité relative $35 \pm 3,5$ % et intensité lumineuse 550 ± 10 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Une partie de ces plantes ont été arrosées (avec les mêmes quantités d'eau) jusqu'à l'âge de 15 j, à partir duquel le déficit hydrique progressif a été induit par arrêt de l'arrosage. L'autre partie continuellement arrosée a servi de témoin. La levée du stress a été effectuée lorsque le potentiel hydrique des variétés est inférieur à -2 MPa. Le dispositif expérimental adopté est la randomisation totale avec deux facteurs étudiés, le régime hydrique et la variété.

METHODES

Détermination du statut hydrique des plantes

L'intensité du stress hydrique a été appréciée par la mesure du potentiel hydrique foliaire à l'aide de la pompe à pression (PMS Instrument Co., Corvallis, Oregon, USA) selon le protocole de Peyrano *et al.* (1997). La valeur de la pression correspondant à l'apparition de la première goutte d'exsudat xylémien à l'extrémité sectionnée du pétiole détermine le potentiel hydrique au signe près. Cette mesure a été effectuée sur la troisième feuille à partir du sommet de la plante.

Le contenu relatif en eau a été calculé à partir de la masse à saturation (M_{sat}) déterminée après 4 à 6 heures d'immersion de la feuille dans de l'eau distillée à 5 °C et à l'obscurité ; la masse fraîche (M_f) mesurée immédiatement après le prélèvement, et de la masse sèche (M_s). Cette dernière composante a été obtenue après séchage à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant (après 4 j). Le contenu relatif en eau (CRE) est donnée par la relation (Henson *et al.*, 1981) :

$$\text{CRE} = \frac{(M_f - M_s)}{(M_{\text{sat}} - M_s)} \times 100 \quad (\text{en } \%)$$

Les données du statut hydrique n'ont pas fait l'objet d'une analyse statistique ; nous avons seulement considéré les moyennes arithmétiques d'au moins cinq mesures effectuées à chaque étape de l'expérimentation concomitamment à la détermination des paramètres photosynthétiques.

Détermination des paramètres physiologiques dérivant des échanges de CO_2

La conductance stomatique (G_s), le taux d'assimilation du CO_2 estimée par la photosynthèse nette (PN), et la concentration intercellulaire de CO_2 (C_i) ont été déterminés à l'aide de l'analyseur de gaz à capteurs infrarouges (The Analytical Development Co. Ltd, Hoddesdon, England) selon le protocole de Martin *et al.* (1981). En effet, la conductance stomatique ($\text{mole de CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), le taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mole de CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) et la concentration de CO_2 dans l'espace intercellulaire ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) ont été calculés par le microprocesseur de l'analyseur de gaz. Pour ce faire, celui-ci intègre les données recueillies dans la chambre de mesure où est placée la feuille (concentration de CO_2 , température, intensité lumineuse de la chambre et surface foliaire) dans les formules de Von Caemmerer et Farquhar (1981). Durant les expérimentations, l'intensité lumineuse moyenne adoptée a été de $546 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Le test d'analyse de variance à deux critères (régime hydrique et variété) a été effectué sur les résultats à l'aide du logiciel STATITCF version 5.0 (Beaux *et al.*, 1988) au seuil de 5 % ; la comparaison des moyennes a été faite selon le test de Newmann et Keul's.

RESULTATS

Les variations du potentiel hydrique chez les deux variétés au cours du stress hydrique sont présentées dans la figure 1. Celles du contenu relatif en eau sont indiquées dans la figure 2. Ces deux figures indiquent que la variété TN88-63 subit une diminution simultanée du potentiel hydrique et du contenu relatif en eau, traduisant une déshydratation progressive au fur et à mesure que le stress s'intensifie. Chez la variété B21, la diminution du potentiel hydrique (Figure 1) n'est pas associée à une forte diminution du contenu relatif en eau (Figure 2). Ceci indique que la perte d'eau est fortement réduite chez cette plante. Après 10 j de stress hydrique, le niveau de déshydratation de TN88-63 apparaît en effet plus grand que celui de B21. Cependant, aux très fortes intensités de stress hydrique, la différence entre les potentiels

hydriques des deux variétés n'est pas significative, tandis qu'une différence très significative existe toujours entre les contenus relatifs en eau des deux plantes (Figures 1 et 2).

La représentation graphique du CRE en fonction du potentiel hydrique des plantes donne des droites dont la pente renseigne sur le niveau de sensibilité relative de celles-ci au stress hydrique (Figure 3).

La conductance stomatique diminue rapidement dès l'installation du déficit hydrique chez les plantes TN88-63, mais plus lentement chez les plantes B21. Cette tendance va en s'accroissant au fur et à mesure que le stress s'intensifie, jusqu'au point où les stomates soient quasiment fermés chez les plantes des deux variétés (Figure 4). Cette évolution est traduite d'abord par une différence non significative entre les deux variétés ($p = 0,7751$, $\alpha = 5\%$), puis une différence significative à hautement significative ($p = 0,0094$ à $p = 0,0002$) et enfin, une différence non significative ($p = 0,0016$ à $0,0242$) lorsque le stress hydrique perdure.

La photosynthèse nette (PN) qui exprime l'assimilation de CO_2 diminue au cours de

l'induction du déficit hydrique chez les plantes (Figure 5). La variété B21 tolère mieux le stress hydrique que la variété TN88-63. La différence entre les deux variétés est hautement significative ($p = 0,0001$, $\alpha = 5\%$) dès le 15^e j d'arrêt de l'arrosage jusqu'au 20^e j ($p = 0,0006$). Au 22^e j d'arrêt de l'arrosage, la forte intensité de stress inhibe aussi bien la photosynthèse des plantes de la variété résistante (B21) que celle des plantes de la variété modérément sensible (TN88-63) ($p = 0,0252$).

La concentration intercellulaire de CO_2 (C_i) augmente sous l'effet du stress hydrique de façon significative chez TN88-63 par rapport aux plantes B21 ($p = 0,0001$ à $p = 0,0024$, $\alpha = 5\%$) (Figure 6). Comme pour les paramètres précédents, on observe d'abord une différence non significative entre les variétés lorsque l'intensité du stress est encore faible ($p > 0,05$), puis une différence hautement significative lorsque le stress s'intensifie ($p = 0,0001$ à $p = 0,0024$). Enfin, lorsque l'intensité du stress devient très élevée ($\psi_w \sim -2$ MPa), les deux variétés sont affectées de manière équivalente ($p = 0,0841$).

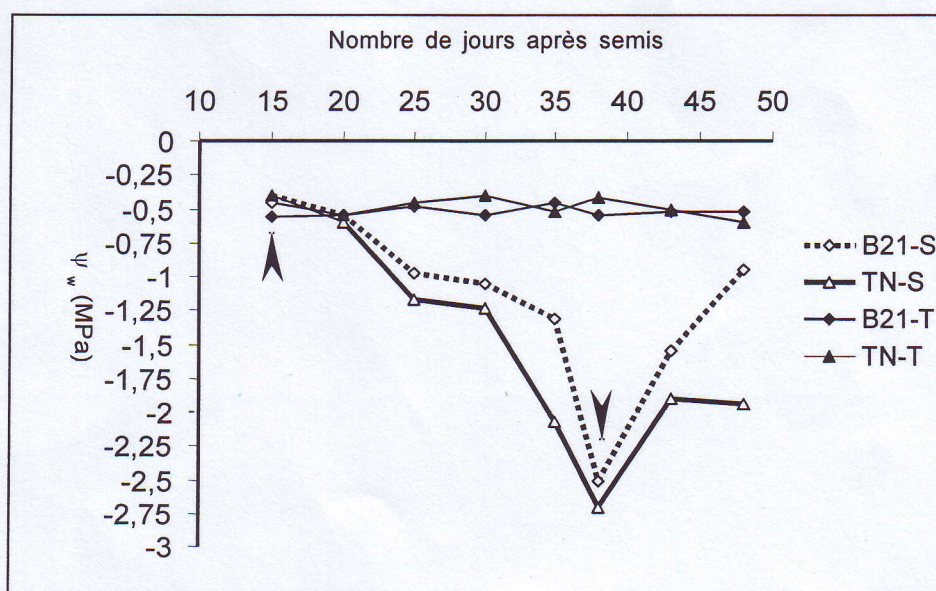


Figure 1 : Evolution du potentiel hydrique foliaire chez deux variétés de niébé (B21 et TN88-63) au cours de la déshydratation et de la réhydratation.

Evolution of leaf water potential in two cowpea varieties (B21 and TN 88-63) during deshydration-rehydration.

T : plantes témoins ; S : plantes stressées. Les flèches indiquent le début et la fin du sevrage hydrique respectivement.

T : watered plants ; S : stressed plants. Harrows indicate the beginning and the end of water supply stopping respectively.

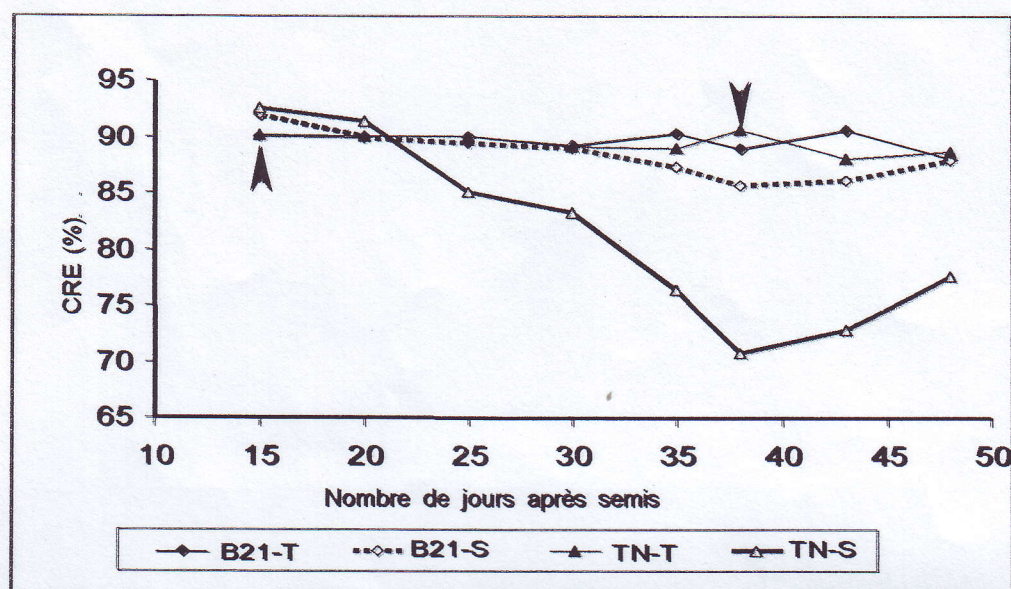


Figure 2 : Variations du contenu relatif en eau chez deux variétés de niébé (B21 et TN88-63) durant la déshydratation et après réhydratation.

Variations of relative water content in two cowpea varieties (B21 and TN88-63) during deshydration and after rehydration.

T : plantes témoins ; S : plantes stressées. Les flèches indiquent le début et la fin du sevrage hydrique respectivement.

T : watered plants ; S : stressed plants. Harrows indicate the beginning and the end of water supply stopping respectively.

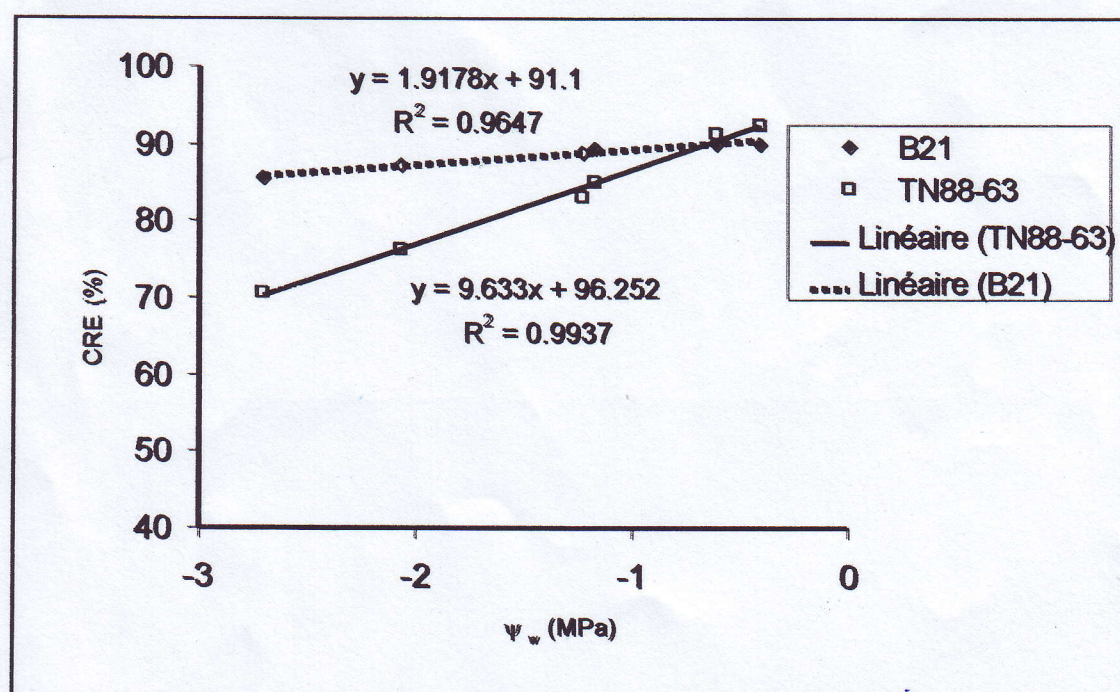


Figure 3 : Courbes de libération de l'eau des variétés de niébé B21 et TN88-63.

Water release curves of the cowpea varieties B21 et TN88-63.

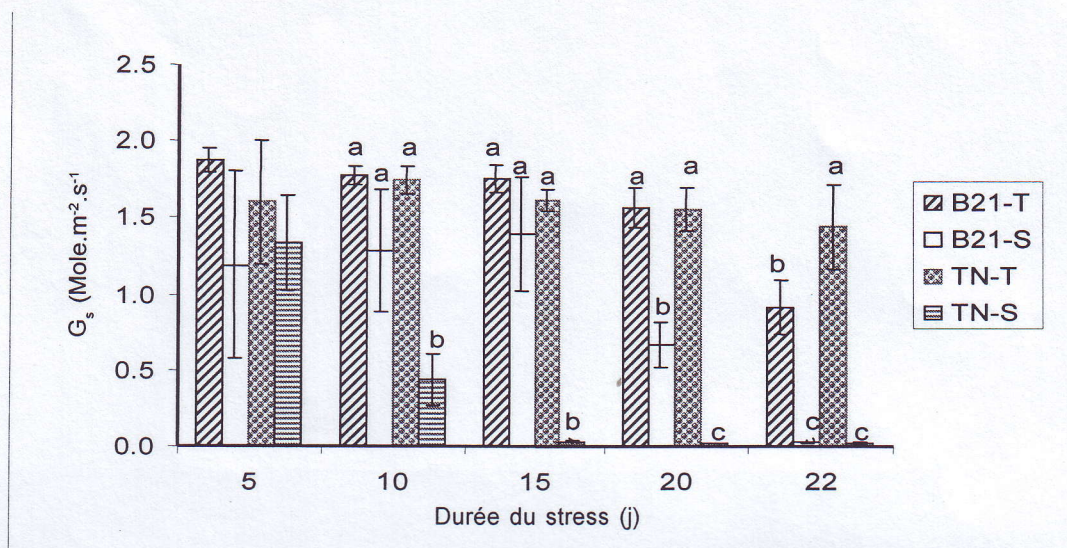


Figure 4 : Variations de la conductance stomatique chez deux variétés de niébé (B21 et TN88-63) soumises à la déshydratation progressive.

Variations of stomatal conductance in two cowpea varieties (B21 and TN 88-63) submitted to continued deshydration.

T : plantes témoins arrosées ; S : plantes non arrosées. Les barres représentent les écart-types des moyennes de 3 répétitions ; les données portant la même lettre au cours d'une observation forment un groupe homogène ($\alpha = 5\%$).

T : watered plants ; S : non-watered plants. Bars are standard deviation of means of three replicates; data with the same letter constitute a homogenous group ($\alpha = 5\%$).

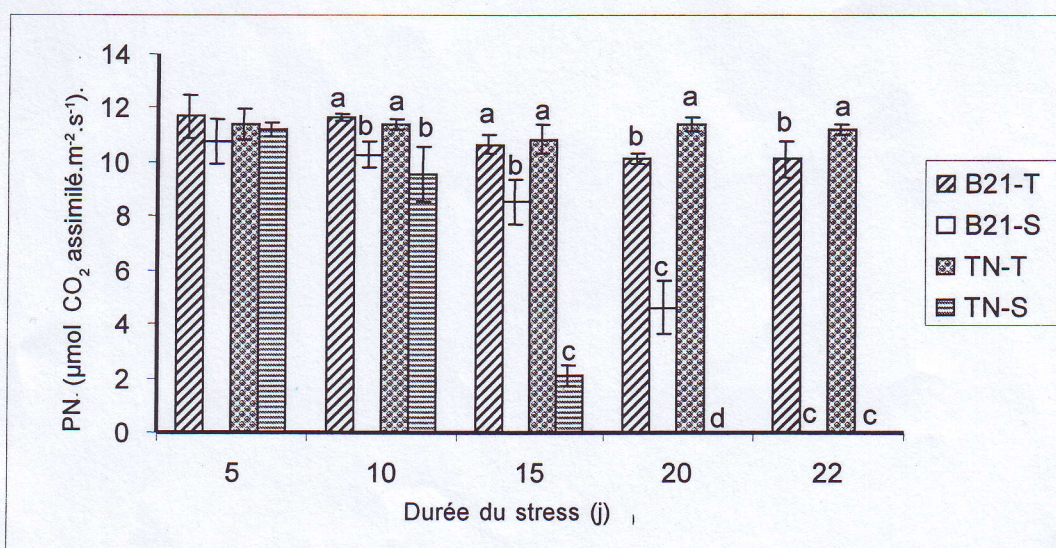


Figure 5 : Taux de photosynthèse nette de deux variétés de niébé (B21 et TN88-63) soumises ou non au déficit hydrique progressif.

Net photosynthesis rate of two cowpea varieties (B21 and TN88-63) submitted or not to continued water deficit.

T : plantes témoins arrosées ; S : plantes non arrosées. Les barres représentent les écart-types des moyennes de 3 répétitions ; les données portant la même lettre au cours d'une observation forment un groupe homogène ($\alpha = 5\%$).

T : watered plants ; S : non-watered plants. Bars are standard deviation of means of three replicates; data with the same letter constitute a homogenous group ($\alpha = 5\%$).

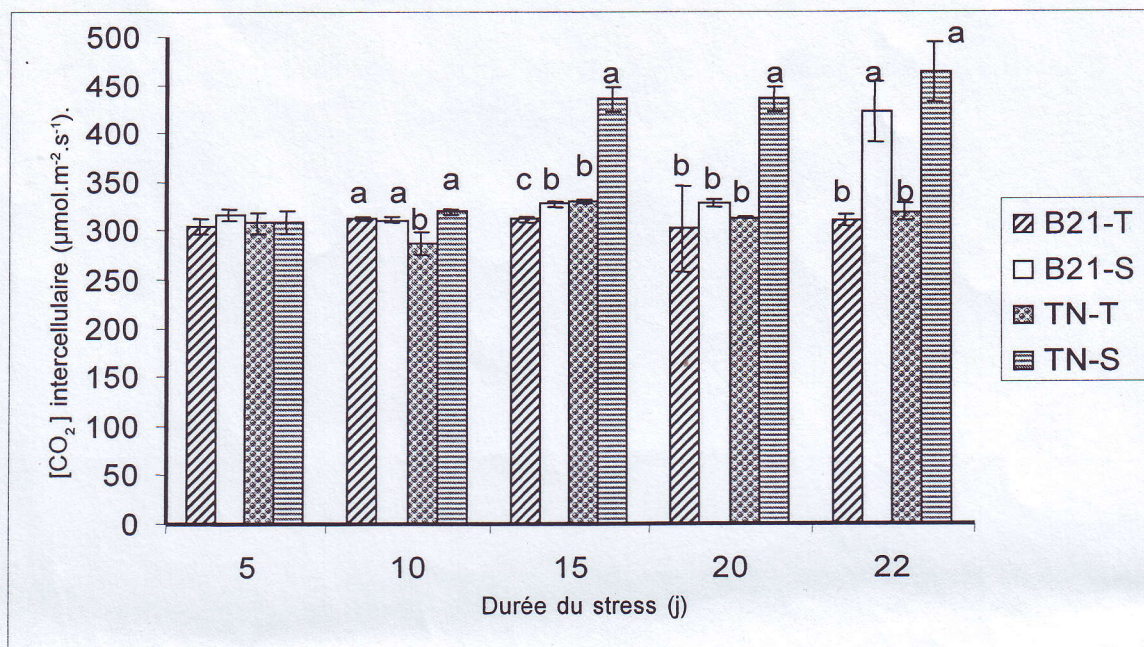


Figure 6 : Variations de la concentration intercellulaire de CO_2 chez deux variétés de niébé (B21 et TN88-63) soumises ou non au stress hydrique.

Variations of intercellular CO_2 concentration in two cowpea varieties (B21 and TN88-63) submitted or not to water stress.

T : plantes témoins arrosées ; S, plantes non arrosées. Les barres représentent les écart-types des moyennes de 3 répétitions ; les données portant la même lettre au cours d'une observation forment un groupe homogène ($\alpha = 5\%$).

T : Watered plants ; S : non-watered plants ; bars are standard deviation of means of three replicates ; data with the same letter constitute a homogenous group ($\alpha = 5\%$).

DISCUSSION

L'installation du stress hydrique a été suivie par la mesure de deux caractéristiques du statut hydrique des plantes (CRE et ψ_w). Il est important de remarquer que la perte d'eau chez le niébé n'intervient pas immédiatement après l'arrêt de l'arrosage comme c'est souvent le cas des plantes poïkilohydriques tolérantes à la dessiccation telle que *Xerophyta scabrida* (Bewley, 1979 ; Gaff, 1989). C'est probablement ce qui a fait dire à Nwalosie et Annerose (1996) que les niébés sont des plantes tolérantes à la sécheresse.

Par ailleurs, les pentes des courbes représentatives du CRE en fonction du potentiel hydrique (courbes de libération de l'eau selon Jones *et al.* (1981)) (Figure 3) des deux variétés confirment les résultats de nos travaux antérieures sur celles-ci (Brou, 1999 ; Sarr *et al.*, 2001 ; Ogbonnaya *et al.*, 2003).

La plus faible pente de la courbe de libération de l'eau indique un niveau plus élevé de

résistance (Jones *et al.*, 1981) au stress hydrique (Figure 3). La faible vitesse de déperdition d'eau par la variété B21 s'explique par la mise en œuvre d'un ajustement osmotique important par cette plante (Jones et Turner, 1980 ; Jones *et al.*, 1980). Elle met en œuvre des mécanismes de retenue de l'eau avec une très forte énergie au cours de l'installation du déficit hydrique dans leurs tissus. Par conséquent, il est nécessaire de fournir une énergie équivalente pour extraire cette eau de ces tissus. Cela explique les valeurs très négatives du potentiel hydrique foliaire associées pourtant à des valeurs élevées de contenu relatif en eau observées chez la variété B21.

Le comportement de cette variété (B21) qui consiste à maintenir un niveau d'hydratation élevé (CRE > 80 %) malgré la pression du stress, traduit un mécanisme de tolérance au déficit hydrique, avec un faible potentiel hydrique de ces tissus (Levitt, 1980 ; Jones *et al.*, 1981). Dans le cas de la variété TN88-63, le potentiel hydrique diminue en même temps que le contenu relatif en eau. L'absence de turgescence

des tissus de ces plantes indique que les mécanismes de résistance ci-dessus y semblent inexistantes ou de moindre importance, et la diminution du potentiel hydrique foliaire fait suite à la déperdition progressive d'eau par la plante au cours de l'induction du stress hydrique. Chez certaines plantes comme le blé ou le sorgho, la diminution concomitante du CRE et du potentiel hydrique s'observe parallèlement au maintien d'un niveau élevé de turgescence des tissus foliaires (Hsiao, 1973).

La réhydratation ultérieure fait suite à un accroissement du potentiel hydrique et du CRE chez les deux plantes avec cependant une vitesse de récupération plus grande chez B21 que chez TN88-63. Ceci s'explique par le fait que les tissus de B21 ont été moins endommagés par le stress que ceux de TN88-63.

La diminution de la conductance stomatique traduit la fermeture des stomates visant à réduire au maximum les pertes d'eau par transpiration afin d'éviter la dessiccation (Annerose et Cornaire, 1994 ; Nwalozi et Annerose, 1996). La réaction rapide des plantes TN88-63 indique leur sensibilité plus grande à la déshydratation par rapport aux plantes B21 (Figure 4), confirmant ainsi les observations précédemment faites sur leur statut hydrique. Le comportement particulier des plantes B21 est celui de plantes évatives car, bien qu'elles maintiennent leurs stomates ouverts pendant une bonne partie du sevrage hydrique, elles expriment un potentiel hydrique assez bas ($\psi_w < -1$ MPa), susceptible d'induire un stress hydrique chez d'autres plantes. Cela s'expliquerait par un ajustement osmotique très poussé chez les plantes B21 leur permettant de maintenir un niveau de turgescence élevé malgré un long sevrage hydrique (Hsiao, 1973 ; Jones *et al.*, 1981 ; Brou, 1999 ; Ogbonnaya *et al.*, 2003).

Les conséquences de la fermeture des stomates sont la limitation des flux de gaz (sortie de H_2O mais aussi entrée/sortie de CO_2 et de O_2) associée à l'accroissement de la dissipation sous forme thermique de l'énergie lumineuse en excès (Faria *et al.*, 1998) et à l'accroissement de la température foliaire ; le flux d'eau à travers les organes végétaux jouant un rôle thermorégulateur.

Le stress hydrique induit une diminution progressive du taux de photosynthèse nette au

fur et à mesure que son intensité augmente (Figure 5). Des variations analogues du taux de photosynthèse nette au cours du stress hydrique ont été observées par de nombreux auteurs travaillant sur différentes catégories (C_3 et/ou C_4) de plantes cultivées ou se développant dans divers habitats écologiques (Kaiser, 1987 ; Epron *et al.*, 1995 ; Faria *et al.*, 1998).

Cette diminution de la photosynthèse nette refléterait une diminution dans les mêmes proportions du taux de fixation du CO_2 par la ribulose 1,5-bisphosphate-carboxylase/oxygénase (Rubisco) (Kaiser, 1987 ; Epron *et al.*, 1995), de sorte qu'aux très fortes intensités de stress, l'activité carboxylase de cet enzyme semble complètement inhibée ($PN = 0$). La diminution du taux de photosynthèse nette peut aussi être en partie attribuée à la fermeture des stomates qui limite dès lors la quantité de CO_2 entrant dans les tissus du mésophylle et susceptible d'arriver au site de fixation de CO_2 de la Rubisco. Par ailleurs, Ni et Pallardy, (1992) travaillant sur diverses espèces d'habitats différents ont montré que les effets du stress hydrique varient selon l'espèce, la température et la concentration de CO_2 . Ces auteurs ont, en outre, observé que les valeurs de CO_2 intercellulaires diminuaient peu ou pas au cours du stress, et que les différences d'assimilation de CO_2 avant et après la levée du stress hydrique sont plus apparentes aux fortes concentrations de CO_2 . Ceci leur a permis de suggérer l'implication de facteurs non-stomatiques à l'origine de la limitation de la photosynthèse nette. L'accroissement du point de compensation du CO_2 au cours de la diminution du potentiel hydrique chez le haricot a été interprété comme étant une évidence indirecte de l'implication de facteurs non-stomatiques dans l'inhibition de la photosynthèse nette en conditions de stress hydrique (O'Toole *et al.*, 1976). Selon ces auteurs, l'inhibition non-stomatique de la photosynthèse aux faibles potentiels hydriques serait attribuée à l'accroissement de la résistance à la diffusion du CO_2 dans la phase liquide depuis les parois des cellules du mésophylle jusqu'aux chloroplastes (résistance mésophyllienne).

L'inhibition de l'activité de la Rubisco, l'accroissement du point de compensation du CO_2 et l'accroissement de la résistance mésophyllienne à la diffusion du CO_2 apparaîtraient donc comme les principaux facteurs non-stomatiques impliqués dans la limitation du taux de photosynthèse nette en

condition de stress hydrique chez les plantes (Kaiser, 1987 ; Meinzer et Grantz, 1990). Ces facteurs non-stomatiques de la limitation de la photosynthèse nette s'exercent à un degré moindre chez les plantes B21 par rapport aux plantes TN88-63. Nos résultats corroborent ceux des auteurs cités plus haut quant au rôle primordial de la fermeture des stomates dans l'inhibition de la photosynthèse. Toutefois, un doute persiste quant au fait que même le stress hydrique modéré puisse affecter les processus biochimiques de fixation du CO_2 comme signalé par Plaut et Bravdo (1973) et par Schulze (1986). Plaut et Bravdo (1973) pensent en effet que le stress hydrique modéré ($\psi_w \sim -0.6$ à -0.8 MPa) inhibe plusieurs fonctions biochimiques à l'intérieur du chloroplaste et que cette inhibition peut être suivie par la diminution de l'activité de la Rubisco.

L'augmentation de la concentration intercellulaire de CO_2 (Ci) dans la chambre sous-stomatique serait l'effet des modifications morphologiques au sein du tissu mésophyllien sous l'effet du dessèchement, avec comme conséquences l'accroissement de la résistance mésophyllienne à la diffusion du CO_2 (Meinzer et Grantz, 1990 ; Epron *et al.*, 1995) et la diminution du volume des espaces intercellulaires. Le faible niveau de conductance stomatique étant en effet suffisant pour maintenir des valeurs élevées de transpiration (Cohen *et al.*, 1993), mais également d'assurer la poursuite du flux entrant de CO_2 , si faible soit-il. La concentration de ce gaz apparaîtrait dès lors de plus en plus élevée dans des espaces intercellulaires de plus en plus réduits. L'accroissement de Ci pourrait aussi être la conséquence de l'inhibition de la machinerie photosynthétique au niveau du chloroplaste (Kaiser, 1987). Cet accroissement pourrait indiquer de façon spécifique la perte d'activité et/ou l'altération ou même l'inhibition de la synthèse de la ribulose 1,5-bisphosphate-carboxylase/oxygénase.

L'accroissement de Ci devrait pourtant stimuler la photosynthèse, car il a été souvent montré que les plantes cultivées dans une atmosphère saturée en CO_2 ou présentant une concentration en CO_2 élevée enregistrent un accroissement de leur activité photosynthétique. En effet, Cure *et al.* (1991) ont observé un accroissement de l'exportation d'assimilats dans des feuilles de

soja exposées pendant 7 jours à des concentrations de CO_2 élevées et une activité photosynthétique accrue pendant la durée de l'expérimentation. Des résultats analogues ont été obtenus par Wullschlegel *et al.* (1992) et par Gunderson *et al.* (1993) chez des peupliers et des chênes, ainsi que chez *Citrus aurantium* L. cultivés en champ (Idso et Kimball, 1991) et chez une communauté de *Quercus ilex* L. (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1996). Les résultats de cette étude pourraient s'expliquer par le fait que la forte concentration en CO_2 de l'atmosphère ambiante des plantes contribue largement à réduire la concentration en O_2 dans le milieu, privilégiant ainsi la photosynthèse par rapport à la photorespiration. Pourtant, récemment, Sage *et al.* (1997) analysant l'effet d'un enrichissement en CO_2 sur la concentration de la Rubisco chez des herbes ont mis en évidence une réduction d'environ 25 % de la concentration de cet enzyme chez certaines espèces et une absence de réponse chez d'autres. Ils ont alors conclu à l'existence d'une variation substantielle dans le processus d'acclimatation photosynthétique des plantes. Nos résultats peuvent s'expliquer si l'on suppose une inhibition « feedback » de la photosynthèse par la concentration intercellulaire de CO_2 élevée résultant d'une activité réduite de la Rubisco (Socias *et al.*, 1993). En effet, les calculs de von Caemmerer et Farquhar (1981) ont montré que les fortes concentrations intercellulaires de CO_2 pourraient réduire la régénération du ribulose-1,5-bisphosphate et limiter par conséquent l'assimilation. La diminution prolongée de la photosynthèse aux fortes concentrations en CO_2 pourrait résulter d'une réduction de la capacité de la chaîne de transfert d'électrons à fournir l'ATP et le NADPH nécessaires à la régénération du ribulose-1,5-bisphosphate.

CONCLUSION

Il ressort de cette étude que les paramètres d'échange de CO_2 se révèlent être de bons indicateurs de stress hydrique chez le niébé. Des différences importantes ont été observées dans la résistance au stress hydrique entre les

deux variétés de niébé étudiées. La variété B21 s'étant montrée plus tolérante que la TN88 à un déficit hydrique faible ou moyen.

Ce comportement de la variété B21 se traduit par une faible vitesse de déperdition d'eau, grâce à la mise en oeuvre d'un ajustement osmotique important. Il reste que d'autres mécanismes physiologiques et biochimiques sont à prendre en compte pour une bonne compréhension des processus mis en oeuvre par la plante pour répondre au stress hydrique.

REMERCIEMENTS

Nous voudrions exprimer toute notre gratitude au Dr H. Roy-Macauley, Ex-Directeur du CERAAS, pour nous avoir gracieusement fourni les graines de niébé.

REFERENCES

- Annerose D. J. M. et B. Cornaire. 1994. Approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées pour l'amélioration de la production en zones sèches. In : Libbey J. (Ed.). Bilan hydrique agricole et sécheresse en Afrique tropicale. Eurotext, Paris, France : pp 137 - 150.
- Badiane, F.A., Diouf, D., Sané, D., Diouf, O., Goudiaby, V. and N. Diallo. 2004. Screening cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] varieties by inducing water deficit and RADP analyses. *Afric. J. Biotech.* 3 (3) : 174 - 178.
- Beaux M. F., Gouet J. P., Morlghem P., Philippeau G., Tranchefort J. et M. Verneau. 1988. Le Logiciel STATITCF, Version 5.0. : Institut Techniques des Céréales et des Fourrages. Paris, France, 245 p.
- Bewley D. J. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* 30 : 195 - 238.
- Brou Y. C. 1999. Etude de réponses physiologiques et biochimiques du niébé [*Vigna unguiculata* (L.) Walpers] au déficit hydrique : recherche de mécanismes de résistance ou de tolérance chez les variétés Bambey 21 et TN88-63. Thèse de Doctorat en Sciences, Physiologie et agrotechnologies végétales, Université Libre de Bruxelles (Belgique), 126 p.
- Brou Y. C., Eyletters M. and R. Lannoye. 1998. Superoxide dismutases regulation in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] under water deficit conditions. In : G. Garab (Ed.). *Photosynthesis : Mechanisms and Effects*, 11th International Congress on Photosynthesis, 17 - 22 Août, Budapest, Hungary. Vol. III, Kluwer Academic Publishers, Netherlands : pp 1999 - 2002.
- Von Caemmerer S. and G. D. Farquhar. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153 : 376 - 387.
- Cissé N., Thiaw S., Ndiaye M. et A. E. Hall. 1996. Guide de Production du niébé. Bambey, Institut Sénégalais de Recherches Agronomiques (ISRA), Sénégal, Rapport annuel 2 : pp 1 - 12.
- Cohen Y., Fuchs M. and S. Moreschet. 1993. Estimating citrus orchard canopy resistance from measurement of actual and potential transpiration. In : Borghetti M. Grace J. Rasch A. (Eds.). *Water Transport in Plants Under Climatic Stress*. Cambridge, Cambridge University Press, U.K. : 228 - 237.
- Cure J. D., Ruffy T. W. and D. W. Israel. 1991. Assimilate relations in source and sink leaves during acclimation to a CO₂-enriched atmosphere. *Physiol. Plant.* 83 : 687 - 695.
- Epron D., Godard D., Cornic G and B. Genty. 1995. Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill). *Plant Cell Environ.* 18 : 43 - 51.
- Faria T., Silvério D., Breia E., Cabral R., Abadia A., Abadia J., Pereira J. S. and M. M. Chaves. 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant.* 102 : 419 - 428.
- Gaff D. F. 1989. Responses of desiccation tolerant «resurrection» plants to water stress. In : K. H. Krieb, H. Richter, and T. M. Hinckley, (Eds.). *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses*. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands : pp 255 - 268.
- Gunderson C. A., Norby R. J. and S. D. Wullschlegel. 1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂ : no loss of photosynthetic enhancement. *Plant Cell Environ.* 16 : 797 - 807.
- Gwathmey C. O. and A. E. Hall. 1992. Adaptation to midseason drought of cowpea genotypes

- with contrasting senescence traits. *Crop Sci.* 32 : 773 - 778.
- Hall A. E. and D. A. Grantz. 1981. Drought resistance of cowpea improved by selecting for early appearance of mature pods. *Crop Sci.* 21 : 461 - 464.
- Hall A. E., Muters R. G., Hubick K. T., and G. D. Farquhar. 1990. Genotypic differences in carbon isotope discrimination by cowpea under wet and dry field conditions. *Crop Sci.* 30 : 300 - 3005.
- Hall A. E., Thiaw S. and D. R. Krieg. 1994. Consistency of genotypic ranking for carbon isotope discrimination by cowpea in tropical and subtropical zones. *Field Crops Res.* 36 : 125 - 131.
- Henson I. E., Mahalakshmi V., Bidinger F. R. and G. Alagars-Wamy. 1981. Genotypic variation in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke), in the ability to accumulate abscisic acid in response to water stress. *J. Exp. Bot.* 32 : 899 - 910.
- Hsiao T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24 : 519 - 570.
- Idso S. B. and B. A. Kimball. 1991. Downward regulation of photosynthesis and growth at high CO₂ levels. No evidence for either phenomenon in three-year study of four orange trees. *Plant Physiol.* 96 : 990 - 992.
- Jones M. M. and N. C. Turner. 1980. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiol.* 7 : 181 - 192.
- Jones M. M., Osmond C. B. and N. C. Turner. 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Aust. J. Plant Physiol.* 7 : 193 - 205.
- Jones M. M., Turner N. C. and C. B. Osmond. 1981. Mechanisms of drought resistance. In : Paleg L. G., Aspinall D. (Eds.). *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*, Vol. 1. Sydney : Academic Press, Australia : pp 15 - 37.
- Kaiser W. M. 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plant.* 71 : 142 - 149.
- Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol. II. New York : Academic Press, USA, 606 p.
- Martin B., Ort D. R. and J. S. Boyer. 1981. Impairment of photosynthesis by chilling temperatures in tomato. *Plant Physiol.* 68 : 329 - 334.
- Meinzer F. C. and D. A. Grantz. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.* 13 : 383 - 388.
- Ni B. R. and S. G. Pallardy. 1992. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiol.* 99 : 1502 - 1508.
- Nwalozie M. C. and D. J. M. Annerose. 1996. Stomatal behaviour and water status of cowpea and peanut at low soil moisture levels. *Acta Agron. hungarica* 44(3) : 229 - 236.
- Ogbonnaya C. I., Sarr B., Brou Y. C., Diouf O., Diop N. N. and H. Roy-Macauley. 2003. Selection of cowpea genotypes in hydroponics, pots, and field for drought tolerance. *Crop Science* 43 : 1114 - 1120.
- O'Toole J. C., Crookston R. K., Treharne K. J. and J. L. Ozbun. 1976. Mesophyll resistance and carboxylase activity. A comparison under water stress conditions. *Plant Physiol.* 57 : 465 - 468.
- Peyrano G., Taleisnik E., Quiroga M., De Forchetti S. M. and H. Tigier. 1997. Salinity effects on hydraulic conductance, lignin content and peroxide activity in tomato roots. *Plant Physiol. Biochem.* 35(5) : 387 - 393.
- Plaut Z. and B. Bravdo. 1973. Response of carbon dioxide fixation to water stress. *Plant Physiol.* 52 : 28 - 32.
- Sage R. F., Schäppi B. and C. Körner. 1997. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on Rubisco content in herbaceous species from high and low altitude. *Acta Oecol.* 18(3) : 183 - 192.
- Sarr B., Diouf O., Diouf M., Roy-Macauley H. and Y. C. Brou. 2001. Utilisation de paramètres agronomiques comme critères de résistance à la sécheresse chez trois variétés de Niébé cultivées au Sénégal et au Niger. *Sécheresse* 12 (4) : 259 - 266.
- Scarascia-Mugnozza G., De Angelis P., Matteucci G. and R. Valentini. 1996. Long-term exposure to elevated CO₂ in a natural *Quercus ilex* L. community : net photosynthesis and photochemical efficiency of PS II at different levels of water stress. *Plant Cell Environ.* 19 : 643 - 654.
- Schulze E. D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37 : 247 - 271.

- Schulze E-D. and A. E. Hall. 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In : Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H., eds. *Physiol. Plant Ecol. II - Water Relations and Carbon Assimilation*, Vol. 12B. Berlin, Springer-Verlag, Germany : pp 181 - 230.
- Socias F. X., Medrano H. and T. D. Sharkey. 1993. Feedback limitation of photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* L. grown in elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 16 : 81 - 86.
- Tuba Z., Lichtenthaler H. K., Csintalan Z., Nagy Z. and K. Szente. 1996. Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO₂ assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrada* desiccation. *Physiol. Plant.* 96 : 383 - 388.
- Wullschlegel S. D., Norby R. J. and D. L. Hendrix. 1992. Carbon exchange rates, chlorophyll content and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiol.* 10 : 21 - 31.