

## CHAPITRE XVI

### MÉCANISMES MORPHO-PHYSIOLOGIQUES DE RÉSISTANCE DU MIL À LA SÉCHERESSE. INTÉRÊT D'UNE APPROCHE AGROPHYSIOLOGIQUE ET RESULTATS EXPERIMENTAUX

F. DO<sup>1</sup> et T. WINKEL<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut des Radio-Isotopes, Université Abdou Moumouni, BP 10727, Niamey, Niger

<sup>2</sup> O.R.S.T.O.M., BP 11416, Niamey, Niger

#### I - INTÉRÊT D'UNE APPROCHE AGROPHYSIOLOGIQUE

##### A - Intérêt de l'approche agrophysiologique de l'amélioration de la résistance à la sécheresse par rapport aux méthodes classiques

Les connaissances disponibles en vue de l'amélioration de la résistance à la sécheresse des mils cultivés proviennent d'une part d'essais de type agronomique, et d'autre part d'études physiologiques, généralement menées en conditions contrôlées de laboratoire. Les études menées au champ comparent, souvent statistiquement, un grand nombre de variétés. Leurs résultats restent donc corrélatifs et difficiles à interpréter en terme de fonctionnement de la plante. Ceux des études physiologiques sont souvent obtenus dans des conditions artificielles qui affectent la structure des plantes et faussent toute référence à leurs performances globales de rendement et de survie.

Cependant certains travaux démontrent qu'en situation de sécheresse une interaction forte peut exister entre des processus proprement physiologiques et la structure de la plante (conductance stomatique et surface foliaire p.ex., Black et Squire 1979). C'est à cette intégration des processus morphologiques et physiologiques que s'intéresse l'agrophysiologie. Partant de la même définition de la résistance à la sécheresse que l'agronomie et la génétique (maintien du nombre de descendants, donc du rendement, face au déficit hydrique) elle cherche à identifier et évaluer des caractères de résistance en tenant compte de l'environnement de la culture (p.ex. de la disponibilité en eau du sol en fin de saison) et de la hiérarchie des niveaux d'organisation et de réaction de la plante. Bien que secondaire encore par rapport à la sélection variétale classique, l'approche agrophysiologique de l'amélioration variétale possède plusieurs atouts (Richards 1989, Marshall 1991, Sedgley 1991) :

- plutôt que de différencier empiriquement les plantes sur le seul critère de leur rendement qui, dans les zones arides plus qu'ailleurs, est fortement affecté par la variabilité du milieu, elle recherche des caractères simples, plus stables, héritables et facilement mesurables conditionnant la production végétale en situation de sécheresse. Ces caractères et les techniques associées peuvent ensuite fournir des critères et des techniques de sélection rapide des variétés performantes :

- à partir de la notion d'idéotype, elle offre un cadre pour la définition d'objectifs et de stratégies d'amélioration en identifiant explicitement des caractères morphologiques et physiologiques contribuant au rendement ;
- les connaissances qu'elle génère peuvent être directement intégrées dans des modèles de production végétale pouvant servir à l'évaluation des caractères de résistance à la sécheresse des plantes.

## B - Le cas du mil

La littérature sur le mil montre que les différences variétales de rendement en situation de sécheresse existent (Fussel *et al.* 1991). Une première difficulté mise en évidence est que la capacité de production de grains dépend de caractères morpho-physiologiques différents (ou s'exprimant différemment) selon le régime hydrique (voir Winkel et Do 1992, pour une revue bibliographique). Néanmoins les divers caractères reconnus de résistance du mil cultivé à la sécheresse peuvent se répartir en trois catégories :

- évitement de la sécheresse, par la phénologie et le développement asynchrone des talles notamment (Bidinger *et al.* 1987, Lambert 1983, Mahalakshmi *et al.* 1987, Siband 1983) ;
- maximisation de l'absorption d'eau, par l'extension du système racinaire (Chopart 1983) ;
- efficacité de la production globale de biomasse et de sa conversion en grains, par la remobilisation des réserves des talles par exemple (Azam-Ali *et al.* 1984, Henson et Mahalakshmi 1985).

Si le mode d'action et l'importance effective de ces différents caractères restent souvent méconnus, un résultat constant est que la résistance du mil à la sécheresse découle essentiellement du maintien du nombre de grains par épi. Ce qui suppose le maintien de l'allocation d'assimilats vers les épis les plus avancés (Bidinger *et al.* 1987). Un autre résultat important des essais agronomiques est que la résistance à la sécheresse en elle-même n'est qu'un des facteurs du rendement en situation de déficit hydrique : le rendement potentiel (en absence de déficit hydrique) et la phénologie peuvent expliquer près de 60 % des différences génotypiques de rendement (Fussel *et al.* 1980, 1991).

Les mécanismes de réponse intégrés de la plante (croissance et développement) paraissent donc plus facilement corrélés au rendement final que les caractères physiologiques isolés dont l'effet peut se trouver dilué par les processus opérant aux niveaux d'organisation supérieurs. En revanche, leur héritabilité est plus faible (Bidinger et Witcombe 1989). L'étude de la résistance du mil à la sécheresse peut aussi bénéficier de la grande diversité génétique des formes cultivées et spontanées et des espèces apparentées. La définition d'idéotypes adaptés à un environnement variable doit donc être étayée par de meilleures connaissances concernant 1) l'impact réel sur le rendement des caractères susceptibles d'améliorer cette adaptation au milieu, 2) la variabilité génétique et l'héritabilité de ces caractères.

## II - RESULTATS EXPERIMENTAUX

De nombreux caractères de résistance du mil à la sécheresse ont été identifiés mais souvent à partir d'études en conditions artificielles, sans connaître leur importance réelle au champ. Une identification des principaux caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil à une sécheresse de fin de cycle a été menée en plein champ à Niamey sur trois variétés (HKP, ICMVIS 86330, ICMVIS 85327) cultivées dans des conditions de faible fertilité du sol en contre-saison chaude 1990. Les régimes hydriques appliqués consistaient en un traitement témoin irrigué jusqu'à la récolte et un traitement sec sur lequel l'apport d'eau a été suspendu durant 15 jours après la floraison. Les données collectées concernaient la phénologie, l'évolution de la biomasse, la consommation en eau, les paramètres physiologiques du fonctionnement hydrique foliaire, et enfin le rendement final de la culture.

### A - Rendement en grains et indice de récolte

Les rendements en grains des plantes témoins ( $227 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  en moyenne) ont été faibles, et sans différence significative entre variétés (Tableau 1). Ils se situent dans la gamme inférieure des rendements estimés en milieu paysan au Niger, de 200 à 600 kg/ha. Ce niveau souligne la faible fertilité du sol utilisé. La baisse de rendement sur le traitement sec varie en fonction du cultivar : de -14 % et -25 % pour IC30 et IC27 respectivement (non significatif au seuil 0.10) jusqu'à -45 % pour HKP (significatif au seuil 0.05).

Le rendement en grains est essentiellement conditionné par le nombre de grains arrivés à maturité, avec un taux d'explication de la variance de 89% (Figure 1). La pente de la régression linéaire, dont l'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de zéro, exprime un poids de 1000 grains peu variable entre variétés et traitements ( $5.7 \text{ g} \pm 1$ ). Le nombre d'épis par poquet à la récolte est équivalent entre variétés sur le traitement témoin et légèrement inférieur aux témoins pour les variétés IC27 et HKP du traitement sec (Tableau 2). Ces données montrent que seuls les épis des brins-mâtres ont contribué significativement au rendement final.

L'indice de récolte rapporté à 62 jae reflète en partie la diminution du nombre de grains par épis et celle du nombre d'épis par poquet : il est sensiblement diminué par le déficit hydrique chez IC27 et surtout HKP, alors qu'il ne varie pratiquement pas chez IC30 (Tableau 1).

### B - Structure des plantes et consommation en eau de la culture

#### 1) Epis

A 62 jae (jours après émergence), les trois cultivars présentent entre eux un certain décalage phénologique : chez IC30 le premier brin était à 50 % de floraison femelle dès 53 jae, alors que chez IC27 et HKP le même stade était atteint à 56 jae. Ce décalage se traduit notamment sur le nombre et le poids initial d'épis (Tableau 2). Concernant le nombre d'épis, on a vu qu'il était devenu pratiquement équivalent entre variétés et traitements à la récolte. De même, les poids d'épis chez les plantes témoins sont redevenus équivalents entre variétés à 92 jae. Le décalage phénologique initial a donc été

comblé en 30 jours, avec un accroissement du poids des épis maximum entre 62 et 77 jae pour IC30 et HKP, plus régulier pour IC27 (Tableau 2). En fin de cycle (période 77-92 jae), ce cultivar se retrouve donc avec le taux de remplissage le plus fort des trois cultivars.

Chez les plantes stressées, le décalage phénologique initial entre variétés se retrouve sur le poids d'épis à 92 jae. L'accroissement des épis s'était pourtant maintenu pratiquement égal à celui des plantes témoins durant la phase de déficit hydrique (62-77 jae). C'est pendant la phase suivante de réirrigation que le remplissage des épis a été significativement réduit chez IC27 et surtout HKP (Tableau 2). IC27 conserve pourtant la vitesse de remplissage des épis en fin de cycle la plus forte des trois cultivars (+66 % contre +15 % et +32 % pour IC30 et HKP respectivement).

Le poids des épis reflète bien les rendements en grains finaux car les coefficients de battage ne sont pas significativement différents entre variétés et légèrement fonction du traitement hydrique : 36 % ( $\pm 3.7$ ) pour les témoins et 31 % ( $\pm 3.9$ ) pour les plantes stressées.

Tableau 1  
Mean grain yield at harvest ( $\text{g m}^{-2}$ ) and harvest index relative to the total dry matter at flowering (62 dae).

Cultivar	Grain yield			Harvest index		
	Control	Stressed	Variation	Control	Stressed	Variation
IC30	22.6 $\pm$ 6.2	19.5 $\pm$ 6.0	-14%	0.15 $\pm$ 0.07	0.12 $\pm$ 0.05	-20%
IC27	22.3 $\pm$ 8.0	16.7 $\pm$ 5.6	-25%	0.13 $\pm$ 0.06	0.09 $\pm$ 0.05	-39%
HKP	23.2 $\pm$ 5.9	12.9 $\pm$ 3.5	-45%**	0.17 $\pm$ 0.08	0.09 $\pm$ 0.03	-47%*

Means  $\pm$  confidence intervals at  $P=0.90$ . Variations followed by \*, \*\*, \*\*\*, are significantly different from zero at 10, 5 and 1 % probability level.

## 2) Tiges

Chez les plantes témoins, le poids des tiges évolue peu entre 62 et 77 jae, excepté pour la variété HKP avec une augmentation de 22 % (Tableau 3). Ensuite entre 77 et 92 jae, les poids s'accroissent en moyenne de 25 % pour l'ensemble des variétés, ce qui correspond à la croissance des talles.

Chez les plantes stressées, durant la période de déficit hydrique, le poids des tiges a diminué de 20 % pour IC30 à 34 % pour HKP. Cette diminution se répercute en partie sur la biomasse totale aérienne et n'est donc pas entièrement compensée par l'accroissement des épis pourtant maximum durant cette période. Ensuite avec la réirrigation (période 77-92 jae), les tiges reprennent leur croissance chez IC30 et HKP, à des taux comparables à ceux des plantes témoins. En revanche, chez IC27 le poids des tiges n'évolue plus.

**Tableau 2**

Mean values of ear dry matter (DM, g m<sup>-2</sup>) and ear number (NB, ears m<sup>-2</sup>) at 62 and 92 dae, and relative variations in ear dry matter between 62-77 dae and 77-92 dae for control (I) and stressed (S) plants (for stressed plants water was withheld on the 62-77 dae period only).

Cultivar	62 DAE		62 - 77 DAE		77-92 DAE		92 DAE			
	ear DM	ear NB	DM variation		DM variation		ear	DM	ear NB	
			I	S	I	S	I	S	I	S
IC30	28 ± 9	3.2 ± 1.3	+ 71 %	+ 94 %	+15%	+19%	65 ± 4	3.4 ± 0.5		
IC27	22 ± 9	2.2 ± 0.7	+ 69 %	+ 78 %	+66%	+30%	63 ± 15	2.8 ± 0.4		
HKP	15 ± 5	1.8 ± 0.7	+ 142 %	+ 153 %	+32%	+8%	59 ± 10	2.7 ± 0.3		

Same remarks as for Table 1

**Tableau 3**

Mean relative variations in stem and total above ground dry matter between 62-77 dae et 77-92 dae for control (I) and stressed (S) plants.

Cultivar	62 - 77 DAE				77 - 92 DAE			
	Stems		Total above ground		Stems		Total above ground	
	I	S	I	S	I	S	I	S
IC30	-11%	-20%	+13%	-2%	+31%	+38%*	+14%	+38%**
IC27	-7%	-28%	+1%	-11%	+22%	+2%	+32%*	+9%
HKP	+22%*	-34%**	+32%**	-18%	+22%**	+25%*	+32%*	+35%**

Same remarks as for Table 1

### 3) Limbes verts

Entre 62 et 77 jae, le poids de limbes verts des plantes témoins a diminué en moyenne de 30 %, ensuite il a peu évolué jusqu'à la maturité (Tableau 4). La sénescence foliaire concernait essentiellement les talles (Figure 2) et le nombre de feuilles vertes sur les brins-maîtres des témoins est resté stable autour de 6.5. Chez les plantes stressées, l'arrêt de l'irrigation entre 62 et 77 jae a provoqué une accélération de la sénescence avec une décroissance du poids de limbes verts atteignant alors en moyenne -70 %, sans écarts significatifs entre variétés (Tableau 4). La sénescence foliaire, très sévère sur les talles (80 à 85 %), atteignait alors les brins-maîtres (55 % contre 25 % sur les témoins, Figure 2).

Le suivi plus détaillé du nombre de feuilles vertes des brins-maîtres a montré que l'évolution des plantes stressées, relativement à celle des plantes témoins, a suivi chez les trois cultivars une même cinétique en trois phases (Figure 3) : un palier entre 62 et 66 jae où le nombre de feuilles vertes s'est maintenu pendant au moins 5 jours de dessèchement, une décroissance rapide de 30 % entre 66 et 69 jae et une décroissance plus lente ensuite.

Tableau 4

Mean values of whole plant green leaf dry matter (DM, g m<sup>-2</sup>) and green leaf number on main stems (NB, leaves m<sup>-2</sup>) at 62 and 77 dae, and relative variations in green leaf dry matter between 62-77 dae and 77-92 dae for control (I) and stressed (S) plants.

Cultivar	62 DAE		62 - 77 DAE		77 - 92 DAE		77 DAE	
	leaf DM	leaf NB	DM variation		DM variation		leaf NB	
			I	S	I	S	I	S
IC30	39 ± 11	5.9 ± 0.3	-20%	-73%***	-8%	+6%	6.0 ± 0.5	3.4 ±
IC27	47 ± 9	6.4 ± 0.9	-36%**	-67%***	+13%	+4%	6.6 ± 1.3	3.3 ±
HKP	38 ± 12	6.7 ± 0.4	-36%**	-75%***	+17%	+9%	7.0 ± 0.8	4.2 ±

Same remarks as for Table 1. For stressed plants water was withheld on the 62-77 dae period only.

### 4) Extraction de l'eau du sol

Durant la période de dessèchement, la consommation globale en eau de la culture entre 65 et 77 jae a été en moyenne de 27.5 mm (Tableau 5), soit une valeur journalière de 2.3 mm j<sup>-1</sup>. Cette valeur est faible mais vraisemblablement en rapport avec la taille initiale réduite des plantes et l'accélération de la sénescence. Au cours de cette période, le cultivar IC27 a montré la consommation en eau et la profondeur maximale d'extraction racinaire les plus importantes, significativement supérieures (P < 0.10) à celles d'IC30.

## C - Paramètres physiologiques

### 1) Contenu relatif en eau

Le contenu relatif en eau des limbes verts des plantes témoins est resté stable entre 49 et 71 jae, avec des valeurs de 85 à 90 % selon les variétés, diminuant jusqu'à 80 % à la maturité (85 jae). Quatre jours après l'arrêt de l'irrigation (66 jae), le contenu relatif en eau des plantes stressées commençait à décroître (évolution relative en figure 4). Les valeurs minimales ont été en général atteintes après 7 jours de déficit (69 jae) avec la valeur la plus faible pour IC27 (RWC = 74 %). Elles montrent ensuite une récupération rapide mais éphémère après la pluie tombée à 69 jae et une récupération complète après la réhydratation à 77 jae. L'analyse variétale distingue une décroissance plus précoce de la variété IC27, rejointe par HKP à 69 jae (Figure 4). Ensuite les écarts entre variétés ont été non significatifs.

**Tableau 5**

Variation in soil water content between 65 and 77 dae, and maximal depth of water extraction for the stressed plants.

Cultivar	Variation in soil water content (mm)	Depth (cm)
IC30	-25 ± 4	91 ± 23
IC27	-31 4	145 ± 26
HKP	-26 ± 10	115 ± 17

Means of 4 blocks ± confidence intervals at P=0.90

### 2) Potentiel hydrique foliaire

Sur les plantes témoins, les potentiels de base ont légèrement diminué après la floraison, passant de -0.3 à -0.5 MPa (Figure 5). A 11h30, le potentiel était encore en phase de décroissance diurne, et à 13h30 le palier d'équilibre était généralement atteint, avec un minimum à -1.2 MPa pour l'ensemble des variétés. Sur les plantes stressées, seul le potentiel mesuré autour de 11h30 a été significativement modifié par la sécheresse. Le déficit hydrique a entraîné une décroissance plus rapide du potentiel en début de journée qui a atteint, voire dépassé dès 11h30, la valeur mesurée à 13h30. Celle-ci était identique à celle mesurée sur les plantes témoins. La pluie à 69 jae a entraîné une remontée significative mais éphémère du potentiel mesuré à 11h30.

Après 11 jours sans irrigation sous une demande évaporative de grande intensité, les valeurs de potentiel hydrique foliaire sont restées remarquablement élevées en milieu de journée, - 1.3 MPa au minimum.

Concernant la comparaison de l'état hydrique des variétés, l'étude des évolutions du RWC et du LWP donne un résultat concordant quant à un déficit plus marqué chez les variétés IC27 et HKP au cours de la première semaine sans irrigation.

### 3) Conductance stomatique

Sur les témoins irrigués, les conductances stomatiques maximales, de 7 à 8 mm/s à l'épiaison, décroissent rapidement pour se stabiliser à des valeurs de 3.5 à 4 mm s<sup>-1</sup> en phase de remplissage du grain (évolution relative en figure 6). Cette décroissance naturelle apparaît plus précoce sur la variété IC30 qui atteint dès 55 jae le palier final.

Sur les plantes stressées, la suppression de l'irrigation a entraîné une diminution rapide de la conductance stomatique atteignant dès le quatrième jour de stress des valeurs de 2 à 1 mm s<sup>-1</sup>. Cette régulation stomatique montre des différences variétales en terme de précocité et d'intensité de la régulation (Figure 6). Ainsi, deux jours après l'arrêt de l'irrigation (64 jae), la conductance des variétés IC27 et IC30 n'était déjà plus que 60 % de celle des plantes témoins, tandis que pour HKP la diminution n'était pas significative. A 66 jae, la conductance d'IC27 avait chuté de 75 % et IC30 s'était stabilisé à 50 %, tandis que HKP commençait à réagir. Ensuite, pendant la période de déficit hydrique, les conductances de l'ensemble des plantes stressées se sont regroupées entre 50 et 80 % de celles mesurées sur les plantes témoins. Après la réirrigation, les plantes stressées ont récupéré une conductance stomatique pratiquement égale à celle des plantes témoins.

### 4) Relations pression-volume cellulaire

Durant la première semaine de sécheresse, les plantes stressées ont montré, par rapport aux témoins, une diminution moyenne de 34 % du module d'élasticité et une légère augmentation du potentiel osmotique à turgescence nulle (Figure 7). L'augmentation significative du module d'élasticité, en particulier chez HKP, devrait en théorie minimiser l'impact de la déshydratation de la turgescence cellulaire. Par ailleurs, on n'a pas observé de réaction d'ajustement osmotique (diminution du potentiel osmotique à turgescence nulle).

Le contenu relatif en eau à turgescence nulle, stabilisé à 80 % sur les plantes témoins a atteint chez les plantes stressées des minima de 60 à 70 % à 69 jae (Figure 8). Ces valeurs sont inférieures de 5 % au moins aux contenus relatifs en eau mesurés au champ le même jour. La turgescence cellulaire ne paraît pas s'être annulée sur les feuilles supérieures des brins-mâtres. La ré-irrigation après 15 jours de sécheresse a permis la récupération de valeurs équivalentes à celles des témoins.

### 5) Sensibilité protoplasmique

Sur les plantes témoins, les dommages membranaires, très stables pendant le remplissage des grains (13 % en moyenne), ont nettement diminués par rapport au test effectué à 49 jae (évolution relative en Figure 9), où les valeurs s'étendaient entre 25 % (IC27 et HKP) et 17 % (IC30). Entre 49 et 62 jae, les plantes irriguées révèlent un net durcissement protoplasmique vraisemblablement lié au vieillissement. Cet durcissement naturel n'apparaît pas sur la variété IC30 qui présentait à 49 jae une sensibilité protoplasmique inférieure aux deux autres cultivars et équivalente aux valeurs finales. Le stress hydrique provoque une diminution supplémentaire de la sensibilité protoplasmique, avec une décroissance relative de 10 à 40 % par rapport aux témoins (Figure 9). Une récupération rapide mais éphémère apparaît après la pluie du 69 jae. A maturité et malgré la réhydratation les valeurs restent inférieures aux témoins.



## D - DISCUSSION ET CONCLUSION

Le maintien relatif de la production de grains est le premier critère d'évaluation de la résistance des cultivars à une sécheresse de fin de cycle. Les trois variétés étudiées montrent à cet égard une dispersion importante, IC30 (- 14 %), IC27 (-25 %) et HKP (-45 %). Obtenus dans des conditions de faible fertilité du sol, proches du milieu paysan, ces résultats sont relatifs à un peuplement à la floraison limité à 3 tiges épiées par m<sup>2</sup>. A titre de comparaison, en conditions d'alimentation minérale non limitantes nous avons pu observer sur ces mêmes cultivars jusqu'à 10 tiges épiées par m<sup>2</sup> à la floraison. Dans de telles conditions, l'écart relatif de rendement entre témoins et stressés tend forcément à être beaucoup plus important que celui observé dans notre essai.

Au niveau des composantes du rendement, les performances finales des cultivars sont essentiellement fonction de leur capacité à limiter la décroissance du nombre de grains arrivés à maturité (Figure 1). Ce résultat est retrouvé dans la littérature pour des niveaux de rendements variés (Bidinger *et al.*, 1987; Do *et al.*, 1989; Diouf, 1990; Fussel *et al.*, 1991). Ce qui suggère que le déficit hydrique a des conséquences immédiates sur les épis se trouvant encore en phase précoce d'évolution (épiaison, floraison, fécondation), ou sur les grains en début de remplissage. De telle sorte qu'à maturité, un certain nombre de grains ne sont pas formés ou que leur poids reste équivalent à celui des enveloppes. L'évolution du poids des épis des plantes stressées (Tableau 2) et la similitude des coefficients de battage sur les deux traitements hydriques permettent de préciser que dans notre expérience la baisse du nombre de grains sur les plantes stressées d'IC27 et HKP résulte essentiellement d'une morphogenèse incomplète des épis les plus tardifs, tandis que le développement des grains sur les épis les plus avancés n'est pas affecté. Dans ces conditions, le stade de développement atteint par les épis lors du déclenchement du déficit hydrique est un facteur déterminant pour leurs performances finales. Logiquement, la précocité de floraison d'IC30 (estimée à 3 ou 4 jours d'avance par rapport aux deux autres cultivars) a nettement favorisé son rendement en grains final en situation de stress hydrique. L'importance de la précocité de floraison a déjà été soulignée par Bidinger *et al.* (1987) qui constatent que la date de floraison peut expliquer environ 50 % de la variance totale du rendement en cas de stress hydrique terminal.

Concernant les paramètres morphologiques, le comportement de la variété IC27 en situation de déficit hydrique montre l'importance de la surface foliaire verte initiale qui, à travers la transpiration potentielle, détermine la vitesse de dessèchement du sol et par conséquent l'apparition du stress hydrique dans la plante. Face au déficit hydrique, la réaction morphologique la plus marquée est alors l'accélération de la sénescence foliaire. Chez les plantes stressées, une perte de limbes verts deux à trois fois plus importante que chez les plantes témoins a dû réduire sévèrement la transpiration potentielle et contribuer ainsi à économiser l'eau du sol. Touchant premièrement les talles et les étages foliaires inférieurs, la sénescence a dû contribuer aussi à limiter le déficit hydrique imposé aux feuilles supérieures des brins dominants (homéohydrie). En l'occurrence, les quatre feuilles supérieures des brins-maîtres, sur lesquelles étaient réalisées les mesures physiologiques, sont restées vertes après 15 jours de sécheresse, et leur état hydrique a

été maintenu au-dessus des seuils critiques de turgescence nulle révélés par les relations Pression-Volume cellulaire. La décroissance de 20 à 30 % de la matière sèche des tiges durant les 15 jours de déficit hydrique constitue une autre réaction morphologique observée sur les plantes stressées. Cette perte de matière sèche des tiges coïncidant avec la phase de croissance maximum des épis a déjà été observée par Azam-Ali *et al.* (1984) et Muchow (1989). En coïncidence avec l'accélération de la sénescence foliaire, elle correspond vraisemblablement à la mobilisation d'une partie de la matière sèche des tiges pour le remplissage des épis. Dans notre essai, l'intensité de cette perte de matière sèche est corrélée positivement avec la chute de rendement final.

Les consommations en eau sont globalement proportionnelles à la masse de limbes verts maintenue pendant la période de déficit hydrique (Tableaux 4 et 5) : la variété IC27, avec le poids initial de limbes verts le plus élevé, a eu la plus forte consommation en eau pour la période 65-77 jae. Rapportées à l'unité de masse foliaire verte, les quantités moyennes d'eau transpirée très proches entre cultivars ( $0.09 \text{ mm g}^{-1} \text{ j}^{-1} \pm 6 \%$ ), suggèrent un fonctionnement hydrique à l'échelle foliaire comparable pour les trois cultivars. La masse foliaire verte totale apparaît donc comme le principal facteur de contrôle de la consommation en eau de la plante entière durant la phase d'accélération de la sénescence.

Au niveau foliaire, la transpiration est réduite par une régulation stomatique significative qui s'ajoute à une décroissance naturelle de la conductance après l'épiaison. Pour les trois cultivars, la régulation a atteint en moyenne -50 % par rapport aux témoins dès le quatrième jour de déficit. Il existe des différences variétales en terme de précocité de réaction, durant la phase de latence qui précède l'accélération de la sénescence foliaire. Des deux cultivars tardifs c'est IC27, avec la surface foliaire verte initiale la plus importante, qui a présenté la régulation stomatique la plus précoce (-70 % dès le quatrième jour de stress, contre -30 % pour HKP).

Au niveau cellulaire, les plantes stressées ont montré une augmentation de l'élasticité des parois et un abaissement du contenu relatif en eau à turgescence nulle, qui ont dû contribuer au maintien d'une turgescence positive malgré la déshydratation, et ceci en absence d'ajustement osmotique. Ces observations sont à renouveler et à approfondir, car les travaux antérieurs signalent plutôt chez le mil des réactions d'ajustement osmotique, quoique de faible intensité (Blum et Sullivan, 1986; Henson *et al.*, 1982), et suggèrent que les changements d'élasticité des parois ne sont pas significatifs (Henson *et al.*, 1982; Conover et Sovonick-Dunford, 1989).

Au niveau membranaire, sous l'effet du déficit hydrique une diminution de la sensibilité protoplasmique s'ajoute à un processus naturel d'endurcissement des membranes avec l'âge.

Concernant les mécanismes physiologiques, les différences entre les résultats de la littérature et nos observations peuvent provenir des conditions d'expérimentation, en laboratoire ou au champ, des modalités d'application du déficit hydrique, de la dimension et du stade de développement des plantes. Nous avons vu en particulier, qu'après l'épiaison la conductance stomatique et la sensibilité protoplasmique décroissent naturellement. Il s'en suit que leurs rôles pourraient varier selon que la sécheresse est positionnée en milieu ou fin de cycle.

En conclusion, face à un déficit hydrique post-floral le mil a développé des réactions d'ajustement à différents niveaux d'organisation et de fonctionnement : de la plante entière aux membranes cellulaires, du développement végétatif à la régulation stomatique. Globalement on constate une corrélation positive entre le retard phénologique, le déficit hydrique foliaire des limbes encore verts, l'intensité de décroissance de la matière sèche des tiges et la perte relative de rendement final en grains. Le comportement global du mil constitue un exemple de réponse adaptative à la sécheresse caractérisée par l'homéohydrie, qui favorise la productivité finale en grains au détriment de la survie de l'ensemble de la plante (Raissac, 1992). Cette réponse s'appuie vraisemblablement sur une faible tolérance cellulaire à la déshydratation, comme le laisse supposer le potentiel hydrique létal relativement élevé trouvé chez le mil (-3 MPa contre -13 MPa pour des graminées C4 fourragères, Ludlow et Muchow, 1988). A l'intérieur des classifications générales des stratégies de résistance à la sécheresse (Levitt 1980; Turner 1986; Ludlow 1989), l'aspect déterminant de la structure initiale des plantes, par le nombre de tiges épiées et la distribution de leur floraison, et l'importance quantitative du processus de sénescence foliaire placent le mil dans le cadre d'une stratégie intermédiaire entre l'esquive phénologique (drought escape) et l'évitement morphologique de la déshydratation (drought avoidance).

Les mécanismes d'adaptation à l'échelle foliaire apparaissent complémentaires, la régulation stomatique en particulier peut être importante durant la période qui précède l'accélération de la sénescence.

**Remerciements :** Les auteurs remercient les Professeurs P. Louguet (Université Paris XII) et J. Viéra Da Silva (Université Paris VII) pour leur contribution décisive au développement des mesures physiologiques dans ce programme.

## BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- BIDINGER (F.R.) and WITCOMBE (J.R.), 1989. Evaluation of specific drought avoidance traits as selection criteria for improvement of drought resistance. In: "Drought Resistance in Cereals", BAKER F.W.G. (Ed.), CAB International, Wallingford, UK. pp. 151-164.
- BIDINGER (F.R.), MAHALAKSHMI (V.) and RAO (G.D.P.), 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). I. Factors affecting yields under stress. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.* 38 : 37-48, 49-59.
- BLACK (C.R.) and SQUIRE (G.R.), 1979. Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.) and groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Exp. Bot.* 30: 935-945.
- BLUM (A.) and SULLIVAN (C.Y.), 1986. The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany* 57 : 835-846.
- CHOPART (J.L.), 1983. Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agron. Trop.* 38 : 37-51.
- 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 J. of Plant Physiol.* 16 : 291-304.
- DIOUF (M.), 1990. Analyse de l'élaboration du rendement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf & Hubb.). Mise au point d'une méthode de diagnostic en parcelles paysannes. Thèse Doctorat, Institut National Agronomique, Paris-Grignon, 227p.
- DO (F.), DAOUDA (O.S.) et MARINI (P.), 1989. Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse. *Revue du Réseau pour l'Amélioration de la Production Agricole en Milieu Aride* 1 : 57-74.
- FUSSEL (L.K.), PEARSON (C.S.) and NORMAN (M.J.T.), 1980. Effect of temperature during various growth stages on grain development and yield of *Pennisetum americanum*. *J. Exp. Bot.*, 31 : 621-633.
- FUSSEL (L.K.), BIDINGER (F.R.) and BIELER (P.), 1991. Crop physiology and breeding for drought tolerance : research and development. *Field Crops Res.* 27 : 183-199.
- HENSON (I.E.) and MAHALAKSHMI (V.), 1985. Evidence for panicle control of stomatal behaviour in water-stressed plants of pearl millet. *Field Crops Res.* 11 : 281-290.

- HENSON (I.E.), 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.
- LAMBERT (C.), 1983. Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) en conditions naturelles. 1. Elaboration de la touffe. 2. Elaboration du rendement. *Agron. Trop.* 38 : 16-26.
- LEVITT (J.), 1980. Response of plants to environmental stresses. II. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses. 2nd edition, Academic Press, Orlando, Florida.
- 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.
- 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.
- MAHALAKSHMI (V.), BIDINGER (F.R.) and RAJU (D.S.), 1987. Effects of timing of water deficit on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Field Crops Res.*, 15 : 317-339.
- MARSHALL (D.R.), 1991. Alternative approaches and perspectives in breeding for higher yields. *Field Crops Res.* 26 : 171-190.
- 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 Research* 20 : 191-205, 207-219.
- RAISSAC (de) (M.), 1992. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées. *Agron. Trop.* 46 : 29-33.
- RICHARDS (R.A.), 1989. Breeding for drought resistance. In: "Drought Resistance in Cereals", BAKER F.W.G. (Ed.), CAB International, Wallingford, UK. pp. 65-79.
- SEDGLEY (R.H.), 1991. An appraisal of the Donald ideotype after 21 years. *Field Crops Res.* 26 : 93-112.
- SIBAND (P.), 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *Agron. Trop.* 38 : 27-36.
- TURNER (N.C.), 1986. Crop water deficits : a decade of progress. *Advances in Agronomy* 39 : 1-51.3.
- WINKEL (T.) et DO (F.), 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) à la sécheresse. *Agron. Trop.*, 46 (4) à paraître en 1993.

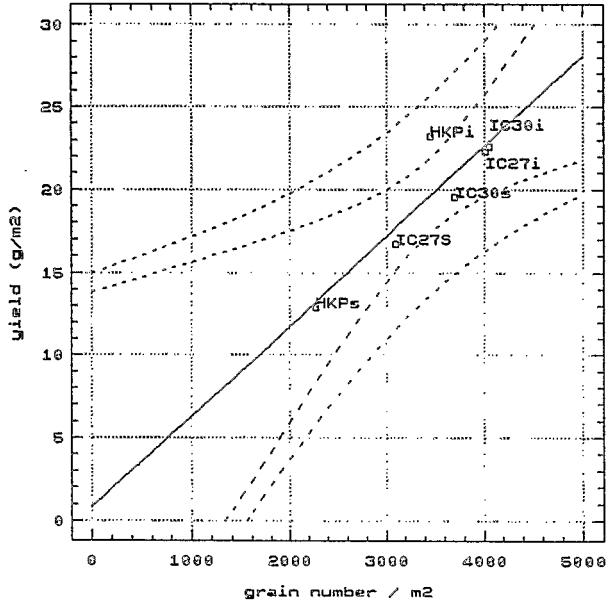


Figure 1

Regression between grain yield (GY,  $g\ m^{-2}$ ) and grain number (NB,  $grain\ m^{-2}$ ) for control (i) and stressed (s) plants. (Overall regression equation :  $GY = 5.67 \cdot 10^{-3} \cdot NG - 0.4$ ,  $R^2 = 0.89$ . Dashed lines show confidence intervals of the regression line at  $P=0.05$  and  $P=0.01$ )

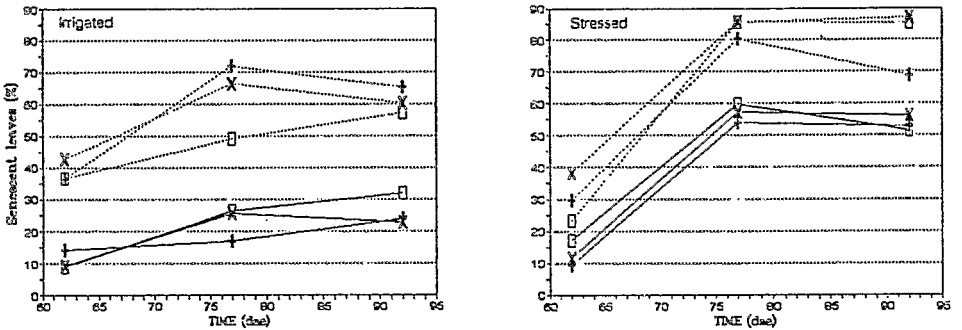


Figure 2

Percentage of senescent leaves (dry matter) at 66, 77 and 92 dae for main stems (solid lines) and tillers (dashed lines) of control and stressed plants of cv. IC30 (square), IC27 (+) and HKP (x).

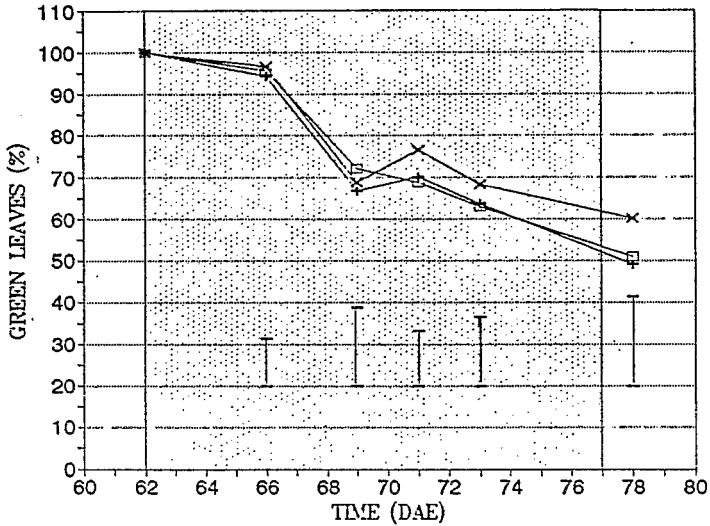


Figure 3

Green leaf number on main stems of stressed plants relative to control plants of cv. IC30 (square), IC27 (+) and HKP (x). (Mean confidence intervals are presented as vertical bars. The dashed area shows the period without irrigation on stressed plants. The 100% are the mean value of controlled plants between 60 and 80 jae.) 100 is equal to  $6.3 \pm 0.3$  for IC30,  $6.7 \pm 1.0$  for IC27,  $6.9 \pm 0.5$  leaves for HKP.

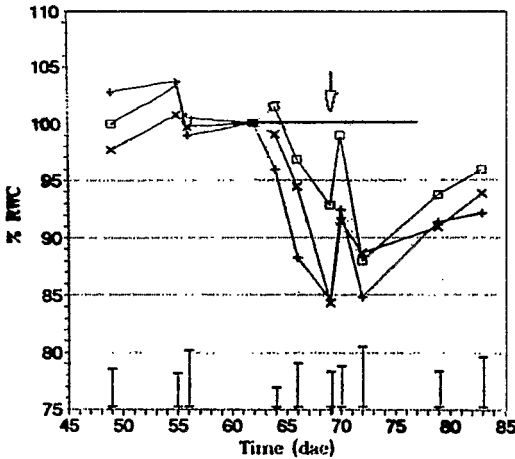
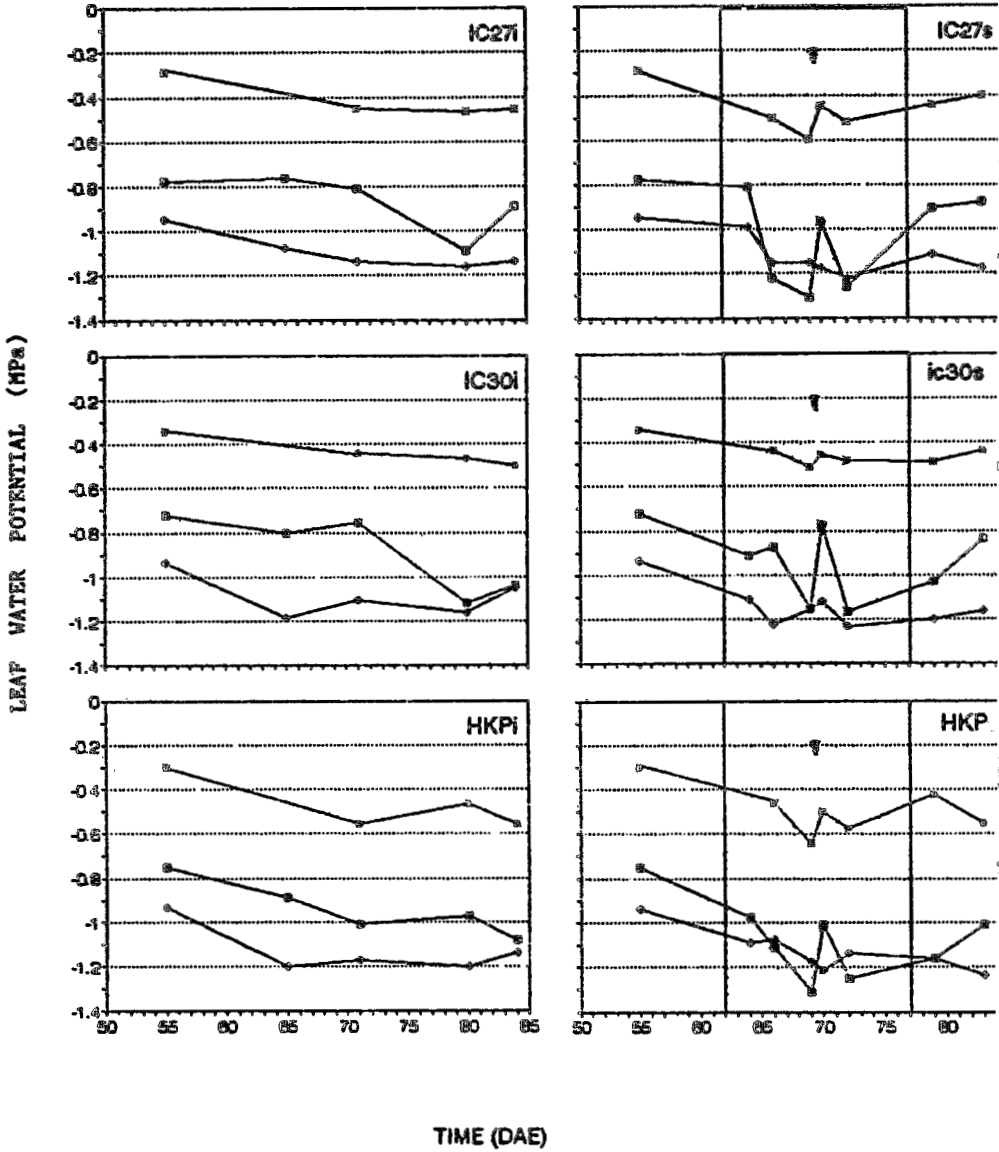


Figure 4

Relative water content (RWC) of green leaves of stressed plants relative to control plants (Mean confidence intervals are presented as vertical bars. The dashed area shows the period without irrigation on stressed plants. The arrow indicates the rain at 69 dae evening. The 100%, represented by the horizontal solid line, are the mean value of controlled plants between 60 and 80 jae.) 100 is equal to  $85.2 \pm 3.7$  for IC30,  $87.6 \pm 3.6$  for IC27,  $88.9 \pm 2.0$  for HKP.



**Figure 5**  
 Leaf water potential measured at 6:30 (\*), 11:30 (square) and 13:30 (+) on control (i) and stressed (s) plants  
 (The dashed area shows the period without irrigation on stressed plants)



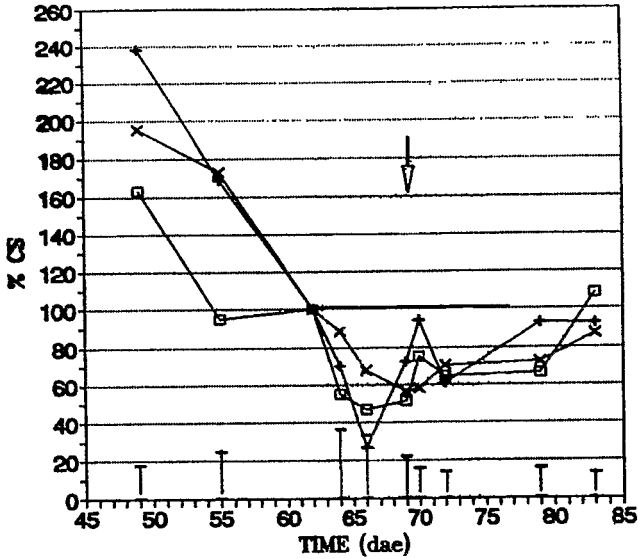


Figure 6

Daily maximum stomatal conductance of stressed plants relative to control plants of cv. IC30 (square), IC27 (+) and HKP (x). 100 is equal to  $3.7 \pm 0.6$  for IC30,  $3.3 \pm 0.5$  for IC27,  $3.8 \text{ mm.s}^{-1} \pm 0.5$  for HKP. (Same remarks as for Fig. 4.)

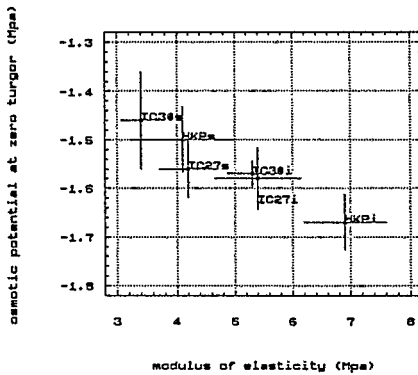


Figure 7

Osmotic potential at zero turgor versus modulus of elasticity for genotypes in the grain filling period. Each point represents the average value of 6 PV curves with standard errors (from 64 to 69 dae for stressed plants)

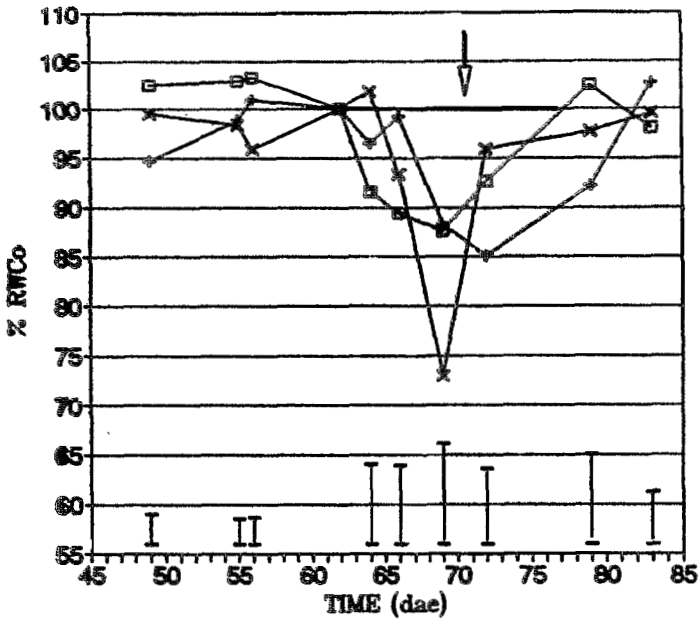


Figure 8

Relative water content at zero turgor of stressed plants, relative to control plants of cv. IC30 (square), IC27 (+) and HKP (x). 100 is equal to  $78.0 \pm 3.2$  for IC30,  $81.7 \pm 2.7$  for IC27,  $81.4\% \pm 3.0$  for HKP. (Same remarks as for Fig. 4.)

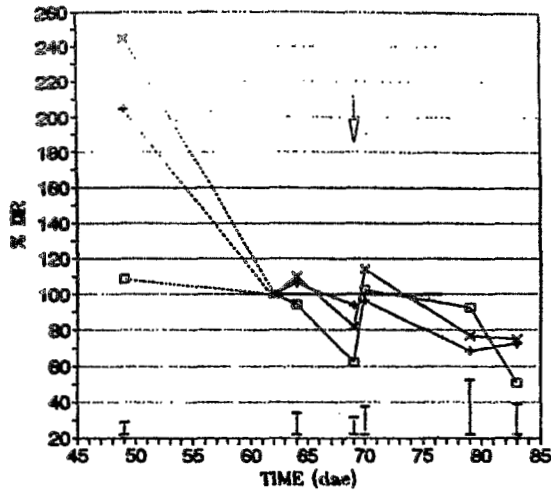


Figure 9

Membranar damage percentage of stressed plants relative to control plants of cv. IC30 (square), IC27 (+) and HKP (x). 100 is equal to  $15.6 \pm 1.9$  for IC30,  $12.6 \pm 2.6$  for IC27,  $10.4 \pm 1.7\%$  for HKP. (Same remarks as for Fig. 4.)