

UNIVERSITE PARIS VII

**THESE**

présentée pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS VII**

en **SCIENCES NATURELLES**

spécialité : **BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES**

**Réponses écophysiologiques de cultivars de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.)  
à une sécheresse de fin de cycle en zone sahélienne :  
Conséquences sur la stabilité du rendement**

par

**Frédéric DO**

soutenue le 29 juin 1994 devant le jury composé de :

MM.	J. VIERA DA SILVA	
	P. LOUGUET	<i>Directeur de thèse</i>
	A. BERGER	<i>Rapporteur</i>
	P. SIBAND	<i>Rapporteur</i>
	M. ELDIN	<i>Examineur</i>



à ANKADIFOTSY,  
et à la Place Jean JAURES.



## AVANT-PROPOS

Ce mémoire présente la synthèse de ma contribution (des années 1989 à 1993) à un programme de recherche mené au Niger, sous la direction de **Paul MARINI** à l'Institut des Radio-Isotopes (IRI) de l'Université de Niamey. Ce laboratoire (IRI) était activement soutenu par le Département de Physiologie Végétale et des Ecosystèmes (DPVE) conduit par **L. SAINT LEBE** au Centre d'Etudes Nucléaires de Cadarache et par la Direction des Sciences du Vivant du Commissariat à l'Energie Atomique (CEA), en la personne de **M. SUSCILLON**.

Pour le démarrage de mes recherches, je bénéficiais d'un statut de Volontaire du Service National **ORSTOM**, puis d'allocataire de recherche dans le cadre du "grand programme Valorisation agricole de l'eau" conduit par **Michel ELDIN** au sein de l'UR 3D dirigée par **R. MOREAU**. Mes travaux se sont poursuivis avec un statut d'agronome -Assistant Technique de la Sous-Direction de la Recherche du Ministère de la Coopération Française avec le soutien de **A. RIEDACKER**.

Les études ont été réalisées au sein d'un programme pluridisciplinaire regroupant agronomes, généticiens et physiologistes, travaillant sur les mêmes cultivars. Ce programme était connecté à un réseau international d'étude des mécanismes d'adaptation à la sécheresse de plusieurs espèces intéressant l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique du Nord et le Brésil.

-- Le professeur **J.B. VIERA DA SILVA**, responsable de ce réseau, a été au départ de ce travail de thèse. Pendant toute la durée du programme, il a suivi son avancement, tout en m'accordant sa confiance. Ses remarques en milieu de programme m'ont conduit à mieux préciser la problématique et à faire l'effort de réflexion nécessaire à un travail de thèse. Je lui exprime ici ma profonde reconnaissance.

-- Le professeur **P. LOUGUET**, coordinateur des programmes mil et sorgho, a suivi étroitement le déroulement de mon activité de recherche : à l'occasion de missions au NIGER, pendant mes séjours en France et par l'analyse des rapports annuels d'activités. Les collaborations directes avec son laboratoire m'ont permis de développer mes connaissances en écophysiologie. Il a enfin supervisé la rédaction de ce mémoire. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude.

-- **A. BERGER**, qui s'intéresse particulièrement à l'Ecophysiologie en Zones Arides et avait déjà examiné le travail de DEA, a accepté de relire le manuscrit de thèse. Je lui dois d'avoir pu améliorer la

cohérence et la lisibilité de ce texte. Je lui suis également reconnaissant d'avoir accepté de participer à ce jury.

– Avant mon départ pour le Niger, j'étais allé voir **P. SIBAND** afin de bénéficier de sa grande expérience de l'étude d'un peuplement de mil. En début de programme, à l'occasion de son passage à Niamey, nous avons discuté des premiers acquis et surtout des difficultés de cette étude. Sa lecture critique du manuscrit m'a permis de prendre du recul et d'améliorer sensiblement la clarté du document. Je tiens à le remercier pour le temps qu'il m'a consacré ainsi que pour avoir accepté de participer à ce jury.

– **M. ELDIN** a été à l'origine de ma participation à ce programme de recherche, dont son laboratoire constituait la base arrière en métropole. Il a orienté et suivi chacune des étapes de ce programme au cours de missions au Niger et pendant mes séjours en France. Je lui suis reconnaissant d'avoir accepté de faire partie de ce jury, non seulement pour tout ce qu'il a fait mais également comme représentant de l'ORSTOM.

Le manuscrit a bénéficié sous différentes formes des remarques des personnes suivantes que je tiens à remercier tout particulièrement :

– **F. TARDIEU**, qui a pris sur son temps pour relire entièrement le premier manuscrit et en souligner clairement les points à améliorer ;

– **S. RAMBAL**, dont les remarques ont fait en particulier évoluer l'organisation du chapitre concernant le modèle ;

– le professeur **C. GRIGNON**, qui a corrigé une version initiale de la revue bibliographique et animé la discussion lors de la réunion thématique sur le mil en novembre 1992 ;

– **R. POSS**, dont les commentaires sur le rapport d'activité de 1991 et la revue bibliographique ont été très enrichissants ;

– **J.F. BOIS**, qui a assuré la relecture du manuscrit final.

Ce mémoire est en fait le résultat d'un travail d'équipe soutenu par **Paul MARINI** que je tiens à remercier pour la confiance qu'il m'a accordée durant ces cinq années et sans laquelle ce travail n'aurait pu être réalisé. L'équipe de l'IRI a évolué et s'est renforcée avec le temps, elle était constituée de :

- **Sani DAOUDA OUSMANE**, qui s'occupait du suivi du système racinaire et du bilan hydrique du sol (thèse à soutenir fin 1994) ;
- **Thierry WINKEL**, mon collègue saharien du laboratoire OULAVENIRESTDEJADUPASSE, avec qui la collaboration était optimale à tous les niveaux, nos discussions permanentes ont assuré le mûrissement de ce travail ;
- **Laurent CURNAC**, fils spirituel de "big THORNLEY" et papa d'Eléonore, qui en peu de temps a réalisé un travail considérable sur le modèle MILSTRES.
  
- **Marcel SICOT**, qui travaillait plus particulièrement en saison des pluies.
- Le personnel technique de l'IRI : **Mahamane GADO SABO**, **Souleimane IDE**, **Abdou SANDA** et **Mariama SOUMAILA**, qui nous accompagnait au champ lors des manifestations de groupe.
- **Amina HOULA**, notre secrétaire principale, et **Zeinabou NIANDOU** du laboratoire d'électronique.
- Les agronomes "contractuels" : **Marc BLANCHET** et **Claire ESTEULLE**.
- Les Volontaires du Service National, qui ont défilé au cours de ces années "pour la France", le CEA et l'ORSTOM : **Alain AIRIAUD**, **Cédric CHAUMONT**, **Jean-Pierre JACQUET**, **Emmanuel ROBERT**, **Pascal SANTUCCI**, **Pascal THEVENOT**, **Etienne TEVISSSEN**. Le travail du "grand" AIRIAUD sur l'essai de 1992 a été particulièrement important pour ce mémoire.
- Les élèves ingénieurs, **Frédéric DOLLON** (ENSA Montpellier) et **Laurent MEGE** (ISTOM, Le Havre).
- Les observateurs et les manœuvres temporaires du village de Lamordé.

Le programme a également bénéficié de collaborations directes avec :

- Le laboratoire du Professeur LOUGUET, par les missions de **Daniel LAFFRAY**, **Michèle DASSA-GIRARD** et **Elie BATCHO** pour l'initiation à certaines mesures de la physiologie foliaire.
- Le Centre de Cadarache et en l'occurrence : **R. LAMY**, pour la transmission des références bibliographiques ; **Pierre MOUTONNET**, pour le traitement du bilan hydrique et la communication d'articles clés ; enfin **Jean THIERY**, pour le développement de logiciels d'analyse de données et de modélisation , dont le soutien à l'équipe a été permanent durant ces cinq années.

Au Niger, j'ai toujours bénéficié de l'appui de l'équipe du centre **ORSTOM**, qui a d'ailleurs bien grandi en cinq ans. Je tiens à exprimer tout particulièrement ma reconnaissance envers mes interlocuteurs privilégiés et toujours motivés : **Luc LEBARBE**, **Alain CAZENAVE**, **Thierry LEBEL** et **Charlotte TUET**.

A mon retour en France, **Antoine CORNET**, responsable du département **MAA** et **Guy HAINNAUX** m'ont assuré un accueil optimal au Centre **ORSTOM** de Montpellier. J'ai bénéficié de l'appui total de mon collègue **Jean-Francois BOIS** et du soutien logistique de **Brigitte LE ROUGET**.

J'ai été chaleureusement hébergé à l'antenne du Réseau Zones Arides (**ORSTOM-CNRS**) du **CEFE**, co-animée par **Charles ROUCHOUSE** et **Edouard LE FLOC'H**, au sein du Département dirigé par **André BERGER**. Je tiens à leurs exprimer ici toute ma reconnaissance pour les conditions idéales qui ont prévalu lors de la rédaction finale de la thèse. Je remercie également toute l'équipe du **CEFE** et son Directeur **F. WAREMBOURG**, sans oublier au troisième étage, **François ROMANE**, et **James ARONSON**. Enfin je remercie particulièrement **Michel GRANDJANNY** pour son appui informatique et **Claude LACOMBE** pour la réalisation de graphiques périlleux.

Ce travail de thèse marque l'aboutissement d'une impulsion vers la carrière scientifique donnée par Monsieur **Jean DUTHIL**, professeur d'agronomie à l'**ENITA** de Bordeaux, et amplifiée par les premiers stages effectués à l'Unité de Science du Sol de l'**INRA** d'Avignon au contact de **Bernard CABIBEL**, **Jacques HOROYAN**, **Laurent BRUCKLER**, **François LAFOLIE** et **Pierre STENGEL** (sans pouvoir être exhaustif).

Que tous soient remerciés.

**KALA SUBA**

## RESUME

La connaissance des réponses adaptatives d'un peuplement de mil à une sécheresse de fin de cycle, fréquente en zone sahélienne, constitue une aide précieuse dans un objectif d'amélioration du matériel végétal et des techniques culturales. L'analyse bibliographique révèle que les mécanismes adaptatifs sont nombreux mais que leur importance effective en conditions de culture et leur relation avec le rendement en grains ne sont pas clairement connues.

Afin de progresser dans cette problématique, le comportement de cultivars, présumés "résistant" et "sensible", face à une sécheresse en phase de remplissage des grains, a été étudié au champ en contre-saison chaude à Niamey, pour des rendements témoins faibles et élevés.

Les réponses écophysiologicals montrent la prédominance des mécanismes d'évitement de la sécheresse à l'échelle du peuplement, mécanismes qui ont été les moins étudiés dans la bibliographie : réduction de la surface foliaire verte et accroissement de l'allocation relative des assimilats vers les épis déjà en place. Au niveau des limbes encore verts, le déficit hydrique est relativement faible et les mécanismes de tolérance comme l'ajustement osmotique, l'accroissement de l'élasticité pariétale et l'endurcissement protoplasmique sont absents ou peu significatifs. Les différences de rendements entre cultivars, principalement fonction du nombre de grains, sont expliquées par l'allocation relative des assimilats vers les panicules et l'état initial du peuplement (nombre de tiges épiées et taux de floraison).

La hiérarchisation des mécanismes effectuée permet de proposer les bases d'un modèle simplifié de simulation de la croissance des épis en condition de stress hydrique (MILSTRES), outil exploratoire intégrant des hypothèses à approfondir et améliorer. A terme, cela représente un moyen de rendre compte des interactions entre les principaux facteurs et d'analyser la sensibilité du rendement final, définissant l'adaptation à la sécheresse du système étudié.

### Mots-clés :

*Pennisetum glaucum* - Adaptation à la sécheresse - Zone sahélienne - Croissance des épis - Stabilité du rendement - Mécanismes physiologiques - Hiérarchisation - Modélisation

## ABSTRACT

Knowledge of adaptative responses of millet fields to a drought occurring during grain filling, such as is frequent in the Sahelian zone, is a valuable tool in the goal of improving genotypes and crop managements. A literature review shows that adaptative mechanisms are numerous but their effective importance in the field and their relations with grain yield are not well known.

In order to progress in the subject, the behaviour of genotypes, assumed resistant and sensitive to a grain filling drought stress, was studied in the field in the hot dry season at Niamey, for low and high grain yields. Ecophysiological responses show the predominance of drought avoidance mechanisms at the stand scale, mechanisms which were the least studied in the literature : green leaf area control and increase of dry matter allocation to panicles. At the leaf scale (still green), water deficit is relatively low and tolerance mechanisms such as osmotic adjustment, increase of cell wall elasticity and protoplasmic hardening are absent or with low significance. Yield differences among genotypes, mainly dependant on grain number, were explained by assimilate allocation to panicles and the initial state of the stand (eared stems number and flowering percentage).

Identification of the main factors allows development of a simplified simulation model of the panicles growth under water stress (MILSTRES), explanatory tool for integration hypothesis. This approach can help to study the interactions between factors, to analyze yield stability, defining drought adaptation of the system.

### Key- words :

*Pennisetum glaucum* - Drought adaptation - Sahelian zone - Panicles growth - Grain yield stability - Physiological mechanisms - Hierarchy - Modelling.

# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b> .....	17
<b>Chapitre 1 :</b> <b>ETAT DES CONNAISSANCES</b>	
I. Généralités .....	25
II Caractères et mécanismes d'adaptation à la sécheresse .....	37
<b>Chapitre 2:</b> <b>MATERIELS ET METHODES</b>	
I. Conditions générales.....	67
II. Méthodes de mesure.....	73
III. Protocoles spécifiques.....	86
<b>Chapitre 3 :</b> <b>RESULTATS EXPERIMENTAUX</b>	
I. Déficit hydrique du sol et consommation en eau.....	96
II. Rendement final en grains.....	102
III. Dynamique de floraison et croissance des différents organes.....	113
IV. Effet du déficit sur le fonctionnement hydrique du couvert .....	134
V. Efficience hydrique globale.....	174
VI. Conclusions .....	178
<b>Chapitre 4 :</b> <b>MODELE DE REPOSE DE LA CROISSANCE DES EPIS AU DEFICIT HYDRIQUE</b>	
I. Introduction.....	183
II. Le modèle MILSTRES .....	186
III. Simulations .....	206
IV. Conclusions .....	223
<b>CONCLUSIONS GENERALES</b> .....	229
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	238
<b>TABLE DES MATIERES</b> .....	262
<b>ANNEXE</b> .....	267



## INTRODUCTION

the 1990s, the number of people who have been employed in the public sector has increased in all countries.

There are a number of reasons for the increase in public sector employment. One of the main reasons is the increasing demand for public services. As the population ages, there is a need for more social security, health care, and education. In addition, the demand for public services has increased in many other areas, such as transportation, housing, and environmental protection.

Another reason for the increase in public sector employment is the increasing size of the public sector. In many countries, the public sector has grown significantly in size over the past few decades. This has led to a corresponding increase in the number of public sector employees.

There are also a number of other factors that have contributed to the increase in public sector employment. For example, the increasing demand for public services has led to the creation of new public sector jobs. In addition, the increasing size of the public sector has led to the hiring of more public sector employees.

Overall, the increase in public sector employment is a result of a number of factors, including the increasing demand for public services, the increasing size of the public sector, and the increasing demand for public sector jobs. This trend is likely to continue in the future, as the demand for public services continues to grow.

There are a number of reasons for the increase in public sector employment. One of the main reasons is the increasing demand for public services.

As the population ages, there is a need for more social security, health care, and education. In addition, the demand for public services has increased in many other areas, such as transportation, housing, and environmental protection. This has led to the creation of new public sector jobs.

Another reason for the increase in public sector employment is the increasing size of the public sector. In many countries, the public sector has grown significantly in size over the past few decades. This has led to the hiring of more public sector employees.

There are also a number of other factors that have contributed to the increase in public sector employment. For example, the increasing demand for public services has led to the creation of new public sector jobs. In addition, the increasing size of the public sector has led to the hiring of more public sector employees.

Overall, the increase in public sector employment is a result of a number of factors, including the increasing demand for public services, the increasing size of the public sector, and the increasing demand for public sector jobs. This trend is likely to continue in the future, as the demand for public services continues to grow.

There are a number of reasons for the increase in public sector employment. One of the main reasons is the increasing demand for public services.

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

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

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

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

La stagnation des rendements (en moyenne 500 kg par hectare, 300 à 400 kg au Niger) montre que, jusqu'à présent, l'accroissement de la production résulte essentiellement d'une extension des surfaces cultivées par la suppression des jachères (au détriment de la fertilité des sols) et par la mise en culture de terres marginales. Plus globalement, la progression des besoins alimentaires et énergétiques (prélèvement de bois de feu) entraîne une forte exploitation minière des ressources naturelles, alors que la viabilité des systèmes agropastoraux sahéliens reposait sur une faible exploitation des ressources du milieu (MILLEVILLE, 1989). Ainsi, "les écosystèmes du Sahel consécutivement à des déficits pluviométriques persistants et à l'augmentation des activités agricoles induite par la croissance démographique, se sont, au cours des deux dernières décennies dégradés et appauvris" (CHAMARD, 1993).

Tableau 1 : Evolution de la population, de l'urbanisation et de la production de céréales dans les pays du Sahel (Burkina Faso, Mali, Mauritanie, Niger, Sénégal, Tchad) entre 1960 et 1990, et projection en 2010.

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

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

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

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

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

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

A l'intérieur des systèmes de production sahéliens globalement extensifs, coexistent à proximité des habitations des zones de culture plus intensive où la fumure animale est concentrée, souvent en association avec la présence d'arbres comme *Acacia albida* (MILLEVILLE, 1989 ; JOUVE, 1991 ; SERPANTIE et MILLEVILLE, 1993). Il apparaît possible de développer progressivement, dans le cadre d'une politique agricole réellement favorable, l'intensification et la part relative de ces zones des terroirs villageois. Cette amélioration "polarisée" de la culture du mil, adaptée aux différentes régions, s'appuierait sur la fertilisation organique en intégration avec l'élevage, l'association avec l'arbre et avec d'autres cultures, et

enfin sur les techniques culturales de récupération et d'économie de l'eau. Pour donner un ordre de grandeur, avec des amendements organiques et un minimum de fertilisation minérale (45 unités d'azote et 22.5 unités de phosphore) le rendement des variétés à cycle court (80-90 jours) atteint 2000 kg.ha<sup>-1</sup> dans des conditions pluviales favorables (INRAN, 1987).

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

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

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

La revue bibliographique, exposée dans *le premier chapitre*, montre que les caractères et mécanismes adaptatifs du mil à la sécheresse peuvent être nombreux, mais que leur importance effective en condition de culture et leur relation avec le rendement en grains ne sont pas clairement connues.

Les progrès dans ce domaine passe par une approche intégrée recherchant les réponses au déficit à différents niveaux d'organisation du végétal : *schématiquement* de la plante entière à la cellule (VIERA DA SILVA, 1970, 1984 ; LOUGUET, 1988 ; ANNEROSE, 1990).

*L'objectif de ce travail est d'améliorer la connaissance des réponses d'un peuplement de mil à un déficit hydrique de fin de cycle en hiérarchisant les mécanismes et en recherchant les principaux liens avec la stabilité de la production finale.*

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

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

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

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

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

*Le troisième chapitre* expose les résultats expérimentaux en comparant les deux essais. Après avoir précisé l'importance du déficit hydrique du sol et les niveaux de consommation en eau des plantes stressées, le rendement final en grains et ses composantes sont analysés. L'impact du déficit hydrique sur la floraison et la croissance des différents organes, facteurs qui conditionnent l'allocation relative des assimilats vers les épis, est ensuite décrit. Enfin les

mécanismes foliaires de tolérance à la déshydratation (tolérance protoplasmique et relations pression-volume) et de régulation des pertes en eau (surface totale et conductance stomatique) sont envisagés.

Sur la base des résultats précédents et de la bibliographie, un modèle simplifié de réponse de la croissance des épis au déficit hydrique est proposé dans *le quatrième chapitre*. Le modèle est paramétré sur les données de l'essai "rendements témoins élevés" de 1992 et ses simulations sont comparées aux données expérimentales de l'essai de 1990. Enfin à l'aide du modèle, une analyse schématique de la stabilité du rendement final est réalisée en fonction d'une typologie d'états initiaux du peuplement .

Chapitre 1 :

**ETAT DES CONNAISSANCES**



## I. GENERALITES

### 1.1 Botanique et description du mil pénicillaire

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

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

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

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

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

Le mil est diploïde avec  $2n=14$  chromosomes. C'est une graminée annuelle érigée, à tiges pleines de 1m à 5m de hauteur, avec un métabolisme photosynthétique en C4.



Photo 1 : Panicules de mil pénicillaire en phase de remplissage des grains

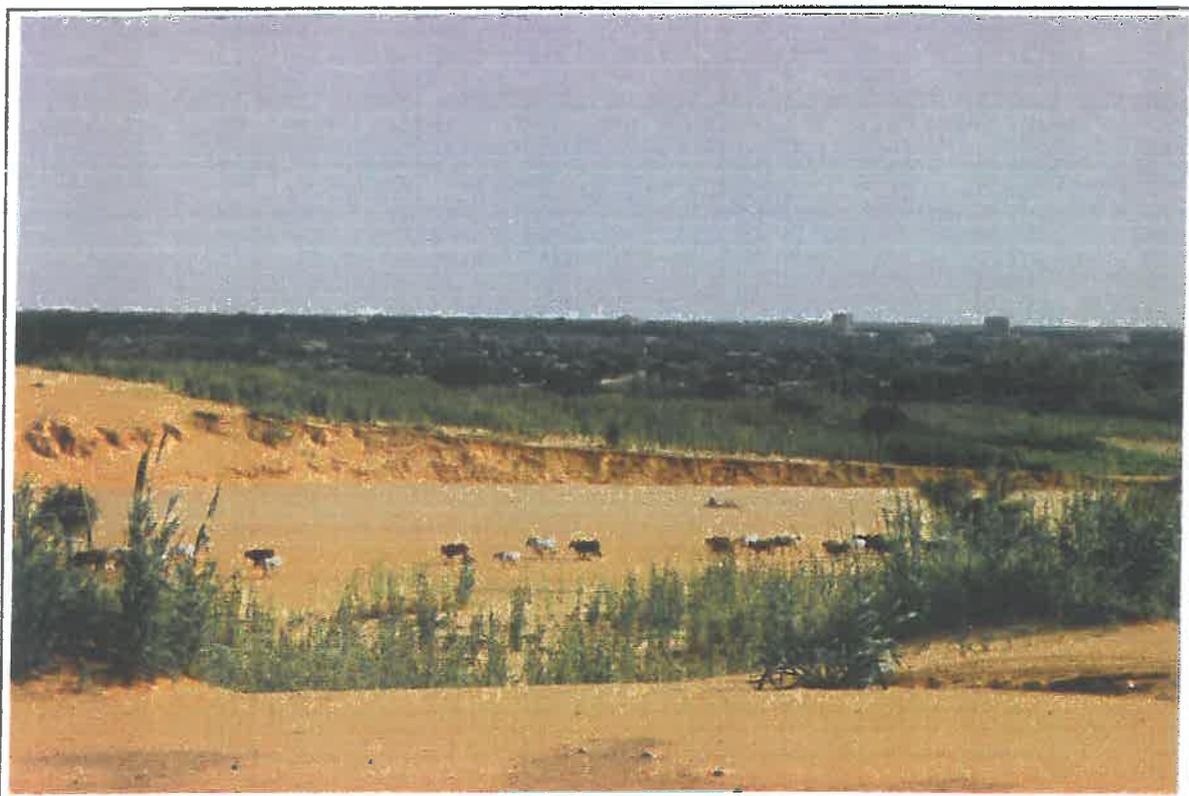
Son tallage est très important, jusqu'à 40 talles (RAMOND, 1968), et son enracinement est fasciculé. L'inflorescence en position apicale est une panicule contractée ou faux épi (épillet avec un pédicelle), de forme cylindrique et allongée. L'inflorescence est bisexuée (monoïque) et la floraison femelle débute avant la floraison mâle (protogyne). La fécondation croisée est donc dominante (allogamie) et les cultivars de mil sont constitués d'hétérozygotes, créés à chaque génération par la dispersion aléatoire du pollen.

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

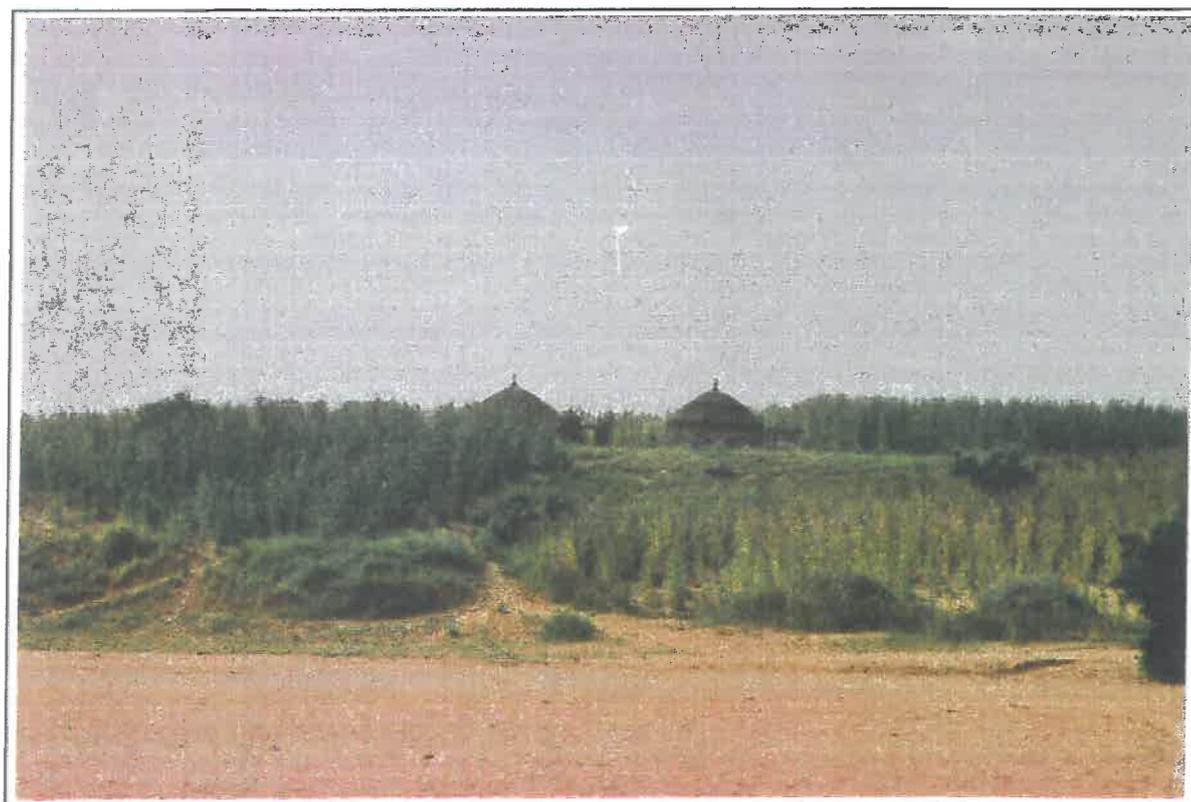
## **1.2 Mode traditionnel de culture**

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

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



**Photo 2 : Champs de mil aux abords d'un "Kori" (cours d'eau temporaire) avec Niamey en arrière plan**



**Photo 3 : Mils de densité variable entourant les cases en fin de saison des pluies**

Le semis est réalisé sans travail du sol, il requiert une très faible quantité de semences (3 à 4 kg/ha) et de travail (8 à 9 h/ha). La technique se déroule en deux temps: creusement des trous de semis à l'aide d'une houe-pioche légère abaissée latéralement tous les deux pas au rythme de la marche (soit 5 à 6000 poquets par hectare), puis semis proprement dit consistant, en position debout, à laisser tomber une pincée de grains dans chaque trou (de 50 à 100), comblé et tassé ensuite à l'aide du pied. A cause des problèmes de mauvaise installation résultant des périodes de sécheresse, aussi bien que des vents de sable et des hautes températures du sol, le paysan effectue d'une manière générale des semis successifs en début de saison à l'occasion des différents épisodes pluvieux pour atteindre une population optimale. Dans certaines zones comme le bassin arachidier du Sénégal, le semis peut être réalisé "en sec" dès que se manifestent les signes annonciateurs des premières pluies (SERPANTIE et MILLEVILLE, 1993).

Les poquets sont ensuite démariés (de 4 à 8 plantes par poquet) au moment du sarclage. Le sarclage est effectué avec la "iler", outil à grand rendement manié en position debout et bien adapté au travail superficiel des sols sableux.

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

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

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



Photo 4 : Poquets de mil en fin de cycle avec sénescence foliaire à la base des plantes



Photo 5 : Poquets de mil à la bordure dun "kori" avec un tallage fructifère important

## **1.3 Caractéristiques du climat sahélien**

### **1.3.1 Saison des pluies en zone sahélienne**

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

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

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

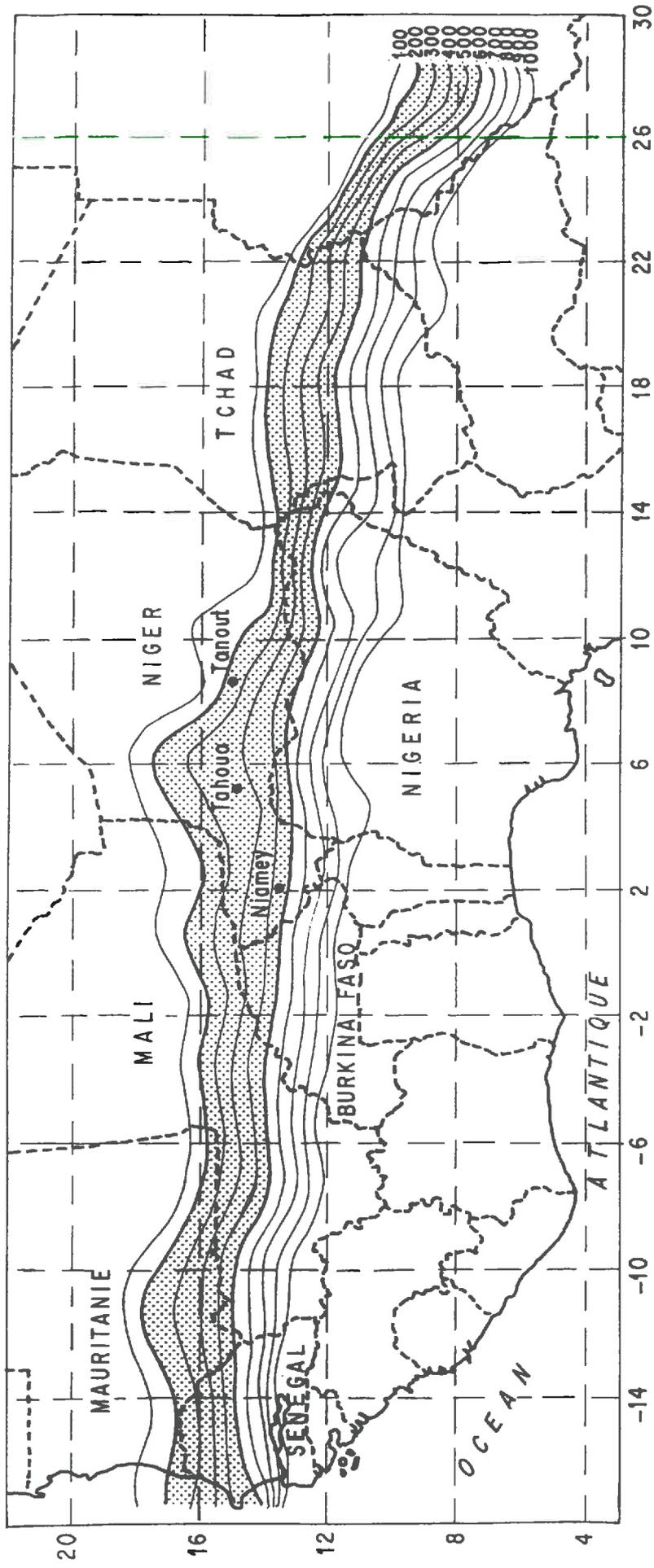


Fig. 1 : Carte des isohyètes moyennes interannuelles (série 1951-1989) de la zone sahélienne (200 - 600 mm) en Afrique de l'Ouest (G. Mahé - ORSTOM, communication personnelle , 1994)

### 1.3.2 Fréquences de périodes sèches dans le cycle

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

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

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

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

- la date de semis ou d'installation des pluies est prise comme le premier jour après le 1er mai, où la pluie cumulée avec celle des deux jours précédents atteint 20 mm ou plus, sans qu'il ne soit suivi pendant les 30 jours suivants d'une période sèche excédant 7 jours ;
- pour chaque décade après semis, les fréquences des périodes sèches sont calculées pour 3 seuils pluviométriques : 1,10 et 20 mm, et aux durées : <5j, 5-10, 10-15, 15-20 et >20 jours.

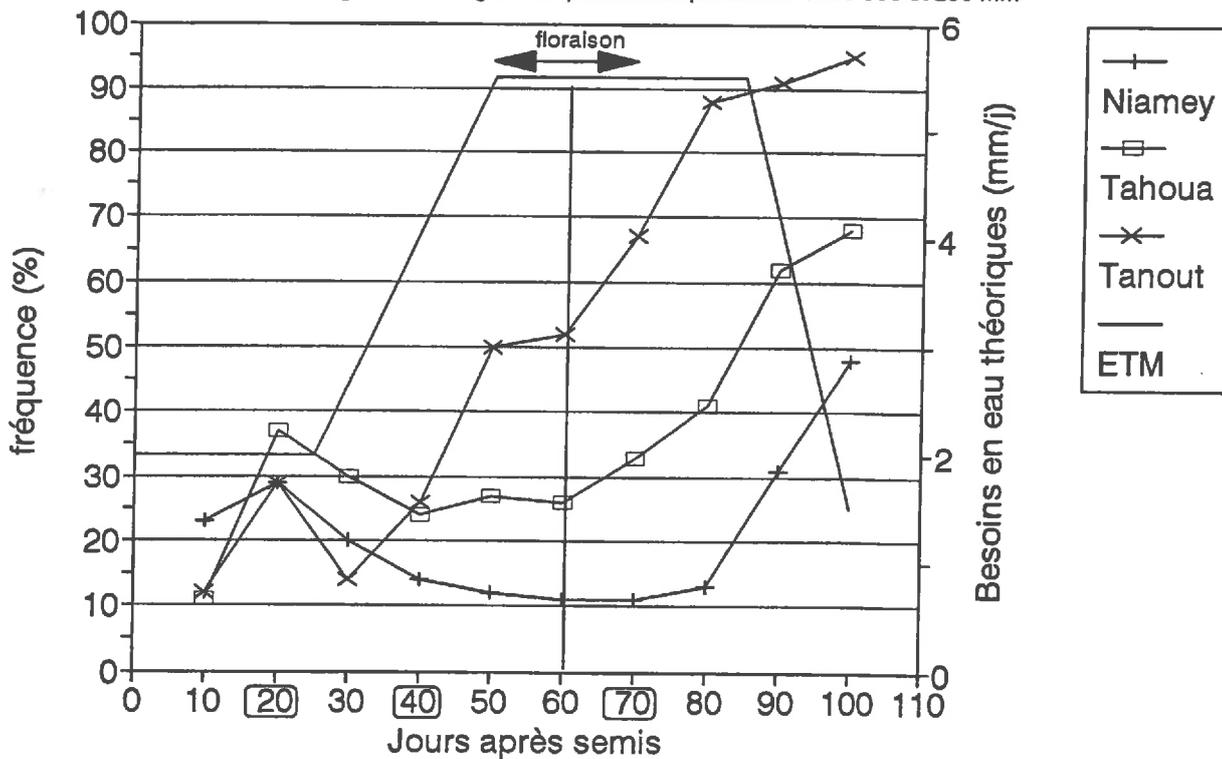
Compte tenu de la réserve en eau du sol, nous avons retenu comme période sèche "significative" dans son impact sur la culture, les périodes sans pluies supérieures ou égales à 10 jours pour un seuil pluviométrique de 10 mm. Comme exemples, nous avons choisi trois localités du Niger réparties selon un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

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

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

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

Fig.2 : Fréquences de périodes sèches supérieures à 10 jours pour un seuil pluviométrique de 10 mm pour 3 localités du Niger selon un gradient pluviométrique annuel entre 550 et 250 mm



données statistiques sur la pluviométrie série 1920-1988 (Sivakumar, 1991)  
 Besoins en eau théoriques / variété à cycle court (Doorembos et Pruit, 1975)

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

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

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

En conclusion, cette brève analyse permet de poser l'hypothèse que les populations de mil utilisées depuis des décennies dans la zone sahélienne sont adaptées dans le cadre de leur mode de culture à des périodes de déficit hydrique fréquentes au cours du cycle et plus particulièrement en début et en fin de cycle. *Si en phase d'installation, il existe une alternative de nouveaux semis, en phase de remplissage du grain, la réponse du végétal est la seule issue, déterminante dans l'élaboration du rendement final.*

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

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

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

### 2.1 Une définition de l'adaptation à la sécheresse

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

La définition de l'adaptation à la sécheresse reste relative, elle représente dans le cadre de notre étude, la capacité de la plante à limiter la diminution de son rendement en condition de déficit hydrique. Expérimentalement, à l'échelle de la parcelle, le degré d'adaptation d'un phénotype peut être alors quantifié par rapport à son rendement témoin sans déficit hydrique (ROBELIN, 1984) :

- selon l'indice de sensibilité:  $(R_{dti} - R_{dts}) / R_{dti} \times 100$  ;
- ou l'indice de stabilité :  $R_{dts} / R_{dt} \times 100$  ;

avec  $R_{dti}$  le rendement témoin (irrigué) et  $R_{dts}$  le rendement sous déficit hydrique (stressé ou sec).

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

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

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

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

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

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

**- La tolérance (drought tolerance)**

Ce type de réponse s'appuie sur la capacité des plantes à supporter un faible niveau d'hydratation des tissus. Elle regroupe les mécanismes qui permettent à la plante de maintenir

l'intégrité de ses fonctions métaboliques malgré la déshydratation, comme le maintien de la turgescence ou la tolérance protoplasmique. Le maintien de la turgescence est en fait un mécanisme intermédiaire entre l'évitement et la tolérance et à ce titre parfois classé dans l'évitement (LEVITT 1980, TURNER 1986b).

## **2.2 Revue bibliographique**

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

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

Cette propriété, évoquée aux paragraphes 1.2 et 1.4, est essentielle pour l'optimisation de l'utilisation des ressources en eau et pour limiter l'occurrence de périodes de sécheresse en pleine floraison, stade critique du cycle. DANCETTE (1983), en étudiant des variétés de 75,90,105 et 120 jours au Sénégal, a montré que les besoins en eau (ETM) et la production de matière sèche étaient globalement proportionnels à la durée du cycle végétatif. Dans des conditions de bonne fertilité du sol, les besoins en eau étaient en moyenne de 4.5 à 5 mm par jour en hivernage, l'efficacité en matière sèche aérienne variait autour de 2.6 g/kg d'eau. Dans la zone sahélienne proprement dite (précipitations inférieures à 600 mm), les prospections réalisées par l'IBPGR et l'ORSTOM (CLEMENT, 1985) ont montré que la majorité des mils cultivés sont de type précoce, avec un cycle semis-récolte de 80 à 90 jours. Leur cycle de végétation paraît correctement calé sur la durée moyenne de la saison des pluies (au Niger par exemple, cette durée va de 99 jours au sud-ouest à 67 jours au sud-est du pays, données et définitions de SIVAKUMAR, 1988).

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

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

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

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

#### *Plasticité du développement végétatif*

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

BIDINGER (1986) et BIDINGER *et al.* (1987) démontrent ainsi que la perte de poids de grains sur le brin-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 au niveau du 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 pots mené par CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989). Dans ce cas, il est possible que les racines, dont le développement était restreint par la culture en pot, ne pouvaient alimenter la reprise de croissance des talles.

Le tallage détermine aussi largement la surface foliaire et la consommation en eau de la plante. En situation de déficit hydrique progressif (développement sur un sol à la capacité au champ sur deux mètres), AZAM-ALI *et al.* (1984) observent que le nombre et la survie des talles varient en sens inverse de la densité de plantation (2.9, 5.8 et 11.5 plantes.m<sup>-2</sup>) pour aboutir à des surfaces foliaires vertes maximales proches (LAI entre 1.2 et 1.4) et un rapport final épis/biomasse aérienne équivalent (50%). Ce résultat suggère un ajustement à la disponibilité en eau et en lumière de la plante. En relation avec une dynamique de la surface foliaire plus progressive (économisant l'eau du sol en début de cycle), la biomasse finale est inversement proportionnelle à la densité de plantation, assurant ainsi le meilleur rendement final à la plus faible densité initiale (de l'ordre de 750 kg contre 250 kg à la densité initiale la plus élevée, estimation personnelle à partir du poids d'épis).

Les travaux de l'ICRISAT en Inde et au Niger montrent en conditions de culture intensive (densité de plantation entre 13 et 10 plantes par m<sup>2</sup>) en contre-saison chaude que le rendement en grains est sévèrement réduit par un stress terminal tandis qu'il est peu affecté par un déficit de milieu de cycle du fait du phénomène de compensation par les talles tardifs

(BIDINGER *et al.*, 1987a ; FUSSEL *et al.*, 1991 ). La composante essentielle du niveau de rendement est dans tous les cas le nombre de grains par unité de surface. Les contributions relatives du nombre d'épis et du nombre de grains par épi sont variables suivant les essais. En conditions de stress terminal, le poids unitaire de grain est aussi significativement corrélé au rendement final mais à un degré moindre que le nombre de grains. BIELER (1992) a dans le cadre de ce même programme, analysé la décroissance du rendement de l'épi. La réduction du nombre de grains provient d'un avortement "sélectif" des ovules fécondés tardivement . La diminution de la masse unitaire des grains est liée à une réduction de la durée de remplissage (ex: de 17 jours à 15 jours), la vitesse de remplissage restant identique à celle des témoins.

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

#### *Remobilisation des assimilats vers le grain*

En absence de déficit hydrique et dans le cadre d'expériences en serre, SQUIRE (1989) observe qu'environ 40% de la matière sèche totale synthétisée durant la phase de remplissage des grains se retrouvent alloués aux épis, ce pourcentage étant relativement indépendant de la température. Une partie importante de la croissance des grains serait donc due à l'activité photosynthétique des feuilles en période post-florale. JACQUINOT (1970), utilisant des marquages au  $^{14}\text{C}$  sur des plantes cultivées en pot, constate effectivement qu'en absence de contrainte hydrique, les substances carbonées produites avant la floraison ne participent pas au

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

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

final est estimée de 15 à 50% suivant le génotype. Il faut noter que la plus faible remobilisation caractérisait le génotype le plus performant en terme de rendement final en grain.

D'une façon générale, il est admis que la contrainte hydrique réduit les capacités de synthèse des feuilles, ainsi que les transferts d'assimilats (ce ralentissement des transferts résulterait d'ailleurs plus de la réduction de l'activité des feuilles que d'un effet direct sur le système de translocation (JONES, 1983)). Un déficit hydrique durant la phase de remplissage des grains pourrait donc affecter directement la production finale. Or, même dans le cas où la sécheresse provoque un arrêt de la croissance de la plante entière, le développement des épis se poursuit, corrélativement à une diminution du poids de matière sèche des tiges (GREGORY, 1982 ; SQUIRE *et al.*, 1984 ; AZAM-ALI *et al.*, 1984). Comparant les productivités du mil, du sorgho et du maïs soumis à différents types de déficits hydriques, MUCHOW (1989) constate que le rendement du mil présente la plus forte stabilité mais à un niveau de rendement généralement plus faible. Le remplissage de ses épis s'accompagne dans les conditions de déficit hydrique les plus sévères, d'une stagnation de la biomasse totale entre la floraison et la maturité, suggérant à nouveau une mobilisation de matière sèche préflorale. SIBAND (1981) avait déjà émis l'hypothèse d'une redistribution de composants minéraux et glucidiques par régression de talles au profit des talles fructifères.

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

Dans l'ensemble pour les céréales, la contribution relative de la matière sèche préflorale au poids de grains à la récolte apparaît très variable entre espèces et surtout entre conditions d'expériences et méthodes de calcul. Les valeurs citées varient entre 0 et 50%, elles peuvent

atteindre en moyenne 40% chez le riz, 20% chez le blé, 12% chez le sorgho (références citées en particulier EVANS et WARDLAW, 1976).

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

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

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

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

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

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

#### *Vigueur précoce*

Un développement rapide de la culture peut avoir des effets opposés selon la distribution des pluies au cours du cycle. Couvrant rapidement le sol, une culture vigoureuse va limiter les pertes en eau par évaporation du sol au bénéfice de la transpiration, et intercepter rapidement le maximum de lumière. WALLACE (1991) estime qu'entre 30 et 50% de la pluviométrie annuelle sont évaporés directement par le sol en saison de culture du mil. Par ailleurs, la baisse de capacité photosynthétique des feuilles avec l'âge et le rôle crucial de la biomasse accumulée à la floraison pour la détermination du potentiel de production expliquent l'importance d'un établissement rapide et vigoureux de la culture.

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

Comparant la croissance pondérale de plantules de mil, de sorgho et de maïs, SIBAND (1981) observe que la germination du mil est très rapide (24 à 48h après l'humectation), mais sa vitesse de croissance initiale reste inférieure à celle des deux autres espèces. La taille des

grains jouerait ici un rôle limitant : des grains petits comme ceux du mil facilitent par leur surface spécifique l'absorption de l'eau, donc la germination, mais leurs réserves limitées laissent rapidement la plante tributaire de ses propres capacités d'assimilation (la dépendance vis-à-vis de la photosynthèse est presque totale à partir du 6ème jour). En tenant compte de la dimension initiale de l'embryon, la vitesse de croissance relative du mil est considérable (SIBAND, 1981). La qualité des grains, qui dépend des conditions de milieu durant leur formation et leur stockage, affecte la variabilité génétique pouvant exister dans la vitesse d'émergence et la survie des plantules soumises à la sécheresse (STOMPH, 1990). Ces différences variétales concernent essentiellement la vitesse d'apparition des premières feuilles. La croissance aérienne des plantules de mil est exponentielle, permettant une augmentation rapide de leur capacité d'interception de la lumière. Quant à la croissance racinaire, elle reste linéaire dans les 4 à 6 premiers jours après l'émergence, tournée essentiellement vers l'élongation verticale de la racine séminale. Par la suite, ce caractère accélère la colonisation en profondeur du sol pendant la phase de croissance racinaire exponentielle qui correspond à l'apparition des racines nodales (SIBAND, 1981). L'émission autant que la croissance des racines nodales sont très étroitement corrélées à celles des feuilles (GREGORY, 1986 ; STOMPH, 1990). La relation forte trouvée entre le développement des racines et la température des méristèmes aériens suggère un effet indirect par l'apport d'assimilats ou d'hormones aux racines (GREGORY, 1983).

#### *Profondeur et densité d'enracinement*

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

La vitesse de progression du front racinaire et le degré de colonisation du sol sont les caractéristiques majeures définissant l'enracinement d'une plante. Selon CHOPART (1980, 1983),

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

Par ailleurs, CHOPART (1983) démontre que la colonisation du sol (évaluée par la distance moyenne entre les racines) progresse jusqu'en fin de cycle, aboutissant à une occupation dense de l'ensemble du profil, aussi bien en surface (horizons relativement plus riches en éléments minéraux) qu'en profondeur (horizons plus humides). Comparant le mil, le sorgho, le riz pluvial et l'arachide, cet auteur observe que le mil a le système racinaire le plus profond et le mieux développé en profondeur. Inversement le sorgho et le riz pluvial coloniseraient mieux les horizons de surface.

Cependant la profondeur et la densité racinaires ne suffisent pas à caractériser l'extraction de l'eau du sol par la plante. Ainsi GREGORY (1982) et PAYNE *et al.* (1990) observent qu'en fin de cycle et même en situation de sécheresse, une quantité importante d'eau peut rester non utilisée dans la partie inférieure de la zone racinaire. Pour GREGORY (1982), cela s'explique par une densité racinaire insuffisante en profondeur en dessous de 60 cm, conséquence de l'arrêt probable de croissance des racines dès la floraison. CHOPART (1980, 1983) observe un ralentissement et non un arrêt complet de cette croissance après l'épiaison. A ce stade, la densité racinaire entre 40 et 100 cm de profondeur décroît d'environ  $0.4$  à  $0.1 \text{ cm}$  par  $\text{cm}^3$  de sol (CHOPART, 1980; GREGORY, 1982; BIELER, 1992). PASSIOURA (1983), utilisant un modèle théorique non spécifique au mil, estime qu'une densité racinaire effective de  $0.1 \text{ cm}$

$\text{cm}^{-3}$  suffit à extraire en 10 jours la majorité de l'eau disponible du sol (limite inférieure à -1.5 MPa). Mais cette estimation suppose une densité racinaire parfaitement uniforme et une absorption de l'eau équivalente sur toutes les portions du système racinaire. Dans la réalité, une densité racinaire moyenne cache une hétérogénéité spatiale pouvant diminuer l'extraction potentielle de chaque racine (BRUCKLER *et al.*, 1991). Par ailleurs, l'absorption de l'eau peut se trouver d'une part localisée sur une portion très réduite des racines, d'autre part ralentie par la résistance hydraulique interne de la plante. Pour des plantules de blé étudiées en laboratoire sous un potentiel hydrique du sol à -0.5 MPa, PASSIOURA (1980) constate qu'un tiers seulement du système racinaire sert à l'absorption d'eau. McCULLY et CANNY (1988), et WENZEL *et al.* (1989) montrent, sur plusieurs variétés de maïs et de sorghos cultivées au champ, que plus de la moitié de la longueur totale des racines comportent des vaisseaux de xylème indifférenciés dont la conductance à l'eau est très faible. Extérieurement, ces zones immatures se caractérisent par la présence d'une gangue de sol sur la partie distale des racines, phénomène observé chez de nombreuses autres espèces, y compris le mil. Contrairement à ce qui est généralement admis, les transferts hydriques se feraient donc principalement au niveau des parties âgées du système racinaire, axes principaux ou ramifications, où la conductivité hydraulique du xylème serait d'un ordre de grandeur plus élevée que dans les racines jeunes qu'ils portent (McCULLY et CANNY, 1988).

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

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

### *Résistance hydraulique axiale*

Cette caractéristique est déterminée par la résistance hydraulique des vaisseaux conducteurs des racines et des parties aériennes (BERGER, 1969). Elle traduit la capacité globale de la plante à transférer l'eau depuis l'interface sol/racines jusqu'à l'interface feuilles/atmosphère.

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

La conductivité hydraulique du xylème est fonction du diamètre et du nombre des vaisseaux. L'étroitesse et le nombre réduit des vaisseaux dans le xylème, comme chez les monocotylédones, favorisent l'économie de l'eau par la plante. Pour les racines de blé, ces caractères anatomiques paraissent déterminés génétiquement et servent déjà de critères de sélection de cultivars résistants à la sécheresse (RICHARDS, 1987). Chez le mil, ils ne semblent pas avoir été étudiés, pas plus que les caractéristiques hydrauliques qu'ils déterminent. Mais le mil comme le sorgho a une seule racine séminale contenant un vaisseau xylémique principal (SIBAND, 1981; PASSIOURA, 1983). L'extraction de l'eau du sol en profondeur étant largement fonction du développement de la racine séminale, la résistance hydraulique élevée au transfert de l'eau prélevée en profondeur assurerait une consommation relativement lente de la réserve en profondeur en cas de dessèchement du sol en surface (PASSIOURA, 1983).

Une méthode de mesure du flux axial de sève brute vient d'être adaptée au mil (RIVIERE, 1993). Ces méthodes thermiques permettent d'une façon générale de mesurer *in situ* l'extraction de l'eau du sol et la transpiration des plantes (VALANCOGNE et GRANIER, 1991 ; CABIBEL et DO, 1991 ; BRENNER *et al.*, 1991 ; CABALLE *et al.*, 1994). Utilisées avec des mesures complémentaires de l'eau du sol, de la conductance stomatique et de la surface foliaire, elles constituent un outil de diagnostic puissant du fonctionnement hydrique du peuplement.

### *Régulation stomatique et conductance du couvert*

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

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

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

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

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

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

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

Dans des conditions assez proches (développement de la culture sur la seule réserve en eau du sol depuis l'installation) mais en contre-saison froide avec une densité de plantation

unique et plus élevée (27 plantes par m<sup>2</sup>), SQUIRE *et al.* (1984) ont quantifié par rapport à un témoin (irrigué tous les 15 jours) la contribution relative de la surface foliaire et de la conductance stomatique dans la réduction de la transpiration. Ils concluent, en relative contradiction avec AZAM-ALI, que la fermeture stomatique est un mécanisme d'économie de l'eau plus important que la réduction de surface foliaire d'un facteur 3 en période végétative et d'un facteur 1.5 après la floraison.

En saison des pluies, WALLACE *et al.* (1990, 1993), au cours de trois campagnes de mesures au Niger (1986-87-88), notent malgré une certaine fluctuation de l'humidité du sol et surtout des variations de la surface foliaire, que la conductance stomatique des feuilles reste dans une gamme élevée et relativement étroite de 10 à 6 mm s<sup>-1</sup>. En milieu de cycle, les conductances sont sensiblement plus élevées à la face inférieure des feuilles et dans le niveau intermédiaire du couvert. Les transpirations maximales journalières sont relativement modestes (4 mm.j<sup>-1</sup>) et n'atteignent pas le potentiel d'évaporation (Penman), ceci en relation avec des indices de surface foliaire généralement inférieurs à 2, la densité de plantation étant de 3 plantes par m<sup>2</sup>. Compte tenu de la faible sensibilité stomatique et de l'importance de la surface foliaire dans la transpiration, ces auteurs suggèrent que le mil ne tend pas à conserver l'eau du sol. Mais qu'il consomme librement toute la réserve en eau disponible et évite un déficit inéluctable par une réduction rapide de sa surface foliaire via la sénescence ou la mortalité des talles.

### *Efficiences hydrique*

L'efficiences hydrique est définie au niveau foliaire comme la quantité de CO<sub>2</sub> fixée par unité d'eau transpirée (mg CO<sub>2</sub> / g H<sub>2</sub>O). Elle diffère de l'efficiences hydrique de la culture qui considère la quantité de biomasse aérienne produite par unité d'eau transpirée par la plante (Tefficiency) ou évapotranspirée en incluant l'évaporation du sol (ETefficiency, TANNER et SINCLAIR, 1983).

L'efficiences de la transpiration résulte d'un équilibre entre l'activité photosynthétique et la transpiration du mil. Les résultats de MCPHERSON et SLAYTER (1973), de NUNES DE PINHO

(1992), confirment en laboratoire la capacité photosynthétique particulièrement élevée du mil déjà observée au champ (BEGG 1965). D'une façon générale, son métabolisme de type C4 lui confère une 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<sub>2</sub> au niveau des cellules de la gaine, améliore le rendement de la RuBP carboxylase et donc, à conductance stomatique égale, l'assimilation photosynthétique (PEARCY *et al.*, 1987). Les efficacités estimées varient de 1 à 3 g pour les C3 et de 2 à 5 g CO<sub>2</sub>/ kg H<sub>2</sub>O pour les C4 (RIOU, 1993).

Évaluant les différentes résistances au transport du CO<sub>2</sub> tout en faisant varier les conditions d'éclairement et de maturité des feuilles, MCPHERSON et SLAYTER (1973) concluent que la composante stomatique est le premier facteur régulant la photosynthèse du mil. Ce résultat suggère une certaine stabilité voire une augmentation de l'efficacité hydrique foliaire lors d'une fermeture stomatique. Mais par ailleurs, MCPHERSON et SLAYTER (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 à l'échelle foliaire.

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

En contradiction apparente, BALA SUBRAMANIAN et MAHESHWARI (1989) décrivent, sur du mil cultivé en pots et soumis à un dessèchement très rapide du sol au stade floraison, une chute importante de l'efficacité mesurée en milieu de journée (-75 à -80% du témoin irrigué, en saison humide et en saison sèche respectivement). Dans de telles conditions, la

contrainte hydrique affecterait donc davantage la photosynthèse que la transpiration, et cela indépendamment de la sécheresse de l'air. L'efficacité de la transpiration sur les témoins est par ailleurs double en saison humide par rapport à la saison sèche (8.1 contre 4.0 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O pour des DPVS respectivement de 1.3 et 4.0 KPa ) en relation avec une transpiration multipliée par 2 et une photosynthèse constante.

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

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

avec P la photosynthèse, T la transpiration, (e\*-e) le déficit de saturation de l'air, et k un coefficient fonction de l'espèce végétale considérée. Ce modèle suppose en particulier que le rapport des résistances totales au transport du CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>O soit à peu près constant et que la température foliaire ne soit pas significativement différente de celle de l'air. De plus, malgré toutes les autres hypothèses que cela nécessite, cette expression étendue au couvert s'avère compatible avec les résultats d'un grand nombre d'expérimentations en plein champ (TANNER et SINCLAIR, 1983). Les efficacités hydrique de cultures de mil citées dans la littérature varient largement entre 2 et 6 g MS / kg H<sub>2</sub>O, mais SQUIRE (1990) en normalisant la transpiration par le déficit de saturation moyen de jour montre que les valeurs obtenues sont effectivement proches, autour de 9.5 (±15%) g MS.kg<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O.kPa.

#### *Ajustement osmotique*

L'ajustement osmotique est une accumulation active de solutés dans les cellules, distincte de l'augmentation de concentration qui résulte de la baisse de teneur en eau. Cette réponse au déficit hydrique permet éventuellement de maintenir la turgescence foliaire à une valeur positive en dépit d'un abaissement du potentiel hydrique du milieu. Ce maintien de la turgescence des tissus favorise l'activité métabolique de la plante et, par là, soutient la croissance des racines et retarde la sénescence foliaire. L'ajustement osmotique favorise donc la production de matière sèche en conditions hydriques limitantes en augmentant - ou

maintenant - la consommation globale en eau ainsi que l'indice de récolte (LUDLOW et MUCHOW, 1988). A court terme, ce mécanisme renforce la tolérance de la plante à la déshydratation. Mais si le déficit hydrique se prolonge et que le surplus de croissance n'augmente pas significativement le volume de sol colonisé par la plante, il lui fait également courir le risque d'un épuisement prématuré de ses ressources en eau.

L'existence de ce mécanisme chez le mil a été montrée en conditions contrôlées et au champ (13 plantes par m<sup>2</sup>) dans une gamme de 0.1 à 0.5 MPa (HENSON, 1982 ; HENSON *et al.*, 1982, 1983a ; LAFFRAY *et al.* (1986); CONOVER et SOVONICK-DUNFORD, 1989). HENSON *et al.* (1982) constatent que l'intensité de l'ajustement osmotique est reliée linéairement au déficit hydrique du sol (estimé par le potentiel hydrique foliaire de base), qu'elle est plus forte sur les feuilles en cours de croissance que sur celles ayant achevé leur développement, et qu'elle n'est pas accrue par un déficit hydrique antérieur. Ils observent également que l'ajustement osmotique ne persiste pas plus de 24 heures après la réhydratation de la plante. Enfin, le processus d'ajustement se déroule à l'échelle de la journée avec une intensité comparable à celle observée à l'échelle saisonnière (environ 0.25 MPa). Cet ajustement diurne conduit, à potentiel hydrique foliaire égal, à une turgescence plus forte l'après-midi que le matin. Ceci favoriserait la croissance foliaire en la faisant bénéficier des solutés accumulés en début de journée.

Toutefois, l'ajustement osmotique s'avère systématiquement insuffisant pour prévenir la perte de turgescence des plantes stressées (HENSON *et al.*, 1983a). La turgescence foliaire s'annule une fois que le potentiel hydrique est descendu en dessous de -1.5 MPa (HENSON 1982 ; HENSON *et al.*, 1982b, 1983a). Dans une expérience en pot sur de jeunes plantes, ces auteurs trouvent que le seuil de fermeture stomatique correspond précisément au potentiel hydrique à turgescence nulle à la fois pour les témoins et les plantes stressées qui ont osmotiquement ajustées. Par contre au champ sur des plantes stressées au stade épiaison, ils observent que l'ouverture stomatique se maintient malgré un potentiel hydrique largement en deçà de la turgescence nulle, et ne peut donc être expliquée en terme d'ajustement osmotique (HENSON *et al.*, 1983a). L'étendue de ce "non couplage" de la régulation stomatique avec l'état hydrique foliaire global apparaît variable en fonction du stade des plantes, de l'âge des feuilles

et des conditions environnementales ( champ, laboratoire,...). Pour expliquer ce phénomène dans le cas des plantes stressées au stade épiaison au champ, HENSON *et al.* (1983a) suggèrent un ajustement osmotique localisé dans les cellules de garde. Dans des expériences ultérieures, ils mettront en évidence le rôle de l'émergence de la panicule dans le maintien et même l'augmentation de l'ouverture stomatique des feuilles sous-jacentes, parallèlement à une diminution de leur teneur en acide abscissique (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985).

BLUM et SULLIVAN (1986) ont examiné en culture hydroponique l'évolution d'une dizaine de caractéristiques du fonctionnement hydrique et de la croissance de plantules de mils et de sorghos issus de régions à pluviométries contrastées (entre 200 et 700 mm). Ils trouvent en moyenne un ajustement osmotique de -0.6 et -0.8 MPa respectivement pour le mil et le sorgho. Ils concluent d'autre part que l'ajustement osmotique fait partie des trois seuls caractères significativement corrélés avec la décroissance de la pluviométrie annuelle de la région d'origine, les deux autres étant une faible inhibition de la croissance aérienne et une faible sénescence foliaire. Ainsi de toutes les composantes physiologiques, seul l'ajustement osmotique est associé à travers toutes les races à l'aridité d'origine (alors que LAFFRAY *et al.* (1986) n'observent aucun lien significatif). D'autre part son étendue est plus importante chez les races ayant des plantules de petites tailles, qui montrent une sénescence foliaire plus lente et un rapport densité racinaire (longueur)/ surface foliaire plus élevé. Enfin, pour de nombreuses composantes les plantules de sorgho sont apparues plus résistantes à la déshydratation que les plantules de mil (BLUM et SULLIVAN, 1986).

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

L'augmentation de l'élasticité des parois cellulaires peut aussi permettre un maintien relatif de la turgescence d'une plante soumise à un déficit hydrique. Mais, les résultats d'HENSON *et al.* (1982), LAFFRAY *et al.* (1986) et de CONOVER et SOVONICK-DUNFORD (1989)

n'indiquent pas de modification significative du module d'élasticité, dont les valeurs moyennes varient entre 5 et 10 MPa.

### *Seuil d'état hydrique létal*

Le degré de tolérance des plantes à la déshydratation peut être estimé par le seuil d'état hydrique foliaire pour lequel leurs feuilles meurent (LUDLOW et MUCHOW, 1988). Cette définition reste relative au critère de mortalité choisi et aux conditions de dessèchement. LUDLOW (1989) propose la définition suivante qu'il a utilisé pour caractériser plus de 100 espèces : le seuil d'état hydrique létal est défini comme le potentiel hydrique foliaire ou le contenu relatif en eau de la dernière feuille survivante d'une plante soumise à un dessèchement du sol lent et continu. Les plantes étaient cultivées dans des cylindres de 1 m de profondeur et 0.25 cm de diamètre contenant 50 kg de sol sec. Les cycles de dessèchement duraient de 3 à 15 semaines. Le mil avec un potentiel hydrique létal estimé à -3 MPa (ou un contenu relatif en eau d'environ 50%) est classé au même titre que le sorgho (-3.5 MPa, 45%) dans les espèces ayant des tissus foliaires sensibles, par opposition par exemple aux graminées C4 fourragères tropicales qui ont des tissus foliaires particulièrement tolérants avec des valeurs seuils de -13 MPa ou de 25% en contenu relatif en eau (LUDLOW et MUCHOW, 1988 ; LUDLOW, 1989).

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

Au niveau cellulaire, la tolérance à la déshydratation est liée au maintien de l'intégrité des membranes et de l'activité enzymatique (VIERA DA SILVA, 1970). En laboratoire, une perte de l'activité de la PEPCarboxylase est mise en évidence chez des mils et des sorghos soumis à un déficit hydrique (CANALE *et al.*, 1991 ; LOUGUET *et al.*, 1993). DASSA-GIRARD (1987) observe que la résistance protoplasmique (estimée par la fuite d'électrolytes après traitement osmotique) et la stabilité du système enzymatique de différents cultivars de mil sont corrélées positivement avec l'aridité de leur région d'origine, et semblent s'opposer aux caractères

d'évitement de la déshydratation (régulation stomatique, maintien d'un contenu relatif en eau élevé).

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

#### *Tolérance aux températures élevées*

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

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

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

### 2.3. Synthèse

En résumé, on dispose d'informations nombreuses sur différents traits morpho-physiologiques susceptibles de contribuer à l'adaptation du mil à la sécheresse et aux conditions sahéliennes en général (WINKEL et DO, 1992). Les études que nous avons décrites étaient généralement focalisées sur un seul aspect du comportement de la plante, indépendamment de l'élaboration du rendement final, et dans des expériences où le déficit hydrique n'était pas toujours le facteur spécifiquement étudié.

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

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

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

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

(4) Un volume d'exploration du sol important dès le 30<sup>ième</sup> jour, quand les besoins en eau commencent à augmenter (montaison), et progressant jusqu'en fin de cycle (150-180 cm de profondeur) compense au moins partiellement la pauvreté et surtout l'irrégularité de

distribution du facteur hydrique - ainsi que du facteur minéral - (CHOPART, 1983 ; AZAM-ALI et al., 1984).

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

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

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

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

- La conductance stomatique, qui détermine largement le taux de photosynthèse, est peu sensible à un déficit de saturation de l'air élevé dans les conditions du champ et s'accroît toujours avec l'éclairement (SQUIRE, 1979 ; BLACK et SQUIRE, 1979 ; WALLACE et al., 1993).
- La photosynthèse valorise le niveau élevé d'éclairement et les hautes températures de milieu de journée par son système en C4 et un optimum de température particulièrement élevé et large, de 35 à 40°C (MCPHERSON et SLATYER, 1974).
- Au niveau d'un brin, l'ouverture stomatique peut répondre de façon plus ou moins indépendante à différents signaux chimiques ou hydriques (notion de "non couplage" à l'état hydrique foliaire). Lors de l'émergence de l'épi, elle augmente pendant plusieurs jours sur les

feuilles supérieures malgré un déficit hydrique important (HENSON et MAHALAKSHMI, 1985). En absence de déficit hydrique, elle augmente sous l'effet d'une réduction de la surface foliaire totale (BLACK et SQUIRE, 1979). En condition de dessèchement du sol, elle peut aussi diminuer avec le potentiel hydrique foliaire jusqu'à une fermeture complète correspondant au seuil de turgescence nulle, estimé autour de -1.5 MPa (HENSON 1982 ; HENSON et al., 1982b, 1983a).

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

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

Ce travail bibliographique a permis de structurer les résultats obtenus sur le mil dans les différents domaines. Les connaissances acquises sont relativement nombreuses. Elles précisent l'existence et l'amplitude de certains mécanismes dans des conditions données. Mais, comme elles sont focalisées sur des aspects particuliers du comportement de la plante, elles ne permettent pas d'évaluer l'importance relative des différents facteurs dans la stabilité du rendement final. Ainsi, paradoxalement par rapport à ses conditions de culture, le modèle d'adaptation du mil à la sécheresse, et à une sécheresse de fin de cycle en particulier, n'est pas clairement connu (MARACHI *et al.*, 1994).

A notre sens, les progrès dans cette problématique passent par une approche globale en plein champ, hiérarchisant les mécanismes évoqués et recherchant les principaux liens avec la production finale du peuplement (DO et WINKEL, 1993). Les recherches s'orienteront sur l'étude simultanée des caractères et mécanismes de réponse à la sécheresse suivant, selon un niveau croissant d'organisation dans le végétal :

- la tolérance protoplasmique à la déshydratation ;
- le maintien de la turgescence cellulaire par ajustement osmotique ou accroissement de l'élasticité pariétale ;
- la régulation de la transpiration par réduction de la surface foliaire et régulation stomatique ;
- enfin, l'allocation relative des assimilats vers les panicules.

Les cultivars étudiés sont choisis avec des indices extrêmes de réponse à une sécheresse terminale selon la méthode de criblage développée par l'ICRISAT (DRI de BIDINGER *et al.*, 1987 ; § 2.2.1), ceci afin de maximiser les possibilités d'expression différentielle du rendement final et des mécanismes impliqués.



Chapitre 2:

**MATERIELS ET METHODES**

the 1990s, the number of people who have been employed in the public sector has increased in all countries.

There are a number of reasons for the increase in public sector employment. One of the reasons is the increase in the size of the public sector. The public sector has become a major employer in all countries. The public sector has become a major employer in all countries.

Another reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A third reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A fourth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A fifth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A sixth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A seventh reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

An eighth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A ninth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A tenth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A eleventh reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

A twelfth reason for the increase in public sector employment is the increase in the number of people who are employed in the public sector. The public sector has become a major employer in all countries.

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

## **I. CONDITIONS GENERALES**

### **1.1. Période climatique**

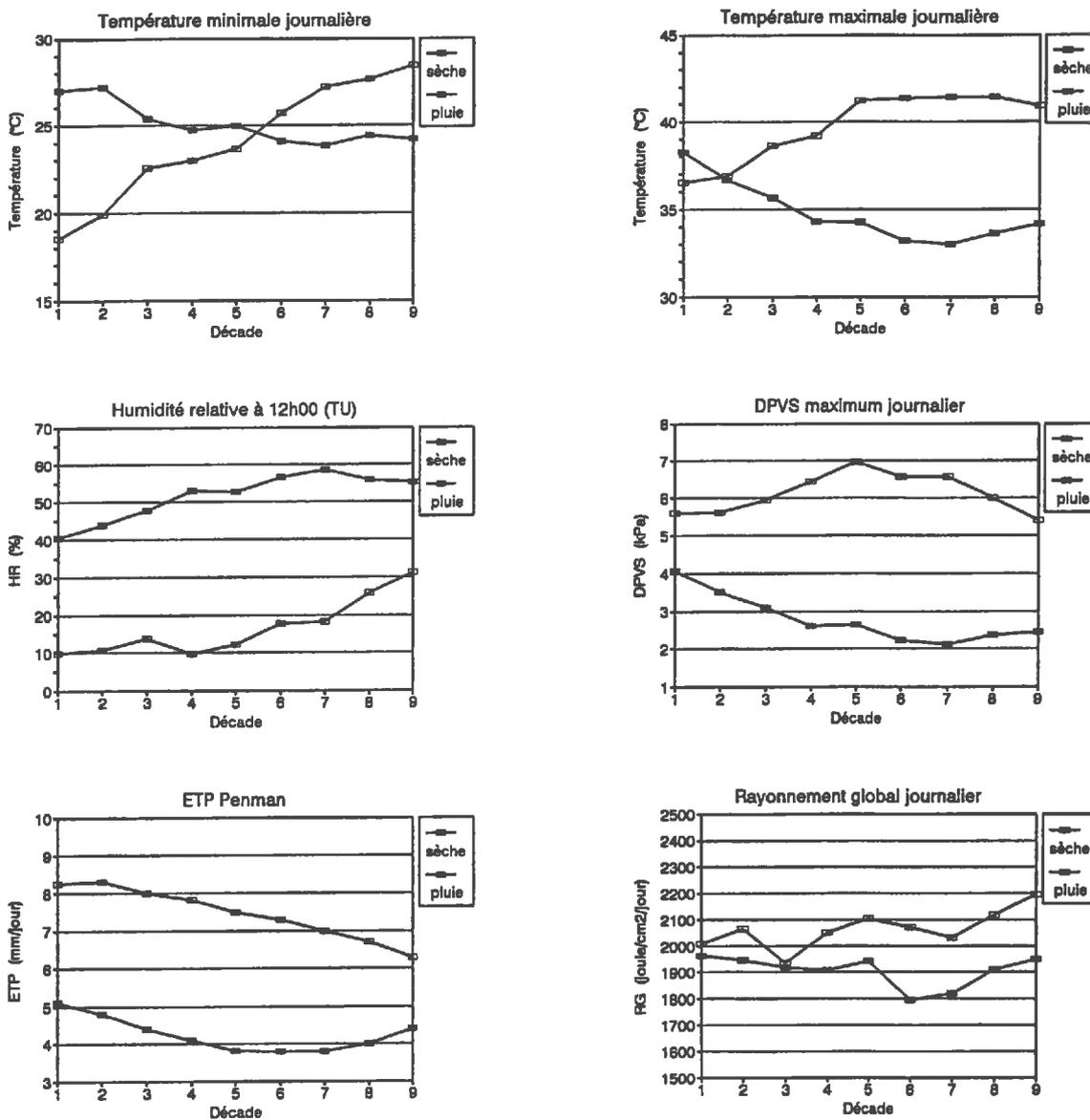
Les expériences sont menées en contre-saison chaude (Février-Mars-Avril-Mai) afin de contrôler l'apport d'eau par irrigation et de réaliser des mesures du fonctionnement foliaire dans des conditions de rayonnement solaire le plus stable possible.

Afin de préciser les différences avec la saison de culture "normale", les conditions climatiques de la saison sèche chaude (contre-saison chaude) sont comparées à celles de la saison des pluies (hivernage) en considérant un cycle de culture de 90 jours débutant à la 3<sup>ème</sup> décennie de février pour la saison sèche et à la 2<sup>ème</sup> décennie de juin pour l'hivernage (Fig.3). La série climatique utilisée est celle collectée à la station météorologique du Centre AGRHYMET entre 1982 et 1992, sauf pour l'ETP Penman dont les données proviennent de l'aéroport de Niamey (série 1951-1980). Le déficit maximum de pression de vapeur saturante de l'air (DPVS max) a été calculé par la formule de HENDERSON-SELLERS (1984) à partir de la température maximale journalière et de l'humidité relative relevée à 12h00 TU (13h00 locale).

#### *Précipitations*

En saison des pluies, le cumul des précipitations sur les neuf décades de culture atteint en moyenne 369 mm (CV = 34%, extrêmes de 168 à 579 mm), dont 40% entre le 20 juillet et le 20 août.

Fig.3 : Caractéristiques climatiques moyennes des 9 décades de culture en saison sèche (21 fév.-20 mai) et en saison des pluies (11 juin -10 sept.) à Niamey (série 1982-1992, sauf l'ETP : série 1951-1980)



La saison sèche, en dehors de pluies éparses aux environs de la 2<sup>ème</sup> décennie de mars (3 fois au cours de la décennie 1982-1992) et de pluies d'hivernages précoces sur les deux premières décades de mai, ne reçoit pratiquement aucune précipitation : la moyenne des pluies cumulées sur les neuf décades est de 22 mm (CV = 99%, extrêmes de 0 à 80 mm), dont 77% après le 1<sup>er</sup> mai.

### *Températures*

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

### *Humidité relative*

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

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

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

est 2.5 à 3 fois supérieur à celui de la saison des pluies. Le DPVS moyen journalier en phase de remplissage des grains (entre la 6ème et la 9ème décade) est de 1.8 kPa en saison des pluies et de 3.8 kPa en contre-saison chaude.

#### *ETP-Penman*

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

#### *Rayonnement global*

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

En résumé, par rapport à la saison des pluies, la contre-saison chaude représente des conditions climatiques plus contraignantes avec des températures maximales de l'air supérieures de 7 à 8 °C et une demande évaporative multipliée par deux. Dans ces conditions, l'effet d'un déficit hydrique du sol sur le fonctionnement du peuplement sera certainement amplifié.

## 1.2. Sol

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

Le tableau 2 précise les caractéristiques physico-chimiques du sol, moyennes de plusieurs sites de prélèvement où les différentes profondeurs ont été regroupées par horizon (par homogénéité de texture et de couleur) avant la réalisation des analyses.

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

Prof. (cm)	Granulométrie					pH (eau)	MO (%)	N /1000	P échang. isotop. (ppm)	K échang. meq/100g	CEC meq/100g	Humidité à pF 4.2 (% vol)
	A	Lf	Lg	Sf	Sg							
0-50	1.7	1.0	1.0	23.0	73.3	6.0	0.14	0.09	2.6	0.13	1.3	1.6
50-150	4.8	1.1	1.1	26.6	66.4	5.9	0.08	0.08	2.8	0.13	1.9	2.6
150-250	6.9	0.9	1.5	28.3	62.5	6.1	0.07	0.07	3.3	0.21	2.6	3.5

Le sol est constitué de 90 à 95% de sables, dont 70% de sables grossiers, avec un léger enrichissement en argile en profondeur au détriment des sables grossiers. C'est au niveau de l'intensité de cet enrichissement entre 150-250 cm de profondeur que les sites peuvent différer (de 5 à 13% d'argile). Le sol présente par ailleurs de faibles teneurs en matière organique et éléments minéraux et logiquement, une très faible capacité d'échange cationique.

Les caractéristiques hydrodynamiques ont été déterminées in situ (DAOUDA OUSMANE *et al.*, 1991) au moyen de dispositifs d'infiltration à double anneau suivant la méthode de drainage interne. Entre 0-100 cm de profondeur l'humidité volumique à la capacité de rétention varie entre 7 et 8%, soit une réserve en eau de l'ordre de 75 mm. En profondeur la capacité de rétention augmente et prend une valeur moyenne de 10 % mais elle peut atteindre 20 % selon la teneur d'argile. D'après ces mesures, la réserve en eau à la capacité au champ serait en moyenne de 175 mm sur 200 cm de profondeur. La réserve utile totale est évaluée par

différence entre le stock hydrique à la capacité au champ et le stock hydrique moyen à pF 4.2 ou -1.6 MPa (50 mm), soit 125 mm.

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

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

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

### 1.3. Matériel végétal

Dans l'ensemble, 3 cultivars de mil sont étudiés. Ce sont des populations sélectionnées à cycle court (de 80 à 90 jours) adapté à la durée moyenne de la saison des pluies dans la zone sahélienne proprement dite.

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

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

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

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

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

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

## II. METHODES DE MESURE

### 2.1. Dispositif expérimental

Les dispositifs particuliers de chacun des essais sont détaillés plus loin à l'appui des figures 6 et 7. D'une façon générale, ils comportent un premier facteur hydrique avec deux traitements (stress terminal et témoin) et un deuxième facteur variétal (2 à 3 variétés). Le nombre de répétitions est au minimum égal à 6.

Les parcelles élémentaires comprennent 4 lignes de poquets de mil avec au centre 2 lignes de mesures subdivisées en 3 placettes: "Matière Sèche", "Physiologie foliaire" et "Rendement final".

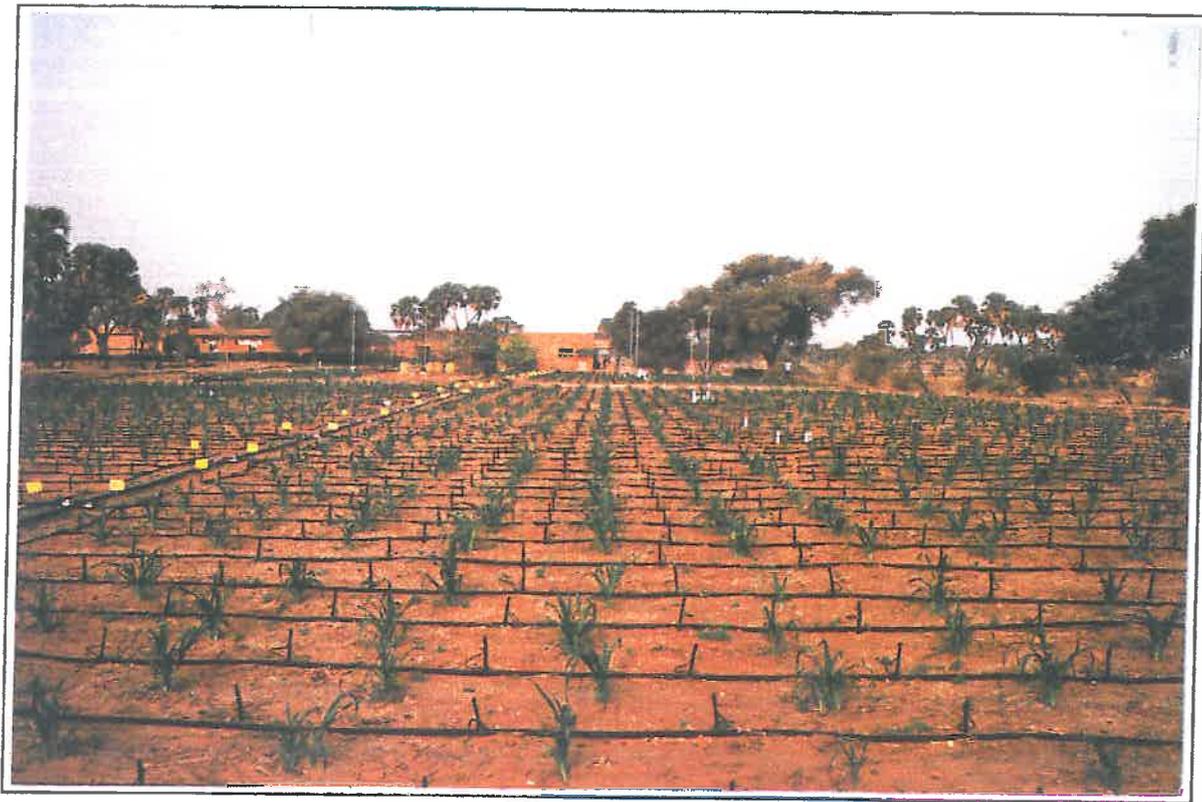
Les variétés sont semées en poquets de 15 à 20 graines avec une densité de 1 poquet par m<sup>2</sup>. Un démariage à 3 brins a lieu 15 jours après l'émergence, déterminant un peuplement initial de 30.000 plantes par hectare. Cette densité de plantation est actuellement vulgarisée par l'Institut National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

## 2.2. Pédo-climat

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

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

La méthode d'estimation de l'évapotranspiration (ET) considère les transferts d'eau à la cote 200 cm comme négligeables tant que la teneur en eau à cette profondeur ne varie pas significativement ( $\pm 1\%$ ) et que sa valeur est inférieure à la capacité de rétention (Vachaud *et al.*, 1991) et correspond à des conductivités très faibles (§ 1.2). Le ruissellement est absent compte tenu des faibles pluviométries utilisées et de la planéité de la parcelle. Dans ces conditions, l'évapotranspiration entre  $t$  et  $t+dt$  vaut simplement :  $ET = I \pm dS$ , où  $dS$  est la variation entre les stocks d'eau aux temps  $t$  et  $t + dt$ , obtenus par l'intégration des profils hydriques entre 0 et 200 cm, et  $I$  est l'irrigation cumulée.



**Photo 6 : Vue du champ expérimental en début de tallage (20 jours après émergence) après un démariage à 3 brins par poquet - irrigation par microjets (1992)**

### 2.3. Phénologie

Un brin est considéré à la floraison femelle quand la sortie des stigmates (blancs et plumeux) couvre 50% de l'épi (MAITI et BINDER, 1981). Un poquet est considéré à la floraison quand 50% de ses tiges épiées ont atteint la floraison femelle.

La floraison est suivie journalièrement sur les placettes "Rendement". Sur des populations à cycle moyen de 80-90 jours, les 50% de floraison se situent autour de 60 jours après émergence (jae), entre 55 et 65 jae.

La durée de l'intervalle 50 % floraison - maturité est systématiquement d'environ 30 jours. La croissance rapide d'un grain dure entre 15 et 17 jours après la fécondation (SIBAND, 1981; BIELER, 1992). Ainsi après les 50 % de floraison, on peut schématiquement distinguer *a priori* deux périodes successives de 15 jours : une phase cruciale de croissance rapide des grains (P1) et une phase de croissance lente (P2), essentiellement de maturation des grains. Nous distinguons ces deux périodes dans l'application du déficit hydrique et dans l'analyse de l'évolution de la biomasse.

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

### 2.4. Morphologie aérienne et rendement

Au cours du cycle, la partie aérienne des poquets est prélevée sur les placettes "Matière sèche" de mesures destructives, puis triée en limbes verts, limbes sénescents, tiges et épis., en comptant le nombre de tiges et épis. La matière sèche des différents organes est pesée après un passage de 48 h en étuve à 90°C.

La surface foliaire verte (SFv) est estimée à partir d'une relation expérimentale établie entre le poids sec de limbes verts ( $L_v$  en  $g.m^{-2}$  de sol) et la surface correspondante mesurée au planimètre Licor 3100 en mètre carré (Fig.4) :

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

exprimée par mètre carré de sol, cette valeur correspond directement à un indice de surface foliaire verte (GLAI).

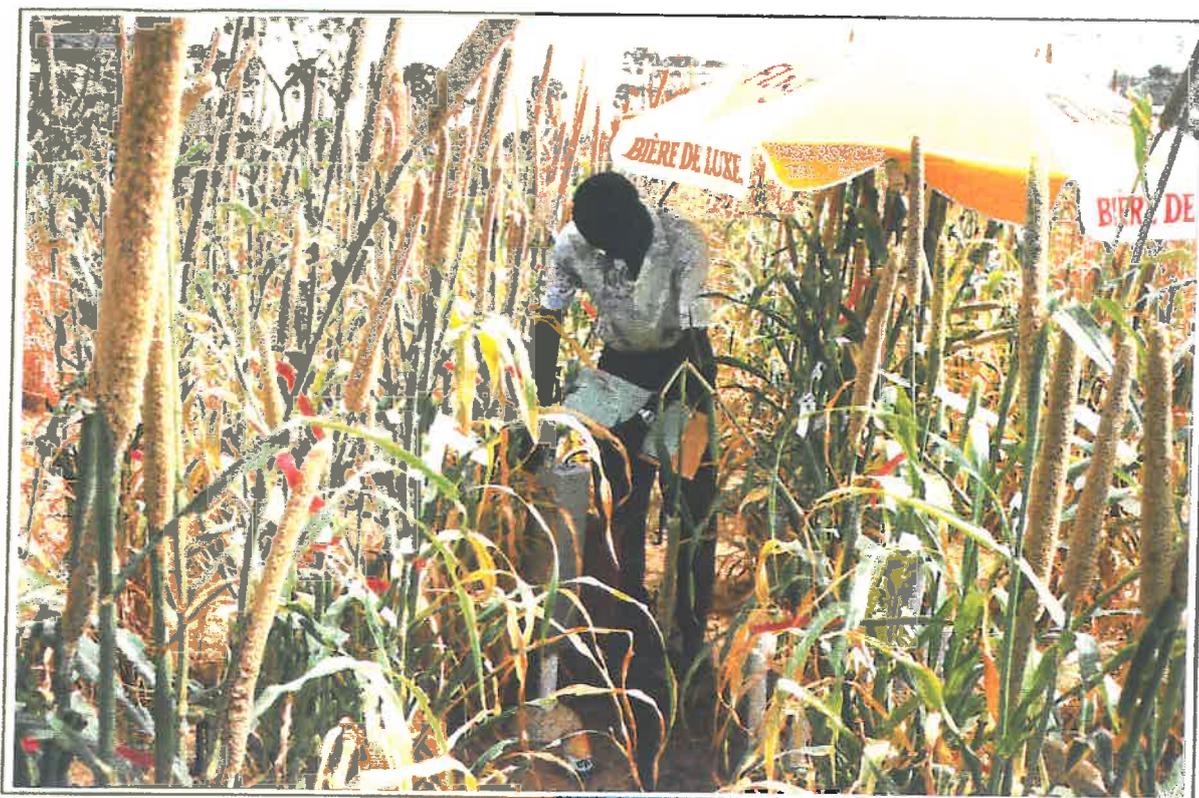


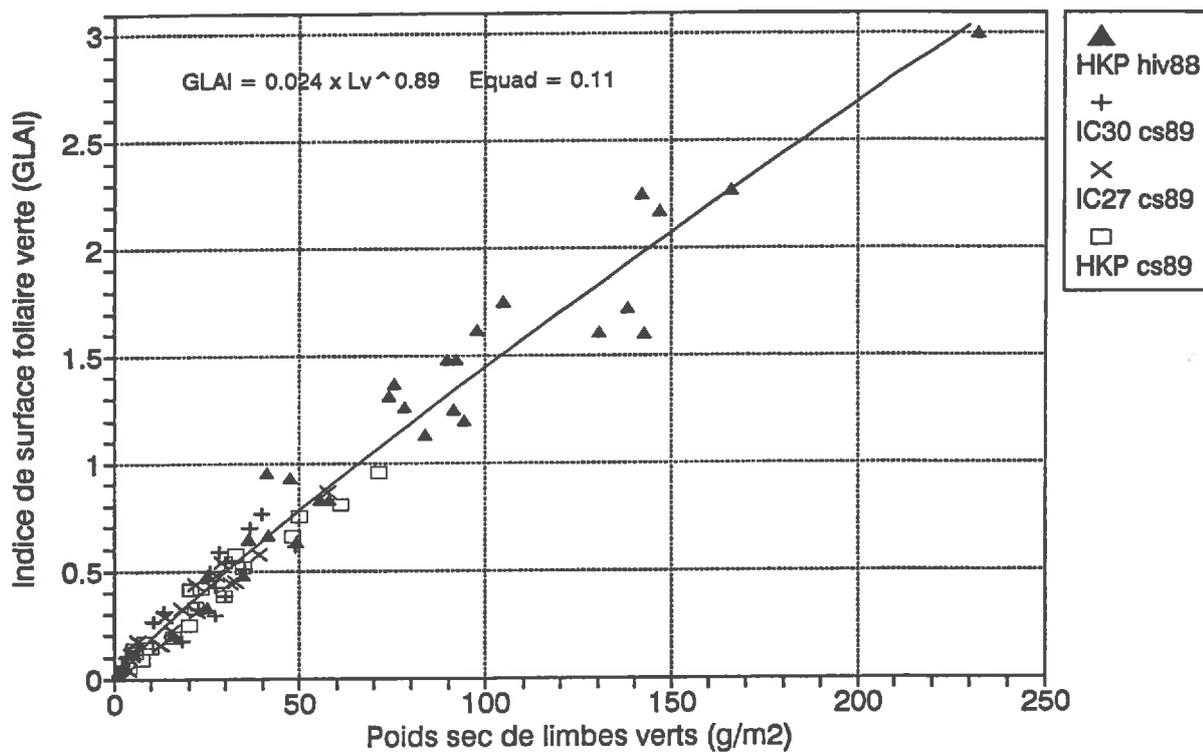
Photo 7 : Suivi de l'humidité du sol à la sonde à neutron



Photo 8 : mesure de la densité racinaire par carottage à distance croissante du poquet

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

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



Les facteurs variétaux (HKP, IC30, IC27) et climatiques (contre-saison, hivernage) n'influencent pas significativement cette relation qui regroupe 90 échantillons avec une précision de  $\pm 0.1 \text{ m}^2/\text{m}^2$ .

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

## **2.5. Morphologie racinaire**

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

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

## **2.6. Fonctionnement hydrique foliaire**

Les mesures physiologiques effectuées visent à caractériser le fonctionnement hydrique des feuilles supérieures des brins épiés, numérotées à partir de l'apex (F2,F3,F4), les plus actives dans la phase de remplissage du grain.

### 2.6.1 Etat hydrique et Conductance stomatique

*Le contenu relatif en eau (CRE)* est déterminé sur une feuille verte entière, généralement la F3, prélevée vers 14h00 TU (15h00 locale), après les dernières séries de mesures de conductance stomatique en milieu de journée. Après le transport rapide dans une enveloppe de papier aluminium, l'ensemble est pesé en frais (P<sub>frais</sub>). Après une nuit de réhydratation du limbe dans un bécher à l'obscurité, l'ensemble est à nouveau pesé (P<sub>sat</sub>), puis déposé 24 h dans une étuve à 90°C et pesé une dernière fois (P<sub>sec</sub>). L'expression de contenu relatif en eau est alors la suivante :

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

*Le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_H$ )* est suivi au cours de la journée à l'aide d'une presse hydraulique à membrane J14 (Decagon Devices; LOUGUET et LAFFRAY, 1988) sur de petits échantillons prélevés sur la même feuille (F2).

*La conductance stomatique* est mesurée en 1990 à l'aide d'un poromètre à diffusion de vapeur d'eau (DeltaT MK2). Les valeurs de conductance sont obtenues pour chaque série horaire à l'aide d'un étalonnage hyperbolique avec corrections liées aux écarts de température (progiciel VOYONS, J.Thiéry, 1985). En 1992, la conductance stomatique est mesurée à l'aide d'un poromètre ADC (LCA-2). Dans les deux cas, la conductance stomatique mesurée généralement sur la feuille 3, est exprimée pour une unité de surface foliaire amphistomatée, directement mesurée avec le poromètre ADC et obtenue par la somme des conductances des faces supérieures et inférieures des feuilles avec le poromètre DeltaT.

### 2.6.2 Relations Pression-volume

Les courbes Pression-Volume (relation potentiel hydrique foliaire - contenu relatif en eau) sont établies généralement sur la feuille 2, prélevée après la dernière série de mesure de potentiel (vers 14h00 TU) et mise à réhydrater toute la nuit. A l'aide d'une presse à membrane et d'une balance de précision (0.1 mg) des couples de mesures potentiel hydrique - poids frais



Photo 9 : mesure de la conductance stomatique à l'aide d'un poromètre (1992)



Photo 10 : mesure du potentiel hydrique foliaire à l'aide d'une presse à membrane - dans une allée entre un traitement témoin et un traitement sec (à gauche) en début de contrainte (1992)

sont réalisées sur un échantillon de limbe avec un pas de 0.2 MPa jusqu'à -2.0 MPa (LOUGUET & LAFFRAY, 1988). L'échantillon est ensuite mis à l'étuve à 90°C pendant 24 h afin de connaître son poids sec. Le poids saturé est déterminé par régression linéaire entre -0.2 et -1.0 MPa.

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

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

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

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

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

En utilisant la relation entre le potentiel hydrique, le potentiel de turgescence et le potentiel osmotique :

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

l'expression du module moyen se simplifie :

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

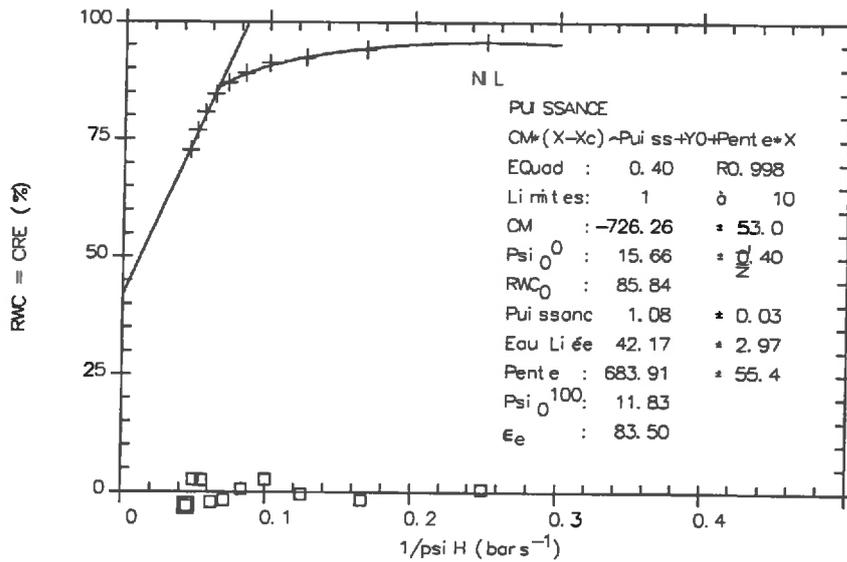
### 2.6.3 Tolérance protoplasmique

La tolérance protoplasmique est estimée par la fuite d'ions engendrée par le trempage d'échantillons foliaires calibrés dans une solution de Polyéthylène-glycol (PEG 800) à bas potentiel (ADJAHOSSOU *et al*, 1984).

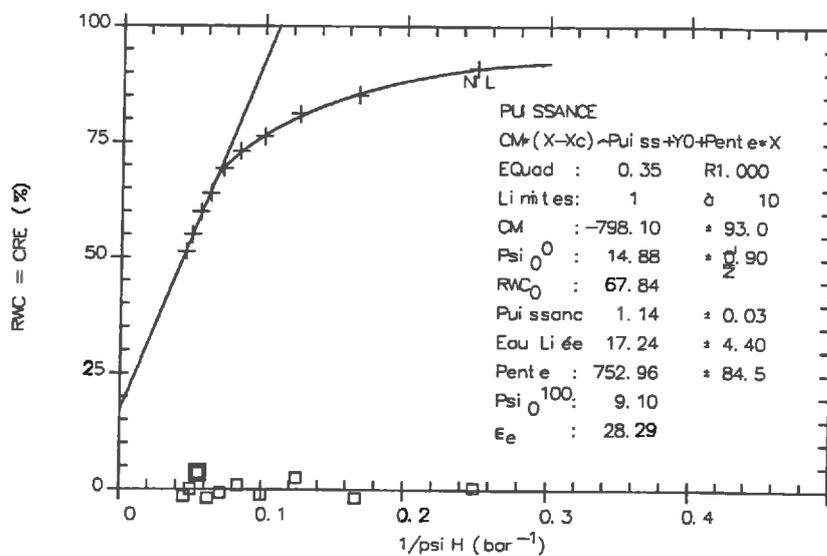
Le pourcentage de fuite d'ions est mesuré par un rapport de conductivité électrique et correspond à la valeur moyenne de 4 répétitions incluant chacune 20 disques foliaires de 1 cm

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

$RWC_0$  : contenu relatif en eau à turgescence nulle  
 $\Psi_{O^0}$  : potentiel osmotique à turgescence nulle  
 $\Psi_{O^{100}}$  : potentiel osmotique à turgescence maximale  
 $\epsilon_e$  : module moyen d'élasticité pariétale



HKP1 1<sup>er</sup> échantillon foliaire à 71 jae



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

de diamètre. Après 15 h de trempage dans une solution de PEG pour les échantillons traités et dans de l'eau distillée pour les témoins, l'ensemble est mis à réhydrater pendant 21h à l'obscurité. La conductivité libre de la solution est alors mesurée (CL). Enfin, après une heure de bain-marie à 100°C et une nuit au réfrigérateur, la conductivité totale de la solution est mesurée (CT).

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

Après le test de différentes concentrations de PEG, nous avons choisi une solution à -2.5 MPa qui entraînait des dommages relatifs de l'ordre de 20% sur des échantillons foliaires prélevés en début de floraison en 1990.

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

Les données brutes sont saisies et traitées avec un tableur (Quattro Pro 5.0). Les écart types, coefficients de variation et intervalles de confiance des valeurs moyennes sont directement calculés. Pour l'ensemble des paramètres, les coefficients de variation sont en rapport avec la grande variabilité d'expression phénotypique des mils (populations hétérozygotes) cultivés au champ, et ils oscillent autour de 30 %. Les intervalles de confiances sont systématiquement calculés pour une probabilité de 90 % plus sujette à erreurs mais plus discriminante dans une première approche que le seuil classique de 95 %. Les analyses de variance et de corrélation sont conduites avec le logiciel STATGRAPHICS (2.6). Les ajustements non linéaires sont réalisés avec les logiciels VOYONS (JM. Thiéry, DPVE du CEN de Cadarache) et GRAPHPAD.

### III. PROTOCOLES SPECIFIQUES

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

##### 3.1.1. Climat

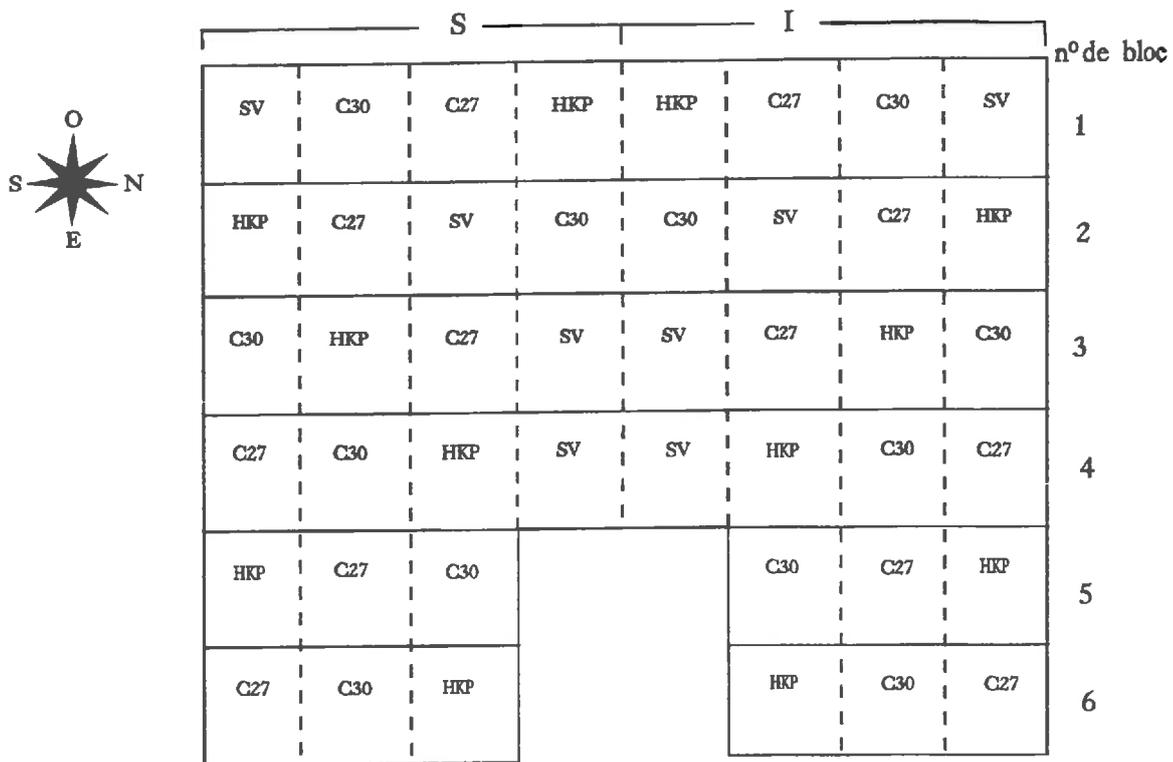
Les conditions climatiques de la contre-saison 1990 sont résumées dans le tableau 3. Les températures et le rayonnement global de cette saison ne diffèrent pas significativement ( $P < 0.05$ ) des moyennes de la décennie 1982-1992 pour la même période. En revanche le DPVS maximum journalier a été significativement inférieur à la moyenne décennale ( $P < 0.05$ ).

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

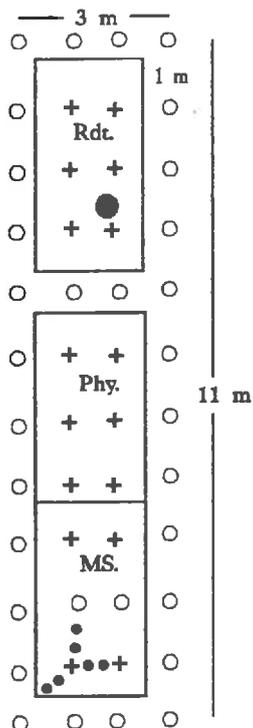
	Février			Mars			Avril			Mai		
	D3	D1	D2	D3	D1	D2*	D3*	D1	D2	D3		
Température (°C)												
minimale	18.3	18.5	19.2	18.6	22.2	27.0	28.3	29.3	29.6	27.6		
maximale	32.0	36.2	35.5	37.4	42.0	40.7	41.0	40.9	40.9	40.0		
Humidité relative (%)												
12h00 (TU)	13.3	8.0	8.2	8.6	15.5	22.4	26.5	36.2	32.5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

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

L'essai de 1990 porte sur 3 cultivars (IC30, IC27, HKP) et une forme sauvage abandonnée par la suite. Le facteur hydrique n'est pas randomisé et le dispositif statistique correspond de fait à la juxtaposition de deux essais en blocs complets avec 6 répétitions (Fig.6). Les parcelles élémentaires sont constituées de 4 lignes de 12 poquets, soit 48 m<sup>2</sup> de surface au sol.



PARCELLE ELEMENTAIRE



- : Poquet de bordure
- + : Poquet utile
- Rdt. : mesures de rendement final
- Phy. : mesures de physiologie foliaire
- MS. : suivi de matière sèche
- : Tube neutronique
- : Carottage racinaire

Les tubes neutroniques  
et les carottages racinaires  
concernent les blocs de 1 à 4

I : Traitement témoin irrigué  
S : Traitement sec

Fig.6

**Schéma des parcelles de l'essai avec rendements faibles 1990**  
traitement hydrique, cultivars, parcelle élémentaire et placettes de mesure

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

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

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

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

Le dispositif de suivi neutronique de la teneur en eau du sol comprend 4 répétitions installées sur les placettes "Rendement" des 4 premiers blocs du traitement S. Les comptages sont réalisés à 64 et 76 jae afin d'estimer globalement le dessèchement du sol dans la zone initialement humectée.

### **3.1.4. Mesures morphologiques**

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

La matière sèche aérienne est mesurée à l'arrêt de l'irrigation à 62 jae et à la réhydratation à 77 jae sur l'échantillon prévu de 2 poquets utiles dans chaque placette "Matière Sèche" en progressant vers la placette "rendement" (Fig.6). Avant prélèvement le stade phénologique de tous les brins du poquet est noté.

Le rendement, ses composantes et la matière sèche finale sont mesurés à 92 jae sur l'échantillon de 6 poquets utiles de chaque placette "Rendement" (Fig.6).

La densité racinaire est mesurée à 62 jae sur les placettes de prélèvement de la matière aérienne des 4 premiers blocs-répétitions (Fig.6). L'échantillonnage sur 1 m<sup>2</sup> considère une symétrie bilatérale du système racinaire induite par l'irrigation localisée en couloir. Il comprend 7 carottages, un sous le poquet et les 6 autres espacés de 20 cm selon 3 axes: ligne (irrigation), oblique et interligne. Le traitement ultérieur des carottages est décrit dans les méthodes générales de mesure (§ 2.5).

### 3.1.5. Mesures physiologiques

Les mesures sont réalisées 2 journées par semaine sur le traitement S et 1 journée par semaine sur le traitement I, ceci entre 50 et 85 jae.

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

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

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

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

### 3.2.1. Climat

Les conditions climatiques de la contre-saison 1992 sont présentées dans le tableau 4. Cette période s'est caractérisée par des températures maximales plus fortes qu'en 1990 jusqu'à la fin du mois de mars mais pas significativement différentes de la moyenne décennale ( $P < 0.05$ ). Le

DPVS, qui se situe également dans la moyenne décennale, est significativement plus accentué qu'en 1990 ( $P < 0.05$ ) notamment en fin de cycle.

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

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

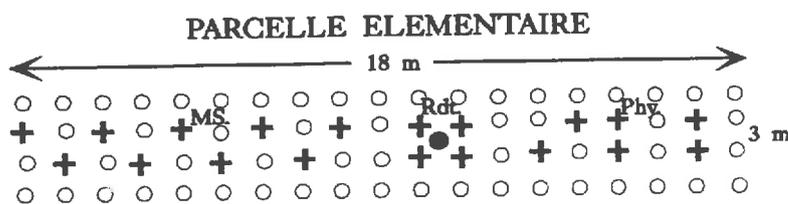
### 3.2.2. Dispositif et conduite de la culture

L'essai de 1992 porte sur 2 géotypes, IC30 et HKP, qui se sont avérés les plus différents dans l'essai de 1990. Avec un nouveau système d'irrigation, le dispositif correspond à un "split-plot" simplifié, avec randomisation partielle des facteurs hydrique et variétal (Fig.7). Les parcelles élémentaires sont constituées de 4 lignes de 19 poquets (76 m<sup>2</sup> de surface au sol).

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



		n° de bloc
IC30 ( S1 )	HKP ( S1 )	1
HKP ( I1 )	IC30 ( I1 )	
HKP ( S2 )	IC30 ( S2 )	2
IC30 ( I2 )	HKP ( I2 )	
IC30 ( S3 )	HKP ( S3 )	3
HKP ( I3 )	IC30 ( I3 )	
HKP ( S4 )	IC30 ( S4 )	4
IC30 ( I4 )	HKP ( I4 )	
IC30 ( S5 )	HKP ( S5 )	5
HKP ( I5 )	IC30 ( I5 )	
HKP ( S6 )	IC30 ( S6 )	6
IC30 ( I6 )	HKP ( I6 )	
IC30 ( S7 )	HKP ( S7 )	7
HKP ( I7 )	IC30 ( I7 )	
HKP ( S8 )	IC30 ( S8 )	8
IC30 ( I8 )	HKP ( I8 )	
IC30 ( S9 )	HKP ( S9 )	9
HKP ( I9 )	IC30 ( I9 )	
HKP ( S10 )	IC30 ( S10 )	10
IC30 ( I10 )	HKP ( I10 )	



Les carottages racinaires concernent les blocs  
I ( 2-4-7-8 ) et S ( 3-4-7-9 )

- : Poquet de bordure
  - ✚ : Poquet utile
  - Rdt.: mesures de rendement final
  - Phy.: mesures de physiologie foliaire
  - MS.: suivi de matière sèche
  - : Tube neutronique
  - : Carottage racinaire
- Les tubes neutroniques sont également positionnés dans le plan général
- I : Traitement témoin irrigué  
S : Traitement sec

Fig.7

**Schéma des parcelles de l'essai avec rendements élevés 1992**  
traitement hydrique, cultivars, parcelle élémentaire et placettes de mesures

### **3.2.3. Contrôle hydrique du sol**

L'eau est apportée en couverture totale par microjets débitant 15 l/h/m<sup>2</sup>, à raison d'un microjet par mètre carré. Avant le semis le sol est amené à la capacité au champ sur le premier mètre. Ensuite, les apports sont réalisés tous les deux à trois jours, la dose étant fonction des besoins estimés par méthode climatique, soit l'ETP moyenne décadaire affectée du coefficient cultural de la période (données AGRHYMET).

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

Les sites de mesures neutroniques de l'humidité du sol sont installés sur les placettes "rendement" de 3 blocs-répétitions pour le traitement I et de 5 blocs-répétitions pour le traitement S. Chaque site comprend un tube d'accès près du poquet sur le traitement I et au centre des 4 poquets pour le traitement S. Les comptages sont réalisés toutes les semaines puis tous les deux à trois jours dans la phase de déficit hydrique. Les profils hydriques moyens présentés sont établis sur la base de 4 répétitions pour le traitement S et 2 répétition pour le traitement I. Les sites de mesures situés sur les blocs 8 (I) et 9(S) ont été exclus du calcul des évapotranspirations à la suite de drainages manifestes en profondeur.

### **3.2.4. Mesures morphologiques**

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

La matière sèche aérienne est mesurée deux fois par semaine entre 48 et 79 jae (11 dates) par le prélèvement d'un poquet sur chaque placette "matière sèche" des dix répétitions, en progressant vers la placette "rendement" (Fig. 7).

Le rendement et la matière sèche finale sont estimés à 83 jae sur un échantillon de 4 poquets par placette (Fig.7)

La densité racinaire est suivie une fois par semaine entre 54 et 83 jae (5 dates) sur 4 répétitions (I 2,4,7,8 ; S 3,4,7,9). L'échantillonnage considère une symétrie axiale du système racinaire induite par la micro-aspiration en couverture totale. Il comprend 5 carottages disposés en spirale : le premier sous l'axe du poquet, le deuxième et le troisième à 20 et 40 cm, le quatrième et le cinquième à 60 cm de part et d'autre du poquet. En complément, un cylindre de sol de 30 cm de diamètre sur 30 cm de profondeur est prélevé par couche de 10 cm à la base du poquet. Le collet souterrain est prélevé et additionné dans l'estimation de la matière sèche racinaire totale.

### **3.2.5. Mesures physiologiques**

Les mesures sont effectuées simultanément sur les deux traitements hydriques trois fois par semaine entre 48 et 79 jae (14 journées de mesures).

A chaque date, le potentiel hydrique foliaire et la conductance stomatique sont mesurés à 06h00, 09h00, 11h00 et 13h00 TU, sur les feuilles supérieures de 8 brins épiés de chaque cultivar-traitement, répartis entre 2 blocs-répétitions. Pour obtenir des valeurs journalières de transpiration, les cinétiques des moyennes horaires sont intégrées de 07h00 à 18h00 TU en considérant des valeurs nulles à ces deux limites.

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

Chapitre 3 :

**RESULTATS EXPERIMENTAUX**

the 1990s, the number of people in the world who are illiterate has increased from 1.1 billion to 1.5 billion.

There are a number of reasons for this. One is that the population of the world is growing rapidly. Another is that the number of people who are illiterate is increasing in many of the developing countries. This is because of a number of factors, including a lack of access to education, a lack of resources, and a lack of political will.

One of the main reasons for the increase in illiteracy is the lack of access to education. In many developing countries, there are not enough schools, and the quality of education is poor. This means that many children do not go to school, and those who do often do not learn to read and write.

Another reason for the increase in illiteracy is the lack of resources. In many developing countries, there is not enough money to invest in education. This means that there are not enough teachers, and the schools are often overcrowded. This makes it difficult for children to learn.

A third reason for the increase in illiteracy is the lack of political will. In many developing countries, the government does not prioritize education. This means that there is not enough money invested in education, and the quality of education is poor. This makes it difficult for children to learn.

There are a number of ways to reduce the number of illiterate people in the world. One way is to increase access to education. This can be done by building more schools, and by providing more resources to existing schools. Another way is to improve the quality of education. This can be done by training more teachers, and by providing more resources to existing schools.

Another way to reduce the number of illiterate people in the world is to increase political will. This can be done by convincing the government that education is a priority.

There are a number of other ways to reduce the number of illiterate people in the world. One way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations. Another way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations.

Another way to reduce the number of illiterate people in the world is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations. Another way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations.

Another way to reduce the number of illiterate people in the world is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations. Another way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations.

Another way to reduce the number of illiterate people in the world is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations. Another way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations.

Another way to reduce the number of illiterate people in the world is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations. Another way is to provide more resources to existing schools. This can be done by providing more money to the government, or by providing more money to private organizations.

Ce chapitre présente les résultats expérimentaux en essayant de développer une démarche explicative du comportement global du peuplement face à une sécheresse de fin de cycle. Cette démarche vise à hiérarchiser les mécanismes étudiés (tolérance à la déshydratation, régulation de la transpiration et allocation relative des assimilats vers les panicules) et à dégager les relations qui serviront à la proposition d'un modèle de simulation dans le chapitre suivant. Elle s'appuie sur cinq parties qui regroupent et comparent les deux essais en plein champ.

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

A l'intérieur de chaque partie, la démarche suit un schéma naturel. Elle décrit le niveau initial et l'évolution de l'indicateur utilisé chez les plantes témoins. Elle précise l'impact du déficit hydrique chez les plantes sous contrainte. Les cultivars présumés "sensible" et "résistant" sont comparés, ainsi que les essais avec rendements témoins faibles et élevés.

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

## I. DEFICIT HYDRIQUE DU SOL ET CONSOMMATION EN EAU

Ce paragraphe cherche à répondre à deux objectifs en comparant les cultivars et les deux essais. Le premier est de préciser le déficit hydrique du sol imposé aux peuplements. Sa position et sa durée sont rappelées en utilisant les deux périodes successives (d'une quinzaine de jours chacune) de croissance rapide et lente des grains, schématiquement prédéfinies après les 50 % de floraison (cf. chapitre 2 : § 2.3). L'intensité du déficit est globalement estimée en fraction de la quantité d'eau "disponible" ou "utile" totale sur 200 cm de profondeur, entre le profil hydrique à la capacité au champ (175 mm) et le profil moyen à -1.6 MPa (50 mm). Le profil hydrique à la fin du cycle de sécheresse apporte des informations complémentaires sur la localisation du prélèvement racinaire et la disponibilité résiduelle de l'eau. Le deuxième objectif est de fournir une estimation de la consommation en eau moyenne des plantes durant les périodes de croissance considérées.

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

Le cycle de dessèchement du sol s'étend de la pleine floraison à la maturité (atteinte à 84 jae). Il comprend les deux phases de croissance des grains : respectivement 54-68 jae et 68-84 jae. Le stock hydrique initial sur 200 cm de profondeur varie entre 170 et 176 mm (Tableau 5) et représente pratiquement 100 % de la réserve utile (RU). Ces moyennes sont affectées d'une grande variabilité inter-site et l'incertitude relative atteint 27 %.

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

Tableau 5 : EVAPOTRANSPIRATIONS MOYENNES et STOCKS HYDRIQUES du sol

	Stock hydrique initial sur 200cm (mm)		Première Phase (P1)			Deuxième Phase (P2)		
	moy	ic90	moy (mm/j)	ETR1 ic90	Stock (mm)	moy (mm/j)	ETR2 ic90	Stock (mm)
1990	62jae		77jae			92jae		
Témoins			(dose : 6mm/j)					
Stressés						Réhydratation		
n	(4)		(4)					
IC30s	132	14	2.1	0.9	106			
IC27s	137	11	2.6	1.1	107			
HKPs	145	32	2.2	0.5	116			
moys	138		2.3		110			
RU	70%				48%			
1992	54jae		68jae			82jae		
n	(4)		(4)			(4)		
Témoins	171	30	10.4	0.4	150	9.4	0.8	142
RU	97%		(dose : 8.5 mm/j)			80%		74%
Stressés								
IC30s	170	38	4.9	0.7	102	1.6	0.8	85
HKPs	176	54	4.5	0.5	114	1.3	0.5	102
moys	173		4.7		108	1.5		93
RU	98%				46%			35%

moy : moyenne des n répétitions

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

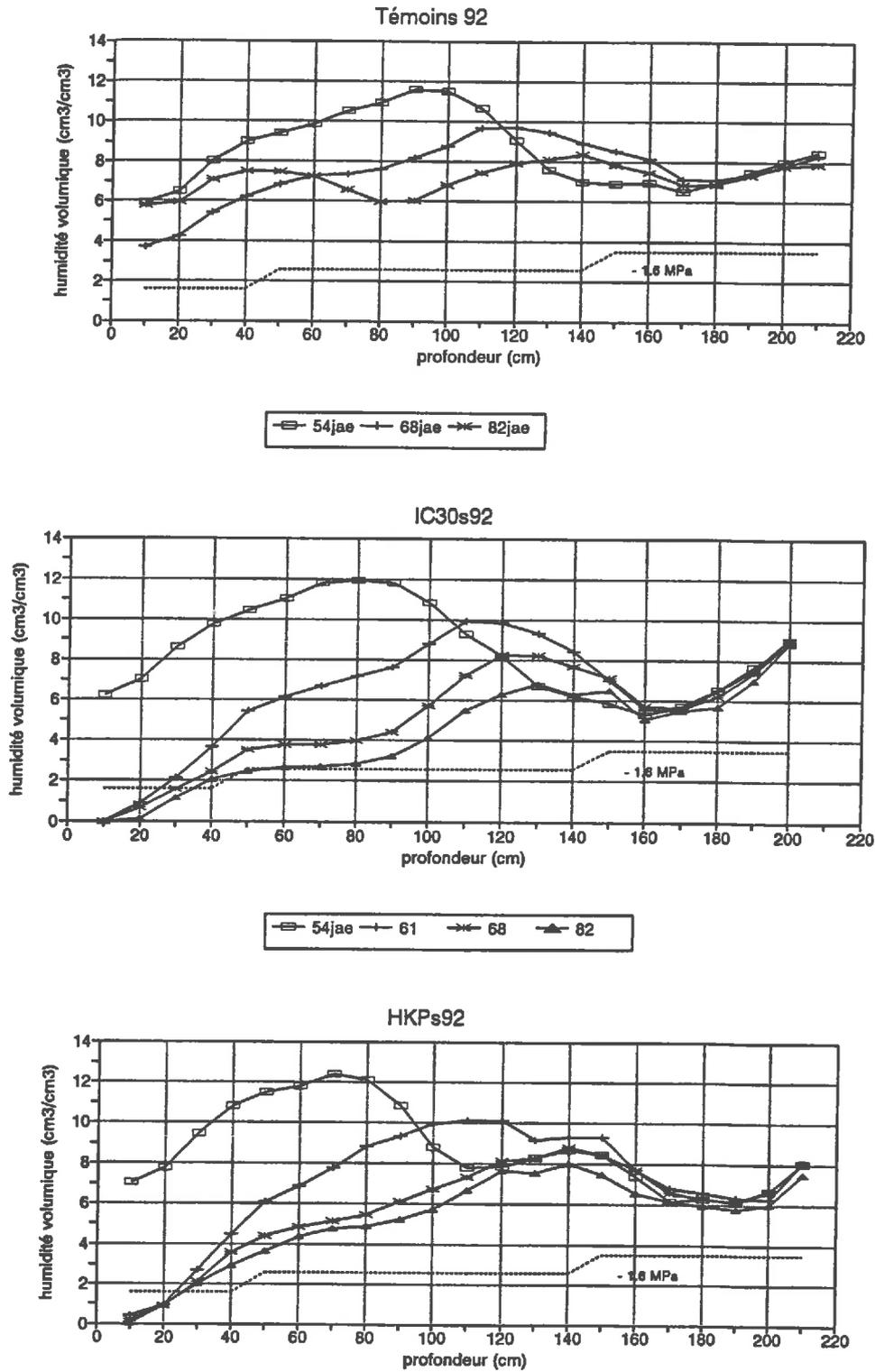
RU : réserve utile

phases avec déficit hydrique figurées en grisé

*Sous les plantes stressées*, la disponibilité en eau diminue très rapidement jusqu'à 50 % en première période, puis beaucoup plus lentement en deuxième période (Tableau 5). Le prélèvement apparaît plus faible pour la variété HKP et le cycle de dessèchement s'achève à 28 % pour IC30 et 42 % pour HKP. Mais, compte tenu de l'incertitude sur les moyennes établies, cet écart n'est pas significatif. L'évolution des profils hydriques montre que le prélèvement racinaire se fait en même temps qu'une redistribution de l'eau sur l'ensemble du profil (Fig.8). La réserve en eau du sol est en partie mobilisée jusqu'à 160 cm et le profil est bien asséché sur le premier mètre de sol dès la fin de la première période (Fig 8). De l'eau reste disponible entre 100 et 150 cm à la fin du cycle de dessèchement. Les consommations en eau journalières (Tableau 5), sans différences significatives entre variétés, diminuent nettement par rapport aux témoins, de plus de 50% en première période ( $4.7 \text{ mm.j}^{-1}$ ), et deviennent très faibles en deuxième période ( $1.5 \text{ mm.j}^{-1}$ ). Durant la période de dessèchement, les ETR maximales, estimées, atteignent  $7 \text{ mm.j}^{-1}$ .

Les consommations en eau estimées comprennent une part de l'évaporation directe de l'eau du sol. Les résultats de WALLACE *et al.* (1993) montrent qu'après deux jours de dessèchement en saison des pluies, l'évaporation du sol devient négligeable. En contre-saison chaude, le dessèchement de la surface du sol est très rapide et la part de l'évaporation directe dans la consommation en eau des plantes stressées est vraisemblablement négligeable après un jour de dessèchement. Si l'ETR maximale estimée à  $7 \text{ mm.j}^{-1}$  fournit un ordre de grandeur de la transpiration du peuplement en l'absence de contrainte en 1992, cela suppose par rapport à l'évapotranspiration mesurée sur les plantes irriguées, une évaporation du sol relativement élevée de 3 à  $4 \text{ mm.j}^{-1}$ . WALLACE *et al.* (1993) mesurent en hivernage le premier jour après les pluies des évaporations de  $2 \text{ mm.j}^{-1}$ . Compte tenu de l'irrigation quotidienne en couverture totale et d'une demande évaporative double en contre-saison, les valeurs précédentes sont plausibles. Pour un peuplement similaire ( $\text{LAI} = 1.5$  et une densité de plantation équivalente), ces derniers auteurs trouvent des transpirations maximales entre 3.5 et  $4.0 \text{ mm.j}^{-1}$ . En contre-saison chaude la transpiration des plantes serait globalement multipliée par deux par rapport à

Fig.8: Profils hydriques moyens en 1992 sous les plantes témoins  
 et sous les 2 cultivars après arrêt de l'irrigation à 54 jae



la saison des pluies, proportionnellement à la demande évaporative, le déficit moyen de saturation de l'air passant de 1.8 kPa en fin d'hivernage à 3.8 KPa en contre-saison chaude.

Avant l'application des traitements, une sous-estimation des besoins en eau a engendré une diminution du stock hydrique jusqu'à 50 % de la RU à 48 jae, soit un niveau équivalent à celui de la fin de première période de dessèchement volontairement imposée. nous utiliserons les mesures foliaires correspondant à cette situation.

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

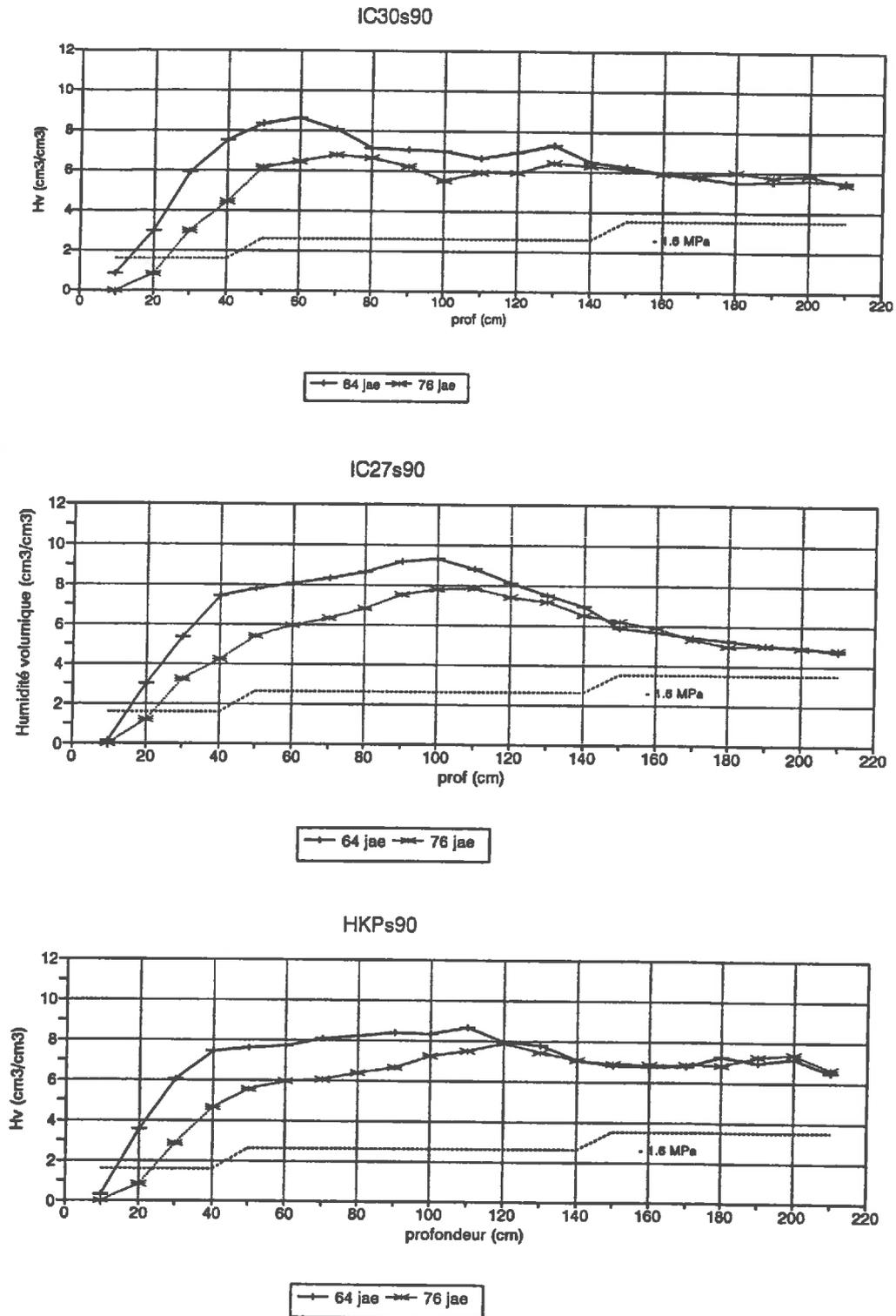
La période de suppression de l'apport d'eau ne concerne que la cinétique rapide de remplissage des épis (P1) et dure 15 jours entre 62 et 77 jae, la maturité étant atteinte à 90 jae. Le stock hydrique initial varie entre 130 et 145 mm et représentent 70 % de la réserve utile, l'incertitude relative sur les valeurs moyennes est de 14 % (Tableau 5). Après 15 jours de dessèchement , la réserve en eau est en partie mobilisée jusqu'à environ 130 cm, mais seul l'horizon 0-50 cm est véritablement asséché (Fig.9). Entre 50 et 100 cm de profondeur, avec des humidités autour de 6%, l'eau restait encore très disponible à 76 jae à la fin du cycle de dessèchement. Le stock hydrique correspond alors à 48 % de la réserve utile. Compte tenu du système d'irrigation localisée, les évapotranspirations ne peuvent être estimées que sur les plantes stressées, en situation de dessèchement du sol, et elles ne constituent que des ordres de grandeur. Entre 64 et 76 jae, la consommation moyenne en eau est de 2.3 mm.j<sup>-1</sup> (tableau 5), soit environ 40% de la dose apportée quotidiennement sur les témoins (6 mm.j<sup>-1</sup>). Les valeurs sont similaires entre les trois variétés.

## **1.3 Commentaires**

*Les deux essais sont assez différents dans le détail du déficit hydrique imposé. Après l'arrêt de l'irrigation en pleine floraison, la réserve en eau initiale est supérieure dans l'essai avec rendement témoins élevés et il y a réhydratation après 15 jours de dessèchement dans l'essai avec rendements témoins faibles. Mais un certain nombre de points communs, essentiels pour la suite de l'analyse, sont à souligner :*

Fig.9: Profils hydriques moyens en 1990

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



- 1. *En situation de contrainte, les consommations en eau sont particulièrement faibles par rapport à l'intensité de la demande évaporative. Entre l'essai avec rendements témoins faibles et l'essai avec rendements témoins élevés, la consommations en eau des plantes est globalement multipliée par deux durant la première période de sécheresse commune.*

- 2. *Les quantités d'eau consommées sont similaires entre les variétés présumées "résistante" (IC30) et "sensibles" (HKP), présentes dans les deux essais.*

- 3. *A la fin du cycle de dessèchement, de l'eau apparaît disponible dans la partie inférieure du profil à un mètre de profondeur.*

La profondeur d'enracinement est pourtant maximale à ce stade phénologique et dépasse nettement le premier mètre de sol. Des racines sont extraites jusqu'à la dernière profondeur de carottage entre 180 et 200 cm (DAOUDA OUSMANE, communication personnelle). CHOPART (1980, 1983) note en absence de déficit hydrique une profondeur maximale d'enracinement du mil de 180 cm dans un sol sableux du Sénégal. Mais l'observation de quantités d'eau disponibles à moins d'un mètre de profondeur à la fin d'un cycle de sécheresse a déjà été mentionnée par plusieurs auteurs, en contre-saison (GREGORY, 1982; SQUIRE *et al.*, 1984) comme en saison des pluies (PAYNE *et al.*, 1990). GREGORY (1982) explique cela par une densité racinaire insuffisante en profondeur en dessous de 60 cm. L'analyse ultérieure de la réponse du couvert devrait permettre de discuter ce point important.

## **II. RENDEMENT FINAL EN GRAINS**

Ce paragraphe a pour objet de répondre à plusieurs questions :

Comment le rendement final et ses composantes principales sont-ils affectés par un déficit hydrique imposé après les 50 % de floraison, en phase de remplissage des grains ?

Des différences existent-elles entre cultivars présumés "résistant" et "sensibles" ? Comment s'explique la variabilité des rendements sous contrainte en fonction des composantes finales et de l'état initial du peuplement ? Ces explications sont-elles différentes selon l'essai considéré et le niveau des rendements témoins ?

Enfin, dans quelle mesure ces informations peuvent-elles nous aider à émettre des hypothèses sur les réponses du peuplement au déficit hydrique ?

La description des rendements obtenus dans les traitements témoins constitue le premier pas de cette analyse.

### **2.1. Rendements des témoins**

Les rendements témoins en 1990 sont particulièrement faibles (227 kg/ha) et sans différence entre les 3 variétés (Tableau 6). Ils se situent dans la gamme inférieure des rendements moyens estimés en milieu paysan au Niger (300 à 400 kg/ha). Ce niveau, obtenu malgré une fertilisation minimale (45, 22.5, 22.5), souligne la faible fertilité intrinsèque du sol utilisé et un remplissage des épis médiocre vraisemblablement lié à un problème de fécondation.

En 1992, après une fumure organique de redressement (20 t/ha) et une fertilisation minérale conséquente (65, 45, 45), les rendements sont multipliés par 10, avec un écart très significatif ( $P < 0.001$ ) entre les deux variétés présentes : 2.600 kg/ha pour IC30 et 2.100 kg/ha pour HKP (Tableau 6). Ce niveau de rendement peut être rencontré en milieu paysan dans des zones limitées, de parquage des animaux et/ou à proximité d'arbres comme les *Acacia albida*.

Les coefficients de variation diminuent avec la forte élévation des rendements, ils passent en moyenne de 30 % en 1990 à 15 % en 1992.

### **2.2. Rendements sous déficit hydrique**

Dans les deux essais, le déficit hydrique entraîne en moyenne une réduction significative du rendement final en grains (Tableau 6), faible en 1990 (-30%,  $P < 0.05$ ), conséquente en 1992 (-50%,  $P < 0.001$ ). En 1990, le facteur hydrique n'est pas randomisé dans le champ en 1990 et la signification affichée doit être prise avec précaution.

Tableau 6 : RENDEMENT FINAL EN GRAINS

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

Tableau 7 : COMPOSANTES DU RENDEMENT FINAL ET ETAT INITIAL DU PEUPEMENT

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

moy : moyenne des n blocs-répétitions (6 en 1990, 10 en 1992)

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

En 1990, le rendement en grains des variétés décroît respectivement de 15% (IC30), 25% (IC27) et 45% (HKP). Seule cette dernière valeur est significative par rapport au témoin ( $P < 0.05$ ). D'autre part entre plantes stressées, l'écart de rendement le plus important, entre IC30 et HKP est à la limite de la signification (Tableau 6).

En 1992, comme sur les témoins, le rendement de la variété IC30 est très significativement supérieur à celui d'HKP ( $P < 0.01$ ). Le fait de maintenir un écart de 400 kg/ha dans des conditions de contrainte hydrique identiques dénote une meilleure adaptation du phénotype d'IC30.

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

### **2.3. Composantes du rendement**

Les valeurs moyennes des composantes du rendement final et de l'état initial du peuplement à l'arrêt de l'irrigation (nombre de tiges montées ou fructifère et floraisons cumulées en %) sont détaillées dans le tableau 7. Elles sont très proches entre variétés et surtout fonction de l'essai et du traitement hydrique.

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

*La décroissance des rendements sous l'effet du déficit hydrique* provient à la fois d'une diminution du poids de mille grains et du nombre de grains : faiblement significative en 1990 ( $P < 0.10$ ) et hautement significative en 1992 ( $P < 0.001$ ), avec dans les deux cas des valeurs inférieures pour le cultivar HKP présumé "sensible" (Tableau 7). Les contributions partielles du poids de mille grains et du nombre de grains à la baisse de rendement sont estimées

globalement selon une méthode décrite par SQUIRE *et al.* (1984). L'expression du rendement selon ces deux termes est directement :

$$Rdt = Pmg \times Ngr$$

où Pmg est le poids de mille grains (en g) et Ngr, le nombre de grains (en milliers par m<sup>2</sup>).

Utilisant le symbole  $\delta$  pour noter la différence entre traitement hydrique, la forme différentielle de l'équation précédente est :

$$\delta Rdt / Rdt = \delta Pmg / Pmg + \delta Ngr / Ngr$$

Son utilisation constitue une approximation d'autant moins précise que les différences étudiées sont grandes. Le tableau 8 présente les résultats de cette décomposition. Les diminutions relatives du poids de mille grains et du nombre de grains sont respectivement de 8 et 21 % en 1990 et de 14 et 45 % en 1992. En moyenne, la contribution partielle du nombre de grains à la réduction du rendement est 3 fois supérieure à celle du poids de mille grains.

Les figures 10 (a et b) expriment, en regroupant les traitements et les années, les rendements de chaque placette de mesure en fonction du nombre de grains et du poids de mille grains. Pour l'ensemble des situations, les rendements sont fortement reliés au nombre de grains ( $R^2 = 0.97$ ) et au poids de mille grains ( $R^2 = 0.65$ ) selon des relations communes, la liaison avec le nombre de grains étant plus forte.

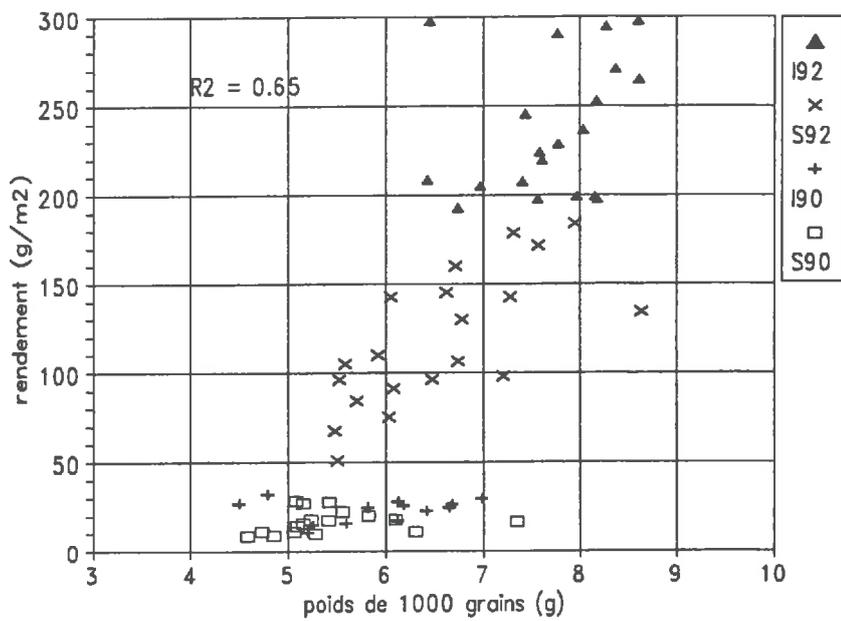
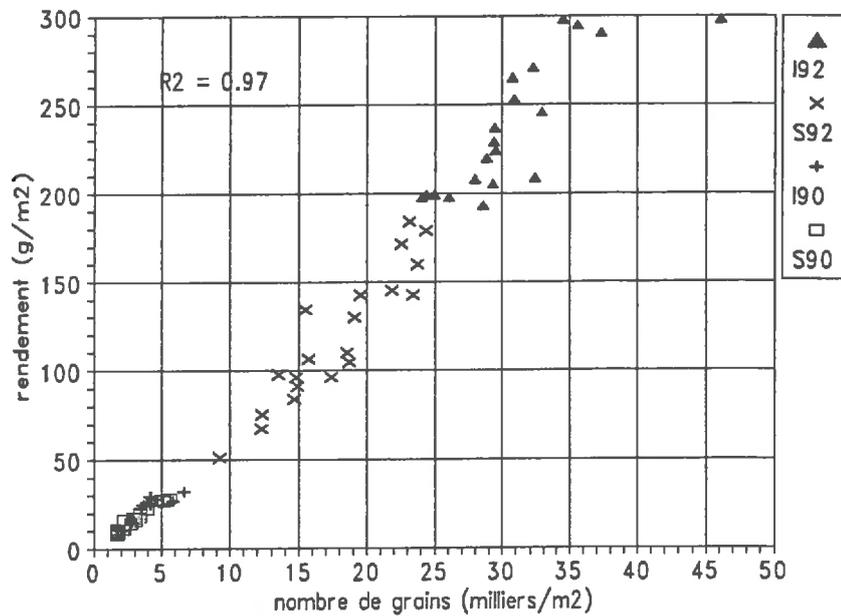
L'importance de la variabilité des rendements permet d'envisager une analyse comparative des corrélations du rendement final avec l'ensemble des composantes finales et l'état initial du peuplement, pour chaque essai et traitement hydrique (Tableau 9).

*Chez les traitements témoins*, en 92 comme en 90, comme le montrait la relation générale (Fig.10a), le rendement final est déterminé essentiellement par le nombre de grains par mètre carré avec un taux d'explication de la variance de 70% ( $R^2$ ). Le poids de 1000 grains ne montre pas de corrélation avec le rendement final, sa moyenne est stable entre variétés et plutôt fonction des conditions globales de l'essai (Tableau 7).

**Tableau 8 : Contribution partielle du poids de mille grains et du nombre de grains à la réduction du rendement dans les traitements stressés, cultivars confondus**  
 (les valeurs entre parenthèses sont les niveaux de signification des différences entre traitements témoins et stressés, fournis par l'analyse de variance)

Facteur	1990			1992		
	témoins	stressés		témoins	stressés	
Poids de mille grains (g)	5.9	5.4	( $\neq P < 0.10$ )	7.7	6.6	( $\neq P < 0.001$ )
différence relative $\delta Pmg / Pmg$		0.08			0.14	
Nombre de grains (milliers/m <sup>2</sup> )	3.9	3.1	( $\neq P < 0.10$ )	30.8	17.8	( $\neq P < 0.001$ )
différence relative $\delta Ngr / Ngr$		0.21			0.42	
Rendements en grains (g/m <sup>2</sup> )	22.7	16.4	( $\neq P < 0.05$ )	237	118	( $\neq P < 0.001$ )
différence relative $\delta Rdt / Rdt$		0.30			0.50	

Fig. 10 : Expression des rendements en fonction du nombre de grains (a) et du poids de mille grains (b) pour chaque placette de mesure : Essais (1990-1992), traitements hydriques (Irrigué et Sec) et cultivars, confondus.



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

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

*Chez les traitements stressés*, en 1990 comme en 1992, le taux d'explication de la variance du rendement final par le nombre de grains par m<sup>2</sup>, augmente et atteint 90% (Tab.9 et Fig.11). Une corrélation très significative avec le poids de 1000 grains apparaît en 1992.

Le rendement en condition de stress est relié à la fois au nombre d'épis, qui s'est réduit sous l'effet du déficit hydrique, et surtout au nombre de grains par épi dont le rôle se renforce en 1990 ou apparaît avec le stress en 1992 (Tableau 9).

La précocité de floraison des talles fructifères à la date de l'arrêt de l'irrigation est corrélée positivement avec le rendement final (Tableau 9): elle explique 20% de sa variance en 1990 et 40% en 1992. Dans les deux essais, la floraison est significativement ( $P < 0.05$ ) plus précoce chez le cultivar IC30 par rapport au cultivar HKP (tableau 7). Les écarts entre les floraisons cumulées des talles fructifères du poquet (exprimées en %) correspondent à un décalage de 2 à 3 jours entre ces deux cultivars.

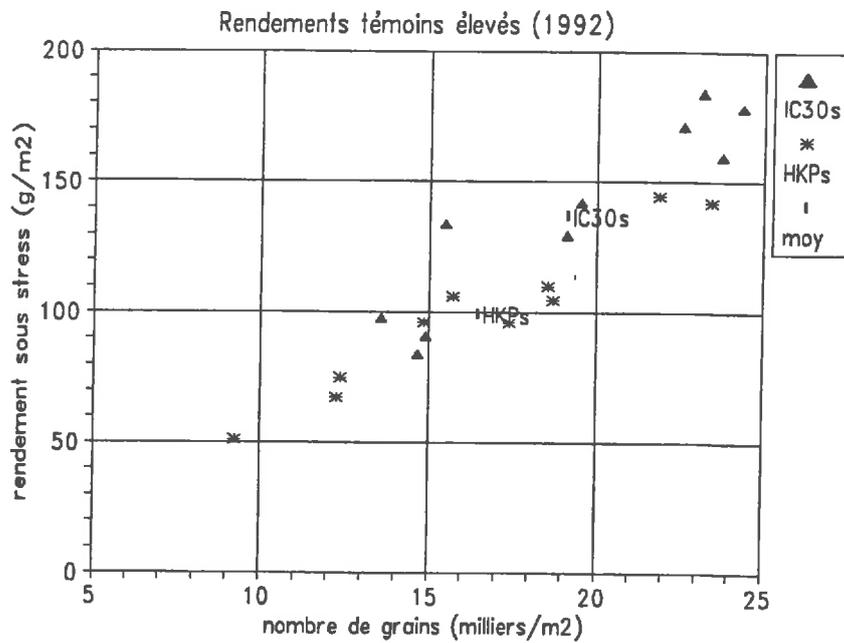
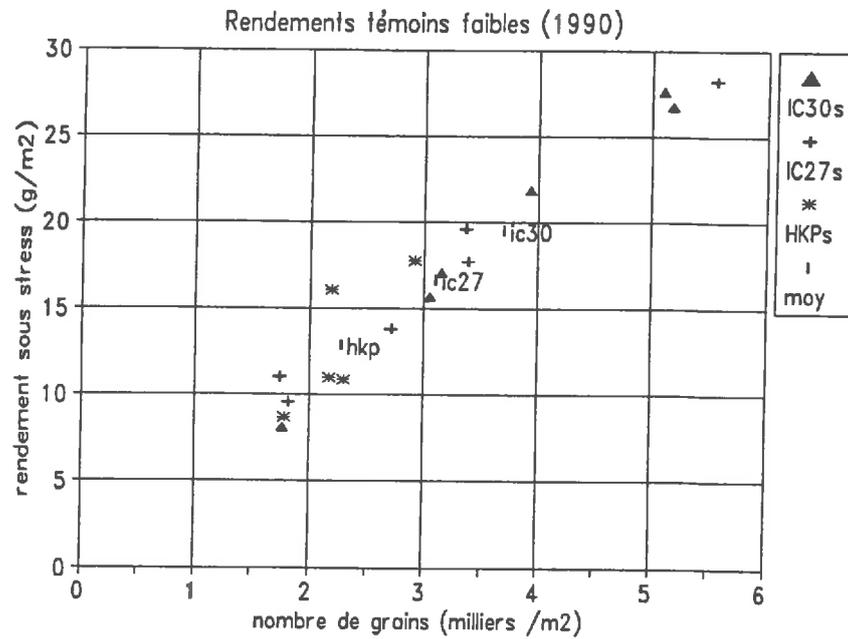
Enfin, à l'intérieur de chaque essai et traitement hydrique, le rendement final est fortement corrélé avec le poids de matière sèche des épis, tandis qu'il n'y a pas de corrélation avec la biomasse végétative aérienne.

Tableau 9 : CORRELATIONS DES DIFFERENTES COMPOSANTES AVEC LE RENDEMENT FINAL  
pour chaque essai et traitement hydrique

	1990			1992		
	moyenne	R	seuil de signif0	moyenne	R	seuil de signif0
<b>Témoins</b>						
n		18		20		
<b>COMPOSANTES DU RENDEMENT</b>						
- poids de mille grains (g)	5.9	0.22		7.7	0.30	
- nombre de grains (milliers/m <sup>2</sup> )	3.90	0.87	****	30.79	0.83	****
- nombre d'épis (/m <sup>2</sup> )	3.6	0.16		9.7	0.79	****
- nombre de grains par épi (milliers)	1.08	0.70	***	3.17	0.03	
<b>BIOMASSE FINALE</b>						
- épis (g/m <sup>2</sup> )	62	0.68	***	324	0.96	****
- végétative aérienne (g/m <sup>2</sup> )	159	-0.09		351	-0.15	
<b>ETAT INITIAL DU PEUPEMENT</b>						
- nombre de tiges montées (/m <sup>2</sup> )	2.9	0.39		9.5	0.55	***
- pourcentage de floraison (%)	41	0.02		31	0.49	**
<b>Stressés</b>						
n		18		20		
<b>COMPOSANTES DU RENDEMENT</b>						
- poids de mille grains (g)	5.3	0.15		6.5	0.71	****
- nombre de grains (milliers/m <sup>2</sup> )	3.00	0.97	****	17.79	0.93	****
- nombre d'épis (/m <sup>2</sup> )	3.0	0.53	**	7.7	0.62	***
- nombre de grains par épi (milliers)	1.00	0.88	****	2.31	0.49	**
<b>BIOMASSE FINALE</b>						
- épis (g/m <sup>2</sup> )	54	0.62	***	172	0.97	****
- végétative aérienne (g/m <sup>2</sup> )	143	0.38		254	-0.19	
<b>ETAT INITIAL DU PEUPEMENT</b>						
- nombre de tiges montées (/m <sup>2</sup> )	3.1	0.49	**	8.9	0.05	
- pourcentage de floraison (%)	41	0.48	**	40	0.66	****

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

Fig. 11 : Rendements en fonction du nombre de grains pour chaque traitement sec des essais de 1990 et 1992 : ensemble des mesures et position de la moyenne des cultivars (moy).



Ce résultat est important car il signifie que le poids des épis, qui peut être suivi facilement depuis le début de la floraison, constitue un bon indicateur du rendement en grains et nous l'utiliserons dans le modèle simplifié de simulation.

## 2.4 Conclusions partielles

*En première conclusion, les rendements en grains sont affectés par les déficits hydriques imposés et ceci de façon très significative dans l'essai avec rendements témoins élevés (-50 %). Dans ce dernier cas, le cultivar présumé "résistant" (IC30) exprime en situation de contrainte un rendement supérieur au cultivar présumé "sensible".*

*L'analyse des rendements sous contrainte révèle trois points importants, communs aux essais à faibles et hauts rendements :*

*1. La contribution relative du nombre de grains à la réduction du rendement est environ 3 fois supérieure à celle du poids de mille grains.*

*2. La grande variabilité des rendements sous contrainte, analysée par placette de mesure, est largement expliquée par le nombre de grains ( $R^2 = 0.90$ ).*

*3. Les rendements sont aussi positivement corrélés avec la précocité de floraison des talles fructifères du poquet à la date de l'arrêt de l'irrigation.*

La sensibilité liée à la date de floraison et le rôle déterminant du nombre de grains, facteur mis en place avant le remplissage qui conditionne le poids unitaire, suggèrent que le déficit hydrique a des conséquences plus marquées sur les phases précoces d'évolution des épis comme l'épiaison, la floraison, la fécondation et le début du remplissage des grains. Ceci de telle sorte qu'à maturité un certain nombre de grains ne serait pas formé ou que leur poids resterait équivalent à celui des enveloppes.

Les trois points de conclusion sont en accord avec les résultats de la bibliographie (BIDINGER *et al.*, 1987a ; FUSSEL *et al.*, 1991 ; BIELER, 1992). Ces chercheurs de l'ICRISAT

étudiaient simultanément un grand nombre de cultivars (40) avec des rendements témoins élevés et une forte densité de plantation. Ils observent néanmoins une réduction plus marquée du poids de mille grains (de 20 à 30 % contre 8 à 14 % dans notre cas). Et la contribution relative du nombre de grains à la réduction du rendement diminue relativement, elle est 1.5 fois supérieure à celle du poids de mille grains. Cela peut provenir de la forte densité de plantation qu'ils utilisent (10 plantes par mètre carré au démarrage contre 3 dans nos expérimentations), qui en réduisant le rôle du tallage fructifère diminue l'asynchronisme entre les brins épiés, et accroît la compétition entre puits carbonés quand le déficit hydrique intervient.

### **III. DYNAMIQUE DE FLORAISON ET CROISSANCE DES DIFFERENTS ORGANES**

Le paragraphe précédent a montré en particulier que le poids d'épis constituait un bon indicateur du rendement en grains et que la précocité de floraison favorisait le rendement sous contrainte. Le paragraphe actuel a pour objet d'analyser la croissance des épis en fonction de la dynamique de floraison et du déficit hydrique imposé. Pour cela, il cherche à répondre à plusieurs questions :

- Comment se réalise en absence de contrainte la floraison du peuplement, qui conditionne la mise en place du nombre "potentiel" de grains ? Dans quelle mesure peut-on considérer que la croissance des organes végétatifs s'achève à la floraison ?

- Quel est l'impact du déficit hydrique sur la dynamique finale de la floraison et la croissance des différents organes ? L'allocation des assimilats entre organes végétatifs et reproducteurs est-elle modifiée ?

- Les réponses sont-elles différentes selon l'essai considéré et le niveau des rendements témoins ? Enfin comment s'expliquent les différences finales de rendements précédemment notées entre les cultivars IC30 et HKP ?

### 3.1 Floraison du peuplement

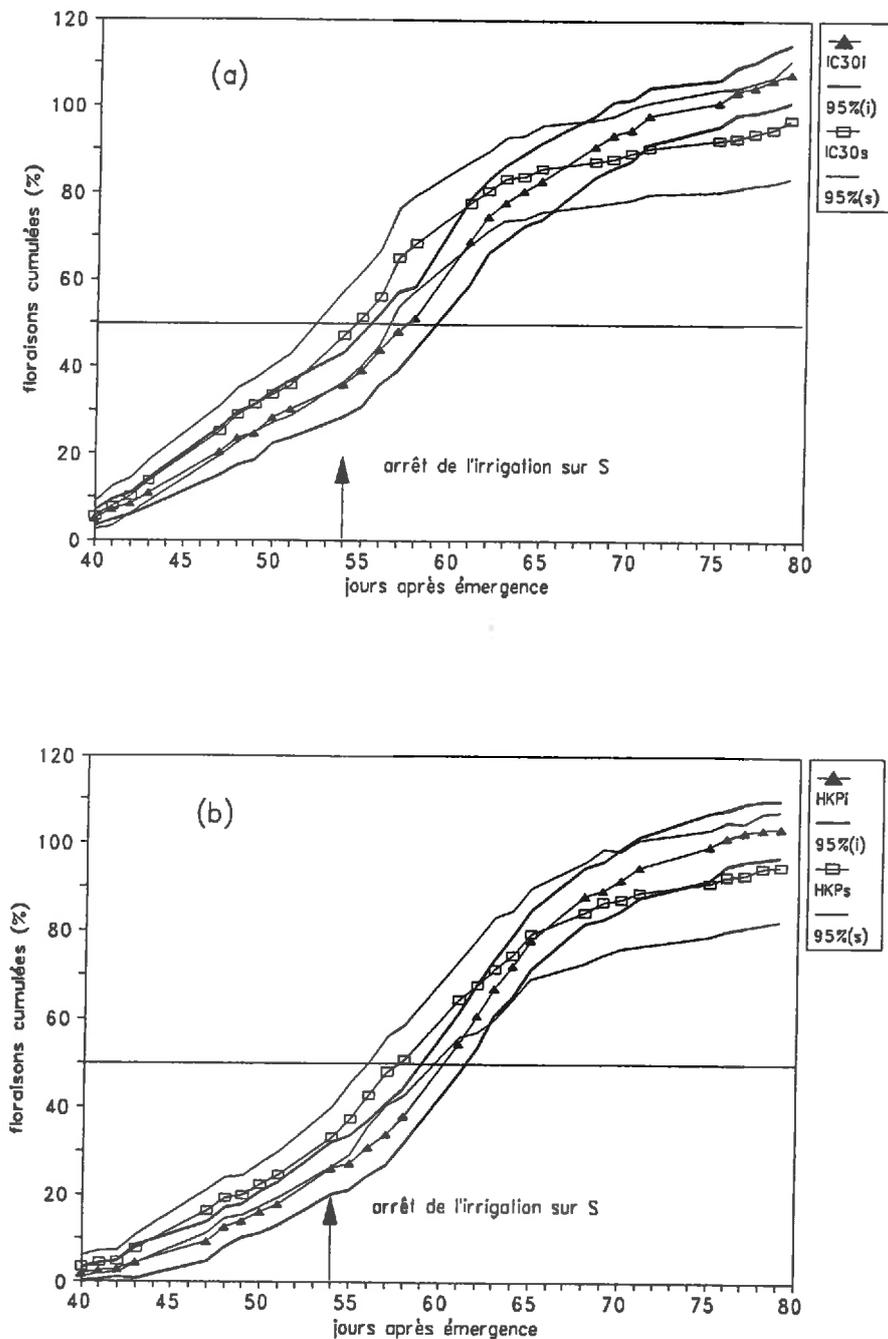
La floraison du poquet est suivie sur l'ensemble des placettes expérimentales qui serviront à l'estimation de la biomasse finale et du rendement en grains. Elle est exprimée en pourcentage, en rapportant pour chaque placette le nombre de tiges ayant fleuries au nombre total de tiges montées en début de floraison. Le peuplement en début de floraison est en moyenne de 9 ( $\pm 2$ ) tiges montées par m<sup>2</sup> dans l'essai avec rendements témoins élevés en 1992 et de 3 ( $\pm 0.5$ ) tiges montées dans l'essai avec rendements témoins faibles en 1990.

#### 3.1.1 Evolution caractéristique

En 1992, la floraison cumulée des talles fructifères suit une courbe sigmoïde qui débute entre 40 et 45 jae et atteint son palier final entre 70 et 75 jae (Fig.12). Quelques épis secondaires fleurissent ensuite, mais ils n'atteindront pas la maturité, le remplissage des grains nécessitant au minimum 15 jours. Les courbes moyennes sont encadrées par leur intervalle de confiance avec une probabilité de 95 %, ce qui représente dans la partie centrale de l'évolution un écart moyen de  $\pm 2$  jours ou 10 %. Durant cette phase centrale, globalement linéaire, entre 30 et 80 % de floraison, la vitesse moyenne de montée à floraison des épis est de 5 % par jour, soit une floraison tous les deux jours.

Entre cultivars, les 50 % de floraison sont atteints, pour le traitement témoin, vers 58 jae pour la variété IC30 et vers 60 jae pour la variété HKP, légèrement mais significativement plus tardive ( $P < 0.01$ ). Avant l'arrêt de l'irrigation, les poquets du traitement S montrent en moyenne une avance de 2 à 3 jours de leur floraison par rapport aux témoins ( $P < 0.05$ ). A la différence des cultivars, l'écart n'est pas significatif sur les valeurs brutes (nombre de tiges à la floraison et nombre de tiges montée) mais il le devient par l'intermédiaire du rapport. Cette observation constitue une limite à la comparaison des traitements sur laquelle nous reviendrons. Entre cultivars, nous retrouvons dans le traitement S la variété IC30 en avance de 2 jours par rapport à la variété HKP (Fig.12). Au jour d'arrêt de l'irrigation (54 jae) les floraisons cumulées sont de 45 % pour IC30 et 35 % pour HKP.

Fig. 12 : Floraisons cumulées des tiges fructifères du poquet (en %) en 1992  
 cv IC30 (a) et cv HKP (b) - traitement irrigué (i) et traitement sec à partir de 54 jae (s)  
 moyennes de comptage sur dix placettes et intervalles de confiance avec une probabilité  
 de 95 % (traits épais et fins pour respectivement les traitements i et s)



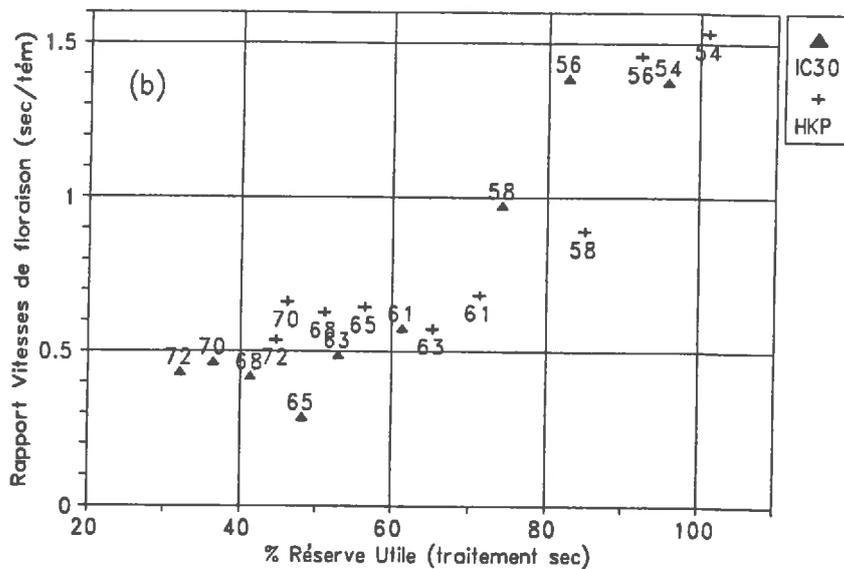
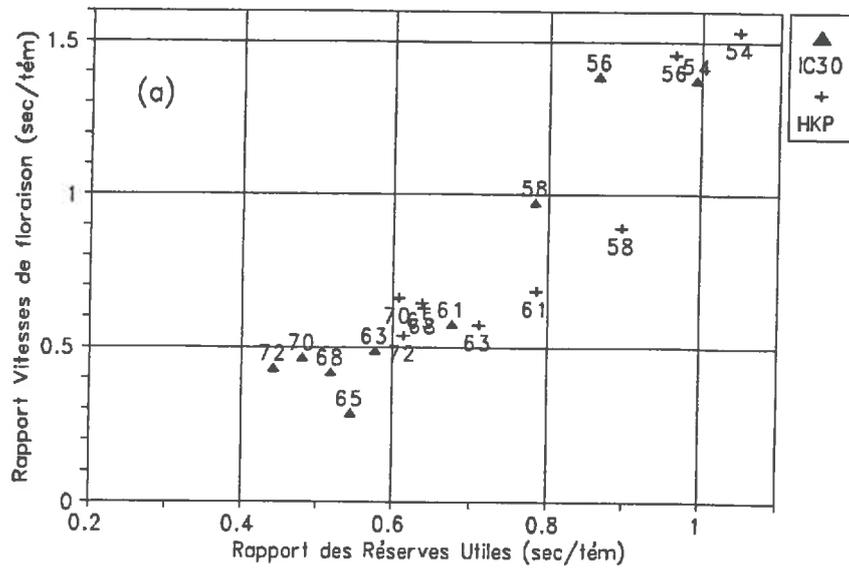
En 1990, malgré un nombre de tiges épiées ou montées très inférieur, la floraison garde un étalement important d'environ 20 jours entre 50 et 70 jae (données non présentées). L'arrêt de l'irrigation, à 62 jae, intervient à un stade moyen de 40 % de floraison des épis (Tableau 7). Le cultivar IC30 est, comme en 1992, légèrement mais significativement plus précoce que le cultivar HKP ( $P < 0.01$ ) et le cultivar IC27 est en position intermédiaire.

### 3.1.2 Effet du déficit hydrique

Le dessèchement du sol entraîne un ralentissement de la floraison qui semble débiter pour les deux variétés après 4 jours sans irrigation (58 jae, Fig.12). Les courbes moyennes des traitements stressés croisent les courbes des traitements témoins vers 65 jae et deviennent inférieures à 75 jae (Fig. 12). Cette analyse traite globalement l'effet du déficit hydrique sur la floraison, car elle considère l'épi comme une entité alors que le nombre de grains par épi peut également varier, en particulier diminuer sur les épis ayant fleuri tardivement.

L'effet du déficit hydrique peut être schématisé en exprimant le rapport des vitesses de floraison entre traitements stressés et traitements témoins en fonction du rapport des réserves hydriques ou directement en fonction de la réserve hydrique du sol chez les traitements stressés (Fig.13a et 13b). Les vitesses de floraison sont calculées sur un intervalle de 4 jours centré sur les dates de mesures du stock hydrique. Ces relations, communes entre les variétés, montrent une décroissance rapide du rapport des vitesses à partir de 58 jae, 4 jours après l'arrêt de l'irrigation, soit pour une disponibilité globale de l'eau encore très élevée, autour de 80 % de la réserve utile. Les rapports minima, autour de 0.5, sont atteints entre 63 et 65 jae, soit une dizaine de jours après l'arrêt de l'irrigation. Au moment de l'arrêt de l'irrigation, les rapports, qui devraient être voisins de l'unité, sont en fait supérieurs pour les deux cultivars. Cela provient du décalage de 2 à 3 jours précédemment noté entre les courbes moyennes de floraison avant l'application de la contrainte (Fig. 12).

Fig. 13 : Rapports des vitesses de floraison entre traitements sec et témoin en 1992 pour les deux cultivars en fonction du rapport des réserves hydriques utiles (a) ou directement de la réserve utile du traitement sec (b) - les labels précisent les jours après émergence (jae) et l'irrigation est arrêtée à 54 jae



Cette observation souligne l'imprécision des relations obtenues, dont nous retiendrons essentiellement le schéma et le principe d'un ralentissement précoce de la floraison face à une diminution rapide de la disponibilité de l'eau du sol.

### **3.1.3 Floraison et allocation de la matière sèche**

Dans l'expérimentation de 1992, l'évolution de la matière sèche des différents organes du poquet peut être représentée en précisant le pourcentage de floraison des brins épiés à chaque date de mesure afin de situer les phases de transition dans l'allocation apparente des assimilats.

*Chez les plantes témoins*, les comportements des deux cultivars sont assez proches (Fig.14a -14b). L'arrêt de croissance des organes végétatifs aériens peut être situé entre 60 et 80% de floraison, et le début de la sénescence foliaire semble correspondre à cette même période. La croissance de la biomasse racinaire, surtout apparente chez le cultivar HKP, paraît s'achever plus tardivement, à la fin de la floraison. La croissance des épis est maximale durant la quinzaine de jours entre 50 et 90 % de floraison.

*Chez les plantes stressées*, l'arrêt de croissance des organes végétatifs aériens semble effectif dès la première mesure de matière sèche, 4 jours après l'arrêt de l'irrigation (58 jae), alors que le niveau de la réserve utile est encore supérieur à 75 % (Fig 15a-15b).

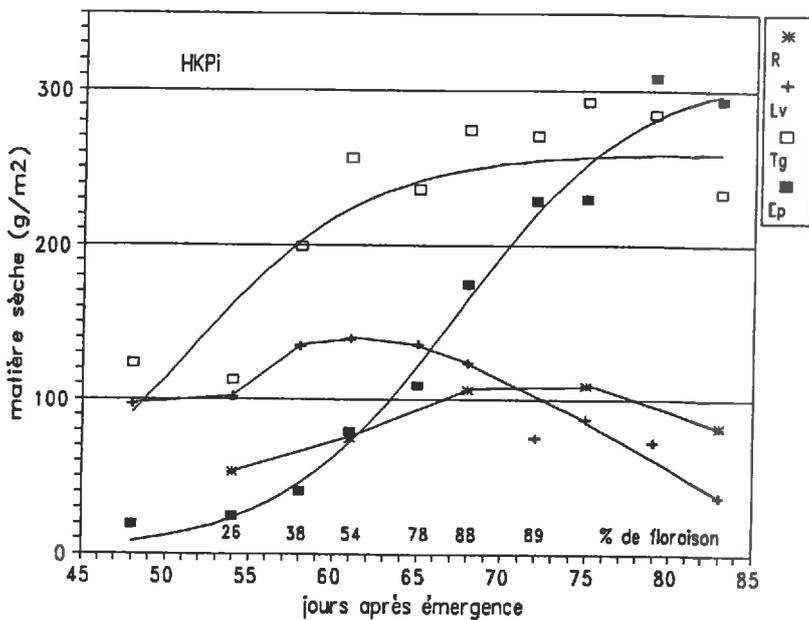
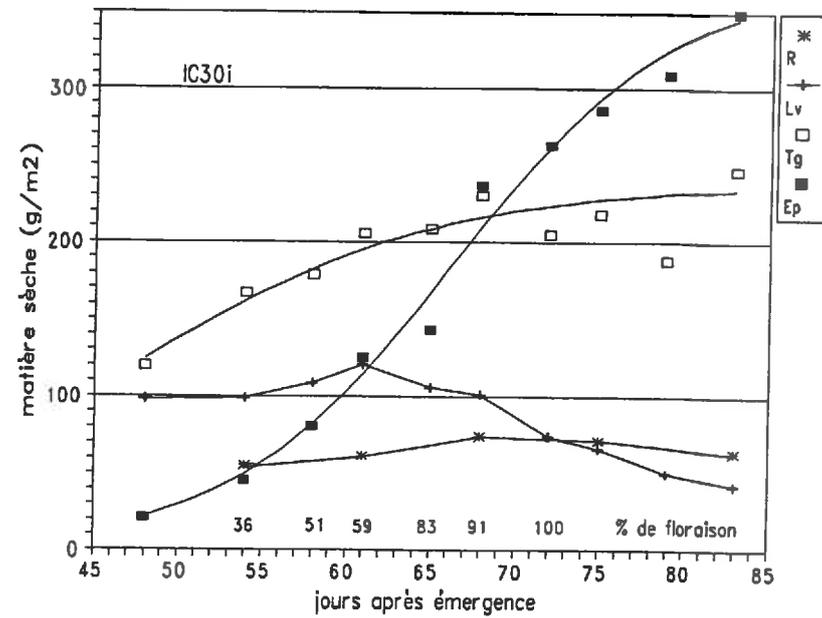
Le déficit hydrique entraîne donc, au même titre qu'un ralentissement de la floraison, un arrêt précoce de la croissance des organes végétatifs aériens. Le début de la sénescence foliaire semble coïncider avec la même période. La croissance racinaire globale est par contre maintenue jusqu'à la fin de la floraison comme sur les plantes témoins (Fig. 15a-15b).

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

L'objet principal de ce paragraphe est de quantifier la croissance des différents organes et d'en déduire une estimation de l'allocation relative des assimilats vers les épis, ceci afin de comparer successivement entre eux, les cultivars, les traitements hydriques et les deux essais.

**Fig. 14 : Evolution du poids de matière sèche des différents organes et montée à floraison des tiges fructifères en 1992 pour les deux cultivars**  
**- traitements témoins -**

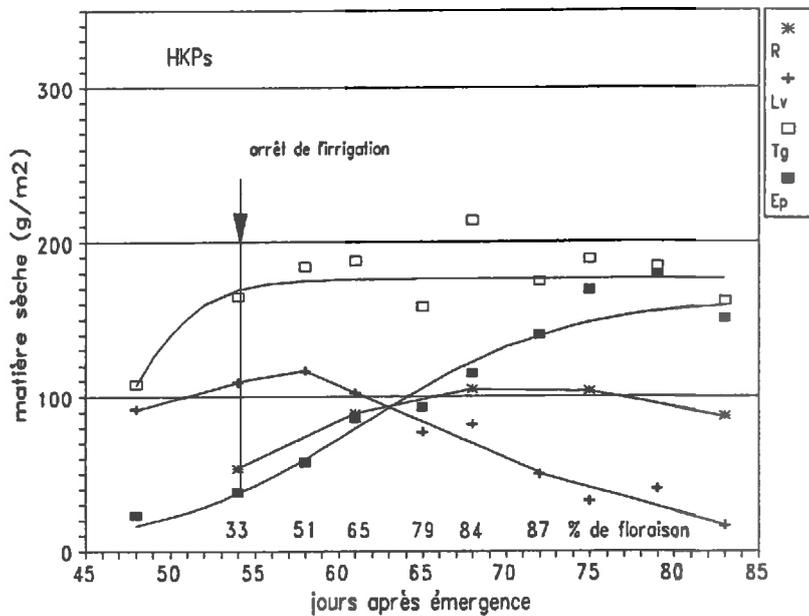
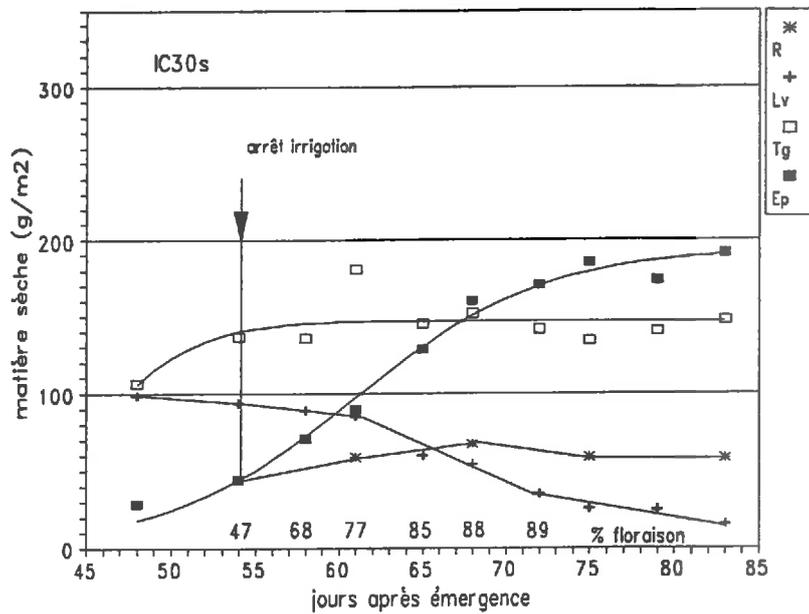
R : Racines (entre 0-200 cm de profondeur) / Lv : Limbes verts / Tg : Tiges et gaines / Ep : Epis ; les évolutions des tiges et des épis sont lissées par des fonctions logistiques ; les coefficients de variation sont en moyenne de 30 %.



**Fig. 15 : Evolution du poids de matière sèche des différents organes et montée à floraison des tiges fructifères en 1992 pour les deux cultivars**

**- traitements secs -**

R : Racines (entre 0-200 cm de profondeur) / Lv : Limbes verts / Tg : Tiges et gaines / Ep : Epis ; les évolutions des tiges et des épis sont lissées par des fonctions logistiques ; les coefficients de variation sont en moyenne de 30 %.



En ce qui concerne la matière sèche racinaire, nous distinguons les racines de l'horizon de surface (0-30 cm) et les racines en profondeur (30-200 cm), car leur dynamique peut indiquer un comportement particulier en situation de contrainte.

Le moyen le plus simple pour réaliser cette analyse est de considérer dans une première approche deux périodes de croissance linéaire entre l'arrêt de l'irrigation et la maturité. Dans l'essai de 1992, la fréquence des mesures (tous les 3 à 4 jours) permet de tester ces approximations linéaires en distinguant la première période de 54 à 68 jae et la deuxième période de 68 à 83 jae (Fig.14 et 15, Tableau 10).

En 1990, les valeurs intermédiaires à 62, 77 et 92 jae permettent de calculer des pentes moyennes journalières d'évolution quand les écarts sont significatifs (Tableau 11).

La représentation des biomasses sous forme d'histogramme cumulé permet de visualiser schématiquement l'évolution globale de la structure du poquet et des différents compartiments analysés (Fig.16 et 17).

### 3.2.1 Epis

Dans les deux essais, le nombre d'épis à la récolte est déterminé à la fin de la première phase qui correspond à la fin de la floraison comme nous l'avons vu au paragraphe précédent (tableau 10 et 11). Sur les témoins il correspond globalement au nombre de tiges montées en début de floraison, autour de 9-10 tiges par poquet en 1992 et 3 tiges en 1990. Dans les traitements stressés, le déficit a empêché l'apparition de 2 à 3 épis en 1992 et de "0.5" épis en 1990.

En 1992, la vitesse de croissance et de remplissage des épis est équivalente entre cultivars sur les témoins : +12 g/m<sup>2</sup>/j en première phase et +7.5 g/m<sup>2</sup>/j en deuxième phase (Tableau 10). Le déficit entraîne une réduction de 40% de la vitesse dans la première phase (7.5). La vitesse diminue de 75% en deuxième phase (1.8). *La croissance des épis de la variété HKP devient significativement inférieure à celle d'IC30 dans la première période de déficit hydrique (P < 0.05). L'écart qui en résulte se maintient jusqu'à la maturité et explique l'essentiel de la différence de rendement final entre IC30 et HKP.*

**Fig. 16 : Histogrammes cumulés de la matière sèche des différents organes du poquet à cinq dates de mesure pour les deux cultivars en 1992 - traitements témoins (i) et traitements secs de 54 à 83 jae (s) -**  
 R : Racines entre 0-30 et 30-200 cm de profondeur / Lv et Ls : Limbes verts ou sénescents / Tg : Tiges et gaines / Ep : Epis ; les coefficients de variation sont en moyenne de 30 % ; les valeurs des tiges et des épis ont été lissées par des fonctions logistiques.

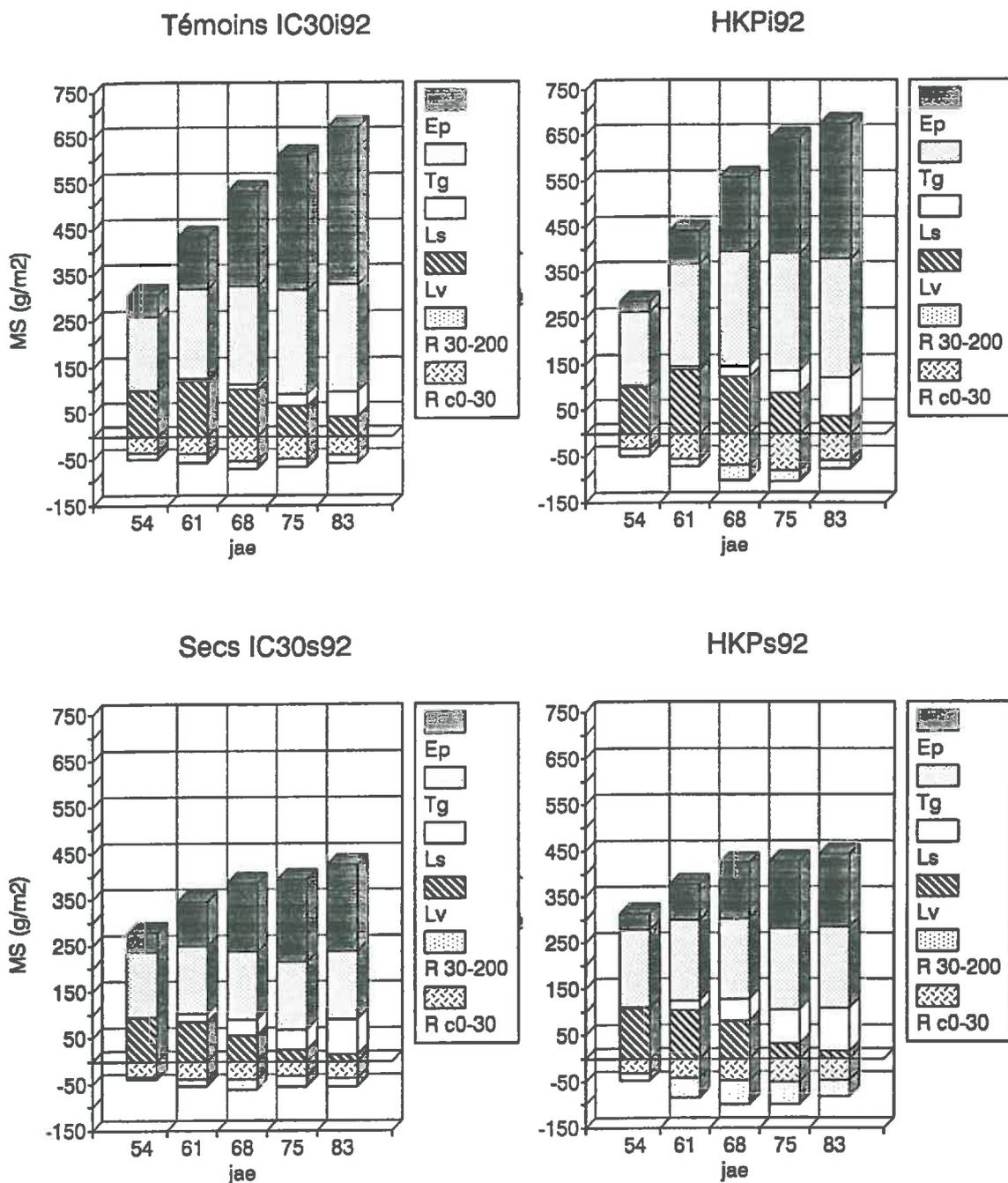
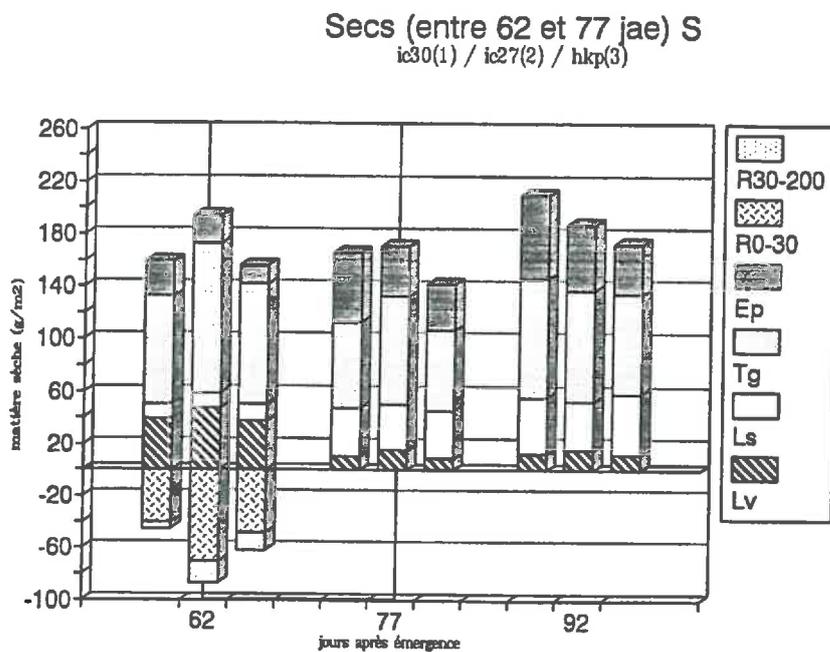
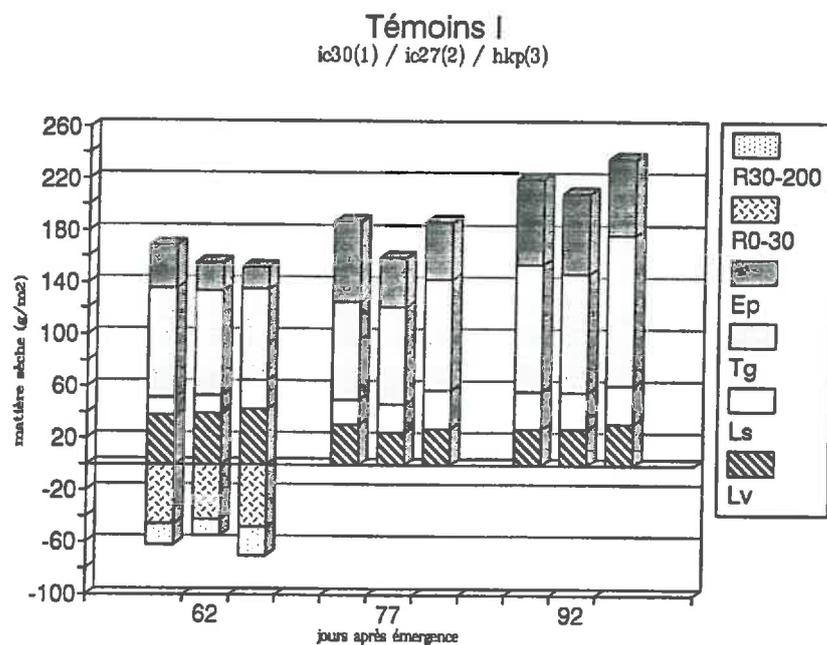


Fig. 17 : Histogrammes cumulés de la matière sèche des différents organes du poquet en 1990 pour les trois cultivars aux trois dates de mesure - traitements témoins (i) et traitements secs de 62 à 77 jae (s) -  
 R : Racines entre 0-30 et 30-200 cm de profondeur / Lv et Ls : Limbes verts ou sénescents / Tg : Tiges et gaines / Ep : Epis ; les coefficients de variation sont en moyenne de 30 %.



En 1990, la vitesse de croissance des épis est relativement faible (+1 à 2 g/m<sup>2</sup>/j). Avant l'arrêt de l'irrigation, les poids d'épis sont significativement différents entre cultivars ( $P < 0.05$ ), et en correspondance avec l'avancement de la floraison des talles fructifères (Fig.17 et Tab.11). Sur les plantes témoins, ce décalage initial est comblé à maturité. Sur les plantes stressées, il se maintient et s'accroît entre IC30 et HKP malgré la réhydratation après 15 jours de déficit, pour aboutir à une différence significative entre ces deux cultivars en faveur d'IC30 ( $P < 0.10$ ).

### 3.2.3 Tiges et Limbes

Globalement durant la période floraison-remplissage du grain le poids des tiges comme celui des limbes totaux évolue de façon relativement faible (Fig.16 et 17).

En 1992, la croissance des tiges, notée durant la première phase sur les témoins, disparaît avec le déficit hydrique (Tableau 10). La biomasse des tiges ne montre pas de diminution pour l'ensemble du poquet.

En 1990, la croissance des tiges est pratiquement nulle en première période sur les témoins excepté sur HKP. *Avec le déficit hydrique, l'évolution tend à devenir négative et cela de façon significative sur HKP (-30%,  $P < 0.10$ )*. En deuxième période, une croissance tardive de talles non fructifères apparaît sur les poquets témoins. Sur les plantes stressées, la réhydratation permet aussi une reprise de croissance des talles (Fig.17, Tab.11).

Tableau 10 : REGRESSIONS LINEAIRES SUR L'EVOLUTION DU NOMBRE D'EPIS ET DES DIFFERENTES BIOMASSES EN 1992 EN DISTINGUANT DEUX PHASES DE CROISSANCE

1992	Première Phase (P1)						Deuxième Phase (P2)							
	54jae	pente /	se(P)	R	se(Est)	n	68jae	68jae	pente /	se(P)	R	se(Est)	n	(83jae)
<b>Nombre d'epi</b>	(/m <sup>2</sup> )													
ic30i	5.8	0.49	0.03	0.99	0.37	5	12.6	11.2	0.0			0.3	5	11.2
HKPi	3.8	0.41	0.1	0.91	1.15	5	9.6	8.7	0.0			0.6	5	8.7
IC30s	6.2	0.12	0.071	0.88	0.79	5	7.8	8.0	0.0			0.5	5	8.0
HKPs	4.9	0.18	0.04	0.94	0.42	5	7.4	7.0	0.0			0.3	5	7.0
<b>Epis</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	36	12.4	2.07	0.96	22.9	5	210	234	7.6	0.35	0.99	4.8	5	348
HKPi	6	11.0	1.94	0.96	21.5	5	160	186	7.8	1.65	0.91	25.9	5	298
IC30s	38	8.4	0.59	0.94	6.5	5	156	162	1.8	0.5	0.87	7.9	5	189
HKPs	35	6.6	<* 0.89	0.87	9.8	5	126	134	1.8	1.5	0.26	24.3	5	163
<b>Racine</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	158	5.3	0.52	0.98	8.5	6	232	218	0.0			4.5	5	218
HKPi	158	8.5	>* 1.96	0.91	32.1	6	277	271	0.0			4.5	5	271
IC30s	150	0.0			3.7	5	150	143	0.0			1.3	5	143
HKPs	182	0.0			4.4	5	182	185	0.0			3.9	5	185
<b>Biomasse totale</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	118	0.0			3.1	5	118	99	0.0			1.6	5	99
HKPi	137	0.0			3.8	5	137	132	0.0			2.7	5	132
IC30s	99	0.0			9.3	5	99	91	0.0			1.0	5	91
HKPs	120	0.0			1.4	5	120	116	0.0			1.9	5	116
<b>Biomasse aérien</b>														
ic30i	317	17.2	3.12	0.95	34.5	5	559	554	6.3	2.53	0.92	27.8	4	678
HKPi	269	23.5	3.56	0.97	39.5	5	598	606	3.7	2.09	0.78	23	4	661
IC30s	284	5.6	3.28	0.84	35.8	5	405	396	1.9	0.5	0.80	5.9	5	424
HKPs	325	7.3	2.82	0.83	34.1	5	428	441	0.0			8.7	5	441
<b>Biomasse racine 0-30</b>	(g/m <sup>2</sup> )													
ic30i	34	1.2	* 0.63	0.61	12.4	12	51	47	0.0			4.4	12	47
HKPi	35	2.5	0.64	0.78	12.7	12	70	70	0.0			8.9	12	70
IC30s	35	0.4	0.38	0.82	7.6	12	41	36	0.0			3.1	12	36
HKPs	32	1.3	0.42	0.70	8.3	12	49	50	0.0			3.7	12	50
<b>30-200</b>														
ic30i	21	0.0			4.0	12	21	22	0.0			4.0	12	22
HKPi	25	0.0			5.8	12	25	29	0.0			5.8	12	29
IC30s	10	1.2	0.38	0.72	7.5	12	27	31	-0.7	0.53	-0.38	10.6	12	21
HKPs	25	2.4	0.84	0.67	16.6	12	58	58	-1.2	* 0.65	-0.50	12.8	12	40
<b>Total</b>														
ic30i	54	1.3	0	1.11	0.35	22.1	12	72	69	0.0		5.6	12	69
HKPi	51	3.6	>* 1.07	0.75	21.1	12	104	99	0.0			9.6	12	99
IC30s	45	1.7	0.68	0.61	13.5	12	68	61	0.0			5.8	12	61
HKPs	56	3.7	1.12	0.72	22.2	12	108	97	0.0			5.9	12	97

Régressions linéaires réalisées sur les moyennes des journées de mesures excepté pour la biomasse racinaire, se : erreur standard de la pente (P), de l'estimation par la régression (E), de la moyenne quand la pente est nulle (o) pente non significative et < >\* différence significative entre cultivars (P<0.10)

les valeurs à 54, 68 et 83 jae, sont estimées par les régressions

Le traitement sec (s) concerne les deux phases de croissance, de 54 à 83 jae (maturité)

Tableau 11 : VALEURS INTERMEDIARES DU NOMBRE D'EPIS ET DES DIFFERENTES BIOMASSES EN 1990

1990			Première Phase (P1)				Deuxième Phase (P2)			
	62jae moy	n= 6 ic90	écart	pente /l	77jae moy	n= 6 ic90	écart	pente /l	92jae moy	n= 6 ic90
<b>Nombre d'epis</b> (/m <sup>2</sup> )										
ic30i	3.2	1.3	0.5		3.7	1.0	0.1		3.8	0.6
ic27i	2.2	0.7	0.8		3.0	0.3	0.5		3.5	0.7
hkpi	1.7	0.7	1.3		3.0	0.6	0.5		3.5	0.6
ic30s	2.9	0.6	0.1		3.0	0.2	0.4		3.4	0.5
ic27s	2.2	0.9	0.5		2.7	0.5	0.1		2.8	0.4
hkps	2.0	0.3	0.5		2.5	0.7	0.2		2.7	0.3
<b>Epis</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	33.2	15.6	29.6	2.0	62.8	9.4	2.5	0.2	65.3	4.0
ic27i	22.5	13.3	15.5	1.0	38.0	5.9	24.9	1.7	62.9	15.2
hkpi	17.7	9.3	27.1	1.0	44.8	11.3	14.5	1.0	59.3	9.6
ic30s	27.9	8.8	26.3	1.0	54.2	15.9	10.4	0.7	64.6	12.6
ic27s	22.2	9.0	17.4	1.0	39.6	16.4	11.9	0.8	51.5	11.2
hkps	15.1	5.4	21.5	1.4	36.6	12.9	2.9	0.2	39.5	9.4
<b>Epis</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	84	23.6	-9.2	-0.6	75	23.6	23.1	1.5	98	16.9
ic27i	81	14.7	-5.7	-0.4	75	10.0	16.2	1.1	91	29.2
hkpi	71	6.2	15.1	1.0	86	6.2	30.1	2.0	116	15.5
ic30s	83	15.3	-16.6	-1.1	66	21.5	25.0	1.7	91	11.9
ic27s	116	37.8	-32.0	-2.1	84	14.6	1.0	0.1	85	22.8
hkps	93	22.1	-31.0	-2.1	62	12.4	15.0	1.0	77	7.3
<b>Biomasse totale</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	49	12.3	1.0		50	13.4	5.0		55	9.6
ic27i	54	7.8	-7.0		47	9.7	10.0		57	19.9
hkpi	65	11.4	-8.0		57	9.5	6.0		63	9.1
ic30s	49	12.4	-2.0		47	12.5	10.0		57	12.1
ic27s	59	10.9	-9.0		50	8.9	8.0		58	15.3
hkps	52	10.9	-7.0		45	8.9	14.0		59	8.9
<b>Biomasse aérienne</b> (g/m <sup>2</sup> )										
ic30i	168	39.5	20.0	1.0	188	28.1	27.0	1.8	215	20.7
ic27i	158	28.8	2.0	0.1	160	25.7	51.0	3.4	211	49
hkpi	142	18.4	46.0	3.1	188	25.7	50.0	3.3	238	26.5
ic30s	159	27.0	-4.0	-0.3	155	39.2	58.0	3.9	213	22
ic27s	201	57.6	-23.0	-1.6	178	32.0	17.0	1.1	195	45
hkps	159	37.6	-28.0	-1.0	131	18.4	46.0	3.1	177	20.4
<b>Biomasse racinaire</b> à 62 jae										
	0-30 (n=4)		30-200 (n=4)				0-200 (n=4)			
	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90	moy	ic90
ic30i	46	6	18		64	14				
ic27i	42	4	14		56	5				
hkpi	48	11	24		72	11				
ic30s	40	11	6	2	46	12				
ic27s	70	4	18	5	88	13				
hkps	48	8	15	6	63	10				

moy : moyenne des n répétitions

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

La biomasse racinaire a été seulement estimée à 62 jae, au milieu de la floraison.

Le traitement sec (s) ne concerne que la première phase de croissance entre 62 et 77 jours après émergence

En ce qui concerne les limbes, une approximation linéaire est peu adaptée pour décrire leur évolution qui sera analysée dans le détail en terme de surface foliaire au paragraphe 4.1. Les valeurs présentées dans le tableau 10 ne constituent que des ordres de grandeur des poids de limbes durant les deux périodes, un poids de 100 g.m<sup>-2</sup> correspondant environ à un indice de surface foliaire de 1.5.

### 3.2.3 Racines

A l'arrêt de l'irrigation, en pleine floraison, la matière sèche racinaire atteint dans les deux essais entre 45 et 70 g/m<sup>2</sup> sur 200 cm de profondeur, avec 70 à 80% de la biomasse dans les 30 premiers cm (Tableau 10 et 11). Des racines sont extraites jusqu'à la dernière profondeur de carottage (180-200 cm) dans les deux essais (DAOUDA OUSMANE, communication personnelle). Mais une analyse spécifique de la profondeur maximale d'enracinement n'a pas été réalisée. Le rapport de masse entre racines et parties aériennes est de 30% en 1990 et 17% en 1992, ceci sans différences significatives entre génotype. le niveau de rendement élevé correspond donc à une augmentation de la part relative de la biomasse aérienne dans la biomasse totale. Mais les modalités d'irrigation sont différentes entre les deux essais (irrigation localisée en 1990 et micro-aspersion en 1992) et cela peut influencer sur la biomasse et la distribution du système racinaire.

En 1992, la matière sèche racinaire tend à augmenter durant la première période sur les témoins comme sur les stressés., c'est-à-dire jusqu'à la fin de la floraison des talles fructifères. Cet accroissement est significatif chez le cultivar HKP (+100 %, P < 0.05) tandis qu'il ne l'est pas chez le cultivar IC30 (+30 %). Les biomasses racinaires totales alors atteintes sont de 70 g/m<sup>2</sup> pour IC30 et 100g/m<sup>2</sup> pour HKP, *sans différences entre les deux traitements hydriques* (Tableau 10). Le rapport avec la partie aérienne tend à diminuer sur les témoins, tandis que sous l'effet du déficit hydrique il se maintient pour IC30 (17 %) et augmente pour HKP (25 %), ceci à la fin de la première période.

La croissance racinaire finale des poquets témoins concerne l'horizon de surface (0-30 cm) tandis que le déficit hydrique entraîne un accroissement racinaire entre 30 et 200 cm de

profondeur. L'analyse approfondie de DAOUA OUSMANE *et al.* (1993) montre que la densité racinaire entre 100 et 200 cm est en moyenne multipliée par 3 pour IC30 et par 5 pour HKP. A la fin de la floraison, la part de la matière sèche racinaire entre 30 et 200 cm de profondeur par rapport au total est passé de 30% sur les plantes témoins à 40% chez IC30 et surtout à 55% chez HKP sur les plantes stressées.

A la maturité, la matière sèche racinaire estimée tend à diminuer, vraisemblablement sous l'effet d'une sénescence non prise en compte par la méthode d'extraction (Fig.16).

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

*BIELER (1992) trouve aussi à la floraison 80 % de la biomasse racinaire entre 0 et 30 cm, mais note que les 20 % restant représentent 50 % de la longueur totale du système racinaire. CHOPART (1983) observe également une croissance racinaire jusqu'en fin de floraison en absence de déficit hydrique. Elle concerne essentiellement le chevelu racinaire fin, compartiment mal prise en compte par le seul poids racinaire.*

#### **3.2.4 Biomasse totale et allocation vers les épis**

En 1992, au total la biomasse aérienne augmente sur les témoins d'environ +20 g/m<sup>2</sup>/j durant la première période et +5 g/m<sup>2</sup>/j durant la deuxième période (Tableau 10). En première période, la vitesse de croissance d'HKP apparaît supérieure de 35% à celle d'IC30 (différence non

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

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

Les coefficients apparents de partition peuvent être obtenus indirectement par le rapport entre les pentes moyennes d'évolution des épis et de la matière sèche totale, intégrant ou non la biomasse racinaire (Tableau 14 de la cinquième partie de ce chapitre). La partition de la matière sèche peut être aussi visualisée à partir des valeurs de bases en exprimant l'évolution du poids d'épis en fonction de la matière sèche totale aérienne (Fig.18-19). Le coefficient apparent de partition correspond alors directement à la pente.

En 1992, durant la première phase, les coefficients apparents de partition de la matière sèche aérienne sont différents sur les témoins : 0.7 pour IC30 et 0.45 pour HKP (estimation directe). Cette différence se visualise par un décalage de la partition de plusieurs jours (Fig. 18), qui semble en relation avec la relative précocité de floraison de IC30 par rapport à HKP (point correspondant à 50 % de floraison). Sous l'effet du déficit hydrique les pentes deviennent égales à 1.0 pour IC30 et 0.84 pour HKP. En intégrant les racines, ces valeurs sont respectivement 0.8 et 0.6 (calcul par le rapport des pentes journalières). C'est cet écart en faveur d' IC30 qui explique l'essentiel de la différence finale de poids d'épis. Il existait déjà sur les témoins (0.67 contre 0.40) et il est certainement fonction de la précocité de floraison qui conditionne en particulier l'allocation dans le temps de la matière sèche vers les épis. Cela constitue une explication de la corrélation positive trouvée sur l'ensemble des répétitions (génotypes confondus) entre l'avancement de la floraison et le rendement final en condition de stress hydrique.

**Fig. 18 : Allocation de la matière sèche aérienne (MSa) vers les épis (ep) pour les deux cultivars en 1992, expression en % de la matière sèche aérienne à la date de l'arrêt de l'irrigation (54 jae)**  
**- traitements témoins (i) et traitements secs de 54 à 83 jae (s) -**  
 Les labels précisent les jours après émergence, (\*) marque chez les témoins les points les plus proches des 50 % de floraison des tiges épiées.

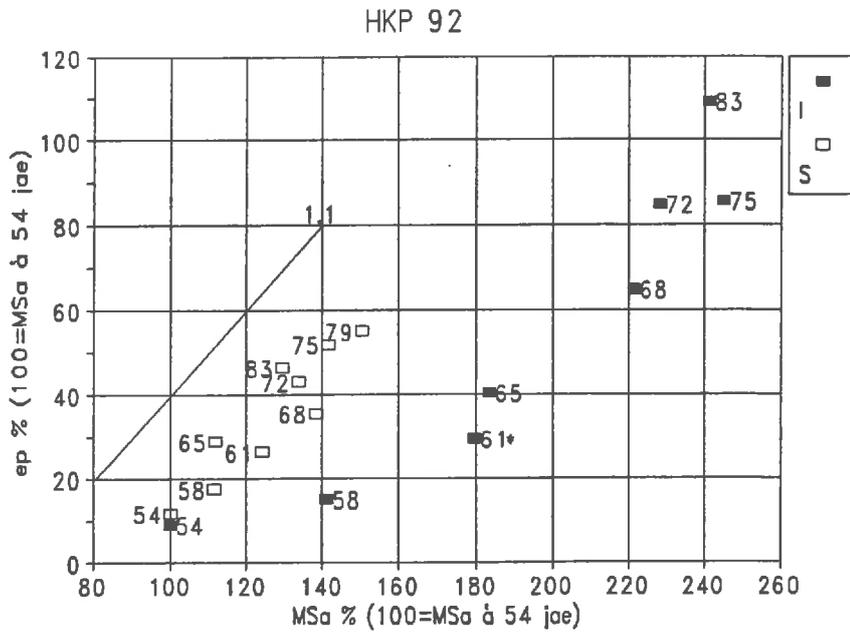
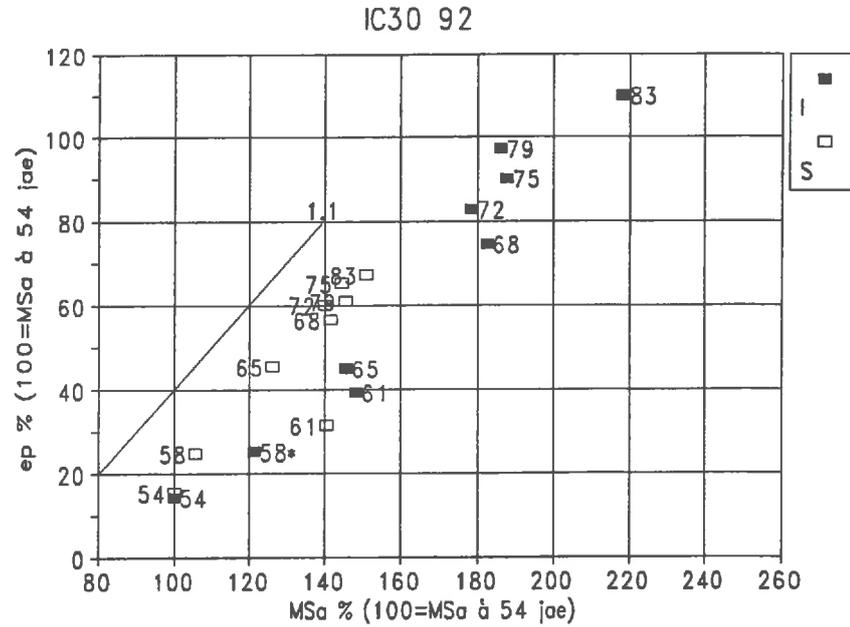
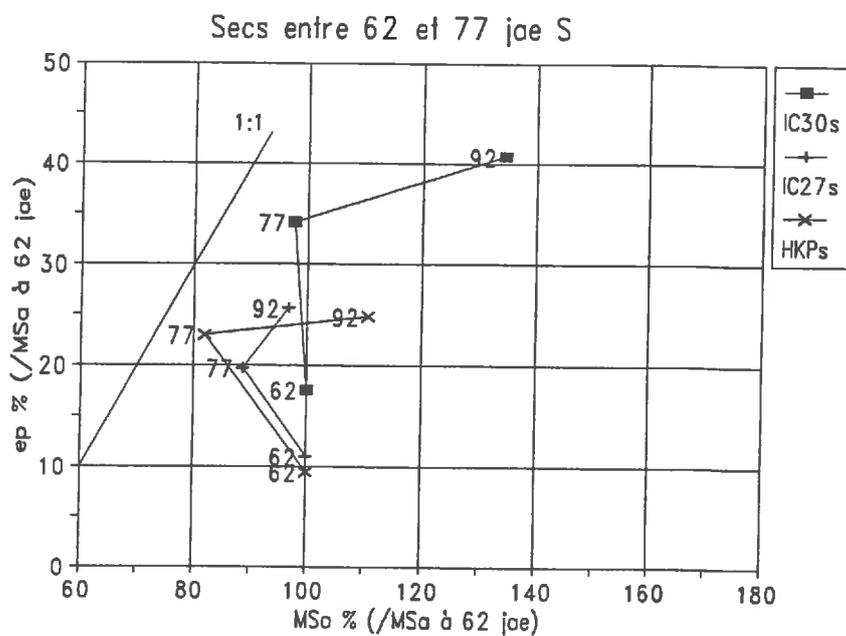
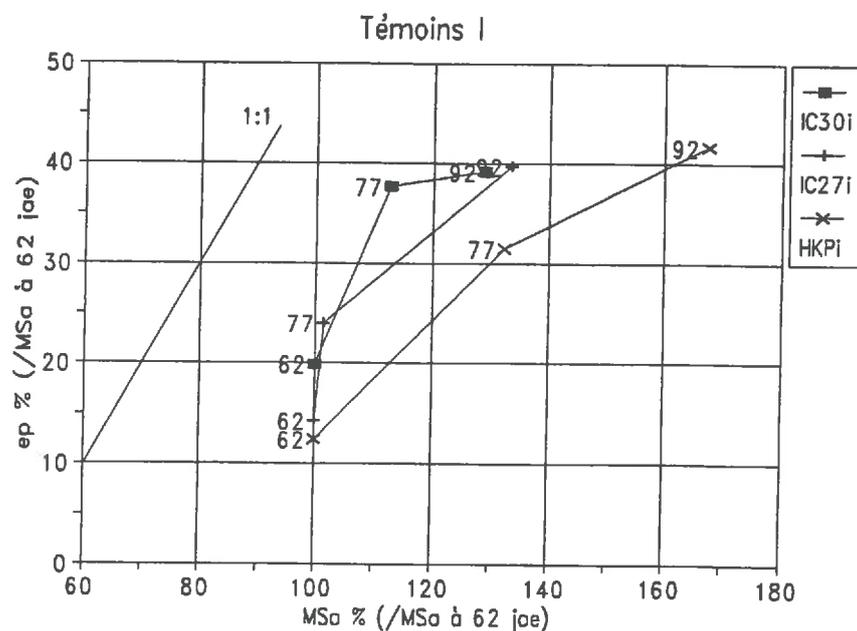


Fig. 19 : Allocation de la matière sèche aérienne (MSa) vers les épis (ep) pour les trois cultivars en 1990, expression en % de la matière sèche aérienne à la date de l'arrêt de l'irrigation (62 jae).

- traitements témoins (i) et traitements secs de 62 à 77 jae (s) -  
 Les labels précisent les jours après émergence.



En effet, en utilisant l'exemple des cultivars, la dynamique de floraison est décalée au départ mais le déficit provoque un ralentissement à une date similaire (4 jours après l'arrêt de l'irrigation), ce qui avantage directement la précocité de floraison.

En 1990, le coefficient apparent de partition est supérieur ou égal à 1 sur les témoins entre 62 et 77 jae (Fig.19). Le déficit hydrique de 15 jours provoque une tendance à la décroissance de la matière sèche aérienne, surtout marquée chez le cultivar HKP dont le coefficient apparent de partition est égal à "- 0.77". : pour la variété HKP il a évolué de 0.6 sur les témoins à -0.77 sur les stressés. Cette observation suggère qu'il y a eu mobilisation de matière accumulée avant le déficit hydrique. Un bilan simultané de la matière sèche racinaire serait nécessaire pour conclure sur la répartition entre translocation éventuelle vers les racines et respiration, bien que la déplétion relativement faible du réservoir hydrique du sol suggère plutôt une destination essentiellement énergétique. La réhydratation à 77 jae est suivie sur les 3 génotypes d'un retour à une pente positive et inférieure à 1 (Fig.19).

*La stagnation voire la décroissance de la biomasse totale durant un déficit hydrique alors que le développement des épis se poursuit, a déjà été observée sur le mil (GREGORY, 1982 ; SQUIRE et al., 1984 ; AZAM-ALI et al., 1984 ; MUCHOW, 1989 ; BIELER, 1992). BIELER (1992), qui a mesuré simultanément la teneur en glucides non structuraux des parties végétatives, note qu'elle diminue significativement en fin de remplissage, ce qui paraît tardif pour expliquer une contribution importante de ces réserves au remplissage des grains. Ces possibilités de remobilisation des assimilats antérieurs à la floraison nécessiteraient une étude spécifique dans le cas du mil où la biomasse végétative est proportionnellement importante.*

En 1992, nous n'avons pas observé de stagnation et *a fortiori* de décroissance de la matière sèche totale, mais cela représente un bilan apparent qui n'exclue pas les transferts de talles en régression vers des talles en croissance.

### 3.3 Conclusions partielles

*Les résultats obtenus permettent de répondre à l'essentiel des questions posées :*

*1. La floraison des talles fructifères, qui conditionne la mise en place du nombre "potentiel" de grains, s'étale sur 20 à 30 jours, avec les 50 % de floraison situés entre 55 et 65 jours après émergence selon les cultivars et les essais. En 1992, la fin de croissance des organes végétatifs se situe vers les 2/3 de la floraison pour les parties aériennes et le début de la sénescence foliaire semble lui correspondre.*

*2. Chez les traitements stressés, l'arrêt des irrigations est intervenu en moyenne vers 40 % de floraison. Le dessèchement du sol modifie la dynamique finale de la floraison. Il entraîne un ralentissement précoce de la montée à floraison des talles tardifs et un accroissement de l'allocation relative des assimilats vers les épis. La croissance racinaire qui durait jusqu'à la fin de la floraison chez les plantes témoins, se maintient chez les plantes stressées et se localise en profondeur. Cette tendance générale est seulement significative chez le cultivar HKP.*

*3. Entre cultivars, la différence de rendement final sous contrainte en 1992 en faveur du cultivar IC30 trouvent certaines explications dans le détail des résultats précédents. La différence finale est essentiellement expliquée par une croissance des épis supérieure durant les premiers 15 jours de sécheresse. Durant cette période, l'évolution de la biomasse totale, racines comprises, est similaire entre les deux cultivars. Mais l'allocation relative des assimilats vers les épis est supérieure chez le cultivar IC30. Cette différence est mise en relation avec la précocité relative de la floraison chez IC30 et la croissance végétative plus forte chez HKP, surtout au niveau racinaire et en profondeur, sans que cela ne se traduise par une quantité d'eau extraite plus élevée (premier paragraphe de ce chapitre).*

*Dans l'essai "rendements faibles" de 1990, les différences finales sont peu significatives mais également liées à l'état phénologique initial du peuplement.*

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

La partie précédente a envisagé les mécanismes relatifs à la mise en place des organes reproducteurs, des *puits* carbonées et à la distribution des assimilats au sein du poquet. L'objectif de ce second volet est d'analyser les mécanismes de régulation liés au fonctionnement hydrique du couvert, *source* principale des assimilats. L'étude menée cherche, en comparant les cultivars et les deux essais, à répondre aux principales questions suivantes, qui concernent des niveaux d'organisation croissants dans le couvert :

1. La *tolérance protoplasmique* à la déshydratation évolue-t-elle sous l'effet du déficit hydrique ? Est-elle différente entre cultivars présumés "résistant" et sensible" ?

2. Quels sont les valeurs des paramètres caractéristiques des *relations pression-volume* cellulaires ? Leurs évolutions mettent-elle en évidence un certain degré d'*ajustement osmotique* ou d'*accroissement de l'élasticité pariétale* ?

3. Quel est l'intensité du *déficit hydrique foliaire* d'après le suivi du *contenu relatif en eau* et du *potentiel hydrique foliaire* ? Est-il variable selon les cultivars ?

4. Quel est l'impact du déficit hydrique sur la *conductance stomatique* et sur la *surface foliaire verte* qui conditionnent ensemble la transpiration totale ? Peut-on relier ces paramètres avec l'état hydrique foliaire et la disponibilité en eau du sol ? Dans quelle mesure la *conductance du couvert*, produit des deux termes précédents, est en correspondance avec les consommations en eau mesurées indépendamment ?

Les mesures ponctuelles sont réalisées sur les *feuilles vertes supérieures des tiges épiées* (en l'occurrence les deuxième, troisième et quatrième feuilles sous-jacentes de l'épi), particulièrement actives dans la phase de remplissage du grain. Afin de pouvoir situer ces mesures dans le contexte de la surface foliaire verte totale, nous commencerons par caractériser cette évolution.



Photo. 11/12 : **Vue d'ensemble du champ expérimental du haut des bâtiments - après 15 jours sans irrigation pour les traitements secs qui se distinguent par une forte sénescence foliaire :**  
- bandes alternées dans l'essai avec rendements témoins élevés en 1992 (haut)  
- partie à droite dans l'essai avec rendements témoins faibles en 1990 (bas)





Photo 13/14 : Poquet témoin et poquet après 15 jours sans irrigation (arrêt vers 50 % de floraison) dans l'essai avec rendements élevés (1992)



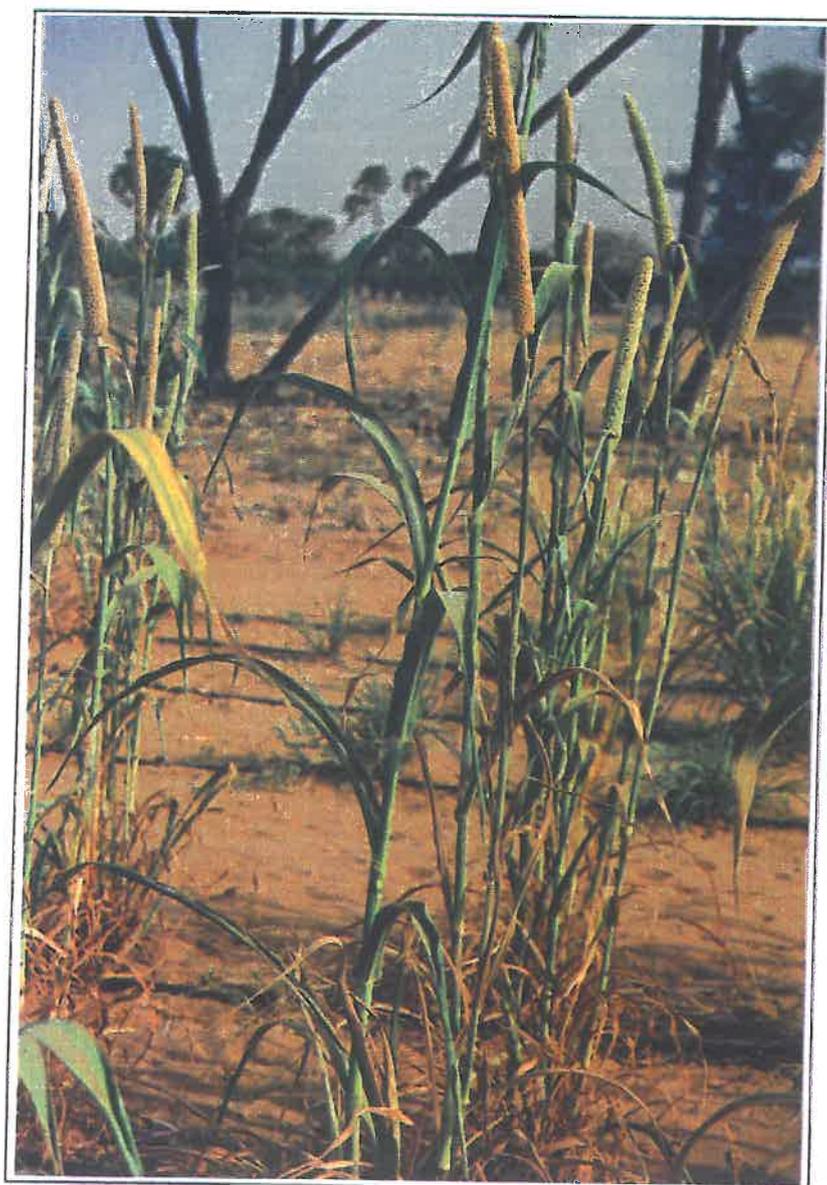


Photo. 15/16 :  
Poquets après 15 jours  
sans irrigation dans  
l'essai avec rendements  
témoins faibles (1990) -  
Vue rapprochée des  
feuilles supérieures  
encore vertes

## 4.1 Evolution de la surface foliaire verte totale

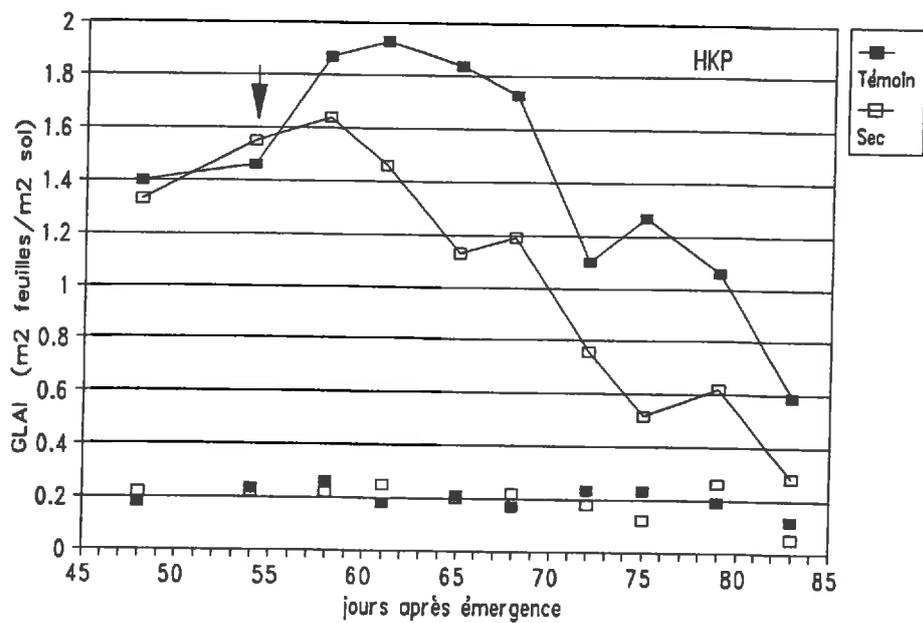
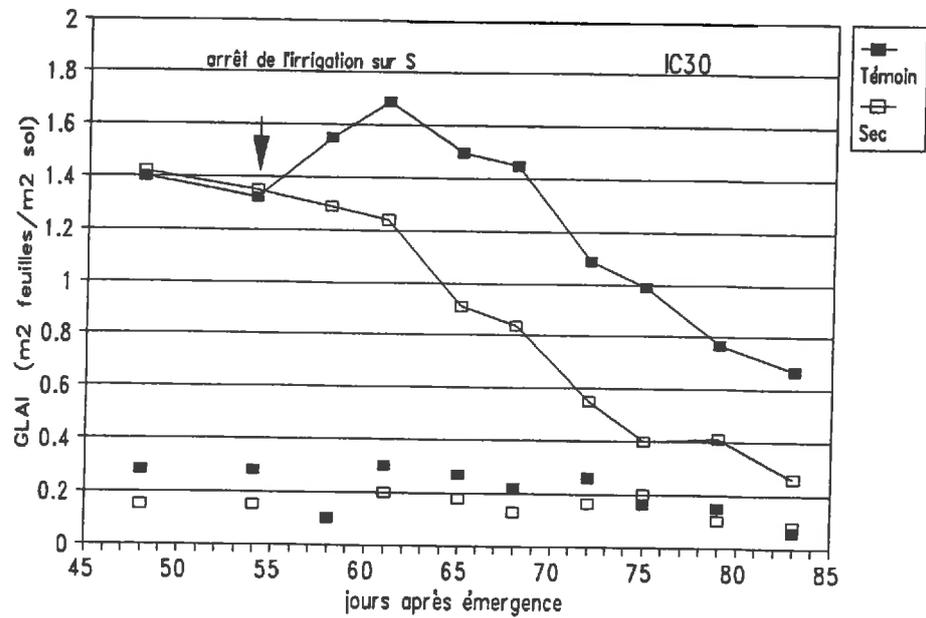
### *Essai "rendements témoins élevés" (1992)*

Sur les plantes témoins, les indices de surface foliaire verte (GLAI) atteignent leur maximum vers 61 jae aux environs des 2/3 de la floraison du poquet, avec des valeurs de 1.9 pour HKP et 1.7 pour IC30 (Fig. 20a et 20b). La sénescence commence progressivement puis s'accélère après 68 jae, date qui correspond à l'achèvement de la floraison. L'écart de LAI de 0.2 en faveur de HKP se maintient jusqu'à 79 jae. Il entraîne sur les deux périodes analysées (56-68 jae et 68-79 jae) des "durées de surface foliaire verte" (GLAD) différentes entre les deux cultivars : 19 et 12 jours pour IC30, 21 et 15 jours pour HKP.

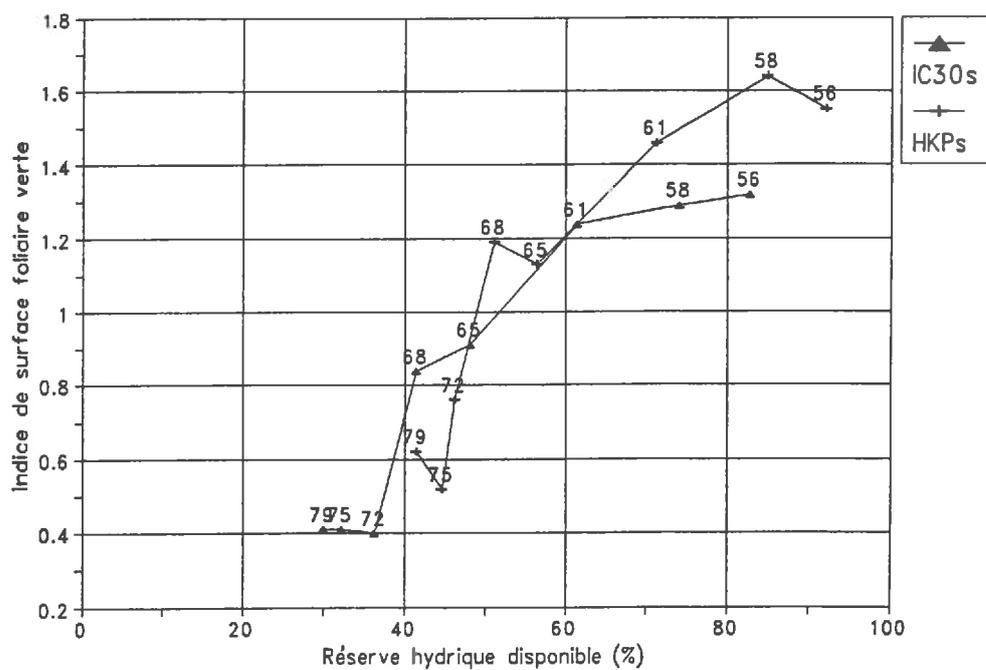
Sur les plantes stressées, une inhibition de la croissance de la surface foliaire est notable après 4 jours de dessèchement du sol (58 jae) et les maxima sont atteints au plus tard à cette date, avec des LAI de 1.3 pour IC30 à 54 jae et de 1.6 pour HKP à 58 jae. Ensuite les surfaces foliaires décroissent rapidement à partir de 61 jae. Les observations dans le champ montrent que la sénescence touche en premier lieu les talles non fructifères et les feuilles basales des tiges épiées.

L'expression de la surface foliaire verte des plantes stressées en fonction de la disponibilité en eau montre une évolution en deux temps (Fig.21): une phase de stabilité qui correspond à l'inhibition de croissance avec des niveaux différents selon le cultivar, puis une phase de forte sénescence où les évolutions des deux génotypes se situent sur une même relation en deçà de 60 % de la RU. Les points correspondants aux mesures effectuées à 49 jae lors du déficit involontairement imposé (LAI / RU : 1.4 / 50%) sont assez nettement supérieurs à la relation précédemment décrite. La difficulté réside dans le fait que cette relation est aussi influencée par la sénescence "naturelle" observée chez le traitement témoin. A cet égard, il faut remarquer que durant les phases de sénescence, les pertes relatives de surface foliaire sont proches entre plantes témoins et plantes stressées, avec respectivement des taux moyens de 5 et 7 % par jour.

**Fig. 20 : Indice de surface foliaire verte (GLAI) en 1992 - traitement témoin et traitement sec pour les deux cultivars (IC30 et HKP). Les carrés pleins ou vides de la partie inférieure des graphiques représentent les intervalles de confiance avec une probabilité de 90 % respectivement des traitements témoins et secs.**



**Fig. 21 : Indice de surface foliaire verte en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 pour les deux cultivars (traitements secs). Les labels précisent les jours après émergence.**



Finalement, le déficit hydrique a conduit à une diminution des durées de surface foliaire verte, qui deviennent égales à 14 et 7 jours pour IC30s, et 17 et 8 jours pour HKP. Durant la première période, cela correspond à une diminution de 26 % pour IC30 et 19 % pour HKP.

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

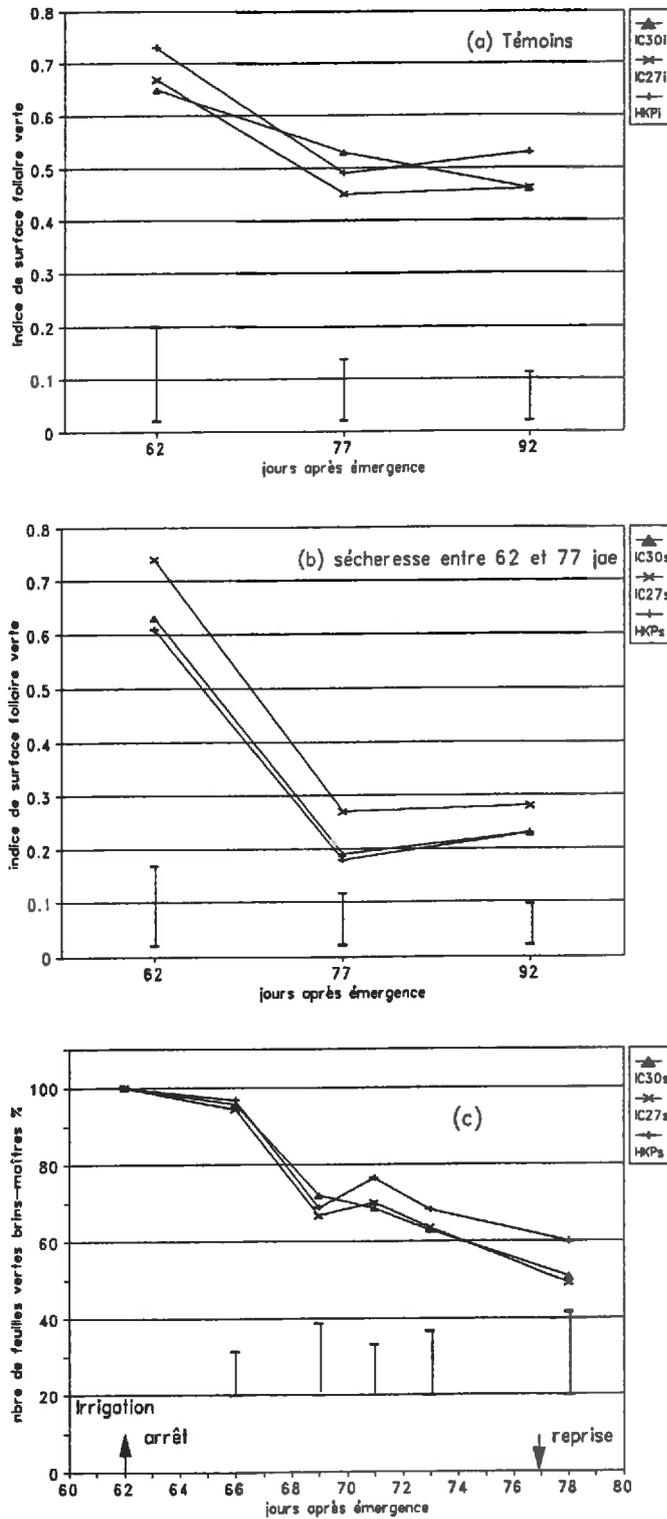
En 1990, les *indices foliaires* initiaux (0.67 en moyenne) sont inférieurs d'environ un facteur 2.5 aux maxima mesurés en 1992 (Fig. 22a et 22b). L'écart entre les deux essais correspond à un indice foliaire moyen de 0.2 ( $\pm 0.02$ ) par tige épiée. Sur les témoins, la sénescence foliaire "naturelle" commence dès la première phase (62-77 jae). En supposant une évolution linéaire, la décroissance relative de la surface est de 2 à 3 % par jour. Le déficit provoque une nette accélération de cette sénescence avec une décroissance relative de 7 % par jour, sans différences significatives entre génotype (Fig.22b).

L'évolution relative du *nombre de feuilles vertes* par brins épiés montre aussi des cinétiques de décroissance équivalentes entre génotypes (Fig.22c), ce dernier paramètre étant stable autour de 6.5 chez les plantes témoins durant cette période. Les cinétiques se décomposent en 3 phases: un palier entre 62 et 66 jae, une décroissance rapide entre 66 et 69 jae et une décroissance plus lente ensuite. La sénescence aurait donc débuté sur les brins-épiés après environ 4 jours de dessèchement superficiel du sol.

En ce qui concerne les talles non fructifères, leur sénescence a débuté à peu près en même temps que celle des feuilles situées à la base des brins épiés, mais avec une vitesse telle que 7 jours après l'arrêt de l'irrigation, il ne restait pratiquement plus de limbes entièrement verts sur les talles, car nous cherchions justement à effectuer des mesures complémentaires sur ces dernières. Durant les 15 jours de déficit, l'indice de durée de la surface foliaire verte totale est globalement réduit de 25% par rapport aux témoins, passant de 8 à 6 jours.

Par rapport à la relation LAI-RU observée en 1992, les valeurs moyennes initiale et surtout finale (0.22 - 50%) de l'essai de 1990 sont nettement inférieures.

Fig. 22 : Indice de surface foliaire verte en 1990 chez les poquets témoins (a) et chez les poquets sous contrainte hydrique entre 62 et 77 jae (b). Et évolution du nombre de feuilles vertes des brins-mâtres des poquets sous contrainte par rapport aux poquets témoins (c), nombre qui est stable entre 6 et 7 feuilles chez les témoins sans différences significatives entre cultivars. Les segments dans la partie inférieure des graphiques représentent les demi-intervalles de confiance avec une probabilité de 90 %.



Mais la comparaison des valeurs de consommation en eau et d'indice foliaire suggère des transpirations unitaires plus élevées en 1990, terme non pris en compte par la relation. Cette remarque est aussi valable pour les points issus du déficit involontairement imposé en 1992.

### ***Conclusions partielles***

*Les résultats obtenus dans ce paragraphe apporte des premiers éléments de réponse concernant le fonctionnement hydrique du couvert :*

*1. La sécheresse entraîne une réduction drastique de la surface foliaire totale via un arrêt de croissance finale (en 1992) et une accélération de la sénescence foliaire (en 1990 et 1992). Après 15 jours de contrainte, la surface foliaire des poquets est inférieure de 30 à 50 % à celle des poquets témoins.*

*2. Cette réduction est précoce, elle est notable 4 à 5 jours après l'arrêt de l'irrigation au même titre que le ralentissement de la floraison, alors que la disponibilité en eau est encore élevée. La sénescence touche en premier lieu les talles non fructifères et les feuilles basales des talles épiées.*

*3. Les cultivars étudiés ne montrent pas de différences significatives sur ce mécanisme de contrôle de la surface foliaire. En 1992, la surface foliaire initiale du cultivar HKP est supérieure à celle d'IC30, mais exprimée en fonction de la disponibilité en eau, son évolution montre une relation commune en deçà de 60 % de la RU.*

La précocité de la réduction de la surface foliaire alors que la disponibilité de l'eau est encore élevée peut être une explication, alternative à la seule densité racinaire, des quantités d'eau disponibles dans le sol en fin de sécheresse. En effet, ce mécanisme réduit directement la force motrice qui assure l'extraction de l'eau du sol.

Le délai de la réponse foliaire (4 jours) est certainement réduit par les conditions de la contre saison chaude (intensité de la demande évaporative) car en saison des pluies les périodes de 4 jours sans pluies sont assez courantes. Une période de sécheresse "significative" dans son impact sur le peuplement serait plutôt d'une dizaine de jours.

AZAM-ALI *et al.* (1984), qui travaillaient en contre-saison avec trois densités de plantation, et WALLACE *et al.* (1990, 1993), avec des études en hivernage, suggèrent un équilibre entre la surface foliaire et la disponibilité de l'eau du sol. Ce qui pourrait être une interprétation de la relation obtenue mais celle-ci est aussi influencée par la sénescence "naturelle" observée chez les plantes témoins. D'après LUDLOW et MUCHOW (1988), la dynamique de la surface foliaire verte en situation de sécheresse serait conditionnée par la tolérance cellulaire à la déshydratation, le métabolisme azoté et l'intensité des fonctions puits des épis en développement. Cette dernière remarque souligne en particulier le lien possible entre les fonctions puits en place, en relation avec la dynamique de floraison, et la sénescence foliaire.

#### 4.2 Tolérance protoplasmique à la déshydratation

La tolérance protoplasmique à la déshydratation, ou maintien de l'intégrité membranaire, est estimée indirectement par la mesure de la quantité d'électrolytes libérés des structures cellulaires suite à un choc osmotique correspondant à un potentiel de -2.5 MPa (Tableau 12).

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

En terme comparatif, les conclusions sont identiques. Les sensibilités protoplasmiques des témoins sont *équivalentes entre cultivars* dans les traitements témoins comme dans les traitements stressés. Le pourcentage de dommages ne montre *pas d'évolution significative* sous l'effet du stress hydrique. Il est plutôt apparu un effet phénologique avec un durcissement plus ou moins marqué entre les premières mesures au stade épiaison et la deuxième série de mesure à la pleine floraison (Tableau 12). Mais cela reste à approfondir car cette variation ne se maintient pas en 1992.

Tableau 12 : TOLERANCE PROTOPLASMIQUE  
% de dommages membranaires dans une solution de PEG à -2.5 MPa

	état initial		Première période				Deuxième période	
	moy (%)	et	moy (%)	et	moy (%)	et	moy (%)	et
1992	47-49jae		56jae (2jc)		62-63jae (8-9jc)		68-70jae (14-16jc)	
n	(8)		(4)		(8)		(8)	
Témoins								
ic30i	66.7	12.5	48.5	16.0	68.9	4.2	73.3	14.2
hkpi	78.9	7.3	33.2	14.6	50.1	8.7	68.8	15.4
moyi	73		41		60		71	
Secs								
ic30s	80.8	5.5	57.5	11.8	61.1	12.1	60.4	10.4
hkps	81.1	4.8	25.8	13.1	69.7	7	57.9	11.4
moys	81		42		65		59	
1990	49jae		65jae		71jae		80-84jae	
n	(4)		(4)		(4)		(8)	
Témoins								
ic30i	17.0	1.6	16.5	1.4	14.6	1.3	20.8	8.2
ic27i	25.8	1.2	12.8	2.3	12.8	1.6	14.7	3.2
hkpi	25.5	1.2	9.1	1.1	13.2	2.3	14.0	8.5
moyi	23		13		14		17	
Secs			64jae (2jc)		69-70jae (7-8jc)		79-83jae	
n			(4)		(8)		(8)	
ic30s			14.7	1.5	12.9	3.8	11.2	4.1
ic27s			13.4	1.3	12.0	2.1	8.9	1.9
hkps			11.4	1.2	10.2	1.9	7.9	1.7
moys			13		12		9	

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

et : écart type

jc : jours de contrainte

Les périodes avec déficit hydrique sont figurées en grisé

Les cultivars IC30 et IC27 étaient également étudiés en phytotrons dans le laboratoire de physiologie végétale du Professeur Louguet (Université Paris 12). Les mesures de tolérances protoplasmiques montrent également des valeurs similaires entre cultivars, avec une faible augmentation sous l'effet du déficit hydrique (NUNES de PINHO, 1992).

Un intérêt complémentaire de cette mesure était de pouvoir interpréter des différences éventuelles entre cultivars quant aux mécanismes d'évitement de la déshydratation (sénescence foliaire, régulation stomatique). LUDLOW (1989) soutient la thèse qu'une "stratégie" d'évitement marquée serait associée à une faible tolérance à la déshydratation des tissus. Cet auteur a d'ailleurs classé le mil dans les espèces ayant des tissus sensibles à la déshydratation, ceci en étudiant le seuil d'état hydrique létal (potentiel hydrique et contenu relatif en eau) de plus de 100 espèces dans des conditions d'expérience identiques.

### 4.3. Etat Hydrique

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

Les paramètres caractéristiques des relations pression-volume sont chez les plantes témoins stables pour l'ensemble de la période de mesure. Des valeurs moyennes sont établies pour la période entière (Tableau 13). Seules les moyennes des modules d'élasticité présentent des écarts types relativement élevés. Mais cela provient d'une variabilité interne à chaque série de mesure.

Les paramètres sont du même ordre de grandeur entre les deux essais et sans différence entre géotypes (Tableau 13). Le contenu relatif en eau à turgescence nulle se situe autour de 80% ( $\pm 1$ ), le potentiel osmotique à turgescence nulle autour de -1.5 MPa ( $\pm 0.1$ ), le potentiel osmotique à turgescence maximale autour de -1.0 MPa ( $\pm 0.1$ ) et le module moyen d'élasticité pariétale varie entre 5.0 et 6.0 MPa.

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

**En 1990**, entre le 2ème et le 10ème jour de contrainte apparaît sur les 3 géotypes un abaissement du contenu relatif à turgescence nulle (73%) et du module d'élasticité (4.2 MPa).

Tableau 13 : PARAMETRES CARACTERISTIQUES DES COURBES PRESSION-VOLUME

1992		CRE0		Psio0		Psio100		ModE	
période	n	moy (%)	et	moy (0.1MPa)	et	moy (0.1MPa)	et	moy (0.1MPa)	et
56/77jae	n=9	80	2.5	14.3	0.4	9.8	0.6	53	9.7
ic30i		81	2.6	14.9	0.6	10.1	0.4	57	9.4
hkpi	moyi	80		14.6		9.9		55	
ic30s	n=9	81	3.2	15.0	0.7	9.6	0.8	55	11.5
hkps		82	2.4	14.2	0.7	9.3	1.1	57	11.4
	moys	82		14.6		9.5		56	
1990									
56/84jae	n=4	79	2.3	15.9	0.5	11.6	0.4	56	7.2
ic30i		82	2.6	15.9	1.2	11.1	0.6	57	5.7
ic27i		81	3	16.8	0.8	12.2	0.7	66	11
hkpi	moyi	80		16.2		11.6		59	
54/72jae	n=4	70	1.8	14.8	2.0	10.2	1.3	55	5.8
ic30s		75	5.7	15.3	1.1	10.0	0.7	43	10.1
ic27s		74	10.2	14.8	1.2	9.9	1.2	45	12.6
hkps	moys	73		15.0		10.1		42	

CRE0 Contenu relatif en eau à turgescence nulle

Psio0 Potentiel osmotique à turgescence nulle

Psio100 Potentiel osmotique à turgescence maximale

ModE Module moyen d'élasticité pariétale  
(entre la turgescence maximale et la turgescence nulle)

moy moyenne des n répétitions (courbe PV) sur la période précisée

et écart type

Les valeurs en grisé concernent des périodes avec déficit hydrique

Le phénomène est seulement significatif sur le contenu relatif à turgescence nulle de la variété IC30. L'importance de ce mécanisme reste difficile à évaluer mais dans tous les cas, en augmentant l'élasticité pariétale il va dans le sens d'une diminution de l'impact de la déshydratation sur la turgescence. Dans le même temps il faut noter la stabilité des potentiels osmotiques à turgescence nulle et turgescence maximale, stabilité qui indique l'*absence d'ajustement osmotique* à ce niveau de mesure.

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

#### 4.3.2 Contenu relatif en eau

De la floraison à la récolte, l'état hydrique des parties vertes des plantes n'est sensiblement affecté ni par l'âge ni par le cultivar: en 1990 comme en 1992, le contenu relatif en eau (CRE) des plantes témoins fluctue entre 95 et 85 % (Fig.23-24). En 1992, on notera que la sous-estimation temporaire des besoins en eau en phase de montaison a significativement influé sur le CRE mesuré à 47 jae. L'augmentation de la dose des irrigations a permis sa remontée à 90 %. Sur le traitement sec, le CRE a commencé à décroître à partir du 7ème jour en 1992 (61 jae) et du 4ème jour sans irrigation en 1990 (66 jae), (Fig.23-24).

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

*En 1990*, les CRE les plus faibles (74 %) sont atteints entre le 7ième et 9ième jour après l'arrêt de l'irrigation. Ces minimas se situent à la limite de la turgescence nulle. A 70 jae, les CRE réagissent rapidement à une pluie de 6 mm tombée la veille au soir.

Fig. 23 : Contenu relatif en eau des feuilles à 14 h en 1992 pour les deux cultivars - traitements témoins (i) et traitement secs (s) -. Les carrés pleins ou vides de la partie inférieure du graphique représentent les demi-intervalles de confiance avec une probabilité de 90 %.

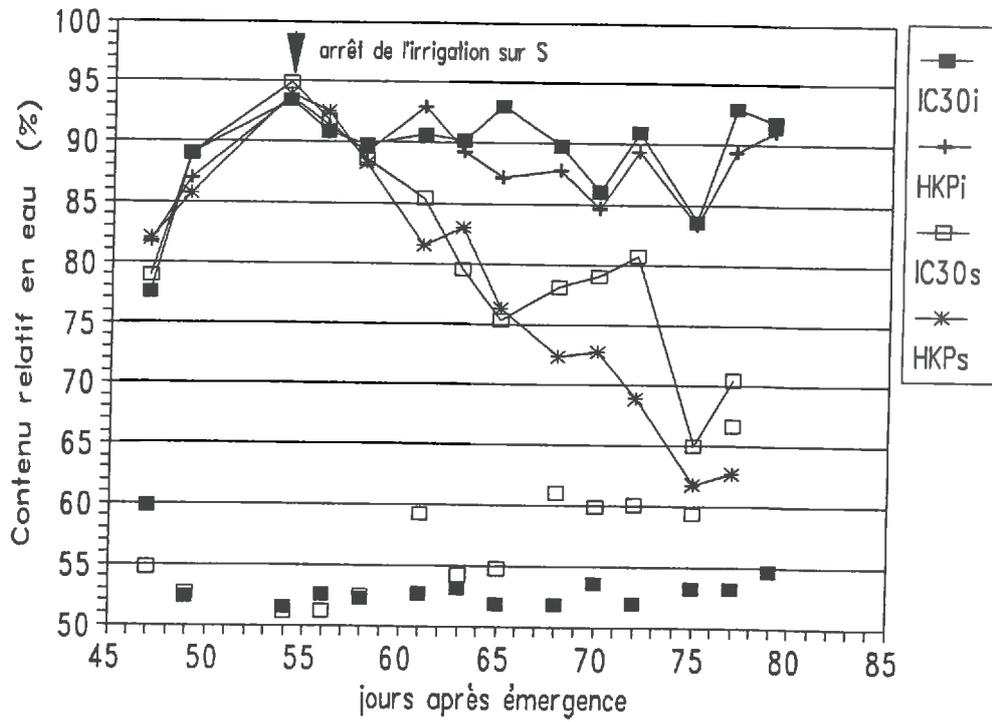
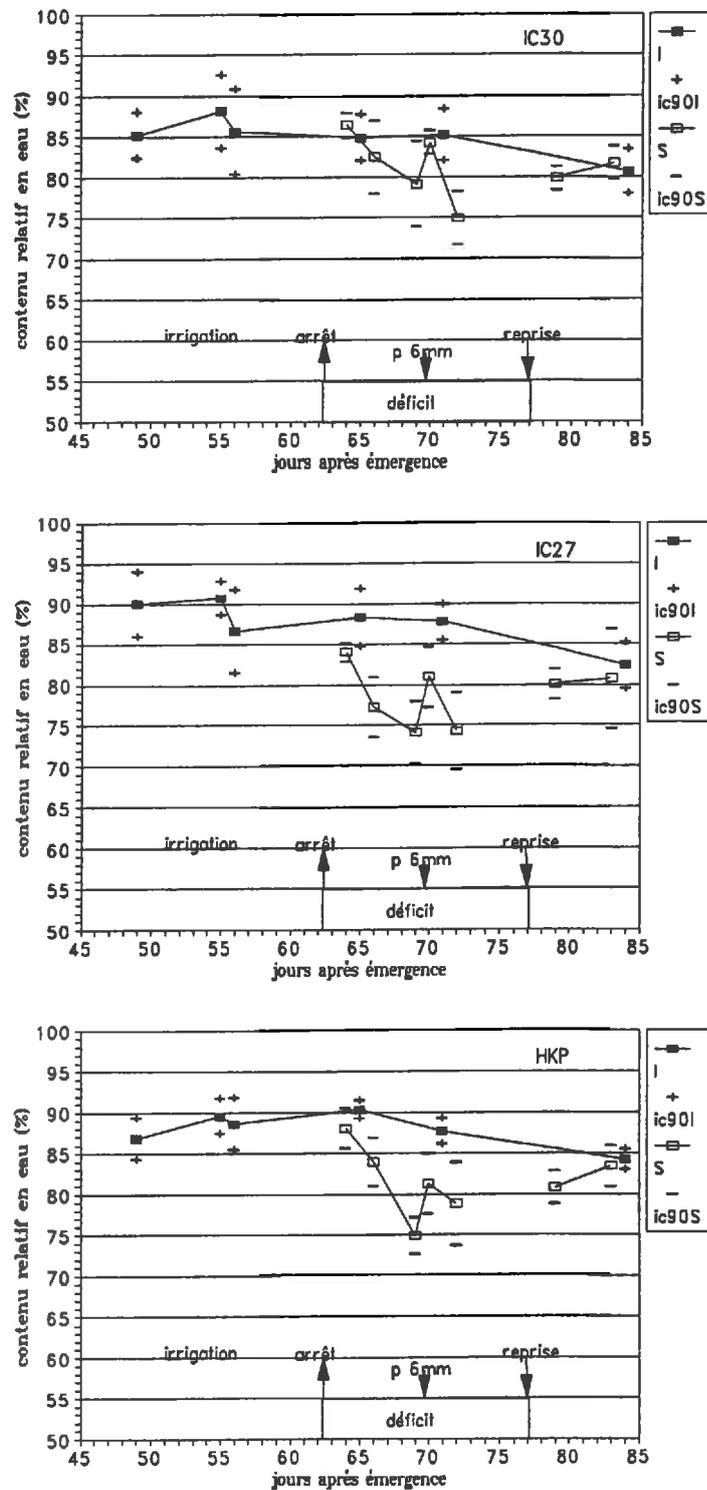


Fig. 24 : Contenu relatif en eau des feuilles à 14 h en 1990 pour les trois cultivars - traitements témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s) ; moyennes avec intervalles de confiance avec une probabilité de 90 % (ic90) ; une pluie de 6 mm est tombée le soir du 69ième jour après émergence.



Entre 72 et 76 jae, suite à des problèmes techniques nous n'avons pu effectuer de mesures physiologiques complètes mais les quelques observations faites permettaient de conclure à une stabilisation du déficit hydrique foliaire et non à une aggravation. Deux jours après la réirrigation, l'état hydrique des plantes est redevenu équivalent à celui des plantes-témoins.

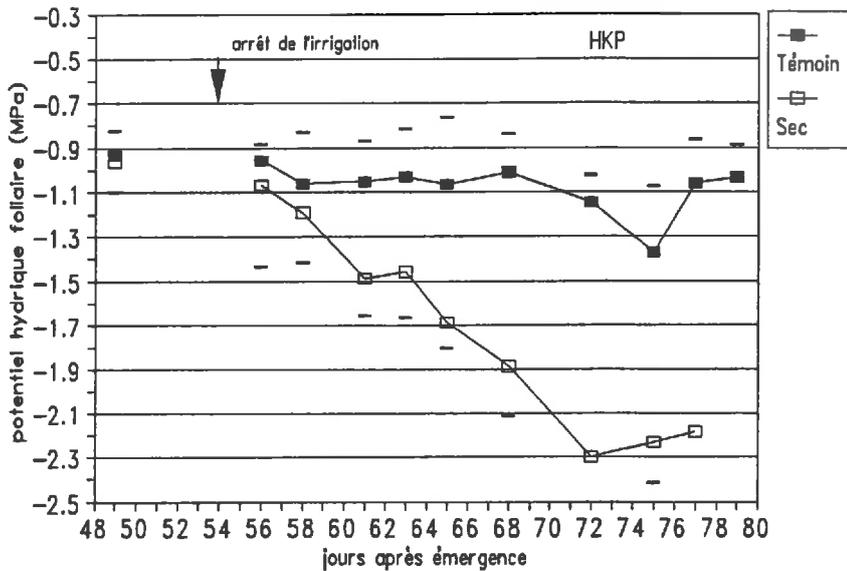
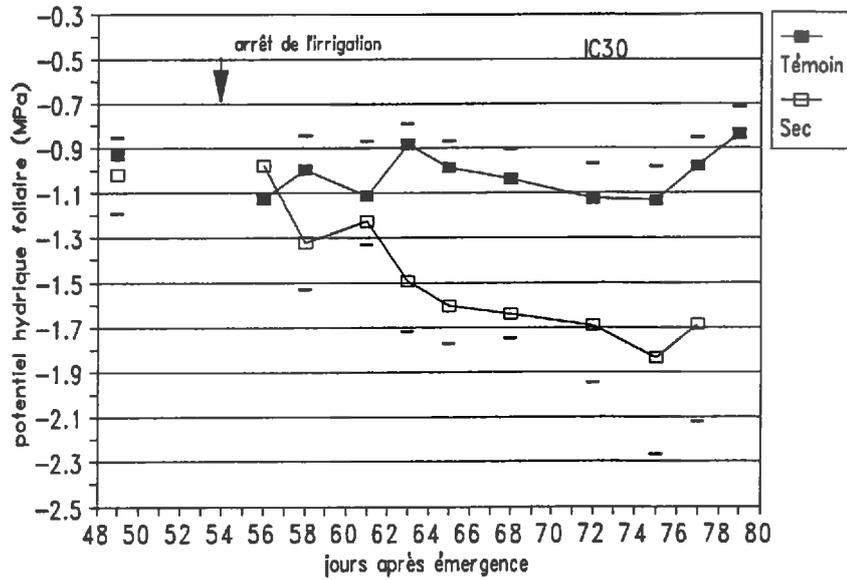
#### 4.3.3 Potentiel hydrique foliaire

Sur les plantes-témoins, les potentiels hydriques foliaires minima (mesurés à 13h30 TU en 1990, 13h00 TU en 1992) restent stables entre les deux essais : quels que soient la variété et l'âge des plantes,  $\Psi_{\min}$  est resté voisin de -1.1 -1.2 MPa de la floraison à la récolte (Fig.25-26).

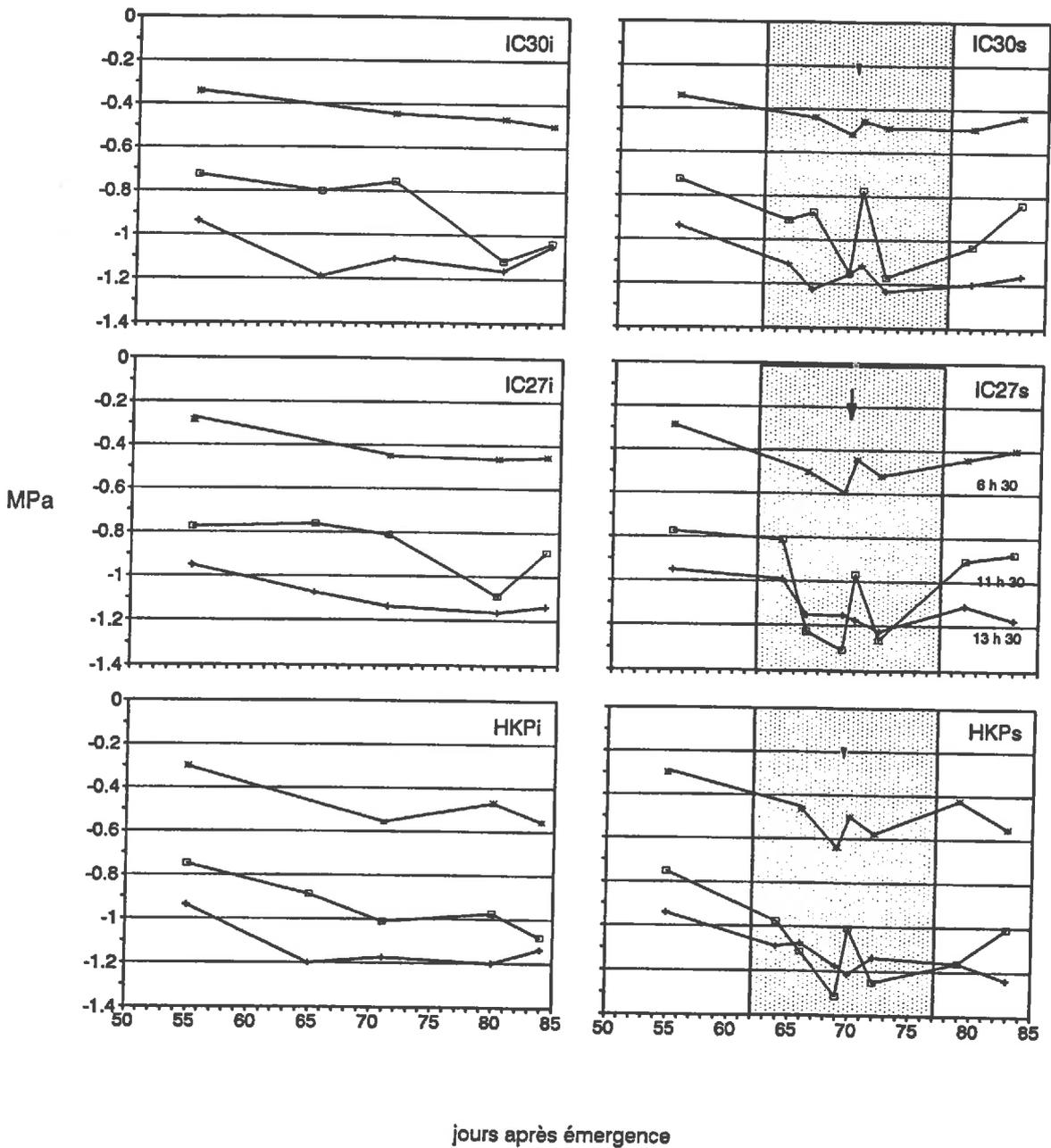
*En 1992*, le potentiel hydrique décroît significativement à 61 jae pour HKP et à 63 jae pour IC30 ( $P < 0.10$ ) atteignant -1.5 MPa, ceci entre 7 et 9 jours après l'arrêt de l'irrigation. La figure (27) montre que le potentiel hydrique foliaire commence à décroître pour une disponibilité en eau proche de 65 %. Les deux variétés se différencient nettement ensuite : après 11 jours de sécheresse (65 jae),  $\Psi_{\min}$  est de -1.7 MPa pour les deux variétés, soit une valeur légèrement inférieure à la turgescence nulle, par la suite IC30s maintient cette valeur jusqu'à la récolte alors que chez HKPs  $\Psi_{\min}$  chute de -1.7 à -2.3 MPa entre 65 et 72 jae. A égale disponibilité en eau du sol et transpiration, le potentiel hydrique inférieur observé sur HKP suggère une plus faible capacité de ce cultivar à extraire l'eau du sol et à satisfaire la demande climatique (Fig. 27).

*En 1990*, le déficit hydrique foliaire est peu significatif, les potentiels hydriques mesurés en milieu de journée ne sont pas inférieurs à -1.3 MPa, et les plantes sous contrainte ne se distinguent des témoins que par une diminution plus rapide du potentiel en début de journée, atteignant dès 11h30 (TU) les valeurs de  $\Psi_{\min}$  mesurées à 13h30 (Fig.26). Les différences variétales, seulement notables sur le  $\Psi_{\min}$  mesuré à 11h30, sont faibles et peu significatives.

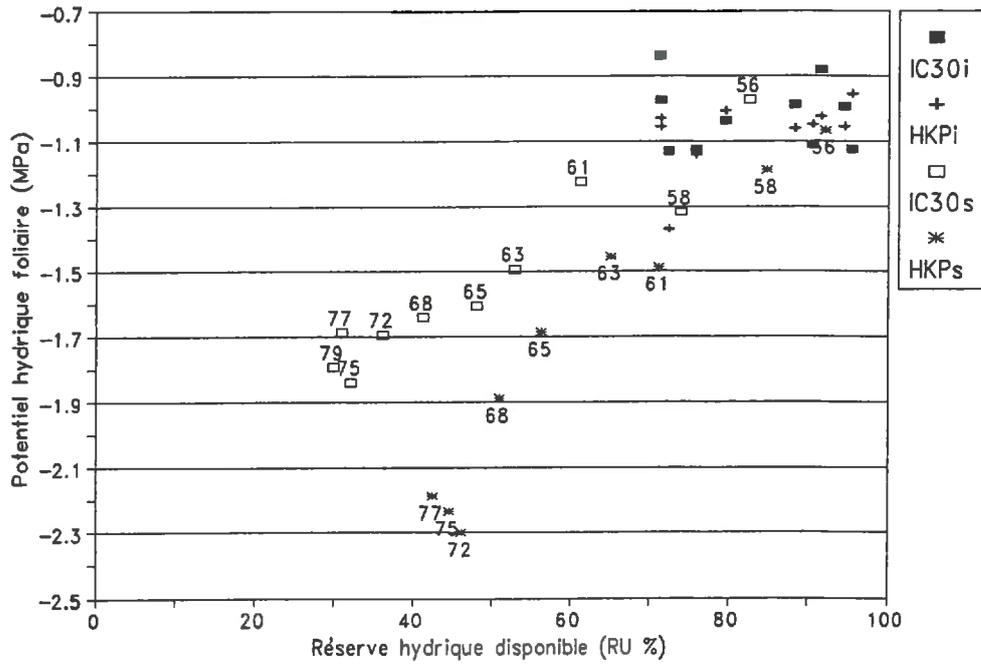
Fig. 25 : Potentiel hydrique foliaire à 13 h en 1992 - traitement témoin et traitement sec pour les deux cultivars (IC30 et HKP). Les petites barres horizontales indiquent les demi-intervalles de confiance avec une probabilité de 90 %.



**Fig. 26 : Potentiel hydrique foliaire en 1990 pour les trois cultivars - traitements témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s), période en grisé ; mesures à 6h30 (étoile), 11h30 (carré vide), 13h30 (plus) heures TU ; les intervalles de confiance sont en moyenne de  $\pm 0.1$  MPa ; la petite flèche signale une pluie de 6 mm tombée le soir du 69ième jour après émergence ; les points à 55 jae des traitements secs sont empruntés aux traitements témoins.**



**Fig. 27 : Potentiel hydrique foliaire à 13 h en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 pour les deux cultivars ; traitements témoins (i) et traitements secs à partir de 54 jae (s) ; les labels précisent les jours après émergence.**



#### 4.3.4 Conclusions partielles

*Les résultats consacrés à l'état hydrique des feuilles supérieures des tiges épiées permettent de dégager une conclusion partielle en trois points :*

*1. L'analyse des paramètres caractéristiques des relations pression-volume met en évidence l'absence d'ajustement osmotique et un accroissement peu significatif de l'élasticité pariétale.*

*2. Le déficit hydrique foliaire mesuré par le contenu relatif en eau et le potentiel hydrique foliaire est peu significatif dans l'essai avec rendements témoins faibles et se développe lentement dans l'essai avec rendements témoins élevés. Dans ce dernier cas le déficit hydrique foliaire ne devient significatif qu'après 7 à 9 jours sans irrigation, alors que le ralentissement de la floraison et la réduction de la surface foliaire sont effectifs depuis plusieurs jours.*

*3. Une différence variétale apparaît dans l'essai avec rendement témoins élevés, où le potentiel hydrique foliaire du cultivar HKP devient significativement inférieur à celui du cultivar IC30 après 11 jours de sécheresse.*

La faible intensité de développement du déficit hydrique foliaire est d'autant plus remarquable que les conditions de sécheresse imposées en contre-saison chaude sont plus sévères que celles naturellement rencontrées en fin de saison des pluies.

Les valeurs seuils de turgescence nulle obtenues ( $CRE = 80-75\%$  et  $\Psi = -1.5-1.6$  MPa) se situent dans la gamme inférieure des résultats cités sur le mil, dans des conditions d'expérience plus artificielles, en plein champ avec 20 plantes par mètre carré (HENSON *et al.*, 1982b, 1983a) et en pots (HENSON, 1982; ; LAFFRAY *et al.*, 1986; DASSA-GIRARD, 1987; CONOVER et SOVONICK-DUNFORD, 1989; NUNES DE PINHO, 1992). Ces auteurs notent un ajustement osmotique de 0.2 à 0.5 MPa, de faible amplitude, que nous n'observons pas et qui est vraisemblablement dû à l'intensité plus élevée de la contrainte et aux faibles possibilités d'adaptation morphologique.

Dans nos conditions d'expérience, l'importance et la précocité de la réduction de la surface foliaire dans les deux essais suggèrent que l'état hydrique foliaire des limbes encore verts est plus dépendant de la réponse morphologique que l'inverse.

#### 4.4 Conductance foliaire

Avant d'entrer dans l'analyse des conductances, nous pouvons rappeler que, durant les périodes de mesures, le PAR en milieu de journée est relativement stable autour de  $1700 \mu \text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  et le Déficit de Saturation de l'air atteint un maximum entre 6 et 7 KPa, sa moyenne (entre le minimum et le maximum de la journée) étant de 3.8 KPa.

##### 4.4.1 Conductance stomatique

###### *Effet du stade phénologique*

En absence de limitation hydrique, les conductances stomatiques mesurées en milieu de journée ( $g_{sm}$ ) sont maximales en phase d'épiaison-début floraison, où les valeurs moyennes varient en 1990 entre 12 et 16  $\text{mm.s}^{-1}$  ( $0.48$  à  $0.64 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , Fig.28). A ce stade en 1992, les conductances sont faibles en relation avec une sous-estimation des besoins en eau pour l'ensemble du champ (Fig. 29). En pleine floraison (entre 55 et 60 jae) les conductances commencent à diminuer avec des valeurs entre 8 et 12  $\text{mm.s}^{-1}$  ( $0.32$  à  $0.48 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) équivalentes entre les deux essais (Fig 28-29). Ensuite après 60 jae les conductances se stabilisent entre 6 et 8  $\text{mm.s}^{-1}$  jusqu'à la maturité, en 1990 comme en 1992, ce qui correspond à la moitié des niveaux de conductance mesurés à l'épiaison. Et il n'y a pas de différences significatives entre les conductances des cultivars ( $P < 0.10$ ).

###### *Effet du déficit hydrique*

Dans les deux essais, la suspension de l'irrigation entraîne une diminution significative de  $g_{sm}$  dès le 4ème jour de sécheresse (66 jae en 1990, 58 jae en 1992) (Fig.28-29).  $g_{sm}$  se stabilise ensuite autour de  $0.16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $4 \text{ mm s}^{-1}$ ) en 1990, et de  $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $2.5 \text{ mm s}^{-1}$ ) en 1992, sans différences variétales significatives ( $P < 0.10$ ).

**Fig. 28 : Conductance stomatique en milieu de journée en 1990 pour les trois cultivars - traitements témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s) - ; moyennes et intervalles de confiance avec une probabilité de 90 % (ic90) ; une pluie de 6 mm est tombée le soir du 69<sup>ème</sup> jours après émergence.**

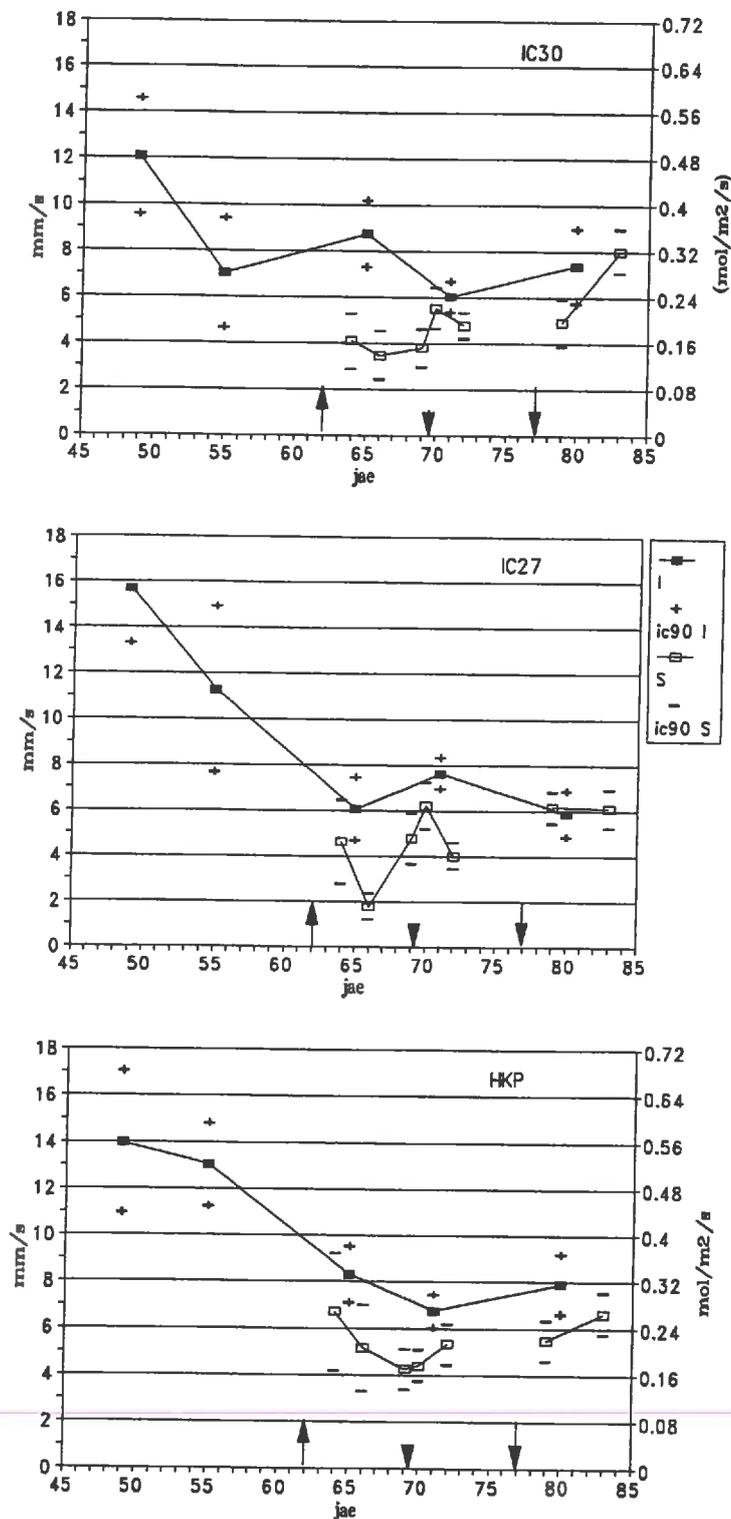
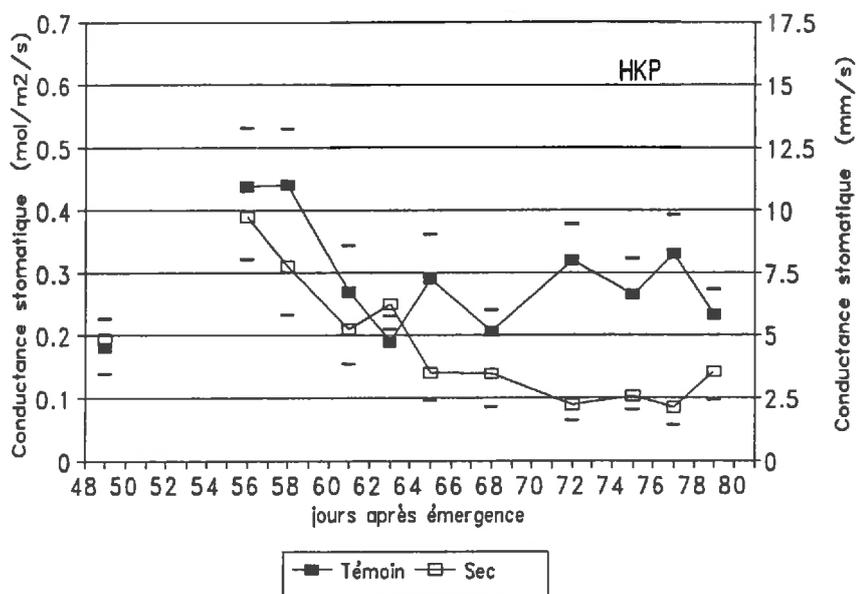
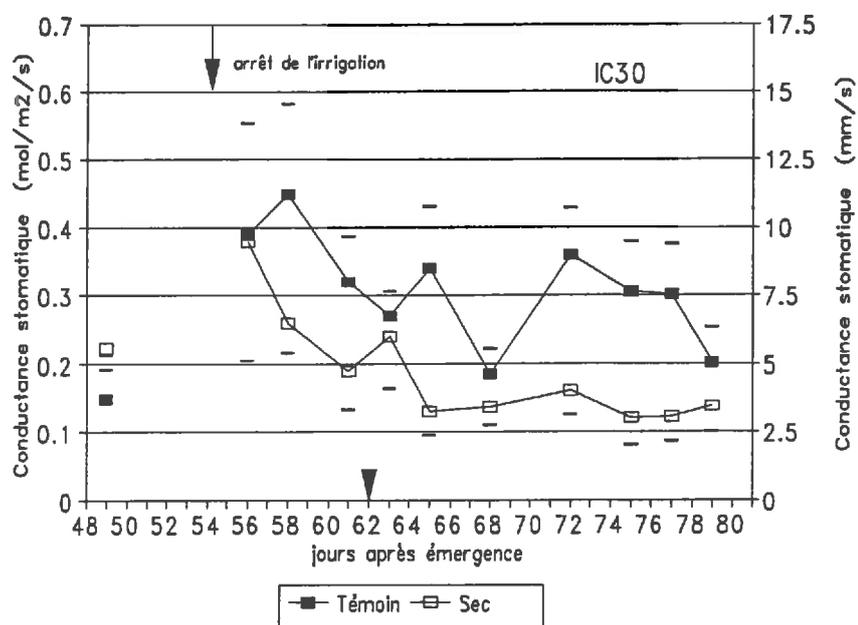


Fig. 29 : Conductance stomatique à 13 h en 1992 pour les deux cultivars ; traitements témoins et traitements secs à partir de 54 jae ; une pluie de 6 mm est tombée le 62<sup>ème</sup> jour après émergence (demi-flèche) ; les petites barres horizontales indiquent les demi intervalles de confiance avec une probabilité de 90 %.



En 1990, 6 jours après la reprise des irrigations,  $g_{sm}$  retrouve des valeurs comparables à celles des témoins ( $0.28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 7 \text{ mm s}^{-1}$ ). En considérant la gamme de variation de la conductance entre la valeur moyenne des témoins et une valeur minimale de  $2 \text{ mm.s}^{-1}$  correspondant à une fermeture quasi-complète des stomates, le niveau moyen de régulation stomatique en milieu de journée est de 60 % en 1990 et de 90 % en 1992.

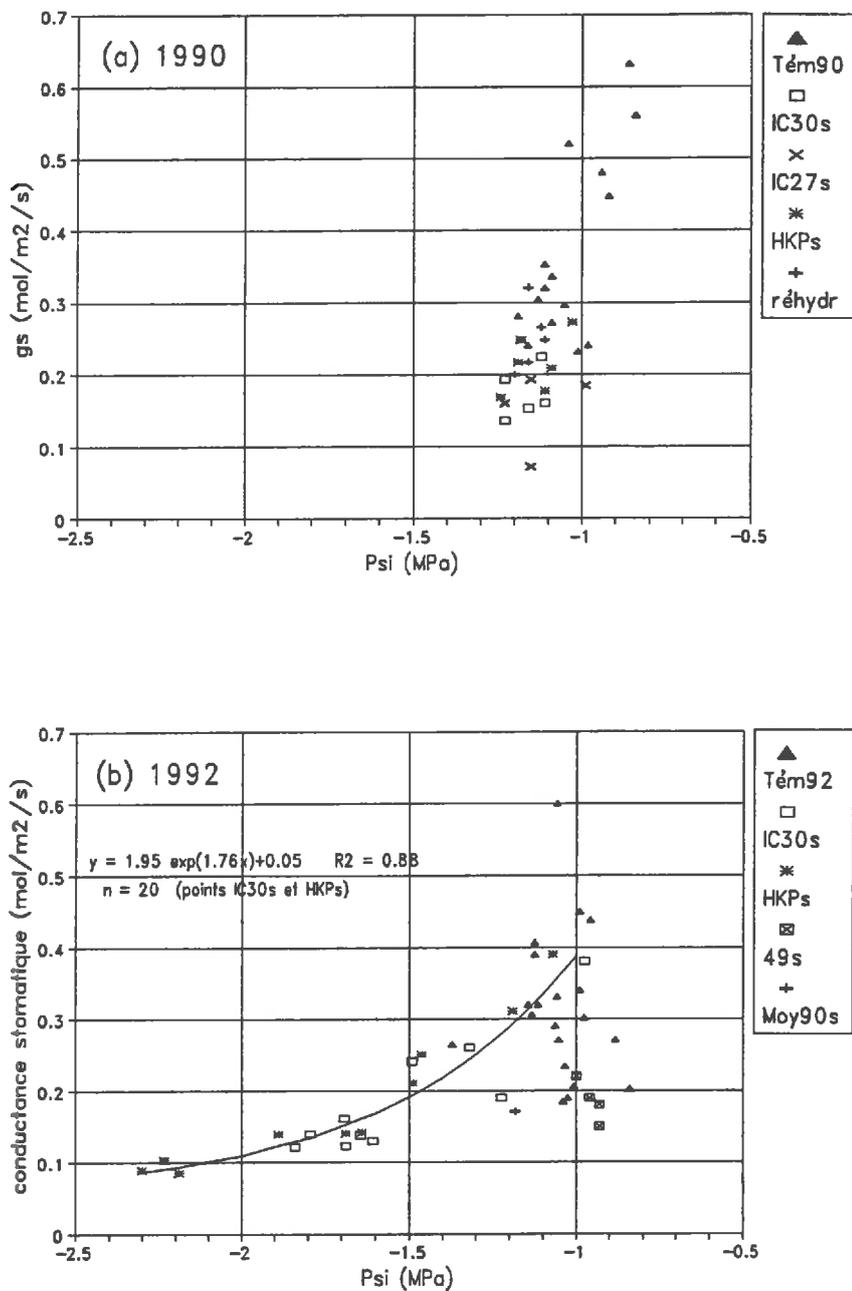
Les remontées des conductances stomatiques à 70 jae en 1990 (Fig.28) et 63 jae en 1992 (Fig.29), montrent que la régulation stomatique est rapidement réversible suite à une pluie de 6 mm tombée la veille qui a humecté très temporairement la surface du sol et des feuilles, l'ETP étant de  $8.5 \text{ mm.j}^{-1}$ .

Face à une sécheresse édaphique, la réponse de la conductance stomatique a été souvent reliée à la diminution du potentiel hydrique foliaire, en particulier par la définition de seuils de fermeture stomatique (LUDLOW, 1980 ; LAFFRAY et LOUGUET, 1989). Dans nos résultats cette dépendance n'apparaît que partiellement (Fig.30a-30b).

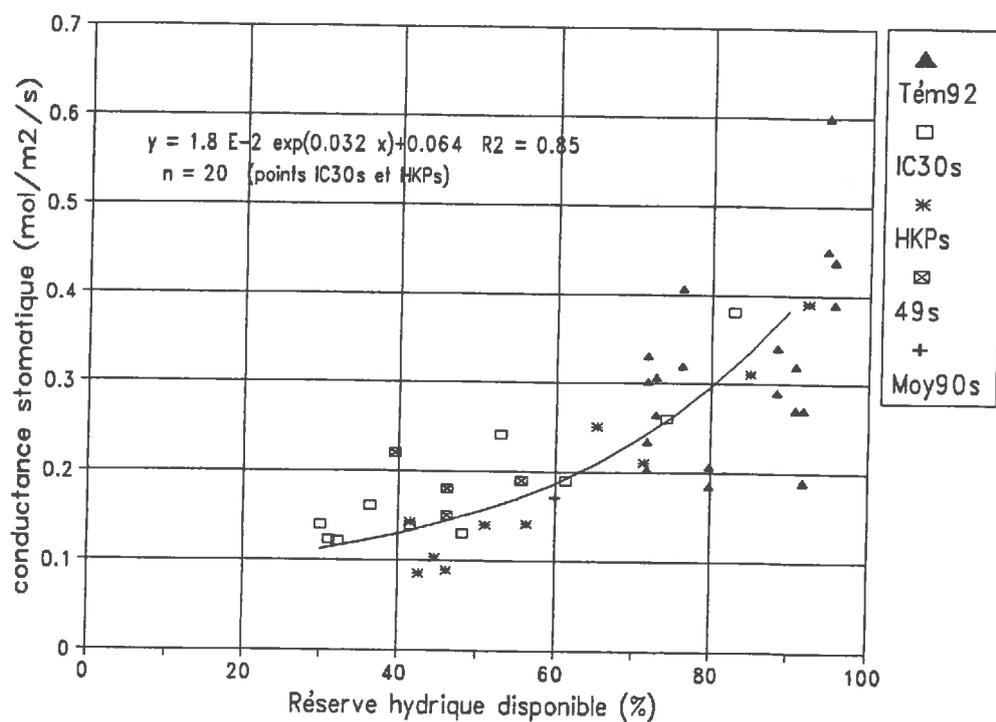
La conductance des plantes témoins révèlent une grande dispersion ( $0.2$  à  $0.6 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) pour des potentiels entre  $-0.9$  et  $-1.2 \text{ MPa}$  dans les deux expériences, dispersion attribuée à l'effet du stade phénologique et aux variations des facteurs de l'environnement (lumière, DPVS, ...).

Chez les plantes stressées, la régulation stomatique se produit en 1990 alors que le potentiel hydrique foliaire ne diminue pas (Fig.30a). En 1992, lors du déficit involontairement imposé en phase d'épiaison (49 jae), une situation similaire à 1990 est retrouvée : les conductances sont faibles alors que les potentiels hydriques restent élevés (points 49s sur la figure 30b). Après l'arrêt de l'irrigation en 1992, les conductances stomatiques diminuent significativement à partir du 4<sup>ième</sup> jour de contrainte (58 jae) alors que la diminution du potentiel hydrique foliaire ne devient significative qu'à partir du 7<sup>ième</sup> jour de contrainte (61 jae). Ensuite, l'évolution des conductances montre une forte relation exponentielle avec la diminution du potentiel hydrique foliaire (points IC30s et HKPs,  $R^2 = 0.88$ , Fig.30b).

**Fig. 30 : Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique foliaire en milieu de journée en 1990 (a) et en 1992 (b) ; traitements témoins (tém) et traitements sous contrainte (s); en 1990 : réhydr. représentent les mesures après réhydratation à 77 jae; en 1992 : 49s correspond aux mesures lors du déficit hydrique du sol involontairement imposé (par sous-estimation des besoins en eau) à l'ensemble des traitements à 49 jae.**



**Fig. 31 : Conductance stomatique en milieu de journée en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 ; traitements témoins (tém) et traitements sous contrainte (s) pour les deux cultivars ; 49s correspond aux mesures lors de sous-estimation des besoins en eau sur l'ensemble des traitements à 49 jae ; Moy90s représente la moyenne des conductances mesurées au milieu de la période sèche en 1990 (69 jae).**



Mais cette relation, forte localement, n'explique pas les conductances mesurées lors de la sous-estimation des besoins en eau en 1992 (points 49s) et les conductances mesurées lors de la sécheresse imposée en 1990 (Fig.30a et 30b). Une relation directe entre les conductances stomatiques et la réserve hydrique disponible s'avère plus performante dans l'explication de ces deux situations (Fig.31). Les mesures à 49 jae en 1992 (points 49s) correspondent à une RU entre 40 et 50 %, tandis que la moyenne des conductances mesurées au milieu de la sécheresse en 1990 (69 jae) correspond approximativement aux coordonnées (60% - 0.18) et se situe très proche de la régression (point 1990s sur Fig.30b et 31).

Ainsi, la conductance stomatique sous contrainte serait plus directement liée à la réserve hydrique disponible du sol qu'au potentiel hydrique foliaire. Mais, dans l'ensemble, ces relations sont difficiles à interpréter car d'autres facteurs importants interviennent simultanément sur la conductance stomatique comme l'âge du brin épié ou l'évolution de la surface foliaire.

*Les travaux de HENSON et al. (1983b) et HENSON et MAHALAKSHMI (1985), montrent que l'ouverture stomatique des feuilles supérieures est stimulée par la sortie de l'épi et qu'elle diminue après la fécondation. Les travaux de BLACK et SQUIRE (1979) révèlent que la conductance des feuilles individuelles est fortement influencée par la surface foliaire totale. Pour une même disponibilité en eau du sol (sans contrainte), la conductance stomatique augmente quand la surface foliaire totale est artificiellement réduite. Or dans nos expériences, la réduction de la surface foliaire, de grande amplitude, apparaît aussi précoce que la régulation stomatique, environ 4 jours après l'arrêt de l'irrigation.*

*Ces résultats nous amènent à considérer globalement l'évolution de la conductance du couvert, produit de la surface foliaire totale et des conductances stomatiques, par rapport au déficit hydrique du sol.*

#### 4.4.2 Conductance du couvert

La conductance du couvert définit la capacité transpiratoire du poquet. Son estimation à partir des mesures porométriques et de la surface foliaire totale suppose un fonctionnement homogène du couvert par rapport aux échantillonnages effectués sur les feuilles supérieures des tiges épiées, hypothèse sur laquelle nous reviendrons. Afin de pouvoir être reliée à la consommation en eau, la conductance du couvert est calculée à l'échelle de la journée. Les conductances stomatiques sont intégrées en considérant leurs valeurs nulles à 8h et 19h.

##### *En fonction du temps*

La figure 32 représente les valeurs estimées en fonction du temps. Les conductances du couvert estimée à 49 jae sont faibles et équivalentes aux valeurs obtenues sur le traitement stressé après 7 jours de contrainte volontaire (61 jae). A 56 jae, les niveaux des conductances ont doublés et se regroupent entre cultivars indépendamment du traitement hydrique différencié depuis 2 jours. Ensuite le traitement hydrique devient déterminant sur les évolutions des conductances du couvert qui se regroupent indépendamment des cultivars.

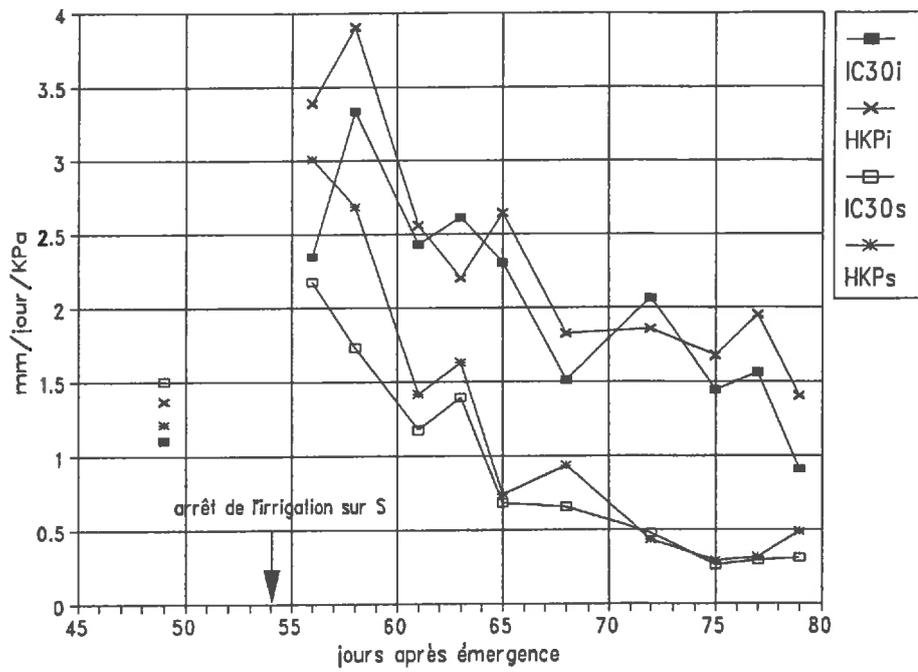
Sur les plantes témoins, la sénescence foliaire et l'abaissement de la conductance stomatique liées au stade phénologique entraînent après les 50% de floraison une décroissance importante de la conductance du couvert jusqu'à la fin de la floraison à 68 jae. Ensuite durant la maturation des grains, les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

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

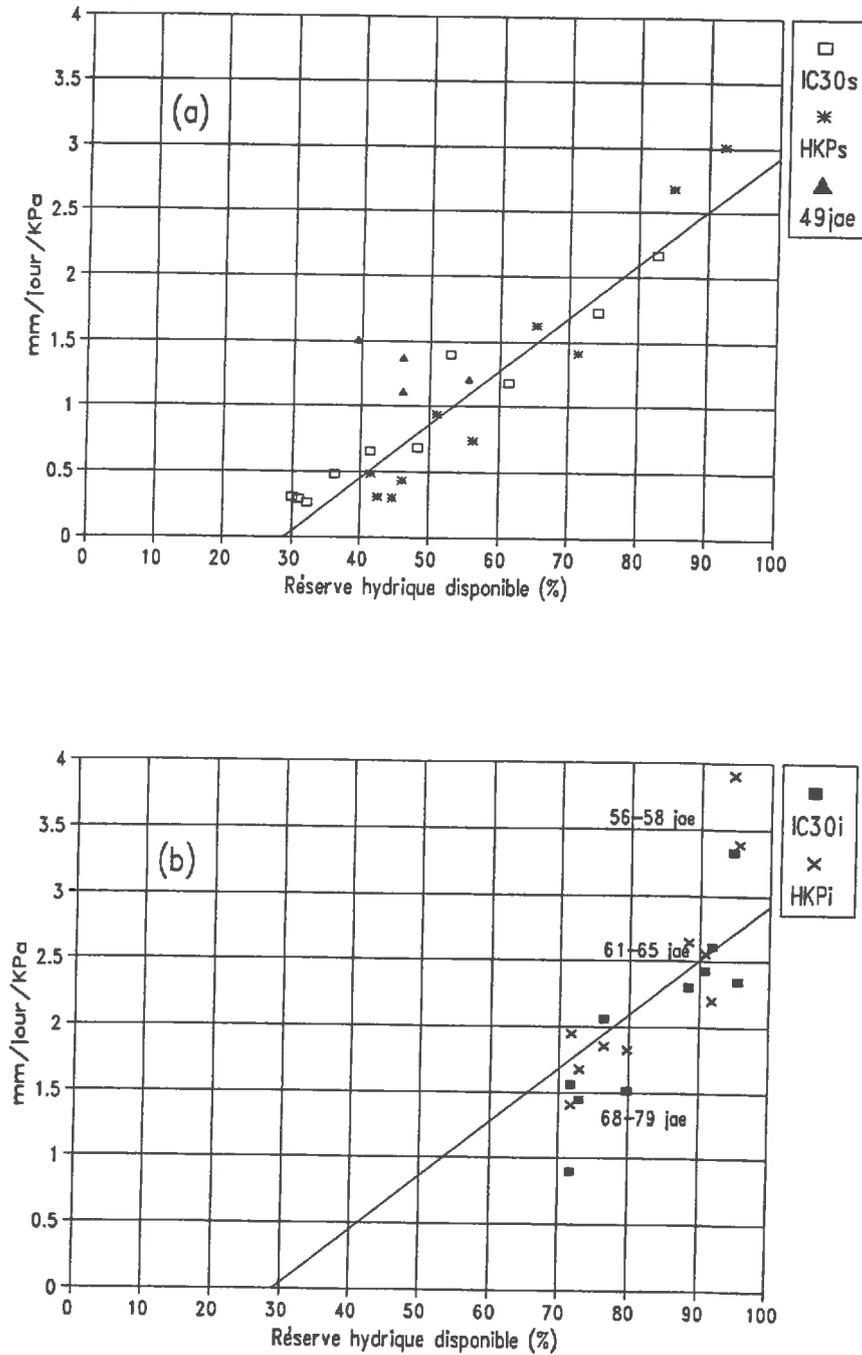
##### *En fonction de la réserve disponible*

Exprimée en fonction de la réserve disponible (Fig. 33a), la conductance du couvert des plantes stressées révèle une forte relation linéaire ( $n = 20$ ,  $R^2 = 0.899$ ) qui définit une conductance maximale de  $2.9 \text{ mm.j-1.KPa-1}$  pour 100 % de la RU et son annulation à 29 % de la RU.

**Fig. 32 : Conductance journalière du couvert en 1992 (estimée à partir des mesures pomométriques et de la surface foliaire verte totale) ; pour les deux cultivars, traitements témoins (i) et traitements secs à partir de 54 jae (s).**



**Fig. 33 : Conductance du couvert (estimation "porométrique") en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 ; chez les plantes sous contrainte (a) : traitements secs (s) et valeurs mesurées à 49 jae lors d'une sous-estimation des besoins en eau (exclues de la régression linéaire) ; chez les plantes témoins (b) : traitements irrigués (i) avec la régression linéaire précédemment établie.**



Les 4 points relatifs aux conductances estimées à 49 jae, lors du déficit involontairement imposé à l'ensemble des plantes avec une RU entre 40 et 50 % , sont proches du nuage de points du traitement stressé de l'expérience proprement dite. Le nuage de points relatifs aux plantes témoins est dispersé sous l'effet de l'âge mais centré sur la partie de la relation linéaire qui concerne une réserve disponible en eau supérieure à 70 % Fig.33b.

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

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

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

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

En supposant qu'à l'échelle de la journée, la température des feuilles est équivalente à celle de l'air, cette expression peut être simplifiée en utilisant directement le déficit de saturation de l'air ambiant. Et le rapport entre les transpirations des plantes stressées estimées par le bilan hydrique du sol et le déficit moyen de saturation de l'air durant la période de mesure (3.8 KPa) fournit une expression homogène avec une conductance "globale" du couvert à l'échelle de la journée, indépendante des mesures porométriques. Cette expression simplifiée a montré sa relative pertinence dans l'analyse de l'efficacité hydrique des cultures pour des conditions de demande évaporative variable (voir la revue bibliographique dans le premier chapitre, § 2.2.3; TANNER et SINCLAIR, 1983 ; MONTEITH *et al*, 1989 ; SQUIRE, 1990 ; MUCHOW et SINCLAIR, 1991).

En excluant les conductances élevées estimées en début de contrainte par la méthode "porométrique", les deux types d'estimation montrent une bonne corrélation linéaire entre elles ( $n = 18$ ,  $R^2 = 0.86$ ) avec une pente égale à l'unité (Fig.34). Les valeurs particulièrement élevées, mesurées en début de contrainte, sont certainement surestimées par l'intermédiaire de l'extrapolation des mesures porométriques sur les feuilles supérieures des brins épiés à l'ensemble du couvert. Nous avons pu observer, en début de contrainte en 1990, une régulation stomatique plus forte sur les brins secondaires avant leur sénescence (données non présentées). Ceci a été également noté en laboratoire par l'équipe du Professeur LOUGUET (NUNES DE PINHO, 1992). Nous considérons alors les conductances maximales estimées par la méthode "neutronique" sont plus proches du fonctionnement moyen du couvert.

Avec cette dernière estimation, nous retrouvons une relation forte entre la conductance globale du couvert et la disponibilité de l'eau, mais avec une forme plus curviligne et une tendance asymptotique vers une valeur maximale entre 1.5 et 2.0  $\text{mm.j}^{-1}.\text{KPa}^{-1}$  (Fig 35). Dans une première approximation, la régression linéaire sur l'ensemble des points ( $n = 19$ ,  $R^2 = 0.77$ ) définit une conductance maximale de 2.1  $\text{mm.j}^{-1}.\text{KPa}^{-1}$  et son annulation à 21 % de la RU. En 1990, la conductance globale calculée de la même façon mais pour l'ensemble de la période (0.6  $\text{mm.j}^{-1}.\text{KPa}$  pour une RU moyenne de 60 %) se situerait en deçà de la relation obtenue en 1992 (Fig.35).

#### 4.4.4 Conclusion partielle et discussion

*Les résultats consacrés à l'analyse de la conductance foliaire face à un déficit hydrique en phase de remplissage du grain permettent de dégager une conclusion partielle en cinq points :*

*- 1. Les conductances stomatiques mesurées en l'absence de contrainte sur les feuilles supérieures des brins épiés diminuent d'environ 30 % après la pleine floraison (55-60 jae) et sont équivalentes entre les deux essais de contre-saison chaude.*

Fig. 34 : Comparaison des conductances globales du couvert estimées par méthode "porométrique" et "neutronique" en 1992 ; méthode "neutronique" : ETR journalière divisée par le déficit moyen de saturation de l'air durant la période (3.8 KPa) pour les traitements secs (s).

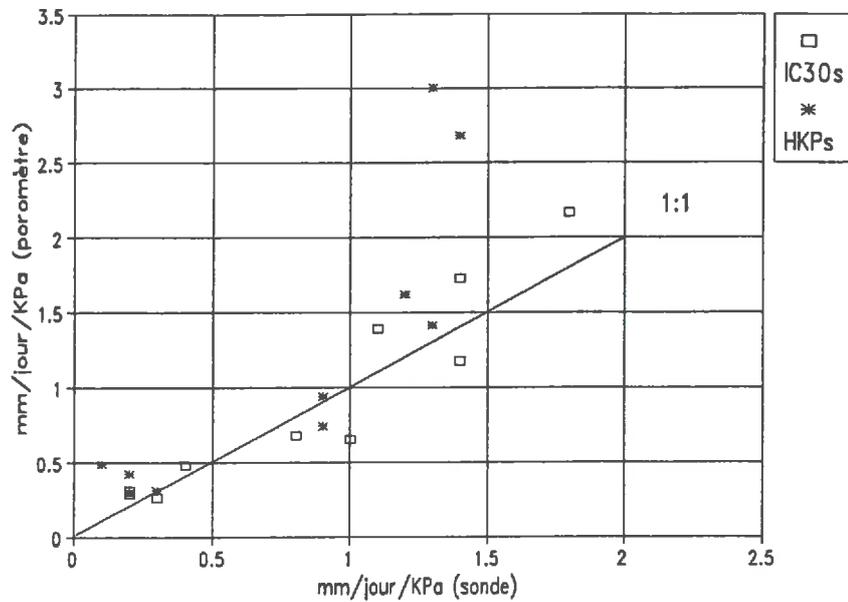
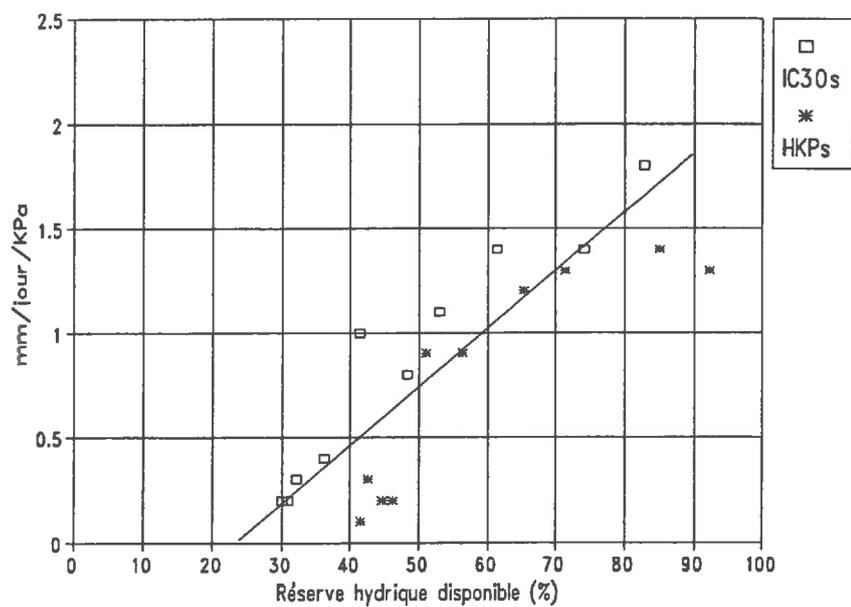


Fig. 35 : Conductance globale du couvert (estimation "neutronique") en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 ; traitements secs (s) des deux cultivars.



- 2. Face au déficit hydrique, une régulation stomatique intervient environ 4 jours après l'arrêt de l'irrigation dans les deux cas. Son intensité est plus importante dans l'essai avec rendements témoins élevés par rapport à l'essai avec rendements témoins faibles, avec respectivement 90 et 60 % de régulation. Les différents cultivars ne se distinguent pas dans ce mécanisme.

-3. Dans l'ensemble des résultats, la fermeture stomatique apparaît plus directement reliée à la diminution de la réserve hydrique disponible du sol qu'à celle du potentiel hydrique foliaire.

4. Mais la précocité équivalente et l'importance de la réduction de la surface foliaire verte, nous amène à considérer globalement l'évolution de la conductance du couvert par rapport au déficit hydrique du sol. Par deux méthodes indépendantes ("porométrie" et "neutronique"), nous obtenons en 1992 une relation forte entre la réduction de la surface foliaire et la diminution de la disponibilité en eau, relation commune aux deux cultivars IC30 et HKP. Celle-ci est certainement influencée par la décroissance postflorale de la conductance du couvert observée chez les plantes témoins. Mais les mesures des conductances du couvert effectuées lors d'un déficit involontairement imposé en phase de montaison se situent à proximité de la relation et suggèrent que l'effet direct du déficit hydrique est important.

#### *Conductance stomatique des plantes témoins*

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

### *Régulation stomatique des plantes stressées*

Par contre, les résultats de la bibliographie sont partagés quant à l'importance allouée à la régulation stomatique lors d'une diminution de la disponibilité en eau. Il apparaît que les différents essais peuvent être séparés selon la vitesse d'installation de la contrainte hydrique. Pour une vitesse élevée, la régulation stomatique est généralement importante. Ceci correspond aux essais menés en saison sèche "chaude" (nous même en 1992 et dans une moindre mesure en 1990; HENSON *et al.*, 1983) ou "froide" avec une densité de plantation élevée (SQUIRE *et al.*, en 1984 avec 27 plantes par m<sup>2</sup>), et d'une façon générale aux essais menés en laboratoire (DASSA-GIRARD, 1987; NUNES DE PINHO, 1992). Pour une vitesse modérée d'installation de la contrainte, la régulation stomatique est pratiquement absente alors que le contrôle de la surface foliaire via l'arrêt de croissance ou la sénescence est systématiquement présent. Ce cas correspond aux essais menés en saison des pluies (WALLACE *et al.*, 1993) et en saison sèche "froide" avec une densité de plantation modérée (AZAM-ALI *et al.*, 1984). Dans un essai préliminaire en contre-saison froide à Niamey, nous avons également observé en situation de déficit hydrique de fin de cycle, une accélération de la sénescence foliaire (décroissance moyenne de 8 % par jour de la surface foliaire) alors que les mesures physiologiques sur les parties vertes ne signalaient aucune différence significative de la conductance stomatique et de l'état hydrique foliaire par rapport aux plantes témoins (DO *et al.*, 1989 ; LOUGUET *et al.*, 1990).

Ainsi, lors d'un déficit hydrique du sol, le contrôle de la surface foliaire via l'arrêt de croissance ou la sénescence foliaire semble une réponse commune. La régulation stomatique apparaît alors comme un mécanisme complémentaire dont l'importance serait fonction de la vitesse d'installation de la contrainte hydrique. Compte tenu de leur précocité, les deux types de réponses ne peuvent être directement fonction de l'état hydrique foliaire mais plutôt dans un premier temps de la disponibilité de l'eau dans l'horizon supérieur du sol. La réduction précoce de la conductance du couvert qui en résulte représenterait un mécanisme d'évitement de la sécheresse qui permettrait aux plantes sous contrainte de limiter la dégradation voire de maintenir l'état hydrique d'une partie du couvert.

### *Conductance globale du couvert*

La relation obtenue entre la réduction de la conductance du couvert, produit des deux termes précédents, et la réserve hydrique disponible comprend également un effet indirect, lié à la sénescence foliaire postflorale. Dans l'hypothèse où l'effet direct de la contrainte est prépondérant, la relation obtenue peut suggérer que la conductance du couvert est en équilibre dynamique avec la disponibilité de l'eau. Cela signifie que pour un niveau de réserve disponible, il y aurait une conductance maximale que la plante ne peut dépasser. MEINZER et GRANTZ (1990) ont développé cette idée pour des plants de canne à sucre bien irrigués. Ils parlent de coordination dans le système sol-plante-atmosphère entre la conductance en phase gazeuse (conductance du couvert) et la conductance en phase liquide (disponibilité de l'eau du sol pour les racines et conductance axiale) assurant l'homéohydrie des parties aériennes. Pour un niveau de disponibilité de l'eau élevée, ils montrent qu'indépendamment de l'état hydrique foliaire la conductance stomatique varie rapidement en fonction des modifications de la surface foliaire totale pour se maintenir à une valeur de conductance totale donnée. Ce niveau d'équilibre de la conductance est de plus abaissé par simple coupe d'une partie du système racinaire. Les travaux antérieurs de BLACK et SQUIRE (1979) sur le mil ont également montré grâce à des défoliations cet équilibre entre conductance stomatique et surface foliaire totale pour des plantes bien irriguées. Azam-Ali et al. (1984) et Wallace et al. (1990, 1993) suggèrent également un équilibre entre la surface foliaire, composante principale de la conductance du couvert, et la disponibilité de l'eau du sol.

Cette notion de conductance du couvert en équilibre avec la disponibilité de l'eau peut apparaître simpliste. Mais l'approche qui considère indépendamment la conductance stomatique par rapport à la disponibilité en eau est également simpliste et ne paraît pas adaptée au comportement du mil. Nous utiliserons cette notion afin de modéliser la transpiration en situation de contrainte et ceci de façon interactive entre la surface foliaire et la conductance stomatique. L'intérêt d'une étude spécifique sur ce point est à souligner.

Pour en revenir à la relation expérimentale et en dehors des limites déjà précisées, certaines remarques peuvent être faites concernant la globalité des paramètres mis en jeu : la conductance "journalière" du couvert, le déficit moyen de saturation de l'air, la réserve en eau "disponible". Chacun de ces paramètres moyens peut recouvrir des situations spatio-temporelles variées. Nous avons vu qu'à l'intérieur du couvert, le fonctionnement hydrique des feuilles peut être hétérogène selon le stade phénologique des brins ou le niveau foliaire. Au cours de la journée, l'évolution de la demande évaporative peut être également variable pour une même valeur de déficit moyen de saturation de l'air. La réserve utile ou disponible est certainement le terme le plus global . Autant sa définition est claire dans des essais en pots ou container, autant elle est délicate au champ et en particulier pour des espèces réputées pour la profondeur de leur enracinement. Un même niveau de réserve utile peut correspondre à des disponibilités en eau réelles différentes suivant les caractéristiques de l'interface sol-racine dans les trois dimensions de l'espace. Les réactions racinaires que nous avons observées montrent que même dans une phase aussi tardive que le remplissage des grains ces caractéristiques ne sont pas figées. De plus, l'intensité de la demande évaporative peut vraisemblablement influencer la forme de la relation En conséquence les caractéristiques de la relation obtenue sont certainement spécifiques à nos conditions d'expérience (éclairage, demande évaporative, type de sol, densité de surface, enracinement, structure du peuplement et intensité des fonctions puits des épis...).

En ce qui concerne la précocité de réaction de la conductance du couvert, alors que le déficit hydrique foliaire des tiges épiées n'est pas encore marqué, elle suggère deux hypothèses d'explication. La première concerne l'intervention de médiateurs chimiques en provenance du système racinaire dont la production suivrait progressivement le dessèchement du sol depuis les horizons les plus superficiels comme le décrivent SHARP et DAVIES (1990). La deuxième hypothèse est purement hydraulique et met en jeu la structure du peuplement. Elle se fonde sur l'observation que la sénescence foliaire touche en premier lieu les talles tardifs non fructifères. Compte tenu de l'implantation tardive de leur système racinaire, ils seraient plus directement atteints par un dessèchement de l'horizon superficiel

du sol. En fait, ces mécanismes chimiques et hydrauliques pourraient être complémentaires comme le soutiennent TARDIEU et DAVIES (1993) pour le contrôle stomatique.

## V EFFICIENCE HYDRIQUE GLOBALE

Avant la conclusion générale de ce chapitre sur les résultats expérimentaux, les réponses au déficit hydrique étudiées dans les paragraphes précédents peuvent être replacées dans des fonctions larges de la production finale selon le schéma proposé par PASSIOURA (1977) :

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

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

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

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

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

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

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

t, la durée de la période en jours,

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

Aep, Allocation de la matière sèche vers les épis, en  $g/g$ .

Les données disponibles sur la période de croissance rapide des épis sont exprimées selon cette schématisation dans le tableau 14.

### 5.1. Quantité d'eau transpirée

Le niveau de conductance globale du couvert à 100 % de la réserve disponible ( $2 \text{ mm.j}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$ )

1) fournit un ordre de grandeur de la transpiration des plantes irriguées entre 7 et 8  $\text{mm.j}$ .

Tableau 14 : TRANSPIRATION JOURNALIERE, EFFICIENCE DE L'EAU  
et ALLOCATION APPARENTE DE LA MATIERE SECHE VERS LES EPIS

Première période (cinétique rapide de remplissage des épis)									
	SFv m2f /m2s/j	Transpiration journalière		Efficience de l'eau en MS (Ee)			Allocation de la MS vers les épis (Aep)		
		TR kg/m2s/j mm/j	TR/SFv /m2f	MSa gMS/kg	MSa+r gMS/kg	Epis gMS/kg	MSa g/g	MSa+r g/g	
1992 54/68jae									
Témoins									
ic30i	1.59						0.72	0.67	
hkpi	1.78						0.45	0.40	
moys	1.68	7.5	4.5	2.7	3.0	1.6	0.58	0.53	
Stressés									
ic30s	1.10	4.9	4.4	1.8	2.1	1.7	1.00	0.81	
hkps	1.42	4.5	3.2	1.6	2.4	1.4	0.85	0.59	
moys	1.26	4.7	3.7	1.7	2.3	1.6	0.92	0.70	
1990 62/77jae									
Témoins									
ic30i	0.59						>1		
ic27i	0.56						>1		
hkpi	0.61						0.6		
moys	0.59								
Stressés									
ic30s	0.41	2.1	5.1			0.8	>1		
ic27s	0.50	2.6	5.2			0.4	-0.75		
hkps	0.39	2.2	5.6			0.7	-0.77		
moys	0.43	2.3	5.3			0.6			

m2f: m2 de feuilles vertes  
m2s: m2 de sol

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

La transpiration unitaire obtenue par le rapport avec la surface foliaire moyenne se situe alors à  $4.5 \text{ mm.j}^{-1}.\text{m}^{-2}$

En condition de déficit hydrique, à la fin de la première période la quantité d'eau extraite varie entre 63 mm (HKP) et 69 mm (IC30), soit près de 90 % de la réserve disponible sur le premier mètre de sol. En schématisant, sans réponse "conservative" des plantes, c'est-à-dire avec la transpiration des témoins, cette quantité d'eau aurait été consommée en 8 jours au lieu de 14 jours en réalité. Cette "économie" de l'eau du sol a été permise par une réduction de 40% de la transpiration qui provient pour 25% de la réduction de surface et pour 15% de la régulation stomatique. Entre cultivars, la variété HKP présente simultanément une surface foliaire verte moyenne plus importante (1.4 contre 1.1) et une transpiration unitaire plus faible (3.2 contre 4.4 mm ou kg/m<sup>2</sup>feuilles). Ce qui pourrait être cohérent avec le déficit hydrique foliaire plus marqué chez HKP

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

En 1990, les transpirations journalières, seulement estimées en condition de dessèchement, ne constituent qu'un ordre de grandeur, compte tenu de l'hétérogénéité de l'humidité du sol introduite par le système d'irrigation localisée (Tableau 14). Les transpirations unitaires seraient en moyenne de  $5.3 \text{ kg/m}^2$ , ce qui suggèrent par comparaison aux témoins de 1992 et avec une demande climatique similaire une absence de régulation ou de déficit marqué à l'échelle unitaire, tandis que la surface transpirante se réduisait en moyenne de 25%. Cette information confirmerait le déficit hydrique du sol relativement faible observé, l'eau étant encore largement disponible entre 50 et 100 cm de profondeur.

## 5.2. Efficience de l'eau

L'efficience en matière sèche, calculée ou non en intégrant la croissance racinaire, varie en première période autour de  $3.0 \text{ g ms/kg}$  sur les plantes témoins et  $2.0 \text{ g ms/kg}$  sur les plantes stressées (Tableau 14). Elle diminue donc sous l'effet du déficit hydrique, bien que le calcul approximatif de la transpiration des plantes témoins ne permette pas de juger précisément de l'ampleur de la décroissance.

L'efficience de l'eau est inversement proportionnelle au déficit de saturation de l'air (TANNER & SINCLAIR, 1983). Multipliée par le déficit moyen de saturation de l'air ( $E_e$  \*DPVS), nous obtenons des valeurs de  $10.8$  et  $7.6 \text{ g ms.kPa.kg}^{-1}$  respectivement pour les plantes témoins et les plantes stressées, valeurs encadrant la moyenne de  $9.5$  qui apparaît relativement conservatrice chez le mil pour des essais menés dans différentes conditions climatiques (MONTEITH *et al.*, 1989 ; SQUIRE, 1990).

## 5.3. Allocation de la matière sèche vers les épis

En condition de déficit hydrique, l'accroissement de l'allocation de la matière sèche produite vers les épis constitue, après la réduction de la transpiration, la seconde adaptation remarquable des plantes.

En 1992, en considérant la matière sèche totale, aérienne et racinaire, le coefficient apparent de partition a évolué en moyenne de  $0.5$  à  $0.7$  durant la phase principale de croissance

des épis. En appliquant l'équation (3) avec les termes moyens de quantité d'eau transpirée (67 mm) et d'efficacité (2.3), l'écart entre les coefficients correspond à un gain de 30% sur le poids d'épis final. Cet accroissement de la partition vers les épis compense la diminution de l'efficacité de l'eau en conditions de stress, comme le montrent les efficacités rapportées au poids d'épis exactement similaires entre stressés et témoins (tableau 14). Nous avons vu dans la troisième partie de ce chapitre que la différence de poids final d'épis entre IC30 et HKP était essentiellement expliquée par ce terme d'allocation relative de la matière sèche produite vers les épis, qui était supérieur de 0.2 points chez IC30 alors que les croissances de biomasse totale (racines comprises) étaient équivalentes.

Les résultats de 1990 dans des conditions de fertilité du sol plus faibles montrent que le coefficient apparent de partition de la matière sèche aérienne peut devenir "négatif" en situation de stress. La stagnation et a fortiori la tendance à la décroissance de la matière sèche totale en 1990, souligne une limite du schéma utilisé (3) qui ne peut être appliqué dans ce cas. Seule une efficacité rapportée au poids d'épis peut être calculée, elle est en moyenne de 0.6 g/kg par rapport à 1.5 g/kg en 1992. Le modèle de PASSIOURA (1977) s'applique en fait à un cycle complet de croissance.

## VI. CONCLUSIONS

*L'objectif principal de ce chapitre était de hiérarchiser plusieurs réponses adaptatives face à une sécheresse en phase de remplissage du grain et de rechercher les principaux liens avec la stabilité relative de la production finale. Ceci était réalisé dans le cadre d'expériences conduites en contre-saison chaude, en comparant des cultivars présumés "résistants" et "sensibles", avec des rendements témoins faibles (1990) et élevés (1992).*

*Dans les deux essais, les résultats obtenus sont concordants sur quatre points essentiels qui concernent différents niveaux d'organisation du végétal, schématiquement du peuplement à la cellule :*

*1. Le déficit hydrique provoque un accroissement de l'allocation relative de la matière sèche produite vers les épis. Ce mécanisme résulte d'un ralentissement précoce de la montée à floraison des tiges tardifs conjointement à un arrêt de la croissance globale des organes végétatif aériens. Tandis que la croissance racinaire finale est maintenue comme chez les témoins jusqu'à la fin de la floraison mais localisée en profondeur.*

*2. Les mécanismes de régulation des pertes en eau par essentiellement le contrôle de la surface foliaire (arrêt de croissance et accélération de la sénescence) et de façon complémentaire la régulation stomatique, sont importants et interviennent précocément. L'intensité de ces mécanismes d'évitement de la déshydratation est cohérente avec les résultats obtenus sur le bilan hydrique du sol et l'état hydrique foliaire. Les consommations moyennes en eau sont particulièrement faibles par rapport à l'intensité de la demande climatique en contre-saison chaude, alors que de l'eau semble encore disponible à un mètre de profondeur en fin de sécheresse. Le déficit hydrique foliaire chez les feuilles supérieures des tiges épiées est peu significatif dans l'essai avec rendements faibles et se développe lentement dans l'essai avec rendements élevés.*

*3. Les mécanismes potentiels de maintien de la turgescence cellulaire par ajustement osmotique ou accroissement de l'élasticité pariétale sont respectivement absents ou peu significatifs dans le cadre de mesures sur échantillon de limbes.*

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

*5 Les différences de rendements entre cultivars, en faveur du cultivar présumé "résistant"(IC30), surtout significative dans l'essai avec rendements élevés, sont essentiellement expliquées par l'allocation relative de la matière sèche vers les épis. Le cultivar HKP est désavantagé par une floraison plus tardive en début de sécheresse et une croissance végétative plus forte. Ce dernier point est en particulier observé au niveau des racines et ne se traduit pas par une quantité d'eau extraite plus élevée. Ces deux différences, phénologique et morphologique, pouvaient déjà être notées chez les traitements témoins.*

*Le deuxième objectif, directement dépendant du premier, était de préciser les facteurs déterminants que devra prendre en compte le modèle simplifié de simulation de la dépression du rendement en fonction de la contrainte hydrique. Ils peuvent se résumer en 4 points :*

*1.- l'état initial du peuplement : avec la biomasse des différents organes et le taux de floraison des talles fructifères ;*

*2.- le ralentissement de la floraison des talles fructifères et ses conséquences sur le rendement potentiel ;*

*3.- la régulation de la transpiration par la réduction de la surface foliaire et la régulation stomatique ;*

*4.- l'allocation relative des assimilats vers les épis dont le poids final constitue un bon indicateur du rendement en grains.*

*Si ces différents points ont été identifiés, les résultats expérimentaux ne démontrent pas dans le détail l'impact du déficit hydrique sur chaque processus. L'échelle d'étude est trop globale et les interactions entre processus trop nombreuses pour cela. Les plantes témoins présentent déjà des variations, indépendantes du facteur hydrique, sur les différentes réponses observées chez les plantes stressées( dynamique de floraison, sénescence foliaire, conductance stomatique). Mais ces résultats permettent à l'aide d'hypothèses simplificatrices de proposer un schéma de modélisation qui peut contribuer à une meilleure appréhension globale de la réponse d'un peuplement de mil et en retour faciliter l'orientation de recherches spécifiques sur les mécanismes clés.*



Chapitre 4 :

**MODELE DE REPONSE DE LA CROISSANCE  
DES EPIS AU DEFICIT HYDRIQUE**

the 1990s, the number of people in the UK who are aged 65 and over has increased from 10.5 million to 13.5 million (1990-2000).

There are a number of reasons why the number of people aged 65 and over has increased. One of the main reasons is that people are living longer. The life expectancy at birth in the UK has increased from 74 years in 1950 to 78 years in 2000 (Office for National Statistics, 2002).

Another reason is that people are having children later in life. This means that there are more people aged 65 and over who have children who are still alive.

There are a number of reasons why people are living longer. One of the main reasons is that people are eating healthier food and exercising more.

Another reason is that people are taking better care of themselves. This means that they are less likely to get sick and die.

There are a number of reasons why people are having children later in life. One of the main reasons is that people are wanting to have children when they are older.

Another reason is that people are wanting to have children who are still alive when they are older.

There are a number of reasons why people are eating healthier food and exercising more. One of the main reasons is that people are becoming more health conscious.

Another reason is that people are becoming more active. This means that they are doing more exercise and less sitting around.

There are a number of reasons why people are taking better care of themselves. One of the main reasons is that people are becoming more aware of their health.

Another reason is that people are becoming more responsible. This means that they are taking better care of themselves and their families.

There are a number of reasons why people are wanting to have children when they are older. One of the main reasons is that people are wanting to have children who are still alive when they are older.

Another reason is that people are wanting to have children who are still alive when they are older.

There are a number of reasons why people are wanting to have children who are still alive when they are older. One of the main reasons is that people are wanting to have children who are still alive when they are older.

Another reason is that people are wanting to have children who are still alive when they are older.

There are a number of reasons why people are becoming more health conscious. One of the main reasons is that people are becoming more aware of their health.

Another reason is that people are becoming more responsible. This means that they are taking better care of themselves and their families.

There are a number of reasons why people are becoming more active. One of the main reasons is that people are becoming more aware of their health.

Another reason is that people are becoming more responsible. This means that they are taking better care of themselves and their families.

There are a number of reasons why people are becoming more aware of their health. One of the main reasons is that people are becoming more responsible.

Another reason is that people are becoming more active. This means that they are doing more exercise and less sitting around.

There are a number of reasons why people are taking better care of themselves and their families. One of the main reasons is that people are becoming more aware of their health.

Another reason is that people are becoming more responsible. This means that they are taking better care of themselves and their families.

There are a number of reasons why people are becoming more aware of their health. One of the main reasons is that people are becoming more responsible.

Another reason is that people are becoming more active. This means that they are doing more exercise and less sitting around.

There are a number of reasons why people are becoming more responsible. One of the main reasons is that people are becoming more aware of their health.

Another reason is that people are becoming more active. This means that they are doing more exercise and less sitting around.

L'objet de ce chapitre est de proposer à partir des résultats expérimentaux et des connaissances générales, un schéma explicatif et quantifié de la stabilité relative du rendement lors d'une sécheresse en phase de remplissage du grain. La première partie précise la problématique et présente brièvement les modèles de simulation de croissance existants sur le mil. La deuxième partie décrit la structure générale du modèle proposé et les différents processus simulés. La troisième partie concernent les simulations proprement dites avec la paramétrisation, le calibrage sur les données de l'essai de 1992, un test de validation sur l'essai de 1990 et l'analyse de la sensibilité de la stabilité du rendement final à des variations des paramètres et de la structure initiale du peuplement.

## **I. INTRODUCTION**

### **1.1 Problématique**

Les résultats expérimentaux présentés dans le chapitre précédent ont mis en évidence un ensemble de facteurs déterminants la réponse d'un peuplement de mil à une sécheresse de fin de cycle :

- la biomasse des différents organes et le taux de floraison des tiges épiées en début de sécheresse ;
- le ralentissement de la floraison au cours de la sécheresse ;
- la régulation de la transpiration par réduction de la surface foliaire verte et de la conductance stomatique ;
- l'accroissement de l'allocation relative des assimilats vers les épis.

Deux questions essentielles se dégagent de ces résultats :

- Comment intégrer ces principaux facteurs dans une description du comportement global du peuplement et finalement de la diminution du rendement final ?
- Peut-on concevoir un schéma explicatif afin de raisonner l'importance relative des différents facteurs sur la stabilité du rendement ?

L'élaboration d'un modèle simplifié de simulation dynamique du peuplement est un moyen d'intégrer les hypothèses formulées et des connaissances générales qui peut à terme rendre compte des interactions entre l'état initial du système et les principales réponses physiologiques au stress hydrique (MCCREE et FERNANDEZ, 1989; MCCREE *et al.*, 1990).

## 1.2 Revue des principaux modèles existants

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

Les impacts du déficit hydrique sont traduits dans ces modèles à l'aide de "facteurs de stress", variant entre 0 et 1 en fonction de seuils de sensibilité liés au rapport entre la transpiration potentielle (donnée par la demande climatique et la surface foliaire) et la transpiration réelle (permise par l'état hydrique du sol et la colonisation racinaire). Ces facteurs multiplicatifs affectent selon la complexité du modèle un nombre plus ou moins important de fonctions de la plante : photosynthèse, croissance des différents organes,.....

Au sein des modèles SUCROS et CERES, l'inhibition de la photosynthèse est directement proportionnelle au rapport entre transpiration réelle et transpiration potentielle. Ceci revient à considérer une efficacité de l'eau constante. L'allocation de la matière sèche entre les différents organes est réalisée en fonction du stade de développement calé sur la floraison, *considérée comme ponctuelle*. La floraison et l'allocation de la matière sèche ne sont

pas spécifiquement affectées par le déficit hydrique. Une part de la biomasse des tiges (20 à 30 %) est utilisée pour le remplissage des grains (même en l'absence de contrainte). Par l'intermédiaire de ce cheminement l'inhibition de photosynthèse aboutit à une limitation du rendement. Dans la version récente de SUCROS (SUCROS2, VAN KEULEN *et al.*, 1992) l'allocation vers les racines est augmentée en situation de contrainte hydrique.

Ces modèles une fois calibrés, sont des outils performants pour analyser les potentialités de production de différentes zones pédoclimatiques, les effets d'une modification des intrants, l'intérêt de cultivars de différentes longueurs de cycle ou de différentes dates de semis (FECHTER *et al.*, 1991; DE BRUIN *et al.*, 1992). Mais ils apparaissent mal adaptés à des études plus spécifiques, plus ponctuelles. JANSEN et GOSSEYE (1986), après avoir exploré quels éléments pouvaient être apportés par le modèles SUCROS à l'étude de la réponse du mil au déficit hydrique, concluent qu'un effort particulier reste à fournir pour préciser les relations concernant les interactions entre les différents niveaux de stress hydrique et les caractéristiques phénologiques et physiologiques du mil, principalement en phase de floraison-remplissage du grain.

Dans ces conditions, il apparaissait plus opportun de développer, avec la précieuse collaboration de Laurent CURNAC, un modèle simplifié directement relié à notre problématique. Ce modèle pourra utiliser certains paramètres des modèles précités et d'autres principes de fonctionnement, issus de modèles plus centrés sur la plante (MCCREE et FERNANDEZ, 1989 ; THORNLEY, 1991b).

## 1.2 Objet spécifique du modèle

*L'objet spécifique du modèle est d'intégrer les facteurs identifiés et les connaissances générales dans un schéma quantitatif global qui aboutisse à une estimation de la décroissance finale du rendement face à une sécheresse de fin de cycle. Pour cela, il devra décrire les évolutions de la biomasse des différents organes en fonction du stock d'eau disponible dans le sol en prenant en compte les flux d'eau et de carbone dans le peuplement.*

La poursuite de cet objectif est facilitée par la simplification des conditions de l'environnement dans les expériences menées en contre-saison-chaude. Les plantes sont en effet conduites selon des conditions identiques jusqu'au moment du traitement hydrique. Ce dernier est appliqué de façon simple et contrastée (irrigation "suffisante" ou irrigation levée vers 50 % de floraison). Du point de vue climatique, les conditions sont également moins variables qu'en saison des pluies : éclaircissement relativement constant entre chaque jour, déficit moyen de saturation de l'air stable (mais deux fois plus élevé qu'en fin de saison des pluies, 3.8 contre 1.8 kPa), températures peu fluctuantes.

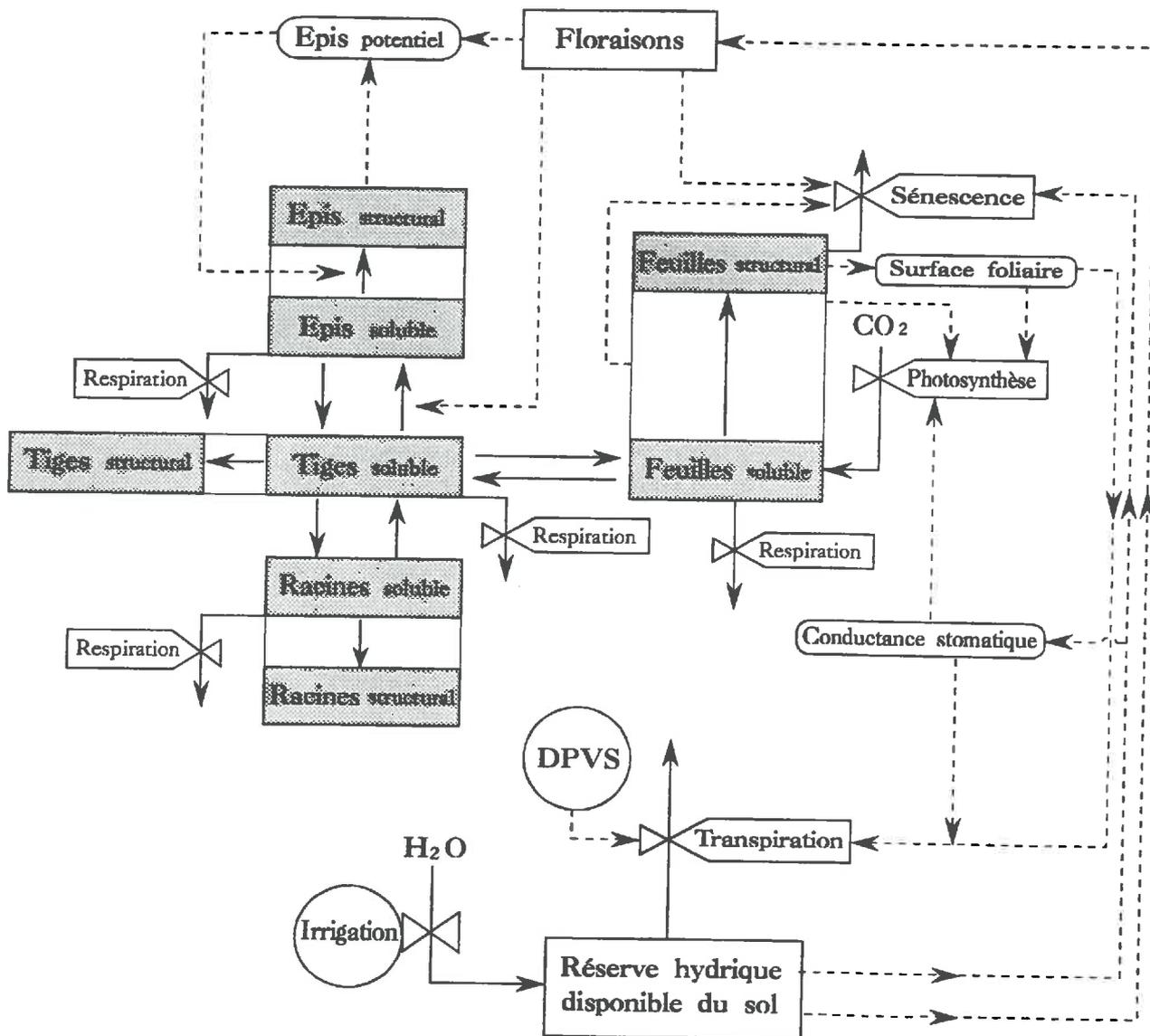
Ces conditions expérimentales nous permettent de simplifier les parties concernant le milieu. A ce titre, ce travail représente surtout le développement d'un sous-modèle plante. Et le modèle ne sera pas *directement* transposable à des situations réelles différentes de celles de nos expériences. Son but, dans un premier temps, est de structurer les observations acquises dans nos propres conditions expérimentales dans la perspective de pouvoir analyser schématiquement l'importance relative des principaux facteurs sur la stabilité de production.

## II. LE MODELE MILSTRES

### 2.1 Structure (un modèle à compartiments)

Le modèle MILSTRES simule avec un pas de temps journalier l'évolution de la biomasse de différents organes d'un peuplement de mil (par mètre carré), lors de la phase de remplissage du grain jusqu'à l'élaboration du poids d'épis final.

La figure 36 représente schématiquement le modèle en distinguant les différents types de variables. Les variables d'état qui décrivent l'état du système à un instant donné (incrites dans les rectangles) sont calculées à partir de flux de matière (lignes continues) et de flux d'information (lignes pointillées). Les variables d'entrée sont les biomasses initiales des différents organes, l'âge du peuplement, le taux de floraison des tiges épiées, le rendement potentiel en épis, la photosynthèse unitaire optimale et le stock hydrique initial.



**Fig.36 : Diagramme des flux du modèle MILSTRES.**

Les rectangles représentent les variables d'état, les cadres arrondis - les variables auxiliaires et les cercles - les variables de forçage. Les lignes continues et pointillées indiquent respectivement les flux de matière et d'information. Les valves symbolisent les processus qui influencent les flux. Quand un flux d'information provient d'un organe entier (comme les feuilles), cela signifie que c'est le rapport entre les compartiments soluble et structural qui intervient.

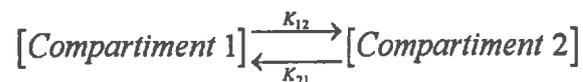
Le bilan de carbone est alors simulé chaque jour et le gain de matière sèche affecté aux différents organes en présence. Le bilan hydrique, ou plus précisément l'état du stock d'eau disponible dans le sol est calculé simultanément et peut être modulé par des arrosages.

Le point central de MILSTRES est un *sous-modèle de croissance à compartiments* (THORNLEY, 1981, 1991a, 1991b). Le poquet est divisé en 8 compartiments, à savoir : 2 compartiments ("soluble" et "structural") correspondant aux deux formes schématiquement considérées de la matière organique au sein de chacun des 4 types d'organes pris en compte (racines, tiges, feuilles, épis). Les différents compartiments ainsi définis sont "connectés" : une connection est établie lorsque deux compartiments sont capables d'échanger de la matière organique. La figure 36 permet de visualiser ces différentes connections :

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

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

En considérant, le système constitué par deux compartiments, avec  $K_{ij}$  la constante de flux du compartiment  $i$  vers le compartiment  $j$ ) :



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

Soient à l'instant  $t$ ,  $C_1$  la taille du compartiment 1,  $C_2$  celle du compartiment 2,

$$\begin{aligned} \frac{d(C_1)}{dt} &= -K_{12} \cdot C_1 + K_{21} \cdot C_2 \\ \frac{d(C_2)}{dt} &= +K_{12} \cdot C_1 - K_{21} \cdot C_2 \end{aligned}$$

En notation vectorielle, pour l'ensemble des compartiments, on peut écrire :

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

Les solutions au système d'équations différentielles linéaires sont obtenues en effectuant une intégration numérique par intervalles de temps  $\Delta t$  :

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

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

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

Sur le modèle à compartiment se greffent des échanges de carbone avec le milieu extérieur :

- des entrées par la photosynthèse au niveau de la matière organique soluble des feuilles ;
- des sorties par :
  - Respiration, au niveau de la matière organique soluble des organes ;
  - Sénescence, au niveau de la matière organique structurale des feuilles.

Les intensités de ces différents échanges sont dépendantes à chaque étape des conditions du milieu et de l'état du peuplement. L'organigramme du programme MILSTRES est représenté à la figure 37.

La structure du modèle peut permettre de distinguer la simulation de croissance de plusieurs talles en connectant les compartiments solubles des tiges entre elles.

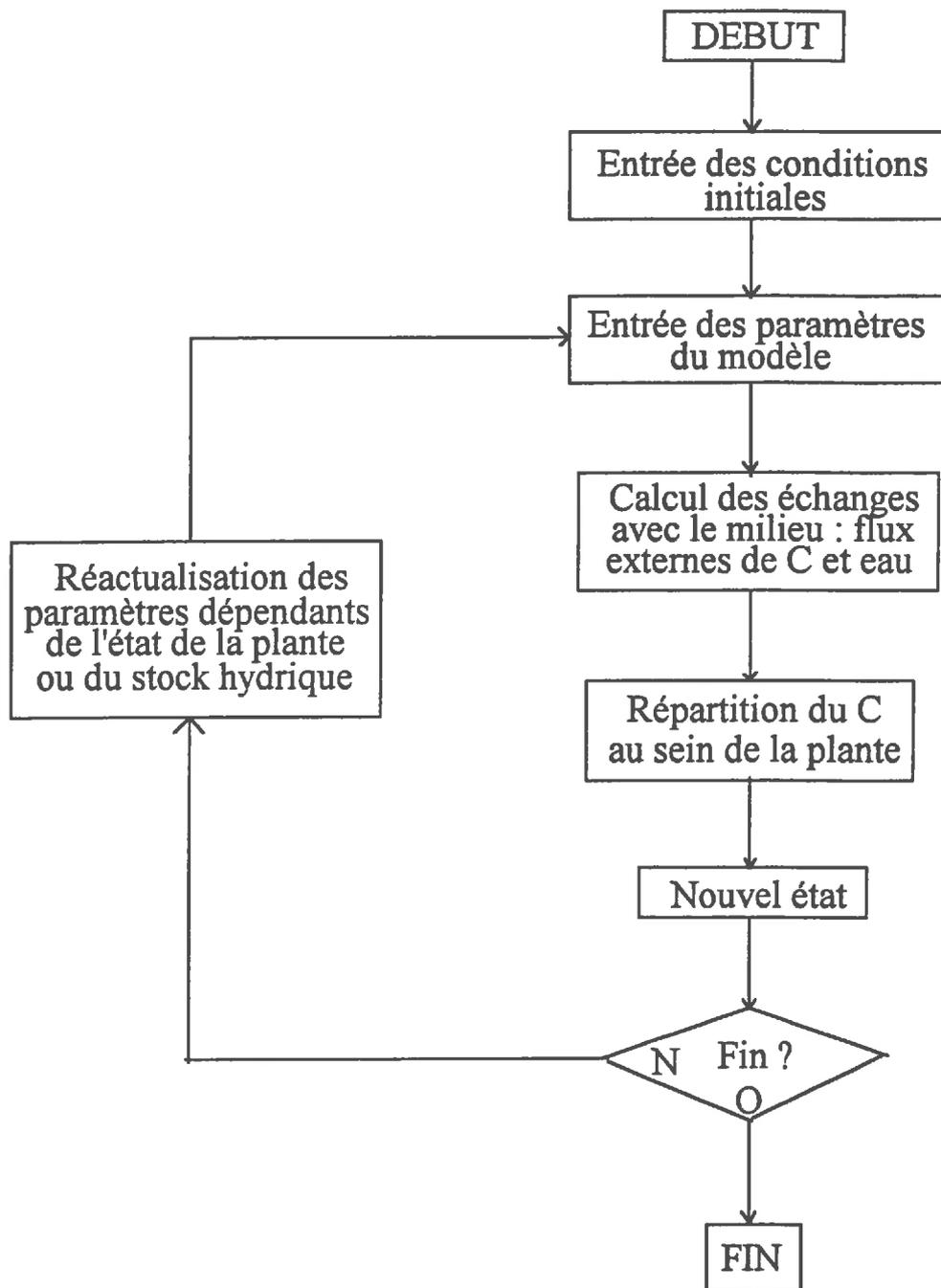


Fig. 37 : Organigramme général du programme

Les variables de sortie sont la biomasse des différents organes et le stock hydrique. L'écart entre la biomasse finale des épis et le rendement potentiel initial indique la stabilité relative du rendement (Fig.36).

## 2.2 Processus

La liste des paramètres est donnée avec les unités dans le tableau 15 en distinguant les processus.

A partir du poids secs des différents organes, le programme calcule une répartition entre biomasse structurale et soluble. Les compartiments solubles reçoivent de façon arbitraire 10 % de la masse totale de l'organe, 5 % pour les tiges. Cette répartition initiale n'a pas une importance capitale si ce n'est que les tailles des compartiments solubles doivent être relativement faibles et équilibrées au départ.

### 2.2.1 Floraison et rendement potentiel en épis

Nous avons vu que l'état de développement phénologique au moment de l'application du stress est un paramètre fondamental de la réaction du poquet. Notamment, si le stress affecte le bilan de carbone des plantes par les diverses réductions de la capacité photosynthétique qu'il entraîne, il affecte aussi le potentiel de rendement des plantes en provoquant une inhibition de la floraison et par conséquent du nombre de grains mis en place. Il est alors important de prendre en compte le stade d'avancement de la floraison au moment du stress. Les courbes de floraison des talles fructifères sont simplifiées en considérant un taux constant à partir de l'initiation. La floraison est alors décrite par deux paramètres (Figure 38) :

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

La variable entrée dans le modèle en début de simulation est le pourcentage de floraison des tiges épiées ou plus précisément montées. La date à 50% de floraison est alors calculée :

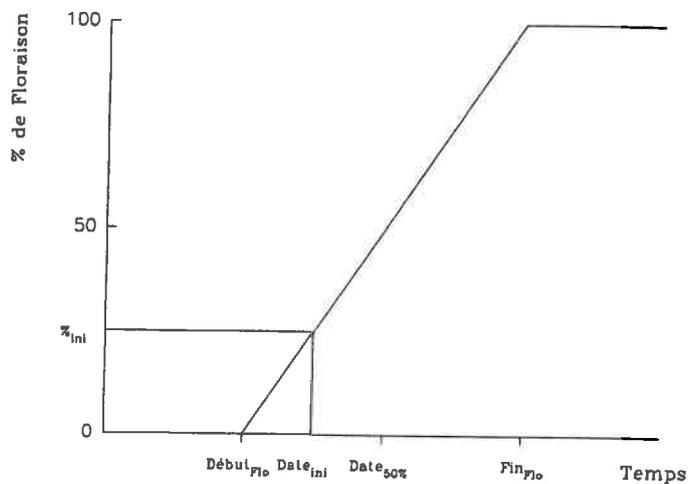
$$Date_{50\%} = Date_{initiale} + \frac{50 - \%Floraison_{initiale}}{100} \cdot Durée_{floraison}$$

**Tableau 15 : Paramètres utilisés par le modèle MILSTRES**

	valeurs et unités		bornes (avant optimisation)
<b>FLORAISON :</b>			
Durée de floraison	25	jours	
Stock hydrique seuil (début d'inhibition)	127	mm	[120-150]
Stock hydrique critique (annulation)	72	mm	[50-80]
<b>TRANSPIRATION ET STOCK HYDRIQUE DU SOL:</b>			
Stock hydrique à pF 4.2 (200cm de profondeur)	50	mm	
Stock hydrique à conductance du couvert nulle	73	mm	
Stock hydrique à la capacité au champ	175	mm	
Conductance du couvert maximale	1.76	mm j <sup>-1</sup> kPa <sup>-1</sup>	
Conductance unitaire minimale "sensible"	0.75	mm j <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> kPa <sup>-1</sup>	[0.5-0.8]
Conductance unitaire maximale	1.64	mm j <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> kPa <sup>-1</sup>	[1.1-2.1]
<b>PHOTOSYNTHESE :</b>			
Photosynthèse unitaire optimale	21.7	g MS j <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup>	[15-25]
Conductance unitaire seuil (début d'inhibition)	0.91	mm j <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> kPa <sup>-1</sup>	[0.7-1.7]
Conductance unitaire critique (annulation)	0.31	mm j <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> kPa <sup>-1</sup>	[0.3-0.7]
Rapport seuil (Feuilles soluble / F. structural)	0.29	SD	[0.1-0.25]
Rapport critique (Feuilles soluble / F. structural)	0.51	SD	[0.3-0.5]
<b>RESPIRATION :</b>			
Respiration de maintenance des racines	0.010	µg j <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup>	
Respiration de maintenance des tiges	0.015	µg j <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup>	
Respiration de maintenance des feuilles	0.030	µg j <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup>	
Respiration de maintenance des épis	0.010	µg j <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup>	
Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.72	SD	
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.69	SD	
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.72	SD	
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.74	SD	
<b>SENESCENCE FOLIAIRE:</b>			
Sénescence de base	0.071	jour <sup>-1</sup>	[0.06-0.08]
Accélération	0.21	jour <sup>-1</sup>	[0.01-0.11]
Taux de floraison déclenchant :	66%		
<b>CONSTANTES DE FLUX :</b>			
Racines structural → Racines soluble	0	jour <sup>-1</sup>	
Tiges structural → Tiges soluble	0	jour <sup>-1</sup>	
Feuilles structural → Feuilles soluble	0	jour <sup>-1</sup>	
Epis structural → Epis soluble	0	jour <sup>-1</sup>	
Racines soluble → Racines structural	2.1	jour <sup>-1</sup>	[1-2]
Tiges soluble → Tiges structural	1.6	jour <sup>-1</sup>	[1-2]
Feuilles soluble → Feuilles structural	0.74	jour <sup>-1</sup>	[1-2]
Epis soluble → Epis structural (max)	23	jour <sup>-1</sup>	[15-35]
Racines soluble → Tiges soluble	4.5	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]
Tiges soluble → Racines soluble	3.9	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]
Feuilles soluble → Tiges soluble	4.2	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]
Tiges soluble → Feuilles soluble	3.1	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]
Epis soluble → Tiges soluble	3.3	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]
Tiges soluble → Epis soluble	3.5	jour <sup>-1</sup>	[3.5-4.5]

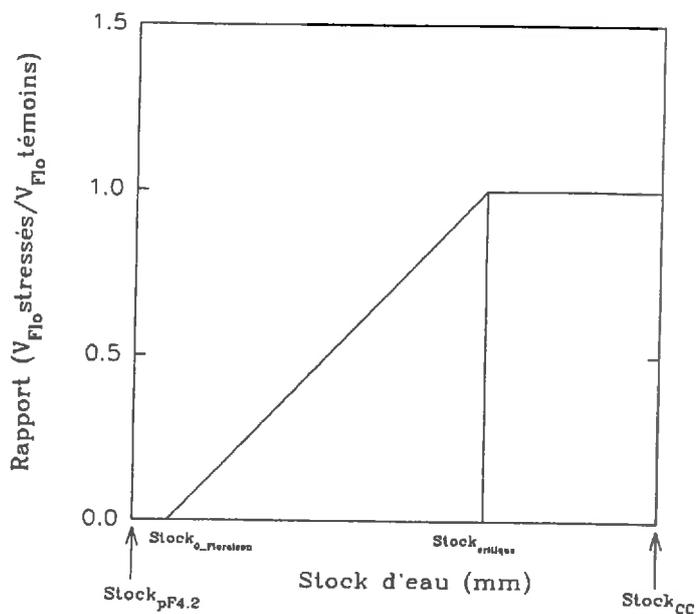
**Figure 38 : Modélisation de l'évolution de la floraison au cours du temps.**

Début<sub>F10</sub> : Date de début de floraison ; Date<sub>ini</sub> : Date de début de la simulation ;  
 %<sub>ini</sub> : Taux de floraison au début de la simulation ; Date<sub>50%</sub> : Date à 50% de floraison ;  
 Fin<sub>F10</sub> : Date de fin de floraison.



**Figure 39 : Relation entre le stock d'eau du sol et la vitesse de floraison.**

V<sub>F10</sub> : vitesse de floraison ; CC : capacité au champ ; Stock<sub>critique</sub> : à partir duquel la floraison est affectée ; Stock<sub>O\_Floraison</sub> : à partir duquel la vitesse de floraison est annulée



L'effet du déficit hydrique sur la vitesse de floraison reprend le principe des relations obtenues expérimentalement (Fig.12 et Fig.13 du troisième chapitre). La modélisation suivante a été adoptée : la vitesse en conditions témoin  $\left(\frac{100}{Durée_{floraison}}\right)$  est supposée constante durant toute la période de floraison, on considère qu'en conditions hydriques fluctuantes, la durée de floraison n'est pas modifiée, mais que la vitesse de floraison diminue à terme. La relation entre le stock d'eau et la vitesse de floraison est approchée par une relation linéaire, ajustée à partir du rapport entre la vitesse de floraison chez les plantes en conditions de stress et chez les plantes témoins (Fig.39). Deux paramètres sont utilisés pour décrire cette relation :

- Le stock d'eau critique à partir duquel le rapport des vitesse de floraison devient inférieur à 1.
- Le stock à partir duquel la vitesse de floraison est annulée.

Le potentiel de rendement en épis (estimé dans le traitement témoin) est une variable d'entrée du modèle. Chez les plants soumis à un déficit hydrique, ce potentiel de rendement est diminué du fait de l'inhibition de la floraison. Le modèle considère qu'il y a proportionnalité directe en pourcentage entre l'inhibition de la floraison et la diminution du potentiel de rendement. Pour réaliser cela, le rendement potentiel est calculé à chaque itération durant toute la période de floraison comme le produit du rendement potentiel des témoins par le taux de floraison. A la fin de cette période, le taux de floraison atteint fixera donc le potentiel de rendement.

### 2.2.2 Transpiration et stock hydrique du sol

La figure 40 donne un organigramme de la partie du programme gérant la modélisation des échanges hydriques.

Le stock d'eau initial jusqu'à la profondeur maximale supposée d'extraction racinaire est une variable d'entrée du modèle. Le stock évolue ensuite sous l'effet des apports par irrigation, des pertes par évaporation, et des prélèvements de la plante par transpiration.

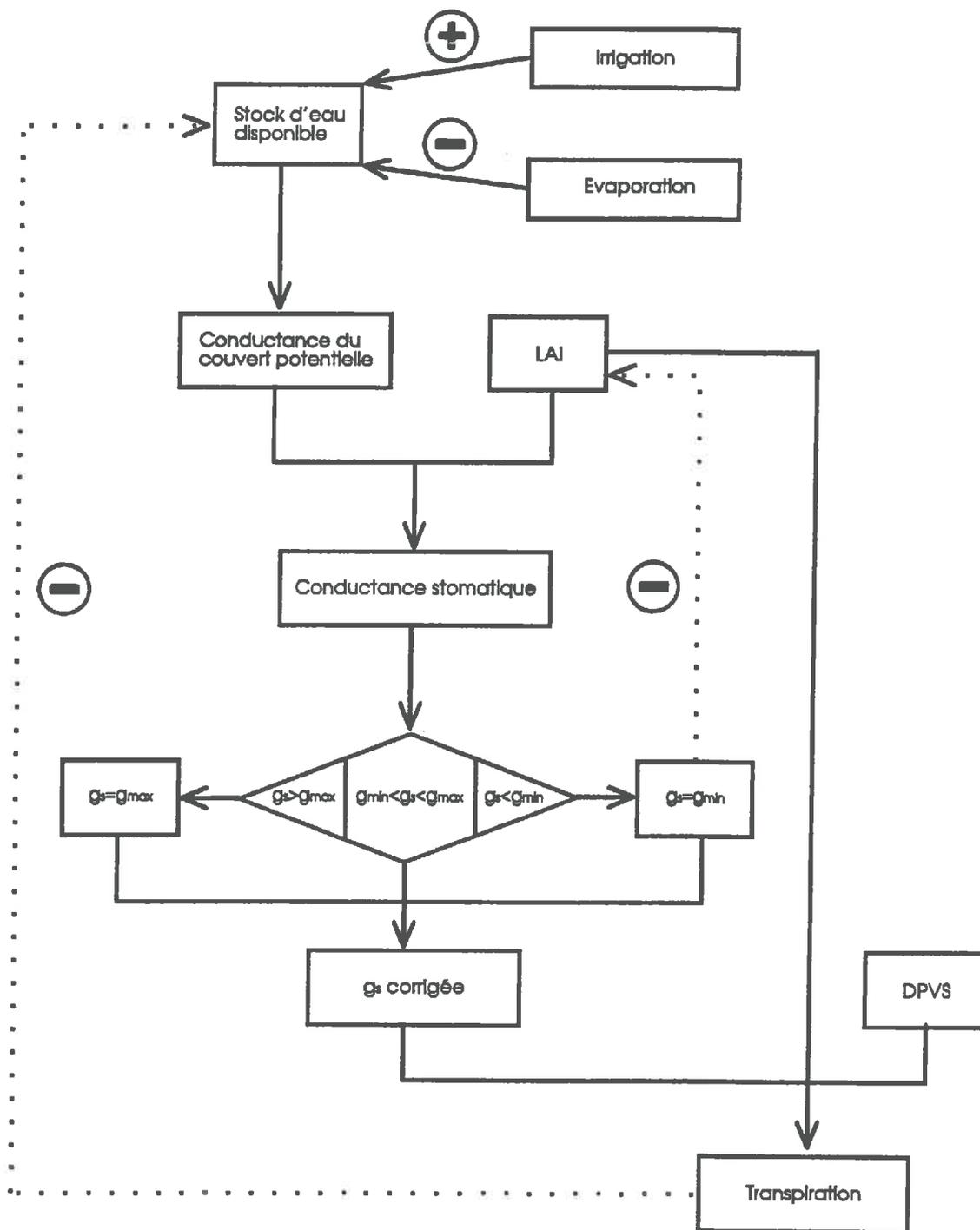


Figure 40 : Organigramme de la modélisation de la transpiration du couvert.  
 $g_s$  : conductance stomatique ;  $g_{max}$  : conductance stomatique maximale ;  $g_{min}$  : conductance stomatique minimale ("sensible").

Le pouvoir évaporant de l'air, donné par le DPVS moyen de chaque jour (moyenne entre les valeurs minimale et maximale, exprimée en kPa) est une variable ou fonction de forçage entrée en début de simulation. Cela peut être la série de valeurs journalières ou une valeur moyenne pour l'ensemble de la période (3.8 kPa dans nos conditions).

Pour les périodes de sécheresse considérées, supérieures ou égales à 15 jours, l'évaporation directe de l'eau du sol est négligée sous les poquets stressés, les horizons superficiels étant très rapidement desséchés. Chez le traitement témoin, la deuxième variable de forçage est l' "irrigation efficace", qui représente la dose d'irrigation journalière diminuée de l'évaporation.

La transpiration du couvert est dépendante du stock d'eau du sol disponible d'une part et de la surface foliaire transpirante d'autre part. La relation clé retenue pour le couplage entre état hydrique du sol et fonctionnement de la plante met en jeu la notion de conductance maximale du couvert en équilibre avec le stock d'eau disponible dans le sol, développée au § 4.4 du troisième chapitre (Fig.33 et Fig.35). La conductance du couvert est dans une première approche supposée varier de façon linéaire entre sa valeur maximale à la capacité au champ (entre 1.5 et 2 mm.j-1.kPa-1 en 1992) et son annulation pour une valeur résiduelle du stock disponible (entre 20 et 30 % de la RU sur 200 cm en 1992). Les quatre paramètres qui sont le stock hydrique à pF 4.2, le stock à la capacité au champ, la conductance maximale du couvert et la réserve résiduelle à son annulation, sont donc déterminants pour cette relation. Ce sont des paramètres du modèle qui peuvent être modifiés au démarrage du programme.

La surface foliaire verte est une variable auxiliaire du modèle, elle est calculée à chaque étape de la simulation à partir de la formule établie expérimentalement (Fig.4 du deuxième chapitre) :

$$LAI = 0.024 \cdot (\text{Poids sec de limbes verts})^{0.89}$$

où, le poids sec de limbes verts correspond à la somme des compartiments soluble et structural des feuilles (en g.m<sup>-2</sup>).

De la conductance maximale du couvert (en mm.j<sup>-1</sup>.kPa<sup>-1</sup>) et de la surface foliaire (en m<sup>2</sup>), on déduit la conductance unitaire (en mm.j<sup>-1</sup>.kPa<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>) en supposant un fonctionnement homogène du couvert :

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

La conductance unitaire calculée est alors située dans un domaine défini expérimentalement (entre 0.5 et 2.0 mm.j<sup>-1</sup>.kPa.m<sup>-2</sup> en 1992). Si la conductance calculée est supérieure à la valeur maximale (cas où le stock d'eau est élevé et le LAI faible), elle est ramenée à cette valeur. Si la conductance calculée est inférieure à la valeur minimale "sensible" (pas forcément la valeur minimale observée expérimentalement), le modèle déclenche une perte de biomasse foliaire, de telle façon que la conductance unitaire soit ramenée à son niveau sensible. Le détail de la correction par perte de biomasse est exposé au chapitre "sénescence". Nous avons alors les éléments nécessaires pour calculer la transpiration (en mm.j<sup>-1</sup>) sous sa forme la plus simple:

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

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

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

Le calcul de la transpiration utilisé par MILSTRESS suppose un couplage direct entre transpiration et conductance stomatique unitaire au niveau de la surface foliaire verte, avec un DPVS intra canopée proche du DPVS de l'air ambiant. Dans le cas de cultures plus denses, cette approximation ne serait plus valable, les échanges d'eau du couvert étant en grande partie découplés du facteur conductance (JARVIS et MC NAUGHTON 1986).

*La relation (conductance du couvert - réserve utile) établie sur les données de 1992 a été obtenue en parcourant une grande partie de la gamme de disponibilité en eau sur une profondeur de 200 cm, avec une surface foliaire initiale constituant une limite supérieure pour les cultures de mil en milieu traditionnel (LAI ≤ 2). Ce type relation n'est pas utilisée dans les modèles de simulation de croissance que nous avons pu analyser. Ainsi CERES et SUCROS traitent indépendamment le potentiel racinaire d'extraction de l'eau et la transpiration potentielle donnée par la surface foliaire et la conductance stomatique. La transpiration est alors calculée en fonction de ces deux limitations. Dans SUCROS cependant, la capacité d'extraction de l'eau du sol varie en fonction d'un seuil de la réserve en eau dépendant de l'espèce végétale considérée et de la demande évaporative.*

### 2.2.3 Photosynthèse

L'organigramme de la figure 41 résume l'ensemble du processus de calcul des échanges photosynthétiques. La photosynthèse unitaire journalière "optimale", du point de vue de la disponibilité en eau, est une variable d'entrée du modèle exprimée en  $g\ MS.j^{-1}.m^{-2}$ . Elle constitue la valeur de base pour le calcul des échanges photosynthétiques.

Elle est affectée par deux composantes : la conductance unitaire et le rapport entre les compartiments soluble et structural des feuilles. Ces deux effets sont exprimés sous forme de facteurs multiplicatifs (de 0 à 1) appliqués successivement à la photosynthèse optimale. Les effets des variations du milieu (température, éclairement) sont négligés car peu variables entre chaque jour pour la période concernée.

*-La conductance : nous considérons par approximation que le facteur d'amplification de la photosynthèse augmente de façon linéaire entre 0, valeur atteinte en-dessous d'un niveau critique de conductance, et 1 à partir d'une valeur seuil (Figure 42). Ceci revient donc à considérer que la relation entre photosynthèse et conductance est linéaire dans le domaine où la photosynthèse est limitée. Nous rejoignons ici les considérations de MONTEITH et al (1989) et de SQUIRE (1990), à savoir que l'efficacité de l'eau pondérée par le DPVS moyen est stable : autrement dit, il y a proportionnalité entre la fixation de carbone et la conductance du couvert. Les mesures d'échanges gazeux effectuées en laboratoire chez le mil tendent d'ailleurs à confirmer la validité de ce type de relation de façon instantanée à l'échelle foliaire (BOIS, 1993).*

*-L'effet du rapport des compartiments soluble et structural des feuilles* cherche à rendre compte de l'incidence de la saturation des puits sur la production des assimilats carbonés. On suppose que lorsque les puits sont inactifs (lorsque les épis ont terminé leur croissance par exemple), la teneur en matière organique soluble dans les feuilles aura tendance à augmenter et entraînera à terme par effet rétroactif une inhibition de la photosynthèse.

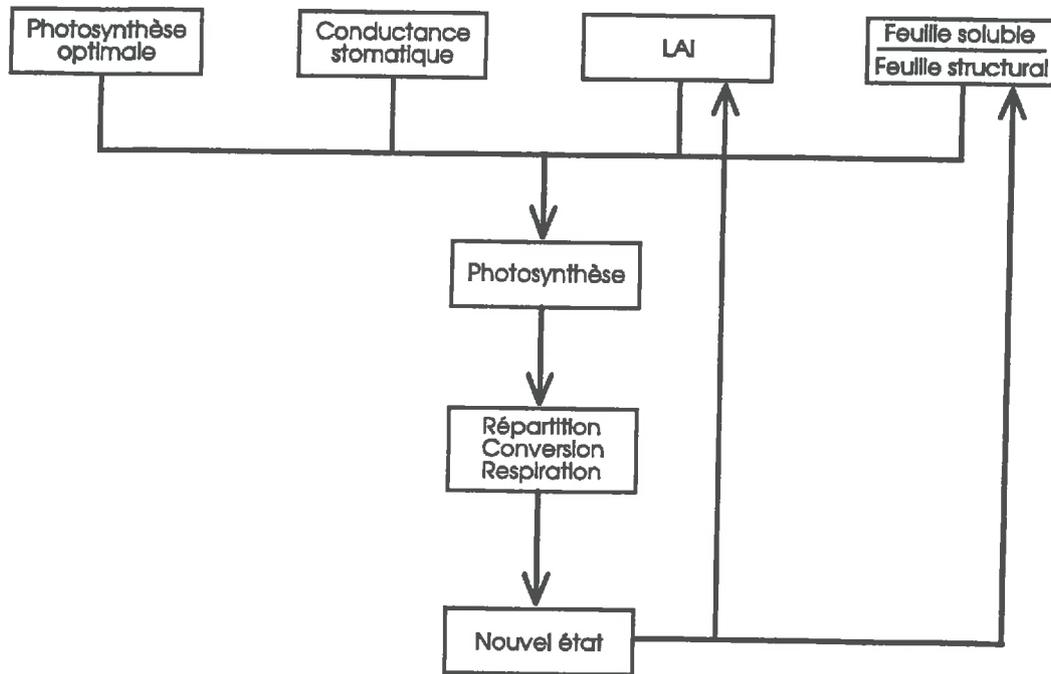


Figure 41 : Organigramme de la modélisation de la fixation de carbone

Figure 42 : Modélisation de la réponse de la photosynthèse à la conductance stomatique.  $P_n$  : photosynthèse ;  $P_{max}$  : photosynthèse maximale ;  $g_{seuil}$  : niveau de conductance à partir duquel la photosynthèse est affectée ;  $g_{critique}$  : niveau de conductance auquel la photosynthèse s'annule.

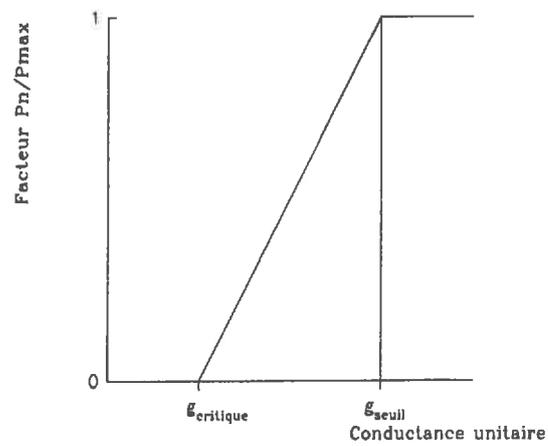
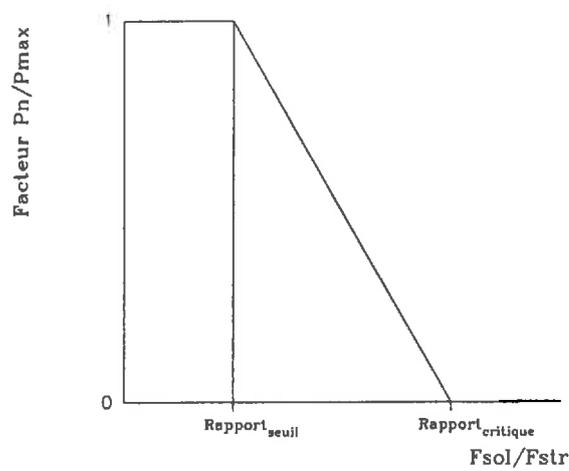


Figure 43 : Modélisation de la réponse de la photosynthèse à l'accumulation de matière sèche "soluble" dans les feuilles.  $F_{sol}$  : quantité de MS foliaire soluble ;  $F_{str}$  : quantité de MS foliaire structurale ;  $P_n$  : photosynthèse ;  $P_{max}$  : photosynthèse maximale.



Selon le principe de modélisation déjà utilisé, le facteur d'amplification de la photosynthèse varie entre 1, jusqu'à un rapport seuil, et 0 au delà d'une valeur critique du rapport (Fig.43). Suit alors le calcul de l'activité photosynthétique à l'échelle du poquet, qui alimente le compartiment foliaire soluble (en g MS.j<sup>-1</sup>):

$$\Delta \text{Feuille soluble} = \text{Photosynthèse}_{\text{optimale}} \cdot \text{Facteur}_{\text{conductance}} \cdot \text{Facteur}_{\text{Csoluble}} \cdot \text{LAI}$$

*L'inhibition de la photosynthèse parallèlement à une accumulation de sucres est un phénomène connu (AZCON BIETO 1983, FOYER 1988). Il a par ailleurs été observé que la suppression des puits provoquait une inhibition de la fixation de carbone corrélée à une accumulation de sucres solubles (CLAUSSEN et BILLER 1976). La dépendance de la photosynthèse vis à vis de l'état de la panicule a également été mise en évidence chez le mil par HENSON et MAHALAKSHMI (1985). Mais les mécanismes expliquant dans le détail l'inhibition de la photosynthèse ne sont pas encore élucidés (WARDLAW, 1990). Parmi les modèles de croissance que nous avons eu l'occasion d'analyser, seul CORNGRO, décrit par VOLTZ et RAMBAL (1987), prend en compte l'effet de la teneur en glucides solubles sur la photosynthèse.*

#### 2.2.4 Respiration

La modélisation de la respiration à l'échelle des organes végétaux reprend les principes utilisés dans le modèle SUCROS et distingue :

##### *Respiration de maintenance*

Elle est supposée proportionnelle à la masse des organes, le coefficient variant suivant l'organe concerné. Dans le programme MILSTRES, La respiration de maintenance est calculée pour chaque organe. Elle représente une diminution de carbone et donc de matière sèche qui est directement affectée au compartiment soluble de l'organe concerné :

$$\text{Respiration} = (\text{Csoluble} + \text{Cstructural}) \cdot \text{Coefficient}$$

Nous supposons que les coefficients de respiration sont stables durant toute la simulation. Cependant les coefficients peuvent varier en fonction du stade de développement et

de la température (STAHL et MCCREE, 1988), mais nous considérons que l'échelle de ces variations n'entraîne pas de modifications drastiques du bilan de carbone dans les conditions de notre étude.

#### *Respiration de croissance*

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

### **2.2.5 Sénescence foliaire**

La figure 44 résume la modélisation de la sénescence foliaire dans MILSTRESS.

La sénescence est déclenchée aux 2/3 de la floraison des tiges épiées. Elle se traduit par une diminution de biomasse foliaire verte avec un taux de base journalier et l'arrêt des flux vers la MS structurale des feuilles et des tiges

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

-Induction ou accélération de sénescence par effet hydrique, si la disponibilité en eau est telle que la conductance stomatique "calculée" est inférieure à la valeur sensible préalablement définie. La perte de surface foliaire est calculée de façon à ramener la conductance dans ses limites. Ce contrôle n'intervient cependant que si la sénescence "naturelle", qui peut être déjà induite, ne provoque pas de diminution suffisante de la biomasse foliaire.

-Accélération (seulement si la sénescence est déjà induite) de la vitesse de sénescence lorsqu'il y a accumulation de C soluble : cette fonction est introduite afin de rendre compte du fait que la sénescence peut être considérablement accélérée à la fin du remplissage des épis. La fonction qui stimule la sénescence est identique à celle qui inhibe la photosynthèse. L'amplitude de l'accélération est un paramètre du modèle (Figure 45).

### **2.2.6 Evolution des constantes de flux interne**

Nous avons mentionné lors du paragraphe précédent qu'après induction de la sénescence, il y avait arrêt de fixation de carbone par les feuilles et les tiges, ceci étant réalisé par l'annulation

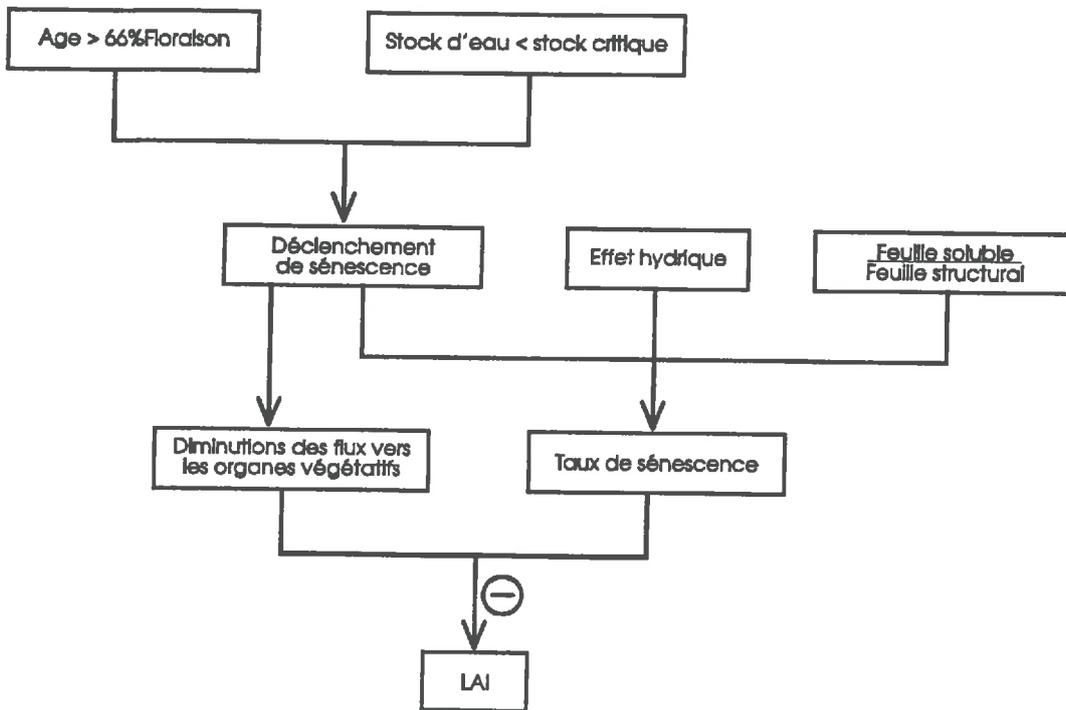


Figure 44 : Organigramme de la modélisation de la sénescence foliaire

Figure 45 : Modélisation de l'effet de l'accumulation de matière sèche "soluble" dans les feuilles sur la sénescence.  $F_{sol}$  : quantité de MS foliaire soluble ;  $F_{str}$  : quantité de MS foliaire structurale ;  $Amplitude_{max}$  : accélération maximale du taux de sénescence.

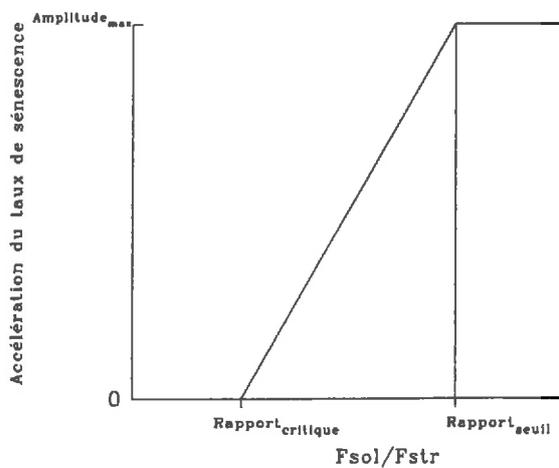
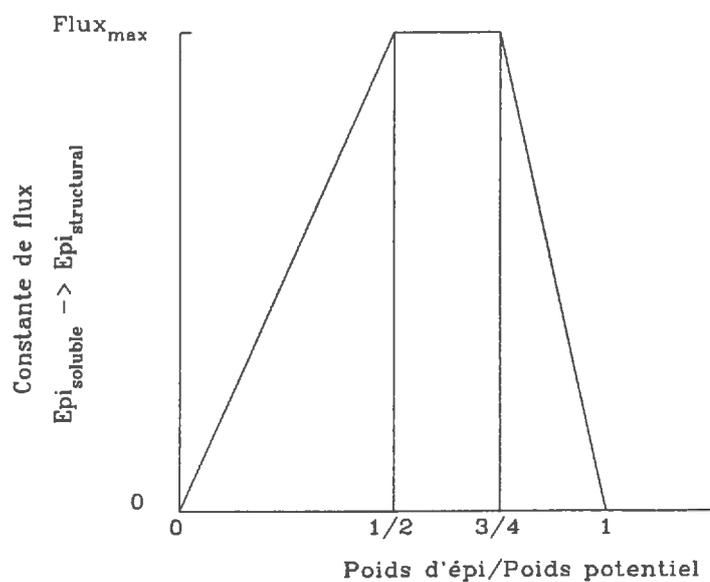


Figure 46 : Evolution de la constante de flux conditionnant la croissance des épis (flux de la MS soluble vers la MS structurale au sein des épis) en fonction du taux de remplissage des épis.  $Flux_{max}$  : valeur maximale de cette constante de flux.



de la constante de flux du compartiment soluble vers le compartiment structural de ces organes. L'arrêt de croissance des racines est induit de la même façon un peu plus tard à la fin de la floraison.

La constante de flux de la matière organique soluble vers la matière organique structurale des épis est variable. Plus les épis sont développés, plus la surface d'échange des puits que constituent les épillets avec les vaisseaux de la tige est grande et la croissance relative importante (WARDLAW, 1990). En conséquence, la constante de flux pour la fixation structurale de matière sèche est supposée proportionnelle au poids du compartiment épi structural. Cependant les épis ne peuvent pas se remplir indéfiniment et une fonction de saturation, conduisant donc à l'annulation du flux vers les épis après remplissage intégral, est élaborée. Nous avons considéré comme vraisemblable une fonction bâtie de la façon suivante (Figure 46) :

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

-Entre la moitié et les 3/4 du remplissage, la constante de flux plafonne à une valeur maximale. Ceci part de la supposition qu'après la moitié du remplissage, une partie des puits se ferment, de telle sorte que l'augmentation de masse échangeante est compensée par une chute de la demande du fait des grains remplis.

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

Cette modélisation sera importante dans une perspective d'utilisation du modèle distinguant plusieurs tiges épiées asynchrones afin de rendre compte de la compétition à l'intérieur du poquet.

La connaissance du poids maximum des épis, autrement dit du potentiel de rendement est ici très importante pour le comportement du modèle. C'est une variable d'entrée qui, chez les poquets sous contrainte, est affectée par le ralentissement de la floraison selon le schéma décrit au chapitre "floraison et rendement potentiel en épis".

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

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

## **III. SIMULATIONS**

### **3.1 Paramétrisation**

La liste des paramètres du modèle est donnée dans le tableau 15, avec les unités et les valeurs. On distingue les valeurs imposées ou fixées et les valeurs optimisées entre, ou à proximité, de bornes (précisées entre parenthèses).

#### **3.1.1 Paramètres fixés**

Les valeurs des paramètres fixés ont été mesurées expérimentalement ou tirées de la littérature.

##### *Valeurs mesurées expérimentalement*

Ce sont en premier lieu les paramètres mesurés dans l'expérience de 1992 et fixés à leur valeur moyenne, par exemple :

- la durée de floraison des tiges épiées ;
- la conductance du couvert maximale ;
- le stock en eau du sol à la conductance du couvert nulle.

Les autres paramètres de ce type proviennent de mesures complémentaires :

- le stock d'eau à pF 4.2, estimé partir de mesures sur échantillons en laboratoire pour les principaux horizons du sol ;

-- le stock d'eau à la capacité au champ sur une profondeur de 200 cm, estimé par l'intermédiaire de caractérisations hydrodynamiques.

#### *Valeurs tirées de la littérature*

Ces valeurs fixées correspondent aux coefficients de respiration de maintenance et de respiration de croissance (ou efficacités de conversion) des différents types d'organes. Les valeurs retenues sont directement celles fournies par JANSEN et GOSSEYE (1986) dans le cadre du modèle SUCROS adapté au mil.

### **3.1.2 Paramètres optimisés**

L'ordre de grandeur plus ou moins précis de ces paramètres provient des mesures expérimentales ou de la littérature. Les valeurs précises de ces paramètres seront fixées à l'intérieur des bornes définies selon la procédure générale de calibrage décrite au chapitre suivant.

#### *Ordres de grandeur mesurés*

Les mesures réalisées en 1992 donnent un ordre de grandeur de ces paramètres mais ne permettent pas de les fixer à une valeur précise. Ce sont par exemple :

- le stock d'eau en dessous duquel la floraison est affectée ;
- le taux de sénescence foliaire de base ;
- les différentes conductances unitaires (maximale, minimale "sensible", seuils pour la photosynthèse).

La photosynthèse unitaire "optimale", du point de vue de la disponibilité en eau, fait partie de ces paramètres. Dans le cadre de notre expérience, elle est estimée à partir du gain de biomasse journalier (Fig.47). Cette estimation pose des problèmes de précision, toute relative à l'échelle journalière..., de prise en compte des pertes respiratoires et de choix d'une efficacité de conversion pour passer du gain de biomasse aux échanges gazeux. Le calcul qui a conduit à une estimation de la photosynthèse (en équivalent  $\text{gMS.j}^{-1}.\text{m}^{-2}$ ) est le suivant :

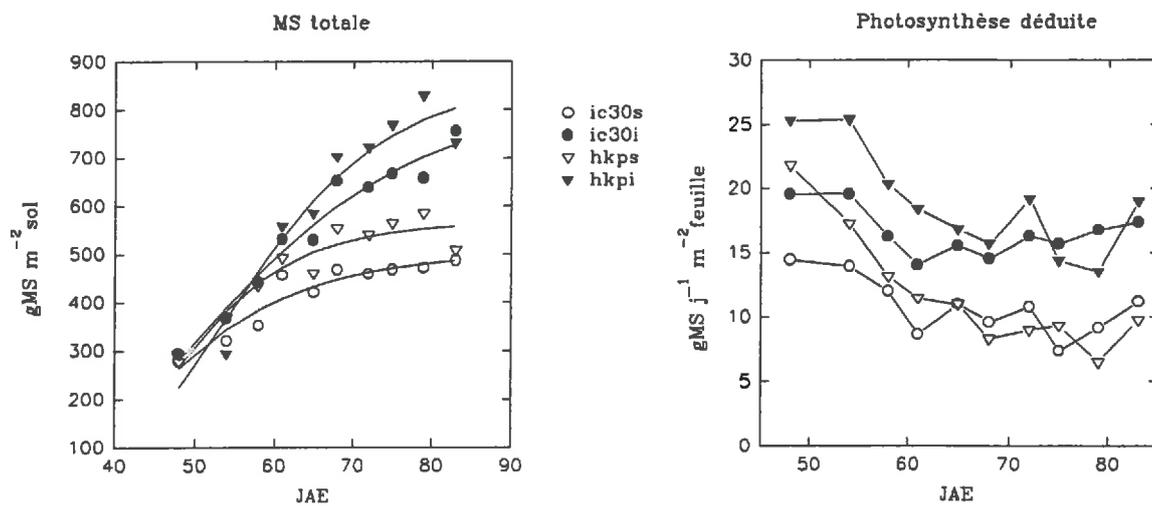


Figure 47 : Evolution de la matière sèche (MS) totale au cours du temps et estimation du niveau de photosynthèse journalière (unitaire et brute); traitements témoins (i) et traitements secs (s) des deux cultivars (ic30 et hkp) en 1992 ; JAE : jours après émergence ; le détail de l'estimation est donné dans le texte.

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

Une efficience de conversion moyenne de 0.7 a été choisie pour ce calcul et un coefficient global de respiration de maintenance de 0.05. Cette méthode ne conduit pas à une estimation très bien centrée du niveau optimal de la photosynthèse mais fournit un ordre de grandeur entre 15 et 25 gMS/jour/m<sup>2</sup> (Fig. 47).

#### *Ordres de grandeur tirés de la littérature*

Ce cas concerne les constantes de flux carboné entre compartiments. THORNLEY (1991a) donne, dans une analyse compartimentale centrée sur les cas des feuilles, une valeur de 5 jour<sup>-1</sup> pour les exportations de C soluble depuis les feuilles. C'est un ordre de grandeur que nous avons retenu pour les constantes de flux entre compartiments définissant les organes végétatifs.

#### *Ordres de grandeur purement optimisés*

Les bornes fixées avant le calibrage ne sont définies que par cohérence avec les autres paramètres du modèle. Ce sont par exemple :

- la valeur maximale de constante de flux du compartiment "Epis soluble" vers le compartiment "Epis structural" ;
- le rapport critique des compartiments "feuilles soluble"/ "feuilles structural" qui affecte la photosynthèse et la sénescence foliaire.
- L'amplitude maximale d'accélération de la sénescence foliaire engendrée par l'effet du rapport "Feuilles soluble / Feuilles structural".

## 3.2 Calibrage / Validation

### 3.2.1 Procédure de calibrage

Cette procédure permet de fixer, entre des bornes définies, une valeur précise pour les paramètres qui ne sont connus que par leur ordre de grandeur. Afin d'optimiser le fonctionnement du modèle, le but est de rechercher le jeu de valeurs qui conduit à la meilleure adéquation possible des simulations aux observations. Une procédure pour ajuster un jeu de paramètres au sein d'un modèle complexe a été développée par Laurent CURNAC à partir des algorithmes décrits par KLEPPER et ROUSE (1989). *Cette méthode requiert une connaissance assez précise a priori de l'ordre de grandeur des paramètres que l'on souhaite ajuster.* Elle procède au tir aléatoire initial d'un groupe de jeux de paramètres qu'elle améliore progressivement en tirant des jeux semi-aléatoires à partir du groupe selon un algorithme permettant une "exploration intelligente" de l'espace des paramètres (ensemble des jeux possibles compte tenu du domaine d'incertitude de chaque paramètre). Elle a été appliquée en prenant pour jeu d'observations les relevés de biomasse de 1992.

Le principe de cette méthode est le suivant :

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

- 4. Si le nouveau jeu ainsi créé manifeste un écart aux observations inférieur à celui du plus "mauvais" jeu du groupe, on exclut ce dernier et on le remplace par le nouveau.

- 5. Et on recommence le processus...

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

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

Les simulations sont comparées aux observations de 1992, qui ont servi à calibrer le modèle (Fig.48-49). Le modèle MILSTRES, avec le même jeu de paramètres rend bien compte de ces observations réalisées sur les quatre variétés-traitements. Ce résultat souligne la bonne qualité du calibrage, certainement facilité par le nombre de paramètres optimisés. La simulation est particulièrement performante en ce qui concerne la dynamique de remplissage des épis. En conditions irriguées, cette qualité repose en grande partie sur la définition du potentiel de remplissage des épis. Ce potentiel ayant été défini à partir des observations, il n'est pas étonnant que l'on arrive à une bonne description finale. Dans le cas des plants stressés, les simulations reposent sur la prise en compte de l'effet du déficit hydrique.

### **3.2.3 Simulations sur les données de 1990 (Validation)**

Avec le jeu de paramètres calibrés sur la campagne de 1992, les simulations du modèle sont comparées avec les observations de la campagne 1990 (Fig.50-51). Cela constitue un premier test du modèle dans des conditions climatiques similaires mais avec un peuplement différent (rendements témoins faibles). Les évolutions simulées par le modèle ne sont pas aberrantes par rapport aux observations. La qualité de la simulation est variable suivant l'organe concerné. Ainsi la dynamique de remplissage des épis est bien rendue, mais celle des parties vertes est moins fidèle. Logiquement, le modèle ne rend pas compte de la décroissance du poids des tiges, puisque sur la base des observations de 1992, la constante de flux du compartiment tige-structural vers le compartiment tiges-soluble a été fixée à zéro.

Fig. 48 : Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1992 - traitements témoins (I) des deux cultivars.

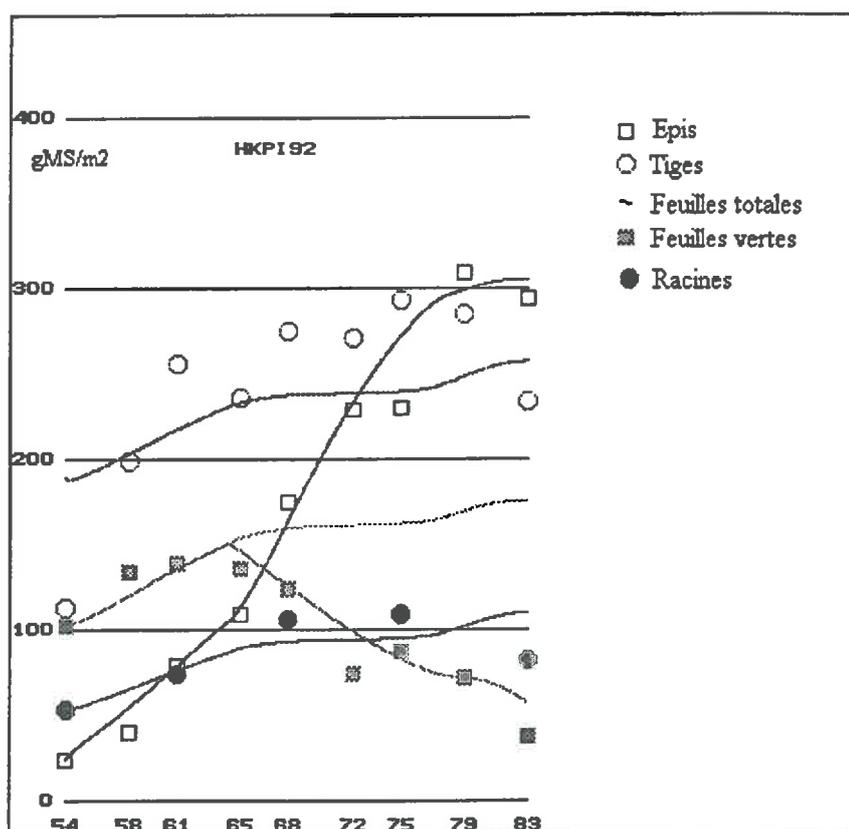
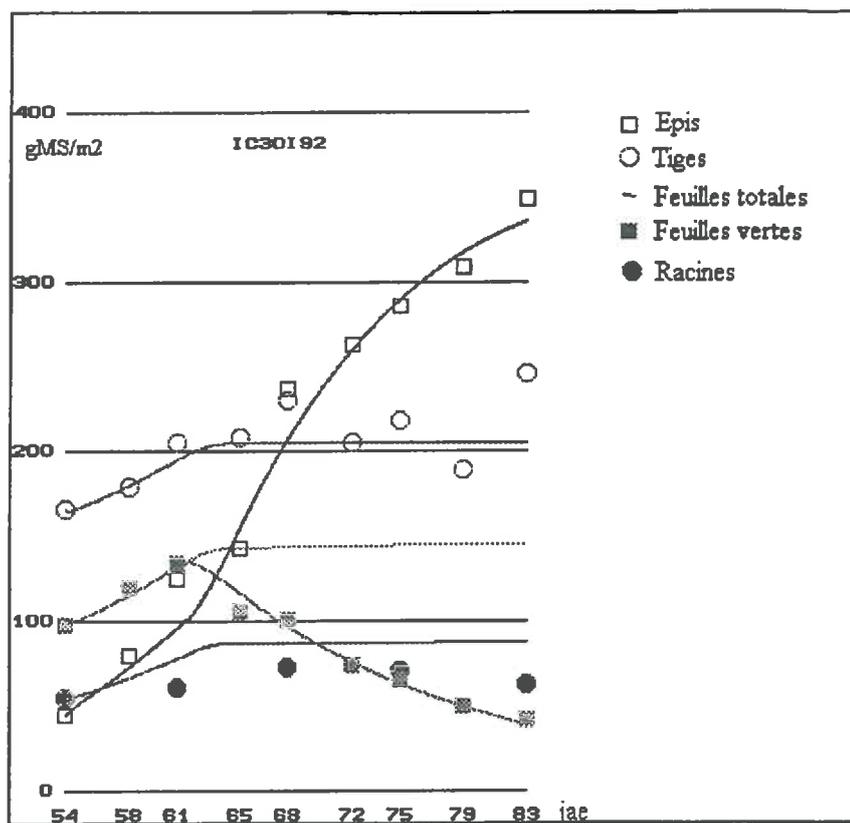


Fig. 49 : Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1992 - traitements secs de 54 à 83 jae (S) des deux cultivars.

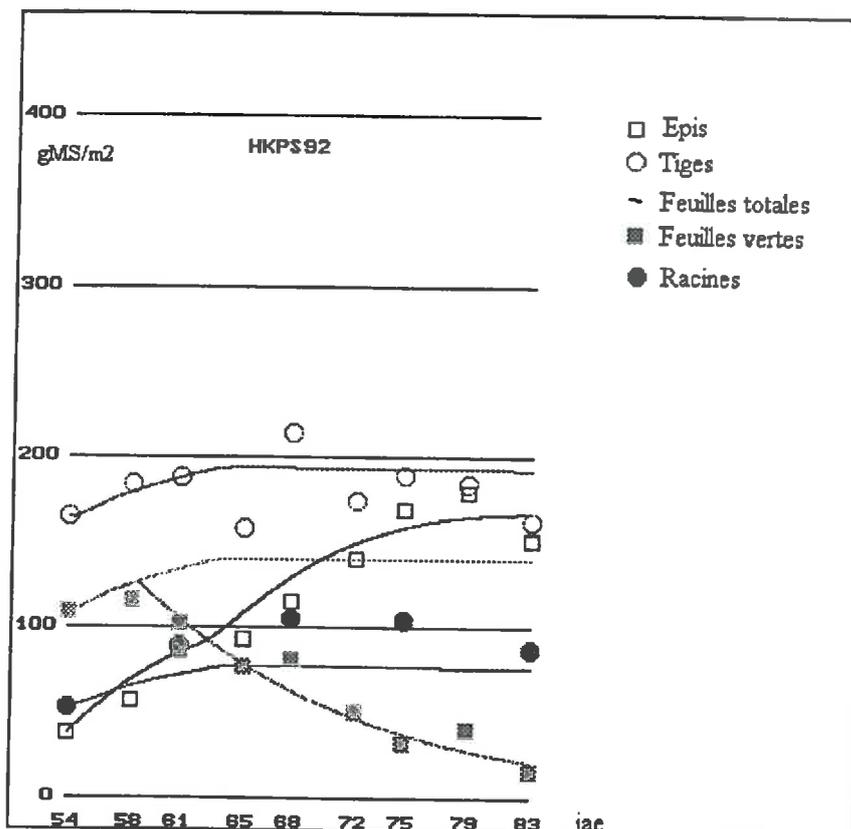
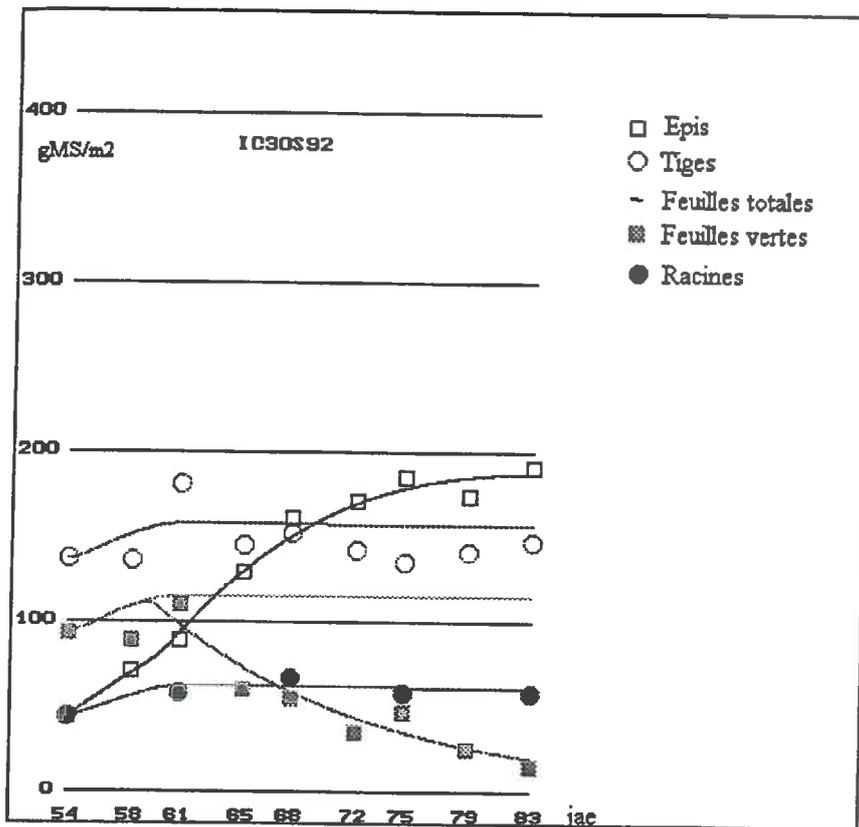


Fig. 50 : Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1990 - traitements témoins (I) des trois cultivars.

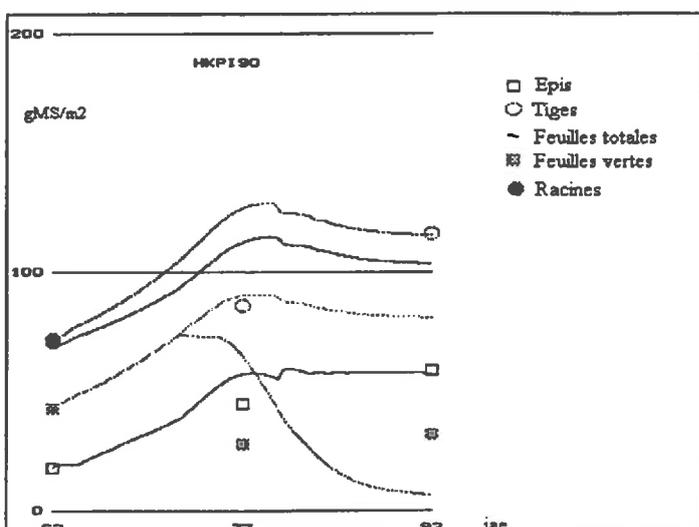
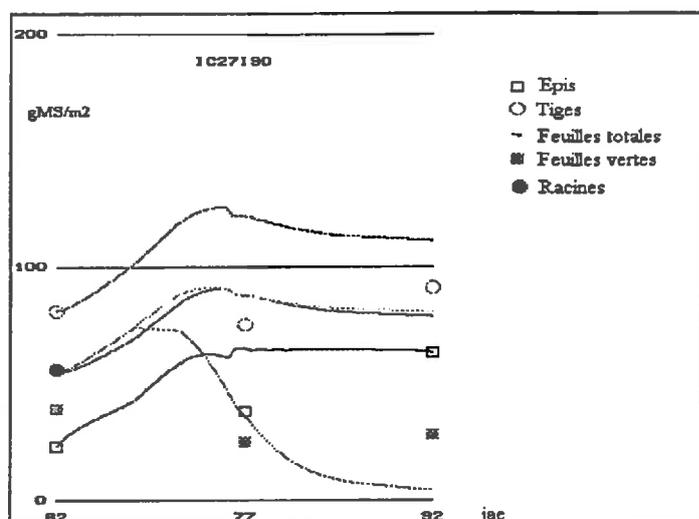
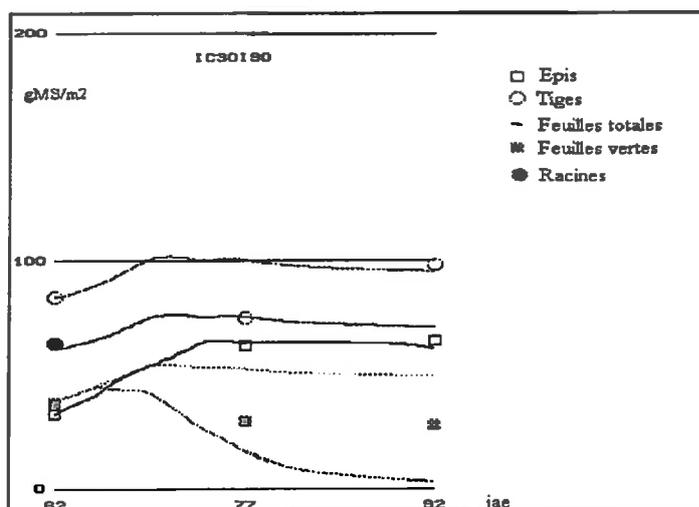
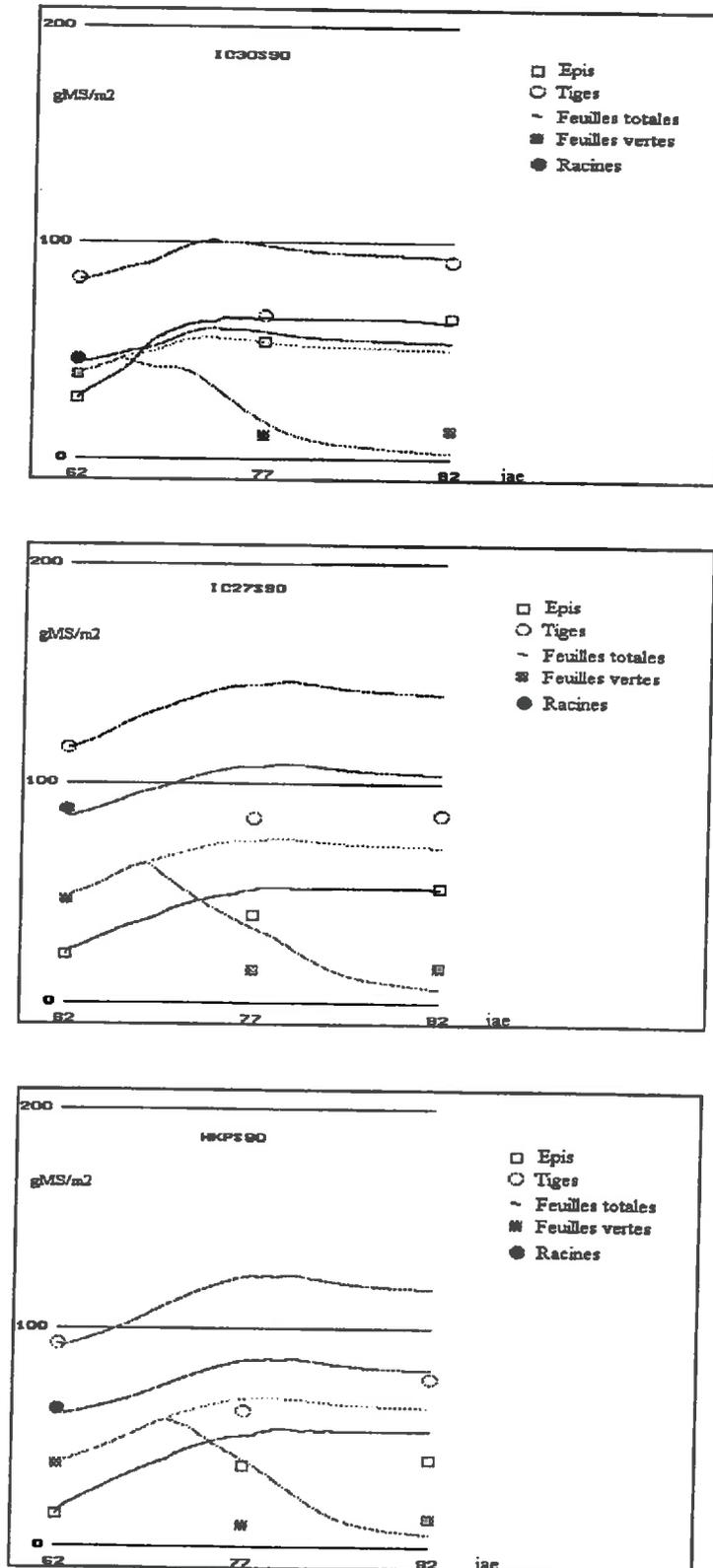


Fig. 51 : Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1990 - traitements secs entre 62 et 77 jae (S) des trois cultivars.



D'une façon générale, les conditions de l'expérimentation de 1990 étant différentes sur plusieurs aspects (réserve hydrique initiale, structure végétative, réhydratation), les explications relatives aux écart observés sont multiples.

L'objectif du modèle est la simulation du rendement en épis sous contrainte connaissant le rendement témoin, afin de prédire la stabilité relative du rendement. Sur ce point, les valeurs simulées de poids final d'épis sont proches des valeurs observées, très proches pour IC30 et IC27, et plus éloignée pour HKP. Dans l'ensemble, les résultats apparaissent relativement corrects et constituent une première validation quantitative du modèle.

### **3.3. Analyse de sensibilité du modèle MILSTRES**

#### **3.3.1 Définition des conditions initiales**

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

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

-Le DPVS : 3.8 kPa (valeur moyenne de fin de cycle en contre saison chaude).

-L'avancement de la floraison des tiges épiées au début de la contrainte : 25, 50 et 75 % de floraison.

-Le stock d'eau initial : 100 % de la réserve utile, soit un stock total de 175 mm sur 200 cm, similaire aux conditions de l'essai en 1992.

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

La biomasse initiale du peuplement ainsi que sa répartition entre organes en début de simulation sont schématiquement conditionnées deux facteurs :

- le rendement potentiel ;

- le pourcentage de floraison.

Nous nous sommes appuyés sur les résultats des campagnes 1990 et 1992 pour définir l'état d'un peuplement type. Le rendement potentiel est définie en rapportant le poids d'épi final des plantes témoins au nombre de tiges montées à la floraison. Une valeur intermédiaire entre les deux essais (30 g par tige montée à 50 % de floraison) est utilisée. Le nombre de tiges montées nous permet d' estimer la biomasse aérienne à la floraison, la biomasse moyenne par tige étant relativement stable autour de 55 g.

Les relevés de 1992 montrent que la répartition de la biomasse entre les différents organes évolue au cours de la floraison de façon significative dans la gamme explorée (25-75 %, voir figure 52). Nous nous servons de régressions linéaires effectuées sur les rapports Masses d'organes/Biomasse aérienne pour estimer la partition des organes aériens en fonction du pourcentage de floraison. La biomasse racinaire initiale est quant à elle fixée à une valeur moyenne de 15 % de la matière sèche aérienne selon les observations de 1992.

Il faudrait faire dépendre non seulement la partition, mais également la biomasse initiale du pourcentage de floraison (en tenant compte par exemple du taux de croissance moyen durant cette période). Mais le but de l'analyse présente est de tester l'effet de l'avancement de la floraison indépendamment des différences en quantité de biomasse qui l'accompagnent. Ceci afin de ne pas masquer l'effet positif ou négatif de tel ou tel stade par une différence initiale de biomasse.

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

Afin de tester la sensibilité des simulations du modèle vis à vis de faibles variations des paramètres (correspondantes à leur incertitude), nous avons analysé ce que devenait la stabilité du rendement des épis des stressés par rapport aux témoins, et ce dans deux conditions de rendement potentiel. La simulation est conduite sur les stressés en supposant un départ à 50% de floraison. Après avoir déterminé quelle stabilité du rendement était prédite à partir du jeu initial de paramètres, nous observons comment elle est affectée par des variations de 10% de la valeur de chacun des paramètres concernés (Tableaux 16 et 17).

Figure 52 : Rapport du poids des différents organes à la matière sèche aérienne totale du poquet (MSa) en fonction du taux de floraison des tiges épiées ; traitements sans contrainte hydrique des deux cultivars en 1992 (IC30 et HKP) confondus ; T : tiges, F : Feuilles, E : Epis.

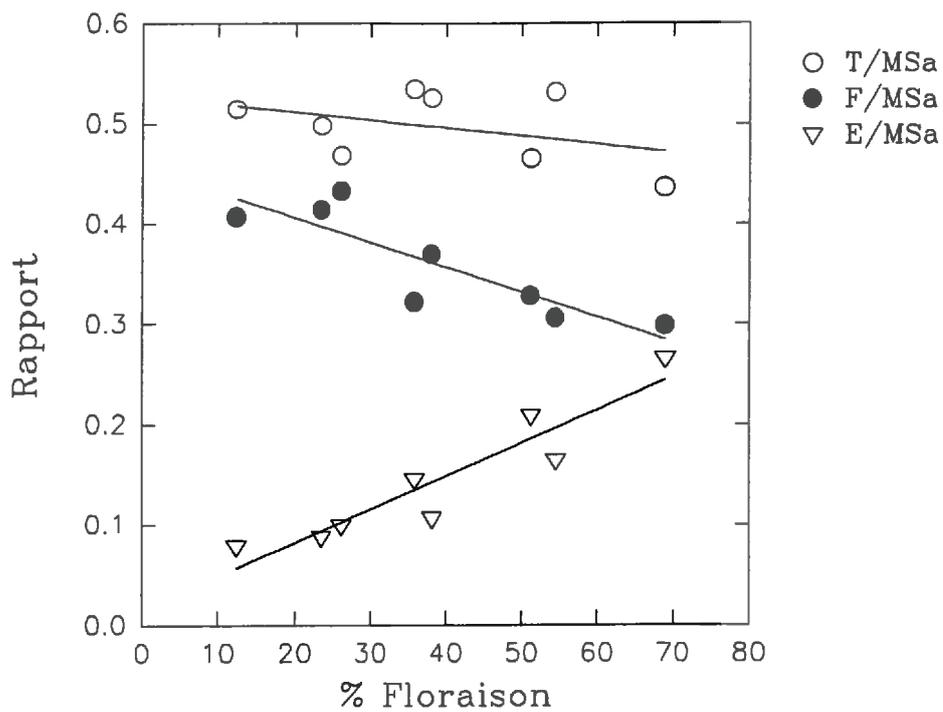


Tableau 16 : Sensibilité de la stabilité du rendement à de petites variations ( $\pm 10\%$ ) des paramètres du modèle pour un faible rendement.

Rendement potentiel (épis) :  $69 \text{ g m}^{-2}$  ; stabilité : 0.951

Paramètres testés	+ 10 %	- 10 %
Durée de floraison	0.960	0.941
<b>Stock d'eau déclenchant une inhibition de floraison</b>	<b>0.985</b>	<b>0.901</b>
Stock d'eau en-dessous duquel la floraison est annulée	0.955	0.946
Stock d'eau à pF 4.2	0.951	0.951
Stock d'eau à conductance du couvert nulle	0.951	0.951
Stock d'eau à la capacité au champ	0.937	0.964
Conductance du couvert maximale	0.960	0.944
Conductance unitaire minimale "sensible"	0.951	0.951
Conductance unitaire maximale	0.955	0.949
Photosynthèse unitaire optimale	0.955	0.948
Conductance unitaire déclenchant une inhibition de la photosynthèse	0.951	0.951
Conductance unitaire en dessous de laquelle la photosynthèse s'annule	0.951	0.951
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une inhibition de photosynthèse	0.948	0.954
Rapport Fsol/Fstr au delà duquel la photosynthèse est nulle	0.952	0.951
Coefficient de respiration de maintenance des racines	0.951	0.951
Coefficient de respiration de maintenance des tiges	0.952	0.951
Coefficient de respiration de maintenance des feuilles	0.950	0.952
Coefficient de respiration de maintenance des épis	0.952	0.950
Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.951	0.951
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.951	0.951
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.949	0.953
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.955	0.947
Taux de sénescence foliaire de base	0.957	0.944
Accélération maximale de sénescence induite par Fsol/Fstr	0.958	0.939
Constante de flux Racines structural → Racines soluble	0.951	0.951
Constante de flux Tiges structural → Tiges soluble	0.951	0.951
Constante de flux Feuilles structural → Feuilles soluble	0.951	0.951
Constante de flux Epis structural → Epis soluble	0.951	0.951
Constante de flux Racines soluble → Racines structural	0.951	0.951
Constante de flux Tiges soluble → Tiges structural	0.951	0.951
Constante de flux Feuilles soluble → Feuilles structural	0.951	0.951
Constante de flux Epis soluble → Epis structural (maximale)	0.951	0.952
Constante de flux Racines soluble → Tiges soluble	0.951	0.951
Constante de flux Tiges soluble → Racines soluble	0.951	0.951
Constante de flux Feuilles soluble → Tiges soluble	0.950	0.953
Constante de flux Tiges soluble → Feuilles soluble	0.952	0.951
Constante de flux Epis soluble → Tiges soluble	0.951	0.952
Constante de flux Tiges soluble → Epis soluble	0.951	0.952

Tableau 17 : Sensibilité de la stabilité du rendement à de petites variations ( $\pm 10\%$ ) des paramètres du modèle pour un fort rendement.

Rendement potentiel (épis) : 357 g m<sup>-2</sup> ; stabilité : 0.495

Paramètres testés	+ 10 %	- 10 %
Durée de floraison	0.502	0.490
Stock d'eau déclenchant une inhibition de floraison	0.496	0.495
Stock d'eau en-dessous duquel la floraison est annulée	0.495	0.495
Stock d'eau à pF 4.2	0.495	0.495
Stock d'eau à conductance du couvert nulle	0.495	0.495
Stock d'eau à la capacité au champ	0.505	0.488
Conductance du couvert maximale	0.488	0.501
<b>Conductance unitaire minimale "sensible"</b>	<b>0.446</b>	<b>0.537</b>
Conductance unitaire maximale	0.495	0.495
<b>Photosynthèse unitaire optimale</b>	<b>0.443</b>	<b>0.549</b>
<b>Conductance unit. déclench. une inhibition de la photosynthèse</b>	<b>0.591</b>	<b>0.426</b>
Conductance unitaire en dessous de laquelle la photosynthèse s'annule	0.505	0.485
Rapport Fsol/Fstr déclenchant une inhibition de photosynthèse	0.495	0.495
Rapport Fsol/Fstr au delà duquel la photosynthèse est nulle	0.495	0.495
Coefficient de respiration de maintenance des racines	0.500	0.491
Coefficient de respiration de maintenance des tiges	0.517	0.474
Coefficient de respiration de maintenance des feuilles	0.502	0.489
Coefficient de respiration de maintenance des épis	0.505	0.486
Efficacité de conversion des assimilats dans les racines	0.496	0.495
Efficacité de conversion des assimilats dans les tiges	0.496	0.495
Efficacité de conversion des assimilats dans les feuilles	0.495	0.495
Efficacité de conversion des assimilats dans les épis	0.480	0.510
Taux de sénescence foliaire de base	0.495	0.496
Accélération maximale de la sénescence induite par Fsol/Fstr	0.495	0.495
Constante de flux Racines structural → Racines soluble	0.495	0.495
Constante de flux Tiges structural → Tiges soluble	0.495	0.495
Constante de flux Feuilles structural → Feuilles soluble	0.495	0.495
Constante de flux Epis structural → Epis soluble	0.495	0.495
Constante de flux Racines soluble → Racines structural	0.496	0.495
Constante de flux Tiges soluble → Tiges structural	0.498	0.493
Constante de flux Feuilles soluble → Feuilles structural	0.497	0.494
Constante de flux Epis soluble → Epis structural (maximale)	0.495	0.496
Constante de flux Racines soluble → Tiges soluble	0.494	0.496
Constante de flux Tiges soluble → Racines soluble	0.497	0.494
Constante de flux Feuilles soluble → Tiges soluble	0.493	0.497
Constante de flux Tiges soluble → Feuilles soluble	0.496	0.495
Constante de flux Epis soluble → Tiges soluble	0.496	0.495
Constante de flux Tiges soluble → Epis soluble	0.491	0.500

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

- Pour un faible niveau de rendement, situation proche de l'essai de 1990, le seul paramètre sensible est le stock d'eau déclenchant une inhibition de la floraison, avec un impact de  $\pm 5\%$  sur la stabilité du rendement.

- Pour le niveau de rendement élevé, situation proche de l'essai de 1992, les trois paramètres sensibles sont par ordre d'importance: la conductance inhibant la photosynthèse ( impact  $\pm 15-20\%$ ), la conductance unitaire minimale "sensible" ( $\pm 10\%$ ) et la photosynthèse unitaire optimale ( $\pm 10\%$ ).

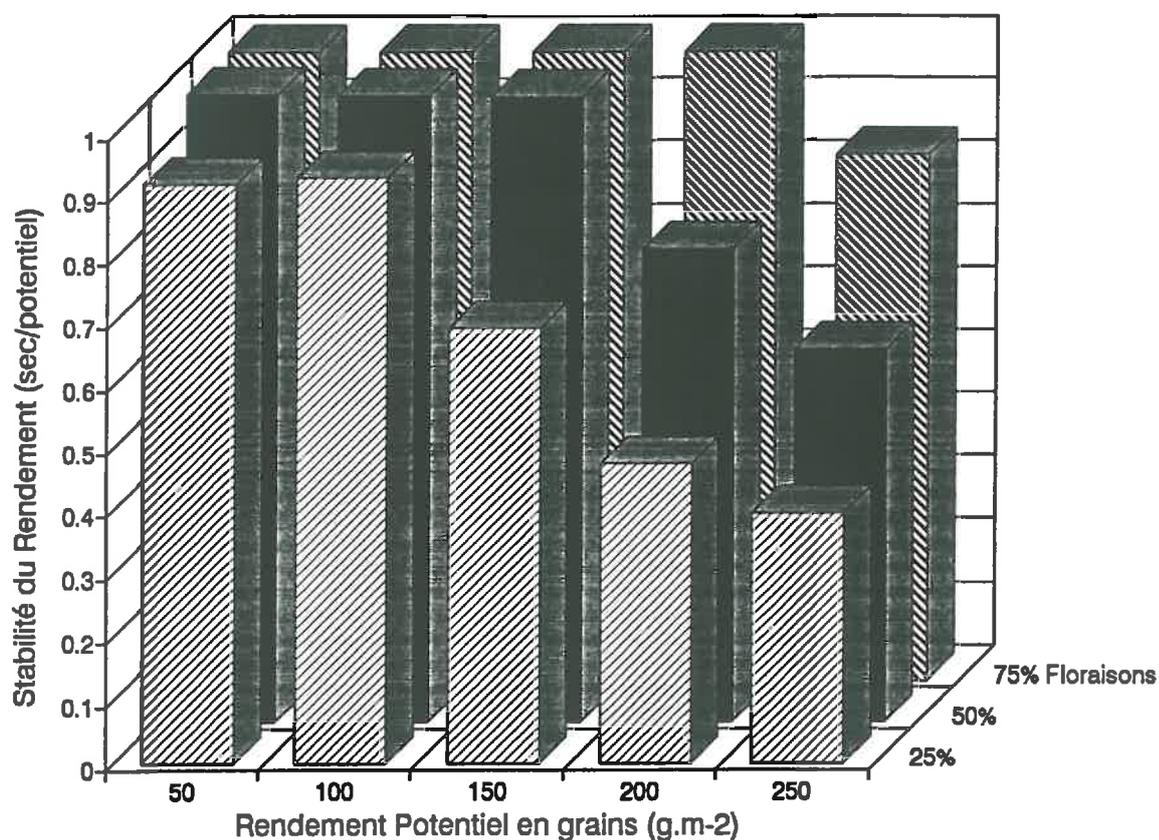
Ces observations suggèrent que pour un niveau de rendement faible le facteur sensible serait lié à la floraison, tandis que pour un niveau de rendement élevé les facteurs sensibles seraient liés à la capacité photosynthétique.

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

Le résultat final s'avère très sensible à l'état morphologique (rendement potentiel) et phénologique (pourcentage de floraison) initial du poquet (Fig.53). Les situations extrêmes sont proches des deux essais expérimentaux, surtout pour les rendements potentiels élevés, la réserve hydrique initiale correspondant plus directement à ces dernières conditions.

Pour un niveau de rendement faible, les simulations montrent essentiellement une forte stabilité du rendement. Ensuite, la stabilité relative du rendement diminue très nettement pour des rendements supérieurs à 1 tonne.ha<sup>-1</sup> avec un effet dépressif très marqué du retard à la floraison. Dans ces conditions, un effet direct de dégradation de la capacité photosynthétique s'ajoute certainement à la réduction du rendement potentiel par inhibition de la floraison, comme le suggèrent les paramètres sensibles.

**Fig. 53 : Simulation de la stabilité du rendement en fonction d'une typologie d'états initiaux du peuplement en début de sécheresse (rendement potentiel ou nombre de tiges épiées et taux de floraison) ; durée de 30 jours, stock hydrique initial à 100 % de la réserve utile et déficit journalier de pression de vapeur (DPVS) de 3.8 kPa.**



Cet effet de l'état initial du peuplement, que nous avons observé expérimentalement, peut paraître évident, mais il est souvent négligé alors qu'il constitue un élément déterminant de la stabilité du rendement.

Dans cet exemple d'analyse, nous n'avons pas intégré de facteur variétal car il n'est pas apparu de différences entre les cultivars étudiés. Mais le modèle est conçu pour pouvoir explorer l'intérêt de cultivars ou d'espèce ayant des caractéristiques (ex : réserve hydrique disponible pour les racines à la floraison) et des réponses différentes (sensibilité de la conductance du couvert et de la floraison, constante de flux carboné vers les épis) en fonction de la contrainte imposée (réserve hydrique initiale, déficit moyen de saturation de l'air).

On trouvera en Annexe un listing du programme en Pascal réalisé par Laurent Cournac.

#### IV. CONCLUSIONS

Les résultats peuvent se résumer en quatre points :

*1. Les bases d'un schéma quantifié de réponse de la croissance des épis à un déficit hydrique ont été proposées à partir des données expérimentales, de connaissances générales et d'hypothèses complémentaires.*

*2. Le modèle a été calibré sur l'essai "rendements élevés" de 1992. La simulation correcte du rendement final en épi dans l'essai "rendements faibles" de 1990 constitue une première validation. Mais les faibles diminutions de rendement dans ce dernier cas, diminue la marge d'erreur possible. Il serait donc nécessaire de conduire des validations complémentaires pour des rendements témoins plus élevés. Ce qui est en cours de réalisation au Niger.*

*3. Entre génotypes présumés "résistant" et "sensible", les simulations du modèle montrent que les différences de rendement final observées en situation de contrainte dans les deux conditions expérimentales peuvent être essentiellement expliquées par l'état morphologique (nombre de tiges épiées) et phénologique (taux de floraison) initial du peuplement.*

Les expériences ultérieures menées par l'équipe de l'ICRISAT ont d'ailleurs montré que les classifications variétales établies d'après leur indice de résistance à la sécheresse (DRI, voir le §

2.2.1 du premier chapitre) ne sont pas stables entre les différentes années de test. En 1989 en particulier, les indices affectés aux trois cultivars étudiés (IC30, IC27, HKP) étaient équivalents et neutres, c'est-à-dire dans la moyenne de l'ensemble des variétés testées (45).

*4. A l'aide du modèle, une analyse schématique de la stabilité du rendement en fonction d'une typologie d'états initiaux du peuplement a été réalisée. Ce résultat souligne les possibilités d'étudier la sensibilité de la production finale et l'importance relative des différents facteurs.*

Ces possibilités représentent une aide précieuse dans un objectif d'amélioration des techniques culturales et du matériel végétal et cela à différents niveaux.

A un niveau général par exemple, les simulations montrent clairement que pour nos conditions d'expériences (demande évaporative, réserve hydrique initiale), la stabilité du rendement diminue fortement avec l'élévation du rendement potentiel au delà de 1 tonne.ha<sup>-1</sup> et que cette diminution est exacerbée par un retard à la floraison. Pour un raisonnement en saison des pluies, l'interprétation de ces tendances doit être modulée par les remarques suivantes :

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

- Les expériences, comme les simulations ont été conduites avec des réserves en eau disponible relativement élevées (environ 125 et 90 mm), où le sol est au moins à la capacité au champ sur 150 cm.

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

Ces considérations devraient entraîner a priori en hivernage, une stabilité plus élevée des faibles rendements et pour les hauts rendements, un résultat très dépendant des conditions locales de disponibilité en eau. Ceci suggère deux idées générale, avec toutes les précautions relatives au hypothèses posées :

- 1. Pour les rendements faibles, qui représentent la moyenne en milieu paysan, la structure initiale du peuplement engendrerait déjà une forte stabilité du rendement par rapport aux risques de sécheresse en fin de cycle. Les voies de progrès seraient plus liées à une

augmentation du rendement potentiel par l'intermédiaire d'une meilleure gestion de la fertilité du sol.

- 2. Pour les rendements élevés, qui existent ponctuellement et dont l'importance relative serait accrue dans les zones les plus favorables des terroirs dans une perspective d'intensification :

L'adaptation du matériel végétal aux risques de sécheresse en fin de cycle se poserait plus directement. En connaissant les conditions locales de disponibilité en eau et les risques de déficit pluviométrique, trois aspects apparaissent importants à prendre en compte :

- caler le cycle cultural afin que les risques de sécheresse ne soient grandissant qu'après les 50 % de floraison ;

- adapter la structure initiale du peuplement aux ressources en eau disponibles à la floraison ;

- maximiser le prélèvement des ressources en eau en optimisant la morphologie initiale du système racinaire et les réponses physiologiques à la diminution de disponibilité en eau du sol.

En particulier, la précocité de réduction de la surface foliaire, observée chez les cultivars étudiés ne paraît pas optimale afin de valoriser l'eau disponible en profondeur.

A un niveau fin, le type de modèle développé peut justement permettre, après avoir été fiabilisé, d'analyser schématiquement l'intérêt de peuplements ayant des caractéristiques et des réponses différentes en fonction de la contrainte imposée.

Enfin, il est nécessaire de conclure sur le fait que l'élaboration du modèle est très récente, que sa validation est partielle et qu'il constitue pour l'instant un outil de raisonnement et d'intégration des différentes hypothèses à approfondir et améliorer.



## **CONCLUSIONS GENERALES**



## Rappel de la problématique

Au Sahel, l'accroissement démographique, la concentration urbaine et la dégradation des écosystèmes nécessitent une intensification de la culture du mil dans les zones les plus favorables des terroirs villageois. Mais l'intensification en augmentant l'investissement financier et les besoins en eau des cultures accroît les risques liés aux aléas pluviométriques particulièrement importants en début et fin de cycle. Si en phase d'installation il existe une alternative de nouveau semis largement utilisée par les paysans, en phase de remplissage du grain la réponse du peuplement végétal est la seule issue, déterminante pour le rendement final. Dans ces conditions, *la connaissance du modèle d'adaptation du mil, par conséquent des facteurs de stabilité du rendement, constitue une aide précieuse dans un objectif d'amélioration des techniques culturales et du matériel végétal*. Les mécanismes adaptatifs cités dans la bibliographie sont nombreux mais leur importance en condition de culture (proche du système traditionnel) et leur relation avec le rendement en grains ne sont pas clairement connues (WINKEL et DO, 1992).

## Objectif et démarche adoptée

*L'objectif central de ce travail était d'améliorer la connaissance des réponses d'un peuplement de mil à un déficit hydrique de fin de cycle* par une approche globale hiérarchisant les mécanismes et recherchant les liens avec la stabilité de la production finale. L'objectif final est de contribuer à l'élaboration d'un schéma quantifié de la réponse du peuplement, outil d'intégration des différentes hypothèses. A terme, cela représente un moyen de rendre compte des interactions entre l'état initial du système sol-plante et les réponses physiologiques à la sécheresse, qui conduisent à un degré relatif de stabilité du rendement final.

La démarche expérimentale est une étude comparée à un témoin du comportement de cultivars présumés "résistant" et "sensible" (terminal Drought Resistance Index de Bidinger et al., 1987; Fussel et al., 1991; ICRISAT) face à une période sèche d'au moins 15 jours débutant à la floraison et imposée en contre-saison chaude, les conditions de peuplement étant proches du milieu paysan (semis en poquet et 3 plantes par m<sup>2</sup>). Les différences d'état initial ou de

rendement potentiel des plantes sont créées par des conditions contrastées de fertilité du sol : faible lors du premier essai en 1990 et améliorée lors du deuxième essai en 1992.

### Résultats acquis

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

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

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

- 1- Le déficit hydrique provoque un *accroissement de l'allocation relative* de la matière sèche produite vers les panicules.
- 2- Les mécanismes de régulation des pertes en eau sont importants et interviennent précocement. Ce sont essentiellement le *contrôle de la surface foliaire verte*, par arrêt de croissance et accélération de la sénescence, et de façon complémentaire la régulation stomatique.
- 3- Les mécanismes potentiels de *maintien de la turgescence cellulaire* par ajustement osmotique ou accroissement de l'élasticité pariétale sont respectivement *absents* ou peu significatifs dans le cadre de mesures sur échantillons de limbes.
- 4- La *sensibilité protoplasmique à la déshydratation* (estimée par la fuite d'électrolytes après un stress osmotique de -2.5 MPa) est *équivalente* entre cultivars présumés "résistant" ou "sensible" et, elle *ne varie pas* sous l'effet du déficit hydrique.

Les recherches complémentaires effectuées en laboratoire sur différents processus ou paramètres physiologiques (photosynthèse, conductance stomatique, activités enzymatiques, sensibilité protoplasmique) par J.F. BOIS et l'équipe du Professeur LOUGUET montrent

également l'absence de différences entre ces cultivars. De plus, l'équipe du Professeur LOUGUET conclue que les mils étudiés ont une *faible tolérance protoplasmique à la déshydratation*, en particulier par rapport à des cultivars de sorgho.

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

Ces résultats soulignent dans le cas du mil la *prédominance des mécanismes d'évitement* de la sécheresse au niveau du peuplement (réduction de la surface foliaire et accroissement de l'allocation relative des assimilats), mécanismes qui ont été les moins étudiés dans la bibliographie sur le mil.

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

1. La *floraison des talles fructifères* qui s'étale globalement sur 25 jours (entre 45 et 70 jours après émergence) conditionne la mise en place du nombre de grains et par conséquent le rendement "potentiel" (réalisé par les plantes témoins). La floraison s'avère sensible au déficit hydrique du sol. La diminution de la disponibilité en eau provoque un ralentissement de la floraison, représenté par le rapport des vitesses de floraison entre poquets stressés et poquets témoins. Dans le modèle, cette relation est utilisée directement et le taux de floraison

atteint réduit alors proportionnellement le potentiel de rendement initial en épis (estimé sur les témoins).

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

En résumé, par ces *deux principes de régulation*, le modèle décrit chez le mil *un système de réponse précoce à la diminution de la disponibilité en eau pour les racines*, qui tend à assurer le remplissage des grains déjà en place par le ralentissement de la floraison des brins tardifs (évitement de la compétition entre puits carbonés en amont) et l'accélération de la sénescence foliaire (évitement de la compétition pour l'eau en aval).

Avec le même jeu de paramètres (calibrés sur l'essai "rendement élevé" de 1992), le modèle simule correctement la croissance des épis sous contrainte hydrique des différents cultivars dans les deux situations expérimentales extrêmes. Les rendements témoins en épis et les degrés de stabilité étaient respectivement de 62 g.m<sup>-2</sup> et 87 % en 1990, 320 g.m<sup>-2</sup> et 53 % en 1992. Entre géotypes présumés "résistant" et sensible", ces simulations du modèle montrent que les différences de rendement final observées en situation de déficit hydrique pour les deux conditions expérimentales peuvent être essentiellement expliquées par l'état morphologique (nombre de tiges épiées) et phénologique (pourcentage de floraison) initial du peuplement. En l'occurrence, pour un même nombre de tiges épiées (3 en 1990 et 9.5 en 1992), un décalage de quelques jours sur la date à 50 % de floraison avantage significativement le

cultivar "précoce". L'avancement de la floraison engendre un poids d'épis initial plus élevé et une allocation de la matière sèche vers les épis plus importante.

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

## Limites

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

réaction. L'effet des températures maximales particulièrement élevées en contre-saison chaude apparaît comme l'aspect le plus mal connu des conditions d'expérience. Il amplifie vraisemblablement la sensibilité de la floraison au déficit hydrique. *En résumé, on peut déjà retenir que les réponses au déficit hydrique obtenues en contre-saison chaude sont certainement amplifiées par rapport à l'hivernage*, où une période sèche "significative", pour son impact sur le peuplement, serait plutôt d'une dizaine de jours. Mais les principes retenus sont cohérents avec les observations des agronomes en saison des pluies.

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

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

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

La stabilité du rendement est le produit d'une **interaction complexe** entre l'état initial du système sol-plante et les réponses des différents processus physiologiques au dessèchement du

sol. Le rôle de l'**état initial du système** a été jusqu'à présent relativement négligé alors qu'il constitue vraisemblablement l'élément le plus important de la stabilité du rendement. L'attribution d'un indice de "résistance à la sécheresse" fondé sur le rendement final à un cultivar n'a pas vraiment de sens en dehors de l'expérience qui l'a précisément établi. En plein champ, il faudrait chercher à caractériser les cultivars ou les espèces par rapport à un **état initial du peuplement** et par l'intermédiaire d'un jeu de paramètres fonctionnels définissant les **courbes de réponse** des différents processus. Il serait par exemple intéressant, après avoir amélioré la fiabilité du modèle, de conduire une expérience similaire comparant des cultivars d'espèces comme le mil, le sorgho ou le maïs, et d'analyser les **jeux de paramètres** obtenus. La possibilité de pouvoir relier l'allure des courbes de réponse comme celle de la sénescence foliaire à des caractéristiques mesurables en laboratoire est à approfondir.

*En conclusion finale*, nous espérons que ce travail aura contribué à une meilleure connaissance des réponses d'un peuplement de mil à une sécheresse en phase de remplissage du grain. L'étude menée a essentiellement permis dans un premier temps de hiérarchiser plusieurs caractères et mécanismes potentiels d'adaptation à la sécheresse, définie *in fine* par la stabilité de la production finale. Dans un deuxième temps, un schéma quantifié de la réponse du peuplement est proposé comme un pas vers une vision d'ensemble, interactive du système étudié afin de pouvoir raisonner à terme l'impact des principaux facteurs sur la stabilité relative du rendement final. Cette deuxième étape constitue dans cette étude un essai exploratoire à développer et approfondir.



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

the first two years of life. The first year of life is the most critical period for the development of the brain.

The second year of life is the most critical period for the development of the brain.

The third year of life is the most critical period for the development of the brain.

The fourth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The fifth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The sixth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The seventh year of life is the most critical period for the development of the brain.

The eighth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The ninth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The tenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The eleventh year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twelfth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The thirteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The fourteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The fifteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The sixteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The seventeenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The eighteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The nineteenth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twentieth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twenty-first year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twenty-second year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twenty-third year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twenty-fourth year of life is the most critical period for the development of the brain.

The twenty-fifth year of life is the most critical period for the development of the brain.

- ADJAHOSSOU F., LOUGUET P. ET VIERA DA SILVA J, 1984.** Corrélation entre les résistances stomatiques de divers croisements de palmier à huile (*Elaeis guineensis Jacq.*) et la tolérance à la sécheresse. *Oecol. Plant.*, 5 : 163-178.
- ANNEROSE D., 1990.** Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea L.*) cultivée au Sénégal. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 7, 282 p.
- AZAM-ALI S.N., 1983.** Seasonal estimates of transpiration from a millet crop using a porometer. *Agric. Meteor.*, 30 : 13-24.
- AZAM-ALI S.N., GREGORY P.J. and MONTEITH J.L., 1984.** Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) grown on stored water. I. Growth of roots and shoots. II. Water use, light interception and dry matter production. *Expl. Agric.*, 20 : 203-214, 215-224.
- AZCON BIETO J., 1983.** Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 73 : 681-686.
- BALA SUBRAMANIAN V. and MAHESWARI M., 1989.** Comparison of physiological responses of pearl millet and sorghum to water stress. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*, 99 : 517-522.
- BANQUE MONDIALE, 1989.** Sub-Saharan Africa : From crisis to sustainable growth. The World Bank, Washington D.C. USA, 300 p.
- BATCHO E., DAOUDA OUSMANE S., DO F., ANNEROSE D., KHALFAOUI J.L., FOFANA A., LAFFRAY D., LOUGUET P., 1990.** Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil. *ACCT, Rev. Rés. Amélior. Prod. Agric. Milieu Aride*, 2 : 51-65.
- BEGG J.E. and TURNER N.C., 1976.** Crop water deficits. *Adv. Agron.*, 28 : 161-217.
- BEGG J.E., 1965.** High photosynthetic efficiency in a low latitude environment. *Nature, Lond.*, 205 : 1025-1026.
- BERGER A. , 1969.** Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus Annuus L.* *Oecol. Plant.*, 4 : 123 : 154.
- BERGER A., 1973.** Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion des stomates, indicateurs de l'état hydrique de la plante. In : Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes Coll. Uppsala 1970, R.O. SLATYER ed., UNESCO, Paris, pp. 201-212.

- BIDINGER F.R., Mahalakshmi V. and Rao G.D.P., 1987.** Assesment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). I. Factors affecting yields under stress. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 38 : 37-48, 49-59.
- BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., TALUKDAR B.S. and ALAGARSWAMY G., 1982.** Improvement of drought resistance in pearl millet. *In* : Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice, IRRI (Ed.), Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 357-375.
- BIDINGER F.R., MUSGRAVE R.B. AND FISHER R.A., 1977.** Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270 : 431-433.
- BIELER P., 1992.** Agronomic and physiological aspects of post-flowering drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the Sahel. Doctor thesis of Natural Science, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, 103 p.
- BIERHUIZEN J.F. and SLATYER R.O., 1965.** Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO<sub>2</sub> in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric. Meteorol.* 2 : 259-270.
- BILQUEZ A.F., 1975.** Amélioration des mils au Sénégal. Rapport de synthèse, 57 p.
- BISWAS A.K. and Mandal S.K., 1987.** Whole plant senescence in *Pennisetum typhoides* : implication of source-sink relationships. *J. Plant Physiol.*, 127 : 371-377.
- BLACK C.R. and SQUIRE G.R., 1979.** Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.) and groundnut (*Arachis hypogaea*). *J. Exp. Bot.*, 30 : 935-945.
- BLUM A. and SULLIVAN C.Y., 1986.** The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Ann. Bot.*, 57 : 835-846.
- BLUM A., MAYER J. and GOZLAN G., 1983.** Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant Cell Environ.*, 6 : 219-225.
- BOIS JF., 1993.** Effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse du mil. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 161-173.
- BRENNER A.J., JARVIS P.G. et VANDENBELT R.J., 1991.** Transpiration from a neem windbreak in the Sahel. *In* : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone": proceedings of the Niamey Workshop,

February 1991. M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publ. no. 199, pp. 375-385.

**BRUCKLER L., LAFOLIE F. and TARDIEU F., 1991.** Modeling root water potential and soil-root water transport. 2. Field comparisons. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55 : 1213-1220.

**CABALLE G., BERGER A., SALAGER J.L & COUDURIER TH., 1994.** Daily water fluxes and water balance in two rain forest lianas of Southern Cameroon. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 49 : 97-105.

**CABIBEL B. et DO F., 1991.** Mesures thermiques des flux de sève dans les troncs et les racines et fonctionnement hydrique des arbres : I. Analyse théorique des erreurs sur la mesure des flux et validation des mesures en présence de gradients thermiques extérieurs. *Agron. ser. bioclim.*, 11 : 669-678.

**CABIBEL B. et DO F., 1991.** Mesures thermiques des flux de sève dans les troncs et les racines et fonctionnement hydrique des arbres : II. Evolution dans le temps des flux de sève et comportement hydrique des arbres en présence ou non d'une irrigation localisée. *Agron. ser. bioclim.*, 11 : 757-766.

**CANALE N., OUARZANE A., PRIEUR P., DESAGHIER S., NUNES DE PINHIO L., LAFFRAY D. et LOUGUET P., 1991.** Effects of water stress on phospho-enol-pyruvate carboxylase of Pearl millet and Sorghum cultivars. *Plant Sciences today*, INRA Ed., Paris, La Colle sur Loup. Les Colloques, no. 59, 261.

**CARBERRY P.S., CAMPBELL L.C. and BIDINGER F.R., 1985.** The growth and development of pearl millet as affected by plant population. *Field Crops Res.*, 11 : 193-205.

**CHAMARD P., 1993.** Environnement et développement au Sahel. *Sécheresse*, 4 : 17-23.

**CHAPIN F.S., 1991.** Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41: 29-36.

**CHEESEMAN J.M., 1991.** PATCHY : simulating and visualizing the effects of stomatal patchiness on photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange studies. *Plant Cell Env.*, 14 : 593-599.

**CHOPART J.L., 1980.** Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (Arachide, Mil, Sorgho, Riz pluvial). Thèse Doc. Ing., Inst. Nat. Polytech., Toulouse, 160 p. + annexes.

**CHOPART J.L., 1983.** Etude du système racinaire du mil (*Pennisetum typhoides*) dans un sol sableux du Sénégal. *Agron. Trop.*, 38 : 37-51.

- C.I.L.S.S, 1987.** Les politiques céréalières dans les pays du Sahel. Colloque de Mindélo du 1 au 6 décembre 1986. Comité permanent Inter-états de Lutte contre la Sécheresse au Sahel - Club du Sahel - OCDE, 562 p.
- CLAUSSEN W. & BILLER E., 1977.** The significance of sucrose- and starch contents of the leaves for the regulation of net photosynthetic rates. *Z. Pflanzenphysiol.*, 81 : 189-198.
- CLEMENT J.C., 1985.** Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'Ouest. Prospections et collectes. IBPGR-ORSTOM. IBPGR, FAO, Rome, 231 p.
- CONOVER D.G. and SOVONICK-DUNFORD S.A., 1989.** Influence of water deficits on the water relations and growth of *Echinochloa turneriana*, *Echinochloa crus-galli* and *Pennisetum americanum*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16 : 291-304.
- DAOUDA OUSMANE S., SICOT M., MARINI P., 1991.** Caractérisation de la diversité hydrodynamique d'un sol ferrugineux tropical différencié sur sable dunaire en milieu soudano sahélien. In : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone": proceedings of the Niamey Workshop, February 1991. M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publ. no. 199, pp. 209-216.
- DANCETTE C., 1983.** Besoins en eau du mil au Sénégal. Adaptation en zone semi-aride tropicale. *Agron. Trop.*, 38 : 267-286.
- DASSA-GIRARD M., 1987.** Etude comparée des activités phosphatases acides et des paramètres hydriques foliaires de cultivars de mil (*Pennisetum americanum L.*) soumis à des contraintes hydriques. Thèse Doctorat, Univ. Paris 7, 179 p.
- DAVIES W.J. and ZHANG J., 1991.** Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 42 : 55-76.
- DE BRUIN H., DIRKS B. and SARABER M., 1992.** Simulation of water limited millet production and use of meteorological-derived precipitation data for Niger (WOFOST / SUCROS model). Internal report no. 21. Department of theoretical production ecology, Wageningen, The Netherlands, 79 p.
- DIOUF M., 1990.** Analyse de l'élaboration du rendement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf. et Hubb.). Mise au point d'une méthode de diagnostic en parcelles paysannes. Thèse de Doctorat de l'INA-PG, 227 p.
- DO F., DAOUDA O.S. et MARINI P., 1989.** Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse. *ACCT, Rev. Rés Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 57-74.
- DO F. et WINKEL T., 1993a.** Mécanismes morpho-physiologiques de la résistance du mil à la sécheresse. I. Intérêt d'une approche agrophysiologique. II. Résultats expérimentaux. In : Le mil en Afrique.

Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 187-204.

**DO F. et WINKEL T., 1993b.** Etude au champ des mécanismes morphologiques et physiologiques de résistance du mil à une sécheresse de fin de cycle. Rapport d'exécution CEE TS2A - 0101-M(CD), Institut des Radio-Isotopes, Université de Niamey, 84 p.

**DOOREMBOS J. and PRUITT W.O., 1975.** Les besoins en eau des cultures. Bulletin d'irrigation et de drainage, no. 24, FAO, Rome, 197 p.

**ELDIN M., 1993.** Analyse de l'effet des déficits hydriques sur la récolte du mil au Niger. Conséquences agronomiques. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 149-161.

**EVANS L.T. and WARDLAW I.F., 1976.** Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.*, 28 : 301-359.

**F.A.O., 1990.** Annuaire statistique de la production agricole mondiale. Vol. 44, 283 p.

**FECHTER. J., ALLISON B.E., SIVAKUMAR M.V.K., VANDERPLOEG R.R. and BLEY J., 1991.** An evaluation of the SWATRER and CERES-millet models for southeast Niger. *In* : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone": proceedings of the Niamey Workshop, February 1991. M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199, pp. 505-513.

**FOREST F., REYNIERS F.N., 1986.** Proposals for the classification of agroclimatic situations of upland rice in terms of water balance. Proceedings of the international symposium of Djakarta. IRRI Eds, Los Banos, Philippines.

**FOYER C.H., 1988.** Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 26, 4 : 483-492.

**FUSSEL L.K., BIDINGER F.R. and BIELER P., 1991.** Crop physiology and breeding for drought tolerance : research and development. *Field Crops Research*, 27 : 183-199.

**FUSSEL L.K., PEARSON C.J. and NORMAN M.J.T., 1980.** Effect of temperature during various growth stages on grain development and yield of *Pennisetum americanum*. *J. Exp. Bot.*, 31 : 621-633.

**GALLAGHER J.N., BISCOE P.V. and HUNTER B., 1976.** Effects of drought on grain growth. *Nature*, 264 : 541-542.

- GARNIER E. et BERGER A., 1987.** The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Horticulturae*, 32 : 249-263.
- GREGORY P.J., 1982.** Interaction of shoot and root characteristics in the response of millet to drought. In : Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice. IRRI ed., Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 135-143.
- GREGORY P.J., 1983.** Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 3. Root development. *J. Exp. Bot.*, 34 : 744-756.
- GREGORY P.J., 1986** Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.). 8. Root growth. *J. Exp. Bot.*, 37 : 379-388.
- GRIME J.P., 1989.** Whole-plant response to stress in natural and agricultural systems. In : "Plants under Stress". H.G. JONES, J.G. FLOWERS and M.B. JONES Eds. Society of Experimental Botany, seminar series : 39. Cambridge University Press, pp. 31-46.
- HARDY Y., BOISGALLAIS A.S. et BOUCHER J.D., 1993.** Le Sahel, 20 ans après. *Croissance* no. 360-mai 1993-: 32-39.
- HENDERSON-SELLERS B., 1984.** A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 10 : 1186-1190.
- HENSON I.E. and MAHALAKSHMI V., 1985.** Evidence for panicle control of stomatal behaviour in water-stressed plants of pearl millet. *Field Crops Res.*, 11 : 281-290.
- HENSON I.E., 1981a.** Changes in abscisic acid content during stomatal closure in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leake). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 121-127.
- HENSON I.E., 1981b.** Abscisic acid and after-effects of water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leake). *Plant Sci. Lett.*, 21 : 129-135.
- HENSON I.E., 1982.** Osmotic adjustment to water stress in pearl millet in a controlled environment. *J. Exp. Bot.*, 33 : 78-87.
- HENSON I.E., ALAGARSWAMY G., MAHALAKSHMI V. and BIDINGER F.R., 1983a.** Stomatal response to water stress and its relationship to bulk water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leake). *J. Exp. Bot.*, 34 : 442-450.
- HENSON I.E., MAHALAKSHMI V., ALAGARSWAMY G. and BIDINGER F.R., 1983b.** An association between flowering and reduced stomatal sensitivity to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leake). *Ann. Bot.*, 52 : 641-648.

- HENSON I.E., MAHALAKSHIMI V., BIDINGER F.R. and ALAGARSWAMY G., 1982.** Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) under field conditions. *Plant Cell Environ.*, 5 : 147-154.
- HUDA A.K.S., 1987.** Simulating yields of sorghum and pearl millet in the semi-arid tropics. *Field Crops Res.*, 15 : 309-325.
- HUDA A.K.S., 1987.** Simulating yields of sorghum and pearl millet in the semi-arid tropics. *Fields Crop Research*, 15 : 309-325.
- HUDA A.K.S., SIVAKUMAR M.V.K., ALAGARSWAMY G., VIRMANI S.M. and VANDERLIP R.L., 1984.** Problems and prospects in modeling pearl millet growth and development: a suggested framework for millet model. In : "Agrometeorology of Sorghum and Millet", ICRISAT (Ed.), Patancheru, India, pp. 297-306.
- INRAN, 1987.** Catalogue des variétés recommandées de mil, sorgho, niébé et autres cultures du Niger. Institut National de Recherche Agronomique du Niger : 5-26.
- JACQUINOT L., 1970.** La nutrition carbonée du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf & Hubb.) I. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *Agron. Trop.*, 25 : 1088-1095.
- JANSEN D.M. and GOSSEYE P., 1986.** Simulation of growth of millet (*Pennisetum americanum*) as influenced by water stress. Simulation Report CABO-TT no. 10. Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, The Netherlands, 109 p.
- JANSSENS M.J.J., NEUMANN I.F. and FROIDEVAUX L., 1990.** Low-input ideotypes. In: Agroecology : Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture. GLIESSMAN S.R. (Ed.), Springer Verlag, Berlin, pp. 130-145.
- JARVIS P.G. & MC NAUGHTON K.G., 1986.** Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 15 : 1-49.
- JOHNSON I.R., MELKONIAN J.J., THORNLEY J.H.M. & RIHA S.J., 1991.** A model of water flow through plants incorporating shoot/root "message" control of stomatal conductance. *Plant Cell Environ.*, 14 : 531-544.
- JONES C.A., RITCHIE J.T. & KINIRY J.R., 1986.** CERES-Maize : a simulation model of maize growth and development. C.A. JONES and J.R. KINIRY Eds. Texas A&M University Press, USA, 193 p.
- JONES H.G. and CORLETT J.E., 1992.** Current topics in drought physiology. *Journal of Agricultural Science*, 119 : 291-296.

- JONES H.G., 1983.** Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 323 p.
- JORDAN W.R., 1983.** Whole plant response to water deficits : an overview. *In* : "Limitations to Efficient Water Use in Crop Production", TAYLOR H.M., JORDAN W.R. et SINCLAIR T.R. (Eds.), *Am. Soc. Agron.*, Madison, USA, pp. 289-317.
- JOUVE P., 1991.** Sécheresse et stratégies paysannes au Sahel. *Sécheresse*, 2 : 61-69.
- KLEPPER O. & ROUSE D.I., 1991.** A procedure to reduce parameter uncertainty for complex models by comparison with real system output illustrated on a potato growth model. *Agricultural Systems*, 36 : 375-395.
- KRAMER P.J., 1980.** Drought, stress and the origin of adaptations. *In* : Adaptation of plants to water and high temperature stress. N.C. TURNER, P.G. KRAMER Eds., New-York, Wiley Interscience, pp. 7-20.
- KRAMER P.J., 1988.** Changing concepts regarding plant water relations. *Plant Cell Environ.*, 11 : 565-568.
- KUMAR A.K., 1989.** Pearl millet : current status and future potential. *Outlook Agric.*, 18 : 46-53.
- KUMAR A.K. and ANDREWS D.J., 1993.** Génétiques of qualitative traits in pearl millet : a review. *Crop Sci.*, 33 : 1-20.
- LAFFRAY D. & LOUGUET P., 1989.** L'appareil stomatique et la résistance à la sécheresse. *ACCT, Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 31-41.
- LAFFRAY D., SAINTGUILY A. et LOUGUET P., 1986.** Etude comparative des effets d'une contrainte hydrique progressive sur les paramètres hydriques de trois variétés de mil. Colloque de Djerba, Tunisie, Sept. 1986, Doc. multigr., 6 p.
- LAL R., 1990.** Low-resource agriculture alternatives in sub-Saharan Africa. *J. Soil Water Conserv.*, 45 : 437-445.
- LAMBERT C., 1983.** Influence de la précocité sur le développement du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) en conditions naturelles. I. Elaboration de la touffe. II. Elaboration du rendement. *Agron. Trop.*, 38 : 7-15, 16-26.
- LEVITT J., 1980.** Responses of plants to environmental stresses. Vol.2, water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press. New-York, 606 p.
- LOUGUET P., 1988.** Aspects physiologiques de la résistance à la sécheresse du Mil (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). Communication au "Workshop on Drought Screening", 2-5 mai 1988, Niamey. ICRISAT.

- LOUGUET P. et LAFFRAY D., 1988.** Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. ACCT, *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 1 : 7-34.
- LOUGUET P., CANALE N., DESAGHER S., DO F., LAFFRAY D. & PRIEUR A., 1990.** Mechanisms of drought resistance in pearl millet. *Physiol. Plant. Poster Abstracts*, Umea, Sweden, 79, 2 : A 111.
- LOUGUET P., CANALE N., DESAGHER S., CONTOUR-ANSEL D. et LAFFRAY D., 1993.** Tolérance protoplasmique et activité de la phosphoenol pyruvate carboxylase foliaire de cultivars de mil soumis à des contraintes hydriques contrôlées. *In : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture.* S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 219-233.
- LUDLOW M.M. and MUCHOW R.C., 1988.** Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. *In : Drought Research Priorities for the Dryland Tropics*, BIDINGER F.R. and JOHANSEN C. (Eds.), ICRISAT, Patancheru, India, pp. 179-211.
- LUDLOW M.M., 1989.** Strategies of response to water stress. *In : Structural and Functionnal Response to Environmental Stresses.* K.H. KREEB, H. RICHTER and T.M. HINCKLEY Eds. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 269-281.
- MAHALAKSHMI V. and BIDINGER F.R., 1986.** Water deficit during panicle development in pearl millet : yield compensation by tillers. *J. Agric. Sci., Camb.*, 106 : 113-119.
- MAHALAKSHMI V., BIDINGER F.R. and RAJU D.S., 1987.** Effect of timing of water deficit on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Field Crops Res.*, 15 : 317-339.
- MAITI P.K. and BIDINGER F.R., 1981.** *Growth and development of the pearl millet plant.* Research Bulletin no.6, ICRISAT, Patancheru, A.P., India, 15 p.
- MARACCHI G., MARTINI M., BACCI L., BOULAMA M., DAUDA M., POPOV G., 1994.** Effects of water stress on Pearl millet. *In : Bilan hydrique agricole et sécheresse en Afrique tropicale.* Ed. John Libbey Eurotext, Paris, p. 167-177.
- MCCREE K.J. and FERNANDEZ C.J., 1989.** Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. *Crop Sci.*, 29, 2 : 353-360.
- MCCREE K.J., FERNANDEZ C.J. and FERRAZ DE OLIVEIRA R., 1990.** Vizualizing interaction of water stress responses with a whole plant simulation model. *Crop Sci.*, 30, 2 : 294-300.
- MCCULLY M.E. and CANNY M.J., 1988.** Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. *Plant Soil*, 111 : 159-170.

- MCPHERSON H.G. and SLATYER R.O., 1973.** Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26 : 329-339.
- MEGE L., 1990.** Les systèmes de production nigériens et leur adaptation à la sécheresse. Mémoire de fin d'étude ISTOM, 68p.
- MEINZER F.C. and GRANTZ D.A., 1990.** Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.*, 13 : 383-388.
- MILLEVILLE P., 1989.** Activités agro-pastorale et aléa climatique en région sahélienne. *In : Le risque en agriculture*. M. ELDIN et P. MILLEVILLE eds., Collection "A travers champ" de l'ORSTOM, Paris, pp. 233-243.
- MONTEITH J.L., HUDA A.K.S. and MIDYA D., 1989.** RESCAP : a Resource Capture model for sorghum and pearl millet. *In : Modelling the growth and development of sorghum and pearl millet*. Research Bulletin no. 12, ICRISAT, Patancheru, A.P. 502324, India, pp 30-34.
- MOONEY H.A., PEARCY R.W. and EHLERINGER J., 1987.** Plant physiological ecology today. *BioScience*, 37 : 18-20.
- MOREL R., 1992.** Atlas agroclimatique des pays de la zone du C.I.L.L.S. Programme AGRHYMET, Niamey, 11 volumes.
- MOULINEAU C., 1993.** Variations sous contrainte hydrique de la teneur en acides aminés libres foliaires du mil. *In : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture*. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 233-245.
- MUCHOW R.C., 1989.** Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment. I. Yield potential. II. Effects of water deficits. *Field Crops Res.*, 20 : 191-205, 207-219.
- MUCHOW R.C. & SINCLAIR T.R., 1991.** Water deficit effects on maize yields modeled under current and "greenhouse" climates. *Agron. J.* 83 : 1052-1059.
- NUNES DE PINHO L., 1992.** Etude comparée des mécanismes physiologiques de la résistance à la sécheresse de cultivars de mil (*Pennisetum americanum L.*) et de sorgho (*Sorghum bicolor (L.) Moench*) sensibles ou résistants. Université Paris 7, Thèse de Doctorat, 158 p.
- ONG C.K. and MONTEITH J.L., 1985.** Response of pearl millet to light and temperature. *Field Crops Res.*, 11 : 141-160.

- PASSIOURA J.B., 1977. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 43 : 117-120.
- PASSIOURA J.B., 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10 : 347-350.
- PASSIOURA J.B., 1980. The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings. *J. Exp. Bot.*, 31 : 333-345.
- PASSIOURA J.B., 1982. The role of the root system characteristics in the drought resistance of plants. *In* : Drought Resistance of Crops with Emphasis on Rice. I.R.R.I. (Ed.), Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 71-82.
- PASSIOURA J.B., 1983. Roots and drought resistance. *Agric. Water Manag.*, 7 : 265-280.
- PASSIOURA J.B., 1988. Response to Dr P.J. KRAMER's article, 'Changing concepts regarding plant water relations', volume 11, number 7, pp. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11 : 569-571.
- PAYNE W.A., WENDT C.W. and LASCANO R.J., 1990. Root zone water balances of three low-input millet fields in Niger, West Africa. *Agron. J.*, 82 : 813-819.
- PEARCY R.W., BJORKMAN O., CALDWELL M.M., KEELEY J.E., MONTON R.K. and STRAIN B.R., 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience*, 37 : 21-29.
- PEARSON C.J., 1975. Thermal adaptation of Pennisetum : seedling development. *Aust. J. Plant Physiol.*, 2 : 413-424.
- PEARSON C.J., 1984. Pennisetum Millet. *In* : The physiology of tropical field crops. P.R. GOLDWORTHY & W.M. FISHER Eds. John Wiley & Sons, pp. 281-303.
- PHELOUNG P.C. and SIDDIQUE K.H.M., 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 18 : 53-64.
- RAMOND C., 1968. Pour une meilleure connaissance de la croissance des mils *Pennisetum*. *Agro. Trop.*, 23, 8 : 840-863.
- RATNASWAMI M.C., 1960. Studies in cereals : Structure in relation to drought resistance. *Madras Agric. J.*, 47 : 427-436.
- RICHARDS R.A., 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. *In* : Drought Tolerance in Winter Cereals. SRISTAVA J.P., PORCEDDU E., ACEVEDO E. and VARMA S. (Eds.), John Wiley et Sons Ltd, Chichester, pp. 133-150.
- RIOU C., 1993. L'eau et la production végétale. *Sécheresse*, 4 : 75-83.

- RITCHIE J.T. and ALAGARSWAMY G., 1989.** Simulation of growth and development in CERES models. *In* : Modelling the growth and the development of sorghum and pearl millet. Research Bulletin no. 12. ICRISAT, Patancheru, A.P. 502324, India, pp. 34-39.
- RIVIERE I. 1993.** Etude du fonctionnement hydrique du mil (*Pennisetum glaucum* L.) dans la zone sahélo-soudanienne par la mesure du débit de sève -cas des sols dégradés-.Thèse de Doctorat de l'Université Montpellier 2, 215 p.
- ROBELIN M., 1985.** Méthode d'approche pour la hiérarchisation des critères de jugement de la résistance à la sécheresse. *In* : La sécheresse en zone intertropicale. Pour une lutte intégrée. Actes du colloque de Dakar du 24 au 27 septembre 1984. CIRAD - C.I.L.F, pp. 169-183.
- RYAN J.G. and VAN OPPEN M., 1984.** Global production and demand for sorghum and millet to the year 2000. *In* : Agrometeorology of sorghum and millet in the semi-arid tropics. Proceedings of the international symposium, 15-20 nov. 1982, ICRISAT center. Patancheru, A.P. 502324, India, pp. 41-60.
- SANTUCCI P., THIERY J.M., DAOUDA OUSMANE S., DO F. & MARINI P., 1992.** Contribution à l'étude des profils racinaires du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) et méthode de calcul de la biomasse racinaire sous le poquet. *ACCT, Rev. Res. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*, 4 : 25-34.
- SAPIN P., 1985.** Le mil et son amélioration. IRAT / CNEARC, Montpellier, 45 p.
- SCHULZE E.D., STEUDLE E., GOLLAN T. and SCHURR U., 1988.** Response to Dr P.J. KRAMER's article, 'Changing concepts regarding plant water relations', volume 11, number 7, pp. 565-568. *Plant Cell Environ.*, 11 : 573-576.
- SEDES, 1987.** Etude du secteur agricole du Niger: bilan diagnostic - phase 1. Société d'études pour le Développement Economique et Social, Paris, 335 p.
- SERPANTIE G. et MILLEVILLE P., 1993.** Les systèmes de culture paysans à base de mil et leur adaptation aux conditions sahéliennes. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 255-267.
- SHARP R.E. and DAVIES W.J., 1989.** Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. *In* : Plants under Stress. H.G. JONES, J.G. FLOWERS & M.B. JONES Eds. Society of Experimental Botany, seminar series no. 39. Cambridge University Press, pp. 71-93.
- SIBAND P., 1981.** Croissance, nutrition et production du mil (*Pennisetum typhoides* H. et S.). Essai d'analyse du fonctionnement du mil en zone sahélienne. Thèse Doct. Etat., Univ. Montpellier II, 302 p.

- SIBAND P., 1983. Essai d'analyse du fonctionnement du mil (*Pennisetum typhoides*) en zone sahélienne. *Agron. Trop.*, 38 : 27-36.
- SIVAKUMAR M.V.K. et MAIDOUKIA A. 1990. Agroclimatology of West Africa : Niger. Research Bulletin no. . ICRISAT. Patancheru, A.P. 502324, India, 181 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1986. Climat de Niamey. ICRISAT, Centre Sahélien, Compte Rendu des Travaux n°1, 36 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1988. Predicting rainy season potential from the onset of rains in southern sahelian and sudanian climatic zones of west Africa. *Agric. For. Meteor.*, 42 : 295-305.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1989. Climatic changes and implications to agriculture in Niger. internal report, 35 p.
- SIVAKUMAR M.V.K., 1991. Drought spells and drought in West Africa. Research bulletin no.13. ICRISAT. Patancheru, A.P. 502324, India, 181 p.
- SQUIRE G.R. and ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.). I. Interaction with temperature. *J. Exp. Bot.*, 34 : 846-855.
- SQUIRE G.R., 1979. The response of stomata of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. and H.) to atmospheric humidity. *J. Exp. Bot.*, 30 : 925-933.
- SQUIRE G.R., 1989. Response to temperature in a stand of pearl millet. 9. Expansion processes. 10. Partition of assimilate. *J. Exp. Bot.*, 40 : 1383-1389, 1391-1398.
- SQUIRE G.R., 1990. The Physiology of Tropical Crop Production. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 213 p.
- SQUIRE G.R., BLACK C.R. and ONG C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.). 2. Dependence on leaf water status and irradiance. *J. Exp. Bot.*, 34 : 856-865.
- SQUIRE G.R., GREGORY P.J., MONTEITH J.L., RUSSEL M.B. and SINGH P., 1984. Control of water use by pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Expl. Agric.*, 20 : 135-149.
- SQUIRE G.R., MARSHALL B. and ONG C.K., 1986. Development and growth of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) in response to water supply and demand. *Expl. Agric.*, 22 : 289-299.
- STAHL R.S. & MC CREE K.J., 1988. Ontogenic changes in the respiration coefficients of grain sorghum. *Crop Science*, 28, 1 : 111-113.

- STOMPH T.J., 1990.** Seedling establishment in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.); the influence of genotype, physiological seed quality, soil temperature and soil water. Ph.D. Thesis, Univ. Reading, United Kingdom, 200 p.
- SULLIVAN C.Y., 1972.** Mechanisms of heat and drought tolerance in grain sorghum and method of measurement. *In* : Genetic diversity in plants. N.G.P. RAO and L.R. HOUSE Eds. Plenum Publishing Corp., New-York, pp. 247-269.
- TANNER C.B. and SINCLAIR T.R., 1983.** Efficient water use on crop production : research or re-search ? *In* : Limitations to Efficient Water Use in Crop Production. TAYLOR H.M., JORDAN W.R. and SINCLAIR T.R. (Eds.), Am. Soc. Agron., Madison, USA, pp. 1-27.
- TARDIEU F. & DAVIES W.J., 1993.** Root-shoot communication and whole-plant regulation of water flux. *In* : Water Deficits : plant response from cell to community. W.J. DAVIES Sc. Editor. Environmental Plant Biology series, pp. 147-160.
- THORNLEY J.H.M., 1981.** Organogenesis : 2. The state-variable approach. *In* : Mathematics and Plant Physiology. D.A. ROSE and D.A. CHARLES-EDWARDS Eds. Experimental Botany. An international series of monographs. Academic Press, London, 320p.
- THORNLEY J.H.M., 1991a.** A model of leaf tissue growth, acclimation and senescence. *Annals of Botany* 67 : 219-228.
- THORNLEY J.H.M., 1991b.** A transport-resistance model of forest growth and partitionning. *Annals of Botany*, 68 : 211-226.
- THIERY J.M., 1985.** VOYONS, programme de simulations conversationnelles en physico-chimie et en agronomie. *In* : Logiciels pour la chimie, COME G.M., DUCLOY J., SOULIE E., THIERY J.M. eds, Soc. Fr. Chimie (Paris) et Assoc. Nat. Logiciel (CNRS, Nancy) pages 156-157.
- TOSTAIN S., 1992.** Diversité enzymatique des variétés utilisées dans les essais pluriannuels à Institut des Radio-Isotopes (Niamey, Niger). Note interne ORSTOM, 16 p.
- TOSTAIN S. et MARCHAIS L., 1993.** Evaluation de la diversité génétique des mils (*Pennisetum Glaucum* (L.) R. Br.) au moyen de marqueurs enzymatiques et relations entre formes sauvages et cultivées. *In* : Le mil en Afrique. Diversité génétique et agro-physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture. S. HAMON éditeur scientifique, collection "Colloques et Séminaires", ORSTOM Editions, Paris, pp. 33-56.
- TURNER N.C., 1979.** Drought resistance and adaptation to water deficits in crops plants. *In* : "Stress physiology of crop plants. H. MUSSEL, R.C. STAPLES Eds., New-York, Wiley Interscience, pp. 343-372.

- TURNER N.C., 1986a. Crop water deficits : a decade of progress. *Advances in Agronomy*, Vol. 39 : 1-51.
- TURNER N.C., 1986b. Adaptation to water deficits : a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 13 : 175-190.
- VACHAUD G., VAUCLIN M., CISSE L., 1991. Mesure in situ de la consommation en eau de cultures pluviales par humidimétrie neutronique. *In : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone. Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991.* M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199, pp. 275-288.
- VALANCOGNE C. et GRANIER A., 1991. Intérêt des méthodes thermiques de mesure des flux de sève pour l'étude du bilan hydrique des savanes. *In : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone. Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991.* M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199, pp. 387-400.
- VAN KEULEN H., GOUDRIAAN J., STROOSNIJDER L., LANTINGA E.A., VAN LAAR H.H., 1992. Crop growth model for water limited conditions (SUCROS2). *In : Simulation of crop growth for potential and water limited production situations (as applied to spring wheat).* H.H.VAN LAAR, J. GOUDRIAAN, H. VAN KEULEN Eds. Simulation Report CABO-DLO no. 27, Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, The Netherlands. 72 p.
- VIERA DA SILVA J.B., 1970. Recherches sur diverses manifestations de la résistance à la sécheresse chez le cotonnier. Thèse de Doctorat d'Etat. Orsay. 193 p.
- VIERA DA SILVA J.B., 1984. Application des études fondamentales à l'amélioration des plantes résistantes à la sécheresse. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, Actual. Bot. (1) : 51-57.
- VIERA DA SILVA J.B., 1985. Synthèse introductive aux études physiologiques . *In : La sécheresse en zone intertropicale. Pour une lutte intégrée. Actes du colloque de Dakar du 24 au 27 septembre 1984.* CIRAD - C.I.L.F, pp. 165-167
- VOLTZ M. & RAMBAL S., 1987. Evaluation de CORNGRO : un modèle de simulation des transferts hydriques et de la croissance d'une culture de maïs. *Agronomie*, 7, 9 : 727-738.
- WALLACE J.S., 1991. The measurement and modelling of evaporation from semi-aridland. *In : Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone. Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991.* M.V.K. SIVAKUMAR, J.S. WALLACE, C. RENARD & C. GIROUX Eds. IAHS publication no. 199, pp. 131-148.
- WALLACE J.S., LLOYD C.R. and SIVAKUMAR M.V.K., 1993. Measurements of soil, plant and total evaporation from millet in Niger. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63 : 149-169.

- WALLACE J.S., ROBERTS J.M., and SIVAKUMAR M.V.K., 1990.** The estimation of transpiration from sparse dryland millet using stomatal conductance and vegetation indices. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51 : 35-49.
- WARDLAW I. 1990.** Tansley Review No. 27. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.*, 116 : 341-381.
- WENZEL C.L., MCCULLY M.E. and CANNY M.J., 1989.** Development of water conducting capacity in the root systems of young plants of corn and some other C4 grasses. *Plant Physiol.*, 89 : 1094-1101.
- 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 : 339-351.
- WORLD RESOURCES, 1992-93.** Towards sustainable development. Report of the World Resource Institute in collaboration with the United Nations Environment Programme and the United Nations Development Programme, Oxford University, 385 p.

## LISTE DES PHOTOGRAPHIES

No.	Titre	page
1	Panicules de mil pénicillaire en phase de remplissage des grains.	26
2	Champs de mil aux abords d'un "Kori" (cours d'eau temporaire) avec Niamey en arrière plan.	28
3	Mils de densité variable entourant des cases en fin de saison des pluies	28
4	Poquets de mil en fin de cycle avec sénescence foliaire à la base des plantes	30
5	Poquets de mil à la bordure d'un "Kori" avec un tallage fructifère important	30
6	Vue du champ expérimental en début de tallage (20 jours après émergence) après un démariage à 3 brins par poquet - irrigation par microjets (1992)	75
7	Suivi de l'humidité du sol à la sonde à neutrons	77
8	Mesure de la densité racinaire par carottage à distance croissante du poquet	77
9	Mesure de la conductance stomatique à l'aide d'un poromètre (1992)	81
10	Mesure du potentiel hydrique foliaire à l'aide d'une presse à membrane - dans une allée entre un traitement témoin et un traitement sec en début de contrainte (1992)	81
11/12	Vue d'ensemble du champ expérimental du haut des bâtiments -après 15 jours sans irrigation pour les traitements secs qui se distinguent par une forte sénescence foliaire (1992 et 1990)	135
13/14	Poquet témoin et poquet après 15 jours sans irrigation (arrêt vers 50 % de floraison) dans l'essai avec rendements élevés (1992)	136
15/16	Poquets après 15 jours sans irrigation dans l'essai avec rendements témoins faibles (1990) - Vue rapprochée des feuilles supérieures encore vertes	137

## LISTE DES TABLEAUX

No.	Titre	page
1	Evolution de la population, de l'urbanisation et de la production de céréales dans les pays du Sahel (Sénégal, Mauritanie, Mali, Burkina-Faso, Niger, Tchad) entre 1960 et 1990, et projection en 2010.	18
2	Caractéristiques physico-chimiques du sol	71
3	Conditions climatiques de l'essai de 1990 (moyennes journalières ou cumuls par décade, données AGRHYMET sauf ETP de la station Niamey - aéroport).	85
4	Conditions climatiques de l'essai de 1992 (moyennes journalières ou cumuls par décade, données station CIMEL de l'IRI sauf ETP de la station Niamey - aéroport)	89
5	Evapotranspiration moyennes et Stocks hydriques du sol	97
6	Rendement final en grains	104
7	Composantes du rendement final et Etat initial du peuplement	104
8	Contribution partielle du poids de mille grains et du nombre de grains à la réduction de rendement sous contrainte hydrique	107
9	Corrélation des différentes composantes avec le rendement final (pour chaque essai et traitement hydrique)	110
10	Régressions linéaires sur l'évolution du nombre d'épis et des différentes biomasses en 1992 en distinguant deux périodes de croissance	125
11	Valeurs intermédiaires du nombre d'épis et des différentes biomasses en 1990	126
12	Tolérance protoplasmique (% de dommages membranaires dans une solution de PEG 600 à -2.5 MPa)	145
13	Paramètres caractéristiques des courbes Pression-Volume	147
14	Transpiration journalière, Efficience de l'eau et Allocation apparente de la matière sèche vers les épis	174
15	Paramètres utilisés dans le modèle MILSTRES	192
16	Sensibilité de la stabilité du rendement à de petites variations ( $\pm 10\%$ ) des paramètres du modèle pour un faible rendement	219
17	Sensibilité de la stabilité du rendement à de petites variations ( $\pm 10\%$ ) des paramètres du modèle pour un rendement élevé	220

## LISTE DES FIGURES

No.	Titre	page
1	Carte des isohyètes moyennes interannuelles (1951-1989) de la zone sahélienne en Afrique de l'ouest (Mahé G. 1994, communication personnelle).	32
2	Fréquences de périodes sèches supérieures à 10 jours pour un seuil pluviométrique de 10 mm pour trois localités du Niger réparties selon un gradient pluviométrique (Sivakumar 1991, série 1920-1988)	35
3	Caractéristiques climatiques moyennes des 9 décades de culture en saison sèche (21 Fév - 20 Mai) et en saison des pluies (11 juin-10 sept) à Niamey	68
4	Indice de surface foliaire verte en fonction du poids de matière sèche des limbes verts	78
5	Courbes Pression-Volume : expression du contenu relatif en eau en fonction de l'inverse du potentiel hydrique foliaire (exemples)	83
6	Schéma des parcelles de l'essai avec rendements faibles en 1990	86
7	Schéma des parcelles de l'essai avec rendements élevés en 1992	90
8	Profils hydriques moyens en 1992 : sous les plantes témoins et sous les deux cultivars après arrêt de l'irrigation à 54 jae.	99
9	Profils hydriques moyens en 1990 : à 64 et 76 jae sous les trois cultivars après arrêt de l'irrigation à 62 jae	101
10	Expression des rendements en fonction du nombre de grains (a) et du poids de mille grains (b), essais et traitements hydriques confondus	108
11	Rendement final en fonction du nombre de grains pour chaque traitement sec des essais de 1990 et 1992.	111
12	Floraisons cumulées des tiges fructifères du poquet (en %) en 1992 - cv IC30 (a) et cv HKP (b)	115
13	Rapport des vitesses de floraison entre traitement sec et traitement témoin en 1992, en fonction du rapport des réserves utiles (a) et directement de la réserve utile du traitement sec (b).	117
14	Evolution du poids de matière sèche des différents organes et montée à floraison des tiges fructifères pour les deux cultivars en 1992 - traitements témoins	119
15	Evolution du poids de matière sèche des différents organes et montée à floraison des tiges fructifères pour les deux cultivars en 1992 - traitements secs	120
16	Histogrammes cumulés de la matière sèche des différents organes à 5 dates de mesures pour les deux cultivars en 1992 - traitements témoins (i) et traitements secs de 54 à 83 jae (s)	122
17	Histogrammes cumulés de la matière sèche des différents organes aux 3 dates de mesures pour les trois cultivars en 1990 - traitements témoins (i) et traitements secs de 62 à 77jae (s)	123

18	Allocation de la matière sèche aérienne vers les épis pour les deux cultivars en 1992 ; expression en % de la matière sèche aérienne à la date de l'arrêt de l'irrigation - traitements témoins (i) et traitements secs (s)	130
19	Allocation de la matière sèche aérienne vers les épis pour les trois cultivars en 1990 ; expression en % de la matière sèche aérienne à la date de l'arrêt de l'irrigation : traitements témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s)	131
20	Indice de surface foliaire verte en 1992 - traitements témoins et secs pour les deux cultivars IC30 (a) et HKP (b).	139
21	Indice de surface foliaire verte en fonction de la diminution de la réserve hydrique disponible en 1992 (traitements secs)	140
22	Indice de surface foliaire verte en 1990 : chez les plantes témoins (a) et chez les plantes sous contrainte entre 62 et 77 jae - Evolution du nombre de feuilles vertes des brins- maîtres des poquets stressés par rapport aux poquets témoins (c).	142
23	Contenu relatif en eau des feuilles à 14 h en 1992 pour les deux cultivars (cv) - traitements témoins (i) et traitements secs (s).	149
24	Contenu relatif en eau des feuilles à 14 h en 1990 pour les trois cultivars - traitement témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s).	150
25	Potentiel hydrique foliaire à 13 h en 1992 - cv IC30 (a) et HKP (b).	152
26	Potentiel hydrique foliaire à 6h30, 11h30 et 13h30 en 1990 pour les trois cultivars - traitements témoins (i) et traitements secs entre 62 et 77 jae (s)	153
27	Potentiel hydrique foliaire à 13h en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992 pour les deux cultivars - traitements témoins (i) et traitements secs à partir de 54 jae (s)	154
28	Conductance stomatique en milieu de journée en 1990 pour les trois cultivars (cv)- traitements témoins (i) et secs entre 62 et 77 jae (s)	157
29	Conductance stomatique à 13h00 en 1992 pour les deux cultivars IC30 (a) et HKP (b)	158
30	Conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique foliaire en milieu de journée en 1990 (a) et en 1992 (b).	160
31	Conductance stomatique en milieu de journée en fonction de la réserve hydrique disponible	161
32	Conductance journalière du couvert en 1992 (estimée à partir des mesures porométriques et de la surface foliaire verte totale) ; pour les deux cultivars - traitements témoins (i) et secs à partir de 54 jae (s).	164
33	Conductance du couvert (estimation "porométrique") en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992- chez les plantes stressées (a) et chez les plantes témoins (b).	165
34	Comparaison des conductances globales du couvert estimées par méthode "porométriques" et "neutroniques" en 1992	168

35	Conductance globale du couvert (estimation "neutronique") chez les plantes stressées en fonction de la réserve hydrique disponible en 1992.	168
36	Diagramme des variables et des flux du modèle MILSTRES	187
37	Organigramme général du programme MILSTRES	190
38	Modélisation de l'évolution de la floraison au cours du temps	193
39	Relation entre le stock hydrique du sol et la vitesse de floraison	193
40	Organigramme de la modélisation de la transpiration	195
41	Organigramme de la modélisation de la fixation de carbone	199
42	Modélisation de la réponse de la photosynthèse à la conductance stomatique	200
43	Modélisation de la réponse de la photosynthèse à l'accumulation de matière sèche "soluble" dans les feuilles	200
44	Organigramme de la modélisation de la sénescence foliaire	203
45	Modélisation de l'effet de l'accumulation de la matière sèche "soluble" dans les feuilles sur la sénescence.	204
46	Evolution de la constante de flux conditionnant la croissance des épis	204
47	Evolution de la matière sèche (MS) totale au cours du temps et estimation du niveau de photosynthèse journalière en 1992	208
48	Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1992 - traitements témoins	212
49	Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1992- traitements secs de 54 à 83 jae	213
50	Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1990- traitements témoins	214
51	Comparaison des évolutions de biomasse simulées par le modèle avec les données expérimentales de 1990 - traitements secs de 62 à 77 jae	215
52	Rapports du poids des différents organes à la matière sèche aérienne totale du poquet en fonction du taux de floraison des tiges épiées	218
53	Simulation de la stabilité du rendement en fonction d'une typologie d'états initiaux du peuplement (rendement potentiel ou nombre de tiges épiées et taux de floraison)	222



## TABLE DES MATIERES

### INTRODUCTION

Importance du mil et problématique générale en zone sahélienne .....	17
Problématique spécifique, objectif et plan de recherches .....	20

### Chapitre 1 :

#### ETAT DES CONNAISSANCES

I. Généralités .....	25
1.1 Botanique et description du mil pénicillaire .....	25
1.2 Mode traditionnel de culture .....	27
1.3 Caractéristiques du climat sahélien .....	31
1.3.1 Saison des pluies en zone sahélienne .....	31
1.3.2 Fréquences de périodes sèches dans le cycle .....	33
II Caractères et mécanismes d'adaptation à la sécheresse .....	37
2.1 Une définition de l'adaptation à la sécheresse .....	37
2.2 Revue bibliographique .....	39
2.2.1. Calage du cycle végétatif sur la saison des pluies .....	39
2.2.2. Production et distribution des assimilats .....	40
Plasticité du développement végétatif .....	40
Remobilisation des assimilats vers le grain .....	42
Maintien de la surface foliaire verte .....	45
2.2.3. Extraction et utilisation de l'eau .....	46
Vigueur précoce .....	46
Profondeur et densité d'enracinement .....	47
Résistance hydraulique axiale .....	50
Régulation stomatique et conductance du couvert .....	51
Efficience hydrique .....	53
Ajustement osmotique .....	55
Seuil d'état hydrique létal .....	58
Tolérance aux températures élevées .....	59
2.3. Synthèse .....	60

### Chapitre 2:

#### MATERIELS ET METHODES

I. Conditions générales .....	67
1.1. Période climatique .....	67
1.2. Sol .....	71
1.3. Matériel végétal .....	72
II. Méthodes de mesure .....	73
2.1. Dispositif expérimental .....	73
2.2. Pédo-climat .....	74
2.3. Phénologie .....	76
2.4. Morphologie aérienne et rendement .....	76
2.5. Morphologie racinaire .....	79
2.6. Fonctionnement hydrique foliaire .....	79
2.6.1 Etat hydrique et Conductance stomatique .....	80
2.6.2 Relations Pression-volume .....	80
2.6.3 Tolérance protoplasmique .....	82
2.7 Méthodes d'analyse des résultats .....	85
III. Protocoles spécifiques .....	86
3.1. Essai "rendements témoins faibles" (1990) .....	86
3.1.1. Climat .....	86
3.1.2. Dispositif et conduite de la culture .....	86
3.1.3. Contrôle hydrique du sol .....	88

3.1.4. Mesures morphologiques.....	88
3.1.5. Mesures physiologiques.....	89
3.2. Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	89
3.2.1. Climat.....	89
3.2.2. Dispositif et conduite de la culture .....	90
3.2.3. Contrôle hydrique du sol.....	92
3.2.4. Mesures morphologiques.....	92
3.2.5. Mesures physiologiques.....	93

Chapitre 3 :

**RESULTATS EXPERIMENTAUX**

I. Déficit hydrique du sol et consommation en eau .....	96
1.1 Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	96
1.2 Essai "rendements témoins faibles"(1990).....	100
1.3 Commentaires .....	100
II. Rendement final en grains.....	102
2.1. Rendements des témoins.....	103
2.2. Rendements sous déficit hydrique.....	103
2.3. Composantes du rendement.....	105
2.4 Conclusions partielles.....	112
III. Dynamique de floraison et croissance des différents organes.....	113
3.1 Floraison du peuplement .....	114
3.1.1 Evolution caractéristique.....	114
3.1.2 Effet du déficit hydrique.....	116
3.1.3 Floraison et allocation de la matière sèche.....	118
3.2 Evolution globale de la matière sèche des différents organes.....	118
3.2.1 Epis .....	121
3.2.3 Tiges et Limbes.....	124
3.2.3 Racines .....	127
3.2.4 Biomasse totale et allocation vers les épis.....	128
3.3 Conclusions partielles.....	133
IV. Effet du déficit sur le fonctionnement hydrique du couvert.....	134
4.1 Evolution de la surface foliaire verte totale .....	138
Essai "rendements témoins élevés" (1992).....	138
Essai "rendements témoins faibles"(1990).....	141
Conclusions partielles.....	143
4.2 Tolérance protoplasmique à la déshydratation .....	144
4.3. Etat Hydrique.....	146
4.3.1 Paramètres Caractéristiques des relations Pression-Volume.....	146
4.3.2 Contenu relatif en eau .....	148
4.3.3 Potentiel hydrique foliaire.....	151
4.3.4 Conclusions partielles .....	155
4.4 Conductance foliaire.....	156
4.4.1 Conductance stomatique.....	156
Effet du stade phénologique.....	156
Effet du déficit hydrique.....	156
4.4.2 Conductance du couvert .....	164
En fonction du temps.....	164
En fonction de la réserve disponible .....	164
4.4.3. Conductance globale estimée par le rapport entre transpiration et .....	
déficit moyen journalier de saturation de l'air.....	167
4.4.4 Conclusion partielle et discussion.....	168
Conductance stomatique des plantes témoins.....	170
Régulation stomatique des plantes stressées.....	171
Conductance globale du couvert .....	172
V Efficience hydrique globale.....	174
5.1. Quantité d'eau transpirée .....	174
5.2. Efficience de l'eau .....	177

5.3. Allocation de la matière sèche vers les épis.....	177
VI. Conclusions.....	178

Chapitre 4 :

**MODELE DE REPONSE DE LA CROISSANCE DES EPIS AU DEFICIT HYDRIQUE**

I. Introduction .....	183
1.1 Problématique .....	183
1.2 Revue des principaux modèles existants.....	184
1.2 Objet spécifique du modèle.....	185
II. Le modèle Milstres.....	186
2.1 Structure (un modèle à compartiments) .....	186
2.2 Processus.....	191
2.2.1 Floraison et rendement potentiel en épis.....	191
2.2.2 Transpiration et stock hydrique du sol.....	194
2.2.3 Photosynthèse .....	198
2.2.4 Respiration.....	201
Respiration de maintenance.....	201
Respiration de croissance .....	202
2.2.5 Sénescence foliaire.....	202
2.2.6 Evolution des constantes de flux interne.....	202
2.2.7 Translocation des assimilats, efficacité de conversion, et bilan final .....	206
III. Simulations.....	206
3.1 Paramétrisation .....	206
3.1.1 Paramètres fixés.....	206
Valeurs mesurées expérimentalement.....	206
Valeurs tirées de la littérature.....	207
3.1.2 Paramètres optimisés.....	207
Ordres de grandeur mesurés .....	207
Ordres de grandeur tirés de la littérature.....	209
Ordres de grandeur purement optimisés.....	209
3.2 Calibrage / Validation .....	209
3.2.1 Procédure de calibrage .....	209
3.2.2 Simulations sur les données de 1992 .....	211
3.2.3 Simulations sur les données de 1990 (Validation) .....	211
3.3. Analyse de sensibilité du modèle MILSTRES .....	216
3.3.1 Définition des conditions initiales .....	216
3.3.2 Test de la robustesse du modèle vis à vis des paramètres .....	217
3.3.3 Analyse de la sensibilité aux conditions initiales .....	221
IV. Conclusions.....	223

**CONCLUSIONS GENERALES**

Rappel de la problématique .....	229
Objectif et démarche adoptée.....	229
Résultats acquis.....	230
Limites.....	233
Conséquence sur la notion de "résistance à la sécheresse" d'un cultivar .....	234

<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>238</b>
---	------------

**TABLES**

Liste des photographies.....	257
Liste des tableaux.....	258
Table des matières.....	262

**ANNEXES**

Listing du programme MILSTRES.....	267
------------------------------------	-----



## ANNEXES



## Listing du programme MILSTRES.PAS (L. Cournac, 1994)

```

program MILSTRES;
{$M 65520,0,655360}
{$S 65520}
(Programme orienté objet de simulation d'un modèle à compartiments prenant en compte des entrées sorties
externes affectées par certains compartiments. Appliqué à l'étude de la réponse du MIL au STRESs
hydrique.)

uses Dos,Crt,Graph,Compobj,Plante;

var Comp : array [1..100] of PCompartment;
    ExtInput,ExtOutput : array [1..100] of PExternalFlux;
    Alea,XFleche,YFleche,XDebComp,YDebComp,XFinComp,YFinComp:Tab1;
    Resp,AgeVeg,MaxLargeur,AgeComp:Tab1;
    Robs,Fobs,Tobs,Eobs:array[1..100] of single;
    StrComp,Chaine : string;
    NomManip : string;
    ResRech:PathStr;
    DirInfo: SearchRec;
    Matr : PFluxConstMatrix;
    Xmax,Ymax,Gd,Gm,i,j,k,NbComp,NbFeuil,NbIter,jae,NbJours,NbTalles : integer;
    fac,XBase,YBase,MassRac,ProfRac,MassTig,MassFeuil,MassEpi,Longueur,Largeur : single;
    delta_h,Input,Output,Photo,RayonFleche,RayonDebComp,RayonFinComp : single;
    FacFle,FacComp,Senescence,DebutSenescence,SurfaceFoliaire,StockEau : single;
    PmaxEpi,Irrig,Cond_Couvert,Cond_Unitaire,DPVS,Transpir,StockIni,
    SurfaceFoliaireT,Cond_Seuil,Cond_Unitaire_Min,Cond_Unitaire_Max,
    RMRac,RMTig,RMFeu,RMEpi,EffConvRac,EffConvFeu,EffConvEpi,
    EffConvTig,Rap_Cri,Flux_Epis,Cond_Cri,Repr_Irrig,Irrig0,Inhib_Age,
    Flo_50,Duree_Flo,PmaxEpi_Actuel,Stock_OFlo,Flo_Ini,Stock_Cri_Flo,
    FacX,FacY,Stock_CC,Stock_pF42,Cond_Couvert_Max,dRapport,
    AmplCarbo_Sen,NbTigMontees,PoidsEpiPotentiel,PhotoCorr,MassSen,
    model1,model2,cassure,intercept:single;
    A : Tab2;
    stop:boolean;
    rep,rep2,rep3,rep4:char;
    f1,f2 : text;

procedure QuestionOuiNon(Question : string; var Reponse : char);
begin
repeat
writeln(Question,' ? O/N ');
Reponse:=readkey;
Reponse:=uppercase(Reponse);
until Reponse in ['O','N'];
end;

procedure InitialiseEcran;
begin
case rep4 of
  (Mode Texte)
    'T' : begin
      write('Nom du fichier de stockage : ');readln(StrComp);
      assign(f1,StrComp);
      rewrite(f1);
      clrscr;
      writeln('COMP',' Temps ',' Etat ',' Sortie ',' Entrée ');
      window (2,2,80,25);
      end;
  (Mode Graphique)
    'S' : begin
      Gd := Detect;
      InitGraph(Gd, Gm, 'G:\TP\BGI');
      if GraphResult <> grOk then Halt(1);
      Xmax:=GetMaxX;
      Ymax:=GetMaxY;
      SetLineStyle(0,1,1);
      rectangle(0,0,Xmax,Ymax);
      XBase:=Xmax/2;
      YBase:=Ymax/2;
      RayonFleche:=100;
      RayonDebComp:=120;
    end;
end;

```

```

RayonFinComp:=200;
for i:=1 to NbComp
do begin
  XFleche[i]:=XBase+RayonFleche*cos(i*2*pi/NbComp);
  YFleche[i]:=YBase-RayonFleche*sin(i*2*pi/NbComp);
  XDebComp[i]:=XBase+RayonDebComp*cos(i*2*pi/NbComp);
  YDebComp[i]:=YBase-RayonDebComp*sin(i*2*pi/NbComp);
  XFinComp[i]:=XBase+RayonFinComp*cos(i*2*pi/NbComp);
  YFinComp[i]:=YBase-RayonFinComp*sin(i*2*pi/NbComp);
  MaxLargeur[i]:=0;
end;
outtextxy(1,10,'Tapez ''RETOUR''');
end;
'C' : begin
  Gd := Detect;
  InitGraph(Gd, Gm, 'G:\TP\BGI');
  if GraphResult <> grOk then Halt(1);
  Xmax:=GetMaxX;
  Ymax:=GetMaxY;
  setfillstyle(1,white);
  bar(0,0,Xmax,Ymax);
  setcolor(black);
  settextjustify(lefttext,centertext);
  outtextxy(0,Ymax-20-round( 0*FacY),' 0');
  Line(30,Ymax-20-round( 0*FacY),30+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round( 0*FacY));
  Line(350,Ymax-20-round( 0*FacY),350+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round( 0*FacY));
  outtextxy(0,Ymax-20-round(100*FacY),'100');
  Line(30,Ymax-20-round(100*FacY),30+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(100*FacY));
  Line(350,Ymax-20-round(100*FacY),350+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(100*FacY));
  outtextxy(0,Ymax-20-round(200*FacY),'200');
  Line(30,Ymax-20-round(200*FacY),30+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(200*FacY));
  Line(350,Ymax-20-round(200*FacY),350+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(200*FacY));
  outtextxy(0,Ymax-20-round(300*FacY),'300');
  Line(30,Ymax-20-round(300*FacY),30+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(300*FacY));
  outtextxy(0,Ymax-20-round(400*FacY),'400');
  Line(30,Ymax-20-round(400*FacY),30+round(NbJours*FacX),Ymax-20-round(400*FacY));

  for i:=1 to 100
  do begin
    if Robs[i]>1e-6
    then begin
      setcolor(1);
      setfillstyle(1,1);
      pieslice(30+round((i-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(Robs[i]*FacY),0,360,5);
      pieslice(500,20,0,360,5);
      outtextxy(510,20,'Racines');
      end;
    if Tobs[i]>1e-6
    then begin
      setcolor(2);
      circle(30+round((i-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(Tobs[i]*FacY),5);
      circle(500,40,5);
      outtextxy(510,40,'Tiges');
      end;
    if Fobs[i]>1e-6
    then begin
      setcolor(3);
      setfillstyle(1,3);
      bar(30+round((i-AgeVeg[1])*FacX)-4,Ymax-20-round(Fobs[i]*FacY)-4,
        30+round((i-AgeVeg[1])*FacX)+4,Ymax-20-round(Fobs[i]*FacY)+4);
      bar(500-4,60-4,500+4,60+4);
      outtextxy(510,60,'Feuilles');
      setcolor(yellow);
      outtextxy(510,80,'+ sénescences!');
      settextjustify(centertext,centertext);
      setcolor(black);
      str(i,Chaine);
      outtextxy(30+round((i-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-5,Chaine);
      outtextxy(350+round((i-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-5,Chaine);
      settextjustify(lefttext,centertext);
      end;
    if Eobs[i]>1e-6
    then begin
      setcolor(4);
      rectangle(30+round((i-AgeVeg[1])*FacX)-4,Ymax-20-round(Eobs[i]*FacY)-4,
        30+round((i-AgeVeg[1])*FacX)+4,Ymax-20-round(Eobs[i]*FacY)+4);

```

```

        rectangle(500-4,100-4,500+4,100+4);
        outtextxy(510,100,'Epis');
        end;
    end;
    setcolor(5);
    line(400,140,415,140);
    outtextxy(420,140,'Transpiration unitaire x 10');
    setcolor(6);
    line(400,160,415,160);
    outtextxy(420,160,'Photosynthèse nette x 10');
    setcolor(7);
    line(400,180,415,180);
    outtextxy(420,180,'Stock d'eau (%)');
    end;

end;

end;

procedure Capture;
{Récupère l'écran graphique dans un fichier bitmap nommé TEMPO.BMP}
var
    F,F1:file of byte;
    Ch:byte;
begin
    assign(F,'tempo.bmp');
    assign(F1,'debut.bmp');
    rewrite(F);
    reset(F1);
    repeat
        read(F1,Ch);
        write(F,Ch);
    until eof(F1);
    close(F1);

    for j:=0 to 479
    do begin
        for i:=0 to 319
        do begin
            Ch:=16*getpixel(2*i,479-j)+Getpixel(2*i+1,479-j);
            write(F,Ch);
        end;
    end;
    close(F);
end;

procedure ClosOuRecommence;
begin
case rep4 of 'T' : begin
        write(''S'' pour arrêter');
        rep:=readkey;rep:=upcase(rep);
        end;
    'S' : begin
        {SetFillStyle(1,Black);
        bar(1,30,200,1);}

        setcolor(White);
        setttextjustify(LeftText,CenterText);
        {outtextxy(1,10,''S'' pour arrêter);}
        rep:=readkey;rep:=upcase(rep);
        end;
    'C' : begin
        {SetFillStyle(1,Black);
        bar(1,30,200,1);}

        setcolor(black);
        setttextjustify(LeftText,CenterText);
        outtextxy(1,10,NomManip);
        rep:=readkey;rep:=upcase(rep);
        end;
end;

if rep='C'
then begin

```

```

    Capture;
    SetFillStyle(1,white);
    bar(1,30,200,1);
    setcolor(black);
    outtextxy(1,10,'''S'' pour arrêter');
    rep:=readkey;rep:=upcase(rep);
    end;
if rep='S' then stop:=true;

case rep of 'S' : Closegraph;
           'C' : Closegraph;
           'T' : close(f1);

end;
end;

procedure NommeLesCompartiments;
begin
for i:=1 to NbComp
do begin
    StrComp:='';
    if i<3
    then begin
        StrComp:=StrComp+'R';
        Resp[i]:=RMRac;
        end
    else begin
        if (i-2) mod 6 in [1,2]
        then begin
            StrComp:=StrComp+'T';
            Resp[i]:=RMTig;
            end;
        if (i-2) mod 6 in [3,4]
        then begin
            StrComp:=StrComp+'F';
            Resp[i]:=RMFeu;
            end;
        if (i-2) mod 6 in [5,0]
        then begin
            StrComp:=StrComp+'E';
            Resp[i]:=RMEpi;
            end;
        end;
    if i<=8
    then StrComp:=StrComp+'BM'
    else begin
        Str((i-3) div 6,Chaîne);
        StrComp:=StrComp+'T'+Chaîne;
        end;
    if i mod 2 = 1
    then StrComp:=StrComp+'Str'
    else StrComp:=StrComp+'Sol';
    { writeln(StrComp);}
    Comp[i]^.Affect_Name(StrComp);
    end;
end;

procedure InitialiseLesFlux;
begin
{Initialisation des divers flux et de la matrice des constantes de flux}
for i:=1 to NbComp
do begin
    ExtInput[i]^.Affect_Name('In_' + Comp[i]^.Get_Name);
    ExtOutput[i]^.Affect_Name('Out' + Comp[i]^.Get_Name);
    ExtInput[i]^.Init(0,0);
    ExtOutput[i]^.Init(0,0);
    end;
end;

procedure RentreCompartiments(Rep:char);
var Rrep:char;
begin
if Rep='O'
then begin
    write('Age du Brin Maître : ',AgeVeg[1]:5:1);QuestionOuiNon(' Changer',Rrep);
    if Rrep='O' then readln(AgeVeg[1]);

```

```

    for j:=1 to NbTalles
    do begin
        write('Age du Talle ',j,' : ',AgeVeg[j+1]:5:1);QuestionOuiNon(' Changer',Rrep);
        if Rrep='O' then readln(AgeVeg[j+1]);
        end;
    end;
for j:=1 to NbComp
do begin
    if j<=8
    then AgeComp[j]:=AgeVeg[1]
    else AgeComp[j]:=AgeVeg[(j-3) div 6 + 1];
    if Rep='O'
    then begin
        write(Comp[j]^Get_Name,' : ',Alea[j]:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',Rrep);
        if Rrep='O' then readln(Alea[j]);
        end;
    end;
end; {De RentreCompartiments}

procedure RentreCFlux(i,j:integer);
var Rrep:char;

begin
write('Cte de Flux ',Comp[i]^Get_Name,' --> ',Comp[j]^Get_Name,' : ',A[i,j]:6:4);
QuestionOuiNon(' Changer',Rrep);
if Rrep = 'O' then readln(A[i,j]);
write('Cte de Flux ',Comp[j]^Get_Name,' --> ',Comp[i]^Get_Name,' : ',A[j,i]:6:4);
QuestionOuiNon(' Changer',Rrep);
if Rrep = 'O' then readln(A[j,i]);

end;{De RentreCFlux}

procedure RentreMatrice(Rrep : char);
begin

if Rrep='O'
then begin
    RentreCFlux(1,2);{Racine}
    RentreCFlux(2,4);{Racine<-->Tige BM}
    end;
{Fin des échanges entre tige et racine du brin maître}

for k:=1 to NbTalles+1
do begin
    if Rrep='O'
    then begin
        RentreCFlux(3+(k-1)*6,4+(k-1)*6);{Tiges}
        RentreCFlux(5+(k-1)*6,6+(k-1)*6);{Feuilles}
        RentreCFlux(7+(k-1)*6,8+(k-1)*6);{Epis}
        RentreCFlux(4+(k-1)*6,6+(k-1)*6);{Tsol<-->Fsol}
        RentreCFlux(4+(k-1)*6,8+(k-1)*6);{Tsol<-->Esol}
        end;
    end;{Des échanges au sein de chaque brin}

for i:=1 to NbTalles
do begin
    if Rrep='O' then RentreCFlux(4+6*i,4);
    end;{Des échanges Brin maître <--> Talles}

end; {De RentreMatrice}

procedure CalculDesFluxExternes;
var rapport,Senecorr,Sen:single;
begin

{Respiration de maintenance}
{Version 1 : la respiration de maintenance est prélevée sur le C soluble}
for j:=1 to NbComp div 2
do begin
    ExtOutput[2*j-1]^Change_State(0);
    ExtOutput[2*j]^Change_State((Resp[2*j-1]*Comp[2*j-1]^Get_State
                                +Resp[2*j]*Comp[2*j]^Get_State)*delta_h);
    end;

```

```

{Calcul de la surface foliaire à partir de la biomasse foliaire}
SurfaceFoliaireT:=0;
for j:=1 to NbTalles+1
do begin
  if (Comp[5+6*(j-1)]^.State+Comp[6+6*(j-1)]^.State)>0.000001
  then SurfaceFoliaire:=0.024*exp(0.89*ln(Comp[5+6*(j-1)]^.State
    +Comp[6+6*(j-1)]^.State))
  else SurfaceFoliaire:=0.00000011;

  SurfaceFoliaireT:=SurfaceFoliaireT+SurfaceFoliaire;
end;

{Calcul de la transpiration en fonction du stock d'eau et de la surface
foliaire totale}
if StockEau<Stock_pF42
then Cond_Couvert:=0
else if StockEau>Stock_CC
then Cond_Couvert:=Cond_Couvert_Max
else if StockEau<model1
then Cond_Couvert:=model2*(StockEau-Stock_pF42)/(model1-Stock_pF42)
else Cond_Couvert:=model2+(Cond_Couvert_Max-model2)*(StockEau-model1)/(Stock_CC-model1);

if Cond_Couvert<0 then Cond_Couvert:=0;
Cond_Unitaire:=Cond_Couvert/SurfaceFoliaireT;
if Cond_Unitaire>Cond_Unitaire_Max then Cond_Unitaire:=Cond_Unitaire_Max;
Transpir:=Cond_Unitaire*SurfaceFoliaireT*DPVS;

if Comp[1]^.Get_Time>77 then Irrig0:=Irrig+Repr_Irrig
else Irrig0:=Irrig;
StockEau:=StockEau-(Transpir-Irrig0)*delta_h;

if (Comp[1]^.Get_Time>Flo_50-Duree_Flo/2) and (Comp[1]^.Get_Time<Flo_50+Duree_Flo/2)
then begin
  if StockEau>Stock_Cri_Flo
  then PmaxEpi_Actuel:=PmaxEpi_Actuel+PmaxEpi/Duree_Flo*delta_h
  else PmaxEpi_Actuel:=PmaxEpi_Actuel+PmaxEpi/Duree_Flo*delta_h
  *1*(StockEau-Stock_OFlo)/(Stock_Cri_Flo-Stock_OFlo);
end;

{Calcul de la photosynthèse}
for j:=1 to NbTalles+1
do begin
  if (Comp[5+6*(j-1)]^.State+Comp[6+6*(j-1)]^.State)>0.000001
  then SurfaceFoliaire:=0.024*exp(0.89*ln(Comp[5+6*(j-1)]^.State
    +Comp[6+6*(j-1)]^.State))
  else SurfaceFoliaire:=0.00000011;

  PhotoCorr:=Photo;

{Inhibition de photosynthèse due à l'âge des feuilles : inutilisé par défaut}
if Comp[5+6*(j-1)]^.Get_Time>(Flo_50+Duree_Flo/2)
then if Comp[5+6*(j-1)]^.Get_Time<(Flo_50+Duree_Flo/2+10)
then PhotoCorr:=PhotoCorr*(1-Inhib_Age/10*(Comp[5+6*(j-1)]^.Get_Time-Flo_50-Duree_Flo/2))
else PhotoCorr:=PhotoCorr*(1-Inhib_Age);{}

{Inhibition de la photosynthèse par excès de Csoluble : "effet puits"}
rapport:=Comp[6+6*(j-1)]^.Get_State/Comp[5+6*(j-1)]^.Get_State;
if rapport>Rap_Cri
then if rapport<Rap_Cri+dRapport
then Photocorr:=PhotoCorr*(1-(rapport-Rap_Cri)/dRapport)
else Photocorr:=0;

{Inhibition de photosynthèse par fermeture stomatique}
if Cond_Unitaire<Cond_Seuil then Photocorr:=Photocorr*(Cond_Unitaire-Cond_Cri)/(Cond_Seuil-Cond_Cri);
if Cond_Unitaire<Cond_Cri then Photocorr:=0;{A priori inutile mais bon...}
case rep4 of 'S' : begin
  if i mod round(Nbiter/NbJours) = 1
  then begin
    Str(Photocorr:6:3,Chaine);
    setcolor(white);
    settxtjustify(lefttext,centertext);
    outtextxy(Xmax-150,15+(j-1)*30,ExtInput[6+6*(j-1)]^.Get_Name+' : '+Chaine);
  end;
end;

```

```

end;
ExtInput[6+6*(j-1)].Change_State(PhotoCorr*SurfaceFoliaire*delta_h);
end;

{Sénescence}
for j:=1 to NbTalles+1
do begin
  Sen:=0;
  {Déclenchement de sénescence par age}
  if Comp[5+6*(j-1)].Get_Time>DebutSenescence
  then begin
    Senecorr:=Senescence;{Niveau de base de la sénescence}
    {Accélération de la vitesse de sénescence par excès de C soluble}
    rapport:=Comp[6+6*(j-1)].Get_State/Comp[5+6*(j-1)].Get_State;
    if rapport>Rap_Cri
    then if rapport<Rap_Cri+dRapport
    then Senecorr:=Senecorr+AmplCarbo_Sen*((rapport-Rap_Cri)/dRapport)
    else Senecorr:=Senecorr+AmplCarbo_Sen;
    {Sénescence = perte de masse foliaire verte, affectée au compartiment structural}
    ExtOutput[5+6*(j-1)].Change_State(ExtOutput[5+6*(j-1)].Get_State
    +Comp[5+6*(j-1)].Get_State*Senecorr*delta_h);
    Sen:=Comp[5+6*(j-1)].Get_State*Senecorr*delta_h;
    MassSen:=MassSen+Sen;
    end;
    {Accélération ou induction de sénescence en-dessous du potentiel de
    régulation stomatique des feuilles}
    if Cond_Unitaire < Cond_Unitaire_Min
    then begin
      if ExtOutput[5+6*(j-1)].Get_State < (Comp[5+6*(j-1)].Get_State
      *(1-Cond_Unitaire/Cond_Unitaire_Min))
      then begin
        ExtOutput[5+6*(j-1)].Change_State(Comp[5+6*(j-1)].Get_State
        *(1-Cond_Unitaire/Cond_Unitaire_Min));
        MassSen:=MassSen-Sen
        +Comp[5+6*(j-1)].Get_State*(1-Cond_Unitaire/Cond_Unitaire_Min);
        end;
      {Cette relation n'est pas excellente, mieux vaudrait tenir compte de la
      relation entre masse et surface foliaire, mais il semble que cela soit une
      approximation suffisante}
      end;
    end;

    {Pertes consécutives à l'efficacité de conversion des assimilats dans les
    différents organes. NbImpairs=Org Str}

    ExtOutput[1].Change_State(ExtOutput[1].Get_State+Matr.Get_FConstant(2,1)
    *Comp[2].Get_State*delta_h*(1-EffConvRac));

    for j:=1 to NbTalles+1
    do begin
      ExtOutput[3+6*(j-1)].Change_State(ExtOutput[3+6*(j-1)].Get_State
      +Matr.Get_FConstant(4+6*(j-1),3+6*(j-1))*Comp[4+6*(j-1)].Get_State
      *delta_h*(1-EffConvTig));
      ExtOutput[5+6*(j-1)].Change_State(ExtOutput[5+6*(j-1)].Get_State
      +Matr.Get_FConstant(6+6*(j-1),5+6*(j-1))*Comp[6+6*(j-1)].Get_State
      *delta_h*(1-EffConvFeu));
      ExtOutput[7+6*(j-1)].Change_State(ExtOutput[7+6*(j-1)].Get_State
      +Matr.Get_FConstant(8+6*(j-1),7+6*(j-1))*Comp[8+6*(j-1)].Get_State
      *delta_h*(1-EffConvEpi));
    end;

  end;

  end;

  procedure CalculDesFluxTotaux;

  begin
    for j:=1 to NbComp
    do begin
      Output := 0;
      Input := 0;
      for k:=1 to NbComp
      do begin
        {Calcul des entrées et sorties du compartiment j}
        Output := Output + Matr.Get_FConstant(j,k)*Comp[j].Get_State*delta_h;

```

```

    Input := Input + Matr^.Get_FConstant(k,j)*Comp[k]^^.Get_State*delta_h;
end;

Input:=Input + ExtInput[j]^^.Get_State;
Output:=Output + ExtOutput[j]^^.Get_State;
Comp[j]^^.New_Flux(Input,Output);
end;
end;

procedure EvolutionDuSysteme;

begin
for j:=1 to NbComp
do begin
    Comp[j]^^.Change_State;
    Comp[j]^^.Change_Time(delta_h);
    Matr^.Change_Time(delta_h);
end;
end;

procedure CalculMasses;

begin
MassRac:=Comp[1]^^.Get_State+Comp[2]^^.Get_State;
MassTig:=0;MassFeuil:=0;MassEpi:=0;
for k:=1 to NbTalles+1
do begin
    MassTig:=MassTig+Comp[3+(k-1)*6]^^.Get_State+Comp[4+(k-1)*6]^^.Get_State;
    MassFeuil:=MassFeuil+Comp[5+(k-1)*6]^^.Get_State+Comp[6+(k-1)*6]^^.Get_State;
    MassEpi:=MassEpi+Comp[7+(k-1)*6]^^.Get_State+Comp[8+(k-1)*6]^^.Get_State;
end;
end;

procedure ReactualisationDesConstantesDeFlux;
var BMAer:single;
begin
for j:=1 to NbTalles+1
do begin
    if Comp[5+6*(j-1)]^.Get_Time>DebutSenescence
    then begin
        {Après induction de la sénescence, arrêt de fixation de C par les feuilles
        les tiges et les racines}
        {Racine} Matr^.New_Flux_Constant(2,1,0.1);
        {Tiges} Matr^.New_Flux_Constant(4+6*(j-1),3+6*(j-1),0.1);{}
        {Feuil} Matr^.New_Flux_Constant(6+6*(j-1),5+6*(j-1),0.1);{}
        end;
        {Calcul du flux vers les épis. Arrêt au poids max}
        if (Comp[7+6*(j-1)]^.Get_State+Comp[8+6*(j-1)]^.Get_State) >= PmaxEpi_Actuel
        then Matr^.New_Flux_Constant(8+6*(j-1),7+6*(j-1),0)
        else if (Comp[7+6*(j-1)]^.Get_State+Comp[8+6*(j-1)]^.Get_State) < (PmaxEpi_Actuel/2)
        then Matr^.New_Flux_Constant(8+6*(j-1),7+6*(j-1),
            Flux_Epis*(Comp[7+6*(j-1)]^.Get_State+Comp[8+6*(j-1)]^.Get_State)/PmaxEpi_Actuel)
        else if (Comp[7+6*(j-1)]^.Get_State+Comp[8+6*(j-1)]^.Get_State) < (3*PmaxEpi_Actuel/4)
        then Matr^.New_Flux_Constant(8+6*(j-1),7+6*(j-1),
            Flux_Epis)
        else Matr^.New_Flux_Constant(8+6*(j-1),7+6*(j-1),
            Flux_Epis*(1-4*((Comp[7+6*(j-1)]^.Get_State+Comp[8+6*(j-1)]^.Get_State)/PmaxEpi_Actuel-
0.75)));
        end;
end;
end;

procedure SortieEcran;
begin
case rep4 of 'T' : begin
    clrscr;
    for j:=1 to NbComp
    do begin
        writeln(Comp[j]^^.Get_Name:6,Comp[j]^^.Get_Time:10:0,
            Comp[j]^^.Get_State:10:3,Comp[j]^^.Get_Output:10:3,
            Comp[j]^^.Get_Input:10:3);
        end;
        CalculMasses;
        writeln('R :',MassRac:6:1, ' T :',MassTig:6:1,
            ' F :',MassFeuil:6:1, ' E :',MassEpi:6:1);
end;
end;
end;

```



```

procedure TraceCourbe;
begin
CalculMasse;
putpixel(30+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(MassRac*FacY),1);
putpixel(30+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(MassTig*FacY),2);
putpixel(30+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round((MassFeuil+MassSen)*FacY),yellow);
putpixel(30+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(MassFeuil*FacY),3);
putpixel(30+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(MassEpi*FacY),4);
putpixel(350+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-
round(Transpir/SurfaceFoliaireT*FacY*10),5);
putpixel(350+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round(PhotoCorr*FacY*10),6);
putpixel(350+round((Comp[1]^Get_Time-AgeVeg[1])*FacX),Ymax-20-round((StockEau-Stock_pF42)/(Stock_CC-
Stock_pF42)*100*FacY),7);

end;

procedure ConsigneDeDebut;
begin
case rep4 of 'S' : begin
SetFillStyle(1,Black);
bar(1,30,200,1);
setcolor(white);
settextjustify(lefttext,centertext);
outtextxy(1,15,'Tapez ' 'RETOUR'');
readln;
end;

end;
end;

procedure CalcAlea;
{Calcule les points de départ des différents compartiments
en fonction des poids d'organes}
begin
Alea[1]:=MassRac*0.95;Alea[2]:=MassRac*0.05;
Alea[3]:=MassTig*0.98;Alea[4]:=MassTig*0.02;
Alea[5]:=MassFeuil*0.95;Alea[6]:=MassFeuil*0.05;
Alea[7]:=MassEpi*0.95;Alea[8]:=MassEpi*0.05;
end;

procedure Entree_Parametres(NomPar:string);
var FicPar:text;
TabParam:tab1;
nbpar:integer;
begin
assign(FicPar,NomPar+'.PAR');
reset(FicPar);
readln(FicPar,nbpar);
for i:=1 to nbpar
do begin
readln(FicPar,TabParam[i]);
end;
Photo:=TabParam[1];
Rap_Cri:=TabParam[2];
dRapport:=TabParam[3];
Flux_Epis:=TabParam[4];
Stock_Cri_Flo:=TabParam[5];
Stock_OFlo:=TabParam[6];
Senescence:=TabParam[7];
AmplCarbo_Sen:=TabParam[8];
Cond_Unitaire_Max:=TabParam[9];
Cond_Unitaire_Min:=TabParam[10];
Cond_Seuil:=TabParam[11];
Cond_Cri:=TabParam[12];
Cond_Couvert_Max:=TabParam[13];
for i:=1 to NbComp
do begin
for j:=1 to NbComp
do A[i,j]:=0;
end;
A[1,2]:=TabParam[14];A[2,1]:=TabParam[15];{Racine}
A[2,4]:=TabParam[16];A[4,2]:=TabParam[17];{Racine<-->Tige BM}
{Fin des échanges entre tige et racine du brin maître}
for k:=1 to NbTalles+1
do begin
A[3+(k-1)*6,4+(k-1)*6]:=TabParam[18];A[4+(k-1)*6,3+(k-1)*6]:=TabParam[19];{Tiges}
A[5+(k-1)*6,6+(k-1)*6]:=TabParam[20];A[6+(k-1)*6,5+(k-1)*6]:=TabParam[21];{Feuilles}

```

```

A[7+(k-1)*6,8+(k-1)*6]:=TabParam[24];A[8+(k-1)*6,7+(k-1)*6]:=0;{Epi}
A[4+(k-1)*6,6+(k-1)*6]:=TabParam[23];A[6+(k-1)*6,4+(k-1)*6]:=TabParam[22];{Tsol<-->Fsol}
A[4+(k-1)*6,8+(k-1)*6]:=TabParam[26];A[8+(k-1)*6,4+(k-1)*6]:=TabParam[25];{Tsol<-->Esol}
end;{Des échanges au sein de chaque brin}
end;

procedure Entree_Constantes(NomCon:string);
var FicCon:text;
    TabConst:tab1;
    nbcon:integer;
begin
assign(FicCon,NomCon+'.CON');
reset(FicCon);
readln(FicCon,nbcon);
for i:=1 to nbcon
do begin
    readln(FicCon,TabConst[i]);
end;
EffConvRac:=TabConst[1];
EffConvTig:=TabConst[2];
EffConvFeu:=TabConst[3];
EffConvEpi:=TabConst[4];
RMRac:=TabConst[5];
RMTig:=TabConst[6];
RMFeu:=TabConst[7];
RMEpi:=TabConst[8];
Duree_Flo:=TabConst[9];
Stock_pF42:=TabConst[10];
Stock_CC:=TabConst[11];
end;

procedure Entree_Observations(NomManip:string);
var Fmanip:text;
begin
For i:=1 to 100
do begin
    Robs[i]:=0;Tobs[i]:=0;Fobs[i]:=0;Eobs[i]:=0;
end;
assign(Fmanip,NomManip+'.MNP');
reset(Fmanip);
readln(Fmanip,MassRac);
readln(Fmanip,MassTig);
readln(Fmanip,MassFeuil);
readln(Fmanip,MassEpi);
readln(Fmanip,StockIni);
readln(Fmanip,DPVS);
readln(Fmanip,Irrig);
readln(Fmanip,Repr_Irrig);
readln(Fmanip,AgeVeg[1]);
readln(Fmanip,NbJours);
readln(Fmanip,NbTigMontees);
readln(Fmanip,PoidsEpiPotentiel);
readln(Fmanip,Flo_Ini);
readln(Fmanip,Chaîne);
if Chaîne='OBSERVATIONS'
then while not eof(Fmanip)
do readln(Fmanip,i,Robs[i],Tobs[i],Fobs[i],Eobs[i]);
close(Fmanip);
end;

var Fmanip:text;
    NomPar,NomCon:string;

{Programme principal}

begin
{Valeurs par défaut}
stop:=false;
Cassure:=5;
Intercept:=0;
{*****}
{* VALEURS PAR DEFAUT DES PARAMETRES DE PRESENTATION GRAPHIQUE *}
{*****}

```

```

FacFle:=1;FacComp:=40;FacX:=9;FacY:=1;{Facteurs d'amplification graphique}
Nbiter:=2500;
clrscr;

{*****}
{* ENTREE DES OBSERVATIONS, CONDITIONS INITIALES, PARAMETRES ET CONSTANTES *}
{*****}
NbTalles:=0;
NbComp:=8+6*NbTalles;

writeln('Liste des manip disponibles sur le répertoire courant :');
FindFirst('*.MNP', Archive, DirInfo); { Same as DIR *.MNP }
while DosError = 0
do begin
  for i:=1 to 5
  do begin
    Write(DirInfo.Name:12, ' ');
    FindNext(DirInfo);
    end;
    Writeln(DirInfo.Name:12);
    FindNext(DirInfo);
    end;
write('Désignation de la manip (sans l''extension ''MNP'') : ');readln(NomManip);
for i:=1 to Length(NomManip) do NomManip[i]:=upcase(NomManip[i]);
{Enregistrement des valeurs observées durant les manip}
  For i:=1 to 100
  do begin
    Robs[i]:=0;Tobs[i]:=0;Fobs[i]:=0;Eobs[i]:=0;
  end;
ResRech:=FSearch(NomManip+'.MNP','');
if ResRech<>' '
then Entree_Observations(NomManip)
else begin
  writeln('Fichier non trouvé');
  writeln('Tapez <RETOUR> pour créer un nouveau fichier sinon Ctrl+<BREAK>');
  readln;
  assign(Fmanip,NomManip+'.MNP');
  rewrite(Fmanip);
  write('MassRac : ');readln(MassRac);writeln(Fmanip,MassRac:6:1);
  write('MassTig : ');readln(MassTig);writeln(Fmanip,MassTig:6:1);
  write('MassFeuil : ');readln(MassFeuil);writeln(Fmanip,MassFeuil:6:1);
  write('MassEpi : ');readln(MassEpi);writeln(Fmanip,MassEpi:6:1);
  write('StockIni : ');readln(StockIni);writeln(Fmanip,StockIni:6:1);
  write('DPVS : ');readln(DPVS);writeln(Fmanip,DPVS:6:3);
  write('Irrig : ');readln(Irrig);writeln(Fmanip,Irrig:6:2);
  write('Repr_Irrig : ');readln(Repr_Irrig);writeln(Fmanip,Repr_Irrig:6:2);
  write('Age BM : ');readln(AgeVeg[1]);writeln(Fmanip,AgeVeg[1]:6:1);
  write('NbJours : ');readln(NbJours);writeln(Fmanip,NbJours);
  write('NbTigMontees : ');readln(NbTigMontees);writeln(Fmanip,NbTigMontees:6:2);
  write('PoidsEpiPotentiel : ');readln(PoidsEpiPotentiel);writeln(Fmanip,PoidsEpiPotentiel:6:2);
  write('%FLOini : ');readln(Flo_Ini);writeln(Fmanip,Flo_Ini:6:1);
  write('Combien y a t'il d''observations : ');readln(i);
  if i=0
  then writeln(Fmanip,'PAS D'OBSERVATIONS')
  else begin
    writeln(Fmanip,'OBSERVATIONS');
    for j:=1 to i
    do begin
      write('Jour ',j,' : ');readln(k);write(Fmanip,k:4);
      write('Racines : ');readln(Robs[k]);write(Fmanip,Robs[k]:6:1);
      write('Tiges : ');readln(Tobs[k]);write(Fmanip,Tobs[k]:6:1);
      write('Feuilles : ');readln(Fobs[k]);write(Fmanip,Fobs[k]:6:1);
      write('Epi : ');readln(Eobs[k]);writeln(Fmanip,Eobs[k]:6:1);
    end;
  end;
  close(Fmanip);
end;
CalcAlea;

writeln('Liste des fichiers paramètres disponibles sur le répertoire courant :');
FindFirst('*.PAR', Archive, DirInfo);
while DosError = 0
do begin
  for i:=1 to 5

```

```

do begin
  Write(DirInfo.Name:12,' ');
  FindNext(DirInfo);
end;
Writeln(DirInfo.Name:12);
FindNext(DirInfo);
end;
write('Désignation du jeu de paramètres (sans [''extension '''.PAR'']) : ');readln(NomPar);
for i:=1 to Length(NomPar) do NomPar[i]:=upcase(NomPar[i]);
ResRech:=FSearch(NomPar+'.PAR','');
if ResRech<>''
then Entree_Parametres(NomPar)
else Halt(1);

writeln('Liste des fichiers constantes disponibles sur le répertoire courant :');
FindFirst('*.*CON', Archive, DirInfo);
while DosError = 0
do begin
  for i:=1 to 5
  do begin
    Write(DirInfo.Name:12,' ');
    FindNext(DirInfo);
    end;
  Writeln(DirInfo.Name:12);
  FindNext(DirInfo);
  end;
write('Désignation du jeu de constantes (sans [''extension '''.CON'']) : ');readln(NomCon);
for i:=1 to Length(NomCon) do NomCon[i]:=upcase(NomCon[i]);
ResRech:=FSearch(NomCon+'.CON','');
if ResRech<>''
then Entree_Constantes(NomCon)
else Halt(1);

Flo_50:=AgeVeg[1]+Duree_Flo*(0.5-Flo_Ini/100);

{Initialisation des pointeurs}
for i:=1 to NbComp
do begin
  New(Comp[i]);
  New(ExtInput[i]);
  New(ExtOutput[i]);
end;
New(Matr);

NommeLesCompartiments;

clrscr;

InitialiseLesFlux;

repeat
clrscr;

  repeat
writeln('Voulez-vous une sortie Texte [T], Schema [S], Courbe [C] ?');
rep4:=upcase(readkey);
until rep4 in ['T','S','C'];

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des temps de simulation',rep2);
NormVideo;

if rep2='O'
then begin
  write('Nombre de jours de simulation : ',NbJours);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='O' then readln(NbJours);
  write('Nombre d'itérations : ',NbIter);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='O' then readln(NbIter);

```

```

end;

delta_h := NbJours/NbIter;

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres de flux de carbohydrates (autres que Ctes de flux)',rep2);
NormVideo;

if rep2='0'
then begin
write('Nombre de tiges montées : ',NbTigMontees:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(NbTigMontees);
write('Poids maximum d'un épi : ',PoidsEpiPotential:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(PoidsEpiPotential);
write('Constante max de flux vers Epis : ',Flux_Epis:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Flux_Epis);
end;

PmaxEpi:=PoidsEpiPotential*NbTigMontees;

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres de la respiration (autres que Ctes de flux)',rep2);
NormVideo;

if rep2='0'
then begin
write('Coeff de respiration de maintenance des racines : ',RMRac:6:4);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(RMRac);
write('Coeff de respiration de maintenance des tiges : ',RMTig:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(RMTig);
write('Coeff de respiration de maintenance des feuilles : ',RMFeu:6:4);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(RMFeu);
write('Coeff de respiration de maintenance des épis : ',RMEpi:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(RMEpi);
write('Efficacité de conversion des racines : ',EffConvRac:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(EffConvRac);
write('Efficacité de conversion des tiges : ',EffConvTig:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(EffConvTig);
write('Efficacité de conversion des feuilles : ',EffConvFeu:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(EffConvFeu);
write('Efficacité de conversion des épis : ',EffConvEpi:6:4);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(EffConvEpi);
end;

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres de la photosynthèse',rep2);
NormVideo;

if rep2='0'
then begin
write('Photosynthèse g éq MS/m2 Feuille : ',Photo:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Photo);
write('Conductance seuil où la photosynthèse diminue : ',Cond_Seuil:6:3);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Cond_Seuil);
write('Conductance critique (Photosynthèse nulle) : ',Cond_Cri:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Cond_Cri);
write('Rapport Fsol/Fstr entraînant une chute de photosynthèse : ',Rap_Cri:6:3);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Rap_Cri);
write('Delta Fsol/Fstr entraînant une photosynthèse nulle : ',dRapport:6:3);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(dRapport);
write('Inhibition de photosynthèse due à l'âge : ',Inhib_Age:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
if rep2='0' then readln(Inhib_Age);
end;

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres hydriques',rep2);
NormVideo;

```

```

if rep2='0'
then begin
  write('Stock d'eau initial : ',StockIni:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(StockIni);
  write('Stock d'eau à la capacité au champ : ',Stock_CC:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Stock_CC);
  write('Stock d'eau à pF 4.2 : ',Stock_pF42:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Stock_pF42);
  write('Irrigation : ',Irrig:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Irrig);
  write('Reprise d'irrigation à 77 jae : ',Repr_Irrig:6:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Repr_Irrig);
  write('Conductance du couvert maximale : ',Cond_Couvert_Max:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Cond_Couvert_Max);

{Modèle de réponse conductance vs stress}
  write('Cassure de la fonction conductance (%Ru) : ',Cassure:5:2);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Cassure);
  write('Intercept à 0 de la fonction conductance (%gmax) : ',Intercept:5:2);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Intercept);

  write('DPVS (kPa) : ',DPVS:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(DPVS);
  write('Conductance unitaire maximale : ',Cond_Unitaire_Max:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Cond_Unitaire_Max);
  write('Conductance unitaire minimale : ',Cond_Unitaire_Min:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Cond_Unitaire_Min);

end;

StockEau:=StockIni;
model1:=Stock_pF42+Cassure/100*(Stock_CC-Stock_pF42);
model2:=(Intercept/100+(1-Intercept/100)*Cassure/100)*Cond_Couvert_Max;

{Initialisation de la matrice des constantes de flux}
writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des constantes de flux',rep2);
NormVideo;
RentreMatrice(rep2);

Matr^.Init(0,A,NbComp);

{Initialisation du niveau de depart des compartiments}
writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des niveaux de départ',rep2);
NormVideo;
RentreCompartiments(rep2);

for j:=1 to NbComp
do begin
  Comp[j]^.Init(AgeComp[j],Alea[j]);
end;

MassSen:=0;

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres de la floraison',rep2);
NormVideo;

if rep2='0'
then begin
  write('% de floraison à ',AgeVeg[1]:6:1,' JAE : ',Flo_Ini:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Flo_Ini);
  write('Durée de la floraison : ',Duree_Flo:6:1);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(DebutSenescence);
  Flo_50:=AgeVeg[1]+Duree_Flo*(0.5-Flo_Ini/100);
  writeln('==> La date à 50% de floraison sera donc ',Flo_50:5:1,' jours. ');
  write('Stock d'eau entraînant une chute de la floraison : ',Stock_Cri_Flo:6:3);QuestionOuiNon('
Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Stock_Cri_Flo);
  write('Stock d'eau inhibant la floraison : ',Stock_0Flo:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Stock_0Flo);
end;

```

```

DebutSenescence:=Flo_50+Duree_Flo/6;{à 2/3 de floraison}
{Vitesse d'augmentation du potentiel d'épis en conditions optimales :
  PmaxEpi/Duree_Flo}
PmaxEpi_Actuel:=(PmaxEpi/Duree_Flo)*(AgeVeg[1]-Flo_50+Duree_Flo/2);
{<=> PmaxEpi_Actuel:=PmaxEpi*Flo_Ini/100 !!!}

writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
QuestionOuiNon('Modification des paramètres de la sénescence',rep2);
NormVideo;

if rep2='0'
then begin
  write('Taux de sénescence ''de base'' : ',Senescence:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(Senescence);
  write('Date de début de sénescence : ',DebutSenescence:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(DebutSenescence);
  write('Amplitude de l''accélération de sénescence par Fsol/Fstr :
',AmplCarbo_Sen:6:3);QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(AmplCarbo_Sen);
  end;

FacX:=270/NbJours;
{Preparation de l'ecran pour affichage}
writeln;TextColor(Black);TextBackground(Green);
if rep4 in ['S','C'] then QuestionOuiNon('Voulez vous modifier les échelles graphiques',rep2);
NormVideo;
if rep2='0' then
case rep4 of 'S' : begin
  write('Facteur d'amplification des Flèches ('',FacFle:6:2,'') : ');
  QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(FacFle);
  write('Facteur d'amplification des Compartiments ('',FacComp:6:1,'') : ');
  QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(FacComp);
  end;
'C' : begin
  write('Facteur d'amplification en x ('',FacX:6:2,'') : ');
  QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(FacX);
  write('Facteur d'amplification en y ('',FacY:6:1,'') : ');
  QuestionOuiNon(' Changer',rep2);
  if rep2='0' then readln(FacY);
  end;
end;

InitialiseEcran;
ReactualisationDesConstantesDeFlux;
CalculDesFluxExternes;
CalculDesFluxTotaux;
SortieEcran;
if Rep4 = 'C' then TraceCourbe;
ConsigneDeDebut;

for i := 1 to NbIter
do BEGIN
  EvolutionDuSysteme;
  ReactualisationDesConstantesDeFlux;
  CalculDesFluxExternes;
  CalculDesFluxTotaux;
  if Rep4 = 'C'
  then TraceCourbe
  else if i mod round(NbIter/NbJours) = 0
  then SortieEcran;
  END;

ClosOuRecommence;

until stop;{stop est remis à jour dans ClosOuRecommence}
end.

```