

F. Do n° 10

N

Don, CS4

Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride, 1989, 1, 57-74.

**ETUDE AGROPHYSIOLOGIQUE DES
MECANISMES DE RESISTANCE DU MIL A LA
SECHERESSE
(Cas d'un stress hydrique terminal)**

Frédéric Do*, Ousmane S. Daouda** et P. Marini**

* Volontaire du service national ORSTOM

** Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey,
BP 10727 Niamey - Niger

Résumé : Les mécanismes de résistance du mil (*Pennisetum glaucum*) à un stress hydrique terminal sont étudiés comparativement sur trois cultivars et sur un mil sauvage (subspécies *violaceum*) en contre-saison froide à Niamey. Face à un stress d'intensité moyenne (ETRIETM = 50%) mais de longue durée, sont apparus deux types de comportement physiologique corrélés à la dispersion variétale des rendements :

- Un type "tolérant à la déshydratation" qui s'est avéré le plus performant avec une baisse relative de rendement de 20%.

- Un type "sensible à la déshydratation" caractérisé par des réactions physiologiques plus marquées (sénescence foliaire, régulation stomatique plus précoce, augmentation du module d'élasticité membranaire, ...) qui, par une réduction plus rapide de ses capacités photosynthétiques, s'est avéré le moins performant avec une baisse relative de rendement de 65%.

On a pu, d'autre part, mettre en évidence la relativité des conséquences agronomiques d'un type de comportement physiologique en fonction des conditions du stress (intensité, durée, ...).

Mots clés : Mil, résistance, stress hydrique terminal, mécanismes physiologiques, Niger.

Fonds Documentaire IRD

Cote : B* 23 105

Ex :

Exemplaire unique

Fonds Documentaire IRD



010023105

INTRODUCTION

L'autosuffisance alimentaire, pôle prioritaire de recherche au Sahel, suppose une meilleure stabilité de la production du mil face aux aléas climatiques.

Accompagnée de techniques culturales appropriées et acceptables par le paysan sahélien, l'amélioration de la résistance à la sécheresse des variétés constitue un enjeu fondamental qui, paradoxalement, a suscité un investissement scientifique limité jusqu'à des temps très récents.

De façon complémentaire, à l'approche statistique menée par l'ICRISAT depuis 1988 dans des tests de résistance sur plus de quarante génotypes (Comm. pers.), est apparu l'intérêt d'une approche analytique, agro-physiologique sur des variétés au comportement révélé contrasté afin de mieux cerner les mécanismes fondamentaux qui régissent la résistance des mils à la sécheresse.

C'est en se fondant sur cette approche agro-physiologique que le programme de recherche qui débute à l'Institut de Radio-Isotopes a été établi en collaboration avec les laboratoires de physiologie végétale des professeurs Louguet (Université Paris XII) et Vieira da Silva (Université Paris VII).

Dans l'article qui suit, nous présentons les principaux résultats obtenus lors de la première année d'expérimentation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel

1.1. La période climatique

Suite aux conclusions de l'ICRISAT (Sivakumar, 1986) sur les risques maximum de stress hydrique en zone sahélienne (début et fin de cycle), nous avons choisi de travailler dans un premier temps sur un stress terminal.

Afin de contrôler le stress hydrique, l'essai a été mené en contre-saison. Le semis a été réalisé le 27 octobre. Le cycle cultural s'est donc déroulé de novembre à février, soit en contre-saison froide.

Les conditions climatiques moyennes lors du stress sont indiquées dans le tableau récapitulatif de l'essai.

Cc
31
5

v

f

-

S

-

P.

E

-

Li

Re

po

Nota
o nul

1.2.1

jours
contr

Mécanismes de résistance du mil à la sécheresse

Bilan de l'essai de contre-saison froide 1988-89.

Stress hydrique terminal

Conditions climatiques moyennes lors du stress : Températures jour/nuit : 31/15 °C ; Humidité relative à 12h. : 13,6% ; ETPj : 4,9 mm ; Intensité : ETRIETP # 50% ; Durée : 40 j (cycle de 110 j).

Variétés	IC27	HKP	SV	IC30
Rendements (kg/ha)				
- rendement potentiel	765	653	205	997
- chute relative (%)	- 18	- 20	- 59	- 69
Sensibilité au stress				
- Variabilité sous stress (cv inter-parcelle, %)	± 43	± 39	± 27	± 9
Paramètres du rendement				
baisse relative du :				
- nbre de grains/m ² (%)	- 14	- 9	- 47	- 66
- nbre d'épis/m ² (%)	- 9	- 16	- 45	- 66
Evitement phénologique				
- vitesse de floraison des brins-mâitres	o	o		--
Limitation de la déshydratation				
- néogenèse racinaire	+	+	+	+
- sénescence foliaire	+	+	++	+++
- précocité de la régulation stomatique	o	o	+	+
Réaction physiologique				
à la déshydratation				
- pot. hydr. foliaire	+	+	++	+++
pot. osmotique				
- à turgescence max	o	o	+	+
- à turgescence nulle	o	o	o	+
- module d'élasticité membranaire	+	+	++	+++

Notations de l'amplitude relative (inter-variétale) des mécanismes observés : o nulle ; + faible ; ++ moyenne ; +++ importante.

1.2. Le matériel végétal

On a recherché des variétés de mil (*Pennisetum glaucum*) à cycle de 90 jours, au comportement contrasté face à un stress hydrique terminal. Les contraintes expérimentales ont limitées leur nombre à quatre :

- HKP, variété de référence (sélection IRAT) vulgarisée par l'INRAN dans la zone de Niamey et considérée comme résistante.

- ICMVIS 85327 (IC27) et ICMVIS 86330 (IC30), cultivars améliorés par l'ICRISAT qui, sur les 45 génotypes testés à Sadoré en contre-saison chaude 1988, ont été affectés des index de résistance à un stress terminal les plus extrêmes (Fussel, comm. pers.), les désignant comme sensible (IC27) et résistant (IC30).

Il faut noter que la variété HKP était également représentée dans le test et qu'elle s'est avérée sensible, en contradiction avec l'évaluation de l'INRAN.

- Un mil sauvage (subspecies *violaceum*) (SV) fourni par les généticiens de l'ORSTOM (Marchais et Tostain) et qui devrait présenter un comportement hydrique particulier.

Ces quatre variétés sont étudiées également en phytotron dans le laboratoire de physiologie végétale de l'Université Paris XII (Louguet et Laffray) et dans le laboratoire associé CEA-ORSTOM de Cadarache (Bois).

2. Méthodes

2.1. Le contrôle hydrique du sol

L'irrigation est conduite par goutteurs débitant 4 l/h, à raison de deux goutteurs par mètre. En tenant compte de l'efficacité supérieure de l'irrigation localisée, la dose d'eau apportée quotidiennement correspond à 0,7 ETM.

Sur une moitié de l'essai, les témoins sont irrigués jusqu'à maturité et sur l'autre moitié, un stress hydrique terminal est imposé par arrêt de l'irrigation à la floraison (sortie des stigmates sur 50% des épis principaux ; 60 ± 2 jours après émergence).

Le dessèchement du sol est suivi par des mesures neutroniques.

2.2. Techniques culturales

Les quatre variétés ont été semées en poquet de 15 à 20 graines à une densité de un poquet par mètre carré le 27 octobre 1988. Le démariage à trois brins (soit 30 000 plants/ha) a eu lieu le 14 novembre et la récolte le 16 février.

Un apport modéré (60 unités) d'engrais azoté en solution a été effectué à la montaison.

Ces conditions moyennes de fumure et de densité correspondent à la culture semi-intensive actuellement préconisée par l'INRAN.

2.3. Le dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est installé sur un sol typique de la zone de culture du mil, sol sableux, dunaire, profond, de type ferrugineux tropical, peu lessivé.

niveau:
blocs c
lignes c

seules
l'ensem

2.4. Les

1
sont eff

2

-

L

référénc

hauteur,

poquets,

A

s'ajouten

sur l'ense

nombre d

-

Su

- l

- l

différents

L'é

de 1 000 g

2.4

Sor

- pc

- pc

- m

De

carottages

Le dispositif statistique représente un essai factoriel pyramidal à deux niveaux : hydrique (deux modalités) et variétal (quatre modalités) avec quatre blocs de huit parcelles. Une parcelle élémentaire (60m²) comprend quatre lignes de 15 poquets avec au centre 26 poquets de mesure.

Chaque bloc est associé à un type de mesures au cours du cycle ; seules les mesures finales (paramètres du rendement) sont réalisées sur l'ensemble des blocs.

2.4. Les mesures agronomiques

Les mesures agronomiques décrites ont un rythme hebdomadaire et sont effectuées sur chaque couple variété-traitement (8).

2.4.1. Au cours du cycle

- Mesures non destructives

Les stades phénologiques du brin-maître principal (neuf stades de référence de Vanderlip) et le développement du poquet (nombre de tiges, hauteur, sénescence foliaire, ...) sont suivis, sur un échantillon de six poquets, du démariage à la récolte.

A ces mesures hebdomadaires sur un nombre limité de poquets s'ajoutent ponctuellement dans le temps, des comptages exhaustifs effectués sur l'ensemble des parcelles élémentaires (initiation florale, floraison femelle, nombre de tiges épiées).

- Mesures destructives

Suite au prélèvement de quatre poquets, nous mesurons :

- la surface foliaire verte totale au planimètre Licor,
- la production de matière sèche (MS) totale et sa répartition entre les différents organes (Tiges + gaines, limbes verts et sénescents, épis).

L'évolution du remplissage des grains est étudiée par le suivi du poids de 1 000 grains enveloppés de la floraison à la maturité.

2.4.2. A maturité

Sont déterminés les paramètres du rendement :

- poids d'épis/m² et poids de grains/m²
- poids de 1 000 grains
- matière sèche totale/m².

De plus, afin de caractériser les systèmes racinaires à maturité, des carottages sont effectués sous la ligne d'irrigation et dans l'interligne.

2.5. Les mesures physiologiques

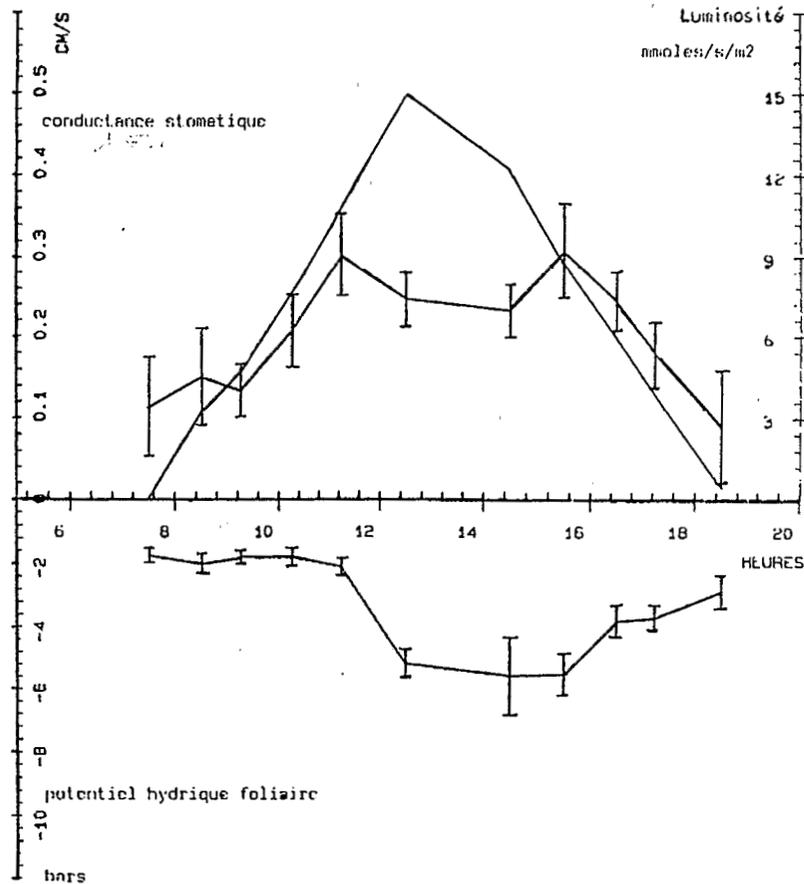
Les mesures physiologiques ont débuté deux semaines avant le début de la contrainte hydrique, soit la 8ème semaine du cycle, suivant le même protocole hebdomadaire sur les traitements I (irrigué) et S (stressé) jusqu'à la maturité.

2.5.1. Sur le terrain

Ce protocole comprend :

- Une étude cinétique, au cours de laquelle nous mesurons, heure par heure, du lever du jour au coucher du soleil, sur deux plantes par couple

Figure 1 - Cinétique journalière moyenne des traitement irrigués (74ème jour après émergence)



var
sto
3èr
mei

laq
cou,

pres
prov

satu

cond.
on ré
relati
20 ba

Rich
relati
relatic

maxim

mainte
une au
l'élastic

variété-traitement : la lumière incidente au quantum-mètre ; la conductance stomatique (Cs) au poromètre Delta T sur la face supérieure et inférieure de la 3ème feuille à partir de l'apex et le potentiel hydrique foliaire à la presse à membrane sur la 4ème feuille (Fig. 1).

- Une étude en phase d'équilibre (11h30 à 15h30), au cours de laquelle nous mesurons les mêmes paramètres, mais sur quatre plantes par couple variété-traitement.

2.5.2. Au laboratoire

Les mesures effectuées au laboratoire (teneur relative en eau et courbes pression-volume) sont calées sur les cinétiques ; les échantillons prélevés proviennent des poquets suivis au cours de la journée.

Teneur relative en eau

Ce paramètre qui correspond au rapport poids frais - poids sec / poids saturé - poids sec, est déterminé sur la feuille 2 prélevée en milieu de journée.

Courbes pression-volume

En fin de cinétique, les feuilles 3 qui ont servi aux mesures de conductance, sont récupérées et mises à réhydrater toute la nuit. Le lendemain, on réalise des courbes pression-volume (relation potentiel hydrique-teneur relative en eau) sur ces échantillons en progressant par palier de 2 bars jusqu'à 20 bars.

Ces relations sont exprimées selon la représentation préconisée par Richter (1979), soit l'inverse du potentiel hydrique en fonction de la teneur relative en eau (Fig. 2). Par régression linéaire sur la partie rectiligne de la relation (turgescence nulle), on peut déduire les paramètres suivants :

- le pourcentage d'eau liée aux membranes ;
- la teneur relative en eau à turgescence nulle ;
- le potentiel osmotique à turgescence maximale ;
- le module d'élasticité membranaire moyen entre la turgescence maximale et la turgescence nulle.

Lors de la déshydratation, le potentiel de turgescence peut être maintenu selon deux mécanismes : l'ajustement osmotique, qui se traduit par une augmentation des potentiels osmotiques précités, et l'augmentation de l'élasticité membranaire qui se traduit par une baisse du module d'élasticité.

s avant le début
uivant le même
ressé) jusqu'à la

mesurons, heure
tes par couple

irrigués

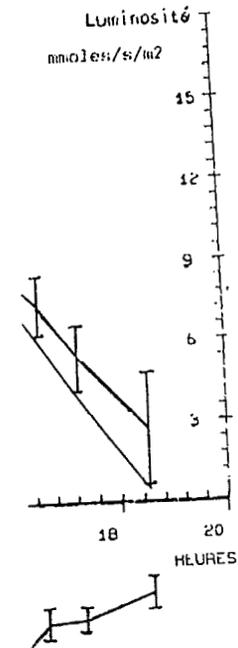
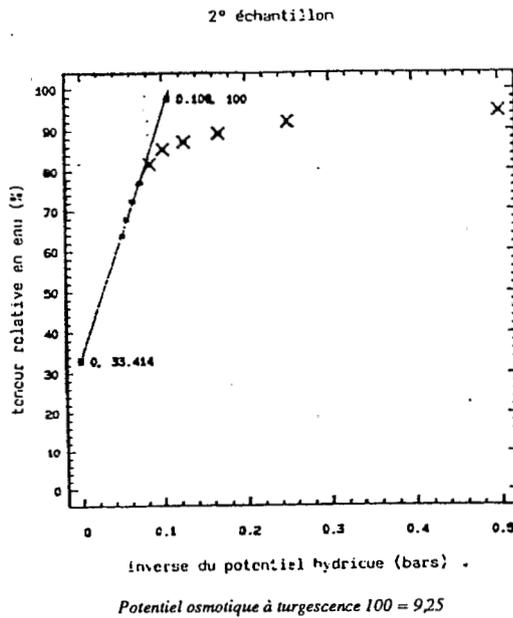
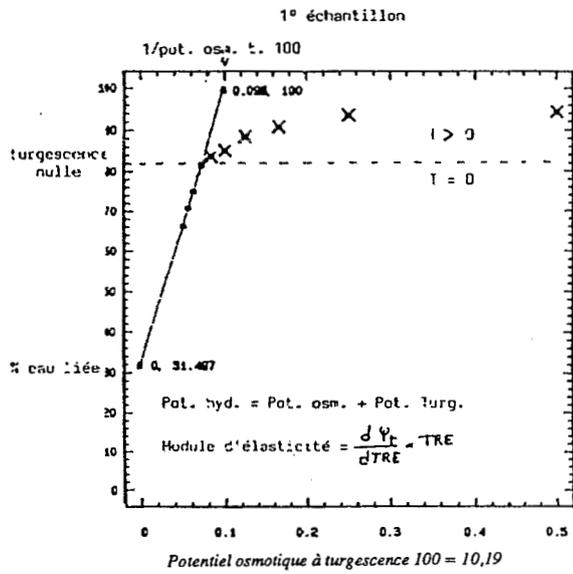


Figure 2 - Courbes pression-volume (ICMVIS 85327 après 19 jours de contrainte)



I. E
1.1.1

fonct
résist

17
g/m2
10
6
6
4
2

Rendements sous stress

allong
tempér

variati
D'autre
meille
phénot
séchere

rendem

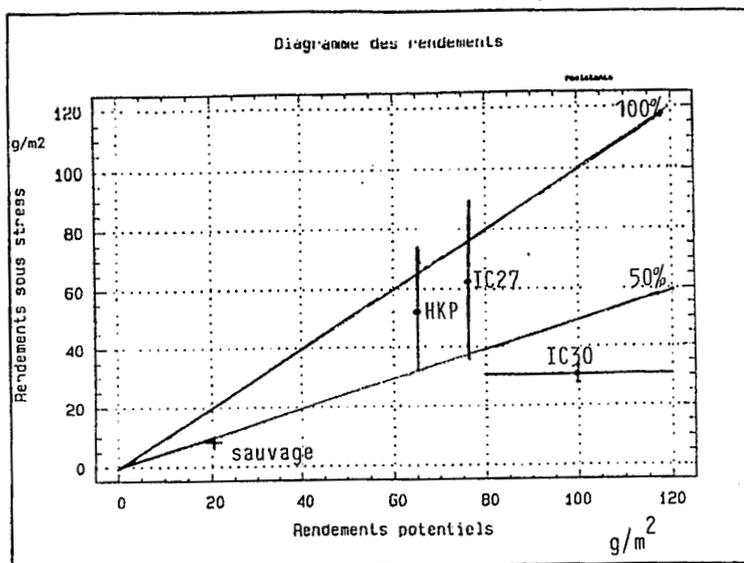
RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

1. Elaboration du rendement

1.1. Baisses relatives de rendement observées

Sur la figure 3, sont représentés les rendements sous stress hydrique en fonction des rendements témoins (ETM), la bissectrice correspond à une résistance de 10%.

Figure 3



On observe, outre de faibles rendements potentiels associés à un allongement du cycle (110 jours au lieu de 90) vraisemblablement liés à des températures insuffisantes :

- Une variabilité des rendements très importante avec des coefficients de variation (CV) inter-parcelle de $\pm 15\%$ en irrigué et de $\pm 30\%$ en stressé. D'autre part, les plus grands CV sont systématiquement associés aux meilleures performances variétales, confirmant l'idée que cette variabilité phénotypique constitue le mécanisme de base d'adaptation du mil à la sécheresse (Siband, 1980).

- Une dispersion variétale intéressante de la baisse relative de rendement face à un déficit hydrique moyen ($ETR/ETM = 50\%$) mais de

longue durée (50 j) : ICMVIS 85327 et HKP, - 25% ; sauvage, - 60% ; ICMVIS 86330, - 70%.

La résistance à la sécheresse des variétés étant définie comme la capacité du matériel végétal à limiter la chute de rendement sous stress, on obtient le classement suivant :

Indice de résistance (rendement sous stress/ rendement potentiel) x 100	HKP-IC27 >>> 80% "résistants"	SV 40% "sensibles"	> IC30 30% "sensibles"
-------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------	--------------------------	------------------------------

Sur les variétés cultivées, ce classement est inverse de celui obtenu par l'ICRISAT lors de la contre-saison chaude 88, mais présente la même opposition variétale. Il est, par contre, en accord avec les observations de l'INRAN sur la résistance de la variété HKP.

Pour le mil sauvage, le stress hydrique a en fait débuté avant sa floraison (environ 80 j), plus tardive que celle des cultivées (60 ± 2 j) qui a déterminé l'arrêt de l'irrigation.

1.2. Paramètres du rendement

Au niveau des paramètres du rendement, il apparaît une corrélation forte entre la résistance au stress et la capacité des variétés à limiter la chute du nombre de grains par mètre carré (Fig. 4). Ce résultat est en accord avec les travaux de l'ICRISAT en Inde (Bidinger et al., 1987) et plus récemment au Niger (Fussel et al., en cours de publication). Dans nos conditions de culture semi-intensives, ce caractère est assez fortement lié au maintien du nombre d'épis par mètre carré (Fig. 5).

Parallèlement, la chute du poids de 1 000 grains est faible (- 9%) ; il passe de 11,4 g pour les irrigués à 10,4 g en moyenne pour les stressés.

Cependant, les courbes de remplissage des grains (épis des brins principaux), confirme la sensibilité supérieure de la variété IC30 (Fig. 6, 7 et 8).

MÉCANISMES PHYSIOLOGIQUES DE RÉSISTANCE

L'étude des mécanismes de résistance révèle pour l'ensemble des variétés :

- Une accélération de la sénescence foliaire (Fig. 9) dont l'intensité est proportionnelle à la chute de rendements des variétés.

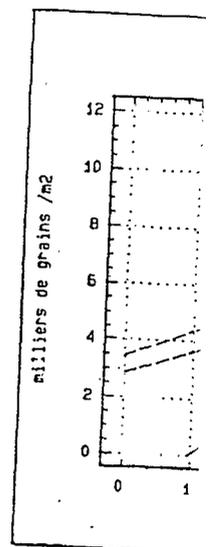
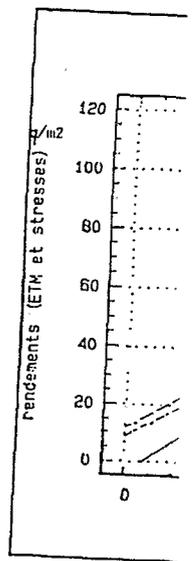


Figure 4

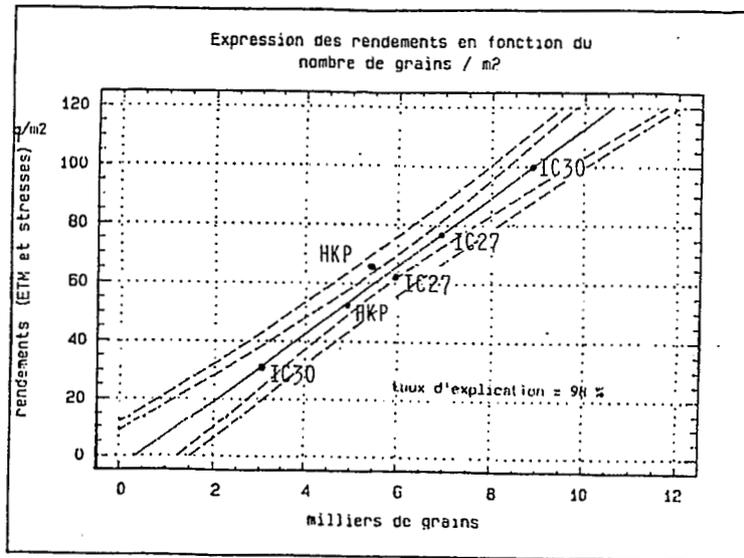


Figure 5

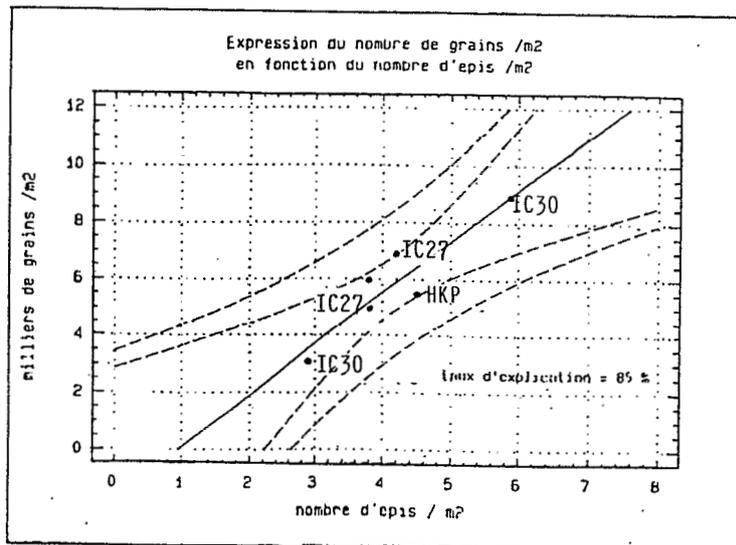


Figure 6

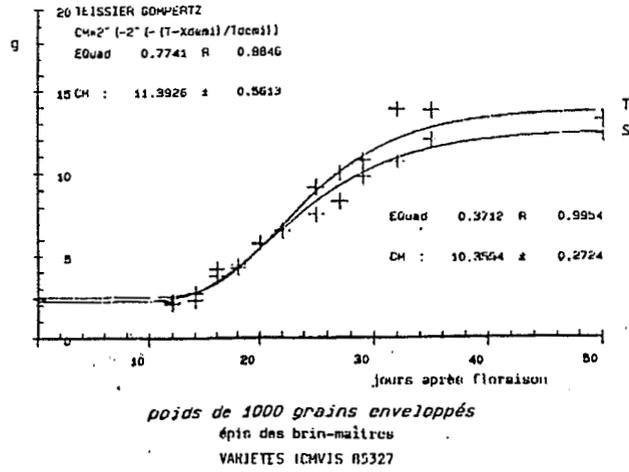


Figure 7

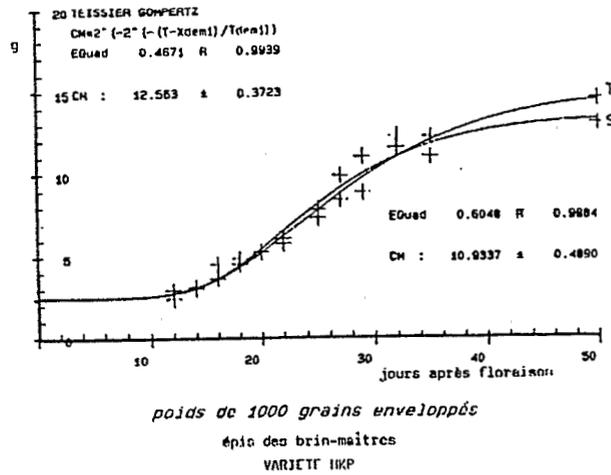
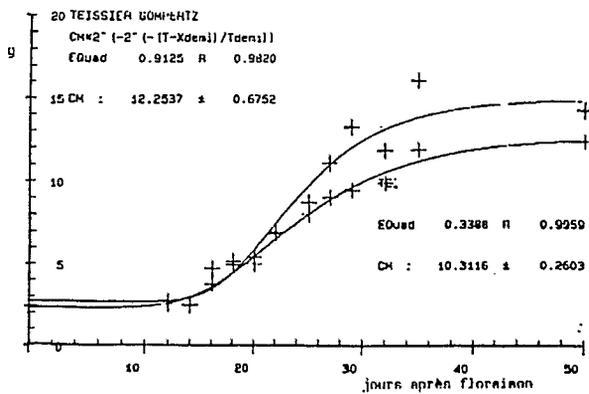
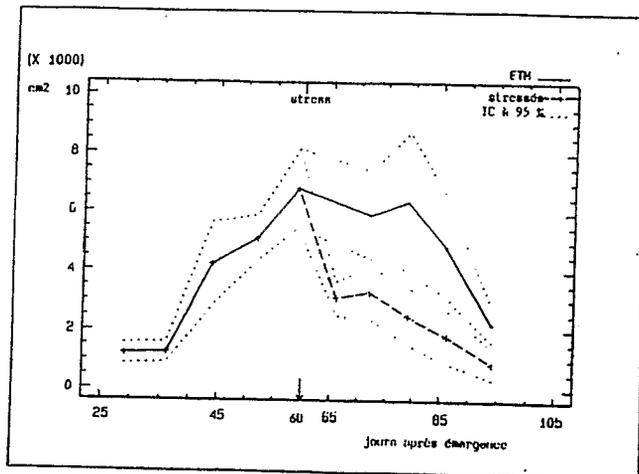


Figure 8



• poids de 1000 grains enveloppés
 épis des brin-mâtres
 VARIÉTÉ ICHVIS 86330

Figure 9



EVOLUTION MOYENNE DE LA SURFACE FOLIAIRE VERTE

- Une néogenèse racinaire post-florale importante (Fig. 10), corrélée avec une mobilisation de réserves hydriques plus profondes qui permet d'expliquer la stabilisation du déficit hydrique (ETR/ETM) à 50% après 15 jours de contrainte.

- Un faible stress hydrique sur les dernières feuilles du brin principal, avec en milieu de journée, une régulation stomatique maximum de 30% et un potentiel hydrique moyen de - 0,6 MPA.

Les courbes pression-volume établies sur ces mêmes feuilles, montrent de faibles variations des paramètres relatifs au potentiel de turgescence (potentiel osmotique et module d'élasticité membranaire).

En terme de différenciation variétale, l'analyse globale des résultats (cf. tableau récapitulatif) laisse apparaître deux types de comportement physiologique corrélés à la baisse relative des rendements :

- Un type "tolérant à la déshydratation" (ICMVIS 85327 et HKP), caractérisé par de faibles réactions physiologiques au stress, qui tend à réduire moins rapidement ses capacités photosynthétiques. Ce comportement s'est avéré le plus performant dans nos conditions de stress moyen.

- Un type "sensible à la déshydratation" (ICMVIS 86330 et Sauvage), caractérisé par des réactions physiologiques plus marquées (sénescence foliaire plus forte, régulation stomatique plus précoce, début d'ajustement osmotique et augmentation du module d'élasticité membranaire), qui tend à réduire plus rapidement ses capacités photosynthétiques.

Ce comportement qui conduit à économiser l'eau disponible dans le sol selon une stratégie de type "survie", s'est avéré le moins performant, mais pourrait être plus favorable dans des conditions de stress sévère.

Cette dernière hypothèse permettrait d'expliquer les résultats agronomiques inverses obtenus par l'ICRISAT en contre-saison chaude.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

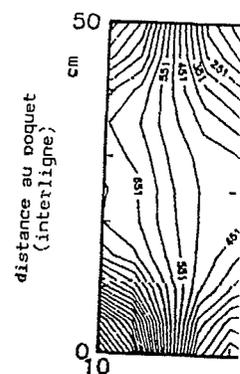
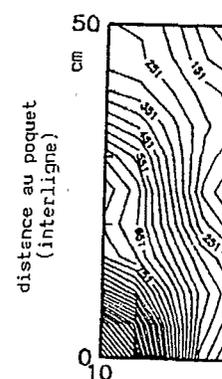
1. Importance qualitative des mesures physiologiques

Même si les mécanismes physiologiques de résistance à l'échelle foliaire sont peu importants quantitativement pour le mil (Henson, 1982 ; Laffray et al, 1986), les différences variétales observées peuvent recéler une information qualitative fondamentale quant à leur type de comportement hydrique (exemple ICMVIS 86330, ICMVIS 85327 et HKP).

2. Intégration du fonctionnement physiologique global du poquet

Compte tenu de l'importance des brins secondaires dans les mécanismes de résistance au stress hydrique, il apparaît nécessaire de ne pas

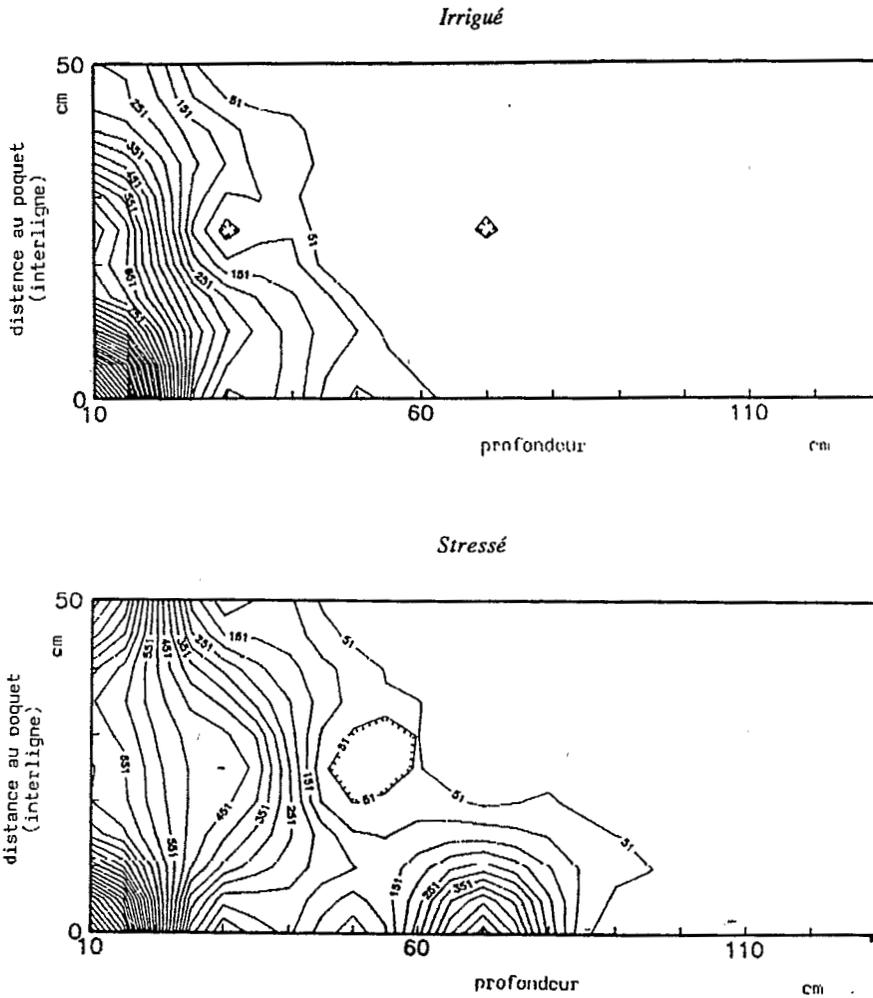
Figure 10 - I.
10



se limiter au fonctionnement

En effet effectué les mesures de la contrainte foliaire plus pré

Figure 10 - Isodensité racinaire à maturité ($mg.ms/dm^3$ sol) sur variété de mil IC27. Coupe transversale à la ligne de semis.



se limiter au seul brin-maître principal et d'essayer d'intégrer le fonctionnement physiologique global du poquet.

En effet, les feuilles du brin principal sur lesquelles nous avons effectué les mesures physiologiques sont certainement les dernières à souffrir de la contrainte par un effet de dominance mis en évidence par une sénescence foliaire plus précoce sur les brins secondaires.

3. Existence d'une importante néogenèse racinaire post-florale

L'observation d'une importante néogenèse racinaire post-florale sous stress est en opposition avec les données bibliographiques sur le sujet. Il est, en effet, généralement admis que le système racinaire n'évolue pratiquement plus à partir de la floraison (Chopart, 1983).

L'élaboration d'une méthode d'étude suffisamment fine pour différencier les variétés quant à ce processus, apparaît particulièrement intéressante. Cette caractérisation morphologique pourrait être ensuite reliée à l'extraction de l'eau du sol par horizons pour chaque variété.

4. Relativité de la notion de résistance variétale à la sécheresse

Pour le mil ou tout autre culture vivrière, la résistance variétale à la sécheresse devrait traduire une caractéristique fondamentale du matériel quant à la stabilité de sa production face au stress hydrique.

Or nos résultats, comparés à ceux obtenus par l'ICRISAT, montrent que les mêmes variétés soumises à un stress terminal, peuvent conduire à une classification inverse en fonction des caractéristiques du stress (intensité, durée, ...).

- Dans l'essai ICRISAT de contre-saison chaude 1988, où le stress hydrique était de forte intensité (haute densité de peuplement, ETP de 7 mm/j, température moyenne maximum de 40°C) et d'une durée de 30 j, le classement était le suivant :

ICMVIS 86330 : "résistant"
HKP - ICMVIS 85327 : "sensibles"

- Dans l'essai IRI de contre-saison froide 1988/89, où le stress hydrique était d'intensité moyenne (densité moyenne, ETP de 5 mm/j, température moyennes maximum de 33°C), mais d'une durée de 50 j, le classement est inversé :

ICMVIS 86330 : "sensible"
HKP-ICMVIS 85327 : "résistants".

Cette contradiction démontre la relativité de la notion de résistance variétale à la sécheresse précédemment définie.

En fait, une certaine ambiguïté peut provenir d'une confusion entre la résistance à la sécheresse en terme de rendement et la résistance à la déshydratation proprement dite, laquelle serait intrinsèque aux variétés. Cette dernière constitue une aptitude du matériel à tolérer une déshydratation partielle de ses tissus, indépendamment de toute considération sur la production finale.

La résistance agronomique à la sécheresse est, par contre, la conséquence sur le rendement final du comportement physiologique de la

variété
le cycl

critère
produc

réserva
racina
compo

5. OI

objecti
suivan

aux di
conditi
précisi
révers
enzym:

physiol
des cor

accord
résistar
consid
morph

réversi
physiol
conditi

niveau
intérêt :
céréaliè

variété face à des conditions de stress hydrique données (positionnement dans le cycle, intensité, durée, ...).

Ainsi, comme l'ont exposé Ludlow et Muchow (1988), le choix de critères physiologiques de sélection en vue d'une meilleure stabilité de production est hautement fonction des conditions de stress attendu.

Il est en particulier fondamental d'avoir une estimation de l'état des réserves en eau du sol disponibles directement ou moyennant une progression racinaire, au moment où le déficit pluviométrique apparaît, pour discuter du comportement physiologique le mieux adapté.

5. Objectifs

Les résultats de cette expérimentation nous ont permis de préciser nos objectifs pour la suite du programme. Les recherches devront être menées suivant deux volets imbriqués :

- L'étude de la répétabilité des types de comportement hydrique associés aux différents géotypes (tolérant ou sensible à la déshydratation), dans des conditions différentes (contre-saison chaude, hivernage, ...). Il faudra plus précisément rechercher des caractères (ex : précocité, amplitude, réversibilité, ...) et des critères (résistance membranaire, stabilité enzymatique, ...) physiologiques intrinsèques aux variétés.

- L'analyse des conséquences agronomiques de ces comportements physiologiques au travers de la stratégie d'utilisation de l'eau du sol induite et des conditions pédoclimatiques du stress.

En conclusion, ce premier travail nous a permis de pressentir, en accord avec les travaux antérieurs, que le mil présente une stratégie de résistance au stress hydrique complexe fondée sur une variabilité phénotypique considérable intégrant intimement des mécanismes phénologiques, morphologiques et physiologiques.

Les modalités de ces mécanismes (précocité, amplitude, réversibilité, ...) pourraient être associées à un type de comportement physiologique variétal plus ou moins favorable au rendement final selon les conditions phénologiques et pédoclimatiques du stress.

Cette stratégie complexe du mil, vraisemblablement liée à son faible niveau de domestication, génère à la fois, sa difficulté d'approche et son intérêt fondamental dans l'étude des mécanismes d'adaptation de la production céréalière aux risques de la sécheresse.

Références bibliographiques

CON

- Bidinger F.R., Mahalakshmi V., Rao G.D.P., 1987 - Assesment of drought resistance in pearl millet. II - Estimation of genotype response to stress. *Aust. J Agr. Res.*, 38, 49-59.
- Chopart J.L., 1983 - Etude du système racinaire du mil dans un sol sableux du Sénégal. *Agr. Trop.*, 38-1, 37-51.
- Fussel L.K., Bidinger F.R., Bieler P., publ. en cours - Research and development crop physiology and breeding for drought tolerance. *Field Crop.Res.*
- Henson I.E., 1982 - Osmotic adjustment to water stress in pearl millet in a controlled environment. *J Exp. Bot.*, 33, 78-87.
- Laffray D., Saintguily A., Louguet P., 1986 - Etude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de mil. Comm. Coll. de Djerba, Tunisie (sept. 1986).
- 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, ICRISAT Ed.
- Siband P., 1983 - Essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne. *Agr. Trop.*, 38-1, 27-35.
- Sivakumar M. V.K., 1986 - Soil climatic zonation for west african semi-arid tropics implication of millet improvement. Paper presented at the regional millet workshop, sept. 1986, Niger.

Mots
électric
Callista
dioica,
Eucaly,
Casuar

concer
pour l'
des sol
à la sal
(près d
menacé
semi-ar
jour pl
contrôl
qu'augr
croissa
l'augme
de Toz

constit