

LE POINT SUR...

synthèses, notes techniques et actualités

Cette rubrique est consacrée à des articles qui offrent au lecteur des mises au point, des notes techniques, des travaux de synthèse, dans le domaine de l'agronomie tropicale, s'ajoutant aux travaux originaux de recherche publiés par la revue.

Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à la sécheresse

T. WINKEL (1), F. DO (2)

RÉSUMÉ — Cette revue bibliographique fait le point sur onze caractères morphologiques et physiologiques susceptibles de contribuer à la résistance du mil à la sécheresse. La vigueur du développement initial, la remobilisation des réserves carbonées des tiges, l'extension continue du système racinaire et, dans certaines conditions, la réponse des stomates à la sécheresse de l'air sont des caractères de résistance au déficit hydrique clairement établis chez le mil. En revanche, l'ajustement osmotique et la résistance des tissus à la déshydratation semblent ne jouer qu'un rôle mineur. Aucune information n'est disponible sur la conductivité hydraulique de la plante entière, et celles concernant l'impact du déficit hydrique sur l'efficacité de la transpiration sont contradictoires. Le mode d'action et l'importance effective de chacun de ces caractères dans l'élaboration du rendement en conditions de déficit hydrique restent mal connus. Les progrès dans ce domaine passent par l'étude de l'intégration des processus morphologiques et physiologiques à l'échelle de la plante entière et par la recherche de leurs liens fonctionnels avec les déterminants de la survie et du rendement de la plante.

Mots-clés : mil, *Pennisetum glaucum*, résistance à la sécheresse, morphologie, transferts de carbone, racines, conductance hydraulique, stomates, ajustement osmotique.

Dans les agrosystèmes tropicaux, caractérisés par de faibles niveaux d'intrants et de fortes variations climatiques, l'amélioration durable de la production agricole doit privilégier la stabilité des rendements plutôt qu'une productivité maximale lors des années les plus favorables (JANSSENS *et al.*, 1990 ; LAL, 1990).

(1) ORSTOM, université Abdou Moumouni, Institut des radio-isotopes, BP 10727, Niamey, Niger.

(2) Coopération française, université Abdou Moumouni, Institut des radio-isotopes, BP 10727, Niamey, Niger.

La stabilisation de la production du mil — *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. ; synonymes : *P. typhoides*, *P. americanum* —, céréale de base des régions tropicales sèches, passe donc par l'identification de caractères de résistance au déficit hydrique. Ces caractères pourront ensuite servir de critères d'amélioration variétale (BIDINGER *et al.*, 1982) et de fondements à l'optimisation des techniques culturales (ANAND KUMAR, 1989).

Des études systématiques ont été menées sur le mil, à partir des années 70, par différents instituts (ICRISAT, IRAT, ISRA, ORSTOM) au Sahel et en Inde, avec au début une large priorité donnée à l'intensification de la culture. LUDLOW et MUCHOW

(1988) ont publié une évaluation critique des différents traits de la physiologie et du développement de la plante susceptibles d'améliorer la production d'une culture soumise à la contrainte hydrique. PASSIOURA (1977) définit cette production comme étant le produit de trois facteurs : la quantité d'eau consommée, l'efficacité de l'eau (biomasse totale produite par unité d'eau consommée), l'indice de récolte (biomasse de grains produite par unité de biomasse totale). Ces trois composantes du rendement résultent chacune de l'intégration, sur l'ensemble du cycle de végétation, des échanges d'eau et de carbone à l'échelle de la plante entière, ainsi que de l'allocation du carbone entre organes aériens et souterrains, organes végétatifs et reproducteurs.

Ces différents aspects du fonctionnement de la plante, couplés à des degrés divers, contrôlent sa croissance ainsi que sa fertilité et, en situation de déficit hydrique, sa capacité de survie (PEARCY *et al.*, 1987 ; CHAPIN, 1991). Celle-ci met en œuvre des mécanismes qui accroissent les ressources en eau de la plante en même temps qu'ils limitent ses pertes par transpiration. Le fonctionnement hydrique et carboné de la plante s'en trouve directement affecté, et à travers lui la production finale. La résistance à la sécheresse d'une plante cultivée se définit alors comme sa capacité à maintenir la production de grain malgré le déficit hydrique.

Les données sur le mil analysées ici proviennent d'une cinquantaine d'articles portant sur les relations hydriques, la production et le transfert d'assimilats, ainsi que l'élaboration du rendement. Alors que BINDER *et al.* (1982) puis HUDA *et al.* (1984) signalaient le manque de connaissances concernant la physiologie, la croissance et le développement du mil, l'objectif de ce travail est de déterminer si les informations disponibles dans la bibliographie permettent déjà d'identifier clairement des caractères de résistance du mil à la sécheresse, résistance prise dans le sens agro-écologique de stabilité du rendement.

Calage du cycle végétatif sur la durée de la saison des pluies

Cette propriété est essentielle pour l'optimisation de l'utilisation des ressources en eau et la stabilité interannuelle de la production (DANCETTE, 1983). La zone de culture du mil est comprise entre les isohyètes 150 et 800 mm et la durée du cycle végétatif va de 70 jours pour les variétés hâtives à 180 jours pour les plus tardives. Dans la zone typiquement sahéenne (précipitations inférieures à 600 mm), les

prospections réalisées par l'IBPGR et l'ORSTOM (CLEMENT, 1985) ont montré que la majorité des mils cultivés sont de type précoce ou intermédiaire (intervalle de 70 à 90 jours entre semis et récolte). Leur cycle de végétation paraît correctement calé sur la durée moyenne de la saison des pluies : au Niger, par exemple, cette durée va de 99 jours au sud-ouest à 67 jours au sud-est du pays (SIVAKUMAR, 1988). Cependant, les variations intra-annuelles de la pluviosité exposent la culture à des périodes de sécheresse atteignant fréquemment 10 jours consécutifs, notamment en phase de formation des talles puis de maturation des épis : de 0 à 20 jours puis entre 80 et 90 jours après le semis (SIVAKUMAR, 1986). Des caractères morphologiques et physiologiques contrôlant la croissance, le développement et la consommation en eau de la plante peuvent jouer un rôle important dans la résistance du mil face à ces sécheresses intermittentes.

Production et distribution des assimilats

Plasticité du développement végétatif

L'appareil végétatif du mil se caractérise par une importante production de talles, pouvant représenter jusqu'à 70 % de la biomasse totale de la plante (AZAM-ALI *et al.*, 1984). Cette « banque » de matière sèche et d'éléments nutritifs, disponible durant presque tout le cycle de végétation, peut servir de tampon face aux fluctuations du milieu (SIBAND, 1983 ; JANSSENS *et al.*, 1990). La précocité du tallage, qui conditionne en partie le nombre de talles émises ultérieurement, semble sous contrôle génétique (PEARSON, 1975). Le développement asynchrone de ces talles (LAMBERT, 1983) et les possibilités d'étalement de leur floraison (SIBAND, 1981 ; MAHALAKSHMI *et al.*, 1987) assurent le maintien d'un potentiel de croissance dans le cas où les brins maîtres et les premières talles seraient affectés par un épisode sec en cours de saison.

Cette flexibilité limite donc, à l'échelle de la plante entière, les risques liés au caractère déterminé du développement de chaque tige (JORDAN, 1983). MAHALAKSHMI et BINDER (1986) ainsi que BINDER *et al.* (1987) démontrent que la perte en poids de grains sur le brin maître occasionnée par un déficit hydrique précoce peut être partiellement, voire entièrement, compensée par l'accroissement de la production des talles. Cet accroissement résulte de la multiplication du nombre de talles fertiles et, secondairement, de

l'augmentation du nombre de grains par épi. Les mécanismes en jeu ne sont pas totalement élucidés : l'accumulation d'acide abscissique dans le brin maître provoquerait une perte de dominance apicale suivie d'une multiplication des talles, tandis que l'atténuation de la compétition entre talles et brin maître favoriserait un plus grand nombre de grains par épi sur les talles. Ce phénomène de compensation, mis en évidence au champ, n'a pas été observé dans l'essai de culture en pot mené par CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989). Dans ce cas, il est possible que les racines, dont le développement est restreint par la culture en pot, ne puissent alimenter la reprise de croissance des talles.

Le tallage détermine aussi largement la surface foliaire et la consommation en eau de la plante. En situation de déficit hydrique, AZAM-ALI *et al.* (1984) observent que le nombre et la survie des talles varient en sens inverse de la densité de plantation, ce qui laisse supposer un ajustement de la surface foliaire verte à la disponibilité en eau et en lumière de la plante. Selon AZAM-ALI (1983), les changements d'indice foliaire ont plus d'influence sur l'utilisation de l'eau par le mil que les facteurs proprement physiologiques (conductance stomatique, par exemple), ou atmosphériques (hygrométrie, par exemple). Les expériences de BLACK et SQUIRE (1979) montrent toutefois que les deux types de réponse ne s'excluent pas : la conductance stomatique diminue à mesure que la surface foliaire verte totale de la plante s'accroît. A l'inverse, une réduction de la surface transpirante par plante entraîne une augmentation de la conductance des feuilles restantes, avec restauration partielle de la sensibilité des stomates au déficit de saturation de l'air.

Dans l'épi, des phénomènes compensatoires pourraient également intervenir entre le nombre et le poids des grains, deux composantes déterminées à des phases différentes du cycle, et donc dans des conditions de croissance éventuellement très contrastées. Mais, chez le mil, l'augmentation du poids des grains suffit rarement à compenser la baisse du nombre de grains par épi (FUSSEL *et al.*, 1980 ; ONG et MONTEITH, 1985). Face à un déficit de milieu de cycle, le développement asynchrone des talles reste le principal facteur de maintien du rendement en limitant la baisse du nombre total de grains (BIDINGER *et al.*, 1987).

Remobilisation des assimilats vers le grain

Dans le cadre d'expériences en serre, en l'absence de déficit hydrique, environ 40 % de la matière sèche totale synthétisée durant la phase de remplissage des grains sont alloués aux épis, ce pourcentage étant relativement indépendant de la température (SQUIRE, 1989). Une partie importante de la croissance des

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

Il ne semble pas que des expériences comparables, utilisant le ^{14}C ou les dosages de glucides, aient été réalisées pour étudier précisément l'impact du déficit hydrique sur le remplissage des grains. Mais, d'une façon générale, il est admis que la contrainte hydrique réduit les capacités de synthèse des feuilles, ainsi que les transferts d'assimilats. Ce ralentissement des transferts résulterait d'ailleurs plus de la réduction de l'activité des feuilles que d'un effet direct sur le système de translocation (JONES, 1983). Un déficit hydrique durant la phase de remplissage des grains pourrait donc affecter directement la production finale. Or, même dans le cas où la sécheresse provoque un arrêt de la croissance de la plante entière, le développement des épis se poursuit, corrélativement à une diminution du poids de matière sèche des tiges (AZAM-ALI *et al.*, 1984). Comparant les productivités du mil, du sorgho et du maïs soumis à différents types de déficit hydrique, MUCHOW (1989) explique la plus

grande stabilité de rendement du mil en faisant l'hypothèse d'une remobilisation vers les grains des assimilats de la période préflorale. SIBAND (1981) avait déjà suggéré une redistribution des composants minéraux et glucidiques par régression de talles au profit des talles fructifères.

GALLAGHER *et al.* (1976) ainsi que BIDERGER *et al.* (1977) ont montré, chez le blé, que la contribution relative des assimilats de la période préflorale au remplissage des grains peut augmenter sensiblement en cas de déficit hydrique prolongé, mais sans qu'un accroissement de leur contribution absolue soit clairement établi. Cette remobilisation des assimilats garantit une certaine stabilité du rendement en suppléant à la baisse de l'activité photosynthétique des feuilles due à un déficit hydrique de fin de cycle (PHELOUNG et SIDDIQUE, 1991, sur le blé). Augmentant l'indice de récolte sans modifier la consommation totale en eau, elle améliore aussi l'efficacité de l'eau en termes de production de grains. Bien que l'intérêt potentiel d'un tel processus soit évident, son importance réelle reste à démontrer dans le cas du mil. Pour d'autres céréales, la contribution de la matière sèche préflorale au poids de grains à la récolte atteindrait 40 % chez le riz, 20 % chez le blé et seulement 12 % chez le sorgho (références citées par EVANS et WARDLAW, 1976).

Ces variations dans la redistribution dépendent évidemment des conditions d'application de la contrainte hydrique. Mais la variabilité génotypique de cette réponse à la sécheresse est également démontrée, notamment chez le blé (BLUM *et al.*, 1983 ; PHELOUNG et SIDDIQUE, 1991), ce qui ouvre des voies intéressantes d'amélioration variétale. Chez le mil, elle reste encore mal connue, bien que les travaux de SIBAND (1981, 1983) indiquent de grandes différences intervariétales concernant la dynamique de régression des talles (la chute du nombre de talles après l'épiaison variant de 0 à 50 % selon les lignées). Mais, là encore, le facteur hydrique n'était pas inclus dans le protocole expérimental.

Maintien de la surface foliaire verte

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

Pour LUDLOW et MUCHOW (1988), le maintien de la surface foliaire est conditionné par le seuil d'état hydrique létal, le métabolisme azoté et l'intensité de la fonction puits des épis en développement. Chez le mil, ayant constaté un lien direct entre les premiers stades de croissance de la panicule et l'activité stomatique de la feuille sous-jacente, HENSON et MAHALAKSHMI (1985) suggèrent que cette activité est soutenue par un renforcement de la fonction puits des épis. D'une part, le développement des épis stimulerait la photosynthèse, tendant ainsi à diminuer la concentration en CO₂ intercellulaire, d'autre part, il favoriserait l'exportation d'acide abscissique hors de la feuille, deux processus connus pour augmenter la conductance stomatique. Quant au métabolisme azoté, BISWAS et MANDAL (1987) considèrent que, en phase de remplissage des grains, la demande limitée de ces derniers en azote permet de préserver également l'intégrité fonctionnelle des feuilles et diffère ainsi la sénescence de la plante.

Ces résultats attestent l'existence chez le mil des mécanismes mentionnés par LUDLOW et MUCHOW (1988). Ils ont cependant été obtenus en l'absence de tout déficit hydrique et l'impact de courtes périodes de sécheresse sur le maintien et le fonctionnement du système foliaire du mil reste à étudier. Do *et al.* (1989) observent en plein champ qu'une sécheresse postflorale provoque, après seulement sept jours de déficit, une réduction de 50 % de la surface foliaire verte. Par ailleurs, le potentiel hydrique létal relativement élevé trouvé chez le mil (- 3 MPa contre - 13 MPa pour des graminées C4 fourragères ; LUDLOW et MUCHOW, 1988) laisse supposer que sa tolérance à la déshydratation est faible. A priori, sa capacité à maintenir sa surface foliaire verte est donc elle-même limitée, ce qui rejoint l'idée selon laquelle le mil évite la déshydratation (par régression des talles notamment) plus qu'il ne la tolère.

Extraction et utilisation de l'eau

Vigueur précoce

Un développement rapide de la culture peut avoir des effets opposés selon la distribution des pluies au cours du cycle. Couvrant rapidement le sol, une culture vigoureuse va limiter les pertes en eau par évaporation du sol, au bénéfice de la transpiration, et intercepter rapidement le maximum de lumière. Par ailleurs, la baisse de capacité photosynthétique des feuilles avec l'âge et le rôle crucial de la biomasse

accumulée à la floraison dans la détermination du potentiel de production expliquent l'importance d'un établissement rapide et vigoureux de la culture.

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

Comparant la croissance pondérale de plantules de mil, de sorgho et de maïs, SIBAND (1981) observe que, si la germination du mil est très rapide (24 à 48 heures après l'humectation), sa vitesse de croissance initiale reste inférieure à celle des deux autres espèces. La taille des grains jouerait ici un rôle limitant : des grains petits comme ceux du mil facilitent l'absorption de l'eau, donc la germination, mais leurs réserves limitées laissent rapidement la plante tributaire de ses propres capacités d'assimilation (la dépendance vis-à-vis de la photosynthèse est presque totale à partir du 6^e jour). La qualité des grains, qui dépend des conditions de milieu durant leur formation et leur stockage, affecte l'expression du potentiel génétique contrôlant la vitesse d'émergence et la survie des plantules soumises à la sécheresse (STOMPH, 1990). Ces différences variétales concernent essentiellement la vitesse d'apparition des premières feuilles. La croissance aérienne des plantules de mil est exponentielle, permettant une augmentation rapide de leur capacité d'interception de la lumière. Quant à la croissance racinaire, elle reste linéaire dans les 4 à 6 premiers jours après l'émergence, tournée essentiellement vers l'élongation verticale de la racine séminale. Par la suite, ce caractère accélère la colonisation en profondeur du sol pendant la phase de croissance racinaire exponentielle qui correspond à l'apparition des racines nodales (SIBAND, 1981). L'émission autant que la croissance des racines nodales sont très étroitement corrélées avec celles des feuilles (GREGORY, 1986 ; STOMPH, 1990). La relation forte trouvée entre le développement des racines et la température des méristèmes aériens suggère qu'il y a un effet indirect par apport d'assimilats ou d'hormones aux racines (GREGORY, 1983).

Profondeur et densité d'enracinement

Dans les sols filtrants qui forment le substrat habituel du mil, la disponibilité en eau de la plante dépend

étroitement des possibilités d'extension de son système racinaire. Un enracinement important et vigoureux favorise la croissance aérienne en augmentant la quantité globale d'eau absorbée, limite les conséquences d'un déficit pluviométrique brutal lors de certaines phases critiques du cycle, et contribue donc à maintenir un rendement élevé.

La vitesse de progression du front racinaire et le degré de colonisation du sol sont les caractéristiques majeures définissant l'enracinement d'une plante. Selon CHOPART (1980, 1983), ces caractéristiques se rapprochent chez le mil de l'optimum pour un sol sableux, particulièrement en fin de cycle. En effet, l'avance rapide du front racinaire (2 cm par jour les 15 premiers jours, 3,5 cm jusqu'à la montaison, pour une densité de 3 plantes par m²) permet à la plante de dépasser au plus tôt les horizons superficiels soumis directement à l'évaporation et détermine une profondeur d'enracinement — donc une réserve hydrique potentielle — importante à la floraison. Les essais comparant plusieurs densités de plantation indiquent que la compétition interindividuelle peut accroître encore sensiblement cette vitesse : AZAM-ALI *et al.* (1984) obtiennent jusqu'à 7,1 cm par jour en phase de montaison, pour une densité de 11,5 plantes par m². Par ailleurs, CHOPART (1983) démontre que la colonisation du sol (évaluée par la distance moyenne entre les racines) progresse jusqu'en fin de cycle, aboutissant à une occupation dense de l'ensemble du profil, aussi bien en surface (horizons riches en éléments minéraux) qu'en profondeur (horizons plus humides). Cette croissance racinaire tardive pourrait être stimulée en situation de déficit hydrique (Do *et al.*, 1989).

Cependant, la profondeur et la densité racinaires ne suffisent pas à caractériser la capacité réelle de la plante à extraire l'eau du sol. Ainsi, GREGORY (1982) et PAYNE *et al.* (1990) observent que, en fin de cycle et même en situation de sécheresse, une quantité importante d'eau peut rester non utilisée dans la partie inférieure de la zone racinaire. Pour GREGORY (1982), cela s'explique par une densité racinaire insuffisante en profondeur, conséquence de l'arrêt probable de croissance des racines dès la floraison. CHOPART (1980, 1983) observe un ralentissement et non un arrêt complet de cette croissance après l'épiaison. A ce stade, la densité racinaire entre 40 et 100 cm de profondeur est d'environ 0,1 cm de racines par cm³ de sol. PASSIOURA (1983), utilisant un modèle théorique non spécifique au mil, estime qu'une densité racinaire effective de 0,1 cm cm⁻³ suffit à extraire en 10 jours 50 % de l'eau disponible dans le sol.

Cette estimation suppose une densité racinaire parfaitement uniforme et une absorption de l'eau équivalente sur toutes les portions du système racinaire. Dans la réalité, une densité racinaire

moyenne cache une hétérogénéité spatiale diminuant l'extraction potentielle de chaque racine (BRUCKLER *et al.*, 1991). Par ailleurs, l'absorption de l'eau peut se trouver d'une part localisée sur une portion très réduite des racines, d'autre part ralentie par la résistance hydraulique interne de la plante. Pour du blé cultivé en pleine terre sans irrigation, PASSIOURA (1980) constate qu'un tiers seulement du système racinaire sert à l'absorption d'eau. Cette observation concorde avec celles de McCULLY et CANNY (1988) ainsi que WENZEL *et al.* (1989), montrant, sur plusieurs variétés de maïs et de sorgho cultivées au champ, que près des deux tiers de la longueur totale des racines comportent des vaisseaux de xylème indifférenciés dont la conductance à l'eau est très faible. Extérieurement, ces zones immatures se caractérisent par la présence d'une gangue de sol sur la partie distale des racines, phénomène observé chez de nombreuses autres espèces, y compris le mil.

Contrairement à ce qui est généralement admis, les transferts hydriques se feraient donc principalement au travers des parties âgées du système racinaire, axes principaux ou ramifications, où la conductivité hydraulique du xylème serait plus élevée que dans les racines jeunes qu'ils portent (McCULLY et CANNY, 1988). Cependant, même dans les régions matures, le nombre et le diamètre des vaisseaux conducteurs peuvent aussi limiter les transferts hydriques (ces caractères, considérés comme des adaptations à la sécheresse, seront discutés en traitant de la conductance hydraulique de la plante entière).

Conductance hydraulique de la plante entière

Cette caractéristique intègre la conductance hydraulique des racines — seule considérée par LUDLOW et MUCHOW (1988) — dans la capacité globale de la plante à transférer l'eau depuis l'interface sol-racines jusqu'à l'interface feuilles-atmosphère. Elle est déterminée par la conductance hydraulique des vaisseaux conducteurs des racines et des parties aériennes, par le degré d'ouverture des stomates et/ou par le gradient d'humidité de l'air entre l'intérieur et la surface de la feuille. MEINZER et GRANTZ (1990) ont montré chez la canne à sucre que la conductance hydraulique totale est en équilibre dynamique avec la surface foliaire de la plante et l'humidité de l'air, assurant l'homéostasie de l'état hydrique interne et de la transpiration.

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

hydrique en phase de remplissage des grains (PASSIOURA, 1977).

La conductivité hydraulique du xylème est fonction du diamètre et du nombre des vaisseaux. L'étroitesse et le nombre réduit des vaisseaux dans le xylème favorisent l'économie de l'eau par la plante, en même temps qu'ils limitent les risques de cavitation dans le système conducteur. Pour les racines de blé, ces caractères anatomiques paraissent déterminés génétiquement et servent de critères de sélection de cultivars résistants à la sécheresse (RICHARDS, 1987). Chez le mil, ils ne semblent pas avoir été étudiés, pas plus que les caractéristiques hydrauliques qu'ils déterminent.

Régulation stomatique

La fermeture, même partielle, des stomates au cours de la journée limite instantanément les pertes en eau par transpiration, évite la déshydratation de la plante et — à plus long terme — préserve la réserve hydrique du sol, contribuant ainsi à stabiliser le rendement. Cependant, le flux de transpiration étant indissociable du flux d'absorption du CO₂, une diminution de la conductance des stomates limite directement l'assimilation carbonée, et réduit ainsi l'efficacité instantanée de la transpiration (BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI, 1989).

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

En situation d'alimentation hydrique insuffisante, la production par les racines de signaux chimiques contrôlant l'ouverture stomatique a été démontrée chez de nombreuses espèces. On se reportera à ce propos au débat entre KRAMER (1988), PASSIOURA (1988) et SCHULZE *et al.* (1988). Concernant le mil, les travaux de HENSON (1981 *a, b*) et HENSON *et al.* (1983 *a*) ont démontré la sensibilité des stomates à l'acide abscissique endogène. Cette sensibilité diminuerait en

cours de floraison, favorisant ainsi la fonction puits des épis par le maintien de l'ouverture stomatique (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985). Mais aucun lien avec l'état hydrique des racines n'a été recherché.

En revanche, l'influence directe du déficit de pression de vapeur saturante de l'air (DPVS) sur le fonctionnement stomatique du mil a été établie au champ en contre-saison froide par SQUIRE (1979) et en serre par BLACK et SQUIRE (1979). Un DPVS passant de 1,5 à 2,5 kPa en 30 minutes provoque dans le même temps une diminution de 50 % environ de la conductance stomatique. La réponse au DPVS est sensiblement plus forte dans les feuilles intermédiaires (les plus nombreuses) que dans les feuilles supérieures. Cela suggère que l'alimentation en eau est préférentiellement maintenue vers les feuilles les plus jeunes lorsque la demande évaporative est forte (SQUIRE, 1979 ; DO *et al.*, 1989). L'effet du DPVS est également moins marqué chez des plantes soumises à une contrainte édaphique, leur conductivité stomatique maximale étant très réduite même sous un DPVS modéré. Cependant, chez ces mêmes plantes, une réduction de la surface foliaire verte entraîne une augmentation de la conductance des stomates, avec rétablissement partiel de leur sensibilité au DPVS (BLACK et SQUIRE, 1979).

En dépit de l'homéostasie de l'état hydrique interne assurée par la régulation stomatique, un DPVS élevé entraîne un ralentissement de la croissance foliaire (SQUIRE et ONG, 1983 ; SQUIRE *et al.*, 1983). La baisse de production finale de matière sèche qui en résulte est toutefois limitée : chez des plants de 50 jours, en conditions contrôlées, soumis depuis le semis à un DPVS supérieur à 6 kPa, la baisse de production de matière sèche par rapport au témoin est seulement de 10 % (SQUIRE *et al.*, 1986). Ces résultats confortent la thèse de BIDERGER *et al.* (1982) selon laquelle les mécanismes d'adaptation à la contrainte atmosphérique optimisent également l'assimilation carbonée.

Efficiences hydrique

Définie comme la quantité de carbone fixée par unité d'eau transpirée, l'efficacité hydrique est une propriété intrinsèque de la feuille, à la différence de l'efficacité hydrique de la culture qui, elle, en plus de l'eau consommée par la plante, inclut l'eau s'évaporant du sol (TANNER et SINCLAIR, 1983). L'efficacité hydrique dépend à la fois de la capacité d'assimilation photosynthétique de la feuille ($\text{mg CO}_2 \text{ fixé cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et de la conductance foliaire pour la vapeur d'eau ($\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Une efficacité élevée, résultat d'une augmentation de l'activité photosynthétique relativement à la transpiration, peut accroître la

production totale de matière sèche, et par conséquent le rendement potentiel, éventuellement sans modifier la consommation en eau totale de la culture (à surface foliaire égale). En revanche, si l'augmentation d'efficacité résulte d'un maintien de l'assimilation, concomitant avec une diminution de la transpiration (sous l'effet d'un déficit hydrique, par exemple), elle se traduira par une économie des réserves en eau du sol, favorisant l'évitement de la déshydratation et une plus grande stabilité de la production de grains.

Là encore, peu d'informations sont disponibles concernant le mil. D'une façon générale, son métabolisme de type C4 lui confère une efficacité hydrique à peu près double de celle des plantes en C3 : la carboxylation en deux étapes des espèces en C4, en concentrant le CO_2 dans les cellules de la gaine, améliore le rendement de la RuBP carboxylase et donc, à conductance stomatique égale, l'assimilation photosynthétique (PEARCY *et al.*, 1987). La variabilité génétique de ce caractère chez le mil reste cependant inconnue. Elle est d'ailleurs contestée chez de nombreuses autres espèces cultivées (TANNER et SINCLAIR, 1983 ; RICHARDS, 1987 ; LUDLOW et MUCHOW, 1988).

Concernant l'efficacité instantanée de la transpiration, BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI (1989) observent sur du mil en pot, soumis à un dessèchement rapide de son substrat, une chute importante de l'efficacité mesurée en milieu de journée (-75 à -80 % du témoin irrigué, en saison humide et en saison sèche respectivement). Dans de telles conditions, la contrainte hydrique affecterait donc davantage la photosynthèse que la transpiration, et cela d'autant plus que la sécheresse de l'air est accentuée. BLUM et SULLIVAN (1986), comparant sept cultivars de mil, font une constatation opposée, avec une efficacité de la transpiration multipliée par trois sous l'effet d'une contrainte hydrique. En dehors des conditions expérimentales particulières de cette étude (plantules en culture hydroponique, contrainte hydrique obtenue par application de polyéthylène-glycol), il faut noter que l'efficacité de la transpiration en situation de contrainte hydrique est donnée avec un coefficient de variation intercultivars de 148 % et sans indication de la période d'intégration des mesures de flux.

Par ailleurs, McPHERSON et SLATYER (1973) ainsi que FUSSEL *et al.* (1980) ont constaté chez le mil des variations importantes de l'activité photosynthétique sous l'effet de changements de température et du vieillissement des feuilles. Ces variations, qui ne sont pas indépendantes de celles du fonctionnement stomatique, sensible aux mêmes facteurs, compliquent certainement l'étude de l'efficacité de la transpiration.

Ajustement osmotique

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

HENSON (1982) et HENSON *et al.* (1982) ont démontré l'existence, en même temps que la variabilité génétique, de ce mécanisme chez le mil en conditions contrôlées et au champ. Ils constatent que l'intensité de l'ajustement osmotique est reliée linéairement au déficit hydrique du sol (estimé par le potentiel hydrique foliaire de base), qu'elle est plus forte sur les feuilles en cours de croissance que sur celles ayant achevé leur développement, et qu'elle n'est pas accrue par un déficit hydrique antérieur. Ils observent également que l'ajustement osmotique ne persiste pas plus de 24 heures après la réhydratation de la plante. Enfin, le processus d'ajustement se déroule à l'échelle de la journée, avec une intensité comparable à celle observée à l'échelle saisonnière (environ 0,25 MPa). Cet ajustement diurne conduit, à potentiel hydrique foliaire égal, à une turgescence plus forte l'après-midi que le matin, ce qui favoriserait la croissance foliaire en la faisant bénéficier des solutés accumulés en début de journée. Toutefois, devant les ajustements osmotiques assez faibles trouvés chez le mil (0,1 à 0,5 MPa, contre 0,4 à 0,9 MPa chez le sorgho, par exemple), on peut douter de l'importance réelle d'un tel mécanisme pour la résistance à la sécheresse de cette culture (HENSON *et al.*, 1982 ; LAFFRAY *et al.*, 1986).

BLUM et SULLIVAN (1986) tentent de préciser ce point en examinant l'importance relative, en termes d'adaptation à la sécheresse, d'une dizaine de caractéristiques du fonctionnement hydrique et de la croissance chez le mil et le sorgho. Ils concluent que l'ajustement osmotique est la seule variable à présenter une bonne corrélation avec l'aridité de la

région d'origine des différents cultivars testés, alors que LAFFRAY *et al.* (1986) n'observent aucun lien significatif. En outre, l'ajustement osmotique caractérise des plantes ayant un flux de transpiration instantané élevé, une croissance peu inhibée par le déficit hydrique et une sénescence foliaire réduite. Cependant, ces auteurs rejoignent HENSON *et al.* (1982) pour conclure que le degré d'ajustement osmotique du mil reste faible, comparé à celui d'autres céréales, et que d'autres facteurs (plasticité phénotypique, caractéristiques racinaires, etc.) doivent aussi jouer un rôle dans l'adaptation du mil à la sécheresse. L'élasticité des parois cellulaires, en particulier, peut permettre de maintenir la turgescence d'une plante soumise à un déficit hydrique. Mais, là encore, les résultats de HENSON *et al.* (1982) ainsi que de CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989) n'indiquent pas une contribution significative de cette propriété à la résistance à la sécheresse du mil.

Seuil d'état hydrique létal

La tolérance d'une plante à la déshydratation peut se mesurer par le seuil de teneur en eau relative ou de potentiel hydrique foliaire pour lequel ses feuilles commencent à dépérir (LUDLOW et MUCHOW, 1988). Des valeurs seuils faibles indiquent une capacité de survie importante des organes aériens. Cependant, la définition de ce seuil létal reste imprécise (quel pourcentage de flétrissement de la feuille, ou de la plante entière, retenir comme point critique ?) et il n'a guère de signification physiologique : chez le mil, le seuil létal de potentiel hydrique foliaire se situerait vers - 3 MPa (LUDLOW et MUCHOW, 1988) alors que la photosynthèse nette cesse à - 2 MPa environ (BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI, 1989) et que le potentiel à turgescence nulle est voisin de - 1,3 MPa (HENSON *et al.*, 1982).

Au niveau cellulaire, la tolérance à la déshydratation est reliée au maintien de l'intégrité des membranes et de l'activité enzymatique. La résistance protoplasmique et la stabilité du système enzymatique de différents cultivars de mil montrent une corrélation positive avec l'aridité de leur région d'origine, et semblent s'opposer aux caractères d'évitement de la déshydratation : régulation stomatique, maintien d'une teneur en eau élevée (DASSA-GIRARD, 1987).

Discussion

On dispose, on le voit, d'un ensemble d'informations nombreuses et disparates sur différents traits morpho-physiologiques susceptibles d'améliorer la résistance

du mil à la sécheresse. En simplifiant, on peut distinguer deux types de processus : les processus essentiellement morphologiques, agissant à moyen et à long terme, et concourant à la plasticité de développement de l'appareil végétatif ; les processus physiologiques à court terme, tels que la fermeture partielle des stomates ou l'ajustement osmotique. Les deux catégories de réponse ont été reconnues chez le mil, mais leur mode d'action et leur importance effective dans sa résistance à la sécheresse soulèvent encore de nombreuses questions.

La plasticité du développement végétatif peut aboutir à une réduction de la transpiration par une sénescence foliaire rapide, ou à une compensation des pertes de rendement entre talles et brins maîtres. Mais elle implique des processus encore mal connus de redistribution des assimilats entre organes. Des études par marquage radioactif ont porté sur ces transferts carbonés en phase de remplissage des grains, mais aucune n'a considéré précisément l'impact d'un déficit hydrique et donc la place de ces transferts dans la résistance à la sécheresse du mil. Les éventuels délais de stockage des assimilats dans les feuilles et les tiges avant leur accumulation dans les grains restent mal connus (FUSSEL *et al.*, 1980). Le déterminisme des relations sources-puits, et notamment le lien entre la cinétique de migration des assimilats à partir des feuilles et la présence des épis, est également controversé (JACQUINOT, 1970 ; HENSON et MAHALAKSHMI, 1985). Enfin, les différences variétales dans la remobilisation du carbone en réponse à un déficit hydrique n'ont pas été élucidées, alors qu'elles ont pu être attestées chez le blé et ouvrent des perspectives nouvelles d'amélioration variétale (BLUM *et al.*, 1983).

La morphologie du système racinaire constitue un autre aspect de la plasticité de développement du mil. Sa grande vitesse de croissance initiale permet une colonisation rapide et profonde du sol. La progression du front racinaire jusqu'en fin de cycle (CHOPART, 1980, 1983 ; Do *et al.*, 1989) pourrait accroître sensiblement la ressource en eau d'une culture soumise à une sécheresse terminale. Mais l'incidence d'un déficit hydrique sur cette croissance racinaire tardive n'est pas connue. Elle pourrait dépendre notamment du déterminisme de l'allocation du carbone entre les différents organes, en particulier de la priorité existant entre épis et racines durant la période de déficit hydrique.

L'importance de l'extension du système racinaire pour une exploitation plus complète des ressources en eau du sol pose la question de la densité racinaire suffisante pour l'extraction de l'eau disponible dans les différents horizons. Entre 50 et 100 cm de profondeur, la densité racinaire de mils non irrigués, au stade épiaison, va de 0,1 à 0,4 cm cm⁻³ (CHOPART, 1980 ;

GREGORY, 1982). Bien qu'une telle densité ne permette pas une exploitation complète des ressources en eau du sol, CHOPART (1980, 1983) la juge suffisante pour assurer, en cas de sécheresse, une alimentation hydrique satisfaisante de la plante, sans risquer d'épuiser les réserves en eau du sol. L'influence de la structure du xylème racinaire sur les capacités d'absorption et de transport de l'eau, démontrée chez le blé, le maïs et le sorgho (RICHARDS, 1987 ; McCULLY et CANNY, 1988 ; WENZEL *et al.*, 1989), ne semble pas avoir été étudiée chez le mil.

En revanche, plusieurs aspects du fonctionnement stomatique du mil sont connus. La fermeture des stomates en réponse aux hormones endogènes a été montrée (HENSON, 1981 *a, b* ; HENSON *et al.*, 1983 *a*). Mais aucun lien n'ayant été recherché avec l'état hydrique de la rhizosphère, l'interprétation ne peut être poussée dans le sens d'une régulation directe de l'ouverture des stomates par des signaux racinaires émis en réponse au dessèchement du sol. L'ajustement de la conductance stomatique à la surface foliaire de la plante entière a été clairement établi chez le mil (BLACK et SQUIRE 1979). Les travaux de MEINZER et GRANTZ (1990) sur la canne à sucre démontrent que cet ajustement joue un rôle essentiel dans la coordination du flux de transpiration avec les capacités d'absorption et de transport de l'eau par la plante, aboutissant à stabiliser son état hydrique interne. Chez le mil, BLACK et SQUIRE (1979) ainsi que HENSON et MAHALAKSHMI (1985) observent effectivement que la régulation stomatique ne s'accompagne d'aucun changement notable du potentiel hydrique foliaire. Cette homéostasie de l'état hydrique de la plante pourrait contribuer à optimiser l'assimilation carbonée durant tout le cycle de développement du mil (BIDINGER *et al.*, 1982). Ce point n'est toutefois pas éclairci par les mesures de l'efficacité instantanée de la transpiration, les informations disponibles, obtenues dans des conditions artificielles, étant contradictoires (BALA SUBRAMANIAN et MAHESWARI, 1989 ; BLUM et SULLIVAN, 1986).

Dans l'ensemble, l'intérêt effectif des caractères supposés de résistance du mil à la sécheresse reste mal connu, que ce soit dans les essais au champ dont les résultats souvent corrélatifs sont difficiles à interpréter en termes de fonctionnement de la plante, ou qu'il s'agisse de travaux en conditions contrôlées, difficiles à extrapoler au milieu naturel (BEGG et TURNER, 1976). Leur importance réelle ne peut être précisée qu'en évaluant, pour des conditions de sécheresse définies, l'effet de chaque caractère sur les processus plus globaux déterminant l'élaboration du rendement et la survie de la plante (PASSIOURA, 1979). L'étude expérimentale de l'intégration de processus morphologiques et physiologiques à

l'échelle de la plante entière peut faire progresser efficacement cette connaissance (CHAPIN, 1991). Les travaux de BLACK et SQUIRE (1979) sur les interactions entre conductance stomatique et surface foliaire illustrent cette intégration des réactions physiologiques et morphologiques face au déficit hydrique. Ce type d'analyse intégrée peut contribuer à mieux connaître la stratégie d'adaptation à la sécheresse d'une plante cultivée. Elle rencontre une difficulté particulière dans le cas du mil, du fait de son hétérogénéité phénotypique et de sa plasticité morphologique, essentiellement liée au rôle des talles. Mais ces caractères archaïques de plante peu améliorée constituent aussi des atouts favorisant le maintien du mil dans des milieux à fortes contraintes (SIBAND, 1983 ; JANSSENS *et al.*, 1990).

Remerciements. Nous tenons à remercier M. R. LAMY et le service de documentation du CEA de Cadarache pour leur aide dans les recherches bibliographiques. La mise au point du manuscrit a grandement bénéficié des commentaires de MM. C. GRIGNON (INRA) et R. POSS (ORSTOM). Ce travail, réalisé à l'IRI (université de Niamey), a reçu le soutien du CEA, de l'ORSTOM, de l'ACCT, du ministère français de la Recherche scientifique et technique, ainsi que de la Communauté européenne.

Reçu le 14 octobre 1991.

Accepté le 6 avril 1992.

Références bibliographiques

- ANAND KUMAR K., 1989. Pearl millet : current status and future potential. *Outlook Agric.*, 18 : 46-53.
- AZAM-ALI S.N., 1983. Seasonal estimates of transpiration from a millet crop using a porometer. *Agric. Meteor.*, 30 : 13-24.
- AZAM-ALI S.N., GREGORY P.J., MONTEITH J.L., 1984. Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) grown on stored water. I. Growth of roots and shoots. II. Water use, light interception and dry matter production. *Expl. Agric.*, 20 : 203-214, 215-224.
- BALA SUBRAMANIAN V., MAHESWARI M., 1989. Comparison of physiological responses of pearl millet and sorghum to water stress. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*, 99 : 517-522.
- BEGG J.E., TURNER N.C., 1976. Crop water deficits. *Adv. Agron.*, 28 : 161-217.
- BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., RAO G.D.P., 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). I. Factors affecting yields under stress. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 38 : 37-48, 49-59.
- BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., TALUKDAR B.S., ALAGARSWAMY G., 1982. Improvement of drought resistance in pearl millet. In : *Drought resistance in crops with emphasis on rice*. IRRI (Ed.). Los Baños, IRRI, p. 357-375.
- BIDINGER F.R., MUSGRAVE R.B., FISHER R.A., 1977. Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270 : 431-433.
- BISWAS A.K., MANDAL S.K., 1987. Whole plant senescence in *Pennisetum typhoides* : implication of source-sink relationships. *J. Plant Physiol.*, 127 : 371-377.
- BLACK C.R., SQUIRE G.R., 1979. Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.) and groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Exp. Bot.*, 30 : 935-945.
- BLUM A., MAYER J., GOZLAN G., 1983. Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant Cell Environ.*, 6 : 219-225.
- BLUM A., SULLIVAN C.Y., 1986. The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Ann. Bot.*, 57 : 835-846.
- BRUCKLER L., LAFOLIE F., TARDIEU F., 1991. Modeling root water potential and soil-root water transport. 2. Field comparisons. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55 : 1213-1220.
- CARBERRY P.S., CAMPBELL L.C., BIDINGER F.R., 1985. The growth and development of pearl millet as affected by plant population. *Field Crops Res.*, 11 : 193-205.
- CHAPIN F.S., 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41 : 29-36.
- CHOPART J.-L., 1980. Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Thèse de docteur-ingénieur, Institut national polytechnique, Toulouse, 160 p.
- CHOPART J.-L., 1983. Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *L'Agron. Trop.*, 38 (1) : 37-51.
- CLEMENT J.-C., 1985. Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'Ouest. Prospections et collectes IBPGR-ORSTOM. Rome, FAO, 231 p.
- CONOVER D.G., SOVONICK-DUNFORD S.A., 1989. Influence of water deficits on the water relations and growth of *Echinochloa turneriana*, *Echinochloa crus-galli* and *Pennisetum americanum*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16 : 291-304.
- DANCETTE C., 1983. Besoins en eau du mil au Sénégal. Adaptation en zone semi-aride tropicale. *L'Agron. Trop.*, 38 (4) : 267-286.
- DASSA-GIRARD M., 1987. Etude comparée des activités phosphatases acides et des paramètres hydriques foliaires de cultivars de mil (*Pennisetum americanum* L.) soumis à des contraintes hydriques. Thèse de doctorat, université de Paris-VII, 179 p.

- DO F., DAOUDA O.S., MARINI P., 1989. Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 57-74.
- EVANS L.T., WARDLAW I.F., 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.*, 28 : 301-359.
- FUSSEL L.K., PEARSON C.J., NORMAN M.J.T., 1980. Effect of temperature during various growth stages on grain development and yield of *Pennisetum americanum*. *J. Exp. Bot.*, 31 : 621-633.
- GALLAGHER J.N., BISCOE P.V., HUNTER B., 1976. Effects of drought on grain growth. *Nature*, 264 : 541-542.
- GREGORY P.J., 1982. Interaction of shoot and root characteristics in the response of millet to drought. *In* : Drought resistance in crops with emphasis on rice. IRRI (Ed.). Los Baños, IRRI, p. 135-143.
- GREGORY P.J., 1983. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 3. Root development. *J. Exp. Bot.*, 34 : 744-756.
- GREGORY P.J., 1986. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 8. Root growth. *J. Exp. Bot.*, 37 : 379-388.
- HENSON I.E., 1981 a. Changes in abscisic acid content during stomatal closure in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 121-127.
- HENSON I.E., 1981 b. Abscisic acid and after-effects of water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 129-135.
- HENSON I.E., 1982. Osmotic adjustment to water stress in pearl millet in a controlled environment. *J. Exp. Bot.*, 33 : 78-87.
- HENSON I.E., ALAGARSWAMY G., MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R., 1983 a. Stomatal response to water stress and its relationship to bulk water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *J. Exp. Bot.*, 34 : 442-450.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., 1985. Evidence for panicle control of stomatal behaviour in water-stressed plants of pearl millet. *Field Crops Res.*, 11 : 281-290.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., ALAGARSWAMY G., BIDINGER F.R., 1983 b. An association between flowering and reduced stomatal sensitivity to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Ann. Bot.*, 52 : 641-648.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R., ALAGARSWAMY G., 1982. Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) under field conditions. *Plant, Cell Environ.*, 5 : 147-154.
- HUDA A.K.S., 1987. Simulating yields of sorghum and pearl millet in the semi-arid tropics. *Field Crops Res.*, 15 : 309-325.
- HUDA A.K.S., SIVAKUMAR M.V.K., ALAGARSWAMY G., VIRMANI S.M., VANDERLIP R.L., 1984. Problems and prospects in modeling pearl millet growth and development : a suggested framework for millet model. *In* : Agrometeorology of sorghum and millet. ICRISAT (Ed.). Patancheru, ICRISAT, p. 297-306.
- JACQUINOT L., 1970. La nutrition carbonée du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.) I. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *L'Agron. Trop.*, 25 (12) : 1088-1095.
- JANSSENS M.J.J., NEUMANN I.F., FROIDEVAUX L., 1990. Low-input ideotypes. *In* : Agroecology : researching the ecological basis for sustainable agriculture. Gliessman S.R. (Ed.). Berlin, Springer Verlag, p. 130-145.
- JONES H.G., 1983. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge, Cambridge University Press, 323 p.
- JORDAN W.R., 1983. Whole plant response to water deficits : an overview. *In* : Limitations to efficient water use in crop production. Taylor H.M., Jordan W.R., Sinclair T.R. (Eds). Madison, American Society of Agronomy, p. 289-317.
- KRAMER P.J., 1988. Changing concepts regarding plant water relations. *Plant Cell Environ.*, 11 : 565-568.
- LAFFRAY D., SAINTGUILLY A., LOUGUET P., 1986. Etude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de mil. *In* : Colloque de Djerba, Tunisie, septembre 1986, 6 p.
- LAL R., 1990. Low-resource agriculture alternatives in sub-Saharan Africa. *J. Soil Water Conserv.*, 45 : 437-445.
- LAMBERT C., 1983. Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) en conditions naturelles. I. Elaboration de la touffe. II. Elaboration du rendement. *L'Agron. Trop.*, 38 (1) : 7-15, 16-26.
- LUDLOW M.M., MUCHOW R.C., 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. *In* : Drought research priorities for the dryland tropics. Bidinger F.R., Johansen C. (Eds). Patancheru, ICRISAT, p. 179-211.
- MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R., 1986. Water deficit during panicle development in pearl millet : yield compensation by tillers. *J. Agric. Sci., Camb.*, 106 : 113-119.
- MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R., RAJU D.S., 1987. Effect of timing of water deficit on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Field Crops Res.*, 15 : 317-339.
- MCCULLY M.E., CANNY M.J., 1988. Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. *Plant Soil*, 111 : 159-170.
- MCPHERSON H.G., SLATYER R.O., 1973. Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26 : 329-339.
- MEINZER F.C., GRANTZ D.A., 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.*, 13 : 383-388.
- MOONEY H.A., PEARCY R.W., EHLERINGER J., 1987. Plant physiological ecology today. *BioScience*, 37 : 18-20.

- MUCHOW R.C., 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment. I. Yield potential. II. Effects of water deficits. *Field Crops Res.*, 20 : 191-205, 207-219.
- ONG C.K., MONTEITH J.L., 1985. Response of pearl millet to light and temperature. *Field Crops Res.*, 11 : 141-160.
- PASSIOURA J.B., 1977. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 43 : 117-120.
- PASSIOURA J.B., 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10 : 347-350.
- PASSIOURA J.B., 1980. The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings. *J. Exp. Bot.*, 31 : 333-345.
- PASSIOURA J.B., 1982. The role of the root system characteristics in the drought resistance of plants. *In* : Drought resistance of crops with emphasis on rice. IIRRI (Ed.). Los Baños, IIRRI, p. 71-82.
- PASSIOURA J.B., 1983. Roots and drought resistance. *Agric. Water Manag.*, 7 : 265-280.
- PASSIOURA J.B., 1988. Response to Dr P.J. Kramer's article, « Changing concepts regarding plant water relations », volume 11, number 7, p. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11 : 569-571.
- PAYNE W.A., WENDT C.W., LASCANO R.J., 1990. Root zone water balances of three low-input millet fields in Niger, West Africa. *Agron. J.*, 82 : 813-819.
- PEARCY R.W., BJÖRKMAN O., CALDWELL M.M., KEELEY J.E., MONTON R.K., STRAIN B.R., 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience*, 37 : 21-29.
- PEARSON C.J., 1975. Thermal adaptation of *Pennisetum* : seedling development. *Aust. J. Plant Physiol.*, 2 : 413-424.
- PHELOUNG P.C., SIDDIQUE K.H.M., 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 18 : 53-64.
- RICHARDS R.A., 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. *In* : Drought tolerance in winter cereals. Srivastava J.P., Porceddu E., Acevedo E., Varma S. (Eds). Chichester, John Wiley and Sons, p. 133-150.
- SCHULZE E.D., STEUDLE E., GOLLAN T., SCHURR U., 1988. Response to Dr P.J. Kramer's article, « Changing concepts regarding plant water relations », volume 11, number 7, p. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11 : 573-576.
- SIBAND P., 1981. Croissance, nutrition et production du mil (*Pennisetum typhoides* H. et S.). Essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne. Thèse de doctorat d'Etat, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 302 p.
- SIBAND P., 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *L'Agron. Trop.*, 38 (1) : 27-36.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1986. Climat de Niamey. Niamey, ICRISAT, Centre sahélien, 36 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1988. Predicting rainy season potential from the onset of rains in southern sahelian and sudanian climatic zones of west Africa. *Agric. For. Meteor.*, 42 : 295-305.
- SQUIRE G.R., 1979. The response of stomata of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.) to atmospheric humidity. *J. Exp. Bot.*, 30 : 925-933.
- SQUIRE G.R., 1989. Response to temperature in a stand of pearl millet. 9. Expansion processes. 10. Partition of assimilate. *J. Exp. Bot.*, 40 : 1383-1389, 1391-1398.
- SQUIRE G.R., ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). I. Interaction with temperature. *J. Exp. Bot.*, 34 : 846-855.
- SQUIRE G.R., MARSHALL B., ONG C.K., 1986. Development and growth of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) in response to water supply and demand. *Expl. Agric.*, 22 : 289-299.
- SQUIRE G.R., BLACK C.R., ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 2. Dependence on leaf water status and irradiance. *J. Exp. Bot.*, 34 : 856-865.
- STOMPH T.J., 1990. Seedling establishment in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) ; the influence of genotype, physiological seed quality, soil temperature and soil water. PhD Thesis, University of Reading, 200 p.
- TANNER C.B., SINCLAIR T.R., 1983. Efficient water use on crop production : research or re-search ? *In* : Limitations to efficient water use in crop production. Taylor H.M., Jordan W.R., Sinclair T.R. (Eds). Madison, American Society of Agronomy, p. 1-27.
- WENZEL C.L., MCCULLY M.E., CANNY M.J., 1989. Development of water conducting capacity in the root systems of young plants of corn and some other C4 grasses. *Plant Physiol.*, 89 : 1094-1101.

Summary

T. WINKEL, F. DO – Morphological and physiological characteristics of the resistance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) to drought.

A review of eleven morphological and physiological characters likely to contribute to the drought resistance of millet. Vigour of initial growth, re-mobilisation of stem carbon reserves, continued root extension and, under certain conditions, stomata response to air dryness, are clearly established drought resistance characters in pearl millet. However, osmotic adjustment and tissue resistance to dehydration appear to play only a minor role. No data are available on the hydraulic conductivity of the whole plant and those concerning the impact of water deficit on transpiration efficiency are contradictory. The mode of action and the effective importance of each of these characters in yield under water deficit conditions are not well known. Progress on the subject requires investigation of the integration of the morphological and physiological processes in the whole plant and search for their functional links with determinant factors in plant survival and yield.

Key words: pearl millet, *Pennisetum glaucum*, drought resistance, morphology, carbon movement, roots, hydraulic conductivity, stomata, osmotic adjustment.

Resumen

T. WINKEL, F. DO – Características morfológicas y biológicas de resistencia del mijo (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) a la sequía.

Esta revista analiza once caracteres morfológicos y fisiológicos que pueden contribuir a la resistencia del mijo a la sequía. El vigor del desarrollo inicial, la removilización de las reservas carbonadas de los tallos, la continua extensión del sistema radicular y, en determinadas condiciones, la respuesta de los estomas a la sequía del aire son caracteres de resistencia del mijo al déficit hídrico claramente establecidos. En cambio, el ajuste osmótico y la resistencia de los tejidos a la deshidratación parecen desempeñar un papel menos importante. No se dispone de información sobre la conductividad hidráulica de toda la planta y los datos relativos al impacto del déficit hídrico sobre la eficiencia de la transpiración son contradictorios. El modo de acción y la importancia efectiva de cada uno de estos caracteres para la elaboración del rendimiento en condiciones de déficit hídrico se conocen mal todavía. Los adelantos en este aspecto pasan por el estudio de la integración de los procesos morfológicos y fisiológicos a nivel de la planta entera y la búsqueda de sus vínculos funcionales con los determinantes de la supervivencia y del rendimiento de la planta.

Palabras-clave : mijo, *Pennisetum glaucum*, resistencia a la sequía, morfología, transferencias de carbono, raíces, conductancia hidráulica, estomas, ajuste osmótico.