

ÉTUDE AU CHAMP

DES MÉCANISMES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DE RÉSISTANCE DU MIL À UNE SÉCHERESSE DE FIN DE CYCLE



Contrat CEE TS2A-0101-M(CD)

«Mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse et création variétale»

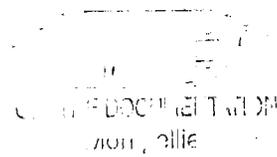
RAPPORT D'EXECUTION 1989 - 1992

RESPONSABLE SCIENTIFIQUE : **Paul MARINI**
RÉDACTEURS : **Frédéric DO, Thierry WINKEL**

Autres participants du laboratoire au programme :

Sani DAOUDA OUSMANE, Mahamane GADO SABO, Souleïmane IDÉ, Zeïnabou NIANDOU,
Abdou SANDA, Mariama SOUMEILA

UNIVERSITE ABDOU MOUMOUNI - NIAMEY - NIGER
INSTITUT DES RADIO-ISOTOPES
DEPARTEMENT DE RADIO-AGRONOMIE



Directeur : Paul MARINI

Contrat CEE TS2A-0101-M (CD)

"Mécanismes Physiologiques d'Adaptation à la Sécheresse et Création Variétale"

ETUDE AU CHAMP DES MECANISMES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DE
RESISTANCE DU MIL (*Pennisetum glaucum*) A UNE SECHERESSE DE FIN DE CYCLE

RAPPORT D'EXECUTION 1989-1992

Responsable scientifique : Paul MARINI

Rédacteurs : Frédéric DO, Thierry WINKEL

Autres participants du laboratoire au programme :

Sani DAOUDA OUSMANE, Mahamane GADO SABO, Souleïmane IDE, Zeïnabou NIANDOU, Abdou SANDA, Mariama SOUMEILA.

Institut des Radio-Isotopes, B.P. 10727, NIAMEY (Niger)

Tél. (227) 73 28 51

04 JUL 2007

11/07/2007
*8205

MF



010058499

AVANT-PROPOS

Ce rapport présente le bilan des travaux réalisés à l'Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey avec la collaboration de l'ORSTOM, dans le cadre du Programme de Recherche CEE "Mécanismes Physiologiques d'Adaptation à la Sécheresse et Création Variétale". Ces travaux se sont déroulés de 1989 à 1992, sous la direction scientifique de Paul MARINI, Directeur de l'IRI, avec la participation de :

- Sani DAOUA OUSMANE, Ingénieur agronome de l'Université de Niamey;
- Frédéric DO, Ingénieur agronome de la Coopération Française;
- Thierry WINKEL, Chargé de Recherche à l'ORSTOM;

ainsi que du personnel technique de l'IRI : Mahamane GADO SABO, Souleïmane IDE, Zeïnabou NIANDOU, Abdou SANDA, Mariama SOUMEILA, Boubakar TANKOANO;

des élèves-ingénieurs : Frédéric DOLLON (ENSA, Montpellier) et Laurent MEGE (ISTOM, Le Havre);

des Volontaires du Service National : Alain AIRIAUD, Cédric CHAUMONT, Olivier COLLUMEAU, Jean-Pierre JACQUET, Emmanuel ROBERT, Pascal SANTUCCI, Pascal THEVENOT;

et de Claire ESTEULLE, Ingénieur agronome.

Le programme a également bénéficié de la collaboration de :

- Daniel LAFFRAY, Michèle DASSA-GIRARD et Elie BATCHO (Laboratoire du Pr LOUGUET, Université Paris 12) pour l'initiation aux techniques d'études physiologiques;
- Jean THIERY (CEN-Cadarache) pour le développement de logiciels d'analyse des données.

Nous tenons à remercier les Professeurs Joao VIEIRA DA SILVA, Responsable du Programme CEE, et Philippe LOUGUET, Coordinateur des programmes Mil-Sorgho, pour avoir permis le développement des activités de l'IRI dans le domaine de l'écophysiologie.

RESUME

Une meilleure connaissance du modèle de résistance du mil aux périodes de sécheresse les plus fréquentes en conditions sahéniennes constitue une voie de recherche nécessaire en amont de la création variétale. Dans ce but, le comportement morpho-physiologique de 3 cultivars de mil (HKP, ICMVIS86330, ICMVIS85327) soumis à une sécheresse de fin de cycle a été étudié au champ en contre-saison chaude à Niamey, avec deux niveaux de fertilité du sol (faible en 1990 et élevée en 1992). Le comportement des plantes est similaire entre géotypes et niveaux de fertilité. Le rendement final est fonction de la capacité des cultivars à maintenir le nombre de grains arrivés à maturité. Pour cela l'adaptation du mil s'appuie sur un **évitement morpho-phénologique** précoce de la déshydratation fondé sur une réduction rapide de sa transpiration par **sénescence foliaire** (économie de l'eau du sol), et sur un **accroissement de la partition** de la matière sèche vers les épis.

A l'échelle foliaire, la **régulation stomatique** peut réduire significativement la transpiration unitaire, elle devient maximale pour des contenus relatifs en eau inférieurs à 75%, atteints après au moins dix jours de déficit hydrique. La tolérance protoplasmique était équivalente entre géotypes, et les processus de maintien de la turgescence cellulaire (ajustement osmotique, élasticité pariétale) et d'endurcissement protoplasmique étaient absents ou peu significatifs.

Si l'efficacité instantanée de l'eau (rapport photosynthèse/transpiration) n'est pas significativement modifiée par la contrainte, la dégradation de l'efficacité globale en matière sèche suggère une augmentation des coûts énergétiques de maintenance des structures et de transfert des assimilats (croissance racinaire, remplissage des épis).

La **stabilité relative** du rendement final est accrue par une **floraison précoce** et un **rendement potentiel faible** qui, en fait, conditionnent respectivement les valeurs initiales de partition de la matière sèche en épis et de consommation en eau des plantes.

Ces résultats devraient aider à la définition d'idéotypes résistants adaptés à différents niveaux d'intensification, assurant au moins la pérennité des systèmes de production actuellement menacée par une extensification de la culture du mil.

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	1
ACTIVITES DE RECHERCHE	3
1. CONDITIONS GENERALES	3
1.1 PERIODE CLIMATIQUE	3
1.2 SOL	6
1.3 MATERIEL VEGETAL	7
2. METHODES DE MESURE	9
2.1 DISPOSITIF EXPERIMENTAL	9
2.2 PEDO-CLIMAT	9
2.3 PHENOLOGIE	10
2.4 MORPHOLOGIE AERIENNE ET RENDEMENT	10
2.5 MORPHOLOGIE RACINAIRE	11
2.6 PHYSIOLOGIE FOLIAIRE	11
3. PROTOCOLES SPECIFIQUES	15
3.1 ESSAI 1990	15
3.2 ESSAI 1992	19
RESULTATS	23
1. DEFICIT HYDRIQUE DU SOL ET EVAPOTRANSPIRATION	23
2. RENDEMENT FINAL EN GRAINS	27
2.1 RENDEMENTS DES TEMOINS	27
2.2. RENDEMENTS SOUS DEFICIT HYDRIQUE	27
2.3 COMPOSANTES DU RENDEMENT	30

3. MORPHOLOGIE	33
3.1 FLORAISON	33
3.2 EPIS	33
3.3 TIGES	36
3.4 LIMBES VERTS ET SURFACE FOLIAIRE	36
3.5 RACINES	39
3.6 BIOMASSE TOTALE ET PARTITION EN EPIS	41
4. PHYSIOLOGIE	44
4.1 ETAT ET FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES PLANTES	46
4.2 ASSIMILATION CARBONEE	60
4.3 EFFICIENCE DE LA TRANSPIRATION	66
4.4 RELATIONS PRESSION-VOLUME CELLULAIRE	68
4.5 SENSIBILITE PROTOPLASMIQUE	68
DISCUSSION	71
1. ECONOMIE DE L'EAU DU SOL	73
2. EFFICIENCE DE L'EAU	74
3. PARTITION DE LA MATIERE SECHE EN EPIS	75
CONCLUSION	77
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	79
FORMATION	82
COMMUNICATIONS ET PUBLICATIONS	83

INTRODUCTION

Les performances du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br., synonymes : *P. typhoides*, *P. americanum*) en conditions sahéliennes sont unanimement reconnues et sans concurrence parmi les plantes cultivées des régions sub-sahariennes (Anand-Kumar, 1989). Néanmoins, sa production moyenne (300-400 kg ha⁻¹ au Niger) déjà réduite de par la faible fertilité des sols, subit des fluctuations importantes du fait de la fréquence des périodes de sécheresse. De plus ce risque de sécheresse n'encourage pas chez les agriculteurs sahéliens l'utilisation d'engrais, seule voie d'augmentation importante des rendements et de restauration de la fertilité des sols (Piéri, 1989). Au cours de la saison de culture, la distribution très aléatoire des pluies, associée à la faible capacité de rétention des sols sableux, entraîne des risques importants de déficit hydrique en début et en fin de cycle (Sivakumar, 1986; Eldin, 1991). C'est en particulier en fin de cycle, en phase de floraison-remplissage du grain, que l'adaptation du végétal est prépondérante et sans alternative de resemis. L'étude des mécanismes d'adaptation du mil à ces périodes de déficit hydrique constitue alors une voie de recherche privilégiée pour l'amélioration de la stabilité de production (Bidinger *et al.*, 1987; Louguet, 1988).

Si des études systématiques ont été menées à partir des années 70, elles visaient plutôt à accroître la production selon un modèle céréalier d'agriculture intensive (tallage réduit, paille courte) et considéraient peu le facteur déficit hydrique. Dans les années 80, de nombreux travaux ont débuté sur le comportement du mil face à la sécheresse, mais souvent focalisés sur un caractère ou un aspect particulier (voir Winkel et Do 1992, pour une revue bibliographique). Les caractères de résistance à la sécheresse les mieux établis sont d'ordre morphologique et phénologique : plasticité de développement ou de régression des talles en fonction des conditions de milieu (Azam-Ali *et al.*, 1984; Siband, 1983), enracinement à la fois superficiel et profond (Chopart, 1983), étalement des floraisons en relation avec le développement asynchrone des tiges (Bidinger *et al.*, 1987; Mahalakshmi *et al.*, 1987; Mahalakshmi et Bidinger, 1986).

Au niveau physiologique, la sensibilité des stomates à la sécheresse de l'air (Black et Squire, 1979) et l'ajustement osmotique sont des mécanismes de résistance à court terme observés chez le mil (Henson, 82; Henson *et al.*, 82; Blum et Sullivan, 1986; Conover et Sovonick-Dunford, 1989). Une tolérance protoplasmique différente en fonction de l'origine géographique des cultivars a été également notée (Dassa-Girard, 1987). L'importance réelle de ces phénomènes reste cependant difficile à évaluer du fait des conditions expérimentales souvent artificielles dans lesquelles ils ont été mis évidence (ex. Blum et Sullivan, 1986). De plus, les études abordant simultanément sur le mil la

morphologie, la physiologie et l'élaboration du rendement en situation de stress hydrique restent rares.

Les objectifs de notre travail sont :

- premièrement, de retrouver ou d'identifier au champ les principaux caractères morphologiques et physiologiques d'adaptation du mil à un déficit hydrique de fin de cycle.

- deuxièmement, d'étudier l'importance relative des différents caractères et mécanismes sur la stabilité du rendement final en grain.

ACTIVITES DE RECHERCHE

1. CONDITIONS GENERALES

1.1. Période climatique

Les expériences ont été 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) ont été comparées à celles de la saison des pluies (hivernage) en considérant un cycle de culture de 90 jours débutant à la 3^{ème} décade de février pour la saison sèche et à la 2^{ème} décade de juin pour l'hivernage (Fig.1). 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).

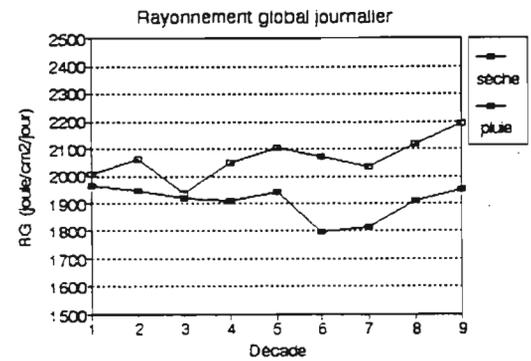
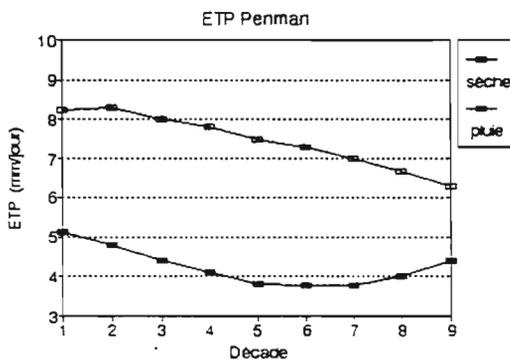
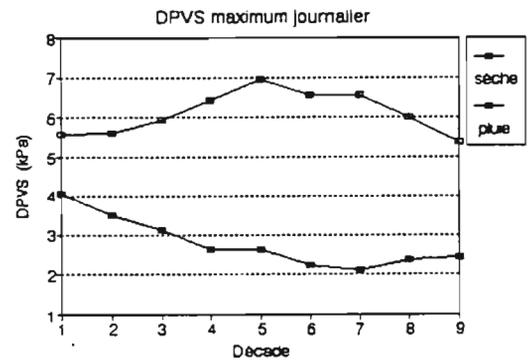
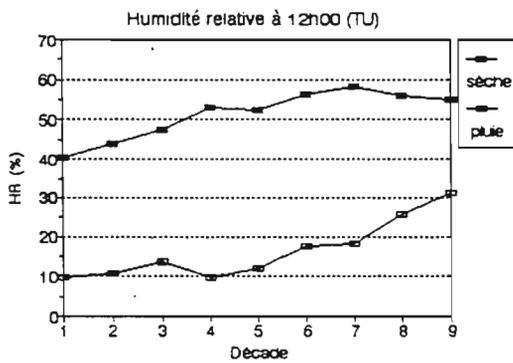
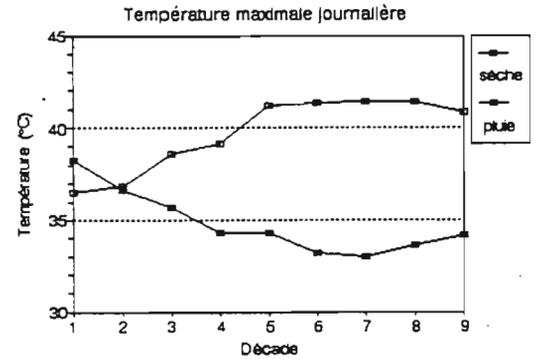
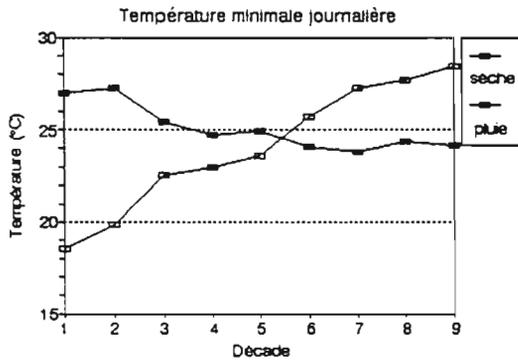
Précipitations

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^{ème} 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^{er} 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^{ème} décade, ce sont des températures maximales élevées qui caractérisent la contre-saison, atteignant de la 5^{ème} à la 9^{ème} décade une moyenne de 41°C, soit une différence de 7 à 8°C avec la saison des pluies.

Fig.1 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)



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^{ème} 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^{ème} décade. Entre la 4^{ème} et la 9^{ème} 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^{ère} et la 9^{ème} 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/cm², avec des minima de 1800 J/cm² 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/cm², significativement supérieur à celui de la saison des pluies à partir de la 4^{ème} 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 1. Caractéristiques physico-chimiques du sol.

Prof. (cm)	Granulométrie					MO (%)	Humidité équival(%vol) (pF 3)	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	5.0	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	9.8	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	14.0	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 échangeables 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 est stable autour d'une valeur de 8%, soit une réserve en eau de l'ordre de 80mm. En

profondeur la capacité de rétention augmente et peut varier entre 10 et 20% selon la teneur d'argile. 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 :

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

1.3. Matériel végétal

Dans l'ensemble, 3 génotypes de mil cultivé ont été 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 génotypes testés à Sadoré en contre-saison chaude 1988, elles ont été affectées des indices de résistance à un stress hydrique terminal les plus extrêmes (DRI de Bidinger *et al* 1987, L.K. Fussel, communication personnelle) :

- *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. En moyenne l'origine géographique de l'ascendance d'IC30 se situe à une latitude de 15°N.

- *IC27*: considérée comme sensible, elle est issue d'un croisement entre le cultivar HKP et le cultivar Zanfarwa de la zone de Madaroufa, au sud de Maradi à la frontière du Nigéria (en moyenne 13°5 N).

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.

2. METHODES DE MESURE

2.1. Dispositif expérimental

Les dispositifs représentaient 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 comprenaient 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 ont été semées en poquets de 15 à 20 graines avec une densité de 1 poquet par m². 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 provenaient 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 a été suivie à l'aide d'une sonde à neutrons (SOLO 25) et de tubes d'accès implantés sur certaines placettes "Rendement". Les comptages étaient effectués tous les 10 cm jusqu'à 200 cm de profondeur. L'étalonnage utilisé était gravimétrique et distinguait 2 types d'horizons : sableux et sableux avec enrichissement en argile. 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 a été 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-mâtres ou date de floraison) 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 SF_v, est la surface foliaire verte en m²/m² de sol (mesurée au planimètre LICOR 2500), et L_v le poids de limbes verts en g/m² 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 m²/m².

A la récolte, sur les placettes "Rendement", le traitement de la matière sèche était d'abord identique à celui des dates précédentes, puis il était 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 a été mesurée par carottage à distance croissante du poquet, sur un mètre carré. Le volume de la carotte correspondait 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 a été lavée au jet d'eau sur un tamis de 2 mm. Après séparation des racines d'adventices et des débris organiques, les racines étaient 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 ont été pesées au centième de gramme.

La masse racinaire totale par mètre carré a été 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 1990 a été validée par comparaison à la masse totale de racines obtenues par le prélèvement complet du monolithe de sol (150 cm) sur 4 poquets. La comparaison au niveau d'une répétition donne une erreur moyenne de $\pm 30\%$, au niveau de la moyenne des 4 répétitions, $\pm 10\%$ (hivernage 1991, données non publiées).

2.6. Physiologie foliaire

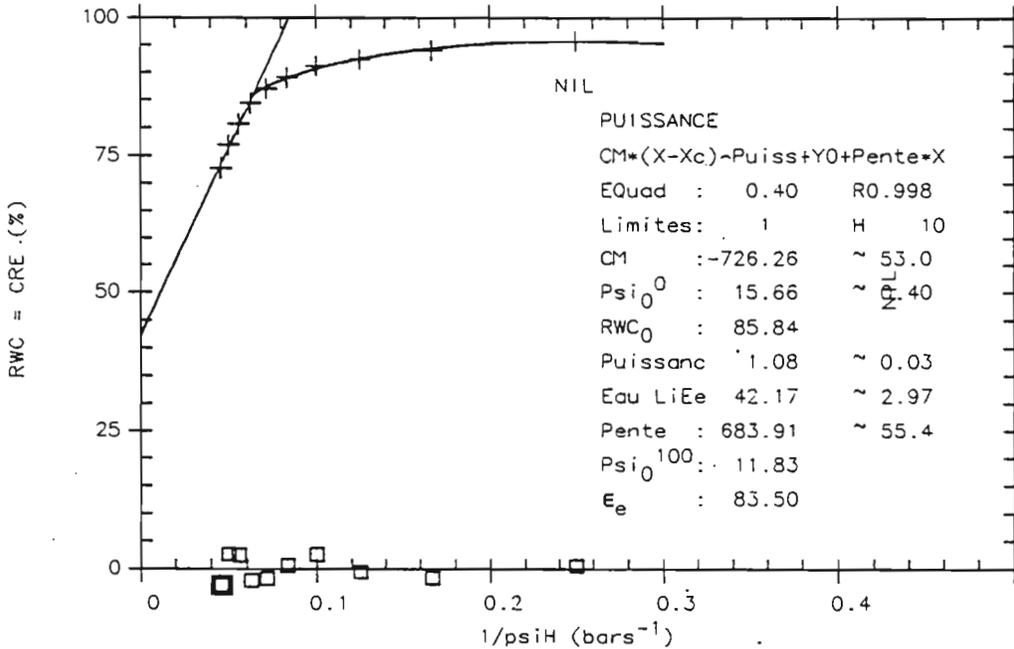
Les mesures physiologiques caractérisaient le fonctionnement hydrique et carboné des feuilles supérieures des brins (F2,F3,F4), les plus actives dans la phase de remplissage du grain.

2.6.1 Etat hydrique et échanges gazeux

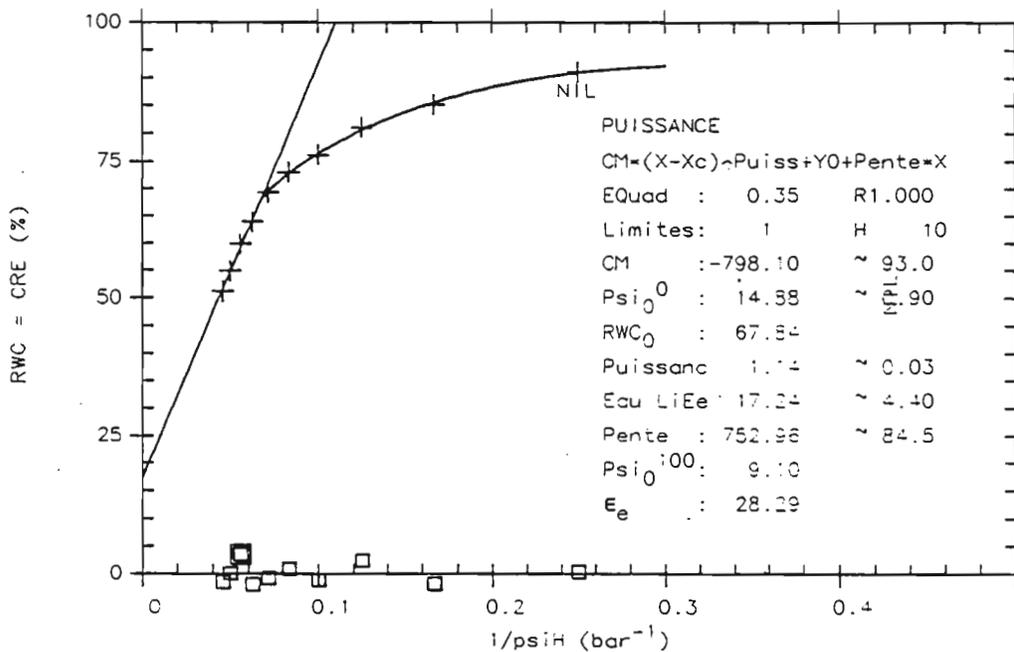
Le contenu relatif en eau (CRE) a été déterminé sur une feuille verte entière, généralement la F3, prélevée vers 14h00 TU, après les dernières séries de mesures des flux en milieu de journée. Après le transport rapide dans une enveloppe de papier aluminium, l'ensemble a été pesé en frais (Pfrais). Après une nuit de réhydratation du limbe dans un bécher à l'obscurité, l'ensemble a été à nouveau pesé (Psat), puis déposé 24 h dans une étuve à 90°C et pesé une dernière fois (Psec). L'expression de contenu relatif en eau est alors la suivante :

$$\text{CRE} = (\text{Pfrais} - \text{Psec}) / (\text{Psat} - \text{Psec}) * 100$$

Fig.2 : COURBES PRESSION-VOLUME
 expression du contenu relatif en eau en fonction
 de l'inverse du potentiel hydrique (exemples)



HKPi 1^{er} Echantillon foliaire H 71 jae



HKPs 1^{er} Echantillon foliaire H 69 jae

Le potentiel hydrique foliaire (Ψ_H) a été suivi au cours de la journée à l'aide d'une presse hydraulique à membrane J14 (Decagon Devices) sur de petits échantillons prélevés sur une même feuille (F2).

La conductance stomatique a été mesurée en 1990 à l'aide d'un poromètre à diffusion de vapeur d'eau (DeltaT MK2), généralement sur la feuille 3. Les valeurs de conductance ont été obtenues pour chaque série horaire à l'aide d'un étalonnage hyperbolique avec corrections liées aux écarts de température (progiciel VOYONS, J.Thiéry, 1985).

La conductance stomatique et les flux instantanés de photosynthèse nette et de transpiration ont été mesurés en 1992 par un système "intégré" portable comprenant un analyseur infra-rouge de CO_2 (ADC LCA-2).

Dans les deux cas la conductance stomatique a été exprimée pour une unité de surface foliaire amphistomatée, directement mesurée avec le poromètre ADC et obtenue par la somme des conductances des faces supérieures et inférieures des feuilles avec le poromètre DeltaT.

2.6.2 Relations Pression-volume

Les courbes Pression-Volume (relation potentiel hydrique foliaire - contenu relatif en eau) ont été 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 ont été réalisées sur un échantillon de limbe avec un pas de 0.2 MPa jusqu'à -2.0 MPa (Louguet & Laffray, 1988). L'échantillon était ensuite mis à l'étuve à 90°C pendant 24 h afin de connaître son poids sec. Le poids saturé a été déterminé par régression linéaire entre -0.2 et -1.0 MPa.

Le contenu relatif en eau a été alors exprimé en fonction de l'inverse du potentiel (Fig.2), et la relation a été 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 (Ψ_o^0) et le contenu relatif en eau (CRE^0) à turgescence nulle, et le potentiel osmotique à turgescence maximale pour $\text{CRE} = 100\%$ (Ψ_o^{100}).

Le module moyen d'élasticité des parois a été calculé selon l'expression :

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

entre la turgescence maximale et la turgescence nulle.

En utilisant la relation entre les 3 potentiels :

$$\Psi_H = \Psi_t + \Psi_o$$

l'expression du module moyen se simplifie :

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

2.6.3 Sensibilité protoplasmique

La sensibilité protoplasmique a été 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 a été mis à réhydrater pendant 21h à l'obscurité. La conductivité libre de la solution a été alors mesurée (CL). Enfin, après une heure de bain-marie à 100°C et une nuit au réfrigérateur, la conductivité totale de la solution a été 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 concentrations 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.

3. PROTOCOLES SPECIFIQUES

3.1. ESSAI 1990

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 2. 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)

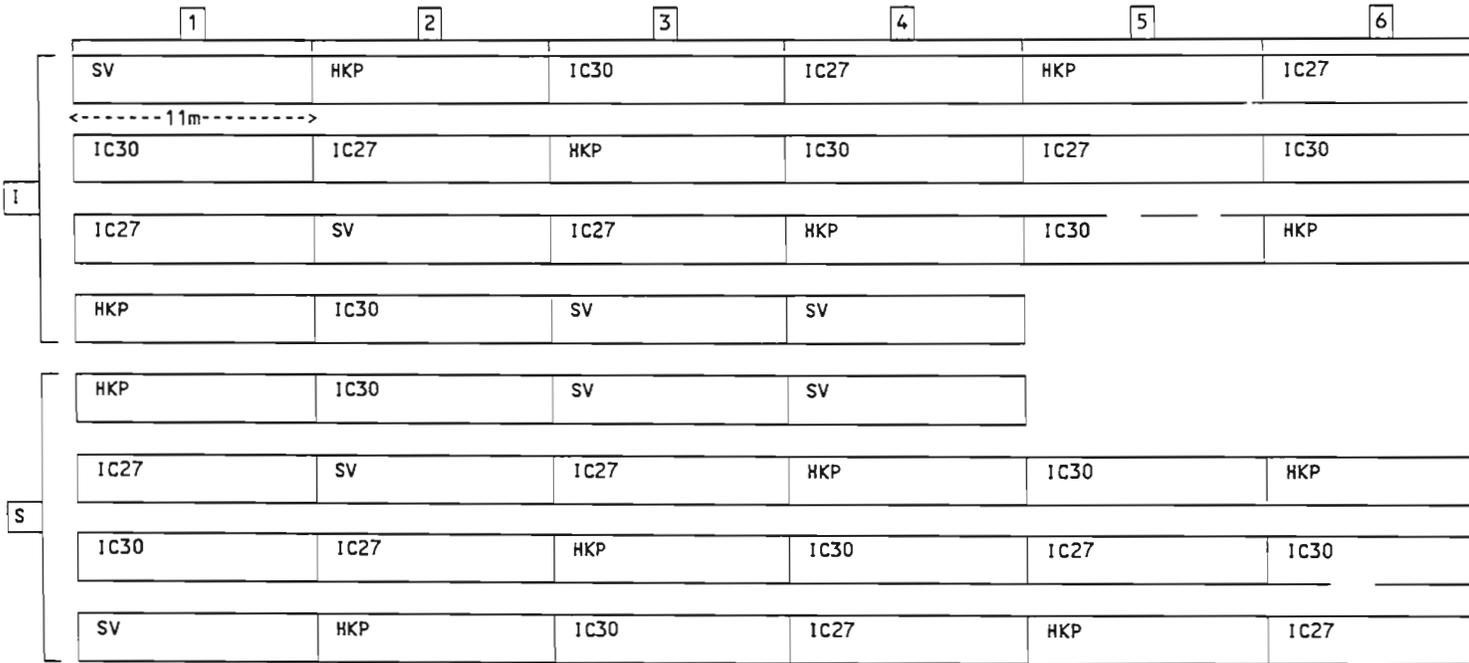
	Février		Mars			Avril			Mai		
	D3	D1	D2	D3	D1	D2*	D3*	D1	D2	D3	
Température (°C)											
minimale	18.3	18.5	19.2	18.6	22.2	27.0	28.3	29.3	29.6	27.6	
maximale	32.0	36.2	35.5	37.4	42.0	40.7	41.0	40.9	40.9	40.0	
Humidité relative (%)											
12h00 (TU)	13.3	8.0	8.2	8.6	15.5	22.4	26.5	36.2	32.5	37.8	
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 ² /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	

Dispositif et conduite de la culture

L'essai de 1990 a intégré 3 génotypes cultivés (IC30, IC27, HKP) et une forme sauvage abandonnée par la suite, avec 6 blocs-répétitions sans croisement spatial des traitements hydriques (Fig.3). Les parcelles élémentaires étaient constituées de 4 lignes de 11 poquets, soit 44 m² de surface.

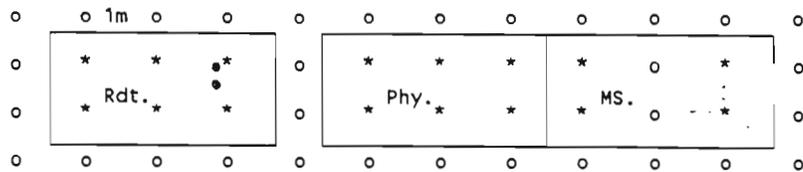
DISPOSITIF EXPERIMENTAL CONTRE-SAISON CHAUDE 1990

Fig. 3



· 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.
· D	: Tube neutronique.
· •	: Carottage racinaire.

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

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

Contrôle hydrique du sol

L'eau a été 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 étaient irriguées de façon quotidienne à l'ETM de l'émergence à la maturité (92 jae), soit l'ETP moyenne décadaire affectée du coefficient cultural (données AGRHYMET Niamey) et de l'efficacité du système d'irrigation. Dans le traitement sec (S), la contrainte a été 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 a été 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 comprenait 4 répétitions installées sur les placettes "Rendement" des 4 premiers blocs du traitement S. Les comptages ont été réalisés une fois par semaine. En condition irriguée, le fonctionnement des goutteurs entretenait globalement un couloir d'humectation de 0.5 m de largeur et de 1 m de profondeur le long de la ligne de semis.

Mesures morphologiques

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

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

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-maîtres 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 m² 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.

Mesures physiologiques

La physiologie foliaire a été 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) ont été 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 a été déterminé sur les 4 F3 des brins 1,3,5,7. Les courbes PV, 2 par cultivar, ont été réalisées sur les F2 des brins 1 et 5.

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

3.2. ESSAI 1992

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 situait également dans la moyenne décennale, était significativement plus accentué qu'en 1990 ($P < 0.05$) notamment en fin de cycle.

Tableau 3. Conditions climatiques de l'essai de 1992 (moyennes journalières ou cumuls 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 ²)	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

Dispositif et conduite de la culture

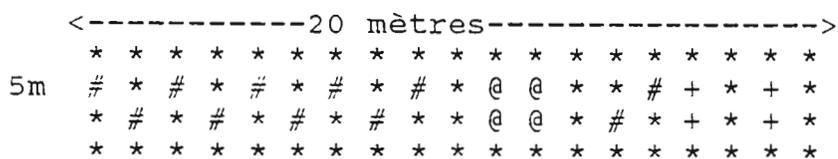
L'essai de 1992 a intégré 2 géotypes, IC30 et HKP, avec 10 blocs-répétitions et croisement spatial des traitements hydriques (Fig.4). Les parcelles élémentaires étaient constituées de 4 lignes de 19 poquets (76 m²).

Le semis a eu lieu le 14 février 1992 et l'émergence était complète le 19 février. Sous la menace d'une saison des pluies précoce, la récolte est intervenue entre 82 et 84 jours après émergence. En préparation de l'essai 1992, le champ a reçu en 1991 20 tonnes

FIGURE 4: DISPOSITIF EXPERIMENTAL DE L'ESSAI DE CONTRE SAISON CHAUDE DE 1992

		N° de bloc	
IC30 S1	HKP S1		
HKP I1	IC30 I1	1	
...	HKP S2	...	IC30 S2
...	IC30 I2	...	HKP I2
IC30 S3	...	HKP S3	...
HKP I3	IC30 I3	3	
...	HKP S4	...	IC30 S4
...	IC30 I4	...	HKP I4
IC30 S5	HKP S5		
HKP I5	IC30 I5	5	
...	HKP S6	...	IC30 S6
...	IC30 I6	...	HKP I6
IC30 S7	...	HKP S7	...
HKP I7	IC30 I7	7	
...	HKP S8	...	IC30 S8
...	IC30 I8	...	HKP I8
IC30 S9	...	HKP S9	...
HKP I9	IC30 I9	9	
...	HKP S10	...	IC30 S10
...	IC30 I10	...	HKP I10
		10	

DETAIL D'UNE PARCELLE ELEMENTAIRE



LEGENDE

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

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.

Contrôle hydrique du sol

L'eau a été apportée en couverture totale par microjets débitant 15 l/h/m². Avant le semis le sol a été amené à la capacité au champ sur le premier mètre. Ensuite, les apports étaient 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, révélaient un assèchement prononcé du sol. Cette observation montrait que du fait de l'importance des surfaces foliaires développées à l'approche de la floraison et vraisemblablement d'un "effet d'oasis", les besoins en eau de la culture étaient sous-estimés. Les irrigations ont été alors conduites de façon à amener 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 (par rapport aux 6 mm prévus) a ensuite été apportée sur le traitement témoin jusqu'à la récolte.

Les sites de mesures neutroniques de l'humidité du sol étaient installés sur les placettes "rendement" de 3 blocs-répétitions pour le traitement I et de 5 blocs-répétitions pour le traitement S. Chaque site comprenait un tube d'accès près du poquet sur le traitement I et au centre des 4 poquets pour le traitement S. Les comptages ont été réalisés toutes les semaines puis tous les deux à trois jours dans la phase de déficit hydrique.

Mesures morphologiques

La floraison a été 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 ont été estimés à 83 jae sur un échantillon de 4 poquets par placette.

La densité racinaire a été 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 a considéré une symétrie axiale du système racinaire induite par la micro-aspersion en couverture totale. Il comprenait 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 a été prélevé par couche de 10 cm à la base du poquet. Le collet souterrain a été prélevé et additionné dans l'estimation de la matière sèche racinaire totale.

Mesures physiologiques

La physiologie foliaire a été 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, ont été 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 et de photosynthèse, les cinétiques des moyennes horaires ont été intégrées de 07h00 à 19h00 en considérant des valeurs nulles à ces deux limites.

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

RESULTATS

1. DEFICIT HYDRIQUE DU SOL ET EVAPOTRANSPIRATION

L'évapotranspiration des plantes et les conditions de déficit hydrique du sol ont été très différentes entre 1990 et 1992 (tableau 4).

Tableau 4 : EVAPOTRANSPIRATIONS MOYENNES

	Stock hydrique initial sur 200cm (mm)			Première Phase (P1) ETR1			Deuxième Phase (P2) ETR2		
	moy	ic90	t0	moy (mm/j)	ic90	cumul (mm) t1	moy (mm/j)	ic90	cumul (mm) t2
1990	62jae			77jae			92jae		
Témoins				(dose : 6mm/j)					
Stressés n	(4)			(4)			(4)		
IC30s	132	14.2		2.1	0.9	31.5	Réhydratation		
IC27s	137	10.7		2.6	1.1	39.0			
HKPs	145	31.6		2.2	0.5	33.0			
moys	138			2.3					
1992	54jae			68jae			82jae		
n	(4)			(4)			(4)		
Témoins	171	30.5		10.4	0.4	145	9.4	0.8	132
Stressés				(dose : 8.5 mm/j)					
IC30s	170	38.0		4.9	0.7	69	1.6	0.8	22
HKPs	176	54.4		4.5	0.8	63	1.3	0.5	18
moys	173			4.7			1.5		

moy : moyenne des n répétitions

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

phases avec déficit hydrique figurées en grisé

En 1990, la période de suppression de l'apport d'eau n'a concerné que la cinétique rapide de remplissage des épis (P1) et a duré 15 jours entre 62 et 77 jae.

Avec un stock initial de 137 mm, le profil hydrique était au voisinage de la capacité de rétention jusqu'à 120 cm de profondeur. Après 15 jours de dessèchement (Fig 5), la réserve en eau a été mobilisée jusqu'à environ 130 cm, mais seul l'horizon 0-50 cm a été véritablement asséché. Selon les relations Humidité-pF de cet horizon (2% d'argile), une humidité moyenne de 2.5% correspond à un potentiel d'environ 1.5 MPa. Entre 50 et 100 cm de profondeur, avec des humidités autour de 6% l'eau restait encore très disponible.

Fig.5: Profils hydriques moyens (1990)

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

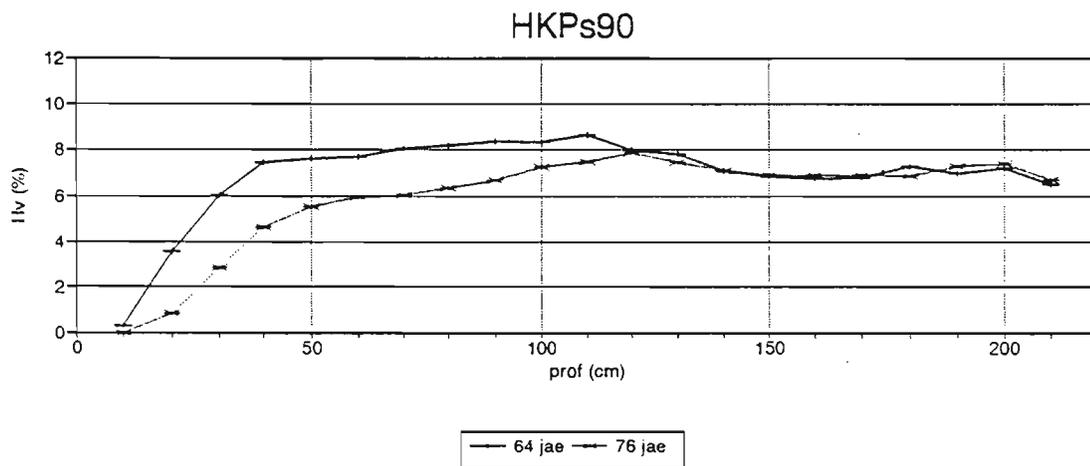
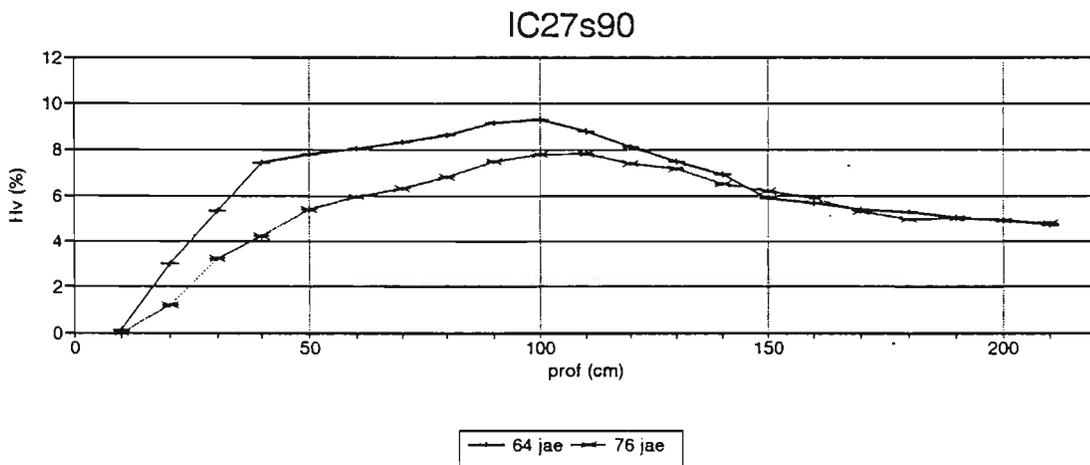
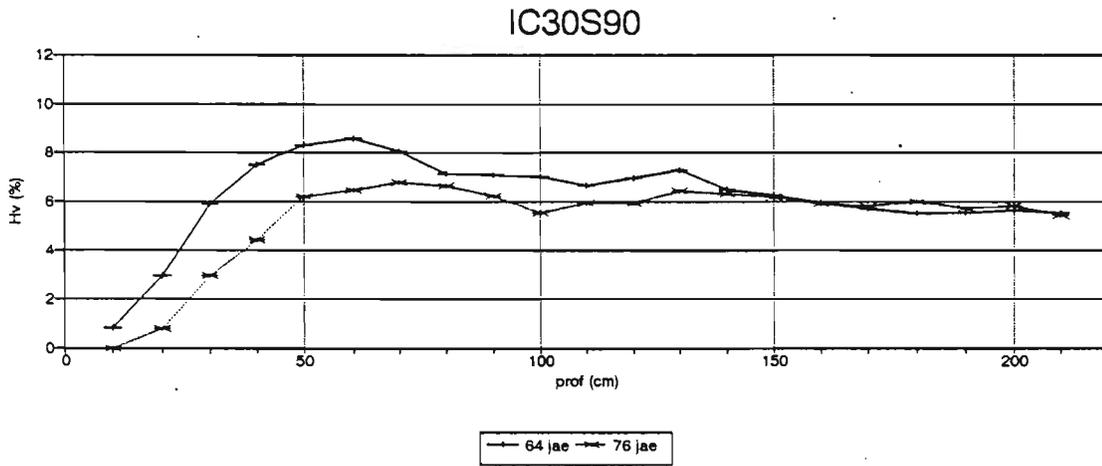
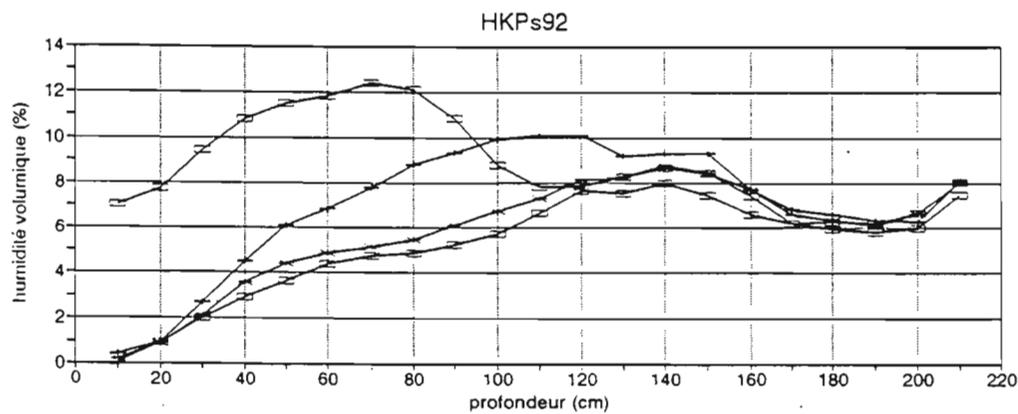
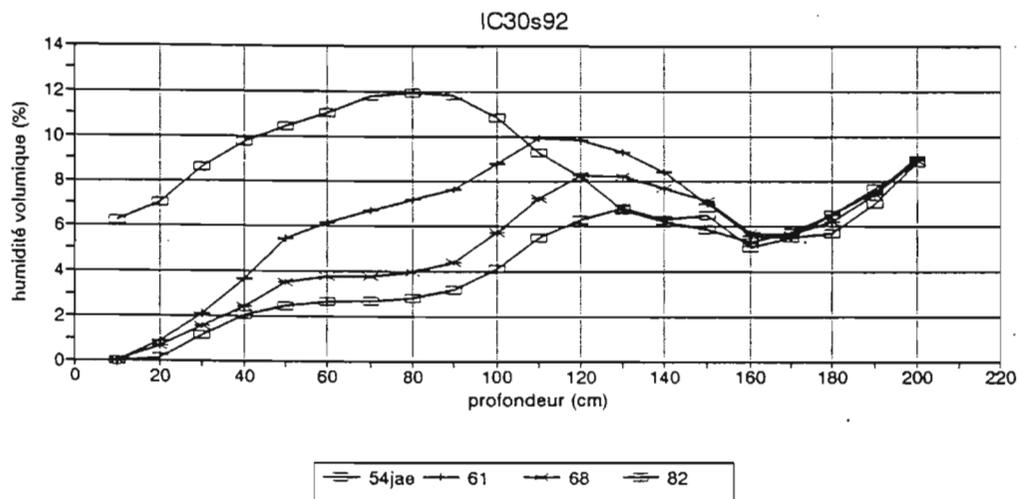
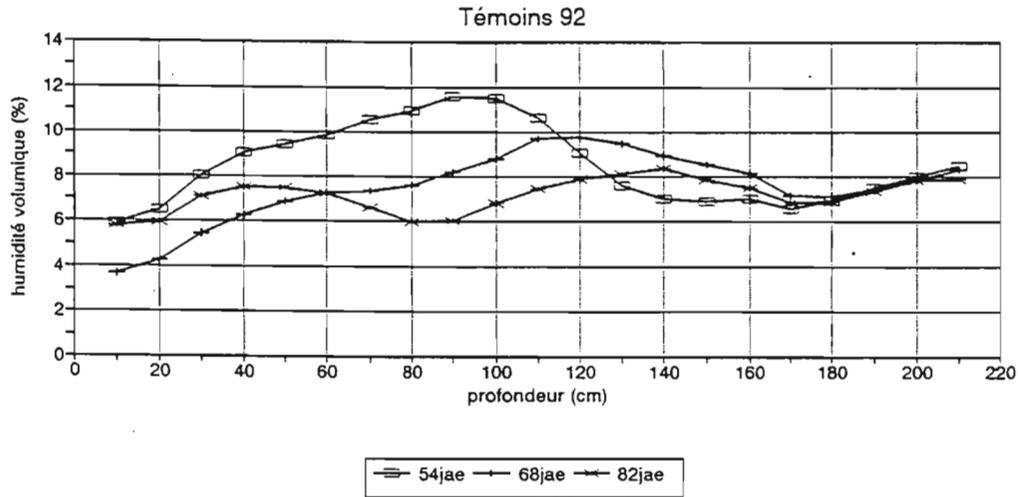


Fig.6: Profils hydriques moyens (1992)

sous les témoins

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



Les évapotranspirations moyennes, estimées entre 64 et 76 jae, étaient de l'ordre de 2.3 mm/j (tableau 4), soit environ 40% de la dose apportée quotidiennement sur les témoins (6mm/j). Bien que la variété IC27 ait présenté une estimation de 20% supérieure, les différences entre génotypes n'étaient pas significatives. En 15 jours de dessèchement, la part de l'évaporation peut être considérée négligeable, et en particulier avec une irrigation localisée au départ.

En 1992, après un apport d'eau conséquent la période de sécheresse a couvert les deux phases de croissance et de remplissage des épis jusqu'à la récolte, de 54 à 84 jae (2 fois 14 jours).

Avec un stock initial de 170 mm, le profil hydrique après redistribution devait correspondre à la capacité de rétention sur environ 160 cm (Fig 6). Malgré un apport quotidien de 8.5 mm, équivalent à l'ETP, les profils hydriques montraient sous les témoins un dessèchement sensible. Le calcul a révélé 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. De plus, la part de l'évaporation du sol n'est pas négligeable dans le cas d'une irrigation quotidienne en couverture totale.

En condition de déficit, la réserve en eau du sol a été mobilisée jusqu'à 160 cm et le profil a été bien asséché sur le premier mètre de sol dès la fin de la première période (Fig 6). Les consommations en eau journalières, sans différences significatives entre variétés, ont nettement diminué par rapport aux témoins, de plus de 50% en première période (4.7 mm/j), pour pratiquement s'annuler en fin de deuxième période (1.5 mm/j).

En comparant les essais de 1990 et 1992, l'amélioration de la fertilité du sol en 1992 a multiplié par deux la consommation en eau journalière du mil durant la première période de sécheresse (P1).

2. 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 ont été particulièrement faibles (227 kg/ha) et sans différence entre les 3 variétés (Tableau 5). 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.

En 1992, après une fumure organique de redressement (20 t/ha) et une fertilisation minérale plus conséquente (65, 45, 45), les rendements ont été 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. Cette plasticité est particulièrement adaptée aux conditions du milieu car si la carence minérale est une situation moyenne, la réalité est hétérogène (une hétérogénéité comparable caractérise la pluviométrie). Les terroirs villageois sont généralement organisés en auréoles de fertilité décroissante (Mège, 1990). Les zones fertiles, de faible superficie, en général proches des villages, reçoivent une fumure organique issue du parquage des animaux et sont souvent associées à la présence de légumineuses arborées (*Acacia albida* en particulier).

2.2. Rendements sous déficit hydrique

Dans les deux essais, le déficit hydrique a entraîné en moyenne une réduction significative du rendement final en grains, faible en 1990 (-30% **), conséquente en 1992 (-50%****).

En 1990, le rendement en grains des variétés a décru respectivement de 15% (IC30), 25% (IC27) et 45% (HKP). Seule cette dernière valeur était significative par rapport au témoin. D'autre part entre plantes stressées, l'écart de rendement le plus important, entre IC30 et HKP était faiblement significatif (à 10%).

En 1992, comme sur les témoins le rendement de la variété IC30 était 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.

Tableau 5 : RENDEMENT FINAL EN GRAINS

année répétitions (n)	1990 (6)			1992 (10)		
	moy (g/m ²)	ic90	cv	moy (g/m ²)	ic90	cv%
Témoins						
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		
Stressés						
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%		
ANALYSE DE VARIANCE						
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 6 : 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 initiale		Initial Pourcentage de Floraison	
	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90
1990																
Témoins													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
Stressés																
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
1992																
Témoins													54jae			
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
Stressés																
IC30s	7.1	0.5	19.13	2.44	8.5	1.0	429	45	71	2.4	32	2.7	9.4	9.4	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	8.4	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 7 : CORRELATIONS DES COMPOSANTES AVEC LE RENDEMENT FINAL

	1990			1992		
	moyenne	R	seuil de signif.	moyenne	R	seuil de signif.
Témoins						
n		18		20		
COMPOSANTES DU RENDEMENT						
- poids de mille grains (g)	5.9	0.22		7.7	0.30	
- nombre de grains (milliers/m ²)	3.90	0.87	****	30.79	0.83	****
- nombre d'épis (/m ²)	3.6	0.16		9.7	0.79	****
- nombre de grains par épi (milliers)	1.08	0.70	***	3.17	0.03	
BIOMASSE FINALE						
- épis (g/m ²)	62	0.68	***	324	0.96	****
- végétative aérienne (g/m ²)	159	-0.09		351	-0.15	
ETAT INITIAL						
- nombre de tiges montées (/m ²)	2.9	0.39		9.5	0.55	***
- pourcentage de floraison (%)	41	0.02		31	0.49	**
Stressés						
n		18		20		
COMPOSANTES DU RENDEMENT						
- poids de mille grains (g)	5.3	0.15		6.5	0.71	****
- nombre de grains (milliers/m ²)	3.00	0.97	****	17.79	0.93	****
- nombre d'épis (/m ²)	3.0	0.53	**	7.7	0.62	***
- nombre de grains par épi (milliers)	1.00	0.88	****	2.31	0.49	**
BIOMASSE FINALE						
- épis (g/m ²)	54	0.62	***	172	0.97	****
- végétative aérienne (g/m ²)	143	0.38		254	-0.19	
ETAT INITIAL						
- nombre de tiges montées (/m ²)	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%

2.3. Composantes du rendement

Entre 1990 et 1992, l'accroissement de la fertilité du sol a fait évoluer, par l'intermédiaire du tallage fructifère, le peuplement à la floraison de 3 à 9 tiges par m² (Tableau 6). 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 aient été multipliés par 10.

Dans chaque essai, les composantes étaient très proches entre géotypes et surtout fonction du traitement hydrique (Tableau 6). De ce fait, une analyse globale des corrélations entre composantes et rendement final en grain a été réalisée par traitement hydrique en utilisant l'information de chaque placette-répétition (Tableau 7).

Sur les témoins, en 92 comme en 90 le rendement final a été déterminé essentiellement par le nombre de grains par mètre carré avec un taux d'explication de la variance de 70% (R²). Le poids de 1000 grains était donc stable entre variétés et plutôt fonction des conditions globales de l'essai.

En 1990 le nombre de grains par mètre carré a été essentiellement expliqué par le nombre de grains par épi. Tandis qu'en 1992, en rapport avec le tallage fructifère, c'est le nombre d'épis qui a conditionné la variabilité du rendement final et par conséquent les différences entre les variétés : 10.6 épis par m² pour IC30 contre 8.4 pour HKP, soit un écart moyen de deux épis.

Sur les plantes stressées, en 90 comme en 92, le taux d'explication de la variance du rendement final par le nombre de grains par m², a augmenté et a atteint 90% (Fig. 7).

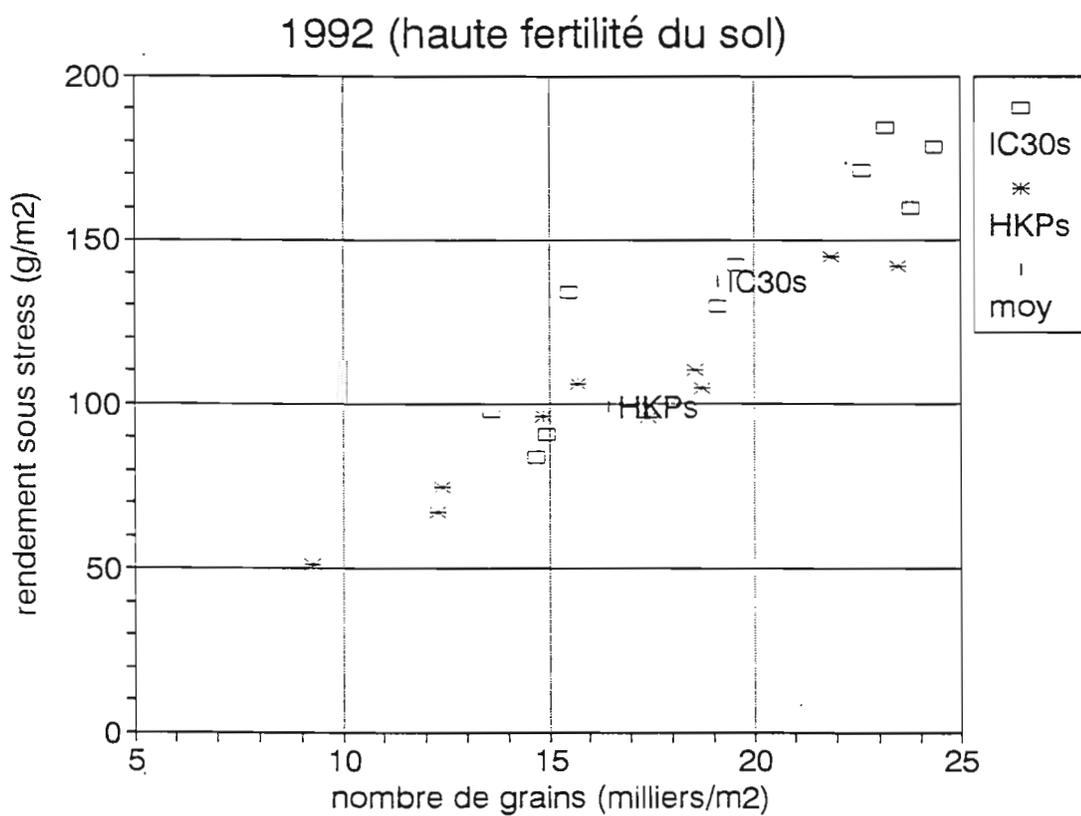
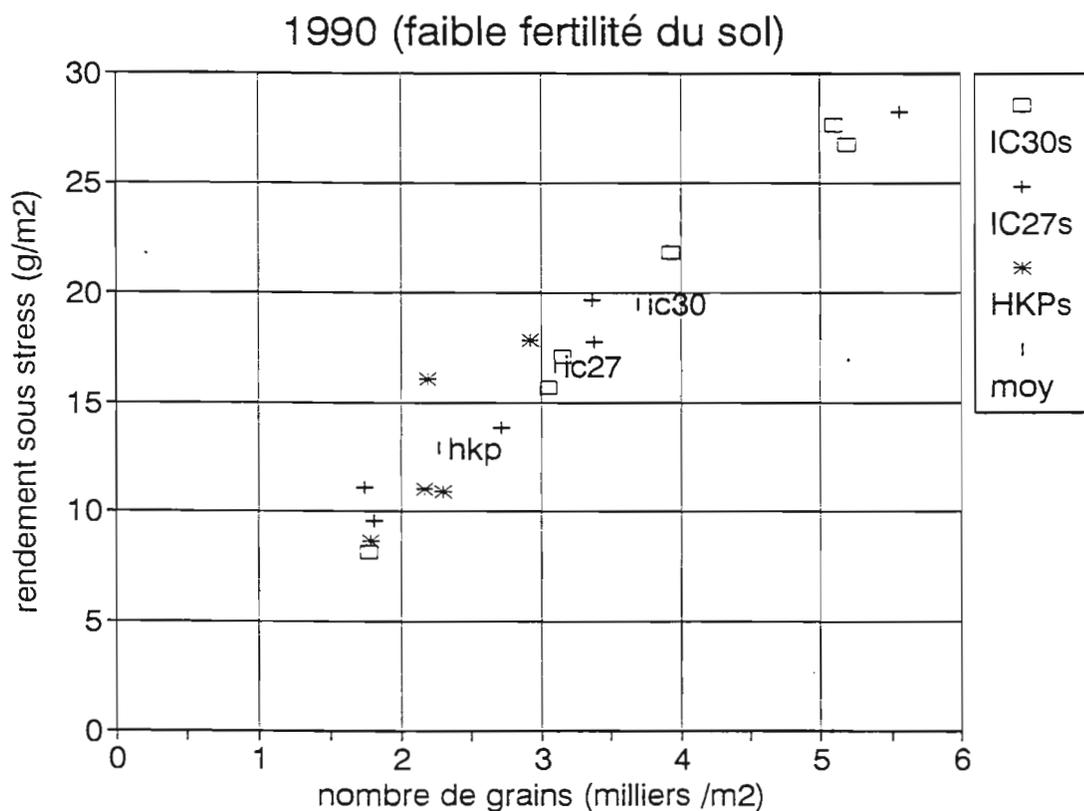
En 1992, une corrélation est apparue avec le poids de 1000 grains, mais ce caractère est quantitativement moins important que le nombre de grains pour expliquer le rendement final.

Le nombre de grains par m² en condition de stress était 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 s'est renforcé en 1990 ou est apparu avec le stress en 1992.

Etat initial

Sur les témoins en 1992, le nombre de tiges montées dans la période de floraison était corrélé avec le rendement final car il conditionnait 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.

Fig.7 : Rendement final en fonction du nombre de grains, sous déficit hydrique



En condition de déficit hydrique, le pourcentage de floraison à la date de l'arrêt de l'irrigation était corrélé positivement avec le rendement final : il expliquait 20% de sa variance en 1990 et 40% en 1992. Dans les deux essais, la floraison était significativement plus avancée sur IC30 par rapport à HKP, de 12% en 1992 à 25 % en 1990 (tableau 6).

Enfin par rapport à la biomasse finale, le rendement en grains est fortement corrélé avec le poids total des épis (tableau 7).

3. MORPHOLOGIE

En 1992, la fréquence des mesures a permis de vérifier qu'une approximation linéaire était acceptable (voir corrélations linéaires, tableau 8) pour caractériser l'évolution de la structure des plantes à condition de distinguer deux phases : une cinétique rapide de croissance et de remplissage des épis (P1 de 54 à 68 jae) et une cinétique lente de remplissage et de maturation des grains (P2 de 68 à 83 jae)(Fig.8-9). Les régressions ont fourni 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 ont permis de calculer des pentes moyennes journalières d'évolution quand les écarts étaient significatifs, et en faisant l'hypothèse d'une évolution linéaire (Tableau 9).

3.1. Floraison

Dans les deux conditions de fertilité, la floraison était achevée à la fin de la première phase, où au moins 80 à 90% des tiges montées avaient déjà fleuri. Sur les témoins, les vitesses de floraison étaient équivalentes entre génotypes.

En 1992, les vitesses étaient de l'ordre de 5% par jour, soit environ la floraison d'un épi tous les deux jours sur une population initiale de 9 tiges montées et un étalement moyen de 20 jours.

En 1990, les vitesses estimées à partir des deux dates étaient vraisemblablement sous-estimées, car à 77 jae la floraison avait déjà largement dépassé les 80% à partir desquels son évolution commence à atteindre un palier et n'est plus vraiment linéaire.

En prenant comme référence une vitesse moyenne de 5% par jour, la précocité systématique de la variété IC30 sur HKP correspondait respectivement à un écart moyen de trois et cinq jours sur la date de 50 % de floraison en 1992 et 1990. Les dates de 50% de floraison de l'ensemble des génotypes étaient en moyenne à 58 jae en 1992 et 63 jae en 1990.

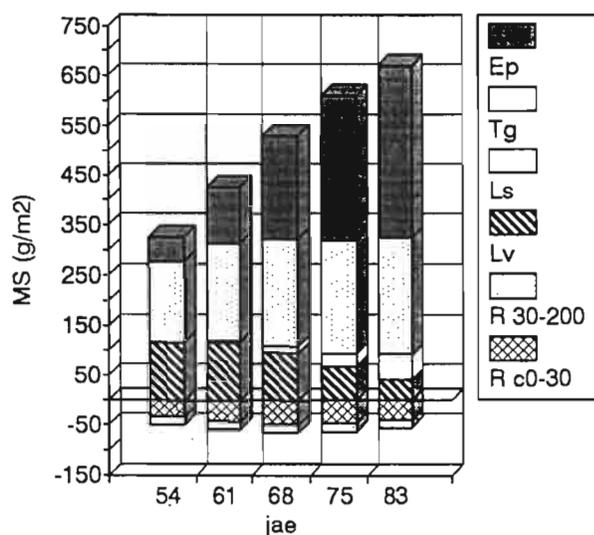
3.2. Epis

Le nombre d'épis à la récolte était déterminé à la fin de la première phase. Sur les témoins il correspondait globalement au nombre de tiges montées en début de floraison, autour de

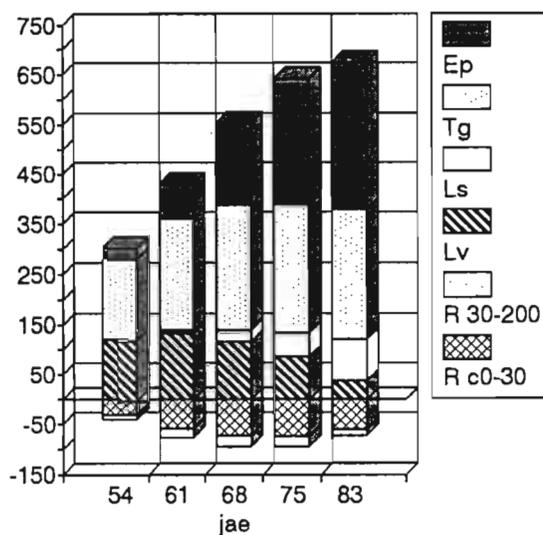
Fig.8: Structure des plantes - 1992

(données lissées)

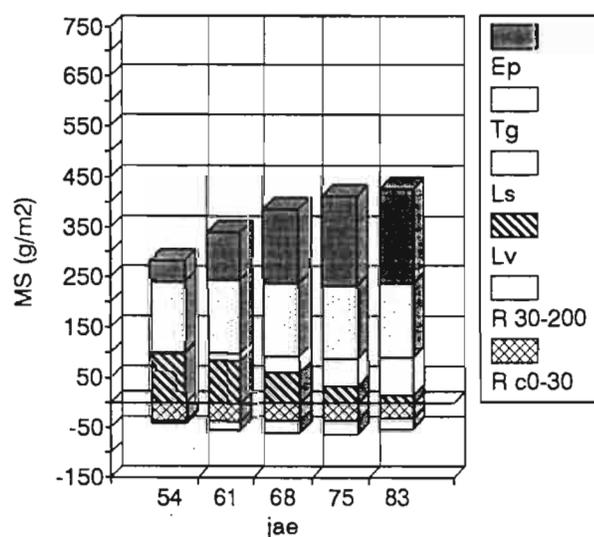
Témoins IC30i92



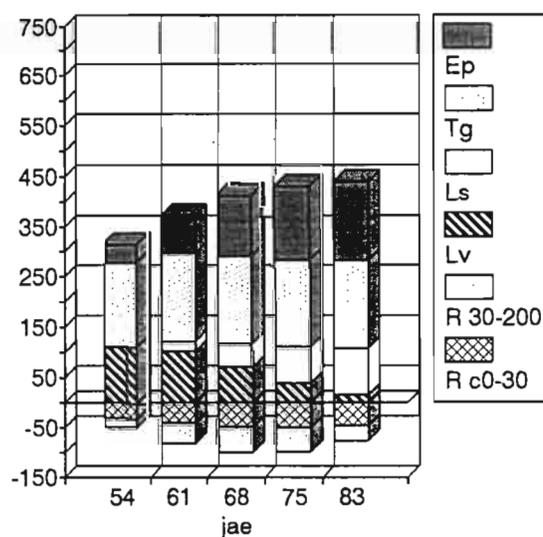
HKPi92



Stressés IC30s92



HKPs92

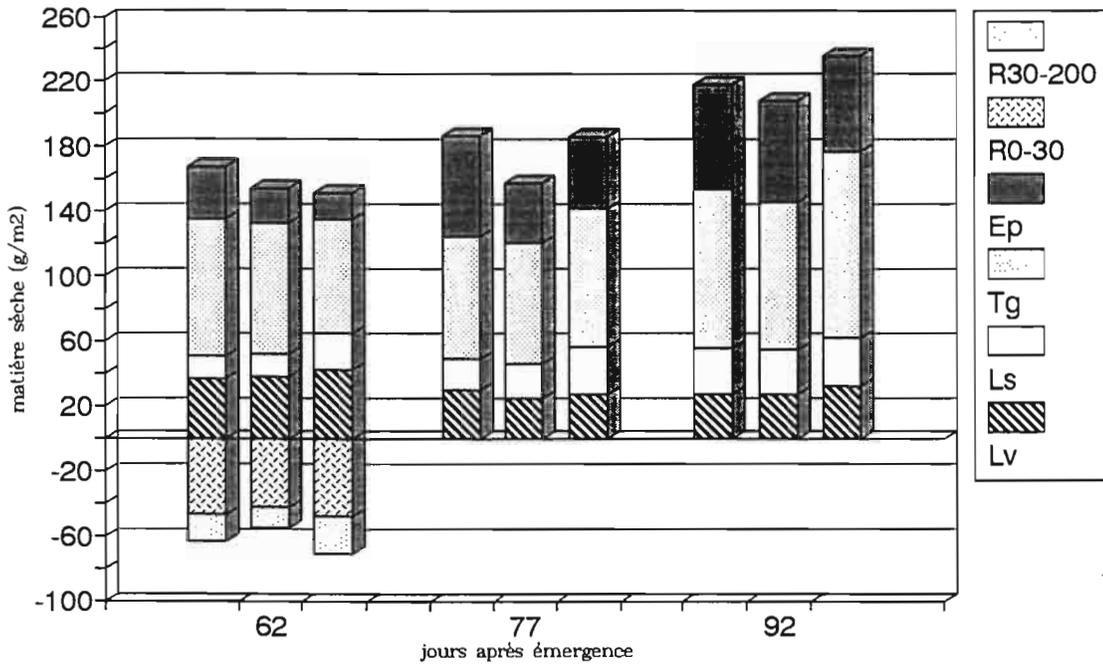


Ep épis, Tg tiges, L limbes verts ou sénescents

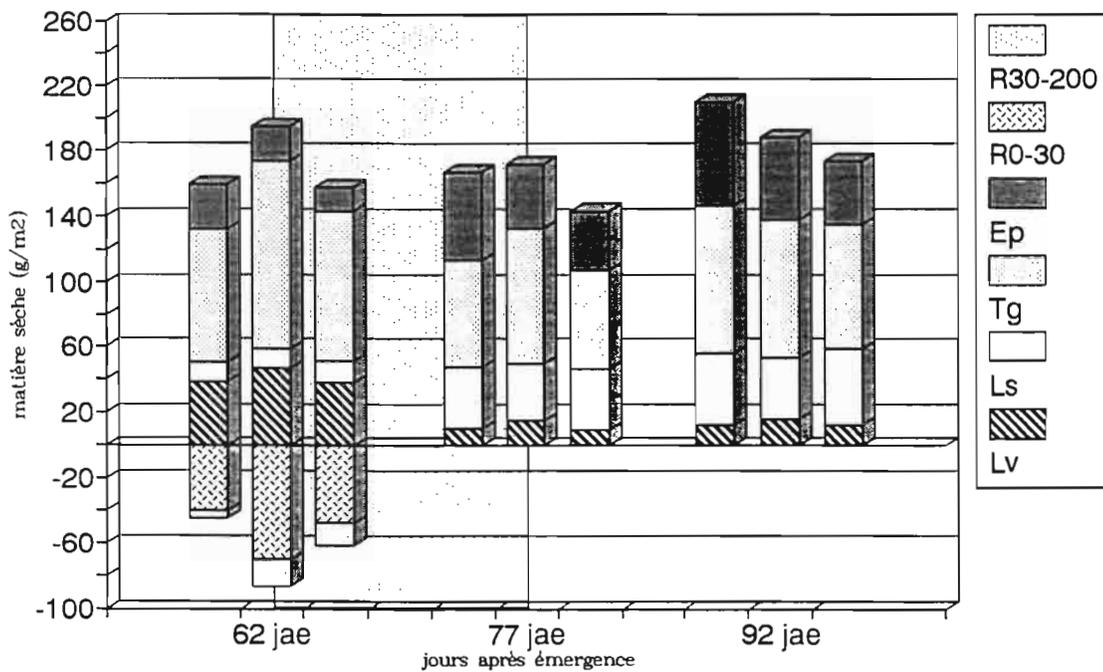
R racines entre 0-30 et 30-200 cm de profondeur

Fig.9: STRUCTURE DES PLANTES - 1990

Témoins I
ic30(1) / ic27(2) / hkp(3)



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



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 était équivalente sur les témoins : +12 g/m²/j en première phase et +7.5 g/m²/j en deuxième phase. Le déficit a entraîné une réduction de 40% de la vitesse dans la première phase (7.5). La vitesse a diminué de 75% en deuxième phase (1.8). La croissance des épis de la variété HKP est devenue significativement inférieure à celle d'IC30 dans la première période de déficit hydrique (t=1.8**). L'écart qui en résulte s'est maintenu 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 était relativement faible (+1 à 2 g/m²/j), en rapport avec la structure réduite des plantes. Le décalage initial de poids des épis entre géotypes a été comblé à maturité. Sur les stressés, après 15 jours de déficit, le poids des épis à 77 jae n'était pas significativement différent des témoins. En deuxième phase l'écart s'est creusé entre IC30 et HKP malgré la réhydratation.

3.3. Tiges

Globalement durant la période floraison-remplissage du grain le poids des tiges comme celui des limbes totaux a peu évolué.

En 1992, la croissance des tiges notée durant la première phase sur les témoins a disparu avec le déficit hydrique.

En 1990, la croissance des tiges pratiquement nulle en première période sur les témoins excepté sur HKP, est devenue négative avec le déficit et cela significativement sur HKP (-30%). La réhydratation en deuxième période a provoqué une reprise de croissance également observée sur les témoins.

3.4. Limbes verts et surface foliaire

En 1992, sur les témoins, le poids des limbes verts était maximal et constant durant la première période, avec des surfaces foliaires vertes significativement différentes entre géotypes : 1.6 m²/m² de sol pour IC30 et 1.8 pour HKP. Ensuite, durant la deuxième période le poids des limbes verts a diminué fortement avec une réduction de 60% de la surface foliaire.

Sur les plantes stressées, le déficit hydrique a entraîné une décroissance rapide dès la première phase. Entre géotypes, si les valeurs initiales étaient différentes, les vitesses

Tableau 8 : REGRESSIONS LINEAIRES DES PARAMETRES MORPHO-PHENOLOGIQUES EN 1992

1992	Première Phase (P1)						Deuxième 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)	
Floraison (%)	ic30i	35	4.62	0.15	0.99	1.8	10	86	92	1.43	0.07	0.99	0.9	9	114
	HKPi	22	4.96	0.21	0.99	2.4	10	76	89	1.47	0.09	0.99	1.0	9	
	IC30s	50	3.57	0.27	0.98	3.2	10	90	88	0.78	0.06	0.98	0.7	9	99
	HKPs	34	4.16	0.08	0.99	1.0	10	80	86	0.88	0.05	0.99	0.6	9	
Nombre d'épi (/m ²)	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
Epis (g/m ²)	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	9.8	5	126	134	1.8	1.5	0.26	24.3	5	163
Tiges (g/m ²)	ic30i	158	5.26	0.52	0.98	8.5	6	232	218	0.0			4.5	5	218
	HKPi	158	8.52	1.96	0.91	32.1	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
Limbes totaux (g/m ²)	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
Limbes verts (g/m ²)	ic30i	112	0.0			3.0	5	112	95	-3.83	0.52	-0.97	6.1	5	37
	HKPi	127	0.0			3.1	5	127	126	-5.56	0.59	-0.99	6.6	4	43
	IC30s	109	-4.12	0.44	-0.99	4.9	4	51	54	-2.47	0.68	-0.90	8	5	17
	HKPs	127	-3.76	0.63	-0.96	7.0	5	75	72	-3.78	1	-0.91	11.8	5	15
Surface verte (m ² /m ²)	ic30i	1.59	0.0			0.04	5	1.59	1.37	-0.05	0.006	-0.98	0.08	5	0.61
	HKPi	1.78	0.0			0.04	5	1.78	1.62	-0.06	0.017	-0.91	0.19	5	0.67
	IC30s	1.38	-0.04	0.005	-0.98	0.059	4	0.82	0.83	-0.04	0.010	-0.90	0.11	5	0.30
	HKPs	1.66	-0.03	0.011	-0.87	0.13	5	1.19	1.08	-0.05	0.014	-0.91	0.16	5	0.28
Biomasse aérien	ic30i	317	17.24	3.12	0.95	34.5	5	559	554	8.27	2.53	0.92	27.8	4	678
	HKPi	269	23.5	3.56	0.97	39.5	5	598	606	3.67	2.09	0.78	23	4	661
	IC30s	284	8.63	3.28	0.84	35.8	5	405	396	1.88	0.5	0.90	5.9	5	424
	HKPs	325	7.34	2.82	0.83	34.1	5	428	441	0.0			8.7	5	441
Biomasse racinaire 0-30 (g/m ²)	ic30i	34	1.19	0.63	0.51	12.4	12	51	47	0.0			4.4	12	47
	HKPi	35	2.55	0.64	0.78	12.7	12	70	70	0.0			8.9	12	70
	IC30s	35	0.42	0.38	0.32	7.6	12	41	36	0.0			3.1	12	36
	HKPs	32	1.28	0.42	0.70	8.3	12	49	50	0.0			3.7	12	50
30-200	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	1.23	0.38	0.72	7.5	12	27	31	-0.7	0.53	-0.38	10.6	12	21
	HKPs	25	2.40	0.84	0.67	16.6	12	58	58	-1.2	0.65	-0.50	12.8	12	40
Total	ic30i	54	1.32	1.11	0.35	22.1	12	72	69	0.0			5.6	12	69
	HKPi	51	3.79	1.07	0.75	21.1	12	104	99	0.0			9.6	12	99
	IC30s	45	1.65	0.68	0.61	13.5	12	68	61	0.0			5.8	12	61
	HKPs	56	3.68	1.12	0.72	22.2	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 à 54, 68 et 83 jae, sont estimées par les régressions

Tableau 9 : VALEURS INTERMEDIAIRES DES PARAMETRES MORPHO-PHENOLOGIQUES ET PENTES EN 1990

1990	Vinitiale		Première Phase (P1)				Deuxième Phase (P2)					
	62jae moy	n= 6 ic90	écart	pente fj		V 1/2 77jae moy	n= 6 ic90	écart	pente fj		Vfinale 92jae moy	n= 6 ic90
Floraison (%)												
ic30i	54	10	57.0	3.8		111	11					
ic27i	42	13	52.0	3.5		94	94					
hkpi	27	10	72.0	4.8		99	99					
ic30s	53	5	52.0	3.5		105	20					
ic27s	38	15	51.0	3.4		89	20					
hkps	32	4	57.0	3.8		89	12					
Nombre d'épi (/m2)												
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	0.3	0.5			2.5	0.7	0.2			2.7	0.3
Epis (g/m2)												
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
Tiges (g/m2)												
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
Limbes totaux (g/m2)												
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
Limbes verts (g/m2)												
ic30i	38	15.8	-8.0	-0.5		30	10.0	-2.0	-0.1		28	4.8
ic27i	39	8.0	-14.0	-0.9		25	6.0	3.0	0.2		28	7.7
hkpi	43	11.8	-15.0	-1.0		28	5.7	4.0	0.3		32	5.2
ic30s	39	10.9	-28.0	-1.9		11	6.8	2.0	0.1		13	1.4
ic27s	47	9.5	-32.0	-2.1		15	6.1	1.0	0.1		16	9.2
hkps	38	11.5	-28.5	-1.9		10	4.9	3.0	0.2		13	4.4
Surface verte (m2/m2)												
ic30i	0.61		-0.1			0.49		-0.0			0.46	
ic27i	0.62		-0.2			0.42		0.0			0.46	
hkpi	0.68		-0.2			0.46		0.1			0.52	
ic30s	0.62		-0.4			0.20		0.0			0.23	
ic27s	0.73		-0.5			0.27		0.0			0.28	
hkps	0.61		-0.4			0.18		0.1			0.23	
Biomasse aérienne (g/m2)												
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
Biomasse racinaire à 62 jae												
	0-30	(n=4)				30-200	(n=4)				0-200	(n=4)
	moy	ic90				moy	ic90				moy	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

étaient équivalentes avec une réduction de surface foliaire de 30 à 40%. Durant la deuxième phase, la sénescence foliaire s'est poursuivie avec des vitesses du même ordre, et finalement inférieures à celle des témoins pour la même période. L'accélération de sénescence a entraîné sur la première période une réduction de l'indice de durée de la surface foliaire verte (GLAD: "green leaf area duration") de 30% sur IC30 et 20% sur HKP, avec en moyenne 24 jours sur les témoins et 18 jours sur les stressés.

En 1990, les valeurs initiales de poids de limbes verts correspondaient à des surfaces de l'ordre de 0.65 m²/m²sol, soit trois fois inférieures à celles obtenues en condition de bonne fertilité. L'écart était globalement proportionnel au nombre de tiges montées à raison d'une surface de 0.2 m²feuille par tige. Sur les témoins, la sénescence foliaire "naturelle" s'est produite dès la première phase avec une décroissance de la surface de 30%. Le déficit a provoqué une nette accélération de cette sénescence avec une réduction totale de 70%, sans différences significatives entre génotype. Sur les 15 jours de déficit, l'indice de durée de la surface foliaire verte a été réduit de 20% par rapport aux témoins, passant de 8.2 à 6.4 jours.

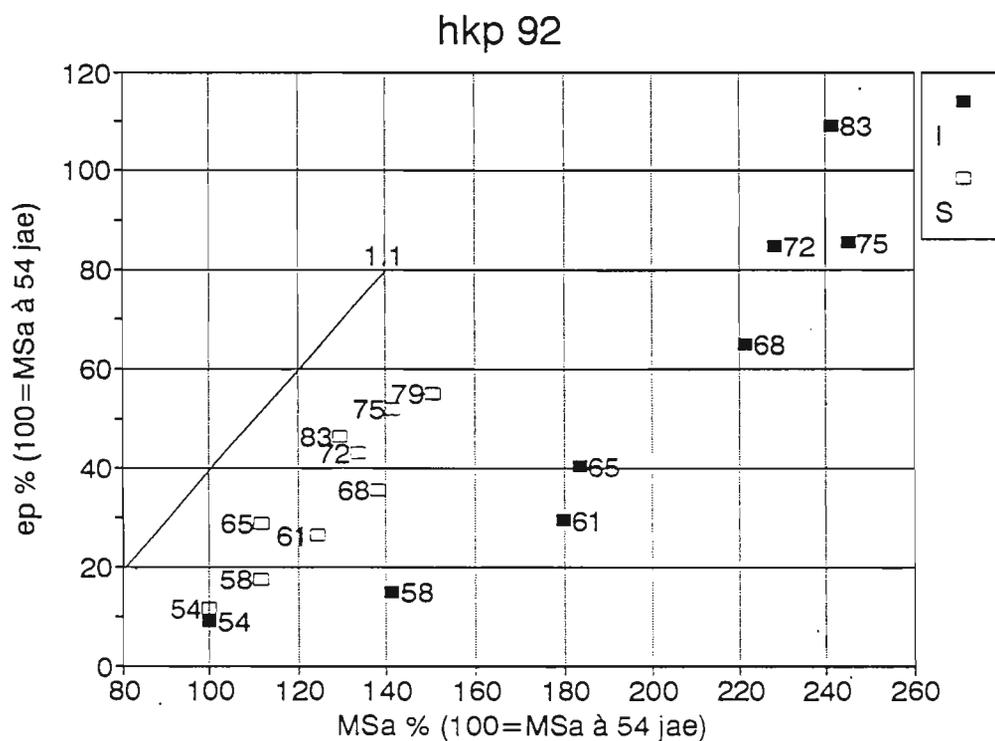
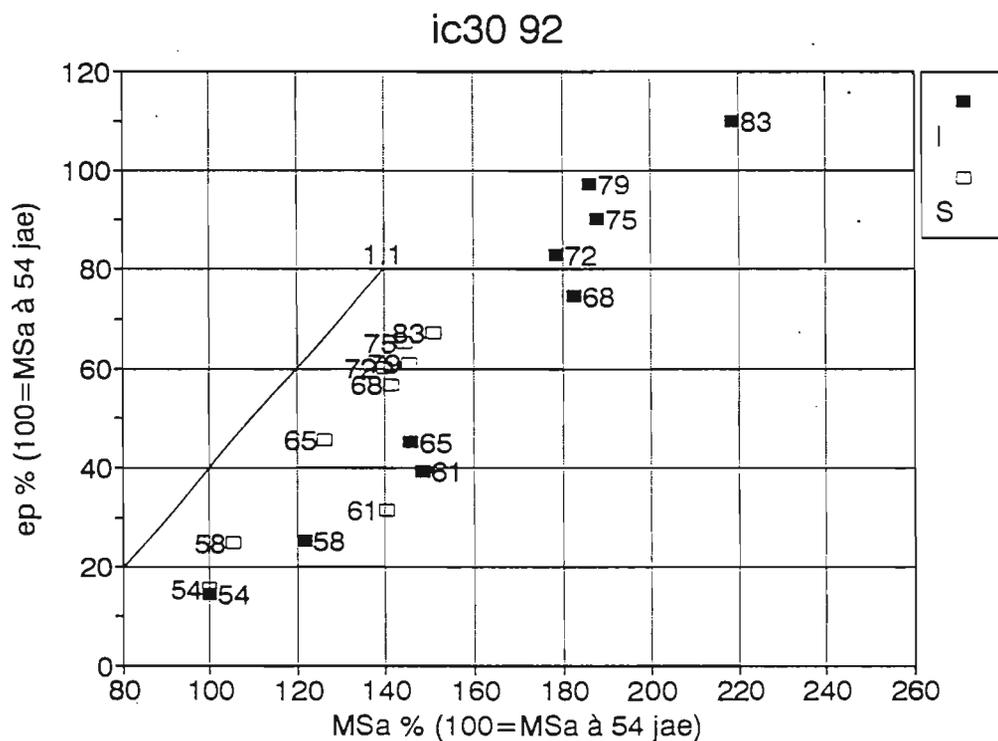
3.5. Racines

A l'arrêt de l'irrigation, en pleine floraison, la matière sèche racinaire atteignait dans les deux essais autour de 50 à 60 g/m² sur 200 cm de profondeur, avec 70 à 80% de la biomasse dans les 30 premiers cm. Le rapport de masse entre racines et parties végétatives aériennes était alors de 45% en 1990 et 20% en 1992, ceci sans différences significatives entre génotypes. La fertilisation supérieure a donc essentiellement augmenté la matière sèche aérienne.

En 1992, la matière sèche racinaire a augmenté 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. Les biomasses alors atteintes étaient de 70 g/m² pour IC30 et 100g/m² pour HKP, sans différence entre les deux traitements hydriques. Le rapport avec la partie végétative aérienne est resté constant sur les témoins (20%), tandis qu'il atteignait 30% sur les stressés à la fin de la première période.

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

Fig.10: PARTITION DE LA MATIERE SECHE AERIENNE EN EPIS - 1992



A la maturité, la matière sèche racinaire estimée avait légèrement diminué, vraisemblablement sous l'effet d'une sénescence non prise en compte par la méthode d'extraction (Fig.8).

3.6. Biomasse totale et partition en épis

En 1992, au total la biomasse aérienne a augmenté sur les témoins d'environ $+20 \text{ g/m}^2/\text{j}$ durant la première période et $+5 \text{ g/m}^2/\text{j}$ durant la deuxième période. En première période, la vitesse de croissance d'HKP était supérieure de 35% à celle d'IC30 (différence non significative). Le déficit hydrique a entraîné une forte diminution de la croissance aérienne totale en première période ($+8 \text{ g/m}^2/\text{j}$) 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 s'est creusé entre les plantes témoins des génotypes : $+19 \text{ g/m}^2/\text{j}$ pour IC30 contre $+27 \text{ g/m}^2/\text{j}$ pour HKP. Sur les stressés, l'accroissement était identique entre génotypes et égal à $10.5 \text{ g/m}^2/\text{j}$. Ce résultat montre que la différence d'accroissement des épis entre IC30 et HKP provenait essentiellement de la partition relative de la matière sèche totale vers les épis.

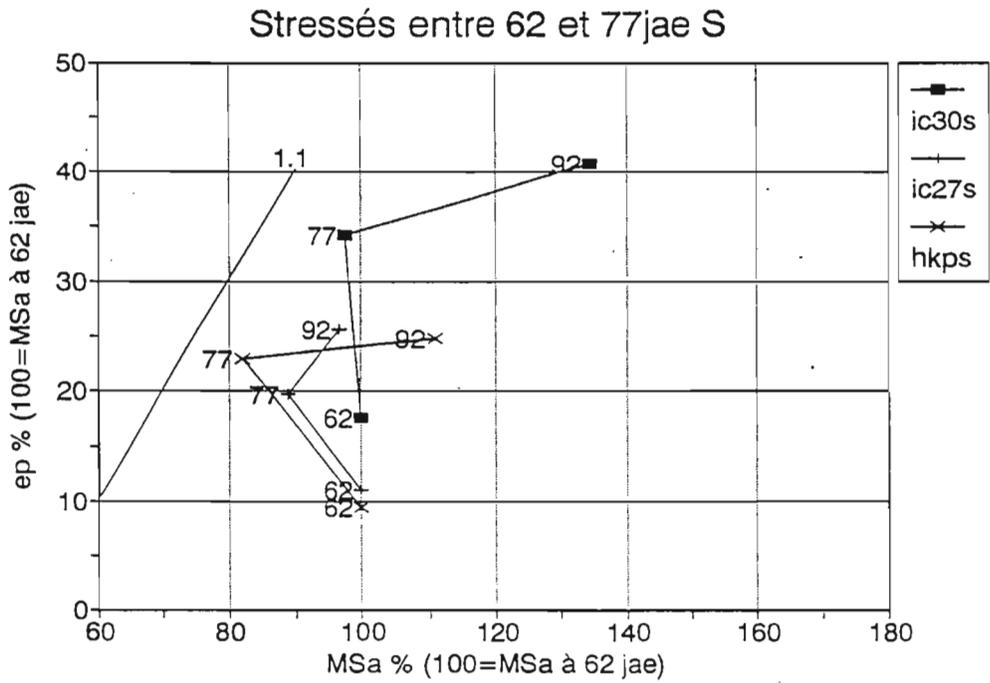
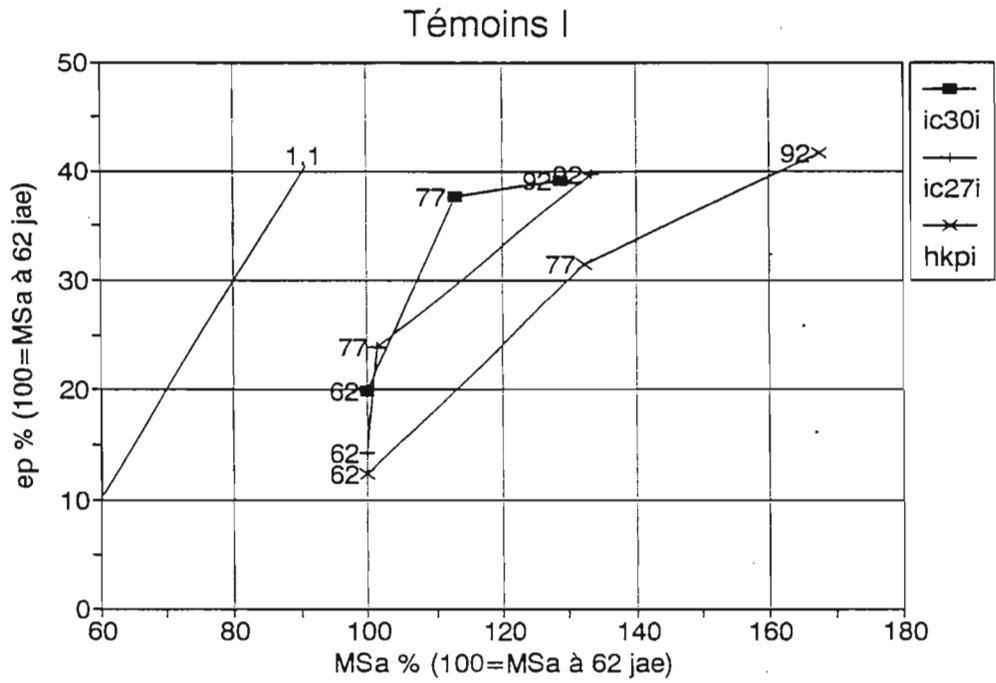
La partition de la matière sèche peut être visualisée en exprimant l'évolution du poids d'épis en fonction de la matière sèche totale aérienne (Fig.10-11). Le coefficient de partition correspond alors directement à la pente. Il peut être aussi obtenu indirectement par le rapport entre les pentes moyennes journalières des épis et de la matière sèche totale, intégrant ou non la biomasse racinaire (Tableau 13).

Sur les deux essais, le déficit hydrique a provoqué 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 étaient 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 d'au moins 4 jours (Fig. 10, point à 58 jae), vraisemblablement en relation avec la précocité de floraison. Sous l'effet du déficit hydrique les pentes sont devenues égales à 1.0 pour IC30 et 0.84 pour HKP. En intégrant les racines, ces valeurs étaient 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.11), le déficit hydrique de 15 jours a provoqué jusqu'à une décroissance de la matière sèche aérienne avec un coefficient de partition de -0.77 sur HKP. La réhydratation à 77 jae a été suivi sur les 3 génotypes d'un retour à une pente positive et inférieure à 1.

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



Pour les deux niveaux de fertilité, HKP a présenté simultanément par rapport à IC30, la floraison et la partition en épis les plus tardives sur les témoins et, en condition de déficit, le plus fort accroissement relatif au témoin de la partition de la matière sèche vers les épis.

Les valeurs des coefficients entre les témoins des deux essais montrent que la partition vers les épis a un déterminisme complexe, vraisemblablement conditionné par les différents aspects de la structure initiale des plantes: volume, composition, distribution des floraisons...

4. PHYSIOLOGIE

Remarques préliminaires

En 1992, à 49 jae soit cinq jours avant la date prévue pour l'arrêt de l'irrigation sur le traitement sec, l'ensemble de l'essai se trouvait soumis à une contrainte hydrique du fait d'une limitation involontaire de l'apport d'eau durant la montaison. Les flux de transpiration sont restés limités à des niveaux qui, par la suite, n'ont été observés qu'après plusieurs jours de déficit hydrique ou sur les plantes-témoins en fin de cycle (Fig.21). La reprise d'irrigations satisfaisantes à compter de 49 jae a permis une récupération complète du fonctionnement des plantes dès 56 jae. Cette date a servi de référence initiale à l'essai, puisque le traitement sec, sur lequel l'irrigation était suspendue depuis deux jours, ne se distinguait pas encore du témoin. Par la suite, une pluie tombée le 21 avril a fortement influencé le fonctionnement hydrique des plantes du traitement sec au cours de la journée suivante (63 jae, fig.18). Pour ce traitement, les données collectées à 63 jae ont donc été écartées des calculs statistiques mais pas de l'estimation des flux cumulés de transpiration et de photosynthèse journalières sur la période d'essai.

Développement foliaire

Sur les plantes-témoins, l'indice de surface foliaire verte (GLAI) a atteint son maximum vers 59 jae, immédiatement suivi d'une sénescence progressive du feuillage, s'accéléralant entre 68 et 72 jae (Fig.12ab). Sur toute la période 56-79 jae, on a constaté entre les deux cultivars un écart de LAI à peu près constant de $0.2 \text{ m}^2/\text{m}^2$ en faveur d'HKPi. Sur la même période, l'indice de durée de la surface foliaire verte (GLAD) d'HKPi était également supérieur de 5 jours à celui d'IC30i (Tab.10).

Sur le traitement sec, des écarts inter-variétaux comparables ont été retrouvés, bien que l'évolution générale des surfaces foliaires ait été différente de celle des plantes témoins: la croissance foliaire s'est arrêtée dès que l'irrigation a été suspendue et la sénescence s'est développée rapidement, accélérée vers 68-72 jae comme sur les plantes-témoins. 68 jae étant apparu comme une date critique pour plusieurs caractères morphologiques et physiologiques, les résultats seront présentés en distinguant les périodes 56-68 jae et 68-79 jae.

Fig.12a Indice de surface foliaire verte (GLAI) - cv IC30 (contre saison '92)

(les courbes résultent d'ajustements d'ordre 3; les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique figurent les intervalles de confiance à 90% des traitements témoin et sec respectivement)

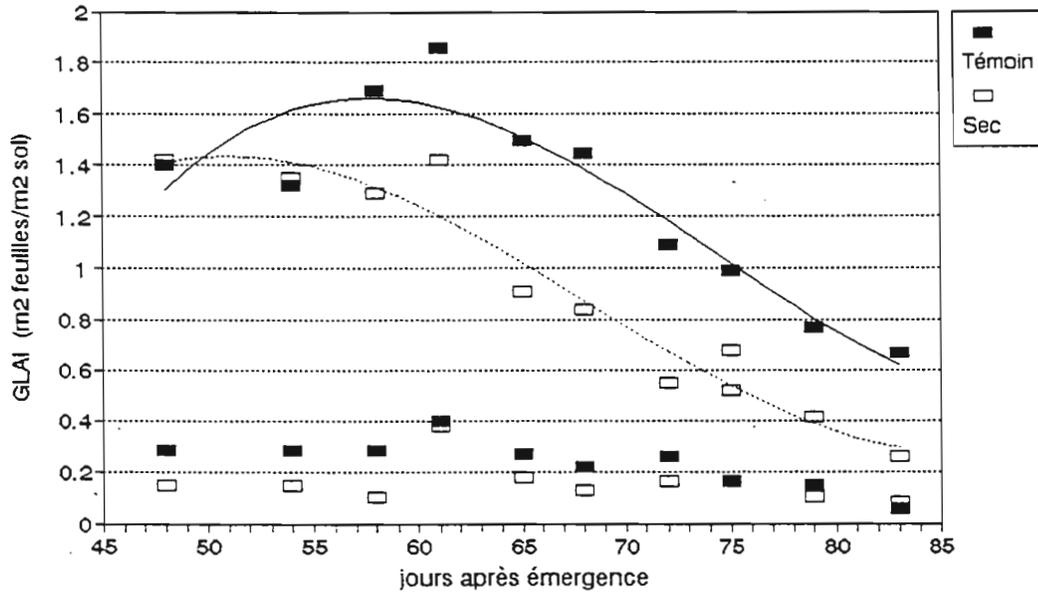
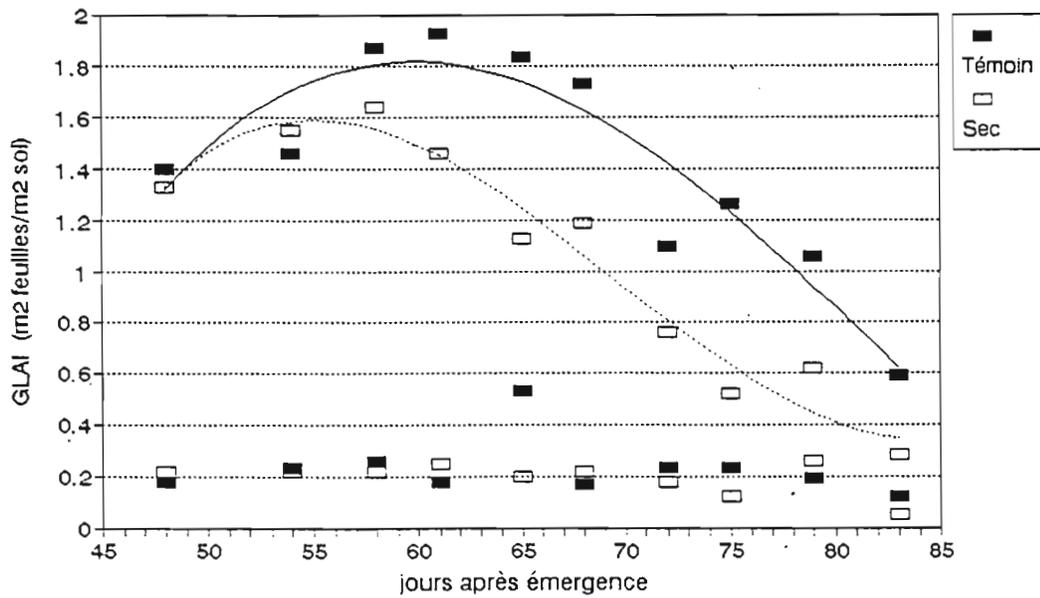


Fig.12b Indice de surface foliaire verte (GLAI) - cv HKP (contre saison '92)

(les courbes résultent d'ajustements d'ordre 3; les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique figurent les intervalles de confiance à 90% des traitements témoin et sec respectivement)



4.1. Etat et fonctionnement hydrique des plantes

4.1.1. Etat hydrique foliaire

Contenu relatif en eau

De la floraison à la récolte, l'état hydrique des parties vertes des plantes n'a été 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 est resté stable de 50 à 70 jae avec des valeurs de 85 à 95%, diminuant ensuite légèrement de 3 à 5% à la maturité (Fig.13-14).

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.13-14). En 1990, la sécheresse limitée à 15 jours n'a pas permis de mesurer des CRE inférieurs à 74%, et 2 jours après la réirrigation l'état hydrique des plantes était redevenu équivalent à celui des plantes-témoins. En 1992, la sécheresse prolongée jusqu'à la récolte a fait chuter le CRE jusqu'à 60-65% à 75 jae (l'augmentation ultérieure est un artefact dû à l'échantillonnage de limbes jaunissants). Cette même année, les deux variétés se sont différenciées entre 65 et 72 jae, lorsque le CRE est remonté de 75 à 80% chez IC30s tandis qu'il diminuait de façon continue chez HKPs.

Fig.14 Contenu relatif en eau des feuilles (contre-saison '92)

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

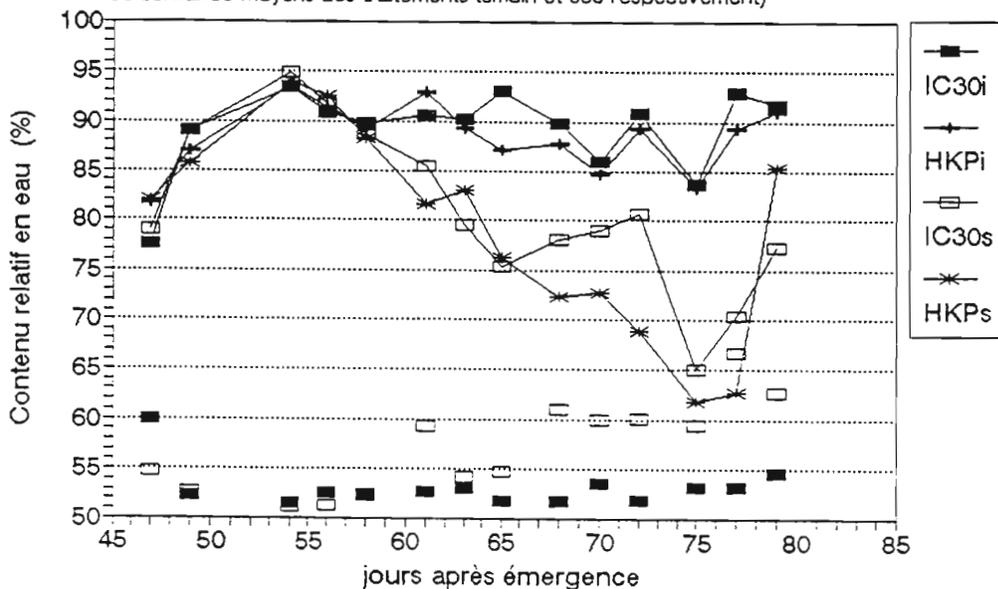
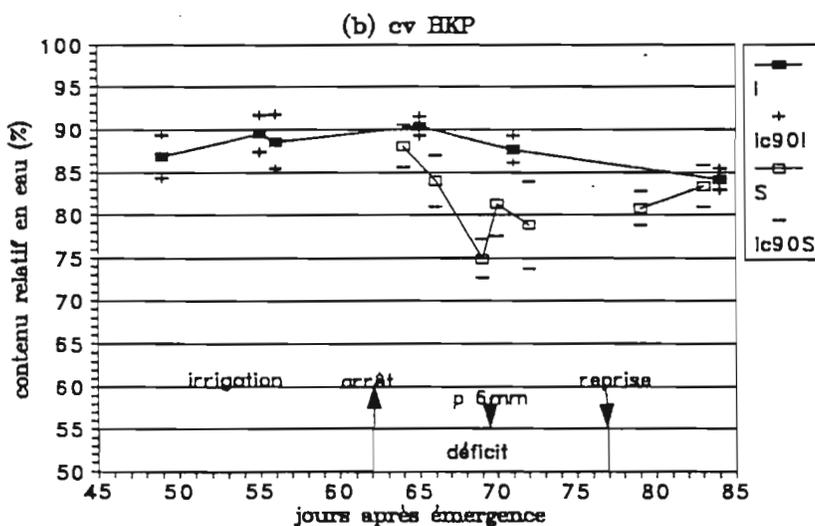
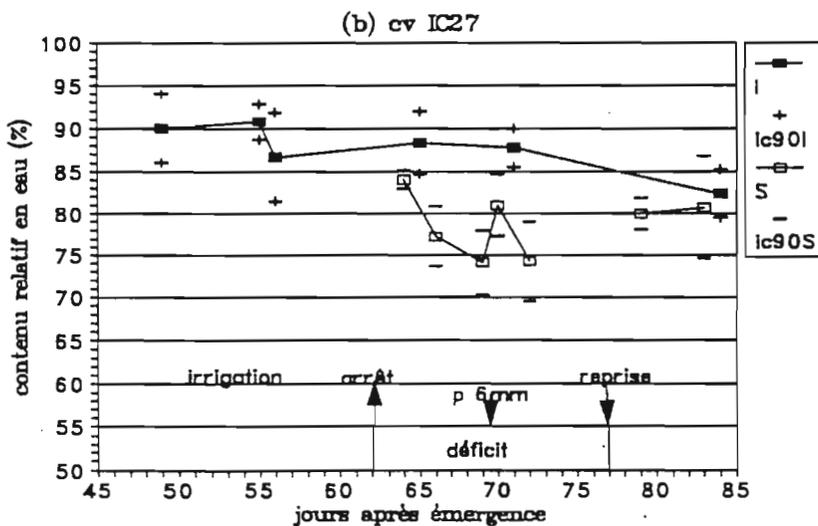
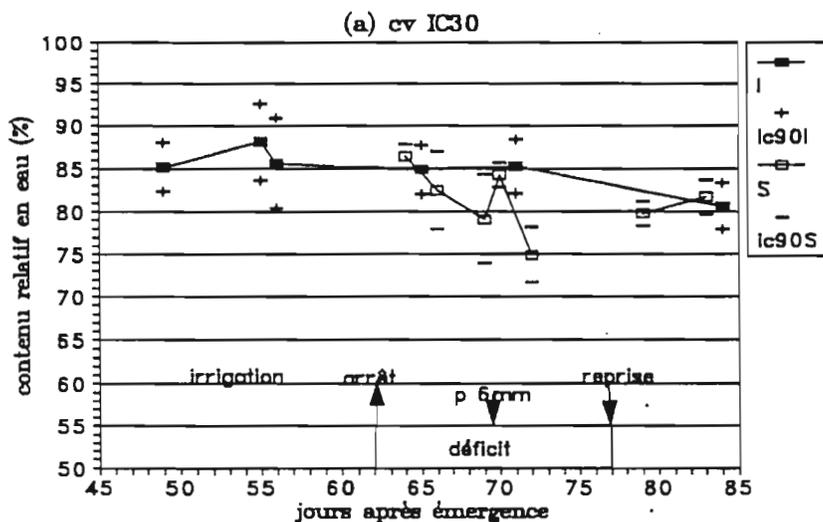


Fig.13: CONTENU RELATIF EN EAU des limbes verts à 14h - 1990
 Témoins (I) et Stressés (S), arrêt de l'irrigation entre 62 et 77j_{ae}
 (moyennes avec intervalle de confiance à 90%, ic90)



Potentiel hydrique foliaire

Sur les plantes-témoins, les potentiels hydriques foliaires minima (mesurés à 13h30 TU en 1990, 13h00 TU en 1992) sont restés stables entre les deux essais : quels que soient la variété et l'âge des plantes, Ψ_{\min} est resté voisin de -1.1-1.2 MPa de la floraison à la récolte (Fig.15-16).

Sur les plantes stressées, les potentiels hydriques mesurés en 1990 n'ont pas été inférieurs à -1.3 MPa, et ces plantes ne se sont distinguées des témoins que par une diminution plus rapide du potentiel en début de journée, atteignant dès 11h30 (TU) les valeurs de Ψ_{\min} mesurées à 13h30 (Fig.15). Les différences variétales étaient faibles et suggéraient que, dans la première semaine de sécheresse, le déficit hydrique était plus marqué chez IC27 et HKP que chez IC30. En 1992, la contrainte hydrique a été plus forte et les deux variétés testées se sont nettement différenciées dans le traitement sec (Fig.16) : après 11 jours de sécheresse (65 jae), Ψ_{\min} était de -1.7 MPa pour les deux variétés, significativement inférieur à celui des témoins mais, par la suite, IC30s a maintenu cette valeur jusqu'à la récolte alors que chez HKPs Ψ_{\min} a chuté de -1.7 à -2.3 MPa entre 65 et 72 jae (la remontée observée à 79 jae est probablement due au même artefact d'échantillonnage que pour la mesure du CRE).

Conductance stomatique

En 1990 comme en 1992, la conductance stomatique (g_{sm}) mesurée en milieu de journée sur les plantes-témoins a rapidement diminué après l'épiaison pour toutes les variétés testées (Fig.17-18). Ensuite, g_{sm} a peu varié entre 60 jae et la récolte, restant proche de $0.28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (7 mm s^{-1}) en 1990 comme en 1992. Les données collectées en 1992 montrent une remontée temporaire et significative de g_{sm} entre 68 et 72 jae, coïncidant avec l'accélération de la sénescence foliaire.

Sur les traitements secs, la suspension de l'irrigation a entraîné une diminution significative de g_{sm} dès le 4ème jour de sécheresse (66 jae en 1990, 58 jae en 1992) (Fig.17-18). g_{sm} s'est ensuite stabilisé autour de $0.16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (4 mm s^{-1}) en 1990, et de $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (2.5 mm s^{-1}) en 1992, sans différences variétales significatives ($P < 0.90$). En 1990, 6 jours après la reprise des irrigations, g_{sm} avait repris des valeurs comparables à celles des témoins ($0.28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 7 \text{ mm s}^{-1}$).

Sur les plantes-témoins, la conductance stomatique était indépendante de l'état hydrique foliaire mesuré par CRE ou Ψ_{\min} (données non présentées). Sur les traitements secs en revanche, g_{sm} a varié de façon exponentielle en fonction de CRE et Ψ_{\min} , diminuant rapidement lorsque les feuilles ont commencé à se déshydrater, puis devenant indépendant de l'état hydrique foliaire pour des CRE et des Ψ_{\min} inférieurs à 75% et -1.7 MPa respectivement (Fig.19ab). Les données de 1992 montrent que les deux variétés ont suivi la même relation (celle de 1990, non figurées ici, présentent une plus grande

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 ± 0.1 MPa
 (heure TU + 1)

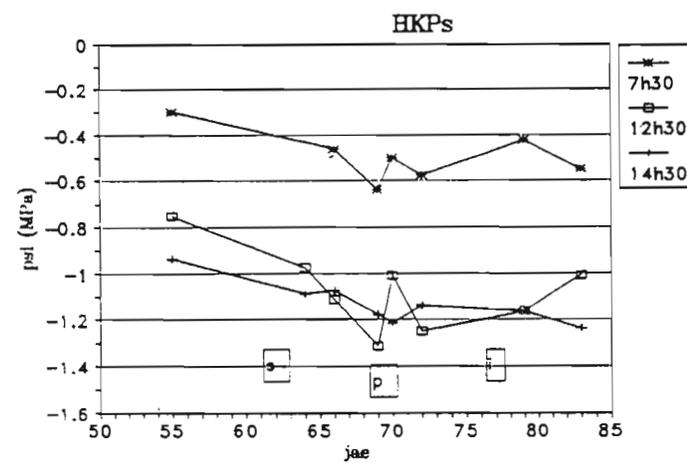
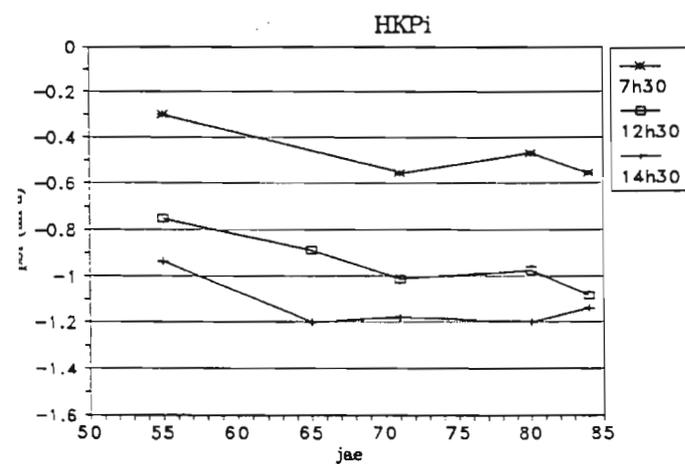
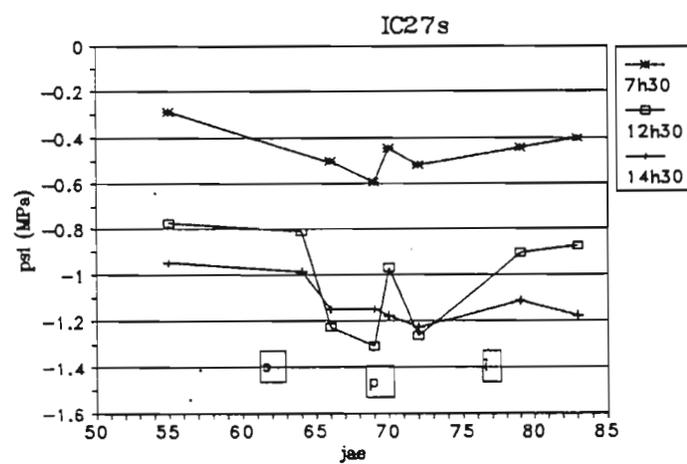
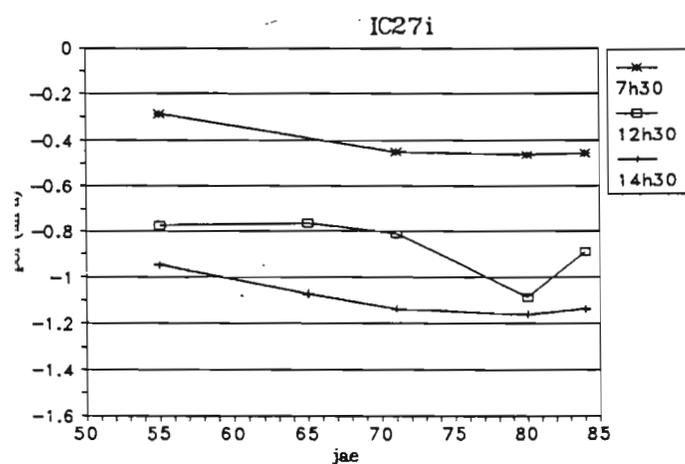
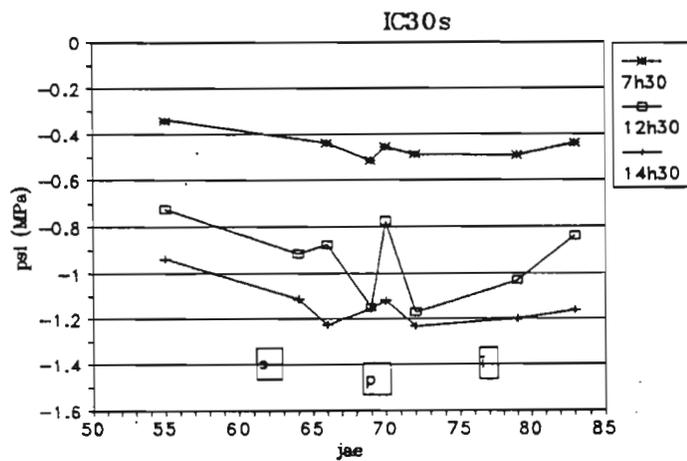
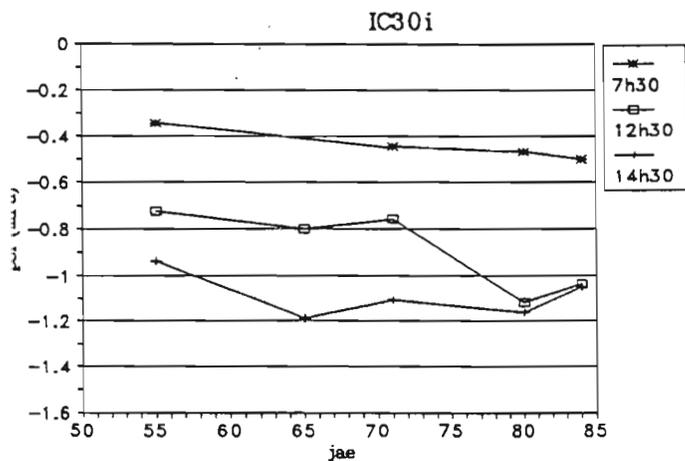


Fig.16a Potentiel hydrique foliaire à 13h00 - cv IC30 (contre saison '92)

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

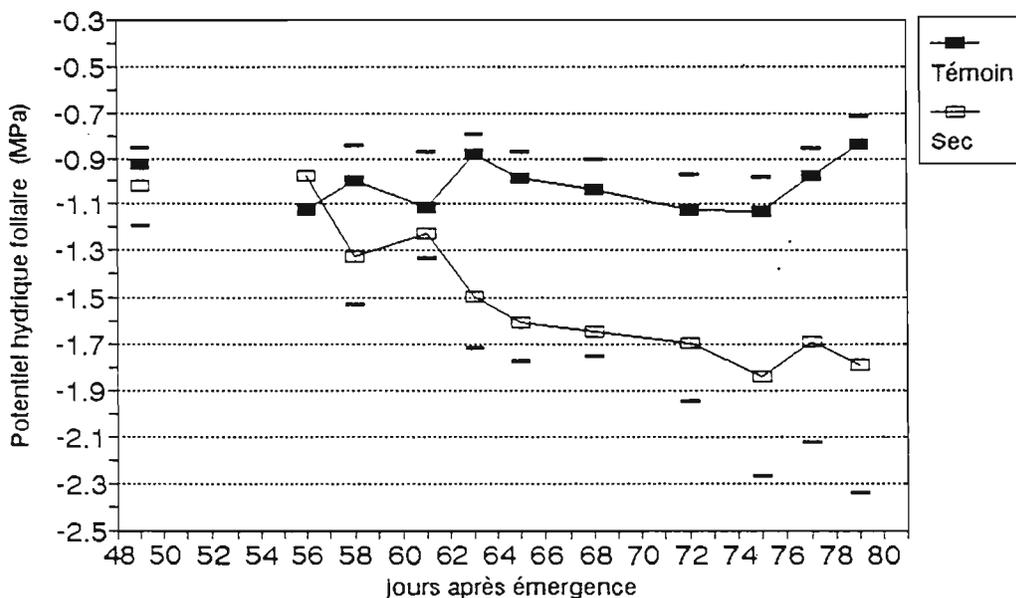


Fig.16b Potentiel hydrique foliaire à 13h00 - cv HKP (contre saison '92)

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

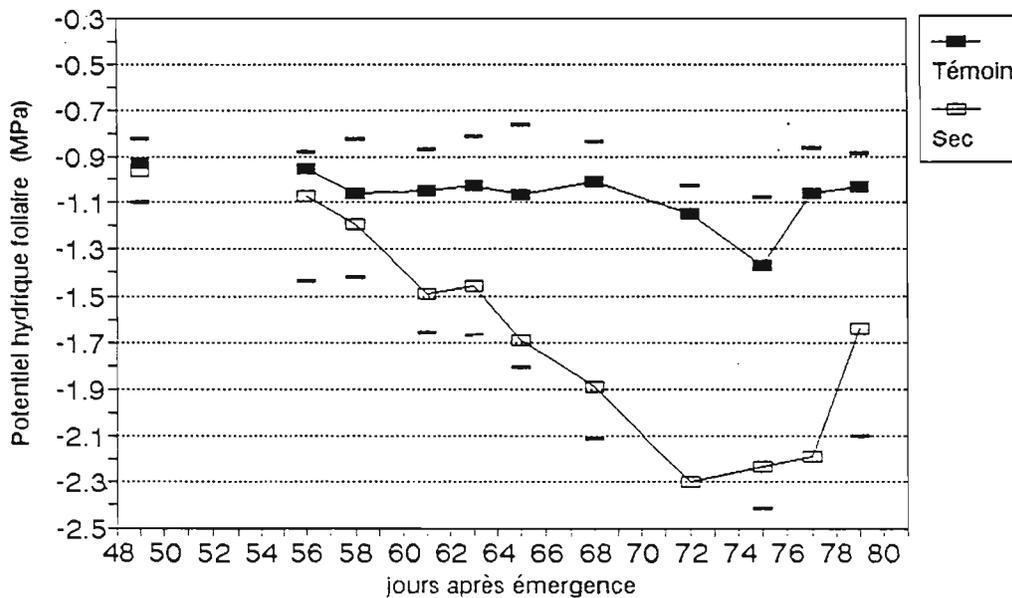


Fig.17: CONDUCTANCE STOMATIQUE en milieu de journée - 1990

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

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

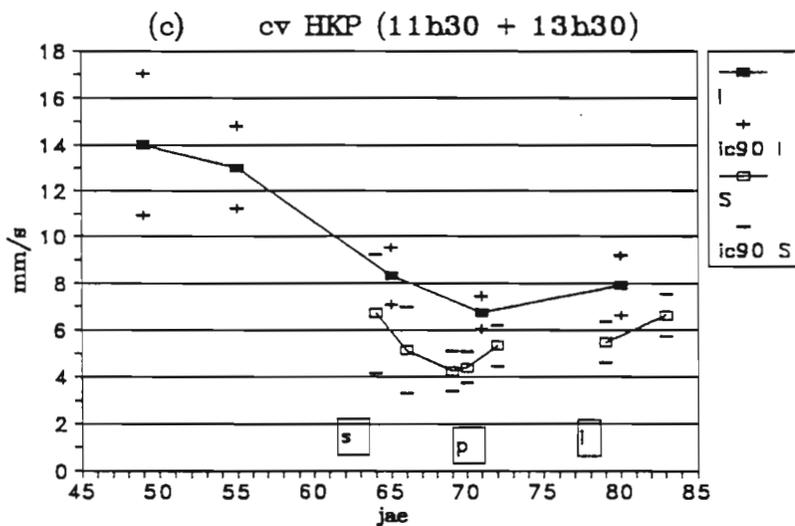
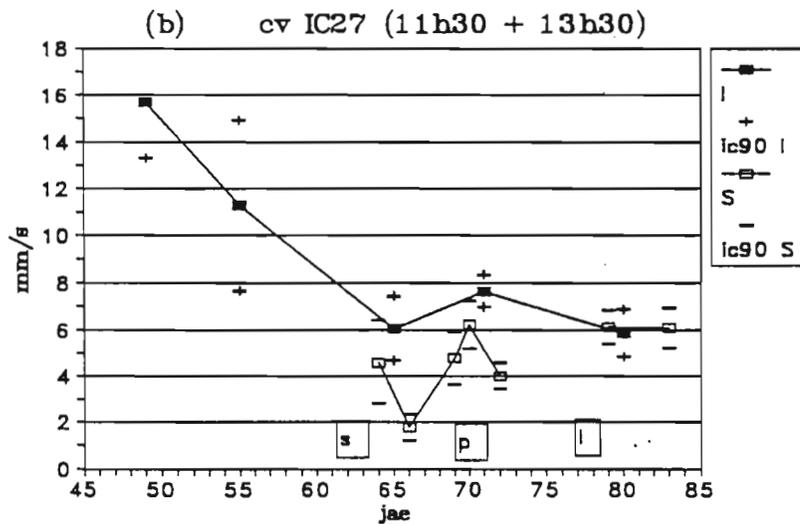
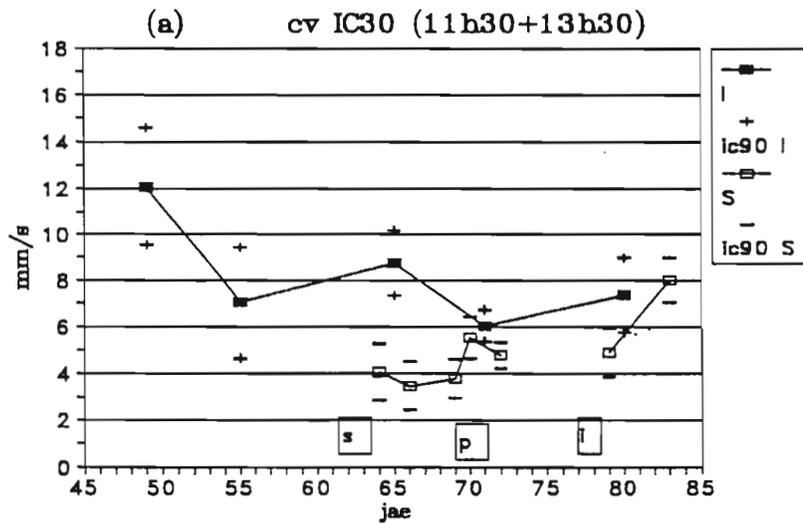


Fig.18a Conductance stomatique à 13h00 - cv IC30 (contre saison '92)

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

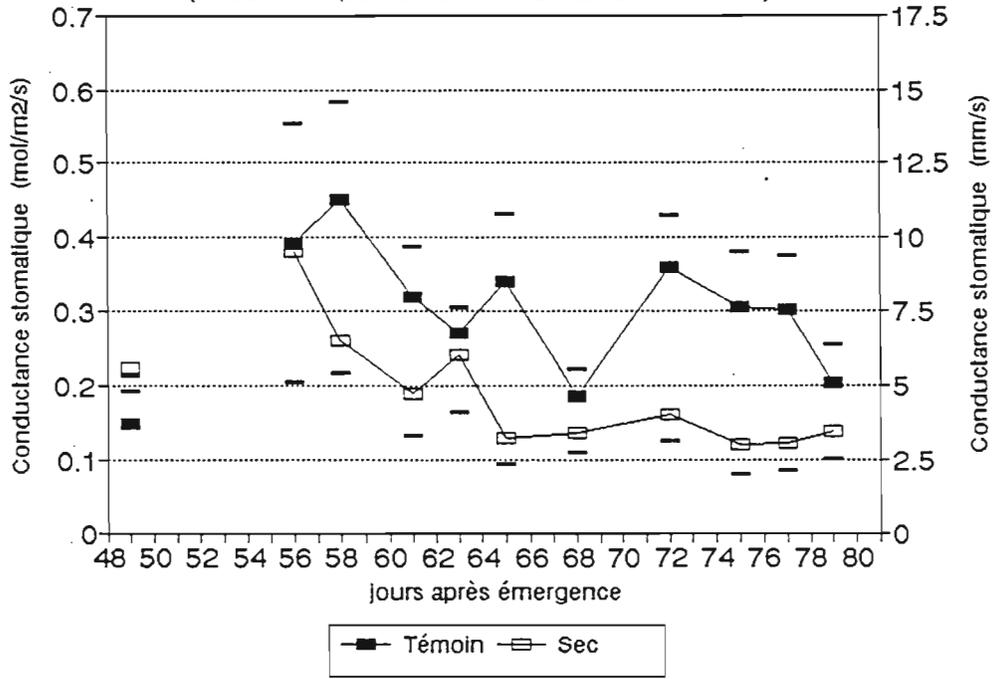


Fig.18b Conductance stomatique à 13h00 - cv HKP (contre saison '92)

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

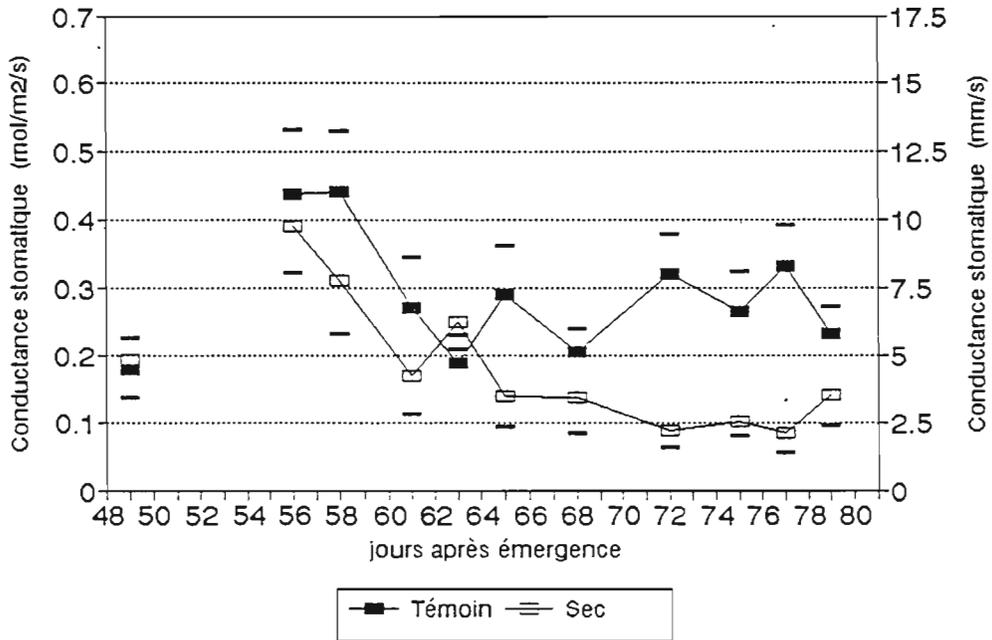
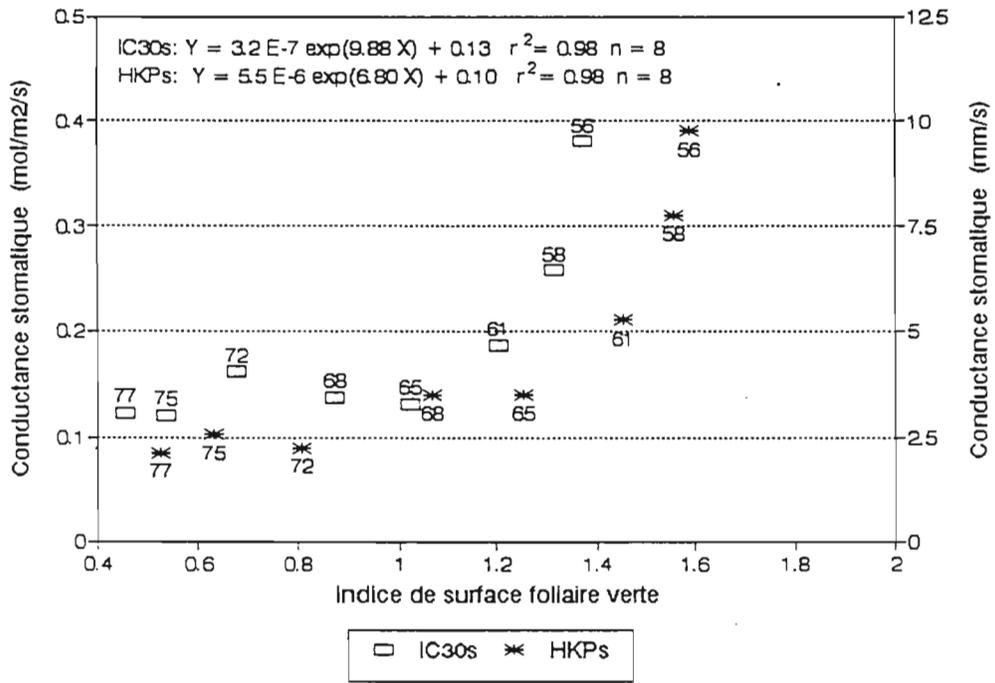


Fig.20 Conductance stomatique à 13h00 en fonction de l'indice de surface foliaire verte (contre saison '92) (les labels des points indiquent les JAE)



dispersion et n'atteignent pas un niveau de déficit hydrique inférieur à $CRE = 75\%$ et $\Psi_{\min} = -1.7$ MPa). Une relation exponentielle existe également entre g_{sm} et l'indice de surface foliaire verte (GLAI) des plantes stressées (Fig.20) : jusqu'au 21ème jour de sécheresse (65jae), g_{sm} a diminué de 63% alors que GLAI n'a baissé que de 25% environ, ensuite g_{sm} est resté stable pour des GLAI passant de 1.2 à 0.4 m m⁻². La relation $g_{sm}/GLAI$ est différente pour les deux variétés et montre qu'à surface foliaire égale IC30s avait toujours une conductance stomatique supérieure à celle d'HKPs, ce qui est à rapprocher de son meilleur état hydrique foliaire et suggère une conductivité hydraulique sol/feuille supérieure à celle d'HKPs.

4.1.2. Transpiration foliaire (essai de 1992)

Effet de la sénescence (plantes témoins)

Sur les plantes-témoins, il n'y a pas eu d'effet de la variété ni de l'âge des plantes sur la transpiration unitaire des parties vertes : elle s'est maintenue à un niveau à peu près constant jusqu'à la récolte, équivalent pour les deux cultivars (en moyenne 4.5 mm j⁻¹ m⁻², Fig.21ab, Tab.10). Les flux de transpiration instantanés aussi bien que journaliers, étaient indépendants de l'état hydrique foliaire (données non présentées), et directement proportionnels à la conductance stomatique mesurée en milieu de journée (Fig.22ab). On a observé au moment où la sénescence est devenue plus rapide (entre 68 et 70 jae), une remontée de la transpiration unitaire d'environ 1 mm j⁻¹ sur les deux cultivars (Fig.21a). Il en est résulté un maintien de la transpiration du poquet entre 61 et 72 jae (Fig.21b), alors que sur cette même période la surface foliaire verte avait diminué de 28% sur IC30i et 21% sur HKPi. Sur la transpiration unitaire, l'effet de l'accélération de la sénescence a été transitoire : après 72 jae, la transpiration unitaire a repris des valeurs proches de 4.5 mm j⁻¹ m⁻² (Fig.21b). Sur la période 56-79 jae, la transpiration cumulée d'HKPi a été supérieure de 12% à celle d'IC30i, en relation directe avec un GLAD supérieur de 16% (Tab.10). Ψ_{\min} étant resté constant tout au long de la période post-florale, la conductance hydraulique sol/feuille a dû varier dans le même sens que la transpiration. Une explication serait que la sénescence constatée sur les feuilles avait aussi touché le système racinaire limitant ainsi la capacité d'absorption des racines malgré l'absence de déficit édaphique. Ce qui est en accord avec la perte de biomasse racinaire observée en fin de cycle (Fig.8).

Effet de la contrainte hydrique

Comme les autres paramètres du fonctionnement hydrique (g_s , CRE , Ψ_{\min}) la transpiration unitaire a diminué sous l'effet de la sécheresse, dès 61 jae pour HKPs, 63 jae pour IC30s (Fig.21a). Sur la période 56-68 jae, la transpiration unitaire a été réduite de 18 et 13% respectivement chez HKPs et IC30s (Tab.10). Ensuite elle n'a plus varié jusqu'à la

Fig.21a Flux journalier de transpiration par unité de surface foliaire verte (contre saison '92)

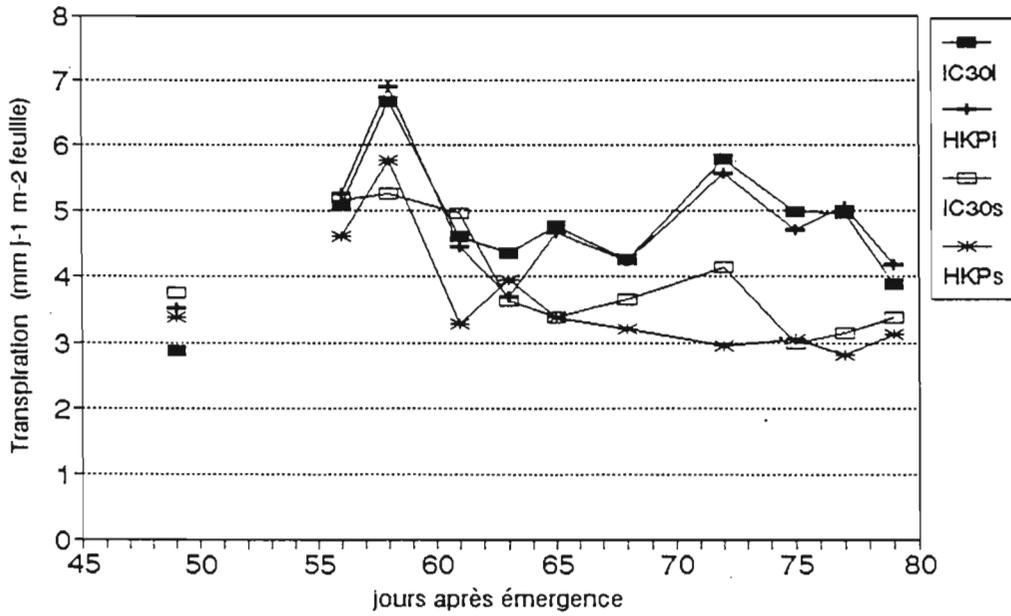


Fig.21b Flux journalier de transpiration par poquet (contre saison '92) (la densité de plantation est de 1 poquet par m2 de sol)

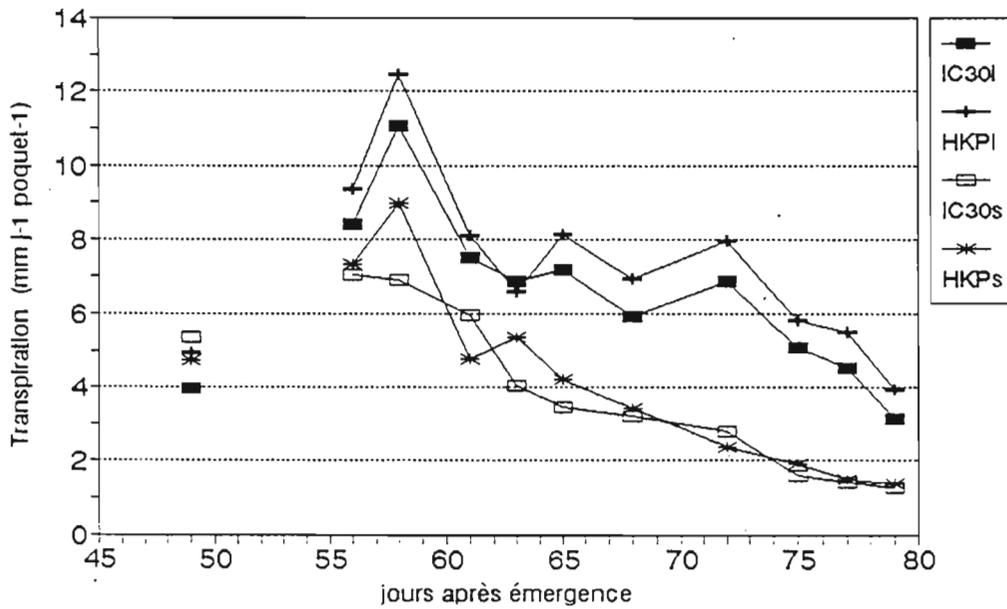


Fig.22a Flux de transpiration instantané en fonction de la conductance stomatique à 13h00 - Traitement témoin (contre saison '92)
 (les labels des points indiquent les JAE)

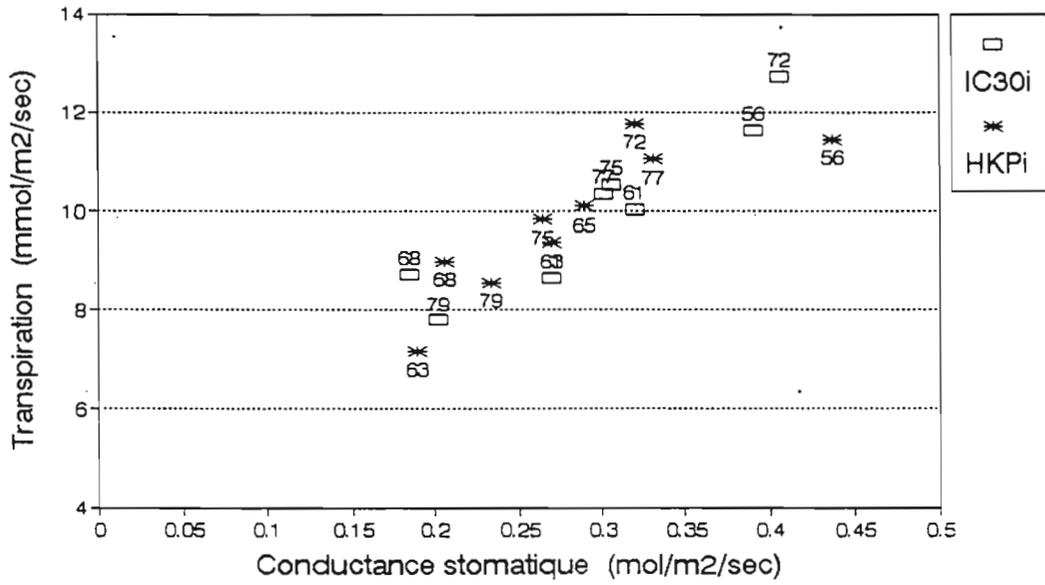


Fig.22b Flux instantané de transpiration en fonction de la conductance stomatique à 13h00 - Traitement sec (contre saison '92)
 (les labels des points indiquent les JAE)

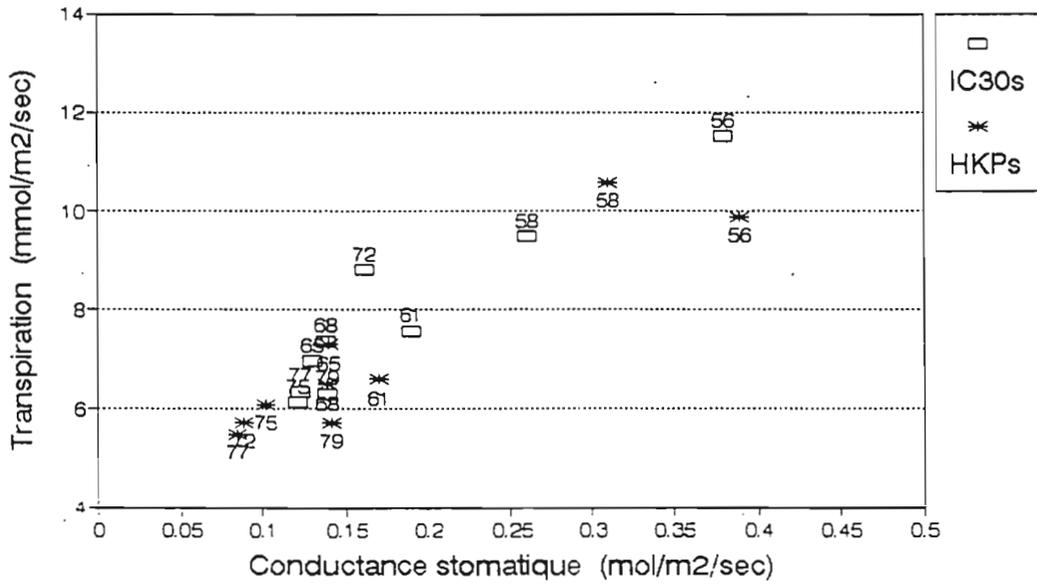


Fig.23a Flux instantané de transpiration en fonction du contenu relatif en eau des feuilles en milieu de journée - Traitement sec (contre saison '92)
(les labels des points indiquent les JAE)

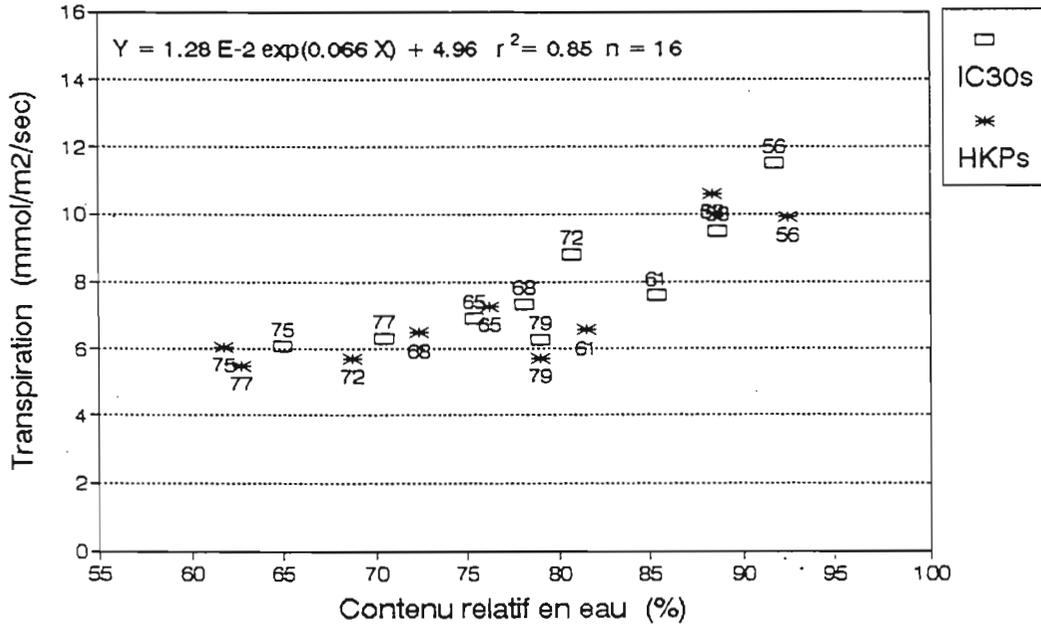


Fig.23b Flux instantané de transpiration en fonction du potentiel hydrique foliaire à 13h00 - Traitement sec (contre saison '92)
(les labels des points indiquent les JAE)

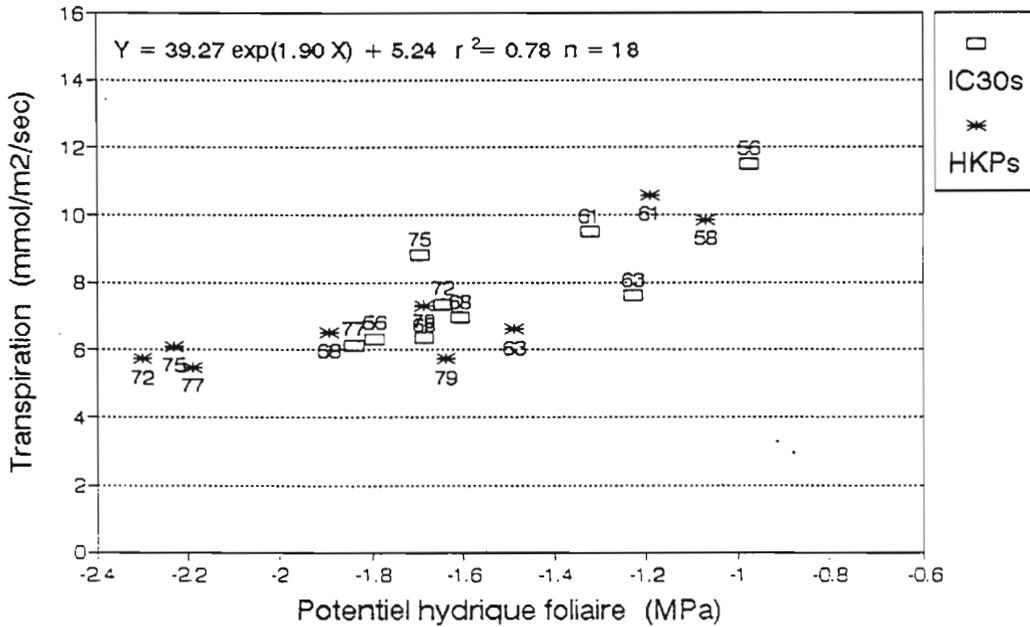


Fig.24a Flux journalier de transpiration par poquet en fonction du contenu relatif en eau des feuilles à 14h00 - Traitement sec (contre saison '92)

(les labels des points indiquent les JAE, les points encadrés ont été exclus de la régression)

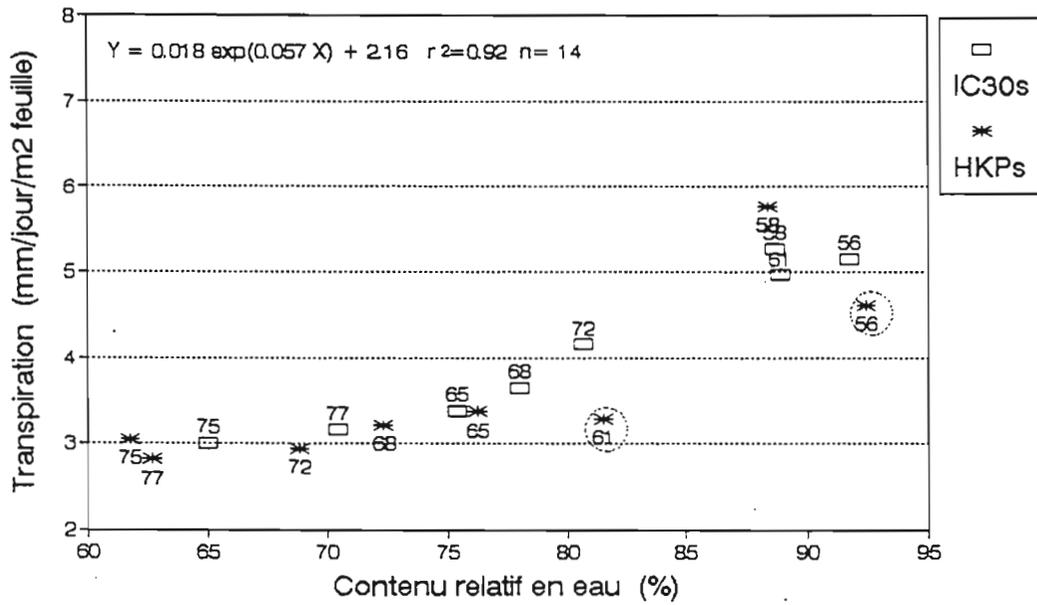
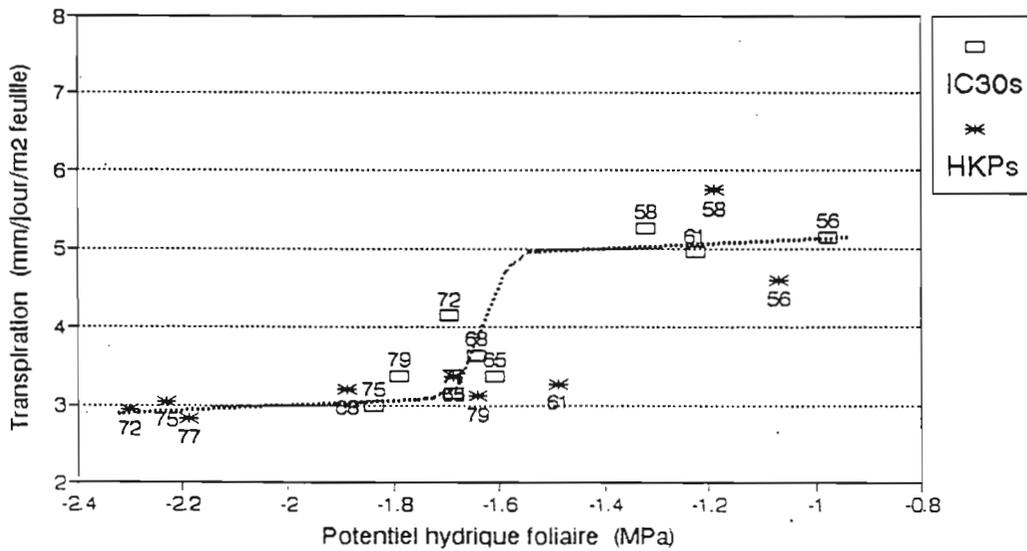


Fig.24b Flux journalier de transpiration en fonction du potentiel hydrique foliaire minimum - Traitement sec (contre saison '92)

(courbe tracée manuellement)



récolte (env. $3 \text{ mm j}^{-1} \text{ m}^{-2}$), restant inférieure à celle des témoins de 30% pour IC30s, et 40% pour HKPs. Comme sur les plantes témoins, la transpiration unitaire d'IC30s est remontée temporairement au moment où la sénescence s'est accélérée (72 jae). Chez les deux cultivars, la transpiration unitaire mesurée en milieu de journée était corrélée à CRE et Ψ_{\min} jusqu'à des CRE de 75% et des Ψ_{\min} de -1.7 MPa, puis devenait indépendante de l'état hydrique foliaire en deçà de ces valeurs (Fig.23ab). Les mêmes relations ont été trouvées avec la transpiration journalière (Fig.24ab).

Au niveau du poquet, les flux de transpiration des deux cultivars étaient équivalents et ont diminué de façon presque linéaire jusqu'à la récolte (Tab.1, Fig.21b). Le fait que les flux de transpiration globaux d'HKPs aient été équivalents à ceux d'IC30s malgré une surface foliaire constamment supérieure (Tab.10), suggère à nouveau que la conductivité hydraulique sol/feuille d'HKPs devait être moins élevée que celle d'IC30s. Le maintien d'une surface foliaire verte plus importante chez HKPs est donc associé à un état hydrique interne plus déficitaire que chez IC30s.

Comparée à celle des témoins, la transpiration des plantes stressées entre 56 et 79 jae a diminué de 45% pour les deux variétés (Tab.10), alors que dans le même temps leur GLAD a chuté de 30% environ. 15% de la réduction de transpiration totale des plantes soumises à la sécheresse doivent donc être attribués à des facteurs autres que la perte de surface foliaire : régulation stomatique, perte de conductivité hydraulique de la plante...

4.2. Assimilation carbonée (essai de 1992)

Effet de la sénescence (plantes témoins)

Remarque : chez IC30i, des valeurs de photosynthèse nette anormalement basses ont été mesurées à 58 et 65 jae, du fait d'une panne de l'ADC à 58 jae, et sans cause apparente à 65 jae. Elles ont été écartées de l'estimation des flux cumulés de photosynthèse.

Dans un premier temps, la photosynthèse unitaire des témoins s'est maintenue proche de $14 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sans différences variétales nettes (Tab.1, Fig.25a). Ensuite, chez HKPi elle a diminué fortement après 65 jae, tandis que chez IC30i la diminution s'est faite après 68 et surtout 72 jae. Pour les deux variétés, l'assimilation unitaire s'est stabilisée à $7 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à partir de 75 jae. Ces variations étaient indépendantes de l'état hydrique des feuilles mesuré par Ψ_{\min} et CRE (données non présentées) et semblent directement causées par le vieillissement des plantes : entre les deux périodes 56-68 et 68-79 jae la capacité d'assimilation des feuilles a ainsi été réduite de 33% chez IC30i et 41% chez HKPi (Tab.10).

Remarque : la diminution de la photosynthèse nette unitaire avec le temps implique que l'évaluation de l'assimilation journalière au niveau du poquet par le simple produit photosynthèse unitaire x GLAI est surestimée puisqu'elle ne tient pas compte de la différence d'âge des feuilles présentes à chaque date sur le

poquet. Cette évaluation fournit néanmoins un ordre de grandeur intéressant pour comparer les performances des deux variétés intégrées à l'échelle de la plante entière.

Au niveau du poquet, la diminution plus précoce de la photosynthèse unitaire chez HKPi a été compensée par sa surface foliaire verte constamment supérieure : l'assimilation totale d'HKPi était ainsi supérieure de 9% à celle d'IC30i entre 56 et 68 jae (en moyenne 22 g CO₂ poquet⁻² j⁻¹, Tab.10), et équivalente par la suite (10.2 g CO₂ poquet⁻² j⁻¹ en moyenne). A partir de 65 jae, l'assimilation des deux cultivars a décliné rapidement passant en 10 jours de 24 à 6 g CO₂ poquet⁻² j⁻¹, sans différences entre les variétés (Fig.25b).

Effet de la contrainte hydrique

Le déficit hydrique a provoqué une faible diminution de la photosynthèse nette unitaire qui s'est produite dès les premiers jours de sécheresse et s'est maintenue jusqu'à la récolte (Fig.25a) : sur l'ensemble de la période post-florale, la perte d'assimilation journalière moyenne par rapport aux témoins n'a pas dépassé 1.5 g CO₂ m⁻² j⁻¹, soit -9% pour IC30s et -13% pour HKPs (Tab.10). La réduction de l'assimilation qui était de -10% environ pour les deux variétés entre 56 et 68 jae, s'est accélérée vers 72 jae pour IC30s et dès 68 jae pour HKPs. Du fait de cet écart, l'assimilation journalière moyenne d'HKPs dans la période 68-79 jae a été inférieure de 20% à celle d'IC30s.

Au contraire des plantes témoins, l'assimilation carbonée est apparue fortement corrélée à l'état hydrique foliaire chez les plantes soumises à la sécheresse, les deux variétés suivant des relations identiques : la photosynthèse nette mesurée en milieu de journée a diminué de façon continue avec CRE, tandis que la relation avec Ψ_{\min} fait apparaître un seuil critique à -1.7 MPa (Fig.26ab). Les mêmes paramètres mesurés en milieu de journée étaient corrélés à l'estimation de la photosynthèse nette journalière (Fig.27ab). La relation discontinue trouvée dans ce cas avec le contenu relatif en eau suggère que jusqu'à ce que les plantes atteignent des CRE de 75%, l'assimilation en début de journée compensait au moins partiellement la réduction de photosynthèse observée à 13:00, rendant ainsi l'assimilation journalière peu dépendante de l'état hydrique foliaire dans la première phase de sécheresse. L'impact effectif de la sécheresse sur l'assimilation doit être relativisé puisque, comme on l'a vu, les pertes globales d'assimilation par rapport aux témoins sont restées limitées (-9 et -13%) : les relations entre photosynthèse et état hydrique foliaire s'expliquent davantage par la sénescence des plantes que par l'effet direct du déficit hydrique.

Au niveau du poquet, l'assimilation carbonée en situation de contrainte hydrique était équivalente pour les deux variétés (Fig.21b), en moyenne 10.5 g CO₂ m⁻² j⁻¹ pour l'ensemble de la période post-florale soit une diminution de 36% par rapport aux témoins (Tab.10). Là encore, la surface foliaire verte plus importante d'HKPs a permis de compenser son plus faible taux d'assimilation unitaire.

Fig.25a Flux journalier de photosynthèse nette par unité de surface foliaire verte (contre saison '92)

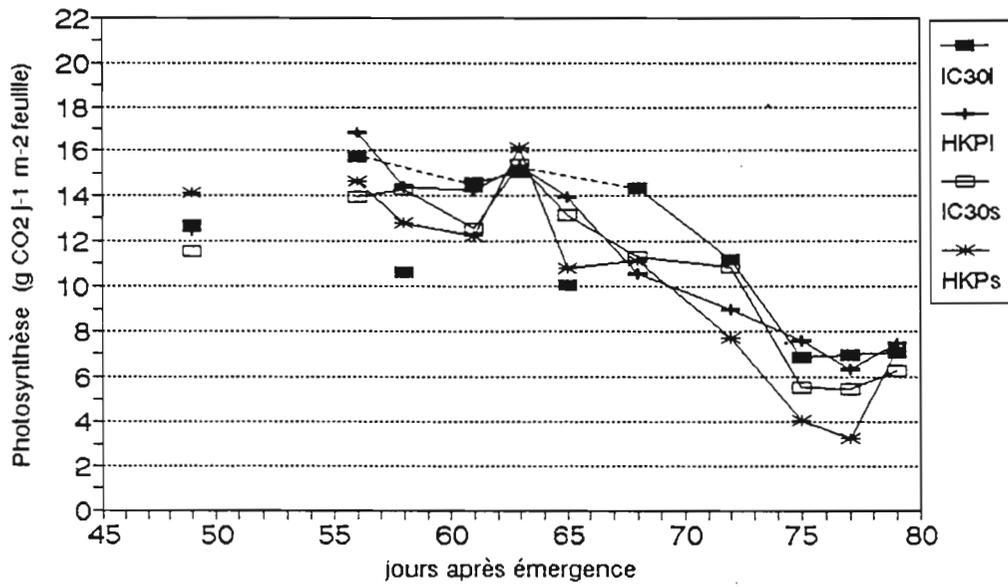


Fig.25b Flux journalier de photosynthèse nette par poquet (contre saison '92)
(la densité de plantation est de 1 poquet par m2 de sol)

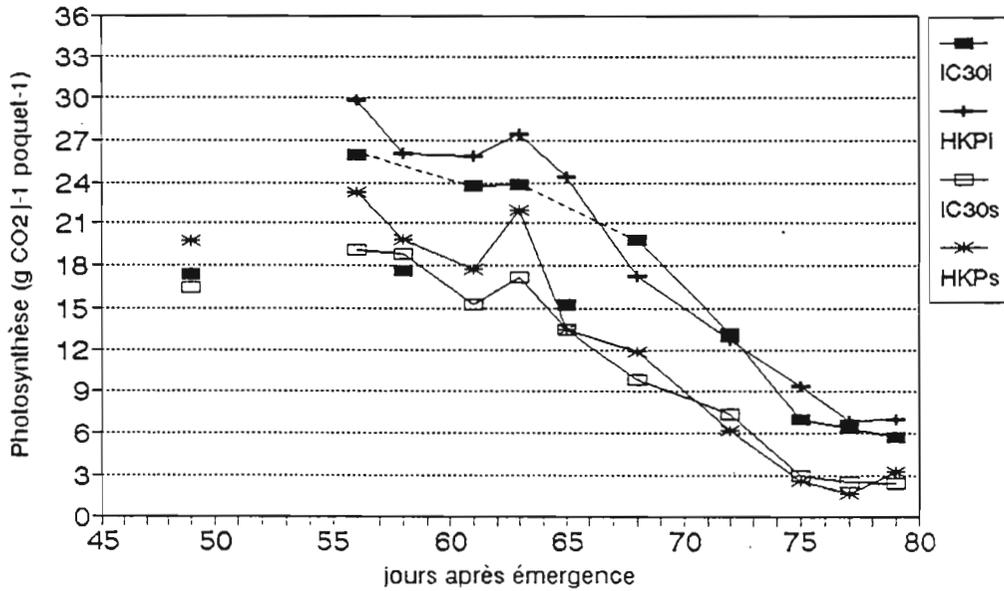


Fig.26a Photosynthèse nette en fonction du contenu relatif en eau des feuilles en milieu de journée - Traitement sec (contre saison '92)

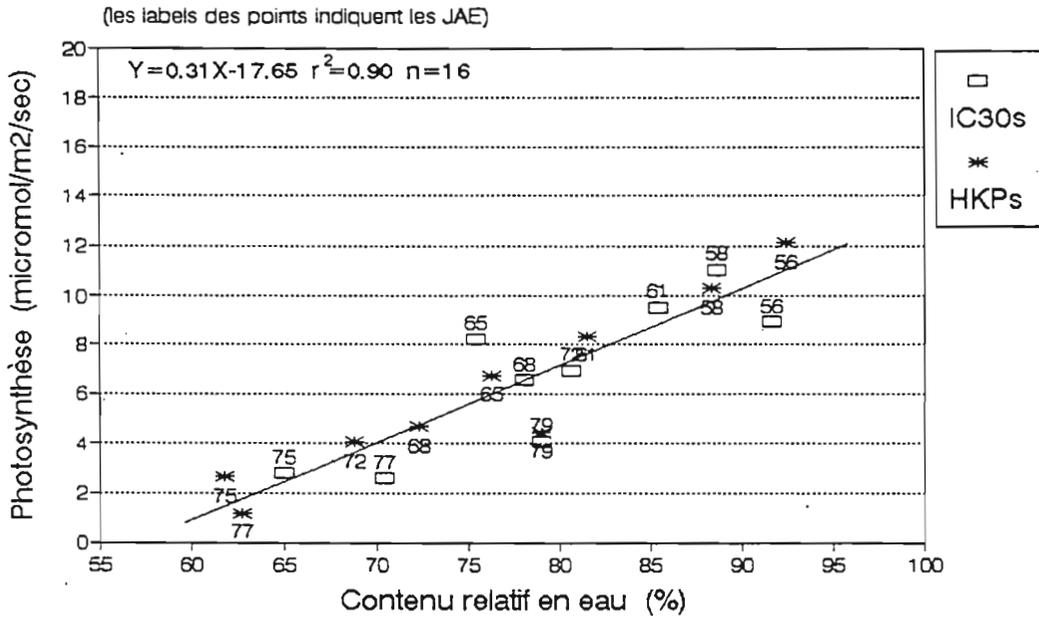


Fig.26b Photosynthèse nette en fonction du potentiel hydrique foliaire à 13h00 - Traitement sec (contre saison '92)

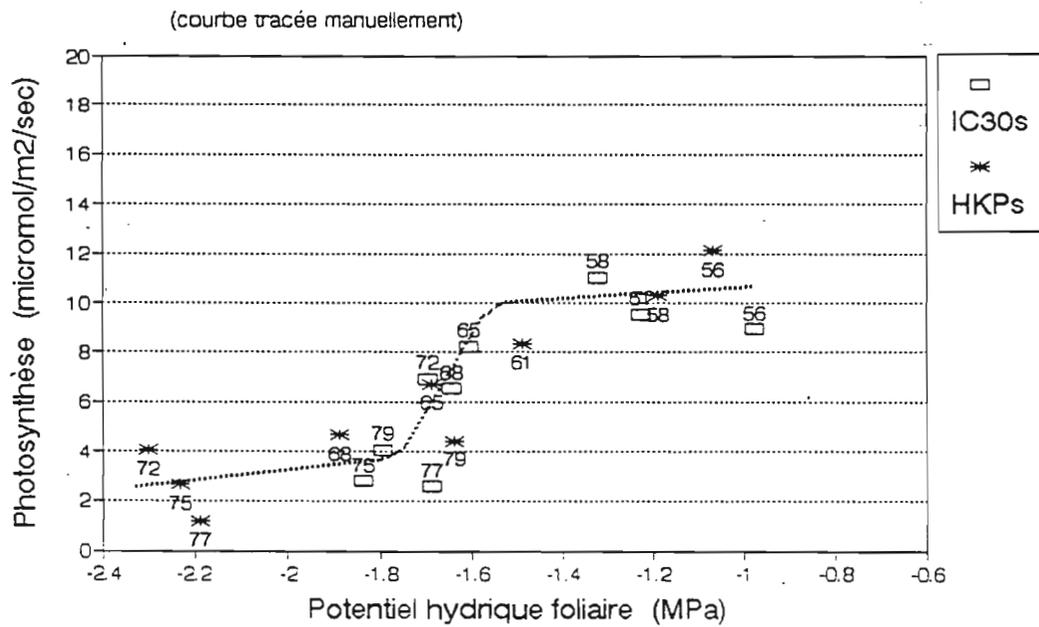


Fig.27a Photosynthèse nette journalière en fonction du contenu relatif en eau des feuilles à 14h00 - Traitement sec (contre saison '92)
(courbe tracée manuellement)

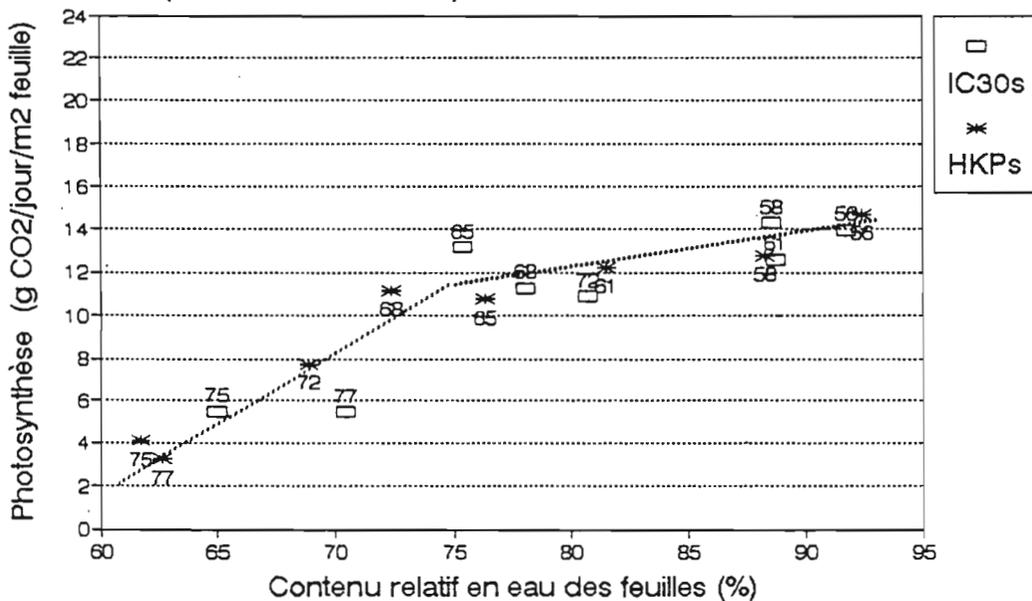


Fig.27b Photosynthèse nette journalière en fonction du potentiel hydrique foliaire à 13h00 - Traitement sec (contre saison '92)
(courbe tracée manuellement)

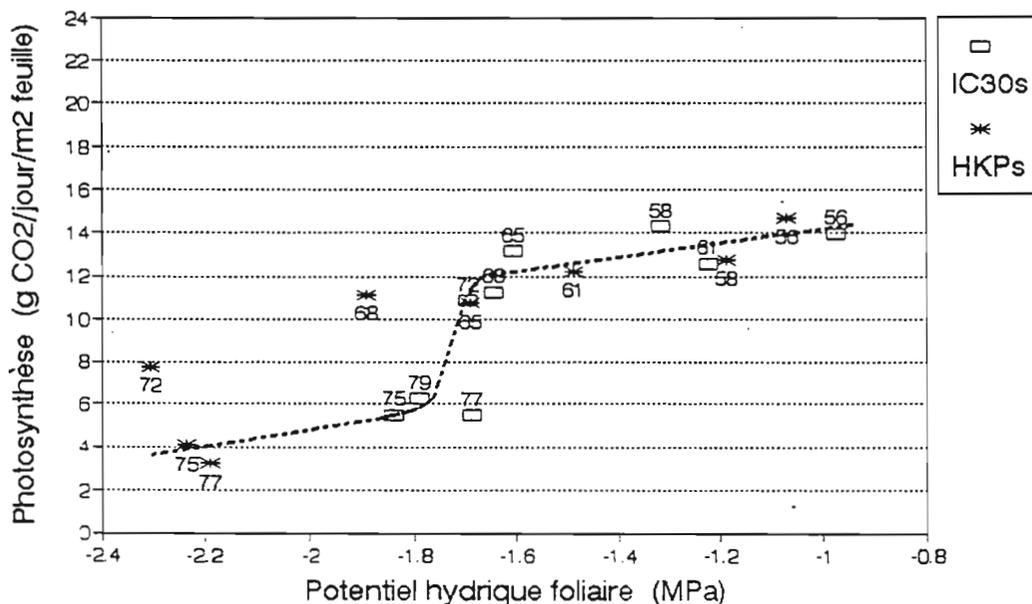


Fig.28a Efficience de la transpiration - Traitement témoin (contre saison '92)

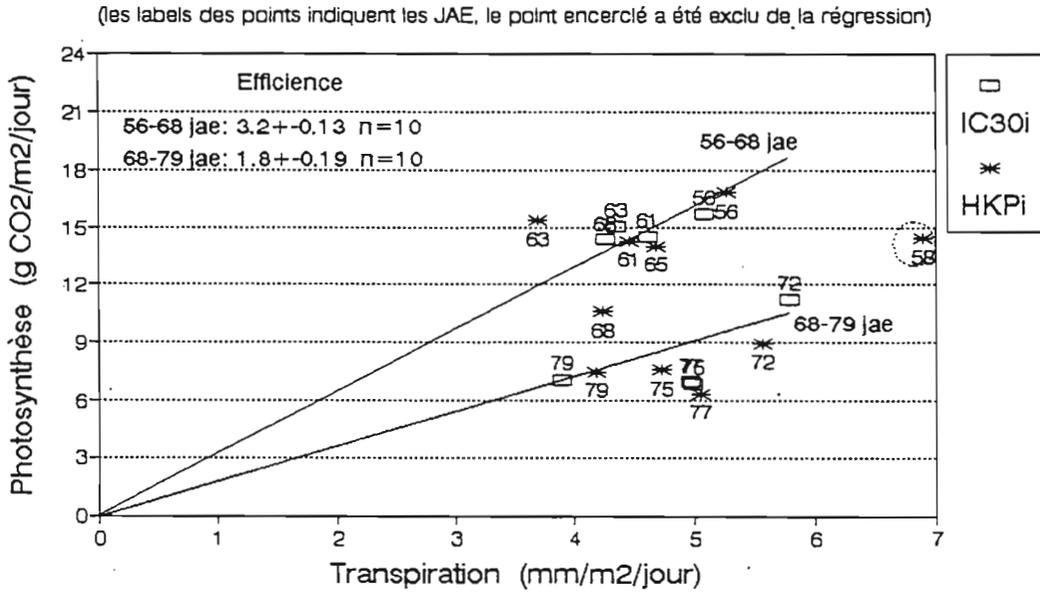
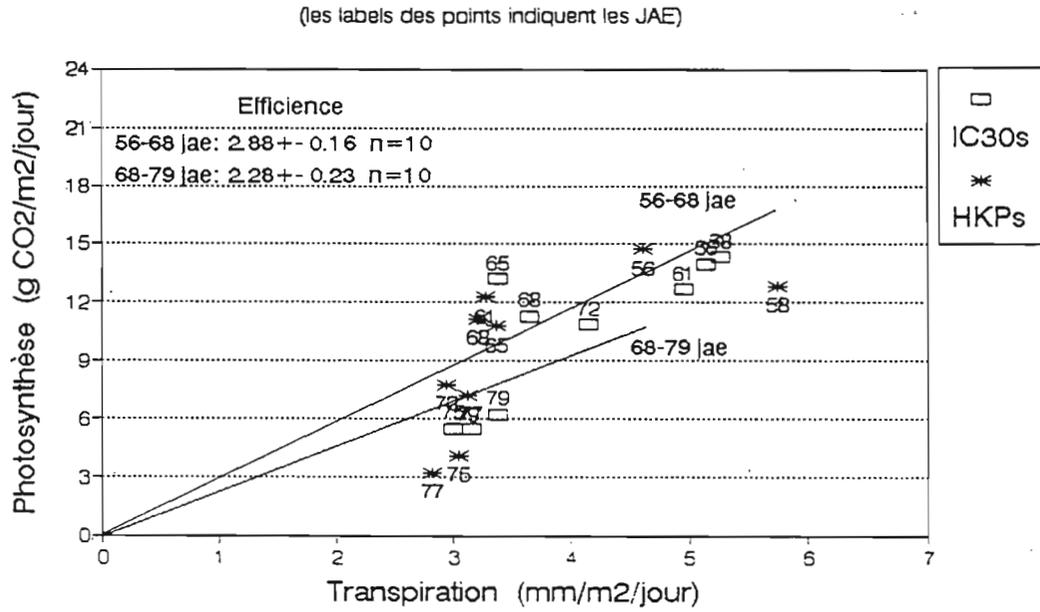


Fig.28b Efficience de la transpiration - Traitement sec (contre saison '92)



4.3. Efficience de la transpiration (essai de 1992)

L'efficience de la transpiration a été calculée comme rapport entre les flux journaliers de photosynthèse et de transpiration unitaires (g CO_2 fixé/ $\text{mm H}_2\text{O}$ transpiré/ m^2 de feuille). Le tableau 10 et les figures 28ab montrent qu'entre 56 et 68 jae, il n'y a pas eu de différence liée à la variété ni d'effet du régime hydrique (efficience de $3 \text{ g CO}_2/\text{mm H}_2\text{O}$). Dans la période suivante (68-79 jae), l'efficience des plantes témoins a diminué de 35% pour IC30i et 42% pour HKPi du fait de la perte de capacité photosynthétique liée à la sénescence (Tab.10). Sur le traitement sec en revanche, la diminution par rapport à la première période n'a été que de 25 et 28% pour IC30s et HKPs respectivement : entre 68 et 79 jae, l'efficience des plantes sous contrainte s'est ainsi trouvée supérieure à celle des témoins, de 25% pour IC30s et 35% pour HKPs. Sur l'ensemble de la période post-florale (56-79 jae), l'efficience de l'eau est apparue similaire pour les deux variétés, et légèrement supérieure pour les plantes en situation de sécheresse (env.+15%, Tab.10).

Les variations de l'efficience de la transpiration en fonction du contenu relatif en eau des plantes soumises au déficit hydrique résument les effets de la sénescence et de la sécheresse sur la photosynthèse et la transpiration (Fig.29) : le déficit hydrique jusqu'à des CRE de 75%, soit environ 65 jae, a provoqué une forte diminution de la transpiration alors que la photosynthèse, surtout sensible à la sénescence, variait peu (Fig.24a et 27a). En conséquence, l'efficience de la transpiration a légèrement augmenté. Après 65 jae, l'effet de la sénescence sur la photosynthèse est devenu prépondérant (y compris chez les plantes témoins) et l'efficience a rapidement décliné, en même temps que CRE passait de 75 à 60% mais sous le seul effet du déficit hydrique.

Fig.29 Efficience de la transpiration en fonction du contenu relatif en eau des feuilles - Traitement sec (contre saison '92)
(les labels des points indiquent les JAE)

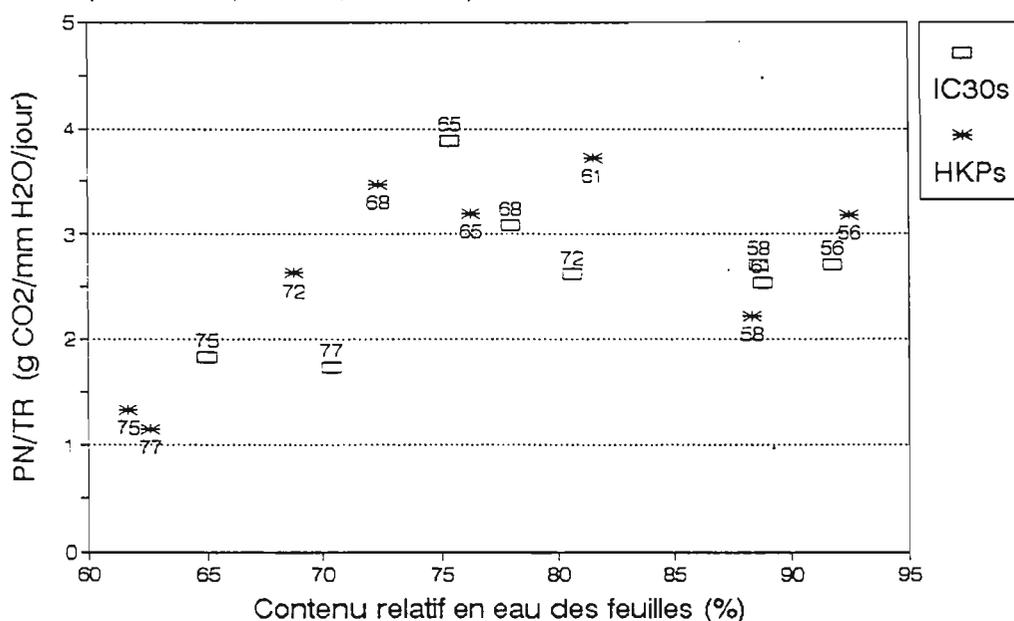


Tableau 10. FLUX JOURNALIERS MOYENS DE TRANSPIRATION ET DE PHOTOSYNTHESE, EFFICIENCE DE LA TRANSPIRATION ET SURFACE FOLIAIRE VERTE DES VARIETES IC30 ET HKP AU COURS DE L'ESSAI DE CONTRE-SAISON 1992 (les indices i et s désignent les traitements témoin et sec respectivement)

TRANSPIRATION ET PHOTOSYNTHESE NETTE UNITAIRES

TRANSPIRATION																	
(mm/m ² feuille/jour)				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	4.6	4.7	4.7	2	0	3	15	26	0	2	40	76	0	3	24	39	
HKPi	4.4	4.6	4.6	3	-3	0	12	22	-2	0	37	72	-2	0	21	36	
IC30s	4.0	3.3	3.8	-16	-13	-11	0	9	-29	-27	0	26	-20	-18	0	12	
HKPs	3.6	2.7	3.4	-27	-20	-18	-8	0	-43	-42	-20	0	-28	-26	-11	0	

PHOTOSYNTHESE																	
(g CO ₂ /m ² feuille/jour)				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	13.3	9.0	11.7	-33	0	3	7	16	0	19	15	45	0	8	10	25	
HKPi	12.9	7.6	10.8	-41	-3	0	4	12	-16	0	-3	22	-8	0	2	16	
IC30s	12.4	7.8	10.6	-37	-7	-4	0	8	-13	3	0	25	-9	-2	0	14	
HKPs	11.5	6.2	9.3	-46	-14	-11	-7	0	-31	-18	-20	0	-20	-13	-12	0	

TRANSPIRATION ET PHOTOSYNTHESE NETTE DU POQUET

TRANSPIRATION																	
(mm/poquet/jour)				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	7.3	5.2	6.4	-29	0	-8	56	40	0	-14	151	157	0	-11	84	69	
HKPi	7.9	6.1	7.2	-23	9	0	69	52	17	0	193	200	12	0	106	90	
IC30s	4.7	2.1	3.5	-56	-36	-41	0	-10	-60	-66	0	2	-46	-51	0	-8	
HKPs	5.2	2.0	3.8	-61	-29	-34	11	0	-61	-67	-2	0	-41	-47	9	0	

PHOTOSYNTHESE																	
(g CO ₂ /poquet/jour)				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	21.0	10.3	16.5	-51	0	-8	46	31	0	0	101	104	0	-6	60	47	
HKPi	23.0	10.2	17.6	-55	9	0	60	43	-0	0	100	103	6	0	70	57	
IC30s	14.4	5.1	10.3	-64	-32	-37	0	-10	-50	-50	0	1	-37	-41	0	-8	
HKPs	16.0	5.0	11.2	-69	-24	-30	12	0	-51	-51	-1	0	-32	-36	8	0	

EFFICIENCE DE LA TRANSPIRATION

EFFICIENCE DE LA TRANSPIRATION																	
(g CO ₂ /mm H ₂ O/m ²)				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	2.9	1.9	2.5	-34	0	-0	-7	-8	0	16	-18	-18	0	6	-11	-10	
HKPi	2.9	1.7	2.3	-43	0	0	-7	-8	-14	0	-29	-29	-5	0	-16	-15	
IC30s	3.1	2.3	2.8	-25	7	7	0	-1	21	41	0	-0	13	19	0	1	
HKPs	3.2	2.3	2.7	-26	9	9	1	0	22	41	0	0	11	18	-1	0	

INDICE DE DUREE DE LA SURFACE FOLIAIRE VERTE (GLAD: green leaf area duration)

GLAD (jours)																	
				Variations relatives de la 1ère à la 2ème période (%)				Variations relatives entre traitements (%)									
Période (jae)					Période 56-68 jae				Période 68-79 jae				Période 56-79 jae				
56-68	68-79	56-79	IC30i		HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs	IC30i	HKPi	IC30s	HKPs		
IC30i	19.0	12.0	31.0	-37	0	-10	36	12	0	-20	71	50	0	-14	48	24	
HKPi	21.0	15.0	36.0	-29	11	0	50	24	25	0	114	88	16	0	71	44	
IC30s	14.0	7.0	21.0	-50	-26	-33	0	-18	-42	-53	0	-13	-32	-42	0	-16	
HKPs	17.0	8.0	25.0	-53	-11	-19	21	0	-33	-47	14	0	-19	-31	19	0	

4.4. Relations pression-volume cellulaire

Les paramètres caractéristiques des relations pression-volume étaient sur les témoins du même ordre de grandeur entre les deux essais et sans différence entre génotypes (Tableau 11). Le contenu relatif en eau à turgescence nulle a varié autour de 80% (± 1), le potentiel osmotique à turgescence nulle autour de -1.5 MPa (± 0.1), le potentiel osmotique à turgescence maximale autour de -1.0 MPa (± 0.1) et le module moyen d'élasticité pariétale varie entre 5.0 et 6.0 MPa.

En 1992, le déficit n'a pas entraîné de modification de ces paramètres.

En 1990, entre le 2ème et le 10ème jour de contrainte est apparu 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'était significatif que sur le contenu relatif à turgescence nulle de la variété IC30. L'abaissement de ces deux paramètres a suivi globalement l'évolution du déficit hydrique foliaire avec des valeurs minimales au 7ème jour de contrainte (69 jae) où la décroissance du module d'élasticité est devenue significative sur les 3 génotypes avec une valeur moyenne de 3.0 MPa. 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 l'absence d'ajustement osmotique.

En 1992, l'absence de la moindre évolution malgré l'importance du déficit hydrique foliaire est peut-être à rapprocher du stress involontairement imposé à l'ensemble des plantes aux alentours du 49ème jour après émergence.

4.5. Sensibilité Protoplasmique

Quel que soit le régime hydrique, l'ordre de grandeur des dommages relatifs est très différent entre les deux essais : autour de 15% en 1990 et 60% en 1992 (Tableau 12), malgré l'application d'un protocole identique avec trempage dans une solution de PEG à 2.5 MPa et réhydratation à l'obscurité. 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 très différente.

Les conclusions sont de toutes façons identiques. La sensibilité protoplasmique des témoins était équivalente entre génotypes et elle n'a pas montré d'évolution significative sous l'effet du stress. Il est plutôt apparu 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.

Tableau 11 : RELATION PRESSION-VOLUME CELLULAIRE
paramètres caractéristiques

1992		CRE0	et	Psio0	et	Psio100	et	ModE	et
période		moy (%)		moy (0.1MPa)		moy (0.1MPa)		moy (0.1MPa)	
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
ic27i		82.4	2.4	14.2	0.7	9.3	1.1	57.4	11.4
hkps	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									
ic30s	n=4	70.4	1.8	14.8	2.0	10.2	1.3	35.9	5.8
ic27s		75.4	5.7	15.3	1.1	10.0	0.7	42.8	10.1
hkps		74.1	10.2	14.8	1.2	9.9	1.2	46.3	17.6
	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 concernent des périodes avec déficit hydrique

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

DISCUSSION

Pour les deux niveaux de fertilité du sol, le rendement final en grains en condition de sécheresse de fin de cycle est essentiellement fonction de la capacité des plantes à maintenir le nombre de grains arrivés à maturité. Cette capacité est corrélée positivement avec l'avancement de la floraison au déclenchement de la sécheresse et décroît avec l'augmentation du niveau de fertilité du sol.

Les deux premiers résultats sont retrouvés dans les essais de criblage variétal menés par l'ICRISAT en Inde (Bidinger *et al.*, 1987) et au Niger (Fussel *et al.*, 1991) sur un grand nombre de géotypes dans des conditions de forte fumure et haute densité de plantation (10 plantes par m² au démarrage).

Les principaux mécanismes mis en jeu dans l'adaptation des plantes peuvent être décrits en reprenant le modèle d'élaboration du rendement en conditions hydriques limitantes proposé par Passioura (1977) et Ludlow & Muchow (1989) :

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) :

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

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 m²/m²,

TRu, la transpiration unitaire moyenne journalière de la période en kg/m²/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 sont exprimées selon cette schématisation dans le tableau 13. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux données de la première période de 1992, complètes et primordiales dans la détermination du rendement final.

Tableau 13: TRANSPIRATION JOURNALIERE, EFFICIENCE DE L'EAU et PARTITION DE LA MATIERE SECHE EN EPIS

Première période (cinétique rapide de remplissage des épis)												
	SFv m2f /m2s/f	Bilan hydrique du sol (sonde)		Echanges gazeux foliaires (poromètre ADC)			Efficience de l'eau (Ee)				Partition de la MS en épis (Pep)	
		ETR kg/m2s/f mm/f	ETR/SFv /m2f	TRu kg/m2f	TRu*SFv kg/m2s	PN/TRu gCO2/kg	TR est kg/m2s	/MSa gMS/kg	/MSa+r gMS/kg	/Epis gMS/kg	/MSa g/g	/MSa+r g/g
1992 54/68jae												
Témoins												
ic30i	1.59			4.6	7.3	2.9	7.3	2.4	2.5	1.7	0.72	0.67
hkpi	1.78			4.4	7.8	2.9	7.8	3.0	3.5	1.4	0.45	0.40
moyi	1.68	10.4	6.2	4.5	7.5	2.9	7.5	2.7	3.0	1.6	0.58	0.53
Stressés												
ic30s	1.10	4.9	4.4	4.0	4.4	3.1	4.9	1.8	2.1	1.7	1.00	0.81
hkps	1.42	4.5	3.2	3.6	5.1	3.2	4.5	1.6	2.4	1.4	0.85	0.59
moys	1.26	4.7	3.7	3.8	4.8	3.15	4.7	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	
moyi	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		
Deuxième période (cinétique lente)												
	SFv m2f /m2s/f	Bilan hydrique du sol (sonde)		Echanges gazeux foliaires (poromètre ADC)			Efficience de l'eau (Ee)					
		ETR kg/m2s/f mm/f	ETR/SFv /m2f	TRu kg/m2f	TRu*SFv kg/m2s	PN/TRu gCO2/kg	TR est kg/m2s	/MSa gMS/kg	/MSa+r gMS/kg	/Epis gMS/kg		
1992 68/82jae												
Témoins												
ic30i	0.99			4.7	4.7	1.9	4.7	1.8	1.8	1.6		
hkpi	1.14			4.6	5.2	1.7	5.2	0.7	0.7	1.4		
moyi	1.06	9.4	8.9	4.7	4.9	1.8	4.9	1.2	1.2	1.5		
Stressés												
ic30s	0.56	1.6	2.9	3.3	1.8	2.3	1.6	1.2	1.2	1.1		
hkps	0.68	1.3	1.9	2.7	1.8	2.3	1.3			1.3		
moys	0.62	1.5	2.4	3.0	1.8	2.3	1.5			1.2		
1990 77/92jae												
Témoins												
ic30i	0.47											
ic27i	0.44											
hkpi	0.49											
moyi	0.47											
Stressés												
ic30s	0.21											
ic27s	0.27											
hkps	0.20											
moys	0.23											

m2f: m2 de feuilles vertes
m2s: m2 de sol

SFv: surface foliaire verte
TRu: transpiration unitaire
MSa: matière sèche aérienne
MSa+r: matière sèche aérienne et racinaire

PN: photosynthèse nette unitaire

1. Economie de l'eau du sol

La comparaison des quantités d'eau transpirée entre plantes stressées et témoins nécessite une estimation de la part de l'évaporation du sol. Afin d'obtenir un ordre de grandeur, on peut comparer l'évapotranspiration évaluée à la sonde à neutrons avec la transpiration du couvert estimée à partir des mesures de transpiration unitaire au poromètre et de l'indice de surface foliaire verte (m^2 feuilles vertes/ m^2 sol). Cette estimation suppose que la transpiration est homogène dans le couvert, hypothèse délicate en particulier en situation de stress où des régulations stomatiques plus fortes sur les brins secondaires ont pu être observées au champ comme en laboratoire (Nunès De Pinho, 1992).

En conditions de sécheresse, les transpirations moyennes ainsi obtenues s'avèrent proches des ETR estimées par le bilan hydrique du sol: 4.7 mm/j en première période et 1.5mm/j en deuxième période (tableau 13). Cela signifie qu'en phase de dessèchement sur une période de 14 jours, la part de l'évaporation a été négligeable et que les hétérogénéités de transpiration du couvert se compensent globalement. L'ETR mesurée à la sonde peut alors constituer une estimation de la transpiration des plantes.

Sur les témoins, selon la même démarche, la part de l'évaporation n'apparaît plus négligeable et serait de l'ordre de 3 mm/j en première période et 4 mm/j en seconde période, avec respectivement des transpirations moyennes de 7.5 mm/j et 5 mm/j. Dans le même temps, la transpiration unitaire des témoins est assez stable entre 4.4 et 4.7 mm/j ou kg/m^2 .

A la fin de la première période, le profil hydrique était pratiquement asséché sur un mètre et la quantité d'eau extraite variait entre 63 mm (HKP) et 69 mm (IC30), soit une quantité d'eau disponible sur un mètre de l'ordre de 70 mm. En schématisant, sans adaptation des plantes, c'est-à-dire avec la transpiration moyenne 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 génotypes, la variété HKP présente simultanément une surface foliaire verte plus importante (1.4 contre 1.1 m^2 feuilles/ m^2 sol) et une transpiration unitaire plus forte (3.2 contre 4.4 mm ou kg/m^2 feuilles).

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 des ressources en eau du sol. Les profils hydriques montrent à maturité un assèchement sur un mètre et un fonctionnement 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 floraison-remplissage du grain, les caractéristiques du système racinaire avant le déclenchement de la sécheresse sont certainement 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 (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.

En 1990, en conditions de dessèchement, la part de l'évaporation est d'autant plus négligeable que l'irrigation initiale était localisée. Les transpirations unitaires obtenues, en moyenne de 5.3 kg/m² feuilles, 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. La sénescence foliaire serait alors un processus rapidement mis en jeu par un dessèchement de l'horizon de surface (0-50 cm). Ce mécanisme prépondérant d'évitement morphologique de la déshydratation s'appuie vraisemblablement sur une faible tolérance cellulaire à la déshydratation du mil, comme le laisse supposer un potentiel hydrique létal relativement élevé (-3 MPa contre -13 MPa pour des graminées C4 fourragères, Ludlow et Muchow, 1988), ou une tolérance protoplasmique faible par rapport au sorgho (Nunès De Pinho, 1992).

2. Efficience de l'eau

L'efficience instantanée de l'eau (photosynthèse/transpiration) est remarquablement stable entre les deux génotypes. Elle n'est pas modifiée par la contrainte hydrique en première période (3.0 gCO₂/kg/m²feuilles), où le déficit hydrique foliaire se situe dans la gamme de la régulation stomatique (CRE > 75% ou $\Psi_H > -1.7$ MPa). Ensuite, l'effet de l'âge devient prépondérant dans la réduction de la photosynthèse et l'efficience de la transpiration unitaire décline nettement, mais de façon plus marquée sur les témoins (1.8 contre 2.3 gCO₂/kg sur les stressés, tableau 13).

L'efficience en matière sèche par m² de sol, calculée en intégrant la croissance racinaire, varie en première période autour de 3.0 g ms/kg sur les témoins et 2.3 g ms/kg sur les plantes stressées. HKP présente dans les deux cas des valeurs sensiblement supérieures (tableau 13). Contrairement à l'efficience instantanée, l'efficience globale en

accumulation de matière sèche diminue sous l'effet du déficit hydrique. Une explication serait une augmentation des coûts énergétique (respiration) de maintenance et de transferts des assimilats (remplissage des épis, croissance racinaire) en situation de contrainte hydrique.

L'efficacité 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 ($DPVS=3.5$ kPa), nous obtenons une valeur dont l'ordre de grandeur est comparable à celui obtenu dans des essais menés sur le mil dans différentes conditions climatiques, $E_e \cdot DPVS \approx 9$ g.kPa/kg d'eau (Squire, 1990).

En deuxième période, comme l'efficacité instantanée, l'efficacité globale diminue fortement avec des valeurs réparties entre 0.7 et 1.8 g de ms/kg d'eau.

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'efficacité (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'efficacité 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 vraisemblablement fonction de la précocité de floraison. Cela permettrait d'expliquer 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 modèle 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.

CONCLUSION

Nous avons observé en contre-saison chaude qu'en situation de déficit hydrique de fin de cycle, le mil tend à stabiliser son rendement final par le **maintien du nombre de grains** arrivés à maturité, ceci essentiellement par une "stratégie" d'**évitement morpho-phénologique** fondée sur une réduction rapide de sa transpiration, par **sénescence foliaire**, et un **accroissement de la partition** de la matière sèche vers les épis.

A l'échelle foliaire, la **régulation stomatique** peut réduire significativement la transpiration unitaire : elle devient maximale pour des contenus relatifs en eau inférieurs à 75% atteints après 10 jours sans irrigation. La baisse d'assimilation foliaire est essentiellement liée à la fermeture stomatique et le rapport photosynthèse/transpiration n'est pas significativement modifié par la contrainte. Par contre, la dégradation de l'efficacité globale en matière sèche suggère une augmentation des coûts énergétiques de maintenance et de transfert des assimilats (remplissage des épis, croissance racinaire).

A l'échelle cellulaire, la tolérance protoplasmique était équivalente entre les génotypes, et les processus de maintien de la turgescence cellulaire (ajustement osmotique, élasticité pariétale) et d'endurcissement protoplasmique, étaient absents ou peu significatifs.

Enfin, la **stabilité relative** du rendement final est accrue par une **floraison précoce** et un **rendement potentiel faible** qui, en fait, conditionnent respectivement les valeurs initiales de partition de la matière sèche en épis et de consommation en eau du sol.

Les deux principales limites expérimentales à la généralisation de nos travaux sont leur réalisation en contre-saison chaude, où le déficit de saturation de l'air est plus élevé qu'en saison des pluies, et l'utilisation d'un nombre limité de génotypes. Ces inconvénients semblent néanmoins mineurs compte tenu de la capacité naturelle du mil à supporter un fort déficit de saturation de l'air, de la distance génétique importante entre les deux cultivars étudiés (Tostain, 92), et finalement de la concordance de nos conclusions avec les résultats des autres équipes travaillant sur le mil au champ (ICRISAT) comme en laboratoire (P. Louguet, PARIS 12; J.F. Bois, ORSTOM-CEA Cadarache). Cependant, il faut retenir qu'à l'arrêt de l'irrigation en contre-saison chaude, l'intensité de la contrainte hydrique imposée aux plantes est supérieure à celle rencontrée naturellement en saison des pluies.

Au delà des résultats de la recherche, la réponse des paysans sahéliens aux sécheresses successives des dernières années est assez claire. Elle a engendré en particulier au Niger, la propagation du cultivar Ankoutess, réputé résistant et précoce, vers le sud et l'ouest du pays (Clément, 1985), et une diminution de la fumure organique et minérale qui, selon l'expression des paysans, "brûlerait" les plantes lors d'une sécheresse (Mège, 1990). Pour faire face à la diminution des rendements potentiels à l'hectare et à l'augmentation des besoins du fait de la pression démographique, la jachère est supprimée et les surfaces cultivées sont augmentées. Cette "adaptation" des systèmes de culture, efficace à court terme contre les risques de sécheresse, constitue de par la dégradation de la fertilité du sol qu'elle engendre, un danger pour la pérennité du système.

A partir de ces éléments, on peut proposer et réaffirmer certaines orientations de la recherche en amont de la création variétale. En tenant compte des conditions hydriques et minérales de culture du mil, il faudrait poursuivre et développer l'analyse des caractères fonctionnels et de la variabilité génétique liés :

- à la profondeur et à la densité d'enracinement des plantes à la floraison,
- aux relations entre le déficit hydrique du sol et les processus de réduction de la transpiration (sénescence foliaire et régulation stomatique),
- aux mécanismes de translocation et de partition de la matière sèche vers les grains.

Ces études contribuent et contribueraient à la définition d'idéotypes résistants, adaptés à des niveaux d'intensification assurant au moins la pérennité des systèmes de cultures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADJAHOSSOU F., LOUGUET P. et VIEIRA 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.
- ANAND KUMAR K., 1989. Pearl millet : current status and future potential. *Outlook on Agriculture*, **18**, 46-53.
- 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. *Experimental Agriculture*, **20**, 203-214, 215-224.
- 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.
- 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. *Australian Journal of Agricultural Research*, **38**, 37-48, 49-59.
- 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*). *Journal of Experimental Botany*, **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. *Annals of Botany*, **57**, 835-846.
- CHOPART J.L., 1983. Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agronomie Tropicale*, **38**: 37-51.
- CLEMENT J.C., 1985. Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'Ouest. Prospections et Collectes. IBPGR-ORSTOM. 230 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*. *Australian Journal of Plant Physiology*, **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. p 209-216.

- 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. Université Paris VII. Thèse de Doctotrat, 179 p.
- ELDIN M. 1991. Analyse des risques de déficit hydrique au cours des différentes phases phénologiques du mil précoce au Niger. Communication présentée au séminaire international: *Gestion agroclimatologique des précipitations*. CORAF/CILSS. Bamako (Mali). 9-13 Décembre 1991.
- 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., 1982. Osmotic adjustment to water stress in pearl millet in a controlled environment. *Journal of Experimental Botany*, **33**, 78-87.
- 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 Environment*, **5**, 147-154.
- LOUGUET P., 1988. Aspects physiologiques de la résistance à la sécheresse du Mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). 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.
- LUDLOW M.M., 1989. Strategies of response to water stress. In *Structural and fonctionnal responses to environmental stresses*. Eds K.H. KREEB, H. RICHTER and T.M. HINCKLEY. SPB Academic Publ., The Hague, The Netherlands. pp. 269-281.
- 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*. Eds F.R. BIDINGER and C. JOHANSEN C. ICRISAT, Patancheru, India. pp. 179-211.
- MAHALAKSHMI V. and BIDINGER F.R., 1986. Water deficit during panicle development in pearl millet : yield compensation by tillers. *Journal of Agricultural Sciences, Cambridge*, **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 Research*, **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.
- MEGE L., 1990. Les systèmes de production nigériens et leur adaptation à la sécheresse. Mémoire de fin d'étude ISTOM, 68p.

- 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.
- PASSIOURA J.B., 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, **43**: 117-121.
- PIERI C., 1989. *Fertilité des terres de savanes*. Bilan de trente ans de recherche et de développement au sud du Sahara. Ministère de la Coopération et CIRAD-IRAT, 444 p.
- 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.
- SIBAND P., 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *Agronomie Tropicale*, **38**, 27-36.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1986. *Climat de Niamey*. ICRISAT, Centre Sahélien, Compte Rendu des Travaux n°1. 36p.
- SQUIRE G.R., 1990. The physiology of tropical crop production. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 213p.
- TANNER C.B., SINCLAIR T.R., 1983. Efficient water use on crop production : research or research? In : *Limitations to efficient water use in crop production*. Taylor H.M., Jordan W.R., Sinclair T.R. (Eds). Madison, American Society of Agronomy, p. 1-27.
- 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.
- VACHAUD G., VAUCLIN M., CISSE L., 1991. Mesure in situ de la consommation en eau de cultures pluviales par humidimétrie neutronique. 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. p 275-288.
- WINKEL T. et DO F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L) R.Br.) à la sécheresse. *Agronomie Tropicale* (sous presse), **46**,4.

FORMATION

- *Janvier 1990, 1991, 1992* : conférences et travaux dirigés aux élèves de 5^{ème} année de la Faculté d'Agronomie de Niamey (CRESA) sur le thème "Méthodes d'étude de la résistance à la sécheresse des plantes cultivées au champ : cas du mil"

- *Juin-Août 1990* : L. MEGE, stage de fin d'études de l'Institut Supérieur Technique d'Outre-Mer : "Les systèmes de production nigériens et leur adaptation à la sécheresse", mémoire ISTOM, Le Havre, 68 p.

- *Mars-Septembre 1992* : F. DOLLON, stage de fin d'études de l'ENSA-Montpellier : "Analyse des échanges gazeux en réponse à un stress hydrique post-floral chez deux variétés de mil cultivées au champ", mémoire de DAA, ENSA-Montpellier, 68 p. + annexes

- *Thèses en préparation* :
 - DAOUDA OUSMANE S., Doctorat de l'Université Rennes 2 : "Rôle du système racinaire dans la résistance du mil à la sécheresse", soutenance prévue fin 1993;
 - DO Frédéric, Doctorat de l'Université Paris 7 : "Etude au champ des mécanismes morphologiques et physiologiques de résistance du mil à une sécheresse de fin de cycle", soutenance prévue fin 1993.

COMMUNICATIONS ET PUBLICATIONS

COMMUNICATIONS

DAOUDA OUSMANE S., 1989. Paramètres agro-physiologiques de la résistance du mil à un stress hydrique post-floral. II. Bilan hydrique et système racinaire. *Communication à la Réunion du Réseau APAMA, Ouagadougou, 20-25 Nov.1989.*

DAOUDA OUSMANE S., 1991. Caractérisation de la diversité hydrodynamique d'un sol ferrugineux tropical différencié sur sable dunaire en milieu soudano sahélien. *Communication présentée à l'International Workshop on Soil water balance in the sudano-sahelian zone, Niamey, Niger, 18-23 Février 1991.*

DAOUDA OUSMANE S., 1992. Rôle du système racinaire dans la résistance du mil à la sécheresse. *Communication à la Réunion Thématique "Mil", ORSTOM, Montpellier, 24-26 Nov.1992.*

DO F., 1989. Paramètres agro-physiologiques de la résistance du mil à un stress hydrique post-floral. I. Elaboration du rendement et paramètres morfo-physiologiques aériens. *Communication à la Réunion du Réseau APAMA, Ouagadougou, 20-25 Nov.1989.*

DO F., 1992. Mécanismes morfo-physiologiques de la résistance du mil à la sécheresse. II. Résultats expérimentaux. *Communication présentée à la Réunion Thématique "Mil", ORSTOM, Montpellier, 24-26 Nov.1992.*

WINKEL T., 1992. Mécanismes morfo-physiologiques de la résistance du mil à la sécheresse. I. Intérêt d'une approche agrophysiologique. *Communication présentée à la Réunion Thématique "Mil", ORSTOM, Montpellier, 24-26 Nov.1992.*

PUBLICATIONS

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 (*Pennisetum americanum* L.). *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 2: 51-65.

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. p 209-216.
- DO F., DAOUDA S. & MARINI P., 1989. Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse (cas d'un stress hydrique terminal). *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1: 57-74.
- DO F. & WINKEL T., 1993. Mécanismes morpho-physiologiques de la résistance du mil à la sécheresse. I. Intérêt d'une approche agrophysiologique. II. Résultats expérimentaux. In *Le mil en Afrique*, Collection "Colloques et Séminaires", éditions de l'ORSTOM, Paris. 15 p. + figures (sous presse).
- LOUGUET P., CANALE N., DESAGHER S., DO F., LAFFRAY D. & PRIEUR A., 1990. Mechanisms of drought resistance of pearl millet. 7th Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology, Umea, Sweden, Aug. 5-10, 1990. *Physiol. Plant.*, 79: A1-A152.
- 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. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 4: 25-34.
- WINKEL T. & DO F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum*) à la sécheresse. *Agronomie Tropicale*. (sous presse), 46, 4.