

CR000148

13

Approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées pour l'amélioration de la production en zones sèches

D. ANNEROSE¹, B. CORNAIRE²

1. CERAAS/ISRA, BP 59, Bambey, Sénégal

2. DRA/SRPH, BP 884, Cotonou, Bénin

Depuis de nombreuses années, l'amélioration et la stabilisation de la production des espèces cultivées constituent un des objectifs principaux des pays situés en zones semi-arides. L'amélioration de la capacité d'adaptation du matériel végétal cultivé en condition de sécheresse peut constituer un moyen performant d'atteindre cet objectif. De plus, dans les pays en développement, cette démarche offre l'avantage de ne pas faire supporter directement le coût de ce progrès par l'agriculteur. La mise en place de cette démarche nécessite un effort de recherche multidisciplinaire contribuant à bien décrire les formes de sécheresse, à caractériser les formes de réaction qui existent chez l'espèce étudiée, à identifier celles contribuant à améliorer le niveau d'adaptation du matériel végétal étudié face à la forme de sécheresse qu'il subit et enfin à sélectionner et créer sur ces critères du matériel amélioré.

Dans la majorité des cas, et particulièrement en zones semi-arides caractérisées par une forte hétérogénéité des formes de sécheresse rencontrées [1-3], l'observation unique des variations pluriannuelles des rendements observés chez l'espèce ne permet pas de déterminer précisément les formes de réactions qu'elle développe. L'analyse doit alors être complétée par une meilleure compréhension des mécanismes du fonctionnement de la

plante (mécanismes physiologiques et biochimiques, caractères anatomiques, morphologiques et phénologiques) dont les interactions complexes déterminent les niveaux et la stabilité des rendements observés [4, 5]. Cette approche physiologique, intégrée dans le cadre d'un effort pluridisciplinaire pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse, se développe progressivement dans les pays en développement. Le Centre d'étude régional pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse (CERAAS) constituée, depuis sa création en 1989 au Sénégal (CNRA/ISRA) par le R3S, un des principaux pôles de son extension en Afrique.

A la lumière des résultats obtenus au CERAAS sur les principales espèces annuelles de la région, nous allons discuter des mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse existant chez les plantes cultivées, en nous référant à la classification des formes d'adaptation généralement acceptée depuis les travaux de Levitt *et al.* [6], Hsiao [7], Turner [8] et Levitt [9]. A partir de ce bilan partiel des résultats obtenus, nous tenterons aussi de préciser les thèmes physiologiques importants à travailler pour l'amélioration de la productivité des principales espèces cultivées de la région. L'intégration de ces connaissances pour la sélection et la création de matériel adapté fait l'objet d'une autre communication présentée par Khalfaoui dans cet ouvrage.

On distingue, chez les plantes, trois grandes formes d'adaptation à la sécheresse [6-9] :

les plantes capables d'esquiver la sécheresse (*drought escapers*)

et les deux catégories de plantes supportant la sécheresse :

- les plantes ayant l'aptitude à éviter la sécheresse, c'est-à-dire capables de supporter la sécheresse grâce à des mécanismes leur permettant de conserver des niveaux élevés d'hydratation de leurs tissus (*drought avoiders*) ;

- les plantes pouvant tolérer la sécheresse, c'est-à-dire capables de supporter la sécheresse avec de faibles niveaux d'hydratation dans leurs tissus hydriques (*drought tolerants*).

L'isolement de ces formes d'adaptation à la sécheresse a permis d'établir un certain ordre dans la complexité et la diversité des types de réponses à la sécheresse et facilite l'étude des grands groupes de mécanismes ainsi identifiés. Cependant, la grande variabilité des formes de sécheresse permet rarement d'expliquer le niveau d'adaptation d'un matériel végétal donné par la seule considération d'un mécanisme pris isolément. Chacune de ces formes d'adaptation présente des avantages mais aussi des inconvénients, et une variété adaptée à un environnement semi-aride doit nécessairement présenter un équilibre entre les réponses d'esquive, d'évitement et de tolérance, afin de maintenir des niveaux satisfaisants de productivité.

Esquive de la sécheresse

Les plantes pouvant esquiver la sécheresse ont la capacité de réaliser leur cycle complet de développement avant la manifestation d'importants déficits hydriques du sol. Elles ne

peuvent donc être considérées comme de véritables xérophytes, qui se caractérisent par un développement phénologique rapide dès que l'eau est disponible et par un étalement de la phase reproductrice jusqu'à la réapparition de conditions hydriques favorables. Leur origine est le résultat de la domestication des espèces sauvages à des fins productives et se traduit généralement par un raccourcissement des phases de floraison, de fructification et de maturation. La précocité se retrouve aisément chez la plupart des espèces cultivées. Elle correspond à l'existence de variétés dont la phase sensible de développement coïncide avec les périodes de meilleure disponibilité en eau [10]. Les indices de sélection pour la recherche de la précocité correspondent à des critères d'observation relativement simples. Un exemple de l'utilisation de ces critères est fourni par le travail de Khalfaoui [11], qui a conduit à la réduction d'une dizaine de jours de la longueur du cycle des variétés d'arachide les plus précoces (90 jours) cultivées en zone semi-aride. Cependant, si la précocité assure de meilleurs rendements durant les années sèches, elle s'accompagne d'une baisse de productivité lorsque les conditions hydriques sont favorables [10]. L'intérêt d'un tel caractère doit donc être évalué précisément en tenant compte des conditions pluviométriques, de l'évaporation, des caractéristiques hydrodynamiques du sol, des effets des pratiques culturales sur la disponibilité en eau et des réactions de la plante à cet environnement. Le développement de modèles intégrant ces différents concepts fournit des outils indispensables pour le choix du cycle à rechercher lorsque les données climatiques correspondantes sont disponibles [12, 3 : communication de Diagne et Annerose à ce symposium].

Evitement de la sécheresse

hydrique de leurs tissus durant des périodes sans pluies significatives, les plantes doivent développer des mécanismes leur permettant à la fois d'augmenter l'absorption en eau et de réduire les pertes en eau.

Croissance racinaire et absorption hydrique

Il est généralement admis qu'un système racinaire bien développé constitue un caractère important pour l'amélioration de l'absorption hydrique. De nombreuses études conduites au champ ou en conditions contrôlées montrent l'existence d'une grande diversité variétale des caractéristiques d'enracinement de différentes espèces cultivées en conditions hydriques favorables (arachide, mil, sorgho, maïs, niébé) (voir communication de J.L. Khalfaoui). Cette diversité peut être exploitée, comme dans le cas de l'arachide, afin de sélectionner du matériel possédant l'architecture racinaire la mieux adaptée à un type de sécheresse donné.

Cependant, la détermination des caractéristiques optimales du système racinaire dépend étroitement de l'allure de la pluviométrie et des caractéristiques hydrodynamiques du sol, qui déterminent la disponibilité en eau pour la plante.

Les études conduites au CERAAS ont révélé une capacité considérable d'ajustement de la croissance et du développement racinaire des espèces étudiées aux conditions hydriques du sol. Bateho *et al.* [13], chez le mil (figure 1), Nwalozie [14], chez le niébé (figure 2) et

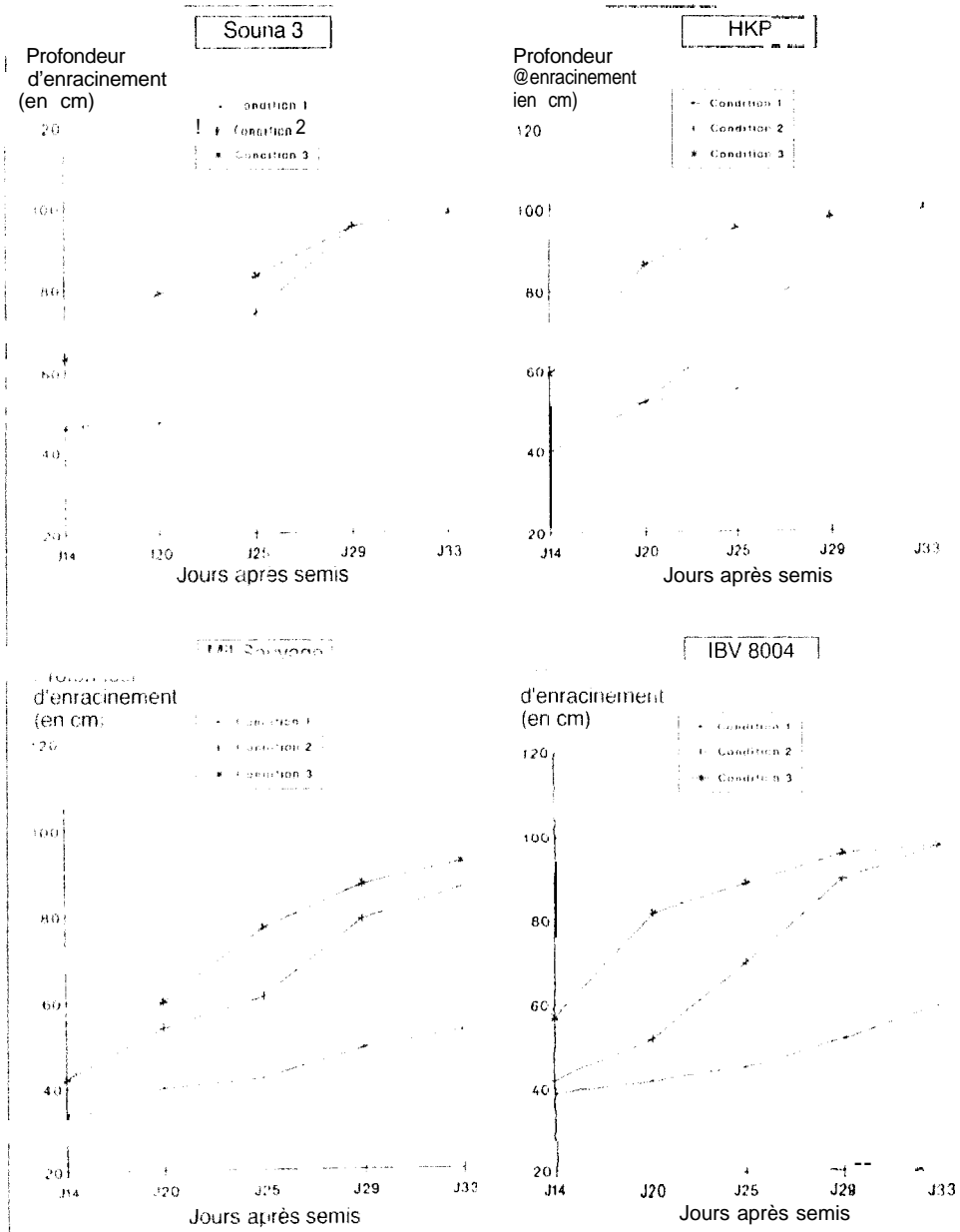


Figure 1 Evolution de la profondeur d'enracinement de 4 variétés de mil en fonction des conditions d'alimentation hydrique

Condition 1. Tenon bien irrigué

Condition 2. Arrosage à capacité au champ avant semis et arrêt arrosage.

Condition 3. Capacité au champ dans les horizons inférieurs et 50 % de la capacité au champ dans les horizons supérieurs.

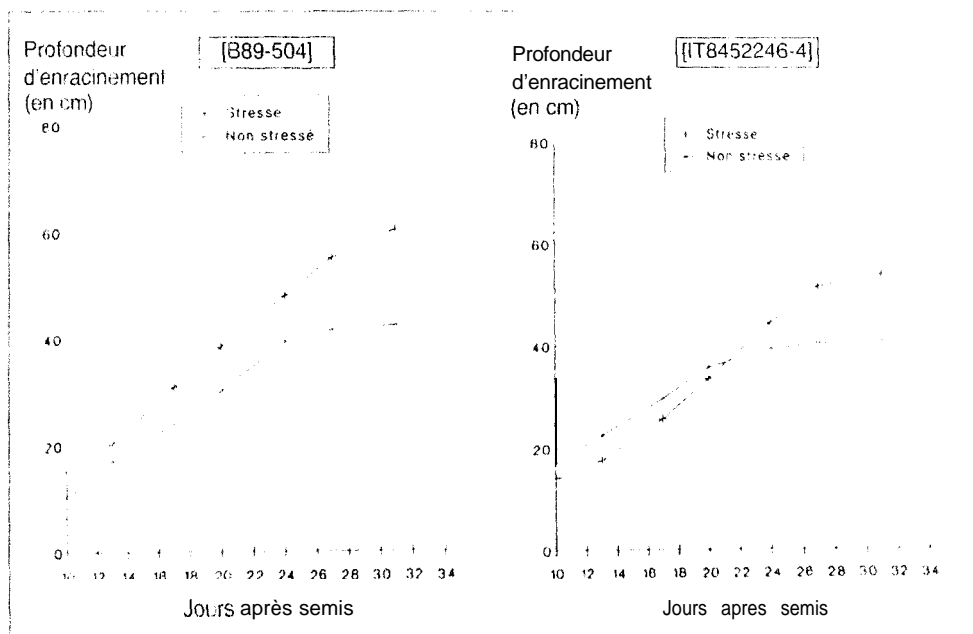


Figure 2. Evolution de la profondeur d'enracinement de 2 variétés de niébé en fonction des conditions d'alimentation hydrique.

Annerose [10], chez l'arachide, observent une augmentation de la profondeur d'enracinement en conditions hydriques limitantes. Chez l'arachide, l'augmentation de la profondeur d'enracinement est accompagnée d'une redistribution racinaire, qui s'accompagne d'une redistribution du système racinaire (figure 3), avec la formation de racines plus longues et plus fines en profondeur et de plus gros diamètre et plus courtes en surface [10]. Batcho *et al.* [13] mettent aussi en évidence l'existence d'une diversité variétale dans la nature et l'importance du phénomène de redistribution racinaire chez le mil cultivé en conditions hydriques limitantes. Dans le cas de l'arachide, cette modification de l'enracinement et l'augmentation du volume de sol colonisé qui en résulte, s'effectuent sans investissement supplémentaire d'assimilats en direction des racines et donc sans coût métabolique au détriment des autres organes [10].

Ces travaux apportent déjà un certain nombre d'informations originales sur le rôle du système racinaire en conditions de sécheresse.

1. Il apparaît bien que la capacité d'ajustement du développement racinaire en fonction des conditions hydriques du sol peut contribuer de manière significative à augmenter la disponibilité en eau, et par conséquent la capacité supposée d'évitement de la sécheresse d'une variété donnée (figure 4).

2. Ces premiers résultats indiquent aussi que, dans la recherche et la sélection de matériel adapté, la plasticité intravariétale du système racinaire devra être prise en considération et exploitée au même titre que la diversité intervariétale de développement racinaire observée en conditions normales.

3. L'étude des interactions état hydrique du sol-croissance et développement racinaire-

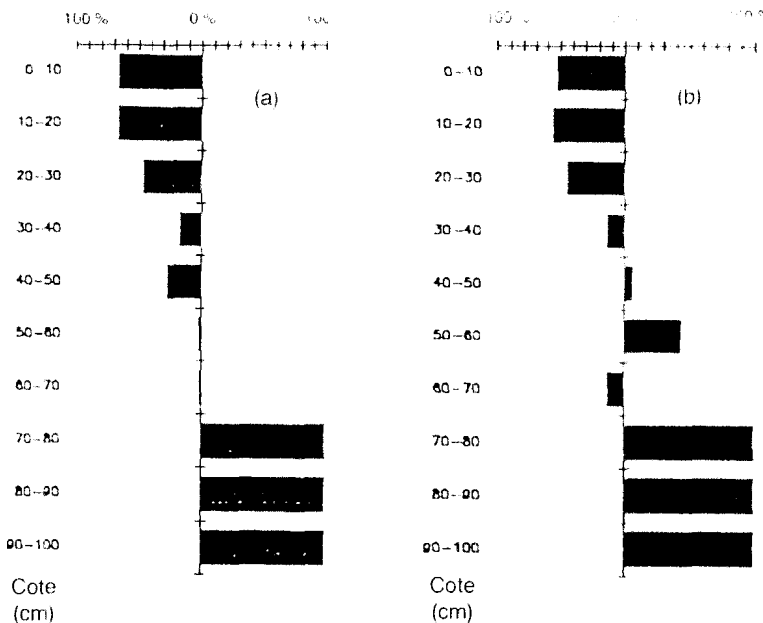


Figure 3. Effet de la sécheresse sur la distribution linéaire (a) et volumique du système racinaire de l'arachide exprimée en % par rapport au témoin

absorption racinaire indique qu'il est nécessaire de fixer une limite dans la détermination des caractéristiques racinaires les plus performantes afin d'éviter une péjoration du rendement utile [4, 15]. Ainsi, dans le cas de l'arachide, Amerose [10] montre qu'une densité racinaire maximale comprise entre 0,6 et 0,8 cm/cm³ de sol est suffisante pour extraire l'eau d'une couche de sol bien humectée (figure 5). Au-dessus de ces valeurs, il est constaté que la densité racinaire diminue et que des résistances au passage de l'eau à l'interface sol-racines se développent.

4. Lorsque l'étude de ces interactions est conduite en conditions contrôlées, le choix et la taille des dispositifs utilisés doivent être ajustés en fonction de l'espèce afin d'éviter un développement trop rapide du stress qui ne favorise pas la mise en place des caractères adaptatifs existant au niveau racinaire (pour exemple [16-17]).

L'intérêt d'un maintien de l'absorption hydrique doit aussi être évalué en fonction de l'efficacité de l'utilisation des quantités supplémentaires d'eau mises à la disposition de la plante. Celles-ci sont souvent très faibles par rapport à la consommation totale de la culture et, en fonction du stade de développement de la plante, ces mécanismes peuvent se révéler insuffisants pour lui permettre de maintenir l'état hydrique de ses tissus. Dans de tels cas, il devient nécessaire d'accompagner l'amélioration de l'absorption hydrique d'une régulation des pertes en eau.

Figure 4. Consommation en eau d'une culture d'arachide mesurée en fin de cycle (période de 7 jours) durant la même campagne. Le semis n° 1 correspond à un semis sur la première pluie utile et le semis n° 2 à un semis tardif (+ 15 jours).

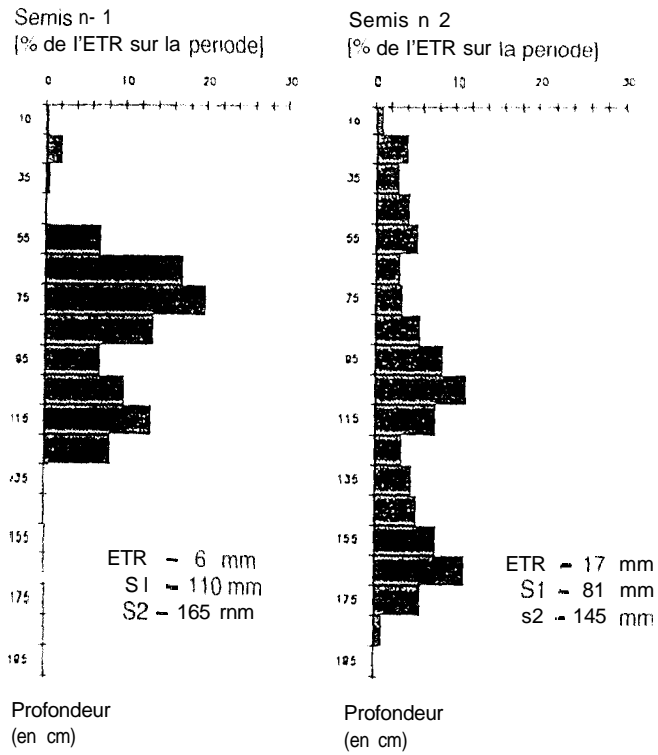
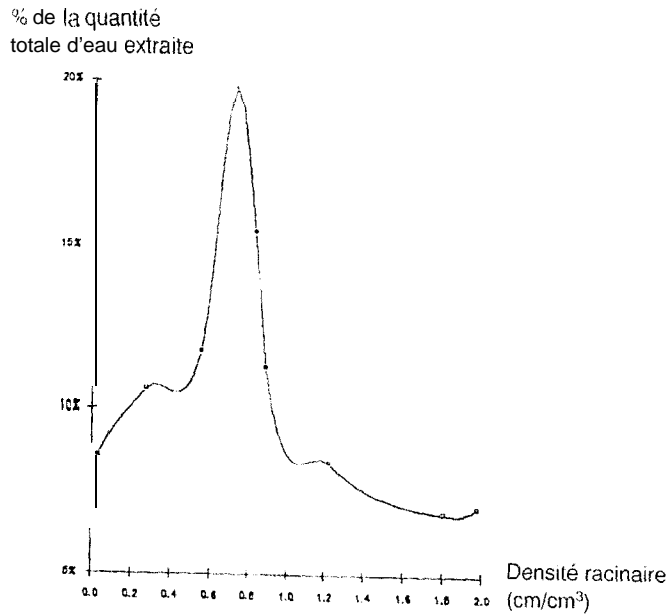


Figure 5. Relation entre la densité racinaire et la quantité d'eau extraite chez l'arachide cultivée sur sol bien alimenté en eau.



Réduction des pertes en eau

Différents mécanismes et caractères morphologiques contribuent à la réduction des pertes en eau durant le développement d'un stress hydrique ([18] pour une revue). Cependant, la fermeture hydroactive des stomates, lorsqu'elle est associée à une faible transpiration cuticulaire, constitue le mécanisme de régulation des pertes en eau le plus performant [19]. La valeur adaptative de ce mécanisme a pu être vérifiée au cours des études conduites au CERAAS sur l'arachide [10], le maïs [20], le niébé [14], le sorgho [21-23] et le manioc [24]. Bretaudeau *et al.* [21], sur deux variétés de sorgho (Mali) cultivées en conditions contrôlées, montrent ainsi que la variété contrôlant mieux ses pertes en eau par la fermeture des stomates maintient plus longtemps l'état d'hydratation de ses tissus en conditions de sécheresse.

Les méthodes et techniques disponibles permettent d'identifier aisément du matériel capable de réguler ses pertes en eau. Cependant, il est nécessaire de considérer que l'efficacité du contrôle stomatique dans la limitation des pertes en eau varie notamment en fonction du stade de développement de la plante. Chez le sorgho, Labare [22] et Dessou-Yovo [23] observent à la montaison une bonne sensibilité des stomates à la sécheresse contribuant à maintenir l'état hydrique foliaire à des valeurs élevées (-13 bars après 13 jours de sécheresse), tandis qu'au stade reproductif, ce mécanisme est moins efficace pour limiter la déshydratation (-28 bars après 10 jours de sécheresse). En réalité, la régulation des pertes en eau contribue à maintenir ou à augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau, notamment aux heures de plus forte demande évaporative. Elle est aussi, par conséquent, responsable d'une diminution de la productivité résultant de la diminution des échanges gazeux. Ainsi, une réduction des pertes en eau en début de cycle par l'intermédiaire de ces mécanismes pourrait augmenter la réserve utile d'eau durant la période de formation du grain, alors qu'une répression des mécanismes de régulation des pertes en eau durant les phases de fructification et de remplissage permettrait d'améliorer les rendements grâce à un maintien des échanges gazeux et notamment de la photosynthèse. La notion de limite dans l'intérêt d'un mécanisme adaptatif s'exprime à nouveau et le comportement le mieux adapté "évusif" dans le cas du sorgho au stade reproductif ou "conservatif" dans le cas du niébé [4, 14], dépendra essentiellement du type de sécheresse rencontré.

D'autres facteurs de l'environnement ont aussi des effets directs ou indirects sur le contrôle du degré d'ouverture des stomates et la transpiration, telles l'énergie lumineuse, la demande évaporative, la température foliaire, la concentration de CO₂ ou la vitesse de déshydratation. Cependant, l'état hydrique du sol au niveau de la zone racinaire constitue un des principaux facteurs contrôlant le degré d'ouverture des stomates. Les racines, lors d'une déshydratation du sol, agissent comme des "informateurs d'état de stress" et sont le siège de modifications hormonales qui, via le flux xylémien, sont responsables d'une diminution du degré d'ouverture des stomates et de la photosynthèse indépendamment de l'état hydrique foliaire [18, 25].

Les mécanismes d'évitement sont souvent considérés comme constituant la forme la plus évidente d'adaptation à la sécheresse. Néanmoins, ils se révèlent parfois insuffisants dans le cas de sécheresses intenses et prolongées, où il est aussi nécessaire que la plante puisse poursuivre son développement tout en supportant une déshydratation importante de ses tissus.

Tolérance à la sécheresse

On regroupe sous ce terme les mécanismes qui permettent à la plante de maintenir l'intégrité de ses fonctions métaboliques tout en endurant un déficit hydrique de ses tissus. Une illustration de l'importance de ces mécanismes est fournie par les travaux de Labare [22] sur la réponse à la sécheresse de cinq variétés de sorgho. L'auteur montre qu'à un même niveau de déshydratation des tissus foliaires, certaines variétés ont la capacité de maintenir des niveaux plus élevés d'activité photosynthétique foliaire (figure 6). Des résultats équivalents ont été obtenus sur arachide [10].

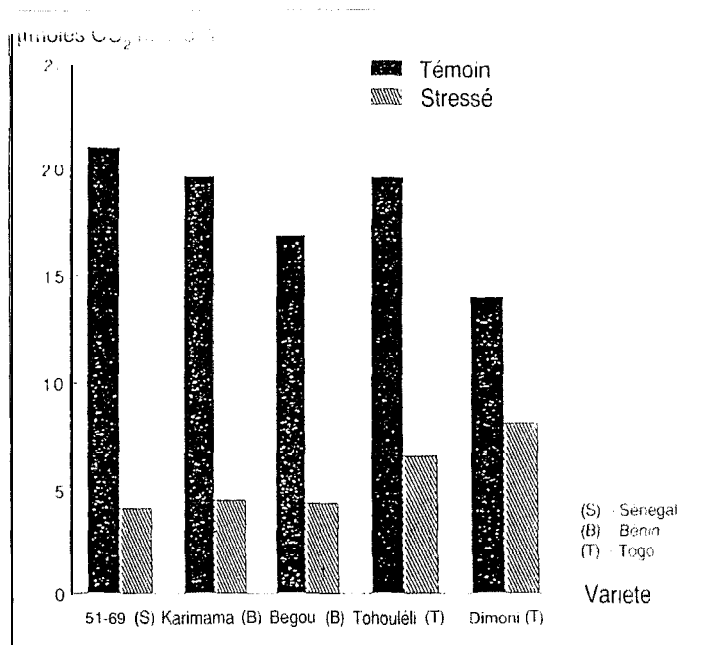


Figure 6. Photosynthèse foliaire mesurée sur 5 variétés de sorgho bien irriguées et stressées par suspension d'arrosage. Les plants stressés de toutes les variétés ont un potentiel foliaire de 13 bars.

Les principaux mécanismes de tolérance à la sécheresse sont le maintien de la turgescence et la tolérance à la déshydratation.

Maintien de la turgescence

La diminution de la turgescence des tissus est considérée, depuis les travaux de Lockhart [26] et Hsiao [75] comme l'une des causes principales des effets négatifs d'un stress hydrique sur les fonctions de la plante [9]. L'accumulation de solutés dans les tissus cellulaires déshydratés, l'augmentation de l'élasticité des parois cellulaires et la diminution de la taille des cellules contribuent à maintenir la pression de turgescence cellulaire. La maintenance de la turgescence permet de maintenir l'ouverture des stomates, la photosynthèse, la croissance racinaire et l'absorption hydrique : elle diffère l'enroulement des feuilles et leur sénescence lors d'un déficit hydrique des tissus (pour une revue, [18]). Dans une étude comparant le degré d'adaptation à la sécheresse de races primitives de sorgho et de mil originaires du

Mali, du Soudan et de l'Inde. Blum et Sullivan [27] observent que le degré d'ajustement osmotique dans les feuilles est le seul caractère physiologique corrélé au niveau d'adaptation chez le sorgho ; les races originaires des régions les plus sèches présentent les niveaux d'ajustement osmotique les plus élevés et les vitesses de croissance végétative les plus fortes. Les premiers travaux menés au CERAAS dans ce domaine montrent l'existence d'une régulation osmotique de faible importance (3 bars) chez l'arachide [28] et confirment la forte capacité de régulation existant chez le niébé [14]. Plusieurs auteurs indiquent que l'ajustement osmotique a un effet positif sur le bilan en carbone de la plante puisqu'il permet la poursuite de la photosynthèse à des potentiels très bas [29, 31]. Cependant, peu d'informations sont réellement disponibles sur le coût métabolique associé à l'accumulation de solutés [32], surtout dans le cas des carbohydrates qui contribuent à l'ajustement osmotique et ne sont donc pas disponibles pour la formation de biomasse nouvelle ou pour l'entretien de celle déjà existante. Par ailleurs, comme l'indiquent les travaux de Turner [18], Davies *et al* [33] et Zhang *et al.* [34] l'estimation précise de l'importance du mécanisme d'ajustement osmotique est compliquée par l'existence d'effets réciproques et interactifs entre les mécanismes de tolérance et d'évitement à la sécheresse.

Tolérance protoplasmique à la dessiccation

La tolérance à la déshydratation dépend de la capacité des membranes cellulaires, des protéines membranaires et cytoplasmiques, à résister à la dégradation et à la dénaturation.

Pham Thi *et al.* [35], Pham Thi [36], Vieira da Silva *et al.* [37, 38], Vieira da Silva [39] et Adjahossou [40] chez le cotonnier, le palmier à huile, le haricot et le niébé, observent que la contrainte hydrique entraîne une fragilisation des membranes des organites cellulaires accompagnée d'une modification de leur composition lipidique ainsi que d'une perte de compartimentation enzymatique. Ces auteurs observent aussi que ces modifications sont à l'origine d'un bouleversement des activités enzymatiques, et notamment d'une augmentation de l'activité des enzymes hydrolytiques responsables de la libération de produits inhibiteurs des réactions de la photosynthèse, comme le phosphate inorganique libéré sous l'action des phosphatases (Champigny *et al.* [41]; Pham Thi *et al.* [42]).

Cependant, la tolérance à la déshydratation reste un terme général recouvrant à la fois la résistance mécanique des tissus au déficit hydrique ainsi que la résistance biochimique des enzymes et des protéines à la dénaturation. L'évaluation de son importance est de fait complexe et les méthodes simples souvent basées sur une estimation globale du maintien de l'intégrité des tissus restent encore les plus utilisées. Le dosage des électrolytes libérés sous l'effet d'un choc osmotique ou thermique a été ainsi utilisé pour l'étude de la tolérance protoplasmique de différentes espèces au CERAAS (tableau I).

Les études les plus avancées, sur l'arachide et le sorgho, indiquent que la capacité de tolérance à la dessiccation augmente avec l'âge du matériel [10, 43]. L'intérêt de ce comportement est donc particulièrement important à considérer, notamment chez les espèces ayant un comportement évasif en fin de cycle.

Tableau I. Valeurs d'intensité du choc osmotique ou thermique provoquant 50 % de dégâts membranaires chez quelques espèces étudiées au CERAAS.

Espèce	Dessiccation	Chaleur	Auteurs
Sorgho	– 23,0 bars	49 °C	Labare (1991a) [43]
Mil	– 23,0 bars	49 °C	Labare (1991b) [43]
Mais	– 24,0 bars	52 °C	Akanvou (1991) [44]
Nièbé		49 °C	Nwalozie (1991) [14]
Arachide	– 24,5 bars	52 °C	Annerose (1990) [10]
Manioc	– 37,0 bars	53 °C	Mbaye <i>et al.</i> (1991) [45]

Conclusions, perspectives

Dans leur stade actuel, ces résultats ont permis de mettre en évidence l'importante variété des formes de réactions à la sécheresse chez les plantes cultivées. La caractérisation de cette diversité, qui n'apparaît pas nécessairement si l'on se réfère uniquement aux rendements finaux obtenus, permet de mieux apprécier les possibilités réelles d'adaptation d'un matériel à une sécheresse donnée. Cependant, de nombreux thèmes physiologiques doivent être étudiés afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes d'adaptation.

Les études sur la croissance, le développement et la fonctionnalité des racines doivent nécessairement intégrer l'étude de leurs interactions avec l'état hydrique et la nature du sol. Une attention équivalente doit donc être portée aux effets de la sécheresse sur les parties aériennes et sur les parties racinaires pour pouvoir mieux prendre en compte la capacité d'adaptation à la sécheresse existant à ce dernier niveau.

Les études sur la régulation des pertes en eau et notamment le contrôle stomatique ne peuvent être dissociées des objectifs réels, qui sont d'abord d'assurer une bonne production et pas, à tout prix, d'économiser l'eau. A cet égard, l'étude des interactions biophysiques ou biochimiques existant entre les racines et les parties aériennes constitue un domaine de recherche important.

Une meilleure compréhension des mécanismes de tolérance est nécessaire. Beaucoup de plantes sont récoltées en sec et finissent donc leur développement dans des conditions très limitantes en eau. A l'exemple du manioc cultivé en zone sèche, elles ne peuvent produire suffisamment que si leur niveau de tolérance est satisfaisant. Il faudra porter une attention particulière aux mécanismes de maintien de la turgescence, en caractérisant notamment leurs relations avec le maintien du développement et de la croissance en conditions de sécheresse. Les techniques déjà utilisées pour les études sur la tolérance protoplasmique présentent l'avantage de la simplicité. Il est maintenant nécessaire que la coopération déjà établie avec les laboratoires du Nord aboutisse rapidement à des méthodes et des techniques d'évaluation largement utilisables dont les relations avec les processus de productivité apparaissent de manière plus évidente.

Enfin, ces mécanismes ne doivent pas être considérés uniquement de manière séparée. De fortes relations de cause à effet existent entre les mécanismes d'esquive, d'évitement et de tolérance. Et les effets, positifs ou négatifs, d'un mécanisme donné sur la production ne peuvent être clairement appréciés hors d'une description précise de ces relations

Références

1. Cocheme J., Franquin P. (1967). An agroclimatology survey of a semi-arid area in Africa South of Sahara. Tech Note World Meteorol Organ, 86 : 1-136.
2. Dancette C., Hall A.E. (1979). Agroclimatology applied to management in the soudanian and sahelian zones of Africa. In : Agriculture in semi arid environments : 98-118. Ecological studies 34. Hall A.E., Cannell G.H., Lawton A.W.(eds). Berlin-Heidelberg-New-York : 340 p.
3. Annerose D.J.M. (1991). Caractérisation de la sécheresse agronomique en zone semi-aride. II. Evaluation des formes de sécheresse agronomique de l'arachide au Sénégal par simulation du bilan hydrique de la culture. Oléag, 46 : 61-5.
4. Hall A.E. (1981). Adaptation of annual plants to drought in relations to improvements in cultivar. Hortsciencet, 16 : 37-8
5. Robelin M. (1984). 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. Dakar, septembre 1984. CIRAD/ISRA ; 591 p.
6. Levitt J., Sullivan C.Y., Krull E. (1960). Some problems in drought resistance. Bull Res Coun Israël, 80 : 173-80.
7. Hsiao T.C. (1973). Plant response to water stress. Annu Rev Plant Physiol 24 : 519-70.
8. Furner N.C. (1979). Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In : Stress physiology of crop plants. Mussel H., Staples R.C. (eds). Wiley Interscience, New-York : 343-72.
9. Levitt J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, Inc. ; 606 p.
10. Annerose D.J.M. (1990). Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea L.*) cultivée au Sénégal. Thèse. Université de Paris VII : 282 p.
11. Khalfaoui J.L.B. (1988). Approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées en zones semi-arides. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea L.*) destinée à la région sèche du Sénégal. Thèse, Université d'Orsay : 297 p.
12. Annerose D.J.M., Diagne M. (1990). Caractérisation de la sécheresse agronomique en zone semi-aride. I. Présentation d'un modèle simple d'évaluation appliqué au cas de l'arachide cultivée au Sénégal. Oleag, 45 : 547-54.
13. Batcho E., Daouda O.S., Do F., Annerose D.J.M., Khalfaoui J.L., Fofana A., Lafray D., Louguet P. (1991). Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil (*Pennisetum Americanum L.*). Bulletin APAMA, 6 : 51-63.
14. Nwalozic M.C. (1991). Adaptation of cowpeas to drought : Physiological aspects. Rapport CERAAS.
15. Passioura J.B. (1982). The role of root system characteristics in the drought resistance of crop plants. In : Drought resistance in crops with emphasis on rice. Irri (eds.) 71-82.

16. Sharp R.E., Davies W.J. (1979). Solute regulation and growth by roots and shoots of water stressed maize plants. *Planta*, 147: 43-9.
17. Sharp R.E., Davies W.J. (1985). Root growth and water uptake by maize plants in drying soil. *J Exp Bot*, 170 : 1441-56.
18. Turner N.C. (1986). Adaptation to water deficits : A changing perspective. *Aust J Plant Physiol*, 13 : 175-90.
- * 19. Louguet P. (1984). Interrelations entre les mouvements des stomates et la résistance à la sécheresse chez les végétaux cultivés : cas du mil. In : La sécheresse en zone intertropicale. Pour une lutte intégrée. Dakar, septembre 1984. CIRAD/ISRA : 591 p.
- ⊗ 20. Hema I. (1990). Adaptation à la sécheresse du maïs. Rapport CERAAS.
21. Bretaudeau A., Traoré B., Simpàra B. (1990). Amélioration de l'adaptation à la sécheresse du sorgho. Rapport CERAAS : 17 p.
22. Labare K. (1991a). Amélioration de l'adaptation du sorgho (*Sorghum bicolor L. Moench*) à la sécheresse : étude de quelques mécanismes physiologiques chez cinq génotypes soumis à un stress hydrique à la montaison. Rapport CERAAS.
23. Dossou-Yovo S. (1991). Adaptation à la sécheresse du sorgho. Rapport CERAAS (à paraître).
24. Mbaye A. (1990). Etude sur l'adaptation à la sécheresse du manioc. Rapport CERAAS.
25. Gollan T., Turner N.C., Schulze E.D. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Neurium Oleander*. *Oecologia*, 65 : 356-62.
26. Lockhart J.A. (1965). An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theor Biol*, 8 : 264-76.
27. Blum A., Sullivan C.Y. (1986). The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany*, 57 : 835-46.
28. Maron E. (1990). La régulation osmotique dans les tissus collimatés de l'amaranth. Thèse d'ingénieur. INDR : 35 p.
29. Jones M.M., Rawson H.M. (1979). Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol Plant*, 45 : 103-11.
30. Ackerson R.C. (1981). Osmoregulation in cotton in response to water stress II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant Physiol*, 67 : 489-93.
31. Mc Cree K.J., Kallsen C.E., Richardson S.G. (1984). Carbon balance of sorghum plants during osmotic adjustment to water stress. *Plant Physiol*, 76 : 898-902.
32. Hitz W.E., Ladyman J.A.R., Hanson A.D. (1982). Betaine synthesis and accumulation in barley during field water stress. *Crop Sci*, 22 : 47-54.
33. Davies W.J., Metcalfe J., Lodge T.A., Da Costa A.R. (1986). Plant growth substances and the regulation of growth under drought. *Aust J Plant Physiol*, 13 : 105-25.
34. Zhang J., Davies N.J. (1987). Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. *J Exp Bot*, 38 : 2015-23.
35. Pham Thi A.T., Vieira da Silva J.B. (1975). Action d'un traitement osmotique sur l'ultrastructure des feuilles de cotonniers (*Gossypium hirsutum L.* et *G. anomalum Waw. et Pevr.*). *C R Acad Sci Paris*, 280 : 2857-60.
36. Pham Thi A.T. (1984). Action de la sécheresse sur les lipides polaires des feuilles de cotonnier (*Gossypium hirsutum L.*). *Bull Soc Bot Fr*, 131 : 89-97.
37. Vieira da Silva J.B., Naylor A.W., Kramer P.J. (1974). Some ultrastructural and enzymatic effects of water stress in cotton (*Gossypium hirsutum L.*) leaves. *Proc Nat Acad Sci. USA* : 3243-47.

33. Vieira da Silva J.B., Pham Thi A.T., Zuily-Fodii Y, (1990). Résistance à la sécheresse. "Aspects Cellulaires". Rapport CCE.
39. Vieira da Silva J.B. (1976). Water stress, ultrastructure and enzymatic activity. In Water and plant life : problems and modern approaches. Lange OL, Kappen L., Schluzer E.D. (eds.) Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. Ecological studies, 19 : 207-24.
40. Adjahossou D.F. (1983). Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis Guineensis Jacq.*) Thèse d'Etat, université Paris VII ; 203 p.
41. Champigny M.L., Miginiac-Malow M. (1971). Relation entre l'assimilation photosynthétique de CO₂ et la photophosphorylation de chloroplastes isolés. I. Stimulation de la fixation de CO₂ par l'antimycine A., antagoniste de son inhibition par le phosphate. Bioch Biophys Acta, 243 : 335-43.
42. Pham Thi A.T., Vieira da Silva J.B. (1976). Action des déficits hydriques sur la photosynthèse et la respiration des feuilles du cotonnier. In : Les processus de la productivité végétale primaire. Moyse A. (cd.). Gauthiers-Villars : 183-202.
- X43. Labare K. (1991b). Etude sur la résistance protoplasmique du mil (*Pennisetum Americanum L.*) à la chaleur et à la dessiccation. Rapport CERAAS.
44. Akanvou L (1991). Résistance protoplasmique du maïs à la dessiccation et à la chaleur. Rapport CERAAS.
45. Mbaye A., Marie F., Annerose D. (1991). Etude sur la résistance protoplasmique du manioc (*Manihot Esculenta Crantz*) à la chaleur et à la dessiccation. Rapport CERAAS.