

Le niébé

Rémy S. Pasquet, Jean-Pierre Baudoïn

Le niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp., est une des principales légumineuses alimentaires mondiales. Il est cultivé sur plus de 9 millions d'hectares, dans toutes les zones tropicales et dans le bassin méditerranéen. La production de graines dépasse 2,5 millions de tonnes et provient pour les deux tiers d'Afrique. Dans certains pays tropicaux, le niébé fournit plus de la moitié des protéines consommées et joue un rôle clé dans l'alimentation. Seuls parmi les pays développés, les Etats-Unis en produisent des quantités substantielles. Les variétés cultivées sont classées en « cultigrupes » ou groupes de cultivars.

En Afrique, on cultive le niébé avant tout pour ses graines sèches, cuisinées sous les formes les plus diverses. Mais, dans de nombreuses régions, on consomme aussi ses jeunes feuilles, fraîches ou séchées, et ses gousses immatures. Dans les régions sahéliennes de l'ouest et dans la région des Grands Lacs, on le cultive comme fourrage. Pour un usage textile, on utilisait dans le passé des niébés à longs pédoncules floraux — cultigruppe Textilis —, dont les graines n'étaient en général pas consommées. Ce cultigruppe, présent au début du siècle du delta intérieur du Niger au bassin du lac Tchad (CHEVALIER, 1944), est aujourd'hui en voie de disparition.

En Asie, le niébé est également cultivé pour ses graines, dans les régions les plus sèches, mais aussi pour son potentiel fourrager, en Inde. Dans les zones plus

humides de l'Asie du Sud-Est et du sud de la Chine, les gousses du haricot-kilomètre, qui appartient au cultigrroupe *Sesquipedalis*, sont consommées vertes.

Aux Etats-Unis, les graines sèches sont récoltées en Californie et dans l'ouest du Texas, alors que les pois verts sont produits, pour la conserverie ou la congélation, de l'est du Texas à la Floride et aux Carolines.

En dehors des Etats-Unis, où les recherches sur le niébé sont assez anciennes, les travaux d'amélioration variétale ont commencé dans les années 50 et 60 dans les instituts nationaux de recherche : au Nigeria, avec le développement de la variété *Ife Brown*, en Ouganda, en Tanzanie (SINGH et NTARE, 1985) et au Sénégal (TARDIEU et SENE, 1966 ; SENE et N'DIAYE, 1971, 1974). Ces travaux étaient fondés sur le tri des variétés collectées localement et sur l'hybridation entre des variétés autochtones et des variétés améliorées.

Au Sénégal, l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) a réalisé dans les années 50 des travaux d'amélioration variétale à partir, entre autres, de matériel provenant de prospections effectuées en Afrique de l'Ouest — au Niger et au Burkina notamment. Ces travaux ont abouti à des variétés performantes et sont aujourd'hui poursuivis par l'ISRA (Institut sénégalais de recherches agricoles).

A partir de 1970, l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) a organisé des travaux de collectes, d'évaluation, de sélection et de diffusion variétale pour toute l'Afrique, mais aussi pour les autres continents, en particulier pour le Brésil et la Caraïbe. Les progrès obtenus alors reposent essentiellement sur la disponibilité d'une large collection de base — plus de 15 000 introductions de formes sauvages et cultivées traditionnelles —, sur la mise au point de techniques rapides et simples de croisement, sur la découverte de plusieurs sources de stérilité mâle génique et sur une infrastructure décentralisée pour cribler les lignées hybrides dans des régions agroécologiques différentes, sous climats guinéens humides et subhumides, soudaniens et sahéliens (IITA, 1992).

L'organisation évolutive

La diversité des formes cultivées

Le genre *Vigna* (fabacées, *Papilionoideae*) appartient à la tribu des *Phaseoleae*, qui comprend aussi le pois d'Angole et le soja. Au sein des *Phaseoleae*, les genres *Vigna* et *Phaseolus* incluent nombre d'espèces cultivées : *V. unguiculata* et *V. subterranea* en Afrique ; *V. mungo*, *V. radiata*, *V. aconitifolia*, *V. angularis* et *V. umbellata* en Asie ; *P. vulgaris*, *P. lunatus* et *P. acutifolius* en Amérique.

La taxonomie actuelle du genre *Vigna* (MARECHAL *et al.*, 1978) est en contradiction avec les données biosystématiques récentes (VAILLANCOURT *et al.*, 1993b ; DELGADO-SALINAS *et al.*, 1993). Celles-ci distinguent un groupe d'espèces à

fleurs bleues ou jaunes, le sous-genre *Vigna*, un groupe d'espèces à fleurs roses, le sous-genre *Plectotropis*, un sous-genre asiatique, *Ceratotropis*, et un sous-genre primitif, *Haydonia*. Les espèces américaines devraient être exclues du genre *Vigna*.

Le niébé, qui est mentionné dès l'Antiquité par Dioscoride, a été décrit par Linné à partir d'une forme cultivée provenant des Antilles, sous le nom de *Dolichos unguiculatus*, qui deviendra *Vigna unguiculata*. *V. unguiculata* inclut les formes cultivées du niébé, *V. unguiculata* subsp. *unguiculata* var. *unguiculata*, des formes spontanées annuelles, *V. unguiculata* subsp. *unguiculata* var. *spontanea*, et des formes pérennes, réparties entre dix sous-espèces (PASQUET, 1996a). Le niébé est une espèce diploïde, avec $2n = 22$ chromosomes de petite taille, comme chez la plupart des espèces de *Phaseolinae* (MARECHAL *et al.*, 1978).

LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le niébé est une légumineuse herbacée tropicale. Le gel lui est fatal et une température d'au moins 8 à 11 °C est nécessaire à tous les stades de son développement; la température optimale se situe autour de 28 °C (CRAUFURD *et al.*, 1997).

La germination du niébé est épigée. Les réserves contenues dans les cotylédons — qui vont perdre tout leur poids avant de tomber — assurent une croissance vigoureuse à la plantule. La racine pivotante est en général bien développée, ce qui permet au niébé de suivre la descente des nappes d'eau en culture de décrue. Les racines portent des nodules qui renferment des bactéries fixatrices d'azote. La fixation de l'azote atmosphérique est considérée comme satisfaisante (MULONGOY, 1985).

Les deux premières feuilles sont opposées, sessiles et entières. Les feuilles sont ensuite alternes, pétiolées et trifoliolées. Outre une feuille, chaque nœud de la tige porte deux stipules prolongées sous l'insertion — ce qui caractérise *V. unguiculata* — et trois bourgeons axillaires capables de donner une tige latérale ou une inflorescence, même si un seul se développe, en général.

L'architecture de la plante est très variable selon le génotype et les conditions de température et de photopériode : depuis les formes érigées avec quelques courtes branches latérales jusqu'aux formes rampantes ou volubiles portant des tiges de cinquième ordre et plus, dont les branches de premier et de deuxième ordre peuvent dépasser 5 mètres de long.

L'inflorescence, toujours axillaire, est formée d'un pédoncule mesurant 10 à 30 centimètres, au bout duquel se trouve le rachis dont chaque nœud porte une paire de fleurs et un bourrelet de nectaires extrafloraux. Les fleurs papilionacées sont de grande taille. Les croisements sont faciles à réaliser (FERY, 1985).

Le niébé est une plante annuelle autogame (FERY, 1985). Chez les formes cultivées, les fleurs s'ouvrent en général à la fin de la nuit pour se fermer en fin de matinée. Mais la déhiscence des anthères se produit plusieurs

heures avant que la fleur ne s'ouvre alors que le stigmate est réceptif depuis deux jours (LADEINDE et BLISS, 1977).

Certaines formes spontanées pérennes sont considérées comme allogames. Cette allogamie ne résulte pas d'une incompatibilité, assez rare chez les *Phaseolinae*. Ces formes se caractérisent par un syndrome floral allogame — fleurs plus grandes, plus claires, à fort arôme, susceptibles de s'ouvrir deux jours consécutifs — et par une disposition particulière des anthères et du stigmate, qui empêche la remontée du pollen vers le stigmate, ce qui n'est pas le cas chez les fleurs autogames (LUSH, 1979). Pour les fleurs allogames, le taux de nouaison est faible et varie de 0 à 40 % — contre 70 à 100 % chez les formes autogames. Cette faible nouaison peut être compensée par une fécondation manuelle. Les formes allogames se caractérisent enfin par un nombre de grains de pollen par anthère plus élevé, de 600 à 1 200 contre 200 à 700 pour les formes autogames, même si l'indice de Cruden est peu modifié : 2,41 à 2,90 pour les formes allogames contre 2,38 à 2,64 pour les formes autogames (PASQUET, 1996a).

Un premier mutant mâle-stérile a été décrit chez le cultivar Poona. Les parties florales de ce mutant sont de taille plus petite et ses anthères avortent. Les anthères présentent un tissu sporogénique réduit et la méiose ne va pas au-delà du stade de la diakinèse. Un seul gène récessif (*ms*) contrôle ce caractère. Il existe un autre gène récessif mâle-stérile (*ms-2*) et une mutation morphologique responsable d'une stérilité mâle. Ce mutant présente des pétales de taille réduite qui enferment les étamines mais laissent émerger le style et le stigmate à un stade précoce de développement. Ce caractère est contrôlé par un seul gène récessif (*cp* pour *constricted petal*), qui paraît toutefois moins utile pour la sélection dans la mesure où le développement ultérieur des fleurs fécondées est très limité (FERY, 1985).

LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

Les formes cultivées se distinguent des formes sauvages par des gousses non déhiscentes, par des graines et des gousses de taille plus importante et par des graines non dormantes (LUSH et EVANS, 1981).

Outre ces caractères liés à la domestication et quelques caractères mineurs — forme des feuilles (rhomboïde ou hastée) et pigmentation anthocyanique des entre-nœuds —, la longueur du pédoncule floral, la photosensibilité et la morphologie des graines et des gousses sont les principaux facteurs de variabilité chez les formes cultivées.

La longueur du pédoncule floral

La longueur du pédoncule permet de distinguer le cultigroupe *Textilis*, caractérisé par de longs pédoncules (planche XX, 3). Ce caractère pouvant être obtenu par l'action de mutagènes (JONES, 1965), son déterminisme pourrait être monogénique.

La photosensibilité

La sensibilité à la photopériode est sans aucun doute le facteur de diversité le plus important. Ce caractère a été largement étudié, en particulier par STEELE (1972) et SUMMERFIELD *et al.* (1985). On distingue trois groupes.

Le premier groupe, photo-indépendant tardif, comprend des génotypes indifférents à la photopériode, d'habitus indéterminé, dont la croissance et le port, quelquefois érigé mais le plus souvent volubile, sont influencés par le thermopériodisme. Ces génotypes sont généralement tardifs et ont une floraison échelonnée au cours de la saison culturale, à partir de nœuds éloignés. On trouve ces cultivars dans les zones les plus proches de l'équateur comme les savanes guinéennes humides d'Afrique, où ils sont cultivés surtout en première saison humide.

Le deuxième groupe, photo-indépendant précoce, est constitué de génotypes également indifférents à la photopériode, mais d'habitus pseudo-déterminé, dont le port est érigé avec un nombre très limité de ramifications latérales. Ces génotypes fleurissent précocement à partir des premiers nœuds de la tige principale et donnent une production groupée, souvent récoltable au bout de deux mois. Ces variétés sont cultivées dans les zones de latitude élevée, en Inde, dans le bassin méditerranéen et aux Etats-Unis.

Le troisième groupe, photosensible, regroupe des génotypes sensibles à la photopériode et d'habitus indéterminé. Le port est généralement rampant et nettement moins volubile que chez les cultivars du premier groupe. Ce groupe englobe la plupart des cultivars traditionnels de l'Afrique soudano-sahélienne cultivés en association avec le sorgho et le mil. Leur photopériodisme de jours courts — leur floraison se produit quand la longueur du jour décroît au-dessous d'un certain seuil — leur confère une adaptabilité locale très marquée. Pour une localité donnée, tous les cultivars traditionnels commencent à fleurir de manière synchrone à la fin des pluies. Ainsi la nouaison et la phase de remplissage des gousses se situent-elles dans des conditions écologiques favorables : humidité résiduelle du sol suffisante, bonne interception lumineuse du fait de la sénescence foliaire des céréales associées, atmosphère plus sèche, spécialement pour les graines à tégument fin du cultigroupe *Melanophthalmus*. SUMMERFIELD *et al.* (1985) sont arrivés à une bonne modélisation du démarrage de la floraison en fonction de la température et de la photopériode.

Les deux derniers groupes — photo-indépendant précoce et photosensible — sont assez proches. Cultivés en jours très courts, ils sont indiscernables et les cultivars photosensibles présentent alors un port érigé et fleurissent dès les premiers nœuds. En revanche, les deux premiers groupes — photo-indépendant tardif et photo-indépendant précoce — sont bien distincts. Cultivés en jours longs, ils sont tardifs mais leurs ports, rampant pour l'un et volubile pour l'autre, apparaissent très différents. De plus, le groupe photo-indépendant précoce et le groupe photosensible ont relativement peu d'ovules par rapport au

groupe photo-indépendant tardif. Ainsi, ce n'est pas le photopériodisme qui permet de séparer les cultivars de niébé en deux grands groupes physiologiques comme le supposait STEELE (1972), mais l'aptitude à fleurir rapidement dès les premiers nœuds de la tige principale dans des conditions très inductives de jours courts.

La photosensibilité serait contrôlée par un seul gène et la photo-indépendance des cultivars précoces serait récessive (SENE, 1967). Le déterminisme génétique de la photo-indépendance des cultivars tardifs n'a pas été étudié.

La morphologie des graines et des gousses

Les caractéristiques des graines et des gousses sont très diversifiées chez les formes cultivées. Elles sont largement utilisées pour décrire les cultivars (PIPER, 1912 ; PASQUET et FOTSO, 1994) et identifier les cultigrupes (PASQUET, 1996b).

La distribution des pigments anthocyaniques dans la gousse est très variable. La gousse peut être entièrement pourpre, pigmentée sur les valves, sur les sutures ou à son extrémité, marbrée ou dépourvue de pigments. Plusieurs gènes conditionnent ces différents phénotypes (FERY, 1985).

Les gousses des formes sauvages sont déhiscentes. Sèches, elles s'ouvrent de manière explosive et dispersent les graines. L'endocarpe des gousses déhiscentes présente près de la surface extérieure une couche de fibres spiralées. Cette couche est fortement réduite chez les formes cultivées. Sa disparition complète conduit chez quelques cultivars à une gousse sèche aux valves minces comme du papier. La déhiscence est contrôlée par un seul gène. Le caractère déhiscent est dominant (LUSH et EVANS, 1981).

Le cultigrupe *Sesquipedalis* se caractérise par une gousse très longue, charnue (au péricarpe fripé chez la gousse sèche) et des graines espacées dans la gousse. Ces caractères sont mono ou bigéniques. Le phénotype de ce cultigrupe est récessif. La forme réniforme de ses graines est aussi un caractère monogénique, mais dominant (FERY, 1985).

La couleur de la graine est déterminée par le gène *C*, *general color factor*, associé aux gènes contrôlant les types de pigments — anthocyanine acide, anthocyanine basique et mélanine — dans les différentes couches du tégument. En présence du gène *C*, la graine est colorée et la fleur est mauve, comme celle des formes sauvages. En son absence, la graine est partiellement blanche, ainsi que la fleur. Le gène *C* est dominant (FERY, 1985). Les phénotypes sauvages *Mottled* (marbrures marron correspondant au cultivar américain *Whippoorwill*), *Grey* (fines taches noires donnant un aspect général gris, correspondant aux cultivars américains *Taylor* et *New Era*) et *Speckled* (taches quadrangulaires noires qui peuvent couvrir uniformément la graine) seraient déterminés par trois gènes dont le mode d'expression n'est pas clairement établi (planche XX, 1). Plusieurs autres gènes déterminent les différentes couleurs (FERY, 1985). Mais la couleur n'est pas répartie uniformément sur la

graine ; elle concerne la zone de l'œil qui entoure le hile. La forme de l'œil est contrôlée par plusieurs gènes, qui sont à l'origine des phénotypes Self, Watson, Holstein, Small Eye, Very Small Eye ou Hilum Ring et qui déterminent aussi la répartition de la pigmentation mauve sur la fleur (FERY, 1985 ; DRABO *et al.*, 1988 ; planche XX, 1).

La nature du tégument est également une caractéristique importante de la graine. On trouve, en effet, deux types de tégument, l'un épais, lisse et plus ou moins brillant et l'autre mince, ridé et mat. Ces deux types semblent déterminés par au moins deux gènes et le phénotype à tégument lisse est dominant (FERY, 1985).

En revanche, le déterminisme génétique des caractères quantitatifs — taille des graines et des gousses, nombre d'ovules — n'est pas clairement élucidé (DRABO *et al.*, 1984 ; DRABO *et al.*, 1985 ; FERY, 1985).

LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Trois études isoenzymatiques ont été conduites sur les formes cultivées : la première portait sur 34 échantillons (PANELLA et GEPTS, 1992), la deuxième sur 112 échantillons (VAILLANCOURT *et al.*, 1993a), la dernière sur 191 échantillons (PASQUET, 1996b). Leurs résultats sont assez comparables : de 4 à 36 % des locus étudiés se sont révélés polymorphes, mais 4 à 11 % seulement au seuil de 0,95 %. On observe en moyenne 1,04 à 1,41 allèle par locus. La diversité génétique — de 0,018 à 0,054 — est très faible, même pour une plante autogame.

La séparation entre les cultigrupes est loin d'être nette. Dans l'étude de PASQUET (1996b), un tiers des échantillons, qui comprenaient des spécimens de chacun des cultigrupes, présentent le même profil. Par ailleurs, l'allèle le plus fréquent est le même pour tous les cultigrupes.

LA STRUCTURATION DE LA DIVERSITÉ

L'étude morphologique portant sur les dimensions des différents organes (feuilles, fleurs, gousses et graines), toutes plus ou moins corrélées, opposent les cultigrupes évolués, Unguiculata, Sesquipedalis et Melanophthalmus, aux cultigrupes plus primitifs, Biflora et Textilis (PASQUET, 1996b ; figure 1). Une relative déhiscence de la gousse est absente chez les cultivars évolués mais présente chez quelques cultivars primitifs.

Le nombre d'ovules fait apparaître deux ensembles : Unguiculata et Sesquipedalis, avec 17 à 24 ovules par gousse, d'une part, et Biflora et Melanophthalmus, avec 10 à 17 ovules par gousse, d'autre part. Le cultigruppe Textilis comprend à la fois des cultivars dont le nombre d'ovules est élevé et des cultivars dont le nombre d'ovules est faible. Le nombre d'ovules apparaît bien corrélé avec la photosensibilité — en fait l'aptitude à fleurir rapidement à partir des premiers nœuds de la tige principale dans des conditions très inductives de jours courts.

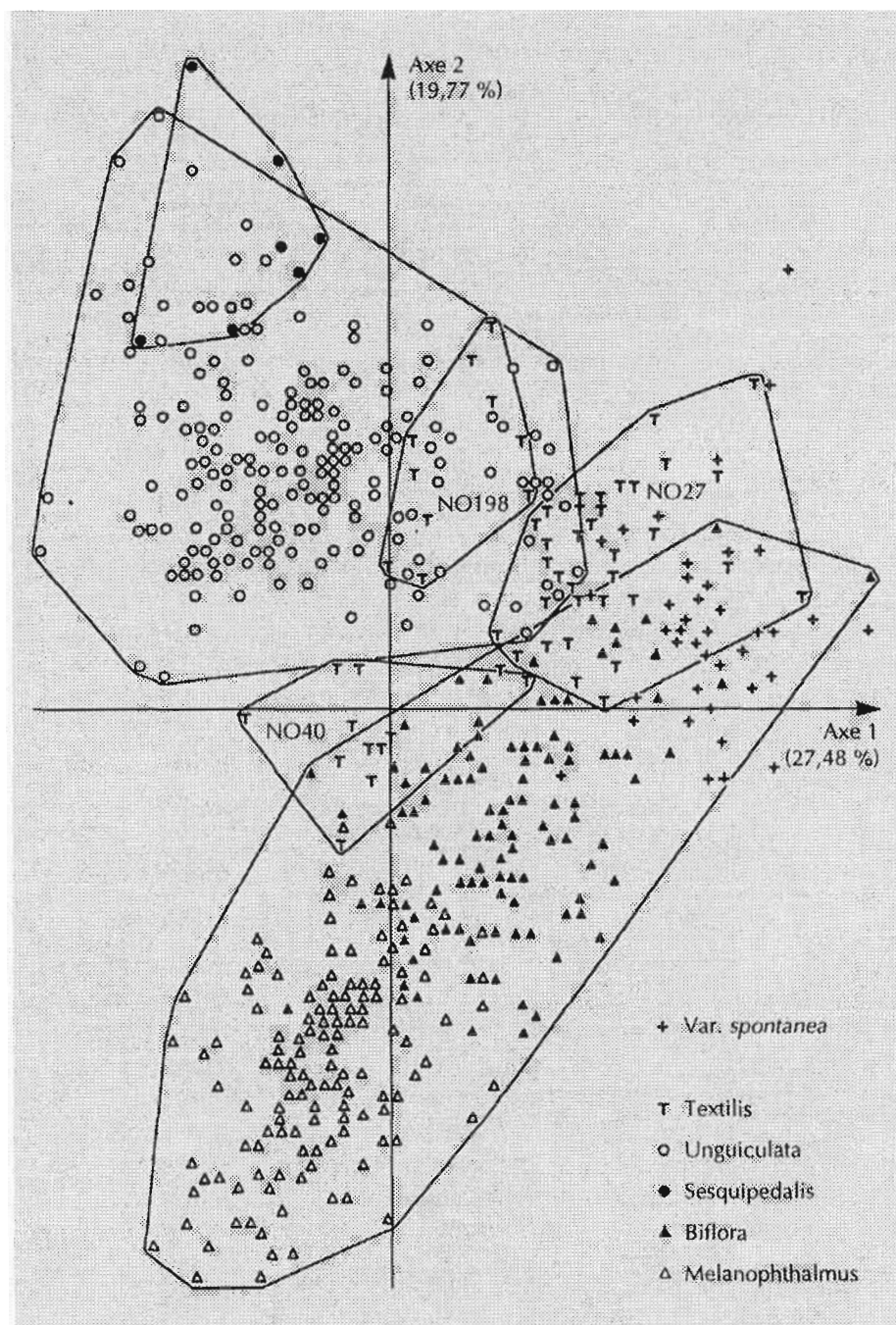


Figure 1. Analyse en composantes principales de données morphologiques (13 variables), d'après PASQUET (1996b). NO27, NO40 et NO198 sont trois cultivars du cultigrroupe Textilis.

Les formes cultivées se scindent ainsi en deux ensembles morphophysiologiques assez bien caractérisés par le nombre d'ovules et la photosensibilité, avec dans chaque groupe, des formes primitives et des formes évoluées. Ce qui conduit à une classification en quatre cultigrupes, hormis *Textilis* (PASQUET, 1996b).

Le cultigruppe *Sesquipedalis* est caractérisé par de longues gousses charnues de 30 centimètres à 1 mètre de long, des graines réniformes espacées dans la gousse et un grand nombre d'ovules.

Le cultigruppe *Unguiculata* possède des gousses pendantes de 13 à 30 centimètres de long, des graines rhomboïdes et comprimées dans la gousse (par opposition au cultigruppe *Sesquipedalis*), mais un tégument des graines épais (par opposition au cultigruppe *Melanophthalmus*) et un nombre d'ovules élevé, supérieur à 17 (par opposition au cultigruppe *Biflora*). Les cultivars sont photo-indépendants tardifs (planche XX, 2).

Le cultigruppe *Melanophthalmus* se distingue du cultigruppe *Unguiculata* par un tégument des graines fin et souvent ridé et un faible nombre d'ovules (inférieur à 17). Ses cultivars sont photosensibles ou photo-indépendants précoces.

Le cultigruppe *Biflora* se reconnaît au tégument épais et lisse de ses graines et à son faible nombre d'ovules (inférieur à 17). Ses cultivars sont photosensibles ou photo-indépendants précoces.

Les deux ensembles morphophysiologiques définis sont difficiles à distinguer d'un point de vue isoenzymatique, ce qui ne serait pas le cas dans l'hypothèse d'une double domestication, comme pour *Phaseolus vulgaris* en Amérique ou *Oryza sativa* en Asie. Cela plaide en faveur d'une domestication unique des formes cultivées de *V. unguiculata*.

On note que les cultivars éthiopiens, qui appartiennent au cultigruppe *Biflora*, et le cultigruppe *Textilis* ont en commun des allèles qui ne se rencontrent chez aucune autre forme cultivée. Ces deux groupes à la morphologie plutôt primitive constituent deux pôles de variabilité importants. Les cultivars éthiopiens montrent aussi des similitudes isoenzymatiques avec le cultigruppe *Unguiculata*, ce qui pourrait les situer à la charnière des deux ensembles (*Unguiculata-Sesquipedalis* et *Biflora-Melanophthalmus*).

Les formes sauvages apparentées

L'ORGANISATION DE *V. UNGUICULATA*

L'espèce biologique *V. unguiculata*, telle qu'elle est définie par MARECHAL *et al.* (1978), est biologiquement bien isolée au sein du genre *Vigna*. Les tentatives d'hybridations interspécifiques ont toutes échoué, en particulier avec *V. vexillata* (BAUDOIN et MARECHAL, 1985; FATOKUN, 1991; BARONE *et al.*, 1992). Les barrières d'incompatibilité interspécifique se manifestent au stade prézygotique, dans les relations entre le pollen et le pistil, mais surtout postzygotique, avec l'avortement des embryons globulaires.

A l'intérieur de l'espèce *V. unguiculata*, on trouve à la fois des formes spontanées et des formes cultivées. Plusieurs classifications de l'espèce ont été proposées au cours des vingt dernières années. La plus récente retient 11 sous-espèces, qui se distinguent les unes des autres par divers caractères morphologiques — tubérisation de la racine, longueur des entre-nœuds du rachis de l'inflorescence, taille de la fleur, longueur des lobes du calice, torsion de la carène, nombre d'ovules... (PASQUET, 1996a, 1997 ; figure 2). Cinq de ces sous-espèces, spontanées, sont pérennes, allogames et adaptées à des milieux plutôt humides, comme les marges des forêts équatoriales ou d'altitude. Elles se reconnaissent surtout à leurs caractères floraux. Cinq autres, spontanées, pérennes et allo-autogames, se rencontrent dans les savanes et sont reconnaissables à leurs caractères végétatifs : pubescence, petite taille des graines ou forme particulière des feuilles. Enfin, une sous-espèce est annuelle (subsp. *unguiculata*) et comprend des formes spontanées (var. *spontanea*) et les formes cultivées (var. *unguiculata*). La variété *spontanea* est un taxon de savane qui apparaît souvent en situation adventice dans les champs cultivés ou sur leur bordure.

Les données isoenzymatiques confirment cette structuration : les sous-espèces allogames sont les plus éloignées des formes annuelles, alors que les sous-

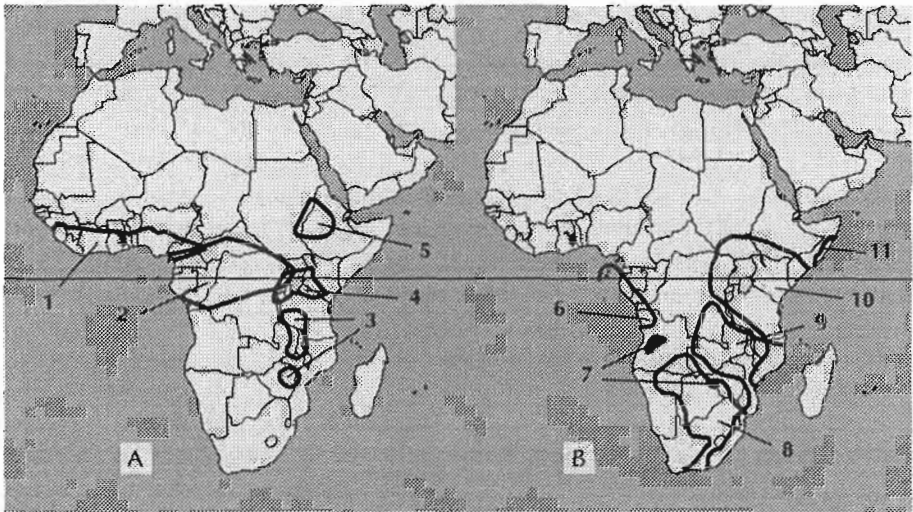


Figure 2. Distribution géographique des différentes sous-espèces. *Vigna monantha* est un taxon bien particulier mais peu connu, qui pourrait éventuellement être inclus dans *V. unguiculata*. *V. unguiculata* subsp. *unguiculata* var. *spontanea* se rencontre presque partout au Sud du Sahara.

A. Sous-espèces allogames : 1, subsp. *baoulensis* ; 2, subsp. *letouzeyi* ; 3, subsp. *pawekiae* ; 4, subsp. *burundiensis* ; 5, subsp. *aduensis*.

B. Sous-espèces allo-autogames : 6, subsp. *alba* ; 7, subsp. *dekindtiana* ; 8, subsp. *stenophylla* ; 9, subsp. *tenuis* ; 10, subsp. *pubescens* ; 11, *Vigna monantha*.

espèces allo-autogames en sont plus proches (figure 3). Par ailleurs, il existe entre certaines sous-espèces pérennes éloignées des barrières génétiques partielles — taux de réussite des hybrides F_1 très faible et fertilité médiocre de ces derniers —, alors que les croisements entre les formes pérennes proches et les formes annuelles ou cultivées conduisent à des F_1 fertiles (RAWAL, 1975 ; NG, 1995 ; N. Echikh, comm. pers.)

Cela plaide en faveur de l'existence d'un pool génique secondaire, constitué par les sous-espèces pérennes allogames éloignées, autour d'un pool génique primaire rassemblant les formes spontanées annuelles et les sous-espèces pérennes proches allo-autogames.

Les formes cultivées sont génétiquement proches des formes spontanées annuelles et de la sous-espèce *pubescens*, mais plusieurs allèles séparent nettement les formes cultivées de la sous-espèce *pubescens* (PANELLA et GEPTS, 1992 ; VAILLANCOURT *et al.*, 1993a ; PASQUET, 1996b), ce qui justifie le regroupement dans la sous-espèce *unguiculata* des formes annuelles (var. *spontanea*) et des formes cultivées (var. *unguiculata*), comme l'avait suggéré LUSH (1979).

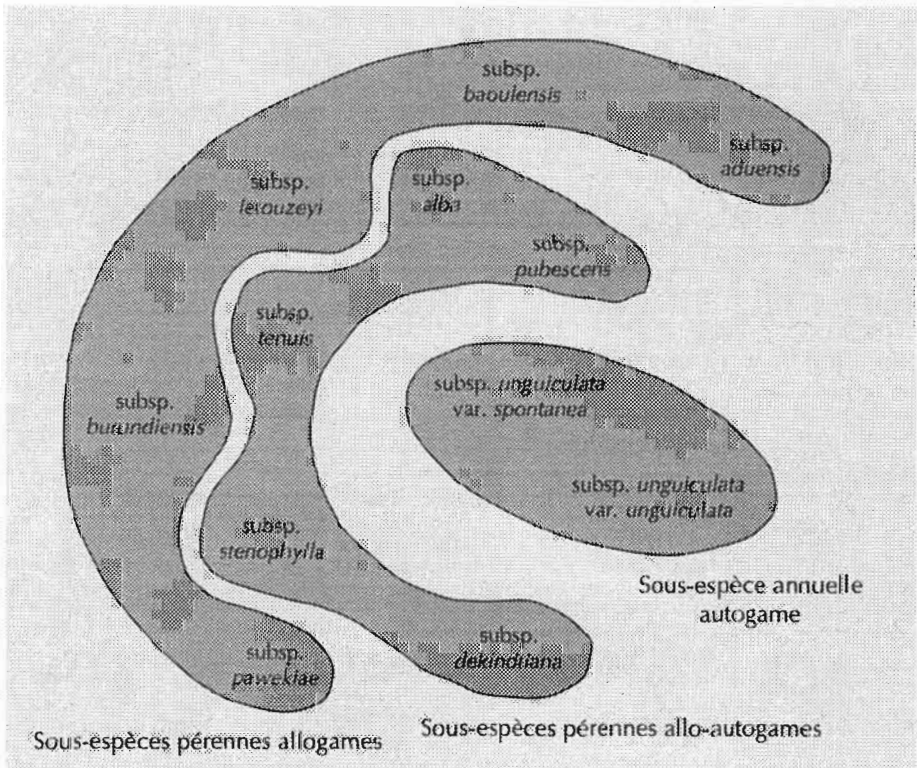


Figure 3. Schéma de l'organisation du pool génique de *V. unguiculata*. Les différents taxons sont situés selon leur distance par rapport à *V. unguiculata* var. *spontanea*.

La variabilité génétique des formes cultivées laisse supposer que le niébé a d'abord été cultivé pour ses fibres, puis pour ses graines, et, qu'à partir de là, des pressions de sélection différentes ont conduit aux cultigrupes *Unguiculata* et *Sesquipedalis*, en Asie, et *Melanophthalmus*, en Afrique de l'Ouest (PASQUET, 1996b). Cette hypothèse n'exclut pas celle d'un usage initial fourrager avancée par NG (1995), en particulier si les cultivars fourragers de la région du lac Victoria, non encore étudiés, apparaissaient proches des cultivars éthiopiens.

Selon cette hypothèse, le nord-est de l'Afrique (considéré dans un sens assez large) serait probablement le centre de domestication du niébé. Les études ethnobotaniques (PASQUET et FOTSO, 1994) et linguistiques menées au Cameroun montrent que le niébé est plus lié aux populations de langues tchadiques qu'aux populations de langues adamaoua et bénoué-congo. De la même manière, le cultigruppe *Textilis* serait lié aux locuteurs de langues nilo-sahariennes. Ces deux groupes linguistiques suggèrent une domestication dans le nord-est de l'Afrique.

LES FLUX DE GÈNES

La variété *spontanea* présente de nombreuses traces d'introgression avec les formes pérennes, qui expliquent sa relative variabilité. Certaines accessions sont manifestement intermédiaires entre des formes pérennes et des formes annuelles ou cultivées, comme cela a été prouvé par l'étude de plusieurs lignées provenant de graines de Richards 17805(K), un spécimen de la variété *spontanea* introgressé par la sous-espèce *pubescens* (PASQUET, 1996a).

Ces introgressions ont pu aussi se produire à des échelles plus importantes. Ainsi les formes annuelles d'Afrique australe, génétiquement éloignées de la variété *spontanea* mais morphologiquement semblables, doivent un certain nombre de leurs allèles à des formes pérennes locales. Les formes pérennes de l'intérieur du Congo, proches par leur morphologie des formes côtières (subsp. *alba*) sont, d'un point de vue isoenzymatique, impossibles à distinguer de la variété *spontanea*. Il en va de même pour certaines formes côtières autogames de la sous-espèce *tenuis*, plus ou moins proches génétiquement de la variété *spontanea*.

Les flux de gènes entre formes cultivées et formes annuelles n'ont pas encore été réellement étudiés. Les faibles taux d'allogamie observés chez les formes cultivées (FERY, 1985) pourraient laisser supposer que ces flux de gènes sont réduits. Les observations ont toutefois été réalisées, pour certaines, aux Etats-Unis — où les pollinisateurs les plus efficaces ne sont peut-être pas présents — et elles l'ont toutes été à partir de la couleur des graines, qui est liée à la couleur des fleurs. Or l'étude de LELEJI (1973) montre que les flux de gènes entre fleurs de même couleur sont beaucoup plus importants qu'entre fleurs de couleur différente.

En revanche, une première étude effectuée à partir de marqueurs isoenzymatiques a montré des taux d'allogamie bien supérieurs chez une population de formes spontanées annuelles du Niger. Les flux de gènes entre formes spontanées et formes cultivées, en particulier celles à fleur colorée, pourraient être importants.

L'amélioration variétale

Les types variétaux

Dans les exploitations agricoles traditionnelles des régions tropicales, les variétés de niébé se présentent souvent comme des mosaïques de morphotypes, aux rendements faibles mais stables, qui se distinguent par la forme, la dimension et la couleur de leurs graines et par leur habitus de croissance. Ces variétés ou mélanges de variétés locales résultent en fait d'une longue sélection empirique, régulièrement redynamisée par les paysans ne disposant pas d'intrants. Ce processus d'évolution, de domestication et de sélection, régulé à la fois par des facteurs anthropiques et écologiques, a donné naissance à des formes diversifiées, en particulier pour leur réponse à la durée du jour.

Les critères d'adaptation et de productivité du niébé varient en fonction de la nature des systèmes culturaux adoptés par les paysans, des conditions écologiques très diversifiées et des habitudes alimentaires des populations. L'évolution des formules variétales est en partie le résultat de l'orientation des programmes de sélection génétique entrepris dans les années 50-60. Ces recherches ont été réalisées pour les systèmes modernes de haute technicité comme celui des variétés horticoles nord-américaines (FERY, 1990) mais aussi pour des systèmes spécifiques comme celui des variétés fourragères ou potagères d'Asie du Sud-Est (MISHRA *et al.*, 1985) et pour les systèmes traditionnels de cultures multiples pratiqués en Afrique et en Amérique latine (WATT *et al.*, 1985 ; IITA, 1992). Toutes ces investigations ont abouti à la création de variétés lignées, parfois intégrées dans des mélanges variétaux au sein de systèmes culturaux multiples. Ce sont ces systèmes et leurs contraintes qui constituent le cadre des travaux de sélection variétale du niébé sous les tropiques, principalement en Afrique. Nous n'aborderons pas les problèmes posés par l'amélioration en Amérique du Nord et en Asie du Sud-Est.

Les objectifs de sélection

L'objectif principal d'un programme d'amélioration est de créer des variétés au rendement élevé et stable, adaptées aux conditions physiques et biologiques des principales zones agroécologiques — forêt subhumide, savane guinéenne, soudanienne et sahélienne — et conformes aux exigences des consommateurs. Ces variétés devront s'adapter à différents modes de culture : cultures pures et associées, cultures pluviales et de contre-saison. Les critères de sélection sont multiples (tableau 1).

En premier lieu, on retient l'adaptation aux contraintes biotiques, qui est un objectif prioritaire mais variable selon les zones agroécologiques (SINGH et NTARE, 1985 ; IITA, 1992 ; SINGH *et al.*, 1992). Le niébé est en effet réputé pour sa sensibilité à de nombreux parasites, en particulier si les conditions de cultures

Tableau 1. Objectifs de sélection.

Objectifs de sélection	Critères
Production élevée et stable de graines sèches	Sans intrant : de 100 à 400 kg/ha Avec intrant : de 800 à 3 000 kg/ha
Adaptation à la culture en association	Tolérance à l'ombrage, vigueur au stade juvénile Précocité et indifférence à la photopériode, si le niébé est récolté avant la culture associée (sorgho ou mil) Tardiveté et sensibilité à la photopériode, si le niébé est récolté après la culture associée
Résistance aux contraintes biotiques	Première priorité : <i>Maruca testulalis</i> , <i>Clavigralla</i> spp., <i>Anoplocnemis</i> sp., <i>Riptortus</i> sp., <i>Nezara viridula</i> Deuxième priorité : <i>Striga gesnerioides</i> et <i>Alectra vogelii</i> Troisième priorité : <i>Colletotrichum</i> sp., <i>Xanthomonas</i> sp., mosaïques et marbrures virales
Tolérance aux contraintes abiotiques	Sécheresse, température élevée, pauvreté et acidité des sols
Qualité et acceptabilité des graines	Dimension, couleur et texture tégumentaire Teneur en protéines et en acides aminés soufrés

sont fraîches ou humides : les fontes de semis (*Pythium aphanidermatum*, *Rhizoctonia solani* et *Colletotrichum capsii*), l'antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*), la rhizoctoniose (*Rhizoctonia solani*), la fusariose (*Fusarium oxysporum*), la pourriture radiculaire et la nécrose du collet (*Sclerotium rolfsii*), les cercosporioses (*Pseudocercospora cruenta* et *Cercospora canescens*), la rouille (*Uromyces appendiculatus*), la septoriose (*Septoria vignae* et *S. vignicola*), la graisse (*Xanthomonas* sp.), les viroses (*cowpea yellow mosaic virus*, *cowpea aphid-born mosaic virus*, *cowpea mottle virus*, *cucumber mosaic virus*, *cowpea mild mottle virus*, *cowpea golden mosaic virus*), etc. A ces pathologies, viennent s'ajouter, en zone sahélienne, les problèmes dus aux plantes parasites, *Striga gesnerioides* et *Alectra vogelii*. Le niébé est également victime de ravageurs à tous les stades de sa croissance : les nématodes (*Meloidogyne*, *Rotylenchus* et *Pratylenchus*) sur les racines ; les aphides (*Aphis craccivora*), les cicadelles (*Empoasca* spp.), les galeruques (*Ootheca* spp.) et la mouche du haricot (*Ophiomyia* spp.) sur les plantules et les organes végétatifs ; les thrips (*Megalurothrips sjostedti*) sur les fleurs, généralement au début de la phase de reproduction ; les foreuses des gousses (*Maruca testulalis*) et les punaises (*Clavigralla* spp., *Anoplocnemis* sp., *Riptortus* sp., *Nezara viridula*, etc.) sur les gousses. Enfin, les bruches (*Callosobruchus maculatus* et *C. chinensis*) provoquent des dégâts considérables dans les stocks de graines.

L'adaptation aux contraintes abiotiques constitue dans certaines conditions de culture un critère important : sécheresse, chaleur — même si le niébé est relativement bien adapté à ces deux contraintes —, carences en azote et en phosphore, acidité et toxicité aluminique des sols. De même, la qualité et l'acceptabilité des graines revêtent une importance particulière dès lors que la production est destinée à l'alimentation humaine : couleur, forme, dimensions et nature du tégument de la graine, teneur en protéines, teneur en acides aminés et durée de cuisson.

La productivité est un objectif primordial. Elle englobe toutes les composantes morphophysiologiques du rendement en graines : nombre et dimension des gousses et des graines, poids de 100 graines, dimension et durée de vie des feuilles, indice de surface foliaire, réaction au photothermopériodisme, précocité et tardiveté, capacité de fixation symbiotique, etc.

En région tropicale, on insiste particulièrement sur la quantité de biomasse aérienne formée avant la floraison — comme support de l'activité symbiotique et de la formation des fruits —, sur l'indice à la récolte (le rapport entre le poids des graines sèches et le poids total de la plante), sur le nombre de jours du semis à la maturité et sur la durée de remplissage des gousses — une durée trop courte affectant le rendement en qualité et en quantité. Les critères de productivité devront être ajustés en fonction des systèmes culturaux. Ainsi, dans l'association culturale, la priorité est-elle donnée à une bonne vigueur de croissance au stade plantule, à une réponse positive aux densités élevées, à la tolérance à l'ombrage, à l'utilisation efficace de l'eau et des éléments nutritifs et à une forte capacité de fixation symbiotique (BAUDOIN *et al.*, 1995).

Les méthodes d'amélioration génétique

Un programme d'amélioration variétale du niébé est nécessairement complexe. Il vise à introduire des caractères de résistance ou de tolérance aux multiples contraintes biotiques et abiotiques dans des lignées qui devront s'adapter à diverses situations agroclimatiques et qui se caractériseront en conséquence par une large gamme d'habitus de croissance, de réponse à la photopériode et de maturité. Le succès d'un tel programme dépendra de plusieurs facteurs comme le système de reproduction (à dominance autogame), l'amplitude du réservoir génétique primaire et secondaire disponible, les schémas de sélection adoptés, la rapidité d'avancement des générations et le déterminisme génétique des caractères désirés.

LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Pour créer une variabilité suffisante chez le niébé, on a recours à l'hybridation. Jusqu'à présent, ce sont surtout les croisements entre formes cultivées qui ont été exploités en amélioration variétale. Les croisements entre formes sauvages et formes cultivées n'ont pas fait l'objet de la même intensité de sélection. La

meilleure connaissance de l'organisation génétique du complexe *V. unguiculata* et la mise en évidence d'un pool génique secondaire, comprenant les formes sauvages pérennes, devraient constituer des facteurs clés pour la création d'une plus large variabilité génétique parmi le matériel hybride en disjonction.

LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Le niébé est amélioré selon les schémas classiques de sélection des plantes autogames : sélection massale et reprise en lignée pure à partir de variétés de pays ou de mélanges variétaux, sélection généalogique après la combinaison en croisement entre variétés locales et introduites, rétrocroisements, méthode des populations hybrides et de la filiation unipare (SENE et N'DIAYE, 1971, 1974 ; SINGH et NTARE 1985 ; Obisesan, 1992).

Ces schémas ont été utilisés avec des objectifs souvent précis et pour des caractères à hérédité oligogénique (port érigé, indifférence à la photopériode, résistance aux maladies) ou à forte héritabilité (poids de 100 graines). Les progrès sont cependant limités par le mode de reproduction du niébé, par la faible héritabilité de certains caractères et par le petit nombre de parents qui peuvent être raisonnablement manipulés. Les probabilités d'obtenir de nouvelles combinaisons sont faibles de même que celles d'aboutir à des niveaux élevés et stables de résistance aux maladies. Ces méthodes conventionnelles ne sont pas non plus très efficaces lorsqu'il s'agit d'introduire dans le matériel testé de nombreux caractères à la fois, souvent de nature polygénique.

Dans les années 70, l'IITA a mis au point une méthode d'amélioration des populations, la sélection cumulative, qui tire profit de la découverte de la stérilité mâle génique et d'une technique rapide d'hybridation artificielle. Cette méthode a permis de créer un ensemble de lignées cumulant des résistances à plusieurs maladies, une large gamme de précocité et d'habitus de croissance et une production élevée en graines. Ces lignées ont été soumises à des rétrocroisements pour introduire les caractères recherchés de la graine (grande dimension, couleur blanche ou brune et tégument rugueux). Par la suite, les efforts se sont poursuivis pour incorporer la résistance partielle ou la tolérance à plusieurs ravageurs : *Maruca testulalis*, *Megalurothrips sjostedti*, *Callosobruchus maculatus* — sans grand succès jusqu'à présent —, *Striga gesnerioides* et *Alectra vogelii* — avec pour ces deux hémiparasites des résultats positifs (SINGH et NTARE, 1985 ; IITA, 1992).

Aujourd'hui, le défi majeur de la sélection est de créer des variétés plus résistantes aux nombreux ravageurs des gousses et des graines (chenilles foreuses et punaises des gousses, bruches). Cet objectif ne sera atteint qu'en exploitant le réservoir génétique des formes sauvages ou des espèces apparentées.

LES OUTILS DE LA BIOTECHNOLOGIE

La sélection du niébé dispose désormais de nouveaux outils biotechnologiques : les cultures de tissus, la transformation génétique et l'analyse moléculaire du

génome. Un réseau sur les biotechnologies du niébé a d'ailleurs été mis en place par l'IITA afin de résoudre les problèmes qui n'ont pas trouvé de solutions satisfaisantes par les voies conventionnelles.

Une carte génétique du niébé a été établie à partir des marqueurs RFLP et RAPD (FATOKUN *et al.*, 1993 ; MENANDEZ, 1995 ; MYERS *et al.*, 1996). Cette carte a permis d'identifier des QTL pour le poids des graines, la longueur des gousses et la résistance aux aphides. Les résultats ont aussi mis en évidence la forte homologie génomique des variétés cultivées du niébé : ce manque de polymorphisme, maintenant bien connu chez les variétés traditionnelles, s'explique aussi par la faible exploitation des formes sauvages dans les programmes d'hybridations.

Une technique de sauvetage d'embryons a été mise au point pour les embryons globulaires provenant de l'hybride interspécifique entre *V. unguiculata* et une espèce résistante à plusieurs ravageurs, notamment les foreuses des gousses, *V. vexillata* (MURDOCK, 1992 ; IITA, 1995). Mais le niébé, comme la plupart des légumineuses diploïdes, reste une plante récalcitrante, particulièrement lors de la phase clé de régénération.

Des travaux se poursuivent sur la transformation du niébé par la technique biolistique et la coculture avec *Agrobacterium tumefaciens* (MURDOCK, 1992). La priorité est donnée à l'identification, au sein du genre *Vigna*, de gènes codant les protéines servant d'agents de protection — inhibiteurs de protéase, lectines — ainsi qu'à l'introduction de gènes codant des protéines toxiques, comme la protoxine de *Bacillus thuringiensis*. Ces gènes pourraient accroître la résistance du niébé aux bruches et aux punaises des gousses.

Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

Les travaux d'amélioration

Les exemples de travaux d'amélioration variétale présentés ici concernent uniquement la création de lignées productives adaptées aux systèmes culturaux traditionnels à intrants limités.

L'AMÉLIORATION AU SÉNÉGAL

Au Sénégal, l'IRAT et le Centre de recherche agronomique de Bambey ont entrepris en 1959 des travaux de sélection variétale du niébé pour la zone septentrionale et centrale du pays, où la saison humide dure de deux à trois mois, avec des précipitations de 300 à 450 millimètres par an. Les premiers objectifs

étaient de créer des variétés productives, à cycle court de 75 jours du semis à la maturité, indifférentes à la photopériode, à port dressé net, donc à croissance pseudo-déterminée, résistantes à la verse, donnant une récolte groupée, des gousses vert clair et des graines de couleur crème (SENE et N'DIAYE, 1971, 1974). Pour atteindre ces objectifs, des hybrides ont été réalisés entre variétés locales et introduites et des schémas de sélection simples, rapides et peu coûteux ont été menés à partir de ce matériel : sélection massale, généalogique ou en mélange (populations hybrides). La conduite des descendances en mélange (*bulk*) s'est avérée la plus séduisante. Ses avantages sont l'absence de choix précoce au sein de populations en disjonction et la simplicité matérielle et technique des protocoles. La méthode est d'autant plus efficace qu'elle se déroule dans des conditions de sélection naturelle bien équilibrées et peu intensives. Elle présente néanmoins l'inconvénient de favoriser les génotypes les plus prolifiques, c'est-à-dire les individus à petites graines. La méthode doit en conséquence s'accompagner d'une sélection privilégiant les grosses graines, caractère dont l'héritabilité est bonne. Les travaux d'amélioration variétale menés au Sénégal ont permis de développer des variétés satisfaisantes comme N58-57 et N59-25. Ces variétés ont été intégrées dans des programmes de croisements à plusieurs parents afin de cumuler des caractères agronomiques intéressants : les sélections réalisées à partir de ces hybrides multiples ont donné des variétés lignées améliorées.

A l'heure actuelle, l'ISRA a établi une collaboration avec l'université californienne de Riverside, aux Etats-Unis, afin d'améliorer la tolérance à la sécheresse du niébé. Trois caractéristiques contribuent à cette résistance : une floraison précoce, un retard de la sénescence foliaire et un allongement de la durée de la floraison (HALL *et al.*, 1997). Des croisements ont été réalisés entre une variété traditionnelle du nord du pays résistante à *Xanthomonas campestris* pv. *vignicola* et une lignée sélectionnée par l'IITA pour sa résistance partielle à *Callosobruchus maculatus* et au *cowpea aphid-born mosaic virus*. Une sélection dans les descendances de cet hybride a permis de créer la variété Mouride, à croissance indéterminée et de port semi-érigé (CISSE *et al.*, 1995). Cette variété associe une bonne production en graines — 1 tonne par hectare en culture pure — à des caractères de rusticité comme la résistance aux trois ennemis précités et la résistance partielle à *Striga gesnerioides*.

LES TRAVAUX DE L'IITA

Les premiers travaux de l'IITA, de 1971 à 1978, ont abouti à la création des lignées Vita, IT, Tvx, combinant une bonne architecture foliaire et générative, des rendements élevés en graines et des résistances multiples aux maladies. Quelques lignées se caractérisaient également par une résistance partielle aux cicadelles, aux aphides et aux bruches (SINGH et NTARE, 1985).

Plusieurs obstacles se sont néanmoins opposés à l'introduction généralisée de ce matériel au sein des systèmes cultureux traditionnels. Les graines de la

plupart des lignées Vita, de petite taille et à tégument lisse et épais, ne conviennent pas aux consommateurs d'Afrique de l'Ouest, qui préfèrent de grandes graines blanches ou brunes, à tégument fin et rugueux qui s'élimine facilement après trempage. Ce matériel est, de plus, mal adapté aux systèmes de cultures associées, qui demandent un habitus et une durée de croissance végétative appropriés ainsi qu'une bonne tolérance à l'ombrage. Il présente également l'inconvénient d'une sensibilité à diverses contraintes — stress thermique et hydrique, acidité et toxicité aluminique des sols —, et surtout aux ravageurs des gousses — foreuses et punaises — et aux plantes parasites. Ces variétés ne peuvent pas satisfaire aux usages multiples d'une exploitation agricole traditionnelle : graines pour l'alimentation humaine, feuilles et gousses pour l'alimentation animale et résidus culturaux pour la protection et l'entretien de la fertilité des sols.

A partir de 1980, l'IITA a mené des travaux d'évaluation et de sélection de lignées adaptées aux systèmes de cultures multiples, en particulier aux associations entre une céréale, comme le sorgho, le maïs ou le mil, et le niébé, qui prévalent dans les climats subhumides et semi-arides. Ces travaux ont été confortés par des recherches sur les pratiques culturales — densités et dates de semis — et sur les méthodes de lutte biologique intégrée. Les critères de sélection d'une variété de niébé destinée à être associée au maïs ont été définis et l'organisation correspondante des essais d'amélioration variétale a été établie par WIEN et SMITHSON (1981). Ces auteurs insistent sur la corrélation positive entre, d'une part, la biomasse et la tardiveté et, d'autre part, le rendement en graines chez le niébé associé. Ils préconisent une sélection en culture pure pour des caractères ne manifestant pas une interaction marquée avec le système cultural, comme la réaction aux maladies et aux ravageurs et le type de graines. En revanche, ils insistent sur la nécessaire évaluation en culture associée de caractères comme la vigueur de croissance ou l'importance de la biomasse végétative avant la floraison.

Ces travaux d'amélioration variétale pour les cultures multiples ont été poursuivis et constituent un axe prioritaire d'investigation pour l'IITA, en particulier dans les régions semi-arides (NTARE, 1989 ; IITA, 1993). Pour la bonne adaptation à ces systèmes culturaux, la priorité est donnée aux plantes à croissance indéterminée et à port rampant. L'objectif premier est de stabiliser les rendements en graines entre 100 et 200 kilos par hectare, sans application d'intrants. Le deuxième objectif est de créer des variétés d'élite à fort potentiel de production — de 800 à 1 000 kilos par hectare — sans engrais, mais qui nécessitent deux ou trois traitements insecticides pour lutter contre les ravageurs des fleurs, des gousses et des graines.

L'IITA mène également des recherches, en collaboration avec l'université Ahmadu Bello de Samaru au Nigeria, pour combiner la résistance multiple aux maladies et aux ravageurs de certaines lignées de niébé avec la résistance à *Striga gesnerioides* et à *Alectra vogelii*. A partir d'un croisement entre une variété locale du Botswana, B301, résistante aux deux plantes parasites, et une

variété de l'IITA sensible à ces deux parasites mais résistante aux aphides, aux thrips et à plusieurs maladies, il a été possible de développer un matériel avancé performant par sélection généalogique et rétrocroisement (SINGH et MECHEBE, 1997).

La multiplication et la diffusion des cultivars

Quelle que soit la stratégie d'amélioration adoptée pour le niébé, on ne peut perdre de vue la destination finale du produit sélectionné : le milieu rural tropical est caractérisé par la très grande variabilité des facteurs écologiques, économiques et sociaux. En conséquence, les variétés diffusées doivent présenter au stade final de la sélection une bonne homogénéité agronomique, mais également garder une réserve de polymorphisme génétique qui leur confère une souplesse adaptative. Comme le niébé doit s'adapter à des systèmes culturaux très diversifiés, il est essentiel de conduire des essais d'adaptation simulant la diversité de ces modes d'exploitation rurale.

Les lignées retenues sont multipliées en pollinisation libre, l'autogamie dominante du niébé ne nécessitant pas de fécondations contrôlées. Néanmoins, le manque d'infrastructures de multiplication variétale oblige souvent les centres de recherche à s'impliquer directement dans la multiplication de la plante initiale et de la semence de prébase. Depuis les années 70, des efforts très importants ont été accomplis en faveur de la production des semences des espèces vivrières dans les pays en développement. Ces efforts ont porté, dans une première phase, sur les céréales comme le blé, le riz et le maïs. Les légumineuses vivrières n'ont fait l'objet que d'une attention très sporadique. La production semencière des meilleures variétés du niébé constitue donc aussi un axe prioritaire pour les travaux à mener dans le futur.

Références bibliographiques

BARONE A., DEL GIUDICE A., NG N.Q., 1992. Barriers to interspecific hybridization between *Vigna unguiculata* and *Vigna vexillata*. *Sexual Plant Reproduction*, 5 : 195-200.

BAUDOIN J.P., CAMARENA F., LOBO M., 1995. Amélioration de quatre espèces de légumineuses alimentaires tropicales : *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. polyanthus* et *P. lunatus*. Sélection intra et interspécifique. In : Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? Dubois J. éd., Paris, France, John Libbey Eurotext, p. 31-49.

BAUDOIN J.P., MARECHAL R., 1985. Genetic diversity in *Vigna*. In : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 3-9.

CHEVALIER A., 1944. La dolique de Chine en Afrique. *Revue de botanique appliquée à l'agriculture tropicale*, 24 : 128-152.

- CISSE N., N'DIAYE M., THIAW S., HALL A.E., 1995. Registration of Mouride cowpea. *Crop Science*, 35 : 1215-1216.
- CRAUFURD P.Q., SUMMERFIELD R.J., ELLIS R.H., ROBERTS E.H., 1997. Photoperiod, temperature, and the growth and development of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *In* : *Advances in cowpea research*, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 75-86.
- DELGADO-SALINAS A., BRUNEAU A., DOYLE J.J., 1993. Chloroplast DNA phylogenetic studies in New World Phaseolinae (Leguminosae : Papilionoideae : Phaseoleae). *Systematic Botany*, 18 : 6-17.
- DRABO I., LADEINDE T.A.O., REDDEN R., SMITHSON J.B., 1985. Inheritance of seed size and number per pod in cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Field Crops Research*, 11 : 335-344.
- DRABO I., LADEINDE T.A.O., SMITHSON J.B., REDDEN R., 1988. Inheritance of eye pattern and seed coat colour in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Plant Breeding*, 100 : 119-123.
- DRABO I., REDDEN R., SMITHSON J.B., AGGARWAL V.D., 1984. Inheritance of seed size in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 33 : 929-934.
- FATOKUN C.A., 1991. Wide hybridization in cowpeas: problems and prospects. *Euphytica*, 54 : 137-140.
- FATOKUN C.A., DANESH D., MENANCIO-HAUTEA D.I., YOUNG N.D., 1993. A linkage map for cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. based on DNA markers (2n = 22). *In* : *Genetic maps, locus maps of complex genomes* (6th ed.), J.S. O'Brien éd., Cold Spring Harbor, Etats-Unis, Laboratory Press, p. 6256-6258.
- FERY R.L., 1985. The genetics of cowpea: a review of the world literature. *In* : *Cowpea research, production and utilization*, S.R. Singh *et* K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 25-62.
- FERY R.L., 1990. The cowpea: production, utilization, and research in the United States. *Horticultural Review*, 12 : 197-222.
- HALL A.E., THIAW S., ISMAIL A.M., EHLERS J.D., 1997. Water-use efficiency and drought adaptation of cowpea. *In* : *Advances in cowpea research*, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 87-98.
- IITA, 1992. Sustainable food production in sub-Saharan Africa. 1. IITA's contributions. Ibadan, Nigeria, IITA, 208 p.
- IITA, 1993. Rapport annuel 1992. Ibadan, Nigeria, IITA, 64 p.
- IITA, 1995. Rapport annuel 1994. Ibadan, Nigeria, IITA, 64 p.
- JONES S.T., 1965. Radiation-induced mutations in southern peas. *Journal of Heredity*, 56 : 273-276.
- LADEINDE T.A.O., BLISS F.A., 1977. Identification of the bud stage for pollinating without emasculation in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Nigerian Journal of Science*, 11 : 183-194.
- LELEJI O.I., 1973. Apparent preference by bees for different flower colours in cowpeas, *Vigna sinensis* (L.) Savi ex Hassk. *Euphytica*, 22 : 150-153.

- LUSH W.M., 1979. Floral morphology of wild and cultivated cowpeas. *Economic Botany*, 33 : 442-447.
- LUSH W.M., EVANS L.T., 1981. The domestication and improvement of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 30 : 579-587.
- MARECHAL R., MASHERPA J.M., STAINIER F., 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (*Papilionaceae*) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera*, 28 : 1-273.
- MENANDEZ C.M., 1995. Heritability of carbon isotope discrimination and correlations with agronomic traits and a genetic linkage map of cowpea. Thèse PhD, University of California, Riverside, Etats-Unis, 130 p.
- MISHRA S.N., VERMA J.S., JAYASEKARA S.J.B.A., 1985. Breeding cowpeas to suit Asian cropping systems and consumer tastes. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 117-123.
- MULONGOY K., 1985. Nitrogen-fixing symbiosis and tropical ecosystems. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 307-315.
- MURDOCK L.L., 1992. Improving insect resistance in cowpea through biotechnology: initiatives at Purdue University, USA. *In* : Biotechnology: enhancing research on tropical crops in Africa, G. Thottappilly et al. éd., Ibadan, Nigeria, IITA, p. 313-320.
- MYERS G.O., FATOKUN C.A., YOUNG N.D., 1996. RFLP mapping of an aphid resistance gene in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 91: 181-187.
- NG N.Q., 1995. Cowpea. *In* : Evolution of crop plants (2nd ed.), J. Smartt et N.W. Simmonds éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 326-332.
- NTARE B., 1989. Evaluation of cowpea cultivars for intercropping with pearl millet in the Sahelian zone of West Africa. *Field Crops Research*, 20 : 31-40.
- OBISESAN I.O., 1992. Evaluation of pedigree and single seed descent selection methods for cultivar development in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Plant Breeding*, 108 : 162-168.
- PANELLA L., GEPTS P., 1992. Genetic relationships within *Vigna unguiculata* (L.) Walp. based on isozyme analyses. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 39 : 71-88.
- PASQUET R.S., 1996a. Wild cowpea (*Vigna unguiculata*) evolution. *In* : Advances in legume systematics. 8. Legumes of economic importance, B. Pickersgill et J.M. Lock éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 95-100.
- PASQUET R.S., 1996b. Cultivated cowpea (*Vigna unguiculata*) evolution. *In* : Advances in legume systematics. 8. Legumes of economic importance, B. Pickersgill et J.M. Lock éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 101-108.
- PASQUET R.S., 1997. A new subspecies of *Vigna unguiculata* (Leguminosae: Papilionoideae). *Kew Bulletin*, 52 : 408.
- PASQUET R.S., FOTSO M., 1994. Répartition des cultivars de niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp., du Cameroun : influence du milieu et des facteurs humains. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 36 : 93-143.

PIPER C.V., 1912. Agricultural varieties of the cowpea and immediately related species. Washington, Etats-Unis, USDA, Bureau of Plant Industry Bulletin n° 229, 160 p.

RAWAL K.M., 1975. Natural hybridization among wild, weedy and cultivated *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 24 : 699-707.

SENE D., 1967. Déterminisme génétique de la précocité chez *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *L'Agronomie tropicale*, 22 : 309-318.

SENE D., N'DIAYE S.M., 1971. L'amélioration du niébé (*Vigna unguiculata*) au CNRA de Bambey de 1959 à 1969. *L'Agronomie tropicale*, 26 : 1031-1065.

SENE D., N'DIAYE S.M., 1974. L'amélioration du niébé (*Vigna unguiculata*) au CNRA de Bambey de 1959 à 1973 : résultats obtenus entre 1970 et 1973. *L'Agronomie tropicale*, 29 : 772-802.

SINGH B.B., EMECHEBE A.M., 1997. Advances in research on cowpea *Striga* and *Alectra*. *In* : Advances in cowpea research, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 215-224.

SINGH B.B., NTARE B.R., 1985. Development of improved cowpea varieties in Africa. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh *et* K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 105-115.

SINGH S.R., JACKAI L.E.N., THOTTAPPILLY G., CARDWELL K.F., MYERS G.O., 1992. Status of research on constraints to cowpea production. *In* : Biotechnology: enhancing research on tropical crops in Africa, G. Thottappilly *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA, p. 21-26.

STEELE W.M., 1972. Cowpeas in Nigeria. Thèse PhD, University of Reading, Reading, Royaume-Uni, 242 p.

SUMMERFIELD R.J., PATE J.S., ROBERTS E.H., WIEN H.C., 1985. The physiology of cowpeas. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh *et* K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 65-101.

TARDIEU M., SENE D., 1966. Le haricot niébé (*Vigna unguiculata* Walpers) au Sénégal. *L'Agronomie tropicale*, 28 : 918-926.

VAILLANCOURT R.E., WEEDEN N.F., BARNARD J., 1993a. Isozyme diversity in the cowpea species complex. *Crop Science*, 33 : 606-613.

VAILLANCOURT R.E., WEEDEN N.F., BRUNEAU A., DOYLE J.J., 1993b. Chloroplast DNA phylogeny of Old World *Vigna* (Leguminosae). *Systematic Botany*, 18 : 642-651.

WATT E.E., KUENEMAN E.A., DE ARAUJO J.P.P., 1985. Achievements in breeding cowpeas in Latin America. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh *et* K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 125-128.

WIEN H.C., SMITHSON J.B., 1981. The evaluation of genotypes for intercropping. *In* : International workshop on intercropping. Hyderabad, Inde, ICRISAT, p. 105-116.