Réponse au déficit hydrique progressif chez la lentille : vers une différenciation morpho-physiologique entre des accessions sauvages (*Lens orientalis*), populations locales et lignées avancées (*Lens culinaris* Medik.)

Journal:	<i>Botany</i>
Manuscript ID	cjb-2020-0168.R3
Manuscript Type:	Article
Date Submitted by the Author:	29-Jun-2021
Complete List of Authors:	Ben ghoulam, Said; UH1 FST Settat Zeroual, Abdelmonim; Université Hassan 1er, Faculté des Sciences et Techniques Baidani, A.; Administrateur Idrissi, Omar; INRA Morocco, ; BP 589 Settat
Keyword:	tolérance à la sécheresse, espèce sauvage, espèce cultivée, différenciation morpho-physiologique, Lentille
Is the invited manuscript for consideration in a Special Issue? :	Not applicable (regular submission)

SCHOLARONE™
Manuscripts

Réponse au déficit hydrique progressif chez la lentille : vers une différenciation morpho-physiologique entre des accessions sauvages (*Lens orientalis*), populations locales et lignées avancées (*Lens culinaris* Medik.)

Said Ben ghoulam^{1,2}, Abdelmonim Zeroual^{1,2}, Aziz Baidani¹ et Omar Idrissi^{2*}

¹ Laboratory of Agrifood and Health, Faculty of Sciences and Techniques, Hassan First University of Settat, BP 577, 26000, Settat, Morocco

² Laboratory of Food Legumes Breeding, National Institute of Agricultural Research (INRA Morocco), Regional Center of Settat, P.B. 589, Settat, 26000, Morocco

*Email : omar.idrissi@inra.ma

Draft

Résumé

La Lentille (*Lens culinaris* Medik.) contribue à la sécurité alimentaire et à la durabilité des systèmes agricoles. La tolérance à la sécheresse est un objectif majeur pour la création variétale. Cette étude visait la comparaison des réponses des populations locales, accessions sauvages *Lens orientalis* et des lignées avancées au stress hydrique progressif en pots sous serre. Les accessions sauvages ont démontré une grande tolérance au stress hydrique par rapport aux lignées avancées et populations locales. Elles avaient un ratio des racines/la matière sèche aérienne, contenu relatif en eau des feuilles, une dépression de la température du couvert et une stabilité de la membrane cellulaire plus élevés ainsi qu'une sévérité de flétrissement et un taux de perte d'eau des feuilles plus faible. Une différenciation génétique claire pour la tolérance à la sécheresse entre les trois groupes génétiques a été montrée. Différentes réponses morpho-physiologiques du matériel génétique ont été observées, correspondant à différents mécanismes de tolérance à la sécheresse. Les accessions sauvages, les lignées avancées et les nouvelles variétés améliorées INRA Maroc A3, A4, A5, A6 et A7 ainsi que *la lentille de Zaer*, une population locale bénéficiant d'un label de qualité connue dans le pays, ont été identifiées comme les plus tolérantes à la sécheresse parmi le matériel génétique étudié. Ces accessions pourraient être utilisées dans les programmes d'amélioration génétique dans la perspective de développer des variétés tolérantes à la sécheresse.

Mots clés : Tolérance à la sécheresse, accessions sauvages, populations locales, espèces cultivées, différenciation morpho-physiologique, lentille.

Response to progressive water deficit in lentil (*Lens* spp.): towards morphological and physiological differentiation between wild accessions (*Lens orientalis*), landraces and advanced lines

Abstract

Lentil (*Lens culinaris*, Medik.) is one of the most important food legumes in the world that can contribute to food security and sustainable farming. Drought tolerance is one of the major objectives of breeding programs. This research paper aimed at comparing genotypes with different genetic background (landraces, *Lens orientalis* wild accessions and elite advanced lines) under two watering regimes (well-watered; progressive water deficit). Drought tolerance was assessed based on morphological and physiological parameters: leaves' relative water content and water losing rate, cell membrane stability, canopy temperature, root/shoot ratio, seedling vigor, wilting severity and harvest index. The evaluation was carried out in a greenhouse pot experiment using three replications. Wild accessions were more drought tolerant than advanced lines and landraces. They had higher root/shoot ratio, leaves' relative water content, canopy temperature depression and cell membrane stability and lower wilting severity and leaves' water losing rate. In fact, discriminant factor analysis highlighted a clear genetic differentiation for drought tolerance between the three genetic groups. Different morpho-physiological responses of the studied genetic material have been observed corresponding to different drought tolerance mechanisms. Wild accessions, advanced lines and new improved INRA Morocco varieties A3, A4, A5, A6 and A7 as well as *lentil of Zaer*, a specific landrace with specific quality mark distinction known in the country, were identified as the most drought tolerant among the studied genetic material. These accessions could be used in genetic improvement programs in the perspective of developing drought tolerant varieties.

Keywords: Drought tolerance, wild accessions, landraces, cultivated species, morpho-physiological differentiation, lentil.

Introduction

La lentille (*Lens culinaris Medik.*) est l'une des légumineuses les plus importantes au monde. En 2019, la production mondiale de la lentille a atteint 5. 73 millions de tonnes (FAOSTAT, 2021). Elle joue un rôle important pour la sécurité alimentaire et nutritionnelle de millions de personnes notamment dans les pays en développement. Elle contribue aussi à l'amélioration de leur santé grâce à ses graines riches en protéines, fer et en zinc et ayant des bienfaits sur les systèmes cardiovasculaires (Popelka et al. 2004 ; Grusak 2009).

Au niveau agronomique, la lentille présente un intérêt particulier pour la durabilité des systèmes de culture grâce à ses services écosystémiques notamment sa capacité à fixer l'azote atmosphérique, par l'association symbiotique de ses racines avec les bactéries du genre *Rhizobium*, et à séquestrer le carbone dans le sol (Erskine et al. 2009). Une telle association peut contribuer à la fixation d'environ 20 kg d'azote ha⁻¹ année⁻¹ (McNeil and Materne 2007). La méditerranée abrite une grande diversité génétique de la lentille grâce à sa riche histoire liée à la domestication et à l'adaptation de cette culture ainsi qu'à la fréquence des stress biotiques et abiotiques comme pressions de sélection naturelle (Maxted et Bennett 2001 ; Idrissi et al. 2016).

La sécheresse est l'une des contraintes majeures ayant un impact négatif sur la production de la lentille. Par conséquent, le développement de variétés adaptées à la sécheresse est l'un des principaux objectifs des programmes d'amélioration génétique (Ghanem et al. 2017 ; Idrissi et al. 2019). Le déficit hydrique peut intervenir sous différentes formes et intensités durant différentes phases du cycle des plantes (Blum 2011). Le déficit hydrique intervenant lors de la phase de reproduction est l'une des formes qui affecte négativement les composantes de rendement réduisant ainsi le rendement (Shrestha et al. 2006b ; Farooq et al. 2009). Différentes stratégies adaptatives au stress hydrique sont connues chez cette culture à savoir des stratégies d'échappement, d'adaptation et de tolérance (Blum 2011 ; Asfaw et al. 2012). Différents

caractères morphologiques, physiologiques et biochimiques sont responsables de la tolérance à la sécheresse (Blum 2011). La variabilité génétique peut être utilisée pour développer des variétés supérieures afin d'augmenter le rendement (Mishra 2014). Parmi les ressources génétiques prometteuses pour la tolérance à la sécheresse, les espèces sauvages apparentées aux espèces cultivées, et les populations locales peuvent être des réservoirs d'allèles favorables pour l'adaptation au déficit hydrique. L'introduction de ces allèles dans les variétés en cours de développement contribuera grandement au gain génétique attendu dans le futur. Par ailleurs, les lignées élitaires sélectionnées durant plusieurs années dans des environnements caractérisés par une fréquence élevée des épisodes de sécheresse exerçant une pression de sélection peuvent aussi être des sources importantes de tolérance à la sécheresse (Blum 2011; Coyne et McGee 2013 ; Coyne et al. 2020).

Par conséquent, cette étude a été réalisée pour explorer les réponses morpho-physiologiques des populations locales, lignées avancées et accessions sauvages *Lens orientalis* de la lentille au stress hydrique progressif sévère. Elle vise ainsi à contribuer à une meilleure compréhension de la variabilité génétique et la sélection des sources de tolérance à la sécheresse.

Matériel et méthodes

Matériel génétique

Le matériel génétique utilisé dans cette étude appartient à trois groupes génétiques différents (Tableau 1). Il s'agit de 7 lignées avancées issues de croisements de différents parents dans le programme d'amélioration génétique de l'Institut National de la Recherche Agronomique du Maroc (INRA), 12 populations locales collectées chez les agriculteurs de différents pays méditerranéens (Italie, Maroc et Turquie) et 7 accessions de l'espèce sauvage *Lens orientalis*.

Dispositif expérimental

Les accessions ont été semées dans des pots (20 cm de diamètre et 30 cm de hauteur) selon un dispositif en split plot avec deux régimes hydriques (Témoin : teneur en eau ~85 % de la teneur

en eau à saturation et déficit hydrique progressif : diminution graduelle de la teneur en eau du sol), sous serre à l'INRA Maroc, centre de Settat, de janvier à mai 2018. Pour chaque régime hydrique, le nombre de répétitions pour chaque génotype a été de 3. L'expérimentation a duré 105 jours depuis le semis jusqu'à la récolte. Le facteur régime hydrique était en parcelles principales et le facteur génotype en sous-parcelles. Une grille en plastique a été installée dans chaque pot avant de le remplir d'un mélange de sol, tourbe et sable avec des proportions respectives de $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{2}$ pour faciliter l'extraction des racines sans pertes. Le sol et le sable ont été stérilisés en utilisant la méthode basée sur les hautes températures en utilisant un stérilisateur du sol (PRO-GROW *Soil sterilizer*) pendant 30 minutes à 100 °C.

Quatre graines ont été semées dans chacun des pots et maintenues dans des conditions contrôlées sous serre (T min et max de $10 \pm 5^\circ\text{C}$ et $28^\circ\text{C} \pm 5^\circ\text{C}$) avec une photopériode variant de 10h /14h à 12h/12h jour/nuite et une humidité relative d'environ 35-50% durant la période de l'essai grâce à un système de refroidissement automatique. L'évolution de l'humidité du sol des pots sous les deux régimes hydriques a été enregistrée, au cours de l'expérience (Figure 1). Pour estimer la capacité en pot du mélange de sol, tourbe et sable, le poids sec et le poids saturé des pots ont été mesuré auparavant, ensuite au cours de l'expérience les pots ont été pesés tous les 2 jours afin de suivre l'abaissement de l'humidité dans la région sèche et maintenir le contrôle à 85 % de la capacité en pot (Idrissi et al. 2015a). Sous le régime hydrique sec l'arrosage s'est fait uniquement trois fois avec une dose de 250 ml/pot après le semis et après la levée, et de 150 ml/pot le 52^{ème} jour après le semis, ensuite l'expérimentation a été suivie sans arrosage pour imposer un déficit hydrique progressif.

Paramètres mesurés

Plusieurs paramètres morphologiques, phénologiques et physiologiques ont été mesurés pour comparer la réponse du matériel génétique testé au déficit hydrique. Il s'agit de : vigueur des plantules, sévérité de flétrissement, date de la floraison, biomasse racinaire, biomasse aérienne,

nombre de gousses, indice de récolte, rapport de la biomasse racinaire/biomasse aérienne, contenu relatif en eau des feuilles, taux de pertes de l'eau des feuilles, stabilité de la membrane cellulaire, température des plantes, dépression de la température des plantes.

La vigueur des plantules a été estimée conformément à l'échelle 1-5 (IBPGR et ICARDA, 1985) avec 1 = très faible ; 2 = faible ; 3 = moyen ; 4 = bon ; 5 = excellent. Les plantes ont été soigneusement extraites sans endommager les racines, puis les parties aériennes et les racines ont été séparées dans des sachets à 104 jours après le semis (JAS), les biomasses sèches des racines et des parties aériennes, ont été mesurées après séchage (70 °C, 48 h) et le rapport racines-parties aériennes a été calculé.

La teneur relative en eau (RWC) a été mesurée sur des jeunes feuilles entièrement développées pour les deux régimes hydriques. Le poids frais (PF) a été enregistré immédiatement après leur détachement des plantes. Après chaque mesure, l'échantillon de feuilles a été ensuite immergé dans de l'eau distillée pendant 24h à la température ambiante pour déterminer le poids à la turgescence (PT). Ces échantillons ont ensuite été séchés (48 h, 70 °C) pour déterminer le poids sec (PS). La teneur relative en eau des feuilles a été calculée selon la formule (Barrs et Weatherly 1962) : $RWC = [(PF - PS) / (PT - PS)] \times 100$; Ce paramètre a été calculé 3 fois durant l'expérimentation (47 JAS ; 62 JAS et à 88 JAS)

Le taux de perte de l'eau (WLR) des feuilles détachées a été utilisé comme méthode d'évaluation de la réponse au stress hydrique (Suprunova et al. 2004). Il a été estimé après 88 JAS comme décrit par Suprunova et al. (2004) et Idrissi et al. (2016). Trois premières hautes feuilles entièrement développées ont été coupées et leur poids frais (PF) a été immédiatement enregistré. Les feuilles ont été placées sur du papier filtre sous température ambiante pendant 4 h après quoi le poids (P4h) a été mesuré. Le poids sec total (PS) a été enregistré après séchage (48h, 70 °C). Le WLR a été calculé selon la formule : $WLR (g\ h^{-1}\ g^{-1}\ MS) = [PF - P4h] / [PS \times 4]$.

La sévérité des lésions cellulaires membranaires (CMI) dues au stress osmotique provoqué par la sécheresse a été estimée sur des feuilles supérieures bien développées (Blum et Abercorn 1981) après 62 JAS. Pour ce faire, les feuilles ont été soigneusement collectées, lavées, et coupées en petits morceaux. Deux échantillons de 100 mg ont été prélevés, un comme témoin placé dans des tubes à essai contenant 20 ml d'eau distillée et l'autre comme traitement stressé dans une solution de Polyéthylène Glycol 6000 (PEG-6000 40%). Les tubes ont été incubés 24 h à $10^{\circ}\text{C} \pm 1$, puis retirés, amenés à température ambiante et la première conductivité électrique (C1 et T1) des milieux aqueux ont été mesurées (EC 215, Conductivity meter). Après, ces tubes ont été placés à l'autoclave 20 minutes à 120°C et la conductivité électrique finale (C2 et T2) des milieux aqueux a été mesurée. Les lésions causées aux membranes cellulaires ont été estimées selon la formule de Blum et Abercorn (1981) : **CMI (%) = $[(1 - (T_1 / T_2)) / (1 - (C_1 / C_2))] \times 100$** ; la stabilité de la membrane cellulaire a été ensuite calculée comme suit : **CMS (%) = $100 - \text{CMI}$** .

Pour la mesure des caractères morphologiques et physiologiques, quatre échantillons par génotype et par répétition ont été prélevés et leur moyenne a été prise en considération pour les analyses. Pour le RWC, WLR et CMI, des échantillons de deux feuilles par plante ont été prélevés.

Pour mesurer la température du couvert, des images thermiques infrarouges ont été prises 85 jours après semis pour chaque accession en utilisant une caméra infrarouge Testo (modèle 875-2) (Portland, USA) avec une résolution de 320×240 pixels permettant de prendre des images thermiques dans la plage de température de -20 à 100°C . La sensibilité thermique de la caméra a été de $<0,11^{\circ}\text{C}$ à $+30^{\circ}\text{C}$ (86°F) / 110 mK avec une résolution spatiale de $1,36$ milliradians. Chaque pixel a été considéré comme une lecture efficace de la température en degrés Celsius ($^{\circ}\text{C}$). Une image thermique infrarouge et une autre réelle visible, prise grâce à une caméra numérique ordinaire intégrée dans la caméra utilisée, ont été prises simultanément

pour chaque accession et pour chaque régime hydrique (figure 2). La température moyenne ambiante lors de la prise des images a été de 21 °C (T_a).

Le logiciel Testo IRSoft version 4.3 (<https://www.testo.com/en-US/products/thermography-irsoft>) a été utilisé pour estimer les températures du couvert végétal. Lors du traitement des images pour l'estimation des températures des plantes, les images thermiques et visibles enregistrées et affichées simultanément ont été utilisées pour différencier entre les plantules et le fond des images en excluant le fond, le pot et le sol. Les pixels de fond et des substrats ont été éliminés en fixant les températures les plus hautes et les plus basses dans les histogrammes thermiques. Sur les images infrarouges, le contour des plantes a été délimité par des points de repère qui permettent de les distinguer. Les pixels des plantes ainsi délimitées ont été utilisés pour estimer la moyenne de la température du couvert (T_c) (Biju et al. 2018). Pour mieux comparer les réponses des différentes accessions étudiées, la dépression de la température des plantes suite à l'application du déficit hydrique qui correspond à la différence entre la température des plantes et la température de l'air ambiant, a été calculée (Biju et al. 2018) :

$$\text{DTC} = T_c - T_a.$$

A la maturité les composantes du rendement et l'indice de récolte ont été déterminés.

Analyse statistique

Les données ont été analysées par le logiciel SPSS version 22 pour Windows (IBM Corporation, 2013) en se basant sur l'analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs fixes (génotype et régime hydrique, d'une part, puis régime hydrique et groupe génétique : accessions sauvages, lignées avancées et populations locales en suite), l'analyse discriminante factorielle et les coefficients de corrélation entre divers paramètres. Pour tester l'hypothèse de différenciation morpho-physiologique du matériel génétique étudié selon l'appartenance aux trois groupes génétiques prédéfinis (variable dépendante) : lignées avancées, accessions sauvages et populations locales, une analyse factorielle discriminante, en considérant tous les caractères

mesurés, comme variables explicatives, a été réalisée. Le degré de signification des valeurs propres et des fonctions discriminantes a été analysé et la représentation graphique des groupes a été réalisée pour visualiser les résultats. Les différences ont été considérées significatives à $P \leq 0,05$ et hautement significatives à $P \leq 0.01$.

Résultats

L'ANOVA à deux facteurs de classification a montré un effet hautement significatif du génotype pour tous les paramètres mesurés, quel que soit le régime hydrique. L'effet du régime hydrique est aussi hautement significatif pour tous les paramètres étudiés. L'interaction des deux facteurs (génotype et régime hydrique) est hautement significative chez la totalité des paramètres mesurés, à l'exception de l'indice de récolte et la vigueur des plantules (tableau 2). Quand l'ANOVA est effectuée en considérant le groupe génétique et le régime hydrique comme facteurs, des différences significatives pour l'ensemble des caractères étudiés selon leur appartenance aux trois groupes définis et le régime hydrique, ont été obtenues sauf pour le contenu relatif en eau 47 jours après semis (tableau 3). L'effet de l'interaction des facteurs groupe génétique et régime hydrique a été significatif sauf pour le contenu relatif en eau 47 jours après semis, la température du couvert et la vigueur des plantules.

Parmi les vingt-six génotypes étudiés, seulement douze génotypes, ont arrivé au stade floraison pour les deux régimes hydriques, sept lignées avancées et cinq populations locales. Les accessions sauvages *Lens orientalis* sont connues pour leurs cycles longs (Idrissi 2020). Pour les génotypes arrivés à la floraison, le nombre moyen de jours à la floraison a été de près de 77 JAS chez les plantes en conditions stressées, et 77 JAS en conditions irriguées. Alors que le nombre de jours à la floraison moyen chez les génotypes des lignées avancées (73 JAS) est plus faible (plus précoces) que les populations locales (83 JAS) dans les conditions de stress hydrique et de contrôle sauf pour la population locale L3. Ces lignées avancées sont issues du programme d'amélioration génétique de l'INRA Maroc, elles ont été sélectionnées pour leur

précocité et leur adaptation aux zones semi-arides. Comme ces lignées, la population locale L3 (MGB1055) présente un intérêt pour l'adaptation à ces zones. Elle est la plus précoce parmi les populations locales étudiées.

Une grande variabilité génétique intra et interspécifique pour la vigueur des plantules a été observée. Une diminution significative de la vigueur des plantules a été observée chez tous les génotypes des populations locales et des lignées avancées sous l'effet du stress hydrique à l'exception de la lignée A4. En revanche, la vigueur des accessions sauvages n'a pas été généralement affectées par le déficit hydrique, sauf pour les deux accessions S7 et S2.

La sévérité de flétrissement a été notée trois fois durant l'expérimentation (54, 74 et 97 JAS) pour suivre l'effet du déficit hydrique sur accessions et lignées étudiées. Des différences significatives ont été observées pour le score de flétrissement en fonction du génotype et le temps de mesure. Le score moyen de flétrissement a été compris entre 0 et 3 pour la première et la deuxième mesure (54 JAS et 74 JAS respectivement) et entre 0 et 3.33 pour la troisième mesure (figure 3 a). Le flétrissement était plus sévère chez les populations locales et les lignées avancées que chez les accessions sauvages. Pour l'accession S2, aucun flétrissement n'a été observé durant les trois dates. Le score de flétrissement a évolué progressivement suite à l'augmentation de la sévérité de la sécheresse presque pour toutes les accessions et lignées étudiées.

Une variation significative pour la matière sèche racinaire a été observée chez tous les génotypes. Une diminution moyenne de 0.96g et de 0.23g par plante de la matière sèche racinaire a été observée, sous l'effet de la sécheresse, chez les populations locales et les lignées avancées respectivement. En revanche, pour les accessions sauvages le poids sec racinaire moyen n'a pas diminué avec l'application du stress hydrique. Il a par contre augmenté chez certaines accessions sauvages, tel que S3, S4 et S5. Le rapport de la biomasse racinaire/aérienne (RS) a été plus élevé pour le traitement de stress hydrique que pour le traitement contrôle (figure

3 b). Les accessions sauvages ont montré un rapport RS plus élevé sous déficit hydrique (allant de 0.865 à 2.33). En revanche, pour les lignées avancées, ce rapport était plus faible (allant de 0.22 à 0.41) pour le traitement de stress hydrique. Un rapport RS intermédiaire a été observé chez les populations locales (allant de 0.25 à 0.74).

Pour tout le matériel génétique étudié, le stress hydrique a provoqué une diminution du contenu relatif en eau des feuilles. En moyenne, la teneur relative en eau des feuilles des plantes des accessions sauvages irriguées convenablement était de 73.32, 82.79 et 80.24% après 47, 62 et 88 JAS, respectivement. Dans les conditions de stress hydrique, le contenu relatif en eau moyen de toutes les accessions a diminué jusqu'à 68.68% après 47 JAS et à 60.98% après 62 JAS. Par contre, le contenu relatif en eau des feuilles après 88 JAS a augmenté pour atteindre 71.80%. Une diminution a été observée chez toutes les accessions sauvages pour les trois mesures. A 88 JAS, l'accession S7 présente le contenu relatif en eau des feuilles le plus élevé (76.95%) avec une faible diminution de 1.08% par rapport au témoin. En revanche, S4 présente la teneur relative en eau des feuilles la plus faible parmi les accessions sauvages (68.17 %) avec une grande diminution de 12.69% par rapport au témoin.

Pour les lignées avancées, la teneur relative moyenne en eau des feuilles des plantes a évolué pour le traitement témoin de 71.40, 72.82 à 81.45% après 47, 62 et 88 JAS, respectivement. Sous les conditions de stress hydrique, le RWC moyen a diminué de 67.62 (47 JAS) à 61.29% (62 JAS), tandis qu'après 88 JAS, le contenu relatif en eau des feuilles a augmenté pour atteindre une valeur de 68.92%. Les lignées A5 et A6 ont montré des valeurs les plus élevées, à 88 JAS, sous déficit hydrique de 74.45 et 71.73 %, respectivement, avec une faible chute d'environ 3.84 et 10.82 % respectivement par rapport aux témoins. En revanche, la lignée A1 a montré une faible teneur relative en eau des feuilles, à 88 JAS, sous conditions de stress de 62.72 et 63.66% respectivement, avec une diminution importante de 19.03 par rapport aux

témoins. Une diminution du RWC a été observée chez toutes les lignées avancées pour les trois mesures sauf pour la lignée A1 à 47 JAS.

Pour les populations locales, la teneur relative moyenne en eau des feuilles des plantes a augmenté pour le traitement témoin de 73.9, 84.44 à 87.37% après 47, 62 et 88 JAS, respectivement (figure 3 f). Par contre, elle a diminué progressivement de 69.06% (47 JAS) à 62.99% (62 JAS), pour atteindre 55.67% après 88 JAS pour le traitement du déficit hydrique.

Sous ces conditions de stress, les populations L6 et L2 ont eu des teneurs relatives en eau des feuilles les plus faibles parmi les populations testées (48.32 et 47.37% respectivement) après 88 JAS, tandis que L4 (68.25%) a eu la valeur la plus élevée, après 88 jours après le semis.

Sous les conditions déficit hydrique progressif, 88 JAS, les valeurs moyennes du contenu relatif en eau des feuilles chez les populations locales ont montré une réduction de 19.4% par rapport à la première mesure (47 JAS) et de 36.3% par rapport au témoin. En revanche, la teneur relative moyenne en eau des feuilles des accessions sauvages et des lignées avancées ont montré une augmentation de 4.5% et de 1.9% par rapport à la première mesure (47 JAS) respectivement et une diminution de 10.5% et de 15.3% par rapport au témoin respectivement. Les accessions sauvages et les lignées avancées ont montré des valeurs moyennes les plus élevées par rapport aux populations locales (figure 3 c).

Le taux de perte d'eau des feuilles a varié de 0.56 à 0,66 g h⁻¹ g⁻¹ de la matière sèche (MS) et de 0.29 à 0.59 g h⁻¹ g⁻¹ MS pour les lignées avancées ; de 0.40 à 0,68 g h⁻¹ g⁻¹ MS et de 0.31 à 0.43 g h⁻¹ g⁻¹ MS pour les accessions sauvages ; et de 0.85 à 0,68 g h⁻¹ g⁻¹ MS et de 0.31 à 0.43 g h⁻¹ g⁻¹ MS pour les populations locales pour le traitement témoin et pour le traitement stress hydrique respectivement. Une diminution du taux de perte de l'eau des feuilles a été observée pour toutes les lignées, accessions et populations étudiées sous l'effet de la sécheresse. Parmi ce matériel génétique, le taux de perte d'eaux des feuilles le plus faible a été enregistré pour la lignée avancée A5 (0,3 g h⁻¹ g⁻¹ MS), suivie par l'accession sauvage S2 avec une valeur similaire

($0.31 \text{ g h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ MS}$) (figure 3 d). Ce paramètre est associé à la conductance stomatique et l'efficacité de la transpiration sous déficit hydrique.

Des valeurs faibles, inférieures à 25 %, de la stabilité de la membrane cellulaire ont été obtenues pour les populations locales L5, L6, L7, L8 et L9. Les lignées avancées A1, A2, A3, A4, A5 et A7, les accessions sauvages S3 et S4 et les populations locales L1, L2 et L4 ont une stabilité membranaire intermédiaire entre 25 et 30%. Plus intéressant, la lignée avancée A6, les accessions sauvages S1, S2, S5, S6 et S7 et les populations locales L3, L10, L11 et L12 ont montré des valeurs les plus élevées ($>30\%$) pour ce paramètre important pour la tolérance à la sécheresse. Ce matériel génétique peut être considéré comme plus tolérant au déficit hydrique (figure 3 e). La stabilité membranaire moyenne des accessions sauvages dépassent celle des lignées avancées et des populations locales étudiées.

Les valeurs de la température du couvert pour le traitement témoin varient de 14 à 17.5 °C. Le déficit hydrique a entraîné une augmentation de la température du couvert pour tout le matériel génétique étudié comme le montrent les valeurs plus élevées enregistrées qui varient entre 17.03 et 18.7 °C. Le déficit hydrique a causé une augmentation moyenne de la température du couvert des plantes d'environ 6.76 % par rapport au témoin (figure 3 f). Ceci est peut-être dû à la diminution de la transpiration suite à la diminution de la conductance stomatique (fermeture des stomates). Les lignées, les populations et les accessions présentant des augmentations les plus élevées de la température du couvert en réponse au stress hydrique par rapport au témoin sont A2, A5, S2, S4, S5, L2, L11 et L12. En revanche, A1, A3, S1, S7, L1, L3, L7, L8 et L10 ont montré des augmentations de température du couvert plus faibles par rapport au témoin. Il est à signaler que toutes les accessions sauvages *L. orientalis* testées ont montré des valeurs plus élevées de l'écart de la température des plantules, ce qui indique leur plus grande capacité à maintenir une activité stomatique permettant la continuité du métabolisme et une efficacité de l'activité photosynthétique en refroidissant les feuilles sous l'effet de la sécheresse par

rapport aux lignées avancées et aux populations locales des espèces cultivées. Cette augmentation a été en moyenne de 1.45°C par rapport à seulement 1.20 et 1.30°C pour les populations locales et les lignées avancées (figure 3 f).

Cette tendance a été confirmée en comparant la dépression de la température du couvert sous stress hydrique (figure 3 g). Une grande variabilité au sein du matériel génétique étudié a été observée. Des valeurs élevées ont été obtenues pour les accessions sauvages, notamment l'accession S5. Ces accessions sont plus tolérantes à la sécheresse grâce à leur capacité à maintenir la conductance stomatique et la transpiration assurant une meilleure utilisation de l'eau et un fonctionnement métabolique efficient par rapport au reste du matériel génétique étudié.

Le nombre moyen de gousses par plante a diminué de 47.83 gousses/plante pour le traitement témoin à 7.65 gousses/plante pour le traitement déficit hydrique. Le nombre moyen des gousses le plus élevé pour le traitement témoin a été obtenu pour la population locale L12 avec une moyenne de 87.83 gousses/plante. Le rendement le plus élevé sous stress hydrique a été enregistré pour L3 et A4 avec une moyenne de 12.5 et 9.67 gousses/plante, respectivement. D'une manière générale, les populations locales, qui sont généralement plus tardives que les lignées avancées, ont eu les rendements plus élevés sous les conditions favorables. En revanche ce sont les lignées avancées précoces qui ont eu des rendements plus élevés dans les conditions de déficit hydrique. Le stress hydrique a réduit le rendement biologique des plantes, ce qui résulte en une augmentation de l'indice de récolte, presque chez tous les génotypes dans les conditions de la sécheresse par rapport à celles du témoin. Les lignées avancées ont eu des indices de récolte supérieurs à ceux des populations locales. Les populations locales L5, L9, L11 et L12 et la lignée avancée tardive A1, ont eu les indices de récolte les plus bas pour les deux régimes hydriques. Tandis que les génotypes A2 et A7 ont montré des valeurs plus élevées

de l'indice de récolte par rapport au reste des génotypes sous déficit hydrique. Ils étaient de 31.94 à 29.08% respectivement.

Dans la présente étude, sous le traitement de stress hydrique des corrélations négatives et hautement significatives entre le ratio biomasse racinaire-biomasse aérienne et le taux de perte d'eau des feuilles (- 0,573), la vigueur des plantules (-0,505) et la sévérité de flétrissement (-0,633, -0,715 et -0,668) ont été observées. Une corrélation positive et hautement significative a été obtenue entre ce paramètre et la dépression de la température du couvert (0,475). Le nombre de gousses par plante a été significativement et positivement corrélé avec la vigueur des plantules (0,723) et l'indice de récolte (0.593) et négativement avec la sévérité de flétrissement (-0.604) et la précocité (-0.615). La dépression de la température du couvert a montré une corrélation négative significative avec le taux de perte d'eau des feuilles (-0,493) et la sévérité de flétrissement (-0,452, -0,488 et -0,451).

Pour l'analyse factorielle discriminante, prenant en compte le groupe génétique (avec 3 groupes : accessions sauvages, lignées avancées et populations locales) comme variable à prédire pour tester l'appartenance du matériel génétique étudié expliquée selon leurs différences morpho-physiologiques, les deux premières fonctions ont été significatives avec des valeurs propres élevées notamment pour la première fonction, Wilks Lambda faibles, Khi-deux élevées et $P < 0.05$ respectivement de 8.58, 0.03, 61.47 et 0.00 ; 2.50, 0.28, 21.92 et 0.02. Elles expliquent 77.4 et 22.6 % de la variabilité totale et correspondent à des corrélations de 0.94 et 0.84, respectivement. Les deux fonctions séparent significativement, comme le montre notamment les valeurs propres obtenues, le matériel génétique dans les trois groupes. La première fonction est corrélée notamment à la sévérité du flétrissement, au rapport de poids racines sèches / partie aérienne, taux de perte d'eau des feuilles et à la stabilité membranaire. La fonction 2 est quant à elle corrélée à la teneur relative en eau, la dépression de la température du couvert et à la vigueur des plantules) (figure 4). Une différenciation morpho-physiologique

claire pour la tolérance à la sécheresse correspondant aux différents mécanismes d'adaptation des trois groupes différents a été obtenue.

Discussion

La tolérance à la sécheresse chez les plantes est un caractère complexe mais d'importance majeure pour les programmes d'amélioration génétique dans le contexte actuel de changements climatiques notamment pour les cultures des zones semi-arides basées sur l'agriculture pluviale comme la lentille (Kumar et al. 2011 ; Ghanem et al. 2017). Les différences entre les accessions de lentille de l'espèce cultivées selon leur historique génétique et les accessions sauvages pour la tolérance à la sécheresse commencent à prendre plus d'importance ces dernières décennies. L'objectif est de mieux comprendre les différences afin d'identifier des sources de tolérance à intégrer dans les programmes de création variétale. Dans ce cadre, d'une manière générale, les accessions sauvages *Lens orientalis*, certaines lignées avancées et variétés inscrites au catalogue officiel des variétés au Maroc ont montré des caractéristiques de tolérance et d'adaptation aux zones semi-arides par rapport au reste du matériel génétique étudié. Ces accessions sauvages peuvent être considérées comme réservoir potentiel d'allèles de tolérance qu'il faut utiliser dans les programmes d'amélioration génétique par des croisements avec des lignées avancées élites et des populations locales adaptées. Gorim et Vandenberg (2017) ont évalué la capacité des espèces sauvages de lentille pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse, et ils ont rapporté que celles-ci présentent un grand intérêt grâce à leur nativité et évolution dans des environnements caractérisés par une grande fréquence des épisodes de sécheresse et de stress thermique.

Parmi les lignées avancées étudiées, A3 (*EXTRA*), A4 (*CHAKKOU*) et A6 (*JAMAAT SHAIM*) sont des variétés précoces et productives qui ont été inscrites pour leur adaptation aux zones semi-arides du Maroc (Idrissi et al. 2012 ; 2013 ; 2019). Nous avons montré de bonnes

performances de tolérance chez ces variétés en se basant sur plusieurs paramètres. Parmi les populations locales, la population locale L3 (MGB1055) présente un intérêt pour l'adaptation à ces zones. Elle est la plus précoce parmi les populations étudiées. Elle a été collectée dans la région de Zaer, l'une des régions au Maroc où la culture de la lentille se base sur les populations locales sélectionnées par les fermiers d'année en année à travers des générations pour leur adaptation. En effet cette population a été caractérisée et identifiée par Idrissi et al. (2015b) comme présentant une différenciation génétique par rapport à d'autres populations locales marocaines. Elle bénéficie d'une appellation d'origine protégée et elle est inscrite au catalogue des produits terroirs au Maroc pour son adaptation et la qualité nutritive de ses graines (Benbrahim et al. 2017 ; <http://www.agriculture.gov.ma/sites/default/files/produitslabellises.pdf> ; <https://ormvag.ma/PDF/Catalogue%20produit%20terroire.pdf>).

Lors de cette étude, une grande variabilité morphologique et physiologique a été observée. Des mécanismes différents peuvent expliquer l'évolution et les différences mesurées par les différents paramètres morphologiques et physiologiques entre le matériel génétique étudié. Nos résultats ont montré des valeurs plus élevées pour le poids sec racinaire, le contenu relatif en eau des feuilles, le ratio de la biomasse racinaire/biomasse aérienne et la dépression de la température des plantes chez les accessions sauvages testées sous déficit hydrique. Des résultats similaires ont été rapportés par d'autres auteurs, en l'occurrence Biju et al. (2018), Idrissi et al. (2015, 2016a) et Ahmadpour et Hosseinzadeh (2017). Sarker et al. (2005) ont montré l'intérêt des génotypes ayant des systèmes racinaires prolifiques pour l'absorption de l'eau et des nutriments. Ghanem et al. (2017) considèrent que la plasticité de la croissance des racines par rapport aux parties aériennes est un caractère important à cibler pour sélectionner des sources de tolérance à la sécheresse chez la lentille. D'autre part, la tolérance à la sécheresse d'une plante est liée à sa capacité à maintenir une teneur relative en eau plus élevée dans les feuilles

sous déficit hydrique (Suprunova et al. 2004). Dans le même sens, Idrissi *et al.* (2016) ont rapporté des résultats similaires pour une collection de populations locales de lentille. Aussi, Suprunova *et al.* (2004) ont montré que le contenu relatif en eau des géotypes de l'orge sauvage a diminué significativement avec le stress hydrique. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Idrissi et al. (2013) pour des lignées avancées de lentille par une application d'un stress hydrique de fin de cycle. Gorim et Vandenberg (2017) ont obtenu une meilleure efficacité de transpiration chez des accessions sauvages tolérante au déficit hydrique sévère. Celles-ci consommaient moins d'eau pour produire une quantité similaire ou plus élevées de matière sèche que des accessions de lentille cultivée. Une faible perte de l'eau des feuilles est un indicateur de l'efficacité de la réponse des plantes à la sécheresse permettant de maintenir la turgescence des cellules pour assurer un fonctionnement métabolique normal (Turner et al. 2001). Il est largement utilisé dans ce domaine de recherche (Vinocur et Altman 2005 ; Idrissi et al. 2016). En accord avec nos résultats, une grande variabilité pour ce paramètre a été rapportée parmi les légumineuses alimentaires (Shrestha et al. 2006a). Par ailleurs, une stabilité membranaire plus élevée correspondant aux faibles dégâts du déficit hydrique sur la structure cellulaire (moins de dommages membranaires), pendant les conditions de sécheresse, est un critère de sélection physiologique important chez la lentille (Mishra et al. 2018). Les accessions sauvages et certaines lignées avancées et populations locales ont eu des valeurs plus élevées pour ce paramètre. D'autre part, parmi les caractères étudiés, la dépression de la température du couvert a permis de classer le matériel génétique testé. Dans des conditions environnementales normales correspondant notamment à une disponibilité suffisante de l'eau, les plantes continuent à transpirer à travers les stomates ouverts et la température du couvert (T_c) est maintenue dans une plage métaboliquement appropriée. Cependant, pendant le stress hydrique, les plantes ferment les stomates comme mécanisme préventif qui se manifeste par l'augmentation de la température du couvert (Kashiwagi et al. 2008 ; Jones et al. 2009). Il est à

signaler que toutes les accessions sauvages *L. orientalis* testées ont montré des valeurs plus élevées de l'écart de la température des plantules, ce qui indique leur plus grande capacité à maintenir une activité stomatique permettant la continuité du métabolisme et une efficacité de l'activité photosynthétique en refroidissant les feuilles sous l'effet de la sécheresse par rapport aux lignées avancées et aux populations locales de l'espèce cultivée. Dans le même sens, Gorim et Vandenberg (2017) ont rapporté que les espèces sauvages de lentille ont l'avantage d'employer divers mécanismes de tolérances à la sécheresse comme la réduction du taux de transpiration, un système racinaire profond et un retardement de la floraison. Des résultats similaires ont été rapportés par Biju et al. (2018) chez la lentille et par Seddique et al. (2000) chez le blé. La température des plantules ainsi que la dépression de la température du couvert ont été utilisées avec succès comme indicateur de l'état de l'eau des plantes et comme critère de sélection pour la tolérance au déficit hydrique dans des environnements sujets à la sécheresse (Jones 2004 ; Kumar et al. 2017 ; Biju et al. 2018). Une corrélation significative avec le rendement grain sous deux régimes hydriques de déficit modéré et sévère a été obtenue chez la lentille (Biju et al. 2018) et chez le pois chiche sous des conditions de sécheresse (Purushothaman et al. 2015). Des résultats similaires ont été rapportés par Kumar et al. (2017) chez le soja en montrant que la variabilité de la dépression de la température du couvert sous stress hydrique au niveau de deux environnements différents peut expliquer plus de 52 % de la variation du rendement grain.

Conclusion

Dans la présente étude les accessions sauvages *Lens orientalis* ont démontré une grande tolérance à la sécheresse par rapport à l'autre matériel génétique. Cette espèce appartient au groupe génétique primaire avec l'espèce cultivée, les croisements entre ces deux espèces sont faciles et ne nécessitent pas de technique de sauvetage d'embryon. Ce constat permet leur valorisation pour une création variétale plus pratique. La différenciation morpho-physiologique

du matériel génétique sauvage en réponse au déficit hydrique confirme leur intérêt comme réservoir d'allèles importants pour les programmes d'amélioration génétique qui visent le développement de variétés mieux adaptées aux épisodes de sécheresse de plus en plus fréquents et sévères. Leur utilisation dans la recherche en pré-amélioration peut être stratégique pour une meilleure résilience face aux changements climatiques. Par ailleurs, cette étude a permis notamment de montrer que les trois dernières variétés de l'INRA inscrites au catalogue officiel au Maroc ont une bonne tolérance à la sécheresse en comparaison avec les autres géotypes étudiés. Aussi, la population locale bénéficiant d'un label qualité (Indication Géographique Protégée) et enregistrée comme produit terroir au Maroc (lentille de Zaer) a montré de bonne performance d'adaptation au déficit hydrique. Cette population locale est cultivée par une communauté rurale dans la région de Zaer (Nord-ouest du pays). Ces variétés ainsi que cette population locale pourraient aider les agriculteurs pour mieux produire la lentille durant les saisons agricoles caractérisées par des épisodes de sécheresse devenus de plus en plus fréquents dans le contexte des changements climatiques.

Remerciements

Les auteurs de cette étude sont reconnaissants au Dr. Abdellah El Aissaoui, chercheur à l'INRA Maroc, pour son assistance lors de la réalisation des images thermiques.

Références bibliographiques

- Ahmadpour, R., et Hosseinzadeh, S.R. 2017. Change in growth and photosynthetic parameters of lentil (*Lens culinaris Medik.*) in response to methanol foliar application and drought stress. *Int. J. Agric. Biosciences*. **6**(1): 7- 12.
- Asfaw, A., Matthew, W., Struik, P.C. 2012. Multi-environment quantitative trait loci analysis for photosynthate acquisition, accumulation, and remobilization traits in common bean under drought stress. *G3* **2**: 579- 595.
- Ates, D., Aldemir, S., Alsaleh, A., Erdogmus, S., Nemli, S., Kahrman, A., Ozkan, H., Vandenberg, A., Tanyolac, B. 2018. A consensus linkage map of lentil based on DArT markers from three RIL mapping populations. *PLoS ONE* **13**(1): 1-13. doi: 10.1371/journal.pone.0191375.
- Barrs, H.D., Weatherly, P.E. 1962. A re-examination of relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* **15**: 413-428.
- Benbrahim, N., Gaboun, F., Taghouti, M. 2017. Conservation in situ des ressources génétiques de la lentille de Zaer. *Rev. Mar. Sci. Agron. Vét.* **5** (4): 379-390.
- Biju, S., Sigfredo, F., Dorin, G. 2018. The use of infrared thermal imaging as a non-destructive screening tool for identifying drought-tolerant lentil genotypes. *Plant Physiol. Biochem.* **127**: 11–24. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.03.005.
- Blum, A., et Ebercon, A. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sc.* **21**: 43-47.
- Blum, A. 2011. *Plant breeding for water-limited environments*, Springer-Verlag, New York, USA. doi: 10.1007/978-1-4419-7491-4_3.

- Coyne, C.J., Shiv, K., von Wettberg, E.J.B., Marques, E., Berger, J.D., Redden, R.J., Ellis, T.H.N., Brus, J., Zablatzká, L., Smýkal, P. 2020. Potential and limits of exploitation of crop wild relatives for pea, lentil, and chickpea improvement. *Leg. Sc.* **2**(2): 181-193. doi: doi.org/10.1002/leg3.36.
- Coyne, C., McGee, R. 2013. Lentil. Genetic and genomic resources of grain legume improvement. Sous la direction de M. Singh et HD Upadhyaya et IS Bisht. Elsevier Inc. doi: 10.1016/B978-0-12-397935-3.00013-X, p. 157-180.
- Deshmukh, D.V., Mate, S.N. 2013. Evaluation of pigeonpea genotypes for morpho-physiological traits related to drought tolerance. *World J. Agric. Res.* **9** (1): 17-23.
- Donald, C.M. 1962. In search of yield. *J. Aust. Agric. Inst. Agric Sc* **28**: 171-178.
- Erskine, W., Muehlbauer, F.J., Sarker, A., Sharma, B. 2009. Introduction. The Lentil: Botany, Production and Uses. Sous la direction de W Erskine et al. CAB International, Oxfordshire, UK, p. 1-3.
- FAOSTAT. 2019. "FAOSTAT, Food and Agriculture Organization of United Nations". FAO. [http:// www.fao.org/faostat/en/#data/QC](http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC). Consulté le 01 Mai 2021
- Farooq, M., Wahid, A.N., Kobayashi, D., Fujita, G., Basra, S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, Springer Verlag/EDP. Sciences/INRA, **29** (1): 185-212.
- Ghanem, M.E., Kibbou, F., Guiguitant, J., Sinclair, T.R. 2017. Opportunities to improve the seasonal dynamics of water use in lentil (*Lens culinaris* Medik.) to enhance yield increase in water-limited environments. *Chem. Biol. Tech. Agric.* **4**: 22. doi: 10.1186/s40538-017-0103-y.
- Gorim, L.Y., Vandenberg, A. 2018. Can wild lentil genotypes help improve water use and transpiration efficiency in cultivated lentil? *Plant Genet Resour.* **16**(5): 459-468. doi: <https://doi.org/10.1017/S1479262117000399>.

Gorim, L.Y., Vandenberg, A. 2017. Evaluation of Wild Lentil Species as Genetic Resources to Improve Drought Tolerance in Cultivated Lentil. *Front. Plant Sci.* **29**. doi : <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01129>.

Grusak, M.A. 2009. Nutritional and health-beneficial quality. The lentil: Botany production and uses. Sous la direction de Erskine, et al. CAB International, Oxfordshire, UK, p. 368–390. doi: 10.1079/9781845934873.0368.

IBM Corporation. 2013. IBM SPSS Statistics for Windows. Version 22.0. IBM Corp., Armonk, NY.

Idrissi, O., 2020. Application of extended photoperiod in lentil: Towards accelerated genetic gain in breeding for rapid improved variety development. *Moroccan Journal of Agricultural Sciences* 1(1)

Idrissi, O., Sakr, B., Dahan, R., Houasli, Ch., Nsarellah, N., Udupa, M.S., Sarker, A. 2012. Registration of Chakkouf lentil in Morocco. *J. Plant Regist.* **6**: 268–272. doi: 10.3198/jpr2011.07.0384crc.

Idrissi, O., Houasli, Ch., Nasserlehaq, N. 2013. Comparaison de lignées avancées de lentille sous stress hydrique durant la phase de floraison et formation des gousses. *Revue « Nature et Technologie »*. B- Sciences Agronomiques et Biologiques **8**: 53-61.

Idrissi, O., Houasli, Ch., Sripada, M.U., De keyser, E., Van Damme, P., De Riek, J. 2015a. Genetic variability for root and shoot traits in a lentil (*Lens culinaris Medik.*) recombinant inbred line population and their association with drought tolerance. *Euphytica* **204**: 693–709. doi: <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1373-8>.

Idrissi, O., Udupa, S.M., Houasli, Ch., De Keyser, E., Van Damme, P., De Riek, J. 2015b. Genetic diversity analysis of Moroccan lentil (*Lens culinaris Medik.*) landraces using simple sequence repeat and amplified fragment length polymorphisms reveals functional

adaptation towards agro-environmental origins. *Plant Breed.* **134**: 322–332. doi: 10.1111/pbr.12261.

Idrissi, O., Udupa, M.S., De Keyser, E., Van Damme, P., De Riek, J. 2016. Functional genetic diversity analysis and identification of associated simple sequence repeats and amplified fragment length polymorphism markers to drought tolerance in lentil (*Lens culinaris* ssp. *Culinaris* Medicus) landraces. *Plant Mol. Biol. Reporter* **34**:659–680. doi: <https://doi.org/10.1007/s11105-015-0940-4>.

Idrissi, O., Piergiovanni, A.R., Toklu, F., Houasli, Ch., Udupa, M.S., De Keyser, E., Van Damme, P., De Riek, J. 2017. Molecular variance and population structure of lentil (*Lens culinaris* Medik.) landraces from Mediterranean countries as revealed by simple sequence repeat DNA markers: implications for conservation and use. *Plant Genet. Resour.* **16**(3): 249–259. doi: <https://doi.org/10.1017/S1479262117000260>.

Idrissi, O., Sahri, A., Houasli, Ch., Nsarellah, N. 2019. Breeding progress, adaptation, and stability for grain yield in Moroccan lentil improved varieties. *Crop Sc.* **59**:1–12. doi:10.2135/cropsci2018.07.0431

International Board for Plant Genetic Resources (IBPGR) & International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA). 1985. Lentil descriptors. IBPGR library, Rome, Italy.

Jones, H.G. 2004. Application of thermal imaging and infrared sensing in plant physiology and ecophysiology. *Adv. Bot. Res.* **41**: 107–163. doi: [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(04\)41003-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(04)41003-9).

Jones, H.G., Serraj, R., Loveys, B.R., Xiong, L., Wheaton, A., Price, A.H. 2009. Thermal infrared imaging of crop canopies for the remote diagnosis and quantification of plant responses to water stress in the field. *Funct. Plant Biol.* **36**: 978–989.

Kashiwagi, J., Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H.D., Gaur, P.M. 2008. Rapid screening technique for canopy temperature status and its relevance to drought tolerance improvement in chickpea. *J. SAT Agric. Res.* **6**: 105–4.

Kumar, M., Govindasamy, V., Rane, J., Singh, A.K., Choudhary, R.L., Raina, S.K., George, P., Aher, L.K., Singh, N.P. 2017. Canopy temperature depression (CTD) and canopy greenness associated with variation in seed yield of soybean genotypes grown in semi-arid environment. *S. Afr. J. Bot.* **113**: 230-238.

Kumar, S., kumar, J., Singh, R.G., Sarke, A. and Baum M. 2011. Lentils for dryland agriculture: present status and future strategy. *Flora and Fauna* **17**(1):100-107.

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. *Aust. J. Crop Sc.* **4**(8): 580-585.

Maxted, N., Bennett, S.J. 2001. Legume diversity in the Mediterranean region. *Plant Genetic Resources of Legumes in the Mediterranean*. Sous la direction de N Maxted, SJ Bennett, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 51-75.

McNeil DL, Materne M. (2007) Rhizobium management and nitrogen fixation. In: Yadav SS, McNeil DL, Stevenson PC (eds) *Lentil: an ancient crop for modern times*. Springer, The Netherlands. P. 127-143.

Mishra, B.K. 2014. Growth, phenology, dry matter and nitrogen partitioning in lentil (*Lens culinaris Medik.*) under optimal and moisture stress conditions. Thèse de doctorat (Banaras Hindu University, Inde).

Mishra, B.K., Srivastava, J.P., Lal, J.P. 2018. Drought Resistance in Lentil (*Lens culinaris Medik.*) in Relation to Morphological, Physiological Parameters and Phenological Developments. *Int. J. Curr. Microbiol Appl. Sc.* **7**(1): 2288-2304.

Popekła, J.C., Terryn, N., Higgins, T.J.V. 2004. Gene technology for grain legumes: can it contribute to the food challenge in developing countries. *Plant Sc.* **167**: 195-206.

Purushothaman, R., Thudi, M., Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H.D., Kashiwagi, J., Gowda, C.L.L., Varshney, R.K. 2015. Association of mid-reproductive stage canopy temperature depression with the molecular markers and grain yields of chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm under terminal drought. *Field Crop Res.* **174**: 1–11. doi: 10.1016/j.fcr.2015.01.007.

Sarker, A., Erskine, W., Singh, M., 2005. Variation in shoot and root characteristics and their association with drought tolerance in lentil landraces. *Genet. Resour. Crop Ev.* **52**(1): 89-97. doi: [10.1007/s10722-005-0289-x](https://doi.org/10.1007/s10722-005-0289-x).

Shrestha, R., Turner, N., Siddique, K.H.M., Turner, D.W. 2006a. Physiological and seed yield responses to water deficits among lentil genotypes from diverse origins. *Aust. J. Agric. Res.* **57**: 903–915.

Shrestha, R., Turner, N.C., Siddique, K.H.M., Turner, D.W., Speijers, J. 2006b. A water deficit during pod development in lentils reduces flower and pod numbers but not seed size. *Aust. J. Agric. Res.* **57**: 427–438.

Siddique, M.R.B., Hamid, A., Islam, M.S. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin- Academia Sinica* **41**: 35-39.

Singh, D.H., Dikshit, H.K., Singh, R.A. 2013. A new phenotyping technique for screening for drought tolerance in lentil (*Lens culinaris Medik.*). *Plant Breed.* **132**: 185–190.

Suprunova, T., Krugman, T., Fahima, T., Chen, G., Shams, I., Korol, A., Nevo, E. 2004. Differential expression of dehydrin genes in wild barley, *Hordeums pontaneum*, associated with resistance to water deficit. *Plant Cell Enviro.* **27**: 1297–1308.

Turner, N.C., Wright, G.C., Siddique, K.H.M. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. *Adv. Agron.* **71**: 193-231.

Vinocur, B., Altman, A. 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Curr. Opin. Biotech.* **16**: 123–132.

Draft

Tableau 1 : Matériel génétique utilisé dans l’étude

Accession	Groupe génétique	Origine
Flip 84-112L (A1)		
F00-24 (A2)		
EXTRA (A3)	Lignées avancées et variétés inscrites	Programme d’amélioration génétique de l’Institut National de la Recherche Agronomique du Maroc (INRA)
CHAKKOUF (A4)		
LL500-25 (A5)	au catalogue officiel	
JAMAAT SHAIM (A6)		
2005S 100 -9-3 (A7)		
IG147569 (L1)		International Center for Agricultural research in dry areas
MGB1026 (L2)		Banque de gènes Maroc
MGB1055 (L3)		Banque de gènes Maroc
ILL183 (L4)		International Center for Agricultural research in dry areas
ILL171 (L5)		International Center for Agricultural research in dry areas
IG150338 (L6)		International Center for Agricultural research in dry areas
TIPO ASSTELLUCCIO (L7)	Populations locales	Italian National Council of Research
IG150335 (L8)		International Center for Agricultural research in dry areas
IG150350 (L9)		International Center for Agricultural research in dry areas
MG111854 (L10)		Italian National Council of Research
IG2507 (L11)		International Center for Agricultural research in dry areas
IG3263 (L12)		International Center for Agricultural research in dry areas

PI572399 (S1)

PI572398 (S2)

PI572369 (S3)

Accessions

PI572370 (S4)

sauvages *Lens* National Plant Germplasm System (USA)

PI612249 (S5)

orientalis

PI615670 (S6)

PI615672 (S7)

Draft

Tableau 2 : Résultats des analyses de variance des différents paramètres morphologiques et physiologiques pour la comparaison des géotypes et des régimes hydriques (RH)

Caractères	Moyenne $\pm$ écart-type		Sources de variation	MS	dl	F	P
	Témoin arrosé	Déficit hydrique					
CRE 47 JAS	73.10 $\pm$ 4	68.56 $\pm$ 4.5	Genotype	37.30	25	3.302	0.000
			RH	768.7	1	67.55	0.000
			Rep	5.69	2	0.501	0.608
			Genotype*RH	28.13	25	2.473	0.001
CRE 62 JAS	80.86 $\pm$ 5.75	62.12 $\pm$ 5.22	Genotype	82.93**	25	9.14	0.000
			RH	13512.57***	1	1534.18	0.000
			Rep	4.01	2	0.456	0.635
			Genotype*RH	65.02**	25	7.38	0.000
CRE 88 JAS	83.89 $\pm$ 4.74	63.50 $\pm$ 9.55	Genotype	76.97***	25	6.418	0.000
			RH	15740.44***	1	1312.35	0.000
			Rep	7.69	2	0.641	0.529
			Genotype*RH	220.30***	25	18.36	0.000
TPE	0.6284 $\pm$ 0.10	0.4543 $\pm$ 0.09	Genotype	0.031*** 1,13***	25	10.14	0.000
			RH	0,0001	1	375.45	0.000
			Rep	0,014**	2	0.369	0.692
			Genotype*RH		25	4.52	0.000
TC	16.56 $\pm$ 0.63	17.85 $\pm$ 0.36	Genotype	0.46*** 23,24***	25	9.18	0.000
			RH	0,007	1	460.14	0.000
			Rep	0,28***	2	1.53	0.225
			Genotype*RH		25	5.60	0.000
DTC	-1.05 $\pm$ 0.65	-3.21 $\pm$ 0.49	Genotype	0.52*** 2.23***	25	10.12	0.000
			RH	0.002	1	200.21	0.000
			Rep	0.32***	2	0.317	0.601
			Genotype*RH		25	6.15	0.000
R/S	0.18 $\pm$ 0.08	0.66 $\pm$ 0.5	Genotype	0.47*** 9,06***	25	11.22	0.000
			RH	0,002	1	213.82	0.000
			Rep	0,35***	2	0.511	0.601
			Genotype*RH		25	8.45	0.000
MS racinaire	0.69 $\pm$ 0.69	0.18 $\pm$ 0.11	Genotype	0.74*** 9,84***	25	10.72	0.000
			RH	0,030	1	142.67	0.000
			Rep	0,47***	2	0.513	0.600
			Genotype*RH		25	6.92	0.000
SMC		28.28 $\pm$ 5.04	Genotype	57,53***	25	8.26	0.000

			RH	-	-	-	-
			Rep	0,201	2	1.66	0.201
			Genotype*RH	-	-	-	-
SF 54 JAS	0	1.45± 1.04	Genotype	1,26*** 80,17***	25	6.39	0.000
			RH	0,27	1	406.03	0.000
			Rep	1,26	2	1.41	0.249
			Genotype*RH		25	6..39	0.000
SF 74 JAS	0	2.17± 1.01	Genotype	0,97***	25	3.30	0.000
			RH	178,91	1	605.37	0.000
			Rep	0,40	2	1.38	0.256
			Genotype*RH	0,97***	25	3.30	0.000
SF 97 JAS	0	2.45± 1.02	Genotype	1,19*** 229,14***	25	6.12	0.000
			RH	0,12	1	1171.42	0.000
			Rep	1,19***	2	0.623	0.538
			Genotype*RH		25	6.12	0.000
VP	2.95± 1.11	2.04± 0.90	Genotype	3,50*** 30,54***	25	6.85	0.000
			RH	0,71	1	59.80	0.000
			Rep	0,58	2	1.409	0.249
			Genotype*RH		25	1.14	0.313
NG	47.83± 25.99	7.65± 3.97	Genotype	525,10** 29060,58***	11	1.90	0.063
			RH	138,02	1	105.46	0.000
			Rep	480,79*	2	0.501	0.609
			Genotype*RH		11	1.74	0.093
IR	12.53± 8.77	17.53± 10.64	Genotype	337,37*** 449,80***	11	6.09	0.000
			RH	32,88	1	8.12	0.007
			Rep	30,44	2	0.594	0.556
			Genotype*RH		11	0.550	0.858

Différence significative à P<0.05 (*), P<0.01 (**) et P<0.001 (***); CRE 47 JAS, CRE 62 JAS, CRE 88 JAS : contenu relatif en eau des feuilles 47, 62 et 88

jours après semis, respectivement ; TPE : taux de perte de l'eau des feuilles ; TC : température du couvert ; DTC : dépression de la température du couvert ; R/S : ratio de la biomasse racinaire/biomasse aérienne ; MS racinaire : biomasse racinaire ; SMC : stabilité de la membrane cellulaire ; SF 54 JAS, SF 74 JAS et SF 97 JAS : sévérité de flétrissement 54, 74 et 97 jours après semis respectivement ; VP : vigueur des plantes ; NG : nombre des graines ; IR : indice de récolte.

Tableau 3 : Moyennes et analyses de variance des différents paramètres morphologiques et physiologiques étudiés selon le groupe génétique (GG) et le régime hydrique (RH)

Caractères	Moyenne $\pm$ écart-type			Sources de variation	MS	dl	F	P
	Accessions sauvages	Populations locales	Lignées avancées					
CRE 47 JAS	71.09 $\pm$ 5.17	71.48 $\pm$ 4.36	69.51 $\pm$ 5.16	GG	52.58	2	2.87	0.060
				RH	710.86***	1	38.85	0.000
				Rep	7.39	2	0.404	0.668
				GG*RH	4.15	2	0.227	0.797
CRE 62 JAS	72.4 $\pm$ 12.19	73.71 $\pm$ 11.55	67.06 $\pm$ 6.35	GG	597.79***	2	33.09	0.000
				RH	11694.14***	1	647.4	0.000
				Rep	2.84	2	0.158	0.854
				GG*RH	375.29***	2	20.77	0.000
CRE 88 JAS	76.05 $\pm$ 5.55	71.51 $\pm$ 16.88	75.18 $\pm$ 7.90	GG	329.14***	2	13.46	0.000
				RH	11005.32***	1	450.27	0.000
				Rep	7.16	2	0.293	0.746
				GG*RH	2203.72***	2	90.16	0.000
TPE	0.46 $\pm$ 0.12	0.58 $\pm$ 0.13	0.54 $\pm$ 0.10	GG	0.181***	2	27.29	0.000
				RH	0.948***	1	143	0.000
				Rep	0.01	2	0.188	0.829
				GG*RH	0.042**	2	6.29	0.002
TC	16.1 $\pm$ 0.39	18.18 $\pm$ 0.71	17.87 $\pm$ 0.67	GG	1.21***	2	7.11	0.001
				RH	23.14***	1	135.32	0.000
				Rep	0.084	2	0.489	0.615
				GG*RH	0.06	2	0.349	0.706
DTC	-2.71 $\pm$ 0.69	-4.23 $\pm$ 0.89	-3.82 $\pm$ 0.75	GG	0.54*** 2.19***	2	11.2	0.000
				RH		1	201.18	0.000
				Rep	0.002	2	0.317	0.621
				GG*RH	0.34***	2	6.18	0.000
R/S	0.82 $\pm$ 0.75	0.32 $\pm$ 0.19	0.21 $\pm$ 0.12	GG	4.50***	2	67.67	0.000
				RH	10.81***	1	162.55	0.000
				Rep	0.024	2	0.36	0.697
				GG*RH	3.38***	2	50.83	0.000
MS racinaire	0.11 $\pm$ 0.06	0.71 $\pm$ 0.7	0.27 $\pm$ 0.16	GG	5.42***	2	40.39	0.000
				RH	5.79***	1	43.12	0.000
				Rep	0.038	2	0.281	0.756
				GG*RH	3.46***	2	25.81	0.000
SMC	30.64 $\pm$ 4.05	27.13 $\pm$ 5.96	28.67 $\pm$ 3.10	GG	58,33***	2	8.37	0.000
				RH	-	-	-	-

				Rep	0,252	2	1.87	0.261
				GG*RH	-	-	-	-
SF 54 JAS	0.5±0.68	1.63±0.93	2.04±0.92	GG	6.85***	2	18.09	0.000
				RH	70.41***	1	185.82	0.000
				Rep	0.27	2	0.73	0.483
				GG*RH	6.85***	2	18.09	0.000
SF 74 JAS	1.3±1.04	2.30±0.78	2.76±0.62	GG	5.91***	2	15.83	0.000
				RH	163***	1	436.61	0.000
				Rep	0,38	2	1.02	0.360
				GG*RH	5.91***	2	15.83	0.000
SF 97 JAS	1.5±1.35	2.69±0.7	2.95±0.21	GG	6.48***	2	17.86	0.000
				RH	205.58***	1	566.46	0.000
				Rep	0.12	2	0.33	0.719
				GG*RH	6.48***	2	17.86	0.000
VP	1.71±0.64	2.58±1.14	3.07±0.97	GG	19.17***	2	25.29	0.000
				RH	24.69***	1	32.58	0.000
				Rep	0.71	2	0.94	0.390
				GG*RH	2.26	2	2.98	0.053

Différence significative à $P<0.05$ (*), $P<0.01$ (**) et $P<0.001$ (***); CRE 47 JAS, CRE 62 JAS, CRE 88 JAS : contenu relatif en eau des feuilles 47, 62 et 88 jours après semis, respectivement ; TPE : taux de perte de l'eau des feuilles ; TC : température du couvert ; DTC : dépression de la température du couvert ; R/S : ratio de la biomasse racinaire/biomasse aérienne ; MS racinaire : biomasse racinaire ; SMC : stabilité de la membrane cellulaire ; SF 54 JAS, SF 74 JAS et SF 97 JAS : sévérité de flétrissement 54, 74 et 97 jours après semis respectivement ; VP : vigueur des plantes ; NG : nombre des graines ; IR : indice de récolte.

Figure 1: Evolution de l'humidité du sol des pots par rapport à la capacité en pot des deux régimes hydriques : Témoin : (T) et déficit hydrique progressif (SH)

Figure 2: Exemple d'une image thermique infrarouge (B) et d'image prise au spectre visible (A) pour un même génotype en utilisant une caméra infrarouge Testo, séries 875.

Figure 3 : (a) Evolution de la sévérité du flétrissement 54, 74 et 97 jours après le semis, selon l'échelle de notation de 0-4 (0 = plantes saines sans symptômes visibles de stress hydrique ; 1 = plantes vertes avec un léger flétrissement des feuilles; 2 = feuilles devenant vert jaunâtre avec flétrissement modéré ; 3 = feuilles brun-jaunes avec flétrissement grave et 4 = feuilles et / ou

tiges complètement sèches (Singh et al. 2013 ; Idrissi et al. 2016)) ; **(b)** Comparaison du rapport de poids de la matière sèche des racines / matière sèche aérienne (rapport RS « root-shoot ratio ») de lignées avancées, de populations locales et d'accessions sauvages de lentille; **(c)** Evolution de la teneur relative moyenne en eau des feuilles des groupes génétiques (L : populations locales ; A : lignées avancées ; W : accessions sauvages) de lentille sous deux régimes hydriques (déficit hydrique (SH) : trait discontinu ; et régime hydrique témoin (T) = 85 % de la capacité en pot: trait continu). JAS : jours *après semis* ; **(d)** Taux de perte d'eau des feuilles de lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille); **(e)** Stabilité de la membrane cellulaire des lignées avancées, populations locales et d'accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille en réponse au déficit hydrique ; **(f)** Température du couvert (Tc) des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous deux régimes hydriques : déficit progressif (SH) et témoin (T). L'écart moyen de la température de couvert des trois groupes génétiques entre les deux régimes hydriques a été indiqué ; **(g)** dépression de la température du couvert des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous déficit hydrique.

Figure 4 : Différentiation morpho-physiologique pour la tolérance au déficit hydrique selon les groupes génétiques : (1) : accessions sauvages *Lens orientalis*, (2) : lignées avancées, (3) : populations locales.

Figure 1. Evolution de l'humidité du sol des pots par rapport à la capacité en pot des deux régimes hydriques : Témoin (T) et déficit hydrique progressif (SH).

Figure 2. Exemple d’une image thermique infrarouge (B) et d’image prise au spectre visible (A) pour un même génotype en utilisant une caméra infrarouge Testo, séries 875.

Figure 3 (a). Evolution de la sévérité du flétrissement 54, 74 et 97 jours après le semis, selon l'échelle de notation de 0-4 (0 = plantes saines sans symptômes visibles de stress hydrique ; 1 = plantes vertes avec un léger flétrissement des feuilles ; 2 = feuilles devenant vert jaunâtre avec flétrissement modéré ; 3 = feuilles brun-jaunes avec flétrissement grave et 4 = feuilles et / ou tiges complètement sèches (Singh et al. 2013 ; Idrissi et al. 2016)). Figure 3 (b). Comparaison du rapport de poids de la matière sèche des racines / matière sèche aérienne (rapport RS « root-shoot ratio ») de lignées avancées, de populations locales et d'accessions sauvages de lentille. Figure 3 (c). Evolution de la teneur relative moyenne en eau des feuilles des groupes génétiques (L : populations locales ; A : lignées avancées ; W : accessions sauvages) de lentille sous deux régimes hydriques (déficit hydrique progressif (SH) : trait discontinu ; et régime hydrique témoin (T) = 85 % de la capacité en pot : trait continu). JAS : jours après semis. Figure 3 (d). Taux de perte d'eau des feuilles de lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille. Figure 3 (e). Stabilité de la membrane cellulaire des lignées avancées, populations locales et d'accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille en réponse au déficit hydrique. Figure 3 (f). Température du couvert (T_c) des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous deux régimes hydriques : déficit hydrique progressif (SH) et régime hydrique témoin (T) : 85 % de la capacité en pot. L'écart moyen de la température de couvert des trois groupes génétiques entre les deux régimes hydriques a été indiqué. Figure 3 (g). Dépression de la température du couvert des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous déficit hydrique.

Figure 4. Différentiation morpho-physiologique pour la tolérance au déficit hydrique selon les groupes génétiques : (1) : accessions sauvages *Lens orientalis*, (2) : lignées avancées, (3) : populations locales.

Tableau 1 : Matériel génétique utilisé dans l'étude

Accession	Groupe génétique	Origine
Flip 84-112L (A1) F00-24 (A2) EXTRA (A3) CHAKKOUF (A4) LL500-25 (A5) JAMAAT SHAIM (A6) 2005S 100 -9-3 (A7)	Lignées avancées et variétés enregistrées	Programme d'amélioration génétique de l'Institut National de la Recherche Agronomique du Maroc (INRA)
IG147569 (L1) MGB1026 (L2) MGB1055 (L3) ILL183 (L4) ILL171 (L5) IG150338 (L6) TIPO ASSTELLUCCIO (L7) IG150335 (L8) IG150350 (L9) MG111854 (L10) IG2507 (L11) IG3263 (L12)	Populations locales	International Center for Agricultural research in dry areas Banque de gènes Maroc Banque de gènes Maroc International Center for Agricultural research in dry areas International Center for Agricultural research in dry areas International Center for Agricultural research in dry areas Italian National Council of Research International Center for Agricultural research in dry areas International Center for Agricultural research in dry areas Italian National Council of Research International Center for Agricultural research in dry areas International Center for Agricultural research in dry areas
PI572399 (S1) PI572398 (S2) PI572369 (S3) PI572370 (S4) PI612249 (S5) PI615670 (S6) PI615672 (S7)	Accessions sauvages <i>Lens orientalis</i>	National Plant Germplasm System (USA)

Tableau 2 : Résultats des analyses de variance des différents paramètres morphologiques et physiologiques pour la comparaison des génotypes et des régimes hydriques (RH)

Caractères	Moyenne $\pm$ écart-type		Sources de variation	MS	dl	F	P
	Témoin arrosé	Déficit hydrique					
CRE 47 JAS	73.10 $\pm$ 4	68.56 $\pm$ 4.5	Genotype	37.30	25	3.302	0.000
			RH	768.7	1	67.55	0.000
			Rep	5.69	2	0.501	0.608
			Genotype*RH	28.13	25	2.473	0.001
CRE 62 JAS	80.86 $\pm$ 5.75	62.12 $\pm$ 5.22	Genotype	82.93**	25	9.14	0.000
			RH	13512.57***	1	1534.18	0.000
			Rep	4.01	2	0.456	0.635
			Genotype*RH	65.02**	25	7.38	0.000
CRE 88 JAS	83.89 $\pm$ 4.74	63.50 $\pm$ 9.55	Genotype	76,97***	25	6.418	0.000
			RH	15740,44***	1	1312.35	0.000
			Rep	7,69	2	0.641	0.529
			Genotype*RH	220,30***	25	18.36	0.000
TPE	0.6284 $\pm$ 0.10	0.4543 $\pm$ 0.09	Genotype	0,031***	25	10.14	0.000
			RH	1,13***	1	375.45	0.000
			Rep	0,0001	2	0.369	0.692
			Genotype*RH	0,014**	25	4.52	0.000
TC	16.56 $\pm$ 0.63	17.85 $\pm$ 0.36	Genotype	0,46***	25	9.18	0.000
			RH	23,24***	1	460.14	0.000
			Rep	0,007	2	1.53	0.225
			Genotype*RH	0,28***	25	5.60	0.000
DTC	-1.05 $\pm$ 0.65	-3.21 $\pm$ 0.49	Genotype	0.52***	25	10.12	0.000
			RH	2.23***	1	200.21	0.000
			Rep	0.002	2	0.317	0.601
			Genotype*RH	0.32***	25	6.15	0.000
R/S	0.18 $\pm$ 0.08	0.66 $\pm$ 0.5	Genotype	0,47***	25	11.22	0.000
			RH	9,06***	1	213.82	0.000
			Rep	0,002	2	0.511	0.601
			Genotype*RH	0,35***	25	8.45	0.000
MS racinaire	0.69 $\pm$ 0.69	0.18 $\pm$ 0.11	Genotype	0,74***	25	10.72	0.000
			RH	9,84***	1	142.67	0.000
			Rep	0,030	2	0.513	0.600
			Genotype*RH	0,47***	25	6.92	0.000
SMC		28.28 $\pm$ 5.04	Genotype	57,53***	25	8.26	0.000
			RH	-	-	-	-
			Rep	0,201	2	1.66	0.201
			Genotype*RH	-	-	-	-
SF 54 JAS	0	1.45 $\pm$ 1.04	Genotype	1,26***	25	6.39	0.000
			RH	80,17***	1	406.03	0.000
			Rep	0,27	2	1.41	0.249
			Genotype*RH	1,26	25	6.39	0.000
SF 74 JAS	0	2.17 $\pm$ 1.01	Genotype	0,97***	25	3.30	0.000
			RH	178,91	1	605.37	0.000
			Rep	0,40	2	1.38	0.256
			Genotype*RH	0,97***	25	3.30	0.000
SF 97 JAS	0	2.45 $\pm$ 1.02	Genotype	1,19***	25	6.12	0.000
			RH	229,14***	1	1171.42	0.000
			Rep	0,12	2	0.623	0.538
			Genotype*RH	1,19***	25	6.12	0.000
VP	2.95 $\pm$ 1.11	2.04 $\pm$ 0.90	Genotype	3,50***	25	6.85	0.000
			RH	30,54***	1	59.80	0.000
			Rep	0,71	2	1.409	0.249
			Genotype*RH	0,58	25	1.14	0.313
NG	47.83 $\pm$ 25.99	7.65 $\pm$ 3.97	Genotype	525,10**	11	1.90	0.063
			RH	29060,58***	1	105.46	0.000
			Rep	138,02	2	0.501	0.609
			Genotype*RH	480,79*	11	1.74	0.093
IR	12.53 $\pm$ 8.77	17.53 $\pm$ 10.64	Genotype	337,37***	11	6.09	0.000
			RH	449,80***	1	8.12	0.007
			Rep	32,88	2	0.594	0.556
			Genotype*RH	30,44	11	0.550	0.858

Différence significative à $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**) et $P < 0.001$ (***) ; CRE 47 JAS, CRE 62 JAS, CRE 88 JAS : contenu relatif en eau des feuilles 47, 62 et 88

jours après semis, respectivement ; TPE : taux de perte de l'eau des feuilles ; TC : température du couvert ; DTC : dépression de la température du couvert ; R/S : ratio de la biomasse racinaire/biomasse aérienne ; MS racinaire : biomasse racinaire ; SMC : stabilité de la membrane cellulaire ; SF 54 JAS, SF 74 JAS et SF 97

JAS : sévérité de flétrissement 54, 74 et 97 jours après semis respectivement ; VP : vigueur des plantes ; NG : nombre des graines ; IR : indice de récolte.

Tableau 3 : Moyennes et analyses de variance des différents paramètres morphologiques et physiologiques étudiés selon le groupe génétique (GG) et le régime hydrique (RH)

Caractères	Moyenne $\pm$ écart-type			Sources de variation	MS	dl	F	P
	Accessions sauvages	Populations locales	Lignées avancées					
CRE 47 JAS	71.09 $\pm$ 5.17	71.48 $\pm$ 4.36	69.51 $\pm$ 5.16	GG	52.58	2	2.87	0.060
				RH	710.86***	1	38.85	0.000
				Rep	7.39	2	0.404	0.668
				GG*RH	4.15	2	0.227	0.797
CRE 62 JAS	72.4 $\pm$ 12.19	73.71 $\pm$ 11.55	67.06 $\pm$ 6.35	GG	597.79***	2	33.09	0.000
				RH	11694.14***	1	647.4	0.000
				Rep	2.84	2	0.158	0.854
				GG*RH	375.29***	2	20.77	0.000
CRE 88 JAS	76.05 $\pm$ 5.55	71.51 $\pm$ 16.88	75.18 $\pm$ 7.90	GG	329.14***	2	13.46	0.000
				RH	11005.32***	1	450.27	0.000
				Rep	7.16	2	0.293	0.746
				GG*RH	2203.72***	2	90.16	0.000
TPE	0.46 $\pm$ 0.12	0.58 $\pm$ 0.13	0.54 $\pm$ 0.10	GG	0.181***	2	27.29	0.000
				RH	0.948***	1	143	0.000
				Rep	0.01	2	0.188	0.829
				GG*RH	0.042**	2	6.29	0.002
TC	16.1 $\pm$ 0.39	18.18 $\pm$ 0.71	17.87 $\pm$ 0.67	GG	1.21***	2	7.11	0.001
				RH	23.14***	1	135.32	0.000
				Rep	0.084	2	0.489	0.615
				GG*RH	0.06	2	0.349	0.706
DTC	-2.71 $\pm$ 0.69	-4.23 $\pm$ 0.89	-3.82 $\pm$ 0.75	GG	0.54***	2	11.2	0.000
				RH	2.19***	1	201.18	0.000
				Rep	0.002	2	0.317	0.621
				GG*RH	0.34***	2	6.18	0.000
R/S	0.82 $\pm$ 0.75	0.32 $\pm$ 0.19	0.21 $\pm$ 0.12	GG	4.50***	2	67.67	0.000
				RH	10.81***	1	162.55	0.000
				Rep	0.024	2	0.36	0.697
				GG*RH	3.38***	2	50.83	0.000
MS racinaire	0.11 $\pm$ 0.06	0.71 $\pm$ 0.7	0.27 $\pm$ 0.16	GG	5.42***	2	40.39	0.000
				RH	5.79***	1	43.12	0.000
				Rep	0.038	2	0.281	0.756
				GG*RH	3.46***	2	25.81	0.000
SMC	30.64 $\pm$ 4.05	27.13 $\pm$ 5.96	28.67 $\pm$ 3.10	GG	58.33***	2	8.37	0.000
				RH	-	-	-	-
				Rep	0.252	2	1.87	0.261
				GG*RH	-	-	-	-
SF 54 JAS	0.5 $\pm$ 0.68	1.63 $\pm$ 0.93	2.04 $\pm$ 0.92	GG	6.85***	2	18.09	0.000
				RH	70.41***	1	185.82	0.000
				Rep	0.27	2	0.73	0.483
				GG*RH	6.85***	2	18.09	0.000
SF 74 JAS	1.3 $\pm$ 1.04	2.30 $\pm$ 0.78	2.76 $\pm$ 0.62	GG	5.91***	2	15.83	0.000
				RH	163***	1	436.61	0.000
				Rep	0.38	2	1.02	0.360
				GG*RH	5.91***	2	15.83	0.000
SF 97 JAS	1.5 $\pm$ 1.35	2.69 $\pm$ 0.7	2.95 $\pm$ 0.21	GG	6.48***	2	17.86	0.000
				RH	205.58***	1	566.46	0.000
				Rep	0.12	2	0.33	0.719
				GG*RH	6.48***	2	17.86	0.000
VP	1.71 $\pm$ 0.64	2.58 $\pm$ 1.14	3.07 $\pm$ 0.97	GG	19.17***	2	25.29	0.000
				RH	24.69***	1	32.58	0.000
				Rep	0.71	2	0.94	0.390
				GG*RH	2.26	2	2.98	0.053

Différence significative à $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**) et $P < 0.001$ (***); CRE 47 JAS, CRE 62 JAS, CRE 88 JAS : contenu relatif en eau des feuilles 47, 62 et 88 jours après semis, respectivement ; TPE : taux de perte de l'eau des feuilles ; TC : température du couvert ; DTC : dépression de la température du couvert ; R/S : ratio de la biomasse racinaire/biomasse aérienne ; MS racinaire : biomasse racinaire ; SMC : stabilité de la membrane cellulaire ; SF 54 JAS, SF 74 JAS et SF 97 JAS : sévérité de flétrissement 54, 74 et 97 jours après semis respectivement ; VP : vigueur des plantes ; NG : nombre des graines ; IR : indice de récolte.

Figure 1. Evolution de l’humidité du sol des pots par rapport à la capacité en pot des deux régimes hydriques : Témoin :(T) et déficit hydrique progressif (SH)

331x166mm (96 x 96 DPI)

Figure 2. Exemple d'une image thermique infrarouge (B) et d'image prise au spectre visible (A) pour un même génotype en utilisant une caméra infrarouge Testo, série 875.

162x42mm (96 x 96 DPI)

Figure 3. (a). Evolution de la sévérité du flétrissement 54, 74 et 97 jours après le semis, selon l'échelle de notation de 0-4 (0 = plantes saines sans symptômes visibles de stress hydrique ; 1 = plantes vertes avec un léger flétrissement des feuilles ; 2 = feuilles devenant vert jaunâtre avec flétrissement modéré ; 3 = feuilles brun-jaunes avec flétrissement grave et 4 = feuilles et / ou tiges complètement sèches (Singh et al. 2013 ; Idrissi et al. 2016)). Figure 3 (b). Comparaison du rapport de poids de la matière sèche des racines / matière sèche aérienne (rapport RS « root-shoot ratio ») de lignées avancées, de populations locales et d'accessions sauvages de lentille. Figure 3 (c). Evolution de la teneur relative moyenne en eau des feuilles des groupes génétiques (L : populations locales ; A : lignées avancées ; W : accessions sauvages) de lentille sous deux régimes hydriques (déficit hydrique progressif (SH) : trait discontinu ; et régime hydrique témoin (T) = 85 % de la capacité en pot : trait continu). JAS : jours après semis. Figure 3 (d). Taux de perte d'eau des feuilles de lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille. Figure 3 (e). Stabilité de la membrane cellulaire des lignées avancées, populations locales et d'accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille en réponse au déficit hydrique. Figure 3 (f). Température du couvert (T_c) des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous deux régimes hydriques : déficit hydrique progressif (SH) et régime hydrique témoin (T) : 85 % de la capacité en pot. L'écart moyen de la température de couvert des trois groupes génétiques entre les deux régimes hydriques a été indiqué. Figure 3 (g). Dépression de la température du couvert des lignées avancées, populations locales et accessions sauvages (*Lens orientalis*) de lentille sous déficit hydrique

364x242mm (96 x 96 DPI)

Figure 4. Différentiation morpho-physiologique pour la tolérance au déficit hydrique selon les groupes génétiques : (1) : accessions sauvages *Lens orientalis*, (2) : lignées avancées, (3) : populations locales.

147x133mm (96 x 96 DPI)