

UNIVERSITE PARIS 7

**THESE**

présentée pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS 7**

spécialité : ECOPHYSIOLOGIE VEGETALE

**Réponses écophysiologiques de cultivars de mil (*Pennisetum glaucum* L. Br.)**

**à une sécheresse de fin de cycle :**

**Conséquences sur la stabilité du rendement**

par

**Frédéric DO**

soutenue le juin 1994 devant le jury composé de:

MM.	J. VIERA DA SILVA	<i>Président</i>
	P. LOUGUET	<i>Directeur de thèse</i>
	P. SIBAND	<i>Rapporteur (pressenti)</i>
	F. TARDIEU	<i>Rapporteur (pressenti)</i>
	A. BERGER	
	M. ELDIN	

## TABLE DES MATIERES

Introduction.....	2
Importance du mil et problématique générale en zone sahélienne.....	2
Problématique spécifique, objectif et plan de recherches.....	4
<b>Chapitre 1: ETAT DES CONNAISSANCES .....</b>	<b>7</b>
<b>I. Généralités.....</b>	<b>7</b>
1.1 Botanique et Description du mil pénicillaire.....	7
1.2 Mode traditionnel de Culture.....	8
1.3 Saison des pluies en zone sahélienne.....	10
1.4 Fréquences de périodes sèches dans le cycle.....	11
<b>II Caractères et mécanismes d'adaptation à la sécheresse .....</b>	<b>15</b>
2.1 Définition de l'adaptation à la sécheresse.....	15
2.2 Revue bibliographique.....	17
2.2.1. Calage du cycle végétatif sur la saison des pluies.....	17
2.2.2. Production et distribution des assimilats.....	18
Plasticité du développement végétatif.....	18
Remobilisation des assimilats vers le grain.....	21
Maintien de la surface foliaire verte.....	23
2.2.3. Extraction et utilisation de l'eau.....	24
Vigueur précoce.....	24
Profondeur et densité d'enracinement.....	26
Résistance hydraulique axiale.....	28
Régulation stomatique et conductance du couvert.....	29
Efficience hydrique.....	32
Ajustement osmotique.....	34
Seuil d'état hydrique létal.....	36
Tolérance aux températures élevées.....	38
2.3. Synthèse.....	39
<b>Chapitre 2: MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>42</b>
<b>I. Conditions générales.....</b>	<b>42</b>
1.1. Période climatique.....	42
1.2. Sol.....	45
1.3. Matériel végétal.....	46
<b>II. Méthodes de mesure.....</b>	<b>48</b>
2.1. Dispositif expérimental.....	48
2.2. Pédo-climat.....	48
2.3. Phénologie.....	49
2.4. Morphologie aérienne et rendement.....	49
2.5. Morphologie racinaire.....	50
2.6. Physiologie foliaire.....	51
2.6.1 Etat hydrique et Conductance stomatique.....	51
2.6.2 Relations Pression-volume.....	52
2.6.3 Sensibilité protoplasmique.....	53
2.7 Méthodes d'analyse des résultats.....	53
<b>III. Protocoles spécifiques .....</b>	<b>55</b>
3.1. Essai "rendements témoins faibles" (1990).....	55
3.1.1. Climat.....	55
3.1.2. Dispositif et conduite de la culture.....	55
3.1.3. Contrôle hydrique du sol.....	56
3.1.4. Mesures morphologiques.....	56

3.1.5. Mesures physiologiques.....	57
3.2. Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	57
3.2.1. Climat.....	57
3.2.2. Dispositif et conduite de la culture .....	58
3.2.3. Contrôle hydrique du sol.....	58
3.2.4. Mesures morphologiques.....	59
3.2.5. Mesures physiologiques.....	60
Chapitre 3: RESULTATS .....	61
I. Déficit hydrique du sol et évapotranspiration.....	62
1.1 Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	62
1.2 Essai "rendements témoins faibles"(1990) .....	63
1.3 Conclusions partielles.....	63
II. Rendement final en grains.....	64
2.1. Rendements des témoins.....	65
2.2. Rendements sous déficit hydrique.....	65
2.3. Composantes du rendement .....	67
2.4 Conclusions partielles.....	68
III. Réponse morpho-phénologique au déficit hydrique .....	70
3.1 Floraison.....	70
3.1.1 Evolution caractéristique.....	70
3.1.2 Effet du déficit hydrique.....	70
3.1.3 Contrôle de l'allocation de la matière sèche .....	71
3.2 Evolution globale de la matière sèche des différents organes.....	72
3.2.1 Epis .....	72
3.2.3 Tiges et Limbes.....	73
3.2.3 Racines .....	74
3.2.4 Biomasse totale et partition en épis .....	74
3.3 Conclusions partielles.....	76
biomasse racinaire.....	76
floraison et allocation de la matière sèche.....	77
IV. Effet du déficit sur le fonctionnement hydrique foliaire.....	79
4.1 Evolution de la surface foliaire verte totale .....	79
4.1.1 Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	79
4.1.2 Essai "rendements témoins faibles"(1990) .....	80
4.1.3 Conclusions partielles .....	81
4.2 Sensibilité protoplasmique.....	82
4.3. Etat Hydrique .....	83
4.3.1 Paramètres Caractéristiques des relations Pression-Volume.....	83
4.3.2 Contenu relatif en eau .....	83
4.3.3 Potentiel hydrique foliaire .....	84
4.3.4 Conclusions partielles .....	85
4.4 Conductance foliaire.....	87
4.4.1 Conductance stomatique.....	87
effet du stade phénologique .....	87
effet du déficit hydrique.....	87
4.4.2 Conductance du couvert .....	88
en fonction du temps .....	89
en fonction de la réserve disponible .....	89
4.4.3. Conductance globale estimée par le rapport entre transpiration et .....	
déficit moyen de saturation de l'air.....	90
4.4.4 Discussion.....	91
conductance stomatique des plantes témoins.....	91
régulation stomatique des plantes stressées .....	91
conductance globale du couvert .....	92
V Efficience hydrique globale.....	95
5.1. Quantité d'eau transpirée.....	95
5.2. Efficience de l'eau .....	96

5.3. Partition de la matière sèche en épis .....	97
VI. Conclusions.....	99
Chapitre 4 : MODELE DE REPONSE DE LA CROISSANCE DES EPIS AU DEFICIT HYDRIQUE.....	101
I. Introduction et presentation du modèle "Milstress".....	101
1.1 Revue des principaux modèles existants.....	101
1.2 Objet spécifique du modèle "Milstress".....	103
1.3 Principes d'un modèle à compartiments.....	104
1.2 Construction et organigramme du modèle.....	106
II. Différentes fonctions et paramètres du modèle "Milstress" .....	108
2.1 Conditions initiales de biomasse dans les différents organes.....	108
2.2 Floraison.....	108
2.3 Transpiration et bilan hydrique.....	110
2.4 Photosynthèse.....	112
2.5 La respiration.....	115
Respiration de maintenance.....	115
Respiration de croissance.....	115
2.6 La sénescence.....	115
2.7 Modifications des constantes de flux internes de matière et Potentiel de rendement.....	116
2.8 Translocation des assimilats, efficacité de conversion, et bilan final.....	117
III. Comportement du modèle MILSTRESS.....	118
3.1 Calibrage des paramètres incertains.....	118
3.2 Simulations sur les données de 1992.....	119
3.3 Simulations sur les données de 1990.....	120
IV. Analyse de sensibilité du modèle MILSTRESS.....	120
4.1 Définition des conditions initiales.....	120
4.2 Test de la robustesse du modèle vis à vis des paramètres.....	122
4.3 Analyse de la sensibilité aux conditions initiales.....	122
V. Conclusions.....	123
CONCLUSIONS GENERALES.....	125
Rappel de la problématique et de la démarche adoptée.....	125
Résultats acquis.....	126
Limites.....	130
Conséquence sur la notion de "résistance à la sécheresse" d'un cultivar.....	131
Nécessaire complémentarité entre les approches spécifiques et globales.....	132
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	133
GRAPHIQUES.....	152

## INTRODUCTION

### **Importance du mil et problématique générale en zone sahélienne**

Les capacités d'adaptation du mil à la sécheresse et à la faible fertilité des sols ainsi que sa réponse rapide à des conditions plus favorables, sont connues et sans équivalent parmi les plantes cultivées (SIBAND, 1981; BIDINGER *et al.*, 1982; KUMAR, 1989). Le mil, de bonne qualité énergétique et nutritionnelle, constitue la principale céréale alimentaire de plus de 150 millions de personnes vivant dans les régions arides et semi-arides d'Afrique et du sous-continent indien (FAO, 1990).

Or dans les pays de la zone sahélienne, parmi les plus pauvres du monde (PNB par habitant inférieur à 300 dollars), la production de céréales, constituée de 65 à 70% de mil, ne suit pas la croissance démographique (respectivement +2% contre +3% par an entre 1980 et 1990) et la dépendance alimentaire augmente (Tableau 1). L'aide alimentaire progresse de 5% par an depuis 1980 malgré l'amélioration des conditions climatiques après 1985 (HARDY *et al.*, 1993)

La production céréalière est particulièrement sensible à une aggravation de la contrainte climatique comme le montre sa quasi stagnation entre 1960 et 1985 (+0.7%), période qui englobe deux décennies particulièrement sèches (de 1968 à 1985) avec deux années d'extrême sécheresse en 1973 et 1984 (Tableau 1).

La stagnation des rendements (en moyenne 500 kg par hectare, 300 à 400 kg au Niger) montre que jusqu'à présent l'accroissement de la production résulte essentiellement d'une extension des surfaces cultivées par la suppression des jachères (au détriment de la fertilité des sols) et par la mise en culture de terres marginales. Plus globalement, la progression des besoins alimentaires et énergétiques (prélèvement de bois de feu) entraîne une forte exploitation minière des ressources naturelles, alors que la viabilité des systèmes agro-pastoraux sahéliens reposait sur une faible exploitation des ressources du milieu (MILLEVILLE, 1989). Ainsi, "les écosystèmes du Sahel consécutivement à des déficits pluviométriques persistants et à l'augmentation des activités agricoles induite par la

croissance démographique, se sont, au cours des deux dernières décennies dégradés et appauvris" (CHAMARD, 1993).

La pression démographique et la période sèche de 1968 à 1985 ne sont bien entendu pas les seuls facteurs en cause. La dégradation de la situation financière des pays sahéliens, la faiblesse des politiques agricoles et la présence d'excédents énormes sur le marché mondial ont aussi joué un rôle important dans le développement de la situation actuelle (CILSS, 1987).

Cette vision globale cache une certaine hétérogénéité du bilan alimentaire et écologique entre les pays sahéliens et présente des chiffres qu'il faut prendre comme des ordres de grandeurs et non comme des évaluations précises. Mais les tendances sont réelles et l'autosuffisance alimentaire s'éloigne. En utilisant les tendances actuelles de croissance de la population et de la production céréalière pour réaliser une projection en 2010 (Tableau 1), en 20 ans la population aura presque doublé et l'indice de production par habitant ne sera plus que de 67% par rapport à la valeur 100 des années 1960.

L'évolution vers une plus grande autosuffisance alimentaire dans le cadre d'un "développement durable" nécessite, entre autres mesures, une augmentation de la production de céréales par unité de surface dans les zones relativement les plus favorables, ainsi qu'une plus grande stabilité de production. L'amélioration de la culture du mil pourrait fournir l'essentiel de cet effort (BIDINGER *et al.*, 1982; RYAN and VAN OPPEN, 1984; KUMAR, 1989; MILLEVILLE, 1989). Pour donner un ordre d'idée, une croissance de la production de 4% par an permettrait de retrouver en 20 ans la valeur 100 de l'index de production par habitant de 1960. Cela correspond en absence d'une extension des surfaces cultivées à une progression des rendements moyens du mil au Sahel de 500 à 750 kg.ha<sup>-1</sup>

A l'intérieur des systèmes de production sahéliens globalement extensifs, coexistent à proximité des habitations des zones de culture plus intensive où la fumure animale est concentrée, souvent en association avec la présence d'arbres comme *Acacia albida* (MILLEVILLE, 1989; JOUVE, 1991; SERPANTIE et MILLEVILLE, 1993). Il apparaît possible de développer progressivement, dans le cadre d'une politique agricole réellement favorable,

l'intensification et la part relative de ces zones des terroirs villageois. Cette amélioration "polarisée" de la culture du mil, adaptée aux différentes régions, s'appuierait sur la fertilisation organique en intégration avec l'élevage, l'association avec d'autres cultures et avec l'arbre, et enfin sur les techniques culturales de récupération et d'économie de l'eau. Pour donner un ordre de grandeur, avec des amendements organiques et un minimum de fertilisation minérale (45 unités d'azote et 22.5 unités de phosphore) le rendement des variétés à cycle court (80-90 jours) atteint 2000 kg.ha<sup>-1</sup> dans des conditions pluviales favorables (INRAN, 1987).

Mais l'intensification de la culture, en augmentant l'investissement financier initial et les besoins en eau des plantes, accroît les risques liés aux aléas pluviométriques. Ceux-ci sont particulièrement importants en début et fin de cycle (Sivakumar, 1986, 1988, 1991; Eldin, 1993). Si en phase d'installation il existe une alternative de ressemis largement utilisée par les paysans, en phase de remplissage du grain la réponse du végétal est la seule issue, déterminante pour le rendement final. *La connaissance du modèle de réponse d'un peuplement de mil à la sécheresse et en particulier en fin de cycle constitue alors une aide précieuse dans une perspective d'amélioration des techniques culturales et du matériel végétal.*

### **Problématique spécifique, objectif et plan de recherches**

Les résultats des essais de criblage menés sur le mil par l'ICRISAT révèlent que des différences importantes de rendement existent entre cultivars en situation de sécheresse de fin cycle (Bidinger et al., 1987a; Fussel et al., 1991).

Mais la revue bibliographique sur les caractères et mécanismes d'adaptation à la sécheresse du mil, exposée dans *le premier chapitre*, montre que les connaissances acquises sont nombreuses mais généralement focalisées sur un aspect particulier. Elles ne permettent pas d'évaluer l'importance relative des différents facteurs dans l'élaboration du rendement.

Les progrès dans ce domaine passe par une approche intégrée recherchant les réponses au déficit à différents niveaux d'organisation du végétal : schématiquement de la plante entière à la cellule (VIERA da SILVA, 1970; LOUGUET, 1988, ANNEROSE, 1990).

*L'objectif central de ce travail est d'améliorer la connaissance du modèle de réponse d'un peuplement de mil à un déficit hydrique de fin de cycle en hiérarchisant les mécanismes potentiels d'adaptation par rapport à la production finale.*

Les caractères et mécanismes d'adaptation à la sécheresse étudiés concernent selon un niveau d'organisation croissant dans le végétal :

- la sensibilité protoplasmique à la déshydratation;
- le maintien de la turgescence cellulaire par l'ajustement osmotique ou l'accroissement de l'élasticité pariétale;
- l'extraction de l'eau du sol et la régulation des pertes en eau par réduction de la surface foliaire ou régulation stomatique;
- l'allocation relative des assimilats vers les panicules.

L'objectif final de cette approche est de contribuer à l'élaboration d'un modèle simplifié de simulation de la plante entière, outil d'intégration des principales hypothèses. A terme, cela représente un moyen de rendre compte des interactions entre l'état initial du peuplement et les réponses physiologiques en conditions de sécheresse (MCCREE et FERNANDEZ, 1989; MCCREE et al., 1990), interactions qui conduisent à un degré relatif de stabilité du rendement.

La démarche expérimentale est une étude comparée à un traitement témoin du comportement morpho-physiologique de cultivars présumés "résistant" et "sensible" face à un cycle unique de sécheresse d'au moins quinze jours, débutant à la floraison. A partir d'une densité de plantation proche du milieu paysan, deux niveaux de rendements témoins sont créés par deux conditions contrastées de fertilité du sol : faible lors du premier essai en 1990 et améliorée lors du deuxième essai en 1992. Les études sont menées en contre-saison chaude afin de contrôler l'apport d'eau par irrigation et d'effectuer des mesures

physiologiques au champ dans des conditions climatiques stables durant la sécheresse et comparables entre les deux essais.

Les matériels et méthodes communs aux deux essais ainsi que les protocoles spécifiques sont précisés dans *le deuxième chapitre*.

*Le troisième chapitre* expose les résultats expérimentaux en comparant les deux essais. Après avoir précisé l'importance du déficit hydrique du sol et les niveaux de consommation en eau des plantes stressées, le rendement final en grains et ses composantes sont analysés. L'impact du déficit hydrique sur la floraison et la croissance des différents organes, facteurs qui conditionnent l'allocation relative des assimilats vers les épis, est ensuite décrite. Enfin les mécanismes foliaires de tolérance à la déshydratation (sensibilité protoplasmique et relations pression-volume) et de régulation des pertes en eau (surface totale et conductance stomatique) sont envisagés.

Sur la base des résultats précédents et de la bibliographie, un modèle simplifié de réponse de la croissance des épis au déficit hydrique est proposé dans *le quatrième chapitre*. Le modèle est paramétré sur les données de l'essai "rendements témoins élevés" de 1992 et ses simulations sont comparées aux données expérimentales de l'essai de 1990. Enfin une analyse de sensibilité de la stabilité du rendement final est menée pour des conditions initiales types.

# Chapitre 1: ETAT DES CONNAISSANCES

## I. GENERALITES

### 1.1 Botanique et Description du mil pénicillaire

Le nom scientifique de l'espèce mil pénicillaire (ou mil à chandelles, ou mil perlé) a été sujet à de fréquents changements. Actuellement la dénomination retenue est *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. (KUMAR, 1989; KUMAR et ANDREWS, 1992), mais on trouve encore dans la littérature des synonymes comme *Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf and Hubb; ou *Pennisetum americanum* (L.) Leeke.

Le mil pénicillaire est une céréale qui fait partie du groupe des millets. Ce sont des graminées cultivées, domestiquées à des époques très anciennes et caractérisées par les traits communs suivant :

- une morphologie rappelant les graminées sauvages,
- la petitesse de leurs grains,
- une localisation dans les zones les plus arides du monde,
- la relative faiblesse de leur potentiel de production.

Souvent rangés dans la catégorie des céréales mineures, les autres millets les plus connus sont : *Eleusine coracana*, *Digitaria exilis* et *iburua* (fonio du Mali), *Eragrostis tef* (teff d'Ethiopie), *Setaria italica* (millet des oiseaux, plante sacrée de Chine), *Panicum miliaceum* (mil des romains), *Echinochloa frumentacea*. Le mil *Pennisetum* est par sa culture le plus important des millets. Il présente à la fois la plus grande taille, les plus gros grains et la plus forte production (SAPIN, 1985).

Il serait originaire de l'Afrique de l'Ouest où l'on trouve le plus grand nombre de formes cultivées et de formes sauvages ((TOSTAIN et MARCHAIS, 1993). Après ce premier foyer de domestication, la plante aurait été transportée en Afrique Orientale et de là en Inde où un second centre de diversification naquit .

Le mil est diploïde avec  $2n=14$  chromosomes. C'est une graminée annuelle érigée, à tiges pleines de 1m à 5m de hauteur, avec un métabolisme photosynthétique en C4. Son tallage est très important, jusqu'à 40 talles (RAMOND, 1968), et son enracinement est fasciculé. L'inflorescence en position apicale est une panicule contractée ou faux épi (épillets avec un pédicelle), de forme cylindrique et allongée. L'inflorescence est bisexuée (monoïque) et la floraison femelle débute avant la floraison mâle (protogyne). La fécondation croisée est donc dominante (allogamie) et les cultivars de mil sont constitués d'hétérozygotes, créés à chaque génération par la dispersion aléatoire du pollen.

Les variétés de mil sont extrêmement nombreuses et se différencient notamment par la longueur de leurs cycles végétatifs. L'intervalle semis-floraison varie de 40 à 150 jours et l'intervalle floraison-maturité est équivalent pour toutes les variétés: autour de 30 jours selon les conditions du milieu. La floraison est induite par un certain seuil de durée du jour (photopériodisme), le mil est une plante de jour court. Les populations précoces, de cycle inférieur à 100 jours, sont généralement moins sensibles à la photopériode.

## **1.2 Mode traditionnel de Culture**

En Afrique, le mil est essentiellement cultivé dans la zone soudano-sahélienne qui est comprise entre 13° et 16° de latitude Nord. Sa grande variabilité génétique lui permet de croître sous des pluviométries de 200 à 800 mm reçues entre les mois de mai et octobre. Les mils précoces sont généralement cultivés dans les régions septentrionales et les tardifs dans les régions plus humides au sud. La fréquence de culture du mil augmente avec l'aridité vers le nord. En concurrence avec les sorghos au sud, les mils sont prépondérants en dessous de 600 mm, et pratiquement exclusifs à partir de 400 mm. Leur aire de prédilection est celle où il pleut 200 à 600 mm, c'est-à-dire la zone sahéenne (SAPIN, 1985). L'association de culture avec le niébe est souvent pratiquée dans la partie sud de cette zone.

La culture du mil occupe préférentiellement les sols sableux profonds (jusqu'à 95% de sable). Dans ces sols très filtrants à faible capacité de rétention, la période favorable pour le semis après une pluie d'une dizaine de millimètres est réduite. L'agriculteur ne dispose que de 1 ou 2 jours pour réaliser cette opération (MILLEVILLE, 1989).

Le semis est réalisé sans travail du sol, il requiert une très faible quantité de semences (3 à 4 kg/ha) et de travail (8 à 9 h/ha). La technique se déroule en deux temps: creusement des trous de semis à l'aide d'une houe-pioche légère abaissée latéralement tous les deux pas au rythme de la marche (soit 5 à 6000 poquets par hectare), puis semis proprement dit consistant, en position debout, à laisser tomber une pincée de grains dans chaque trou (de 50 à 100), comblé et tassé ensuite à l'aide du pied. A cause des problèmes de mauvaise installation résultant des périodes de sécheresse, aussi bien que des vents de sable et des hautes températures du sol, le paysan effectue d'une manière générale des semis et resemis successifs en début de saison à l'occasion des différents épisodes pluvieux pour atteindre une population optimale. Les poquets sont démarqués (de 4 à 8 plantes par poquet) au moment du sarclage. Le sarclage est effectué avec la "iler", outil à grand rendement manié en position debout et bien adapté au travail superficiel des sols sableux.

La traction animale et l'utilisation des herbicides, des fongicides et de la fertilisation minérale ne sont pas des pratiques courantes.

Indépendamment du problème démographique, ces techniques culturales exclusivement manuelles apparaissent adaptées à la mise en valeur agricole de grands espaces dans un contexte d'aléas climatiques élevés. Les itinéraires techniques extrêmement simples, ne faisant pas appel aux intrants, peu exigeants en travail et artificialisant très peu le milieu, permettent la mise en culture de surfaces étendues, 2 ha environ par actif (MILLEVILLE, 1989).

La production en grains est presque complètement destinée à l'alimentation humaine, tandis que les tiges sont utilisées comme matériau de construction et pour nourrir le bétail en saison sèche (KUMAR, 1989)

### 1.3 Saison des pluies en zone sahélienne

La saison des pluies en zone sahélienne se limite à 3 ou 4 mois centrés sur juillet et août, où les températures moyennes maximales de l'air et son humidité relative atteignent respectivement 35°C et 60%. Les premières averses (fin mai, début juin) sont essentiellement orageuses, sporadiques, souvent fragmentées dans le temps, et correspondent à l'avancée fluctuante vers le nord du front intertropical. Ce dernier atteint sa position la plus septentrionale au mois d'août, dont la pluviométrie est prépondérante et correspond environ à 50% du total de la saison (SIVAKUMAR et MAIDOUKIA, 1990). L'arrêt des précipitations intervient au cours des mois de septembre ou d'octobre lors du retrait du front vers le sud. Le total annuel dépend en grande partie de la latitude. Les isohyètes s'étendent de façon plus ou moins parallèle en s'infléchissant vers l'est (Fig 1).

La pluviométrie annuelle de 200 à 600 mm est affectée d'une forte variabilité interannuelle, de 20 à 40%, augmentant avec les faibles hauteurs pluviométriques vers le nord (SIVAKUMAR et MAIDOUKIA, 1990). Cette variabilité suit des tendances, à l'augmentation (période humide de 1950 à 1968) ou à la diminution (période sèche de 1968 à 1985) sans rythme connu. En comparant les isohyètes moyennes issues des deux périodes, MOREL (1993) met en évidence pour l'Afrique de l'Ouest une descente des isohyètes vers le sud, plus marquée vers l'ouest. SIVAKUMAR et MAIDOUKIA (1990) montrent au Niger un déplacement des isohyètes de 100 à 150 km vers le sud.

La variabilité interannuelle concerne encore plus les caractéristiques de déroulement de l'hivernage : dates de début et d'arrêt des pluies, nombre de jours de pluies, situation et durée des périodes déficitaires, intensité des précipitations. S'y ajoute une forte hétérogénéité spatiale de l'eau disponible dans le sol, liée d'une part à la variabilité de la répartition des pluies dans l'espace, et d'autre part à celle du ruissellement, compte tenu de la diversité des états de surface et du caractère orageux des précipitations (MILLEVILLE, 1989).

#### 1.4 Fréquences de périodes sèches dans le cycle

Il est difficile voire impossible de donner une définition globale satisfaisante de la sécheresse tant elle revêt des aspects et des degrés divers. Elle est considérée ici en terme agronomique dans sa manifestation au sein du cycle cultural à l'échelle de la parcelle. La sécheresse serait alors l'expression d'un déficit hydrique au niveau racinaire qui provoque une baisse plus ou moins importante de la transpiration et de la productivité de la plante. Elle provient d'une interruption prolongée des pluies au cours de la saison de culture et s'accompagne généralement d'une élévation des températures et d'un abaissement de l'humidité relative de l'air. Elle se caractérise par sa position dans le cycle, sa durée et son intensité.

Une sécheresse ainsi définie peut être quantifiée localement à partir des différents termes du bilan hydrique : pluie, évapotranspiration potentielle (ETP), maximale (ETM), réelle (ETR), réserve utile racinaire (RUR) déterminée par la capacité de rétention en eau du sol et la profondeur d'enracinement. Le niveau de sécheresse est généralement caractérisé par le rapport ETR/ETM calculé sur une période donnée (ROBELIN, 1984), ou de façon plus précise par le rapport des transpirations en excluant l'évaporation du sol.

Dans la zone sahélienne proprement dite (pluviométrie < 600 mm), seuls les mils précoces (cycle < 100 j) sont cultivés. Durant leur cycle les plantes sont régulièrement soumises à des déficits hydriques plus ou moins marqués, liés au caractère aléatoire des pluies et à la faible capacité de rétention des sols sableux dunaires (humidité à la capacité de rétention < 10%).

En analysant les séries pluviométriques journalières du début du siècle à nos jours en Afrique de l'Ouest (en moyenne 1920-1988), SIVAKUMAR (1991) a calculé des durées et fréquences de périodes sèches au cours du cycle de culture, en procédant de la façon suivante :

- la date de semis ou d'installation des pluies est prise comme le premier jour après le 1er mai, où la pluie cumulée avec celle des deux jours précédents atteint 20 mm ou plus, sans qu'il ne soit suivi pendant les 30 jours suivants d'une période sèche excédant 7 jours ;

- pour chaque décade après semis, les fréquences des périodes sèches sont calculées pour 3 seuils pluviométriques : 1, 10 et 20 mm, et aux durées : <5j, 5-10, 10-15, 15-20 et >20 jours.

Compte tenu de la réserve en eau du sol, nous avons retenu comme période sèche "significative" dans son impact sur la culture, les périodes sans pluies supérieures ou égales à 10 jours pour un seuil pluviométrique de 10 mm. Comme exemples, nous avons choisi trois localités du Niger réparties selon un gradient pluviométrique dans la zone sahélienne (Fig.1) : Niamey à la limite sud au dessus de l'isohyète 600 mm, Tahoua sur l'isohyète 400 mm et Tanout à la limite nord des cultures sur l'isohyète 250 mm (isohyètes moyennes de 1920 à 1988). L'évolution des fréquences de périodes sèches "significatives" pour ces trois localités montre trois tendances (Fig. 2) :

- en début de cycle , la fréquence est assez élevée avec l'occurrence d'une période sèche environ une année sur trois ( 20 jours après semis), indépendamment de l'aridité de la localité ;
- en milieu de cycle (phase de montaison), la fréquence décroît pour les trois localités avec l'occurrence d'une période sèche environ une année sur cinq (40 jours après semis) ;
- en fin de cycle (phase de remplissage du grain) la fréquence augmente nettement, avec une précocité dans le cycle fonction de l'aridité de la localité. Dans la zone la plus cultivée, entre les isohyètes 600 et 400 mm, la fréquence de périodes sèches "significatives" est d'environ une année sur quatre (70 jours après semis). A Tanout, limite nord des cultures, les fréquences de périodes sèches obtenues sont extrêmement élevées, deux années sur trois 70 jours après semis.

A l'intérieur des périodes sèches de durée supérieure à 10 jours au seuil pluviométrique de 10 mm, le pourcentage de périodes excédant 20 jours dans le total est différent entre les trois phases de développement : 30% en début de cycle (20 jas), 25% en milieu de cycle (40 jas) et 50% en fin de cycle (70 jas), en prenant des valeurs moyennes entre Niamey et Tahoua.

Quantitativement, les besoins en eau des plantes évoluent avec le développement de la surface foliaire verte. Ils sont faibles en début de cycle, maxima entre le début de la floraison et la sénescence foliaire précédant la maturité. Cette période de besoins maxima est d'autant plus importante qu'elle comprend la floraison, stade physiologique très sensible au déficit hydrique, et le remplissage des épis, conditionnant tous deux rendement final en grains.

Ainsi l'explication globale du rendement des céréales en conditions de sécheresses fréquentes distingue classiquement dans la quantité totale d'eau consommée dans le cycle, la quantité spécifiquement utilisée durant la période critique floraison-remplissage des grains (PASSIOURA, 1977; ROBELIN, 1984; FOREST et REYNIERS, 1986).

Sans préjuger de la quantité d'eau disponible dans le sol, l'utilisation par les paysans de cultivars précoces, ayant un intervalle semis-floraison inférieur à 70 jours, limite déjà l'occurrence de périodes sèches sévères en pleine floraison. Niamey se trouve au nord d'une zone de transition vers un climat plus soudanien, où des mils tardifs sont cultivés, comme les Maïwa par exemple, avec un intervalle semis-floraison de 90 à 100 jours.

Mais la description précédente se fonde sur la moyenne depuis le début du siècle, et durant la dernière décennies la descente des isohyètes moyennes vers le sud a vraisemblablement correspondu à une distribution des fréquences de périodes sèches plus proche de l'exemple de Tahoua pour la zone sahélienne durant les deux dernières décennies. La fréquence des périodes de sécheresse se serait accrue en phase de remplissage des épis, à la fois parce que la saison des pluies se terminait plus précocement et parce que la quantité d'eau stockée dans le sol à la fin des pluies diminuait en relation avec la pluviométrie du mois d'août (SIVAKUMAR, 1989). Cette situation agroclimatique aurait contribué à la stagnation des rendements du mil depuis 30 ans (FUSSEL et al., 1991).

En conclusion, cette brève analyse permet de poser l'hypothèse que les populations de mil utilisées depuis des décennies dans la zone sahélienne sont adaptées dans le cadre de leur mode de culture à des périodes de déficit hydrique fréquentes au cours du cycle et plus particulièrement en début et en fin de cycle. *Si en phase d'installation, il existe une*

*alternative de resemis, en phase de remplissage du grain la réponse du végétal est la seule issue, déterminante dans l'élaboration du rendement final.*

## II CARACTERES ET MECANISMES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE

Les études systématiques sur le comportement du mil ont débuté tardivement dans les années 70 à l'initiative de différents instituts (ICRISAT, IRAT, ISRA, ORSTOM) en Inde et au Sahel. Mais à cette époque elles considéraient peu le facteur déficit hydrique et visaient plutôt à améliorer son potentiel de production selon les modèles céréaliers d'agriculture intensive (tallage réduit, paille courte, voir BILQUEZ, 1975). Dans les années 80, de nombreux travaux ont débuté sur le comportement du mil face aux différents facteurs du milieu.

BIDINGER *et al.* (1982) puis HUDA *et al.* (1984) signalaient le manque de connaissances concernant la physiologie, la croissance et le développement du mil. SIBAND (1983) soulignait la nécessité d'une approche agronomique originale, développant une appréhension d'ensemble du fonctionnement de la plante et non de mécanismes isolés. L'objectif de cette revue bibliographique est de préciser et de structurer les informations disponibles sur les caractères et mécanismes d'adaptation du mil aux conditions sahéniennes de sécheresse et en particulier en phase de remplissage des grains. Mais avant ce développement, il nous faut définir la notion d'adaptation à la sécheresse dans les limites de notre étude.

### 2.1 Définition de l'adaptation à la sécheresse

KRAMER (1980) définit le terme général d'adaptation comme une modification dans les structures ou les fonctions de la plante qui accroît sa probabilité de survie et de production dans un environnement particulier. TURNER (1979), définit l'adaptation à la sécheresse comme " la capacité de la plante à croître et donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des déficits hydriques périodiques".

La définition de l'adaptation à la sécheresse reste relative, elle représente dans le cadre de notre étude, la capacité de la plante à limiter la diminution de son rendement en condition de déficit hydrique. Expérimentalement à l'échelle de la parcelle, le degré

d'adaptation d'un phénotype peut être alors quantifié par rapport à son rendement témoin sans déficit hydrique (ROBELIN, 1984):

- selon l'indice de sensibilité:  $(Rdt_i - Rdt_s) / Rdt_i \times 100$  ;
- ou l'indice de stabilité :  $Rdt_s / Rdt_i \times 100$  ;

avec  $Rdt_i$  le rendement témoin (irrigué) et  $Rdt_s$  le rendement sous déficit hydrique (stressé ou sec).

La comparaison de tels indices doit tenir compte de la valeur absolue du rendement témoin, des caractéristiques du déficit hydrique et des conditions pédoclimatiques générales de culture.

En situation de sécheresse, les réactions des plantes tendent à établir un équilibre entre le maintien de l'assimilation carbonée, qui conditionne la stabilité relative du rendement, et la survie des tissus face au risque de déshydratation. Pour faciliter leur appréhension, *les mécanismes de survie* peuvent être regroupés selon trois grands types de réponse (TURNER 1979; LEVITT 1980; TURNER 1986a):

**- L'esquive (drought escape)**

Elle représente la capacité de la plante à esquiver complètement le risque de déshydratation de ses tissus en limitant le développement d'un déficit hydrique du sol important. Cela est rendu possible par un développement phénologique rapide ou par la plasticité du développement végétatif.

**- L'évitement (drought avoidance ou postponement)**

Cette réponse, en présence d'un déficit hydrique du sol important, se fonde sur le maintien d'un niveau élevé d'hydratation des tissus de la plante, essentiellement par une réduction des pertes en eau (transpiration) ou un accroissement des ressources en eau (extraction racinaire).

### **- La tolérance (drought tolerance)**

Ce type de réponse s'appuie sur la capacité des plantes à supporter un faible niveau d'hydratation des tissus. Elle regroupe les mécanismes qui permettent à la plante de maintenir l'intégrité de ses fonctions métaboliques malgré la déshydratation, comme le maintien de la turgescence ou la tolérance protoplasmique. Le maintien de la turgescence est en fait un mécanisme intermédiaire entre l'évitement et la tolérance et à ce titre parfois classé dans l'évitement (LEVITT 1980, TURNER 1986b).

## **2.2 Revue bibliographique**

La revue des résultats disponibles sur le mil reprend les différents traits décrits de façon générale par LUDLOW et MUCHOW (1988) en distinguant les aspects relatifs au calage du cycle végétatif, à la production et la distribution des assimilats, et à l'extraction et l'utilisation de l'eau.

### **2.2.1. Calage du cycle végétatif sur la saison des pluies**

Cette propriété, évoquée aux paragraphes 1.2 et 1.4, est essentielle pour l'optimisation de l'utilisation des ressources en eau et pour limiter l'occurrence de périodes de sécheresse en pleine floraison, stade critique du cycle. DANCETTE (1983), en étudiant des variétés de 75,90,105 et 120 jours au Sénégal, a montré que les besoins en eau (ETM) et la production de matière sèche étaient globalement proportionnels à la durée du cycle végétatif. Dans des conditions de bonne fertilité du sol, les besoins en eau étaient en moyenne de 4.5 à 5 mm par jour en hivernage, l'efficacité en matière sèche aérienne variait autour de 2.6 g/kg d'eau. Dans la zone sahélienne proprement dite (précipitations inférieures à 600 mm), les prospections réalisées par l'IBPGR et l'ORSTOM (CLEMENT, 1985) ont montré que la majorité des mils cultivés sont de type précoce, avec un cycle semis-récolte de 80 à 90 jours. Leur cycle de végétation paraît correctement calé sur la durée moyenne de la saison

des pluies (au Niger par exemple, cette durée va de 99 jours au sud-ouest à 67 jours au sud-est du pays, données et définitions de SIVAKUMAR, 1988).

Les périodes de sécheresse accrues des deux dernières décennies (1968 - 1985) ont entraîné dans les zones plus soudaniennes, un recul des mils tardifs (comme les Sanio au Sénégal ou les Maiwa au Niger) au profit de mils précoces (CLEMENT, 1985).

BIDINGER et al. (1987) en Inde, puis FUSSEL et al. (1991) au Niger, ont montré qu'au sein même de variétés à cycle de 80-90 jours, face à un stress hydrique terminal la précocité de floraison était positivement corrélée avec le rendement final et expliquait de 20 à 50% de sa variabilité entre génotypes. BIDINGER et al. (1987) ont développé une méthode statistique visant à classer un grand nombre de génotypes selon leur "réponse physiologique globale" à une sécheresse de milieu ou de fin de cycle en excluant l'effet de la date de floraison. Elle se fonde sur des régressions multiples entre le rendement sous stress et les facteurs dits "constitutifs": la date à 50% de floraison et le rendement potentiel témoin. L'indice de réponse globale (Drought Response Index) représente alors le terme résiduel non expliqué par les facteurs constitutifs.

La sélection sur la précocité de floraison trouve ses limites car elle s'accompagne d'une baisse du potentiel de production dans les années favorables. Au Niger certains paysans effectuent des semis en mélange de mils tardifs et précoces afin de maximiser leur chance de valorisation d'une saison des pluies aléatoire (SEDES, 1987).

### **2.2.2. Production et distribution des assimilats**

#### *Plasticité du développement végétatif*

L'appareil végétatif du mil se caractérise par une importante production de talles, pouvant représenter jusqu'à 70% de la biomasse aérienne de la plante (AZAM-ALI *et al.*, 1984). Cette "banque" de matière sèche et d'éléments nutritifs, disponible durant presque tout le cycle de végétation, peut servir de tampon face aux fluctuations du milieu (SIBAND, 1983; JANSSENS *et al.*, 1990). La précocité du tallage, qui conditionne en partie le nombre de talles émises ultérieurement, semble sous contrôle génétique (PEARSON, 1975). Le

développement asynchrone de ces talles (LAMBERT, 1983) et les possibilités d'étalement de leur floraison (SIBAND, 1981; MAHALAKSHMI *et al.*, 1987) assurent le maintien d'un potentiel de croissance dans le cas où les brins-mâtres et les premières talles seraient affectés par un épisode sec en cours de saison. Cette flexibilité limite donc, à l'échelle de la plante entière, les risques liés au caractère déterminé du développement de chaque tige (JORDAN, 1983). MAHALAKSHMI et BIDINGER (1986) et BIDINGER *et al.* (1987) démontrent ainsi que la perte de poids de grains sur le brin-mâtre occasionnée par un déficit hydrique précoce peut être partiellement, voire entièrement, compensée par l'accroissement de la production des talles. Cet accroissement résulte de la multiplication du nombre de talles fertiles et, secondairement, de l'augmentation du nombre de grains par épi. Les mécanismes en jeu ne sont pas totalement élucidés : l'accumulation d'acide abscissique au niveau du brin-mâtre provoquerait une perte de dominance apicale suivie d'une multiplication des talles, tandis que l'atténuation de la compétition entre talles et brin-mâtre favoriserait un plus grand nombre de grains par épi sur les talles. Ce phénomène de compensation, mis en évidence au champ, n'a pas été observé dans l'essai de culture en pots mené par CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989). Dans ce cas, il est possible que les racines, dont le développement était restreint par la culture en pot, ne pouvaient alimenter la reprise de croissance des talles.

Le tallage détermine aussi largement la surface foliaire et la consommation en eau de la plante. En situation de déficit hydrique progressif (développement sur un sol à la capacité au champ sur deux mètres), AZAM-ALI *et al.* (1984) observent que le nombre et la survie des talles varient en sens inverse de la densité de plantation (2.9, 5.8 et 11.5 plantes par m<sup>2</sup>) pour aboutir à des surfaces foliaires vertes maximales proches (LAI entre 1.2 et 1.4) et un rapport final épis/biomasse aérienne équivalent (50%). Ce résultat suggère un ajustement à la disponibilité en eau et en lumière de la plante. En relation avec une dynamique de la surface foliaire plus progressive (économisant l'eau du sol en début de cycle), la biomasse finale est inversement proportionnelle à la densité de plantation, assurant ainsi le meilleur

rendement final à la plus faible densité initiale (de l'ordre de 750 kg contre 250 kg à la densité initiale la plus élevée, estimation personnelle à partir du poids d'épis).

Les travaux de l'ICRISAT en Inde et au Niger montrent en conditions de culture intensive (densité de plantation entre 13 et 10 plantes par m<sup>2</sup>) en contre-saison chaude que le rendement en grains est sévèrement réduit par un stress terminal tandis qu'il est peu affecté par un déficit de milieu de cycle du fait du phénomène de compensation par les talles tardifs (BIDINGER *et al.*, 1987a; FUSSEL *et al.*, 1991). La composante essentielle du niveau de rendement est dans tous les cas le nombre de grains par unité de surface. Les contributions relatives du nombre d'épis et du nombre de grains par épi sont variables suivant les essais. En conditions de stress terminal le poids unitaire de grain est aussi significativement corrélé au rendement final mais à un degré moindre que le nombre de grains. BIELER (1992) a dans le cadre de ce même programme, analysé la décroissance du rendement de l'épi. La réduction du nombre de grains provient d'un avortement "sélectif" des ovules fécondés tardivement. La diminution de la masse unitaire des grains est liée à une réduction de la durée de remplissage (ex: de 17 jours à 15 jours), la vitesse de remplissage restant identique à celle des témoins.

DIOUF (1990) a analysé en hivernage au Sénégal l'élaboration du rendement d'une variété de mil précoce en créant des conditions contrastées de développement avant la floraison (densité, alimentation hydrique, nutrition azotée). Il observe aussi que le rendement est plus corrélé au nombre de grains par unité de surface qu'au poids d'un grain. De plus, 75 à 90% de la variabilité du nombre de grains sont déterminés par le nombre d'épis pour des conditions données de fécondation et d'alimentation hydrique au voisinage de la floraison. Le nombre d'épis est lui même relié à la structure du peuplement à la floraison (nombre de talles épiées), largement déterminée par les conditions initiales de nutrition minérale et hydrique. En milieu paysan, cet auteur constate que le phosphore (élément à faible distance de diffusion dans le sol) joue un rôle déterminant sur l'élaboration du rendement.

### *Remobilisation des assimilats vers le grain*

En absence de déficit hydrique et dans le cadre d'expériences en serre, SQUIRE (1989) observe qu'environ 40% de la matière sèche totale synthétisée durant la phase de remplissage des grains se retrouvent alloués aux épis, ce pourcentage étant relativement indépendant de la température. Une partie importante de la croissance des grains serait donc due à l'activité photosynthétique des feuilles en période post-florale. JACQUINOT (1970), utilisant des marquages au  $^{14}\text{C}$  sur des plantes cultivées en pot, constate effectivement qu'en absence de contrainte hydrique, les substances carbonées produites avant la floraison ne participent pas au remplissage des grains. Il démontre qu'en revanche le taux de migration des assimilats des feuilles vers les grains augmente rapidement à partir de l'anthèse, avec un maximum environ dix jours après ce stade. Près de 70% de la production photosynthétique de cette période sont alors transférés vers les épis. Bien que les migrations les plus importantes se fassent à partir de la feuille supérieure, la contribution des 4 à 5 feuilles sous-jacentes n'est pas négligeable (10 à 25% des assimilats de chacune de ces feuilles), ce qui serait caractéristique d'une céréale peu améliorée. Bien que l'émergence des épis stimule fortement les transferts carbonés à partir des feuilles (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985), ces transferts se produisent même en cas de stérilité des épis, les assimilats restant alors concentrés dans les tiges et les talles, plus nombreuses que chez les individus fertiles (JACQUINOT, 1970). En phase de remplissage des grains, le contenu en substances carbonées des tiges fluctue, alors que dans les feuilles, les concentrations en glucides (solubles ou non) varient peu, voire augmentent (FUSSEL *et al.*, 1980). Par ailleurs, la cinétique de migration des éléments minéraux à partir de l'appareil végétatif est indépendante de celle suivie par leur accumulation dans les épis (SIBAND, 1981, 1983). L'ensemble de ces résultats suggère un lien assez lâche entre le développement des grains et les transferts d'assimilats à partir des feuilles, les tiges jouant le rôle de tampon entre les deux (FUSSEL *et al.*, 1980).

Ce n'est que récemment que l'impact du déficit hydrique sur ces phénomènes a été étudié plus précisément sur le mil. BIELER (1992) a suivi au champ l'évolution de la matière sèche et des glucides non structuraux (glucides simples et glucides de réserve) de 3 variétés de mil en conditions de stress hydrique post-floral. Sur les témoins il note que 60 à 70 % de la matière sèche aérienne produite après la floraison sont alloués aux épis. La teneur en glucides non structuraux des parties végétatives des témoins ne varie pas significativement au cours du remplissage. Ces résultats confirment ceux obtenus par JACQUINOT (1970). En conditions de stress la matière sèche totale stagne voire décroît tandis que les épis poursuivent leur remplissage. La teneur en glucides non structuraux des parties végétatives des brin-mâtres et des talles ne diminue significativement qu'en fin de remplissage, suggérant une remobilisation tardive au profit des épis. La contribution relative de la matière sèche préflorale au poids d'épis final est estimée de 15 à 50% suivant le génotype. Il faut noter que la plus faible remobilisation caractérisait le génotype le plus performant en terme de rendement final en grain.

D'une façon générale, il est admis que la contrainte hydrique réduit les capacités de synthèse des feuilles, ainsi que les transferts d'assimilats (ce ralentissement des transferts résulterait d'ailleurs plus de la réduction de l'activité des feuilles que d'un effet direct sur le système de translocation (JONES, 1983)). Un déficit hydrique durant la phase de remplissage des grains pourrait donc affecter directement la production finale. Or, même dans le cas où la sécheresse provoque un arrêt de la croissance de la plante entière, le développement des épis se poursuit, corrélativement à une diminution du poids de matière sèche des tiges (GREGORY, 1982; SQUIRE *et al.*, 1984; AZAM-ALI *et al.*, 1984). Comparant les productivités du mil, du sorgho et du maïs soumis à différents types de déficits hydriques, MUCHOW (1989) constate que le rendement du mil présente la plus forte stabilité mais à un niveau de rendement généralement plus faible. Le remplissage de ses épis s'accompagne dans les conditions de déficit hydrique les plus sévères, d'une stagnation de la biomasse totale entre la floraison et la maturité, suggérant à nouveau une mobilisation de matière sèche

préflorale. SIBAND (1981) avait déjà émis l'hypothèse d'une redistribution de composants minéraux et glucidiques par régression de talles au profit des talles fructifères.

Chez le blé, GALLAGHER *et al.* (1976), BIDINGER *et al.* (1977), PHELOUNG et SIDDIQUE (1991) observent une remobilisation même sur les témoins et en cas de déficit hydrique prolongé, cette contribution relative des assimilats de la période pré-florale au remplissage des grains augmente sensiblement (50%). Cette remobilisation des assimilats améliore la stabilité du rendement en suppléant à la baisse de l'activité photosynthétique des feuilles due à un déficit hydrique de fin de cycle (PHELOUNG et SIDDIQUE, 1991). Augmentant l'indice de récolte sans modifier la consommation totale en eau, elle améliore aussi l'efficacité de l'eau en terme de production de grains.

Dans l'ensemble pour les céréales, la contribution relative de la matière sèche préflorale au poids de grains à la récolte apparaît très variable entre espèces et surtout entre conditions d'expériences et méthodes de calcul. Les valeurs citées varient entre 0 et 50%, elles peuvent atteindre en moyenne 40% chez le riz, 20% chez le blé, 12% chez le sorgho (références citées en particulier EVANS et WARDLAW, 1976).

La variabilité génotypique de cette réponse à la sécheresse est également démontrée, notamment chez le blé (BLUM *et al.*, 1983; PHELOUNG et SIDDIQUE, 1991), ce qui permet d'envisager un certain potentiel d'amélioration variétale. Chez le mil, elle reste encore mal connue, bien que les travaux de SIBAND (1981, 1983) indiquent de grandes différences intervariétales concernant la dynamique de régression des talles (la chute du nombre de talles après l'épiaison variant de 0 à 50% selon les lignées). Bien que l'intérêt potentiel d'un tel processus soit évident, son importance réelle reste à démontrer dans le cas du mil.

#### *Maintien de la surface foliaire verte*

Le maintien de la surface foliaire verte favorise la stabilisation de la production en permettant une reprise rapide et complète de l'activité photosynthétique dès le retour à des conditions hydriques normales. Il s'agit donc d'une réponse adaptée à une contrainte hydrique intermittente. Dans le cas d'un déficit hydrique prolongé, au contraire, une

surface foliaire trop importante contribue à épuiser les réserves en eau du sol et menace la survie de la plante.

Pour LUDLOW et MUCHOW (1988), le maintien de la surface foliaire est conditionné par le seuil d'état hydrique létal, le métabolisme azoté et l'intensité de la fonction puits des épis en développement. Chez le mil, ayant constaté un lien direct entre les premiers stades de croissance de la panicule et l'activité stomatique de la feuille sous-jacente, HENSON et MAHALAKSHMI (1985) suggèrent que cette activité est soutenue par un renforcement de la fonction puits des épis. D'une part, le développement des épis stimulerait la photosynthèse tendant ainsi à diminuer la concentration en CO<sub>2</sub> intercellulaire, d'autre part, il favoriserait l'exportation d'acide abscissique hors de la feuille, deux processus connus pour augmenter la conductance stomatique. Quant au métabolisme azoté, BISWAS et MANDAL (1987) considèrent qu'en phase de remplissage des grains la demande limitée de ces derniers en azote permet de préserver également l'intégrité fonctionnelle des feuilles et diffère ainsi la sénescence de la plante.

Ces résultats attestent l'existence chez le mil des mécanismes mentionnés par LUDLOW et MUCHOW (1988). Ils ont cependant été obtenus en absence de tout déficit hydrique et l'impact de courtes périodes de sécheresse sur le maintien et le fonctionnement du système foliaire du mil reste à préciser. GREGORY (1982) observe en contre-saison froide sur une culture avec une densité de plantation élevée (27 plantes par mètre carré) qu'un dessèchement du sol depuis l'installation provoque en fin de montaison un arrêt de croissance de la surface foliaire et sa réduction rapide.

### **2.2.3. Extraction et utilisation de l'eau**

#### *Vigueur précoce*

Un développement rapide de la culture peut avoir des effets opposés selon la distribution des pluies au cours du cycle. Couvrant rapidement le sol, une culture vigoureuse va limiter les pertes en eau par évaporation du sol au bénéfice de la transpiration, et intercepter rapidement le maximum de lumière. WALLACE (1991) estime

qu'entre 30 et 50% de la pluviométrie annuelle sont évaporés directement par le sol en saison de culture du mil. Par ailleurs, la baisse de capacité photosynthétique des feuilles avec l'âge et le rôle crucial de la biomasse accumulée à la floraison pour la détermination du potentiel de production expliquent l'importance d'un établissement rapide et vigoureux de la culture.

Mais une surface foliaire très développée va également accélérer la consommation des ressources en eau du sol et, en cas de sécheresse tardive, la plante risque de connaître un déficit hydrique sévère avant la maturation complète des grains. Sa survie et le maintien du rendement dépendront alors de la croissance des racines durant la phase d'installation de la culture. Dans cette situation de contrainte terminale, une vigueur précoce peut rester un atout si la forte croissance initiale a servi à une exploration profonde du sol et à la constitution de réserves carbonées remobilisables vers les grains en période de déficit.

Comparant la croissance pondérale de plantules de mil, de sorgho et de maïs, SIBAND (1981) observe que la germination du mil est très rapide (24 à 48h après l'humectation), mais sa vitesse de croissance initiale reste inférieure à celle des deux autres espèces. La taille des grains jouerait ici un rôle limitant : des grains petits comme ceux du mil facilitent par leur surface spécifique l'absorption de l'eau, donc la germination, mais leurs réserves limitées laissent rapidement la plante tributaire de ses propres capacités d'assimilation (la dépendance vis-à-vis de la photosynthèse est presque totale à partir du 6ème jour). En tenant compte de la dimension initiale de l'embryon, la vitesse de croissance relative du mil est considérable (SIBAND, 1981). La qualité des grains, qui dépend des conditions de milieu durant leur formation et leur stockage, affecte la variabilité génétique pouvant exister dans la vitesse d'émergence et la survie des plantules soumises à la sécheresse (STOMPH, 1990). Ces différences variétales concernent essentiellement la vitesse d'apparition des premières feuilles. La croissance aérienne des plantules de mil est exponentielle, permettant une augmentation rapide de leur capacité d'interception de la lumière. Quant à la croissance racinaire, elle reste linéaire dans les 4 à 6 premiers jours après l'émergence, tournée essentiellement vers l'élongation verticale de la racine séminale. Par la suite, ce caractère accélère la colonisation en

profondeur du sol pendant la phase de croissance racinaire exponentielle qui correspond à l'apparition des racines nodales (SIBAND, 1981). L'émission autant que la croissance des racines nodales sont très étroitement corrélées à celles des feuilles (GREGORY, 1986; STOMPH, 1990). La relation forte trouvée entre le développement des racines et la température des méristèmes aériens suggère un effet indirect par l'apport d'assimilats ou d'hormones aux racines (GREGORY, 1983).

### *Profondeur et densité d'enracinement*

Dans les sols filtrants qui forment le substrat habituel du mil, la disponibilité en eau de la plante dépend étroitement des possibilités d'extension de son système racinaire. Un enracinement important et vigoureux favorise la croissance aérienne en augmentant la quantité globale d'eau absorbée, limite les conséquences d'un déficit pluviométrique lors de certaines phases critiques du cycle, et contribue donc à maintenir le rendement.

La vitesse de progression du front racinaire et le degré de colonisation du sol sont les caractéristiques majeures définissant l'enracinement d'une plante. Selon CHOPART (1980, 1983), ces caractéristiques se rapprochent chez le mil d'un certain optimum pour un sol sableux, particulièrement en fin de cycle. En effet, l'avance rapide du front racinaire ( $2 \text{ cm j}^{-1}$  sur les 15 premiers jours,  $3.5 \text{ cm j}^{-1}$  jusqu'à la montaison pour une densité de 3 plantes  $\text{m}^{-2}$ ) permet à la plante de dépasser au plus tôt les horizons superficiels soumis directement à l'évaporation et détermine une profondeur d'enracinement - donc une réserve hydrique potentielle - importante à la floraison, estimée entre 150 et 180 cm. Les essais comparant plusieurs densités de plantation indiquent que la compétition interindividuelle peut accroître encore sensiblement cette vitesse : AZAM-ALI *et al.* (1984) mesurent jusqu'à  $7.1 \text{ cm j}^{-1}$  en phase de montaison pour une densité de 11.5 plantes  $\text{m}^{-2}$ . La profondeur d'enracinement atteint alors 140 cm 30 jours après semis (soit en moyenne  $4.7 \text{ cm j}^{-1}$ ) avec une masse de  $30 \text{ g.m}^{-2}$ , la maturité étant atteinte à 75 jas.

Par ailleurs, CHOPART (1983) démontre que la colonisation du sol (évaluée par la distance moyenne entre les racines) progresse jusqu'en fin de cycle, aboutissant à une

occupation dense de l'ensemble du profil, aussi bien en surface (horizons relativement plus riches en éléments minéraux) qu'en profondeur (horizons plus humides). Comparant le mil, le sorgho, le riz pluvial et l'arachide, cet auteur observe que le mil a le système racinaire le plus profond et le mieux développé en profondeur. Inversement le sorgho et le riz pluvial coloniseraient mieux les horizons de surface.

Cependant la profondeur et la densité racinaires ne suffisent pas à caractériser l'extraction de l'eau du sol par la plante. Ainsi GREGORY (1982) et PAYNE *et al.* (1990) observent qu'en fin de cycle et même en situation de sécheresse, une quantité importante d'eau peut rester non utilisée dans la partie inférieure de la zone racinaire. Pour GREGORY (1982), cela s'explique par une densité racinaire insuffisante en profondeur en dessous de 60 cm, conséquence de l'arrêt probable de croissance des racines dès la floraison. CHOPART (1980, 1983) observe un ralentissement et non un arrêt complet de cette croissance après l'épiaison. A ce stade, la densité racinaire entre 40 et 100 cm de profondeur décroît d'environ 0.4 à 0.1 cm par  $\text{cm}^3$  de sol (CHOPART, 1980; GREGORY, 1982; BIELER, 1992). PASSIOURA (1983), utilisant un modèle théorique non spécifique au mil, estime qu'une densité racinaire effective de 0.1 cm  $\text{cm}^{-3}$  suffit à extraire en 10 jours la majorité de l'eau disponible du sol (limite inférieure à -1.5 MPa). Mais cette estimation suppose une densité racinaire parfaitement uniforme et une absorption de l'eau équivalente sur toutes les portions du système racinaire. Dans la réalité, une densité racinaire moyenne cache une hétérogénéité spatiale pouvant diminuer l'extraction potentielle de chaque racine (BRUCKLER *et al.*, 1991). Par ailleurs, l'absorption de l'eau peut se trouver d'une part localisée sur une portion très réduite des racines, d'autre part ralentie par la résistance hydraulique interne de la plante. Pour des plantules de blé étudiées en laboratoire sous un potentiel hydrique du sol à -0.5 MPa, PASSIOURA (1980) constate qu'un tiers seulement du système racinaire sert à l'absorption d'eau. McCULLY et CANNY (1988), et WENZEL *et al.* (1989) montrent, sur plusieurs variétés de maïs et de sorghos cultivées au champ, que plus de la moitié de la longueur totale des racines comportent des vaisseaux de xylème indifférenciés dont la conductance à l'eau est très faible. Extérieurement, ces zones immatures se caractérisent par

la présence d'une gangue de sol sur la partie distale des racines, phénomène observé chez de nombreuses autres espèces, y compris le mil. Contrairement à ce qui est généralement admis, les transferts hydriques se feraient donc principalement au niveau des parties âgées du système racinaire, axes principaux ou ramifications, où la conductivité hydraulique du xylème serait d'un ordre de grandeur plus élevée que dans les racines jeunes qu'ils portent (McCULLY et CANNY, 1988).

De la même façon, il y a peu de connaissance de l'impact d'une sécheresse sur l'activité racinaire en plein champ. Au niveau anatomique, le mil présenterait certaines particularités comme un exoderme bien développé et des cellules sclérenchymateuses encerclant le faisceau vasculaire, qui limiteraient la perte de contact avec les agrégats du sol en phase de dessèchement (RATNASWAMI (1960) in PEARSON, 1985).

Enfin le coût énergétique associé au développement du système racinaire face à un dessèchement du sol en fin de cycle peut être excessif, car il entre directement en concurrence avec la croissance et le remplissage des épis (PASSIOURA, 1983).

#### *Résistance hydraulique axiale*

Cette caractéristique est déterminée par la résistance hydraulique des vaisseaux conducteurs des racines et des parties aériennes. Elle traduit la capacité globale de la plante à transférer l'eau depuis l'interface sol/racines jusqu'à l'interface feuilles/atmosphère.

Une conductivité hydraulique réduite limite la consommation en eau en début de saison, augmentant ainsi les réserves disponibles en fin de cycle. Ce caractère peut contribuer à stabiliser le rendement et même à augmenter l'indice de récolte en évitant, ou retardant, le développement d'un déficit hydrique en phase de remplissage des grains (PASSIOURA, 1977).

La conductivité hydraulique du xylème est fonction du diamètre et du nombre des vaisseaux. L'étroitesse et le nombre réduit des vaisseaux dans le xylème, comme chez les monocotylédones, favorisent l'économie de l'eau par la plante. Pour les racines de blé, ces caractères anatomiques paraissent déterminés génétiquement et servent déjà de critères de

sélection de cultivars résistants à la sécheresse (RICHARDS, 1987). Chez le mil, ils ne semblent pas avoir été étudiés, pas plus que les caractéristiques hydrauliques qu'ils déterminent. Mais le mil comme le sorgho a une seule racine séminale contenant un vaisseau xylémique principal (SIBAND, 1981; PASSIOURA, 1983). L'extraction de l'eau du sol en profondeur étant largement fonction du développement de la racine séminale, la résistance hydraulique élevée au transfert de l'eau prélevée en profondeur assurerait une consommation relativement lente de la réserve en profondeur en cas de dessèchement du sol en surface (PASSIOURA, 1983).

#### *Régulation stomatique et conductance du couvert*

La fermeture, même partielle, des stomates au cours de la journée limite instantanément les pertes en eau par transpiration, évite la déshydratation de la plante et - à plus long terme - préserve la réserve hydrique du sol, contribuant ainsi à stabiliser le rendement. Mais le flux de transpiration étant indissociable du flux d'absorption du CO<sub>2</sub>, une diminution de la conductance des stomates peut directement limiter l'assimilation carbonée (BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI, 1989).

Plutôt qu'une conductance intrinsèquement faible, une forte réactivité des stomates au déficit hydrique peut optimiser l'utilisation de l'eau en terme de production carbonée (LAFFRAY et LOUGUET, 1989). Dans ce cas, la conductance stomatique très forte en conditions non limitantes, peut être modulée dès que survient (puis disparaît) un déficit hydrique. Deux processus, différents selon la nature du déficit, permettent ce type de régulation : la fermeture des stomates résulte soit d'une sensibilité directe à la sécheresse de l'air dans le cas d'une forte demande évaporative (contrainte diurne), soit d'une réponse directe à des médiateurs chimiques (acide abscissique, cytokinines) émis par les racines dans le cas d'un déficit édaphique (contrainte saisonnière). Ces deux mécanismes, opérant à des échelles de temps différentes, sont réversibles et entrent en action avant que le potentiel hydrique foliaire n'ait trop baissé (régulation par anticipation, "feedforward" des anglophones).

En situation d'alimentation hydrique insuffisante, la production par les racines de signaux chimiques intervenant sur l'ouverture stomatique est montrée chez de nombreuses espèces, bien que les mécanismes en soient encore mal élucidés (TURNER 1986, PASSIOURA 1988, SHARP et DAVIES 1989, DAVIES ET ZHANG 1991, TARDIEU et DAVIES, 1993). Concernant le mil, les travaux d'HENSON (1981*a, b*) montrent dans des conditions de déficit hydrique sévère en milieu de cycle, une accumulation d'acide abscissique dans les feuilles supérieures durant leur fermeture stomatique. Ensuite l'émergence de la panicule stimule l'exportation d'acide abscissique de la feuille drapeau, favorisant une remontée durant plusieurs jours de la conductance stomatique malgré un potentiel hydrique inférieur au seuil de turgescence nulle (-1.6 MPa) , la fécondation et l'installation des grains marquant la fin de cet effet (HENSON *et al.* 1983*b*, Henson et MAHALAKSHMI 1985).

L'influence directe du déficit de pression de vapeur saturante de l'air (DPVS) sur le fonctionnement stomatique du mil a été étudié au champ en contre-saison froide par SQUIRE (1979) et en serre par BLACK et SQUIRE (1979). Dans une gamme de valeurs habituellement observée au champ (de 1.5 à 0.2 cm s<sup>-1</sup>), la conductance stomatique s'avère pratiquement insensible à de larges variations du déficit de saturation de l'air (de 1.0 à 3.0 KPa) tandis qu'elle répond toujours à l'éclairement. Par contre une forte sensibilité apparaît pour des conductances particulièrement élevées (entre 2.0 et 3.0 cm<sup>-1</sup>) obtenues sur des plantes bien irriguées en serre dans des conditions de température et d'éclairement optimales et constantes.

Au champ, les différences de conductance du couvert (produit de la conductance stomatique par la surface foliaire) entre témoins et plantes non irriguées en milieu de cycle proviennent en particulier d'une conductance stomatique relativement plus faible des niveaux inférieurs du couvert, suggérant une certaine priorité de la transpiration des feuilles supérieures plus jeunes (BLACK et SQUIRE, 1979). En serre, par des manipulations sur la surface transpirante, ces auteurs précisent que la conductance des feuilles individuelles est fortement influencée par la surface foliaire totale et augmente quand la surface foliaire diminue.

MEINZER et GRANTZ (1990) montrent chez la canne à sucre qu'il y a un équilibre dynamique entre la conductance stomatique et la conductance hydraulique totale de la plante - intégrant la disponibilité de l'eau pour les racines, la résistance axiale et la conductance du couvert - assurant l'homéostasie de l'état hydrique interne des feuilles, pour une large gamme de conditions de développement des plantes.

Sur le mil, AZAM-ALI (1983) observe, en condition de dessèchement du sol depuis l'installation (contre-saison froide à Niamey), que la transpiration journalière est linéairement corrélée avec la surface foliaire verte, quelle que soit la densité de plantation (de 2.9 à 11.5 plantes par m<sup>2</sup>). Il en conclut que les variations de conductance stomatique sont peu importantes dans la détermination de l'évolution de la transpiration en situation de déficit hydrique.

Dans des conditions assez proches (développement de la culture sur la seule réserve en eau du sol depuis l'installation) mais en contre-saison froide avec une densité de plantation unique et plus élevée (27 plantes par m<sup>2</sup>), SQUIRE *et al.* (1984) ont quantifié par rapport à un témoin (irrigué tous les 15 jours) la contribution relative de la surface foliaire et de la conductance stomatique dans la réduction de la transpiration. Ils concluent, en relative contradiction avec Azam-Ali, que la fermeture stomatique est un mécanisme d'économie de l'eau plus important que la réduction de surface foliaire d'un facteur 3 en période végétative et d'un facteur 1.5 après la floraison.

En saison des pluies, WALLACE *et al.* (1990, 1993), au cours de trois campagnes de mesures au Niger (1986-87-88), notent malgré une certaine fluctuation de l'humidité du sol et surtout des variations de la surface foliaire, que la conductance stomatique des feuilles reste dans une gamme élevée et relativement étroite de 10 à 6 mm s<sup>-1</sup>. En milieu de cycle, les conductances sont sensiblement plus élevées à la face inférieure des feuilles et dans le niveau intermédiaire du couvert. Les transpirations maximales journalières sont relativement modestes (4 mm.j<sup>-1</sup>) et n'atteignent pas le potentiel d'évaporation (Penman), ceci en relation avec des indices de surface foliaire généralement inférieurs à 2, la densité de plantation étant de 3 plantes par m<sup>2</sup>. Compte tenu de la faible sensibilité stomatique et de

l'importance de la surface foliaire dans la transpiration, ces auteurs suggèrent que le mil ne tend pas à conserver l'eau du sol. Mais qu'il consomme librement toute la réserve en eau disponible et évite un déficit inéluctable par une réduction rapide de sa surface foliaire via la sénescence ou la mortalité des talles.

### *Efficienc e hydrique*

L'efficienc e hydrique est définie au niveau foliaire comme la quantité de carbone fixée par unité d'eau transpirée ( $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ ). Elle diffère de l'efficienc e hydrique de la culture qui considère la quantité de biomasse aérienne produite par unité d'eau transpirée par la plante (Tefficiency) ou évapotranspirée en incluant l'évaporation du sol (ETefficiency, TANNER et SINCLAIR, 1983).

L'efficienc e de la transpiration résulte d'un équilibre entre l'activité photosynthétique et la transpiration du mil. Les résultats de MCPHERSON et SLAYTER (1973) confirment en laboratoire la capacité photosynthétique particulièrement élevée du mil déjà observée au champ (BEGG 1965). D'une façon générale, son métabolisme de type C4 lui confère une efficienc e hydrique à peu près double de celle des plantes en C3 : la carboxylation en deux étapes des espèces en C4, en concentrant le  $\text{CO}_2$  au niveau des cellules de la gaine, améliore le rendement de la RuBP carboxylase et donc, à conductance stomatique égale, l'assimilation photosynthétique (PEARCY *et al.*, 1987). Les efficienc es estimées varient de 1 à 3 g pour les C3 et de 2 à 5 g  $\text{CO}_2 / \text{kg H}_2\text{O}$  pour les C4 (RIOU, 1993).

Evaluant les différentes résistances au transport du  $\text{CO}_2$  tout en faisant varier les conditions d'éclairement et de maturité des feuilles, MCPHERSON et SLAYTER (1973) concluent que la composante stomatique est le premier facteur régulant la photosynthèse du mil. Ce résultat suggère une certaine stabilité voire une augmentation de l'efficienc e hydrique foliaire lors d'une fermeture stomatique. Mais par ailleurs, McPHERSON et SLATYER (1973) ainsi que FUSSEL *et al.* (1980) ont constaté chez le mil des variations importantes de l'activité photosynthétique sous l'effet de changements de température et du

vieillesse des feuilles. Ces variations, qui ne sont pas indépendantes de celles du fonctionnement stomatique sensible aux mêmes facteurs, compliquent certainement l'étude de l'efficacité de la transpiration à l'échelle foliaire.

BLUM et SULLIVAN (1986) comparant 7 cultivars de mil (plantules en culture hydroponique) constatent que sous l'effet d'une contrainte hydrique l'efficacité de la transpiration est en moyenne multipliée par trois avec une grande variabilité entre génotypes. Cet effet résulte d'une diminution beaucoup plus importante de la transpiration que de la photosynthèse. La résistance au déficit estimée par le degré d'inhibition de la croissance s'avère par contre corrélée au maintien de la transpiration, c'est-à-dire aux efficacités instantanées les plus faibles.

En contradiction apparente, BALA SUBRAMANIAN et MAHESHWARI (1989) décrivent, sur du mil cultivé en pots et soumis à un dessèchement très rapide du sol au stade floraison, une chute importante de l'efficacité mesurée en milieu de journée (-75 à -80% du témoin irrigué, en saison humide et en saison sèche respectivement). Dans de telles conditions, la contrainte hydrique affecterait donc davantage la photosynthèse que la transpiration, et cela indépendamment de la sécheresse de l'air. L'efficacité de la transpiration sur les témoins est par ailleurs double en saison humide par rapport à la saison sèche (8.1 contre 4.0 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O pour des DPVS respectivement de 1.3 et 4.0 KPa ) en relation avec une transpiration multipliée par 2 et une photosynthèse constante.

Une efficacité de l'eau inversement proportionnelle au déficit de saturation est en accord avec l'expression simplifiée de l'efficacité de la transpiration foliaire de BIERHUIZEN et SLATYER (1965):

$$P / T \approx k / (e^* - e)$$

avec P la photosynthèse, T la transpiration, (e\*-e) le déficit de saturation de l'air, et k un coefficient fonction de l'espèce végétale considérée. Ce modèle suppose en particulier que le rapport des résistances totales au transport du CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>O est à peu près constant et que la température foliaire n'est pas significativement différente de celle de l'air. De plus, malgré toutes les autres hypothèses que cela nécessite, cette expression étendue au couvert

s'avère compatible avec les résultats d'un grand nombre d'expérimentations en plein champ (TANNER et SINCLAIR 1983). Les efficiences hydrique de cultures de mil citées dans la littérature varient largement entre 2 et 6 g MS / kg H<sub>2</sub>O, mais SQUIRE (1990) en normalisant la transpiration par le déficit de saturation moyen de jour montre que les valeurs obtenues sont effectivement proches, autour de 9.5 ( $\pm 15\%$ ) g MS.kg<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O.kPa.

### *Ajustement osmotique*

L'ajustement osmotique est une accumulation active de solutés dans les cellules, distincte de l'augmentation de concentration qui résulte de la baisse de teneur en eau. Cette réponse au déficit hydrique permet éventuellement de maintenir la turgescence foliaire à une valeur positive en dépit d'un abaissement du potentiel hydrique du milieu. Ce maintien de la turgescence des tissus entretient l'activité métabolique de la plante (photosynthèse notamment) et, par là, soutient la croissance des racines et retarde la sénescence foliaire. L'ajustement osmotique favorise donc la production de matière sèche en conditions hydriques limitantes en augmentant - ou maintenant - la consommation globale en eau ainsi que l'indice de récolte (LUDLOW et MUCHOW, 1988). A court terme, ce mécanisme renforce la tolérance de la plante à la déshydratation. Mais si le déficit hydrique se prolonge et que le surplus de croissance n'augmente pas significativement le volume de sol colonisé par la plante, il lui fait également courir le risque d'un épuisement prématuré de ses ressources en eau.

L'existence de ce mécanisme chez le mil a été montrée en conditions contrôlées et au champ (13 plantes par m<sup>2</sup>) dans une gamme de 0.1 à 0.5 MPa (HENSON, 1982; HENSON *et al.*, 1982,1983a; LAFFRAY *et al.* (1986); Conover et Sovonick-Dunford, 1989). HENSON *et al.* (1982) constatent que l'intensité de l'ajustement osmotique est reliée linéairement au déficit hydrique du sol (estimé par le potentiel hydrique foliaire de base), qu'elle est plus forte sur les feuilles en cours de croissance que sur celles ayant achevé leur développement, et qu'elle n'est pas accrue par un déficit hydrique antérieur. Ils observent également que l'ajustement osmotique ne persiste pas plus de 24 heures après la réhydratation de la plante.

Enfin, le processus d'ajustement se déroule à l'échelle de la journée avec une intensité comparable à celle observée à l'échelle saisonnière (environ 0.25 MPa). Cet ajustement diurne conduit, à potentiel hydrique foliaire égal, à une turgescence plus forte l'après-midi que le matin. Ceci favoriserait la croissance foliaire en la faisant bénéficier des solutés accumulés en début de journée.

Toutefois, l'ajustement osmotique s'avère systématiquement insuffisant pour prévenir la perte de turgescence des plantes stressées (HENSON *et al.*, 1983a). La turgescence foliaire s'annule une fois que le potentiel hydrique est descendu en dessous de -1.5 MPa (HENSON 1982; HENSON *et al.*, 1982b, 1983a). Dans une expérience en pot sur de jeunes plantes, ces auteurs trouvent que le seuil de fermeture stomatique correspond précisément au potentiel hydrique à turgescence nulle à la fois pour les témoins et les plantes stressées qui ont osmotiquement ajustées. Par contre au champ sur des plantes stressées au stade épiaison, ils observent que l'ouverture stomatique se maintient malgré un potentiel hydrique largement en deçà de la turgescence nulle, et ne peut donc être expliquée en terme d'ajustement osmotique (HENSON *et al.*, 1983a). L'étendue de ce "non couplage" (uncoupling) de la régulation stomatique avec l'état hydrique foliaire global apparaît variable en fonction du stade des plantes, de l'âge des feuilles et des conditions environnementales ( champ, laboratoire,...). Pour expliquer ce phénomène dans le cas des plantes stressées au stade épiaison au champ, HENSON *et al.* (1983a) suggèrent un ajustement osmotique localisé dans les cellules de garde. Dans des expériences ultérieures, ils mettront en évidence le rôle de l'émergence de la panicule dans le maintien et même l'augmentation de l'ouverture stomatique des feuilles sous-jacentes, parallèlement à une diminution de leur teneur en acide abscissique (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985).

BLUM et SULLIVAN (1986) ont examiné en culture hydroponique l'évolution d'une dizaine de caractéristiques du fonctionnement hydrique et de la croissance de plantules de mils et de sorghos issus de régions à pluviométries contrastées (entre 200 et 700 mm). Ils trouvent en moyenne un ajustement osmotique de -0.6 et -0.8 MPa respectivement pour le mil et le sorgho. Ils concluent d'autre part que l'ajustement osmotique fait partie des trois

seuls caractères significativement corrélés avec la décroissance de la pluviométrie annuelle de la région d'origine, les deux autres étant une faible inhibition de la croissance aérienne et une faible sénescence foliaire. Ainsi de toutes les composantes physiologiques, seul l'ajustement osmotique est associé à travers toutes les races à l'aridité d'origine (alors que LAFFRAY *et al.* (1986) n'observent aucun lien significatif). D'autre part son étendue est plus importante chez les races ayant des plantules de petites tailles, qui montrent une sénescence foliaire plus lente et un rapport densité racinaire (longueur)/ surface foliaire plus élevé. Enfin, pour de nombreuses composantes les plantules de sorgho sont apparues plus résistantes à la déshydratation que les plantules de mil (BLUM et SULLIVAN, 1986).

Le rôle et l'importance de l'ajustement osmotique pour le mil restent encore une interrogation. Cependant le degré d'ajustement osmotique du mil semble faible comparé à celui d'autres céréales (0.4 à 0.9 MPa chez le sorgho, jusqu'à 1.5 MPa chez le blé) et on peut douter du rôle quantitatif de ce mécanisme dans la réponse du mil à une sécheresse (HENSON *et al.*, 1982; LAFFRAY *et al.*, 1986).

L'augmentation de l'élasticité des parois cellulaires peut aussi permettre un maintien relatif de la turgescence d'une plante soumise à un déficit hydrique. Mais, les résultats d'HENSON *et al.* (1982), LAFFRAY *et al.* (1986) et de CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989) n'indiquent pas de modification significative du module d'élasticité, dont les valeurs moyennes varient entre 5 et 10 MPa.

#### *Seuil d'état hydrique létal*

Le degré de tolérance des plantes à la déshydratation peut être estimé par le seuil d'état hydrique foliaire pour lequel leurs feuilles meurent (LUDLOW et MUCHOW, 1988). Cette définition reste relative au critère de mortalité choisi et aux conditions de dessèchement. LUDLOW (1989) propose la définition suivante qu'il a utilisé pour caractériser plus de 100 espèces : le seuil d'état hydrique létal est défini comme le potentiel hydrique foliaire ou le contenu relatif en eau de la dernière feuille survivante d'une plante soumise à un dessèchement du sol lent et continu. Les plantes étaient cultivées dans des

cylindres de 1 m de profondeur et 0.25 cm de diamètre contenant 50 kg de sol sec. Les cycles de dessèchement duraient de 3 à 15 semaines. Le mil avec un potentiel hydrique létal estimé à -3 MPa (ou un contenu relatif en eau d'environ 50%) est classé au même titre que le sorgho (-3.5 MPa, 45%) dans les espèces ayant des tissus foliaires sensibles, par opposition par exemple aux graminées C4 fourragères tropicales qui ont des tissus foliaires particulièrement tolérants avec des valeurs seuils de -13 MPa ou de 25% en contenu relatif en eau (LUDLOW et MUCHOW, 1988; LUDLOW, 1989).

BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI (1989) précisent que la photosynthèse nette du mil cesserait aux environs de -2 MPa environ, la turgescence foliaire s'annulant en deçà de -1.5 MPa (HENSON *et al.*, 1982; HENSON *et al.*, 1983a).

Au niveau cellulaire, la tolérance à la déshydratation est reliée au maintien de l'intégrité des membranes et de l'activité enzymatique (VIERA DA SILVA, 1970). DASSA-GIRARD (1987) observe que la résistance protoplasmique (estimée par la fuite d'électrolytes après traitement osmotique) et la stabilité du système enzymatique de différents cultivars de mil sont corrélées positivement avec l'aridité de leur région d'origine, et semblent s'opposer aux caractères d'évitement de la déshydratation (régulation stomatique, maintien d'un contenu relatif en eau élevé).

Ludlow (1989), reprenant la notion écologique de "stratégie" (Grime, 1989) considère que les différents caractères et mécanismes d'adaptation d'une plante à la sécheresse, ne sont pas présents au hasard chez une espèce mais sont liés dans une combinaison qui représente un type de comportement. Le seuil d'état hydrique létal qui caractérise la sensibilité à la déshydratation serait alors une clé conditionnant la "stratégie" de survie de l'espèce, de l'extrême évitement pour les seuils les plus faibles à l'extrême tolérance pour les seuils les plus élevés (Ludlow et Muchow, 1988). Dans ce sens le mil présenterait une "stratégie" d'évitement associée à une grande sensibilité à la déshydratation.

### *Tolérance aux températures élevées*

Le développement d'une sécheresse s'accompagne généralement d'une élévation des températures maximales : la tolérance aux températures élevées constitue un aspect important de l'adaptation des plantes aux conditions de sécheresse sahéliennes.

Un premier type de tolérance s'exprime au moment de la germination des plantules où la température du sol peut excéder 60°C en milieu semi-aride (LUDLOW et MUCHOW, 1988).

Le deuxième type de tolérance concerne plus directement la tolérance des feuilles à une température élevée de l'air ambiant. Le mil semble avoir un optimum de température élevé (35°C) et une tolérance significative au delà de cet optimum (BIDINGER et *al.*, 1982). En laboratoire, la photosynthèse est trouvée maximale pour une gamme de températures assez large de 35 à 40°C, avec une valeur encore supérieure à 75% du maximum pour une température aussi élevée que 45°C (MCPHERSON et SLATYER, 1973). Par mesure de la fuite d'ions sur des disques foliaires préalablement stressés, SULLIVAN et *al.* (1972, in BIDINGER et *al.*, 1982) observent qu'au niveau cellulaire le mil apparaît à la fois plus tolérant au stress thermique et plus sensible au stress hydrique que le sorgho.

### 2.3. Synthèse bibliographique

En résumé, on dispose d'informations nombreuses mais disparates sur différents traits morpho-physiologiques susceptibles de contribuer à l'adaptation du mil à la sécheresse et aux conditions sahéliennes en général. Les études que nous avons décrites étaient généralement focalisées sur un seul aspect du comportement de la plante, indépendamment de l'élaboration du rendement final, et dans des expériences où le déficit hydrique n'était pas toujours le facteur spécifiquement étudié.

Sur ces bases, la synthèse bibliographique proposée ne peut être qu'une esquisse très globale et encore largement hypothétique des adaptations potentielles du mil aux conditions sahéliennes de sécheresse. Mais elle fournit un cadre de référence à notre travail. Cette synthèse reprend et complète les grandes lignes exposées par SIBAND (1983):

(1) L'allogamie et le semis en poquet fournissent une collection de géotypes variés, dont seront choisis au moment du démariage les meilleures combinaisons par rapport à la situation particulière de chaque microsite.

(2) Par sa grande vitesse d'installation, résultant de la réhydratation rapide de ses grains (SIBAND, 1983) et d'une croissance relative élevée liée à son cycle photosynthétique en C4 (MCPHERSON et SLATYER, 1973), le mil exploite rapidement les conditions favorables d'humectation du sol.

(3) Le tallage associé à une faible densité de semis offre une possibilité d'ajustement du nombre de tiges fructifères de la plante aux conditions locales d'humidité et de fertilité du sol. Cette plasticité de développement contrôle l'augmentation de la surface foliaire et évite une consommation excessive de la réserve en eau du sol (AZAM-ALI et al. 1984). L'asynchronisme du développement des talles assure un minimum de production finale et même des possibilités de compensation entre brins en cas de périodes sèches en milieu de cycle et à proximité de la floraison (MAHALAKSHMI et BIDINGER, 1986; BIDINGER et al. 1987).

(4) Un volume d'exploration du sol important dès le 30<sup>ième</sup> jour, quand les besoins en eau commencent à augmenter (montaison), et progressant jusqu'en fin de cycle (150-180

cm de profondeur) compense au moins partiellement la pauvreté et surtout l'irrégularité de distribution du facteur hydrique - ainsi que du facteur minéral - (CHOPART, 1983; AZAM-ALI et al., 1984).

(5) La période de floraison, de grande sensibilité au déficit hydrique (MAHALAKSHMI et BIDINGER, 1986) serait relativement protégée par :

- une réserve hydrique disponible pour les racines, maximale à ce stade situé au coeur de la saison des pluies;
- une transpiration potentielle modeste liée à un indice de surface foliaire dont le maximum est généralement bien inférieur à 2 (WALLACE et al., 1993);
- une certaine priorité à la transpiration des brins épiés au sein du poquet, liée à la stimulation de l'ouverture stomatique des feuilles supérieures lors de l'émergence de l'épi (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985).

(6) En phase de remplissage des grains, la sénescence plus ou moins rapide des talles non fructifères en réduisant la surface foliaire peut permettre une adaptation à la pluviométrie de fin de saison (SIBAND, 1983; AZAM-ALI et al., 1984, WALLACE et al., 1992). La disponibilité en éléments nutritifs dans l'appareil végétatif largement dimensionné du mil servirait de tampon face une réduction de la capacité photosynthétique (FUSSEL et al., 1980; SIBAND, 1983; BIELER, 1992).

(7) L'assimilation carbonée dans les conditions atmosphériques sahéniennes apparaît maximisée par le fonctionnement foliaire du mil :

- La conductance stomatique, qui détermine largement le taux de photosynthèse, est pratiquement insensible à un déficit de saturation de l'air élevé dans les conditions du champ et s'accroît toujours avec l'éclairement (SQUIRE, 1979; BLACK et SQUIRE, 1979; WALLACE et al., 1993).
- La photosynthèse valorise le niveau élevé d'éclairement et les hautes températures de milieu de journée par son système en C4 et un optimum de température particulièrement élevé et large, de 35 à 40°C (MCPHERSON et SLATYER, 1974).

- Au niveau d'un brin, l'ouverture stomatique peut répondre de façon plus ou moins indépendante à différents signaux chimiques ou hydriques (notion de "non couplage" à l'état hydrique foliaire). Lors de l'émergence de l'épi, elle augmente pendant plusieurs jours sur les feuilles supérieures malgré un déficit hydrique important (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985). En absence de déficit hydrique elle augmente sous l'effet d'une réduction de la surface foliaire totale (BLACK et SQUIRE, 1979). En condition de dessèchement du sol, elle peut aussi diminuer avec le potentiel hydrique foliaire jusqu'à une fermeture complète correspondant au seuil de turgescence nulle, estimé autour de -1.5 MPa (HENSON 1982, HENSON et al., 1982b, 1983a).

(8) Enfin, le mil est classé parmi les espèces ayant des tissus sensibles à la déshydratation (LUDLOW et MUCHOW, 1988; LUDLOW, 1989; NUNES de PINHO, 1992). Ce dernier point peut paraître paradoxal mais selon LUDLOW (1989) il est cohérent avec la faiblesse de son ajustement osmotique potentiel (HENSON et al., 1982b, 1983a; LAFFRAY et al., 1986; CONOVER et SOVONICK-DUNFORD, 1989) et surtout avec la "stratégie" d'évitement de la déshydratation que lui autorise sa plasticité de développement.

Cette description met l'accent sur le potentiel d'adaptation de l'ensemble mil-mode traditionnel de culture. La faible densité de plantation (autour de 3 plantes par m<sup>2</sup>) est une caractéristique fondamentale de ce système. Cela constitue une limite importante des rares expérimentations écophysiologiques menées jusqu'à présent sur l'impact d'un déficit hydrique, car elles utilisaient systématiquement des densités de plantation très supérieures (de 10 à 27 plantes par m<sup>2</sup>). La seule exception est l'essai d'AZAM-ALI et al. (1984) qui montre justement les possibilités d'adaptation procurées par une faible densité de plantation plus proche des conditions paysannes.

## Chapitre 2: MATERIELS ET METHODES

L'objet de ce chapitre est d'exposer les conditions pédo-climatiques et les matériels et méthodes utilisées dans les deux essais de contrainte hydrique en phase de remplissage des grains. La présentation distingue les conditions et les méthodes de mesure générales, et les protocoles spécifiques de l'essai avec "rendements témoins faibles" de 1990 et de l'essai avec rendements témoins élevés de 1992.

### I. CONDITIONS GENERALES

#### 1.1. Période climatique

Les expériences sont menées en contre-saison chaude (Février-Mars-Avril-Mai) afin de contrôler complètement l'apport d'eau par irrigation et de réaliser des mesures du fonctionnement foliaire dans des conditions de rayonnement solaire le plus stable possible.

Les conditions climatiques journalières moyennes de la saison sèche (contre-saison) sont comparées à celles de la saison des pluies (hivernage) en considérant un cycle de culture de 90 jours débutant à la 3<sup>ème</sup> décade de février pour la saison sèche et à la 2<sup>ème</sup> décade de juin pour l'hivernage (Fig.3). La série climatique utilisée est celle collectée à la station météorologique du Centre AGRHYMET entre 1982 et 1992, sauf pour l'ETP Penman dont les données proviennent de l'aéroport de Niamey (série 1951-1980). Le déficit maximum de pression de vapeur saturante de l'air (DPVS max) a été calculé par la formule de Henderson-Sellers (1984) à partir de la température maximale journalière et de l'humidité relative relevée à 12h00 (TU).

#### *Précipitations*

En saison des pluies, le cumul des précipitations sur les neuf décades de culture atteint en moyenne 369 mm (CV = 34%, extrêmes de 168 à 579 mm), dont 40% entre le 20 juillet et le 20 août. La saison sèche, en dehors de pluies éparses aux environs de la 2<sup>ème</sup> décade de mars

(3 fois au cours de la décennie 1982-1992) et de pluies d'hivernages précoces sur les deux premières décades de mai, ne reçoit pratiquement aucune précipitation : la moyenne des pluies cumulées sur les neuf décades est de 22 mm (CV = 99%, extrêmes de 0 à 80 mm), dont 77% après le 1<sup>er</sup> mai.

### *Températures*

La saison sèche débute avec des températures minimales journalières sensiblement inférieures à celles de la saison des pluies : l'écart entre les deux périodes est de 7 à 8°C pendant les deux premières décades. A partir de la 3<sup>ème</sup> décade, ce sont des températures maximales élevées qui caractérisent la contre-saison, atteignant de la 5<sup>ème</sup> à la 9<sup>ème</sup> décade une moyenne de 41°C, soit une différence de 7 à 8°C avec la saison des pluies.

### *Humidité relative*

Avec l'établissement des pluies d'hivernage, l'humidité relative en milieu de journée augmente continuellement pendant les quatre premières décades (de 40 à 55%) puis ne varie pratiquement plus jusqu'en fin de cycle. En saison sèche au contraire, l'humidité relative se maintient à un niveau faible et constant jusqu'à la 5<sup>ème</sup> décade ( $\approx 12\%$ ). A ce moment, l'écart avec la saison des pluies est maximal (-40%). L'humidité relative augmente ensuite progressivement jusqu'à 30% en fin de cycle du fait de la remontée du front intertropical vers le nord de la zone sahélienne.

### *Déficit de pression de vapeur saturante de l'air (DPVS)*

Compte tenu des variations de température et d'humidité de l'air, le DPVS maximum journalier passe en hivernage de 4 à 2.5 kPa sur les quatre premières décades, puis demeure proche de cette valeur jusqu'en fin de cycle. En saison sèche au contraire, il augmente sur les cinq premières décades, passant de 5.5 à 7 kPa puis diminue progressivement jusqu'à 5.5 kPa à la 9<sup>ème</sup> décade. Entre la 4<sup>ème</sup> et la 9<sup>ème</sup> décade, le DPVS maximum journalier en contre-saison est 2.5 à 3 fois supérieur à celui de la saison des pluies.

### *ETP-Penman*

En saison des pluies, l'ETP s'abaisse progressivement de 5 à 4 mm/j sur les quatre premières décades, puis se maintient à 4 mm/j environ jusqu'à la fin du cycle. La saison sèche se caractérise par une ETP 1.4 à 2 fois supérieure à celle de la saison des pluies, diminuant progressivement de 8.3 à 6.3 mm/j entre la 1<sup>ère</sup> et la 9<sup>ème</sup> décade. L'ETP cumulée sur les neuf décades atteint 663 mm en saison sèche contre 390 mm en saison des pluies.

### *Rayonnement global*

En saison des pluies, le rayonnement global journalier est en moyenne de 1930 J/cm<sup>2</sup>, avec des minima de 1800 J/cm<sup>2</sup> coïncidant avec les nombreux jours pluvieux de début août (décades 6 et 7). En contre-saison le rayonnement global journalier est en moyenne de 2050 J/cm<sup>2</sup>, significativement supérieur à celui de la saison des pluies à partir de la 4<sup>ème</sup> décade ( $P < 0.10$ ). Il est minimum à la mi-mars (décade 3) du fait des brumes sèches et des tempêtes de sable fréquentes à cette période.

## 1.2. Sol

Le terrain expérimental est situé sur un sol sableux dunaire profond, assez typique des zones de culture du mil. Ce sol de type ferrugineux tropical peu lessivé repose sur une formation alluviale introduisant des hétérogénéités texturales à partir de 150 cm de profondeur.

Le tableau 1 précise les caractéristiques physico-chimiques du sol, moyennes de plusieurs sites de prélèvement où les différentes profondeurs ont été regroupées avant analyse par homogénéité de texture et de couleur.

**Tableau 2. Caractéristiques physico-chimiques du sol.**

Prof. (cm)	Granulométrie					MO (%)	Humidité à pF 4.2 (%vol)	pH	N /1000	Eléments échangeables meq/100g				CEC meq/100g
	A	Lf	Lg	Sf	Sg					Ca	Na	Mg	K	
0-50	1.7	1.0	1.0	23.0	73.3	0.14	1.6	6.0	0.09	0.7	0.02	0.22	0.13	1.3
50-150	4.8	1.1	1.1	26.6	66.4	0.08	2.6	5.9	0.08	1.3	0.02	0.41	0.13	1.9
150-250	6.9	0.9	1.5	28.3	62.5	0.07	3.5	6.1	0.07	1.7	0.03	0.79	0.21	2.6

Le sol est constitué de 90 à 95% de sables, dont 70% de sables grossiers, avec un léger enrichissement en argile en profondeur au détriment des sables grossiers. C'est au niveau de l'intensité de cet enrichissement entre 150-250 cm de profondeur que les sites peuvent différer (de 5 à 13% d'argile). Le sol présente par ailleurs de faibles teneurs en matière organique et éléments minéraux et logiquement, une très faible capacité d'échange cationique. La fertilité de ce sol apparaît particulièrement faible, et illustre la dégradation observée à plus grande échelle de ces champs systématiquement cultivés en mil sans intrants, ni jachère intermédiaire. Le seul enrichissement éventuel peut provenir d'un apport organique lié au pâturage des animaux après la récolte des épis.

Les caractéristiques hydrodynamiques ont été déterminées in situ (Daouda Ousmane *et al.*, 1991) au moyen de dispositifs d'infiltration à double anneau suivant la méthode de drainage

interne. Entre 0-100 cm de profondeur l'humidité à la capacité de rétention varie entre 7 et 8%, soit une réserve en eau de l'ordre de 75 mm. En profondeur la capacité de rétention augmente et prend une valeur moyenne de 10 % mais elle peut atteindre 20 % selon la teneur d'argile. D'après ces mesures, la réserve en eau à la capacité au champ serait en moyenne de 175 mm sur 200 cm de profondeur. La réserve utile totale est évaluée par différence entre le stock hydrique à la capacité au champ et le stock hydrique moyen à pF 4.2 ou -1.6 MPa (50 mm), soit 125 mm.

Entre 150 et 200 cm, la relation très imprécise entre la conductivité hydraulique et l'humidité est en moyenne :  $K = 6 * 10^6 \theta^{7.8}$  à un facteur 10 près, pour des sites où la teneur en argile variait entre 5 et 10%. Cela conduit pour des humidités inférieures à 10% à des valeurs de conductivité très faibles :

$$\theta = 10\% \quad K = 9. 10^{-2} \text{ mm/h}; \quad \theta = 5\% \quad K = 4. 10^{-4} \text{ mm/h}$$

Dans cette gamme d'humidité, nous considérerons les flux hydriques en profondeur comme négligeables.

### 1.3. Matériel végétal

Dans l'ensemble, 3 géotypes de mil cultivé sont étudiés. Ce sont des populations sélectionnées à cycle court (de 85 à 90 jours) adaptées à la durée moyenne de la saison des pluies dans la zone de Niamey.

- *HKP* (Haini-Kiré précoce): c'est la variété de référence, vulgarisée par l'Institut National de la Recherche Agronomique du Niger (INRAN) dans la région de Niamey. Elle est issue de la recombinaison des lignées les plus précoces du cultivar Haini-Kiré de la région de Téra. Elle est considérée comme adaptée aux zones recevant 350 à 500 mm de pluies.

- *ICMVIS 86330 (IC30)* et *ICMVIS 85327 (IC27)*: ce sont deux variétés sélectionnées par l'ICRISAT. Sur plus de 40 géotypes testés à Sadoré en contre-saison chaude 1988, elles ont été affectées des indices de réponse physiologique de résistance à un stress hydrique terminal les plus extrêmes (DRI de Bidinger *et al* 1987; L.K. Fussel, communication personnelle, 1989; voir le § 2.2.1 du premier chapitre) :

- IC30 : considérée comme résistante, cette variété est issue d'un croisement entre le cultivar Bazaomé du Niger (100 km au nord de Filingué, à la frontière du Mali) et le cultivar Siriakorola, un souna (précoce) du Mali dont IC30 a conservé la forme trapue de la chandelle.

- IC27: considérée comme sensible au même titre que le cultivar HKP, elle est issue d'un croisement entre ce dernier et le cultivar Zanfarwa de la zone de Madaroufa, au sud de Maradi à la frontière du Nigéria.

La diversité génétique de ces variétés a été analysée par électrophorèse sur 8 systèmes enzymatiques "neutres" (Tostain, 92). Les trois variétés sont restées polymorphes (fréquence allélique sur les différents loci) malgré un début de sélection. Une analyse en composante principale réalisée sur 271 échantillons de mils cultivés issus de l'ensemble du continent africain, a différencié 4 grandes familles : Mali-ouest (entre Nara et Kayes), Niger, tardifs côtiers (Nigéria, Togo, Ghana, Côte d'Ivoire), et les mils d'Afrique de l'Est et du Sud. HKP et IC27 sont logiquement assez proches, avec HKP intégré au sein de la famille "Niger" et IC27 à la limite entre celle-ci et les "Tardifs Côtiers". IC30 se situe nettement à l'écart au niveau de la famille "Précoces du Mali-Ouest". Le calcul des "distances minima de Nei" confirme une distance élevée entre IC30 et le groupe HKP - IC27. Cette analyse reste relative aux marqueurs utilisés: bien qu'ils possèdent une certaine représentativité géographique leur signification fonctionnelle à l'échelle de la plante reste inconnue.

Remarque :

Une forme sauvage (*subspecies violaceum*) avait été initialement introduite dans les essais. Elle a dû être abandonnée lors des premières analyses car le protocole commun aux formes cultivées n'a pas permis la caractérisation de son comportement, en particulier au niveau phénologique et morphologique.

## II. METHODES DE MESURE

### 2.1. Dispositif expérimental

Les dispositifs représentent des essais factoriels avec un premier niveau hydrique (stress terminal et témoin), un deuxième niveau variétal (2 à 3 variétés), avec un nombre minimum de 6 blocs-répétitions. Les parcelles élémentaires comprennent 4 lignes de poquets de mil avec au centre 2 lignes de mesures subdivisées en 3 placettes: "Matière Sèche", "Physiologie foliaire" et "Rendement final".

Les variétés sont semées en poquets de 15 à 20 graines avec une densité de 1 poquet par m<sup>2</sup>. Un démariage à 3 brins a lieu 15 jours après l'émergence, déterminant un peuplement initial de 30.000 plantes par hectare. Cette densité de plantation est actuellement vulgarisée par l'Institut National de Recherche Agronomique du Niger (INRAN).

### 2.2. Pédo-climat

Les paramètres climatiques proviennent à la fois de la station météorologique du centre AGRHYMET proche du campus et d'une station automatique CIMEL (Enerco 411) installée à l'IRI depuis 1991.

L'humidité du sol est suivie à l'aide d'une sonde à neutrons (SOLO 25) et de tubes d'accès implantés sur certaines placettes "Rendement". Les comptages sont effectués tous les 10 cm jusqu'à 200 cm de profondeur. L'étalonnage utilisé est gravimétrique et distingue 2 types d'horizons : sableux et sableux avec enrichissement en argile supérieur à 10 %. La densité volumique du sol a été estimée par le prélèvement d'un volume donné de sol en place (cylindre calibré) à différentes profondeurs.

La méthode d'estimation de l'évapotranspiration (ET) considère les transferts d'eau à la cote 200 cm comme négligeables tant que la teneur en eau à cette profondeur ne varie pas significativement ( $\pm 1\%$ ) et que sa valeur est faible, c'est-à-dire inférieure à la capacité de rétention (Vachaud *et al.*, 1991). Le ruissellement est négligé de par la planéité de la parcelle et les faibles pluviométries instantanées. Dans ces conditions, l'évapotranspiration entre  $t$  et  $t+dt$

vaut simplement :  $ET = I \pm dS$  , où  $dS$  est la variation entre les stocks d'eau aux temps  $t$  et  $t + dt$ , obtenus par l'intégration des profils hydriques entre 0 et 200 cm, et  $I$  est l'irrigation ou la pluie cumulée.

### **2.3. Phénologie**

Un brin est considéré à la floraison femelle quand la sortie des stigmates (blancs et plumeux) couvre 50% de l'épi. Un poquet est considéré à la floraison quand 50% de ses tiges épiées ont atteint la floraison femelle.

La floraison est suivie journalièrement sur les placettes "Rendement". Sur des populations à cycle moyen de 85-90 jours, les 50% de floraison se situent autour de 60 jours après émergence (jae), entre 55 et 65 jae.

Entre 50% de floraison et la maturité, on peut distinguer schématiquement deux phases successives de durées équivalentes : une cinétique rapide (P1) de croissance des épis n'ayant pas encore atteint la floraison et de remplissage maximum des grains, et une cinétique lente (P2) de remplissage et de maturation des grains (MAITI et BIDINGER, 1981).

Les épis sont à maturité quand, dans leur ensemble les grains sont devenus durs et facilement détachables. Ils présentent alors une tache noire à leur base.

### **2.4. Morphologie aérienne et rendement**

Au cours du cycle, la partie aérienne des poquets est prélevée sur les placettes "Matière sèche" de mesures destructives, puis triée en limbes verts, limbes sénescents, tiges et épis, distinguant éventuellement deux classes de brins préalablement marqués (talles/brins-maîtres en 1990, ou date de floraison en 1992) et en comptant le nombre de tiges et épis. La matière sèche des différents organes est pesée après un passage de 48 h en étuve à 90°C.

La surface foliaire verte est estimée à partir du poids de limbes verts par la relation :

$$SF_v = 0.024 * L_v^{0.89}$$

où SFv, est la surface foliaire verte en m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> de sol (mesurée au planimètre LICOR 3100), et Lv le poids de limbes verts en g/m<sup>2</sup> de sol.

Les facteurs variétaux (HKP, IC30, IC27) et climatiques (contre-saison, hivernage) n'influencent pas significativement cette relation qui regroupe 90 échantillons avec une précision de ±0.01 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> (Fig. 4).

A la récolte, sur les placettes "Rendement", le traitement de la matière sèche est d'abord identique à celui des dates précédentes, puis il est complété par le battage des épis et la détermination du poids sec des grains et de leur nombre.

## 2.5. Morphologie racinaire

La densité racinaire est mesurée par carottage à distance croissante du poquet, sur un mètre carré. Le volume de la carotte correspond à un diamètre de 7 cm par une hauteur de 10 cm entre 0 et 100 cm de profondeur, et une hauteur de 20 cm entre 100 et 200 cm. La carotte est lavée au jet d'eau sur des tamis de 2 puis de 1 mm. Après séparation des racines d'adventices et des débris organiques, les racines sont déposées dans des enveloppes à l'étuve à 90°C pendant 48 h. Après séchage et séparation des grains de sable encore accrochés à la surface des racines, elles sont pesées au centième de gramme.

La masse racinaire totale par mètre carré est estimée par l'intégration de 0 à 200 cm des cartes d'isodensité racinaire pondérée par la représentativité au mètre carré de sol (Santucci *et al.*, 1992). Cette méthode appliquée avec le protocole de l'essai de 1990 a été validée par comparaison à la masse totale de racines obtenues par le prélèvement complet du monolithe de sol (jusqu'à 150 cm de profondeur) sur 4 poquets. La comparaison au niveau d'une répétition donne une erreur moyenne de ± 30%, et au niveau de la moyenne des 4 répétitions, ± 10% (données non publiées obtenues en hivernage 1991).

## 2.6. Physiologie foliaire

Les mesures physiologiques caractérisent le fonctionnement hydrique et carboné des feuilles supérieures des brins (F2,F3,F4), les plus actives dans la phase de remplissage du grain.

### 2.6.1 Etat hydrique et Conductance stomatique

*Le contenu relatif en eau (CRE)* est déterminé sur une feuille verte entière, généralement la F3, prélevée vers 14h00 TU, après les dernières séries de mesures des flux en milieu de journée. Après le transport rapide dans une enveloppe de papier aluminium, l'ensemble est pesé en frais (P<sub>frais</sub>). Après une nuit de réhydratation du limbe dans un b cher   l'obscurit , l'ensemble est   nouveau pes  (P<sub>sat</sub>), puis d pos  24 h dans une  tuve   90 C et pes  une derni re fois (P<sub>sec</sub>). L'expression de contenu relatif en eau est alors la suivante :

$$CRE = (P_{\text{frais}} - P_{\text{sec}}) / (P_{\text{sat}} - P_{\text{sec}}) * 100$$

*Le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_H$ )* est suivi au cours de la journ e   l'aide d'une presse hydraulique   membrane J14 (Decagon Devices) sur de petits  chantillons pr lev s sur une m me feuille (F2).

*La conductance stomatique* est mesur e en 1990   l'aide d'un porom tre   diffusion de vapeur d'eau (DeltaT MK2). Les valeurs de conductance sont obtenues pour chaque s rie horaire   l'aide d'un  talonnage hyperbolique avec corrections li es aux  carts de temp rature (progiciel VOYONS, J.Thi ry, 1985). En 1992, la conductance stomatique est mesur e   l'aide d'un porom tre ADC (LCA-2).

Dans les deux cas, la conductance stomatique mesur e g n ralement sur la feuille 3, est exprim e pour une unit  de surface foliaire amphistomat e, directement mesur e avec le porom tre ADC et obtenue par la somme des conductances des faces sup rieures et inf rieures des feuilles avec le porom tre DeltaT.

### 2.6.2 Relations Pression-volume

Les courbes Pression-Volume (relation potentiel hydrique foliaire - contenu relatif en eau) sont établies généralement sur la feuille 2, prélevée après la dernière série de mesure de potentiel (vers 14h00 TU) et mise à réhydrater toute la nuit. A l'aide d'une presse à membrane et d'une balance de précision (0.1 mg) des couples de mesures potentiel hydrique - poids frais sont réalisées sur un échantillon de limbe avec un pas de 0.2 MPa jusqu'à -2.0 MPa (Louguet & Laffray, 1988). L'échantillon est ensuite mis à l'étuve à 90°C pendant 24 h afin de connaître son poids sec. Le poids saturé est déterminé par régression linéaire entre -0.2 et -1.0 MPa.

Le contenu relatif en eau est alors exprimé en fonction de l'inverse du potentiel (Fig.5), et la relation est ajustée entre -0.4 et -2.0 MPa à la somme d'une droite et d'une fonction puissance:

$$Y = (a X + b) + c (X - X_0)^P$$

Cette expression a l'intérêt de déterminer automatiquement le point d'annulation de la turgescence ( $X_0$ ) et les deux relations mathématiques (progiciel VOYONS, J.Thiéry, 1985). Cela permet d'obtenir directement les paramètres caractéristiques des courbes P-V : le potentiel osmotique ( $\Psi_0^0$ ) et le contenu relatif en eau ( $CRE^0$ ) à turgescence nulle, et le potentiel osmotique à turgescence maximale pour  $CRE = 100\%$  ( $\Psi_0^{100}$ ).

Le module moyen d'élasticité des parois est calculé entre la turgescence maximale et la turgescence nulle selon l'expression :

$$\varepsilon = (D \Psi_{\text{turg}} / D CRE) * 100$$

En utilisant la relation entre les 3 potentiels :

$$\Psi_H = \Psi_t + \Psi_0$$

l'expression du module moyen se simplifie :

$$\varepsilon = (\Psi_0^{100} / 100 - CRE^0) * 100$$

### **2.6.3 Sensibilité protoplasmique**

La sensibilité protoplasmique est estimée par la fuite d'ions engendrée par le trempage d'échantillons foliaires calibrés dans une solution de Polyéthylène-glycol (PEG) à bas potentiel (Adjahossou *et al*, 1984).

Le pourcentage de fuite d'ions est mesuré par un rapport de conductivité électrique et correspond à la valeur moyenne de 4 répétitions incluant chacune 20 disques foliaires de 1cm de diamètre. Après 15 h de trempage dans une solution de PEG pour les échantillons traités et dans de l'eau distillée pour les témoins, l'ensemble est mis à réhydrater pendant 21h à l'obscurité. La conductivité libre de la solution est alors mesurée (CL). Enfin, après une heure de bain-marie à 100°C et une nuit au réfrigérateur, la conductivité totale de la solution est mesurée (CT).

Le rapport  $CT-CL / CT$  (% d'ions retenus dans les disques foliaires) fournit le pourcentage absolu d'intégrité (PIA). Le ratio PIA traités/témoins donne le pourcentage relatif d'intégrité (PIR) et  $100-PIR$  le pourcentage de dommages membranaires relatifs (DR).

Après le test de différentes concentration de PEG, nous avons choisi une solution à -2.5 MPa qui entraînait des dommages relatifs de 30 à 10% en 1990 sur des échantillons foliaires prélevés entre la floraison et la maturité.

## **2.7 Méthodes d'analyse des résultats**

Les données brutes sont saisies et traitées avec un tableur (Quattro Pro 5.0). Les écart types, coefficients de variation et intervalles de confiance des valeurs moyennes sont directement calculés. Pour l'ensemble des paramètres, les coefficients de variation sont en rapport avec la grande variabilité d'expression phénotypique des mils cultivés au champ, et ils oscillent autour de 30 %. Dans une première approche, les intervalles de confiances sont systématiquement calculés pour une probabilité de 90 % plus discriminante que le seuil classique de 95 %. Les analyses de variances et de corrélations sont conduites avec le logiciel STATGRAPHICS

(2.6). Les ajustement non linéaires sont réalisés avec les logiciels VOYONS (JM. Thiéry, DPVE du CEN de Cadarache) et GRAPHPAD.

### III. PROTOCOLES SPECIFIQUES

#### 3.1. Essai "rendements témoins faibles" (1990)

##### 3.1.1. Climat

Les conditions climatiques de la contre-saison 1990 sont résumées dans le tableau 2. Les températures et le rayonnement global de cette saison ne diffèrent pas significativement ( $P < 0.05$ ) des moyennes de la décennie 1982-1992 pour la même période. En revanche le DPVS maximum journalier a été significativement inférieur à la moyenne décennale ( $P < 0.05$ ).

**Tableau 3. Conditions climatiques de l'essai de 1990 (moyennes journalières ou cumuls par décade, données du Centre AGRHYMET, sauf ETP de la station Niamey-aéroport, les étoiles indiquent la période de déficit hydrique)**

	Février		Mars			Avril			Mai		
	D3	D1	D2	D3	D1	D2*	D3*	D1	D2	D3	
Température (°C)											
minimale	18.3	18.5	19.2	18.6	22.2	27.0	28.3	29.3	29.6	27.6	
maximale	32.0	36.2	35.5	37.4	42.0	40.7	41.0	40.9	40.9	40.0	
Humidité relative (%)											
12h00 (TU)	13.3	8.0	8.2	8.6	15.5	22.4	26.5	36.2	32.5	37.8	
07h00 (TU)	35.4	33.8	28.8	31.6	48.1	46.3	48.6	58.1	57.8	62.2	
DPVS maximum (kPa)	4.2	5.6	5.4	5.9	7.0	6.0	5.8	5.0	5.3	4.6	
Rayonnement global (J/cm <sup>2</sup> /jour)	1939	2173	2229	2081	2208	1938	1793	2070	2115	2188	
Précipitations (mm/décade)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	6.7	64.5	
ETP Penman (mm/j)	8.0	10.6	10.3	11.1	8.0	8.0	7.9	8.7	8.5	8.5	

##### 3.1.2. Dispositif et conduite de la culture

L'essai de 1990 intègre 3 géotypes cultivés (IC30, IC27, HKP) et une forme sauvage abandonnée par la suite, avec 6 blocs-répétitions sans croisement spatial des traitements hydriques (Fig.6). Les parcelles élémentaires sont constituées de 4 lignes de 11 poquets, soit 44 m<sup>2</sup> de surface.

Le semis a lieu le 23 février 1990 et l'émergence est complète le 27 février (0 jae). Un apport modéré d'engrais en solution (45 N, 22.5 P, 22.5 K) est réparti entre le démariage et le début de la montaison. La récolte intervient entre le 28 et le 30 mai (92 jae).

### **3.1.3. Contrôle hydrique du sol**

L'eau est apportée par des goutteurs disposés de part et d'autre du trou de semis, à raison de deux goutteurs par mètre débitant chacun 4 l/h. Dans le traitement témoin (I), les parcelles sont irriguées de façon quotidienne à l'ETM de l'émergence à la maturité, soit l'ETP moyenne décadaire affectée du coefficient cultural (données AGRHYMET Niamey) et de l'efficacité du système d'irrigation. Le fonctionnement des goutteurs entretient globalement un couloir d'humectation de 0.5 m de largeur et de 1 m de profondeur le long de la ligne de semis.

Dans le traitement sec (S), la contrainte est imposée par arrêt des irrigations en pleine floraison des 3 variétés cultivées, 62 jours après émergence. Durant cette période la dose apportée sur les témoins était de 6 mm/j. La contrainte est interrompue après 15 jours (77 jae), globalement à la fin de la cinétique rapide de remplissage des épis.

Le dispositif de suivi neutronique de la teneur en eau du sol comprend 4 répétitions installées sur les placettes "Rendement" des 4 premiers blocs du traitement S. Les comptages sont réalisés à 64 et 76 jae.

### **3.1.4. Mesures morphologiques**

La floraison est suivie tous les jours sur le premier brin-mâitre de chacun des 6 poquets des placettes "Rendement".

La matière sèche aérienne est mesurée à 62 et 77 jae sur un échantillon de 2 poquets de chaque placette "Matière Sèche" en distinguant brins-mâîtres et talles. Avant prélèvement le stade phénologique de tous les brins du poquet est noté.

Le rendement, ses composantes et la matière sèche finale sont mesurés à 92 jae sur un échantillon de 6 poquets de chaque placette "Rendement" en distinguant toujours brins-mâîtres et talles.

La densité racinaire est mesurée à 62 jae sur les placettes de prélèvement de la matière aérienne des 4 premiers blocs-répétitions. L'échantillonnage sur 1 m<sup>2</sup> considère une symétrie bilatérale du système racinaire induite par l'irrigation localisée en couloir. Il comprend 7 carottages, un sous le poquet et les 6 autres espacés de 20 cm selon 3 axes: ligne (irrigation) , oblique et interligne.

### **3.1.5. Mesures physiologiques**

La physiologie foliaire est suivie en moyenne 2 journées sur le traitement S et 1 journée par semaine sur le traitement I, ceci entre 50 et 85 jae.

A chaque date, le potentiel hydrique foliaire et la conductance stomatique (face supérieure et inférieure) sont mesurés à 06h00; 11h30 et 13h30 TU sur les feuilles supérieures de 8 brins de chaque cultivar répartis entre 2 blocs-répétitions.

Ensuite le contenu relatif en eau à 14h est déterminé sur les 4 F3 des brins 1,3,5,7. Les courbes PV, 2 par cultivar, sont réalisées sur les F2 des brins 1 et 5.

Enfin, la sensibilité protoplasmique est estimée sur le mélange des 8 F4 encore disponibles.

## **3.2. Essai "rendements témoins élevés" (1992)**

### **3.2.1. Climat**

Les conditions climatiques de la contre-saison 1992 sont présentées dans le tableau 3. Cette période s'est caractérisée par des températures maximales plus fortes qu'en 1990 jusqu'à la fin du mois de mars mais pas significativement différentes de la moyenne décennale ( $P < 0.05$ ). Le DPVS, qui se situe également dans la moyenne décennale, est significativement plus accentué qu'en 1990 ( $P < 0.05$ ) notamment en fin de cycle.

**Tableau 4. Conditions climatiques de l'essai de 1992 (moyennes journalières ou cumulés par décade, données station CIMEL de l'IRI, sauf ETP de la station Niamey-aéroport).**

	Février		Mars			Avril			Mai
	D2	D3	D1	D2	D3	D1	D2*	D3*	D1*
Température (°C)									
minimale	19.5	18.9	21.1	21.9	24.0	24.9	25.5	25.2	28.6
maximale	34.3	35.5	37.6	38.5	39.2	41.3	41.1	41.8	41.3
Humidité relative (%)									
minimale	6.6	5.6	5.8	5.9	10.7	10.4	8.5	5.8	21.1
maximale	28.3	33.6	45.4	46.9	45.3	60.0	52.9	59.6	65.2
DPVS moyen (kPa)	3.0	3.0	3.3	3.5	3.7	3.8	3.8	4.0	3.2
DPVS maximum (kPa)	4.7	5.0	5.6	6.0	6.0	6.7	6.7	7.1	5.8
Rayonnement global (J/cm <sup>2</sup> )	2143	2209	1877	2198	2155	2226	2034	2156	2159
Précipitations (mm/décade)	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	4.0	0.0	4.5	0.0
ETP Penman (mm/j)	8.5	8.6	7.9	8.4	9.5	8.4	8.1	8.7	8.2

### 3.2.2. Dispositif et conduite de la culture

L'essai de 1992 intègre 2 géotypes, IC30 et HKP, avec 10 blocs-répétitions et croisement spatial des traitements hydriques (Fig.7). Les parcelles élémentaires sont constituées de 4 lignes de 19 poquets (76 m<sup>2</sup>).

Le semis a lieu le 14 février 1992 et l'émergence est complète le 19 février. La récolte intervient entre 82 et 84 jours après émergence. En préparation de l'essai 1992, le champ a reçu en 1991 20 tonnes de fumier bovin à l'hectare. Une fumure minérale de 65 N, 45 P et 45 K a été apportée globalement à la culture, sous forme d'épandage avant le semis, après le démariage et au début de la montaison.

### 3.2.3. Contrôle hydrique du sol

L'eau est apportée en couverture totale par microjets débitant 15 l/h/m<sup>2</sup>. Avant le semis le sol est amené à la capacité au champ sur le premier mètre. Ensuite, les apports sont réalisés tous les deux à trois jours, la dose étant fonction des besoins estimés par méthode climatique, soit

l'ETP moyenne décadaire affectée du coefficient cultural de la période (données AGRHYMET).

Les mesures à la sonde à neutrons, effectuées une semaine avant l'arrêt prévu de l'irrigation, révèlent un assèchement prononcé du sol. Cette observation montre que les besoins en eau de la culture sont sous-estimés. Les irrigations sont alors conduites de façon à amener environ le profil d'humidité à la capacité au champ sur 150 cm à l'arrêt de l'irrigation sur le traitement S (54 jae). Une dose quotidienne de 8.5 mm est ensuite apportée sur le traitement témoin jusqu'à la récolte.

Les sites de mesures neutroniques de l'humidité du sol sont installés sur les placettes "rendement" de 3 blocs-répétitions pour le traitement I et de 5 blocs-répétitions pour le traitement S. Chaque site comprend un tube d'accès près du poquet sur le traitement I et au centre des 4 poquets pour le traitement S. Les comptages sont réalisés toutes les semaines puis tous les deux à trois jours dans la phase de déficit hydrique. Les profils hydriques moyens présentés sont établis sur la base de 4 répétitions pour le traitement S et 2 répétition pour le traitement I. L'exclusion de certains sites provient de l'ouverture de leur profil hydrique en profondeur.

#### **3.2.4. Mesures morphologiques**

La floraison est suivie tous les jours de 40 à 80 jae sur tous les brins de chacun des 4 poquets des placettes "Rendement".

La matière sèche aérienne est mesurée deux fois par semaine entre 48 et 79 jae (11 dates) sur les placettes "Matière Sèche" en distinguant les brins fleuris avant et après 60 jae.

Le rendement et la matière sèche finale sont estimés à 83 jae sur un échantillon de 4 poquets par placette.

La densité racinaire est suivie une fois par semaine entre 54 et 83 jae (5 dates) sur 4 répétitions (I 2,4,7,8 ; S 3,4,7,9). L'échantillonnage considère une symétrie axiale du système racinaire induite par la micro-aspersion en couverture totale. Il comprend 5 carottages disposés en spirale : le premier sous l'axe du poquet, le deuxième et le troisième à 20 et 40 cm, le

quatrième et le cinquième à 60 cm de part et d'autre du poquet. En complément, un cylindre de sol de 30 cm de diamètre sur 30 cm de profondeur est prélevé par couche de 10 cm à la base du poquet. Le collet souterrain est prélevé et additionné dans l'estimation de la matière sèche racinaire totale.

### **3.2.5. Mesures physiologiques**

La physiologie foliaire est suivie simultanément sur les deux traitements hydriques trois fois par semaine entre 48 et 79 jae (14 journées de mesures).

A chaque date, le potentiel hydrique foliaire, la conductance stomatique, la transpiration et la photosynthèse nette, sont mesurés à 06h00, 09h00, 11h00 et 13h00 TU, sur les feuilles supérieures de 8 brins épiés de chaque cultivar-traitement, répartis entre 2 blocs-répétitions. Pour obtenir des valeurs journalières de transpiration, les cinétiques des moyennes horaires sont intégrées de 07h00 à 19h00 en considérant des valeurs nulles à ces deux limites.

Ensuite le contenu relatif en eau à 14h00 est déterminé sur les 4 F3 des brins 1,3,5,7. Les courbes PV, 4 par cultivar -traitement, sont réalisées sur les F2 des mêmes brins. Enfin la sensibilité protoplasmique est estimée sur le mélange des 8 F4.

### Chapitre 3: RESULTATS

Ce chapitre développe une démarche explicative du comportement global du peuplement face à une sécheresse de fin de cycle, qui doit dégager les relations qui serviront à la proposition d'un modèle de simulation dans le chapitre suivant. La démarche s'appuie sur cinq parties qui regroupent et comparent les deux essais en plein champ.

La première partie précise le déficit hydrique du sol imposé aux plantes par l'intermédiaire de la réserve utile et fournit une estimation de la consommation en eau moyenne des plantes stressées. La deuxième partie analyse le rendement final en grains qui constitue le résultat à expliquer par rapport au déficit hydrique imposé. La troisième partie décrit l'impact du déficit hydrique sur l'accomplissement de la floraison des brins et la croissance des organes végétatifs qui conditionnent l'allocation relative de la matière sèche vers les épis. La quatrième partie précise l'évolution de l'état hydrique foliaire des limbes verts et analyse les mécanismes de tolérance à la déshydratation (sensibilité protoplasmique et relations pression-volume) et de régulation des pertes en eau (surface foliaire verte et conductance stomatique).

A l'intérieur de chaque partie, la démarche suit un schéma classique. Elle décrit le niveau initial et l'évolution de l'indicateur utilisé chez les plantes témoins. Elle précise l'impact du déficit hydrique chez les plantes sous contrainte, ceci en comparant les cultivars et les deux années. Enfin dans l'analyse des principaux mécanismes, quand une relation est identifiée, une hypothèse de modélisation est avancée.

La cinquième partie prépare la conclusion de ce chapitre, en appliquant aux données disponibles la décomposition schématique du rendement en condition de déficit hydrique proposée par Passioura (1977). Les réponses précédemment étudiées peuvent alors être replacées dans des fonctions larges de production (quantité d'eau transpirée, efficacité de l'eau, indice de récolte).

## I. DEFICIT HYDRIQUE DU SOL ET EVAPOTRANSPIRATION

### 1.1 Essai "rendements témoins élevés" (1992)

Le cycle de dessèchement du sol s'étend de la floraison à la maturité et intègre schématiquement les phases de croissance rapide et lente des épis, respectivement 54-68 jae et 68-84 jae. Le stock hydrique initial sur 200 cm de profondeur varie entre 170 et 176 mm (Tableau 5) et représente 98 % de la réserve utile (RU) estimée entre la capacité au champ et pF 4.2. Ces moyennes sont affectées d'une grande variabilité inter-site et l'incertitude relative atteint 27 %.

Sous les plantes témoins (Fig.8), les profils hydriques montrent un dessèchement sensible malgré un apport quotidien de 8.5 mm, équivalent à l'ETP. Le calcul révèle des évapotranspirations particulièrement élevées de l'ordre de 10 mm/j sur les deux périodes. Il est possible qu'un effet "oasis" (advection d'air chaud et sec extérieur à la parcelle) soit venu accélérer l'évapotranspiration, et la part de l'évaporation du sol est certainement importante dans le cas de cette irrigation quotidienne en couverture totale. Le stock hydrique final correspond à 74 % de la RU.

Sous les plantes stressées, la disponibilité en eau diminue très rapidement jusqu'à 50 % en première période, puis beaucoup plus lentement en deuxième période (Tableau 5). Le prélèvement apparaît plus faible pour la variété HKP et le cycle de dessèchement s'achève à 28 % pour IC30 et 42 % pour HKP. Mais compte tenu de l'importance des coefficients de variation, cet écart n'est pas statistiquement significatif. La réserve en eau du sol est en partie mobilisée jusqu'à 160 cm et le profil est bien asséché sur le premier mètre de sol dès la fin de la première période (Fig 8). De l'eau reste disponible entre 100 et 150 cm à la fin du cycle de dessèchement. Les consommations en eau journalières (Tableau 5), sans différences significatives entre variétés, diminuent nettement par rapport aux témoins, de plus de 50% en première période (4.7 mm/j), et deviennent très faibles en deuxième période (1.5 mm/j). Durant la période de dessèchement, les ETR maximales estimées atteignent 7 mm.j<sup>-1</sup> à 56 jae.

Avant la distinction des traitements, une sous-estimation des besoins en eaux a engendrée une diminution du stock hydrique jusqu'à 50 % de la RU à 48 jae, soit un niveau équivalent à celui de la fin de première période de dessèchement volontairement imposée.

## **1.2 Essai "rendements témoins faibles"(1990)**

La période de suppression de l'apport d'eau ne concerne que la cinétique rapide de remplissage des épis (P1) et dure 15 jours entre 62 et 77 jae, la maturité étant atteinte à 90 jae. Le stock hydrique initial varie entre 130 et 145 mm et représentent 70 % de la réserve utile, l'incertitude relative sur les valeurs moyennes est de 14 % (Tableau 5). Après 15 jours de dessèchement (Fig.9), la réserve en eau est en partie mobilisée jusqu'à environ 130 cm, mais seul l'horizon 0-50 cm est véritablement asséché. Entre 50 et 100 cm de profondeur, avec des humidités autour de 6% l'eau restait encore très disponible à 76 jae à la fin du cycle de dessèchement. Le stock hydrique correspond alors à 48 % de la réserve utile. Les évapotranspirations moyennes, estimées entre 64 et 76 jae, sont de 2.3 mm/j (tableau 5), soit environ 40% de la dose apportée quotidiennement sur les témoins (6mm/j). Bien que la variété IC27 présente une estimation de 20% supérieure, les différences entre génotypes ne sont pas significatives..

## **1.3 Conclusions partielles**

Après deux jours de dessèchement, l'évaporation du sol devient négligeable (Wallace et al., 1993) et l'ETR maximale estimée à 7 mm.j-1 fournit en 1992 un ordre de grandeur de la transpiration du peuplement en l'absence de contrainte. Comparée avec l'évapotranspiration mesurée sur les plantes irriguées, cela suppose une évaporation du sol relativement élevée de 3 à 4 mm.j-1. Wallace et al. (1993) mesurent en hivernage le premier jour après les pluies des évaporations de 2 mm.j-1. Compte tenu de l'irrigation quotidienne en couverture totale et d'une demande évaporative double, les valeurs précédentes sont plausibles. Pour un peuplement similaire, ces derniers auteurs trouvent des transpirations maximales entre 3.5 et 4.0 mm.j-1. En contre-saison chaude la transpiration des plantes seraient globalement multipliée par deux

par rapport à la saison des pluies. La vitesse de développement de la contrainte hydrique est à peu près le double de celle naturellement rencontrée en fin d'hivernage où le déficit moyen de saturation de l'air est de 1.8 par rapport à 3.8 KPa en contre-saison chaude.

En comparant les essais, l'amélioration de la fertilité du sol en 1992 entraîne une multiplication par deux de la consommation en eau journalière des cultivars durant la première période de sécheresse commune (P1). Entre géotypes présumés "résistant" (IC30) et "sensible" (HKP), les quantités d'eau consommées en situation de contrainte sont similaires.

Dans les deux cas à la fin du cycle de dessèchement, de l'eau reste disponible dans la partie inférieure du profil. Plusieurs auteurs ont déjà fait cette observation, en contre-saison (Gregory, 1982; Squire et al., 1984) comme en saison des pluies (Payne et al., 1990). Gregory (1982) explique cela par une densité racinaire insuffisante en profondeur en dessous de 60 cm.

## II. RENDEMENT FINAL EN GRAINS

## 2.1. Rendements des témoins

En 1990, avec une fertilisation NPK d'entretien modérée (45, 22.5, 22.5), les rendements témoins sont particulièrement faibles (227 kg/ha) et sans différence entre les 3 variétés (Tableau 6). Ils se situent dans la gamme inférieure des rendements moyens estimés en milieu paysan au Niger (300 à 400 kg/ha). Ce niveau souligne la faible fertilité intrinsèque du sol utilisé et un remplissage des épis assez médiocre.

En 1992, après une fumure organique de redressement (20 t/ha) et une fertilisation minérale plus conséquente (65, 45, 45), les rendements sont multipliés par 10, avec un écart significatif entre les deux variétés présentes : 2.600 kg/ha pour IC30 et 2.100 kg/ha pour HKP (Tableau 6). Ces valeurs soulignent par comparaison avec les résultats de 1990 la plasticité de développement du mil en fonction de la fertilité du sol. Cette plasticité est particulièrement adaptée aux conditions du milieu car si la carence minérale est une situation moyenne, la réalité est très hétérogène et ce niveau de rendement peut être rencontré ponctuellement dans les zones de parquage des animaux et ou à proximité d'arbres comme les *Acacia albida*.

L'amélioration de la fertilité du sol diminue les coefficients de variation qui passent en moyenne de 30 % en 1990 à 15 % en 1992.

## 2.2. Rendements sous déficit hydrique

Dans les deux essais, le déficit hydrique entraîne en moyenne une réduction significative du rendement final en grains (Tableau 6), faible en 1990 (-30%,  $P < 0.05$ ), conséquente en 1992 (-50%,  $P < 0.001$ ).

En 1990, le rendement en grains des variétés décroît respectivement de 15% (IC30), 25% (IC27) et 45% (HKP). Seule cette dernière valeur est significative par rapport au témoin. D'autre part entre plantes stressées, l'écart de rendement le plus important, entre IC30 et HKP est faiblement significatif ( $P \approx 0.10$ ).

En 1992, comme sur les témoins le rendement de la variété IC30 est significativement supérieur à celui d'HKP. Le fait de maintenir un écart de 400 kg/ha dans des conditions de contrainte hydrique identiques dénote une meilleure adaptation du phénotype d'IC30.

Le déficit hydrique accroît la variabilité des rendements entre placettes et les coefficients de variation atteignent en moyenne 40 % en 1990 et 30 % en 1992.

## 2.3. Composantes du rendement

### (i) Plantes témoins

Entre 1990 et 1992, l'accroissement de la fertilité du sol fait évoluer, par l'intermédiaire du tallage fructifère, le peuplement à la floraison de 3 à 9 tiges montées ou épiées par m<sup>2</sup> (Tableau 7). La biomasse finale multipliée par 3 est proportionnelle au nombre de tiges épiées. De plus en 1990, le coefficient de battage des épis de 35% traduit vraisemblablement une fécondation incomplète par rapport aux 70% obtenus dans de bonnes conditions comme en 1992. Ces deux facteurs associés à un poids de 1000 grains supérieur en 1992 (7.7 contre 6 g) expliquent que les rendements témoins soient multipliés par 10.

A l'intérieur de chaque essai, les composantes sont très proches entre géotypes et surtout fonction du traitement hydrique (Tableau 7). De ce fait, une analyse globale des corrélations entre composantes et rendement final en grain est réalisée par traitement hydrique en utilisant l'information de chaque placette-répétition (Tableau 8).

Sur les témoins, en 92 comme en 90, le rendement final est déterminé essentiellement par le nombre de grains par mètre carré avec un taux d'explication de la variance de 70% (R<sup>2</sup>). Le poids de 1000 grains est donc stable entre variétés et plutôt fonction des conditions globales de l'essai.

En 1990, le nombre de grains par mètre carré est essentiellement expliqué par le nombre de grains par épi. Tandis qu'en 1992, en rapport avec l'importance du tallage fructifère, c'est le nombre d'épis qui conditionne la variabilité du rendement final et par conséquent les différences entre les variétés : 10.6 épis par m<sup>2</sup> pour IC30 contre 8.4 pour HKP, soit un écart moyen de deux épis.

Le nombre de tiges montées dans la période de floraison est corrélé avec le rendement final car il conditionne le nombre d'épis final. Le pourcentage de floraison à la même date présente aussi une corrélation positive avec le rendement final. Elle tient vraisemblablement à la relation précédente car un nombre de tiges montées plus important est associé avec une floraison plus avancée.

## (ii) Plantes stressées

En 1990 comme en 1992, le taux d'explication de la variance du rendement final par le nombre de grains par m<sup>2</sup>, augmente et atteint 90% (Tab.8 et Fig.10).

En 1992, une corrélation apparaît avec le poids de 1000 grains, mais ce caractère reste quantitativement moins important que le nombre de grains pour expliquer le rendement final.

Le nombre de grains par m<sup>2</sup> en condition de stress est relié à la fois au nombre d'épis, qui s'est réduit sous l'effet du déficit hydrique, et surtout au nombre de grains par épi dont le rôle se renforce en 1990 ou apparaît avec le stress en 1992.

Le poids unitaire des épis comme celui des grains varie selon la date de floraison du brin (données non présentées). En séparant les brins ayant fleuris avant et après 60 jae, on observe sur les plantes témoins que les épis tardifs ont un poids unitaire relativement plus faible de 30% par rapport au groupe "précoce". Le déficit hydrique entraîne une diminution moyenne de 35 % du poids unitaire des épis précoces et un accroissement de l'écart relatif des épis tardifs qui atteint alors 45 %.

Le pourcentage de floraison à la date de l'arrêt de l'irrigation est corrélé positivement avec le rendement final (Tableau 8): il explique 20% de sa variance en 1990 et 40% en 1992. Dans les deux essais, la floraison est significativement plus avancée sur IC30 par rapport à HKP, de 12% en 1992 et de 25 % en 1990 (tableau 7).

## 2.4 Conclusions partielles

Ces observations rejoignent les résultats de plusieurs auteurs (Bidinger et al., 1987a; Diouf, 1990; Fussel et al., 1991) et confirment notre première hypothèse de travail qui supposait que le nombre de grains était la composante principale du niveau et de la stabilité du rendement final. Entre les essais à faible et hauts rendements, la biomasse aérienne et le poids d'épis sont globalement proportionnels au nombre de tiges épiées à la floraison (DIOUF, 1990). Les résultats précédents confirment aussi la deuxième hypothèse en montrant qu'une précocité de floraison ne serait-ce que de quelques jours diminue significativement l'impact du déficit hydrique sur le rendement final.

On peut déduire de ces conclusions que le déficit hydrique a des conséquences plus marquées sur les phases précoces d'évolution des épis comme l'épiaison, la floraison, la fécondation et le début du remplissage des grains. Ceci de telle sorte qu'à maturité un certain nombre de grains ne sont pas formés ou que leur poids reste équivalent à celui des enveloppes.

La faible décroissance des coefficients de battage sous l'effet du déficit hydrique (Tableau 7) permet de préciser que c'est essentiellement la morphogénèse des épis tardifs qui est incomplète. Sur ce point nos résultats diffèrent de ceux obtenus par les chercheurs de l'ICRISAT (Fussel et al., 1991; Bieler et al., 1992) qui trouvent une dépression plus nette du coefficient de battage. Cela peut provenir de la forte densité de plantation qu'ils utilisent (10 plantes par mètre carré au démarrage contre 3 dans nos expérimentations), qui en réduisant le rôle du tallage fructifère diminue l'asynchronisme entre les brins épiés, et accroît la compétition entre puits carbonés quand le déficit hydrique intervient.

La faible variation des coefficients de battage à l'intérieur de chaque essai, explique que le rendement en grains soit très significativement corrélé au poids final des épis ( $P < 0.01$ , Tableau 8). Ainsi dans l'analyse de l'élaboration du rendement au cours du temps, nous essaierons essentiellement d'expliquer l'évolution du poids des épis.

Dans les deux essais à faible et hauts rendements, le cultivar présumé "résistant" (IC30) révèle sous contrainte hydrique un rendement final supérieur au cultivar présumé "sensible" (HKP). L'écart est particulièrement marqué en 1992, où le poids unitaire des grains est aussi significativement inférieur chez ce dernier.

### III. REPONSE MORPHO-PHENOLOGIQUE AU DEFICIT HYDRIQUE

#### 3.1 Floraison

##### 3.1.1 Evolution caractéristique

En 1992, la floraison femelle cumulée suit une courbe sigmoïde qui débute entre 40 et 45 jae et atteint son palier final entre 70 et 75 jae (Fig.11). Quelques épis secondaires fleurissent ensuite, mais ils n'atteindront pas la maturité, le remplissage des grains nécessitant au minimum 15 jours. Sur les plantes témoins, les 50 % de floraison sont atteints à 58 jae pour la variété IC30 et à 60 jae pour la variété HKP légèrement plus tardive. En considérant une évolution linéaire entre 45 et 70 jae, la vitesse moyenne de montée à floraison des épis est de 4 % par jour, soit un peu moins d'un épi tous les deux jours. Avant l'arrêt de l'irrigation, les poquets du traitement S montrent en moyenne une avance de 2 à 3 jours de leur floraison par rapport aux témoins. Nous retrouvons la variété IC30 en avance de 2 jours par rapport à la variété HKP (Fig.11). Au jour d'arrêt de l'irrigation (54 jae) les floraisons cumulées sont de 47 % pour IC30 et 33 % pour HKP.

En 1990, Malgré un nombre de tiges épiées ou montées très inférieur (3 contre 9.5 en 1992), la floraison garde un étalement important de l'ordre de 20 jours entre 50 et 70 jae (données non présentées). L'arrêt de l'irrigation intervient à un stade moyen de 40 % de floraison des épis (Tableau 7).

##### 3.1.2 Effet du déficit hydrique

Le dessèchement du sol entraîne une brève accélération de la floraison (entre 55 et 57 jae) puis un ralentissement après 4 jours sans irrigation (58 jae, Fig.11), soit pour une disponibilité globale de l'eau encore très élevée, autour de 80% de la réserve utile. A 70 jae, le pourcentage de floraison des plantes stressées est inférieur de 10% à celui des plantes témoins, ceci pour les deux cultivars. Cette analyse de la floraison est très globale car elle considère l'épi comme une entité alors que nous savons que le nombre de grains par épi diminue également, en particulier sur les épis ayant fleuri tardivement.

L'effet du déficit hydrique sur la floraison peut être représenté en exprimant le rapport des vitesses de floraison entre plantes stressées et plantes témoins en fonction de la réserve hydrique (Fig.12). Les vitesses de floraison des plantes témoins sont auparavant recalées sur celles du traitement stressé avant 54 jae (Fig.11). La relation présente un bruit important et montre globalement une décroissance linéaire. Au début du dessèchement, les rapports supérieurs à 1 indiquent une brève accélération de la floraison chez les plantes stressées, puis les rapports deviennent nettement inférieurs à 1 en deçà d'une réserve utile de 60 %.

### 3.1.3 Contrôle de l'allocation de la matière sèche

Dans l'expérimentation de 1992, l'évolution de la matière sèche des différents organes du poquet peut être représentée en fonction du pourcentage de floraison des brins épiés.

#### (i). Plantes témoins (Fig 13a)

Les comportements des deux cultivars s'avèrent extrêmement proches. L'arrêt de croissance des organes végétatifs aériens se situe vers 70%, et le début de la sénescence foliaire correspond à cette même date. L'arrêt de croissance racinaire apparaît plus tardif et se positionne plutôt à l'achèvement de la floraison. La croissance des épis est maximale durant la dizaine de jours entre les 2/3 et la fin de la floraison.

#### (ii) Plantes stressées (Fig 13b)

Sur les organes végétatif aériens, l'arrêt de croissance est observé dès la première mesure de matière sèche, 4 jours après l'arrêt de l'irrigation (58 jae), alors que le niveau de la réserve utile est encore supérieur à 75 %.

Le déficit hydrique entraîne donc un arrêt de croissance des organes végétatifs aériens plus précoce, qui se situent alors au environ de 50 % de floraison, soit entre 54 et 58 jae pour IC30s et à 58 jae pour HKPs. Le début de la sénescence foliaire coïncident avec les même périodes. La croissance racinaire est par contre maintenue jusqu'à la fin de la floraison

### **3.2 Evolution globale de la matière sèche des différents organes.**

La fin de la floraison qui intervient au milieu de la période de remplissage des grains, marque la séparation entre les deux phases d'évolution de la matière sèche en fin de cycle: une cinétique de croissance rapide et une cinétique plus lente, essentiellement de maturation des grains (Fig.13 et Fig.14).

En 1992, la fréquence des mesures (tous les 3 à 4 jours) permet de tester qu'en distinguant ces deux phases (P1 de 54 à 68 jae, et P2 de 68 à 83 jae), des approximations linéaires sont acceptables afin de caractériser globalement l'évolution des différents organes (Tableau 9). Les régressions fournissent les pentes moyennes journalières d'évolution des différents paramètres morpho-phénologiques et des valeurs intermédiaires à 54, 68 et 83 jae, plus représentatives que les mesures ponctuelles aux mêmes dates.

En 1990, les valeurs intermédiaires à 62, 77 et 92 jae permettent de calculer des pentes moyennes journalières d'évolution quand les écarts sont significatifs, et en faisant l'hypothèse d'une évolution linéaire (Tableau 10).

La représentation des différentes biomasses sous forme d'histogramme cumulé permet de mieux visualiser l'évolution globale de la structure des poquets (Fig.15 et 16).

#### **3.2.1 Epis**

Le nombre d'épis à la récolte est déterminé à la fin de la première phase (tableau 9 et 10). Sur les témoins il correspond globalement au nombre de tiges montées en début de floraison, autour de 9-10 tiges par poquet en 1992 et 3 tiges en 1990. Le déficit a empêché l'apparition de 2 à 3 épis en 1992 et de 0.5 épis en 1990.

En 1992, la vitesse de croissance et de remplissage des épis est équivalente entre génotypes sur les témoins : +12 g/m<sup>2</sup>/j en première phase et +7.5 g/m<sup>2</sup>/j en deuxième phase (Tableau 10). Le déficit entraîne une réduction de 40% de la vitesse dans la première phase (7.5). La vitesse diminue de 75% en deuxième phase (1.8). La croissance des épis de la variété HKP devient significativement inférieure à celle d'IC30 dans la première période de

déficit hydrique ( $P < 0.05$ ). L'écart qui en résulte se maintient jusqu'à la maturité et explique l'essentiel de la différence de rendement final entre IC30 et HKP.

En 1990, sur les témoins la vitesse de croissance des épis est relativement faible (+1 à 2 g/m<sup>2</sup>/j), mais en rapport avec la structure végétative réduite des plantes. Le décalage initial de poids des épis entre génotypes, en correspondance avec l'avancement de la floraison, est comblé à maturité (Fig.16 et Tab.10). Sur les stressés, après 15 jours de déficit, le poids des épis à 77 jae n'est pas significativement différent des témoins. En deuxième phase l'écart se creuse entre IC30 et HKP malgré la réhydratation.

### **3.2.3 Tiges et Limbes**

Globalement durant la période floraison-remplissage du grain le poids des tiges comme celui des limbes totaux évolue peu (Fig.15 et 16).

En 1992, la croissance des tiges notée durant la première phase sur les témoins disparaît avec le déficit hydrique (Tableau 9).

En 1990, la croissance des tiges pratiquement nulle en première période sur les témoins excepté sur HKP, devient négative avec le déficit et cela significativement sur HKP (-30%,  $P < 0.10$ ). En deuxième période, une croissance tardive des talles apparaît sur les témoins. Sur les plantes stressées, la réhydratation permet aussi une reprise de croissance des talles.

En ce qui concerne les limbes, leur évolution sera analysée dans le détail en terme de surface foliaire au paragraphe 4.1 . Les valeurs présentées dans le tableau 9 ne constituent que des ordres de grandeur des poids de limbes durant les deux périodes, un poids de 100 g.m<sup>-2</sup> correspondant environ à un indice de surface foliaire de 1.5.

### 3.2.3 Racines

A l'arrêt de l'irrigation, en pleine floraison, la matière sèche racinaire atteint dans les deux essais entre 45 et 70 g/m<sup>2</sup> sur 200 cm de profondeur, avec 70 à 80% de la biomasse dans les 30 premiers cm (Tableau 9 et 10). Bien qu'en faible quantité, des racines sont extraites jusqu'à la dernière profondeur de carottage (180-200 cm). Le rapport de masse entre racines et parties aériennes est de 30% en 1990 et 17% en 1992, ceci sans différences significatives entre génotypes. le niveau de rendement élevé correspond donc à une augmentation de la part relative de la biomasse aérienne.

En 1992, la matière sèche racinaire augmente encore durant la première période sur les témoins comme sur les stressés, c'est-à-dire jusqu'à la fin de la floraison, et ceci avec une vitesse supérieure sur la variété HKP ( $P < 0.10$ ). Les biomasses racinaires alors atteintes sont de 70 g/m<sup>2</sup> pour IC30 et 100g/m<sup>2</sup> pour HKP, sans différence entre les deux traitements hydriques (Tableau 9). Le rapport avec la partie aérienne tend à diminuer sur les témoins, tandis que sous l'effet du déficit hydrique il se maintient pour IC30 (17 %) et augmente pour HKP (25 %), ceci à la fin de la première période.

La croissance racinaire finale des témoins concerne l'horizon de surface (0-30 cm) tandis que le déficit hydrique entraîne un accroissement racinaire entre 30 et 200 cm de profondeur. Il s'en suit qu'à la fin de la floraison la part de la matière sèche racinaire en profondeur est passé de 30% sur les témoins à 40% (IC30) et 55% (HKP) sur les stressés.

A la maturité, la matière sèche racinaire estimée a légèrement diminué, vraisemblablement sous l'effet d'une sénescence non prise en compte par la méthode d'extraction (Fig. 15).

### 3.2.4 Biomasse totale et partition en épis

En 1992, au total la biomasse aérienne augmente sur les témoins d'environ +20 g/m<sup>2</sup>/j durant la première période et +5 g/m<sup>2</sup>/j durant la deuxième période (Tableau 9). En première période, la vitesse de croissance d'HKP apparaît supérieure de 35% à celle d'IC30 (différence non

significative). Le déficit hydrique entraîne une forte diminution de la croissance aérienne totale en première période (+8 g/m<sup>2</sup>/j) et pratiquement son annulation en deuxième période.

En intégrant l'évolution de la biomasse racinaire, les conclusions sont similaires, si ce n'est que l'écart de croissance totale se creuse entre les plantes témoins des génotypes : +19 g/m<sup>2</sup>/j pour IC30 contre +27 g/m<sup>2</sup>/j pour HKP. Sur les stressés, l'accroissement est identique entre génotypes et égal à 10 g/m<sup>2</sup>/j. *Ce résultat est fondamental car il montre que la différence d'accroissement des épis entre IC30 et HKP provient essentiellement de la partition relative de la matière sèche totale vers les épis.*

La partition de la matière sèche peut être visualisée en exprimant l'évolution du poids d'épis en fonction de la matière sèche totale aérienne (Fig.17-18). Le coefficient de partition correspond alors directement à la pente. Il peut être aussi obtenu indirectement par le rapport entre les pentes moyennes d'évolution des épis et de la matière sèche totale, intégrant ou non la biomasse racinaire (Tableau 13).

Sur les deux essais, le déficit hydrique provoque un accroissement de l'allocation de la matière sèche vers les épis.

En 1992, durant la première phase, les coefficients de partition de la matière sèche aérienne sont différents sur les témoins : 0.7 pour IC30 et 0.45 pour HKP (estimation directe). Cette différence se visualise par un décalage de la partition de plusieurs jours (Fig. 17, point à 58 jae), vraisemblablement en relation avec la relative précocité de floraison de IC30 par rapport à HKP. Sous l'effet du déficit hydrique les pentes deviennent égales à 1.0 pour IC30 et 0.84 pour HKP. En intégrant les racines, ces valeurs sont respectivement 0.8 et 0.6 (calcul par le rapport des pentes journalières).

En 1990, avec une partition déjà supérieure ou égale à 1 sur les témoins entre 62 et 77 jae (Fig.18), le déficit hydrique de 15 jours provoque jusqu'à une décroissance de la matière sèche aérienne avec un coefficient de partition de -0.77 sur HKP. La réhydratation à 77 jae est suivie sur les 3 génotypes d'un retour à une pente positive et inférieure à 1.

### **3.3 Conclusions partielles**

#### *biomasse racinaire*

Les poids de racines par m<sup>2</sup> et leur rapport avec la biomasse aérienne en fin de cycle sont très variables selon les expérimentations menées sur le mil. Chopart (1983) observe en absence de déficit hydrique et pour des niveaux de rendement élevés, des poids de 30 à 40 g/m<sup>2</sup> et des rapports de 5 à 7 %. Gregory (1982) obtient des valeurs de 60 g/m<sup>2</sup> et un rapport de 10 % qui augmente jusqu'à 16 % en condition de sécheresse. Azam-Ali et al. (1984a) note en condition de dessèchement du sol depuis l'installation, des valeurs particulièrement élevées de 150 g/m<sup>2</sup> pour un rapport de 50 % avec la biomasse aérienne. L'analyse des conditions d'expérimentation suggère que le rapport initial de biomasse entre racines et tiges diminue fortement avec l'accroissement de la partie aérienne et qu'il augmente lors d'un déficit hydrique.

Bieler (1992) trouve aussi à la floraison 80 % de la biomasse racinaire entre 0 et 30 cm, mais note que les 20 % restant représentent 50 % de la longueur totale du système racinaire. En absence de déficit hydrique, Chopart (1983) observe également une croissance racinaire jusqu'en fin de floraison en absence de déficit hydrique. Elle concerne essentiellement le chevelu racinaire fin, compartiment mal pris en compte par le seul poids racinaire. En condition de dessèchement du sol en surface, la localisation de l'accroissement racinaire final en profondeur suggère un approfondissement des capacités d'extraction, relativement confirmé par un fonctionnement des profils hydriques jusqu'à 150 cm de profondeur. Lors d'un essai préliminaire (Do et al., 1989), nous avons obtenu un résultat similaire avec une réaction racinaire encore plus marquée.

### *floraison et allocation de la matière sèche*

L'allocation de la matière sèche produite aux différents organes du peuplement peut être schématiquement paramétrée en fonction de l'évolution de la floraison des tiges épiées. En l'absence de contrainte, l'arrêt de croissance des organes végétatifs aériens et le début de la sénescence foliaire coïncident aux environs des 2/3 de la floraison. La floraison est très sensible au déficit hydrique du sol. Après une brève accélération, la montée à floraison des épis tardifs est inhibée proportionnellement à la diminution de la réserve disponible 4 jours après l'arrêt de l'irrigation, et l'arrêt de croissance des organes végétatifs aériens est avancé à cette date.

En résumé, la réponse du peuplement au déficit hydrique réduit le rendement potentiel par inhibition de la floraison et accroît la partition de la matière sèche vers les épis.

Dans l'essai "Rendements témoins faibles", la matière sèche totale stagne voire décroît alors que le poids des épis augmente durant le déficit hydrique, et les coefficients de partition deviennent alors supérieurs à l'unité.

La différence des rendement final en épi en 1992 entre IC30 et HKP, provient essentiellement d'une partition relative de la matière sèche totale vers les épis plus élevée chez IC30 vraisemblablement en relation avec une floraison plus avancée de 2 jours.

#### IV. EFFET DU DEFICIT SUR LE FONCTIONNEMENT HYDRIQUE FOLIAIRE

Les mesures physiologiques, centrées sur les 2<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> feuilles sous-jacentes de l'épi, sont réalisées sur des feuilles vertes où la sénescence quand elle existe reste limitée à une extrémité négligeable du limbe. Ces observations doivent alors être resituer dans le contexte évolutif de la surface foliaire verte totale durant les 30 jours séparant la pleine floraison de la maturité

##### **4.1 Evolution de la surface foliaire verte totale**

###### **4.1.1 Essai "rendements témoins élevés" (1992)**

Sur les plantes témoins, les indices de surface foliaire verte (GLAI) atteignent leur maximum vers 61 jae au 2/3 de la floraison du poquet, avec 1.9 pour HKP et 1.7 pour IC30 (Fig. 19a et 19b). La sénescence commence progressivement puis s'accélère après 68 jae, date qui correspond à l'achèvement de la floraison. L'écart de surface foliaire de 0.2 m<sup>2</sup> en faveur de HKP se maintient jusqu'à 79 jae. Il entraîne sur les deux périodes caractéristiques (56-68 jae et 68-79 jae) des "durées de surface foliaire verte" (GLAD) différentes entre les deux cultivars : 19 et 12 jours pour IC30, 21 et 15 jours pour HKP.

Sur les plantes stressées, la croissance de la surface foliaire est inhibée dès le début de dessèchement du sol, les maxima sont atteint au plus tard 4 jours après l'arrêt de l'irrigation, avec des LAI de 1.3 pour IC30 à 54 jae et de 1.6 pour HKP à 58 jae. Ensuite les surfaces foliaires décroissent rapidement à partir de 61 jae.

L'expression de la surface foliaire verte des plantes stressées en fonction de la disponibilité en eau (Fig.20) montre une évolution en deux temps : une phase de stabilité qui correspond à l'inhibition de croissance, puis une phase de forte sénescence où les évolutions des deux génotypes se rejoignent sur une même relation, suggérant une limite commune en fonction de la diminution de disponibilité en eau.

Par une inhibition rapide de la croissance foliaire finale et une sénescence avancée d'environ 7 jours, le déficit hydrique conduit à une diminution des durées de surface

foliaire verte. Elles deviennent égales à 14 et 7 jours pour IC30s, et 17 et 8 jours pour HKP. Durant la première période, cela correspond à une diminution de 26 % pour IC30 et 19 % pour HKP.

Une fois la sénescence déclenchée, la perte relative de surface ou de biomasse foliaire est équivalente entre plantes témoins et plantes stressées et correspond à un taux moyen de 7 % par jour.

#### **4.1.2 Essai "rendements témoins faibles"(1990)**

En 1990, les valeurs initiales de poids de limbes verts correspondent à des surfaces de l'ordre de  $0.65 \text{ m}^2/\text{m}^2\text{sol}$  (Fig.16), soit trois fois inférieures à celles obtenues en condition de fertilité améliorée. L'écart entre 1990 et 1992 est globalement proportionnel au nombre de tiges montées à raison d'une surface foliaire de  $0.2 \text{ m}^2$  par tige épiée. Sur les témoins, la sénescence foliaire "naturelle" commence dès la première phase. En supposant une évolution linéaire, la décroissance relative de la surface est de 2 à 3 % par jour. Le déficit provoque une nette accélération de cette sénescence avec une décroissance relative de 7 % par jour, sans différences significatives entre génotype. L'évolution relative du nombre de feuilles vertes par brins épiés montre aussi des cinétiques de décroissance équivalentes entre génotypes (Fig.21), ce dernier paramètre étant stable autour de 6.5 chez les plantes témoins durant cette période. Les cinétiques se décomposent en 3 phases: un palier entre 62 et 66 jae, une décroissance rapide entre 66 et 69 jae et une décroissance plus lente ensuite. La sénescence aurait donc débuté sur les brins-épiés après environ 4 jours de dessèchement superficiel du sol. En ce qui concerne les talles non fructifères, leur sénescence a débuté à peu près en même temps que celle des feuilles situées à la base des brins épiés, mais avec une vitesse telle que 7 jours après l'arrêt de l'irrigation, il ne restait pratiquement plus de limbes entièrement verts sur les talles. Sur les 15 jours de déficit, l'indice de durée de la surface foliaire verte totale est globalement réduit de 20% par rapport aux témoins, passant de 8.2 à 6.4 jours.

### 4.1.3 Conclusions partielles

En schématisant, les mesures physiologiques tendent à caractériser l'état et le fonctionnement hydrique d'unités foliaires vertes "privilégiées" dans un contexte d'évolution largement décroissante de la surface foliaire verte totale.

L'écart de surface foliaire initiale entre les essais "rendements faibles et élevés" est globalement proportionnel au nombre de tiges épiées. Ensuite, face au dessèchement du sol, le contrôle de la surface foliaire verte via l'arrêt de croissance et la sénescence foliaire est rapide, il est notable dès le 4<sup>ème</sup> jours après l'arrêt de l'irrigation dans les deux essais. La sénescence foliaire touche préférentiellement les talles non fructifères et les feuilles situées à la base des tiges épiées. Une fois la sénescence enclenchée, la vitesse relative de décroissance de la surface foliaire est relativement stable autour de  $7\% \cdot j^{-1}$ .

Les géotypes étudiés, en dehors de leurs surfaces foliaires initiales, ne montrent pas de différences significatives sur ce mécanisme de contrôle de la surface foliaire. En 1992, la surface foliaire initiale du cultivar HKP est supérieure à celle d'IC30, mais exprimée en fonction de la disponibilité en eau, son évolution montre une relation commune en deça de 60 % de la RU. Cette observation suggère une surface foliaire limite en équilibre avec la disponibilité de l'eau. Les couples moyens (Surface foliaire / %RU) de l'essai "Rendements faibles" de 1990 sont nettement inférieurs au nuage de points de la relation précédente. Mais les transpirations unitaires sont certainement plus élevées en 1990, car les "durées de surface foliaire verte" sont inférieures d'un facteur 3 en condition de faible fertilité alors que les consommations en eau ne sont inférieure que d'un facteur 2.

## 4.2 Sensibilité protoplasmique

La sensibilité intrinsèque des tissus foliaires à la déshydratation est estimée indirectement par la dégradation de l'intégrité membranaire suite à un trempage dans une solution de PEG à -2.5 MPa (Tableau 11).

L'ordre de grandeur des dommages relatifs est différent entre les deux essais : autour de 15% en 1990 et 60% en 1992, ceci malgré l'application d'un protocole identique. Nous n'avons pas d'explication, cela pourrait être le fait d'un facteur non maîtrisé du protocole, ou d'une réelle modification de la sensibilité protoplasmique sous l'effet d'une alimentation minérale différente.

Les conclusions sont de toutes façons identiques. Les sensibilités protoplasmiques des témoins sont équivalentes entre géotypes dans les traitements témoins comme dans les traitements stressés. Le pourcentage de dommages ne montre pas d'évolution significative sous l'effet du stress hydrique. Il est plutôt apparu un effet phénologique avec un durcissement plus ou moins marqué entre le stade épiaison-début floraison et le stade pleine floraison-début de remplissage, mais cela reste à approfondir.

Ces résultats infirment la neuvième hypothèse qui supposait que la sensibilité protoplasmique pouvait être différente entre les cultivars dits physiologiquement résistant (IC30) et sensibles (HKP et IC27) selon le classement de Fussel et Bidinger

### **4.3. Etat Hydrique**

#### **4.3.1 Paramètres Caractéristiques des relations Pression-Volume**

Les paramètres caractéristiques des relations pression-volume sont chez les plantes témoins du même ordre de grandeur entre les deux essais et sans différence entre génotypes (Tableau 12). Le contenu relatif en eau à turgescence nulle se situe autour de 80% ( $\pm 1$ ), le potentiel osmotique à turgescence nulle autour de -1.5 MPa ( $\pm 0.1$ ), le potentiel osmotique à turgescence maximale autour de -1.0 MPa ( $\pm 0.1$ ) et le module moyen d'élasticité pariétale varie entre 5.0 et 6.0 MPa.

En 1992, le déficit hydrique en phase de remplissage des grains n'entraîne pas de modifications de ces paramètres.

En 1990, entre le 2ème et le 10ème jour de contrainte apparaît sur les 3 génotypes un abaissement du contenu relatif à turgescence nulle (73%) et du module d'élasticité (4.2 MPa). Sur ces termes moyens, le phénomène n'est significatif que sur le contenu relatif à turgescence nulle de la variété IC30. L'importance de ce mécanisme reste difficile à évaluer mais dans tous les cas, en augmentant l'élasticité pariétale il va dans le sens d'une diminution de l'impact de la déshydratation sur la turgescence. Dans le même temps il faut noter la stabilité des potentiels osmotiques à turgescence nulle et turgescence maximale, stabilité qui indique l'absence d'ajustement osmotique à ce niveau de mesure.

Compte tenu de la gamme de variation des seuils de contenu relatif en eau et de potentiel à turgescence nulle, nous considérerons pour la suite de l'analyse que la turgescence nulle est au moins atteinte pour des contenus relatifs inférieurs à 75 % ou des potentiel hydrique inférieurs à -1.6 MPa.

#### **4.3.2 Contenu relatif en eau**

De la floraison à la récolte, l'état hydrique des parties vertes des plantes n'est affecté ni par l'âge ni par la nature du cultivar: en 1990 comme en 1992, le contenu relatif en eau (CRE) des plantes témoins fluctue entre 95 et 85 % (Fig.22-23).

Sur le traitement sec, le CRE a commencé à décroître dès le 4ème jour sans irrigation en 1990 (66 jae), le 7ème jour en 1992 (61 jae) (Fig.22-23).

En 1992, la sécheresse prolongée fait chuter le CRE jusqu'à 60-65% à 75 jae. Le seuil de turgescence nulle est atteint en milieu de journée entre 63 et 65 jae, soit entre 9 et 11 jours après arrêt de l'irrigation. Les deux variétés se différencient ensuite entre 65 et 72 jae, lorsque le CRE remonte temporairement de 75 à 80% chez IC30s tandis qu'il diminue de façon continue chez HKPs.

En 1990, les CRE les plus faibles (74 %) sont atteints entre le 7ième et 9ième jour après l'arrêt de l'irrigation. Ces minima se situent à la limite de la turgescence nulle. A 70 jae, les CRE réagissent rapidement à une pluie de 6 mm tombée la veille au soir. Entre 72 et 76 jae, suite à des problèmes techniques nous n'avons pu effectuer de mesures physiologiques complètes mais les quelques observations faites permettaient de conclure à une stabilisation du déficit hydrique foliaire et non à une aggravation. Deux jours après la réirrigation l'état hydrique des plantes est redevenu équivalent à celui des plantes-témoins.

### **4.3.3 Potentiel hydrique foliaire**

Sur les plantes-témoins, les potentiels hydriques foliaires minima (mesurés à 13h30 TU en 1990, 13h00 TU en 1992) restent stables entre les deux essais : quels que soient la variété et l'âge des plantes,  $\Psi_{\min}$  est resté voisin de -1.1-1.2 MPa de la floraison à la récolte (Fig.24-25).

En 1992, le potentiel hydrique décroît significativement à 61 jae pour HKP et à 63 jae pour IC30 ( $P < 0.10$ ) atteignant -1.5 MPa, ceci entre 7 et 9 jours après l'arrêt de l'irrigation. La figure (26) montre que le potentiel hydrique foliaire, comme le contenu relatif en eau d'ailleurs, commence à décroître pour une disponibilité en eau proche de 65 %. Les deux variétés se différencient nettement ensuite : après 11 jours de sécheresse (65 jae),  $\Psi_{\min}$  est de -1.7 MPa pour les deux variétés, soit une valeur légèrement inférieure à la turgescence nulle, par la suite IC30s maintient cette valeur jusqu'à la récolte alors que chez HKPs  $\Psi_{\min}$  chute de -1.7 à -2.3 MPa entre 65 et 72 jae. A égale disponibilité en eau du sol

(Fig.26), le potentiel hydrique inférieur observé sur HKP suggère une plus faible capacité de ce cultivar à extraire l'eau du sol et à satisfaire la demande climatique.

En 1990, le déficit hydrique foliaire est plus faible, les potentiels hydriques mesurés en milieu de journée ne sont pas inférieurs à -1.3 MPa, et les plantes sous contrainte ne se distinguent des témoins que par une diminution plus rapide du potentiel en début de journée, atteignant dès 11h30 (TU) les valeurs de  $\Psi_{\min}$  mesurées à 13h30 (Fig.25). Les différences variétales sont faibles et suggèrent que, dans la première semaine de sécheresse, le déficit hydrique était plus marqué chez IC27 et HKP que chez IC30.

#### 4.3.4 Conclusions partielles

Les valeurs seuils de turgescence nulle ( $CRE = 80-75\%$  et  $\Psi = -1.5-1.6$  MPa) se situent dans la gamme inférieure des valeurs précédemment obtenues pour le mil (Henson, 1982; Henson et al., 1982b, 1983a; Laffray et al., 1986; Dassa-Girard, 1987; Conover et Sovonick-Dunford, 1989; Nunes de Pinho, 1992). Par contre ces auteurs notent systématiquement un ajustement osmotique de faible amplitude de 0.2 à 0.5 MPa que nous n'observons pas. De toutes façons, cette caractérisation confirme la huitième hypothèse de travail qui supposait principalement un rôle peu significatif des mécanismes de maintien de la turgescence foliaire à l'échelle cellulaire.

Compte tenu de l'intensité de la demande évaporative, la vitesse de développement du déficit hydrique foliaire est relativement faible. Le contrôle de la surface foliaire intervient avant son apparition. Le seuil de turgescence nulle ne sont clairement atteints que dans l'essai avec des rendements témoins élevés et après 10 jours de dessèchement du sol

La comparaison entre les évolutions du contenu relatif en eau et du potentiel hydrique foliaire mesurés au même moment souligne certains découplages :

- En 1990, le contenu relatif en eau décroît en milieu de journée alors que le potentiel hydrique n'est pas affecté.
- En 1992, le potentiel hydrique est stable chez IC30 à partir de 65 jae alors que le contenu relatif en eau évolue. En phase d'épiaison (49 jae), lors de la contrainte hydrique

involontairement imposée, le niveau des contenu relatif en eau confirme la faible disponibilité de l'eau du sol pour l'ensemble des plantes alors que le potentiel hydrique reste élevé.

Dans l'ensemble, le contenu relatif en eau apparaît lors de ces découplages plus sensible aux conditions du milieu que le potentiel hydrique.

## 4.4 Conductance foliaire

### 4.4.1 Conductance stomatique

Durant les périodes de mesures, le PAR en milieu de journée est relativement stable autour de 1700  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$  et le Déficit de Saturation de l'air atteint un maximum entre 6 et 7 KPa, sa moyenne (entre le minimum et le maximum de la journée) étant de 3.8 KPa.

#### *effet du stade phénologique*

En absence de limitation hydrique, les conductances stomatiques mesurées en milieu de journée ( $g_{\text{sm}}$ ) sont maximales en phase d'épiaison-début floraison, où les valeurs moyennes varient en 1990 entre 12 et 16  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Fig.28), sans différences significatives entre les 3 géotypes. En pleine floraison (entre 55 et 60 jae) les conductances commencent à diminuer avec des valeurs entre 8 et 12  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$  équivalentes entre les deux essais (Fig 27-28). Ensuite après 60 jae les conductances se stabilisent entre 6 et 8  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$  jusqu'à la maturité, en 1990 comme en 1992, ce qui correspond à la moitié des niveaux de conductance mesurés à l'épiaison.

#### *effet du déficit hydrique*

Sur les traitements secs, la suspension de l'irrigation a entraîné une diminution significative de  $g_{\text{sm}}$  dès le 4ème jour de sécheresse (66 jae en 1990, 58 jae en 1992) (Fig.27-28).  $g_{\text{sm}}$  s'est ensuite stabilisé autour de 0.16  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (4  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) en 1990, et de 0.1  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (2.5  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) en 1992, sans différences variétales significatives ( $P < 0.90$ ). En 1990, 6 jours après la reprise des irrigations,  $g_{\text{sm}}$  retrouve des valeurs comparables à celles des témoins (0.28  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  = 7  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$ ). En considérant la gamme de variation de la conductance entre la valeur moyenne des témoins et une valeur minimale de 2  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$  correspondant à une fermeture quasi-complète des stomates, le niveau moyen de régulation stomatique en milieu de journée est de 60 % en 1990 et de 90 % en 1992.

Les remontées des conductances stomatiques à 63 jae en 1992 (Fig.27) et 70 jae en 1990 (Fig.28) montrent que la régulation stomatique est rapidement réversible suite à une

pluie de 6 mm tombée la veille qui a humecté très temporairement la surface du sol et des feuilles, l'ETP étant de 8.5 mm.j-1.

Les relations entre la conductance stomatique et l'état hydrique foliaire ne sont pas simples :

- En 1990, la régulation stomatique se produit alors que le potentiel hydrique foliaire est stable à l'inverse du contenu relatif en eau.
- En 1992, la conductance stomatique diminue significativement dès le 4<sup>ième</sup> jour de contrainte (58 jae) alors qu'un déficit hydrique foliaire (contenu relatif et potentiel) ne commence à se distinguer qu'à partir du 7<sup>ième</sup> jour de contrainte (61 jae). Après le 11<sup>ième</sup> jour de contrainte (65 jae), quand les CRE et  $\Psi_{min}$  deviennent inférieurs aux seuils de turgescence nulle (75 % et -1.6 MPa), les conductances sont stables pour les deux géotypes à une même valeur minimale (2.5 mm.s-1).

L'expression de la conductance stomatique relative (entre 0.44 et 0.08 mol/m<sup>2</sup>/s avant 60 jae, entre 0.28 et 0.08 mol/m<sup>2</sup>/s après 60 jae) des plantes stressées en fonction de la disponibilité en eau (Fig.29), montre une réponse rapide de la conductance qui diminue jusqu'à un niveau de 50 % puis une évolution lente jusqu'à 90 %.

Le contrôle de la surface foliaire totale induit par le dessèchement superficiel du sol est au moins aussi rapide que la régulation stomatique. Il apparaît également après 4 jours de contrainte, via l'arrêt de croissance en 1992 et la sénescence en 1990, mais ce processus de morphogénèse a un temp de réponse forcément plus long. Ce qui suggère un signal encore plus précoce que celui induisant la régulation stomatique.

#### **4.4.2 Conductance du couvert**

La conductance du couvert définit la capacité transpiratoire du poquet. Son estimation à partir des mesures porométriques et de la surface foliaire totale suppose un fonctionnement homogène du couvert par rapport aux échantillonnages effectués sur les feuilles supérieures

des tiges épiées, hypothèse sur laquelle nous reviendrons. La conductance stomatique est intégrée à l'échelle de la journée en considérant sa valeur nulle à 8h et 19h.

#### *en fonction du temps*

Les conductances du couvert estimées à 49 jae sont faibles et équivalentes aux valeurs obtenues sur le traitement stressé après 7 jours de contrainte volontaire (61 jae, Fig.30). A 56 jae, les niveaux des conductances ont doublés et se regroupent entre cultivars indépendamment du traitement hydrique différencié depuis 2 jours. Ensuite le traitement hydrique devient déterminant sur les évolutions des conductances du couvert qui se regroupent indépendamment des cultivars.

Sur les plantes témoins, la sénescence foliaire et l'abaissement de la conductance stomatique liées au stade phénologique entraînent après les 50% de floraison une décroissance importante de la conductance du couvert jusqu'à la fin de la floraison à 68 jae. Ensuite durant la maturation des grains, les valeurs sont relativement stables.

Sur les plantes stressées, le dessèchement du sol entraîne une réduction de la conductance dès le 4<sup>ème</sup> jour après l'arrêt de l'irrigation (58 jae), la décroissance est très rapide jusqu'à 65 jae, puis devient lente pour pratiquement s'annuler à maturité.

#### *en fonction de la réserve disponible*

Exprimée en fonction de la réserve disponible (Fig. 31a), la conductance du couvert des plantes stressées révèle une forte relation linéaire ( $n = 20$ ,  $R^2 = 0.899$ ) qui définit une conductance maximale de  $2.9 \text{ mm.j}^{-1}.\text{KPa}^{-1}$  pour 100 % de la RU et son annulation à 29 % de la RU. Les 4 points relatifs aux conductances estimées à 49 jae, lors d'un déficit involontairement imposé à l'ensemble des plantes avec une RU entre 40 et 50 % , sont proches du nuage de points du traitement stressé de l'expérience proprement dite. Le nuage de points relatifs aux plantes témoins est dispersé sous l'effet de l'âge mais centré sur la partie de la relation linéaire qui concerne une réserve disponible en eau supérieure à 70 % Fig.31b.

#### 4.4.3. Conductance globale estimée par le rapport entre transpiration et déficit moyen journalier de saturation de l'air

Pour un couvert très discontinu comme les champs de mil cultivés traditionnellement ( $LAI_{max} < 2$ ), la conductance aérodynamique est élevée et l'atmosphère "intra-canopée" proche de l'atmosphère ambiante (notion de faible "découplage" de Jarvis et McNaughton, 1986). La transpiration est essentiellement fonction de la conductance du couvert et du déficit de pression de vapeur d'eau entre la feuille et l'air ambiant selon l'expression :

$$TR = g_c \times ((e^*(T_c) - e_a) / P_a)$$

où,  $TR$  est la transpiration et  $g_c$  la conductance du couvert,  $e_a$  et  $e^*$  sont la pression de vapeur et la pression de vapeur saturante de l'air,  $T_c$  est la température foliaire et  $P_a$  la pression atmosphérique.

En supposant qu'à l'échelle de la journée, la température des feuilles est équivalente à celle de l'air, cette expression peut être simplifiée en utilisant directement le déficit de saturation de l'air ambiant. Et le rapport entre les transpirations des plantes stressées estimées par le bilan hydrique du sol et le déficit moyen de saturation de l'air durant la période de mesure (3.8 KPa) fournit une expression homogène avec une conductance "globale" du couvert à l'échelle de la journée et indépendante des mesures porométrique. Cette expression simplifiée a montré sa relative pertinence dans l'analyse de l'efficacité hydrique des cultures pour des conditions de demande évaporative variable (voir la revue bibliographique; TANNER et SINCLAIR, 1983; MONTEITH et al, 1989; SQUIRE, 1990).

En excluant les conductances élevées estimées en début de contrainte par la méthode "porométrique", les deux types d'estimation montrent une bonne corrélation linéaire ( $n = 18$ ,  $R^2 = 0.86$ ) avec une pente égale à l'unité (Fig.32). Les valeurs particulièrement élevées mesurées en début de contrainte en extrapolant les mesures porométriques à l'ensemble du couvert, sont certainement surestimées. Nous avons pu observer en début de contrainte en 1990 une régulation stomatique plus forte sur les brins secondaires avant leur sénescence (données non présentées). Ceci a été également noté en laboratoire par l'équipe du Professeur Louguet (Nunès de Pinho, 1992). Nous considérons les conductances

maximales estimées par la méthode "neutronique" plus proche du fonctionnement moyen du couvert.

Avec cette dernière estimation, nous retrouvons une relation claire entre la conductance globale du couvert et la disponibilité de l'eau, mais avec une forme plus curviligne et une tendance asymptotique vers une valeur maximale entre 1.5 et 2.0 mm.j-1.KPa. La régression linéaire sur l'ensemble des points ( $n = 19$ ,  $R^2 = 0.77$ ) définit une conductance maximale de 2.1 mm.j-1.KPa-1 et son annulation à 21 % de la RU. En 1990, la conductance globale calculée de la même façon mais pour l'ensemble de la période (0.6 mm.j-1.KPa pour une RU moyenne de 56 %) se situe dans la partie inférieure du nuage de point observé en 1992 (Fig.33).

#### **4.4.4 Discussion**

##### *conductance stomatique des plantes témoins*

Les conductances mesurées en milieu de journée sont équivalentes aux valeurs citées par les auteurs ayant travaillé en saison des pluies (Wallace et al., 1990, 1993) et en saison sèche (Azam-Ali et al., 1983, 1984; Henson et al., 1983a; Squire et al., 1984). Ce résultat confirme en particulier la faible sensibilité stomatique du mil à un déficit de saturation de l'air élevé en conditions naturelles. La forte décroissance de la conductance après le stade épiaison-floraison est également précisée (Henson et al., 198 ; Squire et al., 1984; Wallace et al, 1990).

##### *régulation stomatique des plantes stressées*

Par contre les résultats de la bibliographie sont partagés quant à l'importance allouée à la régulation stomatique lors d'une diminution de la disponibilité en eau. Il nous apparaît que ces essais peuvent être séparés selon la vitesse d'installation de la contrainte hydrique. Pour une vitesse élevée , la régulation stomatique est généralement importante. Ceci correspond aux essais menés en saison sèche "chaude" (nous même en 1992 et dans une moindre mesure en 1990; Henson et al., 1983) ou "froide" avec une densité de plantation élevée (Squire et al., en 1984 avec 27 plantes par m<sup>2</sup>), et d'une façon générale aux essais

menés en laboratoire (Dassa-Girard, 1987; Nunes de Pinho, 1992). Pour une vitesse modérée d'installation de la contrainte, la régulation stomatique est pratiquement absente alors que le contrôle de la surface foliaire via l'arrêt de croissance ou la sénescence est systématiquement présent. Ce cas correspond aux essais menés en saison des pluies (Wallace et al, 1993) et en saison sèche "froide" avec une densité de plantation modérée (Azam-Ali et al., 1984). Dans un essai préliminaire en contre-saison froide à Niamey (Do et al., 1989), nous avons également, observé en situation de déficit hydrique de fin de cycle, une accélération de la sénescence foliaire (décroissance moyenne de 8 % par jour de la surface foliaire) alors que les mesures physiologiques sur les parties vertes ne signalaient aucunes différences significatives de la conductance stomatique et de l'état hydrique foliaire par rapport aux plantes témoins.

En conclusion, lors d'un déficit hydrique du sol, le contrôle de la surface foliaire via l'arrêt de croissance ou la sénescence foliaire est une réponse systématique. La régulation stomatique apparaît alors comme un mécanisme complémentaire dont l'importance est fonction de la vitesse d'installation de la contrainte hydrique. Compte tenu de leur précocité, les deux types de réponses ne peuvent être directement fonction de l'état hydrique foliaire mais plutôt dans un premier temps de la disponibilité de l'eau dans l'horizon supérieur du sol. La réduction rapide de la conductance du couvert qui en résulte représente un mécanisme d'évitement de la sécheresse qui permet aux plantes sous contrainte de limiter la dégradation voire de maintenir l'état hydrique des limbes verts "privilegiés".

#### *conductance globale du couvert*

Nous avons obtenu par deux méthodes indépendantes une réponse de la conductance globale du couvert à la diminution de disponibilité de l'eau, réponse commune aux deux génotype.

Cette relation suggère principalement que la conductance du couvert est en équilibre dynamique avec la disponibilité de l'eau. Cela signifie que pour un niveau de réserve disponible, il y aurait une conductance maximale que la plante ne peut dépasser. Meinzer et Grantz (1990) ont développé cette idée pour des plants de canne à sucre bien irrigués. Ils

parlent de coordination dans le système sol-plante-atmosphère entre la conductance en phase gazeuse (conductance du couvert) et la conductance en phase liquide (disponibilité de l'eau du sol pour les racines et conductance axiale) assurant l'homéohydrie des parties aériennes. Pour un niveau de disponibilité de l'eau élevée, ils montrent qu'indépendamment de l'état hydrique foliaire la conductance stomatique varie rapidement en fonction des modifications de la surface foliaire totale pour se maintenir à une valeur de conductance totale donnée. Ce niveau d'équilibre de la conductance est de plus abaissé par simple taillage d'une partie du système racinaire. Les travaux antérieurs de Black et Squire (1979) sur le mil, ont également montré par l'intermédiaire de défoliation cet équilibre entre conductance stomatique et surface foliaire totale pour des plantes bien irriguées.

Nos résultats soutiennent cette notion de conductance du couvert en équilibre et suggèrent son extension à des conditions de disponibilité en eau décroissante où la réponse même de la surface foliaire est prépondérante.

Une telle capacité de réduction de la conductance du couvert sans que l'état hydrique foliaire ne soit forcément déficitaire suggère l'intervention de médiateurs chimiques en provenance du système racinaire. L'absence de seuil suppose une production de médiateurs chimiques qui suivent progressivement le dessèchement du sol depuis les horizons les plus superficiels comme le décrivent par exemple Zhang et Davies (1989 in Sharp et Davies, 1990). La précocité de réaction est cohérente avec l'existence en 1990 et 1992 de quantités d'eau disponible dans la partie inférieure du profil en fin de cycle de dessèchement. En effet cette réponse est "conservative", elle ne tend pas à prélever au maximum les réserves en eau du sol mais plutôt à éviter la déshydratation de la partie verte du feuillage directement concernée par le remplissage des grains. Dans ce sens les prélèvements hydriques en situation de sécheresse sont plus directement fonction du nombre de puits carbonés en place au début de la période, faible en 1990 et élevé en 1992.

Les réserves à émettre quant à la clarté de la relation obtenue sont nombreuses. La réserve principale tient à la globalité des paramètres qui la composent : la conductance "journalière" du couvert, le déficit moyen de saturation de l'air, la réserve en eau

"disponible" sur 200 cm de profondeur. Chacun de ces paramètres moyens peut représenter des situations spatio-temporelles différentes. Nous avons vu qu'à l'intérieur du couvert le fonctionnement hydrique des feuilles peut être hétérogène selon le stade phénologique des brins ou le niveau foliaire. Au cours de la journée, l'évolution de la demande évaporative peut être également variable pour une même valeur de déficit moyen de saturation de l'air. La réserve utile ou disponible est certainement le terme le plus global . Autant sa définition est claire dans des essais en pots ou container, autant elle est délicate au champ et en particulier pour des espèces réputées pour la profondeur de leur enracinement. Un même niveau de réserve utile peut correspondre à des disponibilités en eau réelles différentes suivant les caractéristiques de l'interface sol-racine dans les trois dimensions de l'espace. Les réactions racinaires que nous avons observé montrent que même dans une phase aussi tardive que le remplissage des grains ces caractéristiques ne sont pas figées. En conséquence les caractéristiques de la relation obtenue sont certainement spécifique de nos conditions d'expérience (éclairage, structure du peuplement, type de sol, densité de surface, enracinement, ....).

La notion de conductance du couvert en équilibre avec la disponibilité de l'eau du sol ouvre une possibilité de modélisation interactive entre le contrôle de la surface foliaire et la conductance stomatique. D'autre part, l'établissement de la relation à l'échelle journalière permet d'envisager son utilisation avec un pas de temp adapté à une simulation de la production finale.

## V EFFICIENCE HYDRIQUE GLOBALE

Dans une première approche, le rendement final peut être schématiquement relié au fonctionnement hydrique en utilisant le modèle proposé par Passioura (1977):

Rendement en grains = Quantité d'eau transpirée x Efficience de l'eau en matière sèche x Indice de récolte (1)

ou, en se limitant à l'augmentation du poids d'épis (DEp) entre la floraison et la maturité :

$$DEp = Qté \text{ d'eau transpirée} \times \text{Efficience de l'eau} \times \text{Partition en épis} \quad (2)$$

En considérant une évolution linéaire des paramètres morphologiques et de la transpiration sur une période donnée :

$$DEp = (SFv * TRu * t) \times Ee \times Pep \quad (3)$$

où SFv, est la surface foliaire verte moyenne de la période en  $m^2/m^2$ ,

TRu, la transpiration unitaire moyenne de la période en  $kg/m^2/j$ ,

t, la durée de la période en jours,

Ee, l'efficience de l'eau transpirée en matière sèche en g/kg,

Pep, la partition de la matière sèche en épi, en g/g.

Les données disponibles sur la période de croissance rapide des épis sont exprimées selon cette schématisation dans le tableau 13.

### 5.1. Quantité d'eau transpirée

Le niveau de conductance globale du couvert à 100 % de la réserve disponible ( $2 \text{ mm.j}^{-1} \cdot \text{KPa}$ ) fournit un ordre de grandeur de la transpiration des plantes irriguées entre 7 et 8  $\text{mm.j}$ . La transpiration unitaire obtenue par le rapport avec la surface foliaire moyenne se situe alors à  $4.5 \text{ mm.j}^{-1}/m^2$

En condition de déficit hydrique, à la fin de la première période la quantité d'eau extraite varie entre 63 mm (HKP) et 69 mm (IC30), soit près de 90 % de la réserve disponible sur le premier mètre de sol.. En schématisant, sans réponse "conservative" des plantes, c'est-à-dire avec la transpiration des témoins, cette quantité d'eau aurait été consommée en 8 jours au lieu

de 14 jours en réalité. Cette "économie" de l'eau du sol a été permise par une réduction de 40% de la transpiration qui provient pour 25% de la réduction de surface et pour 15% de la régulation stomatique. Entre géotypes, la variété HKP présente simultanément une surface foliaire verte moyenne plus importante (1.4 contre 1.1) et une transpiration unitaire plus faible (3.2 contre 4.4 mm ou kg/m<sup>2</sup>feuilles). Ce qui est cohérent avec un déficit hydrique foliaire plus marqué chez HKP

Au niveau racinaire, le maintien d'une croissance de fin de floraison et sa localisation préférentielle en profondeur par rapport aux témoins dénote une tendance à l'accroissement du potentiel d'extraction des ressources en eau du sol. Les profils hydriques montrent un prélèvement jusqu'à 150 cm de profondeur sur les deux variétés. La croissance racinaire finale plus marquée sur la variété HKP par rapport à IC30 ne s'est pas traduite par une extraction de l'eau plus importante. En période de floraison-remplissage du grain, les caractéristiques du système racinaire avant le déclenchement de la sécheresse sont vraisemblablement plus importantes que les réactions ultérieures, mais cela reste à préciser. Les études en rhizotron de la croissance racinaire en phase juvénile (0-30 jours) réalisées en collaboration avec le CERAAS de Bambey au Sénégal (Batcho *et al.*, 1990), montrent que le front racinaire peut atteindre une profondeur de 80 cm, en 30 jours en absence de déficit hydrique et en 20 jours sans apport d'eau depuis le semis, cela sans différences significatives entre les variétés IC30 et HKP. L'intérêt d'accompagner l'estimation de la matière sèche d'une caractérisation plus fonctionnelle du système racinaire à la floraison (carte d'impacts, longueurs,..) est ici souligné.

En 1990, en conditions de dessèchement les transpirations unitaires obtenues, en moyenne de 5.3 kg/m<sup>2</sup> suggèrent par comparaison aux témoins de 1992 et avec une demande climatique similaire une absence régulation ou de déficit marqué à l'échelle unitaire, tandis que la surface transpirante se réduisait en moyenne de 25%. Cette information confirmerait le déficit hydrique du sol relativement faible observé, l'eau étant encore largement disponible entre 50 et 100 cm de profondeur.

## **5.2. Efficience de l'eau**

L'efficience en matière sèche, calculée ou non en intégrant la croissance racinaire, varie en première période autour de 3.0 g ms/kg sur les plantes témoins et 2.0 g ms/kg sur les plantes stressées (Tableau 13). Elle diminue donc sous l'effet du déficit hydrique, bien que le calcul approximatif de la transpiration des plantes témoins ne permette pas de juger précisément de l'ampleur de la décroissance.

L'efficience de l'eau est inversement proportionnelle au déficit de saturation de l'air (Tanner & Sinclair, 1983). Multipliée par le déficit moyen de saturation de l'air ( $E_e \cdot DPVS$ ), nous obtenons des valeurs de 10.8 et 7.6 g ms.kPa.kg<sup>-1</sup> respectivement pour les plantes témoins et les plantes stressées, valeurs encadrant la moyenne de 9.5 qui apparaît relativement conservative chez le mil pour des essais menés dans différentes conditions climatiques (Monteith et al., 1989; Squire, 1990).

### **5.3. Partition de la matière sèche en épis**

En condition de déficit hydrique, l'accroissement de la partition de la matière sèche produite vers les épis constitue, après l'économie de l'eau du sol, la seconde adaptation remarquable des plantes.

En 1992, en considérant la matière sèche totale, aérienne et racinaire, le coefficient de partition a évolué en moyenne de 0.5 à 0.7 durant la phase principale de croissance des épis. En appliquant l'équation (3) avec les termes moyens de quantité d'eau transpirée (67 mm) et d'efficience (2.3), l'écart entre les coefficients correspond à un gain de 30% sur le poids d'épis final. Cet accroissement de la partition vers les épis compense la diminution de l'efficience de l'eau en conditions de stress, comme le montrent les efficacités rapportées au poids d'épis exactement similaires entre stressés et témoins (tableau 13). Entre géotypes, IC30 et HKP montrent en condition de déficit un écart de 0.2 points (0.8 contre 0.6) qui explique l'essentiel de la différence finale de poids d'épis. Cet écart qui existait déjà sur les témoins (0.67 contre 0.40) est certainement fonction de la précocité de floraison qui conditionne en particulier l'allocation de la matière sèche vers les épis. Cela constitue une explication de la corrélation

positive trouvée sur l'ensemble des répétitions (géotypes confondus) entre l'avancement de la floraison et le rendement final en condition de stress hydrique.

Les résultats de 1990 dans des conditions de fertilité du sol beaucoup plus faibles montrent que le coefficient de partition de la matière sèche aérienne peut devenir négatif en situation de stress : pour la variété HKP il a évolué de 0.6 sur les témoins à -0.77 sur les stressés. Cette observation suggère qu'il y a eu mobilisation de matière accumulée avant le déficit hydrique. Un bilan simultané de la matière sèche racinaire serait nécessaire pour conclure sur la répartition entre translocation éventuelle vers les racines et respiration, bien que la déplétion relativement faible du réservoir hydrique du sol suggère plutôt une destination essentiellement énergétique.

La stagnation et a fortiori la décroissance de la matière sèche totale en 1990, souligne une limite du schéma utilisé (3) qui ne peut être appliqué dans ce cas. Seule une efficacité rapportée au poids d'épis peut être calculée, elle est en moyenne de 0.6 g/kg par rapport à 1.5 g/kg en 1992. Le modèle de Passioura (1977) s'applique en fait à un cycle complet de croissance.

## VI. CONCLUSIONS

Les résultats obtenus sur la réponse du peuplement de mil à un déficit hydrique de fin de cycle, ont permis de dégager simultanément des points essentiels.

1. La composante essentielle du niveau et de la stabilité du rendement final est le nombre de grains par unité de surface. L'effet du déficit hydrique sur le coefficient de battage moyen est relativement faible et le poids final des épis constitue un bon indicateur du rendement en grains.

2. L'état initial du peuplement, en l'occurrence du poquet, joue un rôle important à travers sa structure initiale morphologique et phénologique initiale. Le nombre de tiges épiées conditionne globalement la surface transpirante et le rendement potentiel. La floraison présente une sensibilité particulière au déficit hydrique et son avancement explique 20 à 40 % de la variance du rendement final.

3. La réponse à la diminution de la disponibilité en eau du sol comprend un approfondissement du potentiel d'extraction racinaire et une réduction précoce et rapide de la transpiration totale. L'approfondissement du potentiel d'extraction racinaire est conclu d'après le maintien d'une croissance racinaire terminale (jusqu'à la fin de la floraison) et sa localisation en profondeur. Mais son impact réel en terme de fonctionnement n'a pas été précisé. La réduction de transpiration précède l'apparition d'un déficit hydrique foliaire marqué. Elle résulte d'une part d'un contrôle systématique de la surface foliaire via l'arrêt de croissance et la sénescence foliaire, et d'autre part d'une régulation stomatique complémentaire dont l'importance dépend de la vitesse d'installation de la contrainte hydrique.

4. La contribution de la matière sèche des tiges au remplissage des épis n'est pas apparue clairement. Seule, une diminution significative de matière sèche des tiges a été notée chez le cultivar révélant le plus grand déficit de croissance des épis dans l'essai à faible rendement (1990).

5. A l'échelle foliaire, les mécanismes potentiels de maintien de la turgescence sont peu significatifs (augmentation de l'élasticité pariétale) ou absent (ajustement osmotique) dans le cadre de mesures globales sur échantillons de limbe.

6. Entre cultivar présumés "résistant" et "sensible" à un stress hydrique terminal, d'après un criblage effectué sur plus de 40 géotypes, les sensibilités protoplasmiques (H9) et les réponses physiologiques globales sont apparues équivalentes.

Dans les deux essais à faible et haut rendement, le cultivar présumé "résistant" (ICMVIS 86330) montre sous contrainte hydrique un rendement final supérieur au cultivar présumé "sensible" (HKP). Mais les structures morpho-phénologiques initiales bien que très proches ne sont pas parfaitement identiques. En particulier, le cultivar présumé résistant présente systématiquement une avance de 2 jours dans l'avancement de la floraison, laquelle s'étale en moyenne sur 25 jours. Il est alors difficile de savoir si cela suffit à expliquer toute la différence de rendement final.

D'autre part, d'une façon générale les paramètres moyens sont entachés d'une incertitude relative élevée de l'ordre de 30 %, inhérente à la variabilité d'expression phénotypique des mils cultivés au champ, variabilité qui augmente avec la baisse de la fertilité moyenne du sol. De fait, un écart de 20 % n'est pas significatif alors que son impact sur le rendement final peut être déterminant par le jeu des interactions.

En conclusion, le seul moyen a priori d'évaluer l'importance relative des principaux paramètres identifiés est développer un modèle quantitatif de simulation de la réponse du peuplement au déficit hydrique du sol qui aboutisse à une estimation du poids d'épis final. Cet objectif présente l'intérêt plus général d'intégration des différentes hypothèse dans un schéma dynamique de la réponse du peuplement.

## **Chapitre 4 : MODELE DE REPONSE DE LA CROISSANCE DES EPIS AU DEFICIT HYDRIQUE**

### **I. INTRODUCTION ET PRESENTATION DU MODELE "MILSTRESS"**

#### **1.1 Revue des principaux modèles existants**

De nombreux modèles de simulation de la croissance des cultures prenant en compte le bilan hydrique du sol ont été adaptés au mil: SORGF (Huda 1987), CERES (Jones et al., 1986; Ritchie et al., 1989), RESCAP (Monteith et al., 1989), SUCROS (Jansen et Gosseye, 1986; Van Keulen et al., 1992). Ces modèles de type agroclimatique visent à simuler la culture à l'échelle du cycle complet en prenant en compte les variations saisonnières et spatiales des conditions environnementales. Ils sont particulièrement élaborés (à des degrés divers) dans le traitement des échanges aux interfaces sol-racines et couvert-atmosphère. Le développement est simulé en prenant en compte les effets de la température (somme des degrés-jours) et de la photopériode. Par contre, la description des réponses physiologiques au déficit hydrique est en général très simplifiée, le modèle le plus élaboré à ce niveau étant vraisemblablement SUCROS2 (Van Keulen et al., 1992).

Ces modèles une fois calibrés, peuvent être des outils performants pour analyser les potentialités de production de différentes zones pédoclimatiques, les effets d'une modification des intrants, l'intérêt de cultivars de différentes longueurs de cycle ou de différentes dates de semis (Fechter et al., 1991; De Bruin et al., 1992). Mais ils sont mal adaptés à des études plus spécifiques, plus ponctuelles. Jansen et Gosseye (1986), après avoir exploré quels éléments pouvaient être apportés par le modèles SUCROS à l'étude de la réponse du mil au déficit hydrique, concluent qu'un effort particulier reste à fournir pour préciser les relations concernant les interactions entre les différents niveaux de stress hydrique et les caractéristiques phénologiques et physiologiques du mil, principalement en phase de floraison-remplissage du grain. Les sensibilités au déficit hydrique de la floraison et de l'allocation des assimilats entre organes, par exemple, n'étaient pas prises en compte.

Les impacts du déficit hydrique sont traduits dans ces modèles en "facteurs de stress", variant entre 0 et 1 en fonction de différents seuils de sensibilité liés au rapport entre la transpiration potentielle (donnée par la demande climatique et la surface foliaire) et la transpiration réelle (permise par l'état hydrique du sol et la colonisation racinaire). Ces facteurs multiplicatifs sont affectés aux différentes fonctions de la plante : croissance foliaire ou racinaire, photosynthèse, sénescence, qu'ils réduisent ou augmentent proportionnellement.

Au sein des modèles SUCROS et CERES, l'inhibition de la photosynthèse induite par le déficit hydrique est directement proportionnelle au rapport entre transpiration réelle et transpiration potentielle. Ceci revient en fait à considérer une efficacité de l'eau constante. L'inhibition de photosynthèse se traduit en limitation du rendement. Il n'y a pas de prise en compte des effets des limitations hydriques sur le déroulement de la floraison, qui se traduit par une inhibition du potentiel de rendement, indépendante du potentiel de gain de carbone.

Dans CERES cependant, la prise en compte d'une limitation du potentiel de rendement est effectuée à travers le déterminisme du nombre de grains. Ce dernier est en effet corrélé au cumul de photosynthèse durant le début de la période post-floraison. Cette photosynthèse étant elle-même corrélée à l'état hydrique, il y a donc là une prise en compte de l'effet hydrique sur le potentiel de rendement, mais qui n'est pas strictement liée à la sensibilité particulière de la floraison, et pas totalement découplée du bilan de carbone.

Le traitement global du facteur de limitation hydrique est en général pertinent et efficace, cependant il s'avère insuffisant face à nombre de situations qui appellent une modélisation plus détaillée et déterministe de la plante face à la diminution de la disponibilité de l'eau. Cette modélisation doit combiner les réponses interactives des différents mécanismes pris en compte individuellement (Thornley, 1981, 1991; Ludlow, 1989; Johnson et al., 1991). Des modélisations plus précises tout en restant mécanistes doivent donc être établies, et intégrées dans des modèles globaux de croissance.

## 1.2 Objet spécifique du modèle "Milstress"

*L'objet du modèle est de simuler avec un pas de temp journalier la réponse du poquet au déficit hydrique, selon un schéma mécaniste aboutissant à une estimation de la croissance des épis.* Pour cela, il décrit les évolutions de la biomasse des différents organes du stock d'eau disponible dans le sol en prenant en compte les flux d'eau et de carbone dans le peuplement. Le cadre expérimental mis en place durant les campagnes de 1990 et 1992 est adaptés a cet objectif. Il représente une grande simplification par rapport à une situation de sécheresse d'hivernage en conditions paysannes. Les plantes sont en effet conduites en conditions stéréotypées jusqu'au moment du traitement. Ce dernier est appliqué de façon simple et contrastée (irrigation "suffisante" ou irrigation zéro déclenchée en pleine floraison). Du point de vue climatique, les conditions sont également beaucoup moins variables qu'en saison des pluies : éclaircissement moyen relativement constant du fait de la faible nébulosité, DPVS moyen très stable (mais deux fois plus élevé qu'en fin de saison des pluies, 3.8 contre 1.8 KPa), températures peu fluctuantes, etc. L'étroitesse de leur gamme de variation nous permet de fixer ces variables météorologiques à leur valeur moyenne durant la période d'étude, sans préjudice pour l'adéquation du modèle. En termes de répartition des temps de calcul dans les simulations, cette simplification nous permet également de développer d'autres relations plus directement liées à nos préoccupations.

Le modèle est construit sur la base des données expérimentales de 1992 où les relevés des états et du fonctionnement des plantes étaient effectués avec une périodicité de 2-3 jours. L'esprit du travail réalisé a été de construire un formalisme tel que l'évolution de la plante soit au maximum déterminée par des fonctions de l'état de la plante et au minimum par des fonctions externes indépendantes (THORNLEY 1981). Par exemple, fixer de façon arbitraire, pour des phénomènes tels que la partition en épis des taux constants ne peut constituer une approche adaptée pour notre étude.

Le modèle établi dans cette première approche n'a pas la prétention d'être généralisable à l'ensemble des conditions de culture du mil. Son but est plutôt de structurer les observations et les connaissances acquises dans nos propres conditions expérimentales ainsi que dans la

bibliographie. A ce titre, notre essai se différencie par deux aspects des modèles agroclimatiques décrits au premier chapitre :

- La place centrale et primordiale est allouée aux paramètres et relations physiologiques
- La partie concernant la météorologie et le fonctionnement du sol est extrêmement simplifiée

C'est ce deuxième trait qui rend le modèle non directement transposable à des situations réelles différentes de celles de nos expériences.

### 1.3 Principes d'un modèle à compartiments

Les modèles à compartiments sont utilisés pour simuler des flux de matière entre pools interconnectés (qui peuvent être : des organes, les différentes formes de l'azote dans un sol, des horizons pédologiques, etc.). Ils sont très utilisés en biologie et en écologie. C'est sur cette base que nous avons développé une modélisation conceptuelle de la plante et des interrelations entre organes vis à vis des flux de carbone.

Un modèle à compartiments est constitué par

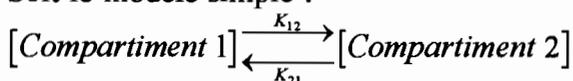
- L'état des différents compartiments
- Les constantes de flux entre les compartiments.

Les modèles à compartiments sont linéaires, c'est à dire que leur évolution est gouvernée par un système d'équations différentielles linéaires. En clair, cela signifie que les flux de matières entre compartiments sont proportionnels à la taille des compartiments et aux constantes de flux. Les transferts de matière d'un compartiment vers un autre seront donc d'autant plus importants que le compartiment source est grand et que la constante de flux du compartiment source vers le compartiment puits est grande.

Ceci se traduit de la façon suivante :

(on nomme  $K_{ij}$  la constante de flux du compartiment  $i$  vers le compartiment  $j$ ).

Soit le modèle simple :



L'évolution de ce système sera gouvernée par le système d'équations suivant :

Soient à l'instant t C1 le niveau du compartiment 1, C2 celui du compartiment 2,

$$\frac{d(C1)}{dt} = -K_{12} \cdot C1 + K_{21} \cdot C2$$

$$\frac{d(C2)}{dt} = +K_{12} \cdot C1 - K_{21} \cdot C2$$

En notation vectorielle, de façon générale on peut écrire :

$$\frac{d(\overline{\text{Compartiments}})}{dt} = [\text{Matrice des } K] \cdot \overline{\text{Compartiments}}$$

Dans le cas de modèles simples (faible nombre de compartiments), des solutions analogiques au système d'équations différentielles peuvent être trouvées. Dans la plupart des cas cependant, et notamment en biologie, la complexité des modèles utilisés rend fastidieuse voire impossible une telle approche. On choisit alors d'effectuer une intégration numérique du système, par intervalles de temps  $\Delta t$  :

$$\forall i, \Delta C_i = \left( -\sum_{j=1}^n K_{ij} \cdot C_i + \sum_{j=1}^n K_{ji} \cdot C_j \right) \cdot \Delta t$$

Le pas de temps  $\Delta t$  doit cependant être suffisamment petit pour éviter des flux calculés aberrants (notamment dans le cas de la décroissance rapide d'un compartiment). Il faut donc veiller à ce que la valeur des flux reste faible devant la taille des compartiments, et ceci durant toute la simulation :

$$\forall t, \|\Delta \vec{C}\| \ll \|\vec{C}\|$$

Tel qu'il est décrit, un modèle à compartiments conserve donc la matière et est entièrement déterminé pour son devenir par un état relevé à un instant t. Ceci est évidemment très limitant et ne permet de décrire qu'un petit nombre de phénomènes. Pour décrire un système biologique complexe comme le nôtre, il est nécessaire de greffer sur ce modèle :

- Des entrées et sorties : communications avec l'extérieur sous forme de flux de carbone entrants (photosynthèse) ou sortants (respiration, sénescence), qui vont à chaque étape "conditionner" le système.

- Des fonctions non linéaires ou multi-linéaire : (elles sont très courantes dans les phénomènes biologiques) il y a "perte de linéarité" lorsque les paramètres de flux ou les

entrées-sorties sont dépendants de l'état des compartiments, lorsque les constantes de flux sont modifiées sous l'influence de phénomènes divers, lorsque certains échanges sont affectés par des phénomènes enzymatiques, etc.

Les modèles à compartiments constituent néanmoins une architecture de base facilement adaptable à un bon nombre de situations où les déterminismes des échanges ne sont pas toujours précisément connus. Leur structure linéaire est la base de cette souplesse d'utilisation, elle a en outre un caractère intuitif : "les échanges engendrés par tel ou tel compartiment sont d'autant plus importants que ce compartiment est gros".

Dans le cas qui nous préoccupe, les coefficients linéaires utilisés sont ceux qui gouvernent les flux de carbone au sein de la plante, autrement dit la partition du carbone fixé par la photosynthèse. L'approche faite est différente d'une modélisation par coefficients de partition, mais il est possible de traduire les échanges simulés en termes de partition, en calculant pas à pas au cours de la simulation le bilan des gains de carbone par organe.

Dans la mesure du possible, les fonctions linéaires ou multilinéaire sont privilégiées dans la description des relations externes dans un souci de simplicité du modèle et de facilité d'accès aux paramètres, les capacités exploratoires du modèle étant plus importantes que sa précision.

## **1.2 Construction et organigramme du modèle**

Le modèle MILSTRESS simule l'évolution de la biomasse de différents organes d'un poquet de mil lors de la phase de remplissage du grain jusqu'à l'élaboration du poids d'épis final. L'état de départ est entré par l'utilisateur (biomasses initiales des différents organes, âge de la plante, stock d'eau initial, etc.) ainsi que la durée de la simulation. Le bilan de carbone est alors simulé jour après jour et le gain de matière sèche affecté aux différents organes en présence. Le bilan hydrique, ou plus précisément l'état du stock d'eau disponible dans le sol est calculé simultanément et peut être modulé par des arrosages.

Le poquet est divisée par le modèle en 8 compartiments, à savoir : 2 compartiments (soluble et structural) correspondant aux deux formes schématiquement considérées de la matière

organique au sein de chacun des 4 organes pris en compte (racines, tiges, feuilles, épis). Les talles, dans un premier temps, ne sont pas distingués dans la simulation.

Les différents compartiments ainsi définis sont "connectés" : une connection est établie lorsque deux compartiments sont capables d'échanger de la matière organique. La figure 34 permet de visualiser ces différentes connections :

- Les compartiments solubles de deux organes physiquement liés sont connectés (flux de sève).

- Les compartiments soluble et structural d'un même organe sont connectés, c'est à ce niveau que se définit la croissance = fixation par l'organe du carbone soluble dans ses structures.

THORNLEY (1991) donne, dans une approche analogue centrée sur le cas des feuilles, un ordre de grandeur de  $5 \text{ jour}^{-1}$  pour les exportations de C soluble depuis les feuilles. C'est l'ordre de grandeur que nous avons retenu dans une première approche des constantes de flux au sein de la plante. Une estimation plus précise a par la suite été réalisée à partir de nos observations (voir le chapitre "Comportement du modèle MILSTRESS).

Les échanges de carbone avec le milieu extérieur sont localisés :

- Pour ce qui est des entrées (photosynthèse) au niveau de la matière organique soluble des feuilles.

- Pour ce qui est des sorties :

  - Respiration : au niveau de la matière organique soluble des organes.

  - Sénescence : au niveau de la matière organique structurale des feuilles.

Les intensités de ces différents échanges sont bien entendu dépendantes à chaque étape des conditions du milieu et de l'état de la plante.

Ce "sous-modèle" plante est le point central du modèle MILSTRESS dont l'organigramme général est représenté par la figure 35.

## II. DIFFERENTES FONCTIONS ET PARAMETRES DU MODELE "MILSTRESS"

### 2.1 Conditions initiales de biomasse dans les différents organes

Le modèle fonctionne à partir de l'état initial du poquet au début de la période sèche en phase de floraison. Les valeurs entrées sont les poids secs des différents organes : racines, feuilles vertes, tiges, épis. Le programme calcule alors une répartition entre biomasse structurale et soluble. Les compartiments soluble et structural de chaque organe reçoivent de façon arbitraire respectivement 10 et 90 % de la masse totale de l'organe. Il apparaît cependant à l'usage que la répartition initiale n'a pas une importance capitale puisque le niveau des compartiments solubles s'équilibre très rapidement à son "régime de croisière", le rapport Flux/Quantité étant élevé.

La surface foliaire verte, variable très importante du comportement de la plante, est alors calculée (ainsi qu'à chaque étape de la simulation) à partir de la formule établie expérimentalement :  $LAI = 0.024 \cdot (\text{Poids de limbes verts})^{0.89}$

### 2.2 Floraison

Nous avons vu que l'état de développement phénologique au moment de l'application du stress est un paramètre fondamental de la réaction de la plante. Notamment, si le stress affecte le bilan de carbone des plantes par les diverses réductions de la capacité photosynthétique qu'il entraîne, il affecte encore plus sévèrement le potentiel de rendement des plantes en provoquant une inhibition de la floraison et par conséquent du nombre de grains. Il est alors très important de prendre en compte le stade d'avancement de la floraison au moment du stress. Nous avons choisi de simplifier les courbes de floraison en considérant un taux constant à partir de l'initiation. La floraison est alors décrite par deux paramètres (Figure 36) :

- La date à 50% de floraison
- La durée (étalement) de la floraison (25 jours en 1992)

Les valeurs entrées dans le modèle sont la durée de floraison et le pourcentage de floraison en début de simulation. La date à 50% de floraison est alors facilement calculée :

$$Date_{50\%} = Date_{initiale} + \frac{50 - \%Floraison_{initial}}{100} \cdot Durée_{floraison}$$

L'effet du déficit hydrique sur la vitesse de floraison a été quantifié à partir des courbes de floraison enregistrées en 1992. La modélisation suivante a été adoptée : la vitesse en conditions témoin  $\left( \frac{100}{Durée_{floraison}} \right)$  est supposée constante durant toute la période de floraison, on considère qu'en conditions hydriques fluctuantes, la durée de floraison n'est pas modifiée, mais que la vitesse de floraison diminue à terme. La relation entre le stock d'eau et la vitesse de floraison est approchée par une relation linéaire, ajustée à partir du rapport entre la vitesse de floraison chez les plantes en conditions de stress et chez les plantes témoins mesuré lors de la campagne 1992 (voir la figure 12 du § 3.1 du troisième chapitre). Deux paramètres sont utilisés pour décrire cette relation :

- Le stock critique à partir duquel le rapport des vitesses de floraison devient inférieur à 1.

- Le stock à partir duquel la vitesse de floraison est annulée (Stock\_0Floraison)

La diminution du potentiel de rendement (nombre de grains) induite par l'inhibition de la floraison est décrite plus loin au § 2.7

### 2.3 Transpiration et bilan hydrique

La valeur initiale du stock d'eau sur 200 cm de profondeur est entrée au début de la simulation. Le stock évolue ensuite sous l'effet des apports par irrigation, des pertes par évaporation, et des prélèvements de la plante par transpiration. Le DPVS durant l'expérimentation est donné à partir des relevés météorologiques : durant la période expérimentale, il varie peu et nous l'avons fixé à sa valeur moyenne (3.8 kPa). L'évaporation est négligeable sous les plants stressés, les horizons superficiels étant très rapidement desséchés. Sous les témoins, l'apport d'eau journalier étant constant et les conditions climatiques peu variables, nous considérerons que l'évaporation est constante. La transpiration du couvert est dépendante du stock d'eau du sol disponible d'une part et de la surface foliaire transpirante d'autre part. La figure 37 donne un organigramme de la partie du programme gérant la modélisation des échanges hydriques.

La relation clé retenue pour le couplage entre état hydrique du sol et fonctionnement de la plante met en jeu la notion de conductance maximale du couvert en équilibre avec le stock d'eau disponible dans le sol, développée au § 4.4 du troisième chapitre (Fig.33). La conductance du couvert est dans une première approche supposée varier de façon linéaire entre sa valeur maximale à la capacité au champ (autour de  $2 \text{ mm.j}^{-1} \cdot \text{KPa}^{-1}$  en 1992) et son annulation pour une valeur résiduelle du stock disponible (entre 30 et 20 % en 1992). Les quatre paramètres qui sont le stock hydrique à pF 4.2, le stock à la capacité au champ, la conductance maximale du couvert et la réserve résiduelle à son annulation, sont donc déterminants pour cette relation. Ils sont introduits au démarrage du programme.

La relation établie sur les données de 1992 a été obtenue en parcourant une grande partie de la gamme de disponibilité en eau sur une profondeur de 200 cm, avec une surface foliaire initiale constituant une limite supérieure pour les cultures de mil en milieu traditionnel ( $\text{LAI} \leq 2$ ). Cette relation n'est pas utilisée dans les modèles de simulation de croissance que nous avons pu analyser. Ainsi CERES et SUCROS traitent indépendamment le potentiel racinaire d'extraction de l'eau et la transpiration potentielle donnée par la surface foliaire et la conductance stomatique. La transpiration est alors calculée en fonction de ces deux limitations. Dans SUCROS cependant, la transpiration potentielle est affectée d'un facteur dépendant de la

teneur en eau du sol et d'une transpiration "maximale" qui se rapproche indirectement de notre formalisme.

La relation que nous avons adoptée intègre donc les phénomènes de l'extraction de l'eau et de la transpiration. De la conductance du couvert et de la surface foliaire on déduit la conductance unitaire :

$$\text{Conductance unitaire} = \frac{\text{Conductance du couvert}}{\text{Surface foliaire}}$$

Les résultats expérimentaux nous permettent alors de situer la conductance unitaire calculée dans le domaine exploré expérimentalement (entre 0.5 et 2.0 mm/jour/kPa/m<sup>2</sup>). Si la conductance calculée est supérieure à une valeur maximale fixée (cas où le stock d'eau est élevé et le LAI faible), elle est ramenée à cette valeur. Si la conductance calculée est inférieure à une valeur minimale "sensible" (pas forcément la valeur minimale observée expérimentalement), le modèle déclenche une perte de biomasse foliaire, de telle façon que la conductance unitaire soit ramenée à son niveau sensible. Le détail de la correction par perte de biomasse est exposé au chapitre "sénescence".

Nous avons alors tous les éléments nécessaires pour calculer la transpiration :

$$\text{Transpiration} = g_{s_{\text{corrigée}}} \cdot \text{LAI} \cdot \text{DPVS}$$

L'estimation de la transpiration permet enfin de calculer l'évolution du stock d'eau :

$$\Delta \text{Stock} = \text{Irrigation} - \text{Evaporation} - \text{Transpiration}$$

Les relations utilisées par MILSTRESS supposent un couplage direct entre transpiration et conductance stomatique unitaire au niveau de la surface foliaire verte. Dans le cas de cultures plus denses, cette approximation ne serait plus valable, les échanges d'eau du couvert étant en grande partie découplés du facteur conductance (JARVIS et MC NAUGHTON 1986). En effet dans ces cas de figure, la transpiration est essentiellement dépendante de la demande climatique : si la conductance stomatique baisse, le DPVS intra-canopée va diminuer rapidement du fait de la perte d'eau vers l'atmosphère devient supérieure à la transpiration des plantes. Sous l'effet de la diminution du DPVS intra-canopée, la transpiration va augmenter à nouveau. A terme, le DPVS dans le couvert tend à s'ajuster à un niveau assurant l'adéquation entre

évapotranspiration et demande climatique. Ce niveau peut être très différent de celui du DPVS de l'air à l'extérieur du couvert.

## 2.4 Photosynthèse

La photosynthèse optimale journalière (du moins du point de vue de la disponibilité en eau) est la valeur de base pour le calcul des échanges photosynthétiques.

Elle est estimée à partir du gain de biomasse journalier (Fig.38). Il se posent alors les problèmes de la précision de l'estimation de ce gain, toute relative à l'échelle journalière..., de l'estimation également des pertes respiratoires et du choix d'une efficacité de conversion pour passer du gain de biomasse aux échanges gazeux.

Le calcul conduisant à une estimation de la photosynthèse (en équivalent gMS.j-1.m-2) est le suivant :

$$Photosynthèse = \frac{\left( \frac{dMS/dt}{\text{Efficacité de conversion}} + \text{Respiration de maintenance} \right)}{LAI}$$

Une efficacité de conversion moyenne de 0.7 a été choisie pour ce calcul et un coefficient global de respiration de maintenance de 0.05. Il apparaît que cette méthode ne conduit pas à une estimation très bien centrée du niveau optimal de photosynthèse (entre 15 et 25 gMS/jour/m<sup>2</sup>). Cette estimation sera affinée par la suite lors de l'optimisation des paramètres incertains du modèle.

La photosynthèse "réelle" au cours de la simulation résulte ensuite des différentes altérations que font subir à la photosynthèse optimale les variations du milieu et de l'état de la plante. La photosynthèse unitaire est dans le modèle essentiellement affectée par deux composantes : la conductance unitaire et la teneur des feuilles en matière organique soluble. Ces deux effets sont exprimés sous forme de facteurs multiplicatifs (de 0 à 1) appliqués successivement à la photosynthèse optimale. La liaison directe entre photosynthèse et conductance apparaît plus proche des mécanismes réels d'action du stress sur la photosynthèse que l'utilisation du rapport  $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Transpiration potentielle}}$  (CERES-SUCROS). Les autres effets (température, éclaircissement)

sont négligés car peu variables à l'échelle journalière pour la période concernée. La linéarité de

la relation conductance-photosynthèse ne s'explique pas dans le cadre d'une conductance uniforme à l'échelle de la feuille, qui conduirait à une relation hyperbolique (avec une pente initiale beaucoup plus forte pour une plante C4), mais s'accorde avec l'hypothèse d'une fermeture stomatique non homogène (CHEESEMAN 1991).

-La conductance : nous considérons par approximation que le facteur d'amplification de la photosynthèse augmente de façon linéaire entre 0, valeur atteinte en-dessous d'un niveau critique de conductance, et 1 à partir d'une valeur seuil (Figure 39). Ceci revient donc à considérer que la relation entre photosynthèse et conductance est linéaire dans le domaine où la photosynthèse est limitée. Nous rejoignons ici les considérations de SQUIRE (1990) à savoir que l'efficacité de l'eau pondérée par le DPVS est stable : autrement dit, il y a proportionnalité entre la fixation de carbone et la conductance du couvert. Les mesures d'échanges gazeux effectuées en laboratoire chez le mil tendent d'ailleurs à confirmer la validité de ce type de relation de façon instantanée à l'échelle foliaire (BOIS, 1993).

-L'effet de la teneur en matière organique soluble des feuilles rend compte en fait de l'incidence de la saturation des puits sur la production des assimilats carbonés. On peut supposer que lorsque les puits sont inactifs (lorsque les épis ont terminé leur croissance par exemple), la teneur en matière organique soluble dans la plante aura tendance à augmenter sous l'effet de la photosynthèse. Cette augmentation de teneur va se répercuter au niveau des feuilles. Il est alors vraisemblable qu'un effet rétroactif se mette en place. L'inhibition de la photosynthèse liée à l'accumulation de sucres est un phénomène connu des physiologistes de la photosynthèse (Azcón Bieto 1983, Foyer 1988). Il a par ailleurs été observé que la suppression des puits provoquait une inhibition de la fixation de carbone corrélée à une accumulation de sucres solubles (CLAUSSEN et BILLER 1976). La dépendance de la photosynthèse vis à vis de l'état de la panicule a également été mise en évidence chez le mil par Henson et Mahalakshmi (1985). Parmi les modèles de croissance que nous avons eu l'occasion d'analyser, seul CORNGRO, décrit par VOLTZ et RAMBAL (1987), prend en compte l'effet de la teneur en glucides solubles sur la photosynthèse. Nous avons retenu comme variable signal affectant la photosynthèse le rapport entre carbone soluble et structural dans la feuille. Dans notre cas, il n'est pas possible de quantifier, faute de mesures adéquates, les relations entre le niveau de

photosynthèse et ce rapport. On peut cependant supposer que la modélisation présentée sur la figure 40 est raisonnablement proche de la réalité. Le facteur d'amplification de la photosynthèse varie entre 1, jusqu'à un rapport seuil, et 0 au delà d'une valeur critique du rapport.

Suit alors le calcul de l'activité photosynthétique à l'échelle de la plante, qui alimente le compartiment foliaire soluble :

$$\Delta Feuille\ soluble = Photosynthèse_{optimale} \cdot Facteur_{conductance} \cdot Facteur_{Csoluble} \cdot LAI$$

L'organigramme de la figure 41 résume l'ensemble du processus de calcul des échanges photosynthétiques.

## 2.5 La respiration

Deux termes sont couramment utilisés par les agrophysiologistes pour quantifier la respiration à l'échelle des organes végétaux :

### *Respiration de maintenance*

Elle est proportionnelle à la masse des organes, le coefficient variant suivant l'organe concerné. Dans le programme MILSTRESS, La respiration de maintenance est calculée pour chaque organe. Elle représente une déplétion de carbone et donc de matière sèche qui est directement affectée au compartiment soluble de l'organe concerné. Les valeurs par défaut pour les différents organes du coefficient de respiration sont celles fournies par JANSEN et GOSSEYE (1986) dans le cadre du modèle SUCROS adapté au cas du mil.

$$Respiration = (C_{soluble} + C_{structural}) \cdot Coefficient$$

Nous supposons que les coefficients de respiration sont stables durant toute la simulation. Cependant les coefficients peuvent varier en fonction du stade de développement (Stahl et Mc Cree 1988), mais nous considérons que l'échelle de ces variations n'entraîne pas de modifications drastiques du bilan de carbone dans la plupart des situations rencontrées.

### *Respiration de croissance*

Ce paramètre est en fait inclus dans le calcul de l'efficacité de conversion des assimilats. (cf infra).

## 2.6 La sénescence

Comme nous l'avons observé, dans le modèle la sénescence est déclenchée aux 2/3 de la floraison. Elle se traduit par une diminution de biomasse foliaire verte avec un taux de base de 7 % par jour et l'arrêt des flux vers la MS structurale des feuilles et tiges

La dynamique de la sénescence peut être modifiée dans deux cas :

-Induction ou accélération de sénescence par effet hydrique, si la disponibilité en eau est telle que la conductance stomatique "calculée" est inférieure à la valeur sensible préalablement définie. La perte de surface foliaire est calculée de façon à ramener la conductance dans ses limites. Ce contrôle n'intervient cependant que si la sénescence

"naturelle", qui peut être déjà induite, ne provoque pas de diminution suffisante de la biomasse foliaire.

-Accélération (seulement si la sénescence est déjà induite) de la vitesse de sénescence lorsqu'il y a accumulation de C soluble : cette fonction a été introduite afin de ménager une voie de simulation de l'observation du fait que la sénescence peut être considérablement accélérée à la fin du remplissage des épis. La fonction qui stimule la sénescence est identique à celle qui inhibe la photosynthèse. L'amplitude de l'accélération est également fixée comme paramètre du modèle (Figure 42).

La figure 43 résume l'organisation dans le modèle de l'ensemble de ces fonctions.

## **2.7 Modifications des constantes de flux internes de matière et Potentiel de rendement**

Nous avons mentionné lors du chapitre précédent qu'après induction de la sénescence, il y avait arrêt de fixation de carbone par les feuilles et les tiges, ceci étant réalisé par l'annulation de la constante de flux du compartiment soluble vers le compartiment structural de ces organes. L'arrêt de croissance des racines est induit de la même façon un peu plus tard à la fin de la floraison.

La constante de flux de la matière organique soluble vers la matière organique structurale des épis est également variable. Plus les épis sont développés, plus la surface d'échange des puits que constituent les épillets avec les vaisseaux de la tige est grande (EVANS, 1990). En conséquence, la constante de flux pour la fixation structurale de matière sèche est supposée proportionnelle au poids du compartiment épi structural. Cependant les épis ne peuvent pas se remplir indéfiniment et une fonction de saturation, conduisant donc à l'annulation du flux vers les épis après remplissage intégral, doit être élaborée. Nous avons considéré comme vraisemblable une fonction bâtie de la façon suivante (Figure 44) :

-Entre le début et la moitié du remplissage des épis, la constante de flux vers la biomasse structurale est proportionnelle au poids des épis.

-Entre la moitié et les 3/4 du remplissage, la constante de flux plafonne à une valeur maximale. Ceci part de la supposition qu'après la moitié du remplissage, une partie des puits se

ferment, de telle sorte que l'augmentation de masse échangeante est compensée par une chute de la demande du fait des grains remplis.

-Après les 3/4 de remplissage, la masse des puits actifs commence à diminuer, et avec elle la constante de flux vers la biomasse structurale des épis. Nous modélisons cela par une chute linéaire entre la valeur maximale, à 3/4 de remplissage, et la valeur 0, lorsque l'épi a rempli tous ses grains et donc atteint son poids maximal, ou potentiel.

[Cette modélisation est particulièrement importante pour une utilisation du modèle distinguant plusieurs tiges épiées asynchrones afin de rendre compte de la compétition à l'intérieur du poquet.]

La détermination du poids maximum des épis, autrement dit du potentiel de rendement est ici très importante pour le comportement du modèle. La valeur initiale entrée dans notre cas est celle du rendement épi en conditions témoins. Chez les plants soumis à un déficit hydrique, ce potentiel de rendement est diminué du fait de l'inhibition de la floraison. Par souci de simplification, nous avons considéré qu'il y avait proportionnalité directe en pourcentage entre l'inhibition de la floraison et la diminution du potentiel de rendement. Pour réaliser cela, le rendement potentiel est calculé à chaque itération durant toute la période de floraison comme le produit du rendement potentiel des témoins par le taux de floraison. A la fin de cette période, le taux de floraison atteint fixera donc le potentiel de rendement.

## **2.8 Translocation des assimilats, efficacité de conversion, et bilan final**

Les entrées et sorties ayant été déterminées et les constantes de flux réactualisées, le programme calcule alors au sein du modèle à compartiments de la plante les flux internes de carbone conduisant à la répartition et à la fixation des assimilats. C'est à cette étape qu'est pris en compte le problème de l'efficacité de conversion en biomasse des assimilats néoformés. En fait le flux d'immobilisation du carbone au sein de chaque organe (flux du compartiment soluble vers le compartiment structural) est amputé à chaque étape en fonction de l'efficacité de conversion dans l'organe considéré. Les efficacités de conversion retenues sont également

celles fournies par JANSEN et GOSSEYE (1986) dans le cadre du modèle SUCROS adapté au mil.

### III. COMPORTEMENT DU MODELE MILSTRESS

#### 3.1 Calibrage des paramètres incertains

L'ensemble des paramètres utilisés par MILSTRESS est indiqué en Annexe I. Certains d'entre eux ne peuvent être connus précisément à partir des résultats expérimentaux, soit qu'ils ne sont pas directement mesurables, auquel cas nous ne disposons que d'un ordre de grandeur tiré de la littérature, soit qu'ils soient affectés d'un écart type important :

- Photosynthèse maximale
- Paramètres de la relation entre la conductance et la photosynthèse
- Paramètres des relations impliquant le rapport  $\frac{\text{Feuille soluble}}{\text{Feuille structural}}$
- Taux de sénescence "de base"
- Conductance du couvert maximale
- Conductances unitaires maximale et minimale (sensible)
- Paramètres de la relation entre le stock d'eau et la vitesse de floraison
- Constantes de flux

Afin d'optimiser le fonctionnement du modèle, le but est de rechercher le jeu de valeurs qui conduit à la meilleure adéquation possible des simulations aux observations. Compte tenu de la complexité du modèle et des interrelations fortes entre les fonctions, il est pratiquement impossible d'ajuster les paramètres un par un "à la main", comme cela est parfois pratiqué. Les méthodes de tir aléatoire dans l'espace des paramètres (=l'ensemble des jeux de paramètres possibles compte tenu du domaine d'incertitude de chaque paramètre) sont les mieux adaptées à notre situation (L. COURNAC, communication personnelle). Une procédure pour ajuster un jeu de paramètres au sein d'un modèle complexe afin de "coller" au mieux à un ensemble d'observations a été développée à partir des algorithmes décrits par KLEPPER et ROUSE (1989). *Cette méthode requiert une connaissance assez précise a priori de l'ordre de grandeur des paramètres que l'on souhaite ajuster, ce qui est notre cas.* Elle procède au tir aléatoire initial

d'un groupe de jeux de paramètres qu'elle améliore progressivement en tirant des jeux semi-aléatoires à partir du groupe selon un algorithme permettant une "exploration intelligente de l'espace" . Nous l'avons appliquée à notre problème en prenant pour jeu d'observations les relevés de biomasse de 1992.

Le principe de cette méthode est le suivant :

- 1) Les simulations sont lancées à partir des conditions initiales et du potentiel de rendement relevés durant cette expérimentation. Le critère d'optimisation choisi est la somme des valeurs absolues des écarts entre la simulation et l'observation, pour chaque date d'observation, pour chaque organe observé et pour les 4 variétés-traitements.
- 2) On tire dans l'espace des paramètres selon une loi uniforme un groupe de 400 jeux de paramètres. Pour chaque jeu de paramètre on calcule l'écart aux observations qui lui est associé.
- 3) A partir de cet ensemble on crée de nouvelles valeurs afin d'explorer l'espace des paramètres. L'algorithme est le suivant : on tire aléatoirement un sous-ensemble de 30 jeux de paramètres dans le groupe dont on calcule le centre de gravité, on tire ensuite un jeu dont on forme une image par symétrie centrale à partir du centre de gravité du sous-ensemble. On calcule alors pour le nouveau jeu ainsi créé l'écart aux observations.
- 4) Si le nouveau jeu ainsi créé manifeste un écart aux observations inférieur à celui du plus "mauvais" jeu du groupe, on exclut ce dernier et on le remplace par le nouveau.
- 5) Et on recommence le processus...

Au bout d'un certain nombre d'itérations, le groupe de 400 jeux est suffisamment restreint par rapport à l'espace des paramètres. On prend alors comme jeu optimal son centre de gravité.

### **3.2 Simulations sur les données de 1992**

Les simulations sont comparées aux observations de 1992, qui ont servi à les calibrer (Fig.45-46). On peut alors constater que le modèle MILSTRESS présente une bonne capacité à rendre compte de ces observations. La simulation est particulièrement performante en ce qui concerne la simulation de dynamique de remplissage des épis. En conditions irriguées, cette qualité

repose en grande partie sur la définition du potentiel de remplissage des épis. Ce potentiel ayant été défini à partir des observations, il n'est pas étonnant que l'on arrive à une bonne description. Par contre, dans le cas des plants stressés, la qualité de la simulation repose sur une bonne prise en compte de l'effet du déficit hydrique.

### **3.3 Simulations sur les données de 1990**

Nous avons comparé les observations de la campagne 1990 à des simulations effectuées avec ce même jeu de paramètres (Fig.47-48), ce qui constitue une première validation. Les évolutions simulées par par le modèle sont relativement correctes par rapport aux observations. La qualité de la simulation est variable suivant l'organe concerné. Ainsi la dynamique de remplissage des épis reste bien rendue, mais celle des parties vertes est moins fidèle. Logiquement le modèle ne rend pas compte de la décroissance du poids des tiges puisque la constante de flux du compartiment tige-structural vers le compartiment tiges-soluble est fixé à zéro. D'une façon générale, les conditions de l'expérimentation de 1990 étant différentes sur plusieurs aspects (réserve hydrique et structure végétative initiale), les explications relatives aux écart observés sont multiples. La précision moyenne sur la prédiction de la stabilité du rendement en épi final est de 10 %.

## **IV. ANALYSE DE SENSIBILITE DU MODELE MILSTRESS**

### **4.1 Définition des conditions initiales**

Les conditions dans lesquelles nous effectuons les diverses simulations visent à tester la sensibilité de la stabilité du rendement à des variations de la structure initiale des plantes et des paramètres du modèle. Les valeurs choisies sont :

-Le niveau d'irrigation (diminué de l'évaporation) : les deux conditions imposées en 1992 soit 6 mm et 0 mm.

-Le DPVS : 3.8 (valeur moyenne de contre saison chaude).

-L'avancement de la floraison au début de l'expérimentation : 25, 50 et 75 % de floraison.

-Le stock d'eau initial : 80 % de la réserve utile, soit un stock total de 150 mm, intermédiaire entre les essais de 1990 et 1992.

-Le rendement potentiel en épis : 69, 144, 213, 285, et 357 g. m<sup>-2</sup>., correspondant à des rendements en grains de 500, 1000, 1500, 2000, 2500 kg.ha<sup>-1</sup> (avec un coefficient de battage de 0.7).

La biomasse initiale de la plante ainsi que sa répartition entre organes en début de simulation sont conditionnées par les deux facteurs liés à l'état de la plante, à savoir :

-Le rendement potentiel

-Le pourcentage de floraison

Nous nous sommes appuyés sur les résultats des campagnes 1990 et 1992 pour définir l'état d'une plante type par rapport à ces différents stades-conditions.

Le rendement potentiel est définie en rapportant le poids d'épi final des plantes témoins au nombre de tiges montées à la floraison. Une valeur intermédiaire entre les deux essais (30 g par tige montée à 50 % de floraison) est utilisée. Le nombre de tiges montées nous permet d'estimer la biomasse aérienne à la floraison, la biomasse moyenne par tige étant relativement stable autour 55 g.

Les relevés de 1992 montrent que la répartition de la biomasse entre les différents organes évolue au cours de la floraison de façon significative dans la gamme explorée (25-75 %, voir figure 49). Nous nous servons de régressions linéaires effectuées sur les rapports Masses d'organes/Biomasse aérienne pour estimer la partition des organes aériens en fonction du pourcentage de floraison. La biomasse racinaire est quant à elle fixée à une valeur moyenne de 15% de la matière sèche aérienne.

En toute rigueur, il faudrait faire dépendre non seulement la partition, mais également la biomasse initiale du pourcentage de floraison (en tenant compte par exemple du taux de croissance moyen durant cette période). Mais le but de l'analyse présente est de tester l'effet de l'avancement de la floraison indépendamment des différences en quantité de biomasse qui

l'accompagnent. Ceci afin de ne pas masquer l'effet positif ou négatif de tel ou tel stade par une différence initiale de biomasse.

#### **4.2 Test de la robustesse du modèle vis à vis des paramètres**

Afin de tester la sensibilité des simulations du modèle vis à vis de faibles variations des paramètres (correspondantes à leur incertitude), nous avons analysé ce que devenait la stabilité du rendement des épis des stressés par rapport aux témoins, et ce dans deux conditions de rendement potentiel. La simulation est conduite sur les stressés en supposant un départ à 50% de floraison. Après avoir déterminé quelle stabilité du rendement était prédite à partir du jeu de paramètres initial, nous observons comment elle est affectée par des variations de 10% de la valeur de chacun des paramètres concernés (Tableaux 14 et 15).

Dans l'ensemble, la quasi-stagnation de la stabilité du rendement souligne la robustesse du modèle vis-à-vis d'une faible variation de ses paramètres. Ponctuellement les rares paramètres sensibles diffèrent selon le niveau de rendement testé :

- Pour un faible niveau de rendement, situation similaire à l'essai de 1990, le seul paramètre sensible est le stock d'eau déclenchant une inhibition de la floraison.
- Pour le niveau de rendement élevé, situation similaire à l'essai de 1992, les trois paramètres sensibles sont par ordre d'importance: la conductance inhibant la photosynthèse, la conductance unitaire minimale ("sensible") et la photosynthèse unitaire optimale.

Ces observations suggèrent que pour un niveau de rendement faible le facteur sensible serait lié à la floraison, tandis que pour un niveau de rendement élevé les facteurs sensibles seraient liés à la capacité photosynthétique.

#### **4.3 Analyse de la sensibilité aux conditions initiales**

La figure 50 révèle une grande sensibilité du résultat final à l'état morphologique (rendement potentiel) et phénologique (pourcentage de floraison) initial du poquet. Les cinq cas expérimentaux sont reliés aux situations simulées les plus proches. A titre indicatif, dans ces cas l'écart moyen sur la prédiction de la stabilité du rendement est de 15 % .

Pour un niveau de rendement faible, l'avancement de la floraison conditionne la sensibilité relativement faible du rendement dont la stabilité se maintient au dessus de 80 % à 50% de floraison. Au delà d'un seuil entre 1 et 1.5 tonnes la stabilité du rendement diminue fortement avec l'élévation du rendement potentiel pour atteindre une stabilité de 50 % à 50 % de floraison et l'effet dépressif du retard à la floraison est exacerbé. Dans ces conditions il y a certainement un effet direct de la dégradation de la capacité photosynthétique qui s'ajoute à la réduction du rendement potentiel par inhibition de la floraison, comme le suggèrent les paramètres sensibles.

D'un point de vue pratique, on peut trouver en Annexe III un petit guide de l'utilisation du logiciel MILSTRES ainsi qu'un listing du programme en Pascal.

## V. CONCLUSIONS

1 En première conclusion, les résultats précédents montrent que le modèle Milstress présente avec le même jeu de paramètres une simulation correcte de l'évolution des biomasses des poquets de mil pour deux situations extrêmes de rendements témoins (faibles en 1990 et élevés en 1992).

2. D'autre part la très faible sensibilité du modèle vis à vis d'une variations de  $\pm 10$  % de ses paramètres souligne sa robustesse.

3. Enfin les simulations montrent que le comportement des géotypes dits "résistant" (IC30) et "sensible" (HKP et IC27) peut être traduit correctement par le modèle avec le même jeu de paramètres dans les deux conditions expérimentales. Cela signifie que l'état morphologique et phénologique initial des cultivars suffit à expliquer les différences de rendements finals. Les expériences ultérieures menées par l'équipe de l'ICRISAT ont d'ailleurs montré que les classifications variétales établies avec le DRI (voir le § 2.2.1 du premier chapitre) n'étaient pas stable entre les différentes années de test. En 1989, les indices affectés aux trois cultivars étudiés (IC30, IC27, HKP) étaient équivalents et neutres, c'est-à-dire dans la moyenne de l'ensemble des variétés (45).

4. Les simulations menées avec différentes structures morpho-phénologique types, pour des conditions initiales intermédiaires entre les deux expériences, montrent clairement que la stabilité du rendement diminue fortement avec l'élévation du rendement potentiel au delà d' une tonne.ha-1 et que cette diminution est exacerbée par un retard à la floraison de quelques jours. Pour les faibles rendements, la sensibilité serait essentiellement liée à l'accomplissement de la floraison, tandis que pour les rendements élevés elle serait également liée à la dégradation de la capacité photosynthétique.

5. Par rapport à l'occurrence d'une période sèche en fin de saison des pluies, plusieurs aspects sont aspects sont à rappeler :

- La demande évaporative est deux fois moindre (DPVS de 1.8 KPa), donc la vitesse de transpiration est globalement divisée par deux et la diminution de la réserve en eau proportionnellement.

- Les expériences comme les simulations ont été conduites avec des réserves en eau disponible relativement élevée (environ 90 mm), où le sol est au moins à la capacité de rétention sur 150 cm.

- Pour une même saison des pluies, le développement d'une structure végétative plus importante entraîne forcément à la floraison une réserve hydrique comparativement plus faible.

Par rapport aux résultats des simulations, ces considérations devraient entraîner a priori en hivernage, une stabilité plus élevée des faibles rendements et une amplification de la diminution de stabilité relative relative à l'élévation du niveau de rendement.

## CONCLUSIONS GENERALES

### Rappel de la problématique et de la démarche adoptée

Au Sahel, l'accroissement démographique, la concentration urbaine et la dégradation des écosystèmes nécessitent une intensification de la culture du mil dans les zones les plus favorables des terroirs villageois. Mais l'intensification en augmentant l'investissement financier et les besoins en eau des cultures accroît les risques liés aux aléas pluviométriques particulièrement importants en début et fin de cycle. Si en phase d'installation il existe une alternative de nouveau semis largement utilisée par les paysans, en phase de remplissage du grain la réponse du peuplement végétal est la seule issue, déterminante pour le rendement final. Dans ces conditions, la connaissance du modèle d'adaptation du mil, par conséquent des facteurs de stabilité du rendement, constitue une aide précieuse dans un objectif d'amélioration des techniques culturales et du matériel végétal. Les connaissances acquises sur les réponses du mil au déficit hydrique sont nombreuses mais peu adaptées à cette problématique. En physiologie, elles sont généralement focalisées sur un seul aspect du comportement de la plante et le plus souvent en laboratoire. En agronomie, les résultats sont souvent corrélatifs et limités aux composantes du rendement.

*L'objectif central de ce travail était d'améliorer la connaissance du modèle de réponse d'un peuplement de mil à un déficit hydrique de fin de cycle en développant une approche intégrant le fonctionnement global du végétal jusqu'à la production finale. L'objectif final de cette approche était de contribuer à l'élaboration d'un modèle simplifié de simulation de la réponse du peuplement, outil d'intégration des différentes hypothèses. A terme, cela représente un moyen de rendre compte des interactions entre l'état initial du système sol-plante et les réponses physiologiques à la sécheresse, qui conduisent à un degré relatif de stabilité du rendement final.*

La démarche expérimentale est une étude comparée en contre-saison chaude du comportement morpho-physiologique de cultivars présumés "résistant" et "sensible"

(terminal Drought Resistance Index de Bidinger et al., 1987; Fussel et al., 1991; ICRISAT) face à une période sèche d'au moins 15 jours débutant à la floraison, les conditions de peuplement étant proches du milieu paysan (semis en poquet et 3 plantes par m<sup>2</sup>). Les différences d'état initial ou de rendement potentiel des plantes sont créées par des conditions contrastées de fertilité du sol : faible lors du premier essai en 1990 et améliorée lors du deuxième essai en 1992.

### Résultats acquis

Les résultats acquis concernent trois aspects complémentaires contribuant à l'objectif défini.

-----*Une revue bibliographique* structurant les résultats obtenus dans les différents domaines a été réalisée et publiée (en collaboration avec T. WINKEL). Elle a permis de proposer une synthèse décrivant les réponses adaptatives potentielles du mil aux conditions sahéliennes de sécheresse en général (§ 2.3 du premier chapitre de la thèse). Enfin elle a fourni un cadre de références à notre travail.

-----Dans les deux essais, les résultats de la *recherche de réponses adaptatives* à un déficit hydrique de fin de cycle, à différents niveaux de fonctionnement du végétal - *schématiquement* du peuplement à la cellule - sont concordants sur quatre points essentiels :

- 1- Le déficit hydrique provoque un accroissement de l'allocation relative de la matière sèche produite vers les panicules.
- 2- Les mécanismes de régulation des pertes en eau par essentiellement le contrôle de la surface foliaire verte (arrêt de croissance et accélération de la sénescence) et de façon complémentaire par la régulation stomatique, sont importants et interviennent précocement.
- 3- Les mécanismes potentiels de maintien de la turgescence cellulaire par ajustement osmotique ou accroissement de l'élasticité pariétale sont respectivement absents ou peu significatifs dans le cadre de mesures sur échantillons de limbes.

-4- La sensibilité protoplasmique à la déshydratation (estimée par la fuite d'électrolytes après un stress osmotique de -2.5 MPa) est équivalente entre cultivars présumés "résistant" ou "sensible" et, elle ne varie pas sous l'effet du déficit hydrique.

Les recherches effectuées en laboratoire sur différents processus ou paramètres physiologiques (photosynthèse, conductance stomatique, activités enzymatiques, sensibilité protoplasmique) par J.F. BOIS et l'équipe du Professeur LOUGUET montrent également l'absence de différences entre ces cultivars. De plus; l'équipe du Professeur LOUGUET conclue que les mils étudiés ont une faible tolérance protoplasmique à la déshydratation, en particulier par rapport à des cultivars de sorgho.

Dans le champ, les différences de rendements entre cultivars, en faveur du cultivar présumé "résistant", sont essentiellement expliquées par la partition relative de la matière sèche vers les panicules en relation avec l'accomplissement de la floraison. Les quantités d'eau consommées étaient par ailleurs équivalentes.

-----Les *bases d'un modèle simplifié* (MILSTRESS) de réponse de la croissance et du rendement final en épis à un déficit hydrique de fin de cycle, sont proposées (collaboration avec L. CURNAC). A partir de l'état initial du système (biomasses des différents organes ou nombre de tiges épiées, pourcentage de floraison, réserve disponible en eau), il simule pour des conditions climatiques moyennes (éclairage et déficit de saturation de l'air), l'évolution des biomasses et le rendement final en épis en prenant en compte les flux d'eau et de carbone dans la plante (modèle à compartiments). MILSTRESS utilise deux hypothèses originales et simples de réponse de la floraison des brins et de la conductance du couvert (produit de la surface foliaire verte totale et de la conductance stomatique) à la diminution de disponibilité en eau. Ces hypothèses sont *suggérées* par les données expérimentales mais non démontrées.

1. *L'accomplissement de la floraison* des brins épiés qui s'étale globalement sur 25 jours (entre 45 et 70 jours après émergence) conditionne la mise en place du nombre de grains et par conséquent le rendement "potentiel" (réalisé par les plantes témoins). La

floraison s'avère sensible au déficit hydrique du sol. Après une brève accélération de la floraison dans les premiers jours, la diminution de la disponibilité en eau provoque un ralentissement de la floraison, représenté par le rapport des vitesses de floraison entre poquets stressés et poquets témoins. Dans le modèle, cette relation est utilisée directement et le taux de floraison atteint réduit alors proportionnellement le potentiel de rendement initial en épis (estimé sur les témoins).

2. *Le contrôle de la surface foliaire verte* (via l'arrêt de croissance et la sénescence) est aussi rapide que la *régulation stomatique* : après seulement 4 jours de contrainte en 1992 comme en 1990, alors que le déficit hydrique foliaire n'est pas encore marqué. La précocité de réaction aboutit à une relation quasi-linéaire de la *conductance du couvert* en fonction de la disponibilité en eau, relation commune aux deux géotypes testés en 1992. Dans le modèle, cette relation est supposée représenter une conductance maximale du couvert en fonction de la disponibilité en eau, notion décrite par MEINZER et GRANTZ (1990) pour une bonne disponibilité en eau. La conductance stomatique étant bornée par une valeur maximale et une valeur minimale "sensible", Le programme calcule l'accélération de la sénescence "nécessaire" pour ne pas dépasser la conductance maximale du couvert correspondant à la diminution de disponibilité en eau.

En résumé, par ces deux principes de régulation, le modèle confère au mil un système "d'alerte précoce" connecté à la disponibilité en eau qui tend à assurer le remplissage des grains déjà en place par le ralentissement de la floraison des brins tardifs (évitement de la compétition entre puits carbonés en amont) et l'accélération de la sénescence foliaire (évitement de la compétition pour l'eau en aval).

Avec le même jeu de paramètres (calibrés sur l'essai "rendement élevé" de 1992), le modèle simule correctement l'évolution des biomasses et le rendement final en épis des différents cultivars dans les deux situations expérimentales extrêmes où les rendements témoins en épis et les degrés de stabilité étaient respectivement de 62 g.m<sup>-2</sup> et 87 % en 1990, 320 g.m<sup>-2</sup> et 53 % en 1992. Entre géotypes présumés "résistant" et sensible", ces

simulations du modèle montrent que les différences de rendement final observées en situation de déficit hydrique pour les deux conditions expérimentales peuvent être essentiellement expliquées par l'état morphologique (nombre de tiges épiées) et phénologique (pourcentage de floraison) initial du peuplement. En l'occurrence, pour un même nombre de tiges épiées (3 en 1990 et 9.5 en 1992), un décalage de quelques jours sur la date à 50 % de floraison avantage significativement le cultivar "précoce". L'avancement de la floraison engendre un poids d'épis initial plus élevé et une partition de la matière sèche vers les épis plus importante.

Enfin le modèle est utilisé pour un exemple d'*analyse de la stabilité du rendement* en fonction de différentes conditions initiales (5 niveaux de rendement potentiel et 3 situations initiales d'avancement de la floraison). Les simulations suggèrent que pour un risque de sécheresse élevé après 50 % de floraison, les réponses calées sur le comportement des cultivars étudiés sont adaptées à la stabilisation de niveaux de rendement faibles (comme ceux généralement rencontrés en milieu paysan). Par contre pour des niveaux élevés, elles engendrent une forte décroissance de la stabilité du rendement final car elles ne tendent pas à valoriser l'eau disponible en profondeur. A terme, l'intérêt de cultivars ayant des caractéristiques (ex : réserve hydrique disponible pour les racines à la floraison) et des réponses différentes (ex: conductance du couvert, floraison, constante de flux carboné vers les épis) pourrait être analysé de cette façon.

## Limites

Les limites de ce travail sont nombreuses.

1. Elles concernent d'abord les conditions expérimentales d'étude de la réponse des plantes. Il n'est pas aisé de savoir dans quelles mesures les conditions climatiques de contre-saison chaude ont modifié le comportement des plantes par rapport à la saison des pluies. Nous savons seulement que les cultivars utilisés (à longueur de cycle de 80-90 jours) ne sont pas photopériodiques et que la conductance du mil est peu sensible à un déficit élevé de saturation de l'air en milieu naturel. La demande évaporative multiplie globalement par deux le niveau de transpiration des plantes témoins (pour des LAI maximale autour de 1.5, les transpirations sont estimées entre 7 et 8 mm par rapport à 4 mm/j en hivernage). La contrainte hydrique imposée en contre-saison chaude est ainsi très supérieure à celle naturellement rencontrée en fin d'hivernage. La vitesse d'installation du déficit a entraîné en particulier une forte régulation stomatique chez les feuilles supérieures des brins épiés qui n'est pas habituellement observée pour des contraintes hydrique plus proche des conditions d'hivernage où le contrôle de la surface foliaire suffit vraisemblablement à limiter cette réaction. L'effet des températures maximales particulièrement élevées en contre-saison chaude est certainement l'aspect le mal connu des conditions d'expérience. Il amplifie certainement la sensibilité de la floraison au déficit hydrique. En résumé, on peut déjà retenir que les réponses au déficit hydrique obtenues en contre-saison chaude sont vraisemblablement amplifiées par rapport à l'hivernage.

2. L'approche globale du fonctionnement du peuplement jusqu'à la production finale conduit à un traitement superficiel des différents domaines abordés (interface sol-racine, physiologie foliaire, interface feuille atmosphère, biomasses et élaboration du rendement). Les indicateurs simples utilisés, comme par exemple la réserve utile pour l'ensemble de la zone racinaire, peuvent représenter des situations spatio-temporelles très différentes et expliquer le manque de généralité d'un modèle.

3. La relative qualité de simulation des biomasses du modèle MILSTRESS ne doit pas faire oublier son fonctionnement très schématique par définition. La validation est encore partielle car réalisée sur un seul essai (1990) où le niveau de rendement témoin faible diminue la marge d'erreur possible. Compte tenu de la très récente élaboration du modèle, son fonctionnement n'a pu être analysé de façon approfondie, pas à pas, ce qui ne devrait pas manquer de souligner certaines incohérences. Il constitue avant tout un outil de réflexion, d'intégration des différentes hypothèses à approfondir et améliorer. Il fournit les bases d'une appréhension globale de la réponse du peuplement à un déficit hydrique de fin de cycle. Dans une perspective de poursuite de ce travail, la logique serait de revenir sur les relations clés du modèle (réponse de la conductance du couvert et de la floraison à la disponibilité en eau) dans le cadre d'expériences spécifiques en saison des pluies et en contre-saison.

#### **Conséquence sur la notion de "résistance à la sécheresse" d'un cultivar**

La stabilité du rendement est le produit d'une interaction complexe entre l'état initial du système sol-plante et les réponses des différents processus physiologiques au dessèchement du sol. Le rôle de l'état initial du système a été jusqu'à présent relativement négligé alors qu'il constitue l'élément le plus important de la stabilité du rendement. L'attribution d'un indice de "résistance à la sécheresse" à un cultivar n'a pas vraiment de sens en dehors de l'expérience qui l'a précisément établi. Il faudrait chercher à caractériser les cultivars ou les espèces par rapport à un état initial du peuplement et par l'intermédiaire d'un jeu de paramètres fonctionnels définissant les courbes de réponse des différents processus. Il serait par exemple intéressant, après avoir amélioré la fiabilité du modèle, de conduire une expérience similaire comparant des cultivars d'espèces comme le mil, le sorgho ou le maïs, et d'analyser les jeux de paramètres obtenus.

### **Nécessaire complémentarité entre les approches spécifiques et globales**

L'étude de la "tolérance à la sécheresse" des espèces cultivées suscite à l'heure actuelle de nombreux travaux de recherche en physiologie et en génétique dans la perspective affichée d'améliorer la stabilité de la production face aux aléas climatique. Mais l'approche spécifique d'un facteur particulier en laboratoire est souvent privilégiée a priori, sans en connaître l'importance réelle pour la stabilité de production de l'espèce considérée. Alors que les approches intégrées à l'échelle de l'activité humaine et les approches spécifiques sont nécessairement complémentaires, et devraient être le siège d'aller-retours permanents. Le principe de cette démarche est d'assurer un recentrage régulier des recherches sur les besoins réels des hommes, en étant bien conscient que les recherches spécifiques ont permis de développer les concepts et les outils aujourd'hui disponibles pour les études écophysiologicals en milieu naturel.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADJAHOSSOU F., LOUGUET P. ET VIERA DA SILVA J, 1984. Corrélation entre les résistances stomatiques de divers croisements de palmier à huile (*Elaeis guineensis Jacq.*) et la tolérance à la sécheresse. *Oecologia Plantarum*, 5 : 163-178.
- AZAM-ALI S.N., 1983. Seasonal estimates of transpiration from a millet crop using a porometer. *Agric. Meteor.*, 30 : 13-24.
- AZAM-ALI S.N., GREGORY P.J. and MONTEITH J.L., 1984. Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) grown on stored water. I. Growth of roots and shoots. II. Water use, light interception and dry matter production. *Expl. Agric.*, 20 : 203-214, 215-224.
- AZCON BIETO J., 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 73 : 681-686.
- BALA SUBRAMANIAN V. and MAHESWARI M., 1989. Comparison of physiological responses of pearl millet and sorghum to water stress. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*, 99 : 517-522.
- BANQUE MONDIALE, 1989. Sub-Saharan Africa : From crisis to sustainable growth. The World Bank, Washington D.C. USA, 300 p.
- BATCHO E., DAOUDA OUSMANE S., DO F., ANNEROSE D., KHALFAOUI J.L., FOFANA A., LAFFRAY D., LOUGUET P., 1990. Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agric. Milieu Aride*, 2 : 51-65.
- BEGG J.E. and TURNER N.C., 1976. Crop water deficits. *Adv. Agron.*, 28 : 161-217.
- BEGG J.E., 1965. High photosynthetic efficiency in a low latitude environment. *Nature*, Lond., 205 : 1025-1026.

- BIDINGER F.R., Mahalakshmi V. and Rao G.D.P., 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). I. Factors affecting yields under stress. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 38 : 37-48, 49-59.
- BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., TALUKDAR B.S. and ALAGARSWAMY G., 1982. Improvement of drought resistance in pearl millet. *In: Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*, IRRI (Ed.), Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 357-375.
- BIDINGER F.R., MUSGRAVE R.B. AND FISHER R.A., 1977. Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270 : 431-433.
- BIELER P., 1992. Agronomic and physiological aspects of post-flowering drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the Sahel. Doctor thesis of Natural Science, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, 103 p.
- BIERHUIZEN J.F. and SLATYER R.O., 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO<sub>2</sub> in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric. Meteorol.* 2 : 259-270.
- BILQUEZ A.F., 1975. Amélioration des mils au Sénégal. Rapport de synthèse, 57 p.
- BISWAS A.K. and Mandal S.K., 1987. Whole plant senescence in *Pennisetum typhoides* : implication of source-sink relationships. *J. Plant Physiol.*, 127 : 371-377.
- BLACK C.R. and SQUIRE G.R., 1979. Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.) and groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Exp. Bot.*, 30 : 935-945.
- BLUM A. and SULLIVAN C.Y., 1986. The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Ann. Bot.*, 57 : 835-846.

- BLUM A., MAYER J. and GOZLAN G., 1983. Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant Cell Environ.*, 6 : 219-225.
- BOIS JF., 1993. Effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse du mil. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 161-173.
- BRUCKLER L., LAFOLIE F. and TARDIEU F., 1991. Modeling root water potential and soil-root water transport. 2. Field comparisons. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55 : 1213-1220.
- CARBERRY P.S., CAMPBELL L.C. and BIDINGER F.R., 1985. The growth and development of pearl millet as affected by plant population. *Field Crops Res.*, 11 : 193-205.
- CHAMARD P., 1993. Environnement et développement au Sahel. *Sécheresse*, 4 : 17-23.
- CHAPIN F.S., 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41: 29-36.
- CHEESEMAN J.M., 1991. PATCHY : simulating and visualizing the effects of stomatal patchiness on photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange studies. *Plant Cell Env.*, 14 : 593-599.
- CHOPART J.L., 1980. Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (Arachide, Mil, Sorgho, Riz pluvial). Thèse Doc. Ing., Inst. Nat. Polytech., Toulouse, 160 p. + annexes.
- CHOPART J.L., 1983. Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agron. Trop.*, 38 : 37-51.
- C.I.L.S.S, 1987. Les politiques céréalières dans les pays du Sahel. Colloque de Mindélo du 1 au 6 décembre 1986. Comité permanent Inter-états de Lutte contre la Sécheresse au Sahel - Club du Sahel - OCDE, 562 p.

- CLAUSSEN W. & BILLER E., 1977. The significance of sucrose- and starch contents of the leaves for the regulation of net photosynthetic rates. *Z. Pflanzenphysiol.*, 81 : 189-198.
- CLEMENT J.C., 1985. Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'Ouest. Prospections et collectes. IBPGR-ORSTOM. IBPGR, FAO, Rome, 231 p.
- CONOVER D.G. and SOVONICK-DUNFORD S.A., 1989. Influence of water deficits on the water relations and growth of *Echinochloa turneriana*, *Echinochloa crus-galli* and *Pennisetum americanum*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16 : 291-304.
- DAOUDA OUSMANE S., SICOT M., MARINI P., 1991. Caractérisation de la diversité hydrodynamique d'un sol ferrugineux tropical différencié sur sable dunaire en milieu soudano sahélien. *In Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone*, SIVAKUMAR M.V.K., WALLACE J.S., RENARD C. & GIROUX C. (eds) (Proc. Int. Workshop, Niamey, Niger, February 1991). IAHS Publ. no 199. IAHS Press, Institute of Hydrology, Wallingford, UK, pp 209-216.
- DANCETTE C., 1983. Besoins en eau du mil au Sénégal. Adaptation en zone semi-aride tropicale. *Agron. Trop.*, 38 : 267-286.
- DASSA-GIRARD M., 1987. Etude comparée des activités phosphatasiques acides et des paramètres hydriques foliaires de cultivars de mil (*Pennisetum americanum L.*) soumis à des contraintes hydriques. Thèse Doctorat, Univ. Paris 7, 179 p.
- DAVIES W.J. and ZHANG J., 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 42 : 55-76.
- DE BRUIN H., DIRKS B. and SARABER M., 1992. Simulation of water limited millet production and use of meteosat-derived precipitation data for Niger (WOFOST /

- SUCROS model). Internal report no. 21. Department of theoretical production ecology, Wageningen, The Netherlands, 79 p
- DIOUF M., 1990. Analyse de l'élaboration du rendement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf. et Hubb.). Mise au point d'une méthode de diagnostic en parcelles paysannes. Thèse de Doctorat de l'INA-PG, 227 p.
- DO F., DAOUDA O.S. et MARINI P., 1989. Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse. *Rev. Rés Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 57-74.
- DOOREMBOS J. and PRUITT W.O., 1975. Les besoins en eau des cultures. Bulletin d'irrigation et de drainage. no. 24. FAO, Rome, 197 p.
- ELDIN M., 1993. Analyse de l'effet des déficits hydriques sur la récolte du mil au Niger. Conséquences agronomiques. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agrophysiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 149-161.
- EVANS L.T. and WARDLAW I.F., 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.*, 28 : 301-359.
- F.A.O., 1990. Annuaire statistique de la production agricole mondiale. Vol. 44. 283 p.
- FECHTER. J., ALLISON B.E., SIVAKUMAR M.V.K., VANDERPLOEG R.R. and BLEY J., 1991. An evaluation of the SWATRER and CERES-millet models for southeast Niger. *In* : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone": proceedings of the Niamey Workshop, February 1991. M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199 : 505-513.

- FOREST F., REYNIERS F.N., 1986. Proposals for the classification of agroclimatic situations of upland rice in terms of water balance. Proceedings of the international symposium of Djakarta. IRRI Eds, Los Banos, Philippines.
- FOYER C.H., 1988. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 26, 4 : 483-492.
- FUSSEL L.K., BIDINGER F.R. and BIELER P., 1991. Crop physiology and breeding for drought tolerance : research and development. *Field Crops Research*, 27 : 183-199.
- FUSSEL L.K., PEARSON C.J. and NORMAN M.J.T., 1980. Effect of temperature during various growth stages on grain development and yield of *Pennisetum americanum*. *J. Exp. Bot.*, 31 : 621-633.
- GALLAGHER J.N., BISCOE P.V. and HUNTER B., 1976. Effects of drought on grain growth. *Nature*, 264 : 541-542.
- GREGORY P.J., 1982. Interaction of shoot and root characteristics in the response of millet to drought. *In: Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. IRRI ed., Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 135-143.
- GREGORY P.J., 1983 Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 3. Root development. *J. Exp. Bot.*, 34 : 744-756.
- GREGORY P.J., 1986 Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 8. Root growth. *J. Exp. Bot.*, 37 : 379-388.
- GRIME J.P., 1989. Whole-plant response to stress in natural and agricultural systems. *In : "Plants under Stress"*. H.G. JONES, J.G. FLOWERS and M.B. JONES Eds. Society of Experimental Botany, seminar series : 39. Cambridge University Press : 31-46.
- HARDY Y., BOISGALLAIS A.S. et BOUCHER J.D., 1993. Le Sahel, 20 ans après. *Croissance* no. 360-mai 1993-: 32-39.

- HENDERSON-SELLERS B., 1984. A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 10 : 1186-1190.
- HENSON I.E. and MAHALAKSHMI V., 1985. Evidence for panicle control of stomatal behaviour in water-stressed plants of pearl millet. *Field Crops Res.*, 11 : 281-290.
- HENSON I.E., 1981a. Changes in abscisic acid content during stomatal closure in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 121-127.
- HENSON I.E., 1981b. Abscisic acid and after-effects of water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 129-135.
- HENSON I.E., 1982. Osmotic adjustment to water stress in pearl millet in a controlled environment. *J. Exp. Bot.*, 33 : 78-87.
- HENSON I.E., ALAGARSWAMY G., MAHALAKSHMI V. and BIDINGER F.R., 1983a. Stomatal response to water stress and its relationship to bulk water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *J. Exp. Bot.*, 34 : 442-450.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., ALAGARSWAMY G. and BIDINGER F.R., 1983b. An association between flowering and reduced stomatal sensitivity to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Ann. Bot.*, 52 : 641-648.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R. and ALAGARSWAMY G., 1982. Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) under field conditions. *Plant, Cell Environ.*, 5 : 147-154.
- HUDA A.K.S., 1987. Simulating yields of sorghum and pearl millet in the semi-arid tropics. *Field Crops Res.*, 15 : 309-325.

- HUDA A.K.S., 1987. Simulating yields of sorghum and pearl millet in the semi-arid tropics. *Fields Crop Research*, 15 : 309-325.
- HUDA A.K.S., SIVAKUMAR M.V.K., ALAGARSWAMY G., VIRMANI S.M. and VANDERLIP R.L., 1984. Problems and prospects in modeling pearl millet growth and development: a suggested framework for millet model. *In: "Agrometeorology of Sorghum and Millet"*, ICRISAT (Ed.), Patancheru, India. pp. 297-306.
- INRAN, 1987. Catalogue des variétés recommandées de mil, sorgho, niébé et autres cultures du Niger. Institut National de Recherche Agronomique du Niger : 5-26.
- JACQUINOT L., 1970. La nutrition carbonée du mil (*Pennisetum typhoides Stapf & Hubb.*) I. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *Agron. Trop.*, 25 : 1088-1095.
- JANSEN D.M. and GOSSEYE P., 1986. Simulation of growth of millet (*Pennisetum americanum*) as influenced by water stress. Simulation Report CABO-TT no. 10. Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, The Netherlands, 109 p.
- JANSSENS M.J.J., NEUMANN I.F. and FROIDEVAUX L., 1990. Low-input ideotypes. *In: Agroecology : Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture.* GLIESSMAN S.R. (Ed.), Springer Verlag, Berlin, pp. 130-145.
- JARVIS P.G. & MC NAUGHTON K.G., 1986. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 15 : 1-49.
- JOHNSON I.R., MELKONIAN J.J., THORNLEY J.H.M. & RIHA S.J., 1991. A model of water flow through plants incorporating shoot/root "message" control of stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, 14 : 531-544.
- JONES C.A., RITCHIE J.T. & KINIRY J.R., 1986. CERES-Maize : a simulation model of maize growth and development. C.A. JONES and J.R. KINIRY Eds. Texas A&M University Press, USA, 193 p.

- JONES H.G. and CORLETT J.E., 1992. Current topics in drought physiology. *Journal of Agricultural Science*, 119 : 291-296.
- JONES H.G., 1983. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 323 p.
- JORDAN W.R., 1983. Whole plant response to water deficits : an overview. *In*: "Limitations to Efficient Water Use in Crop Production", TAYLOR H.M., JORDAN W.R. et SINCLAIR T.R. (Eds.), *Am. Soc. Agron.*, Madison, USA, pp. 289-317.
- JOUVE P., 1991. Sécheresse et stratégies paysannes au Sahel. *Sécheresse*, 2 : 61-69.
- KLEPPER O. & ROUSE D.I., 1991. A procedure to reduce parameter uncertainty for complex models by comparison with real system output illustrated on a potato growth model. *Agricultural Systems*, 36 : 375-395.
- KRAMER P.J., 1980. Drought, stress and the origin of adaptations. *In* : Adaptation of plants to water and high temperature stress. N.C. TURNER, P.G. KRAMER Eds., New-York, Wiley Interscience, pp. 7-20.
- KRAMER P.J., 1988. Changing concepts regarding plant water relations. *Plant Cell Environ.*, 11 : 565-568.
- KUMAR A.K., 1989. Pearl millet : current status and future potential. *Outlook Agric.*, 18 : 46-53.
- KUMAR K.A. and ANDREWS D.J., 1993. Génétiques of qualitative traits in pearl millet : a review. *Crop Sci.*, 33 : 1-20.
- LAFFRAY D., SAINTGUILY A. et LOUGUET P., 1986. Etude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de mil. Colloque de Djerba, Tunisie, Sept. 1986, Doc. multigr., 6 p.

- LAL R., 1990. Low-resource agriculture alternatives in sub-Saharan Africa. *J. Soil Water Conserv.*, 45 : 437-445.
- LAMBERT C., 1983. Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides Stapf et Hubbard*) en conditions naturelles. I. Elaboration de la touffe. II. Elaboration du rendement. *Agron. Trop.*, 38 : 7-15, 16-26.
- LEVITT J., 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol.2, water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press. New-York, 606 p.
- LUDLOW M.M. and MUCHOW R.C., 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. *In* : Drought Research Priorities for the Dryland Tropics, BIDINGER F.R. and JOHANSEN C. (Eds.), ICRISAT, Patancheru, India, pp. 179-211.
- LUDLOW M.M., 1989. Strategies of response to water stress. *In* Structural and Functionnal Response to Environmental Stresses. K.H. KREEB, H. RICHTER and T.M. HINCKLEY Eds. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 269-281.
- LOUGUET P., 1988. Aspects physiologiques de la résistance à la sécheresse du Mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leake). Communication au "Workshop on Drought Screening", 2-5 mai 1988, Niamey. ICRISAT
- LOUGUET P. et LAFFRAY D., 1988. Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 7-34.
- LOUGUET P., CANALE N., DESAGHER S., CONTOUR-ANSEL D. et LAFFRAY D., 1993. Tolérance protoplasmique et activité de la phosphoenol pyruvate carboxylase foliaire de cultivars de mil soumis à des contraintes hydriques contrôlées. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 219-233.

- MAHALAKSHMI V. and BIDINGER F.R., 1986. Water deficit during panicle development in pearl millet : yield compensation by tillers. *J. Agric. Sci., Camb.*, 106 : 113-119.
- MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R. and RAJU D.S., 1987. Effect of timing of water deficit on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Field Crops Res.*, 15 : 317-339.
- MAITI P.K. and BIDINGER F.R., 1981. *Growth and development of the pearl millet plant*. Research Bulletin no.6, ICRISAT, Patancheru, A.P., India, 15 p.
- MCCREE K.J. and FERNANDEZ C.J., 1989. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. *Crop Sci.*, 29, 2 : 353-360.
- MCCREE K.J., FERNANDEZ C.J. and FERRAZ DE OLIVEIRA R., 1990. Vizualizing interaction of water stress responses with a whole plant simulation model. *Crop Sci.*, 30, 2 : 294-300.
- MCCULLY M.E. and CANNY M.J., 1988. Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. *Plant Soil*, 111 : 159-170.
- MCPHERSON H.G. and SLATYER R.O., 1973. Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26 : 329-339.
- MEGE L., 1990. Les systèmes de production nigériens et leur adaptation à la sécheresse. Mémoire de fin d'étude ISTOM, 68p.
- MEINZER F.C. and GRANTZ D.A., 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.*, 13 : 383-388.
- MILLEVILLE P., 1989. Activités agro-pastorale et aléa climatique en région sahélienne. *In* : Le risque en agriculture. M. ELDIN et P. MILLEVILLE eds., Collektion "A travers champ" de l'ORSTOM, Paris, pp. 233-243.

- MONTEITH J.L., HUDA A.K.S. and MIDYA D., 1989. RESCAP : a Resource Capture model for sorghum and pearl millet. *In* : Modelling the growth and development of sorghum and pearl millet". Research Bulletin no. 12, ICRISAT, Patancheru, A.P. 502324, India, pp 30-34.
- MOONEY H.A., PEARCY R.W. and EHLERINGER J., 1987. Plant physiological ecology today. *BioScience*, 37 : 18-20.
- MOREL R., 1992. Atlas agroclimatique des pays de la zone du C.I.L.L.S. Programme AGRHYMET, Niamey, 11 volumes.
- MOULINEAU C., 1993. Variations sous contrainte hydrique de la teneur en acides aminés libres foliaires du mil. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique,. collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 233-245.
- MUCHOW R.C., 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment. I. Yield potential. II. Effects of water deficits. *Field Crops Res.*, 20 : 191-205, 207-219.
- NUNES DE PINHO L., 1992. Etude comparée des mécanismes physiologiques de la résistance à la sécheresse de cultivars de mil (*Pennisetum americanum L.*) et de sorgho (*Sorghum bicolor (L.) Moench*) sensibles ou résistants. Université Paris 7, Thèse de Doctorat, 158 p.
- ONG C.K. and MONTEITH J.L., 1985. Response of pearl millet to light and temperature. *Field Crops Res.*, 11 : 141-160.
- PASSIOURA J.B., 1977. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 43 : 117-120.

- PASSIOURA J.B., 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10 : 347-350.
- PASSIOURA J.B., 1980. The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings. *J. Exp. Bot.*, 31 : 333-345.
- PASSIOURA J.B., 1982. The role of the root system characteristics in the drought resistance of plants. *In: Drought Resistance of Crops with Emphasis on Rice*. I.R.R.I. (Ed.), Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 71-82.
- PASSIOURA J.B., 1983. Roots and drought resistance. *Agric. Water Manag.*, 7 : 265-280.
- PASSIOURA J.B., 1988. Response to Dr P.J. KRAMER's article, 'Changing concepts regarding plant water relations', volume 11, number 7, pp. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11: 569-571.
- PAYNE W.A., WENDT C.W. and LASCANO R.J., 1990. Root zone water balances of three low-input millet fields in Niger, West Africa. *Agron. J.*, 82 : 813-819.
- PEARCY R.W., BJORKMAN O., CALDWELL M.M., KEELEY J.E., MONTON R.K. and STRAIN B.R., 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience*, 37 : 21-29.
- PEARSON C.J., 1975. Thermal adaptation of Pennisetum : seedling development. *Aust. J. Plant Physiol.*, 2 : 413-424.
- PEARSON C.J., 1985. Pennisetum Millet : a review. *Field Crops Research*.
- PHELOUNG P.C. and SIDDIQUE K.H.M., 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 18 : 53-64.
- RAMOND C., 1968. Pour une meilleure connaissance de la croissance des mils *Pennisetum*. *Agro. Trop.*, 23, 8 : 840-863.

- RATNASWAMI M.C., 1960. Studies in cereals: Structure in relation to drought resistance. *Madras Agric. J.*, 47 : 427-436.
- RICHARDS R.A., 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. *In: Drought Tolerance in Winter Cereals*. SRISTAVA J.P., PORCEDDU E., ACEVEDO E. and VARMA s. (Eds.), John Wiley et Sons Ltd, Chichester, pp. 133-150.
- RIOU C., 1993. L'eau et la production végétale. *Sécheresse*, 4 : 75-83.
- RITCHIE J.T. and ALAGARSWAMY G., 1989. Simulation of growth an development in CERES models. *In : Modelling the growth and the development of sorghum and pearl millet*. Research Bulletin no. 12. ICRISAT, Patancheru, A.P. 502324, India, pp. 34-39.
- ROBELIN M., 1984. Méthode d'approche pour la hiérarchisation des critères de jugement de la résistance à la sécheresse. *In : La sécheresse en zone intertropicale*. Pour une lutte intégrée. Actes du colloque de Dakar du 24 au 27 septembre 1984. CIRAD - C.I.L.F, pp. 169-183.
- RYAN J.G. and VAN OPPEN M., 1984. Global production and demand for sorghum and millet to the year 2000. *In : Agrometeorology of sorghum and millet in the semi-arid tropics*. Proceedings of the international symposium, 15-20 nov. 1982, ICRISAT center. Patancheru, A.P. 502324, India, pp. 41-60.
- SANTUCCI P., THIERY J.M., DAOUDA OUSMANE S., DO F. & MARINI P., 1992. Contribution à l'étude des profils racinaires du mil (*Pennisetum glaucum* ) et méthode de calcul de la biomasse racinaire sous le poquet. *Rev. Res. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 4 : 25-34.
- SAPIN P., 1985. Le mil et son amélioration. IRAT / CNEARC, Montpellier, 45 p.

- SCHULZE E.D., STEUDLE E., GOLLAN T. and SCHURR U., 1988. Response to Dr P.J. KRAMER's article, 'Changing concepts regarding plant water relations', volume 11, number 7, pp. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11 : 573-576.
- SEDES, 1987. Etude du secteur agricole du Niger: bilan diagnostic - phase 1. Société d'études pour le Développement Economique et Social, Paris, 335 p.
- SERPANTIE G. et MILLEVILLE P., 1993. Les systèmes de culture paysans à base de mil et leur adaptation aux conditions sahéliennes. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 255-267.
- SHARP R.E. and DAVIES W.J., 1989. Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. *In* : Plants under Stress. H.G. JONES, J.G. FLOWERS & M.B. JONES Eds. Society of Experimental Botany, seminar series : 39. Cambridge University Press, pp. 71-93.
- SIBAND P., 1981. Croissance, nutrition et production du mil (*Pennisetum typhoides* H.et S.). Essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne. Thèse Doct. Etat., Univ. Montpellier II, 302 p.
- SIBAND P., 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *Agron. Trop.*, 38 : 27-36.
- SIVAKUMAR M.V.K. et MAIDOUKIA A. 1990. Agroclimatology of West Africa : Niger. Research Bulletin no. . ICRISAT. Patancheru, A.P. 502324, India, 181 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1986. Climat de Niamey. ICRISAT, Centre Sahélien, Compte Rendu des Travaux n°1, 36 p.

- SIVAKUMAR M.V.K., 1988. Predicting rainy season potential from the onset of rains in southern sahelian and sudanian climatic zones of west Africa. *Agric. For. Meteor.*, 42 : 295-305.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1989. Climatic changes and implications to agriculture in Niger. internal report, 35 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1991. Drought spells and drought in West Africa. Research bulletin no.13. ICRISAT. Patancheru, A.P. 502324, India, 181 p.
- SQUIRE G.R. and ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.). I. Interaction with temperature. *J. Exp. Bot.*, 34 : 846-855.
- SQUIRE G.R., 1979. The response of stomata of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.) to atmospheric humidity. *J. Exp. Bot.*, 30 : 925-933.
- SQUIRE G.R., 1989. Response to temperature in a stand of pearl millet. 9. Expansion processes. 10. Partition of assimilate. *J. Exp. Bot.*, 40 : 1383-1389, 1391-1398.
- SQUIRE G.R., 1990. The Physiology of Tropical Crop Production. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 213 p.
- SQUIRE G.R., BLACK C.R. and ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.). 2. Dependence on leaf water status and irradiance. *J. Exp. Bot.*, 34 : 856-865.
- SQUIRE G.R., GREGORY P.J., MONTEITH J.L., RUSSEL M.B. and SINGH P., 1984. Control of water use by pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Expl. Agric.*, 20 : 135-149.
- SQUIRE G.R., MARSHALL B. and ONG C.K., 1986. Development and growth of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) in response to water supply and demand. *Expl. Agric.*, 22 : 289-299.

- STAHL R.S. & MC CREE K.J., 1988. Ontogenic changes in the respiration coefficients of grain sorghum. *Crop Science*, 28, 1 : 111-113.
- STOMPH T.J., 1990. Seedling establishment in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.); the influence of genotype, physiological seed quality, soil temperature and soil water. Ph.D. Thesis, Univ. Reading, United Kingdom, 200 p.
- SULLIVAN C.Y., 1972. Mechanisms of heat and drought tolerance in grain sorghum and method of measurement. In : Genetic diversity in plants. N.G.P. RAO and L.R. HOUSE Eds. Plenum Publishing Corp., New-York, pp. 247-269.
- TANNER C.B. and SINCLAIR T.R., 1983. Efficient water use on crop production : research or re-search ? In : Limitations to Efficient Water Use in Crop Production. TAYLOR H.M., JORDAN W.R. and SINCLAIR T.R. (Eds.), Am. Soc. Agron., Madison, USA, pp. 1-27.
- TARDIEU F. & DAVIES W.J., 1993. Root-shoot communication and whole-plant regulation of water flux. In : Water Deficits : plant response from cell to community. W.J. DAVIES Sc. Editor. Environmental Plant Biology series, pp. 147-160.
- THORNLEY J.H.M., 1981. Organogenesis : 2. The state-variable approach. In : Mathematics and Plant Physiology. D.A. ROSE and D.A. CHARLES-EDWARDS Eds. Experimental Botany. An international series of monographs. Academic Press, London, 320p.
- THORNLEY J.H.M., 1991. A transport-resistance model of forest growth and partitioning. *Annals of Botany*, 68 : 211-226.
- THIERY J.M., 1985. VOYONS, programme de simulations conversationnelles en physico-chimie et en agronomie. In Logiciels pour la chimie, COME G.M., DUCLOY J., SOULIE E., THIERY J.M. eds, Soc. Fr. Chimie (Paris) et Assoc. Nat. Logiciel (CNRS, Nancy) pages 156-157.

- TOSTAIN S., 1992. Diversité enzymatique des variétés utilisées dans les essais pluriannuels à Institut des Radio-Isotopes (Niamey, Niger). Note interne ORSTOM, 16 p.
- TOSTAIN S. et MARCHAIS L., 1993. Evaluation de la diversité génétique des mils (*Pennisetum Glaucum* (L.) R. Br.) au moyen de marqueurs enzymatiques et relations entre formes sauvages et cultivées. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 33-56.
- TURNER N.C., 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crops plants. *In* : "Stress physiology of crop plants. H. MUSSEL, R.C. STAPLES Eds., New-York, Wiley Interscience, pp. 343-372.
- TURNER N.C., 1986a. Crop water deficits : a decade of progress. *Advances in Agronomy*, Vol. 39 : 1-51.
- TURNER N.C., 1986b. Adaptation to water deficits : a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 13 : 175-190.
- VAN KEULEN H., GOUDRIAAN J., STROOSNIJDER L., LANTINGA E.A., VAN LAAR H.H., 1992. Crop growth model for water limited conditions (SUCROS2). *In* : Simulation of crop growth for potential and water limited production situations (as applied to spring wheat). H.H.VAN LAAR, J. GOUDRIAAN, H. VAN KEULEN Eds. Simulation Report CABO-DLO no. 27, Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, The Netherlands. 72 p.
- VOLTZ M. & RAMBAL S., 1987. Evaluation de CORNGRO : un modèle de simulation des transferts hydriques et de la croissance d'une culture de maïs. *Agronomie*, 7, 9 : 727-738.

- WALLACE J.S., 1991. The measurement and modelling of evaporation from semi-aridland. *In : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone. Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991. M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199, pp. 131-148.*
- WALLACE J.S., LLOYD C.R. and SIVAKUMAR M.V.K., 1993. Measurements of soil, plant and total evaporation from millet in Niger. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63 : 149-169.
- WALLACE J.S., ROBERTS J.M., and SIVAKUMAR M.V.K., 1990. The estimation of transpiration from sparse dryland millet using stomatal conductance and vegetation indices. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51 : 35-49.
- WENZEL C.L., MCCULLY M.E. and CANNY M.J., 1989. Development of water conducting capacity in the root systems of young plants of corn and some other C4 grasses. *Plant Physiol.*, 89 : 1094-1101.
- WORLD RESOURCES, 1992-93. Towards sustainable development. Report of the World Resource Institute in collaboration with the United Nations Environment Programme and the United Nations Development Programme, Oxford University, 385 p.

Tableau 1 : Evolution de la population, de l'urbanisation et de la production de céréales dans les pays du Sahel (Burkina Faso, Mali, Mauritanie, Niger, Sénégal, Tchad) entre 1960 et 1990.

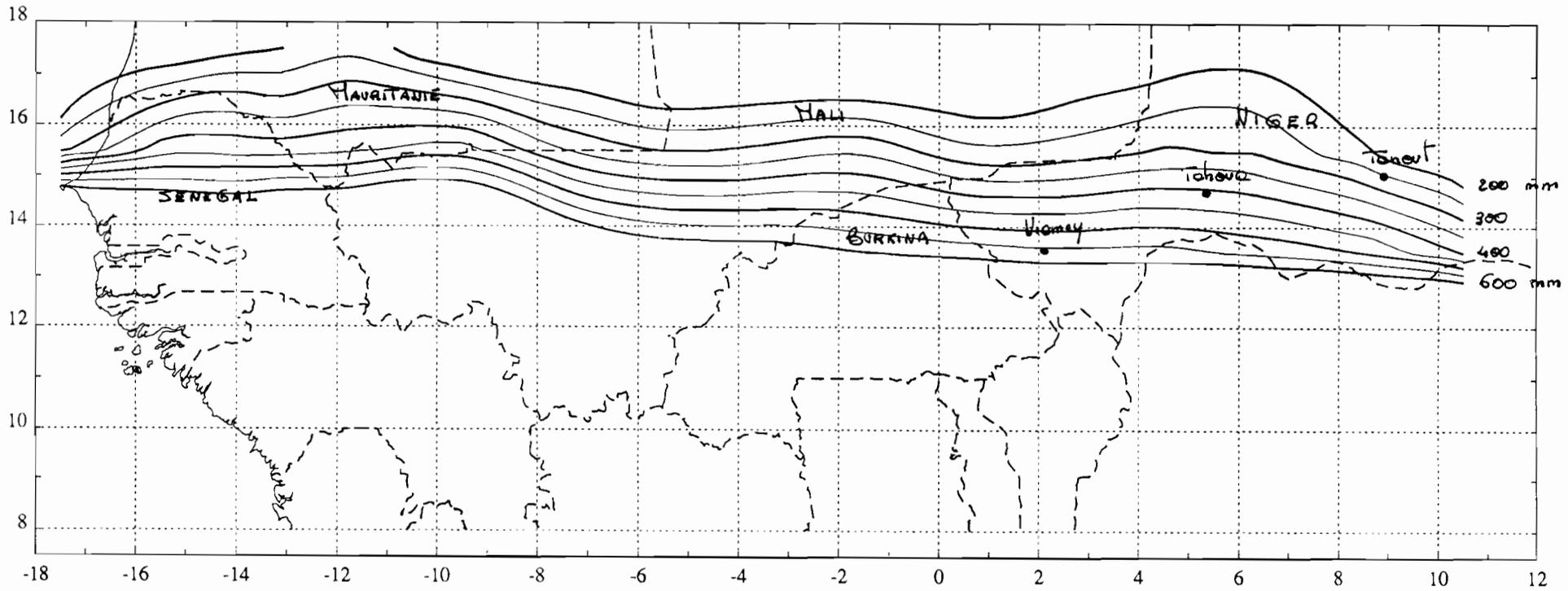
	années			croissance annuelle moyenne		projection en 2010	
	1960	1985	1990	1960-85	1960-90	2010	
années							
Population totale (milliers)	18580	34514	40970	2.5 %	2.7 %	3.0 %	74000
Population urbaine (milliers)	1300	6902	9832	6.9 %	7.0 %		
% du total	7 %	20 %	24 %				
Production de céréales (milliers de tonnes)	1961-65 4384	1981-85 5213	1988-90 7853	0.7 %	2.0 %	2.0 %	11700
mil en pourcentage	69 %	67 %	69 %				
Index de production par habitant (100≈2270 calories par .jour)	100	64	81				67
Importation de céréales commerciale + aide (milliers de tonnes)	268	1169	1027	6.1 %	4.6 %		
Dépendance en céréales (production/offre totale)	6 %	18%	12%				

Sources : CILSS 1987, Banque Mondiale 1989, FAO 1990, World Resources 1992-93

Remarques: Ces informations chiffrées sont à prendre comme des ordres de grandeur et non des évaluations précises. Les chiffres concernant la population et l'importation de céréales seraient plutôt des "minima". Par exemple, entre pays enclavés et côtiers comme le Niger et le Nigéria, le commerce de céréales est fort mal "enregistré" dans les statistiques officielles.

MAHÉ G. & L'HOTÉ Y. (1994) Carte des isohyètes moyennes  
interannuelles (1951-1989) en Afrique Occid-  
tale et Centrale.

1951 1989



pluies moyennes interannuelles 1951 1989

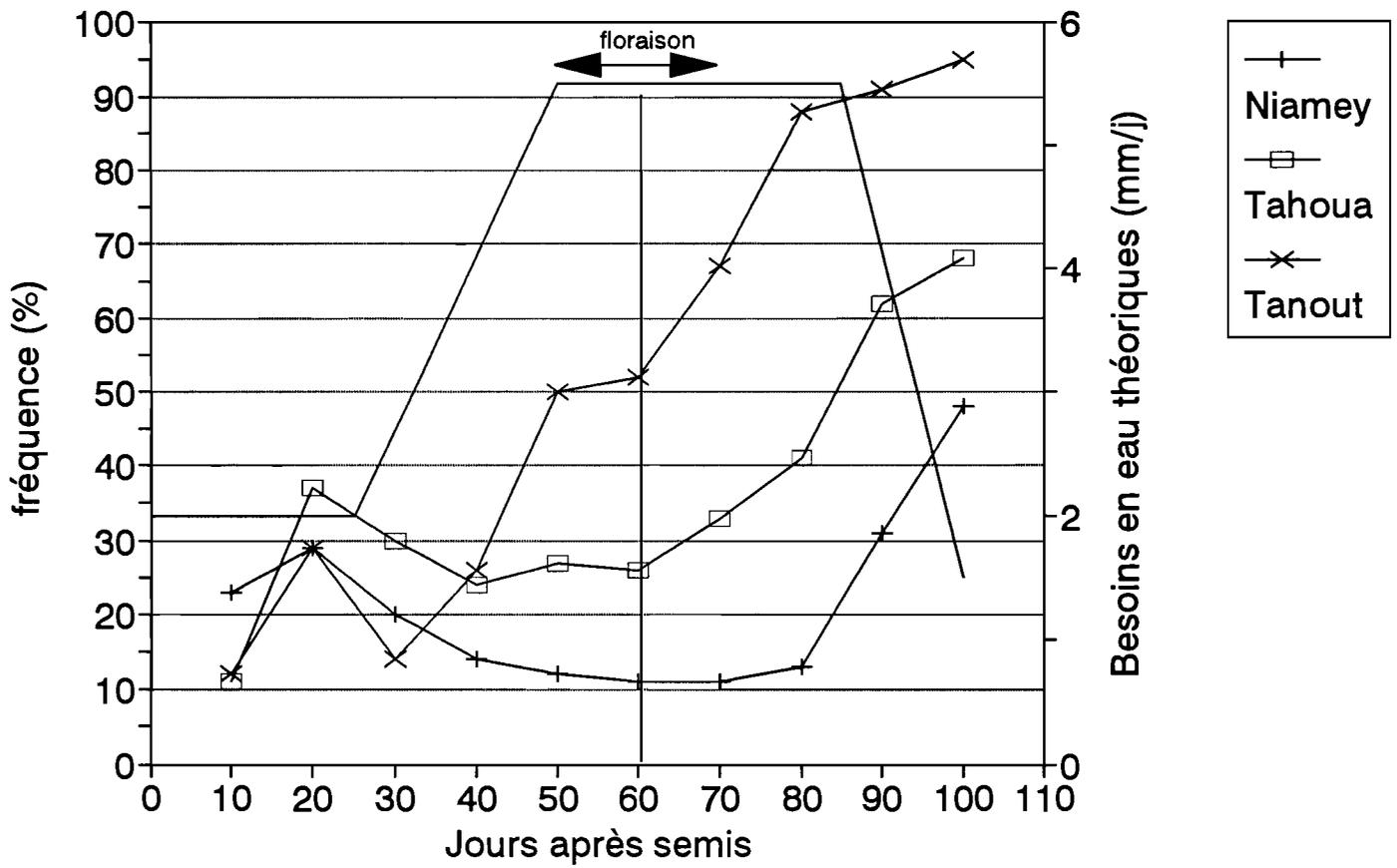
Fig. 1

cartovl

200-600 pour 50 mm

Fig.2 : Fréquences de périodes sèches supérieures à 10 jours pour un seuil pluviométrique de 10 mm

pour 3 localités du Niger selon un gradient pluviométrique annuel entre 550 et 250 mm



données statistiques sur la pluviométrie (Sivakumar, 1991)  
 besoins en eau théoriques du mil (Doorembos et Pruitt, 1975)

Fig.3: Caractéristiques climatiques moyennes des 9 décades de culture du mil en saison sèche (21 fév.- 20 mai) et en saison des pluies (11 juin - 10 sept.) à Niamey.

(série 1982-1992, sauf l'ETP : série 1951-1980)

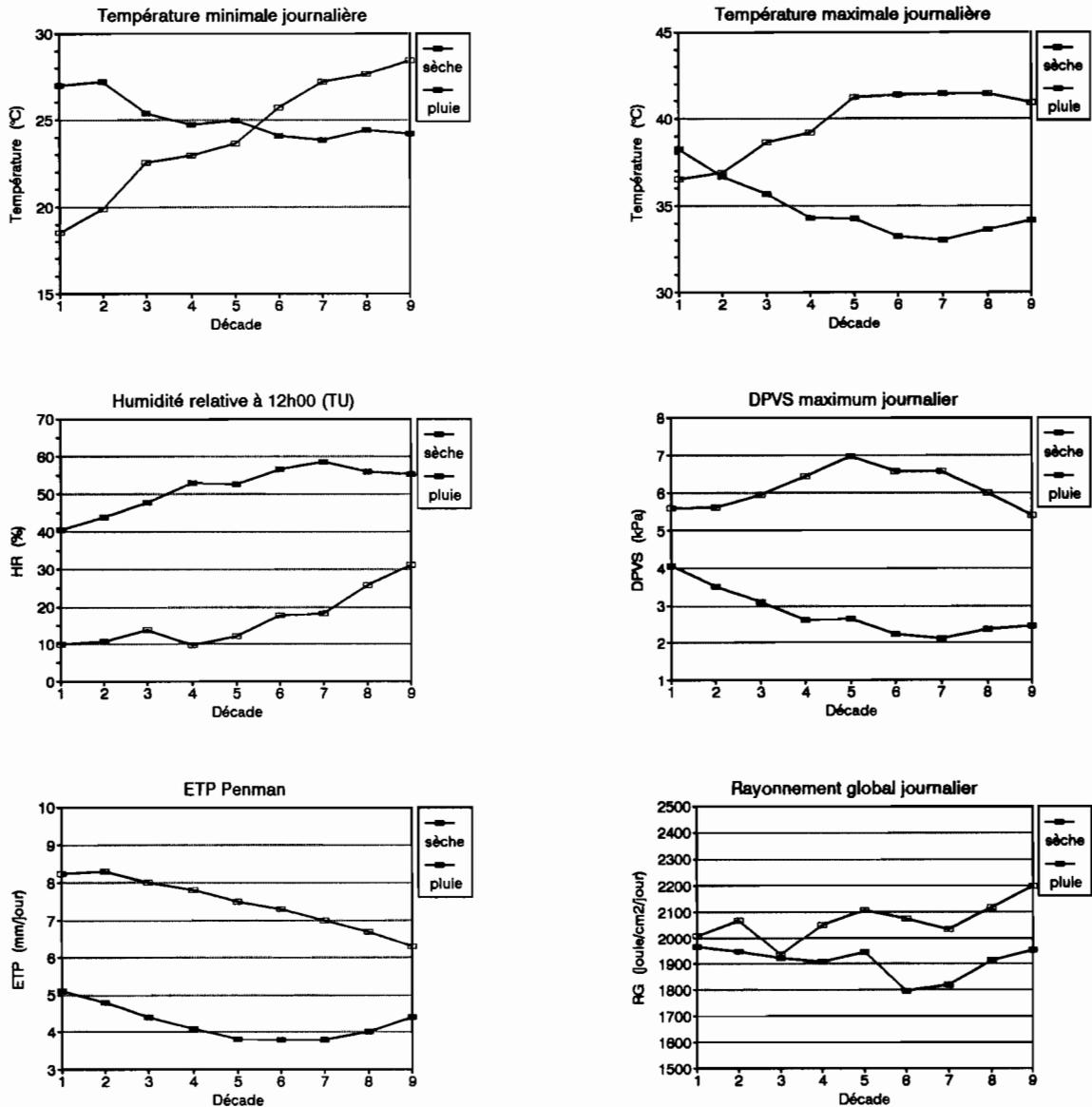
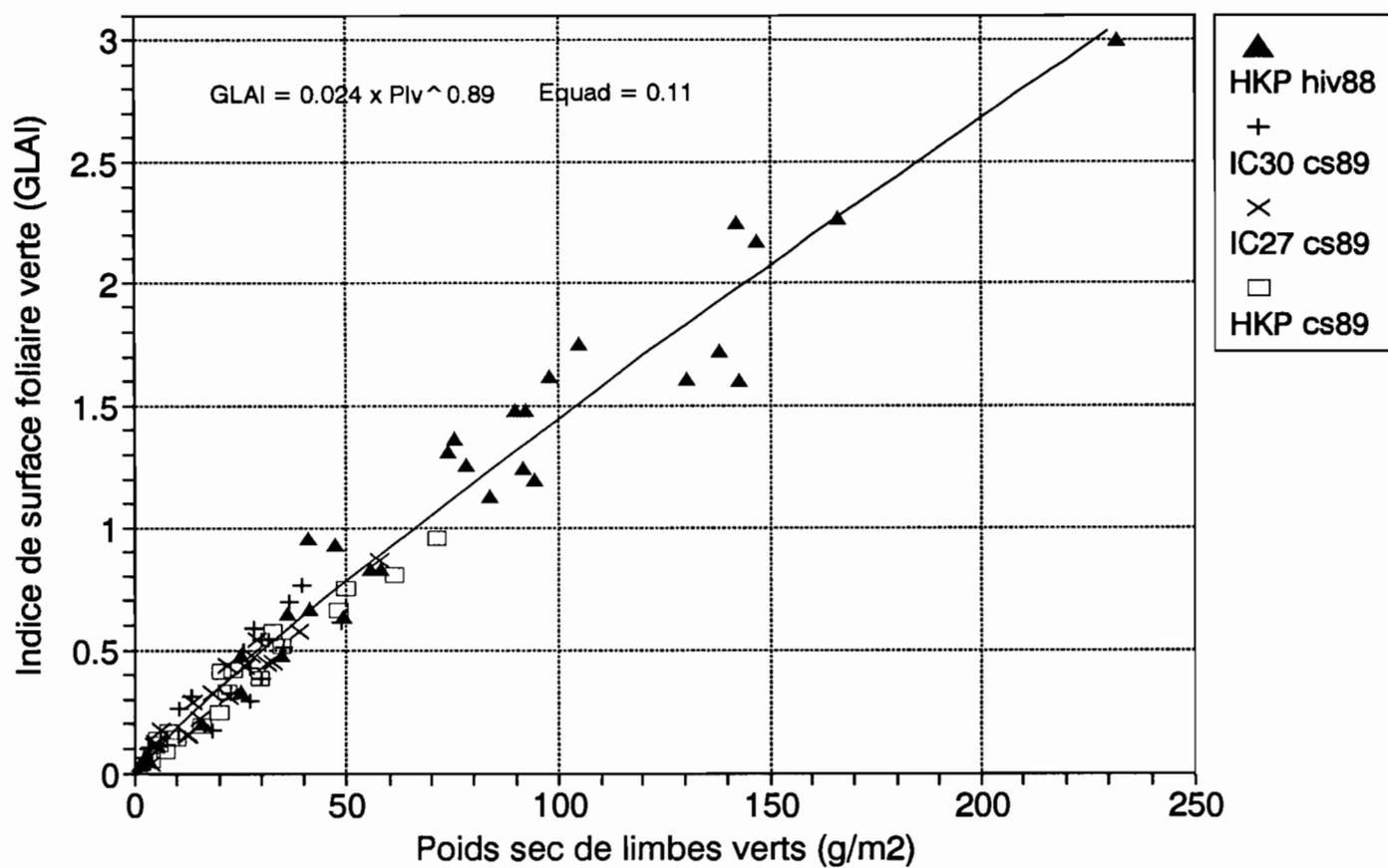


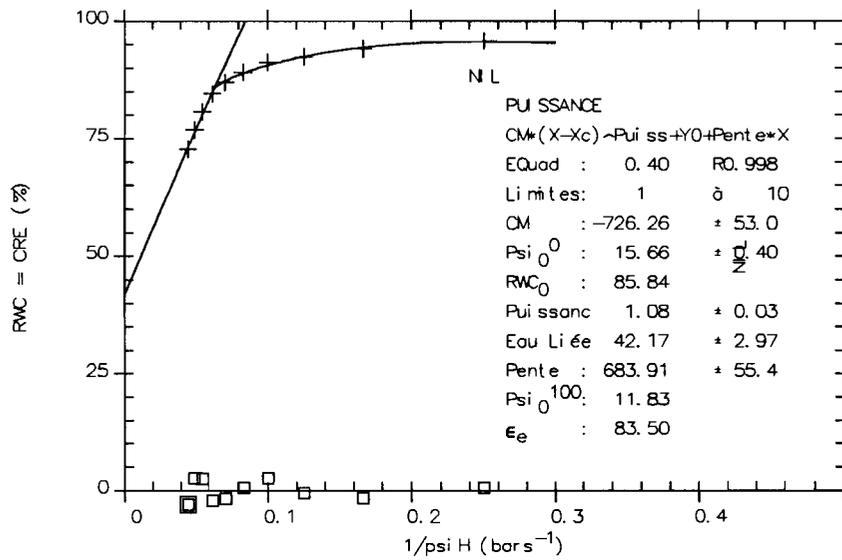
Fig.4: Indice de surface foliaire verte en fonction du poids sec de limbes verts

mesures effectuées en hivernage 1988 (hiv88) et en contre-saison froide 1988/1989 (cs89)  
les surfaces foliaires étaient mesurées au planimètre LICOR 3100

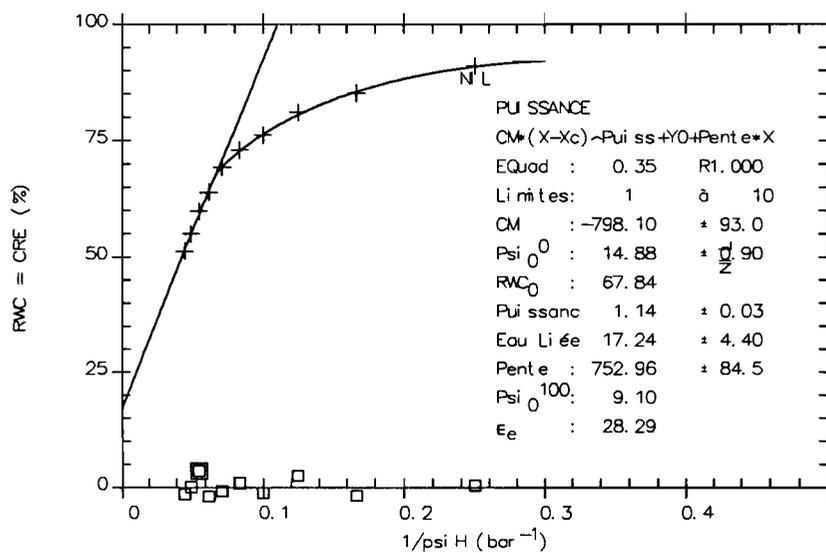


**Fig.5 : Courbes Pression-Volume**  
 expression du contenu relatif en eau foliaire  
 en fonction de l'inverse du potentiel hydrique  
 (exemples)

RWC<sub>0</sub> : contenu relatif en eau à turgescence nulle  
 Psi<sub>0</sub><sup>0</sup> : potentiel osmotique à turgescence nulle  
 Psi<sub>0</sub><sup>100</sup> : potentiel osmotique à turgescence maximale  
 ε<sub>e</sub> : module moyen d'élasticité pariétale



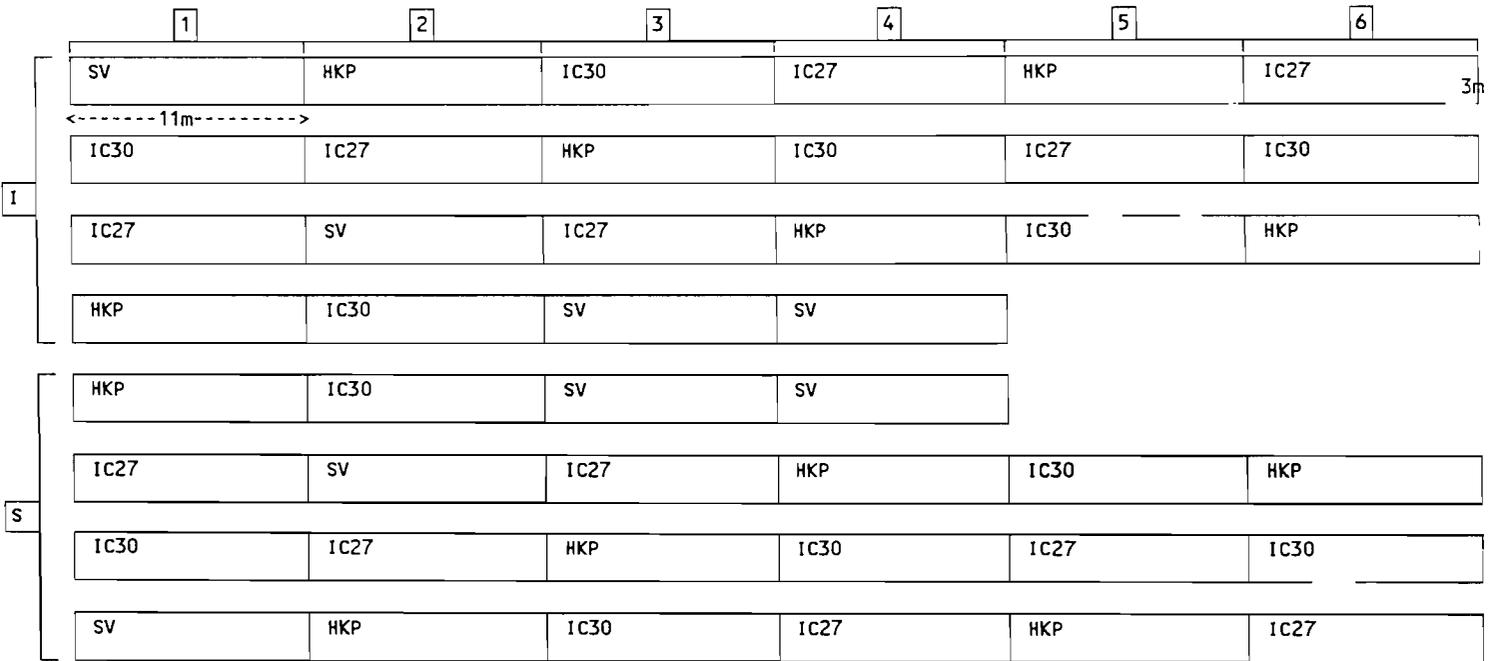
HKPi 1<sup>er</sup> échantillon foliaire à 71 jae



HKPs 1<sup>er</sup> échantillon foliaire à 69 jae

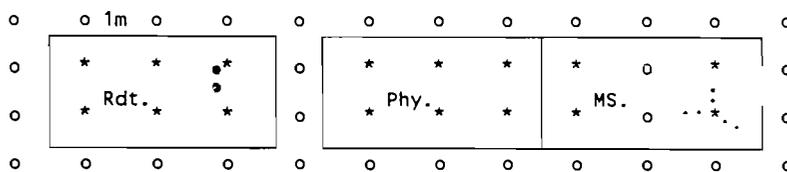
Fig.6

DISPOSITIF EXPERIMENTAL CONTRE-SAISON CHAUDE 1990



· SV:sauvage. / · I :Traitement irrigué. / · S :Traitement stressé. / · 1 :Numero du bloc vertical.

DETAIL D'UNE PARCELLE ELEMENTAIRE



Légende	
· o	: Poquet de bordure.
· *	: Poquet utile.
· Rdt.	: Mesures de rendement.
· Phy.	: Mesures de physiologie.
· MS.	: Mesures destructives.
· ⊙	: Tube neutronique.
· ⊙	: Carottage racinaire.

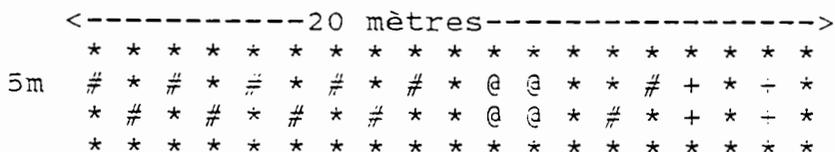
NB : Les tubes neutroniques et les carottages racinaires concernent uniquement les blocs 1 à 4.

Fig. 7

FIGURE : DISPOSITIF EXPERIMENTAL DE L'ESSAI DE CONTRE SAISON CHAUDE DE 1992

IC30 S1	HKP S1	1
HKP I1	IC30 I1	
...	HKP S2	2
	IC30 S2	
	IC30 I2	3
IC30 S3	HKP I2	
HKP I3	IC30 S3	4
...	HKP S3	
	IC30 I3	5
IC30 S4	HKP I3	
HKP I4	IC30 S4	6
...	HKP S4	
	IC30 I4	7
IC30 S5	HKP I4	
HKP I5	IC30 S5	8
	HKP S5	
	IC30 I5	9
	HKP I5	
	HKP S6	10
	IC30 S6	
	IC30 I6	11
	HKP I6	
IC30 S7	HKP S7	12
...	...	
HKP I7	IC30 S7	13
	HKP I7	
	HKP S8	14
	IC30 S8	
	IC30 I8	15
	HKP I8	
IC30 S9	HKP S9	16
...	...	
HKP I9	IC30 S9	17
	HKP I9	
	HKP S10	18
	IC30 S10	
	IC30 I10	19
	HKP I10	

DETAIL D'UNE PARCELLE ELEMENTAIRE



LEGENDE

- \* : POQUET DE BORDURE
- @ : POQUET DE RENDEMENT
- # : POQUET DE MATIERE SECHE
- + : POQUET DE PHYSIOLOGIE
- . : TUBE NEUTRONIQUE

Tableau 5 : EVAPOTRANSPIRATIONS MOYENNES et STOCKS HYDRIQUES

	Stock hydrique initial sur 200cm (mm)		Première Phase (P1)			Deuxième Phase (P2)		
	moy	ic90	moy (mm/j)	ETR1 ic90	Stock (mm)	moy (mm/j)	ETR2 ic90	Stock (mm)
1990	62jae		77jae			92jae		
Témoins			(dose : 6mm/j)					
Stressés n	(4)		(4)			Réhydratation		
IC30s	132	14	2.1	0.9	106			
IC27s	137	11	2.6	1.1	107			
HKPs	145	32	2.2	0.5	118			
moys	138		2.3		110			
RU	70%				48%			
1992	54jae		68jae			82jae		
n	(4)		(4)			(4)		
Témoins	171	30.5	10.4	0.4	150	9.4	0.8	142
Stressés			(dose : 8.5 mm/j)			80%		
IC30s	170	38.0	4.9	0.7	102	1.6	0.8	85
HKPs	176	54.4	4.5	0.8	114	1.3	0.5	102
moys	173		4.7		108	1.5		93
RU	98%				46%			35%

moy : moyenne des n répétitions

ic90 : intervalle de confiance de la moyenne avec une probabilité de 90%

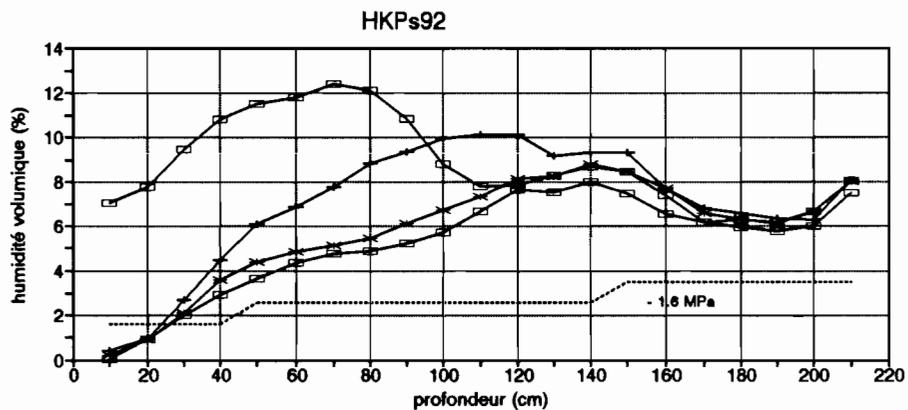
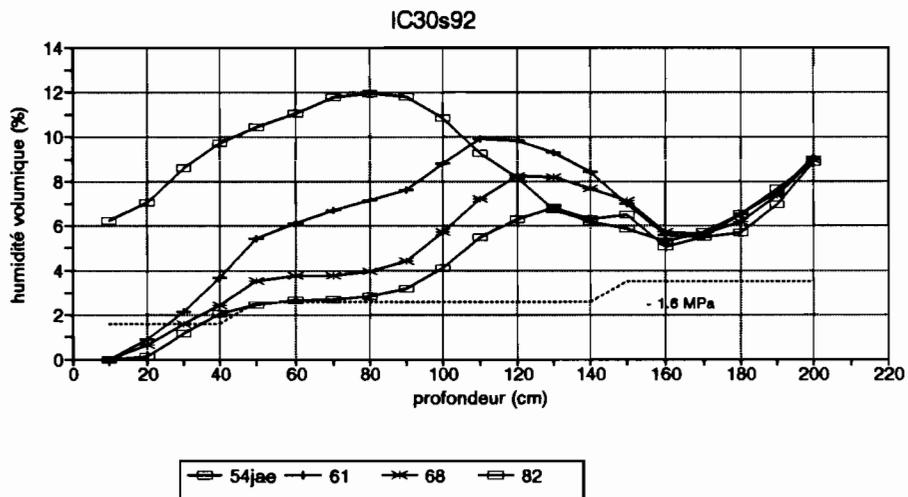
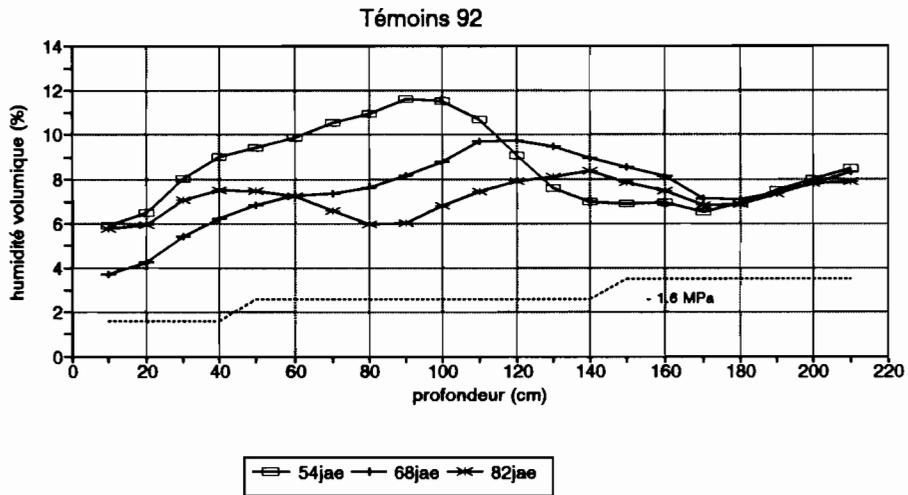
RU : réserve utile

phases avec déficit hydrique figurées en grisé

# Fig.8: Profils hydriques moyens (1992)

sous les plantes témoins

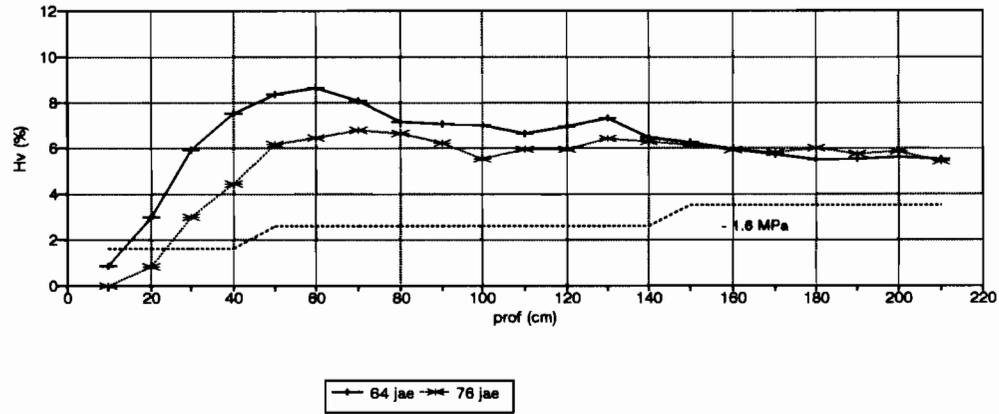
et sous les 2 cultivars après arrêt de l'irrigation à 54 jae



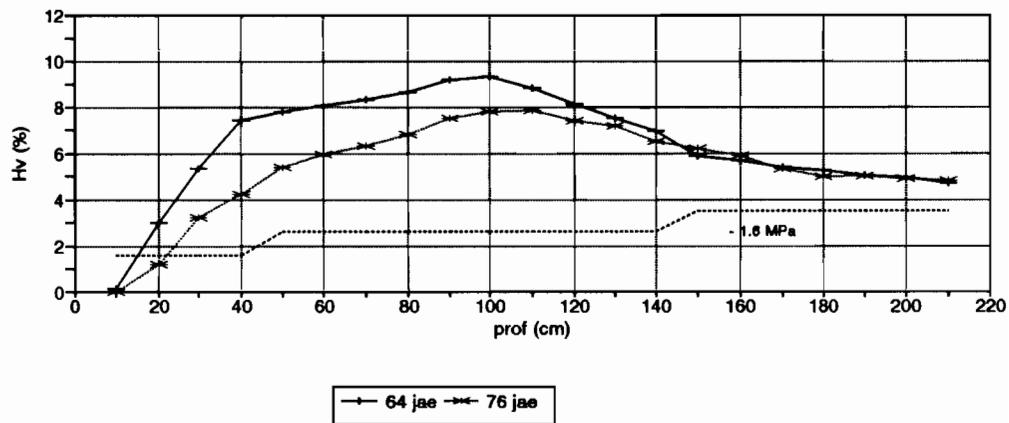
# Fig.9: Profils hydriques moyens (1990)

à 64 et 76 jae sous les 3 cultivars après arrêt de l'irrigation à 62 jae

## IC30S90



## IC27s90



## HKPs90

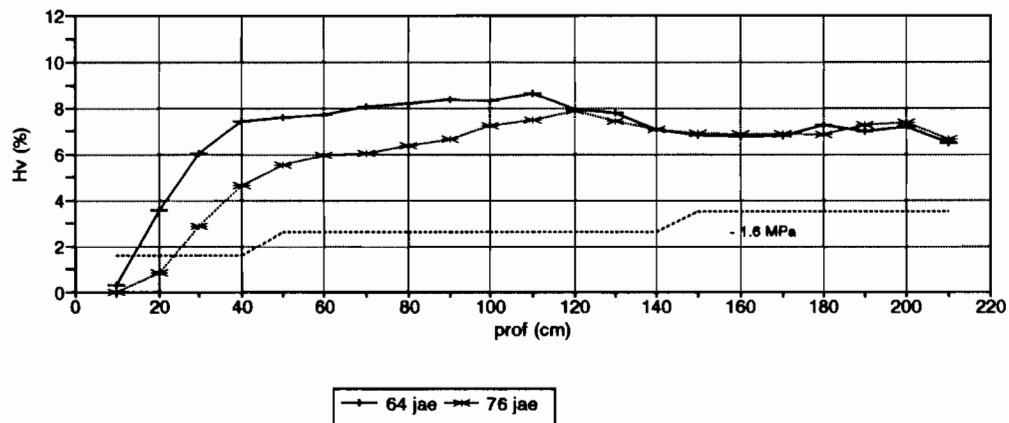


Tableau 6 : RENDEMENT FINAL EN GRAINS

année répétitions (n)	1990 (6)			1992 (10)		
	moy (g/m <sup>2</sup> )	ic90	cv	moy (g/m <sup>2</sup> )	ic90	cv%
<b>Témoins</b>						
IC30i	22.6	6.3	31%	260	22	15%
IC27i	22.3	8.0	36%			
HKPi	23.2	5.9	26%	213	11	9%
moyi	22.7			237		
<b>Stressés</b>						
IC30s	19.5	5.6	38%	137	21	27%
IC27s	16.7	5.3	41%			
HKPs	12.9	2.8	30%	99	17	30%
moys	16.4			118		
écart relatif	-30%			-50%		
<b>ANALYSE DE VARIANCE</b>						
Seuil de signification de l'hypothèse nulle (%)						
sur l'ensemble (I+S)		1990		1992		
effet déficit hydrique		1.94 **		0.00 ****		
effet génotype		53.1		0.02 ****		
effet interaction		49.8		68.6		
sur les stressés (S)						
IC30s/IC27s/HKPs		26.0				
IC30s / HKPs		10.5		0.2 ***		

Tableau 7 : COMPOSANTES DU RENDEMENT FINAL ET ETAT INITIAL

	Poids de mille grains		Nombre de Grains		Nombre d' épis		Biomasse aérienne		Coefficient de Battage		Indice de Récolte		Etat montées		Initial Floraison	
	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90
1990	(g)		(milliers/m <sup>2</sup> )		(/m <sup>2</sup> )		(g/m <sup>2</sup> )	(%)		(%)		(/m <sup>2</sup> )		(%)		(%)
<b>Témoins</b>	62jae															
IC30i	5.7	0.5	4.05	1.25	3.8	0.6	215	21	35	9.0	10.7	3.1	3.0	0.3	54	10
IC27i	5.7	0.9	4.01	1.81	3.5	0.7	211	49	35	7.4	10.9	4.8	3.0	0.6	42	13
HKPi	6.3	0.5	3.65	0.67	3.5	0.6	238	27	39	5.1	9.7	2.3	2.7	0.4	27	10
<b>Stressés</b>																
IC30s	5.2	0.3	3.70	1.07	3.4	0.5	213	22	30	6.5	8.9	2.1	3.4	0.4	53	5
IC27s	5.5	0.4	3.10	1.14	2.8	0.4	194	45	32	6.1	8.6	1.4	2.9	0.3	38	15
HKPs	5.1	1.0	2.27	0.37	2.7	0.3	184	20	30	6.9	7.4	3.7	2.9	0.3	32	4
<b>1992</b>	54jae															
<b>Témoins</b>																
IC30i	7.8	0.5	33.33	3.35	10.9	0.5	693	35	75	1.2	37	2.4	10.6	0.7	36	6
HKPi	7.6	0.3	28.25	1.50	8.6	0.7	659	32	73	1.9	33	1.9	8.4	0.5	26	5
<b>Stressés</b>																
IC30s	7.1	0.5	19.13	2.44	8.5	1.0	429	45	71	2.4	32	2.7	9.4	0.8	47	9
HKPs	6.0	0.3	16.46	2.58	6.9	0.5	423	42	65	3.6	23	3.0	8.4	0.5	33	6

moy : moyenne des n blocs-répétitions (6 en 1990, 10 en 1992)  
ic90 : intervalle de confiance de la moyenne avec une probabilité de 90%

Tableau 8 : CORRELATIONS DES COMPOSANTES AVEC LE RENDEMENT FINAL

	1990			1992		
	moyenne	R	seuil de signif0	moyenne	R	seuil de signif0
<b>Témoins</b>						
n		18		20		
<b>COMPOSANTES DU RENDEMENT</b>						
- poids de mille grains (g)	5.9	0.22		7.7	0.30	
- nombre de grains (milliers/m2)	3.90	0.87	****	30.79	0.83	****
- nombre d'épis (/m2)	3.6	0.16		9.7	0.79	****
- nombre de grains par épi (milliers)	1.08	0.70	***	3.17	0.03	
<b>BIOMASSE FINALE</b>						
- épis (g/m2)	62	0.68	***	324	0.96	****
- végétative aérienne (g/m2)	159	-0.09		351	-0.15	
<b>ETAT INITIAL</b>						
- nombre de tiges montées (/m2)	2.9	0.39		9.5	0.55	***
- pourcentage de floraison (%)	41	0.02		31	0.49	**
<b>Stressés</b>						
n		18		20		
<b>COMPOSANTES DU RENDEMENT</b>						
- poids de mille grains (g)	5.3	0.15		6.5	0.71	****
- nombre de grains (milliers/m2)	3.00	0.97	****	17.79	0.93	****
- nombre d'épis (/m2)	3.0	0.53	**	7.7	0.62	***
- nombre de grains par épi (milliers)	1.00	0.88	****	2.31	0.49	**
<b>BIOMASSE FINALE</b>						
- épis (g/m2)	54	0.62	***	172	0.97	****
- végétative aérienne (g/m2)	143	0.38		254	-0.19	
<b>ETAT INITIAL</b>						
- nombre de tiges montées (/m2)	3.1	0.49	**	8.9	0.05	
- pourcentage de floraison (%)	41	0.48	**	40	0.66	****

seuils de signification:      \*\*\*\*      0.1%  
    \*\*\*      1.0%  
    \*\*      5.0%  
    \*      10.0%

Fig.10 : Rendement final en fonction du nombre de grains sous déficit hydrique

(moy : moyennes des cultivars)

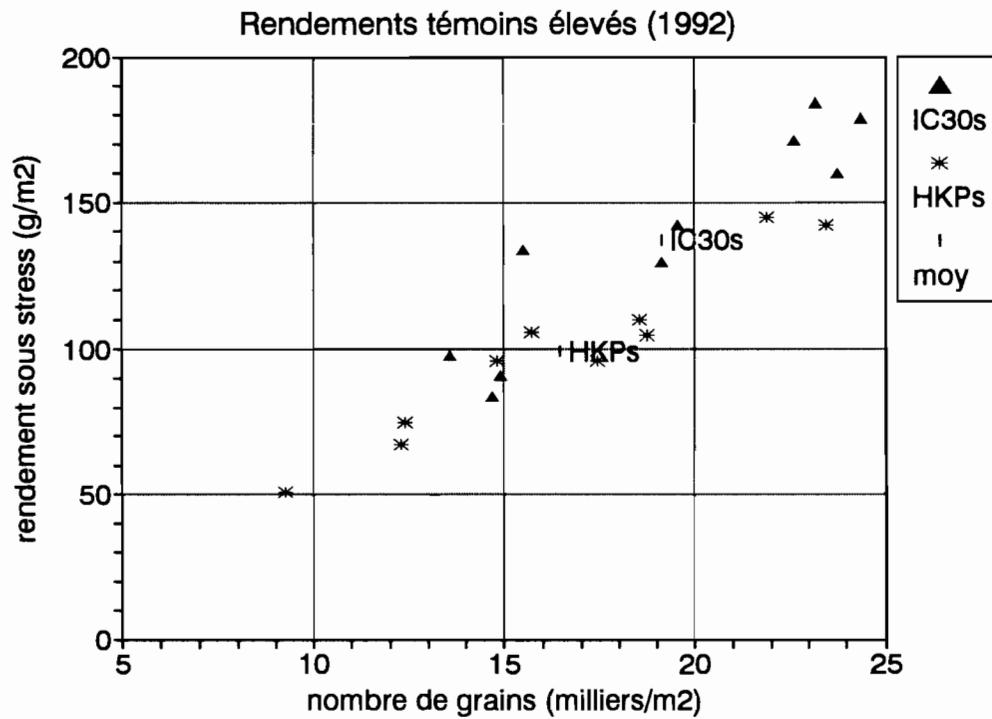
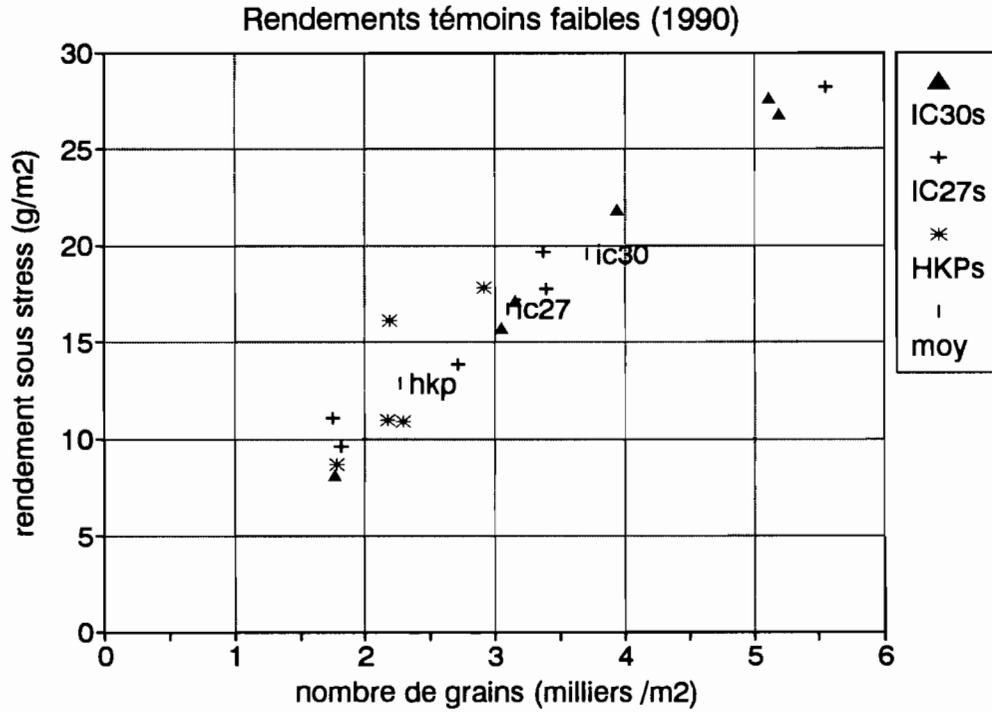


Fig.11: Floraison femelle cumulée (1992)  
en % du nombre de tiges épiées

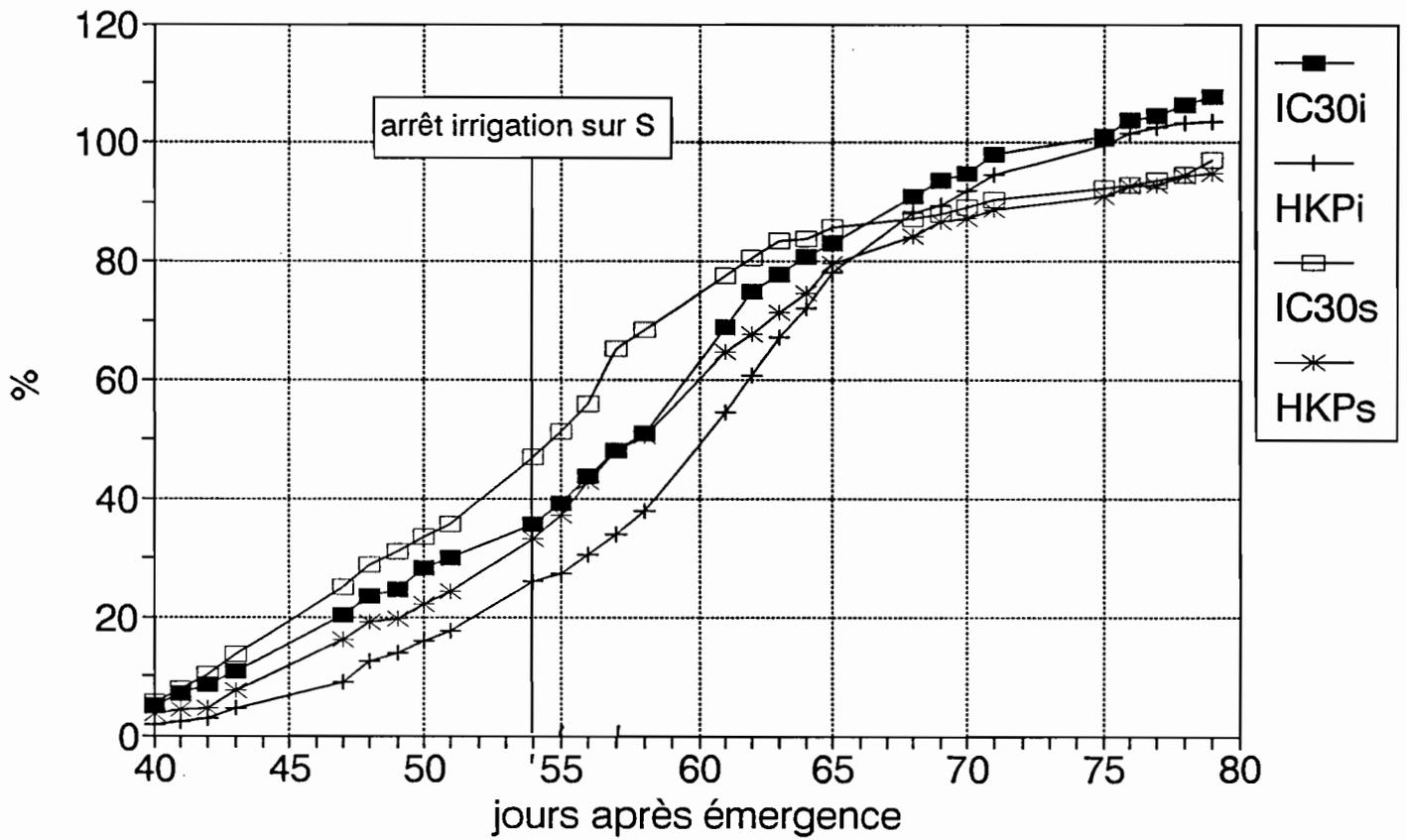


Fig. 12

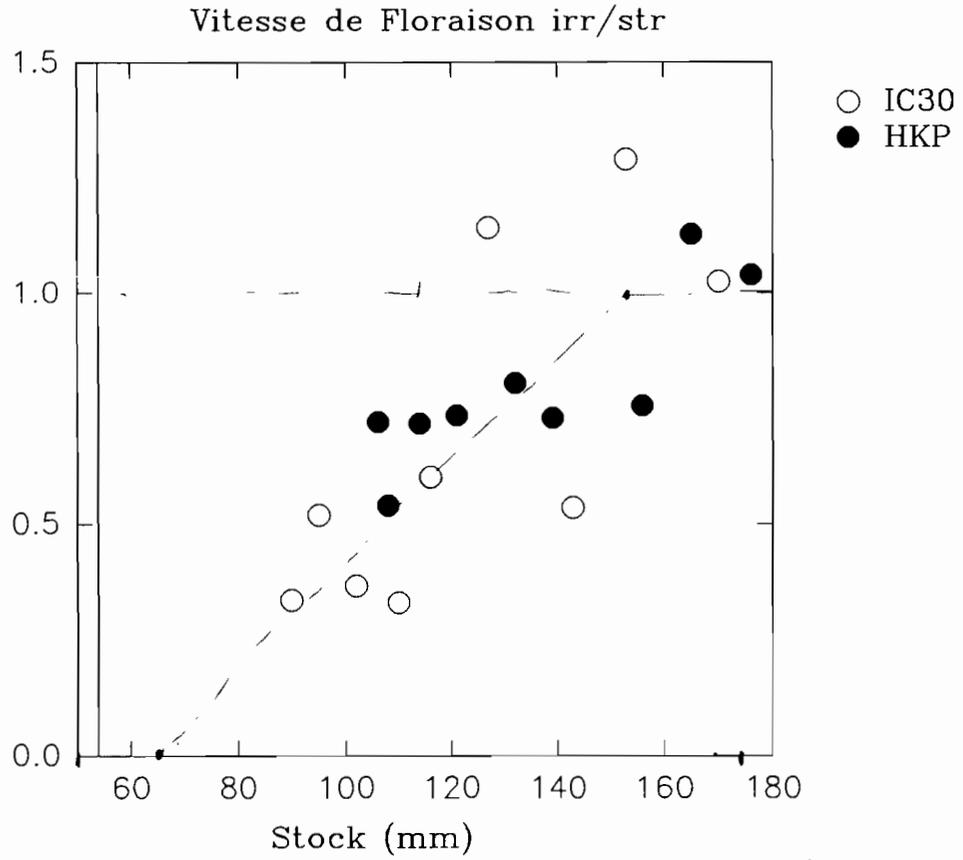
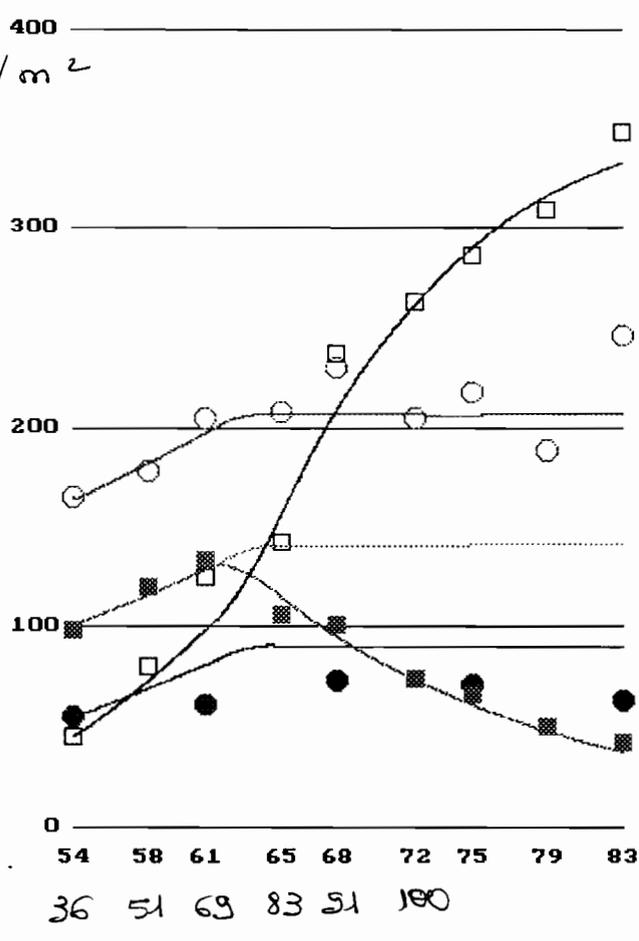


Fig. B a

IC30192

gms / m<sup>2</sup>

- Racines
- Tiges
- Feuilles *rate*
- Epis *semeantes*



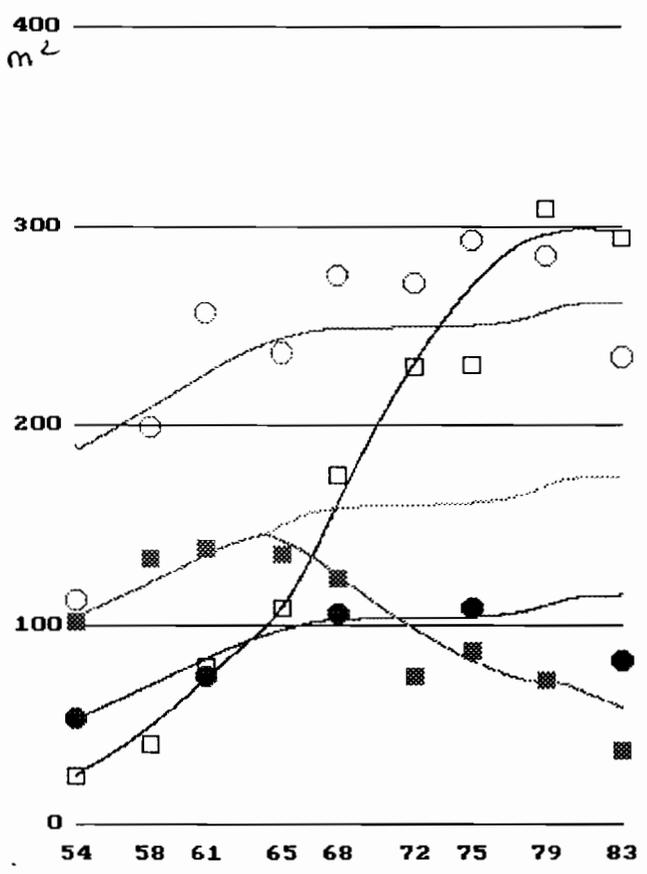
Poids de matière sèche des différents organes en fonction de l'avancement de la floraison sur IC301 (1982)

Fig. 13b

HKPI92

g MS / m<sup>2</sup>

- Racines
- Tiges
- Feuilles
- sésucentes
- Epis



54 58 61 65 68 72 75 79 83  
 28 38 54 78 89 92

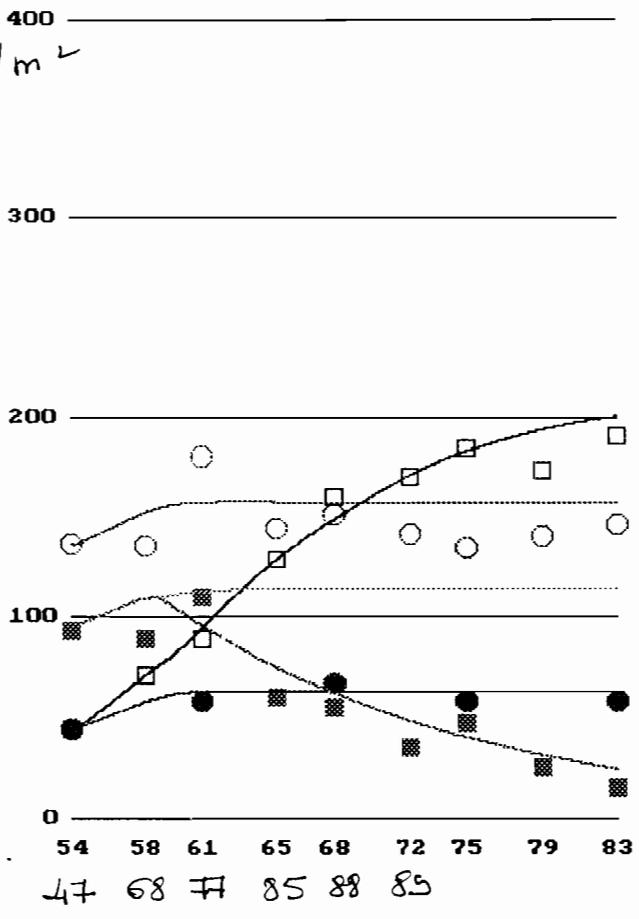
Joe  
 & Françoise

Tig 4.0

IC30S92

ms/m<sup>2</sup>

- Racines
- Tiges
- Feuilles
- Epis

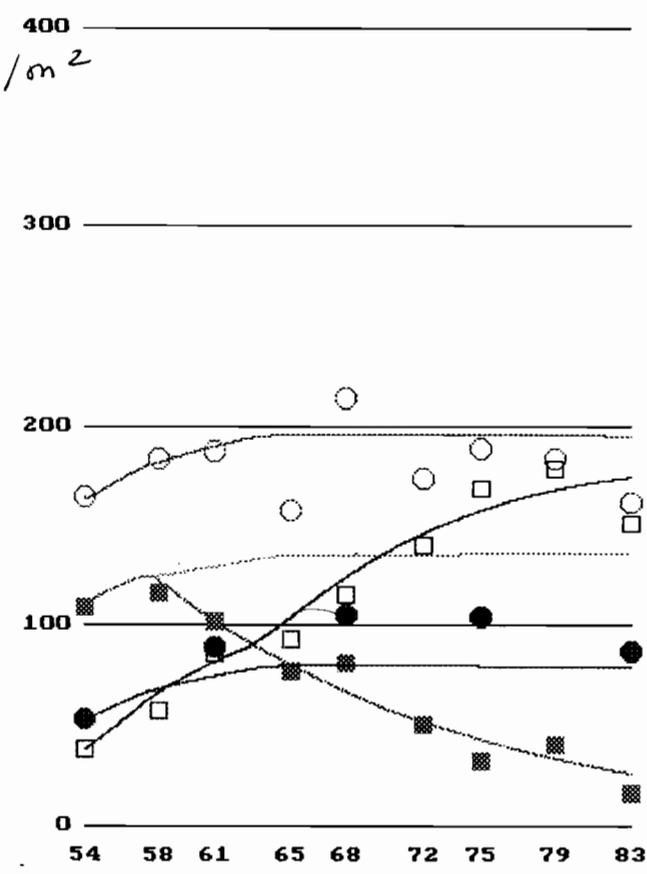


Joe  
Horton

Fig. 14 b

HKPS92

g MS/m<sup>2</sup>



- Racines
  - Tiges
  - Feuilles
  - Epis
- \* sénescentes
- reste

54 58 61 65 68 72 75 79 83  
33 51 65 79 84 87

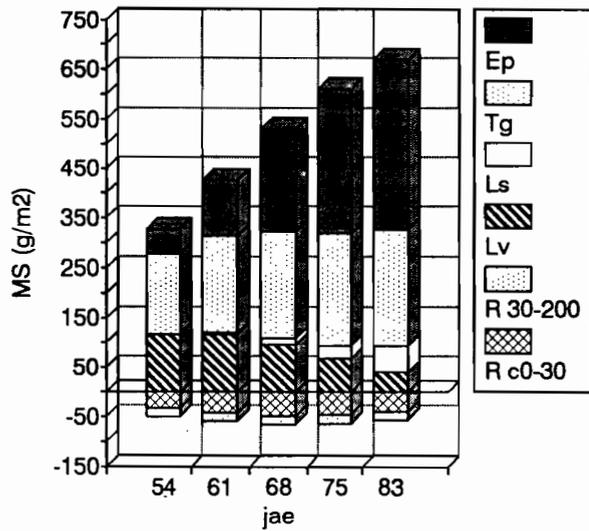
100  
g Floaison

Fig. 15

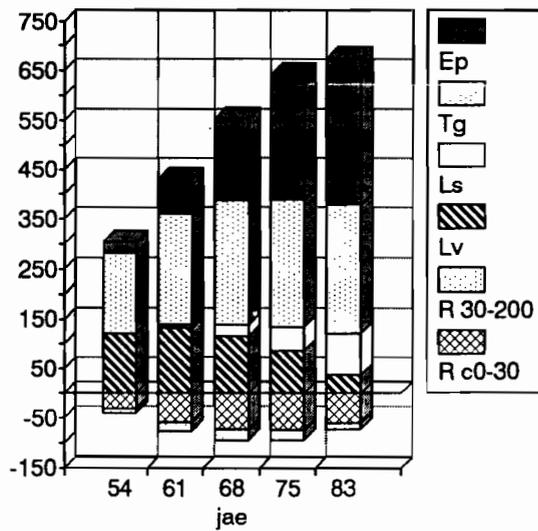
## Fig.8: Structure des plantes - 1992

(données lissées)

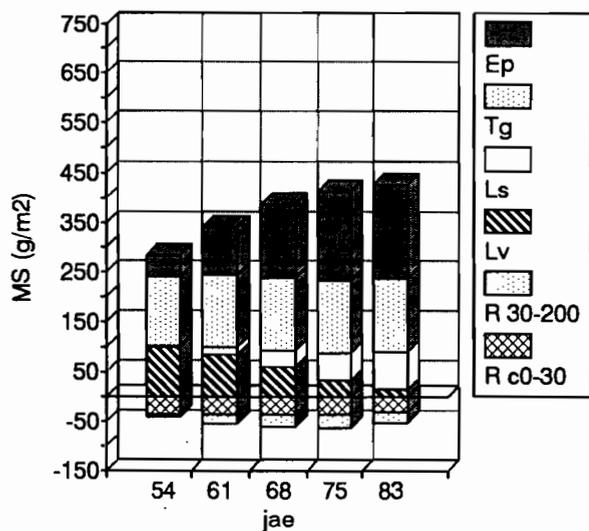
### Témoins IC30i92



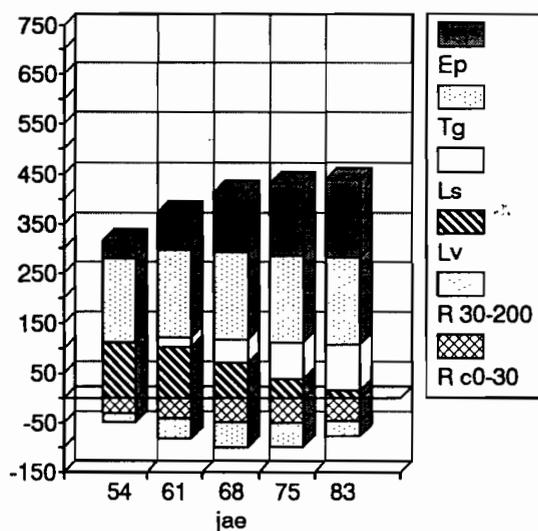
### HKPi92



### Stressés IC30s92



### HKPs92



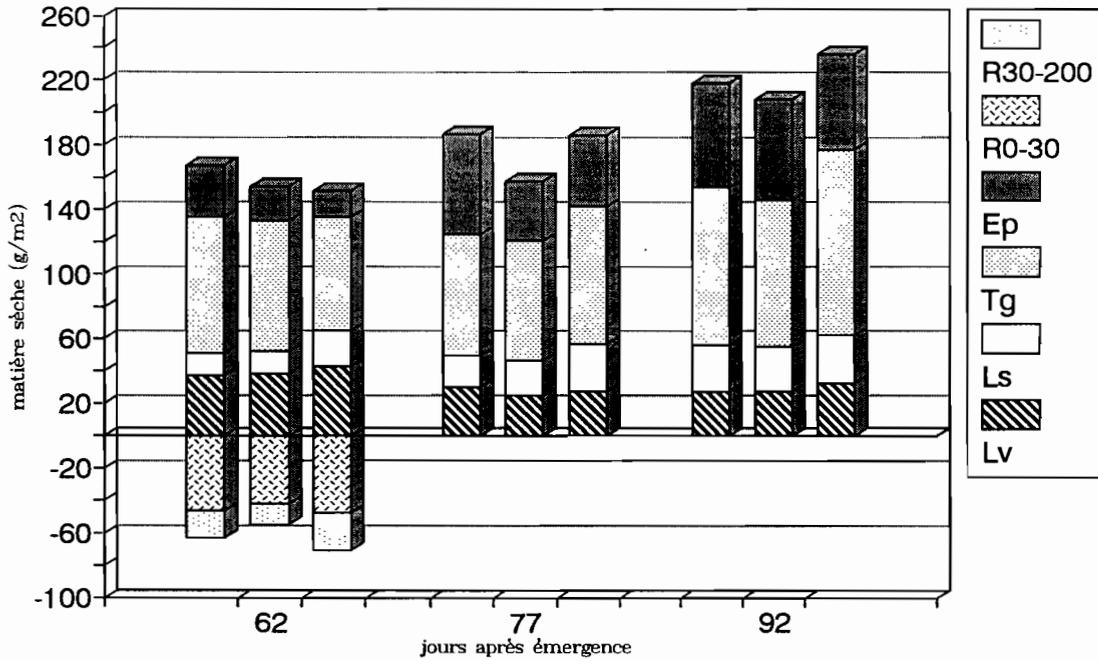
Ep épis, Tg tiges, L limbes verts ou sénescents

R racines entre 0-30 et 30-200 cm de profondeur

Fig. 9: STRUCTURE DES PLANTES - 1990

Ep: épis; Tg: tiges; Ls et Lv: limbes séchées ou vertes  
 R: racines entre 0-30 et 30-200 cm de profondeur.

Témoins I  
 ic30(1) / ic27(2) / hkp(3)



Stressées (entre 62 et 77 jae) S  
 ic30(1) / ic27(2) / hkp(3)

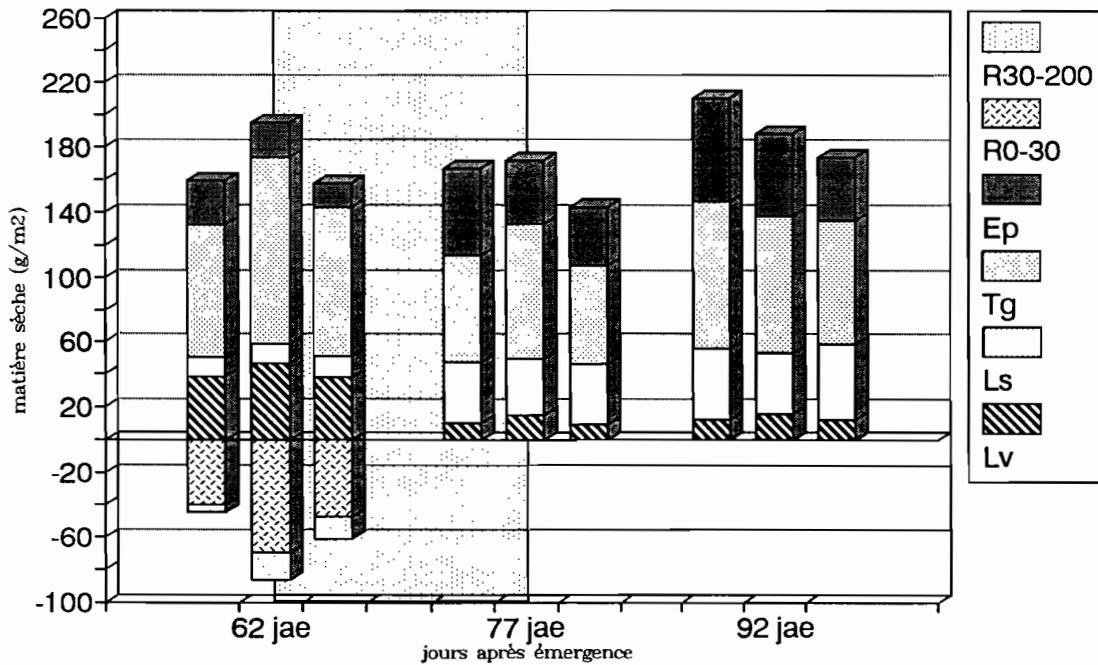


Tableau 9 : REGRESSIONS LINEAIRES DES PARAMETRES MORPHO-PHENOLOGIQUES EN 1992

1992	Premiere Phase (P1)							Deuxieme Phase (P2)						
	Vinitiale 54jae	pente /j	se(P)	R	se(Est)	n	V1 68jae	V2 68jae	pente /j	se(P)	R	se(Est)	n	Vfinale (83jae)
<b>Nombre d'épi</b>	(/m <sup>2</sup> )													
ic30i	5.8	0.49	0.03	0.99	0.37	5	12.6	11.2	0.0			0.3	5	11.2
HKPi	3.8	0.41	0.1	0.91	1.15	5	9.6	8.7	0.0			0.6	5	8.7
IC30s	6.2	0.12	0.071	0.68	0.79	5	7.8	8.0	0.0			0.5	5	8.0
HKPs	4.9	0.18	0.04	0.93	0.42	5	7.4	7.0	0.0			0.3	5	7.0
<b>Epis</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	36	12.4	2.07	0.96	22.9	5	210	234	7.6	0.35	0.99	4.8	5	348
HKPi	6	11.0	1.94	0.96	21.5	5	160	186	7.5	1.65	0.91	25.9	5	298
IC30s	38	8.4	0.59	0.99	6.5	5	156	162	1.8	0.5	0.87	7.9	5	189
HKPs	35	6.5	<*	0.89	0.97	5	126	134	1.8	1.5	0.26	24.3	5	163
<b>Tiges</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	158	5.3	0.52	0.98	8.5	6	232	218	0.0			4.5	5	218
HKPi	158	8.5	>*	1.96	0.91	6	277	271	0.0			4.5	5	271
IC30s	150	0.0			3.7	5	150	143	0.0			1.3	5	143
HKPs	182	0.0			4.4	5	182	185	0.0			3.9	5	185
<b>Limbes totaux</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	118	0.0			3.1	5	118	99	0.0			1.6	5	99
HKPi	137	0.0			3.8	5	137	132	0.0			2.7	5	132
IC30s	99	0.0			9.3	5	99	91	0.0			1.0	5	91
HKPs	120	0.0			1.4	5	120	116	0.0			1.9	5	116
<b>Biomasse aérien</b>														
ic30i	317	17.2	3.12	0.95	34.5	5	559	554	8.3	2.53	0.92	27.8	4	678
HKPi	269	23.5	3.56	0.97	39.5	5	598	606	3.7	2.09	0.78	23	4	661
IC30s	284	8.6	3.28	0.84	35.8	5	405	396	1.9	0.5	0.90	5.9	5	424
HKPs	325	7.3	2.82	0.83	34.1	5	428	441	0.0			8.7	5	441
<b>Biomasse racinal</b>														
<b>0-30</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	34	1.2	*	0.63	0.51	12	51	47	0.0			4.4	12	47
HKPi	35	2.5		0.64	0.78	12	70	70	0.0			8.9	12	70
IC30s	35	0.4	o	0.38	0.32	12	41	36	0.0			3.1	12	36
HKPs	32	1.3		0.42	0.70	12	49	50	0.0			3.7	12	50
<b>30-200</b>														
ic30i	21	0.0			4.0	12	21	22	0.0			4.0	12	22
HKPi	25	0.0			5.8	12	25	29	0.0			5.8	12	29
IC30s	10	1.2		0.38	0.72	12	27	31	-0.7	0.53	-0.38	10.6	12	21
HKPs	25	2.4		0.84	0.67	12	58	58	-1.2	0.65	-0.50	12.8	12	40
<b>Total</b>														
ic30i	54	1.3	o	1.11	0.35	12	72	69	0.0			5.6	12	69
HKPi	51	3.8	>*	1.07	0.75	12	104	99	0.0			9.6	12	99
IC30s	45	1.7		0.68	0.61	12	68	61	0.0			5.8	12	61
HKPs	56	3.7		1.12	0.72	12	108	97	0.0			5.9	12	97

Régressions linéaires réalisées sur les moyennes des journées de mesures excepté pour la biomasse racinaire, se : erreur standard de la pente (P), de l'estimation par la régression (E), de la moyenne quand la pente est nulle les valeurs (V) à 54, 68 et 83 jae, sont estimées par les régressions

Tob. 10

Tableau 10 : VALEURS INTERMEDIAIRES DES PARAMETRES MORPHO-PHENOLOGIQUES ET PENTES EN 1990

1990	Vinitiale 62jae moy	n= 6 ic90	Première Phase (P1)				Deuxième Phase (P2)			
			écart	pente /j	V t/2 77jae moy	n= 6 ic90	écart	pente /j	Vfinale 92jae moy	n= 6 ic90
<b>Nombre d'epi</b> (/m <sup>2</sup> )										
ic30i	3.2	1.3	0.5		3.7	1.0	0.1		3.8	0.6
ic27i	2.2	0.7	0.8		3.0	0.3	0.5		3.5	0.7
hkpi	1.7	0.7	1.3		3.0	0.6	0.5		3.5	0.6
ic30s	2.9	0.6	0.1		3.0	0.2	0.4		3.4	0.5
ic27s	2.2	0.9	0.5		2.7	0.5	0.1		2.8	0.4
hkps	2.0	0.3	0.5		2.5	0.7	0.2		2.7	0.3
<b>Epis</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	33.2	15.6	29.6	2.0	62.8	9.4	2.5	0.2	65.3	4.0
ic27i	22.5	13.3	15.5	1.0	38.0	5.9	24.9	1.7	62.9	15.2
hkpi	17.7	9.3	27.1	1.8	44.8	11.3	14.5	1.0	59.3	9.6
ic30s	27.9	8.8	26.3	1.8	54.2	15.9	10.4	0.7	64.6	12.6
ic27s	22.2	9.0	17.4	1.2	39.6	16.4	11.9	0.8	51.5	11.2
hkps	15.1	5.4	21.5	1.4	36.6	12.9	2.9	0.2	39.5	9.4
<b>Tiges</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	84	23.6	-9.2	-0.6	75	23.6	23.1	1.5	98	16.9
ic27i	81	14.7	-5.7	-0.4	75	10.0	16.2	1.1	91	29.2
hkpi	71	6.2	15.1	1.0	86	6.2	30.1	2.0	116	15.5
ic30s	83	15.3	-16.6	-1.1	66	21.5	25.0	1.7	91	11.9
ic27s	116	37.8	-32.0	-2.1	84	14.6	1.0	0.1	85	22.8
hkps	93	22.1	-31.0	-2.1	62	12.4	15.0	1.0	77	7.3
<b>Limbes foliaux</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	49	12.3	1.0		50	13.4	5.0		55	9.6
ic27i	54	7.8	-7.0		47	9.7	10.0		57	19.9
hkpi	65	11.4	-8.0		57	9.5	6.0		63	9.1
ic30s	49	12.4	-2.0		47	12.5	10.0		57	12.1
ic27s	59	10.9	-9.0		50	8.9	8.0		58	15.3
hkps	52	10.9	-7.0		45	8.9	14.0		59	8.9
<b>Biomasse aérienne</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	168	39.5	20.0	1.3	188	28.1	27.0	1.8	215	20.7
ic27i	158	28.8	2.0	0.1	160	25.7	51.0	3.4	211	49
hkpi	142	18.4	46.0	3.1	188	25.7	50.0	3.3	238	26.5
ic30s	159	27.0	-4.0	-0.3	155	39.2	58.0	3.9	213	22
ic27s	201	57.6	-23.0	-1.5	178	32.0	17.0	1.1	195	45
hkps	159	37.6	-28.0	-1.9	131	18.4	46.0	3.1	177	20.4
<b>Biomasse racinaire à 62 jae</b>										
	0-30 moy	(n=4) ic90			30-200 moy	(n=4) ic90			0-200 moy	(n=4) ic90
ic30i	46	6			18				64	14
ic27i	42	4			14				56	5
hkpi	48	11			24				72	11
ic30s	40	11			6	2			46	12
ic27s	70	4			18	5			88	13
hkps	48	8			15	6			63	10

Fig.17: PARTITION DE LA MATIERE SECHE AERIENNE EN EPIS - 1992

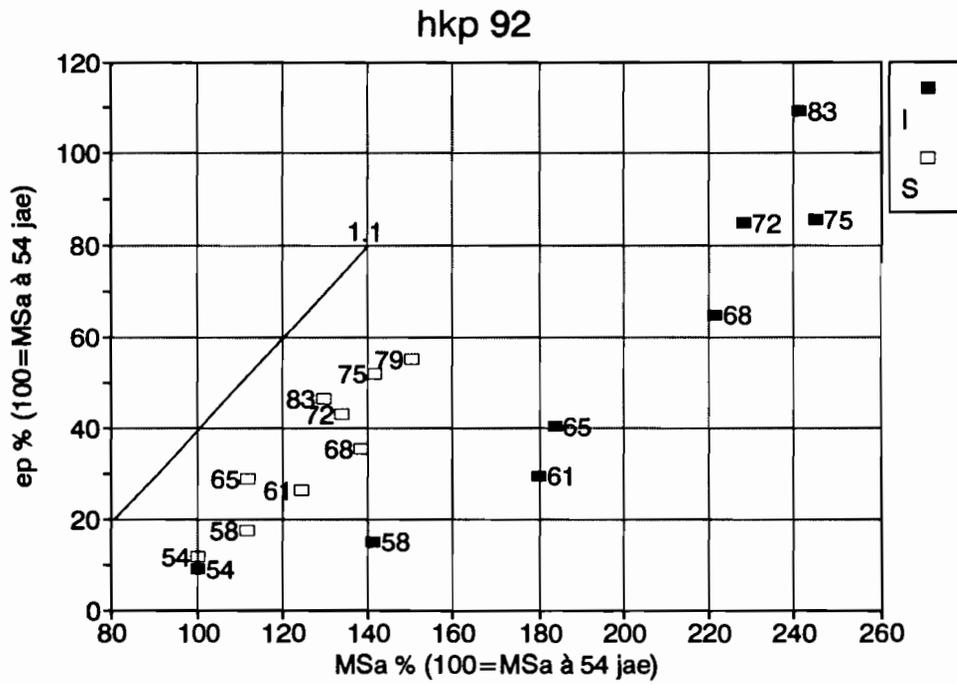
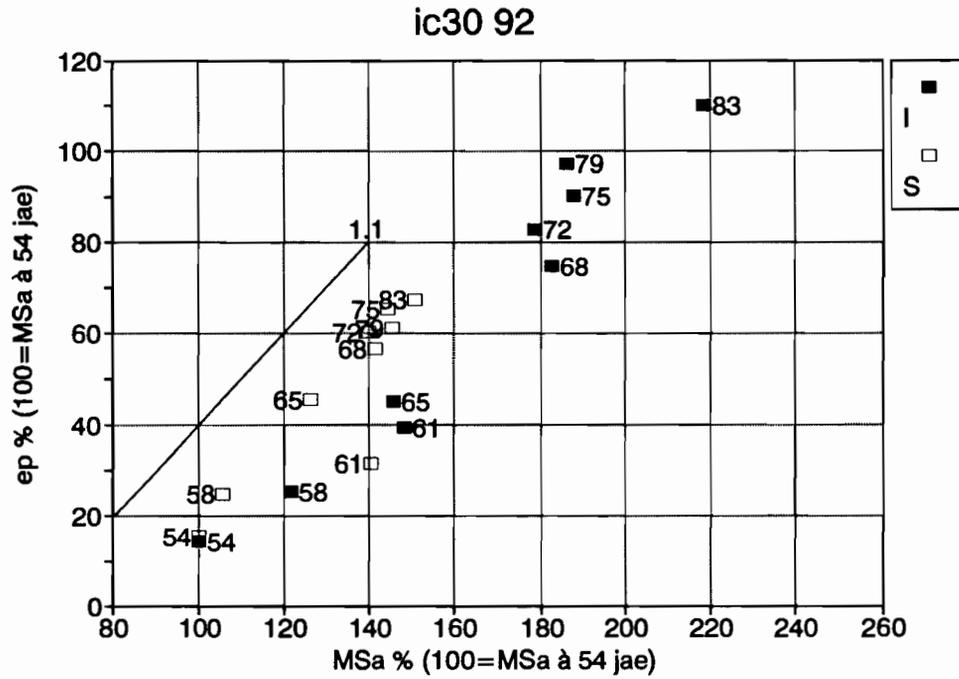


Fig. 11: PARTITION DE LA MATIERE SECHE AERIENNE EN EPIS - 1990

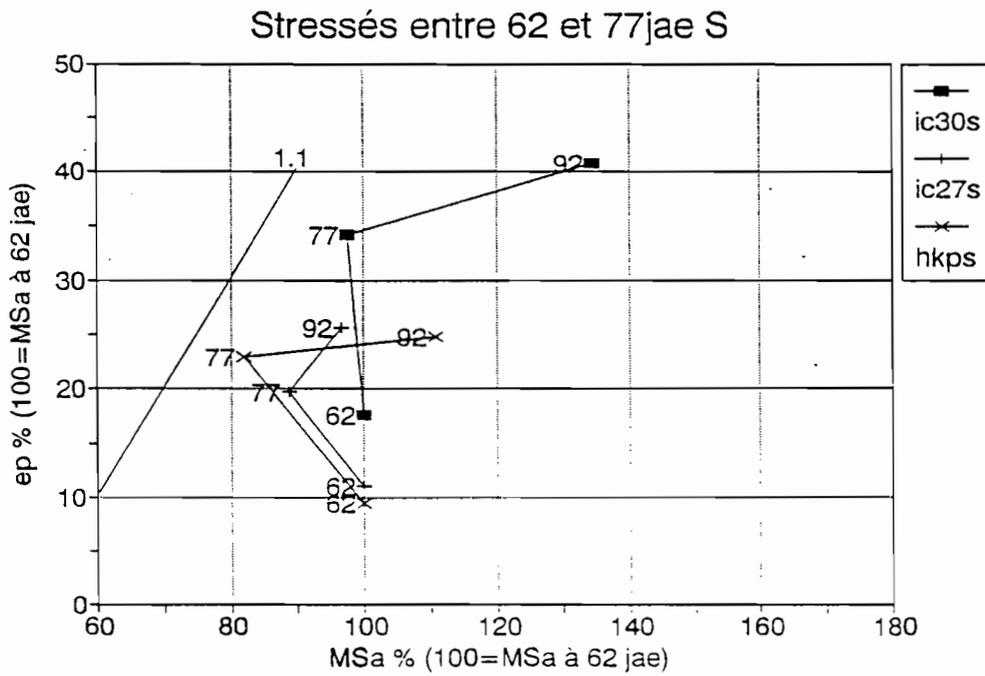
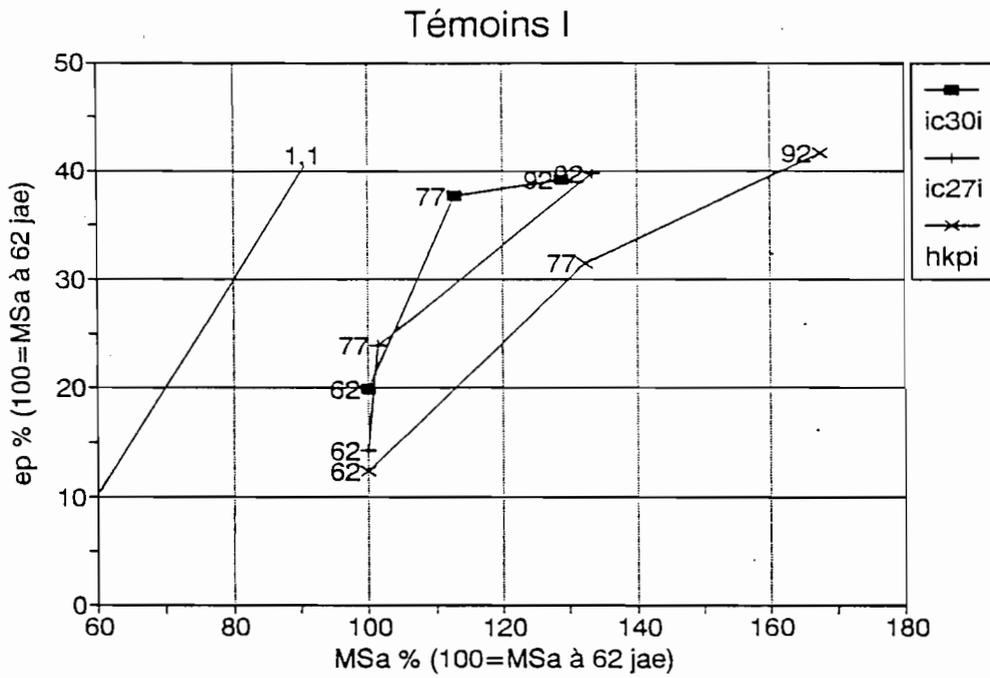


Fig.19a Indice de surface foliaire verte (GLAI)-cv IC30 (Contre-saison 1992)

(les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique représentent les intervalles de confiance à 90 % des traitements témoin et stressé)

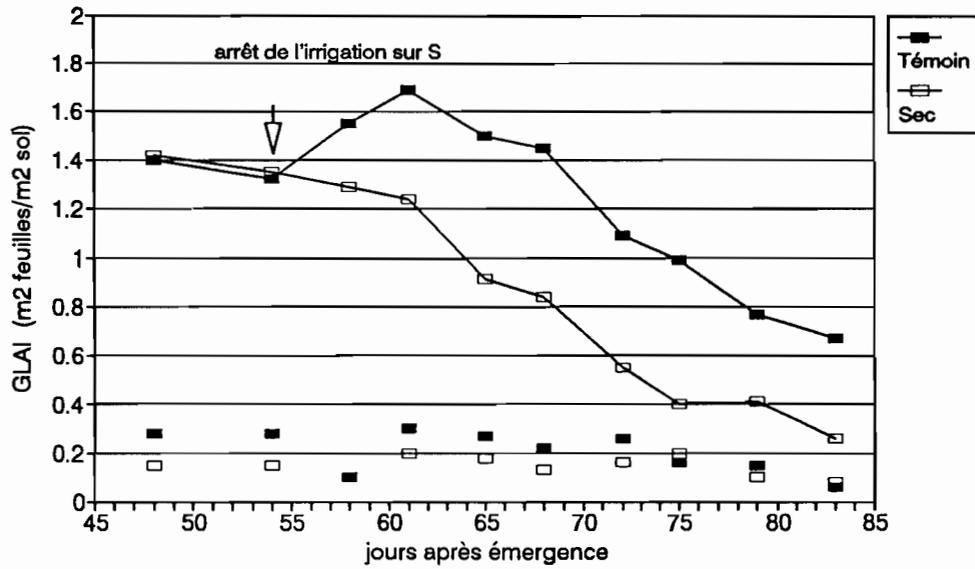


Fig.19b Indice de surface foliaire verte (GLAI)- cv HKP (contre saison 1992)

(les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique représentent les intervalles de confiance à 90 % des traitements témoin et stressé)

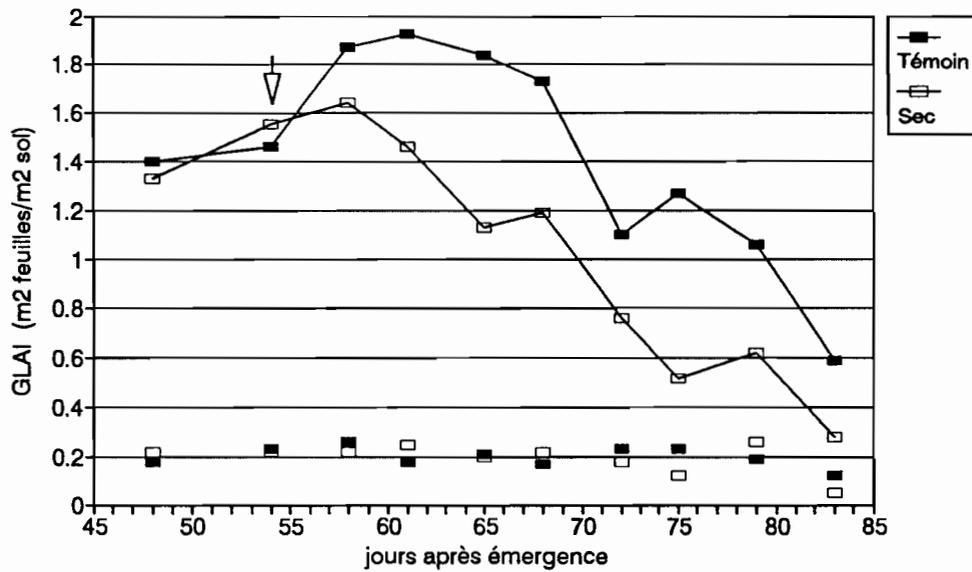


Fig. 20

Fig.20:Indice de surface foliaire verte en fonction de la réserve disponible  
(les labels précisent les jours après émergence)

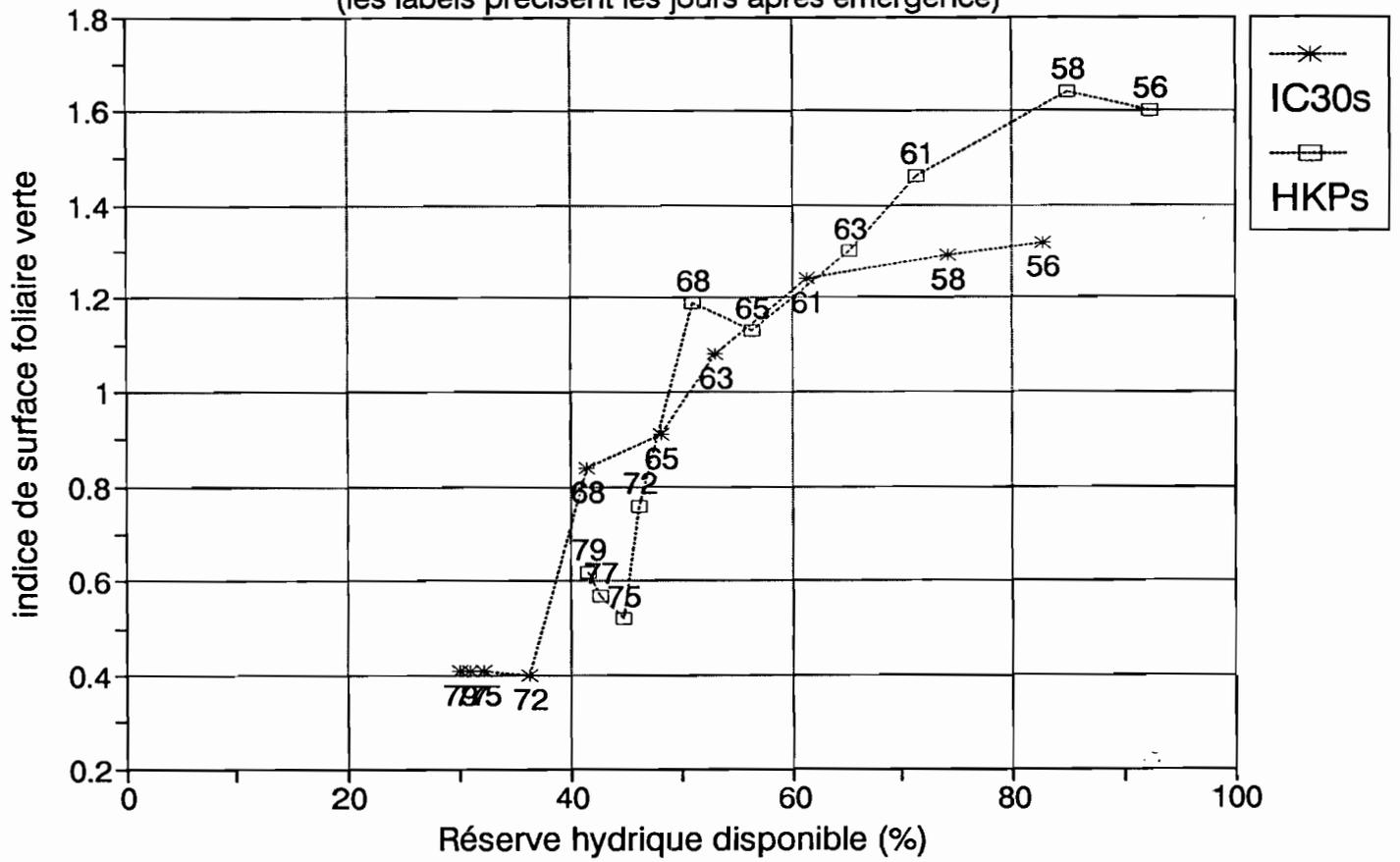


Tableau 12 : SENSIBILITE PROTOPLASMIQUE (% de dommages membranaires dans une solution à -2.5 MPa)

	état initial		Première période				Deuxième période	
	moy (%)	et	moy (%)	et	moy (%)	et	moy (%)	et
1992	47-49jae (8)		56jae (2jc) (4)		62-63jae (8-9jc) (8)		68-70jae (14-16jc) (8)	
n								
ic30i	66.7	12.5	48.5	16.0	68.9	4.2	73.3	14.2
hkpi	78.9	7.3	33.2	14.6	50.1	8.7	68.8	15.4
moyi	73		41		60		71	
ic30s	80.8	5.5	57.5	11.8	61.1	12.1	60.4	10.4
hkps	81.1	4.8	25.8	13.1	69.7	7	57.9	11.4
moys	81		42		65		59	
1990	49jae (4)		65jae (4)		71jae (4)		80-84jae (8)	
n								
ic30i	17.0	1.6	16.5	1.4	14.6	1.3	20.8	8.2
ic27i	25.8	1.2	12.8	2.3	12.8	1.6	14.7	3.2
hkpi	25.5	1.2	9.1	1.1	13.2	2.3	14.0	8.5
moyi	23		13		14		17	
n			64jae (2jc) (4)		69-70jae (7-8jc) (8)		79-83jae (8)	
ic30s			14.7	1.5	12.9	3.6	11.2	4.1
ic27s			13.4	1.3	12.0	2.1	8.9	1.9
hkps			11.4	1.2	10.2	1.9	7.9	1.7
moys			13		12		9	

moy : moyenne des n répétitions réparties sur un ou deux jours

et : écart type

jc : jours de contrainte

Les périodes avec déficit hydrique sont figurées en grisé

Tableau 11: RELATION PRESSION-VOLUME CELLULAIRE  
paramètres caractéristiques

1992		CRE0	et	Psio0	et	Psio100	et	ModE	et
période		moy		moy		moy		moy	
		(%)		(x0.1MPa)		(x0.1MPa)		(x0.1MPa)	
56/77jae	n=9	79.9	2.5	14.3	0.4	9.8	0.6	52.9	9.7
ic30i		80.7	2.6	14.9	0.6	10.1	0.4	56.8	9.4
hkpi	moyi	80.3		14.6		9.9		54.9	
ic30s	n=9	81.5	3.2	15.0	0.7	9.6	0.8	55.6	11.5
hkps		82.4	2.4	14.2	0.7	9.3	1.1	57.4	11.4
	moys	81.9		14.6		9.5		56.5	
1990									
56/84jae	n=4	78.6	2.3	15.9	0.5	11.6	0.4	55.8	7.2
ic30i		81.9	2.6	15.9	1.2	11.1	0.6	57.0	5.7
ic27i		80.6	3	16.8	0.8	12.2	0.7	65.6	11
hkpi	moyi	80.4		16.2		11.6		59.4	
54/72jae									
	n=4	70.4	1.8	14.8	2.0	10.2	1.3	35.9	5.8
ic30s		75.4	5.7	15.3	1.1	10.0	0.7	42.8	10.1
ic27s		74.1	10.2	14.8	1.2	9.9	1.2	46.3	17.6
hkps	moys	73.3		15.0		10.1		41.7	

CRE0                   Contenu relatif en eau à turgescence nulle  
 Psio0                  Potentiel osmotique à turgescence nulle  
 Psio100               Potentiel osmotique à turgescence maximale  
 ModE                  Module moyen d'élasticité pariétale  
                           (entre la turgescence maximale et la turgescence nulle)  
 moy                    moyenne des n répétitions (courbe PV) sur la période précisée  
 et                      écart type

Les valeurs en grisé concernant des périodes avec déficit hydrique

Fig. 22

Fig.22 : Contenu relatif en eau des feuilles (contre-saison 1992)

(les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique figurent les intervalles de confiance moyens des traitements témoin et sec respectivement)

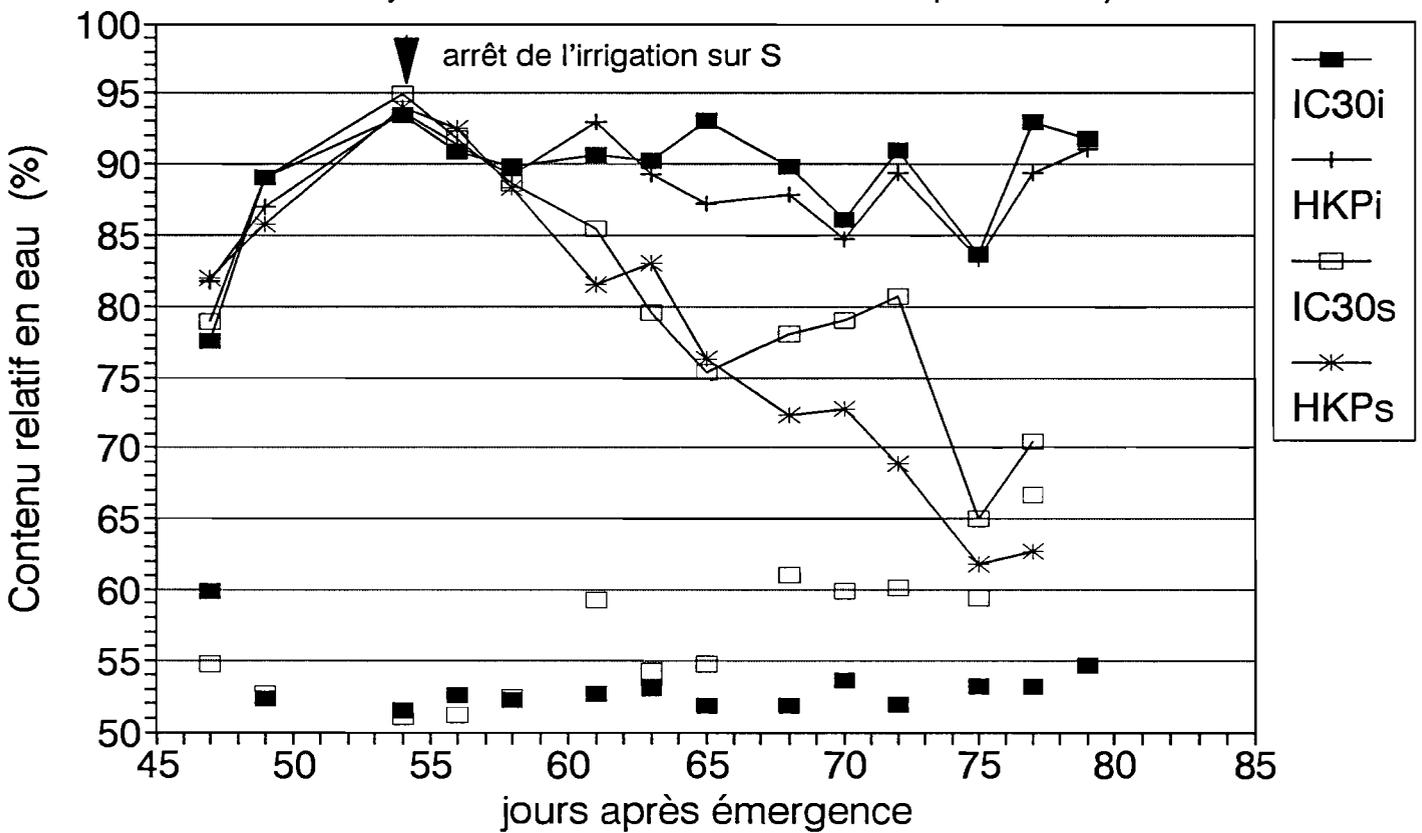


Fig. 23

Fig. 13: CONTENU RELATIF EN EAU des limbes verts à 14h - 1990  
Témoins (I) et Stressés (S), arrêt de l'irrigation entre 62 et 77j<sub>ae</sub>  
(moyennes avec intervalle de confiance à 90%, ic90)

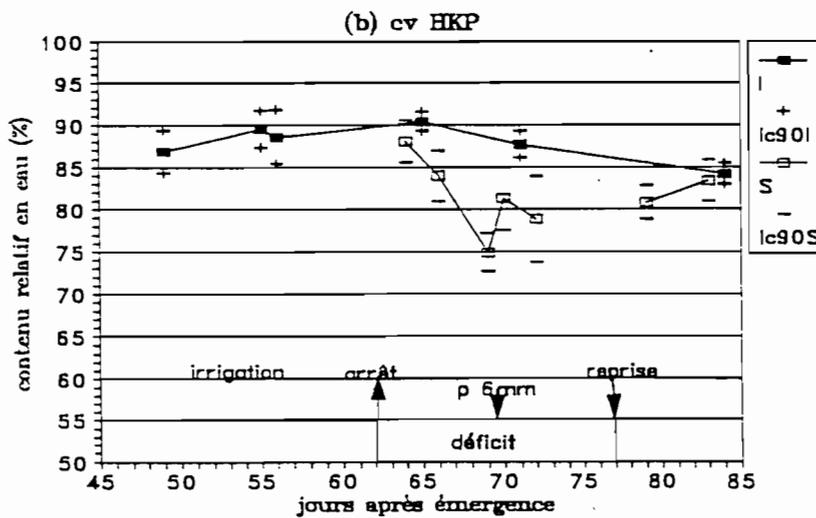
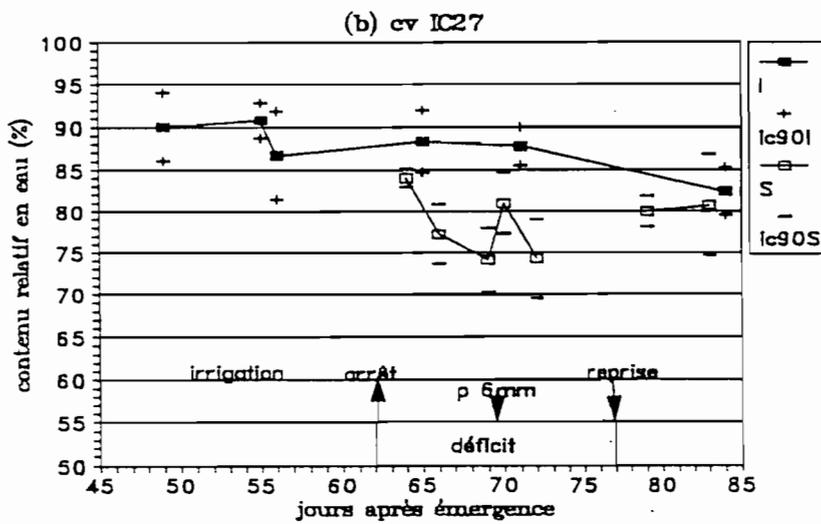
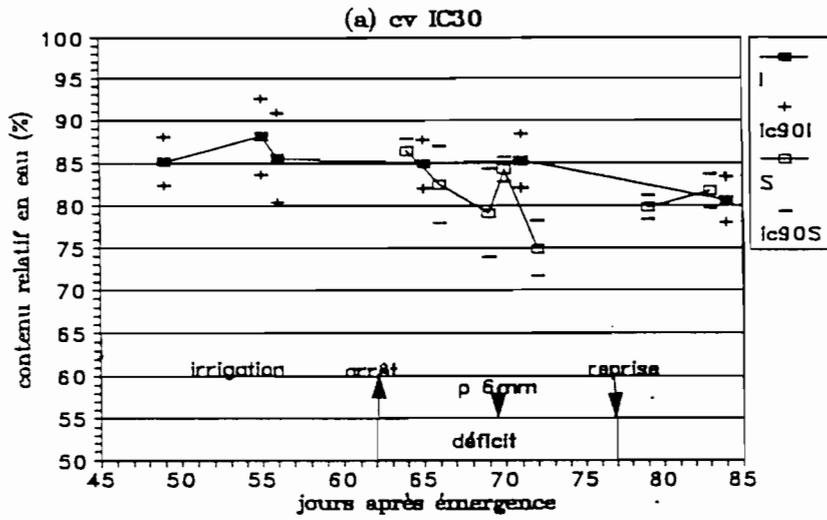


Fig. 24

Fig.24a : Potentiel hydrique foliaire à 13h00 - cv IC30 (contre-saison 1992)

(les barres indiquent un demi intervalle de confiance à 90%)

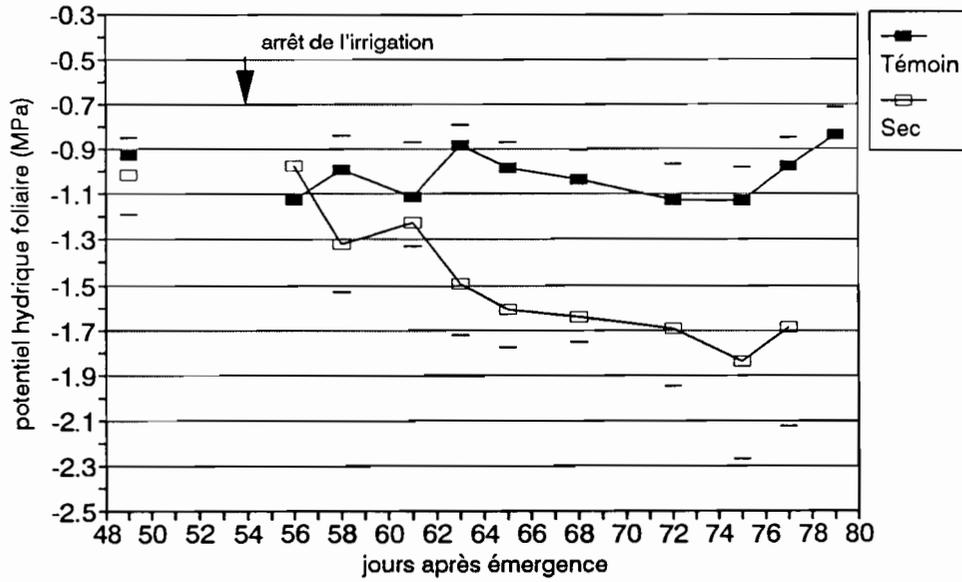


Fig.24b : Potentiel hydrique foliaire à 13h00 - cv HKP (contre-saison 1992)

(les barres indiquent un demi intervalle de confiance à 90%)

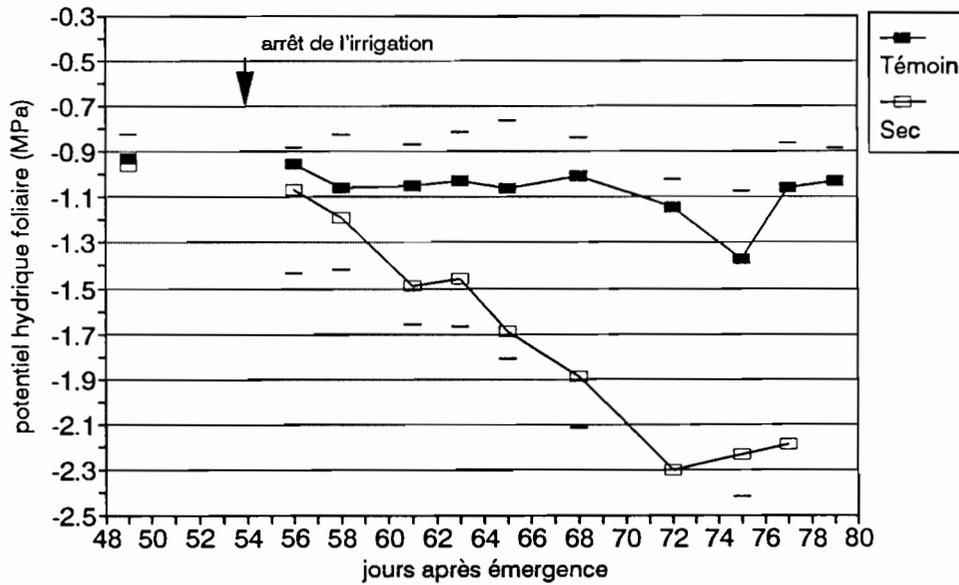


Fig. 15 : POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE - 1990  
 Témoins (I) et Stressés (S), arrêt de l'irrigation entre 62 et 77 jae  
 l'intervalle de confiance à 90% est en moyenne de  $\pm 0.1$  MPa  
 (heure TU + 1)

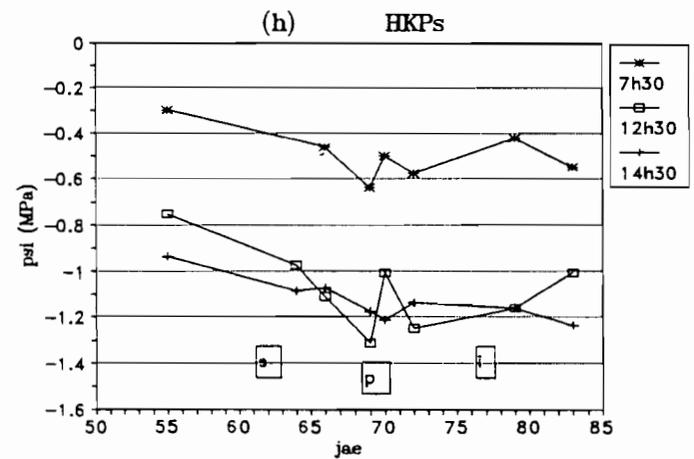
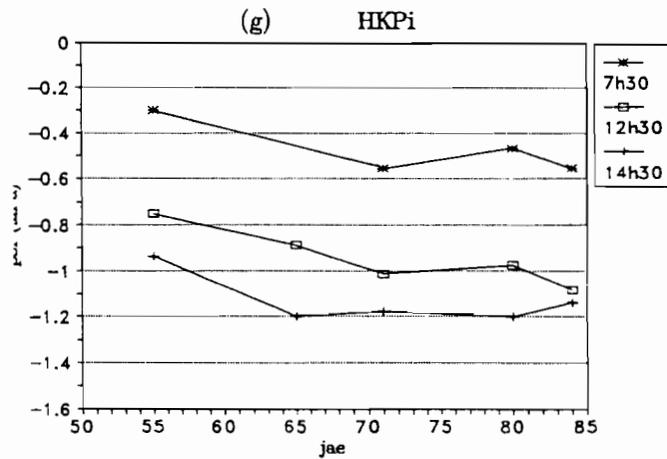
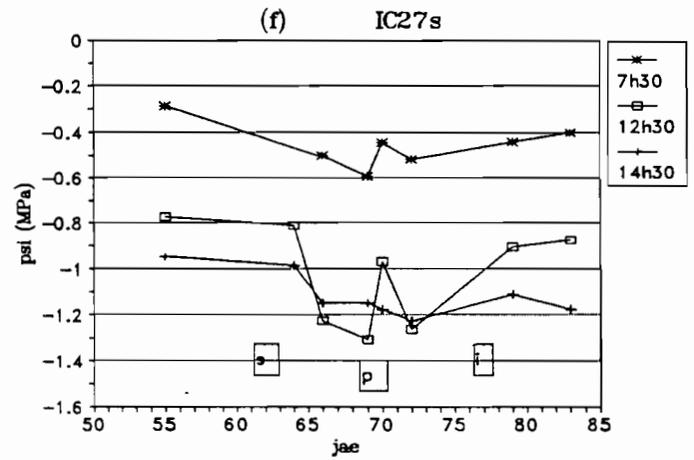
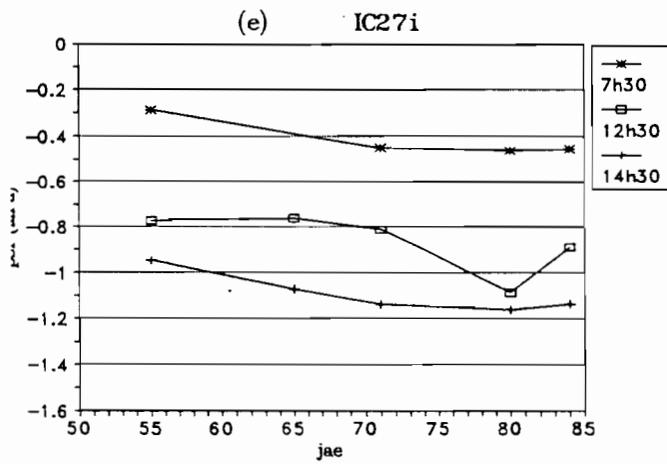
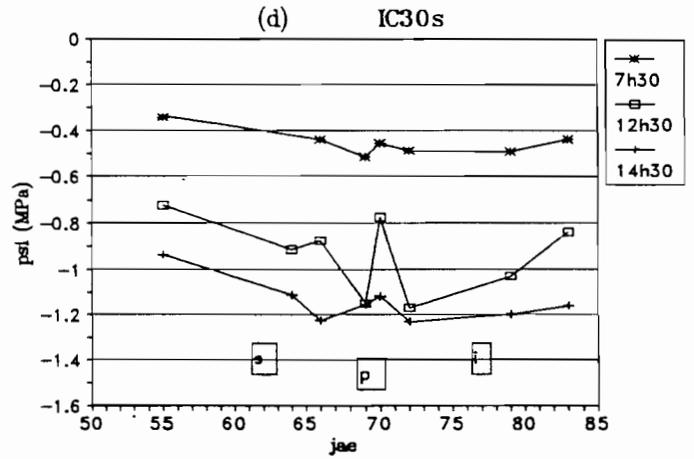
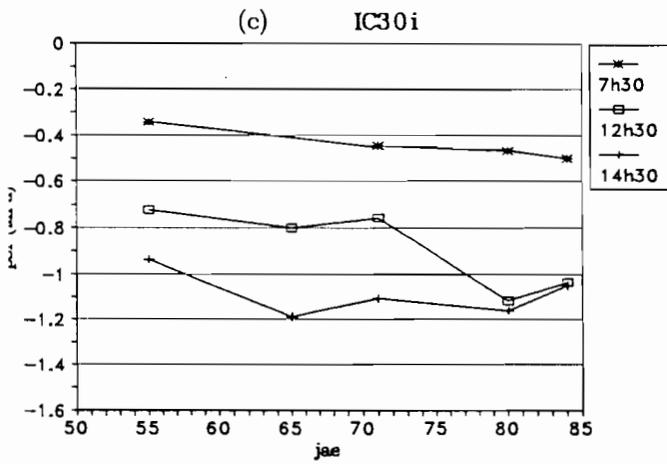


Fig. 26

Fig.26 : Potentiel hydrique foliaire à 13 h00 en fonction de la réserve hydrique du sol  
(les labels précisent les jours après émergence, l'irrigation est arrêtée à 54 jae)

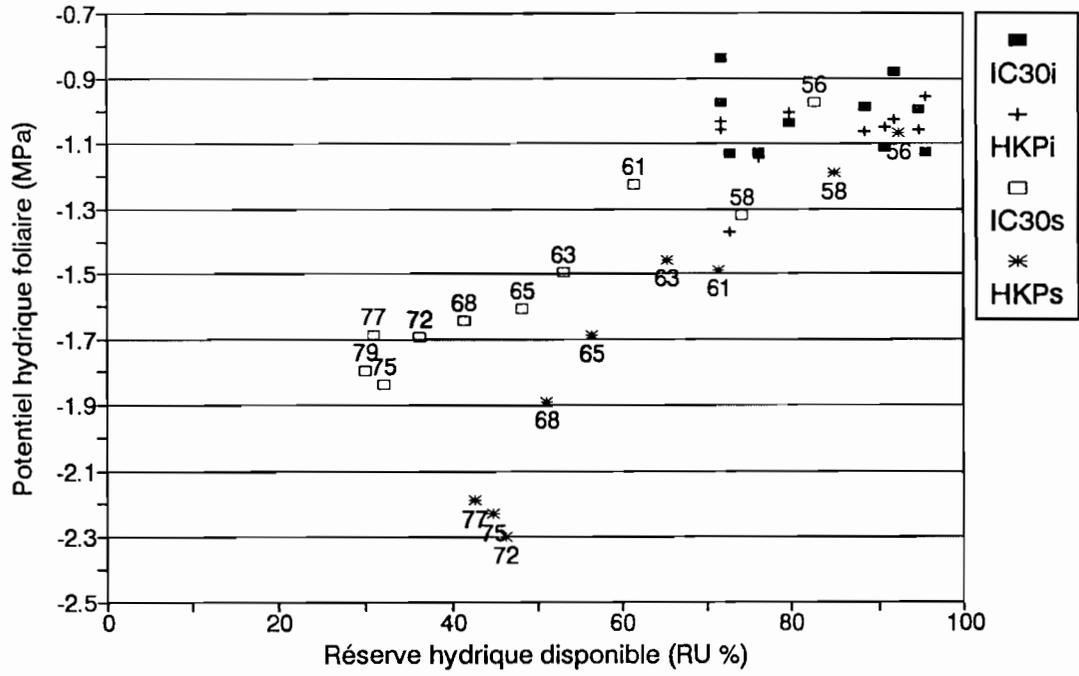


Fig.18a Conductance stomatique à 13h00 - cv IC30 (contre saison '92)

(les barres indiquent un demi intervalle de confiance à 90%)

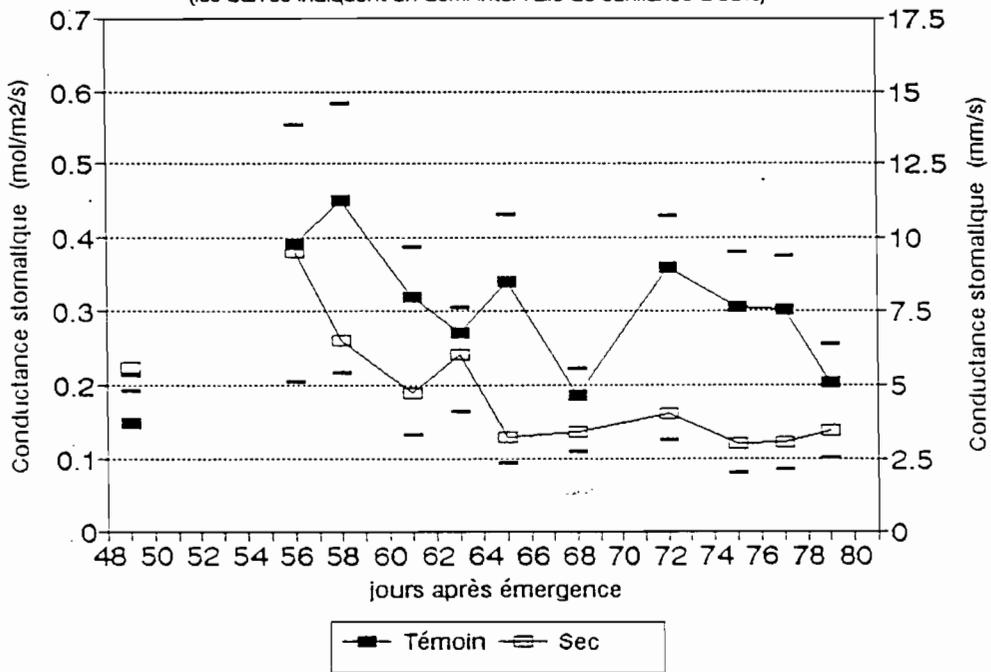


Fig.18b Conductance stomatique à 13h00 - cv HKP (contre saison '92)

(les barres indiquent un demi intervalle de confiance à 90%)

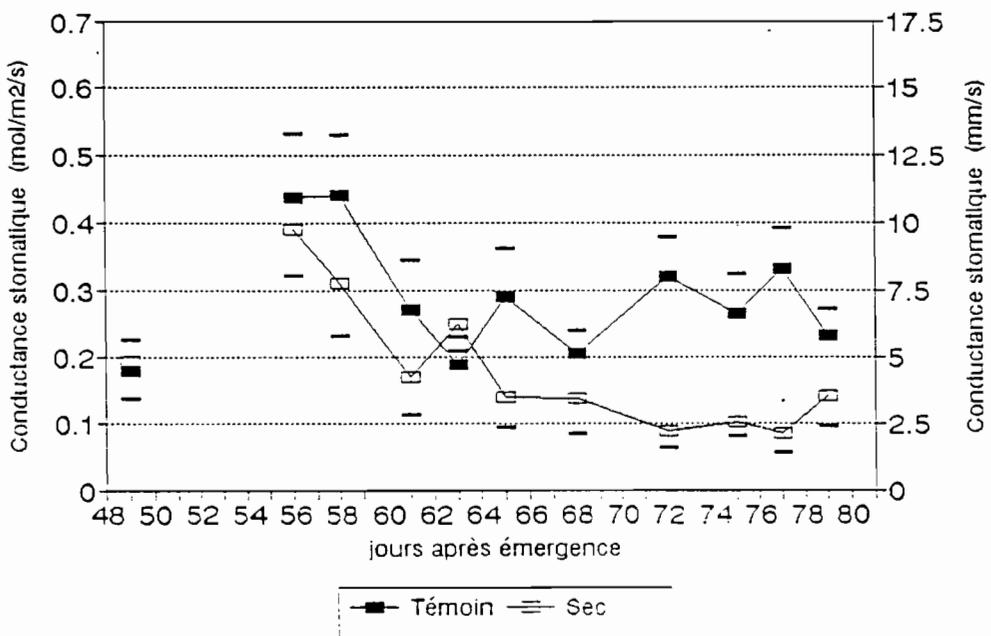


Fig. 28

Fig.17: CONDUCTANCE STOMATIQUE en milieu de journée - 1990

Témoins (I) et Stressés (S, arrêt de l'irrigation entre 62 et 77jae)

(moyennes avec intervalle de confiance à 90%, ic90)

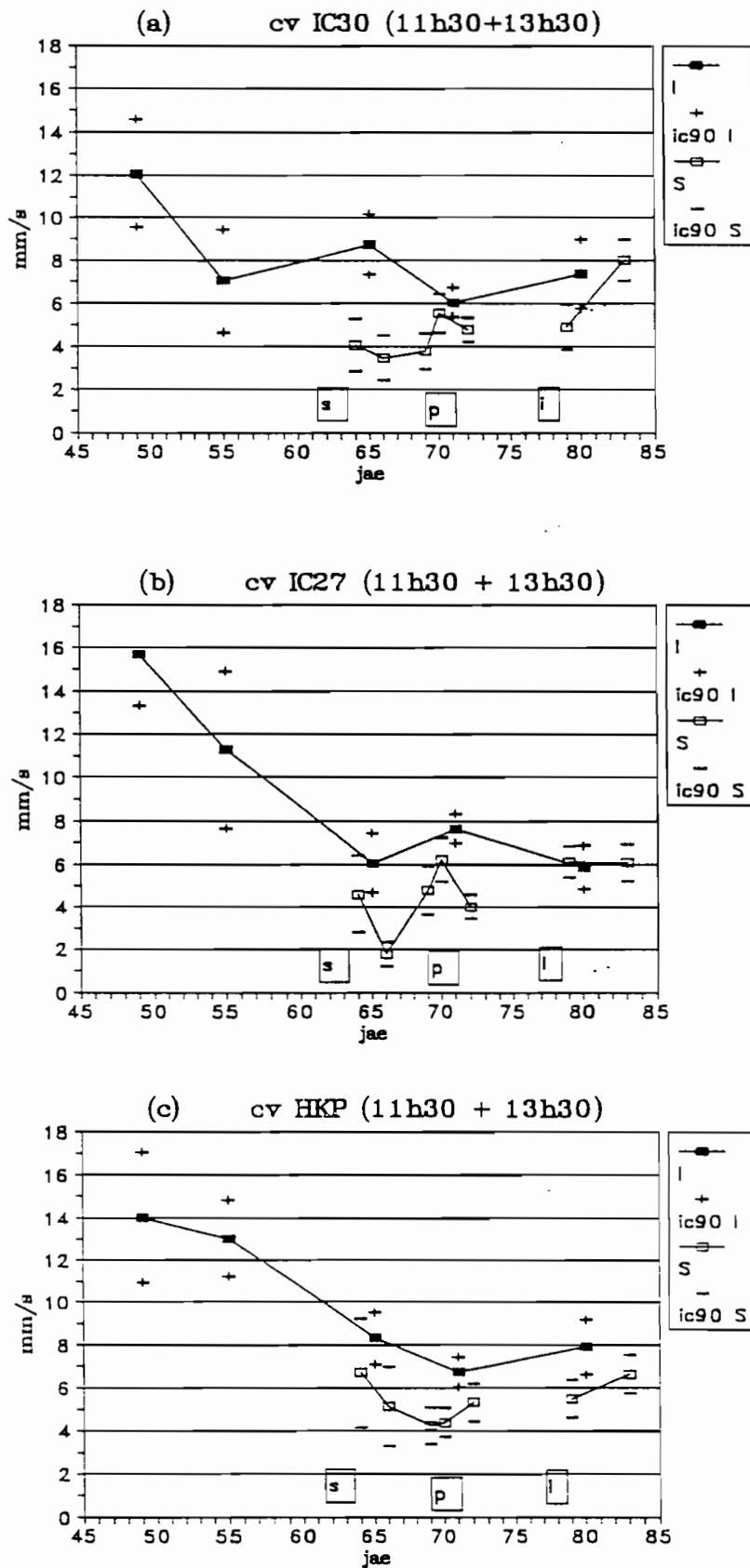


Fig. 29

Fig.29 : Conductance stomatique à 13h00 en fonction de la réserve hydrique disponible  
 (le niveau moyen des témoins diminue schématiquement après 60 jae de 0.44 à 0.28, 0.08 correspondrait à une fermeture quasi-complète des stomates)  
 une pluie de 6 mm est tombée la veille du jour 63 )

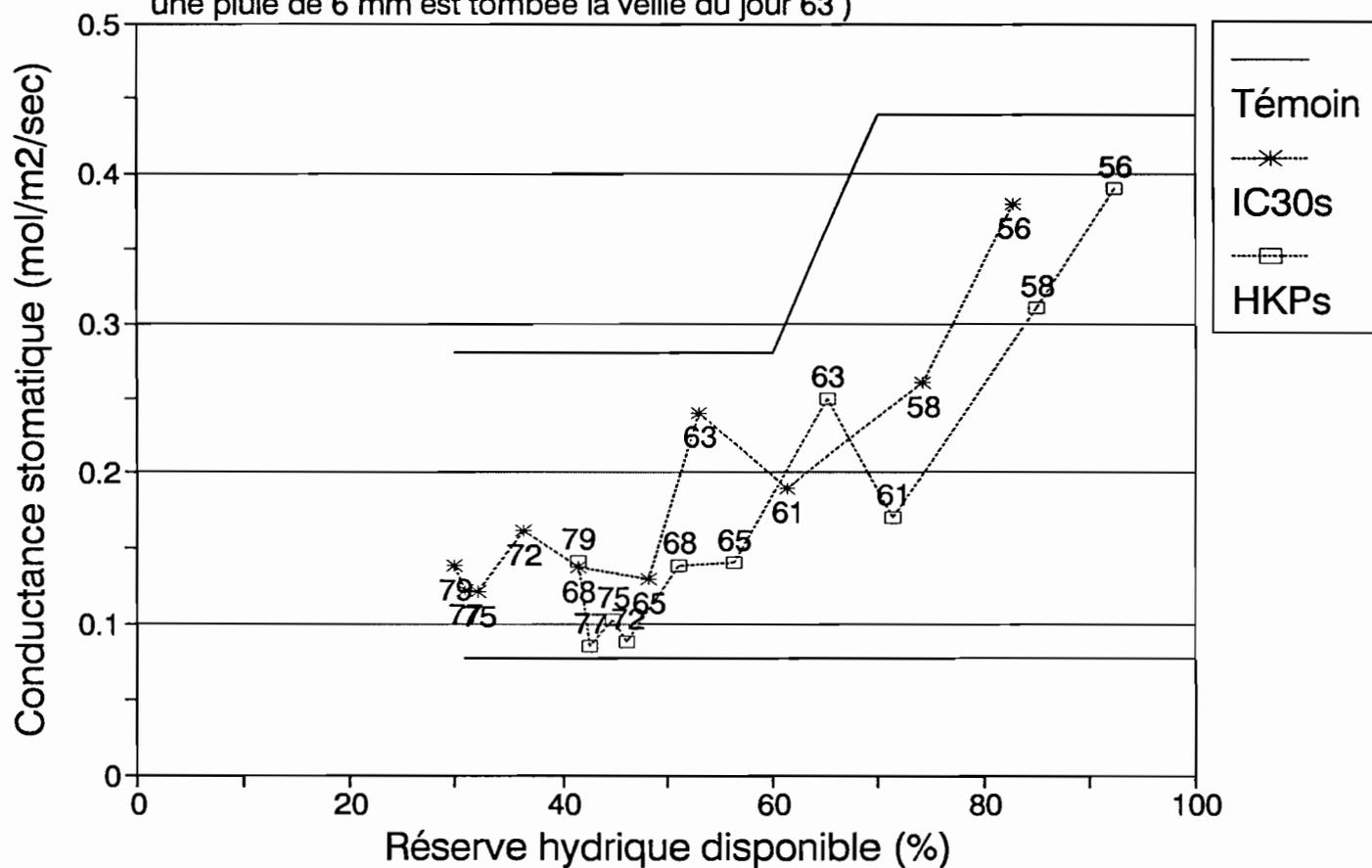


Fig. 30

Fig.30 : Conductance du couvert journalière

(estimation à partir des mesures pomométriques et de la surface foliaire verte totale)

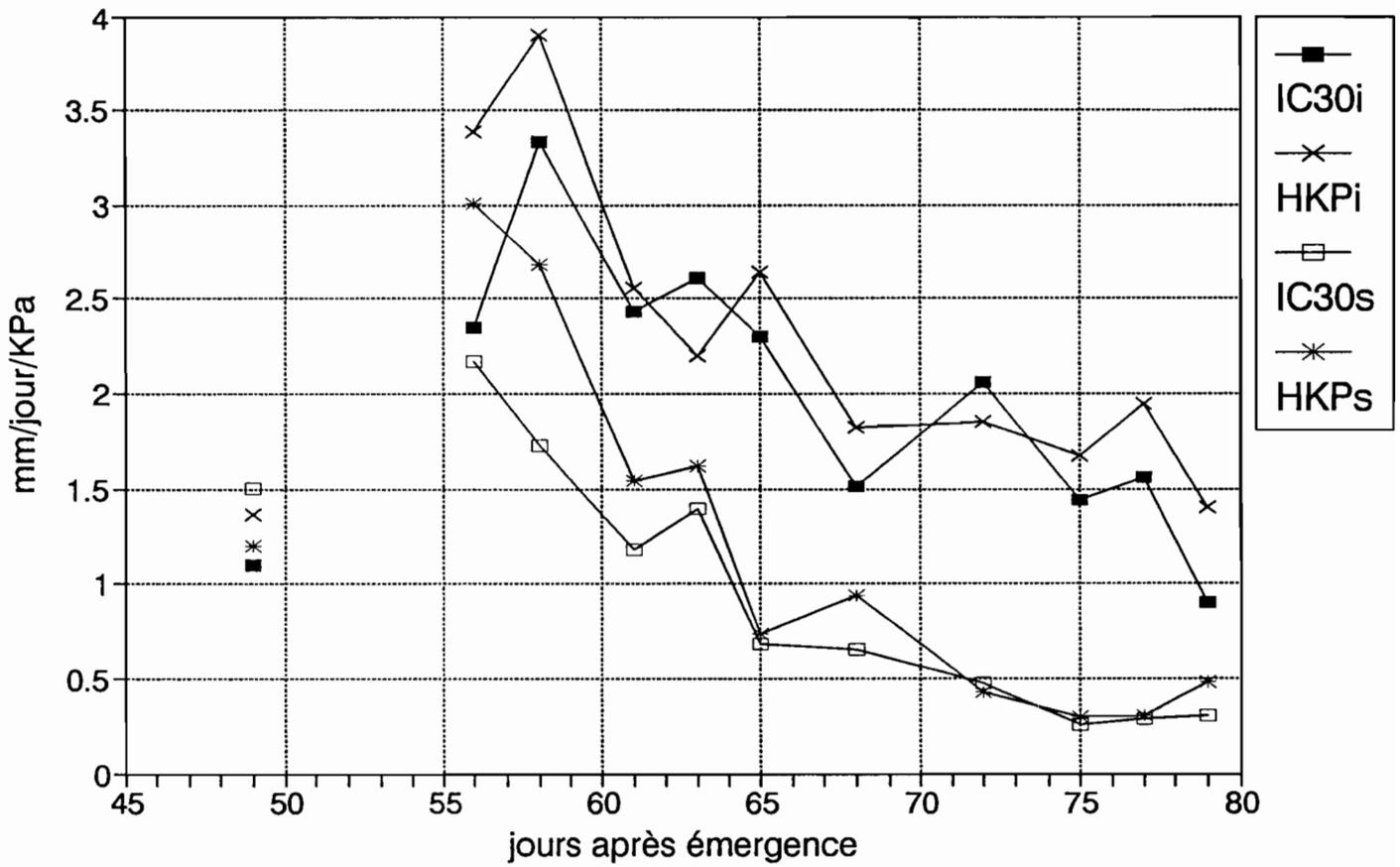


Fig. 31

Fig.31a : Conductance du couvert (estimation "porométrique") chez les plantes stressées en fonction de la réserve hydrique disponible

y compris les valeurs mesurées à 49 jae lors d'une sous-estimation des besoins en eau (exclues de la régression)

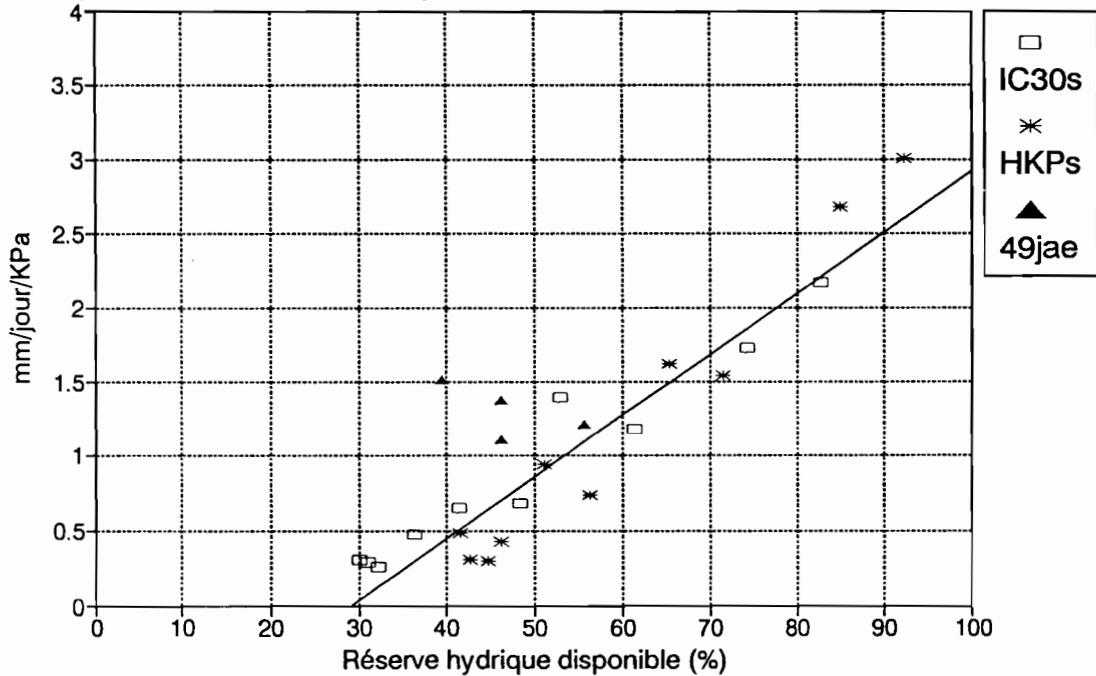


Fig.31b : Conductance du couvert (estimation "porométrique") chez les plantes témoins en fonction de la réserve hydrique disponible

(la droite figure la régression linéaire établie pour les plantes stressées)

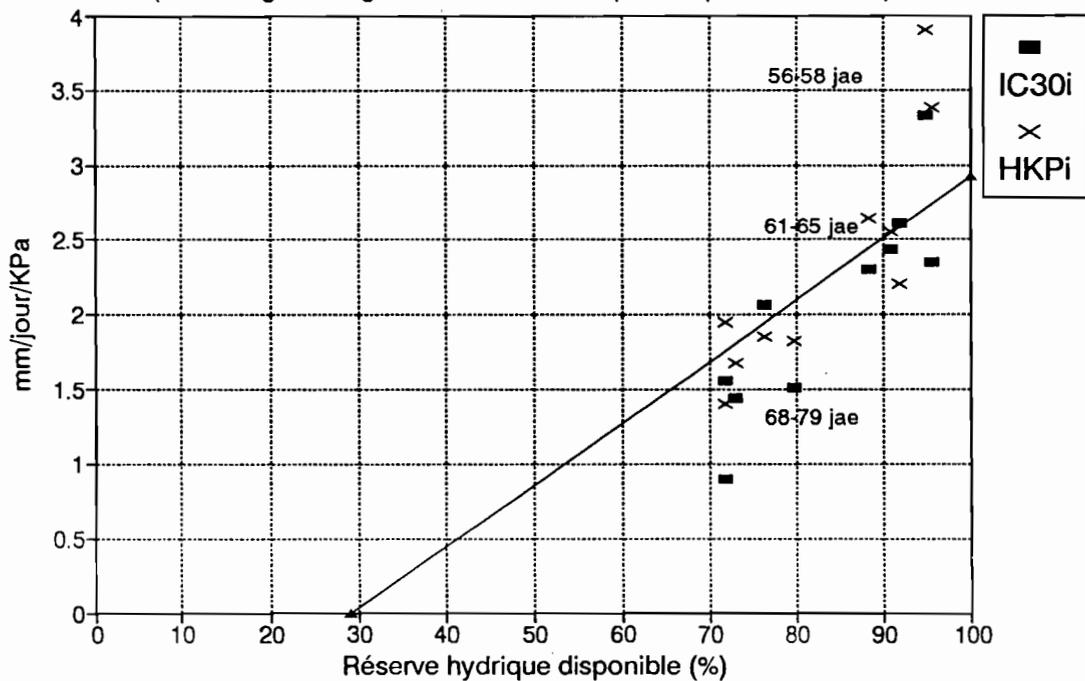


Fig. 32

Fig.32 : Comparaison des conductances globales du couvert estimées par méthode "porométrique" et "neutronique" méthode "neutronique" : ETR / Déficit moyen de saturation de l'air sur la période (3.8 KPa)

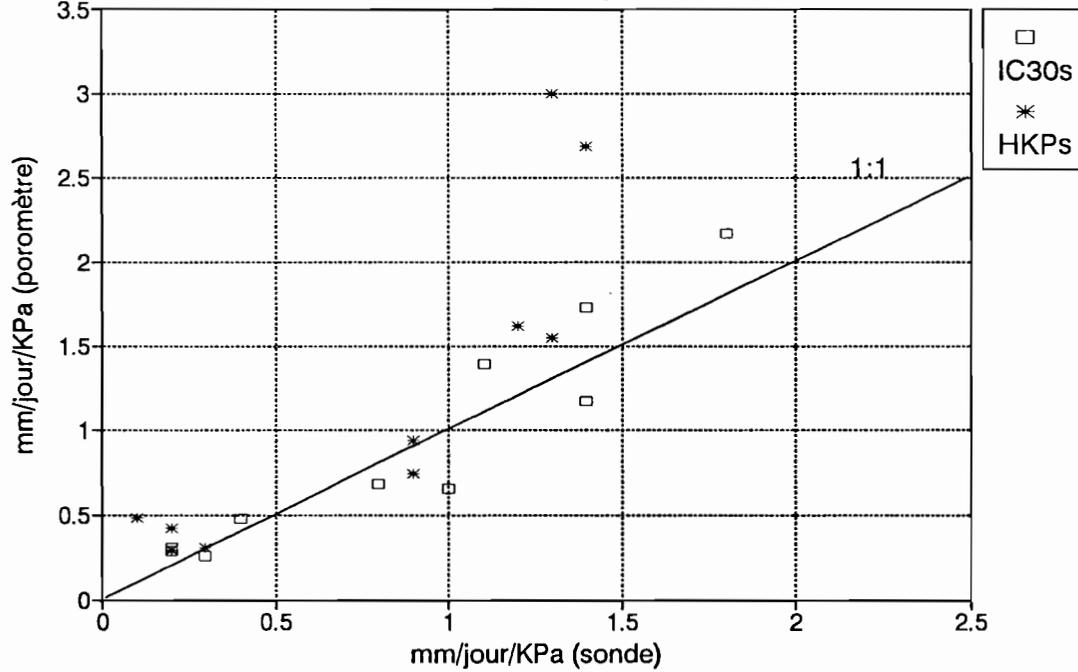


Fig.33 : Conductance globale du couvert (estimation "neutronique") chez les plantes stressées en fonction de la réserve hydrique disponible

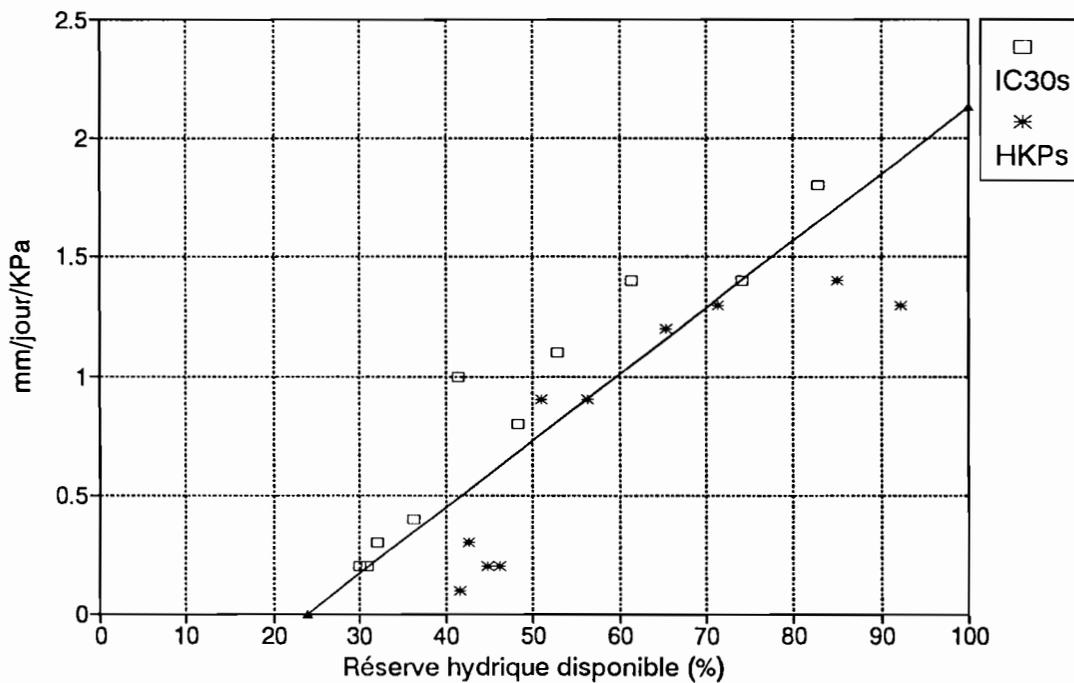


Tableau 13: TRANSPIRATION JOURNALIERE, EFFICIENCE DE L'EAU et PARTITION DE LA MS

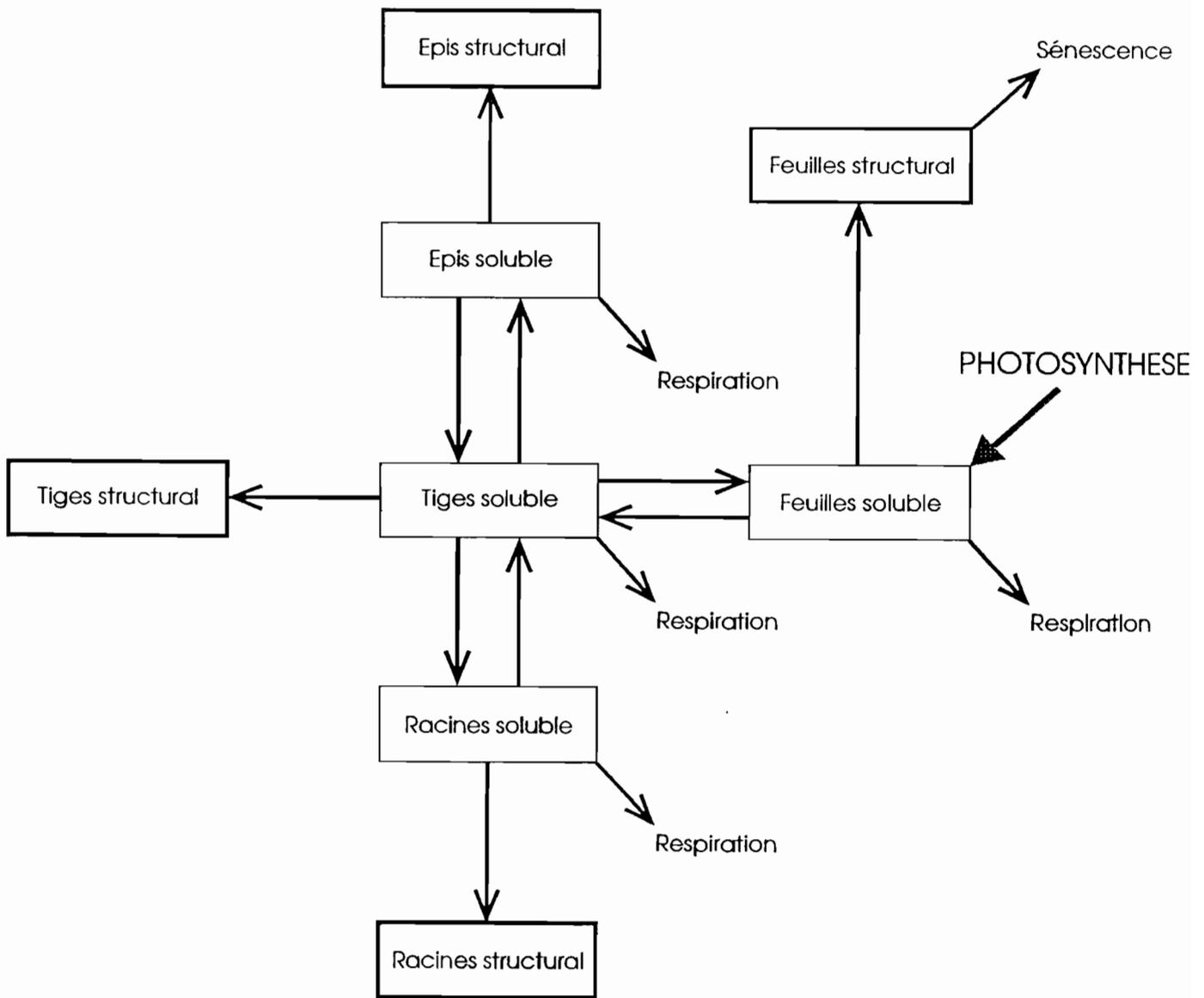
Première période (cinétique rapide de remplissage des épis)								
	SFv m2f /m2s/j	Transpiration journalière		Efficience de l'eau (Ee)			Partition de la MS en épis (Pep)	
		TR kg/m2s/j mm/j	TR/SFv /m2f	/MSa gMS/kg	/MSa+r gMS/kg	/Epis gMS/kg	/MSa g/g	/MSa+r g/g
1992 54/68jae								
Témoins								
ic30i	1.59						0.72	0.67
hkpi	1.78						0.45	0.40
moys	1.68	7.5	4.5	2.7	3.0	1.6	0.58	0.53
Stressés								
ic30s	1.10	4.9	4.4	1.8	2.1	1.7	1.00	0.81
hkps	1.42	4.5	3.2	1.6	2.4	1.4	0.85	0.59
moys	1.26	4.7	3.7	1.7	2.3	1.6	0.92	0.70
1990 62/77jae								
Témoins								
ic30i	0.55						>1	
ic27i	0.52						>1	
hkpi	0.57						0.6	
moys	0.55							
Stressés								
ic30s	0.41	2.1	5.1			0.8	>1	
ic27s	0.50	2.6	5.2			0.4	-0.75	
hkps	0.39	2.2	5.6			0.7	-0.77	
moys	0.43	2.3	5.3			0.6		

m2f: m2 de feuilles vertes  
m2s: m2 de sol

SFv: surface foliaire verte  
TRu: transpiration unitaire  
MSa: matière sèche aérienne  
MSa+r: matière sèche totale (aérienne+racinaire)

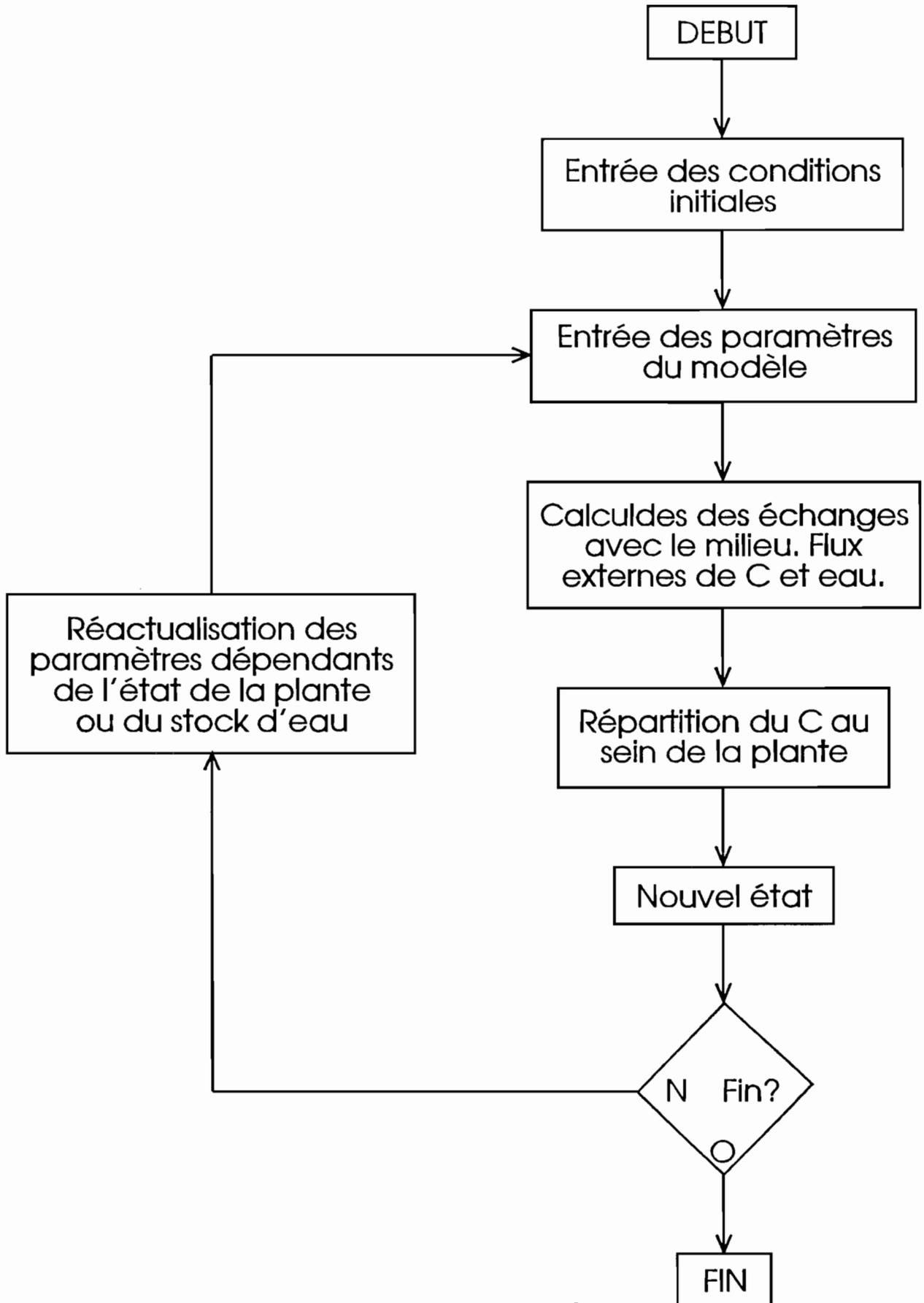
Fig. 34

F<sub>1</sub>



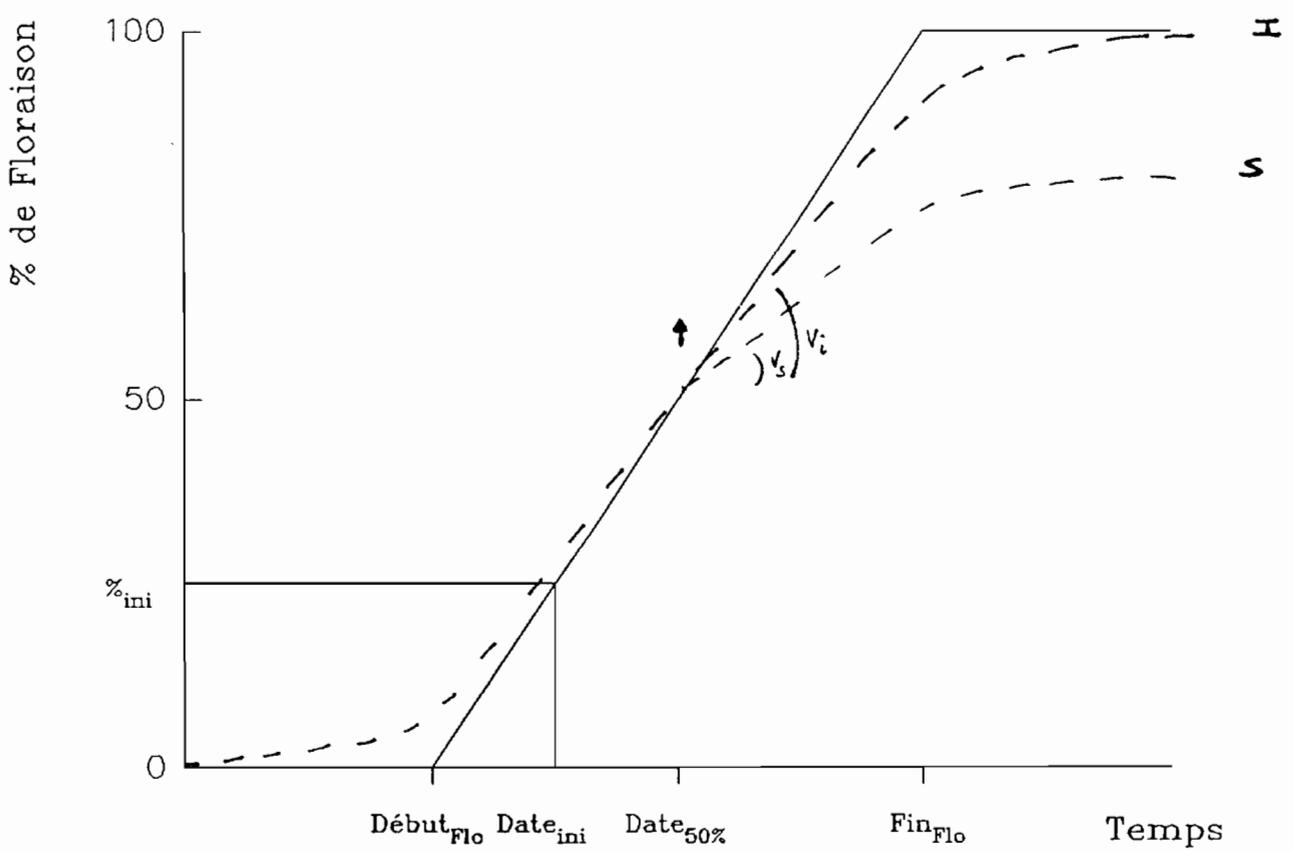
Représentation schématisée des différents compartiments d'un plant de riz.  
Les flèches figurent les différents flux de carbone possibles entre compartiments ou avec l'extérieur.

Fig. 35



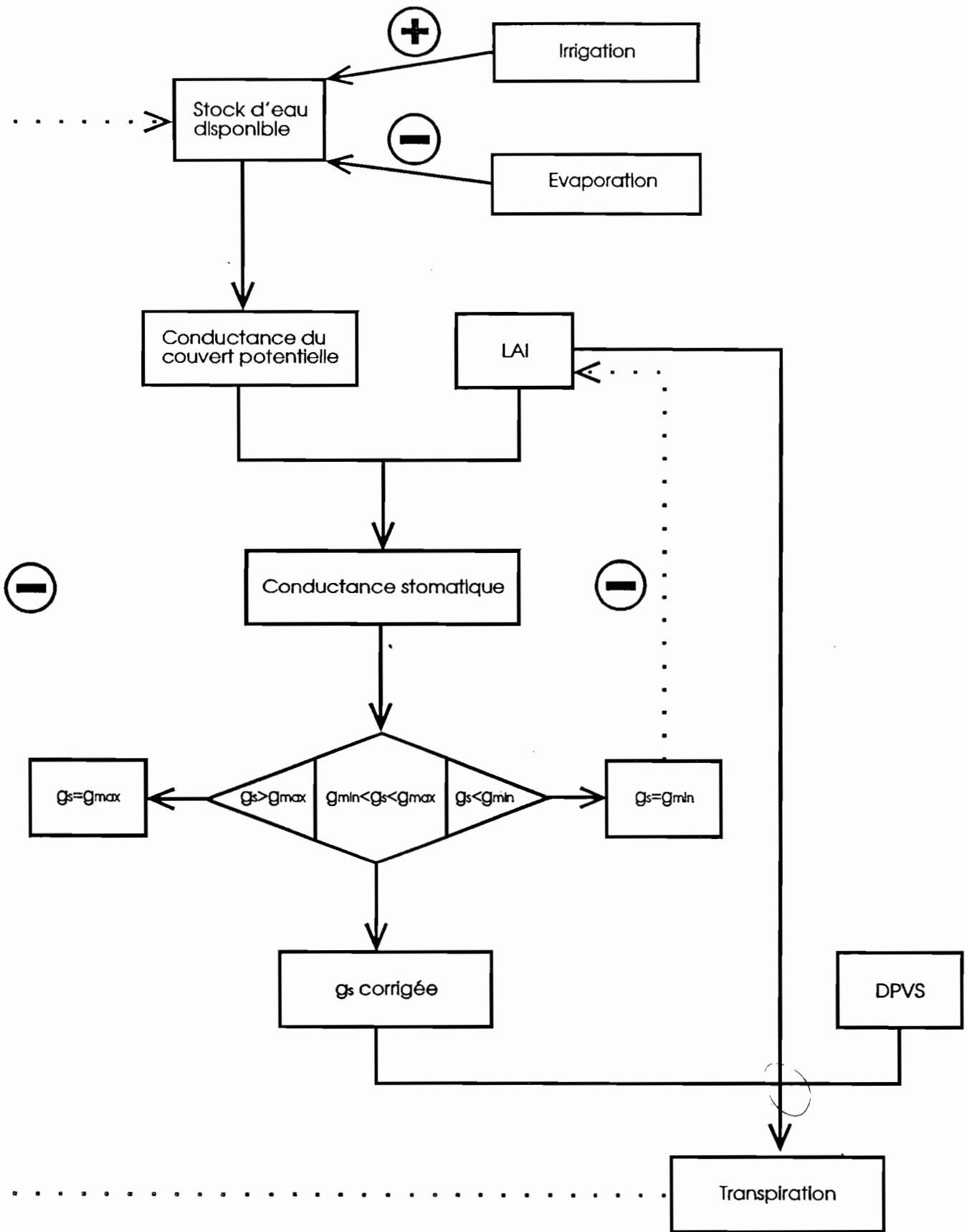
Organigramme général du  
programme MILSTRESS

Fig. 36



Modélisation de l'évolution de la floraison  
au cours du temps

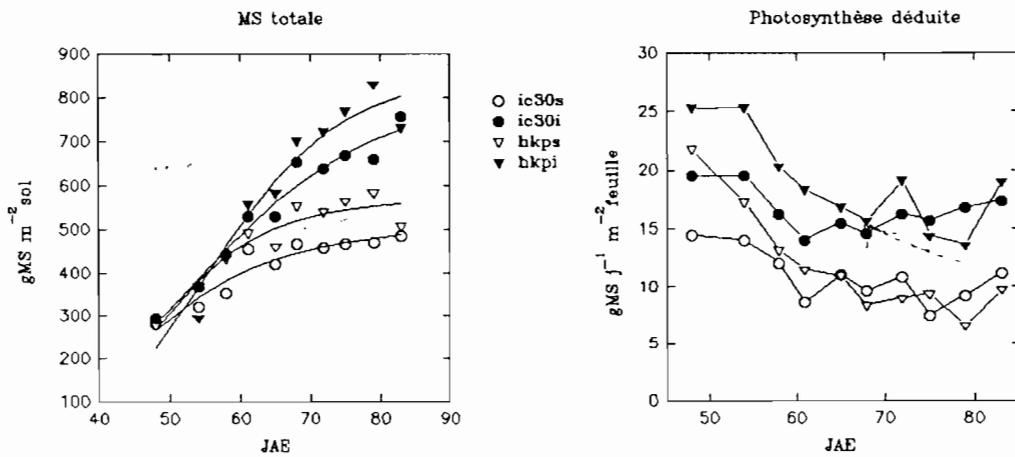
- Date ini = date de début de simulation
- % ini = taux de floraison au début de la simulation
- Début Flo = date de début de la floraison
- Date 50% = date à 50% de la floraison
- Fin flo = date de fin de floraison



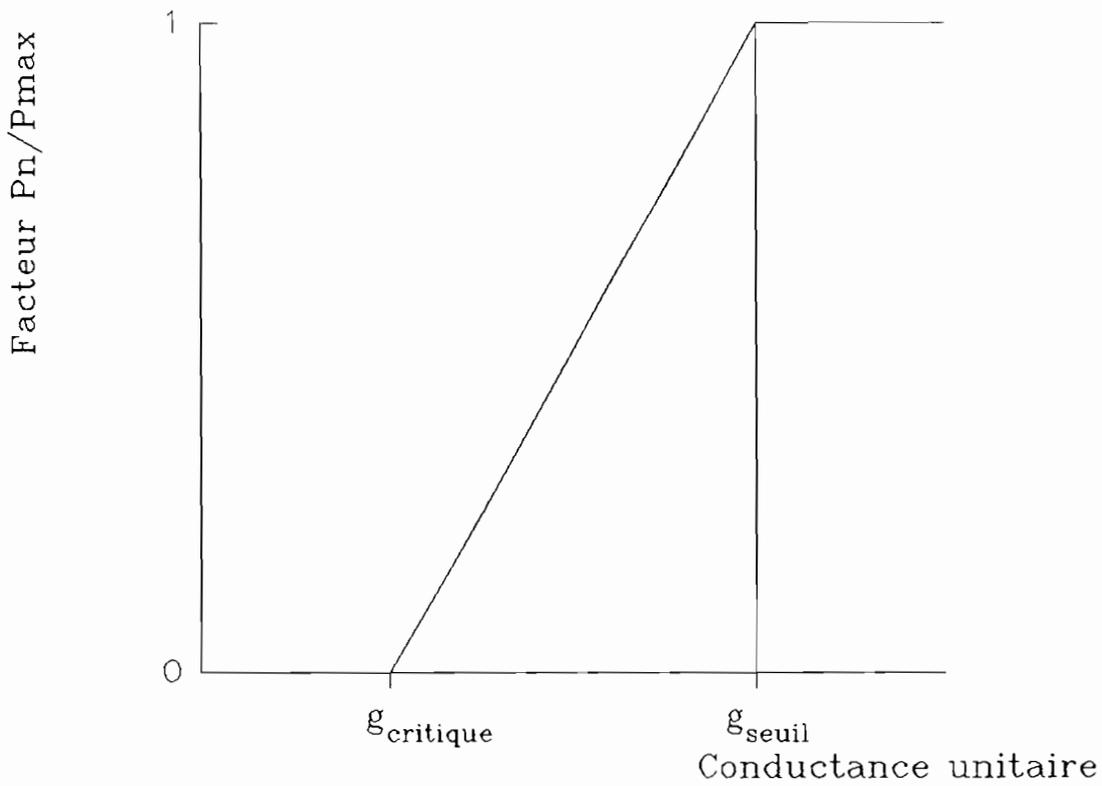
Organigramme de la modélisation de  
 fonctionnement hydrologique dans MILSTRESS  
 $g_{max}$  : Conductance stomatique maximale  
 $g_{min}$  : Conductance stomatique minimale

Fig. 38

71



Calcul du niveau de photosynthèse journalière  
à partir de l'analyse de croissance.



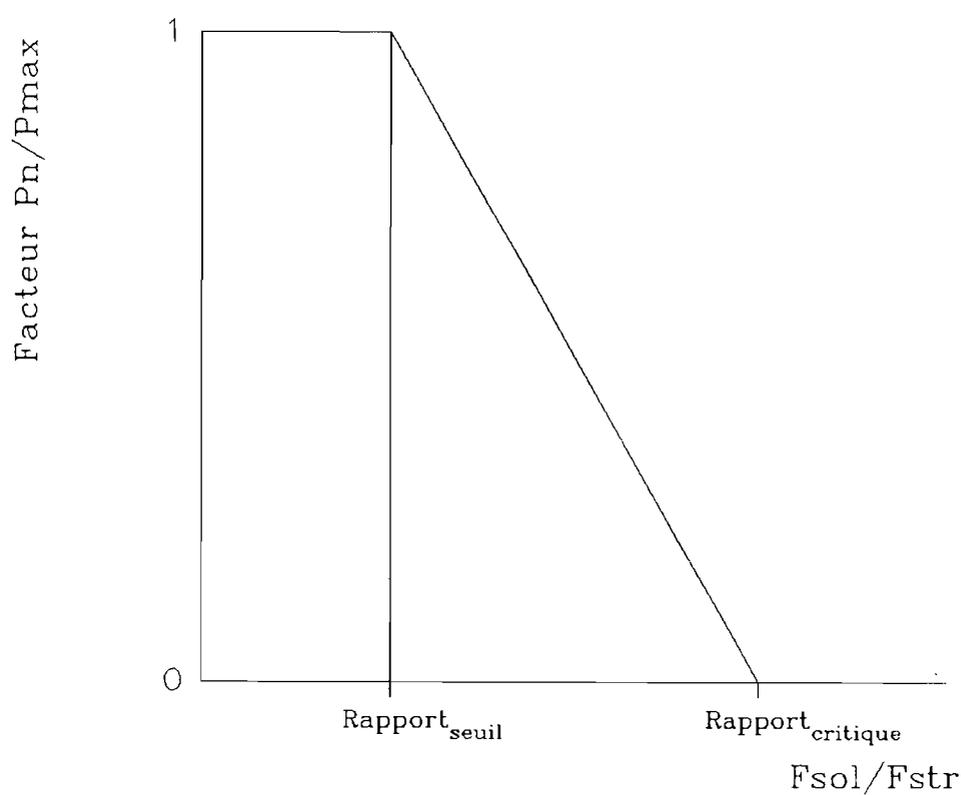
Modélisation de la réponse de la photosynthèse à la conductance stomatique.

$P_n$  : photosynthèse

$P_{max}$  : \_\_\_\_\_ maximale

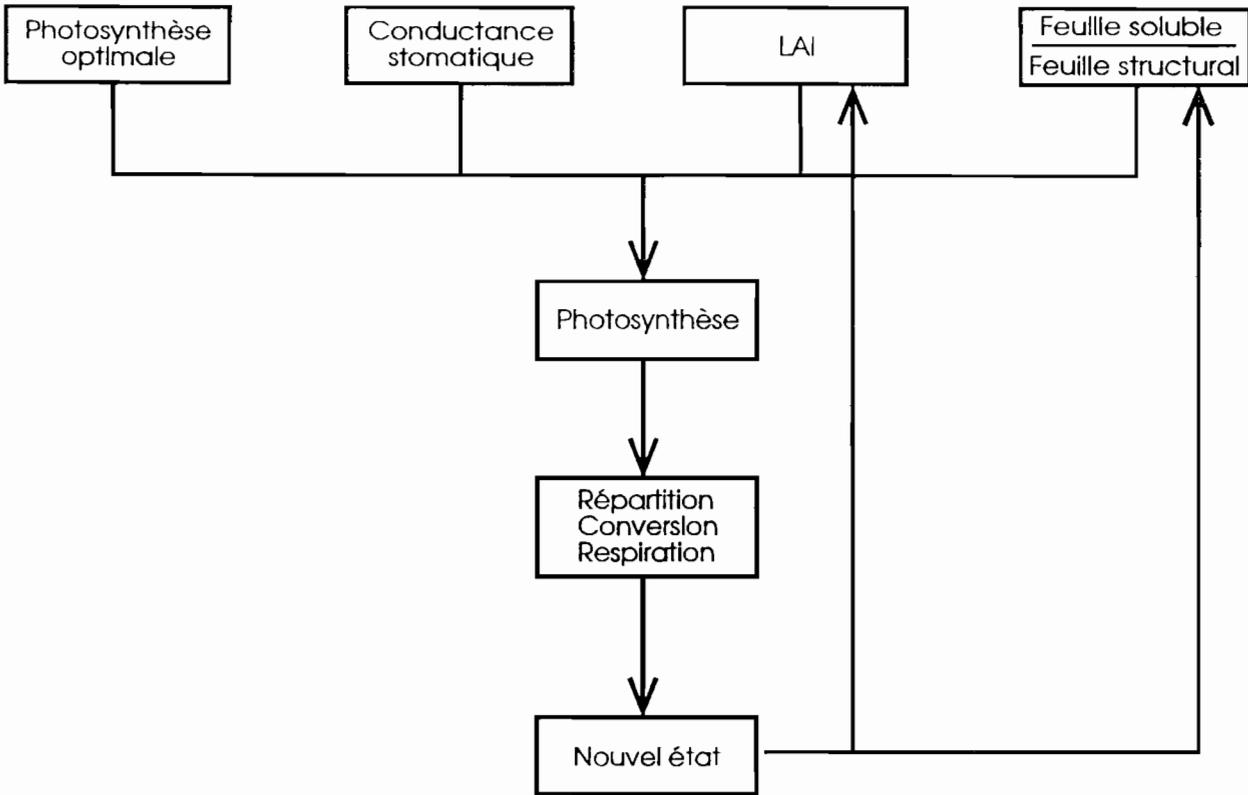
$g_{seuil}$  : niveau de conductance à partir duquel la photosynthèse est affectée

$g_{critique}$  : niveau de conductance auquel la photosynthèse s'annule



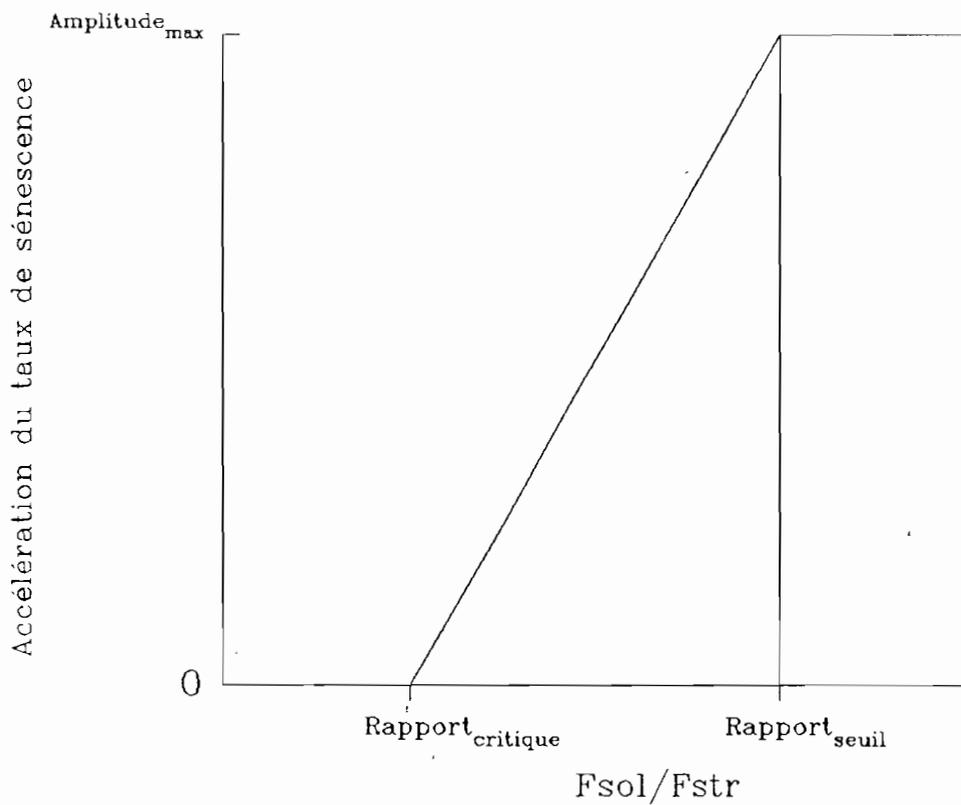
Modélisation de la réponse de la photosynthèse à l'accumulation de matière sèche soluble dans le compartiment foliaire.

- $F_{sol}$  : quantité de MS foliaire soluble
- $F_{str}$  : quantité de MS foliaire structurale
- $P_n$  : photosynthèse
- $P_{max}$  : photosynthèse maximale



Organigramme de la modélisation de la fixation de carbone des PLUSTRESS

20

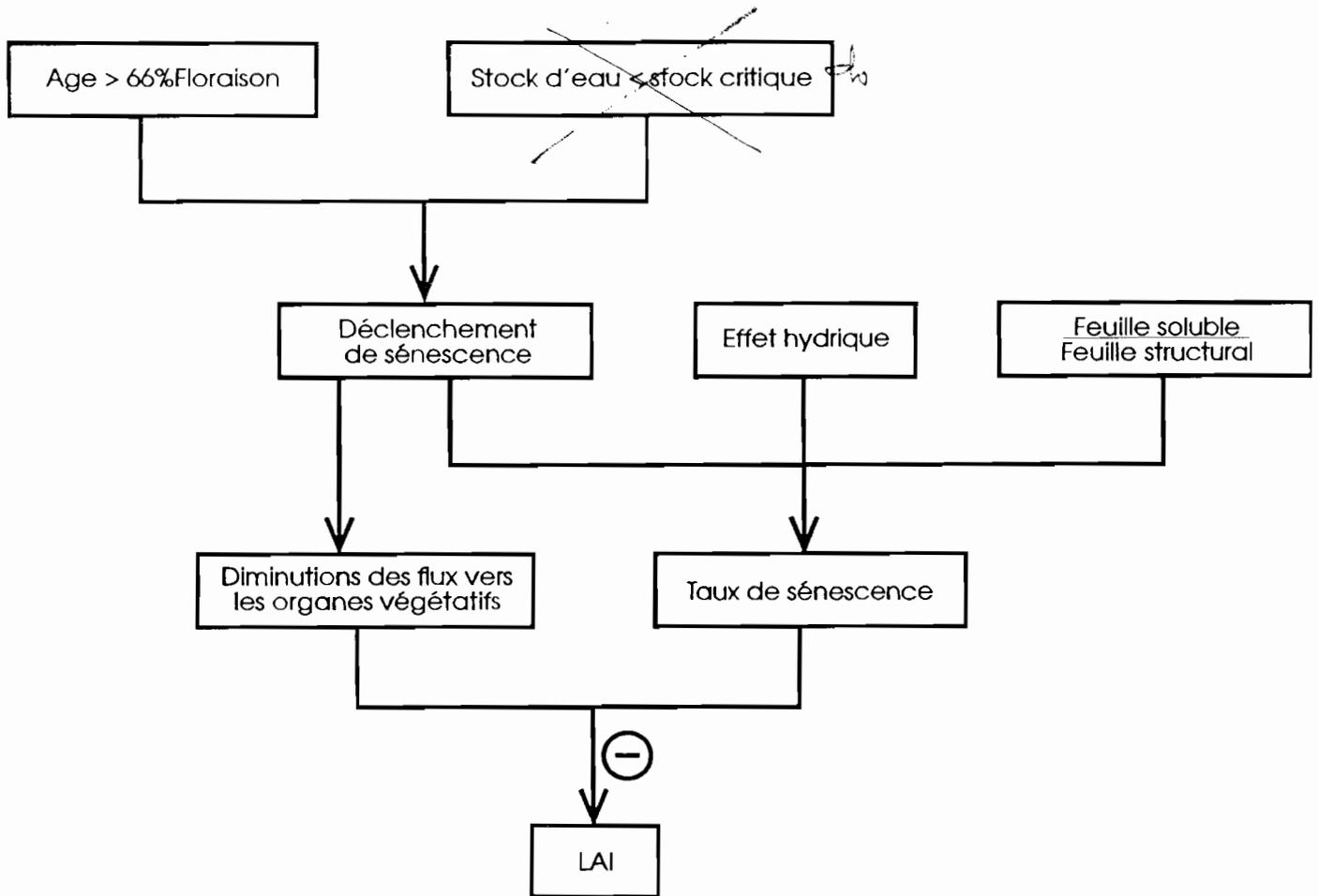


Modélisation de la réponse de la sénescence  
à l'accumulation de TIS soluble fluide

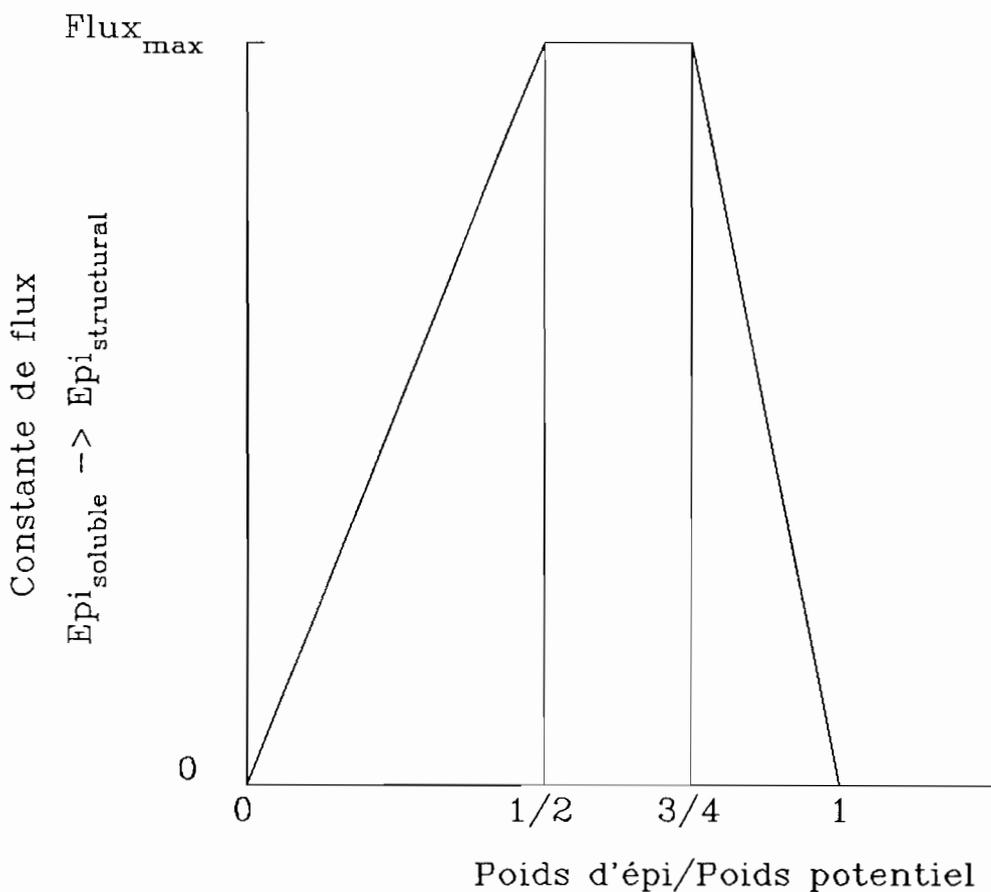
$F_{sol}$  :

$F_{str}$  :

Amplitude maximale : amplitude de maximum du taux  
de sénescence

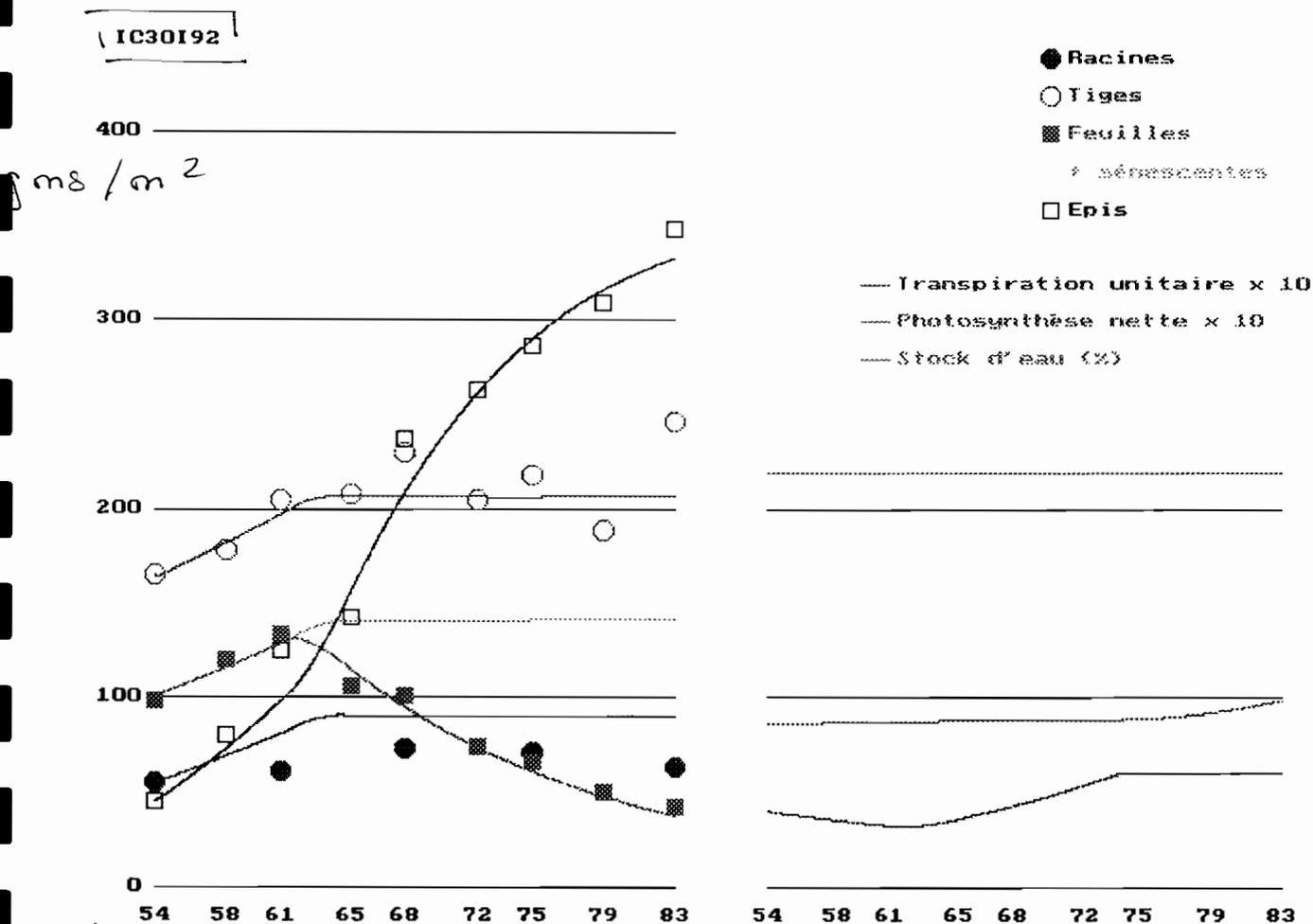


Organigramme de la modélisation de la sénescence dans PILSTRESS



Evolution théorique de la constante de flux  
conditionnant la présence de épis  
(flux de la MS soluble vers la MS structural au sein des épis)  
en fonction du taux de remplissage des épis.  
Flux max : valeur maximale de cette constante  
+ flux

Fig. 45a



Comparaison des évolutions de biomasse similes  
 par le module MILSTRESS et de observations.  
 collectées durant la campagne d'expérimentation  
 de 1952 - Pontes Témoins  
 (Rendements Témoins élevés).

Fig. 45 b

HKPI92

ms/m<sup>2</sup>

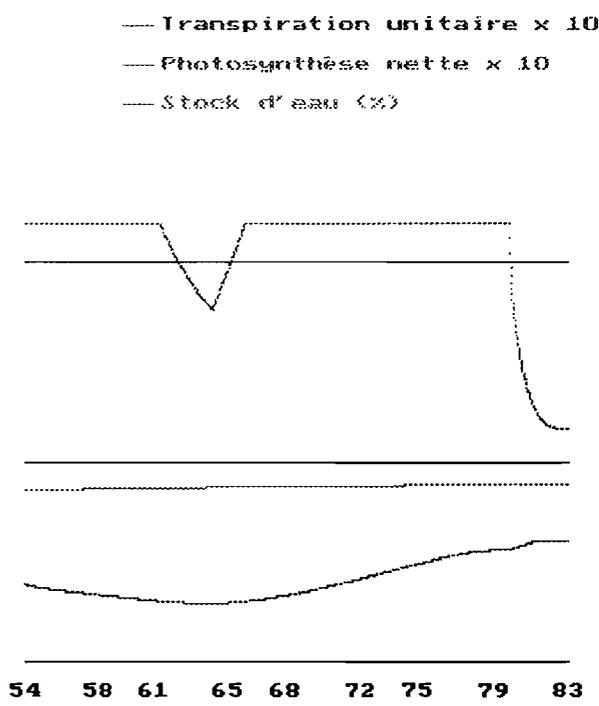
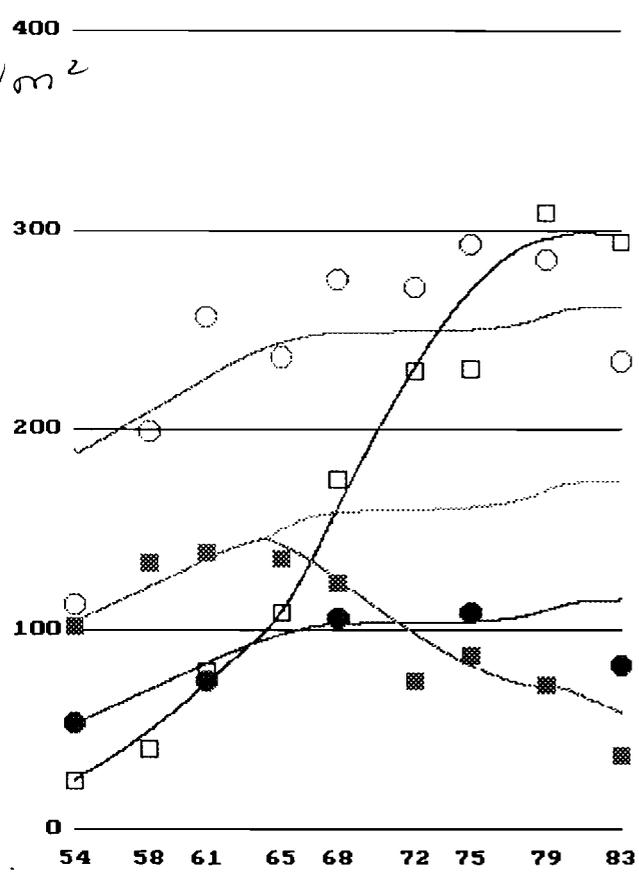


Fig. 45a

IC30S92

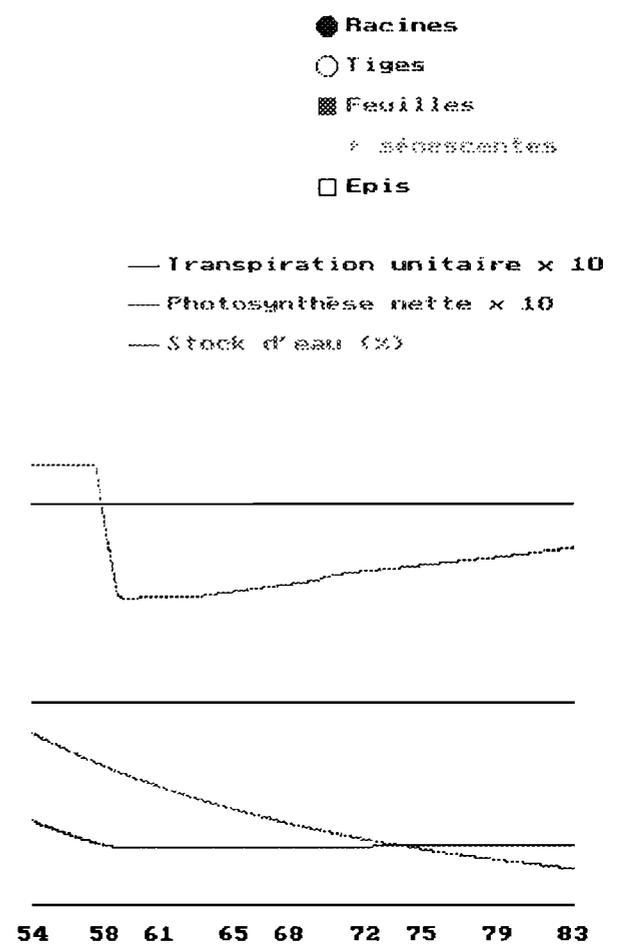
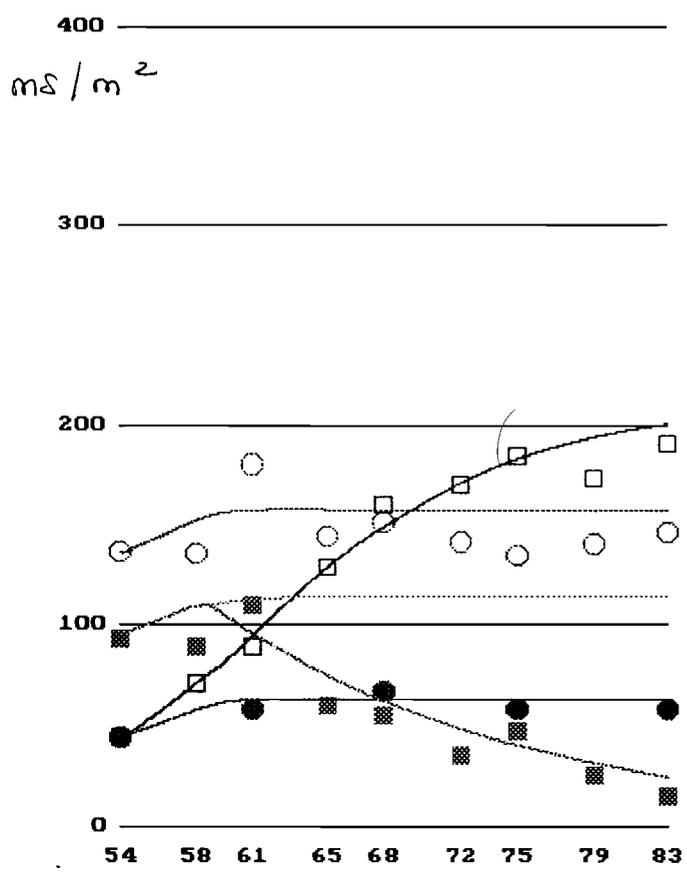


Fig. 46b

HKPS92

ms/m<sup>2</sup>

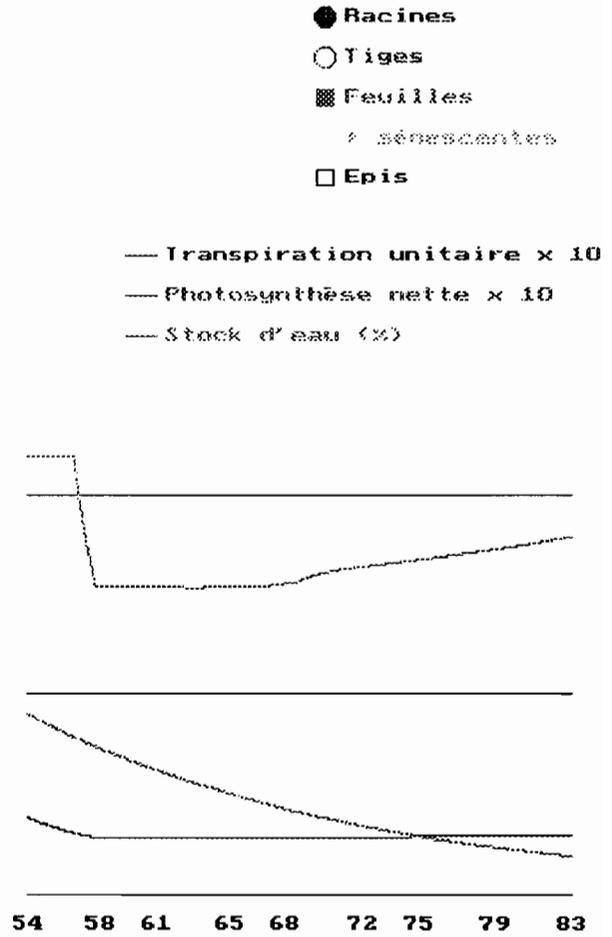
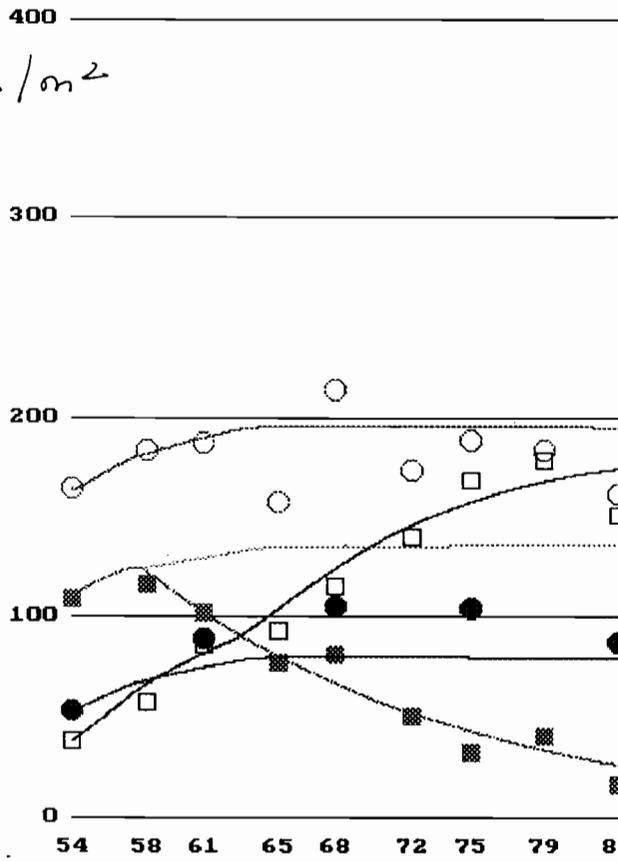
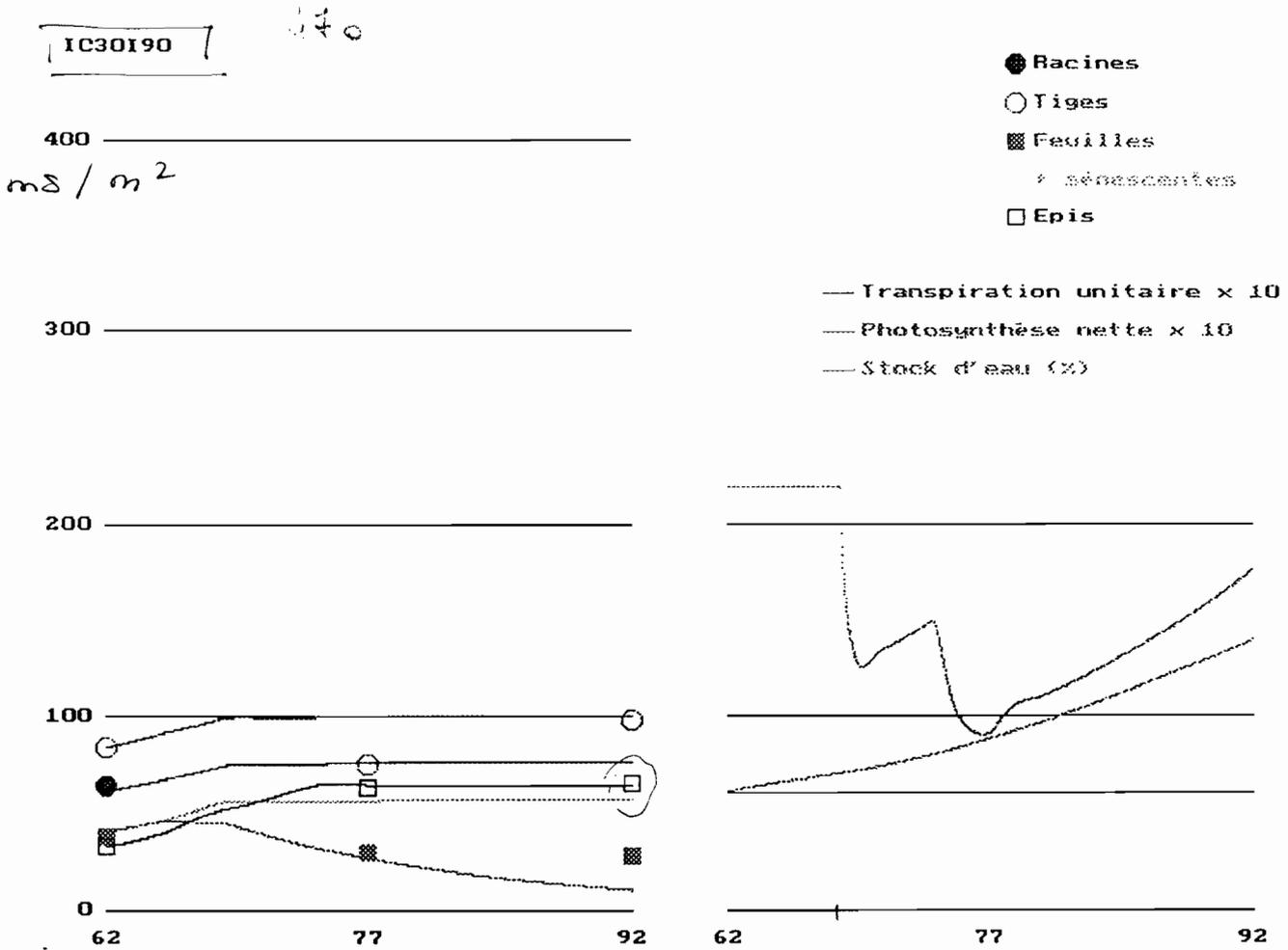


Fig. 47



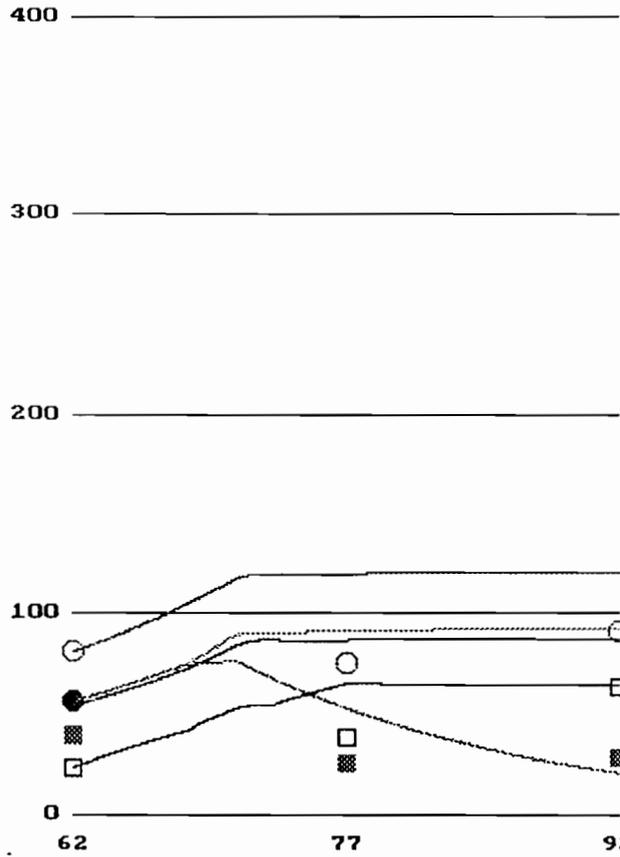
Comparaison de évolutions de biomasse simulées  
par le modèle PLISTRESS et de observations  
obtenues durant la campagne de 1990  
(Rendements végétaux faibles).

Fig. 17b

IC27190

17b

- Racines
- Tiges
- Feuilles
- ✦ sénescentes
- Epis



- Transpiration unitaire x 10
- Photosynthèse nette x 10
- Stock d'eau (%)

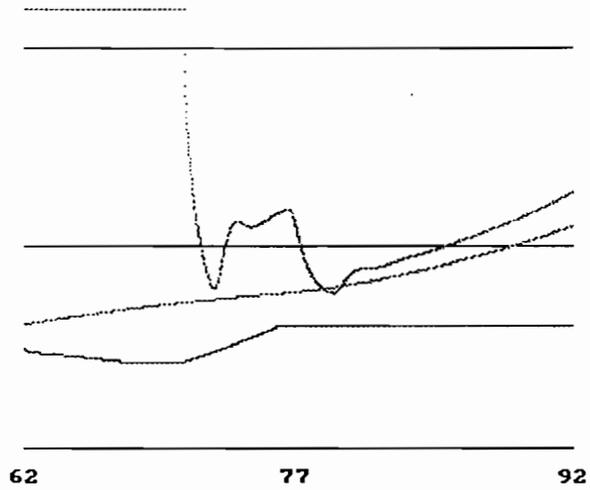


Fig. 47 c

HKPI90

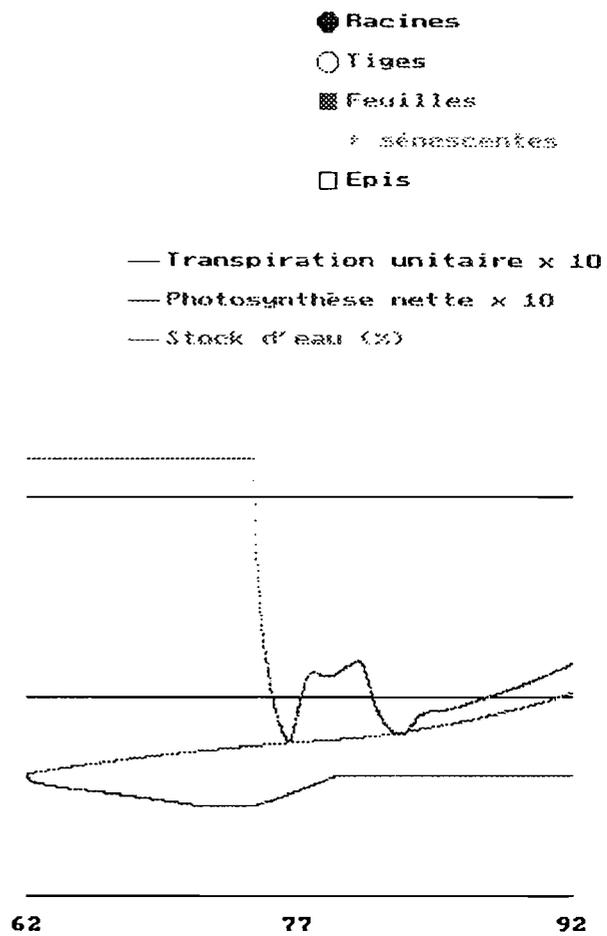
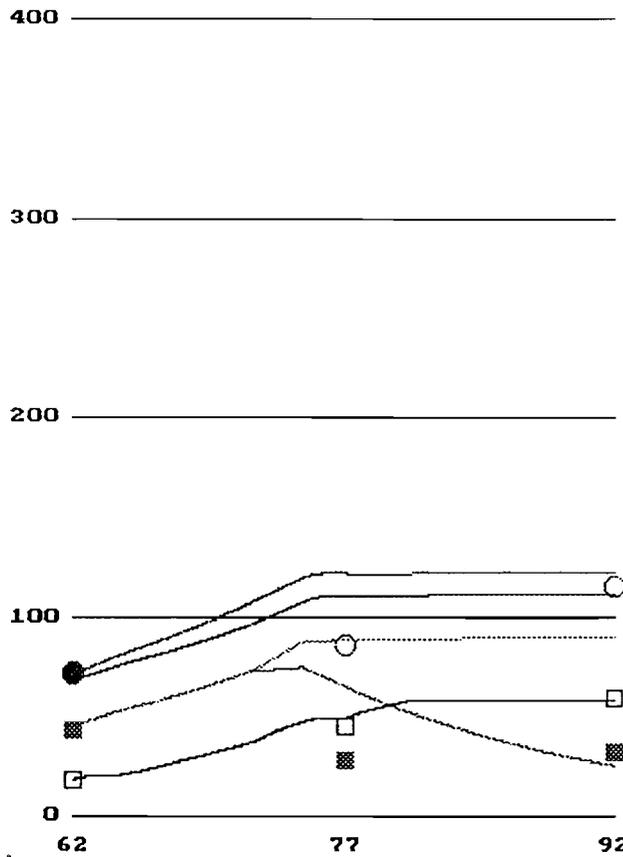
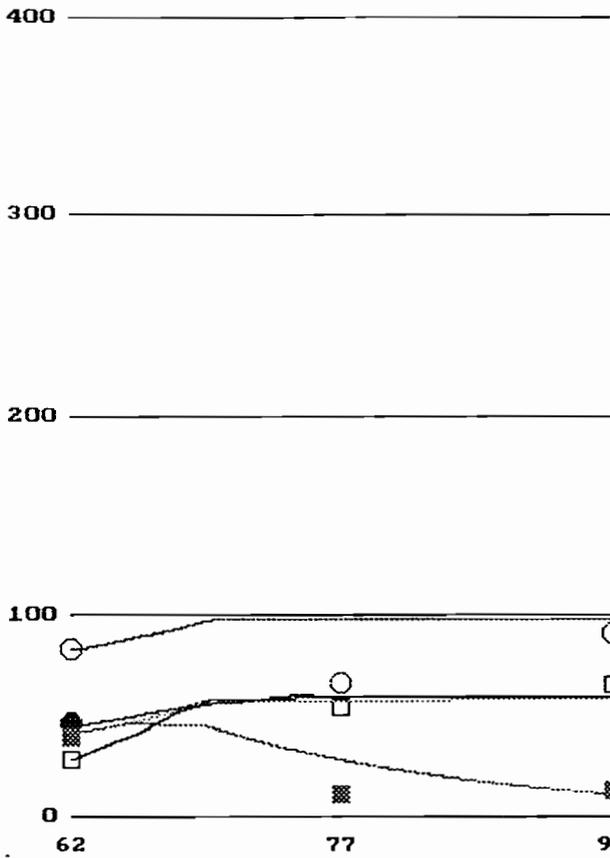


Fig. 48a

IC30S90



- Racines
- Tiges
- Feuilles
- ✕ sènescentes
- Epis

- Transpiration unitaire x 10
- Photosynthèse nette x 10
- Stock d'eau (x)

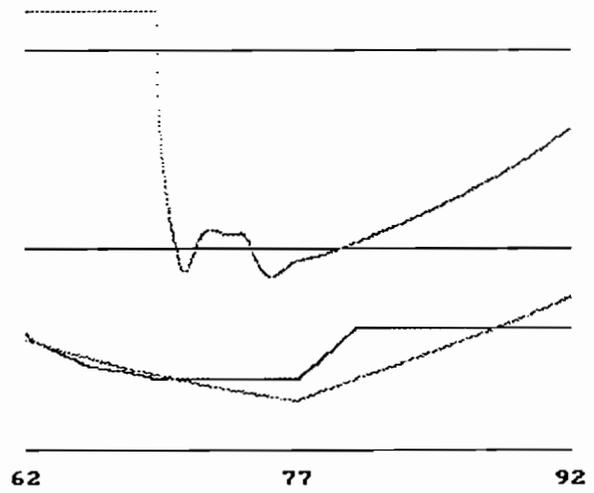
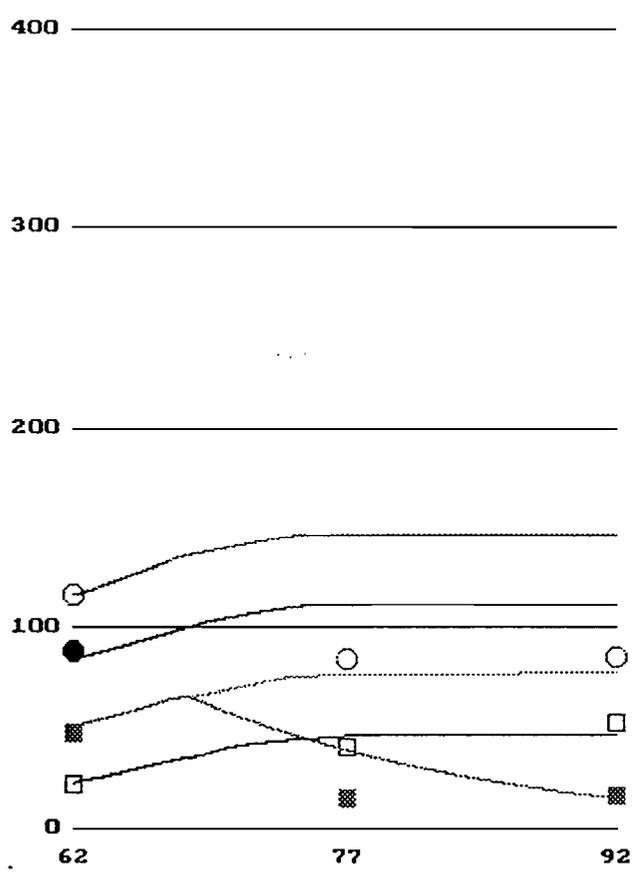


Fig. 48b

IC27S90



- Racines
- Tiges
- Feuilles
- Epis

- Transpiration unitaire x 10
- Photosynthèse nette x 10
- Stock d'eau (%)

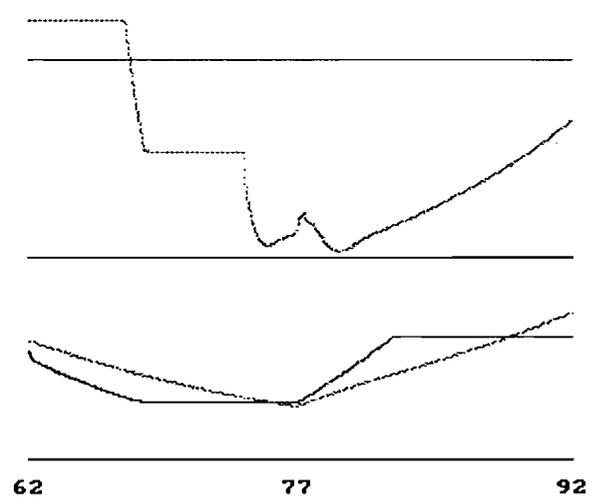
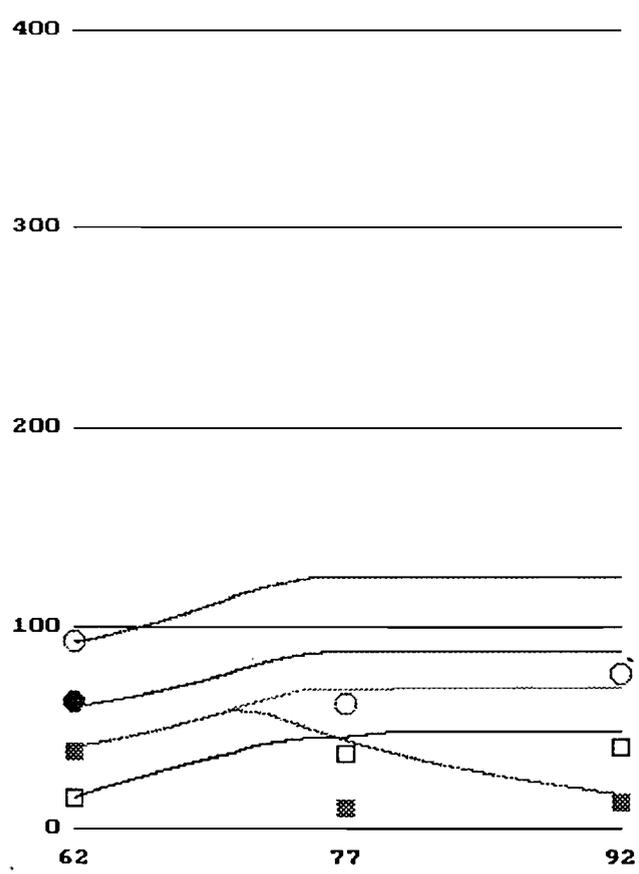


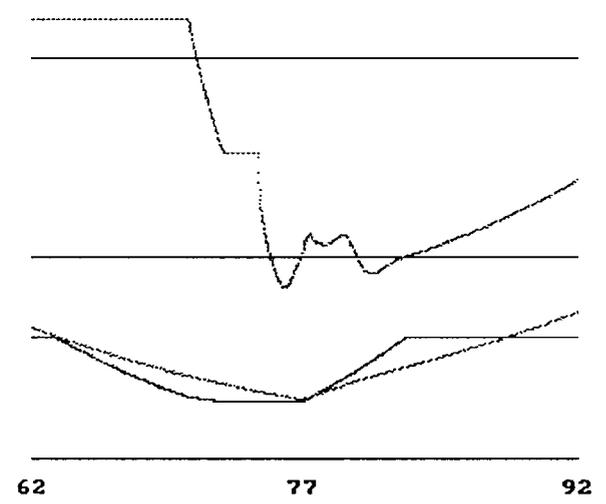
Fig. 48C

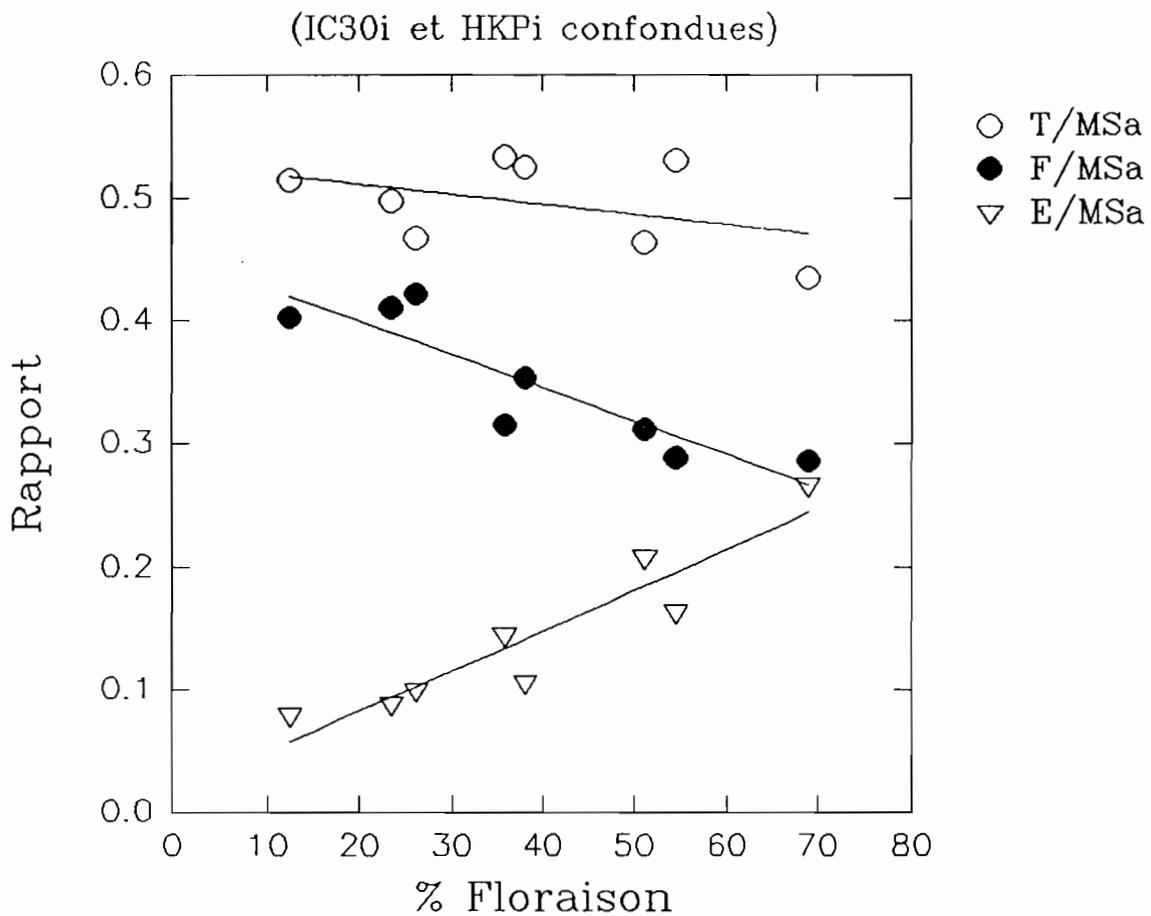
HKPS90

- Racines
- Tiges
- Feuilles
- + sènescentes
- Epis



- Transpiration unitaire x 10
- Photosynthèse nette x 10
- Stock d'eau (%)





Evolution des poids relatif des organes dans la matière sèche sérienne en fonction du taux de floraison. MSA: matière sèche sérienne; T: tiges; F: feuilles; E: épis

126.14

**Tableau1 : Variation de la stabilité du rendement lors de petites variations des paramètres du modèle pour un faible potentiel.**

Rendement potentiel : 69 ; stabilité : 0.844

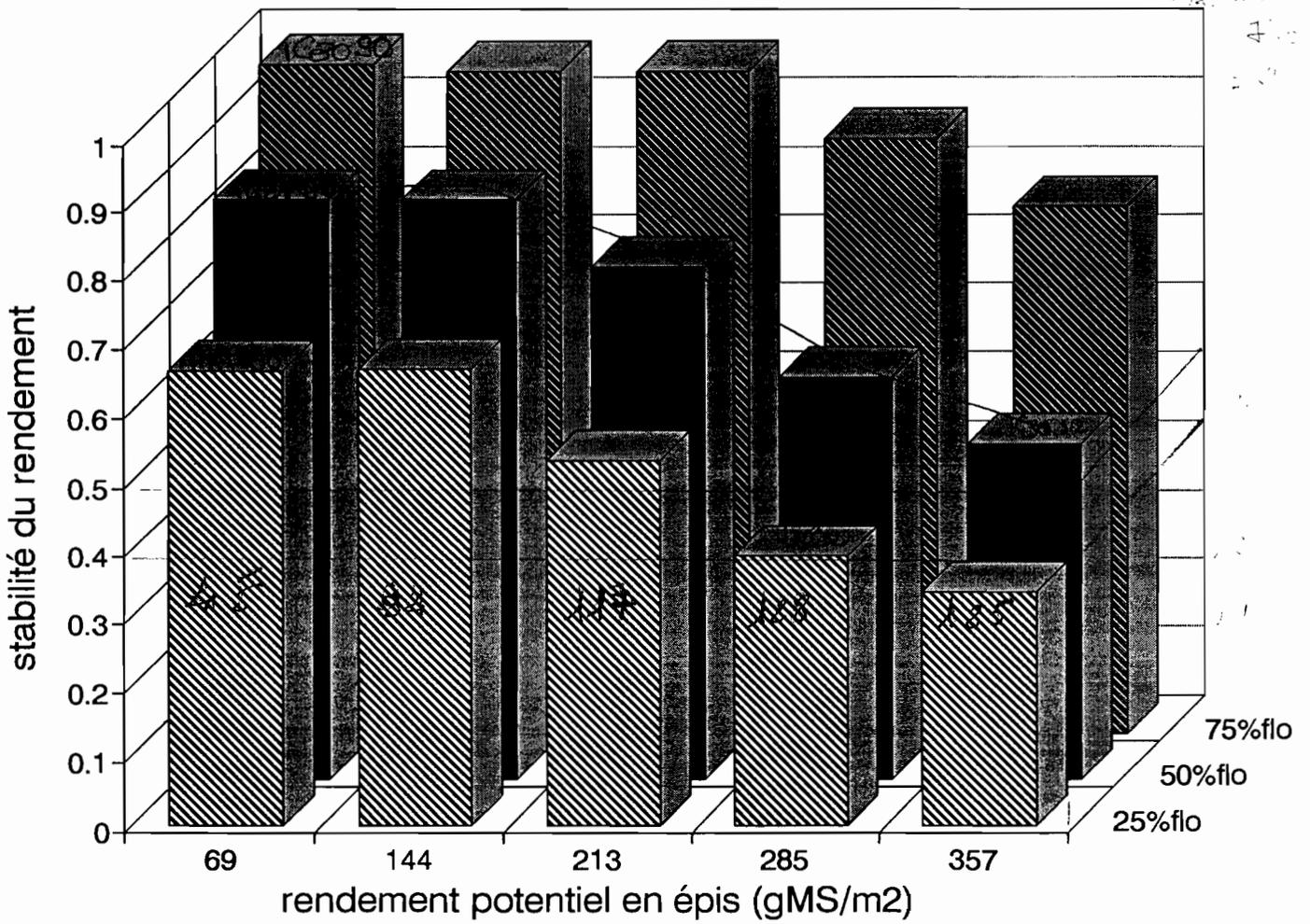
Paramètre testé	+ 10 %	- 10 %
Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.844	0.844
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.844	0.844
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.844	0.844
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.843	0.844
Coefficient de respiration de maintenance des racines	0.844	0.844
Coefficient de respiration de maintenance des tiges	0.844	0.844
Coefficient de respiration de maintenance des feuilles	0.844	0.844
Coefficient de respiration de maintenance des épis	0.844	0.844
Durée de floraison	0.860	0.828
Stock d'eau à pF 4.2	0.844	0.844
Stock d'eau à la capacité au champ	0.822	0.844
Photosynthèse optimale	0.844	0.844
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une inhibition de photosynthèse	0.844	0.844
Delta Fsol/Fstr au delà duquel la photosynthèse est nulle	0.844	0.844
Taux d'inhibition de la photosynthèse entre fin flo et fin flo+10j	0.844	0.844
Echelle du coefficient de flux vers les épis	0.843	0.844
<u>Stock d'eau déclenchant une inhibition de floraison</u>	0.924	0.772
Stock d'eau en-dessous duquel la floraison est annulée	0.866	0.812
Vitesse de sénescence	0.844	0.843
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une accélération de sénescence	0.844	0.844
Delta Fsol/Fstr au delà duquel l'accélération de sénescence est max	0.844	0.844
Amplitude de l'accélération de sénescence induite par Fsol/Fstr	0.844	0.844
Stock d'eau déclenchant la sénescence	0.844	0.844
Conductance unitaire maximale	0.846	0.844
Conductance unitaire minimale	0.844	0.844
Conductance inhibant la photosynthèse	0.844	0.844
Conductance en dessous de laquelle la photosynthèse s'annule	0.844	0.844
Conductance ducouvert maximale	0.859	0.831
Constante de flux Racines structural → Racines soluble	0.844	0.844
Constante de flux Racines soluble → Racines structural	0.844	0.844
Constante de flux Racines soluble → Tiges soluble	0.844	0.844
Constante de flux Tiges soluble → Racines soluble	0.844	0.844
Constante de flux Tiges structural → Tiges soluble	0.844	0.844
Constante de flux Tiges soluble → Tiges structural	0.844	0.844
Constante de flux Feuilles structural → Feuilles soluble	0.844	0.844
Constante de flux Feuilles soluble → Feuilles structural	0.844	0.844
Constante de flux Feuilles soluble → Tiges soluble	0.844	0.844
Constante de flux Tiges soluble → Feuilles soluble	0.844	0.844
Constante de flux Epis structural → Epis soluble	0.844	0.844
Constante de flux Epis soluble → Tiges soluble	0.844	0.844
Constante de flux Tiges soluble → Epis soluble	0.844	0.844

**Tableau 2 : Variation de la stabilité du rendement lors de petites variations des paramètres du modèle pour un fort potentiel.**

Rendement potentiel : 357 ; stabilité : 0.485

Paramètre testé	+ 10 %	- 10 %
Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.486	0.485
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.486	0.485
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.489	0.481
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.469	0.501
Coefficient de respiration de maintenance des racines	0.489	0.482
Coefficient de respiration de maintenance des tiges	0.503	0.468
Coefficient de respiration de maintenance des feuilles	0.490	0.481
Coefficient de respiration de maintenance des épis	0.494	0.477
Durée de floraison	0.490	0.481
Stock d'eau à pF 4.2	0.485	0.485
Stock d'eau à la capacité au champ	0.460	0.495
X Photosynthèse optimale	0.445	0.524
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une inhibition de photosynthèse	0.485	0.485
Delta Fsol/Fstr au delà duquel la photosynthèse est nulle	0.485	0.485
Taux d'inhibition de la photosynthèse entre fin flo et fin flo + 10j	0.485	0.485
Echelle du coefficient de flux vers les épis	0.484	0.487
Stock d'eau déclenchant une inhibition de floraison	0.486	0.485
Stock d'eau en-dessous duquel la floraison est annulée	0.485	0.485
Vitesse de sénescence	0.451	0.508
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une accélération de sénescence	0.485	0.485
Delta Fsol/Fstr au delà duquel l'accélération de sénescence est max	0.485	0.485
Amplitude de l'accélération de sénescence induite par Fsol/Fstr	0.485	0.485
Stock d'eau déclenchant la sénescence	0.485	0.491
Conductance unitaire maximale	0.485	0.485
X Conductance unitaire minimale	0.333	0.567
X Conductance inhibant la photosynthèse	0.619	0.375
X Conductance en dessous de laquelle la photosynthèse s'annule	0.514	0.436
Conductance découverte maximale	0.497	0.463
Constante de flux Racines structural → Racines soluble	0.485	0.485
Constante de flux Racines soluble → Racines structural	0.487	0.484
Constante de flux Racines soluble → Tiges soluble	0.484	0.487
Constante de flux Tiges soluble → Racines soluble	0.487	0.483
Constante de flux Tiges structural → Tiges soluble	0.485	0.485
Constante de flux Tiges soluble → Tiges structural	0.488	0.483
Constante de flux Feuilles structural → Feuilles soluble	0.485	0.485
Constante de flux Feuilles soluble → Feuilles structural	0.487	0.484
Constante de flux Feuilles soluble → Tiges soluble	0.478	0.492
Constante de flux Tiges soluble → Feuilles soluble	0.488	0.483
Constante de flux Epis structural → Epis soluble	0.485	0.485
Constante de flux Epis soluble → Tiges soluble	0.487	0.484
Constante de flux Tiges soluble → Epis soluble	0.477	0.492

Gen 1 DPVS 3.7 80% RU



## Annexe I

### Tableau des paramètres utilisés par le modèle MILSTRES

#### RESPIRATION :

Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.72	SD
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.69	SD
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.72	SD
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.74	SD
Respiration de maintenance des racines	0.010	$\mu\text{g j}^{-1} \text{g}^{-1}$
Respiration de maintenance des tiges	0.015	$\mu\text{g j}^{-1} \text{g}^{-1}$
Respiration de maintenance des feuilles	0.030	$\mu\text{g j}^{-1} \text{g}^{-1}$
Respiration de maintenance des épis	0.010	$\mu\text{g j}^{-1} \text{g}^{-1}$

#### PHOTOSYNTHESE :

Photosynthèse optimale	21.7	$\mu\text{g MS j}^{-1} \text{m}^{-2}$
Conductance seuil	0.91	$\text{mm j}^{-1} \text{m}^{-2} \text{kPa}^{-1}$
Conductance critique	0.31	$\text{mm j}^{-1} \text{m}^{-2} \text{kPa}^{-1}$
Rapport seuil	0.29	SD
Rapport critique	0.51	SD

#### SENESCENCE :

Sénescence de base	0.071	$\text{jour}^{-1}$
Accélération	0.21	$\text{jour}^{-1}$
Taux de floraison déclenchant :	66%	

#### BILAN HYDRIQUE :

Stock à pF 4.2	50	mm
Stock à conductance du couvert nulle	73	mm
Stock à la capacité au champ (pF 2)	175	mm
Conductance du couvert maximale	1.76	$\text{mm j}^{-1} \text{m}^{-2} \text{sol kPa}^{-1}$
Conductance unitaire minimale	0.75	$\text{mm j}^{-1} \text{m}^{-2} \text{feuille kPa}^{-1}$
Conductance unitaire maximale	1.64	$\text{mm j}^{-1} \text{m}^{-2} \text{feuille kPa}^{-1}$

### CONSTANTES DE FLUX :

Racines soluble → Racines structural	2.1	jour <sup>-1</sup>
Racines structural → Racines soluble	0	jour <sup>-1</sup>
Tiges soluble → Tiges structural	1.6	jour <sup>-1</sup>
Tiges structural → Tiges soluble	0	jour <sup>-1</sup>
Feuilles soluble → Feuilles structural	0.74	jour <sup>-1</sup>
Feuilles structural → Feuilles soluble	0	jour <sup>-1</sup>
Epis soluble → Epis structural (Echelle)	23	jour <sup>-1</sup>
Epis structural → Epis soluble	0	jour <sup>-1</sup>
Racines soluble → Tiges soluble	4.5	jour <sup>-1</sup>
Tiges soluble → Racines soluble	3.9	jour <sup>-1</sup>
Feuilles soluble → Tiges soluble	4.2	jour <sup>-1</sup>
Tiges soluble → Feuilles soluble	3.1	jour <sup>-1</sup>
Epis soluble → Tiges soluble	3.3	jour <sup>-1</sup>
Tiges soluble → Epis soluble	3.5	jour <sup>-1</sup>

### FLORAISON :

Durée de floraison	25	jours
Stock seuil	127	mm
Stock critique	72	mm